

# ACOPLAMENTO PLÂNCTON-BENTOS: O PAPEL DO SUPRIMENTO LARVAL NA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES BENTÔNICAS DE COSTÕES ROCHOSOS

*María Soledad López<sup>1,2\*</sup> & Ricardo Coutinho<sup>1,2</sup>*

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Inst. de Biologia, UFRJ. Ilha do Fundão. CEP: 21941-590. Caixa Postal: 68020. Rio de Janeiro, Brasil.

<sup>2</sup> Dpto. Oceanografia. Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira. Marinha do Brasil. Rua Kioto 253. Praia dos Anjos. Arraial do Cabo. RJ. Brasil. CEP: 28930-000.

\*E-mail: mssolelopez@yahoo.com.ar

## RESUMO

A maioria dos organismos que habitam costões rochosos possui ciclos de vida com uma fase adulta bentônica e uma fase larval planctônica. Uma vez liberadas na coluna de água, as larvas podem ser transportadas para regiões afastadas da costa e, quando competentes, devem encontrar a forma de retornar para o assentamento no substrato. O efeito do suprimento de larvas ou propágulos na estruturação das comunidades é conhecido como ecologia do suprimento larval (ESL) (*Supply side ecology*) e, nas últimas duas décadas, tem sido incorporado em estudos da dinâmica das populações bentônicas. Nesta revisão foram analisados: 1) alguns dos fatores que influenciam o suprimento de larvas (focalizando principalmente no transporte em direção à costa), 2) o comportamento de escolha e fixação das larvas no substrato e, 3) a correlação encontrada em diversos estudos entre suprimento e assentamento. São discutidas também as metodologias utilizadas e a aplicação dos conhecimentos sobre suprimento larval em planos de conservação e manejo. O transporte das larvas para regiões costeiras depende de sua capacidade (velocidade) de natação e de sua distribuição vertical na coluna d'água. A retenção de larvas em regiões próximas à costa parece ser um processo comum que deveria ser mais pesquisado. Muitos estudos não encontraram uma forte correlação entre o suprimento de larvas e o assentamento ou recrutamento, possivelmente devido às carências metodológicas e ao inadequado desenho amostral. Entretanto, outros fatores relacionados à qualidade fisiológica da larva e comportamento de escolha ativa do substrato atuam numa pequena escala e podem determinar a falta de correlação. Poucos trabalhos têm utilizado múltiplas hipóteses de trabalho que permitam avaliar a importância relativa dos diferentes fatores prefixação na estrutura das comunidades de costões rochosos. Estudos que incorporam medições do suprimento, dispersão e assentamento larval têm se concentrado em regiões temperadas. Regiões tropicais apresentam uma carência em estudos sobre suprimento larval em ecossistemas marinhos. Conhecer os mecanismos que regulam o transporte de larvas e o grau de conectividade entre as populações de costões rochosos será fundamental para aplicar planos de manejo e conservação.

**Palavras-chave:** ecologia do suprimento larval, costão rochoso, assentamento, transporte larval, conservação.

## ABSTRACT

**BENTHIC-PELAGIC COUPLING: THE ROLE OF LARVAL SUPPLY ON BENTHIC COMMUNITY STRUCTURE OF ROCKY SHORES.** The life cycle of most organisms living on rocky shores presents a larval planktonic phase and an adult benthonic phase. Once released, the larvae are sometimes taken to far away from the coast, and they must find ways to return to the coast in order to settle down on a suitable substrate. 'Supply-side ecology' is the scientific study of the effects of the supply of larvae and propagules on communities' structures, and its principles have been also applied to the study of population dynamics during the last two decades. The present review deals with: 1) factors affecting the larval supply (with emphasis on onshore transport), 2) larval settlement behavior, 3) the relationship between larval supply and settlement. Moreover, in this review the methods employed in previous studies are critically analyzed and the utility of supply-side ecology for designing conservation and management plans is debated. The return of the larvae to the coast heavily depends on their swimming speed and vertical distribution in the water column. Retention of larvae near the shore seems to be recurrent and should be more deeply surveyed. Many studies failed to find strong correlations between larval supply, settlement and recruitment probably due

to methodological issues. However, other factors concerning the physiological status of the larvae and their behavior while picking a settlement substrate that are important in the small scale may account for the lack of correlation. Few studies made use of multiple working hypotheses that would allow evaluating the relative relevance of different pre-settlement factors for the community structure in rocky shores. Most studies that actually measured larval supply, dispersal and settlement were done in temperate regions. Understanding of the mechanisms driving larval transport and how the different populations in the rocky shores interconnect will certainly prove fundamental for designing adequate conservation and management plans.

**Keywords:** Supply-side ecology, rocky shore, settlement substrate, larval transport, conservation.

## INTRODUÇÃO

Historicamente, os costões rochosos e em especial os ambientes entremarés têm sido de grande interesse em estudos ecológicos. Além de fácil acesso, os costões possuem gradientes ambientais em pequenas escalas espaciais que determinam padrões de zonação vertical dos organismos bentônicos (Stephenson & Stephenson 1949), tornando esses locais importantes para o desenvolvimento de trabalhos observacionais, manipulativos e experimentais. Esses ambientes permitiram entender padrões e processos ecológicos que, muitas vezes, foram estendidos a outras áreas da ecologia (Underwood 2000).

A maioria dos organismos que habitam costões rochosos possui ciclos de vida complexos, envolvendo uma fase adulta bentônica e uma fase larval planctônica. Dos 31 filos animais presentes em ambientes marinhos, aproximadamente 23 apresentam desenvolvimento indireto a partir de larvas que diferem dos adultos em tamanho, forma, habitat, nutrição e/ou mobilidade (Young 2002). As larvas dos invertebrados marinhos podem permanecer no estágio planctônico desde horas até semanas. Algumas espécies de ascídias, briozoários, esponjas e corais, por exemplo, apresentam estágio planctônico com duração desde horas até menos de dois meses, cirripédios e bivalves de regiões temperadas levam entre quatro e seis semanas de desenvolvimento enquanto alguns poliquetos, bivalves, gastrópodes e decápodes desde vários meses até anos (Levin & Bridges 1995). Independente do tempo de permanência no plâncton, organismos com ciclos bifásicos apresentam uma transição entre a fase planctônica e bentônica que envolve uma série de rápidas e drásticas mudanças morfológicas, fisiológicas e comportamentais chamadas de metamorfose (Thorson 1950, Young 2002). Os processos ecológicos que ocorrem durante a fase larval são chamados de processos prefixação ou

pré-assentamento e os que ocorrem após o estabelecimento definitivo no substrato são conhecidos como processos pós-fixação ou pós-assentamento.

Durante a década de 70, predominou a escola que explicava a estrutura das comunidades bentônicas por meio das interações competitivas pós-assentamento (ex. Connell 1961, ver revisão em Connell 1983, Schoener 1983). Posteriormente, a predação (Sih *et al.* 1985) e o distúrbio (Sousa 1984a, b) foram apontados como importantes fatores reguladores podendo, inclusive, diminuir o efeito de interações competitivas. Embora a fase larval seja fundamental para o desenvolvimento da população adulta, os estudos realizados até metade da década de 80 focalizaram processos ocorridos durante a fase bentônica. Provavelmente, os resultados obtidos por Connell (1961) mostrando que o assentamento larval tinha pouco efeito relativo aos fatores pós-assentamento na distribuição vertical dos cirripédios, minimizaram a atenção das pesquisas sobre a fase planctônica na estruturação das comunidades bentônicas (Morgan 2001). É possível que esse trabalho tenha sido realizado em locais com alta disponibilidade de larvas e intensidade de assentamento e, sendo assim, a mortalidade pós-assentamento adquiriu maior importância na definição dos padrões de abundância e distribuição vertical observados.

Porém, na década de 50, Thorson (1950) já havia proposto que a variabilidade espacial e temporal na quantidade de larvas na coluna d'água poderia exercer uma forte influência na quantidade de recrutas e, conseqüentemente, na abundância dos indivíduos adultos de populações que compõem a comunidade de costões rochosos. Contudo, medições do suprimento de larvas tornaram-se mais comuns nos estudos sobre recrutamento quando Gaines *et al.* (1985) e Gaines & Roughgarden (1985) identificaram uma correlação entre a disponibilidade de larvas na coluna d'água de uma espécie de cirripédio com

a distribuição e abundância de suas populações bentônicas. Posteriormente, Lewin (1986) chamou de ecologia do suprimento larval (*Supply-side ecology*) o conjunto dos processos pré-fixação que modificam o suprimento de larvas. Vários autores consideram que a teoria da ecologia do suprimento larval (ESL) não representou nenhuma inovação para a ciência devido ao trabalho que já tinha sido publicado por Thorson (1950) (Underwood & Fairweather 1989, Grosberg & Levitan 1992). Não obstante, Young (1987) reconheceu que, apesar de Lewin (1986) ter introduzido uma idéia já existente mas pouco explorada, ele incentivou a incorporação dos processos pré-assentamento no estudo da dinâmica das populações bentônicas.

Como mostra a Figura 1, nos últimos 20 anos o crescente interesse nos fatores pré-fixação levou a um incremento no número de pesquisas e publicações relacionadas ao assentamento larval e ESL. Devido às divergências existentes entre as terminologias

relacionadas à ESL e recrutamento, são listados na Tabela I os conceitos e o significado que serão considerados durante esta revisão.

Revisões sobre ESL foram realizadas por Underwood & Fairweather (1989), Underwood & Keough (2001), Fraschetti *et al.* (2003) e Levin (2006). Estes autores focaram diferentes aspectos tais como: as conseqüências de variações do recrutamento em comunidades bentônicas marinhas, em especial de regiões de entremarés, diferenças entre comunidades de substrato consolidado e não consolidado e dispersão das larvas, respectivamente. Em 39 artigos revisados por Menge & Farrell (1989), poucos estudos encontraram uma relação consistente entre o recrutamento e a estrutura da população adulta. Poucos destes estudos mediram diretamente o suprimento de larvas e seu efeito no recrutamento, embora vários deles considerassem que a variabilidade no suprimento larval pudesse ser um dos fatores causais

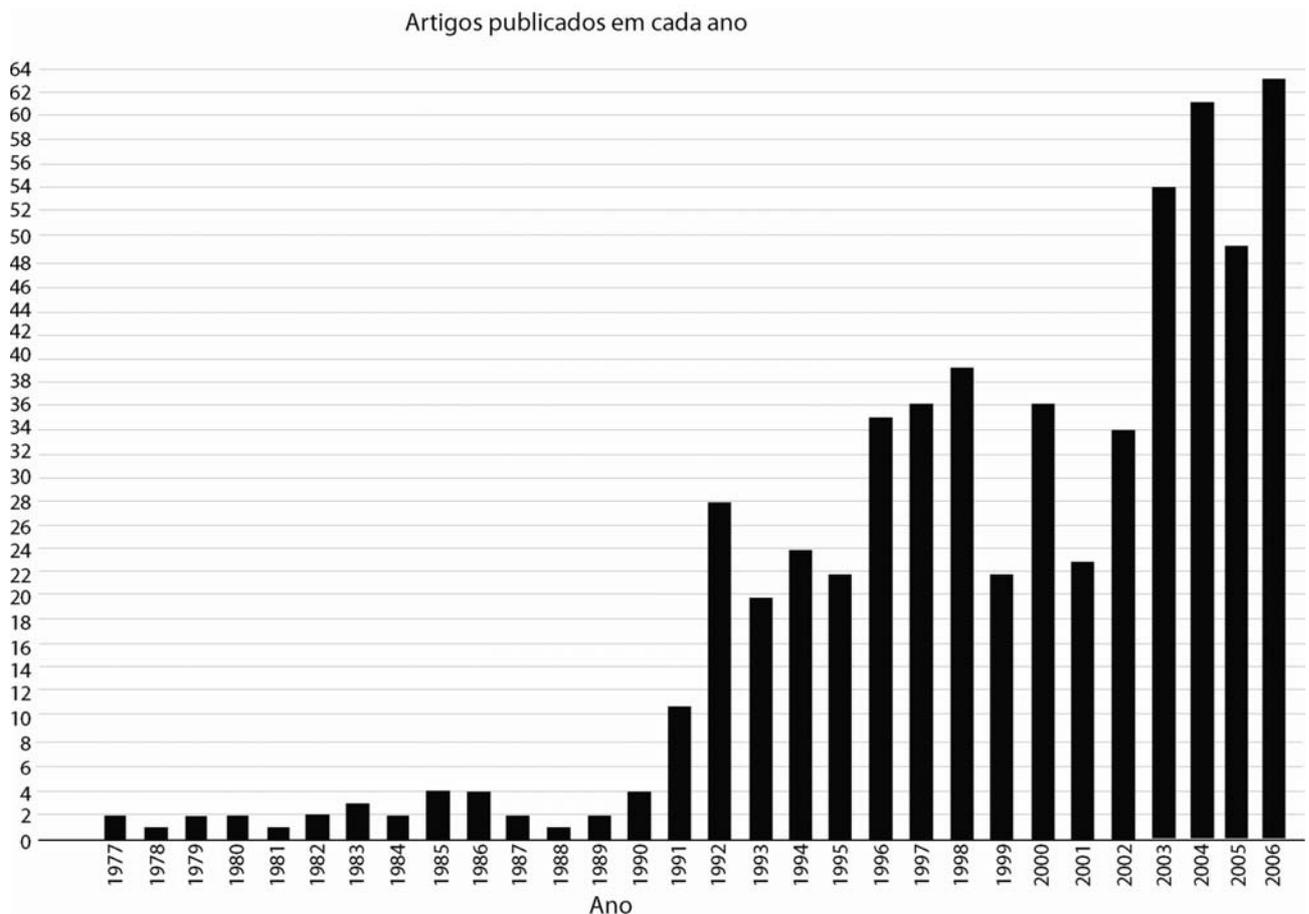


Figura 1. Número de artigos publicados por ano durante o período de 1972-2006 que contém o termo *larval settlement* (assentamento de larvas) no título ou resumo. A pesquisa foi realizada na base de dados da *Web of Science*.

Figure 1. Yearly number of published articles between 1972-2006 with "larval settlement" in title or abstract. Results obtained from *Web of Science website*.

Tabela I. Definições da terminologia utilizada na revisão (obs.: as citações não necessariamente indicam o autor que introduziu o termo e sim a referência onde pode ser encontrada uma definição amplamente utilizada).

Table I. Entries for the terminology employed throughout the present review. Note: references given may lead to terminological explanations and not to sources using them for the first time.

Termo	Conceito	Referência
Larva	Devido às diferentes histórias de vida dos invertebrados, a definição deste termo muda dependendo do enfoque (morfológico, evolutivo, ecológico). A definição ecológica será utilizada: "A larva é um estágio pós-embrionário do ciclo de vida que difere morfológicamente do adulto e tem a capacidade de locomoção independente".	Young 2000
Assentamento	Fenômeno biológico que compreende duas fases. A primeira inclui o comportamento de busca pelo local para fixação e a segunda é a fixação permanente no substrato, envolvendo a metamorfose.	Rodríguez <i>et al.</i> 1993
	Neste trabalho será considerado como processo de assentamento até 24 horas após o contato com o substrato já que, dependendo da espécie em estudo, este assentamento pode levar minutos ou horas.	Connell 1985
Recrutamento	Ingresso na comunidade bentônica de um indivíduo que tenha sobrevivido até um tamanho específico após o assentamento, sem ter chegado à fase adulta. Geralmente é definido pelo próprio pesquisador de acordo às características da espécie em estudo, tais como: estratégia de vida (r e K), longevidade e taxa de crescimento.	Booth & Brosnan 1995
Eventos pré-assentamento	Produção, sobrevivência, dispersão, comportamento da larva na coluna de água (ex. migração vertical). São aqueles eventos que alteram o suprimento de larvas na coluna de água.	Fraschetti <i>et al.</i> 2003
Eventos pós-assentamento	Processos que acontecem uma vez que a larva tenha se fixado definitivamente ao substrato. Inclui interações com conspecíficos (estímulos químicos, interferência, competição), com outras espécies (predação, competição, facilitação) ou com fatores físicos (fluxo d'água) até o indivíduo ser considerado recruta (neste estudo, após 24 horas).	Fraschetti <i>et al.</i> 2003
Eventos pós-recrutamento	Fatores como distúrbios físicos (hidrodinamismo) ou biológicos (limitação por alimento, interações com conspecíficos, predação, competição). A atuação destes fatores depende da definição de "recrutamento" dada pelo pesquisador sendo, portanto, muitas vezes difícil distinguir eventos pós-recrutamento dos eventos pós-assentamento.	Olafsson <i>et al.</i> 1994
Limitação por recrutamento	A abundância de indivíduos nas populações adultas é determinada pela taxa de chegada de larvas ou propágulos.	Chesson 1988
Ecologia do suprimento larval (Supply-side ecology)	Efeito do suprimento de larvas ou propágulos na entrada de novos indivíduos na população (ou comunidade).	Lewin 1986

da falta de relação (Connell 1985, Raimondi 1990, Menge 1991, Jenkins *et al.* 2000, Wing *et al.* 2003, Forde & Raimondi 2004). Recentemente, Underwood & Keough (2001) salientaram a necessidade de considerar predições que considerem o número de indivíduos que chegam ao ambiente (suprimento) e não simplesmente assumir que este fator não é variável ou então altamente previsível. Durante os últimos anos, o aumento de estudos da dinâmica das larvas na coluna d'água visa explicar sua relação com o assentamento, recrutamento e com a variação espacial e temporal das populações adultas (revisões: Todd 1998, Levin 2006). Entender essas relações e o seu grau de variabilidade pode ajudar a aplicar

estes conceitos em planos de manejo e conservação de ambientes costeiros (Fairweather 1991). Por isso, os objetivos desta revisão são: 1) examinar as principais informações publicadas sobre os processos oceanográficos que ocasionam a variabilidade espacial e temporal do suprimento de larvas nas regiões costeiras (transporte, dispersão, retenção); 2) analisar os fatores que influenciam o assentamento larval (qualidade fisiológica e comportamento da larva, substrato); 3) avaliar os resultados encontrados nas últimas duas décadas sobre a relação entre suprimento larval, assentamento e estrutura das populações na sua fase adulta em costões rochosos; 4) discutir brevemente a incorporação do conceito

de ecologia do suprimento larval no estudo das invasões biológicas, no manejo e na conservação de ecossistemas marinhos. Esta revisão será focalizada nos padrões e processos encontrados em comunidades de invertebrados de costões rochosos.

### **VARIABILIDADE NO SUPRIMENTO LARVAL: DISPERSÃO E TRANSPORTE PARA ÁREAS COSTEIRAS**

Segundo Todd (1998), o potencial de dispersão de uma larva é muitas vezes inferido a partir do tempo e tipo de desenvolvimento. Larvas planctotróficas podem ser transportadas a maiores distâncias já que, normalmente, permanecem mais tempo na coluna d'água até se tornarem competentes. Já as larvas lecitotróficas, que dependem das reservas internas e normalmente sofrem metamorfose em poucos minutos ou dias, teriam menor potencial de dispersão. Independente do tipo de desenvolvimento, uma vez liberadas na coluna d'água as larvas ficam expostas a diferentes fluxos de água, laminares e turbulentos. Metaxas (2001) expôs que o estudo do transporte por fluxos laminares tem predominado nos estudos de dispersão, porém, fluxos turbulentos podem ser importantes e menos determinísticos. Frente a um mesmo regime de fluxo turbulento, duas partículas podem permanecer paralelas, convergir ou divergir completamente. Pouco se conhece sobre o comportamento da larva frente a este tipo de fluxo e deveria ser mais estudado.

As larvas podem ser transportadas para regiões afastadas da costa por processos chamados de transporte *offshore* (Shanks 1995), e posteriormente retornar em diferentes pulsos para áreas costeiras por processos de transporte *onshore* (Pineda 2000), ou ficar retidas em regiões próximas à costa (ex. Wing *et al.* 1998). A força de atuação de cada um destes processos dependerá das condições oceanográficas e do comportamento de natação da larva tanto em direção horizontal quanto vertical (Shanks 1995, Young 1995, Pineda 2000) e, em conjunto, definirão o suprimento de larvas em uma determinada região. A falta de correlação positiva entre esforço reprodutivo e intensidade de assentamento ou recrutamento em um determinado local pode estar relacionada à mortalidade ou à dispersão das larvas que são transportadas para outras regiões e não retornam ao local de origem para o assentamento. A

partir destas observações, as populações marinhas são consideradas como 'abertas', existindo constante troca de larvas e propágulos entre regiões (Caley *et al.* 1996), sendo influenciadas por fatores oceanográficos que atuam no transporte e dispersão (Levin 2006). Uma revisão realizada por Shanks (1995) aborda o efeito de diferentes condições oceanográficas sobre o transporte e dispersão das larvas e o comportamento destas que poderia maximizar a oportunidade de chegar a locais apropriados para o assentamento. Diferentes formas de locomoção conferem às larvas diferentes velocidades de natação, por exemplo, as larvas ciliadas se movimentam a velocidades da ordem de milímetros por segundo (Chia *et al.* 1984). Velocidades desta magnitude, e em ausência de fortes fluxos turbulentos, permitem às larvas migrarem verticalmente na coluna d'água, mas não são suficientes para vencer a velocidade de correntes costeiras (com velocidade da ordem de centímetros por segundo). Portanto, Shanks (1995) considerou que a dispersão entre áreas seria passiva e não estaria modificada pela natação da larva no fluxo horizontal. Por outro lado, tem sido observada a capacidade das larvas de controlar a posição vertical na coluna d'água o que permite evitar predadores, aperfeiçoar o comportamento alimentar (incrementando qualidade e/ou quantidade), e permanecer expostas a diferentes fluxos horizontais que predominam nas diferentes profundidades. Isto aumentaria ou diminuiria a dispersão (Young 1995) e o retorno às áreas costeiras para o assentamento (Pineda 1994, Wing *et al.* 1998).

Diferentes condições oceanográficas determinam a escala de dispersão das larvas de uma população. O transporte de larvas a distâncias entre 100 e 1000km ao longo da costa é favorecido por correntes marinhas (Roughgarden *et al.* 1988). Características da linha de costa (irregularidades, bacias, enseadas, penínsulas) interferem no padrão de circulação e favorecem a formação de giros e frentes, processos que podem modificar a emigração e imigração de larvas ou favorecer a retenção em regiões próximas à costa (McCulloch & Shanks 2003). Muitos estudos têm se focalizado nos processos de transporte horizontal principalmente de larvas de caranguejos e peixes, em direção ao mar aberto (*offshore*) (ex. Epifânio & Garvine 2001). Porém, Pineda (2000) enfatizou a necessidade de considerar também o transporte *onshore* de menor escala e as características oceano-

gráficas (ressurgência/subsidência, frentes, correntes internas, maré) próximas à costa que favorecem o retorno das larvas.

Para onde as larvas vão? Esta pergunta predominou no antigo paradigma dos estudos sobre dispersão. Hoje, esse paradigma está mudando para o estudo dos mecanismos e processos que explicam a origem geográfica das larvas, ou seja, respostas à pergunta: de onde as larvas vêm? (Levin 2006). Processos oceanográficos que favorecem a concentração e retenção de larvas em regiões próximas à costa podem ajudar a retornar as larvas competentes que recrutariam nos locais de origem (*self-recruitment*). Levin (2006) revisou recentemente estudos realizados sobre dispersão e concluiu que os processos de retenção são comuns e as populações são geneticamente menos abertas do que era esperado dentro do paradigma anterior.

#### *EFEITO DE PERÍODOS DE RESSURGÊNCIA E SUBSIDÊNCIA NO TRANSPORTE DE LARVAS*

O efeito de ressurgência vs. subsidência no transporte de larvas tem sido amplamente estudado na costa de Califórnia e mais recentemente na costa do Chile (Roughgarden *et al.* 1988, Garland *et al.* 2002, Poulin *et al.* 2002, Menge *et al.* 2003, Wing *et al.* 2003, Navarrete *et al.* 2005, Shanks & Brink 2005). O padrão esperado é um transporte de advecção para fora da costa durante períodos de ressurgência (Roughgarden *et al.* 1988) e em direção à costa em períodos de subsidência (Farrell *et al.* 1991). Persistência de longos períodos de ressurgência pode levar à perda de larvas que não conseguem voltar para os locais de assentamento (Connolly & Roughgarden 1999). Estes fatores, quando associados com grandes correntes, como no caso da corrente de Califórnia, podem favorecer o transporte de larvas para regiões distantes (neste caso, mais de centenas de quilômetros em direção ao equador) (Roughgarden *et al.* 1988). Padrões diferentes têm sido encontrados em relação à dispersão ou retenção de larvas por fenômenos de ressurgência dependendo do local e grupo taxonômico em estudo. Por exemplo, Wing *et al.* (2003) encontraram relação positiva entre períodos de ressurgência e o assentamento de alguns grupos de decápodes, enquanto o assentamento de ouriços e outros decápodes foi mais intenso em períodos de subsidência. Estes autores não estimaram diretamente

a abundância de larvas na coluna d'água e podem ter subestimado a disponibilidade, pois mensuraram o recrutamento (coletas semanais) em coletores artificiais. Outro exemplo é o trabalho de Narvaez *et al.* (2006) que não encontraram correlação positiva do transporte de larvas em direção à costa com períodos de subsidência, sendo que eventos pouco frequentes onde foram registradas maiores temperaturas da água e o desaparecimento da termoclina tiveram alta correlação com o assentamento larval.

Os efeitos e a intensidade destes processos podem mudar por eventos de *El Niño* (Connolly & Roughgarden 1999, Wing *et al.* 2003). Em uma ampla escala espacial, foi registrado um aumento do recrutamento durante anos de *El Niño* no norte e centro da costa da Califórnia. Mudanças na intensidade dos ventos, que diminuíram a intensidade da ressurgência, promoveram a maior retenção das larvas e o transporte destas em direção à costa gerando um alto recrutamento.

Recentemente, tem sido demonstrada a capacidade das larvas de permanecer em regiões próximas à costa, independente da intensidade de ressurgência (Poulin *et al.* 2002). Shanks & Brink (2005) propuseram um modelo pelo qual a natação contra o fluxo vertical predominante, inclusive de larvas que não têm uma grande capacidade natatória (bivalves), permitiria às larvas permanecerem perto da costa. Os autores salientaram a importância de realizar cuidadosas amostragens sobre distribuições verticais das larvas em vez de assumir que estas sempre serão transportadas para fora da costa em períodos de ressurgência.

#### *FRENTES: CONCENTRAÇÃO DE LARVAS E TRANSPORTE EM DIREÇÃO À COSTA*

##### *Frentes formadas por efeito da ressurgência*

Uma frente é a manifestação na superfície do encontro de duas massas d'água de características diferentes apresentando correntes convergentes que fluem de um ou ambos os lados da frente. Estas áreas podem atuar como barreiras para a dispersão das larvas tanto para fora da costa quanto em direção à costa (Shanks 1995). A formação de frentes pode ser favorecida pela interação de características topográficas, hidrodinâmicas e oceanográficas determinadas pela predominância de ventos.

A formação de frentes e vórtices durante períodos de ressurgência pode favorecer a concentração de alguns grupos de larvas que são transportadas em direção ou ao longo da costa durante períodos de ‘relaxamento’ da ressurgência (Wing *et al.* 1998, Shanks *et al.* 2002). O grau de retenção ou dispersão dos diferentes organismos dependerá do comportamento de natação e migração vertical que modificará a sua localização vertical em relação à frente. Shanks *et al.* (2002) propuseram um modelo de transporte de larvas em uma frente em propagação em direção da costa (Figura 2). Larvas que não apresentam preferência por diferentes profundidades ou orientação vertical não serão concentradas nem transportadas pela frente. Larvas que se distribuem em zonas próximas à superfície e com capacidade de natação suficiente para nadar contra o fluxo em direção ao fundo, estarão concentradas em ambos os lados do frente (A ou B na Figura 2). Já as larvas que não são capazes de nadar contra o fluxo, estarão concentradas nas regiões mais profundas onde predomina água de baixa densidade (C na Figura 2).

McCulloch & Shanks (2003) observaram a formação de uma frente ao longo da entrada de uma pequena baía na costa da Califórnia em períodos com predominância de ventos de direção noroeste que favorecem eventos de ressurgência. A frente atuou como barreira para a dispersão em direção à costa das larvas de mitilídeos, entretanto não representou uma barreira para cipris. As larvas cipris ficaram mais concentradas na linha da frente e em períodos de subsidência foram transportados pela frente que se movimentou em direção à costa, promovendo consequentemente pulsos de assentamento nos costões. A uma escala espacial maior, os autores propuseram

que áreas da costa sem a presença de frente, que estão compreendidas entre as enseadas, poderiam ter taxas de assentamento menores e possivelmente com menor variabilidade. Assim, a linha da costa, em maior escala, seria um mosaico com áreas que recebem pulsos de grande assentamento (em presença de frente) e outras com padrão inverso (McCulloch & Shanks 2003). Por outro lado, a duração destas condições em cada local e o tempo de desenvolvimento das larvas de diferentes espécies podem determinar que algumas larvas não consigam sobreviver até a frente dissipar ou aproximar-se da costa, diminuindo a taxa de assentamento das espécies durante estes períodos.

*Frentes associadas ao movimento de massas d’água mais densa (internal tidal bore warm fronts)*

Este processo oceanográfico costeiro, que acontece em uma escala espacial pequena, tem sido proposto como um mecanismo diferenciado de retenção e transporte em direção à costa de larvas neustônicas (Pineda 1994) e das distribuídas em toda a coluna d’água (Pineda 1991). O deslocamento da termoclina para regiões menos profundas da coluna d’água induziria os movimentos internos das massas d’água e o transporte das larvas. Assim, a variabilidade espacial do assentamento larval registrado ao longo da costa poderia estar relacionado à variabilidade na intensidade da estratificação da coluna d’água, onde locais com maior estratificação apresentariam maior assentamento (Pineda & Lopez 2002, Ladah *et al.* 2005). A alternância entre água fria e quente promove a formação de frentes de água quente que se movimentam em direção à costa (Pineda 1994). Este dinâmico e complexo mecanismo de

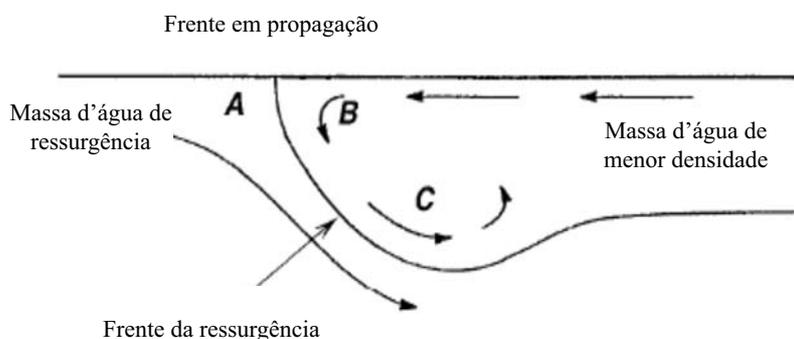


Figura 2. Propagação de uma frente em direção à costa. As larvas meroplânctônicas podem estar concentradas em diferentes regiões da frente A, B ou C. Extraído e adaptado de Shanks *et al.* (2002).

*Figure 2. Propagation of an onshore current front. Meroplanktonic larvae may concentrate in different regions of A, B or C. Based on Shanks et al. (2002).*

transporte periódico de larvas está sendo estudado, principalmente na costa da Califórnia (Pineda 1991, 1999) e, mais recentemente no centro do Chile (Vargas *et al.* 2004).

Os estudos acima citados demonstraram que um mesmo processo oceanográfico pode causar diversos padrões de dispersão para diferentes grupos taxonômicos (os mais estudados: cirripédios e mitilídeos). O que acontecerá com a distribuição das larvas e a taxa de assentamento de outros grupos de organismos? Para explicar melhor a dinâmica das comunidades dos costões rochosos é necessário incluir outras espécies, além de mitilídeos e cirripédios, nas análises de dispersão. Por outro lado, Pineda (2000) recomenda o estudo dos processos oceanográficos costeiros de menor escala por meio de observações de cada sistema em particular sem tentar importar modelos que explicam o transporte em uma maior escala espacial (mesoescala).

#### **FATORES QUE INFLUENCIAM A ESCOLHA DO SUBSTRATO PARA O ASSENTAMENTO**

Uma vez que a larva é transportada até áreas costeiras e entra em contato com o substrato, fatores que atuam em uma escala espacial pequena adquirem relevância para o assentamento (Rodríguez *et al.* 1993). O assentamento será influenciado por: 1) a qualidade fisiológica da larva (conteúdo energético, competência) (Jarret & Pechenik 1997), e 2) o comportamento da larva frente a estímulos tais como: fluxo d'água, tipo de substrato e textura (Wethey 1986, Abelson & Denny 1997, Walters *et al.* 1999, Pineda *et al.* 2002, Todd 2003), sinais químicos (Tamburri *et al.* 1996, Wright & Boxshall 1999, Steinberg *et al.* 2002), biofilme (Miron *et al.* 1999, Thiyagarajan *et al.* 2006), composição da comunidade residente (Osman & Whitlatch 1995, Jenkins & Hawkins 2003), presença de conspecíficos (Toonen & Pawlik 1994, Keough 1998).

#### **A QUALIDADE FISIOLÓGICA DA LARVA E SUA IMPORTÂNCIA NO ASSENTAMENTO**

A capacidade de crescimento e sobrevivência de indivíduos na fase juvenil tem sido atribuída frequentemente a fatores extrínsecos tais como disponibilidade de alimento, fatores físicos, competição e

predação (Grosselin & Qian 1997). Porém, trabalhos recentes demonstraram que características intrínsecas das larvas tais como a condição fisiológica e conteúdo energético podem modificar: 1) o comportamento de busca de substrato para o assentamento (Miron *et al.* 1999, Toonen & Pawlik 2001), 2) o sucesso durante a metamorfose (Toonen & Pawlik 2001) e 3) a sobrevivência dos recrutas (Jarret & Pechenik 1997, Jarret 2003). Em condições de laboratório, foi demonstrado que o conteúdo orgânico de cipris (larvas competentes para o assentamento) da espécie *Semibalanus balanoides* e a capacidade de crescimento dos juvenis produzidos variaram em uma escala temporal curta (poucos dias dentro da mesma estação reprodutiva). Larvas liberadas ao longo da estação reprodutiva não gerariam juvenis de mesma qualidade, ou seja, com igual capacidade de crescimento e sobrevivência (Jarret & Pechenik 1997). A qualidade fisiológica pode estar determinada por fatores que atuam desde a produção (e qualidade) de ovos pelos adultos (Toonen & Pawlik 1994), a disponibilidade de alimento durante a fase larval no caso de larvas planctotróficas (Pechenik *et al.* 2002), até a quantidade de tempo que a fase planctônica é estendida devido à falta de condições adequadas para a fixação e metamorfose (Marshall & Keough 2003, Pechenik 2006). O estudo com larvas de Cirripedia realizado por Miron *et al.* (1999) em campo revelou que a condição fisiológica das larvas cipris diminui ao longo do tempo, possivelmente pelo fato destas não se alimentarem neste estágio final de desenvolvimento, o que as leva a consumir gradualmente suas reservas energéticas. Considerando os ambientes marinhos como sistemas abertos (Caley *et al.* 1996), diferenças na qualidade das larvas podem também ter uma base genética já que o *pool* de larvas presentes numa área pode ser a soma de larvas transportadas desde populações de diferentes regiões (Bertness & Gaines 1993).

Por outro lado, foi proposta a existência de uma relação positiva entre a condição fisiológica e o local de assentamento (comportamento seletivo). Larvas com maior conteúdo energético se assentaram em locais mais favoráveis, o que aumenta a probabilidade de sua sobrevivência pós-assentamento. A condição fisiológica (medida como quantidade de lipídios) de cipris recém fixados de *S. balanoides* diminuiu com o aumento do nível de entremarés: regiões baixas contêm os indivíduos de melhor qualidade

fisiológica (Miron *et al.* 1999). A relação positiva entre qualidade fisiológica das larvas (fator interno) e o crescimento dos juvenis encontrada em laboratório pode ser modificada por fatores externos observados em condições de campo tais como variações de temperatura e suprimento de alimento. Jarret (2003) encontrou que cipris de diferentes coortes diárias (ao longo da estação reprodutiva) apresentaram qualidade fisiológica decrescente. Em condições controladas de laboratório, a taxa média de crescimento dos juvenis se relacionou positivamente com a qualidade fisiológica dos cipris, sendo maior para as primeiras coortes e diminuindo nas últimas coortes da estação

reprodutiva. O padrão é diferente para juvenis que cresceram em condições naturais, havendo um maior crescimento para juvenis das coortes intermediárias, evidenciando a importância de fatores externos ambientais (Jarret 2003).

A qualidade fisiológica das larvas pode ser influenciada pelo transporte e dispersão para regiões afastadas da costa. Para larvas planctotróficas, este transporte beneficiará o desenvolvimento e qualidade das larvas dependendo da disponibilidade e qualidade do alimento nessas regiões (Boiron-Métairon 1995). As larvas podem ser forçadas a retardar a metamorfose até elas conseguirem retornar aos locais de assentamento e isto

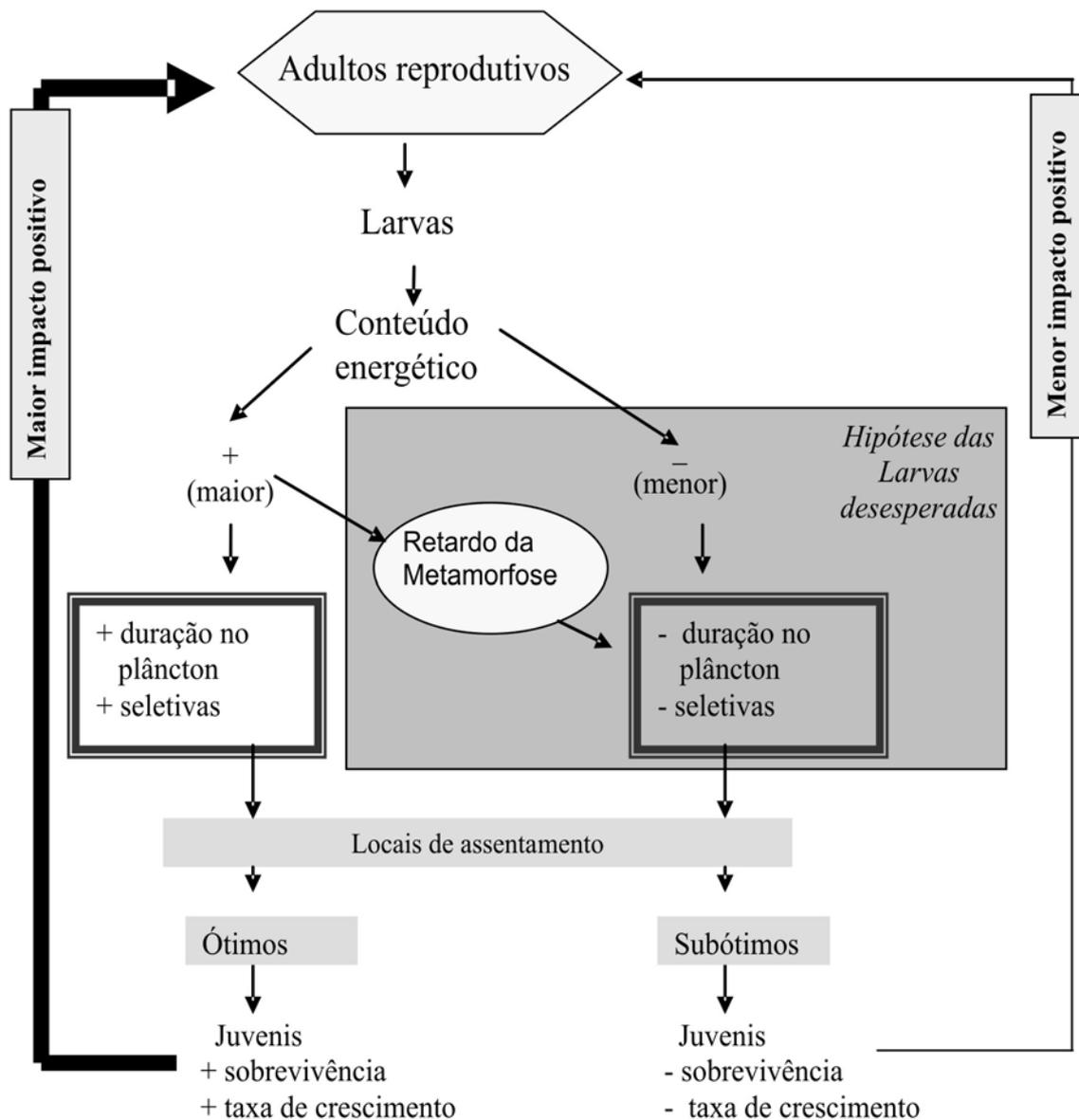


Figura 3. Esquema do efeito da qualidade fisiológica de larvas lecitotróficas na sobrevivência e taxa de crescimento dos juvenis após o assentamento e na população adulta.

Figure 3. Schematic representation of the effects of the physiological condition of lecitrophic larvae on the juvenile survivorship and growth rates after settlement, and on the adults.

poderia diminuir o crescimento dos recrutas (Pechenik *et al.* 1993, Wendt 1996). Para poder completar a metamorfose com sucesso, é necessária uma quantidade mínima de reserva de energia que varia para diferentes espécies. Por exemplo, para *S. balanoides*, a metamorfose fica comprometida com reservas abaixo de ~13µgC/cipris, (Jarret, 2003). Este fato pode ter diversos impactos na dinâmica das populações de espécies que possuem larvas com diferentes tempos de desenvolvimento e nutrição (lecitotróficas, planctotróficas, planctotróficas facultativas) (Miller 1993).

A hipótese das 'larvas desesperadas' ('*desperate larva*' hypothesis) postula que, conforme aumenta a idade da larva, elas se tornam menos seletivas quanto ao local de assentamento (Toonen & Pawlik 1994). Esta hipótese estimulou estudos que avaliam, em uma maior escala espacial, a relação entre condição energética de larvas e a capacidade de dispersão e, em menores escalas, a relação da condição energética com a seleção do local e substrato para fixação. Para algumas espécies que possuem larvas lecitotróficas, foi demonstrado que variações intra-específicas no tamanho da larva (utilizado como um indicativo da quantidade de reservas energéticas) pode resultar em diferentes períodos de vida planctônica e padrões de seleção do local para o assentamento. Marshall & Keough (2003) observaram que larvas menores fixaram rapidamente e foram menos seletivas que as maiores. Assim, larvas maiores têm maior capacidade de natação, ficam mais tempo no plâncton e são mais seletivas quanto ao substrato para o assentamento, o que indiretamente incrementa o potencial de dispersão e o sucesso como juvenis (Figura 3). Porém, se for impedida a fixação e retardada a metamorfose, as larvas maiores ficam também 'desesperadas' e menos seletivas quanto ao substrato para o assentamento (Marshall & Keough 2003).

Para larvas planctotróficas, não foi encontrado um padrão claro entre conteúdo energético e seletividade de substrato para fixação. Larvas de poliquetos com períodos de inanição (*starvation*) foram menores que as larvas alimentadas e perderam a capacidade de chegar aos estágios finais de desenvolvimento (competência larval). Porém, estas larvas retiveram a capacidade de se tornarem competentes quando alimentadas novamente e não diminuíram a capacidade seletiva de substrato (Toonen & Pawlick 2001). Entretanto, Tremblay *et al.* (2007), em

experimentos de campo, detectaram uma diminuição da seletividade pelo substrato em cipris mais velhas (retardo da metamorfose) que continham menor conteúdo energético.

A relação entre a condição fisiológica das larvas disponíveis na coluna d'água com a distribuição, abundância e sobrevivência da fase bentônica deve ser incorporada em estudos que buscam entender a dinâmica das comunidades.

#### CARACTERÍSTICAS DO SUBSTRATO, SINALIZAÇÃO QUÍMICA E BIOLÓGICA

Para uma larva que está procurando o local para seu assentamento, o substrato é um complexo mosaico de sinais químicos e biológicos com diferente heterogeneidade física. Formatos diferentes do substrato (áreas planas, com depressões ou elevações) geram diferentes fluxos que podem modificar o assentamento (Abelson & Denny 1997). Jenkins & Hawkins (2003) observaram que a presença de macroalgas constituiu uma barreira física que limitou o acesso ao substrato das larvas cipris, entretanto, podem criar um microhabitat favorável para o assentamento de larvas de mitilídeos (Hunt & Scheibling 1996). Por outro lado, organismos que já estão presentes no substrato podem influenciar na escolha ativa da larva por meio de sinais químicos. Embora um crescente número de estudos demonstre que as larvas reconhecem substratos colonizados por biofilmes de diferente composição, idades e ambientes (sublitoral vs. entremarés), a resposta da larva depende da espécie em estudo. Microfilmes com maior tempo de colonização (maior idade) podem facilitar o assentamento de alguns poliquetos (Qian 1999) e bivalves (Bao *et al.* 2007) ou inibir o assentamento de alguns cirripédios (Olivier *et al.* 2000, Tremblay *et al.* 2007) e briozoários (Dobretsov & Qian 2006). Alguns estudos recentes mostraram que os compostos extracelulares produzidos por alguns dos organismos que compõem o biofilme induzem ou inibem o assentamento (Lam *et al.* 2005). Um dos poucos estudos que avaliou em campo, a presença de diferentes tipos de biofilme (em relação a sua composição específica) simultaneamente ao suprimento de larvas, objetivou conhecer o grau de importância de cada um destes fatores em definir a distribuição e abundância de populações adultas

de cirripédios (Miron *et al.* 1999). Estes autores encontraram que a presença de certas espécies de diatomáceas, características de diferentes alturas da região entremarés, pode estimular ou inibir o assentamento de cipris e este reconhecimento serve para evitar a fixação em zonas mais desfavoráveis (sujeitas à maior dessecação ou estresse térmico) para a posterior sobrevivência dos recrutas. Neste caso, maior intensidade de assentamento aconteceu em zonas baixas da região entremarés, que estão menos sujeitas aos fatores ambientais adversos. Thyjagarran *et al.* (2006) observaram uma forte preferência na fixação de cipris da espécie *Balanus trigonus* em substrato com biofilme característico do sublitoral, enquanto eles não evidenciaram nenhuma preferência para o biofilme originário de ambientes de entremarés. A escolha da larva por estes biofilmes explicaria a distribuição vertical da espécie.

O comportamento de assentamento agregado de muitos organismos poderia estar relacionado ao aumento da probabilidade de encontro com outros indivíduos para reprodução ou à escolha de habitats favoráveis para a própria sobrevivência. Indivíduos adultos da mesma espécie, residentes no local de assentamento, ou substâncias químicas originárias de conspecificos que podem ser absorvidas pelo substrato, parecem estimular o assentamento das larvas de algumas espécies (Qian 1999, Wright & Boxshall 1999). Já, a presença de recrutas parece não exercer efeito direto no assentamento de subseqüentes indivíduos de várias espécies de invertebrados (Keough 1998), mas estudos que incluam outras espécies de diferentes grupos devem ser realizados para obter resultados mais conclusivos. Tem sido observada variação intraespecífica no comportamento de assentamento agregado em larvas do poliqueta *Hydroides dianthus*. Enquanto algumas larvas deste poliqueta recrutaram em forma agregada, uma baixa proporção das larvas liberadas na estação reprodutiva não apresentou comportamento de agregação, o qual aumentou a dispersão das larvas e a colonização de novos locais (Toonen & Pawlik 1994).

Futuros estudos devem focalizar o efeito da interação entre tipo de substrato (heterogeneidade, composição química etc.), fluxo de água, biofilme e presença de outros indivíduos (da mesma espécie ou de outras espécies) na escolha do substrato para o assentamento larval.

## ÁREAS COM MAIOR QUANTIDADE DE LARVAS TÊM MAIS RECRUTAS E ADULTOS?

Conhecer os fatores que influenciam a variabilidade espacial e temporal observada nas comunidades bentônicas tem sido uma das questões centrais de estudos ecológicos. Mas quais são as relações já encontradas entre suprimento de larvas, assentamento, recrutamento e abundância de adultos? Vários processos atuam em cada uma destas etapas até definir o padrão populacional observado, porém a intensidade desses processos pode ser altamente variável no espaço e no tempo. Embora vários trabalhos tenham estudado o recrutamento das espécies nos costões rochosos, poucos têm incorporado medições diretas do suprimento de larvas. Na Tabela II estão listados estudos que incorporaram alguma medida de suprimento larval (concentração de larvas, concentração de larvas + transporte) e sua relação com o assentamento ou recrutamento dos organismos de costões rochosos. Algumas conclusões gerais podem ser extraídas desta tabela.

### ORGANISMOS UTILIZADOS COMO MODELO

A maioria dos trabalhos utilizou uma única espécie como organismo modelo ou, no máximo, duas espécies taxonômicamente relacionadas. Este fato, já ressaltado por Todd (1998), pode estar relacionado a uma maior precisão ao trabalhar com um tipo larval, já que muitas vezes as espécies de uma comunidade apresentam diferentes períodos reprodutivos ao longo do ano ou são de difícil identificação e quantificação (Caley *et al.* 1996). Como o desenho e a metodologia utilizada em estudos que incluem o estágio larval devem ser ajustados a uma alta frequência e intensidade de amostragem (intervalos curtos entre coletas), as pesquisas têm se concentrado nos períodos de maior produção larval do organismo modelo. Os cirripédios (em especial a espécie *S. balanoides*) têm sido os organismos mais frequentemente utilizados em estudos que tentam revelar o 'mistério' do acoplamento da fase planctônica com a bentônica e seu papel na dinâmica das populações. Trabalhos mais recentes estão começando a focalizar outros grupos, principalmente bivalves mitilídeos, equinodermos e crustáceos decápodes. Não foi encontrado nenhum estudo que avalie o assunto ao nível da comunidade de costões rochosos.

Tabela II. Estudos que avaliaram a relação suprimento larval / assentamento ou recrutamento em costões rochosos. Foram incluídos apenas aqueles estudos que quantificaram a abundância de larvas na coluna d'água com coletores passivos (sem incluir estudos que estimaram a abundância de larvas utilizando coletores que envolvem algum tipo de comportamento de fixação por parte da larva). L = concentração de larvas na coluna de água; A = assentamento (intervalo de medição menor ou igual à 24hs); R = recrutamento; Ad = adultos. Temp = temperado; Trop = tropical; Subtrop = subtropical; Bo = boreal; Pó = polar. (1) Trabalhos que utilizaram substrato natural para medir a taxa de assentamento larval.

Table II. Studies dealing with the relationship between larval supply and settlement or recruitment in rocky shores. We included only studies quantifying abundance of larvae in the water column using passive collectors (i.e. studies estimating abundance of larvae using collectors based on some kind of settlement behavior on part of the larvae were not included.) L = larval concentration in the water column; A = settlement (measured interval 24h or less); R = recruitment; Ad = adults; Trop = tropical; Subtrop = subtropical; Bo = boreal; Pó = polar; (1) = studies that employed natural substrate in measuring larval settlement.

Organismo modelo (espécie)	Clima	Medida de suprimento larval	Relação L / A / R / Ad		Referência
			Relação testada	Resultado	
<i>Balanus glandula</i> , <i>B. crenatus</i>	Temp	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / R / Ad	Relação entre a distribuição de larvas na coluna de água e a zonação dos adultos.	Grosberg 1982
<i>B. glandula</i>	Temp	Rede de plâncton e bomba	L / R	Correlação positiva entre concentração de larvas e fixação.	Gaines <i>et al.</i> 1985 <sup>(1)</sup>
<i>Semibalanus balanoides</i>	Temp	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / A / R / Ad	Correlação entre a concentração de larvas e a fixação em diferentes alturas da região entremarés	Minchinton & Scheibling 1991 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Armadilhas passivas "tipo tubo"	L / A	Correlação positiva	Yund <i>et al.</i> 1991 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Armadilhas passivas	L / A / R / Ad	Correlação positiva entre concentração de larvas e fixação.	Bertness <i>et al.</i> 1992 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Armadilhas passivas. Bomba de plâncton	L / A	Correlação positiva (quando considerada o suprimento estimado pelas armadilhas)	Gaines & Bertness 1993 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / A	Só foi encontrada correlação positiva a 4 metros de profundidade.	Miron <i>et al.</i> 1995
<i>Chthamalus challengeri</i>	Subtrop	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / R / Ad	Correlacionado só nas zonas superiores da região entremarés.	Apolinário 1999 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / A / R	Parcialmente correlacionado, só explicou 76% da variabilidade do assentamento na parte baixa da região entremarés.	Miron <i>et al.</i> 1999
<i>B. amphitrite</i>	Temp	Bomba de plâncton	L / A	Correlação positiva que explicou a distribuição vertical dos adultos. O resultado variou quando considerada uma escala temporal maior (1 semana)	Olivier <i>et al.</i> 2000

Intraclass Correlation

Continuação Tabela II

<i>Chamaesipho tasmantica</i>	Temp	Armadilhas passivas "tipo rede" em duas faixas da região entremarés.	L / A	Correlação positiva, mas o coeficiente foi baixo.	Jeffery & Underwood 2000 <sup>(1)</sup>
<i>Tetracilita stalaetifera</i> , <i>Chthamalus bisinuatus</i>	Trop	Coleta pontual de 150 litros de água desde o costão	L / A	Correlação positiva para <i>Tetracilita stalaetifera</i> , mas não para <i>Chthamalus bisinuatus</i>	Skinner & Coutinho 2002 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Rede de plâncton	L / R / Ad	Correlação positiva entre concentração de larvas e fixação variou entre locais	Pineda <i>et al.</i> 2002 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / A	Não existiu correlação. Maior concentração de cypris em locais protegidos	Jenkins & Hawkins 2003 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Armadilhas passivas	L / A	Correlação positiva	Todd 2003 <sup>(1)</sup>
<i>B. improvisus</i>	Temp	Bomba de plâncton	L / R	Parcialmente relacionado	Jonsson <i>et al.</i> 2004
<i>B. amphitrite</i>	Trop	Rede de plâncton (Arrasto horizontal)	L / R	Não relacionado (intervalo mensal)	Desahi & Anil 2005
<i>Chthamalus montagui</i> , <i>C. stellatus</i>	Temp	Rede de plâncton (Arrasto horizontal)	L / A / R / Ad	Não relacionado	Jenkins 2005 <sup>(1)</sup>
<i>S. balanoides</i>	Temp	Armadilhas passivas	L / A	Parcialmente relacionado	Todd <i>et al.</i> 2006 <sup>(1)</sup>
<i>B. trigonus</i>	Subtrop	Bomba de plâncton (diferentes profundidades)	L / A / R	Abundância de larvas não explica a distribuição vertical	Thiyagarajan <i>et al.</i> 2006
<i>B. glandula</i>	Temp	Rede de plâncton (Arrasto vertical integrando a coluna de água)	L / A	Parcialmente relacionado	McCulloch & Shanks 2003
<i>Mytilus trossulus</i> , <i>M. edulis</i> (Mytilidae)	Temp	Bomba de plâncton	L / A / R	Concentração de larvas na água não explicou a distribuição dos adultos	Hunt & Scheibing 1996 <sup>(1)</sup>
<i>M. edulis</i> (Mytilidae)	Bo-Po	Armadilhas passivas "tipo rede" a diferentes profundidades na coluna de água	L / A / R	Relação positiva (não estatisticamente significativa) entre a distribuição vertical de larvas e assentamento.	Dobretsov & Miron 2001
Mexilhão (Mytilidae)	Temp	Rede de plâncton (Arrasto horizontal)	L / R	Não existiu uma relação entre a concentração de larvas e recrutamento	Helson & Gardner 2004

Intraclasse Cirripedia

Classe Bivalvia

Continuação Tabela II

	Temp	Rede de plâncton (Arrasto vertical)	L/R/ Ad	Não correlacionado	1) Dispersão devido ao hidrodinamismo. 2) Mortalidade pós-fixação	Mc Quaid & Lawrie 2005 <sup>(1)</sup>
<i>Perna perna</i> (Mytilidae)	Temp	Rede de plâncton (Arrasto vertical)	L/R/ Ad	Não correlacionado	1) Dispersão devido ao hidrodinamismo. 2) Mortalidade pós-fixação	Mc Quaid & Lawrie 2005 <sup>(1)</sup>
<i>M. californianus</i> , <i>M. rossulus</i> , <i>M. galloprovincialis</i> (Mytilidae)	Temp	Rede de plâncton (Arrasto horizontal)	L/R/ Ad	Parcialmente relacionado	1) Condição da larva 2) Transporte das larvas 3) Mortalidade pós-fixação	Johnson & Geller 2006
<i>Mytilus</i> spp. (Mytilidae)	Temp	Rede de plâncton (Arrasto vertical integrando a coluna de água)	L/A	Relação positiva		McCulloch & Shanks 2003
<b>Classe Bivalvia</b>						
<b>Outros grupos</b>						
<i>Diplosoma similis</i> (Ascidiacea)	Trop	Observação direta da larva	L/A/R	Explicou a distribuição vertical das colônias (alta mortalidade pós-fixação)		Stoner 1990
<i>Strongylocentrotus franciscanu</i> , <i>S. purpuratus</i> (Echinoidea)	Temp	Rede de plâncton (Arrasto horizontal)	L/R	Relação entre concentração de larvas e fixação.		Miller & Emler 1997
<i>Didemnum candidum</i> (Ascidiacea)	Trop	Armadilhas passivas Bomba de plâncton	L/A	Correlação positiva		Hurlbut 1992
<i>Schizobrachiella sanguinea</i> (Bryozoa)	Temp	Rede de plâncton (Arrasto horizontal)	L/R	Não correlacionado (medição cada 15 dias)	Mortalidade pós-assentamento	Mariani <i>et al.</i> 2005

### RELAÇÃO SUPRIMENTO E ASSENTAMENTO/ RECRUTAMENTO

Os resultados obtidos pelos diversos autores diferem e nem sempre se encontra uma correlação entre as duas variáveis (larvas/assentamento ou recrutamento), havendo diversas explicações alternativas. O suprimento larval explicou o padrão de zonação de diferentes espécies de cirripédios que ocorrem na região entremarés (Grosberg 1982, Gaines *et al.* 1985, Minchinton & Scheibling 1991, Jeffery & Underwood 2000). Estes autores investigaram a distribuição e abundância das larvas a diferentes profundidades e as correlacionaram com a distribuição das populações adultas. Eles demonstraram que, apesar da mistura vertical da coluna d'água, as larvas de diferentes espécies têm a capacidade de se manter nas profundidades mais adequadas para a posterior fixação.

Pouco mais de 50% dos estudos analisados não encontrou forte relação entre quantidade de larvas e assentamento, ou esta relação existiu só em alguns locais dependendo também da exposição às ondas, características do substrato e presença de outros organismos. Por exemplo, Miron *et al.* (1995) encontraram correlação positiva entre quantidade de larvas e assentamento do cirripédio *Semibalanus balanoides* só na zona baixa da região entremarés, não existindo relação forte para a zona superior. Pineda *et al.* (2002) avaliaram o assentamento em dois locais relativamente próximos, registrando um pico no assentamento das cracas logo após um pico de cypriis na coluna d'água apenas em um dos locais. Eles explicaram estes resultados por padrões locais de circulação ou pela possível distribuição em manchas das larvas. Vale salientar que neste estudo, as coletas de plâncton foram feitas em um terceiro local situado a "poucas centenas de metros" e, entre os dois locais onde foi medido o assentamento, podendo ter sido determinante na falta de correlação encontrada.

Por outro lado, ao explicar a distribuição e abundância da população adulta, vários estudos mencionaram a mortalidade pós-fixação como responsável pela falta ou baixa correlação entre a fase larval e bentônica. Minchinton & Scheibling (1991) acompanharam a relação entre a abundância de indivíduos em cada uma das fases de vida (larva/assentamento/recrutamento) de uma mesma coorte comparada à população adulta já existente em diferentes alturas (baixa, média

e alta) da região entremarés. Eles encontraram baixa taxa de assentamento, porém uma forte relação entre as diferentes fases com baixa mortalidade. Mesmo na faixa onde foi observada mortalidade densidade-dependente existiu relação direta entre o número de indivíduos dos sucessivos estágios de vida. Este estudo permitiu evidenciar a importância de acompanhar a mesma coorte desde a fase larval até a fase adulta, e também a taxa de mortalidade que ocorre em cada fase para evidenciar o papel do suprimento larval na estrutura da população adulta. Entretanto, os estudos deste tipo são escassos. São necessários mais estudos que avaliem em detalhe estes aspectos demográficos em populações com diferentes taxas de assentamento/recrutamento que possam avaliar a aplicabilidade dos modelos já existentes (Minchinton & Scheibling 1991).

Diferenças espaciais na concentração de larvas durante a mesma estação reprodutiva e seu efeito na intensidade do assentamento têm sido estudadas em climas temperados. Gaines & Rougharden (1985) observaram maior importância de fatores pós-assentamento (competição intra e interespecífica, predação) em locais com alta taxa de assentamento do cirripédio *Balanus glandula*, e uma grande variação intra-anual da densidade populacional de adultos. No local com baixa taxa de assentamento, o recrutamento e a abundância das populações adultas apresentaram importantes flutuações entre os diferentes anos em resposta, principalmente, a flutuações na quantidade de larvas na coluna d'água, dessa forma, existindo limitação por recrutamento. A limitação por recrutamento acontece quando a densidade local das populações adultas é determinada por uma baixa taxa de chegada de larvas ao local (Chesson 1998) e a sobrevivência dos indivíduos que recrutaram é independente da sua densidade. Segundo esta teoria, quando existe limitação por recrutamento, a taxa de assentamento será proporcional ao suprimento larval.

Entretanto, não só o suprimento de larvas influencia a taxa de assentamento em um determinado local. Como já mencionado, outros fatores como qualidade fisiológica da larva, disponibilidade de substrato adequado, presença de sinais químicos que facilitam ou inibem o assentamento devem ser considerados (Underwood & Keough 2001). Estudos que não encontraram relação entre suprimento de larvas e a abundância e distribuição da população adulta,

explicaram os resultados pelos diversos fatores que atuam nas fases pré-assentamento, durante o assentamento e pós-assentamento (Tabela II). Estes fatores atuam a diferentes escalas espaciais. Em uma escala espacial maior, os fatores hidrodinâmicos são os principais responsáveis pelos padrões de dispersão e dinâmica do conjunto (*pool*) de larvas que determinarão o suprimento larval. Em uma escala espacial menor, características físicas e químicas do substrato e a presença de organismos que facilitam ou impedem a fixação são fundamentais na escolha ativa do local para o assentamento por parte da larva (Pineda 2000, Levin 2006).

#### *VARIABILIDADE NA RELAÇÃO SUPRIMENTO DE LARVAS E ASSENTAMENTO EM AMBIENTES TROPICAIS: PADRÕES E PROCESSOS POUCO CONHECIDOS*

Dos 29 estudos analisados (Tabela II), apenas quatro foram realizados em ambientes tropicais, dois em ambiente de entremarés e dois no sublitoral. Skinner & Coutinho (2002) estudaram o suprimento de larvas em relação ao recrutamento de duas espécies de cirripédios (*Tetraclita stalactifera* e *Chthamalus bisinuatus*) na costa do Brasil e encontraram relação entre essas duas variáveis somente para a espécie *T. stalactifera*. Já no estudo realizado por Desai & Anil (2005), na região entremarés da Índia, não foi encontrada correlação entre o suprimento e o recrutamento de *Balanus amphitrite*, atribuindo a falta de relação aos fatores hidrodinâmicos locais que favorecem a dispersão das larvas.

Invertebrados marinhos como ascídias, crustáceos decápodes e corais apresentam uma sincronia na reprodução em resposta a estímulos ambientais que ocorrem com certa periodicidade (Morgan 1995). Organismos que habitam áreas de clima temperado frio e quente, boreal ou polar apresentam reprodução sazonal respondendo principalmente ao aumento da temperatura do mar (e/ou, em menor medida, à disponibilidade de alimento) para liberar gametas ou larvas (Coma *et al.* 2000). Nas regiões tropicais, onde são registradas pequenas variações sazonais de temperatura, fatores como precipitação, salinidade, intensidade de ventos e disponibilidade de alimento podem ter maior influência na liberação de larvas pelos invertebrados. Muitos invertebrados de ambientes

tropicais podem liberar larvas ao longo do ano, porém são observados um ou vários picos de liberação em resposta a alguns dos fatores supracitados (ex. Rocha-Barreira 2002). Em ambientes tropicais, é possível que exista uma menor variabilidade sazonal da concentração de larvas, com baixa quantidade de larvas ao longo do ano (mas sempre presentes) e picos de maior liberação. Esta situação seria bem diferente das regiões temperadas e frias, que apresentam tanto ausência total de larvas na coluna d'água, quanto picos com alta concentração dependendo da época do ano. Assim, os padrões da relação entre suprimento/taxa de assentamento/recrutamento ao longo do ano devem ser muito diferentes nas regiões quentes e climaticamente menos sazonais quando comparadas às regiões frias.

#### *METODOLOGIAS UTILIZADAS PARA ESTUDOS DE ESL: CARÊNCIAS, ACERTOS E CONSIDERAÇÕES SOBRE DESENHO AMOSTRAL*

As dificuldades no estudo da relação suprimento de larvas / assentamento ficam refletidas na diversidade de metodologias utilizadas para medir cada variável, tornando evidente a necessidade de uma padronização para fins comparativos. A baixa correlação entre suprimento larval e assentamento registrado em muitos dos trabalhos discutidos anteriormente, pode estar refletindo problemas relacionados ao tipo de metodologia, desenho ou escala de estudo. A seguir são discutidos os principais métodos utilizados para estimar, por um lado, o suprimento de larvas e, por outro, o assentamento, visando descrever a eficácia de cada um destes métodos nos diferentes estudos analisados nesta revisão. Ao final são descritas brevemente metodologias que estão surgindo para o estudo de dispersão de larvas.

#### *SUPRIMENTO LARVAL*

As metodologias tradicionais utilizadas para coletar organismos zooplânctônicos em geral incluem redes, bombas ou garrafas. Existem diferentes modelos de rede de plâncton que podem ser utilizadas para fazer arrastos horizontais, na superfície ou em diferentes profundidades, e verticais integrando toda a coluna d'água (Boltovskoy 1981). A necessidade de fazer amostragens mais pontuais tornou comum a utili-

zação de bombas hidráulicas em estudos de distribuição vertical dos organismos (Beers 1981). Ambas as metodologias acima citadas foram aplicadas ao estudo da distribuição e abundância de larvas meroplânctônicas e, são utilizadas até hoje em estudos que relacionam o suprimento larval ao assentamento e recrutamento de organismos marinhos (Tabela II). A simples medida da concentração de larvas pode, em alguns casos, ser um bom indicativo do suprimento, porém, o suprimento depende também do fluxo de água e turbulências que possam modificar o transporte das larvas para os locais de assentamento (Yund *et al.* 1991). Sendo assim, as metodologias de coletas instantâneas (redes, bombas) não são totalmente adequadas para o estudo destes processos (relação suprimento / assentamento), sendo necessárias metodologias de amostragem que integrem o fator tempo. No intuito de uma melhor estimativa do suprimento larval, alguns estudos complementaram os dados de concentração de larvas, obtidos a partir de amostragens instantâneas, com o fator transporte calculado a partir do fluxo de água medido em áreas próximas às coletas de larvas (Gaines & Bertness 1993, Todd 1998). Em ambientes de entremarés, foi calculada a disponibilidade de larvas em relação ao tempo de imersão do substrato em função do movimento das marés (Minchinton & Scheibling 1991). Porém, a percepção das limitações metodológicas e da necessidade de amostragens em uma grande escala espacial, levou os pesquisadores a desenharem diversos modelos de armadilhas passivas de larvas. Essas podem ser separadas em dois grandes grupos: as armadilhas ‘tipo tubo’ e as armadilhas ‘tipo rede’.

O modelo de armadilha ‘tipo tubo’ desenhado por Yund *et al.* (1991) é uma adaptação das armadilhas de partículas em sedimentação utilizadas por oceanógrafos. Essa armadilha consiste em um tubo contendo uma solução para fixação e retenção das larvas no fundo. Esses autores testaram a eficiência de vários modelos deste tipo de armadilha em diferentes velocidades de fluxo horizontal de água do mar

Todd (2003) adaptou este tipo de armadilha (Yund *et al.* 1991) para estimativa do suprimento de cipris e sua relação com o assentamento do cirripédio *Semibalanus balanoides* em ambientes de entremarés semi-expostos. O autor adicionou uma série de funis internos visando estabilizar o líquido dentro da armadilha, e minimizar o refluxo, a saída

e perda das larvas. Mesmo assim, foi observada uma perda de 25% da substância utilizada para fixação das larvas em condições de mar calmo e de 39% com batimento de ondas. A perda do líquido constituiu uma limitação deste tipo de armadilha em condições de mar agitado, apresentando menor eficácia na retenção de larvas e, portanto, subestimando o suprimento de larvas. Recentemente, Todd *et al.* (2006) desenharam a armadilha ‘em cone invertido’ que parece ser mais eficiente. O tamanho mais adequado da abertura do cone variou segundo a espécie estudada (1cm<sup>2</sup> para *S. balanoides* e 2cm<sup>2</sup> para *B. crenatus*) e os autores sugerem que sejam feitos testes preliminares para o uso da armadilha em estudos realizados em diferentes locais (onde pode mudar o fluxo de água) ou que envolvam outras espécies de cirripédios.

As vantagens das armadilhas ‘tipo tubo’ é que são baratas, simples, podem ser utilizadas tanto em ambientes de entremarés quanto sublitoral e permitem desenhos com adequada quantidade de réplicas. Devido à distribuição em manchas das larvas na coluna d’água (Shanks 1995), trabalhos que incluam este tipo de metodologia para estimar o suprimento de larvas devem avaliar o número mínimo de armadilhas necessárias, o espaçamento entre elas de acordo com a heterogeneidade espacial da distribuição de larvas e os padrões de circulação de cada local.

As armadilhas ‘tipo rede’ foram desenvolvidas principalmente para amostragem de larvas em ambientes de entremarés (Setran 1992) e conseguem reter vários tipos de organismos zooplânctônicos (holoplâncton e meroplâncton). Castilla & Varas (1998) idealizaram uma armadilha com possibilidade de ser utilizada tanto em locais protegidos quanto expostos à ação de ondas (*Rocky Intertidal Plankton Trap*-RIPT) constando de um funil e com um copo coletor contendo formol. Estes tipos de armadilhas interrompem a filtração quando estão totalmente submersas, por isto os autores sugerem a realização de testes em laboratório para explorar a eficiência das armadilhas em diferentes condições hidrodinâmicas. Modificações deste modelo foram feitas por Yan *et al.* (2004) que aumentaram a eficiência de captura de larvas, especialmente das que estão em baixa abundância. A possibilidade de saturação da rede em caso de altas densidades de plâncton é uma das desvantagens destes modelos.

## EFICIÊNCIA DAS ARMADILHAS PASSIVAS PARA ESTUDOS DE SUPRIMENTO LARVAL

Dos 29 trabalhos listados na Tabela II, apenas seis utilizaram armadilhas passivas. Estudos que utilizaram armadilhas 'tipo tubo' encontraram altos coeficientes de correlação entre suprimento e assentamento variando entre  $r=0,82$  e  $r=0,99$  (Bertness *et al.* 1992, Gaines & Bertness 1993, Todd 2003, Todd *et al.* 2006). A armadilha se mostrou eficiente na captura de cipris, porém essa eficiência pode mudar para outros taxa de diferente tamanho e comportamento na coluna d'água ou que se encontram em baixa abundância. Já para armadilhas 'tipo rede' foram encontrados coeficientes de correlação muito variáveis. Jeffery & Underwood (2000) utilizaram a armadilha passiva 'tipo rede' (Castilla & Varas 1998) e reportaram coeficientes variando entre  $r=0,41$  e  $r=0,65$  na zona baixa da região entremarés e, entre  $r=0,44$  e  $r=0,97$  na região média/alta. Neste estudo, os baixos valores de coeficiente de correlação resultaram do maior número de indivíduos assentados em relação à quantidade de cipris capturados nas armadilhas, provavelmente evidenciando uma certa ineficiência da armadilha utilizada e/ou comportamento das larvas na escolha de substrato para fixação.

Como foi dedicada especial atenção à metodologia de coleta de cipris durante os últimos anos, futuros esforços devem ser investidos para aperfeiçoar metodologias para estimar o suprimento de outros grupos de invertebrados marinhos que habitam nos costões rochosos.

## ASSENTAMENTO

O assentamento tem sido estudado por diversos autores tanto em diferentes tipos substratos artificiais quanto naturais. Para estudos com cirripédios são comuns as placas de PVC (ex. Pineda *et al.* 2002), material plástico (Plexiglas) (ex. Dobrestov & Miron 2001, Jonsson *et al.* 2004), acrílico (ex. Todd 2003, Todd *et al.* 2006), concreto (Grosberg 1982) e cerâmica (Todd *et al.* 2006). Alguns autores têm aumentado a heterogeneidade do substrato artificial por meio de furos, conseguindo um maior assentamento dentro destes do que na região plana da placa (Pineda *et al.* 2002, Todd 2003, Todd *et al.* 2006). Para mitilídeos, o substrato artificial

mais comum consiste em uma esponja de linhas de plástico ou lã (Hunt & Scheibling 1996, Helson & Gardner 2004, Johnson & Geller 2006) e parece existir consenso entre os trabalhos na utilização deste tipo de material como coletor.

Aproximadamente metade ( $n=15$ ) dos estudos citados na Tabela II utilizou substrato natural para avaliar a taxa de assentamento e apenas quatro destes estudos compararam o assentamento em substratos artificiais e naturais expostos ao mesmo *pool* de larvas (ex. Hunt & Scheibling 1996, Miron *et al.* 1999, Pineda *et al.* 2002, Todd 2003). Estes estudos encontraram diferenças no assentamento das larvas em diferentes tipos de substratos. Pineda *et al.* (2002) estudaram o assentamento de cipris em substrato natural e em placas de PVC. Em um dos locais de estudo, o assentamento foi igual nos dois tipos de substratos, mas no segundo local, foi maior no substrato artificial. Hunt & Scheibling (1996) também encontraram diferenças na abundância dos mitilídeos recrutados entre diferentes tipos de substrato e locais de estudo. Os autores alertam sobre a necessidade de sempre comparar o assentamento em coletores artificiais com o substrato natural, mas basearam essa tese em comparações feitas com dados não padronizados por unidade de área ou tempo nos diferentes substratos (coletores= indivíduos/coletor(99cm<sup>2</sup>)/ciclo de maré vs. substrato natural= indivíduos/100cm<sup>2</sup>/5 dias).

A quantidade de larvas assentadas é proporcional à quantidade de substrato disponível (Gaines & Roughardem 1985, Roughardem *et al.* 1985), por isso é importante considerar o tamanho da unidade experimental a ser utilizada. Por exemplo, em locais com menor quantidade de substrato disponível poderia ser registrada uma maior taxa de assentamento simplesmente pela falta do fator substrato (Miron *et al.* 1999, Pineda *et al.* 2002), enquanto no local com menor proporção de substrato vazio o assentamento estaria 'diluído' entre a unidade amostral e o substrato natural disponível. Para evitar esse tipo de efeito, deve ser estimada a disponibilidade total de substrato em cada local de estudo (Pineda 2000).

O estudo de recrutamento de mitilídeos em coletores artificiais é mais recente do que o de cirripédios, mas existe maior variabilidade e menos consenso entre os pesquisadores sobre coletores utilizados para cirripédios (placas de diversos materiais

e tamanhos) do que para mitilídeos (esponja plástica: *Tuffly*<sup>®</sup>). Coletores artificiais de material e tamanho padronizados representam unidades experimentais úteis que permitirão futuras comparações entre regiões geográficas. Contudo não devem substituir e sim complementar, o estudo do assentamento nos substratos naturais.

#### CONSIDERAÇÕES EM RELAÇÃO AO DESENHO DE ESTUDOS QUE AVALIAM A RELAÇÃO SUPRIMENTO/ASSENTAMENTO

Um maior refinamento no estudo da relação entre suprimento e assentamento é necessário, e dependerá de avanços metodológicos que permitam estimar com maior confiança o suprimento de larvas e a intensidade do assentamento (relacionado ao tipo e área de substrato) das diferentes espécies que fazem parte da comunidade em estudo. Igualmente necessário é o desenvolvimento no desenho deste tipo de estudo, que deve avaliar a frequência e intervalo das coletas (e sincronismo entre as coletas do suprimento e assentamento), quantidade e distribuição espacial das réplicas e tamanho da área a ser amostrada. Maiores intervalos de tempo entre o assentamento e a medida do recrutamento podem mudar a interpretação da importância destes fatores na densidade da população. Os padrões de assentamento serão modificados por mortalidade pós-assentamento que pode ser muito alto durante os primeiros dias após a fixação (Stoner 1990).

Para uma melhor avaliação da taxa de assentamento, a frequência ideal de amostragem utilizada deveria ser um registro contínuo da chegada e fixação dos novos indivíduos. Novas tecnologias estão sendo desenvolvidas e permitirão observar o assentamento por meio de filmagens *in situ* das larvas (Walters *et al.* 1999). Comportamentos de busca, escolha e fixação/refixação (quando o ambiente não é totalmente adequado) poderão ser investigados com maior detalhe. O problema será o custo desta tecnologia em relação ao número de réplicas necessárias para obtenção de dados representativos.

A maioria dos estudos que relacionaram suprimento com o assentamento ou recrutamento tem sido desenvolvida em uma escala temporal que varia de um a três anos. A falta de relação ou a forma da relação entre as variáveis pode mudar ao longo do tempo e,

por isto, são necessários futuros estudos que incluam maiores escalas temporais, especialmente para espécies que têm uma maior longevidade.

Por ultimo, Caley *et al.* (1996) salientaram que a importância do assentamento ou recrutamento relativo a outros fatores biológicos deve ser avaliada por meio de estudos experimentais multifatoriais. Porém, poucos são os trabalhos que avaliaram simultaneamente a relação suprimento de larvas/recrutamento com outros fatores (porém ver Miron *et al.* 1999).

#### DISPERSÃO DE LARVAS

Algumas metodologias estão surgindo para o estudo da origem e trajetórias seguidas pelas larvas. A concentração de elementos traço (*trace element fingerprinting*) incorporados em estruturas calcárias foi estudada em otólitos de peixe para inferir origem, dispersão e migração das larvas. Swearer *et al.* (1999) observaram que peixes que crescem em diferentes massas d'água produzem otólitos de distinta composição química, e as larvas desenvolvidas próximas à costa apresentam elevadas concentrações de manganês, bário e chumbo em relação às originadas em regiões oceânicas. A aplicação desta técnica para o estudo de invertebrados marinhos está limitada a larvas que possuem exoesqueletos calcificados. Di Bacco & Levin (2000) aplicaram pela primeira vez esta técnica em crustáceos decápodes. Becker *et al.* (2005, 2007) conseguiram inferir a região de origem analisando as valvas de bivalves recém assentados, mostrando que esta técnica poderia ser aplicada também a este tipo de organismo.

#### APLICAÇÃO DA ECOLOGIA DO SUPRIMENTO LARVAL

##### TRANSPORTE E DISPERSÃO DE ESPÉCIES EXÓTICAS

O aumento do tráfego marítimo tem aumentado o transporte de espécies marinhas na água de lastro ou em incrustações em cascos de navios, que podem se tornar espécies invasoras em outras localidades. A teoria do suprimento de larvas pode ser aplicada na avaliação do risco de introdução de uma espécie por meio de transporte em água de lastro. O número de navios que descarregam sua água de lastro em uma região costeira tem sido utilizado como

indicativo da quantidade potencial de espécies que estão sendo introduzidas no novo ambiente. Porém, outros fatores como a variabilidade na quantidade e qualidade das larvas com a origem do *pool* de larvas (população fonte ou regiões doadoras de propágulos) e a quantidade e frequência com que é despejada a água de lastro, devem ser consideradas na hora de avaliar riscos de introdução de espécies (Verling *et al.* 2005).

O suprimento de propágulos e larvas via incrustações em cascos de navios é possível se os organismos, já na sua fase adulta, liberam suas larvas em resposta a algum estímulo ambiental costeiro. Estes organismos podem ser expostos durante a viagem a várias condições estressantes (temperatura, salinidade, fricção da água, etc.) que definam um pico de reprodução quando as espécies chegam à região costeira, caracterizada por condições mais estáveis. A quantidade e qualidade de larvas liberadas dependerão diretamente das condições fisiológicas dos organismos incrustados. Neste caso, o tempo de permanência do barco em um local que permita às espécies a aclimação e liberação das larvas pode ser um indicativo de risco de introdução que varia em função da espécie considerada. Estudos que avaliem em conjunto estes fatores não têm sido desenvolvidos até o momento.

Uma vez que uma espécie exótica esteja estabelecida no novo ambiente, o estudo de padrões de circulação em diferentes escalas espaciais pode ajudar a entender a distribuição, direção e velocidade, e potencial de dispersão da espécie a partir da população inicial (McQuaid & Phillips 2000).

#### CONSERVAÇÃO E MANEJO DE ECOSSISTEMAS COSTEIROS

O conhecimento gerado nos estudos relacionados à ecologia do suprimento larval deve ser incorporado em planos de manejo e conservação costeiros, que anteriormente se baseavam somente na dinâmica das populações adultas. Diferente das espécies móveis, onde os juvenis e adultos podem migrar ativamente entre áreas, os invertebrados sésseis, semi-sésseis e sedentários que habitam costões rochosos só conseguem fazer isto através de suas larvas. A distância que uma larva pode percorrer e os ambientes aos quais ela pode potencialmente chegar dependerão de características biológicas e comportamentais da

larva e das condições oceanográficas (Levin 2006). A importância destes processos para a manutenção da dinâmica da população e de sua variabilidade genética é uma área de estudos que ainda será muito explorada e ajudará a definir planos de manejo e gerenciamento costeiro. Como Fairweather (1991) ressaltou, mudanças na taxa de recrutamento podem funcionar como indicadores da qualidade ambiental devido a uma maior sensibilidade das larvas frente a fatores externos. Diminuição na taxa de recrutamento de algumas espécies pode ser causada por efeito nocivo direto de algum poluente na coluna d'água ou no substrato sobre as larvas. As mesmas condições oceanográficas que favorecem a dispersão ou retenção e concentração das larvas podem atuar em relação a substâncias tóxicas. Por esse motivo, as larvas na coluna d'água poderiam entrar em contato com concentrações maiores de substâncias tóxicas e sofrer efeitos mais nocivos que os adultos.

Nesta revisão já foram discutidos vários fatores que podem alterar a taxa de assentamento. Devido às complexas interações com outras espécies e com as características do próprio substrato, que promovem ou inibem o assentamento das larvas, poderiam existir efeitos indiretos que diminuiriam o recrutamento em caso de alteração destas interações. Por outro lado, conhecer as taxas de recrutamento, a variabilidade temporal e os fatores que propiciam o assentamento das diferentes espécies da comunidade nas regiões costeiras podem ajudar em planos de restauração de áreas impactadas, especialmente onde os organismos foram totalmente removidos.

O modelo de metapopulação surgiu para populações terrestres, mas pode ser aplicado em comunidades marinhas. Um maior conhecimento dos fatores que atuam no suprimento de propágulos assim como em sua dispersão, podem ajudar na conservação de ambientes marinhos aplicando o modelo teórico de metapopulação conhecido como 'fonte-escoadouro' (Pulliam 1988), que já foi utilizado para conservação de ambientes terrestres. Em ecossistemas marinhos, este estabelece que condições mais favoráveis em certas regiões determinem que algumas populações locais produzam uma maior quantidade de larvas ou que estas sejam de melhor qualidade e, essas áreas atuam como fonte de propágulos (populações fonte). Outras populações, as quais produzem menores quantidades de larvas atuam como 'escoadouro' rece-

bendo este excedente (Underwood & Keough 2001). Áreas com limitação por recrutamento podem levar mais tempo para recuperação sendo necessários programas de conservação e monitoramento de longa duração. Por outro lado, deveriam ser identificadas e protegidas áreas próximas que atuem como fontes de propágulos e larvas para favorecer uma re-colonização mais rápida. O grau de conectividade entre essas (meta) populações dependerá das condições oceanográficas locais. Por outro lado, trabalhos recentes têm observado dispersão limitada e baixa conectividade nas populações de alguns invertebrados sésseis (McQuaid & Phillips 2000, Porri *et al.* 2006, Tapia & Pineda 2007). Em um zoneamento costeiro, áreas de retenção poderiam ser prioritárias para conservação devido à baixa resiliência determinada por uma limitada conectividade com outras populações, mas estes padrões parecem ser espécie-dependente. Por exemplo, Becker *et al.* (2007) observaram que duas espécies de bivalves mitilídeos que coabitam em uma mesma região, apresentavam distintos padrões de conectividade entre diferentes áreas. Estudos da variabilidade genética das populações e a maior ou menor sensibilidade frente a eventos catastróficos deveriam ser integrados à dinâmica oceanográfica para definir áreas prioritárias para conservação.

O que conservar? Uma espécie ou o funcionamento do ecossistema? Qual o tamanho ideal da reserva? Uma reserva grande ou várias pequenas interconectadas por corredores biológicos? Estas são algumas das questões ainda discutidas no desenho e instauração de reservas terrestres (Primack & Rodrigues 2001). Parte desta discussão tem se adaptado para ambientes marinhos que, atualmente, tenta definir o desenho das reservas em função do ciclo de vida e do grau de dispersão dos indivíduos (Botsford *et al.* 2001, Lockwood *et al.* 2002, Figueira & Crowder 2006, Halpern *et al.* 2006). Por outro lado, a discussão dentro do contexto do modelo populacional de 'fonte-escoadouro' centra na questão: o que deve ser protegido, as áreas 'fonte' de larvas ou as áreas 'escoadouro'? Estudos recentes têm focado na identificação de áreas com diferentes potenciais reprodutivos (Leslie *et al.* 2005, Phillips 2007) e na identificação de janelas temporais de assentamento ou recrutamento (Pineda *et al.* 2006), que são de extrema importância desde a perspectiva do modelo 'fonte-escoadouro' para reconhecer áreas prioritárias para conservação.

## CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos sobre ecologia do suprimento larval têm aumentado nos últimos anos, porém, têm se concentrado em algumas regiões de clima temperado. A maior parte do conhecimento sobre ESL foi gerada por estudos realizados com cirripédios (*S. balanoides* e *B. glandula*) e só recentemente, começaram a ser estudadas as larvas de outros grupos (principalmente bivalves). O transporte ou a retenção das larvas dependerá do processo oceanográfico e da distribuição vertical dos diferentes tipos de larva na coluna d'água. É necessária uma maior compreensão dos processos oceanográficos que predominam em cada região para entender a dinâmica das larvas na coluna d'água. A falta de correlação positiva entre suprimento e assentamento observada na maioria dos estudos pode estar relacionada a outros fatores (não somente à quantidade de larvas) tais como qualidade da larva, escolha ativa da larva (dependendo de características do substrato e presença de outros organismos), mortalidade pós-assentamento. Para algumas espécies foi demonstrado que a qualidade da larva influencia na escolha do substrato e/ou na taxa de crescimento dos juvenis. Novas metodologias estão sendo aprimoradas para o estudo da dispersão (ex. *fingerprinting*) e do suprimento de larvas (armadilhas passivas) nos locais de assentamento, mas ainda estão limitadas a alguns tipos de larvas (cirripédios e bivalves). Entretanto, existe uma falta de consenso em relação às metodologias utilizadas em estudos experimentais de assentamento (diferentes materiais e tamanho das placas experimentais). Trabalhos sobre ESL geram informações que podem ser importantes ferramentas para o estudo de espécies invasoras e utilizadas para o desenho e manejo de áreas de conservação. Várias regiões tropicais são consideradas *hotspots* de biodiversidade e, portanto, de especial interesse para conservação. Contudo, os estudos sobre ESL têm se concentrado em poucas regiões do globo, principalmente as de clima frio e temperado. O sucesso da ESL como ferramenta para tomada de decisões em manejo e conservação dependerá do desenvolvimento de maior quantidade de estudos, em especial em regiões tropicais que apresentam a maior carência de conhecimentos sobre suprimento larval e seu efeito nas comunidades de costões rochosos.

**AGRADECIMENTOS:** Em especial os autores agradecem a Sergio Augusto Coelho Souza pelos comentários, discussões e sugestões importantes sobre o manuscrito. Ainda, agradecemos a Ana Carolina Mazzuco, aos professores Jean Louis Valentin e Sergio Bonecker e a um revisor anônimo pela revisão crítica do texto. Fernanda Siviero, Ana Carolina Mazzuco e Mariana Mayer contribuíram com referências bibliográficas fundamentais para a elaboração deste trabalho. Os autores contaram com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

## REFERÊNCIAS

- ABELSON, A. & DENNY, M. 1997. Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review Ecology and Systematics*, 28: 317-339.
- APOLINARIO, M. 1999. The role of pre-recruitment processes in the maintenance of a barnacle (*Chthamalus challengerii* HOECK) patch on an intertidal pebble shore in Japan. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(2): 225-237.
- BAO, W.Y.; SATUITO, C.G.; YANG, J.L. & KITAMURA, H. 2007. Larval settlement and metamorphosis of the mussel *Mytilus galloprovincialis* in response to biofilms. *Marine Biology*, 150(4): 565-574.
- BECKER, B.J.; FODRIE, J.F.; MCMILLAN, P.A. & LEVIN, L.A. 2005. Spatial and temporal variation in trace elemental fingerprints of mytilid mussel shells: A precursor to invertebrate larval tracking. *Limnology Oceanography*, 50(1): 48-61.
- BECKER, B.J.; LEVIN, L.A.; FODRIE, F.J. & MCMILLAN, P.A. 2007. Complex larval connectivity patterns among marine invertebrate populations. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America*, 104(9): 3267-3272.
- BEERS, J.R. 1981. Métodos de trabajo con el zooplancton marino: Bombas de succión. Pp 43-53. *In:* D. Boltovskoy (ed.). Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación Especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 936p.
- BERTNESS, M.D.; GAINES, S.D.; STEPHENS, E.G. & YUND, P.O. 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Balanus balanoides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156: 199-215.
- BERTNESS, M.D. & GAINES, S.D. 1993. Larval dispersal and local adaptation in acorn barnacles. *Evolution*, 47(1): 316-320.
- BOIDRON-MÉTAIRON, I.F. 1995. Larval Nutrition. Pp 223-248. *In:* L. McEdward (ed.). Ecology of Marine Invertebrate Larvae. CRC Press, London. 480p
- BOLTOVSKOY, D. 1981. Métodos de trabajo con el zooplancton marino: obtención de muestras de plankton. Pp 15-42. *In:* D. Boltovskoy (ed.). Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación Especial del INIDEP, Mar del Plata. Argentina. 936p.
- BOOTH, D.J. & BROSINAN, D.M. 1995. The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef fish communities. *Advances in Ecological Research*, 26: 309-385.
- BOTSFORD, L.W.; HASTING, A. & GAINES, S.D. 2001. Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distances. *Ecology Letters*, 4: 144-150.
- CALEY, M.J.; CARR, M.H.; HIXON, M.A.; HUGHES, T.P.; JONES, G.P. & MENGE, B.A. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 27: 477-500.
- CASTILLA, J.C. & VARAS, M.A. 1998. A plankton trap for exposed rocky intertidal shores. *Marine Ecology Progress Series*, 175: 299-305.
- CHESSON, P.L. 1998. Recruitment limitation: a theoretical perspective. *Australian Journal of Ecology*, 23: 234-240.
- CHIA, F.S.; BUCKLANDNICKS, J. & YOUNG, C.M. 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae - A Review. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie*, 62(7): 1205-1222.
- COMA, R.; RIBES, M.; GILI, J.M. & ZABALA, M. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(11): 448-453.
- CONNELL, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122: 661-696.
- CONNELL, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93: 11-45.
- CONNOLLY, S.R. & ROUGHGARDEN, J. 1999. Increased recruitment of northeast Pacific barnacles during the 1997 *El Niño*. *Limnology and Oceanography*, 44(2): 466-469.
- DESAI, D.V. & ANIL, A.C. 2005. Recruitment of the barnacle *Balanus amphitrite* in a tropical estuary: implications of environmental perturbation, reproduction and larval ecology. *Journal of Marine Biology of Association of United Kingdom*, 85: 909-920.
- DIBACCO, C. & LEVIN, L.A. 2000. Development and

- application of elemental fingerprinting to track the dispersal of marine invertebrate larvae. *Limnology and Oceanography*, 45(4): 871-880.
- DOBRETISOV, S.V. & MIRON, G. 2001. Larval and post-larval vertical distribution of the mussel *Mytilus edulis* in the White Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 218: 179-187.
- DOBRETISOV, S.V. & QIAN, P.Y. 2006. Facilitation and inhibition of larval attachment of the bryozoan *Bugula neritina* in association with mono-species and multi-species biofilms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333(2): 263-274.
- EPIFANIO, C.E. & GARVINE, R.W. 2001. Larval Transport on the Atlantic Continental Shelf of North America: a Review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52: 51-77.
- FAIRWEATHER, P.G. 1991. Implications of 'Supply-side' Ecology for Environmental assessment and Management. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(2): 60-63.
- FARRELL, T.M.; BRACKER, D. & ROUGHGARDEN, J. 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in Central California. *Limnology and Oceanography*, 36: 279-288.
- FIGUEIRA, W.F. & CROWDER, L.B. 2006. Defining patch contribution in source-sink metapopulations: the importance of including dispersal and its relevance to marine systems. *Population Ecology*, 48: 215-224.
- FORDE, S.E. & RAIMONDI, P.T. 2004. An experimental test of the effects of variation in recruitment intensity on intertidal community composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243: 209-225.
- FRASCHETTI, S.; GIANGRANDE, A.; TERLIZZI, A. & BOERO, F. 2003. Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica Acta*, 25: 285-295.
- GAINES, S.D. & BERTNESS, M.D. 1993. The dynamics of juvenile dispersal: Why field ecologists must integrate. *Ecology*, 74(8): 2430-2435.
- GAINES, S.D.; BROWN, S. & ROUGHGARDEN, J. 1985. Spatial variation in larval concentration as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia (Berlin)*, 67: 267-272.
- GAINES, S.D. & ROUGHGARDEN, J. 1985. Larval settlement rate: A leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 82: 3707-3711.
- GARLAND, E.D.; ZIMMER, C.A. & LENTS, S.J. 2002. Larval distributions in inner-shelf waters: The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. *Limnology and Oceanography*, 47(3): 803-817.
- GROSBERG, R.K. 1982. Intertidal Zonation of Barnacles: The Influence of Planktonic Zonation of Larvae on Vertical Distribution of Adults. *Ecology*, 63(4): 894-899.
- GROSBERG, R.K. & LEVITAN, D.R. 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 7(4): 130-133.
- GROSSELIN, L.A. & QIAN, P.Y. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146: 265-282.
- HALPERN, B.S.; REGAN, H.M.; POSSINGHAM, H.P. & MCCARTHY, M.A. 2006. Accounting for uncertainty in marine reserve design. *Ecology Letters*, 9: 2-11.
- HELSON, J.G. & GARDNER, J.P.A. 2004. Contrasting patterns of mussel abundance at neighbouring sites: does recruitment limitation explain the absence of mussels on Cook Strait (New Zealand) shores? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312: 285-298.
- HUNT, H.L. & SCHEIBLING, R.E. 1996. Physical and biological factors influencing mussel (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) settlement on a wave-exposed rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 142: 135-145.
- HURLBUT, C.J. 1992. Larval release and supply predict temporal variation in settlement of a colonial ascidian. *Marine Ecology Progress Series*, 80: 215-219.
- JARRET, J.N. 2003. Seasonal variation in larval condition and post-settlement performance of the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Ecology*, 84(2): 384-390.
- JARRET, J.N. & PECHENIK, J.A. 1997. Temporal variation in cyprid quality and juvenile growth capacity for an intertidal barnacle. *Ecology*, 78(5): 1262-1265.
- JEFFERY, C.J. & UNDERWOOD, A.J. 2000. Consistent spatial patterns of arrival of larvae of the honeycomb barnacle *Chamaesipho tasmanica* Foster and Anderson in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 252: 109-127.
- JENKINS, S.R.; ABERG, P.; CERVIN, G.; COLEMAN, R.A.; DELANY, J.; DELLA SANTINA, P.; HAWKINS, S.J.; LACROIX, E.; MYERS, A.A.; LINDEGARTH, M.; POWER, A.M.; ROBERTS, M.F. & HARTNOLL, R.G. 2000. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of the intertidal barnacle *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea: Cirripedia) over a European scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243: 209-225.
- JENKINS, S.R. & HAWKINS, S.J. 2003. Barnacle larval supply to sheltered rocky shores: a limiting factor? *Hydrobiologia*, 503: 143-151.
- JENKINS, S. R. 2005. Larval habitat selection, not larval supply, determines settlement patterns and adult distribution in

- two chthamalid barnacles. *Journal of Animal Ecology*, 74: 893–904.
- JOHNSON, S.B. & GELLER, J.B. 2006. Larval settlement can explain the adult distribution of *Mytilus californianus* Conrad but not of *M. galloprovincialis* Lamarck or *M. trossulus* Gould in Moss Landing, central California: Evidence from genetic identification of spat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 328(1): 136-145.
- JONSSON, P.R.; BERNTSSON, K.M. & LARSSON, A.I. 2004. Linking larval supply to recruitment: flow-mediated control of initial adhesion of barnacle larvae. *Ecology*, 85(10): 2850-2859.
- KEOUGH, M.J. 1998. Responses of settling invertebrates larvae to the presence of established recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 231: 1-19.
- LADAH, L.B.; TAPIA, F.J.; PINEDA J. & LÓPEZ, M. 2005. Spatially heterogeneous, synchronous settlement of *Chthamalus* spp. larvae in northern Baja California. *Marine Ecology Progress Series*, 302: 177–185.
- LAM, C.; HARDER, T. & QIAN, P.Y. 2005. Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by extracellular polymers of benthic diatoms. *Marine Ecology Progress Series*, 286: 145-154.
- LESLIE, H.M.; BRECK, E.N. & CHAN, F. 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.
- LEVIN, L.A. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology*, 46(3): 282-297.
- LEVIN, L.A. & BRIDGES, T.S. 1995. Pattern and diversity in reproduction and development. Pp 1-48. In: L. MacEdward (ed.). *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press, London. 480p.
- LEWIN, R. 1986. Supply-side ecology. *Science*, 234: 25-27.
- LOCKWOOD, D.R.; HASTINGS, A. & BOTSFORD, L.W. 2002. The effects of dispersal patterns on marine reserves: Does the tail wag the dog? *Theoretical Population Biology*, 61(3): 297-309.
- MARIANI, S.; ALCOVERRO, T.; URIZ, M.J. & TURON, X. 2005. Early life histories in the bryozoan *Schizobrachiella sanguinea*: a case study. *Marine Biology*, 147 (3): 735-745.
- MARSHALL, D.J. & KEOUGH, M.J. 2003. Variation in the dispersal potential of non-feeding invertebrate larvae: the desperate larva hypothesis and larval size. *Marine Ecology Progress Series*, 255: 145-153.
- MCCULLOCH, A. & SHANKS, A.L. 2003. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution and settlement of mussel larvae and barnacle cyprids. *Journal of Plankton Research*, 25(11): 1427-1439.
- MCQUAID, C.D. & PHILLIPS, T.E. 2000. Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: *in situ* evidence from the plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 201: 211–220.
- MCQUAID, C. & LAWRIE, S. 2005. Supply-side ecology of the brown mussel, *Perna perna*: an investigation of spatial and temporal variation in, and coupling between, gamete release and larval supply. *Marine Biology*, 147 (4): 955-963.
- MENGE, B.A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146: 69-100.
- MENGE, B.A. & FARRELL, T.M. 1989. Community Structure and Interaction Webs in Shallow Marine Hard-bottom Communities: Test of an Environmental Stress Model. *Advances in Ecological Research*, 19: 189-262.
- MENGE, B.A.; LUBCHENCO, J.; BRACKEN, M.E.S.; CHAN, F.; FOLEY, M.M.; FREIDENBURG, T.L.; GAINES, S.D.; HUDSON, G.; KRENZ, C.; LESLIE, H.; MENGE, D.N.L.; RUSSELL, R. & WEBSTER, M.S. 2003. Coastal Oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(2): 12229-12234.
- METAXAS, A. 2001. Behaviour in flow: perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences*, 58: 86-98.
- MILLER, B.A. 1993. Larval period and its influence on post-larval life history: comparison of lecithotrophy and facultative planktotrophy in the aeolid nudibranch *Phestilla sibogae*. *Marine Biology*, 117(4): 635-64.
- MILLER, B.A. & EMLET, R.B. 1997. Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series* 148: 83-94.
- MINCHINTON, T.E & SCHEIBLING, R.E. 1991. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. *Ecology*, 72(5): 1867-1879.
- MIRON, G.; BOUDREAU, B. & BOURGET, E. 1995. Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 301-305.
- MIRON, G.; BOUDREAU, B. & BOURGET, E. 1999. Intertidal barnacle distribution: a case study using multiple

- working hypotheses. *Marine Ecology Progress Series*, 189: 205-209.
- MORGAN, S.G. 1995. The timing of larva release. Pp 157-191. *In*: L. MacEdward (ed.). *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press., London. 480p.
- MORGAN, S.G. 2001. The larval ecology of marine communities. Pp 159-181. *In*: M.D. Bertness, S.D. Gaines & M.E. Hay (ed.). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Maine. 550p.
- NARVAEZ, D.A.; NAVARRETE, S.A.; LARGIER, J. & VARGAS, C.A. 2006. Onshore advection of warm water, larval invertebrate settlement, and relaxation of upwelling off central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 309: 159-173.
- NAVARRETE, S.A.; WIETERS, E.A.; BROITMAN, B.R. & CASTILLA, J.C. 2005. Scales of Benthic-Pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(50): 18046-18051.
- OLAFSSON, E.B.; PETERSON, C.H. & AMBROSE JR., W.G. 1994. Does recruitment limitation structure populations and communities of macroinvertebrates in marine soft sediments? The relative significance of pre and post-settlement processes. *Oceanography Marine Biology and Annual Review*, 32: 65-109.
- OLIVIER, F.; TREMBLAY, R.; BOURGET, E. & RITTSCHOF, D. 2000. Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. *Marine Ecology Progress Series*, 199: 185-204.
- OSMAN, R.W. & WHITLATCH, R.B. 1995. The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190: 199-220.
- PECHENIK, J.A. 2006. Larval experience and latent effects—metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology*, 46(3): 323-333.
- PECHENIK, J.A.; JARRET, J.N. & ROONEY, J. 2002. Relationships between larval nutritional experience, larval growth rates, juvenile growth rates, and juvenile feeding rates in the prosobranch gastropod *Crepidula fornicata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 280: 63-78.
- PECHENIK, J.A.; RITTSCHOF, D. & SCHMIDT, A.R. 1993. Influence of delayed metamorphosis on survival and growth of juvenile barnacles *Balanus amphitrite*. *Marine Biology*, 115: 287-294.
- PHILLIPS, N.E. 2007. A spatial gradient in the potential reproductive output of the sea mussel *Mytilus californianus*. *Marine Biology*, 151(4): 1543-1550.
- PINEDA, J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science*, 253: 548-551.
- PINEDA, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research*, 52: 427-458.
- PINEDA, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bores warm fronts. *Limnology and Oceanography*, 44(6): 1400-1414.
- PINEDA, J. 2000. Linking Larval Settlement to Larval Transport: Assumptions, Potentials and Pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific*, 1: 84-105.
- PINEDA, J. & LOPEZ, M. 2002. Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental Shelf Research*, 22: 1183-1198.
- PINEDA, J.; RIEBENSAHM, D. & MEDEIROS-BERGEN, D. 2002. *Semibalanus balanoides* in winter and spring: larval concentration, settlement and substrate occupancy. *Marine Biology*, 140: 789-800.
- PINEDA, J.; STARCZAK, V. & STUECKLE, T.A. 2006. Timing of successful settlement: demonstration of a recruitment window in the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series*, 320: 233-237.
- PORRI, F.; MCQUAID, C.D. & RADLOFF, S. 2006. Spatio-temporal variability of larval abundance and settlement of *Perna perna*: differential delivery of mussels. *Marine Ecology Progress Series*, 315: 141-150.
- POULIN, E.; PALMA, A.T.; LEIVA, G.; HERNÁNDEZ, E.; MARTÍNEZ, P.; NAVARRETE, S.A. & CASTILLA, J.C. 2002. Temporal and spatial variation in the distribution of epineustonic competent larvae of *Concholepas concholepas* along the central coast of Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 229: 95-104.
- PRIMACK, R.B. & RODRIGUES, E. 2001. *Biologia da conservação*. Londrina: E. Rodrigues. 328p.
- PULLIAM, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132: 652-661.
- QIAN, PY. 1999. Larval settlement of polychaetes. *Hydrobiologia*, 402: 239-253.
- RAIMONDI, P.T. 1990. Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecological Monographs*, 60(3): 283-309.
- ROCHA-BARREIRA, C.A. 2002. Gonad characterization and reproductive cycle of *Collisella subrugosa* (Orbigny, 1846) (Gastropoda: Acmaeidae) in the Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(4B): 885-895.

- RODRÍGUEZ, S.R.; OJEDA, F.P. & INESTROSA, N.C. 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 97: 193-207.
- ROUGHGARDEN, J.; GAINES, S. & POSSINGHAM, H. 1988. Recruitment Dynamics in Complex Life Cycles. *Science*, 241: 1460-1466.
- ROUGHGARDEN, J.; IWASA, Y. & BAXTER, C. 1985. Demographic Theory for an Open Marine Population with Space-Limited Recruitment. *Ecology*, 66(1): 54-67.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on intraspecific competition. *The American Naturalist*, 122: 240-285.
- SETRAN, A.C. 1992. A new plankton trap for use in the collection of rocky intertidal zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 37(3): 669-674.
- SHANKS, A.L. 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. Pp 323-367. In: L.R. MacEdward (ed.). *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press, London, 480p.
- SHANKS, A.L. & BRINK, L. 2005. Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, 302: 1-12.
- SHANKS, A.L.; LARGIER, J.; BRINK, L.; BRUBAKER, J. & HOOFF, R. 2002. Observations on the distribution of meroplankton during a downwelling event an associate intrusion of the Chesapeake Bay estuarine plume. *Journal of Plankton Research*, 24(4): 391- 416.
- SIH, A.; CROWLEY, P.; MCPEEK, M.; PETRANKA, J. & STROHMEIER, K. 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 16: 269-311.
- SKINNER, L.F. & COUTINHO, R. 2002. Preliminary results on settlement of the barnacles *Tetraclita stalactifera* and *Chthamalus bisinuatus* on a Brazilian tropical rocky shore under upwelling conditions. *Invertebrate Reproduction and Development*, 41(1-3): 151-156.
- SOUSA, W.P. 1984a. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 15: 353-391.
- SOUSA, W.P. 1984b. Intertidal Mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65(6): 1918-1935.
- STEINBERG, P.D.; DE NYS, R. & KJELLEBERG, S. 2002. Chemical cues for surface colonization. *Journal of Chemical Ecology*, 28(10): 1935-1951.
- STEPHENSON, T.A. & STEPHENSON, A. 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 37(2): 289-305.
- STONER, D.S. 1990. Recruitment of a tropical colonial ascidia: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement processes. *Ecology*, 71(5): 1682-1690.
- SWEARER, S.E.; CASELLE, J.E.; LEA, D.W. & WARNER, R.R. 1999. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature*, 402(67/63): 799-802.
- TAMBURRI, M.N.; FINELLI, C.M.; WETHEY, D.S. & ZIMMER-FAUST, R.K. 1996. Chemical induction of larval settlement behavior in flow. *Biological Bulletin*, 191: 367-373.
- TAPIA, F.J. & PINEDA, J. 2007. Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: potential for limited dispersal and high mortality rates. *Marine Ecology Progress Series*, 342: 177-190.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25: 1-45.
- THYJAGARRAN, V.; LAU, S.C.K.; CHEUNG, S.C.K. & QIAN, P.Y. 2006. Cypris habitat selection facilitated by microbial films influences the vertical distribution of subtidal barnacle *Balanus trigonus*. *Microbial Ecology*, 51: 431-440.
- TODD, C.D. 1998. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia*, 375/376: 1-21.
- TODD, C.D. 2003. Assessment of a trap for measuring larval supply of intertidal barnacles on wave-swept, semi-exposed shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 290: 247- 269.
- TODD, C.D.; PHELAN, P.J.C.; WEINMANN, B.E.; GUDE, A.R.; ANDREWS, C.; PATERSON, D.M.; LONERGAN, M.E. & MIRON, G. 2006. Improvements to a passive trap for quantifying barnacle larval supply to semi-exposed rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 332(2): 135-150.
- TOONEN, R.J. & PAWLIK, J.R. 1994. Foundations of gregariousness. *Nature*, 370: 511-512.
- TOONEN, R.J. & PAWLIK, J.R. 2001. Settlement of the gregarious tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae). II. Testing the desperate larva hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, 224: 115-131.
- TREMBLAY, R.; OLIVIER, F.; BOURGET E. & RITTSCHOF D. 2007. Physiological condition of *Balanus amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. *Marine Ecology Progress Series*, 340: 1-8.
- UNDERWOOD, A.J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 51-76.
- UNDERWOOD, A.J. & FAIRWEATHER, P.G. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution*, 4(1): 16-20.

- UNDERWOOD, A.J. & KEOUGH, M.J. 2001. Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. Pp 183-200. *In*: M.D. Bertness, S.D. Gaines & M.E. Hay (eds). Marine community ecology. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Maine. 550p
- VARGAS, C.A.; NARVÁEZ, D.A.; PIÑONES, A.; VENEGAS, R.M. & NAVARRETE, S.A. 2004. Internal tidal bore warm fronts and settlement of invertebrates in central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61: 603–612.
- VERLING, E.; RUIZ, G.M.L.; SMITH, D.; GALIL, B.; MILLER, A.W. & MURPHY, K.R. 2005. Supply-side invasion ecology: characterizing propagule pressure in coastal ecosystems. *Proceeding of the Royal Society B*, 272: 1249–1257.
- WALTERS, L.J.; MIRON, G. & BOURGET, E. 1999. Endoscopic observations of invertebrate larval substratum exploration and settlement. *Marine Ecology Progress Series*, 182: 85-108.
- WETHEY, D.S. 1986. Ranking of settlement cues by barnacle larvae: influence of surface contour. *Bulletin of Marine Sciences*, 39(2): 393-400.
- WENDT, D.E. 1996. Effects of larval swimming duration on success of metamorphosis and size of the ancestrular lophophore in *Bugula neritina* (Bryozoa). *Biological Bulletin*, 191: 224–233.
- WING, S.R.; BOTSFORD, L.W.; RALSTON, S.V. & LARGIER, J.L. 1998. Meroplanktonic distribution and circulation in a retention zone of the northern California upwelling system. *Limnology and Oceanography*, 43(7): 1710-1721.
- WING, S.R.; BOTSFORD, L.W.; MORGAN, L.E.; DIEHK, J.M. & LUNDQUIST, C.J. 2003. Inter-annual variability in larval supply to populations of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 859-872.
- WRIGHT, J.R. & BOXSHALL, A.J. 1999. The influence of small-scale flow and chemical cues on the settlement of two congeneric barnacle species. *Marine Ecology Progress Series*, 183: 179-187.
- YAN, Y.; CHAN, B.K.K & WILLIAMS, G.A. 2004. An improved and simplified trap for quantifying the distribution and supply of planktonic larvae to rocky shores. *Journal of Plankton Research*, 26(2): 247-253.
- YOUNG, C.M. 1987. Novelty of “supply-side ecology”. *Science*, 235: 415-416.
- YOUNG, C.M. 1995. Behavior and Locomotion during Dispersal Phase of Larval Life. Pp 249-276. *In*: L. McEdward (ed.). Ecology of Marine Invertebrate Larvae. CRC Press, London. 480p.
- YOUNG, C.M. 2002. A Brief history and some fundamentals. Pp 1-8. *In*: C.M. Young (ed.), M.A. Sewell & M.E. Rice (assoc. eds.). Atlas of Marine Invertebrate Larvae. Academic Press USA. 646 p.
- YUND, P.O.; GAINES, S.D. & BERTNESS, M.D. 1991. Cylindrical Tube Traps for Larval Sampling. *Limnology and Oceanography*, 36(6): 1167-1177.

Submetido em 04/12/2007.

Aceito em 05/03/2008.