

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

Fecundidade de três espécies simpátricas de *Megabalanus*
(Crustacea – Cirripedia) no litoral do estado do Rio de
Janeiro.

Rodrigo Soares Pessanha D’Almeida

Dissertação de Mestrado 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 Mestre em
Ecologia Marinha.

Orientador: Dr. Fábio Bettini Pitombo

Niterói
Junho de 2017

Rodrigo Soares Pessanha D'Almeida

Fecundidade de três espécies simpátricas de *Megabalanus* (Crustacea – Cirripedia) no litoral da região Sudeste do Brasil.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e Terra, da Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia Marinha.

Aprovada em

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Fábio Bettini Pitombo
Deptº de Biologia Marinha - UFF

Prof. Dr. Carlos Renato Rezende Ventura
Deptº de Invertebrados – Museu Nacional / UFRJ

Prof. Dr. Bernardo Antonio Perez da Gama
Deptº de Biologia Marinha -UFF

Profa. Dra. Cinthya Simone Gomes Santos
Deptº de Biologia Marinha - UFF

Aos meus pais, sem vocês eu não seria nada.

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 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. Também agradeço ao Marcelo e Alex por tornar minha caminhada possível.

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 Maurício, Nivia, Peter e Rayssa, pelo auxílio nas coletas, pelos conselhos e prosas.

Não haveria criatividade sem a curiosidade que nos move e que nos põe pacientemente impacientes diante do mundo que não fizemos, acrescentando a ele algo que fazemos.

Paulo Freire

Sumário

Lista de figuras.....	vii
Lista de tabelas.....	x
Resumo	xi
Abstract	xii
1 Introdução.....	1
2 Objetivo	7
3 Material e Métodos.....	8
3.1 Local de coleta.....	8
3.2 Procedimento de coleta.....	9
3.3 Triagem e mensuração dos indivíduos coletados	9
3.4 Fecundidade.....	10
3.5 Tamanho do ovo	11
3.6 Tratamento dos dados	11
4 Resultados.....	14
4.1 Ovos.....	16
4.1.1 Variação intra-específica do tamanho do ovo.....	18
4.1.2 Relação entre o tamanho do individuo e tamanho do ovo	19
4.1.3 Variação interespecífica do tamanho do ovo.....	22
4.2 Fecundidade.....	24
4.2.1 Estratégias reprodutivas.....	32
5 Discussão	35
5.1 Características gerais observadas	35
5.2 Tamanho, fecundidade e adaptabilidade	36
5.3 Tamanho dos ovos	41
5.4 Estratégias reprodutivas.....	41
6 Considerações Finais	44
7 Bibliografia.....	46

Lista de Figuras

Figura 1- Mapa da distribuição geográfica das espécies <i>Megabalanus coccopoma</i> , <i>Megabalanus tintinnabulum</i> e <i>Megabalanus vesiculosus</i> na costa brasileira.	3
Figura 2- Vista lateral esquerda de um exemplar de <i>Megabalanus coccopoma</i> (Darwin, 1854).	4
Figura 3- Vista lateral direita de um exemplar de <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1789).	5
Figura 4- Vista lateral direita de um exemplar de <i>Megabalanus vesiculosus</i> (Darwin, 1854).	6
Figura 5 - Localização dos Pontos de coleta. I –Angra dos Reis, RJ; II – Rio de Janeiro e Niterói, RJ; III – Arraial do Cabo e Búzios, RJ; IV – Piúma, ES.	8
Figura 6- Coleta (a) e armazenamento das amostras (b).	9
Figura 7- Descrição das medidas de concha utilizadas nesse estudo: A= altura, B e E = comprimento da abertura, C e F = comprimento da base, D= largura da abertura, G= largura da base.	10
Figura 8- Corte transversal de um indivíduo de <i>Megabalanus tintinnabulum</i> ; demonstrando a posição da base, das gônadas femininas e da cavidade do manto.	11
Figura 9 – Estágios de desenvolvimento do embrião de <i>M. tintinnabulum</i> : 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). Presença com olho naupliar (ON) e espinho caudal (EC).	17
Figura 10- Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (μm) e o comprimento da base da concha (mm), para <i>Megabalanus coccopoma</i> (n=25).	20
Figura 11- Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (μm) e o comprimento da base da concha (mm), para <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (n=25).	20
Figura 12- Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (μm) e o comprimento da base da concha (mm) de <i>Megabalanus vesiculosus</i> (n=25).	20

Figura 13–Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (μm) e o volume da concha (cm^3), para <i>Megabalanus coccopoma</i> (n=25).....	21
Figura 14– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (μm)e o volume da concha (cm^3), para <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (n=25).	21
Figura 15– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (μm) e o volume da concha (cm^3), para <i>Megabalanus vesiculosus</i> (n=25).....	21
Figura 16– Histograma de frequência das medidas observadas para comprimento de ovo (μm) em <i>Megabalanus coccopoma</i> (n = 25), <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (n = 25) e <i>Megabalanus vesiculosus</i> . (n = 25). Ovos em estágio inicial de desenvolvimento.	23
Figura 17– Histograma de frequência das medidas observadas para largura de ovo (μm) em <i>Megabalanus coccopoma</i> (n = 25), <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (n = 25) e <i>Megabalanus vesiculosus</i> (n = 25). Ovos em estágio inicial de desenvolvimento.	
Figura 18– Relação entre a fecundidade, número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de <i>Megabalanus coccopoma</i>	27
Figura 19– Relação entre o número de ovos e o volume da concha (cm^3) para indivíduos de <i>Megabalanus coccopoma</i>	27
Figura 20– Relação entre o número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de <i>Megabalanus tintinnabulum</i>	28
Figura 21– Relação entre o número de ovos e o volume da concha (cm^3) para indivíduos de <i>Megabalanus tintinnabulum</i>	28
Figura 22– Relação entre o número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de <i>Megabalanus vesiculosus</i>	29
Figura 23– Relação entre o número de ovos e o volume da concha (cm^3) para indivíduos de <i>Megabalanus vesiculosus</i>	29
Figura 24– Relação entre tamanho da base (mm) e volume da concha (cm^3) para <i>Megabalanus coccopoma</i> (n=25).	31
Figura 25– Relação entre tamanho da base (mm) e volume da concha (cm^3) para <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (n=25).	31
Figura 26– Relação entre tamanho da base (mm) e volume da concha (cm^3) para <i>Megabalanus vesiculosus</i> (n=25).	31
Figura 27– Relação entre número de ovos e tamanho da base (mm) para as três espécies estudadas: <i>Megabalanus coccopoma</i> (losango), <i>Megabalanus tintinnabulum</i> (quadrados) e <i>Megabalanus vesiculosus</i> (triângulo).	33

- Figura 28– Relação entre número de ovos e volume da concha (cm³) para as três espécies estudadas. *Megabalanus coccopoma* (losango), *Megabalanus tintinnabulum* (quadrados) e *Megabalanus vesiculosus* (triângulo)..... 33
- Figura 29– Relação entre número de ovos e tamanho da base (mm) para as três espécies estudadas, para indivíduos com até 21 mm de comprimento basal..... 34
- Figura 30– Relação entre número de ovos e volume da concha (cm³) para as três espécies estudadas, para indivíduos com até 3,5 cm³ de concha..... 34

Lista de Tabelas

Tabela 1– Lista dos locais de coleta, coordenadas geográficas e data de coleta com o número de indivíduos de cada espécie de <i>Megabalanus</i> utilizados no estudo de fecundidade.....	15
Tabela 2 – Medidas de tamanho (mm) da amostra utilizada para o estudo de fecundidade das três espécies de <i>Megabalanus</i> : <i>M. coccopoma</i> , <i>M. tintinnabulum</i> e <i>M. vesiculosus</i> (n= 25), com volume calculado.	15
Tabela 3– Estatística básica das medidas dos três estágios de desenvolvimento do embrião (inicial, com olho de náuplio e Náuplio no estágio I, para as três espécies.	18
Tabela 4 – Valores estatísticos do teste t de Student obtidos através da comparação entre as medidas de comprimento e largura do ovo, em estágio inicial e em estágio mais avançado de desenvolvimento, para as três espécies estudadas.	18
Tabela 5- Medidas de tendência central do número de ovos para indivíduos de <i>M. coccopoma</i> , <i>M. tintinnabulum</i> e <i>M. vesiculosus</i> (n = 25), com o número calculado de ovos/mm ³ . Os indivíduos foram classificados em diferentes classes de tamanho, de acordo com o comprimento basal.	25
Tabela 6– Valores do coeficiente de Pearson obtidos através da análise de correlação entre o número de ovos incubados e duas variáveis distintas: tamanho da base e volume.	26

RESUMO

Para entender as diferenças em relação à distribuição e abundância das espécies é importante conhecer as diferenças em suas estratégias de histórias de vida. Os cirripédios, invertebrados bênticos marinhos característicos de substratos consolidados, são considerados organismos modelo no estudo da evolução e variação das características reprodutivas. Dentre os representantes deste grupo *Megabalanus* se destaca pelo tamanho dos indivíduos, capacidade de crescimento, resistência da concha e por se fixar ao substrato com o auxílio de um disco basal calcário. Atualmente, estão presentes em simpatria nos costões rochosos do litoral Sudeste três espécies do gênero: *Megabalanus coccopoma* (espécie invasora no litoral brasileiro), *Megabalanus vesiculosus* (espécie endêmica do litoral brasileiro) e *Megabalanus tintinnabulum* (espécie criptogênica). O presente trabalho teve como objetivo realizar um estudo comparativo de características de história de vida relacionadas à reprodução (fecundidade e tamanho de ovos) das três espécies; buscando entenderas diferentes estratégias adotadas para essas características entre as espécies estudadas. Por esse motivo, foram utilizados espécimes de diversos tamanhos, coletados em costões rochosos do estado do Rio de Janeiro e Espírito Santo entre os anos de 2011 e 2016. Cada espécime teve suas dimensões de concha mensuradas e, após a remoção da base calcária, tiveram a massa de ovos separada. A fecundidade (número de ovos) foi estimada em 25 indivíduos de cada espécie, de tamanho variável, a partir de sub-amostras contadas em uma câmara de Dolfus. O tamanho do ovo foi estimado para cada espécie, 250 ovos tiveram a largura e comprimento medidos no estágio inicial de desenvolvimento. Medidas do tamanho do ovo no estágio final e da larva Náuplios I também foram feitas. O volume da concha estimado a partir das medidas da concha demonstrou ser um bom parâmetro para estimar a fecundidade. Constatou-se que as espécies diferem tanto em relação à fecundidade como no tamanho do ovo. A maior fecundidade foi observada em *M. coccopoma*, e a menor em *M. vesiculosus*. Entretanto, *M. vesiculosus* possui ovos de tamanho maior que as duas outras. O tamanho do ovo não variou com tamanho do indivíduo para nenhuma das espécies, mas variou de acordo com o estágio de desenvolvimento. A fecundidade apresentada pelas três espécies aqui estudadas pode ser a estratégia que garante a presença destas nos costões rochosos do litoral Sudeste do Brasil. A fecundidade é potencializada por *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* pelo maior tamanho da concha, pois a fecundidade aumenta na função de potencia em relação ao tamanho do indivíduo; e ainda mais em *M. coccopoma* que apresenta menor tamanho de ovo. As diferentes estratégias de fecundidade observadas para cada espécie podem auxiliar na compreensão do padrão de distribuição apresentado por estas ao longo de suas áreas de ocorrência. Entretanto, a ocorrência em simpatria destas espécies pode ser mantida pela divergência de estratégias reprodutivas ou a utilização de diferentes nichos ecológicos, especialmente o local de ocorrência de cada espécie em uma micro-escala.

PALAVRAS – CHAVE: *Megabalanus*, fecundidade, tamanho de ovo, história de vida

ABSTRACT

In order to understand the differences of distribution and abundance between the species, it is important to know their differences in life histories strategies. The barnacles, marine invertebrates characteristic of hard substrates, are considered a model organisms in the study of the evolution and variation on the reproductive characteristics of life history. Within this group *Megabalanus* stands out for the size of individuals, growth capacity, shell resistance and to be fixed to the substrate with the aid of a calcareous basis. Presently tree species are known to occur in sympatry along Brazilian shores: *Megabalanus coccopoma* (invasive species), *Megabalanus vesiculosus* (Brazilian endemic) e *Megabalanus tintinnabulum* (cryptogenic species). The main objective of this work was to perform a comparative study of life history traits related to reproduction: fecundity and egg size for the three studied species and establish a strategy pattern adopted among those species. For such purpose specimens of different sizes from the three species were collected on rock shores of Rio de Janeiro State and Espirito Santo state between 2011 and 2016. Each specimen shell, were measured and after removal of the calcareous basis, the egg mass was removed. Fecundity (number of eggs) was estimated on 30 individuals, of each species of different sizes, counting subsamples on a Doulfus chamber. Egg size were estimate for each species, 300 eggs had its length and width measured on initial stage, also supplementary measurements on later stage and Nauplius I were performed. The shell volume, estimated trough the measurements performed on the shell showed to be a reasonable parameter to estimate fecundity. It was found that all three species differs in fecundity and on egg sizes. *Megabalanus coccopoma* presented grater fecundity and *M. vesiculosus* the lesser. However *M. vesiculosus* presented bigger eggs as a trade off. Egg size did nod vary with shell size on the tree species, but varied with its developmental stage. The fecundity presented by the three *Megabalanus* here studied, might be the strategy that allows its presence on rock shores on Brazilian southeastern coast. The fecundity is enhanced on *M. coccopoma* and *M. tintinnabulum*, by its bigger shell size, as the fecundity increases as a power function related to shell size, and even more on *M. coccopoma*, which presents a smaller egg. The distinct strategies of fecundity observed on each species, might furnish further understanding on how the distribution pattern is achieved along its occurrence range. However, the occurrence in sympatry of these species can be maintained by the divergence of reproductive strategies or the use of different ecological niches especially the place of occurrence in a micro-scale by each species.

KEYWORDS: *Megabalanus*, fecundity, egg size, Life history

1 Introdução

Desde a origem dos primeiros organismos, as espécies se diferem em relação à distribuição e abundância. Estas diferenças são causadas pela ação da evolução através da seleção natural. Para entender as forças determinantes para a abundância de uma população, precisamos primeiro conhecer o ciclo de vida desse organismo, geralmente composto por cinco fases: nascimento, período pré-reprodutivo, reprodução, período pós-reprodutivo (ausente em alguns casos) e morte. Estas características em conjunto compreendem a chamada História de vida do organismo (Stearns, 1992; Ventura e Pires, 2002; Begon, 2007). Para Stearns (1992), a história de vida esta no coração da biologia e é responsável por unir e explicar a diversidade dos seres vivos e a complexidade de seus ciclos de vida. A forma como as características de história de vida são expressas em um dado organismo e interagem entre si é chamada de estratégia de história de vida. 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. Esta procura explicar aspectos da anatomia e do comportamento dos organismos com referência à maneira como suas histórias de vida foram moldadas pela seleção natural (Stearns 1976, 1992).

A evolução das características de história de vida (que ocorre através da adaptabilidade) e suas plasticidades determinam as interações entre as espécies. Dentre estas características, a reprodução tem uma ênfase maior em todo o processo evolutivo, pois a maneira de reprodução afeta profundamente a contribuição para as gerações futuras. Os organismos adaptados são aqueles melhor representados nas gerações futuras do que os competidores menos adaptados (Stearns 1989). Assim, a reprodução não é o único componente na adaptabilidade, mas com certeza é um fator importante.

Desde as monografias de Darwin (Darwin, 1854), os cirripédios torácicos vêm chamando a atenção de muitos pesquisadores na área de zoologia. Muito provavelmente pelo fato de serem numerosos e facilmente encontrados nos mais diversos ambientes marinhos, estando presentes em trabalhos clássicos de ecologia como os de Connell (1961), Barnes & Barnes (1965, 1968, 1977), Barnes (1989), e Underwood & Denley (1979). A taxonomia e distribuição das espécies do grupo são bem estudadas. Mais recentemente, seus aspectos reprodutivos, onde Darwin foi pioneiro (biologia reprodutiva, ciclo de vida, desenvolvimento larval e metamorfose), têm recebido mais atenção dos pesquisadores nos últimos anos (Anderson, 1984; Barnes, 1989). Com relação ao estudo da evolução e a variação no

investimento reprodutivo dos animais, os cirripédios são considerados organismos modelo (Barnes & Barnes, 1965), afinal, uma grande diversidade de histórias de vida reprodutiva está presente no grupo: hermafroditismo simultâneo, hermafroditismo simultâneo protândrico, androdioicismo (a população apresenta uma mistura de machos e hermafroditas) e dioícia (Charnov, 1982; Høeg, 2009).

Esta Superordem de crustáceos (Thoracica) é composta por invertebrados bênticos marinhos característicos de substratos consolidados, que engloba a subordem Sessilia. Seus membros possuem placas parietais fixas e móveis formando sua concha, fechada por um ou dois pares de placas móveis capazes de abrir medianamente, permitindo as interações do animal com o ambiente, as chamadas placas operculares (escudo e tergo). Dentro de Sessilia está a família Balanidae. As espécies do grupo são hermafroditas e realizam cópula para a transferência de gametas (Anderson, 1984; Ruppert, Fox & Barnes, 2005). Após a fertilização, ocorre liberação dos ovos fecundados dentro da cavidade do manto formando lamelas ovíferas, cada ovo permanece incubado até que seu desenvolvimento embriogênico gere um náuplio, que eclode do ovo. Estas larvas são liberadas na coluna d'água, sendo assim o indivíduo possui uma fase larvar vágil e, após seu estabelecimento e metamorfose, o indivíduo se torna sésil (Barnes & Barnes, 1977; Anderson, 1984; Contreras & Dupré, 2015). Este fato coloca um problema funcional na realização da cópula no grupo, que ocorre graças às características singulares como o tamanho do pênis (o qual pode se estender até oito vezes o diâmetro basal do indivíduo) e o comportamento gregário (Kelly & Sanford, 2010).

Dentre os representantes de Balanidae, o gênero *Megabalanus* se destaca pelo tamanho dos indivíduos, pela capacidade de crescimento, resistência da concha e por se fixar ao substrato com o auxílio de um disco basal calcário. Tais características permitem a ocorrência de espécies do gênero em locais com alto hidrodinamismo (Pitombo, 2004) e faz com que sejam facilmente encontradas em ambientes costeiros, participando como importantes componentes estruturais em ecossistemas naturais e estruturas artificiais (Cangussu *et al.*, 2007). Atualmente, três representantes do gênero podem ser encontradas em costões rochosos do Brasil (Figura 1), são eles: *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854), *Megabalanus vesiculosus* (Darwin, 1854) e *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1789). Todas ocorrem na zona entremarés, fixadas diretamente ao costão rochoso, como epibiontes de mexilhões ou até mesmo sobre outros cirripédios, da mesma espécie ou não (Young, 1994). As informações gerais de cada uma serão apresentadas a seguir:

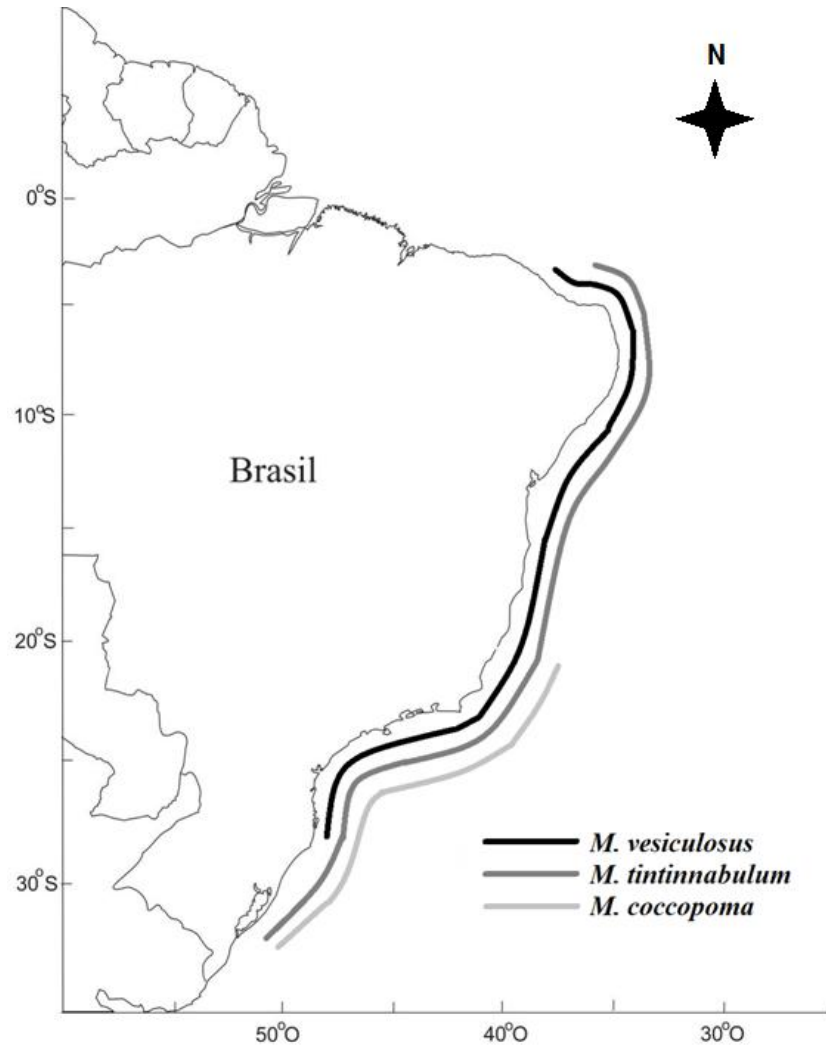


Figura 1- Mapa da distribuição geográfica das espécies *Megabalanus coccopoma*, *Megabalanus tintinnabulum* e *Megabalanus vesiculosus* na costa brasileira. Construído com base nas informações de distribuição encontradas em estudos anteriores (Young, 1994; Abreu, 2012; Scapolatempore, 2012).

Megabalanus coccopoma é nativa do Pacífico Leste Tropical, do México até o equador (Darwin, 1854; Pilsbry, 1916; Henry & McLaughlin, 1986). A espécie atualmente é considerada uma invasora bem sucedida de sistemas marinhos costeiros em vários locais em todo o mundo (Crickenberger & Moran, 2013), inclusive no Brasil. Um estudo realizado por Young (1994) analisou as espécies de cirripédios coletadas na região de São Sebastião no Estado de São Paulo por Luederwaldt (1929) e não observou nenhum espécime de *M. coccopoma* nessas coletas. Como atualmente a espécie é abundante na região o autor concluiu que esta invadiu o litoral brasileiro nos últimos 70 anos. Atualmente a espécie ocorre no litoral brasileiro do Rio Grande do Sul ao Espírito Santo, sendo abundante nestes locais (Young, 1994; Lacombe & Monteiro, 1974; Lacombe, 1977; Abreu, 2012; Scapolatempore, 2012).

A concha desta espécie foi descrita por Darwin (1854) como sendo cônico-globosa com uma abertura pequena, apresenta uma coloração rosa claro com raios em tons rosa escuro, branco e azul (Figura 2). Sua reprodução não é marcadamente sazonal, pois apresenta indivíduos com gônadas bem desenvolvidas e incubando ovos ao longo de todo o ano, indicando uma continuidade da produção de ovos e da liberação de larvas no plâncton (D’Almeida, 2015; Severino e Resgalla, 2005). Esta espécie possui seus processos reprodutivos (presença de ovos e estágio de desenvolvimento de ovários) relacionados à variação anual de temperatura, apresentando uma menor frequência de indivíduos com ovos durante os meses de inverno e um pico de indivíduos com ovos durante o verão (D’Almeida, 2015).



Figura 2–Vista lateral esquerda de um exemplar de *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854).

Megabalanus tintinnabulum apresenta uma distribuição circuntropical. Entretanto, sua área de origem ainda não foi determinada, sendo considerada criptogênica no litoral do Brasil (Carlton *et al*, 2011). Esta espécie ocorre do Ceará ao Rio Grande do Sul, de forma mais abundante na região tropical (Young, 1994). Sua concha apresenta um formato mais cônico e uma abertura maior quando comparada a concha de *M. coccopoma*, com placas parietais menos proeminentes que esta. Também apresenta tons mais escuros de rosa e uma predominância maior de faixas brancas.

Esta espécie também possui seus processos reprodutivos (presença de ovos e estágio de desenvolvimento de ovários) relacionados à variação anual de temperatura. É possível encontrar indivíduos da espécie com ovos incubados e gônadas bem desenvolvidas durante todo o ano. Apesar de apresentar uma relação menos estreita com a variação de temperatura

quando comparada a *M. coccopoma*, esta espécie também apresenta picos de ovos durante o verão e uma leve queda de frequência de indivíduos com ovos durante o inverno.



Figura 3– Vista lateral direita de um exemplar de *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1789).

Megabalanus vesiculosus é considerada uma espécie endêmica do Brasil, ocorrendo de Santa Catarina ao Rio Grande do Norte (Young, 1994; Abreu, 2012). Foi descoberta no Rio de Janeiro por McLaughlin & Lacombe (1979), e seu único registro anterior foi sua descrição original feita por Darwin (1854). Esta espécie ocorre em poucas localidades e é considerada rara (Young, 1994) e, provavelmente por este motivo, pouco se sabe sobre seus aspectos biológicos e ecológicos.

Em geral, o tamanho de sua concha é menor que as espécies congêneres (Scapolatempore, 2014). Isto, aliado à semelhança no padrão de cores, faz com que os indivíduos da espécie sejam facilmente confundidos com juvenis da espécie *M. tintinnabulum*. Darwin (1854) classificou esta espécie como *Balanus tintinnabulum* var. *vesiculosus* (Pilsbry, 1916) e, somente após a revisão proposta por Newman & Ross (1976) para Balanomorpha, a variedade *vesiculosus* foi elevada à espécie. Seus espécimes são diferenciados das outras espécies através da presença de cristas (projeções da concha) pontiagudas longitudinais e pela presença de sulcos na face externa do escudo (Figura 4).



Figura 4— Vista lateral direita de um exemplar de *Megabalanus vesiculosus* (Darwin, 1854).

Este estudo foi realizado utilizando indivíduos destas três espécies de *Megabalanus*, pois as três ocorrem em simpatria (Figura 1) em uma ampla faixa do litoral brasileiro. Além disso, ocupam a mesma faixa na zona entremarés (franja do infralitoral) em locais com alto hidrodinamismo (Lacombe & Monteiro, 1974; Lacombe, 1977; Young, 1995, 1998). Estes fatores permitem uma melhor comparação de suas estratégias reprodutivas. Outra característica comum para estas espécies é que ambas cobrem uma grande área onde o substrato é um importante recurso de competição. A competição, por espaço, entre balanóides nativos e não nativos é uma das principais razões para mudança de composição das comunidades de costões rochosos (Newman & Stanley, 1981), o que faz com que o grupo seja muito utilizado em estudos de recrutamento, crescimento e taxas de mortalidade em costões rochosos. Além disso, são importantes na realização de estudos de determinação e monitoramento de impactos ambientais em áreas costeiras (Apolinário, 2001).

2 Objetivo

Objetivo Geral

Realizar um estudo comparativo de aspectos reprodutivos de três espécies de *Megabalanus*; *M. vesiculosus*, *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*, que ocorrem em simpatria no litoral do Rio de Janeiro e Espírito Santo.

Objetivos Específicos

Descrever a fecundidade de cada espécie de *Megabalanus* relacionando a diferentes descritores de tamanho.

Descrever a variação do tamanho dos ovos em suas diferentes fases de desenvolvimento para cada espécie.

Comparar a fecundidade e tamanho dos ovos entre as três espécies de *Megabalanus*.

3 Material e Métodos

3.1 Locais de coleta

O estudo foi realizado utilizando espécimes coletados em costões rochosos do estado do Rio de Janeiro e Espírito Santo entre os anos de 2011 e 2016 (Figura 5). Os pontos de coleta foram escolhidos por estarem na área do litoral brasileiro onde as três espécies aqui estudadas co-ocorrem. Em Angra dos Reis, a coleta foi realizada na Laje do Fundo, próxima à Ilha do Brandão na Baía da Ribeira. No Rio de Janeiro, a coleta foi realizada no mole Norte da Marina da Glória. Já em Niterói, foram realizadas duas coletas, uma na praia de Boa Viagem e uma na Praia de Itacoatiara. Em Arraial do Cabo, a coleta foi realizada na Pedra Vermelha e em Armação dos Búzios, foram coletados organismos na praia de João Fernandinho. Na cidade de Piúma, no Espírito Santo, a coleta foi realizada na Ilha do Gambá.

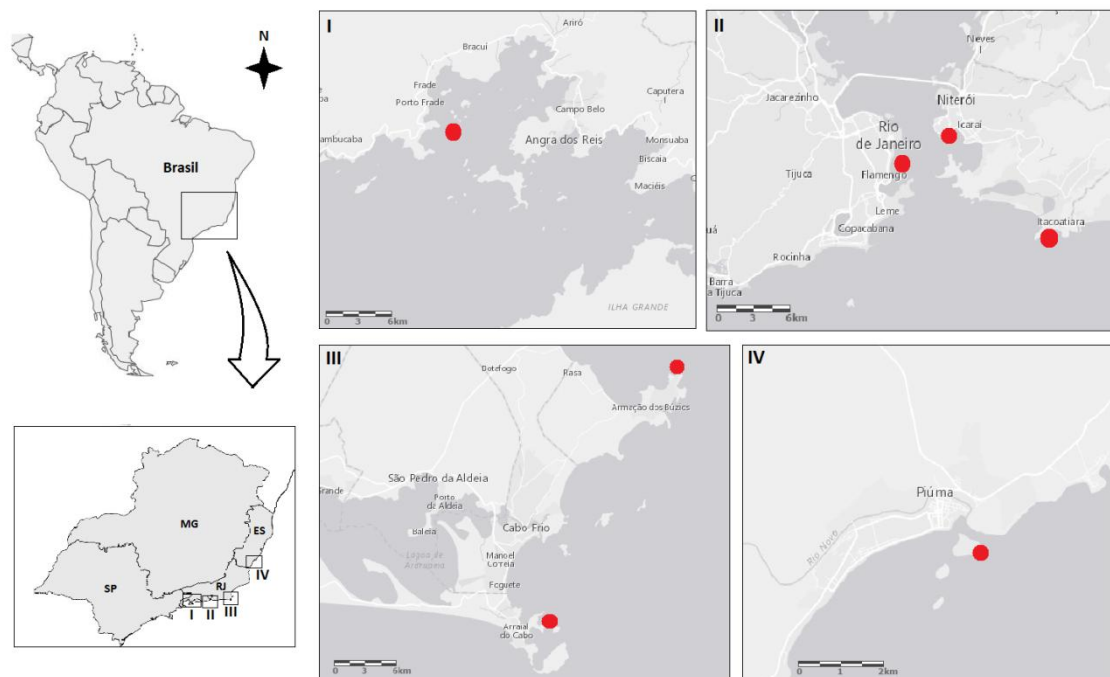


Figura 5 - Localização dos Pontos de coleta. I –Angra dos Reis, RJ; II – Rio de Janeiro e Niterói, RJ; III – Arraial do Cabo e Búzios, RJ; IV – Piúma, ES.

3.2 Procedimento de coleta

As coletas ocorreram por meio de mergulho livre, retirando amostras de organismos presentes no costão rochoso no médio litoral inferior e franja do infralitoral com o auxílio de uma ponteira. Após serem coletados, os organismos foram armazenados em potes etiquetados contendo álcool 90° (Figura 6) e, posteriormente transportados até o Laboratório de Sistemática e Ecologia de Cirripedia – UFF, onde o material coletado foi triado e os espécimes de *Megabalanus* separados dos demais organismos presentes nas amostras.



Figura 6– Coleta (a) e armazenamento das amostras (b).

3.3 Triagem e mensuração dos indivíduos coletados

A triagem consistiu na seleção de indivíduos das três espécies com ovos incubados. Os espécimes amostrados, para cada espécie, apresentaram diversos tamanhos. 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 (Figura 7). 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 ovígeras com ovos armazenados (Figura 8).

O volume da concha foi estimado através da fórmula de volume do tronco do cone: $V = \frac{1}{3}\pi h(R^2 + Rr + r^2)$, onde **h** é a altura, **R** é o raio obtido através da média das medidas

de comprimento e largura e r é o raio obtido através da média das medidas de comprimento e largura da abertura.

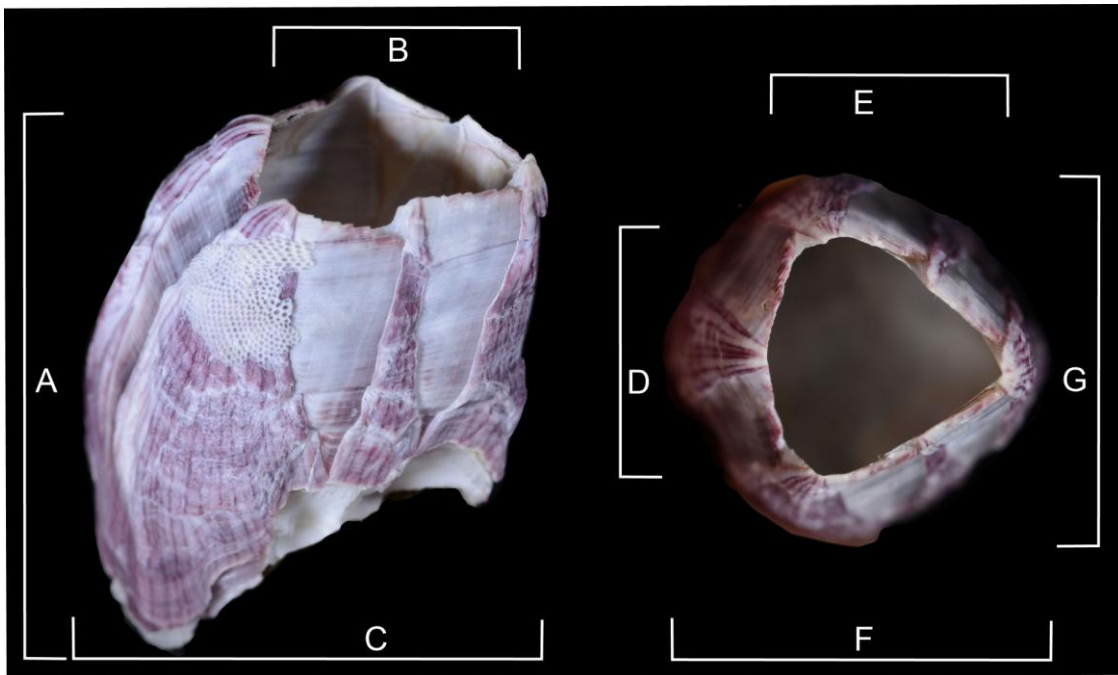


Figura 7– Descrição das medidas de concha utilizadas nesse estudo: A= altura, B e E = comprimento da abertura, C e F = comprimento da base, D= largura da abertura, G= largura da base. Indivíduo de *Megabalanus tintinnabulum*

3.4 Fecundidade

A fecundidade para as três espécies foi medida a partir da estimativa do número de ovos incubados na cavidade do manto, em diferentes tamanhos. Os indivíduos que apresentaram ovos 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 10 ml 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.

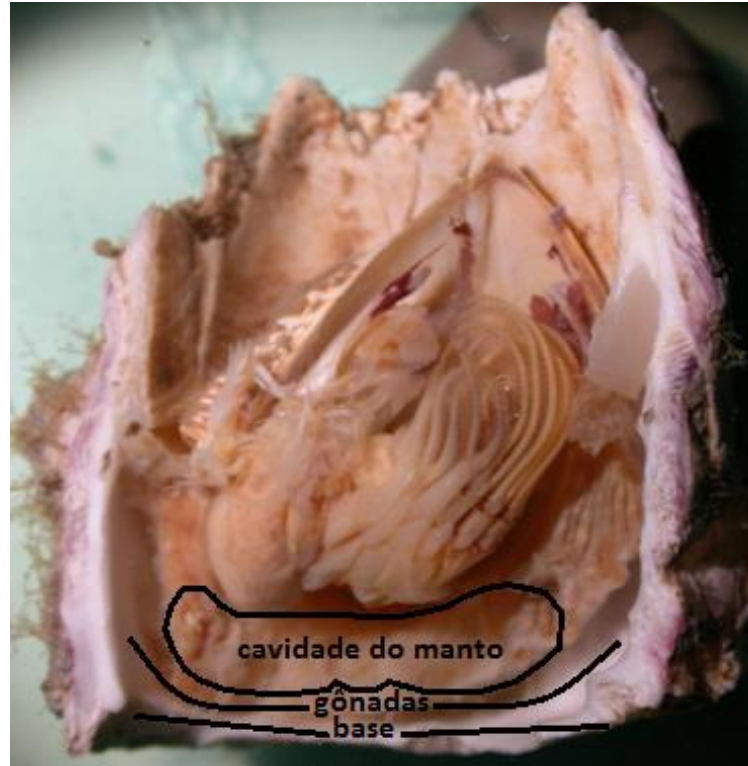


Figura 8– Corte transversal de um indivíduo de *Megabalanus tintinnabulum*; demonstrando a posição da base, das gônadas femininas e da cavidade do manto.

3.5 Tamanho do ovo

O produto da lavagem da cavidade do manto também foi utilizado para medir o tamanho dos ovos incubados. 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, totalizando 250 ovos medidos para cada espécie. O ovo em estágio mais avançado de desenvolvimento e a larva náuplio, também foram medidos, quando presentes. Para ovos com olho naupliar também foram tomadas as medidas de comprimento e largura, já para o náuplio, a medida tomada foi o seu comprimento total.

3.6 Tratamento dos dados

Todas as informações levantadas durante a realização da pesquisa foram organizadas em planilha eletrônica, gerando uma base com todos os dados brutos levantados durante o estudo e permitindo a descrição das características básicas dos dados. As análises estatísticas foram realizadas no programa PAST (Hamer *et al*, 2001).

Para a seleção do melhor modelo explicativo da relação entre a fecundidade e a forma foi utilizado o Critério de Informação de Akaike (AIC em inglês) (Akaike, 1974), que é uma medida da qualidade relativa dos modelos estatísticos para um dado conjunto de dados. Utilizando o próprio PAST é testada uma coleção de modelos para os dados, o AIC estima a qualidade de cada modelo, em relação a cada um dos outros modelos. Após o teste é possível obter o valor de AIC para cada modelo e, com base neste valor, o modelo é escolhido. Quanto menor o valor de AIC, melhor o ajuste do modelo estatístico.

Em todos os gráficos construídos para demonstração dos dados foram adicionadas linhas de regressão com o valor do coeficiente de determinação R^2 , que é uma medida do ajustamento de um determinado modelo estatístico linear generalizado em relação à distribuição dos dados. Este coeficiente pode variar entre 0 e 1, indicando a porcentagem de quanto o modelo consegue explicar os valores observados. Assim, quanto maior o R^2 , mais explicativo é este modelo e melhor ele se ajusta à amostra.

A variação intraespecífica do tamanho do ovo foi verificada comparando as medidas de comprimento e largura do ovo, para os diferentes estágios de desenvolvimento. Esta comparação ocorreu através do teste t de Student para amostras independentes com variâncias homogêneas, que apresenta duas premissas a serem cumpridas para a realização do teste. A primeira delas é a normalidade da amostra, que foi verificada através do teste W de Shapiro-Wilk. A segunda é a homocedasticidade das amostras, ou seja, verificar se as duas amostras apresentam variâncias homogêneas. Esta premissa foi testada através do teste de Levene. O teste t é um teste de hipótese utilizado para determinar se dois conjuntos de dados são significativamente diferentes um do outro.

A variação interespecífica do tamanho do ovo foi verificada comparando as medidas de comprimento e largura do ovo, para os diferentes estágios de desenvolvimento, em cada espécie. Como esta comparação possui três grupos de dados (um para cada espécie) para cada análise estatística, foi utilizada uma ANOVA (analysis of variance) monofatorial. A ANOVA é uma coleção de modelos estatísticos utilizados para analisar as diferenças entre médias de dois ou mais grupos, sendo também teste de hipótese utilizado para determinar se existe uma diferença significativa entre os grupos de amostras comparadas, comparando a variação dentro de cada grupo e entre os grupos. Este teste demonstra se há ou não uma variação significativa entre os grupos comparados. Para distinguir quais grupos estão variando entre os outros, é preciso realizar um teste *a posteriori*. O teste utilizado neste estudo foi o teste Tukey, que encontra qual grupo é significativamente diferente dos outros, através da comparação em par de cada grupo com os outros grupos (Vieira, 2015).

As relações foram verificadas através de uma análise de correlação: tamanho do indivíduo (tamanho da base e volume da concha) e tamanho do ovo (estágio inicial); tamanho do indivíduo (tamanho da base e volume da concha) e número de ovos. O coeficiente de correlação mede o grau e a direção (positiva ou negativa) de correlação entre os dois grupos comparados, podendo variar entre -1 e 1 (r de Pearson), onde 1 significa uma correlação positiva perfeita, -1 significa uma correlação negativa perfeita e 0 que os dois grupos não possuem correlação (Dória Filho, 1999; Morin & Findlay, 2001; Vieira, 2015) .

4 Resultados

Ao todo, foram analisados 75 indivíduos com ovos, sendo 25 para cada espécie. Organismos foram triados de oito coletas realizadas entre os anos de 2011 e 2016 no litoral do Estado do Rio de Janeiro e em uma localidade do Espírito Santo (Tabela 1). Ao analisar as coletas foi possível observar a diferença na proporção do número de indivíduos de cada espécie presente nas amostras. Em todas as coletas a quantidade de indivíduos de *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* foi sempre maior que a de *M. vesiculosus*, o que refletiu no número final de amostras analisadas (Tabela 1). Para se chegar ao n de 25 foram necessárias 2 e 4 amostras para *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*, respectivamente. Enquanto que, para *M. vesiculosus* foram utilizadas 7 amostras para se chegar ao n de 25 indivíduos.

As três espécies apresentaram diferenças nas dimensões da concha (Tabela 2), que serão demonstradas a seguir através das médias dos valores acompanhadas do desvio padrão dos valores. Em relação à altura, *M. coccopoma* apresentou a maior média de tamanho (27 ± 13 mm) quando comparada à *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus*, com médias de 24 ± 9 mm e 10 ± 4 mm, respectivamente. Entretanto, *M. tintinnabulum* apresentou a maior média em relação ao comprimento e largura da base e comprimento e largura da abertura, com *M. vesiculosus* apresentando as menores médias para todas as dimensões mensuradas. Já em relação ao volume, *M. coccopoma* apresentou o maior volume médio (7 ± 5 cm³) em comparação a *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus*, que apresentaram um volume médio de 6 e 0,8 cm³, respectivamente. Sendo assim, os indivíduos de *M. tintinnabulum* apresentaram o maior tamanho de concha, com exceção da altura (onde *M. coccopoma* apresentou a maior média), e os de *M. vesiculosus* apresentaram o menor tamanho de concha.

Tabela 1– Lista dos locais de coleta, coordenadas geográficas e data de coleta com o número de indivíduos de cada espécie de *Megabalanus* utilizados no estudo de fecundidade

Local	Coordenadas Geográficas	Data	<i>Megabalanus coccopoma</i> (n)	<i>Megabalanus tintinnabulum</i> (n)	<i>Megabalanus vesiculosus</i> (n)
Laje do Fundo, Angra dos Reis – RJ.	23°00'22,6"S 44°24'44,8"O	16/XII/14	22	15	1
Praia de João Fernandinho, Armação dos Búzios – RJ	22°44'14,6"S 41°52'24,2"O	6/ IV/16	-	3	-
Ilha do Gambá, Piúma – ES.	20°50'44,2"S 40°43'20,3"O	28/ IX/11	-	-	4
Mole Norte da Marina da Glória, Rio de Janeiro – RJ.	22°55'00,4"S 43°09'59,6"O	26/IV/16	-	4	8
Pedra Vermelha, Arraial do Cabo – RJ.	22°59'11,4"S 41°59'38,1"O	10/V/12	-	-	2
Praia Brava, Armação dos Búzios – RJ.	22°45'19,6"S 41°52'09,4"O	31/II/16	-	-	7
Praia de Itacoatiara, Niterói – RJ.	22°58'29,5"S 43°02'21,8"O	12/I/15	3	3	2
Praia de Boa Viagem, Niterói – RJ	22°54'33,6"S 43°07'51,6"O	3/VII/15	-	-	1

Tabela 2 – Medidas de tamanho (mm) da amostra utilizada para o estudo de fecundidade das três espécies de *Megabalanus*: *M. coccopoma*, *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus* (n= 25), com volume calculado.

	<i>M. coccopoma</i>			<i>M. tintinnabulum</i>			<i>M. vesiculosus</i>		
	Mín.	Máx.	Média (± d.p.)	Mín.	Máx.	Média (± d.p.)	Mín.	Máx.	Média (± d.p.)
Comprimento da base (mm)	10	32	21 ± 6	12	38,7	21 ± 6,3	7,4	19,7	12 ± 3
Largura da Base (mm)	9,9	30	20 ± 5	12	37,1	20± 6,2	6,6	19,1	11 ± 3
Altura (mm)	9,2	54	27 ± 13	9	40,7	24 ± 9,3	3,2	19,3	10 ± 4
Comprimento da abertura (mm)	5,1	15	10± 3	6	24,2	12 ± 4,6	2,4	9,6	6 ± 2
Largura da abertura (mm)	4,3	13	8 ± 2	6	24,1	12 ± 4,5	2,2	8,8	5 ± 2
Volume (cm ³)	0,45	17	7± 5	0,6	16,91	6 ± 5,1	0,06	3,08	0,9 ± 0,8

4.1 Ovos

Ao abrir a concha dos indivíduos são encontradas, abaixo das gônadas femininas, as lamelas ovíferas. Estas se encontravam preenchidas com embriões em vários estágios de desenvolvimento (inicial, com olho naupliar e náuplio), ocorrendo simultaneamente em indivíduos das três espécies, indicando que não existe sincronia no desenvolvimento dos embriões, e que estas realizam um alto esforço reprodutivo. Os embriões em estágio inicial (Figura 9a) foram identificados pela ausência de diferenciação estrutural, sendo possível apenas identificar a presença dos grânulos lipídicos (vitelo). Já os embriões em um estágio mais avançado de desenvolvimento (Figura 9b) apresentam o olho naupliar bem definido, além de ser possível identificar o início da formação dos apêndices locomotores. O último estágio de observado foi a larva náuplio I (Figura 9c), sendo este o estágio que será liberado na coluna d'água. O náuplio apresentou um corpo alongado, uma extremidade posterior marcadamente convexa, com os espinhos frontais voltados para a parte anterior do corpo e pequenos espinhos caudais.

Os dados de dimensão dos dois estágios de desenvolvimento do ovo e do náuplio, estão apresentados na Tabela 3. *Megabalanus vesiculosus* apresentou os maiores tamanhos de ovos tanto no estágio inicial quanto no final, e *M. coccopoma* os menores tamanhos. Os ovos em estágio inicial apresentaram uma média de comprimento de 163 μm para *M. coccopoma*, 194 μm para *M. tintinnabulum* e 202 μm para *M. vesiculosus*. A média de largura dos ovos foi de 101 μm para *M. coccopoma*, 108 μm para *M. tintinnabulum* e 110 μm para *M. vesiculosus*. Os ovos com olho naupliar apresentaram uma média de comprimento de 186 μm para *M. coccopoma*, 225 μm para *M. tintinnabulum* e 232 μm para *M. vesiculosus*. A média de largura para estes ovos foi de 102 μm para *M. coccopoma*, 147 μm para *M. tintinnabulum* e 143 μm para *M. vesiculosus*. A dimensão mensurada da larva náuplio foi o comprimento total, que apresentou uma média de 218 μm para *M. coccopoma*, 245 μm para *M. tintinnabulum* e 251 μm para *M. vesiculosus*.

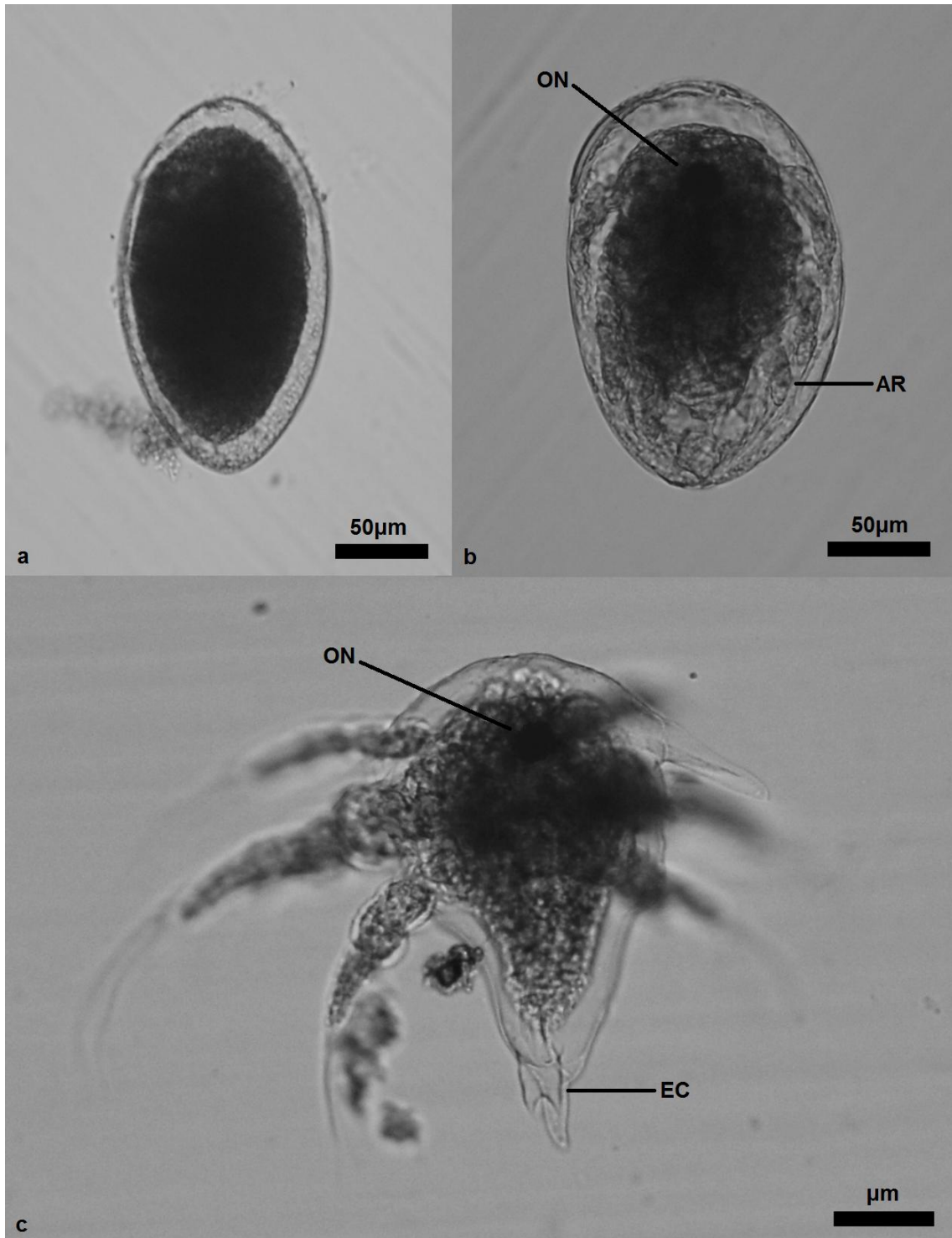


Figura 9 – Estágios de desenvolvimento do embrião de *M. tintinnabulum*: a) Embrião em estágio inicial de desenvolvimento, sem diferenciação celular bem definida. b) Embrião em estágio mais avançado de desenvolvimento, com olho naupliar (ON) e presença de apêndices rudimentares (AR). c) Larva já eclodida (Náuplio I). Presença com olho naupliar (ON) e espinho caudal (EC).

Tabela 3—Valores das dimensões para os dois estágios de desenvolvimento do embrião (inicial e com olho de náuplio) e da larva Náuplio I, para as três espécies de *Megabalanus*. DP = Desvio padrão.

Estágio		<i>M. coccopoma</i>			<i>M. tintinnabulum</i>			<i>M. vesiculosus</i>		
		Mínim ín	Máx	Média (±DP)	Mín	Máx	Média (±DP)	Mín	Máx	Média (±DP)
Inicial	Comp. (µm)	135	197	163 ± 11	162	227	194 ± 13	172	250	202 ± 16
	Largura (µm)	90	125	101 ± 6,5	95	125	108 ± 5,6	92	142	110 ± 8
Com olho	Comp (µm)	175	195	186 ± 8,4	220	237	225 ± 5	200	287	232 ± 18
	Largura (µm)	95	112	102 ± 4,7	132	170	147 ± 15	117	175	143 ± 15
Náuplio	Comp. (µm)	215	220	218 ± 2,6	240	250	245 ± 5,3	250	255	251 ± 2,4

4.1.1 Variação intraespecífica do tamanho do ovo

A variação de tamanho (comprimento e largura) entre os diferentes estágios de desenvolvimento de ovo (inicial e com olho naupliar), dentro de cada espécie, foi comparada através do teste *t* de Student, utilizando as medidas de comprimento e largura de ovo. Todas as comparações realizadas (comprimento e largura) apresentaram diferenças significativas entre os valores obtidos (

Tabela 4), com exceção da largura do ovo para *M. coccopoma*. Assim, o tamanho do ovo varia significativamente de acordo com seu estágio de desenvolvimento nas três espécies de *Megabalanus*.

Tabela 4 – Valores estatísticos do teste *t* de Student obtidos através da comparação entre as medidas de comprimento e largura do ovo, em estágio inicial e em estágio mais avançado de desenvolvimento, para as três espécies estudadas.

Espécie	Variável	Gráus de Liberdade	Valor de <i>t</i>	Valor de <i>p</i>
<i>M. coccopoma</i>	Comprimento	11	-7,97	< 0,05
	Largura	11	-0,48	0,63
<i>M. tintinnabulum</i>	Comprimento	55	-20,88	< 0,05
	Largura	20	-11,67	< 0,05
<i>M. vesiculosus</i>	Comprimento	146	-13,82	< 0,05
	Largura	111	-20,01	< 0,05

4.1.2 Relação entre o tamanho do indivíduo e tamanho do ovo

A relação entre o tamanho do indivíduo (comprimento basal e volume da concha) e o tamanho dos ovos foi verificada através de análises de correlação comparando as médias de tamanho de ovo (tanto largura como comprimento) com os valores de volume e tamanho da base para as três espécies. Devido à variação de tamanho entre os diferentes estágios de desenvolvimento do ovo (Tabela 5), foram utilizadas somente médias de tamanho do ovo em estágio inicial de desenvolvimento. As diferenças observadas na média do tamanho do ovo em relação ao tamanho do indivíduo não foram significativas em nenhuma das comparações. Os valores do coeficiente de correlação de Pearson obtidos utilizando o tamanho da base da concha foram de: 0,19 para *M. coccopoma*; -0,23 para *M. tintinnabulum*; -0,18 para *M. vesiculosus*. Para volume da concha, os valores obtidos foram de: 0,31 para *M. coccopoma*; -0,21 para *M. tintinnabulum*; -0,21 para *M. vesiculosus*. Esta ausência de correlação pode ser observada através das Figuras 10 a 15, onde os dados de comprimento de ovo em estágio inicial e tamanho da concha (tamanho da base e volume) foram apresentados em um gráfico de dispersão com uma reta de regressão linear. Em todos os modelos, o coeficiente de determinação (R^2) foi abaixo de 0,1.

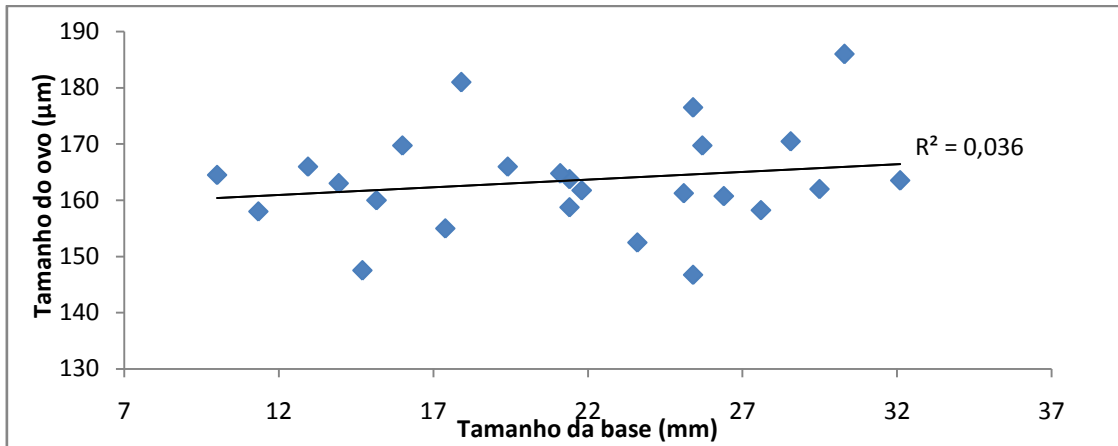


Figura 10– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (µm) e o comprimento da base da concha (mm), para *Megabalanus coccopoma* (n=25).

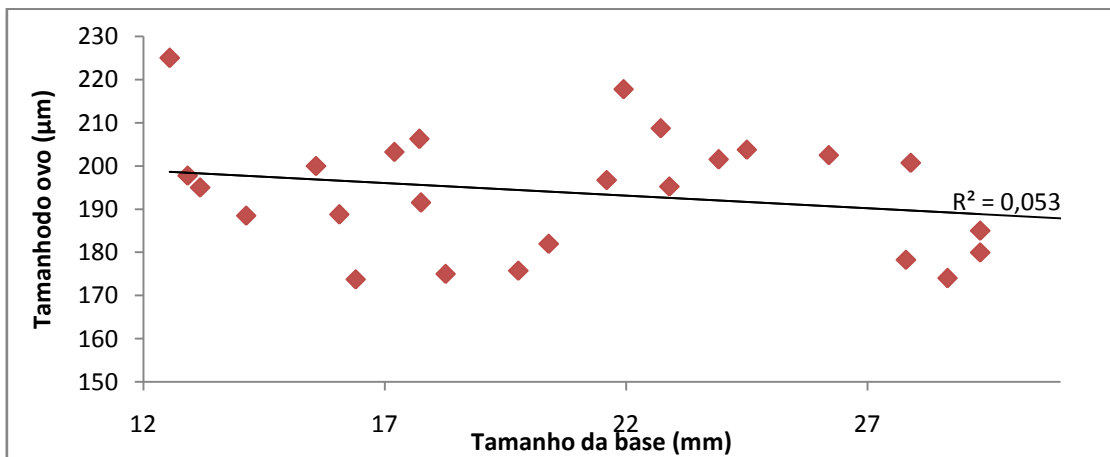


Figura 11– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (µm) e o comprimento da base da concha (mm), para *Megabalanus tintinnabulum* (n=25).

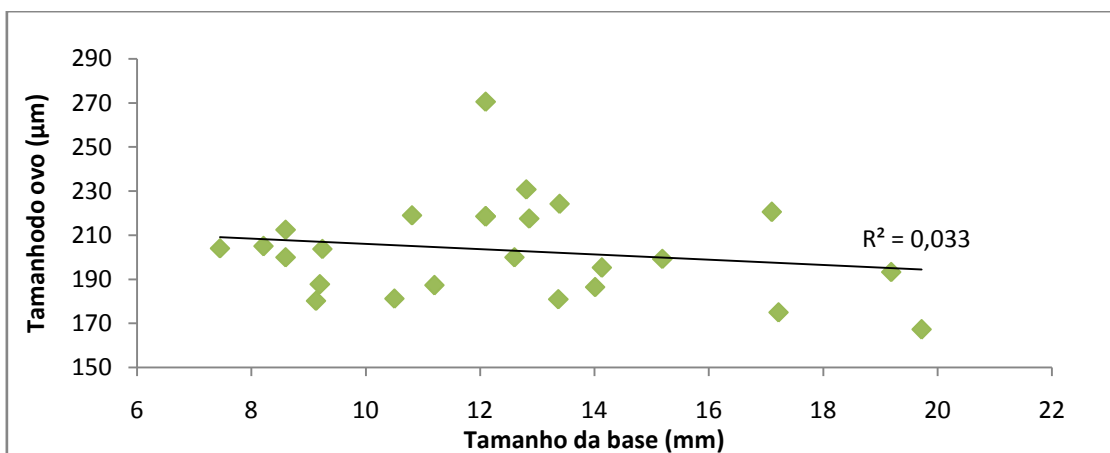


Figura 12– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (µm) e o comprimento da base da concha (mm) de *Megabalanus vesiculosus* (n=25).

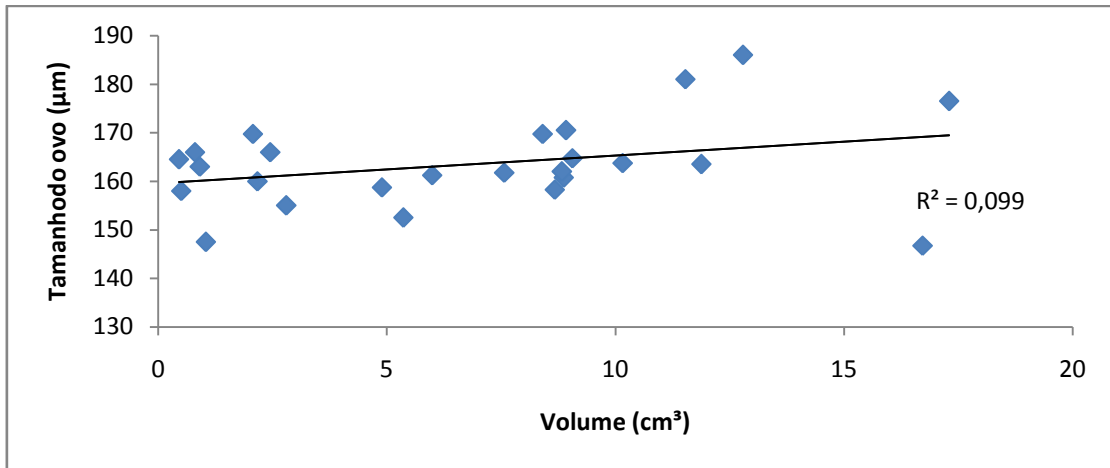


Figura 13–Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (µm) e o volume da concha (cm³), para *Megabalanus coccopoma*(n=25).

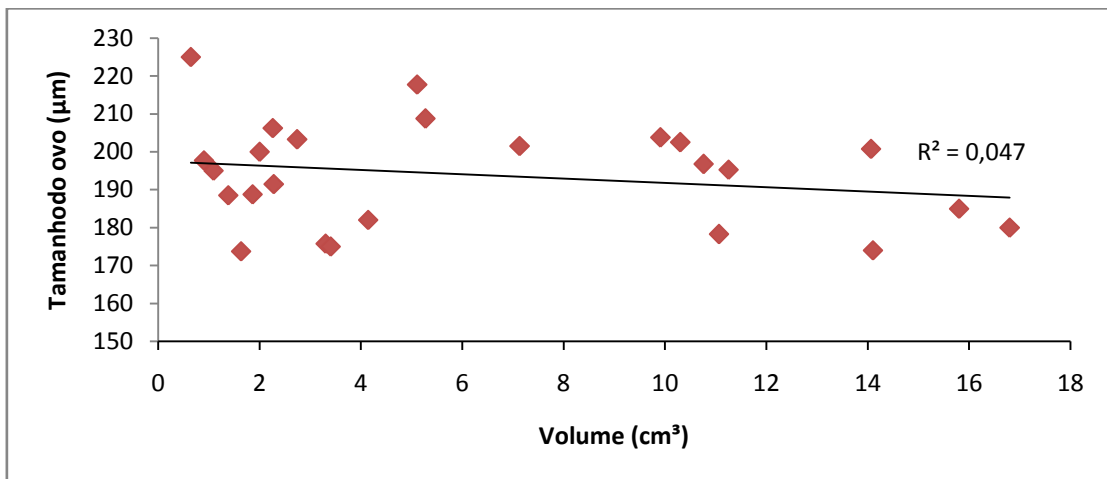


Figura 14– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (µm) e o volume da concha (cm³), para *Megabalanus tintinnabulum*(n=25).

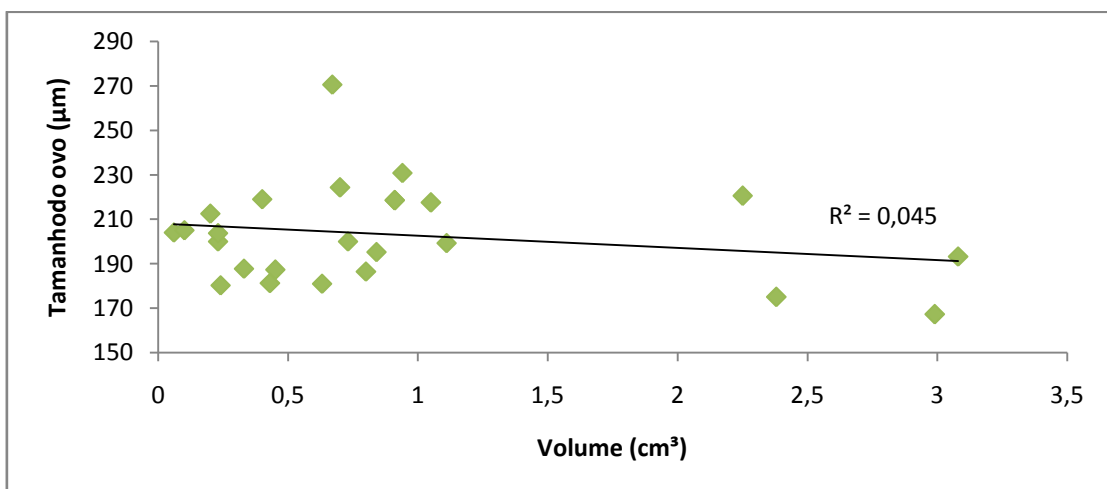


Figura 15– Relação entre o comprimento do ovo, média de 10 medidas por espécime (µm) e o volume da concha (cm³), para *Megabalanus vesiculosus* (n=25).

4.1.3 Variação interespecífica do tamanho do ovo

Foi realizada uma ANOVA monofatorial para comparar os tamanhos de ovo em estágio inicial (comprimento e largura) observado para cada espécie, onde foi encontrada uma diferença significativa tanto em relação ao comprimento (ANOVA; $F = 429,9$; $p < 0,0001$) como em relação à largura do ovo (ANOVA; $F = 75,01$; $p < 0,0001$). Após a realização de um teste *a posteriori* (Teste Tukey), foi observado que as três espécies apresentam diferenças significativas entre si, tanto no comprimento como na largura. Com relação ao tamanho do ovo com olho naupliar, também foi observada uma diferença significativa entre as amostras tanto em relação ao comprimento (ANOVA; $F = 37,08$; $p < 0,0001$) como em relação à largura (ANOVA; $F = 38,28$; $p < 0,0001$). Porém, após a realização do teste Tukey, foi observado que a diferença só é significativa entre *M. coccopoma* e as outras duas espécies. A diferença de tamanho de embrião também foi observada quando comparadas as medidas de tamanho total do náuplio das espécies. A diferença foi estatisticamente significativa (ANOVA; $F = 235$; $p < 0,0001$), e após a realização do teste Tukey, foi observado que as três espécies diferem entre si com relação ao tamanho do náuplio. Esta diferença observada aponta a importância em se identificar corretamente o estágio de desenvolvimento de cada embrião ao realizar um estudo de suas dimensões.

Levando em conta os resultados supracitados, os dados apresentados na Tabela 3 e as figuras 16 17; é possível identificar que *M. coccopoma* possui o menor tamanho de embrião para todos os estágios de desenvolvimento. Na comparação do tamanho dos embriões em estágio inicial, *M. coccopoma* apresentou uma média de tamanho de ovo menor que *M. tintinnabulum*, que por sua vez apresentou uma média de tamanho menor que *M. vesiculosus*. Quando comparada às outras duas espécies em relação ao tamanho do embrião com olho naupliar, *M. coccopoma* continua apresentando a menor média de tamanho. O mesmo padrão é observado quando comparadas as médias de tamanho de náuplio, com *M. coccopoma* possuindo o menor tamanho final de embrião.

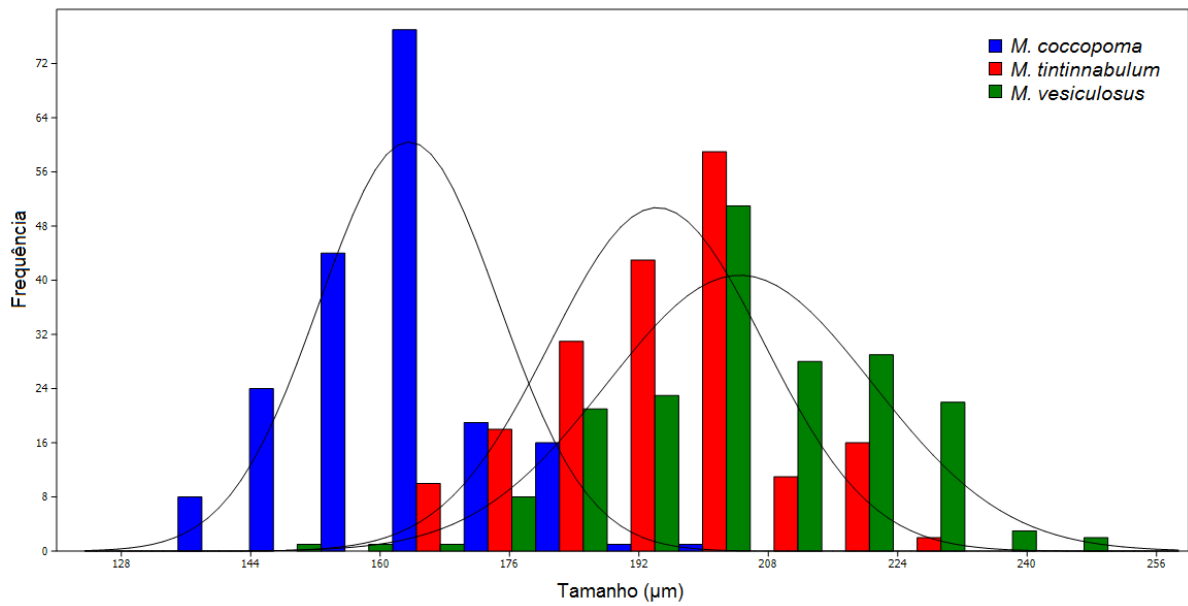


Figura 16– Histograma de frequência das medidas observadas para comprimento de ovo (μm) em *Megabalanus coccopoma* ($n = 25$), *Megabalanus tintinnabulum* ($n = 25$) e *Megabalanus vesiculosus*. ($n = 25$). Ovos em estágio inicial de desenvolvimento.

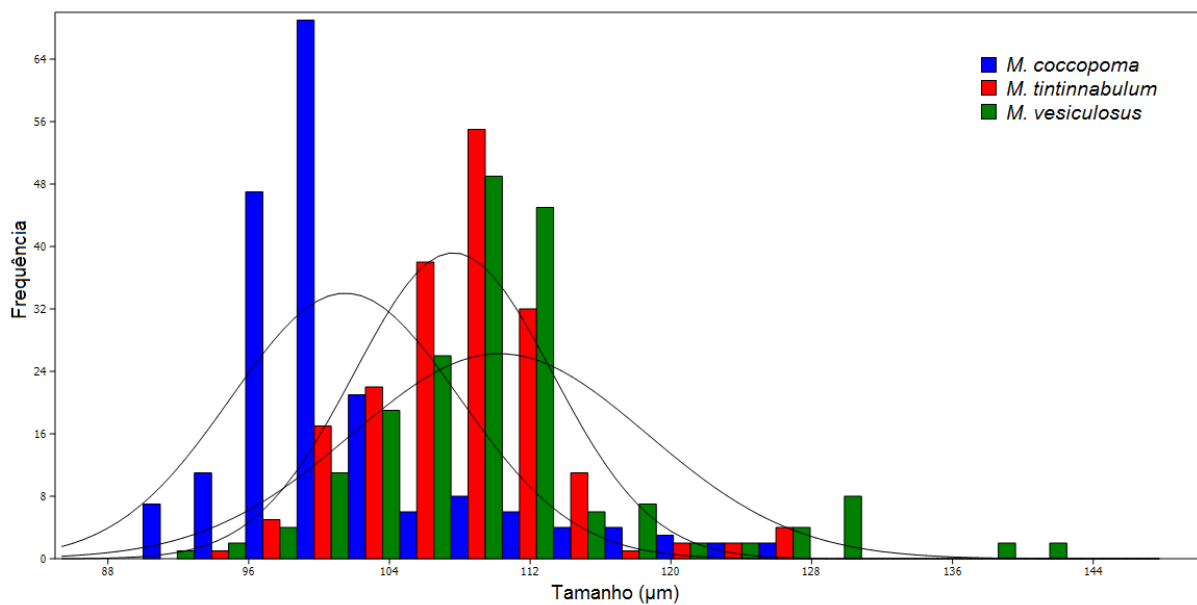


Figura 17– Histograma de frequência das medidas observadas para largura de ovo (μm) em *Megabalanus coccopoma* ($n = 25$), *Megabalanus tintinnabulum* ($n = 25$) e *Megabalanus vesiculosus* ($n = 25$). Ovos em estágio inicial de desenvolvimento.

4.2 Fecundidade

A fecundidade de cada espécie fornece as ferramentas necessárias para comparar suas estratégias reprodutivas. A fecundidade estimada de *M. coccopoma* apresentou um número máximo de 1.038.000 e um número mínimo de 11.700 ovos incubados em espécimes com o comprimento basal e volume variando de 10 a 32 mm e entre 0,45 e 17,3 cm³ respectivamente (Figuras Figura 18 e Figura 19), com uma média de 220.005 ovos. Para *M. tintinnabulum* foi estimado um número máximo de 342.400 e um número mínimo de 14.667 de ovos incubados (Figuras Figura 20 e Figura 21), com uma média de 103.952 ovos. *M. vesiculosus* foi a espécie com menor fecundidade, foi estimado um número máximo de 140.000 e um número mínimo de 780 de ovos incubados (Figuras Figura 22 e Figura 23), com uma média de 30.586 ovos.

Para uma melhor observação da variação do número médio de ovos em diferentes tamanhos, os indivíduos de cada espécie foram separados em diferentes classes de tamanho (tamanho da base). Assim, a Tabela 6 apresenta a média do número de ovos para cada espécie, em diferentes classes. De posse do valor médio do número de ovos estimado para cada espécie e do volume médio calculado para cada uma, foi possível calcular o número de ovos estimados em função do volume para cada espécie, também apresentado na Tabela 6.

Tabela 6- Medidas de tendência central e de dispersão do número de ovos para indivíduos de *M. coccopoma*, *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus* (n = 25), com o número calculado de ovos / mm³. Os indivíduos foram classificados em diferentes classes de tamanho, de acordo com o comprimento basal.

	Classe (mm)	n	Mínimo	Máximo	Média (± d.p.)	Ovos/mm ³
<i>M. coccopoma</i>	10 – 15	5	11.700	97.200	39.838 ± 34.656	54
	15,1 – 20	5	31.483	88.750	65.527 ± 24.687	16
	20,1 – 25	5	182.000	602.667	291.352 ± 177.843	29
	25,1 – 30	8	155.200	400.000	255.152 ± 86.239	24
	30,1 – 35	2	437.333	1.038.000	737.667 ± 424.735	60
<i>M. tintinnabulum</i>	10 – 15	4	16.900	40.000	26.825 ± 9.703	27
	15,1 – 20	8	14.667	130.000	57.883 ± 36.927	24
	20,1 – 25	7	36.100	342.400	146.346 ± 110.993	19
	25,1 – 30	6	80.400	217.000	167.335 ± 64.851	12
<i>M. vesiculosus</i>	8 – 11	9	780	16.450	6.012 ± 5.605	24
	11,1 – 14	9	2.400	34.600	16.104 ± 11.127	21
	14,1 – 17	3	21.000	62.200	43.000 ± 20.742	47
	17,1 - 20	4	35.200	140.000	109.150 ± 49.494	41

A relação entre o número de ovos e o tamanho do indivíduo foi avaliada através de duas medidas de tamanho: o comprimento da base (mm) e o volume da concha (cm³). Através dos dados apresentados nas Tabela 6 e Tabela 7, podemos observar que o número de ovos (fecundidade) apresentou uma correlação positiva com o tamanho da base da concha, e também com o seu volume, para todas as três espécies. Apesar de esta correlação positiva ser comum as três, existe uma variação entre elas. *M. vesiculosus* apresentou uma correlação maior, tanto em relação ao volume como em tamanho de base, quando comparada as outras duas espécies. Para *M. vesiculosus* e *M. tintinnabulum* a correlação com o volume da concha foi maior que a com o tamanho da base, o oposto do observado para *M. coccopoma*.

Tabela 7– Valores do coeficiente de Pearson obtidos através da análise de correlação entre o número de ovos incubados e duas variáveis distintas: tamanho da base e volume.

Espécie	Variável	Coeficiente de Pearson
<i>Megabalanus coccopoma</i>	Base	0,69
	Volume	0,60
<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	Base	0,69
	Volume	0,73
<i>Megabalanus vesiculosus</i>	Base	0,84
	Volume	0,91

A correlação entre fecundidade e tamanho da base ou volume, pode ser observada nas Figura 18 a Figura 23, onde os dados de número de ovos, tamanho da base e volume (para as três espécies), foram apresentados em um gráfico de dispersão. Cada figura apresenta uma curva de regressão com o seu respectivo valor de coeficiente de determinação (R^2), que é uma medida do ajustamento do modelo estatístico. Em todas as relações, o modelo da função de potência foi o que melhor se ajustou aos dados, pois além de apresentar o maior valor de R^2 , apresentou o menor valor de AIC (indicando ser o modelo estatístico que melhor se ajusta aos dados).

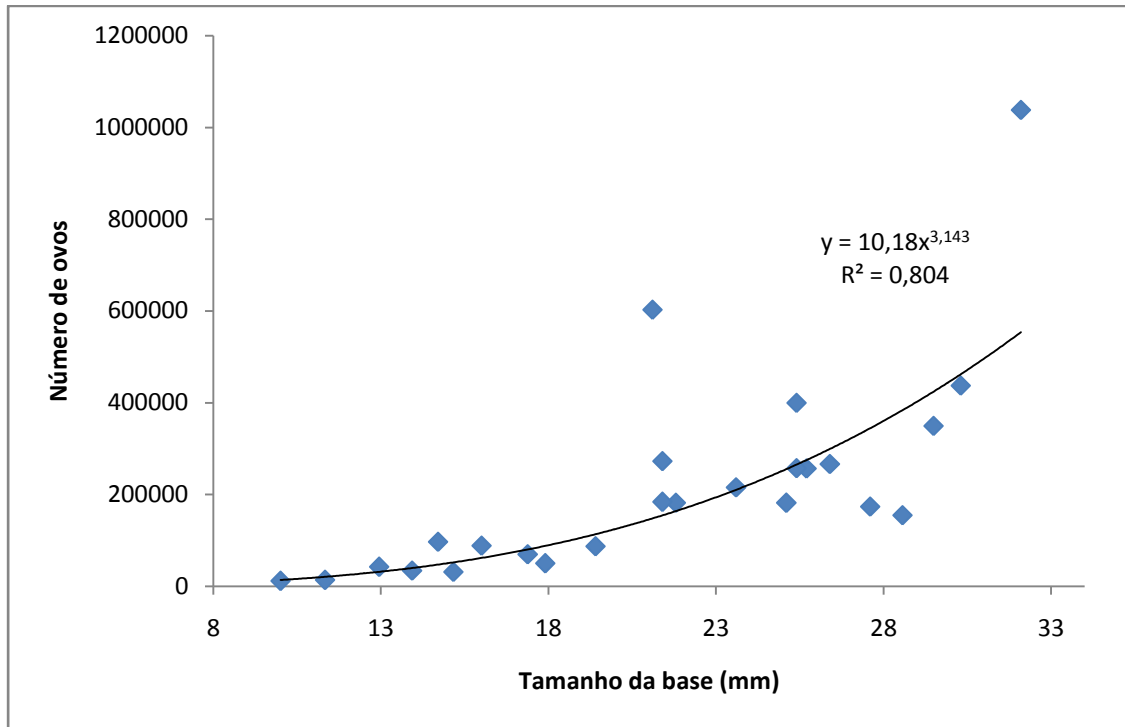


Figura 18– Relação entre a fecundidade, número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de *Megabalanus coccopoma*.

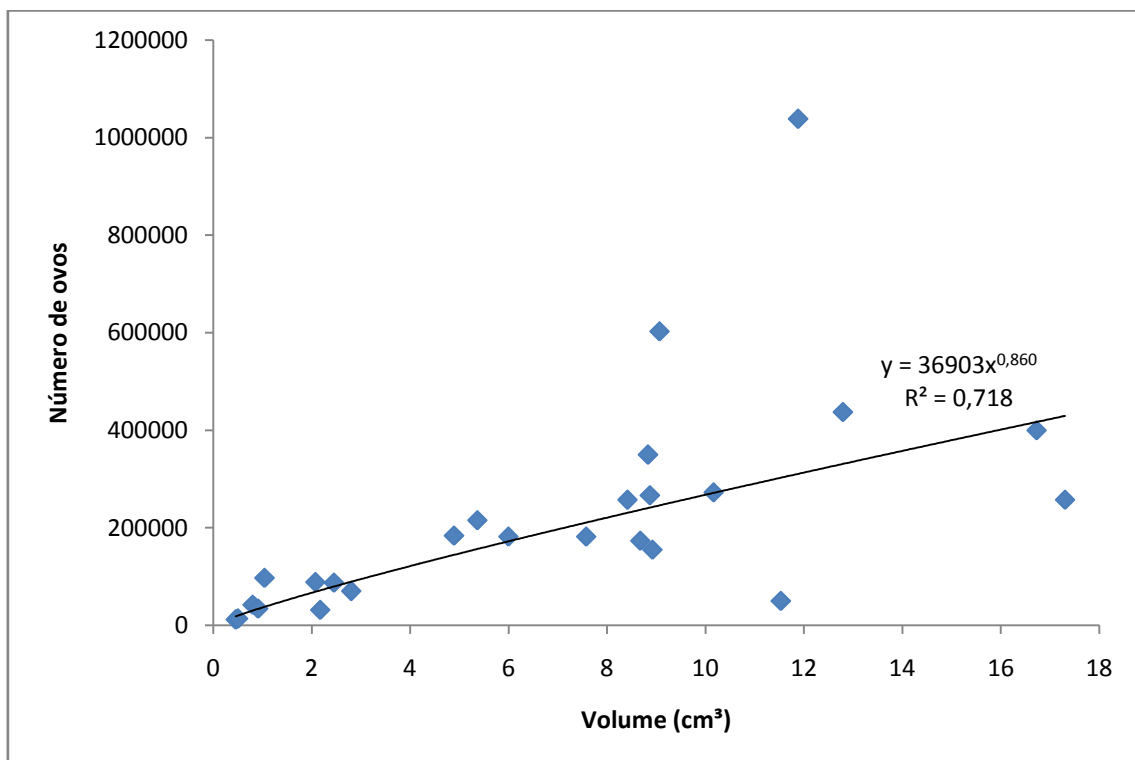


Figura 19– Relação entre o número de ovos e o volume da concha (cm³) para indivíduos de *Megabalanus coccopoma*.

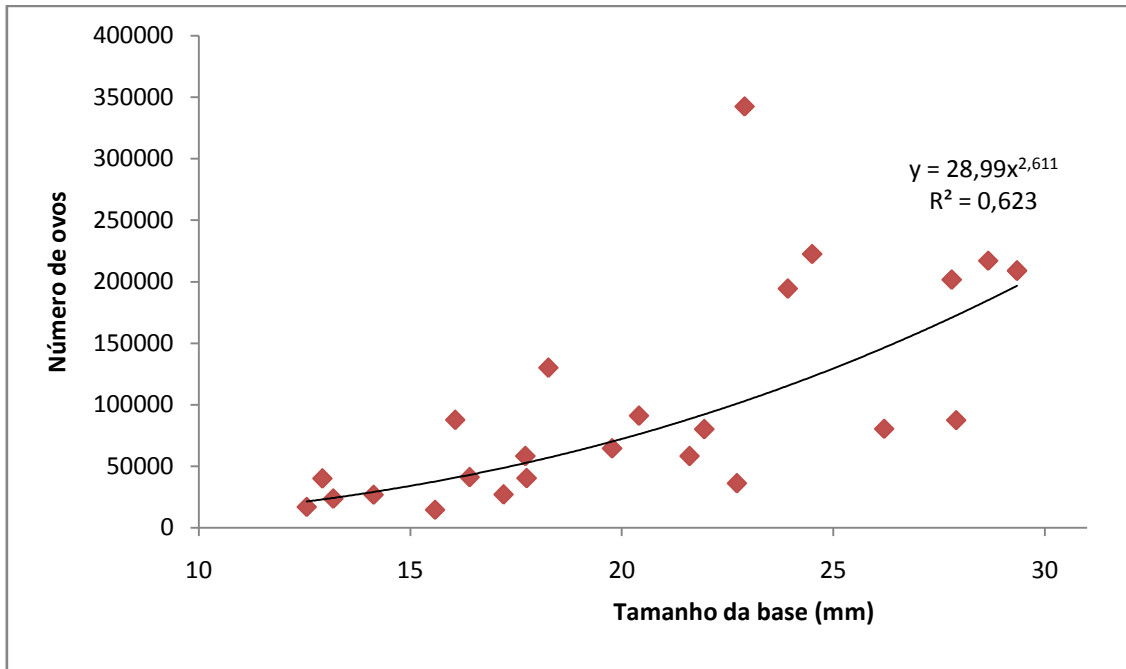


Figura 20– Relação entre o número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de *Megabalanus tintinnabulum*.

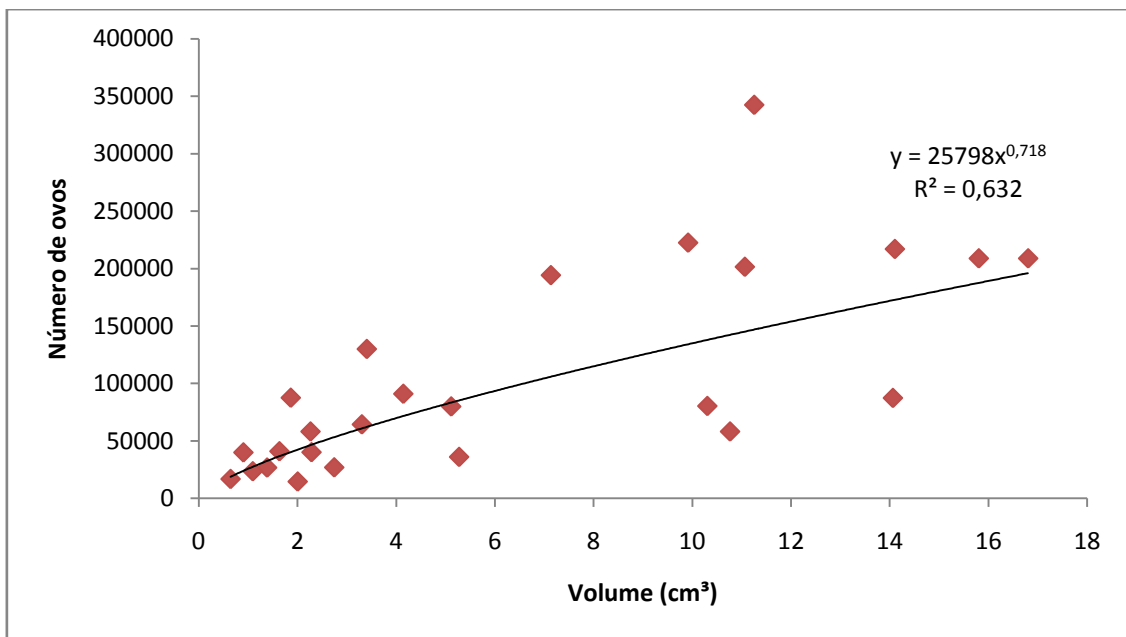


Figura 21– Relação entre o número de ovos e o volume da concha (cm³) para indivíduos de *Megabalanus tintinnabulum*.

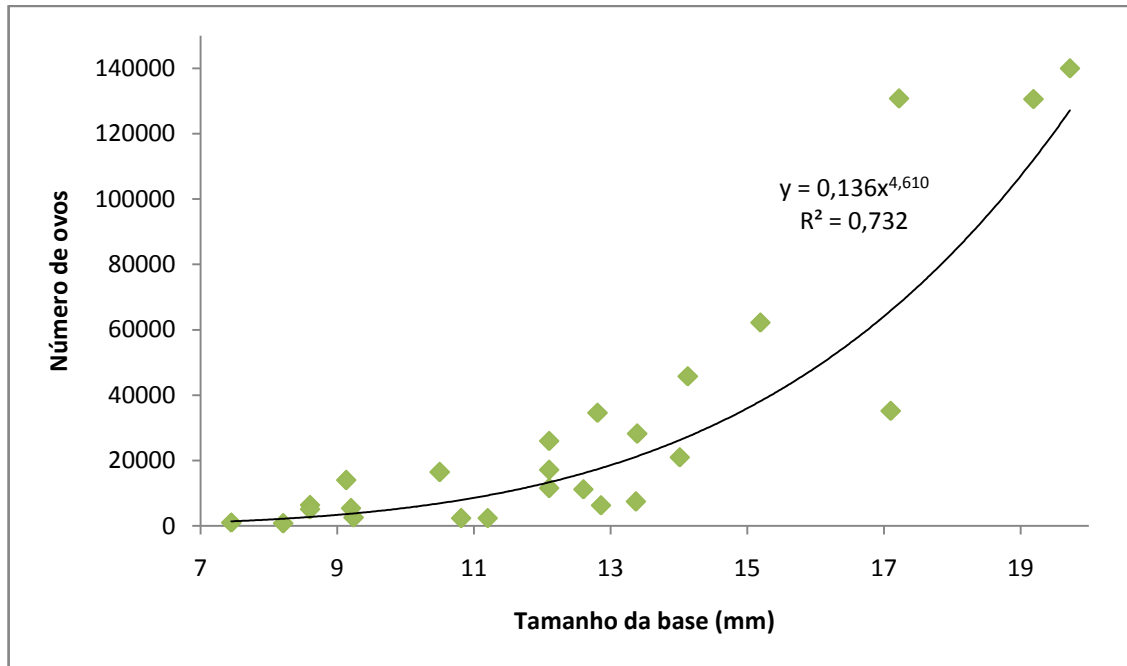


Figura 22– Relação entre o número de ovos e o tamanho da base (mm) para indivíduos de *Megabalanus vesiculosus*.

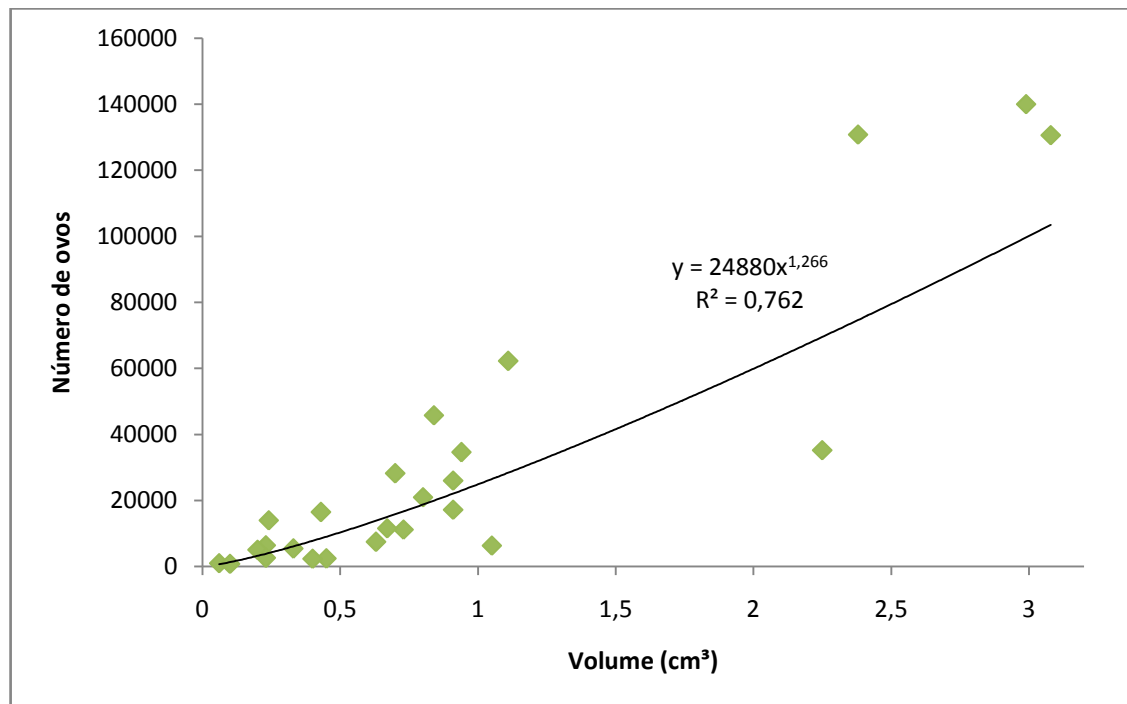


Figura 23– Relação entre o número de ovos e o volume da concha (cm³) para indivíduos de *Megabalanus vesiculosus*.

Apesar da correlação positiva entre o número de ovos e o tamanho do indivíduo ser observada para ambas variáveis (tamanho da base e volume), os valores do Coeficiente de Pearson variam entre si, destacando a necessidade em comparar a correlação entre as duas medidas. Os dados de tamanho da base e do volume calculado (utilizando o tamanho da base como uma das variáveis) foram organizados em gráficos de dispersão, facilitando a visualização da relação entre as duas medidas para as três espécies. A correlação foi positiva para as três espécies, mas com algumas diferenças. As espécies *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus* apresentaram uma correlação mais alta entre as variáveis (p de Pearson no valor de 0,94 para ambas as espécies) do que a observada para *M. coccopoma* (p de Pearson no valor de 0,77), o que pode ser observado nas figuras Figura 24 a Figura 26.

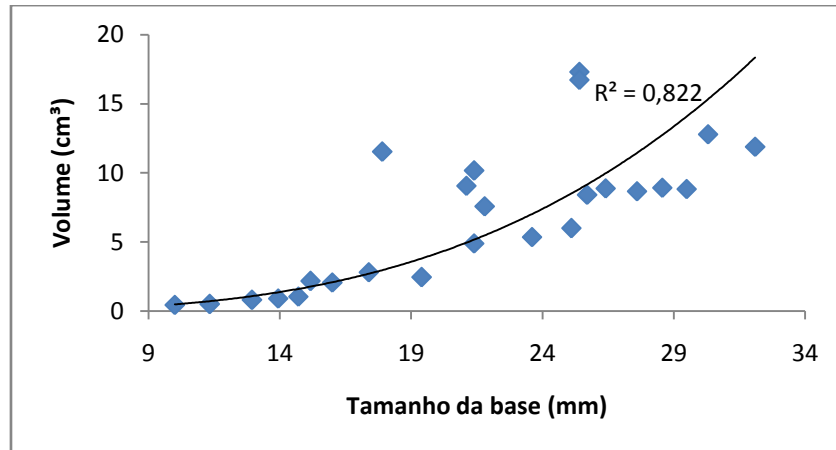


Figura 24– Relação entre tamanho da base (mm) e volume da concha (cm³) para *Megabalanus coccopoma* (n=25).

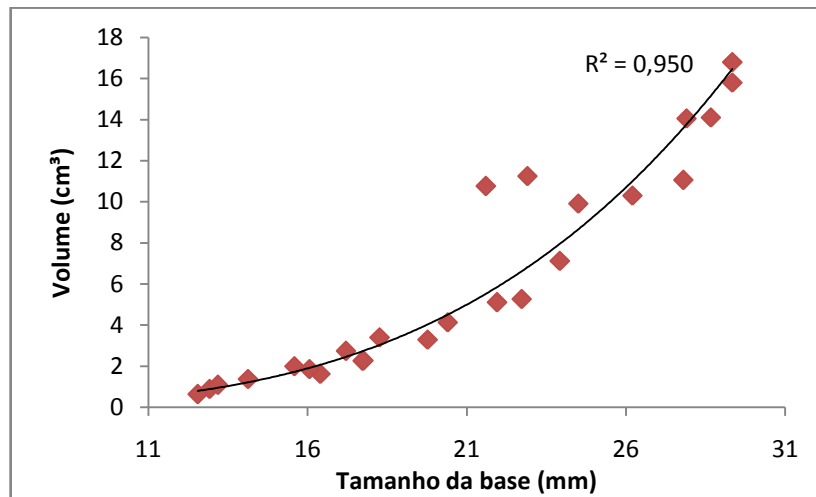


Figura 25– Relação entre tamanho da base (mm) e volume da concha (cm³) para *Megabalanus tintinnabulum* (n=25).

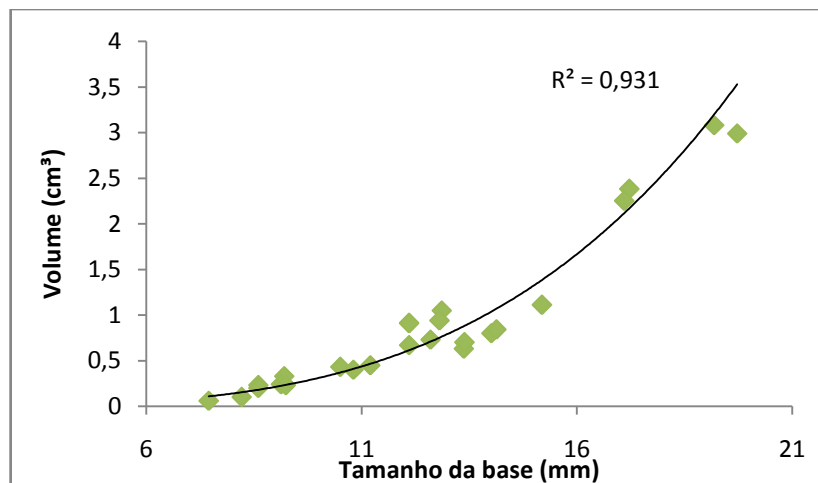


Figura 26– Relação entre tamanho da base (mm) e volume da concha (cm³) para *Megabalanus vesiculosus* (n=25).

4.2.1 Estratégias reprodutivas

Para as três espécies o número de ovos incubados apresentou uma correlação positiva com o tamanho da concha. Assim, a fecundidade é proporcional ao tamanho da concha. E pode ser presumida através do tamanho da base ou do volume da concha (Figuras Figura 27 e Figura 28).

Até os 21 mm de comprimento de base ou até os 3,5 cm³ de volume, as três espécies parecem seguir a mesma tendência de correlação entre número de ovos e tamanho da base (Figuras Figura 29 e Figura 30), com *M. vesiculosus* apresentando uma fecundidade ligeiramente maior que as outras duas espécies. Esta comparação pode ajudar a entender a diferença observada para o número de ovos por cm³ (Tabela 4), pois este é o tamanho máximo encontrado entre os indivíduos de *M. vesiculosus* e, a partir dele, *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* continuam com o aumento expressivo do número de ovos em relação ao tamanho da concha. Comparando estas duas últimas é possível observar um aumento consideravelmente maior no número de ovos de *M. coccopoma* quando comparado com *M. tintinnabulum*.

A diferença de fecundidade observada entre as três espécies pode ser justificada por dois fatores: tamanho da concha e tamanho de ovo. Até o tamanho máximo apresentado por *M. vesiculosus*, as três apresentam aproximadamente a mesma fecundidade. A partir deste tamanho, *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* continuam o seu crescimento. Conseqüentemente, o número de ovos incubados (fecundidade) continua a crescer. Porém, o aumento no número de ovos é consideravelmente maior para *M. coccopoma*. Este fenômeno pode ser esclarecido pelo fato do tamanho do ovo de *M. coccopoma* ser menor que o apresentado por *M. tintinnabulum*. O ovo menor ocupa um espaço menor na cavidade do manto, o que possibilita *M. coccopoma* incubar um número maior de ovos em um mesmo espaço.

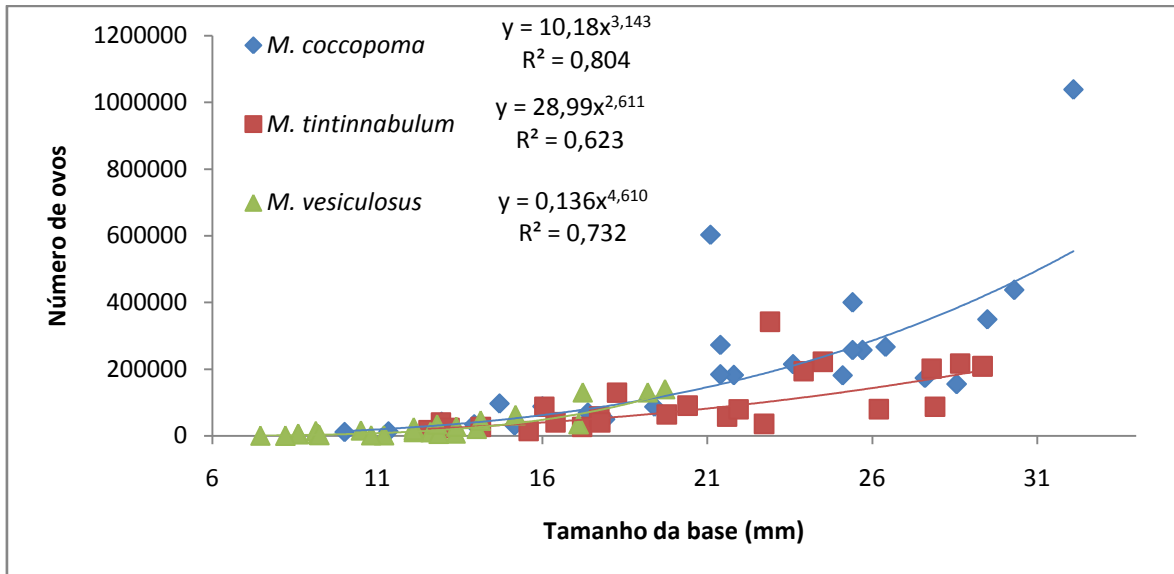


Figura 27– Relação entre número de ovos e tamanho da base (mm) para as três espécies estudadas: *Megabalanus coccopoma* (losango), *Megabalanus tintinnabulum* (quadrados) e *Megabalanus vesiculosus* (triângulo).

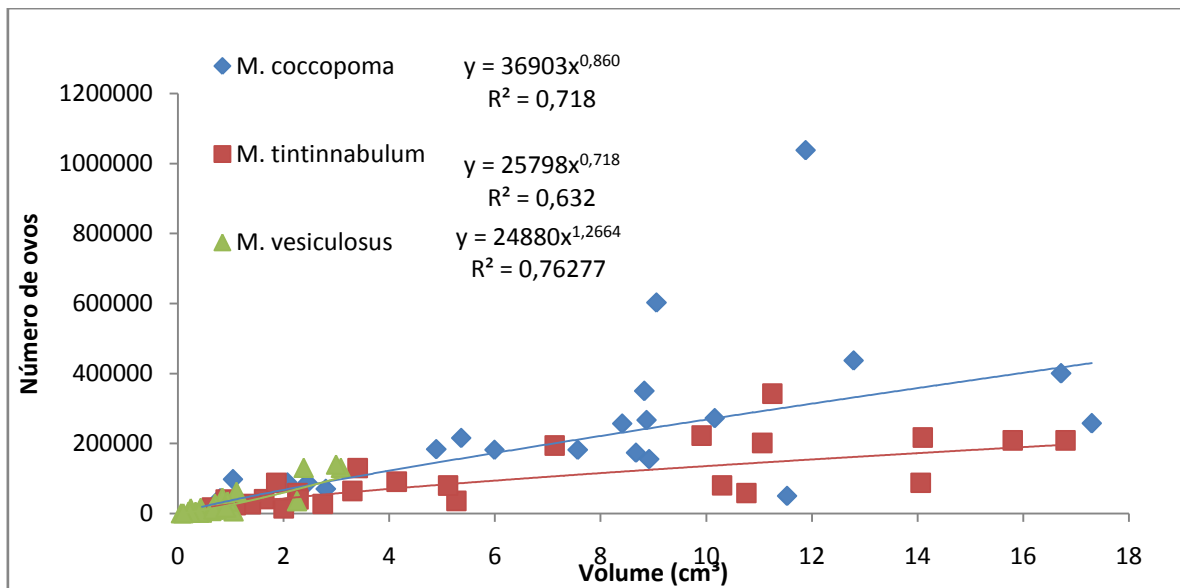


Figura 28– Relação entre número de ovos e volume da concha (cm³) para as três espécies estudadas. *Megabalanus coccopoma* (losango), *Megabalanus tintinnabulum* (quadrados) e *Megabalanus vesiculosus* (triângulo).

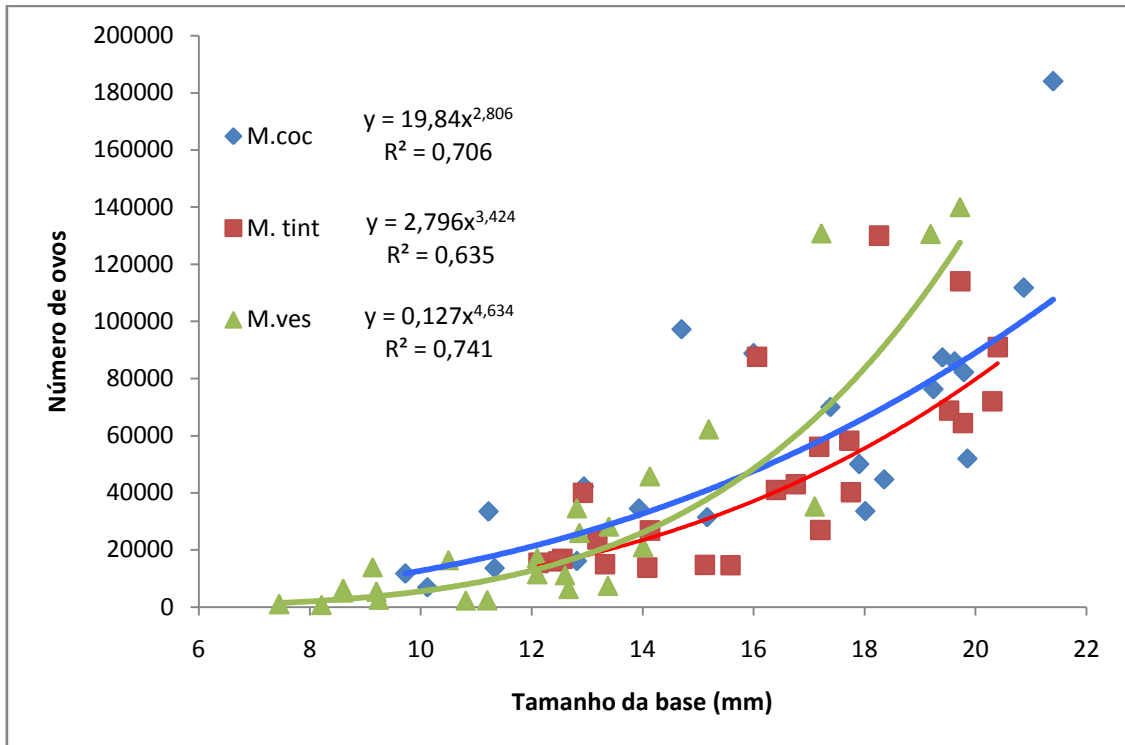


Figura 29– Relação entre número de ovos e tamanho da base (mm) para as três espécies estudadas, para indivíduos com até 21 mm de comprimento basal.

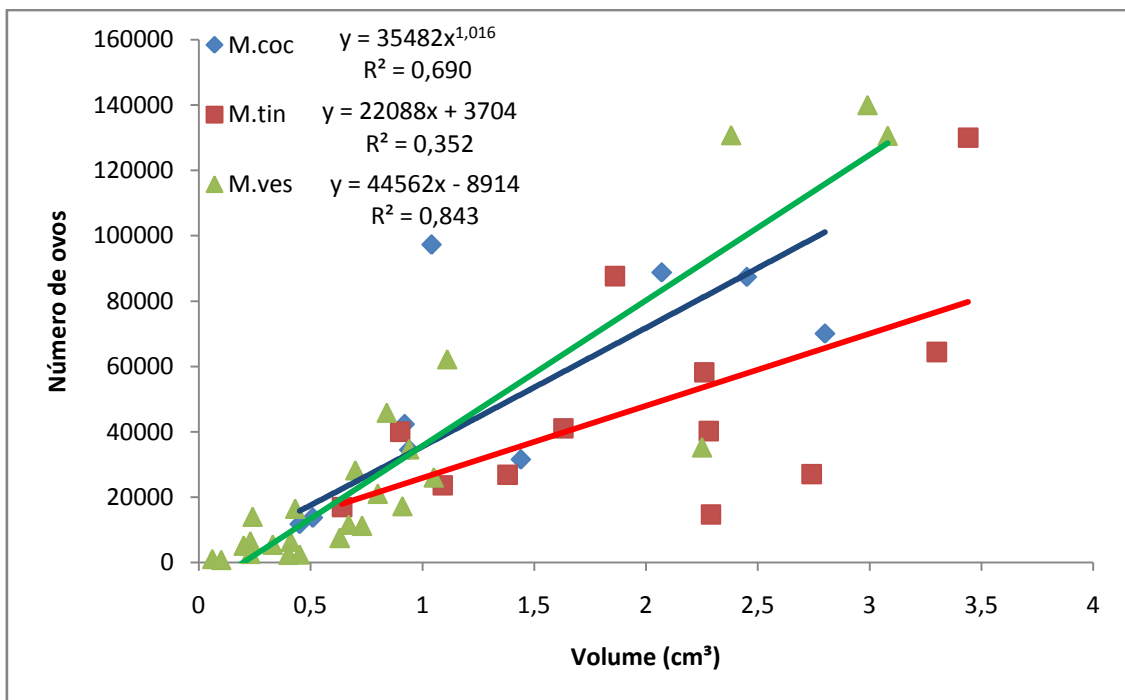


Figura 30– Relação entre número de ovos e volume da concha (cm³) para as três espécies estudadas, para indivíduos com até 3,5 cm³ de concha.

5 Discussão

5.1 Características gerais observadas

Antes de discutirmos os diferentes valores de fecundidade e tamanho de ovos observados para cada uma das espécies estudadas, foco principal do trabalho, é importante ressaltarmos algumas características reprodutivas relevantes observadas durante a realização do estudo. Uma delas diz respeito a uma característica ausente nos objetivos buscados durante a realização do projeto: a sazonalidade do período reprodutivo para as espécies estudadas. Esta informação já foi descrita para as espécies *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* por estudos realizados durante os anos de 2013 e 2014 na região de Angra dos Reis, RJ (mesma região onde foram realizadas algumas das coletas utilizadas no presente trabalho). Foi observado que apesar de uma relevante sazonalidade nos picos reprodutivos, as duas espécies demonstraram ser capazes de se reproduzir ao longo de todo o ano (D’Almeida, 2015). Porém, o período reprodutivo para *M. vesiculosus* ainda não foi devidamente descrito. As coletas dispersas e não sequenciais utilizadas para este trabalho impossibilitaram o estudo do período reprodutivo das espécies utilizadas. Entretanto, os indivíduos da espécie *M. vesiculosus* foram coletados em diferentes meses do ano: janeiro, fevereiro, abril, maio, julho, setembro, dezembro. A presença de indivíduos com ovos em diferentes meses e em diferentes épocas do ano indica que esta espécie é capaz de se reproduzir mais de uma vez ao longo de todo o ano (assim como suas congêneres aqui estudadas). Esta capacidade de se reproduzir continuamente ao longo do ano aliada ao fato da presença de todos os diferentes estágios de desenvolvimento de embrião e da larva náuplio ocorrendo ao mesmo tempo em indivíduos das três espécies (indicando que ambas realizam mais de um evento reprodutivo simultaneamente), indicam o grande esforço reprodutivo realizado pelas espécies. Estas características estão de acordo com a classificação de categorias reprodutivas de cirripédios proposta por Barnes (1963), que considera as espécies tropicais e subtropicais como capazes de se reproduzir o ano todo.

Outro fato significativo foi a possibilidade de perceber claramente a diferença na presença de indivíduos para cada espécie. Em todas as incursões ao campo, os pontos de coleta foram previamente selecionados através da simples observação do costão rochoso. Ao avistar a presença de indivíduos do gênero *Megabalanus* incrustados na zona entremarés, a coleta era iniciada. Durante estas simples observações, já foi possível perceber a alta abundância de indivíduos das espécies *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*. Entretanto, não foram observados indivíduos de *M. vesiculosus*. Esta dificuldade em se observar indivíduos de *M. vesiculosus* inicialmente foi atribuída ao tamanho médio dos indivíduos, que é menor

em relação às outras duas espécies do gênero, o que dificultaria sua distinção em meio aos organismos presentes nos blocos coletados. Porém, durante a triagem dos blocos de organismos coletados, constatou-se a baixa presença de indivíduos nas amostras, o que dificultou a obtenção dos 30 indivíduos da espécie com ovos incubados, sendo necessária a análise de um número maior de coletas.

A dificuldade em encontrar indivíduos de *M. vesiculosus* passou a ter mais evidência após Young (1994) relatar a presença de poucos indivíduos em poucas localidades. Neste mesmo estudo (como já citado) é destacado que a espécie foi redescoberta por McLaughlin & Lacombe (1979) no Rio de Janeiro, que até então só tinha sido documentada por Darwin (1854) em sua descrição original, apontando um dos motivos para a escassez de informações sobre a distribuição da espécie. Uma das hipóteses para esta grande lacuna nas observações de *M. vesiculosus* é de que a espécie está presente nos costões rochosos ao longo da costa brasileira, porém pode ter passado despercebida por estudos anteriores, principalmente pelo fato de ser morfológicamente similar à espécie *M. tintinnabulum* (os indivíduos de *M. vesiculosus* podem ser facilmente confundidos com indivíduos jovens de *M. tintinnabulum*). A carência de informações sobre a espécie começou a ser minimizada através de Scapolatempore (2012), que realizou um estudo da distribuição e cobertura de algumas espécies de cirripédios presentes no litoral brasileiro (entre elas as três espécies de *Megabalanus* aqui estudadas). Neste trabalho é relatado que, apesar da baixíssima abundância de *M. vesiculosus* em suas coletas (cobertura total de 0,4 %), esta apresentou uma alta frequência em suas amostras (90%), com a constante presença de apenas um indivíduo em cada amostra. Este padrão de distribuição justifica a dificuldade observada no presente estudo na coleta de exemplares de *M. vesiculosus*. Devido à sua baixa abundância, foi necessário um número maior de coletas analisadas.

5.2 Tamanho, fecundidade e adaptabilidade

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. A relevância dos fatores físicos é evidenciada pela influência das dimensões físicas dos indivíduos e de suas estruturas 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 específicos. Como mencionado, todas estas características são unidas por diversos *trade-offs*, caracterizado quando uma mudança benéfica em uma característica acarreta em uma mudança desfavorável em outra (interação restritiva). Aqui serão discutidas as influências do tamanho da concha e do tamanho do ovo na fecundidade de cada espécie estudada, e os possíveis *trade-offs* resultantes destas interações.

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).

O tamanho médio dos indivíduos coletados divergiu entre as espécies, com *M. vesiculosus* apresentando o menor tamanho médio tanto em relação às medidas da concha quanto ao volume. *Megabalanus tintinnabulum* apresentou os maiores tamanhos máximos nas dimensões mensuradas da base e da abertura, já *M. coccopoma* apresentou os maiores valores de altura da concha. Com relação aos valores médios das dimensões da concha *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* apresentam valores bem próximos, com exceção do valor médio de altura da concha. A superioridade do tamanho médio observado para *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* em relação à *M. vesiculosus*, também foi observada por Scapolatempore (2012). Este estudo, realizado com um número grande de indivíduos (destas mesmas espécies) coletados em diversos pontos da costa brasileira, encontrou médias de tamanho próximas às encontradas no presente trabalho. Dimensões semelhantes às aqui demonstradas também foram encontradas por Abreu (2009) para a espécie *M. vesiculosus*. Sendo assim, os tamanhos médios observados estão de acordo com os previamente descritos na literatura para a região.

Segundo Barnes & Barnes (1968) a fecundidade dos crustáceos está diretamente ligada ao tamanho parental. Assim como diversos outros estudos (com várias espécies) e como esperado, este padrão também foi observado para as espécies aqui estudadas. Sendo o tamanho da base uma dimensão central na determinação do tamanho do indivíduo, podemos utilizar esta para estimar a fecundidade do indivíduo. Porém, a utilização de apenas uma

dimensão pode subestimar o tamanho real da concha, pois desconsidera outras dimensões igualmente importantes para a determinação do tamanho do indivíduo (altura, comprimento da abertura, largura da abertura, etc.). Como já observado por Spivey (1988), as diferentes dimensões de concha apresentadas por cada espécime são responsáveis pela variação na geometria da concha que, conseqüentemente, está relacionada ao volume da concha. Pensando em inserir a variação da geometria da concha na determinação do tamanho do indivíduo, o presente estudo utilizou as dimensões mensuradas de: altura, comprimento/largura da base e comprimento/largura da abertura; para determinar o volume da concha. O volume sintetiza as diferentes dimensões mensuradas em uma única variável, permitindo uma melhor comparação entre os indivíduos (inter e intraespecificamente). Entretanto, a correlação entre volume e fecundidade só foi maior para *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus*. Para *M. coccopoma* a correlação fecundidade e tamanho da base foi maior. Uma possível hipótese para este padrão é de que o volume calculado para *M. coccopoma* foi subestimado. Para o cálculo do volume foi utilizada a fórmula do tronco do cone, onde as dimensões mensuradas participaram da reconstrução de um modelo tridimensional da concha. Porém, este modelo reduz toda a complexidade geométrica real da concha em um modelo com um formato piramidal e regular. Para *M. tintinnabulum* e *M. vesiculosus*, que possuem um formato de concha mais “regular”, este método pode ser eficiente para o cálculo do volume. Entretanto, o formato da concha de *M. coccopoma* é mais “globoso”, dificultando o cálculo de uma estimativa mais adequada de volume. Sendo assim, apesar do volume da concha demonstrar ser uma dimensão viável para a comparação em estudos de fecundidade, é necessário aprimorar a forma de se obter esta medida. Afinal as variáveis mensuradas no presente estudo, não são suficientes para identificar variações mais complexas no formato da concha, dificultando uma análise mais minuciosa da influência deste fator no volume final da concha. Assim, a utilização de métodos mais precisos na obtenção do volume da concha é um fator importante a se considerar na realização estudos futuros que busquem correlacionar o volume da concha com alguma característica de história de vida. O volume da concha pode ser medido com maior acurácia através da utilização de um número maior de eixos de medida na concha, utilizando estas para estimar o volume através de um cálculo geométrico, ou até mesmo através do Princípio de Arquimedes, onde o volume será calculado através da variação de volume ao colocarmos um sólido irregular (a concha) em uma proveta com uma determinada quantidade de líquido.

A fecundidade é uma característica levantada por diversos estudos envolvendo os Thoracica, principalmente comparando-a em relação ao tamanho do indivíduo. Entretanto a

metodologia utilizada para estimá-la difere entre os trabalhos, o que dificulta a comparação entre as espécies. Muitos trabalhos utilizam o tamanho basal para comparar a relação entre a fecundidade e o tamanho do indivíduo. Este é o caso do estudo realizado por Huley (1973) que encontrou o valor máximo de 74.000 ovos em um indivíduo de *Paraconcaucus pacificus* (Pilsbry, 1916). Linhares (2009) também utilizou o tamanho da base em seu estudo com espécies congêneres de cirripédios e encontrou o valor máximo de 1.370 ovos para *Chthamalus bisinuatus* (Pilsbry, 1916) e 1.200 ovos para *Chthamalus proteus* (Dando & Southward, 1980), ambos em indivíduos com 10 mm de comprimento basal. Em uma espécie deste mesmo gênero, Barnes & Barnes (1968) encontraram o número máximo de 2.100 ovos para *Chthamalus stellatus* (Poli, 1791), mas utilizou o peso seco do corpo do animal para relacionar a fecundidade ao tamanho do indivíduo (neste caso 0,5 mg). Neste trabalho, realizado com cirripédios de diversos pontos costeiros da Europa, foi descrito o número máximo de ovos encontrados para algumas espécies da subordem Balanomorpha. Foi observado o número máximo de 8.000 ovos para *Semibalanus balanóides* (Linnaeus, 1767) com 1,5 mg de peso, 1.800 ovos para *Astrominius modestus* (Darwin, 1854) com 1,0 mg de peso, 1.298 ovos para *Euraphia depressus* (Poli, 1791) com 0,5 mg de peso, 7.250 ovos para *Perforatus perforatus* (Bruguière, 1789) com 3 mg de peso e 4.800 ovos para *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854) com 3 mg de peso. Alguns trabalhos utilizam o tamanho de uma das placas operculares (escudo ou tergo) para relacionar fecundidade e tamanho. Rigo (2011) utilizou o tamanho do escudo e encontrou o valor máximo de 56.000 ovos para *Amphibalanus reticulatus* (Utinomi, 1967) e 50.000 ovos para *Fistulobalanus citerosum* (Henry, 1973), ambos com 12,5 mm de comprimento do escudo.

É constatado que as características de fecundidade, 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). Tais constatações levantam mais uma barreira em relação a uma comparação confiável entre a fecundidade das espécies supracitadas e a das aqui estudadas. Porém, apesar da dificuldade de comparação, a informação do número máximo de ovos encontrados nas diferentes espécies supracitadas nos ajuda a entender a diversidade da fecundidade nas cracas thorácicas e abre espaço para a discussão da capacidade de cada uma em relação à produção de ovos. Na busca por informações de fecundidade para diferentes espécies, o maior valor encontrado na literatura foi em Dionísio *et al.* (2007), onde foi observado um número máximo de 250.000 ovos em

um indivíduo de *Megabalanus azoricus* (Pilsbry, 1916) com 22 mm de comprimento do tergo. Para fins comparativos, foi estimado um tamanho de 44 mm de comprimento basal para este indivíduo que, como veremos mais a frente, é bem próximo ao observado para *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*. De todos os valores observados na literatura, este é o que mais se aproxima aos valores máximos de ovos aqui demonstrados: 1.038.000 ovos para *M. coccopoma*, 342.000 ovos para *M. tintinnabulum* e 140.000 para *M. vesiculosus*. De posse dos valores de fecundidade descritos previamente na literatura e levando em conta os valores observados para *M. coccopoma*, *M. tintinnabulum*, *M. vesiculosus* e *M. azoricus*, pode-se sugerir que o grande número de ovos incubados pode ser uma característica de espécies do gênero. Como já mencionado, a fecundidade está relacionada ao tamanho do corpo do animal. Assim, a capacidade em se produzir ovos é evidentemente limitada pelo tamanho da concha. Sendo o grande tamanho um dos diferenciais do gênero *Megabalanus*, as espécies do gênero podem possuir uma “vantagem estrutural” em relação a outras espécies que não atingem grandes tamanhos, como as espécies citadas anteriormente.

A grande fecundidade pode ser evidente nas espécies do gênero *Megabalanus*, entretanto, uma observação mais cuidadosa dos dados demonstra uma variação igualmente evidente entre as espécies do gênero. Foi observado nesse trabalho que a fecundidade de *M. coccopoma* foi maior que a de *M. tintinnabulum*, que por sua vez tem uma fecundidade maior que *M. vesiculosus*. O número máximo de ovos observados para *M. coccopoma* (1.038.000) é quase três vezes maior ao máximo observado para *M. tintinnabulum* (342.000), que é bem maior ao máximo observado para *M. vesiculosus* (140.000). A menor fecundidade observada para *M. vesiculosus* em relação às suas congêneres também pode ser justificada pelo tamanho dos indivíduos da espécie que, em geral, não atingem tamanhos maiores que as outras duas. O maior tamanho registrado para *M. vesiculosus* é de 20,21 mm de comprimento de base (Abreu, 2009), enquanto *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* podem apresentar até 33 mm e 38 mm de base, respectivamente. Porém, o argumento do tamanho da concha não se sustenta frente à diferença de fecundidade observada entre estas duas últimas, afinal, *M. tintinnabulum* pode atingir tamanhos maiores de concha. É verdade que características ambientais específicas podem influenciar diretamente a fecundidade dos cirripédios, porém as espécies aqui utilizadas são simpátricas e, apesar de variações sutis na faixa de ocorrência, estão sujeitas a condições ambientais bem próximas (ao menos na área utilizada para coleta) (Scapolatempore, 2012). Isto nos leva à outra característica que, segundo Barnes & Barnes (1968), é importante tanto ecologicamente como do ponto de vista metabólico: o tamanho dos ovos.

5.3 Tamanho dos ovos

O tamanho do ovo é uma característica fundamental do ciclo de vida de um organismo, pois limita o número de descendentes reproduzidos. Esta limitação evidencia um dos principais *trade-offs* em sua história de vida: tamanho e número de ovos (Levitan, 2006). Assim como a fecundidade, o tamanho do ovo também pode ser influenciado por características ambientais específicas, temperatura, por exemplo (Crisp, 1959b; Patel & Crisp, 1960). A simpatria observada para as espécies aqui estudadas minimiza a influência destes fatores ambientais e facilita a comparação entre elas. Para realizar esta comparação de forma mais confiável precisamos conhecer a variação intraespecífica do tamanho do ovo. Não foi encontrada nenhuma relação entre o tamanho do indivíduo e o tamanho do ovo, padrão já observado por Barnes & Barnes (1965) para diversas espécies de cracas do grupo Thoracica. A variação do tamanho só foi significativa entre os diferentes estágios de desenvolvimento. O que já era esperado, pois segundo Anderson (1984) os embriões gerados na fecundação possuem uma reserva de vitelo, que é utilizado durante o desenvolvimento embrionário modificando o seu tamanho. Esta diferença de tamanho de acordo com o estágio de desenvolvimento já foi destacada por Barnes & Barnes (1965), e evidencia a importância em se identificar corretamente os estágios de desenvolvimento ao realizar qualquer estudo envolvendo suas dimensões, a fim de evitar interpretações equivocadas. As espécies aqui estudadas apresentaram diferentes médias de tamanho dos ovos. *M. coccopoma* apresentou uma média de tamanho final do embrião menor que *M. tintinnabulum*, que por sua vez apresentou uma média menor que *M. vesiculosus*. Apesar das diferenças, os ovos (para as três espécies e em estágio inicial) variaram entre 163 μm e 202 μm de comprimento. Este tamanho de ovo está de acordo com as observações levantadas por Anderson (1984), que encontrou tamanhos menores de ovo para espécies de ambientes tropicais, enquanto que a maioria das espécies de águas frias e/ou profundas (principalmente cracas pedunculadas) possuem ovos de 400 a 500 μm , sendo possível achar espécies com ovos de até 1,5 mm.

5.4 Estratégias reprodutivas

Seguindo o pensamento de Stearns (1976), a tática de história de vida é um conjunto de características coadaptativas, moldadas pela seleção natural frente a problemas ecológicos.

É a tática de história de vida quem determina o sucesso reprodutivo e, conseqüentemente, o sucesso no estabelecimento destas espécies no ambiente estudado. Segundo Malusa (1986), o “stress” presente na zona entremarés reflete nas diferentes estratégias de história de vida apresentadas pelos cirripédios que ali ocorrem. É claro que algumas características básicas como base calcária, comportamento gregário e resistência à dessecação são comuns entre as três espécies, assim como a alta fecundidade (características chave para a manutenção destas espécies na zona entremarés). Mas, apesar de pertencerem ao mesmo gênero e co-ocorrerem na mesma faixa da entremarés, as espécies estudadas apresentaram diferenças com relação ao tamanho da concha, fecundidade e tamanho dos ovos, indicando que possuem táticas de história de vida diferentes. Assumindo que as características ambientais são, grosseiramente, as mesmas, as diferentes táticas observadas são diferentes “respostas” para um mesmo “problema”. Assim, estas diferentes estratégias podem ser o motivo dos diferentes padrões de frequência e abundância observados por Scapolatempore (2012) para cada uma das espécies, no litoral brasileiro. Neste trabalho, foi observada uma cobertura total de 25,1% para *M. coccopoma*, 20,2% para *M. tintinnabulum* e 0,4% para *M. vesiculosus*. Apesar da baixa cobertura total em relação as suas congêneres, *M. vesiculosus* apresentou uma alta frequência relativa nas amostras, estando presente em nove das dez estações de coleta, mesma frequência observada para *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*.

Devido a *M. vesiculosus* ser a única entre as três espécies considerada nativa em nosso litoral, podemos apenas especular como seria o seu padrão de distribuição na ausência de suas congêneres, possivelmente invasoras (*M. tintinnabulum* é considerada criptogênica). Mas, supondo *M. vesiculosus* como a única espécie de *Megabalanus* no litoral sudeste, as características de sua concha aliadas a grande fecundidade (maior que de outros cirripédios da entremarés) e capacidade de se reproduzir mais de uma vez ao ano seriam capazes de garantir adaptabilidade suficiente para a manutenção da espécie em coberturas maiores às observadas atualmente. No cenário atual, a presença de *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum* pode ter regredido a abundância de *M. vesiculosus* em nosso litoral. Uma característica observada que justifica esta hipótese é a maior fecundidade apresentada pelas duas primeiras. O maior número de ovos pode garantir uma adaptabilidade maior em relação à espécie nativa. Esta fecundidade superior é possível graças ao tamanho superior da concha, pois permite a incubação de um número maior de ovos, o que na prática significa um maior número de larvas liberadas na coluna d’água, aumentando as chances de um estabelecimento bem sucedido no substrato. A maior cobertura observada para *M. coccopoma* em relação à *M. tintinnabulum*

pode ser explicada por seu tamanho de ovo, que também é menor em relação à *M. vesiculosus*.

Assim, a grande fecundidade expressa pelas espécies de *Megabalanus* aqui estudadas pode ser determinante na presença destas nos costões rochosos do litoral Sudeste do Brasil. Esta característica é potencializada por *M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*, graças ao maior tamanho (pois a fecundidade apresenta uma correlação positiva com o tamanho do indivíduo) e por *M. coccopoma*, graças ao menor tamanho de ovo, que proporciona o armazenamento de um número maior de ovos em um espaço menor.

6 Considerações Finais

As três espécies apresentam uma sobreposição espaço-temporal do local de ocorrência o que, em um primeiro momento, demonstra a co-ocorrência destas, gerando interações diretas ou indiretas entre estas espécies. Apesar de *M. coccopoma* ser considerada invasora em nosso litoral e *M. tintinnabulum* ser caracterizada como criptogênica, estas espécies interagem com a espécie nativa há 70 anos. Se estas espécies interagem exatamente em um mesmo nicho, esta interação irá gerar algum tipo de competição. Assim, através do princípio da exclusão competitiva, uma das espécies seria excluída do nicho (Hardin, 1960). Entretanto isso não ocorre, evidenciando uma forma de interação alternativa: a coexistência. Esta possui uma premissa básica: as espécies devem ser diferentes de alguma maneira para coexistir (Hutchinson, 1959; Chesson, 1991). De fato as três espécies apresentaram estratégias de história de vida diferentes, conforme a premissa, e são justamente estas diferenças que permitem a coexistência das espécies. Para entender como a diferença nas estratégias de história de vida permitem a coexistência de espécies, podemos tomar como exemplo a fecundidade, que demonstrou ser marcadamente diferente entre *M. coccopoma* e *M. vesiculosus*. Em determinadas condições ambientais, alto aporte de nutrientes, por exemplo, a capacidade de produzir um grande número de ovos pode ser ecologicamente “vantajosa”. Contudo, em determinadas condições ambientais, baixo aporte de nutrientes, por exemplo, a capacidade em produzir um menor número de ovos pode ser mais “vantajosa” do ponto de vista energético. Assim, levando em conta mudanças nas condições ambientais, algumas estratégias de história de vida podem garantir a persistência de uma determinada espécie, mas as desvantagens resultantes destas estratégias (*trade-offs*) impedem a exclusão de outras espécies do sistema (McArthur, 1972; Tilman, 1982). Este padrão pode ser confirmado pelos dados de distribuição presentes na literatura para as três espécies (Scapolatempore, 2012), onde as espécies com maior fecundidade (*M. coccopoma* e *M. tintinnabulum*) apresentam uma cobertura muito maior de substrato que a espécie com menor fecundidade (*M. vesiculosus*), apesar de esta apresentar uma frequência tão alta na área estudada quanto suas congêneres.

Uma hipótese alternativa à supracitada pode ser formulada com base na crítica realizada por Siepielski & McPeck (2010). Neste trabalho de revisão os autores fizeram um levantamento de estudos ecológicos relacionados à coexistência de espécies, constatando que muitas vezes assume-se equivocadamente que estas espécies competem por um mesmo nicho ecológico. Este pensamento pode ser aplicado às espécies aqui estudadas. Apesar da ocorrência em simpatria as espécies podem não estar ocorrendo em nichos exatamente iguais.

Como destacado por Godsoe *et al* (2017), 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. O método de coleta utilizado no presente estudo pode não ter sido capaz de diferenciar variações mais sutis de nicho espacial, assumindo uma mesma faixa de ocorrência na entremarés para as três espécies, quando na verdade o oposto pode ser o verdadeiro.

As informações levantadas no presente estudo se mostram úteis no esclarecimento de questões relacionadas à distribuição e interação entre as espécies estudadas. Contudo, também abrem espaço para novas perguntas: “As espécies ocorrem em nichos distintos?”, “Seria a ocupação de nichos distintos responsável pela viabilidade da ocorrência em simpatria das espécies?”, “Quais são as condições ambientais ótimas para cada espécie?”, etc. O surgimento destas questões indica a necessidade em se dar continuidade aos estudos utilizando estas espécies. Pensando nisso, a perspectiva futura para esta pesquisa é a realização de experimentos em campo e até mesmo através de um ambiente controlado (cultivo em laboratório), o que pode ajudar a responder algumas destas novas questões levantadas.

7 Bibliografia

- Abreu, N. M. N., (2010). Biologia de *Megabalanus vesiculosus* (Darwin, 1854) (Cirripedia: Thoracica), uma espécie endêmica do litoral brasileiro. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Biologia). Universidade Federal Fluminense.
- Abreu, N. M. N., (2012). Caracterização molecular e morfométrica de populações de *Megabalanus vesiculosus* (Darwin, 1854) (Cirripedia: Thoracica), uma espécie endêmica brasileira. Dissertação – (Mestrado em Biologia Marinha) – Universidade Federal Fluminense. 88pp.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716-723.
- Apolinário, M. (2001). Variation of Populations Densities between Two Species of Barnacles (Cirripedia: Megabalaninae) at Guanabara Bay and Nearby Islands in Rio de Janeiro/RJ. *Nauplius*, 9, 21-30.
- Barnes, H. (1963). Light, temperature and the breeding of *Balanus balanoides*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 43, 717-727.
- Barnes, H., & Barnes, M. (1965). Eggsize, nauplius size, and their variation with local, geographical, and specific factors in some common cirripedes. *The Journal of Animal Ecology*, 391-402.
- Barnes H., Barnes M. (1967) The effect of starvation and feeding on the time of production of egg masses in the boreoarctic cirripede *Balanus balanoides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1, 1–6.
- Barnes, H., & Barnes, M. (1968). 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*, 2, 135-153.
- Barnes H., Barnes M. (1975) The general biology of *Verruca stroemia* (O.F. Muller). V. Effect of feeding, temperature, and light regime on breeding and moulting cycles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 19, 227–232.
- Barnes, H., & Barnes, M. (1977). Studies on the reproduction of cirripedes. I. Introduction: copulation, release of oocytes, and formation of the egg lamellae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 27, 195-218.
- Barnes, M. (1989). Egg production in cirripedes. *Oceanography and Marine Biology*, 27, 91-166.

- Barnes, H., & Stone, R. L. (1973). 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*, 12, 279-297.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2007). A natureza da comunidade: padrões no espaço e no tempo. *M Begon, CR Townsend, JL Harper, Ecologia: de indivíduos a ecossistemas, Artmed, Porto Alegre*, 469-498.
- Berger, M. S. (2009). Reproduction of the intertidal barnacle *Balanus glândula* along na estuarine gradient. *Marine Ecology*, 30, 346-353.
- Cangussu, L. C., Kremer, L. P., Rocha, R. M., Pitombo, F. B., Heyse, H., & Bornancin, E. C. (2007). Cracas (Cirripedia, Balanomorpha) introduzidas em um cultivo de mexilhões: Composição de espécies e potencial invasor. In *VII Congresso de Ecologia do Brasil*.
- Carlton, J. T., Newman, W. A., & Pitombo, F. B. (2011). Barnacle invasions: introduced, cryptogenic, and range expanding Cirripedia of North and South America. In *In the Wrong Place-Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts* (pp. 159-213). Springer Netherlands.
- Chesson, P. (1991). A need for niches?. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 26-28.
- Costlow Jr, J. D., & Bookhout, C. G. (1957). Body growth versus Shell growth in *Balanus improvisus*. *The Biological Bulletin*, 113, 224-232.
- Costlow, J. D. (1956). Shell development in *Balanus improvisus* Darwin. *Journal of Morphology*, 99, 359-415.
- Crickenberger, S., & Moran, A. (2013). Rapid range shift in an introduced tropical marine invertebrate. *PloS one*, 8, e78008.
- Connell, J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42, 710-723.
- Contreras, C., Luna, N., & Dupré, E. (2015). Morfología del aparato reproductor Del picoroco *Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782)(Cirripedia, Balanidae). *Latin american journal of aquatic research*, 43, 607-615.
- Crisp, D. J. (1959). Factors affecting the time of breeding of *Balanus balanoides*. *Oikos*, vol. 10, 275-89.
- Crisp, D. J., & Patel, B. (1969). Environmental control of the breeding of three boreo-arctic cirripedes. *Marine Biology*, 2, 283-295.
- D'Almeida, R. S. P., (2015). Estratégias reprodutivas de duas espécies simpátricas de *Megabalanus* (Crustacea – Cirripedia) no litoral de Angra dos Reis – RJ. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Biologia). Universidade Federal Fluminense.

- Darwin, C. (1854). A monograph on the sub-class Cirripedia with figures of all species. The Balanidae, the Verrucidae, etc. *The Ray Society. London*, 684p.
- Denley, E. J., & Underwood, A. J. (1979). Experiments on factors influencing settlement, survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 36, 269-293.
- Dionisio, M., Rodrigues, A., & Costa, A. (2007). Reproductive biology of *Megabalanus azoricus* (Pilsbry), the azorean barnacle. *Invertebrate Reproduction & Development*, 50, 155-162.
- Doria Filho, U. (1999). Introdução à bioestatística: para simples mortais. Negócio Editora.
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R. D., & Gravel, D. (2017). Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis *Palaeontol. Electronica* 4: 1–9.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292-1297.
- Henry, D. P., & McLaughlin, P. A. (1986). The recent species of *Megabalanus* (Cirripedia: Balanomorpha) with special emphasis on *Balanus tintinnabulum* (Linnaeus) sensu lato. *Zoologische Verhandelingen*, 235, 1-69.
- Høeg, J. T., Pérez-Losada, M., Glenner, H., Kolbasov, G. A., & Crandall, K. A. (2009). Evolution of morphology, ontogeny and life cycles within the Crustacea *Thecostraca*. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 67, 199-217.
- Hurley, A. C. (1973). Fecundity of the acorn barnacle *Balanus pacificus* (Pilsbry, 1916): A fugitive species. *Limnology and Oceanography*, 18, 386-393.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, 93, 145-159.
- Kelly, M. W., & Sanford, E. (2010). The evolution of mating systems in barnacles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 392, 37-45.
- Lacombe, D., & Monteiro, W. (1974). Balanídeos como indicadores de poluição na Baía de Guanabara. *Revista Brasileira de Biologia*, 34, 633-644.
- Lacombe, D. (1977). Cirripédios da Baía da Ribeira, Angra dos Reis, RJ (Brasil). *Publicações do Instituto de Pesquisas da Marinha*, 109, 1-13.
- Levitan, D. R. (2006). The relationship between egg size and fertilization success in broadcast-spawning marine invertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, 46, 298-311.

- Linhares, E. M., 2007. Aspectos reprodutivos de *Chthamalus proteus* (Dando & Southward, 1980) e *Chthamalus bisinuatus* (Pilsbry, 1916) (Cirripedia: Thoracica). Trabalho de Conclusão de Curso. (Graduação em Biologia) - Universidade Federal Fluminense.
- Luederwaldt, H. (1929). Resultados de uma excursão científica à Ilha de São Sebastião no litoral do Estado de São Paulo em 1925. *Revista do Museu Paulista*, 16, 1-79.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.
- Malusa, J. R. (1986). Life history and environment in two species of intertidal barnacles. *The Biological Bulletin*, 170, 409-428.
- McLaughlin, P. A., & Lacombe, D. (1979). *Megabalanus vesiculosus* (Darwin) from Brazil, with a redescription of the species (Cirripedia, Thoracica). *Revista Brasileira Biologia*, 39, 37-41.
- Morin, A., & Findlay, S. (2001). *Applied Biostatistics*. Ottawa: Ottawa University.
- Newman, W. A. (1976). Revision of the Balanomorpha barnacles; including a catalog of the species. *San Diego Society of Natural History Memoir*, 9, 1-108.
- Newman, W. A., & Stanley, S. M. (1981). Competition wins out overall: reply to Paine. *Paleobiology*, 7, 561-569.
- Patel, B., & Crisp, D. J. (1960). The influence of temperature on the breeding and the moulting activities of some warm-water species of operculate barnacles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 39, 667-680.
- Pereira, R. C., & Soares-Gomes, A. (2002). Biologia marinha. *Rio de Janeiro: Interciência*, 1, 382.
- Pitombo, F. B. (2004). Phylogenetic analysis of the Balanidae (Cirripedia, Balanomorpha). *Zoologica Scripta*, 33, 261-276.
- Rigo, A. P. R. (2011). Crescimento inicial e biologia reprodutiva do cirripédios introduzido *Amphibalanus Reticulatus* e do native *Fistulobalanus citerosum* na Baía de Paranaguá (PR). Dissertação - (Mestrado em Biologia Marinha) – Universidade Federal do Paraná.
- Ruppert, E. E., Fox, S., & Barnes, R. D. *Zoologia dos invertebrados. Uma abordagem funcional-evolutiva*, São Paulo, Roca; 2005.
- Scapolatempore, M. P., 2012. Endemismo e invasibilidade de *Megabalanus* (Crustacea – Cirripedia), em costões brasileiros. Dissertação – (Mestrado em Biologia Marinha) – Universidade Federal Fluminense. 93pp.

- Severino, A., & Junior, C. R. (2011). Descrição dos estágios larvais de *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) e sua variação temporal na enseada de Itapocoroy (Santa Catarina, Brasil). *Atlântica* 27, 05-16.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). Scaling: why is animal size so important?. *Cambridge University Press*.
- Siepielski, A. M., & McPeck, M. A. (2010). On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, 91, 3153-3164.
- Spivey, H. R. (1988). Shell morphometry in barnacles: quantification of shape and shape change in *Balanus*. *Journal of Zoology*, 216, 265-294.
- Stearns, S. C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51, 3-47.
- Stearns, S. C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*, 3, 259-268.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories* (Vol. 249). Oxford: Oxford University Press.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton university press.
- Ventura, C. R. R.; Pires, D.O. . Ciclos de vida de invertebrados marinhos. In: Renato C. Pereira & Abílio Soares-Gomes. (Org.). *Biologia Marinha*. 2ª ed. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2009, v., p. 60-89.
- Vieira, S. (2015). *Introdução à bioestatística*. Elsevier Brasil.
- Young, P. S. (1994). Superfamily Balanoidea leach (Cirripedia, Balanomorpha) from the brazilian coast. *Boletim do Museu Nacional (Zoologia)*, 356, 1-36.
- Young, P. S. (1995). New interpretations of South American patterns of barnacle distribution. In: SCHRAM, F.R. & HOEG, J.T. (eds), *New Frontiers in Barnacle Evolution. Crustacean Issues v.10*. Rotterdam: A.A. Balkema, p. 229-253.
- Young, P.S., 1998. Maxillopoda. Thecostraca. In: Young, P.S. (ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional/UFRJ. p. 263-285.