

**UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DINÂMICA  
DOS OCEANOS E DA TERRA - DOT**

**RODRIGO SOARES PESSANHA D'ALMEIDA**

**ESTUDO COMPARATIVO DAS ESTRATÉGIAS DE  
HISTÓRIA DE VIDA DE CIRRIPIÉDIOS COM ÊNFASE  
EM *MEGABALANUS* .**

**Niterói  
2023**

**RODRIGO SOARES PESSANHA D'ALMEIDA**

**ESTUDO COMPARATIVO DAS ESTRATÉGIAS DE  
HISTÓRIA DE VIDA DE CIRRIPIÉDIOS COM ÊNFASE  
EM *MEGABALANUS* .**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra, Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ecologia Marinha.

Orientador: Fábio Bettini Pitombo

**Niterói, RJ**

**2023**

Ficha catalográfica automática - SDC/BIG  
Gerada com informações fornecidas pelo autor

D148e D'almeida, Rodrigo Soares Pessanha  
Estudo Comparativo das estratégias de História de Vida de  
Cirripédios com ênfase em Megabalanus / Rodrigo Soares  
Pessanha D'almeida. - 2023.  
65 f.

Orientador: Fábio Bettini Pitombo.  
Tese (doutorado)-Universidade Federal Fluminense, Instituto  
de Geociências, Niterói, 2023.

1. Ecologia marinha. 2. Fauna Bêntica. 3. Produção  
intelectual. I. Pitombo, Fábio Bettini, orientador. II.  
Universidade Federal Fluminense. Instituto de Geociências.  
III. Título.

CDD - XXX

**RODRIGO SOARES PESSANHA D'ALMEIDA**

**ESTUDO COMPARATIVO DAS ESTRATÉGIAS DE  
HISTÓRIA DE VIDA DE CIRRIPIÉDIOS COM ÊNFASE  
EM *MEGABALANUS* .**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra, Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ecologia Marinha.

Aprovada em 14 de setembro de 2023

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Fábio Bettini Pitombo  
Orientador

---

Prof. Dr. Abílio Soares Gomes  
Universidade Federal Fluminense

---

Prof. Dr. Bernardo Antônio Perez da Gama  
Universidade Federal Fluminense

---

Prof. Dr. Carlos Renato Rezende Ventura  
Universidade Estadual do Rio de Janeiro

---

Prof. Dra. Cinthya Simone Gomes Santos  
Universidade Federal Fluminense

---

Prof. Dr. Luis Felipe Skinner  
Universidade Estadual do Rio de Janeiro

**Niterói**

**2023**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais Rosi e Breno, sem eles nada disso seria possível. Obrigado pelo carinho, atenção e apoio, vocês são os responsáveis pelo que sou hoje. Muito obrigado por se sacrificarem tanto para me proporcionar um futuro melhor e por sempre acreditarem em mim. Amo vocês.

Agradeço à Keilla Giron por compartilhar comigo este sonho desde o início. Obrigado pela compreensão, pela cumplicidade, pelo ombro amigo, pelas inúmeras ajudas e principalmente por me apresentar o mar. Esta vitória também é sua.

Agradeço ao mais novo membro da família, meu filho Antônio Giron (meu filhote de mamífero preferido). Seu sorriso e sua presença deram muito mais sentido a toda esta jornada.

Agradeço a minha família e a todos que torceram por mim, vocês me deram forças para continuar trilhando este caminho. Um obrigado especial as minhas avós Célia e Yolanda (*in memorian*), ao meu avô Manoel (*in memorian*), aos meus “guerreiros” Marcos (*in memorian*) e Lina Giron, a minha irmã Laís e a minha tia preferida Aline, vocês significam muito para mim.

Agradeço a todos os professores que participaram de minha formação, desde a escola até graduação, obrigado pelo conhecimento compartilhado.

Agradeço ao mais que orientador e grande amigo Fábio Pitombo, por me guiar nessa jornada e estar sempre disposto a me ajudar. Obrigado pelos ensinamentos acadêmicos e pelos conselhos de vida. Também agradeço aos companheiros de laboratório Camila, Filippe e Peter, pelo auxílio nas coletas, pelos conselhos e prosas.

“É mais fácil viver com o peso da busca do que com o vazio da ignorância.”

Pedro Loos

## Resumo

A história de vida de um organismo é determinante na distribuição e abundância de uma espécie no ambiente. A história de vida inclui características como tamanho ao nascer, padrão de crescimento, taxa de mortalidade e tempo de vida, que juntas formam a estratégia de história de vida de um organismo. Os cirripédios podem ser utilizados como modelo no estudo e comparação destas estratégias de história de vida. Há uma diversidade considerável de espécies de cirripédios coexistindo na Baía de Guanabara, com diferentes características de história de vida; como tamanho da concha, tamanho de embrião e fecundidade. Algumas destas espécies não são nativas do litoral brasileiro, e têm sua manutenção no ambiente diretamente relacionada à sua estratégia de história de vida. Um exemplo é o caso de *Megabalanus coccopoma*, que se tornou amplamente distribuída em várias regiões costeiras do mundo e possui uma fecundidade significativamente maior que todos os outros cirripédios da costa do Rio de Janeiro. Em 2016, foi registrado o primeiro indivíduo de *Megabalanus vinaceus* na Baía de Guanabara, Rio de Janeiro. Essa espécie é semelhante a *M. coccopoma* em termos evolutivos e ecológicos, o que destaca a importância de analisar sua presença e possíveis interações no novo ambiente, principalmente em comparação a *M. coccopoma*. Na área nativa a espécie ocorre nas faixas mais inferiores da zona entremarés e principalmente em costões rochosos, semelhante ao observado na Baía de Guanabara, mas com diferenças em relação a abundância, que foi consideravelmente maior em substratos artificiais. As estruturas artificiais possivelmente proporcionam um ambiente com menor influência do estresse por dessecação e hidrodinamismo, justificando a maior presença de *M. vinaceus* neste tipo de ambiente. A baixa abundância nos ambientes naturais pode ser justificada pelas características reprodutivas observadas para a espécie, que possui ovos maiores e fecundidade menor que *M. coccopoma*. As duas espécies apresentam estratégias de crescimento distintas, com *M. vinaceus* crescendo mais rápido, mas *M. coccopoma* alcançando um tamanho final maior. Essas diferenças nas estratégias de alocação de energia podem afetar a dinâmica da distribuição e ocorrência dessas espécies no ambiente. No entanto, apesar do rápido crescimento de *M. vinaceus*, *M. coccopoma* ainda é dominante devido à sua notável fecundidade. Ambas as espécies contribuem para a diversidade de cirripédios no litoral do Rio de Janeiro e continuam competindo com outras espécies na zona entremarés.

Palavras-chave: História de vida, *Megabalanus*, Fecundidade, Crescimento, Espécie exótica.

### Abstract

The life history of an organism is crucial in determining the distribution and abundance of a species in its environment. Life history encompasses traits such as size at birth, growth patterns, mortality rate, and lifespan, which collectively form an organism's life history strategy. Barnacles can be used as a model for studying and comparing these life history strategies. In the Guanabara Bay, there is a considerable diversity of cirriped species coexisting, each with different life history characteristics such as shell size, embryo size, and fecundity. Some of these species are Non indigenous species in the Brazilian coast, and their persistence in the environment is directly related to their life history strategy. An example is *Megabalanus coccopoma*, which has become widely distributed in various coastal regions worldwide and exhibits significantly higher fecundity compared to all other cirripeds on the Rio de Janeiro coast. In 2016, the first individual of *Megabalanus vinaceus* was recorded in Guanabara Bay, Rio de Janeiro. This species is evolutionarily and ecologically similar to *M. coccopoma*, highlighting the importance of analyzing its presence and potential interactions in the new environment, especially in comparison to *M. coccopoma*. In its native habitat, *M. vinaceus* occurs in the lower intertidal zones and primarily on rocky shores, similar to what is observed in Guanabara Bay. However, there are differences in terms of abundance, with considerably higher numbers found on artificial substrates. Artificial structures likely provide an environment with less desiccation and hydrodynamic stress, explaining the greater presence of *M. vinaceus* in such environments. The lower abundance in natural habitats can be attributed to the observed reproductive characteristics of the species, which have larger eggs and lower fecundity compared to *M. coccopoma*. The two species exhibit distinct growth strategies too. *M. vinaceus* grow faster but *M. coccopoma* reaches a larger final size. These differences in energy allocation strategies can affect the dynamics of their distribution and occurrence in the environment. However, despite the rapid growth of *M. vinaceus*, *M. coccopoma* remains dominant due to its remarkable fecundity. Both species are added to the diversity of cirripeds on the Rio de Janeiro coast and continue to compete with other species in the intertidal zone.

Keywords: Life history, *Megabalanus*, Fecundity, Growth, Non-indigenous specie.

## Sumário

Resumo.....	7
Abstract .....	8
Lista de Figuras.....	10
Lista de Tabelas .....	12
Introdução.....	13
Capítulo 1 – Características reprodutivas de Cirripédios da Baía de Guanabara.....	15
Introdução .....	15
Material e Métodos .....	17
Resultados.....	19
Discussão .....	23
Capítulo 2 – Distribuição e Biologia Reprodutiva de <i>Megabalanus vinaceus</i> na Baía de Guanabara.....	25
Introdução .....	25
Material e Métodos .....	27
Distribuição.....	27
Reprodução .....	28
Resultados.....	30
Padrões de distribuição .....	30
Tamanho e reprodução .....	33
Discussão .....	36
Capítulo 3 – Estudo comparativo dos padrões de crescimento de <i>Megabalanus vinaceus</i> e <i>Megabalanus coccopoma</i> .....	41
Introdução .....	41
Material e Métodos .....	44
Resultados.....	46
Discussão .....	52
Considerações finais.....	58
Referências.....	59

## Lista de Figuras

- Figura 1 - A- *Amphibalanus amphitrite*, B- *Amphibalanus eburneus*, C- *Amphibalanus improvisus*, D- *Amphibalanus reticulatus*, E- *Balanus trigonus*, F- *Megabalanus coccopoma*, G- *Megabalanus tintinnabulum*, H- *Megabalanus vesiculosus*, I- *Megabalanus vinaceus*. J- *Chthamalus bisinuatus*, K- *Newmanella radiata*, L- *Tetraclita stalactifera*. Escalas = 1cm. .... 17
- Figura 2 - Estágios de desenvolvimento do embrião de *M. coccopoma*: (a) Embrião em estágio inicial de desenvolvimento, sem diferenciação celular bem definida. (b) Embrião em estágio mais avançado de desenvolvimento, com olho naupliar (ON) e presença de apêndices rudimentares (AR). (c) Embrião na fase final do desenvolvimento (Náuplio I) com olho naupliar (ON) e espinho caudal (EC). .... 18
- Figura 3 - Variação do tamanho ( $\mu\text{m}$ ) de embrião em estágio inicial de cada espécie. .... 22
- Figura 4 - Variação do tamanho ( $\mu\text{m}$ ) de náuplio de cada espécie..... 22
- Figura 5 - Vista lateral e superior de *Megabalanus vinaceus* (Darwin, 1854)... 26
- Figura 6 - Coleta de espécimes no pilar da Ponte Rio-Niterói. .... 28
- Figura 7 - Locais de ocorrência de *Megabalanus vinaceus* na Baía de Guanabara. 1= Obus de Fora; 2= Boia de Sinalização próxima a Obus de Fora; 3-5= Pilares da Ponte Rio-Niterói; 6= Parcel da Feiticeira; 7= Boia de sinalização próxima à praia de Boa Viagem; 8= Cultivo de Mexilhões próxima à praia de Jurujuba; 9= Cais do Clube Naval de Charitas; 10= Forte da Laje. .... 30
- Figura 8 - Variação da porcentagem de indivíduos observados com gônadas desenvolvidas e com ovos ao longo do estudo. .... 34
- Figura 9 - Relação entre o número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de *Megabalanus vinaceus*. .... 35
- Figura 10 - Representação gráfica de três curvas hipotéticas de crescimento com parâmetros de tamanho iguais e valores de K (taxa de crescimento) diferentes. .... 42
- Figura 11 - Placas de granito utilizadas no experimento já com espécimes fixados. .... 45

Figura 12 - Relação entre taxa de crescimento ( $\log(n)$ ) e tamanho médio (mm) dos espécimes de <i>Megabalanus coccopoma</i> .....	47
Figura 13 - Relação entre taxa de crescimento ( $\log(n)$ ) e tamanho médio (mm) dos espécimes de <i>Megabalanus vinaceus</i> .....	47
Figura 14 - Relação entre taxa de crescimento ( $\log(n)$ ) e tamanho médio (mm) dos espécimes de <i>Megabalanus vinaceus</i> assentados.....	48
Figura 15 - Gráfico comparativo dos modelos de curva de crescimento construídos com os parâmetros calculados para <i>M. vinaceus</i> ( $K = 4,02$ e $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ) e <i>M. coccopoma</i> ( $K = 1,90$ e $L^\infty = 40,1\text{mm}$ ).....	49
Figura 16 - Gráfico comparativo dos modelos de curva de crescimento construídos com os parâmetros calculados para <i>M. vinaceus</i> ( $K = 4,02$ e $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ), <i>M. coccopoma</i> ( $K = 1,90$ e $L^\infty = 40,1\text{mm}$ ) e <i>M. vinaceus</i> assentados ( $K = 5,54$ e $L^\infty = 37,8\text{mm}$ ).....	50
Figura 17 - Gráfico comparativo: (a) dados de crescimento em função da idade observados nos espécimes assentados; (b) Modelo de curva de crescimento construído para <i>M. vinaceus</i> ( $K = 4,02$ e $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ); (c) Modelo de curva de crescimento construído para <i>M. vinaceus</i> assentados ( $K = 5,54$ e $L^\infty = 37,8\text{mm}$ ).....	51

## Lista de Tabelas

Tabela 1 - Estrutura de tamanho (mm) dos espécimes utilizados para o estudo de fecundidade.....	20
Tabela 2 - Número máximo de ovos encontrado para cada espécie.....	21
Tabela 3 - Escala semi-quantitativa, adaptada de Crisp & Southward (1958), com valores atribuídos com base em um senso visual.....	27
Tabela 4 - Espécies de cirripédios observadas durante a realização do estudo na Baía de Guanabara – RJ. ....	31
Tabela 5 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas no Pilar Central da Ponte Rio-Niterói (03-X-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior). ....	31
Tabela 6 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas no Forte da Laje (01-XI-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior). ....	32
Tabela 7 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas em Obus de Fora (10-XII-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior). ....	32
Tabela 8 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas no Parcel da Feiticeira (2-VIII-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior). ....	32
Tabela 9 - Estrutura de tamanho (mm) de <i>Megabalanus vinaceus</i> (N=141).....	33
Tabela 10 - Tamanho do embrião nos estágios: inicial, com olho naupliar visível, e náuplio I de <i>Megabalanus vinaceus</i> .....	34
Tabela 11 - Tamanho e número de ovos para indivíduos de <i>Megabalanus vinaceus</i> com 16 a 19 mm de tamanho de base.....	35
Tabela 12 - Estrutura de tamanho dos espécimes coletados para o experimento de crescimento.....	46

## Introdução

Todas as espécies de organismos presentes em nosso planeta são diferentes em relação a sua distribuição e abundância. Estas distinções são geradas pela ação da evolução através da seleção natural. Este processo pode ser compreendido conhecendo as características do ciclo de vida dos organismos (tamanho ao nascer, padrão de crescimento, taxa de mortalidade, tempo de vida, entre outras) que em conjunto são chamadas de história de vida (Stearns, 1992; Begon, 2007; Ventura & Pires, 2009;). A forma como estas características são expressas e interagem entre si é chamada de estratégia de história de vida (Stearns 1989). Para estudar a diversidade de estratégias de história de vida utilizadas pelos diferentes organismos em diversos *habitats*, assim como as causas e resultados da variação em seus ciclos de vida surgiu a Teoria de história de vida, uma teoria da evolução biológica que procura explicar aspectos da anatomia e do comportamento dos organismos com relação à maneira como suas histórias de vida foram moldadas por seleção natural (Stearns 1976, 1992).

A seleção natural age justamente na variação da adaptabilidade dos organismos e a teoria de história de vida analisa o que causa estas diferenças de adaptabilidade entre as características de história de vida. Dentre as características de história de vida estão os padrões reprodutivos, que têm uma ênfase maior em todo o processo evolutivo. Afinal, os organismos “adaptados” são aqueles melhor representados nas gerações futuras do que os “menos adaptados”, contribuindo para que a reprodução seja um componente muito importante na adaptabilidade de um organismo (Stearns 1989). Todas as características de história de vida são conectadas por interações restritivas, que são chamadas de *trade-offs* (Stearns, 1992). Os *trade-offs* possuem um importante papel no desenvolvimento da teoria de história de vida, e representam o custo pago pela adaptabilidade quando uma mudança benéfica em uma característica acarreta em uma mudança desfavorável em outra. Considerando a importância da reprodução no processo evolutivo, um dos

principais *trade-offs* da história de vida de um organismo é o custo da reprodução (Stearns, 1989).

Em suma, o estudo das estratégias de história de vida auxilia o entendimento de como os organismos se adaptam, se reproduzem, competem, coexistem e interagem com o ambiente. Isso ajuda a desvendar os padrões e processos da vida na Terra e é crucial para a biologia, ecologia e conservação. O objetivo do presente trabalho é descrever a fecundidade e o tamanho de ovo (características reprodutivas) de 12 espécies de cirripédios que ocorrem na zona entremarés da Baía de Guanabara - RJ. Os dados levantados serão utilizados para apontar as possíveis estratégias adotadas por cada espécie e avaliar sua influência na distribuição e manutenção destas espécies no ambiente.

O primeiro capítulo é dedicado a descrever a fecundidade e o tamanho de ovo (características reprodutivas) para 12 espécies de cirripédios, com o intuito de demonstrar a existência de distintas características reprodutivas de cirripédios em um mesmo local. No segundo capítulo é apresentada a relevância dos cirripédios em episódios de bioinvasão, utilizando justamente as características reprodutivas como embasamento para a discussão. Nesta segunda parte do trabalho é feita uma descrição das características reprodutivas e distribuição da espécie recém chegada a Baía de Guanabara; *Megabalanus vinaceus* (Darwin, 1854), comparando suas estratégias reprodutivas com outras espécies de *Megabalanus*. O terceiro capítulo é dedicado a descrever outra característica da história de vida de *M. vinaceus*; o crescimento, comparando com a espécie não nativa: *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854). As informações das características reprodutivas e de crescimento das espécies são amplamente comparadas e discutidas nesta parte final, descrevendo as possíveis estratégias de história de vida adotadas por cada uma.

## Capítulo 1 – Características reprodutivas de Cirripédios da Baía de Guanabara.

### Introdução

Os Cirripédios estão entre os grupos com maior número de estudos reprodutivos. São uma subclasse de crustáceos composta por invertebrados bentônicos marinhos característicos de substratos consolidados, que recebe atenção neste tipo de pesquisa desde as monografias de Darwin e são considerados organismos modelo no estudo da evolução e variação de investimento reprodutivo (Barnes & Barnes, 1965; Anderson, 1984; Barnes, 1989), graças à grande diversidade de estratégias reprodutivas encontradas no grupo, incluindo hermafroditismo simultâneo, hermafroditismo simultâneo protândrico, androdioicismo (presença mista de machos e hermafroditas) e dioícia (Charnov, 1982; Høeg, 2009). Por ser um grupo numeroso e amplamente distribuído em diversos ambientes marinhos, são encontrados em muitos estudos clássicos de ecologia, como os realizados por Barnes & Barnes (1965, 1968, 1977), Barnes (1989), Connell (1961) e Underwood & Denley (1979). Embora o grupo seja extensivamente estudado em relação à taxonomia e distribuição, os pesquisadores também dedicam atenção a áreas nas quais Darwin foi pioneiro, tais como biologia reprodutiva, ciclo de vida, desenvolvimento larval e metamorfose (Anderson, 1984; Barnes, 1989).

A maior parte dos estudos reprodutivos em Cirripédia é realizada com representantes do grupo que ocorrem na zona entremarés, onde a competição por espaço é uma das principais razões para a mudança de composição de suas comunidades (Newman & Stanley, 1981). Os organismos presentes nos diferentes níveis deste *habitat* possuem uma variedade de estratégias de história de vida que garantem seus sucessos reprodutivos (Denley & Underwood, 1979; Malusa, 1986). As características de fecundidade (número de ovos) e de tamanho dos ovos estão entre as estratégias fundamentais para a colonização na entremarés, que além de serem modificadas pela faixa onde o organismo ocorre (Barnes & Barnes, 1968), sofrem influência de condições ambientais específicas como temperatura (Barnes, 1963; Crisp & Patel 1969;

Barnes & Stone 1973), salinidade (Berger, 2009), disponibilidade de alimento (Patel & Crisp 1960; Barnes & Barnes 1967, 1975) e latitude de ocorrência (Barnes & Barnes, 1968). Assim, o padrão de reprodução de uma espécie pode ser interpretado como uma adaptação aos componentes bióticos e abióticos do ambiente (Stearns, 1976, 1977; Malusa, 1986).

Considerando as informações supracitadas, o presente estudo buscou informações sobre características de história de vida (fecundidade, tamanho de ovo e tamanho da concha) de algumas espécies de cirripédios presentes na Baía de Guanabara. Com os dados levantados foi possível descrever as diferentes estratégias de história de vida para cada espécie e os possíveis *trade-offs* resultantes das interações entre estas características.

São encontradas na Baía de Guanabara várias espécies pertencentes a uma mesma família ou até mesmo evolutivamente mais próximas (congêneres). As famílias são: Chthamalidae, Tetraclitidae e Balanidae. A família Chthamalidae possui três espécies: *Chthamalus proteus* (Dando & Southward, 1980), *Chthamalus bisinuatus* (Pilsbry, 1916) e *Microeuraphia rhizophorae* (De Oliveira, 1940). As duas espécies da família Tetraclitidae são *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) e *Newmanella radiata* (Bruguère, 1789). A família Balanidae é a que possui o maior número de representantes na Baía de Guanabara, apresentando três subfamílias: Amphibalaninae, Balaninae e Megabalaninae. As representantes de Amphibalaninae são: *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), *Amphibalanus reticulatus* (Utinomi, 1967), *Amphibalanus eburneus* (Gould, 1841), *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), *Fistulobalanus citerosum* (Henry, 1973). A espécie *Balanus trigonus* (Darwin, 1854) é representante da subfamília Balaninae. A subfamília Megabalaninae possui cinco representantes: *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854), *Megabalanus stultus* (Darwin, 1854), *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758), *Megabalanus vesiculosus* (Darwin, 1854) e *Megabalanus vinaceus* (Darwin, 1854).

## Material e Métodos

Para a realização do estudo foram utilizados indivíduos de 12 espécies que ocorrem na Baía de Guanabara (Figura 1): *Megabalanus coccopoma*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Megabalanus vesiculosus*, *Megabalanus vinaceus*, *Amphibalanus amphitrite*, *Amphibalanus eburneus*, *Amphibalanus improvisus*, *Amphibalanus reticulatus*, *Balanus trigonus*, *Newmanella radiata*, *Tetraclita stalactifera* e *Cthamalus bisinuatus*.

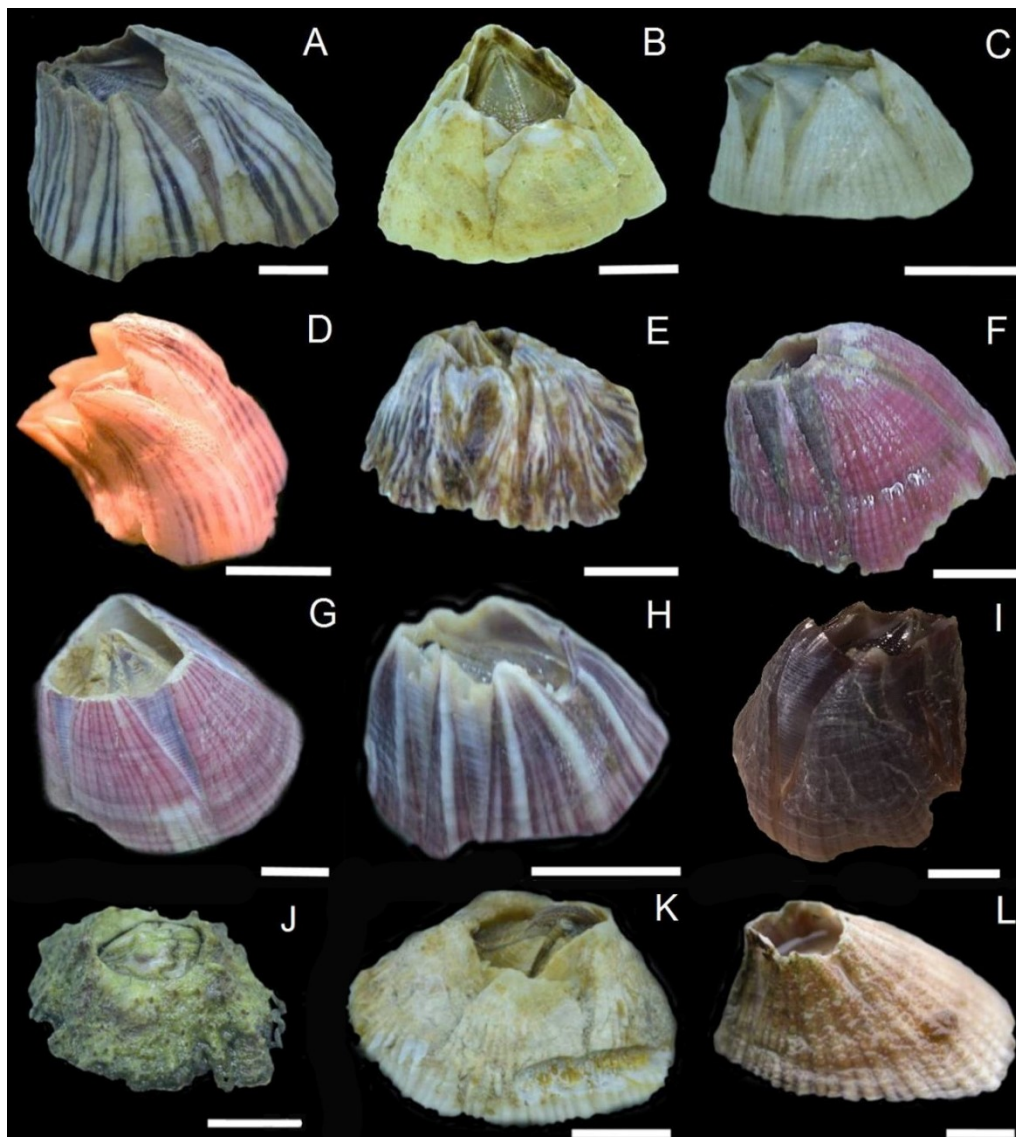


Figura 1 - A- *Amphibalanus amphitrite*, B- *Amphibalanus eburneus*, C- *Amphibalanus improvisus*, D- *Amphibalanus reticulatus*, E- *Balanus trigonus*, F- *Megabalanus coccopoma*, G- *Megabalanus tintinnabulum*, H- *Megabalanus vesiculosus*, I- *Megabalanus vinaceus*. J- *Cthamalus bisinuatus*, K- *Newmanella radiata*, L- *Tetraclita stalactifera*. Escalas = 1cm.

A fecundidade das espécies foi medida a partir da contagem e posterior estimativa do número de ovos incubados na cavidade do manto, em espécimes

de diferentes tamanhos. Todos os espécimes tiveram a cavidade do manto lavada com 200 ml de álcool 90°, a fim de retirar toda a massa de ovos. O produto da lavagem foi recolhido em um frasco de Erlenmeyer para garantir a quantificação correta do volume do líquido. Após a devida homogeneização da amostra foi retirada, com o auxílio de uma pipeta, uma alíquota de 10ml do líquido. Esta alíquota foi colocada em uma Cuba de Dolfus, possibilitando a contagem do número de ovos presente na alíquota. Ao contar o número de ovos presente na alíquota foi possível estimar o número de ovos em toda a amostra, que correspondia ao número de ovos presente em um indivíduo. O procedimento de contagem foi realizado três vezes, com alíquotas diferentes, para cada espécime, totalizando três réplicas. A estimativa final do número de ovos presente no indivíduo foi obtida através da média das três réplicas.

O produto da lavagem da cavidade do manto também foi utilizado para medir o tamanho dos ovos incubados (Figura 2). Foi retirada uma alíquota de 0,5 ml, e colocada em lâmina escavada, para observação em microscópio estereoscópico. As medidas de comprimento e largura foram tomadas com o auxílio de uma escala micrométrica presente na objetiva. Foram medidos 10 ovos em estágio inicial para cada indivíduo. O náuplio também foi medido em relação ao comprimento total.

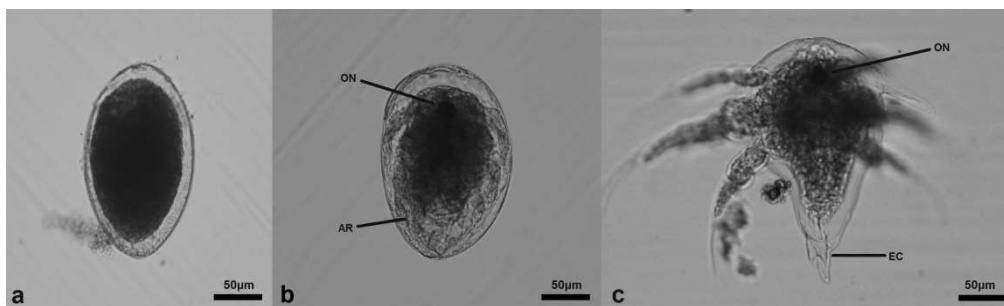


Figura 2 - Estágios de desenvolvimento do embrião de *M. coccopoma*: (a) Embrião em estágio inicial de desenvolvimento, sem diferenciação celular bem definida. (b) Embrião em estágio mais avançado de desenvolvimento, com olho naupliar (ON) e presença de apêndices rudimentares (AR). (c) Embrião na fase final do desenvolvimento (Náuplio I) com olho naupliar (ON) e espinho caudal (EC).

## Resultados

Foi utilizado um total de 300 espécimes, 25 de cada espécie. A estrutura de tamanho foi diferente entre as espécies (Tabela 1). Em relação ao comprimento da base, os maiores tamanhos foram encontrados no gênero *Megabalanus*. Os três maiores tamanhos de base foram encontrados em *M. tintinnabulum* (38,7mm) *M. coccopoma* (32,1mm) e *M. vinaceus* (27,6), com valores máximos de 32,1mm. A espécie *C. bisinuatus* apresentou o menor tamanho máximo de base (8,2mm). Em relação a altura da concha, os maiores tamanhos foram observados em *M. coccopoma* (54,1mm), *M. tintinnabulum* (40,7mm) e *T. stalactifera* (20,7mm).

Ao abrir as conchas dos indivíduos, encontramos abaixo das gônadas femininas as lamelas ovíferas. As lamelas, quando presentes, são preenchidas com embriões. Os embriões podem ser classificados em 2 estágios de desenvolvimento (estágio inicial, com olho naupliar) e náuplio (já eclodido). Esses estágios foram encontrados ocorrendo simultaneamente em indivíduos de todas as espécies estudadas, o que indica a ausência de sincronia no desenvolvimento dos embriões e demonstra que todas estão realizando um esforço reprodutivo significativo. Os embriões em estágio inicial (Figura 2a) foram identificados pela falta de diferenciação celular, sendo possível apenas identificar a presença dos grânulos lipídicos (vitelo). Já os embriões em estágio mais avançado de desenvolvimento (Figura 2b) apresentam um olho naupliar bem definido, além de ser possível identificar o início da formação dos apêndices locomotores. O último estágio de embrião observado foi o náuplio I (Figura 2c), que é o estágio que será liberado na coluna d'água.

Em relação a fecundidade, as espécies apresentaram uma característica em comum uma correlação positiva entre o tamanho da base e o número de ovos incubados (fecundidade). Entretanto, as fecundidades observadas foram bem distintas (Tabela 2). Os três maiores valores foram observados em: *M. coccopoma* (1.038.000), *M. tintinnabulum* (342.400) e *M. vesiculosus* (140.000). Os três menores valores foram observados em: *C. bisinuatus* (5.200), *A. amphitrite* (13.550) e *T. stalactifera* (19.900).

Tabela 1 - Estrutura de tamanho (mm) dos espécimes utilizados para o estudo de fecundidade.

	<i>A. amphitrite</i>			<i>A. eburneus</i>			<i>A. improvisus</i>			<i>A. reticulatus</i>		
	Mín.	Máx.	Med (±)	Mín.	Máx.	Md (±)	Mín.	Máx.	Med (±)	Mín.	Máx.	Med (±)
Comprimento da base (mm)	6,1	16	10,9	11,7	22,8	16,4	6,1	14,4	9,9	10,4	15,6	12,8
Largura da Base (mm)	5,4	16,6	10,3	10	19,3	14,9	4,0	12,7	9,1	9,4	15,1	12,0
Altura (mm)	4,7	10,2	7,2	9,2	20	13,8	5,1	11,2	7,3	8,0	15	10,8
Comprimento da abertura	2,2	6,8	4,7	5,6	12,8	9	4,3	8,7	5,8	5,2	12,1	8,5
Largura da abertura	2,1	5,6	4,1	4,3	10,6	7,3	3,4	6,8	4,7	4,2	11,8	7,1
	<i>B.trigonus</i>			<i>N. radiata</i>			<i>T.stalactifera</i>			<i>C. bisinuatus</i>		
	Mín.	Máx.	Med (±)	Mín.	Máx.	Md (±)	Mín.	Máx.	Med (±)	Mín.	Máx.	Med (±)
Comprimento da base (mm)	8,9	15,6	11,9	7,2	26,1	12,1	9,3	21,1	14,8	6,3	8,2	7,5
Largura da Base (mm)	7,3	15	10,7	7,2	23,2	11,7	8,9	21,2	14,2	5,0	8,0	6,9
Altura (mm)	4,6	9,6	7,5	5,0	12,1	7,2	7	20,7	11,4	3,0	3,5	3,1
Comprimento da abertura	2,5	6,5	4,8	3,3	11,6	5,4	3,1	12	5,7	2,7	3,3	3,1
Largura da abertura	2,5	5,2	4,1	3,4	10,6	5,4	2,7	12,7	5,4	2,5	3,2	2,9
	<i>M. coccopoma</i>			<i>M. tintinnabulum</i>			<i>M. vesiculosus</i>			<i>M. vinaceus</i>		
	Mín.	Máx.	Med (±)	Mín.	Máx.	Md (±)	Mín.	Máx.	Med (±)	Mín.	Máx.	Med (±)
Comprimento da base (mm)	10	32,1	21,4	12,5	38,7	21,1	7,5	19,7	12,4	11,2	27,6	18,1
Largura da Base (mm)	9,9	30,3	20,4	11,9	37,1	19,9	6,65	19,11	11,43	12	24	17
Altura (mm)	9,25	54,1	27	9	40,7	24	3,2	19,3	10,5	6	20	12,7
Comprimento da abertura	5,13	14,7	10,3	6,4	24,18	12,5	2,44	9,61	6,2	5	14,2	9,4
Largura da abertura	4,3	12,7	8,5	6,1	24,1	11,7	2,16	8,82	5,5	4,5	12,4	7,6

Tabela 2 - Número máximo de ovos encontrado para cada espécie.

Espécie	Máximo de ovos	Tamanho da base (mm)
<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)	13.550	15
<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841)	136.666	22
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	31.000	11
<i>Amphibalanus reticulatus</i> (Utinomi, 1967)	35.350	13
<i>Balanus trigonus</i> (Darwin, 1854)	30.787	9
<i>Megabalanus coccopoma</i> (Darwin, 1854)	1.038.000	32
<i>Megabalanus vesiculosus</i> (Darwin, 1854)	140.000	20
<i>Megabalanus vinaceus</i> (Darwin, 1854)	118.625	19
<i>Megabalanus tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1758)	342.400	23
<i>Newmanella radiata</i> (Bruguière, 1789)	45.250	26
<i>Tetraclita stalactifera</i> (Lamarck, 1818)	19.900	18
<i>Chthamalus bisinuatus</i> (Pilsbry, 1916)	5.200	8

Os dados de dimensão dos dois estágios de desenvolvimento do ovo e do náuplio, estão apresentados nas Figuras 3 e 4. As duas espécies que apresentaram o maior tamanho de ovo em estágio inicial *T. stalactifera* e *N. radiata*, com uma média de 285µm e 283 µm de comprimento respectivamente. Os menores tamanhos foram observados em *A. improvisus* e *M. coccopoma*, com uma média de 155µm e 163µm de comprimento de ovo respectivamente. Esta diferença se manteve em relação ao náuplio.

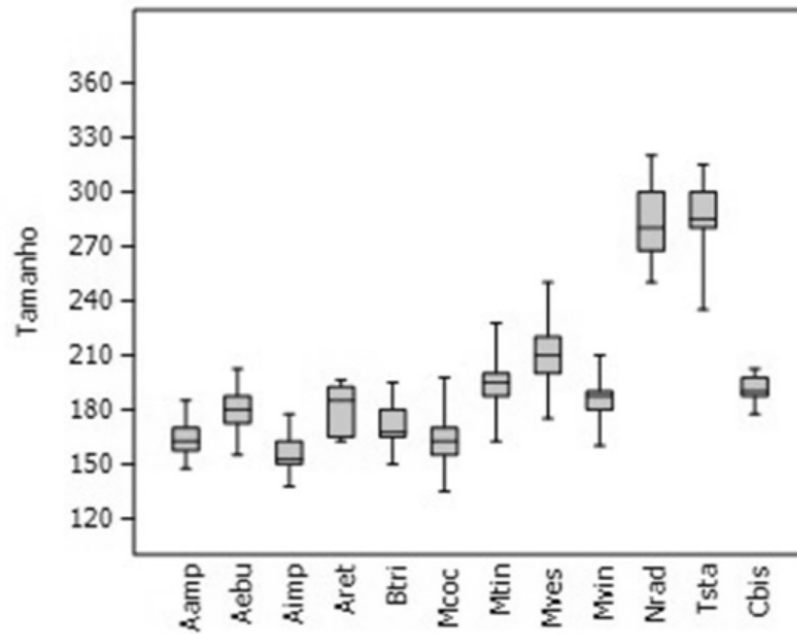


Figura 3 - Variação do tamanho ( $\mu\text{m}$ ) de embrião em estágio inicial de cada espécie.

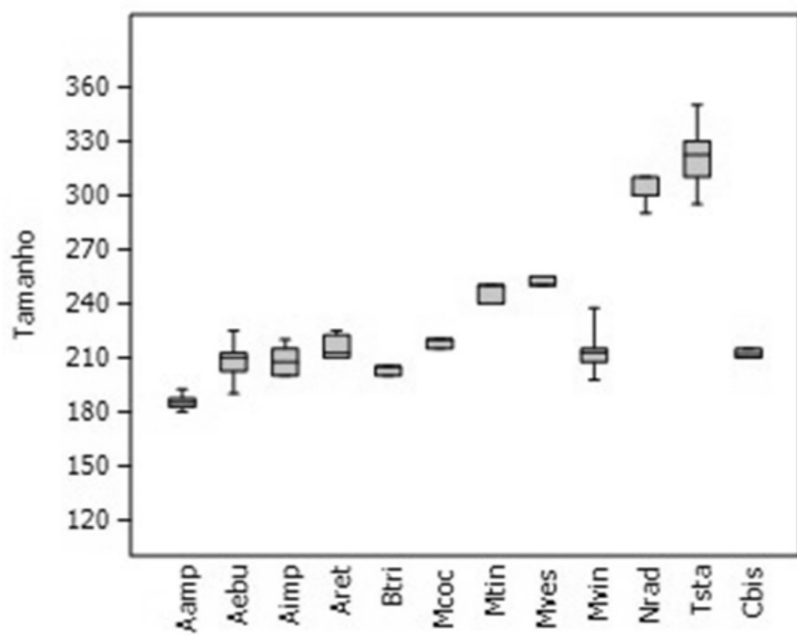


Figura 4 - Variação do tamanho ( $\mu\text{m}$ ) de náuplio de cada espécie.

## Discussão

Todas as espécies apresentadas neste primeiro capítulo são simpátricas, algumas são inclusive congêneres. A simpatria é a ocorrência de duas ou mais espécies em um mesmo ambiente sem que haja separação geográfica. Temos como exemplo as espécies *A. amphitrite* e *A. eburneus*, que são congêneres e simpátricas (Lacombe & Monteiro, 1974; Young 1995; Lima, 2013). As zonas de contato entre espécies simpátricas são laboratórios naturais para o entendimento das interações competitivas e na determinação de nichos ecológicos. A possibilidade de estudar espécies estreitamente relacionadas tanto evolutivamente como ecologicamente, pode ser considerada uma rara oportunidade de entender as consequências evolutivas dos processos de especiação passados (Mebert et al., 2015).

Os resultados aqui obtidos deixam evidente que existem diferentes características de história de vida (tamanho da concha, tamanho de embrião e fecundidade) entre as espécies de cirripédios da Baía de Guanabara, e que cada uma destas características interage entre si gerando diferentes estratégias reprodutivas. A variação da fecundidade entre os táxons, por exemplo, pode ser explicada principalmente pelo tamanho da concha. Com os maiores valores de fecundidade observados em *Megabalanus coccopoma* (máximo de 1.038.000 ovos em um indivíduo com 32 mm de comprimento basal (CB)), e os menores em *Chthamalus bisinuatus* (máximo de 1.450 com 8 mm de CB). Entretanto, *Tetraclita stalactifera* (máximo de 19.900 ovos com 18 mm de CB) e *Newmanella radiata* (máximo de 45.250 ovos com 26 mm de CB) não mostram esse padrão relacionado ao tamanho, com uma fecundidade menor em comparação com Balanídeos de tamanho similar (como *Amphibalanus eburneus* com um máximo de 136.660 ovos e 22 mm de CB). A fecundidade de um táxon pode sofrer influência de condições ambientais específicas como temperatura (Barnes, 1963; Crisp & Patel 1969; Barnes & Stone 1973), salinidade (Berger, 2009), disponibilidade de alimento (Patel & Crisp 1960; Barnes & Barnes 1967, 1975) e latitude de ocorrência (Barnes & Barnes, 1968). No entanto, as espécies usadas aqui são simpátricas e estão

sujeitas a condições ambientais relativamente semelhantes. Isso nos leva a outra diferença observada entre os táxons, o tamanho dos ovos.

Ambas Tetracitidae mostraram ovos maiores em comparação com todos os outros táxons. O tamanho médio dos ovos para *T. stalactifera* e *N. radiata* foi de 285  $\mu\text{m}$  e 280  $\mu\text{m}$ , respectivamente, enquanto o tamanho médio dos ovos para Balanidae e Chthamalidae variou de 155  $\mu\text{m}$  a 208  $\mu\text{m}$ . Isso demonstra que a fecundidade de um táxon é influenciada pelo tamanho da concha e pelo tamanho dos ovos juntos, evidenciando um dos principais *trade-offs* na história de vida da espécie: tamanho dos ovos/número de ovos. Assim, a fecundidade é proporcional ao tamanho da concha e inversamente proporcional ao tamanho dos ovos. Isso é bem exemplificado por *M. coccopoma*, que apresentou a maior fecundidade em relação a todas as outras espécies; além da concha maior, a fecundidade é intensificada pelo tamanho reduzido do ovo (163  $\mu\text{m}$ ) (D’Almeida, 2017).

A existência de diferentes estratégias em um mesmo ambiente também pode ser discutida sob a ótica do nicho de cada espécie. É extremamente difícil delimitar o nicho de ocorrência de uma espécie devido às incontáveis formas de interações desta com outras espécies e com o ambiente (Godsoe et al., 2017). Apesar da ocorrência em simpatria, estas espécies podem não estar ocorrendo em nichos exatamente iguais. Esta afirmativa se torna ainda mais intensa levando em conta o ambiente em que estas espécies ocorrem; a zona entremarés. Além das inúmeras possibilidades de nicho em relação a fatores químicos e biológicos, a diferença espacial em pequena escala é evidente, já que as espécies aqui apresentadas ocorrem em faixas diferentes da entremarés (Reis, 2017). A fecundidade, por exemplo, pode ser modificada pela faixa onde o organismo ocorre (Barnes & Barnes, 1968). Sendo assim, apesar da ocorrência em um mesmo ponto geográfico, as espécies podem ocorrer em diferentes nichos. As características de fecundidade aliadas ao deslocamento do nicho espacial podem estar atuando em conjunto para viabilizar a ocorrência em simpatria destas espécies.

## Capítulo 2 – Distribuição e Biologia Reprodutiva de *Megabalanus vinaceus* na Baía de Guanabara.

### Introdução

A expansão e/ou modificação da área de ocorrência são fenômenos naturais presentes na história evolutiva de todo organismo. Este processo é responsável por promover a sobreposição de nichos para algumas espécies, eventualmente gerando interações competitivas e, posteriormente, levando ao deslocamento ou extinção de alguns competidores. Nos últimos séculos, essa dinâmica, anteriormente esporádica e lenta, foi intensificada por atividades antrópicas (Bax et al., 2003; Phillips et al., 2006; Torres, 2011).

No ambiente marinho, diversas espécies foram transportadas para áreas distintas de seus habitats com as grandes navegações e demais atividades portuárias, tornando a bioinvasão um problema inerente das atividades marítimas (Davidson et al., 2016). A incrustação em cascos de navios e outras estruturas de navegação estão entre os principais vetores de espécies exóticas (Carlton, 2001; Ruiz e Carlton, 2003). O zoobentos se destaca pelo número de espécies transportadas por esses tipos de transporte, incluindo os cirripédios (Railkin, 2003; Ferreira et al., 2004; Carlton, 2011). A alta capacidade de dispersão (fase larval) e fecundidade do grupo faz com que sejam frequentes em episódios de bioinvasão (Cohen et al., 2014).

Um exemplo de episódio bem-sucedido de bioinvasão é o caso de *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854). Nativa do Pacífico Leste Tropical, do México até o Equador (Darwin, 1854; Pilsbry, 1916; Henry & McLaughlin, 1986), essa espécie, atualmente amplamente distribuída, é considerada uma invasora bem-sucedida de sistemas marinhos costeiros em vários locais ao redor do mundo (Crickenberger & Moran, 2013), expandindo constantemente sua área de ocorrência (Pfaff et al., 2022), inclusive no Brasil. Segundo Young (1994), a introdução ocorreu nos últimos 70 anos, e sua faixa atual de ocorrência abrange o litoral do Rio Grande do Sul ao Espírito Santo (Lacombe & Monteiro, 1974; Lacombe, 1977; Young, 1994; Scapolatempore, 2012). Atualmente, essa espécie exótica é muito abundante no litoral do Rio de

Janeiro, sendo às vezes dominante na zona entre marés de costões rochosos (Apolinário, 2003; Scapolatempore, 2012).

Em 2016, um único indivíduo de *Megabalanus vinaceus* (Darwin, 1854) (Figura 5) foi observado na Baía de Guanabara, RJ, por Oricchio et al. (2019), sendo o primeiro registro da espécie fora de sua área nativa. Além de pertencer ao mesmo gênero, essa espécie é nativa da mesma região de *M. coccopoma*, ocorrendo do México ao Equador (Laguna, 1985; Henry & McLaughlin, 1986; Gomez-Daglio, 2003). A similaridade evolutiva e ecológica torna evidente a necessidade de analisar e acompanhar a presença de *M. vinaceus* no litoral do Rio de Janeiro, dada a invasibilidade de sua congênera.

Apesar de ser uma espécie descrita há mais de um século, informações sobre suas características de história de vida ainda são escassas, com informações disponíveis relacionadas basicamente a taxonomia e distribuição. Assim, este trabalho teve como objetivo realizar um estudo de Estrutura e Dinâmica Reprodutiva, analisando a presença de *M. vinaceus* na Baía de Guanabara, descrevendo locais/áreas ocupadas, tipos de substrato de ocorrência e biologia reprodutiva no novo ambiente, utilizando as informações levantadas para descrever seu estabelecimento na Baía de Guanabara e as possíveis interações com outras espécies.



Figura 5 - Vista lateral e superior de *Megabalanus vinaceus* (Darwin, 1854).

## Material e Métodos

### Distribuição

Para avaliar a distribuição da espécie, uma busca ativa por indivíduos de *M. vinaceus* foi feita em diferentes localidades da região da Baía de Guanabara (RJ). Foram visitados 12 pontos selecionados com base nos diferentes tipos de regime de hidrodinamismo. Os pontos mais afastados da costa foram Ilha Rasa e Ilha de Cotunduba. Mais próximo à entrada da Baía (ambiente ainda sob influência de uma forte hidrodinâmica) foram verificados o costão do Forte Barão do Rio branco e a Ilha da Laje. Já na parte interna da Baía, ainda próximo à boca, foram visitados dois pontos próximos à praia de Jurujuba (Boias de cultivo de mexilhão e cais do Clube Naval de Charitas). Na parte central da Baía foram visitados três pilares da Ponte Rio-Niterói (um próximo ao Rio de Janeiro, um central e um próximo a Niterói) e o Parcel da Feiticeira. Os pontos mais internos visitados foram a Obus de Fora e uma boia de sinalização próxima a este ponto.

Em quatro destes pontos foi realizada uma amostragem desde o médio litoral superior até a franja do infralitoral (utilizando um transecto como referência) para avaliar a densidade e a faixa de ocorrência de *M. vinaceus* e das outras espécies de cirripédios do local. Cada transecto foi dividido em 5 faixas (50 cm) levando em conta a profundidade (2,5 metros), da faixa mais superior (1) a mais inferior (5). A abundância das espécies em cada faixa do transecto foi classificada de acordo com uma escala semi-quantitativa adaptada de Crisp & Southward(1958) que é baseada na observação visual e atribui valores de 0 a 4 (Tabela 3).

Tabela 3 - Escala semi-quantitativa, adaptada de Crisp & Southward (1958), com valores atribuídos com base em um senso visual.

0	Ausente	
1	Raro	1 a 4 indivíduos /m <sup>2</sup>
2	Frequente	4 a 8 indivíduos /m <sup>2</sup>
3	Comum	8 a 20 indivíduos /m <sup>2</sup>
4	Abundante	Mais de 20 indivíduos/m <sup>2</sup>

## Reprodução

Para analisar as características reprodutivas (período reprodutivo, fecundidade e tamanho do embrião) foram coletados espécimes mensalmente durante um ano de março de 2019 a fevereiro de 2020. As coletas ocorreram por meio de mergulho livre, retirando amostras de organismos presentes nos pilares da Ponte Rio-Niterói com o auxílio de uma ponteira (Figura 6). Após serem coletados, os organismos foram armazenados em potes etiquetados contendo álcool 90°, e posteriormente transportados até o Laboratório de Sistemática e Ecologia de Cirripedia - UFF. Onde o material coletado foi triado e os espécimes de *M. vinaceus* separados dos demais organismos presentes nas amostras. A triagem consistiu na seleção de indivíduos com ovos incubados. Cada indivíduo teve suas dimensões mensuradas com o auxílio de um paquímetro digital. Foram tomadas medidas de altura da concha, comprimento da abertura, largura da abertura, comprimento da base e largura da base. Depois de tomadas as medidas da concha, os espécimes tiveram sua base removida, com o auxílio de uma micro retífica, para acessar a cavidade do manto do animal, onde se localizam as lamelas ovíferas com ovos armazenados.



Figura 6 - Coleta de espécimes no pilar da Ponte Rio-Niterói.

A fecundidade da espécie foi medida a partir da estimativa do número de ovos incubados na cavidade do manto, em 28 espécimes de diferentes tamanhos. A metodologia de análise dos embriões foi exatamente a mesma descrita no primeiro capítulo.

Para realizar uma comparação preliminar entre a distribuição nativa / exótica, a fecundidade e o tamanho do embrião também foram investigados (utilizando a mesma metodologia) em seis espécimes da coleção (CCUFF) de cirripédios do Laboratório de Ecologia e Sistemática de Cirripedia UFF, coletados em San Blas, Jalisco - México.

## Resultados

### Padrões de distribuição

Dos 12 locais visitados, apenas os mais afastados da Baía (Ilha Rasa e Cotunduba), não apresentaram ocorrência de *M. vinaceus*. Na Baía (Figura 7), espécimes foram encontrados desde áreas abrigadas (Obus de Fora) até as mais expostas (Forte da Laje). Os indivíduos foram encontrados em substratos naturais (Parcel da Feiticeira) e artificiais (Pilar da Ponte Rio-Niterói). Nos naturais, sempre como epibiontes de *Perna Perna* (Linnaeus, 1758) ou outros cirripédios; no artificial, além de epibiontes, alguns espécimes foram encontrados fixados diretamente ao substrato (mesmo em superfícies menos rígidas, como cordas).

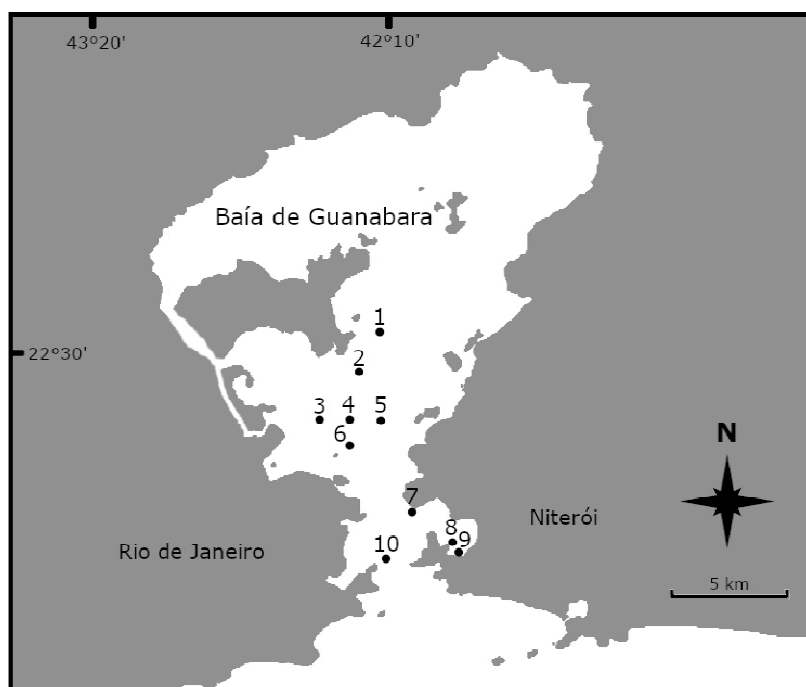


Figura 7 - Locais de ocorrência de *Megabalanus vinaceus* na Baía de Guanabara. 1= Obus de Fora; 2= Boia de Sinalização próxima a Obus de Fora; 3-5= Pilares da Ponte Rio-Niterói; 6= Parcel da Feiticeira; 7= Boia de sinalização próxima à praia de Boa Viagem; 8= Cultivo de Mexilhões próximo à praia de Jurujuba; 9= Cais do Clube Naval de Charitas; 10= Forte da Laje.

Nas amostragens por transecto foram observadas um total de 13 espécies de cirripédios (Tabela 4). *Megabalanus vinaceus* foi mais frequente nas faixas mais inferiores dos pontos de coleta (Tabelas 5, 6, 7 e 8),

principalmente nos três pontos de substrato natural. A espécie ocorreu sempre na mesma faixa que alguma outra espécie de *Megabalanus*, ou até mesmo com todas as três congêneres presentes na Baía de Guanabara (Tabela 6). No transecto realizado no pilar da Ponte Rio-Niterói, foi observada a maior abundância da espécie (Tabela 5), indicando uma facilidade maior para a espécie colonizar substratos artificiais. Fato confirmado nas observações dos pontos em que não houve amostragem por transecto (pontos com estruturas artificiais), onde a espécie foi frequente.

Tabela 4 - Espécies de cirripédios observadas durante a realização do estudo na Baía de Guanabara – RJ.

Família	Espécie	Origem
Balanidae	<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)	Exótica
	<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841)	Exótica
	<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	Nativa
	<i>Amphibalanus reticulatus</i> (Utinomi, 1967)	Exótica
	<i>Balanus trigonus</i> (Darwin, 1854)	Exótica
	<i>Megabalanus coccopoma</i> (Darwin, 1854)	Exótica
	<i>Megabalanus vesiculosus</i> (Darwin, 1854)	Nativa
	<i>Megabalanus vinaceus</i> (Darwin, 1854)	Exótica
	<i>Megabalanus tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1758)	Criptogênica
Chthamalidae	<i>Chthamalus bisinuatus</i> (Pilsbry, 1916)	Nativa
	<i>Chthamalus proteus</i> (Dando & Southward, 1980)	Nativa
Tetraclitidae	<i>Newmanella radiata</i> (Bruguière, 1789)	Nativa
	<i>Tetraclita stalactifera</i> (Lamarck, 1818)	Nativa

Tabela 5 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas no Pilar Central da Ponte Rio-Niterói (03-X-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior).

Espécie\Faixa	A	B	C	D	E
<i>T. stalactifera</i>	3				
<i>A. amphitrite</i>	4	4	3		
<i>A. eburneus</i>		4	4	4	3
<i>A. improvisus</i>		4	4	4	3
<i>A. reticulatus</i>		1	1		
<i>B. trigonus</i>		3	3	4	2
<i>M. coccopoma</i>		4	4	4	2
<i>M. tintinnabulum</i>		1	1		
<i>M. vinaceus</i>			2	3	3

Tabela 6 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas no Forte da Laje (01-XI-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior).

Espécie\Faixa	A	B	C	D	E
<i>C. bisinuatus</i>	4	2			
<i>C. proteus</i>	1	1			
<i>T. stalactifera</i>		3	4		
<i>M. coccopoma</i>				4	3
<i>M. vesiculosus</i>				1	
<i>M. vinaceus</i>				1	1
<i>M. tintinnabulum</i>					1
<i>N. radiata</i>				1	2
<i>B. trigonus</i>				3	1
<i>A. improvisus</i>					1

Tabela 7 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas em Obus de Fora (10-XII-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior).

Espécie\Faixa	A	B	C	D	E
<i>C. bisinuatus</i>	2	1			
<i>C. proteus</i>	1	1			
<i>T. stalactifera</i>		2	1		
<i>A. amphitrite</i>		4	3	3	
<i>M. coccopoma</i>			3	4	4
<i>A. eburneus</i>				3	4
<i>A. improvisus</i>				4	4
<i>B. trigonus</i>				3	4
<i>M. tintinnabulum</i>				1	1
<i>M. vinaceus</i>				1	2

Tabela 8 - Abundância (1 = Raro a 4 = Abundante) das espécies encontradas no Parcel da Feiticeira (2-VIII-19) em diferentes faixas da entremarés (A = superior a E = inferior).

Espécie\Faixa	A	B	C	D	E
<i>C. bisinuatus</i>	4	1			
<i>C. proteus</i>	1	1			
<i>T. stalactifera</i>		3	1		
<i>M. coccopoma</i>			4	4	3
<i>M. vinaceus</i>					1
<i>B. trigonus</i>				3	1
<i>M. tintinnabulum</i>					1
<i>A. improvisus</i>					1

## Tamanho e reprodução

No total, foram analisados 140 indivíduos de *M. vinaceus* de diferentes tamanhos, que variaram entre 9 e 35 mm de comprimento basal. O menor tamanho com embriões incubados foi de 11,2 mm, o que indica a idade da primeira maturação (Tabela 9).

Tabela 9 - Estrutura de tamanho (mm) de *Megabalanus vinaceus* (N=141).

<b>Medida</b>	<b>Média ± dp</b>	<b>Min.</b>	<b>Max.</b>
Comprimento da Base (mm)	17,8 ± 4,7	11,2	35
Largura da Base (mm)	16,5 ± 4,3	7,6	32,1
Comprimento da abertura (mm)	9,2 ± 2,8	3,5	16,4
Largura da abertura (mm)	7,5 ± 2,2	3,2	14,3
Altura (mm)	13 ± 4	5,4	23,5

As lamelas ovígeras são encontradas na cavidade do manto, que são acessadas através da abertura da concha na parte inferior. Alguns espécimes amostrados apresentavam gônadas maduras e lamelas ovígeras, com diferentes estágios embrionários (inicial, com olho naupliar e nauplio), simultaneamente, o que indica que não há sincronia no desenvolvimento embrionário. Apesar da presença de exemplares com gônadas maduras e embriões durante todo o ano (reprodução contínua), a espécie apresentou uma moderada sazonalidade reprodutiva, com reprodução reduzida nos meses de agosto, setembro e outubro (Figura 8).

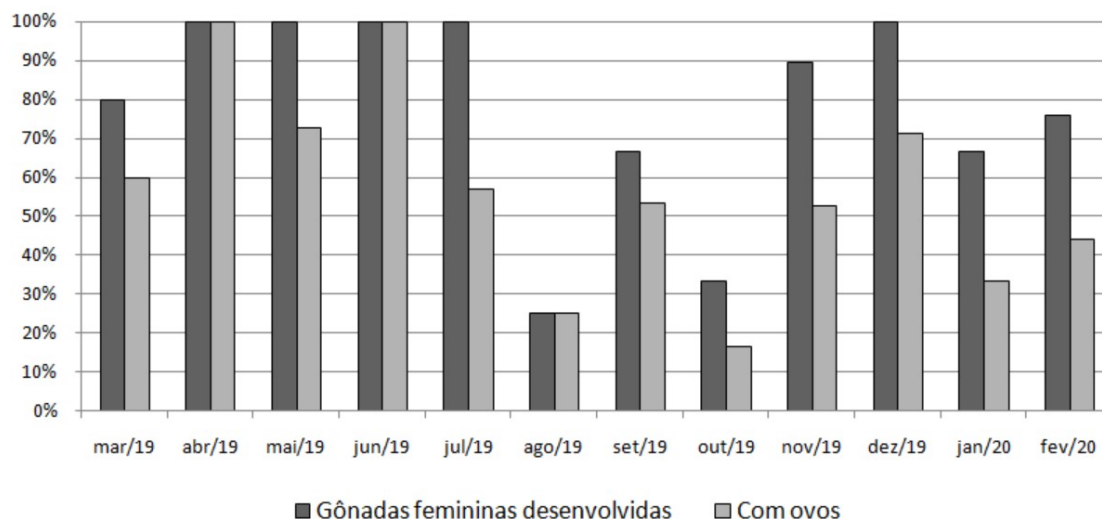


Figura 8 - Variação da porcentagem de indivíduos observados com gônadas desenvolvidas e com ovos ao longo do estudo.

O tamanho do embrião foi diretamente proporcional ao estágio de desenvolvimento, com  $186 \pm 11 \mu\text{m}$  (média  $\pm$  DP) no estágio inicial e  $214 \pm 13 \mu\text{m}$  no náuplio (Tabela 10). O coeficiente de correlação de Pearson entre o tamanho da carapaça e o tamanho do embrião (-0,23) indica que não há relação entre essas variáveis. Dos seis indivíduos coletados na área nativa, apenas dois apresentaram ovos incubados (ambos em estágio inicial de desenvolvimento). O comprimento médio do embrião observado para esses espécimes foi de  $182,5 \mu\text{m}$ .

Tabela 10 - Tamanho do embrião nos estágios: inicial, com olho naupliar visível, e náuplio I de *Megabalanus vinaceus*.

Estágio		Média $\pm$ SD	Min	Max.
Inicial (N=260)	Comprimento ( $\mu\text{m}$ )	$186 \pm 11$	160	210
	Largura ( $\mu\text{m}$ )	$116 \pm 3,6$	105	125
Com olho Naupliar (N=90)	Comprimento ( $\mu\text{m}$ )	$207 \pm 8,4$	195	222
	Largura ( $\mu\text{m}$ )	$144 \pm 19$	112	180
Náuplio (N=50)	Comprimento ( $\mu\text{m}$ )	$214 \pm 13$	197	237

Como esperado, foi observada uma correlação positiva entre tamanho da carapaça (comprimento basal) e fecundidade. A fecundidade máxima observada foi de 222.500 ovos, em um espécime com 23mm de base (Figura 9). Só foi possível estimar a fecundidade em um espécime (com 17,4mm de base) da área nativa, que apresentou 26.200 ovos incubados. Para fins de

comparação, os valores observados na Baía de Guanabara para indivíduos com tamanhos próximos estão descritos na Tabela 11.

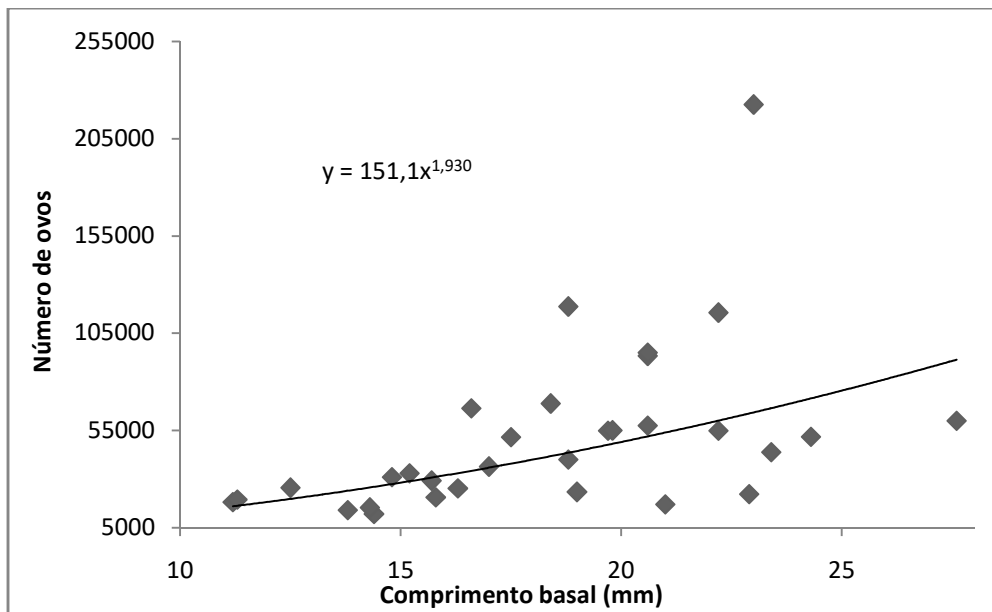


Figura 9 - Relação entre o número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de *Megabalanus vinaceus*.

Tabela 11 - Tamanho e número de ovos para indivíduos de *Megabalanus vinaceus* com 16 a 19 mm de tamanho de base.

Comprimento da base (mm)	Número de ovos	Origem
16,6	66.375	Brasil
17	36.312	Brasil
17,5	51.600	Brasil
18,4	68.750	Brasil
18,8	40.062	Brasil
17,4	26.200	México

## Discussão

No mais recente inventário de espécies de cirripédios na Baía de Guanabara (RJ), realizado por Reis (2017), *M. vinaceus* não foi encontrado em nenhum dos 22 locais amostrados. No levantamento histórico presente no mesmo trabalho a espécie também não aparece em nenhum dos estudos anteriores (Oliveira, 1940a, 1947), nem mesmo àqueles realizados exclusivamente com cirripédios (Lacombe & Monteiro, 1974; Young, 1998; Apolinário, 2001; Scapolatempore, 2012; Reis, 2017), ratificando o estudo de Oricchio et al. (2019) como o primeiro registro de recrutamento desta espécie exótica no litoral do Rio de Janeiro. Os dados aqui apresentados são os primeiros registros de populações reprodutivamente ativas, incluindo substratos naturais, indicando que *M. vinaceus* é uma espécie estabelecida no Rio de Janeiro.

Por ser o primeiro registro da espécie fora de sua área de origem, o ponto de partida para entender os atuais padrões de distribuição da espécie foi buscar quais as características que a espécie apresenta na área nativa. Porém, há poucas informações sobre a espécie. Um dos poucos trabalhos existentes foi realizado por Laguna (1985), onde a distribuição vertical (entremarés) da espécie na área nativa foi estudada. No texto é descrito que a espécie ocorre sempre nas faixas mais inferiores da zona entremarés. Este mesmo padrão foi observado nos pontos onde os transectos foram realizados na Baía de Guanabara, indicando uma distribuição análoga a nativa, pelo menos em relação a esta dimensão (profundidade) do nicho da espécie. No mesmo trabalho de Laguna (1985), é descrito que *M. vinaceus* ocorre principalmente em costões rochosos, um tipo de ambiente comum no litoral do Rio de Janeiro. Porém, existe uma diferença relevante entre as duas áreas: a amplitude de maré. A amplitude de maré na área nativa (Pacífico Leste Tropical) pode chegar a 6 metros, já a amplitude de maré do Rio de Janeiro não ultrapassa 1,5 metros; uma zona entremarés significativamente menor. Neste caso o recurso “espaço” que, por ser escasso na entremarés, causa competição entre espécies de cirripédios neste tipo de ambiente (Newman & Stanley, 1981), se apresenta como um fator ainda mais disputado na área recém “colonizada”. O

que pode ser um dos motivos da presença menos frequente da espécie nestes ambientes (naturais) quando comparada com os substratos artificiais.

A ocorrência da espécie em ambientes mais profundos na área nativa lança luz sobre como o tipo de substrato (natural/artificial) pode influenciar a maneira como a espécie se distribui na Baía de Guanabara. No contexto da bioinvasão o papel de estruturas artificiais nos ecossistemas costeiros se faz evidente. Estruturas de navegação, como boias de sinalização e poitas, são muitas vezes os primeiros locais colonizados por espécies recém chegadas no ambiente portuário (Ruiz et al. 2009; Marraffini et al. 2017). Uma das hipóteses encontradas na literatura para justificar este padrão é que este tipo de estrutura pode favorecer a presença de espécies não nativas, pois fornecem um substrato que é “inovador” tanto para espécies nativas quanto para as não nativas, “nivelando” a competição (Glasby et al. 2007; Tyrrell & Byers, 2007). Indicando um possível motivo para a maior abundância de espécies exóticas nas comunidades bentônicas formadas em substratos artificiais, principalmente em áreas portuárias (Connell, 2001; Wasson et al. 2005; Bulleri & Chapman, 2010; Glasby et al. 2006). O fato de que o primeiro registro de *Megabalanus vinaceus* no litoral brasileiro tenha sido em um substrato artificial (Oricchio et al. 2019) corrobora esta linha de pensamento. Além disso, apesar da ocorrência em diferentes substratos da Baía de Guanabara, *M. vinaceus* apresentou as maiores abundâncias neste tipo de substrato. Com base nos padrões supracitados, a maior ocorrência da espécie em estruturas artificiais pode ocorrer pelo fato deste tipo de substrato possuir uma menor influência do estresse por dessecação (boias) e por hidrodinamismo, fornecendo um ambiente similar aos ambientes mais profundos da área nativa.

A competição por espaço se agrava levando em conta que a nova área de distribuição é um estuário urbano. Há pelo menos outras 14 espécies (nativas e não nativas) de Cirripédios ocorrendo em substratos consolidados da Baía de Guanabara (Young, 1994; Reis, 2017), cada uma expressando seu conjunto próprio de características de história de vida. Sendo assim, a sua permanência no litoral do Rio de Janeiro pode depender diretamente de quais características (*traits*) a espécie apresenta em sua história de vida que são

capazes de manter a espécie competindo com outros organismos bentônicos, inclusive outros cirripédios.

Dentre as características de história de vida, a reprodução é uma das mais importantes. Além de ser um componente vital na adaptabilidade de uma espécie (Stearns 1989), a sobrevivência e dispersão de invertebrados bentônicos não nativos estão diretamente relacionadas à sua capacidade reprodutiva (Burrows et al., 1992; Gilg et al., 2010). A presença de *M. coccopoma* no litoral brasileiro pode ser um exemplo desta afirmativa. D'Almeida (2017) demonstra que *M. coccopoma* possui alta fecundidade e uma reprodução anual contínua, características esperadas de uma espécie invasora (Cohen et al., 2014). Relacionando a sua dominância nos costões rochosos do Rio de Janeiro (Scapolatempore, 2012) a essas características. Neste mesmo estudo, há uma comparação das características reprodutivas com duas outras espécies de *Megabalanus* que ocorrem em simpatria: *Megabalanus tintinnabulum* e *Megabalanus vesiculosus*, demonstrando que, apesar das diferenças, o grande esforço reprodutivo (alta fecundidade e reprodução contínua) parece ser uma característica do gênero. Uma hipótese que pode ser reforçada pela fecundidade observada por Dionísio et al. (2007) para *Megabalanus azoricus* (Pilsbry, 1916), com um número máximo de 250.000 ovos, e pelas características aqui levantadas para *M. vinaceus*.

Uma das características que aproxima *M. vinaceus* dos outros *Megabalanus* é a presença contínua de indivíduos com ovos ao longo de todo o estudo, o que também fortalece o argumento de que a espécie está estabelecida no Rio de Janeiro (Lopes & Villac, 2009). Outra característica observada, é a expressiva fecundidade (máx. 222.500 ovos). A falta de dados referentes a biologia da espécie na área de origem dificulta as possíveis discussões em relação ao novo ambiente. O único valor de fecundidade obtido na área nativa (26.200) não permite comparações mais aprofundadas. Mas o valor parece compatível com os observados para indivíduos com tamanhos próximos (17,4mm comp. de base). Os dados aqui levantados também podem ser comparados aos dados já observados para as outras espécies que, atualmente, ocorrem em simpatria com *M. vinaceus*.

A comparação da fecundidade entre as espécies pode parecer problemático já que ela pode ser influenciada por diversos fatores como faixa de ocorrência (Barnes & Barnes, 1968), temperatura (Barnes, 1963; Crisp & Patel 1969; Barnes & Stone, 1973), salinidade (Berger, 2009), disponibilidade de alimento (Patel & Crisp 1960; Barnes & Barnes 1967, 1975) e latitude de ocorrência (Barnes & Barnes, 1968). Mas a simpatria observada para as quatro espécies permite uma comparação da variação do esforço reprodutivo entre as espécies, pelo menos na área de estudo (apesar das prováveis variações sutis das condições ambientais). Em D'Almeida (2017) foi observado que as máximas fecundidades de *M. coccopoma*, *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus* foi de 1.038.000, 342.400 e 140.000 respectivamente. A fecundidade aqui observada para *M. vinaceus* (222.500) está próxima as observadas para suas congêneres, mas ainda significativamente menor que a observada para *M. coccopoma*, sugerindo um esforço reprodutivo maior desta espécie.

O Tamanho da concha é um dos fatores que pode influenciar a fecundidade, pois existe uma correlação positiva entre estas variáveis. Essa justificativa foi utilizada em D'Almeida (2017) para discutir a grande diferença de fecundidade entre *M. vesiculosus* (que apresentou uma estrutura de tamanho menor) e as outras espécies de *Megabalanus*. O valor máximo de fecundidade aqui observado para *M. vinaceus* foi obtido em um espécime com 23mm de base, já o máximo observado para *M. coccopoma* em D'Almeida (2017) foi em um indivíduo de 32,1mm de base. Esta diferença no tamanho dos espécimes com valor máximo de ovos pode ser uma das justificativas para a diferente fecundidade observada. Assim, estudos com N amostral maior para *M. vinaceus* poderiam elucidar melhor esta diferença.

O tamanho do ovo observado para *M. vinaceus* (186µm) também foi uma característica similar ao encontrado por D'Almeida (2017) para as suas congêneres *M. tintinnabulum* (194µm) e *M. vesiculosus* (202µm), mas *M. coccopoma* é consideravelmente menor (163µm). Neste estudo é levantada a hipótese de que o tamanho menor do ovo permite uma maior fecundidade para *M. coccopoma*, garantindo sua maior presença no ambiente. Levando em conta esta linha de pensamento, *M. vinaceus* pode não apresentar as características

reprodutivas necessárias para apresentar uma presença tão abundante nos costões rochosos quanto *M. coccopoma*.

As duas espécies (*M. coccopoma* e *M. vinaceus*) possuem a mesma área de origem, mas apesar de ocorrerem na mesma localidade, provavelmente ocorrem em nichos diferentes (seriam necessários mais estudos na área de origem). Na Baía de Guanabara as duas espécies se “recontraram” e mais uma vez, apesar da simpatria, ocupam nichos diferentes. *Megabalanus vinaceus* só aparece em densidades consideráveis nos substratos artificiais, assim como as numerosas outras espécies exóticas presentes na Baía de Guanabara, com quem acabam competindo por substrato. Tampouco está presente no entremarés de costões rochosos, principalmente os com alto hidrodinamismo, onde suas outras três congêneres apresentam uma competição constante. Na área de origem, a espécie aparece em maiores densidades nas ilhas costeiras, o que ainda não foi observado aqui. Estudos futuros abordando outras características da biologia de *M. vinaceus* são necessários para avaliar quais os possíveis efeitos (atuais e a longo prazo) da chegada da espécie no litoral do Rio de Janeiro.

### **Capítulo 3 – Estudo comparativo dos padrões de crescimento de *Megabalanus vinaceus* e *Megabalanus coccopoma*.**

#### Introdução

Schmidt-Nielsen (1984) destaca que na busca de regras que regem as funções animais, geralmente os fatores químicos como: água, sais, proteínas, oxigênio, etc. são os primeiros a serem pensados. Entretanto, ele ressalta que não devemos esquecer que as leis físicas são igualmente importantes. De fato, as dimensões físicas dos indivíduos e de suas estruturas são tão determinantes em suas estratégias de história de vida que estão presentes em algumas das principais características de história de vida: tamanho ao nascer; padrão de crescimento; tamanho de maturidade; tamanho da prole; investimento reprodutivo tamanho/idade específico; taxa de mortalidade tamanho/idade específico. Como mencionado nos capítulos anteriores, todas estas características são unidas por diversos *trade-offs* e podem ser diretamente influenciadas pelo padrão de crescimento de uma espécie.

No caso dos Balanídeos, existe uma conexão importante entre as características reprodutivas apresentadas no capítulo anterior e o crescimento, já que a fecundidade está diretamente ligada ao tamanho parental (Barnes & Barnes (1968). Os Balanídeos apresentam placas parietais fixas formando sua concha, que é fechada pelas chamadas placas operculares (escudo e tergo). Dentro da concha está todo o corpo do animal que, como todo crustáceo, apresenta um exoesqueleto quitinoso. Estudos realizados com representantes da família (Costlow e Bookhout, 1953; 1956) demonstraram que o exoesqueleto cresce em intervalos regulares de 2 a 3 dias (mudas), enquanto a concha cresce continuamente. Como resultado deste padrão, observa-se que o crescimento acumulado da concha durante o período entre as mudas é maior em relação ao crescimento do corpo. Assim, a relação original entre o tamanho da concha e o tamanho do corpo não é mantido durante o crescimento, gerando um adulto com um corpo pequeno e uma concha maior, o que também proporciona uma cavidade do manto suficientemente grande para a armazenagem dos embriões em desenvolvimento (Costlow e Bookhout, 1957).

Uma das formas mais amplamente utilizadas para descrever o crescimento de uma espécie é a construção da Curva de Crescimento de Von Bertalanffy (Hopkins, 1992; Doell, 2017; Ali & Ayub, 2021; Oróstica et al. 2021). Este modelo descreve o crescimento de uma população como uma curva, descrevendo como o tamanho ou massa do organismo varia ao longo do tempo. A fórmula matemática geral para a curva de crescimento de Von Bertalanffy é:

$$L(t) = L^{\infty} * (1 - e^{(-k * t)})$$

Onde há três parâmetros principais para a descrição da curva de crescimento do organismo:  $L(t)$ , tamanho ou massa do organismo no tempo  $t$ ;  $L^{\infty}$ , tamanho/massa assintótica, que representa o tamanho máximo que o organismo pode atingir à medida que cresce indefinidamente;  $K$ , taxa de crescimento, que indica a velocidade com que o organismo se aproxima do tamanho assintótico. Quanto menor o tempo para se aproximar do  $L^{\infty}$ , mais acentuada será a curva de crescimento da espécie em questão, o que determina um valor de  $K$  alto. O inverso é observado para espécies que demoram mais tempo para se aproximar do  $L^{\infty}$ , apresentando uma curva de crescimento mais suave e, conseqüentemente, um valor menor de  $K$  (Figura 10).

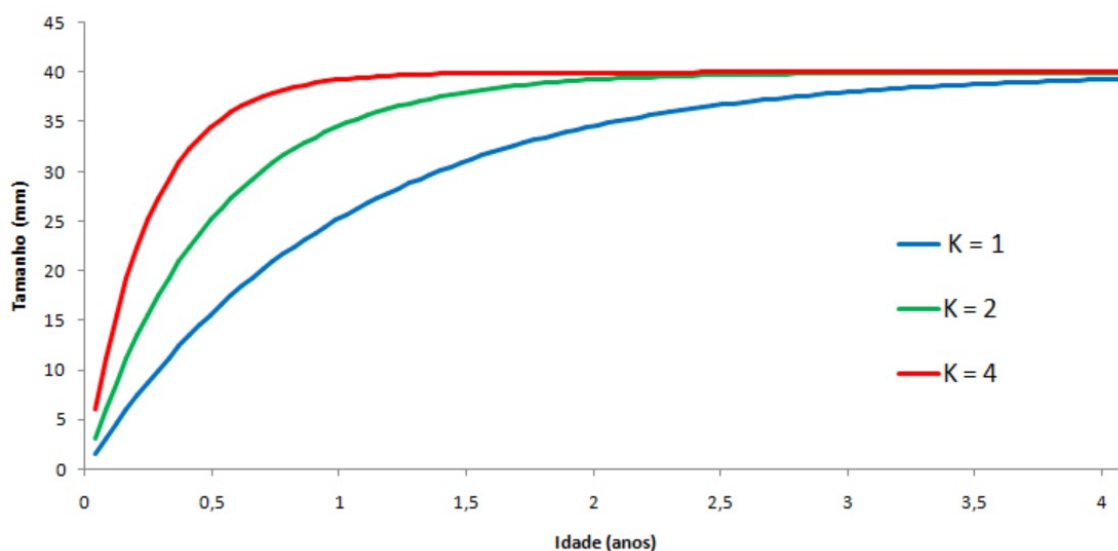


Figura 10 - Representação gráfica de três curvas hipotéticas de crescimento com parâmetros de tamanho iguais e valores de  $K$  (taxa de crescimento) diferentes.

Neste capítulo, o padrão de crescimento de *Megabalanus vinaceus* e *Megabalanus coccopoma* será utilizado como base para descrever e avaliar a influência desta característica de história de vida nas estratégias de história de vida das espécies, descrevendo as possíveis interações (principalmente competitivas) entre as duas espécies e os possíveis cenários futuros decorrentes desta interação.

## Material e Métodos

O crescimento de *M. vinaceus* e *M. coccopoma* foi avaliado através de um experimento realizado no cais do Clube Naval de Charitas, em Niterói – RJ. Para a realização do experimento indivíduos de *M. coccopoma* (N=24) e *M. vinaceus* (N=58), com diferentes tamanhos, foram coletados em bóias de sinalização próximas ao cais (Tabela 12). Cada indivíduo foi devidamente identificado e separado dos demais organismos incrustantes. Após esta triagem inicial, os espécimes foram fixados (diferentes espécies na mesma placa) com massa epóxi em 6 placas de granito de 13cm x 23cm (Figura 11). As placas e as posições de fixação de cada espécime foram registradas. Após a fixação, todos os espécimes foram medidos no eixo rostro-carenal (base da concha), estabelecendo o tamanho inicial de cada espécime no início do experimento. As placas foram fixadas em uma bóia e mantidas permanentemente a 1 metro de profundidade, sendo manuseadas apenas em intervalos de 15 dias, de janeiro de 2020 a janeiro de 2021. A cada visita foi realizada a manutenção das placas, com a retirada de outros organismos incrustantes e a medição de todos os espécimes (comprimento da base no eixo rostro-carenal). Durante a realização do experimento, 25 espécimes de *M. vinaceus* assentaram espontaneamente nas placas e também foram utilizados no estudo.

Os dados de crescimento obtidos no experimento foram utilizados para estimar os parâmetros  $L^\infty$  e  $K$  através da taxa de crescimento. A taxa de crescimento é calculada através da variação do tamanho ( $\Delta L$ ) em determinado período de tempo ( $\Delta t$ ), e é utilizada em conjunto com o comprimento médio deste período para realizar uma regressão linear. Com a regressão obtemos o valor de  $a$  e  $b$  da reta, sendo possível estimar o  $K$  ( $-b$ ) e  $L^\infty$  ( $-a/b$ ). Para a montagem das curvas de crescimento.

Todos os dados da pesquisa foram organizados no Microsoft Excel e as análises estatísticas foram realizadas no PAST (Hamer et al. 2001).



Figura 11 - Placas de granito utilizadas no experimento já com espécimes fixados.

## Resultados

Foram utilizados 107 espécimes no experimento de crescimento, sendo 83 espécimes de *M. vinaceus* (58 manipulados e 25 assentados) e 24 de *M. coccopoma*. Para *M. coccopoma* foi gerado um total de 198 valores de taxa de crescimento, para *M. vinaceus* foram 469 (386 de manipulados e 83 de assentados). As espécies foram diferentes em relação a sobrevivência durante a realização do experimento. Apenas 64% dos espécimes de *M. vinaceus* sobreviveram aos primeiros 15 dias após a manipulação, enquanto 92% dos espécimes de *M. coccopoma* sobreviveram. No entanto, todos os indivíduos de *M. vinaceus* assentados sobreviveram mais de 15 dias.

Tabela 12 - Estrutura de tamanho dos espécimes coletados para o experimento de crescimento.

<b>Espécie</b>	<b>Média ± SD</b>	<b>Mín.</b>	<b>Máx.</b>
<i>Megabalanus vinaceus</i> (N = 58)	22,4 ± 6,4	7,0	33,1
<i>Megabalanus coccopoma</i> (N = 24)	19,6 ± 6,6	10,0	37,2

As duas espécies apresentaram uma correlação (negativa) significativa entre o tamanho dos indivíduos e suas taxas de crescimento ( $p < 0,001$ ;  $R$  de Pearson = -0,449, para *M. coccopoma* e  $p < 0,001$ ;  $R$  de Pearson = - 0,415 ), inclusive nos indivíduos assentados de *M. vinaceus* ( $p < 0,001$ ,  $R$  de Pearson = -0,430). As maiores taxas foram observadas nos tamanhos iniciais das duas espécies, decaindo gradualmente com o aumento dos tamanhos e se aproximando de zero a partir dos 35 mm de base (Figuras 12, 13 e 14). Comparativamente, *M. vinaceus* apresentou valores de taxa de crescimento maiores que *M. coccopoma* (principalmente nos tamanhos iniciais), com um valor máximo de 4,43%/dia em um indivíduo com 14,5 mm de base. O valor máximo observado para *M. coccopoma* foi de 2,51%/dia, em um indivíduo com 14,1mm de base.

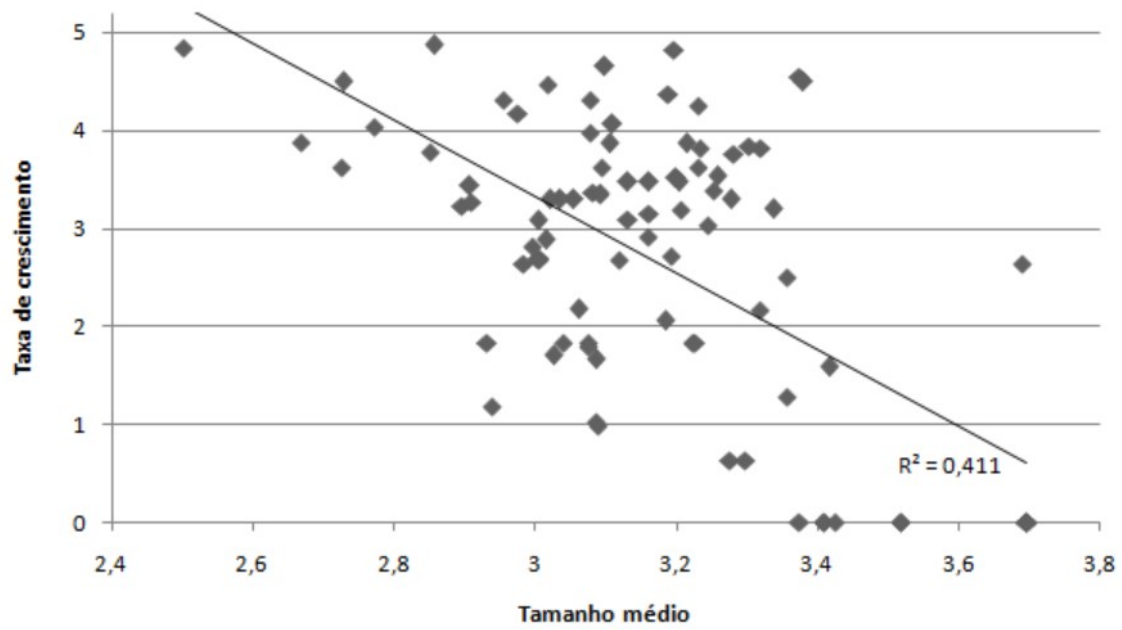


Figura 12 - Relação entre taxa de crescimento (log (n)) e tamanho médio (mm) dos espécimes de *Megabalanus coccopoma*.

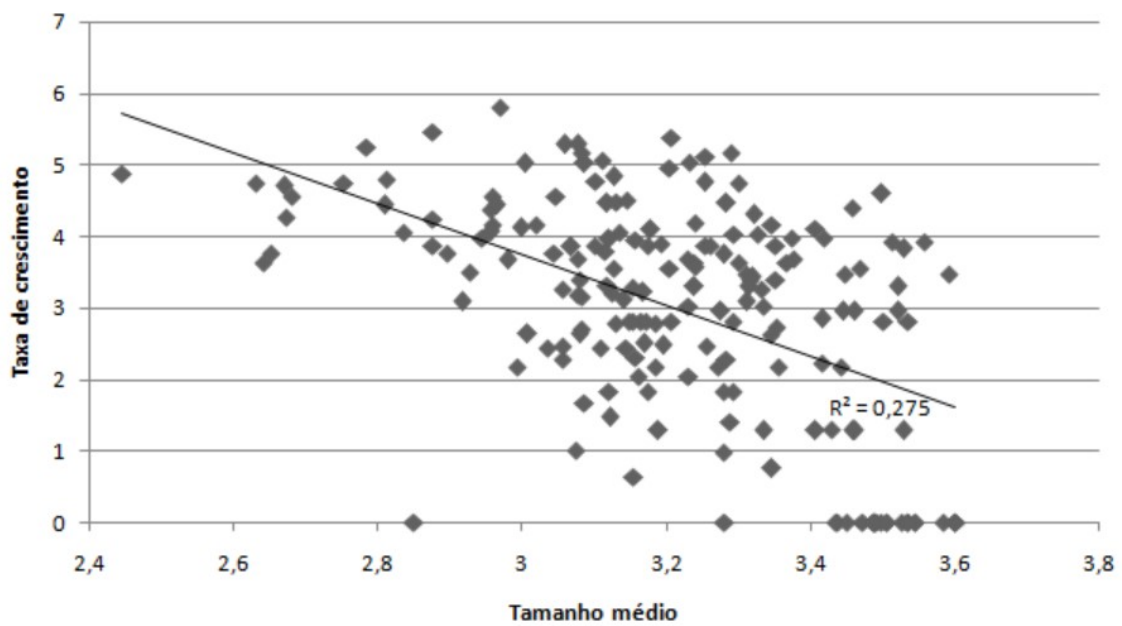


Figura 13 - Relação entre taxa de crescimento (log (n)) e tamanho médio (mm) dos espécimes de *Megabalanus vinaceus*.

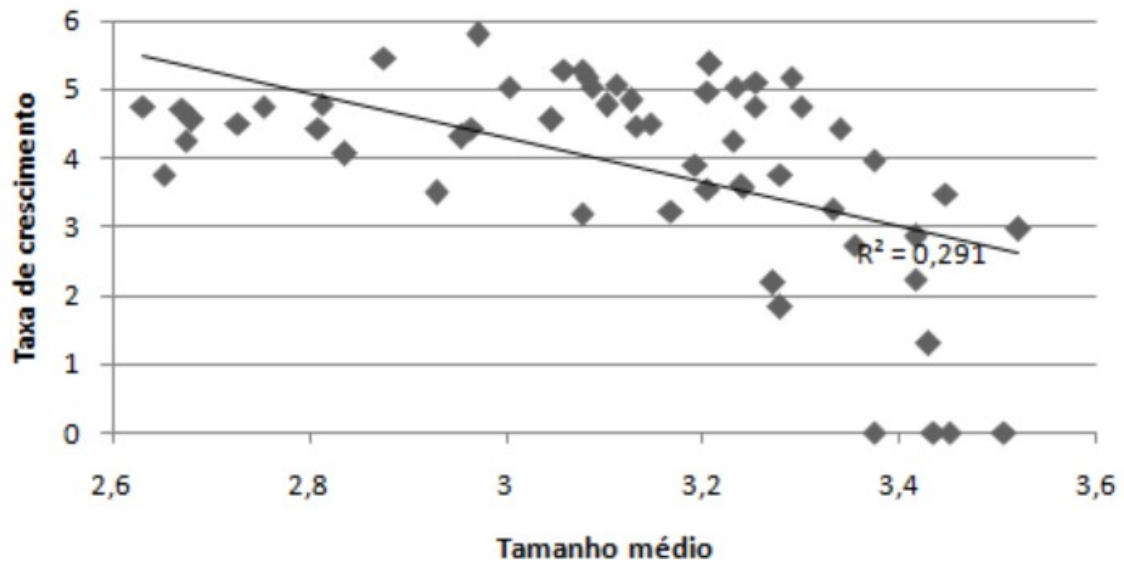


Figura 14 - Relação entre taxa de crescimento ( $\log(n)$ ) e tamanho médio (mm) dos espécimes de *Megabalanus vinaceus* assentados.

Através dos valores de crescimento observados durante o experimento, foi possível calcular os parâmetros  $K$  (taxa de crescimento) e  $L^\infty$  (comprimento assintótico) para as duas espécies, possibilitando a construção da curva de crescimento para ambas (Figura 15). As espécies apresentaram parâmetros distintos, o que aponta para estratégias diferentes de crescimento entre elas. A taxa de crescimento calculada para *M. vinaceus* ( $K = 4,02$ ) foi maior que a observada para *M. coccopoma* ( $K = 1,90$ ). Entretanto, o comprimento assintótico calculado para *M. coccopoma* ( $L^\infty = 40,1\text{mm}$ ) foi maior que o observado para *M. vinaceus* ( $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ). Ou seja, os dados indicam que *M. vinaceus* cresce mais rápido que *M. coccopoma*, mas atinge um tamanho final menor.

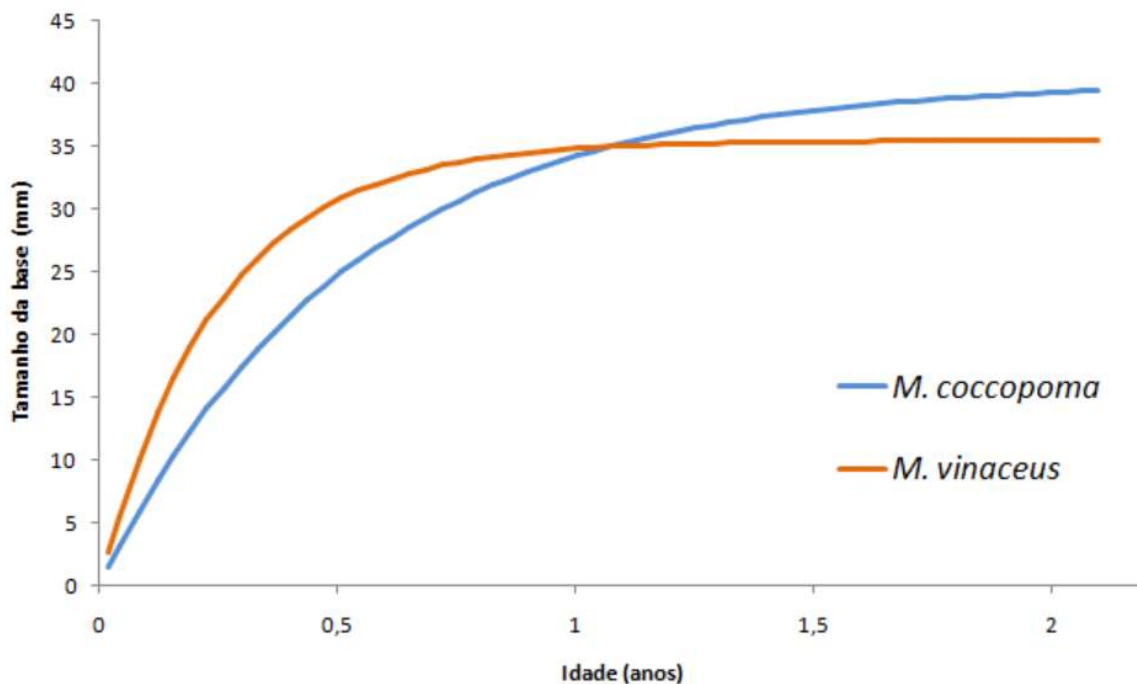


Figura 15 - Gráfico comparativo dos modelos de curva de crescimento construídos com os parâmetros calculados para *M. vinaceus* ( $K = 4,02$  e  $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ) e *M. coccopoma* ( $K = 1,90$  e  $L^\infty = 40,1\text{mm}$ ).

O acompanhamento do crescimento dos espécimes de *M. vinaceus* assentados foi realizado na intenção inicial de aumentar o “N amostral” e, conseqüentemente, gerar resultados estatisticamente mais confiáveis. As taxas de crescimento destes indivíduos, principalmente os com menor tamanho de concha, aumentou a representatividade da amostra e foram de fato utilizadas para o cálculo final dos parâmetros da curva de crescimento da espécie. No entanto, os dados destes espécimes também foram utilizados em análises e comparações de forma isolada (excetuando os dados dos espécimes manipulados). A utilização destes dados isolados possibilitou, por exemplo, o cálculo dos parâmetros  $K$  e  $L^\infty$  ( $K = 5,54$  e  $L^\infty = 37,8\text{mm}$ ) para este grupo. A curva de crescimento construída com estes parâmetros auxiliou a observação do crescimento de *M. vinaceus* sem a interferência da manipulação dos espécimes. Os parâmetros demonstraram que os espécimes não manipulados cresceram mais rápido e apresentaram um comprimento assintótico maior que os manipulados. A comparação entre as 3 curvas de crescimento calculadas (Figura 16) demonstra que, mesmo sem a influência da manipulação, o padrão de crescimento de *M. vinaceus* se comportou de maneira parecida em relação a *M. coccopoma*.

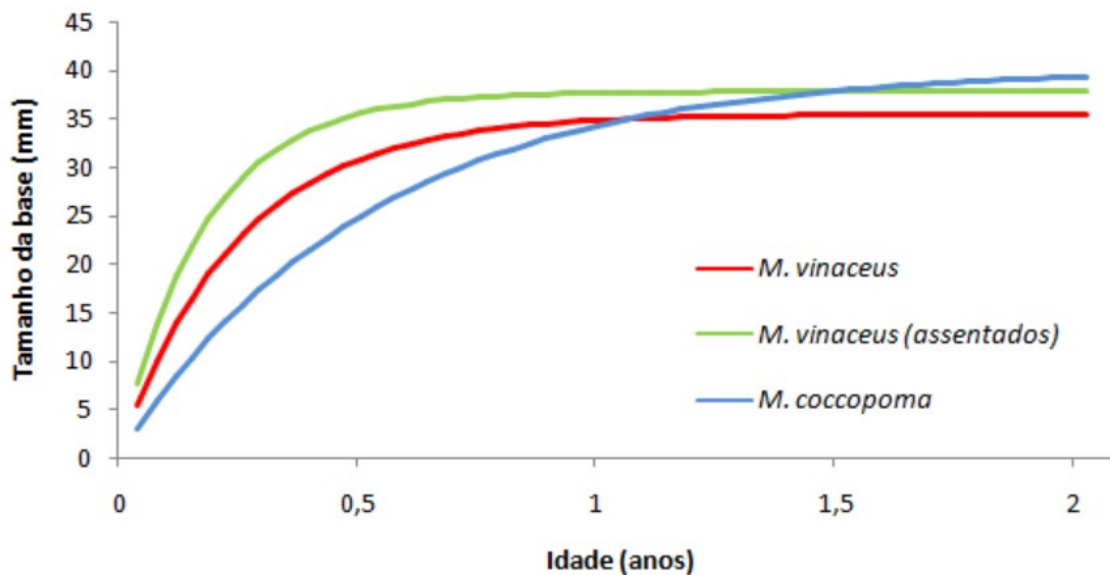


Figura 16 - Gráfico comparativo dos modelos de curva de crescimento construídos com os parâmetros calculados para *M. vinaceus* ( $K = 4,02$  e  $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ), *M. coccopoma* ( $K = 1,90$  e  $L^\infty = 40,1\text{mm}$ ) e *M. vinaceus* assentados ( $K = 5,54$  e  $L^\infty = 37,8\text{mm}$ ).

Os dados dos espécimes não manipulados também foram utilizados para comparar a curva modelo de crescimento estimada para *M. vinaceus* com dados reais de crescimento. A curva modelo foi construída utilizando os parâmetros  $K$  e  $L^\infty$  calculados utilizando as taxas de crescimento observadas nos espécimes ao longo do tempo. Estes parâmetros foram utilizados na fórmula de crescimento de Von Bertalanffy para estimar a idade de um espécime em determinado tamanho, e assim construir a curva de crescimento. Ou seja, a curva foi construída com uma idade estimada pelo modelo, e não com dados de campo. No caso dos dados de crescimento dos indivíduos assentados, as idades estão disponíveis para comparação (Figura 17). Houve uma correlação significativa ( $p < 0,001$ ;  $R$  de Pearson = 0,815) entre os tamanhos observados e os tamanhos previstos pelo modelo calculado com todos os espécimes de *M. vinaceus* (assentados e manipulados), indicando que o modelo é confiável. Contudo, a correlação foi ligeiramente maior ( $p < 0,001$ ;  $R$  de Pearson = 0,823) entre os tamanhos observados e os tamanhos previstos pelo modelo calculado somente com os espécimes assentados.

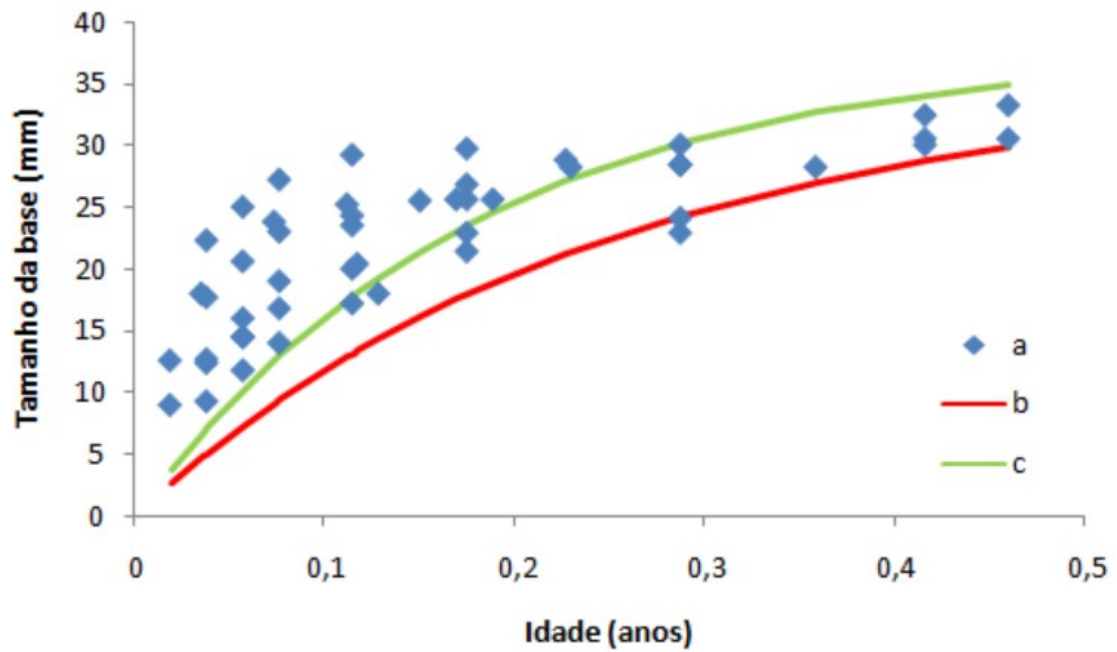


Figura 17 - Gráfico comparativo: (a) dados de crescimento em função da idade observados nos espécimes assentados; (b) Modelo de curva de crescimento construído para *M. vinaceus* ( $K = 4,02$  e  $L^\infty = 35,5\text{mm}$ ); (c) Modelo de curva de crescimento construído para *M. vinaceus* assentados ( $K = 5,54$  e  $L^\infty = 37,8\text{mm}$ ).

## Discussão

Antes de discutir os padrões de crescimento, foco principal deste capítulo, é importante comentar sobre a metodologia do experimento. O desenho experimental do presente trabalho foi pensado tentando isolar o máximo de variáveis possíveis. Os indivíduos foram dispostos de maneira aleatória na placa. A pressão competitiva pelo crescimento de outros organismos incrustantes foi eliminada através da manutenção periódica das placas. A interferência do estresse por dessecação foi eliminado pela fixação das placas em boias. Entretanto, houve uma diferença na taxa de sobrevivência das espécies durante a realização do experimento. A mortalidade observada para *M. vinaceus* foi de 36%, uma mortalidade significativamente maior que a observada para *M. coccopoma* (8%).

Como toda a metodologia aplicada na coleta e fixação dos espécimes foi rigorosamente a mesma, esta diferença na mortalidade poderia ser interpretada como uma característica inerente às espécies, indicando que a taxa de sobrevivência depois do assentamento é maior para *M. coccopoma*. Entretanto, esta mortalidade não foi observada nos indivíduos assentados de *M. vinaceus*. Na verdade todos os espécimes que assentaram sobreviveram, indicando que a diferença observada foi produzida pela manipulação dos indivíduos durante o experimento. Seguindo esta linha de pensamento, *M. coccopoma* parece ser mais resistente as manipulações necessárias para retirada, transporte e fixação em novo substrato que *M. vinaceus*. Esta maior tolerância a variações ambientais já foi descrita para *M. coccopoma* (Klôh, 2011) e pode ser uma das razões para o fenômeno observado. Assim, este fator deve ser levado em consideração na escolha das técnicas de amostragem e fixação em estudos futuros.

O gênero *Megabalanus* é recorrente em trabalhos relacionados à bioinvasão (Newman & McConnaughey, 1987; Perrault, 2004; Yamaguchi, 2009), biologia reprodutiva (Miller & Roughgarden, 1994; Dionisio et al., 2007) ou até mesmo fisiologia (Crickenberger, 2014; Quinteiro, 2015), mas poucos são dedicados a estudar o seu crescimento. A análise da literatura disponível demonstrou que os valores de taxa de crescimento encontrados nas espécies

aqui estudadas estão entre as maiores para o gênero. A maior taxa encontrada para o gênero na literatura foi em um estudo realizado por Pham et al. (2011). Neste trabalho foi avaliado o potencial de produção comercial de *Megabalanus azoricus* (Pilsbry, 1916) (o que já indica o crescimento rápido da espécie) em estruturas artificiais. O texto não fornece um valor de K, mas comenta que a espécie leva em média 8 meses para atingir um tamanho de 21,35 mm de base. De acordo com os dados aqui obtidos *M. vinaceus* e *M. coccopoma* são capazes de atingir este tamanho em 3 e 5 meses, respectivamente, demonstrando uma capacidade de crescimento significativamente mais rápida. O trabalho de Lewis (1992) também não fornece um valor de K, mas comenta que *Megabalanus stultus* leva em média 12 meses para atingir 13,5 mm de base, um tamanho muito menor ao encontrado para espécimes com a mesma idade de *M. vinaceus* (34,8mm) e *M. coccopoma* (34,2mm). O trabalho realizado por Ali & Ayub (2021) forneceu um valor de K (0,63) e  $L^\infty$  (51,98mm) para *Megabalanus tintinnabulum*. Apesar do tamanho assintótico maior, a rapidez com que a espécie cresce é consideravelmente menor que *M. vinaceus* ( $K = 4,02$ ) e *M. coccopoma* ( $K = 1,90$ ). Estes dados evidenciam a presença de estratégias diferentes mesmo entre espécies de um mesmo gênero.

A estratégia de história de vida é um conjunto de características coadaptativas que evoluem em resposta à seleção natural diante de desafios ecológicos (Stearns, 1976), ela é a força motriz por trás da adaptação de uma espécie e, por consequência, da presença desta no ambiente. O "stress" presente na zona entremarés tem influência direta sobre as diferentes estratégias de história de vida exibidas pelos cirripédios que habitam essa região (Malusa, 1986), levando a existência de características fundamentais compartilhadas entre as espécies aqui comparadas, como a presença de uma base calcária, comportamento gregário e até mesmo a alta fecundidade (discutida no capítulo anterior). Entretanto, apesar da similaridade de gênero e da coexistência na mesma faixa entremarés, as espécies aqui estudadas além de apresentarem estratégias reprodutivas diferentes também apresentaram estratégias de crescimento distintas.

O valor da taxa de crescimento ( $K$ ) é um parâmetro que indica a rapidez com que um organismo cresce ao longo do tempo. Essa taxa influencia a inclinação da curva de crescimento e como o tamanho do organismo muda em relação ao tempo. O valor observado para *M. vinaceus* (4,02) foi mais que o dobro do observado para *M. coccopoma* (1,90), demonstrando que a espécie recém chegada cresce muito mais rápido que a espécie não nativa mais antiga. O crescimento rápido pode ser uma estratégia extremamente importante para a manutenção de uma espécie no ambiente típico destas espécies: a zona entremarés. A competição por espaço é extremamente intensa neste ambiente, e já foi demonstrada para vários organismos (Menge, 1976; Underwood, 2000), inclusive cirripédios (Dayton, 1971; Caffey, 1985; Raimondi, 1990; Shinen & Navarrete, 2010), sendo uma característica chave para o estabelecimento de uma espécie invasora (Hilliard, 1997). Assim, crescer mais rápido significa consumir este recurso escasso com maior aptidão. Essa ocupação física inicial é de fato importante, mas crescer mais rápido acaba gerando modificações em outras características da história de vida da espécie.

Crescer mais rápido pode significar a aceleração da chegada ao tamanho de maturidade reprodutiva (tamanho em que gônadas desenvolvidas e ovos são encontrados). As duas espécies apresentam tamanhos próximos de maturidade; 11,2mm para *M. vinaceus* e 10mm para *M. coccopoma*. Com o auxílio dos dados aqui levantados, podemos estimar a idade em que elas atingem este tamanho. No caso de *M. vinaceus*, o rápido crescimento garante a maturidade reprodutiva aos 30 dias de idade aproximadamente, já o crescimento mais lento (em comparação) permite *M. coccopoma* atingir a maturidade aos 55 dias. Ao atingir a maturidade reprodutiva em menos de 2 meses as duas espécies deixam evidente uma característica já mencionada no capítulo anterior; o alto esforço reprodutivo. O rápido amadurecimento reprodutivo, aliado a alta fecundidade e reprodução contínua destas espécies, garante uma “pressão de propágulos” maior.

A pressão de propágulos se refere à quantidade e disponibilidade de unidades de dispersão (chamadas de propágulos) que um organismo produz e libera no ambiente. No caso dos cirripédios, estamos falando de mais larvas na coluna d'água. Quanto maior a pressão de propágulos, mais larvas são

liberadas no ambiente, o que aumenta as chances de que pelo menos algumas encontrem as condições necessárias para o assentamento. As características reprodutivas apresentadas pelas espécies aqui estudadas são determinantes para que as mesmas exerçam uma grande pressão de propágulos no ambiente, uma característica que está diretamente relacionada ao estabelecimento de espécies não nativas (que é o caso das duas espécies) (Ruiz et al., 2000; Donelan et al., 2022). Essa pressão é ampliada pela capacidade de crescimento das duas espécies, pois quanto mais rápido se chega ao tamanho de maturidade mais rápido larvas são liberadas no ambiente. A rapidez é tão evidente que, tomando *M. coccopoma* como exemplo, uma larva estaria apta a se reproduzir entre 60 a 75 dias após sua liberação (Severino & Junior, 2005). Ou seja, uma larva poderia produzir mais larvas ainda na mesma estação climática em que foi produzida. Em relação a *M. vinaceus*, devido ao crescimento significativamente mais rápido, este período poderia ser ainda mais curto.

O rápido crescimento aqui observado é mais uma característica somada à capacidade de “invasibilidade” das espécies aqui estudadas. Uma característica que parece ser mais intensa para *M. vinaceus*. Entretanto, a taxa de crescimento é apenas um dos fatores que nos permitem descrever uma espécie. O comprimento assintótico é um fator tão importante quanto a taxa de crescimento para uma descrição mais adequada dos padrões de crescimento. Comparando com a taxa de crescimento (*M. vinaceus* com  $K$  maior), o inverso foi observado em relação ao comprimento assintótico, com *M. coccopoma* apresentando um comprimento assintótico maior (40,1mm) que *M. vinaceus* (35,5). Como o tamanho parental está diretamente ligado a fecundidade (Barnes & Barnes, 1968; D’Almeida, 2017), o tamanho final da espécie influencia diretamente a estratégia reprodutiva das espécies. Assim, o maior tamanho final observado para *M. coccopoma* pode gerar uma pressão de propágulos maior (pelo menos a longo prazo) que *M. vinaceus*.

Os padrões de crescimento de *Megabalanus vinaceus* e *Megabalanus coccopoma* descritos no presente estudo, deixam claro que as espécies apresentam estratégias distintas de crescimento. Partindo da premissa de que as condições ambientais são, de modo geral, similares, essas diferentes

estratégias podem ser entendidas como distintas "soluções" para um mesmo "desafio". Assim, essas variações estratégicas podem ser responsáveis pelos diferentes padrões de distribuição encontrados nos dados apresentados no capítulo 2. Estas diferentes estratégias podem ser discutidas levando em conta a forma como cada espécie aloca a sua energia.

Todo organismo possui, ao longo de sua vida, um "orçamento" de energia que é utilizado para diferentes processos e funções no seu ciclo de vida (Pörtner, 2005). Essa energia pode ser alocada em diferentes características da história de vida do organismo, tais como; busca por alimento, defesa, funções metabólicas, reprodução e crescimento. A maneira como cada espécie aloca sua energia em cada uma destas características é o que determina a presença de diferentes estratégias de história de vida entre as espécies. Estas diferentes estratégias geram diferentes desdobramentos na dinâmica da distribuição e ocorrência destas espécies no ambiente. Os dados deste capítulo evidenciam um *trade-off* entre taxa de crescimento e tamanho assintótico. Supondo que as duas espécies possuem o mesmo orçamento de energia, fica evidente que elas "gastam" de maneira diferente. *M. vinaceus* cresce mais rápido, ou seja, gasta mais energia nesta característica. O que pode garantir uma maior rapidez na ocupação do espaço e no início da pressão de propágulos. Entretanto, ela deixa de "investir" em um maior tamanho final, o que pode gerar uma diminuição na pressão propagular em longo prazo (menor tamanho final pode significar menor fecundidade final. *M. coccopoma* aparentemente não "investe" em um crescimento tão rápido quanto *M. vinaceus*, "economizando" parte da energia que será gasta investindo no crescimento a longo prazo.

Estas estratégias geram uma indagação importante. Considerando a ampla distribuição e dominância de *M. coccopoma* em costões rochosos, por qual motivo *M. vinaceus* também não apresenta uma presença tão significativa quanto *M. coccopoma*? Afinal, o investimento no crescimento inicial apresentado por ela é bem maior que sua congênere. A resposta pode estar na fecundidade. A diferença em relação ao crescimento pode não ser tão efetiva quanto a notável fecundidade de *M. coccopoma* (mais de 1.000.000 de ovos em um único indivíduo) que evidentemente gera uma pressão de propágulos

significativa no ambiente. Apesar de não ser tão dominante quanto *M. coccopoma*, *M. vinaceus* está estabelecida na Baía de Guanabara. O alto esforço de crescimento parece não ser suficiente para “superar” *M. coccopoma*, mas garante a presença da espécie no litoral. É mais uma espécie somada a diversidade de cirripédios do litoral do Rio de Janeiro, que provavelmente seguirá competindo com as outras espécies da entremarés (inclusive suas outras duas congêneres *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus*).

## Considerações finais

Há uma diversidade considerável de espécies de cirripédios coexistindo no litoral do Rio de Janeiro. Estas espécies apresentam diferentes características de história de vida; como tamanho da concha, tamanho de embrião e fecundidade. A interação entre estas características geram diferentes estratégias de história de vida que garantem a presença de cada uma delas no ambiente competitivo da zona entremarés. Entre as estas espécies, se destaca a não nativa *M. coccopoma*. Além de ser dominante em alguns ambientes no litoral brasileiro, esta espécie é recorrente em vários episódios de bioinvasão pelo mundo. Esta ampla ocorrência evidencia a relevância do estudo de sua estratégia de história de vida, que de fato parece formidável quando comparada com outras espécies, e desperta o interesse no estudo da estratégia de história de vida de sua congênere *Megabalanus vinaceus* (não nativa do Rio de Janeiro).

Ambas têm estratégias de reprodução e crescimento distintas, com *M. vinaceus* crescendo mais rápido e atingindo a maturidade reprodutiva mais cedo do que *M. coccopoma*. A rápida maturação reprodutiva e alta fecundidade das espécies contribuem para uma "pressão de propágulos" significativa, aumentando a capacidade de permanência no ambiente. A coexistência das duas espécies no mesmo ambiente pode ser explicada pelas diferenças em suas estratégias de alocação de energia, com *M. vinaceus* investindo mais na rápida ocupação de espaços e *M. coccopoma* economizando energia para o crescimento a longo prazo. A presença de uma concha maior e um ovo menor favorece a fecundidade significativamente maior de *M. coccopoma*, garantindo a sua dominância. Apesar de *M. coccopoma* ser mais abundante, *M. vinaceus* ainda está presente no litoral do Rio de Janeiro, contribuindo para o aumento da diversidade de cirripédios na região.

## Referências

- ALI, Shaheena Niaz; AYUB, Zarrien. Growth and reproduction of *Megabalanus tintinnabulum* (Crustacea: Cirripedia) in coastal waters of Pakistan, North Arabian Sea. **Regional Studies in Marine Science**, v. 43, p. 101662, 2021.
- ANDERSON, D. T. Barnacles: structure, function, development and evolution, chap. Larval development and metamorphosis. 1994.
- APOLINÁRIO, M. Variation of Populations Densities between Two Species of Barnacles (Cirripedia: Megabalaninae) at Guanabara Bay and Nearly Islands in Rio de Janeiro/RJ. **Nauplius**, v. 9, p. 21-30, 2001.
- APOLINÁRIO, M. Dinâmica populacional de duas espécies de *Megabalanus* Hoek, 1913 (Crustacea: Balanidae) no litoral do Rio de Janeiro, Brasil. **Rio de Janeiro**, v. 202, 2003.
- BARNES, H.; BARNES, Margaret. Egg size, nauplius size, and their variation with local, geographical, and specific factors in some common cirripedes. **The Journal of Animal Ecology**, p. 391-402, 1965..
- BARNES, H.; BARNES, Margaret. Egg numbers, metabolic efficiency of egg production and fecundity; local and regional variations in a number of common cirripedes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 2, n. 2, p. 135-153, 1968.
- BARNES, H.; BARNES, Margaret. Studies on the reproduction of cirripedes. I. Introduction: copulation, release of oocytes, and formation of the egg lamellae. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 27, n. 3, p. 195-218, 1977.
- BARNES, H.; STONE, R. L. The general biology of *Verruca stroemia* (OF Müller). II. Reproductive cycle, population structure, and factors affecting release of nauplii. **Journal of experimental marine Biology and Ecology**, v. 12, n. 3, p. 279-297, 1973.
- BAX, Nicholas et al. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. **Marine policy**, v. 27, n. 4, p. 313-323, 2003.
- BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin R.; HARPER, John L. A natureza da comunidade: padrões no espaço e no tempo. **M Begon, CR Townsend, JL Harper, Ecologia: de indivíduos a ecossistemas, Artmed, Porto Alegre**, p. 469-498, 2007.
- BERGER, Michael S. Reproduction of the intertidal barnacle *Balanus glandula* along an estuarine gradient. **Marine Ecology**, v. 30, n. 3, p. 346-353, 2009.
- BULLERI, Fabio; CHAPMAN, Maura G. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 1, p. 26-35, 2010.
- BURROWS, M. T.; HAWKINS, S. J.; SOUTHWARD, A. J. A comparison of reproduction in co-occurring chthamalid barnacles, *Chthamalus stellatus* (Poli) and *Chthamalus montagui* Southward. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 160, n. 2, p. 229-249, 1992.

- CAFFEY, Hugh M. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. **Ecological Monographs**, v. 55, n. 3, p. 313-332, 1985.
- CARLTON, James T.; NEWMAN, William A.; PITOMBO, Fábio Bettini. Barnacle invasions: introduced, cryptogenic, and range expanding Cirripedia of North and South America. In **the wrong place-alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts**, p. 159-213, 2011.
- CHARNOV, E. L. **The theory of sex allocation**. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1982.
- CONNELL, Joseph H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. **Ecology**, p. 710-723, 1961.
- CONNELL, Sean Duncan. Urban structures as marine habitats: an experimental comparison of the composition and abundance of subtidal epibiota among pilings, pontoons and rocky reefs. **Marine Environmental Research**, v. 52, n. 2, p. 115-125, 2001.
- COHEN, Ocean R.; WALTERS, Linda J.; HOFFMAN, Eric A. Clash of the titans: a multi-species invasion with high gene flow in the globally invasive titan acorn barnacle. **Biological Invasions**, v. 16, p. 1743-1756, 2014.
- COSTLOW JR, John D.; BOOKHOUT, C. G. Moulting and growth in *Balanus improvisus*. **The Biological Bulletin**, v. 105, n. 3, p. 420-433, 1953.
- COSTLOW JR, John D.; BOOKHOUT, C. G. Molting and shell growth in *Balanus amphitrite niveus*. **The Biological Bulletin**, v. 110, n. 2, p. 107-116, 1956.
- COSTLOW JR, John D.; BOOKHOUT, C. G. Body growth versus shell growth in *Balanus improvisus*. **The Biological Bulletin**, v. 113, n. 2, p. 224-232, 1957.
- CRISP, D. J.; PATEL, B. Environmental control of the breeding of three boreo-arctic cirripedes. **Marine Biology**, v. 2, p. 283-295, 1969.
- CRISP, D. J.; SOUTHWARD, Alan James. The distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 37, n. 1, p. 157-203, 1958.
- CRISP, D. J.; SOUTHWARD, A. J. The Further Spread of *Elminus modestus* in British Isles. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 38, 427-437, 1959.
- CRICKENBERGER, Samuel Ewing. **Range limits, range shifts, and lower thermal tolerance in the tropical barnacle *Megabalanus coccopoma***. 2014. Tese de Doutorado. Clemson University.
- DARWIN, Charles. **A monograph on the sub-class Cirripedia: with figures of all the species**. Ray society, 1854.
- DAVIDSON, Ian et al. Mini-review: Assessing the drivers of ship biofouling management—aligning industry and biosecurity goals. **Biofouling**, v. 32, n. 4, p. 411-428, 2016.

- D'ALMEIDA, Rodrigo Soares Pessanha. **Fecundidade de três espécies simpátricas de Megabalanus (Crustacea–Cirripedia) no litoral da região Sudeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado. 2017.
- DAYTON, Paul K. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. **Ecological Monographs**, v. 41, n. 4, p. 351-389, 1971.
- DENLEY, E. J.; UNDERWOOD, A. J. Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 36, n. 3, p. 269-293, 1979.
- DIONISIO, Maria; RODRIGUES, Armindo; COSTA, A. N. A. Reproductive biology of *Megabalanus azoricus* (Pilsbry), the azorean barnacle. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 50, n. 3, p. 155-162, 2007.
- DOELL, Sophie A. et al. Using growth rates to estimate age of the sea turtle barnacle *Chelonibia testudinaria*. **Marine Biology**, v. 164, p. 1-7, 2017.
- DONELAN, Sarah C. et al. Marine species introduction via reproduction and its response to ship transit routes. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 20, n. 10, p. 581-588, 2022.
- FERREIRA, Carlos Eduardo Leite et al. Marine bioinvasions in the Brazilian coast: brief report on history of events, vectors, ecology, impacts and management of non-indigenous species. **Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives**, p. 459-477, 2009.
- GLASBY, Tim M. et al. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions?. **Marine biology**, v. 151, p. 887-895, 2007.
- GILG, Matthew R. et al. Spatio-temporal settlement patterns of the non-native titan acorn barnacle, *Megabalanus coccopoma*, in northeastern Florida. **Journal of Crustacean Biology**, v. 30, n. 1, p. 146-150, 2010.
- GODSOE, William et al. Integrating biogeography with contemporary niche theory. **Trends in ecology & evolution**, v. 32, n. 7, p. 488-499, 2017.
- GÓMEZ DAGLIO, L. E.. **Sistemática de los Balanomorfos (Cirripedia, thoracica) de la región Sur de la Península de Baja California, México**. Tese de Doutorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 2003.
- HENRY, Dora P.; MCLAUGHLIN, Patsy A. The recent species of *Megabalanus* (Cirripedia: Balanomorpha) with special emphasis on *Balanus tintinnabulum* (Linnaeus) sensu lato. **Zoologische Verhandelingen**, v. 235, n. 1, p. 1-60, 1986.
- HILLIARD, R. W.; HUTCHINGS P. A. & RAAYMAKERS, S., 1997. Ballast water risk assessment for twelve Queensland ports. Stage 4: Review of candidate risk biota. **EcoPorts Monograph Series, 13a**. Brisbane, Australia: Ports Corporation of Queensland. 60pp. +2 Appendices.

- HOEG, Jens et al. Evolution of morphology, ontogeny and life cycles within the Crustacea Thecostraca. **Arthropod Systematics & Phylogeny**, v. 67, p. 199-217, 2009.
- HOPKINS, Kevin D. Reporting fish growth: A review of the basics 1. **Journal of the world aquaculture society**, v. 23, n. 3, p. 173-179, 1992.
- KLÔH, Aline dos Santos. Tolerância fisiológica do bivalve *Mytella charruana*, dos cirripédios *Amphibalanus reticulatus*, *Fistulobalanus citerosum* e *Megabalanus coccopoma* e potencial invasor. 2011.
- LACOMBE, D.; MONTEIRO, W. Balanídeos como indicadores de poluição na Baía de Guanabara. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 34, n. 4, p. 633-644, 1974.
- LACOMBE, D. da Baía da Ribeira, Angra dos Reis, RJ (Brasil). **Publ. Inst. de Pesq. Marinha**, v. 109, p. 1-13, 1977.
- LAGUNA, Jorge. Systematics, ecology and distribution of barnacles (Cirripedia, Thoracica) of Panama, including an analysis of provincialism in the tropical Eastern Pacific. **University of California, MS Thesis**, 1985.
- LEWIS, John B. Recruitment, growth and mortality of a coral-inhabiting barnacle *Megabalanus stultus* (Darwin) upon the hydrocoral *Millepora complanata* Lamarck. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 162, n. 1, p. 51-64, 1992.
- LOPES R, VILLAC M (2009) Métodos. In: Lopes RM, Coradin L, Pombo VB, Cunha DR (eds), Informe sobre as espécies exóticas invasoras marinhas no Brasil. Ministério do Meio Ambiente - Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília, pp 19–28
- MALUSA, James R. Life history and environment in two species of intertidal barnacles. **The Biological Bulletin**, v. 170, n. 3, p. 409-428, 1986.
- MARRAFFINI, Michelle L. et al. Settlement plates as monitoring devices for non-indigenous species in marine fouling communities. **Management of Biological Invasions**, v. 8, n. 4, p. 559-566, 2017.
- MEBERT, Konrad et al. The dynamics of coexistence: habitat sharing versus segregation patterns among three sympatric montane vipers. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 116, n. 2, p. 364-376, 2015.
- MENGE, Bruce A. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. **Ecological monographs**, v. 46, n. 4, p. 355-393, 1976.
- MILLER, Kristina M.; ROUGHGARDEN, Jonathan. Descriptions of the larvae of *Tetraclita rubescens* and *Megabalanus californicus* with a comparison of the common barnacle larvae of the central California coast. **Journal of Crustacean Biology**, v. 14, n. 3, p. 579-600, 1994.
- NEWMAN, William A.; STANLEY, Steven M. Competition wins out overall: reply to Paine. **Paleobiology**, v. 7, n. 4, p. 561-569, 1981.
- NEWMAN, William A.; MCCONNAUGHEY, Ronald R. A tropical eastern pacific barnacle, *Megabalanus coccopoma* (Darwin), in southern California, following El Niño 1982-83. 1987.

- OLIVEIRA, L. P. H., 1940a - Contribuição aos crustaceos do Rio de Janeiro. Catálogo dos crustaceos da Baía de Guanabara. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro**, 35 (1): 137-151.
- OLIVEIRA, L. P. H., 1947. Distribuição geográfica da fauna e flora da Baía de Guanabara. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 45(3): 709-734.
- ORICCHIO, Felipe T. et al. Exotic species dominate marinas between the two most populated regions in the southwestern Atlantic Ocean. **Marine Pollution Bulletin**, v. 146, p. 884-892, 2019.
- ORÓSTICA, Mauricio H. et al. Shell growth and age determined from annual lines in the southern warm-water limpet *Patella depressa* at its poleward geographic boundaries. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 101, n. 4, p. 707-716, 2021.
- PATEL, Bhupendra; CRISP, D. J. The influence of temperature on the breeding and the moulting activities of some warm-water species of operculate barnacles. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 39, n. 3, p. 667-680, 1960.
- PEREIRA, R. C.; SOARES-GOMES, A. Biologia marinha. Rio de Janeiro. **Interciencia**, 382p, 2002.
- PERREAULT, Ray T. An exotic tropical barnacle, *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854), in Louisiana: its probable arrival and environmental implications. **Proc. rrmisim/tl Acad.~\Cf**, v. 6, n. 13-J, 2004.
- PFAFF, Maya C.; BICCARD, Aiden; SAMAAI, Toufiek. Giants and titans: first records of the invasive acorn barnacles *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758) and *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) on intertidal rocky shores of South Africa. 2022.
- PHAM, Christopher K.; GIROLAMO, Mirko De; ISIDRO, Eduardo. Recruitment and growth of *Megabalanus azoricus* (Pilsbry, 1916) on artificial substrates: first steps towards commercial culture in the Azores. 2011.
- PHILLIPS, Craig; TOWNSEND, Helen; VINK, Cor. Blown in the wind or border slippage. **What natural dispersal of exotic species to New Zealand has to do with biosecurity. Biosecurity**, v. 69, p. 14-15, 2006.
- PILSBRY, H. A., 1916. The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collections of the U. S. National Museum; Including a monograph of the american species. Smithsonian Institution, Bulletin of the United States National Museum, 93: 1-366.
- PÖRTNER, Hans O.; STORCH, Daniela; HEILMAYER, Olaf. Constraints and trade-offs in climate-dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline. **Scientia marina**, v. 69, n. S2, p. 271-285, 2005.
- QUINTEIRO, Javier et al. Phylogeography of a marine insular endemic in the Atlantic Macaronesia: The Azorean barnacle, *Megabalanus azoricus* (Pilsbry, 1916). **PLoS One**, v. 10, n. 4, p. e0124707, 2015.
- RAIMONDI, Peter T. Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. **Ecological Monographs**, v. 60, n. 3, p. 283-309, 1990.

- REIS, Rayssa Mariano. Distribuição espacial de cracas (Crustacea, Cirripedia) na Baía de Guanabara com base em dados pretéritos e atuais. Dissertação de Mestrado, UFF, 2017.
- RUIZ, Gregory M. et al. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. **Annual review of ecology and systematics**, v. 31, n. 1, p. 481-531, 2000.
- RUIZ, Gregory M. et al. Habitat distribution and heterogeneity in marine invasion dynamics: the importance of hard substrate and artificial structure. **Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity, and change**, p. 321-332, 2009.
- Ruiz G, Freestone A, Fofonoff P, Simkanin C (2009) Habitat distribution and heterogeneity in marine invasion dynamics: the importance of hard substrate and artificial structure. In: Wahl M (ed), *Marine hardbottom communities*. Springer-Verlag, Berlin, pp 321–332
- RUIZ, Gregory M. et al. **Invasive species: vectors and management strategies**. Island Press, 2003.
- SEVERINO, Alexandra; JUNIOR, Charrid Resgalla. Descrição dos estágios larvais de *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) e sua variação temporal na enseada de Itapocoroy (Santa Catarina, Brasil). **Atlântica (Rio Grande)**, v. 27, n. 1, p. 05-16, 2005.
- SCAPOLATEMPORE, M. P.. Endemismo e invasibilidade de *Megabalanus* (Crustacea – Cirripedia), em costões brasileiros. Dissertação – (Mestrado em Biologia Marinha) – Universidade Federal Fluminense. 93pp. 2012.
- SCHMIDT-NIELSEN, Knut. **Scaling: why is animal size so important?**. Cambridge university press, 1984.
- SHINEN, Jennifer L.; NAVARRETE, Sergio A. Coexistence and intertidal zonation of chthamalid barnacles along central Chile: Interference competition or a lottery for space?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 392, n. 1-2, p. 176-187, 2010.
- STEARNS, Stephen C. Life-history tactics: a review of the ideas. **The Quarterly review of biology**, v. 51, n. 1, p. 3-47, 1976.
- STEARNS, Stephen C. Trade-offs in life-history evolution. **Functional ecology**, v. 3, n. 3, p. 259-268, 1989.
- TORRES, Paulo; COSTA, Ana Cristina; DIONÍSIO, Maria Ana. New alien barnacles in the Azores and some remarks on the invasive potential of Balanidae. **Helgoland Marine Research**, v. 66, n. 4, p. 513-522, 2012.
- TYRRELL, Megan C.; BYERS, James E. Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species?. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 342, n. 1, p. 54-60, 2007.
- UNDERWOOD, A. J. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning?. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 250, n. 1-2, p. 51-76, 2000.

- VENTURA, C. R. R.; PIRES, D.O. . Ciclos de vida de invertebrados marinhos. In: Renato C. Pereira & Abílio Soares-Gomes. (Org.). *Biologia Marinha*. 2aed. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2009, v. , p. 60-89.
- WASSON, Kerstin; FENN, Katherine; PEARSE, John S. Habitat differences in marine invasions of central California. **Biological invasions**, v. 7, p. 935-948, 2005.
- YAMAGUCHI, Toshiyuki et al. The introduction to Japan of the Titan barnacle, *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854)(Cirripedia: Balanomorphia) and the role of shipping in its translocation. **Biofouling**, v. 25, n. 4, p. 325-333, 2009.
- YOUNG, Paulo Secchin. **Superfamily Balanoidea Leach (Cirripedia, Balanomorphia) from the Brazilian coast**. Museu Nacional, 1994.
- YOUNG, P. S. New interpretations of South American patterns of barnacle distribution. **New Frontiers in Barnacle Evolution**, p. 229-253, 1995.
- Young, P.S. Maxillopoda. Thecostraca. In: Young, P.S. (ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional/UFRJ. p. 263-285. 1998.