Elaine Cristina Bornancin

Acharadria crocea (CNIDARIA: HYDROZOA): ESTUDO INTEGRADO DA ECOFISIOLOGIA DO ASSENTAMENTO LARVAL E MODELAGEM DE NICHO ECOLÓGICO

Acharadria crocea (CNIDARIA: HYDROZOA): INTEGRATIVE STUDY
OF LARVAL SETTLEMENT ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGICAL
NICHE MODELING

Elaine Cristina Bornancin

Acharadria crocea (CNIDARIA: HYDROZOA): ESTUDO INTEGRADO DA ECOFISIOLOGIA DO ASSENTAMENTO LARVAL E MODELAGEM DE NICHO ECOLÓGICO

Acharadria crocea (CNIDARIA: HYDROZOA): INTEGRATIVE STUDY OF LARVAL SETTLEMENT ECOPHYSIOLOGY AND ECOLOGICAL NICHE MODELING

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia), na Área de Zoologia.

Orientador(a): Prof. Dr. Antonio Carlos Marques

São Paulo

Bornancin, Elaine Cristina

Acharadria crocea (Cnidaria:
Hydrozoa): estudo integrado da
ecofisiologia do assentamento larval e
modelagem de nicho ecológico. 53 páginas.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Tubulariidae 2. Ecofisiologia 3. Modelagem ecológica I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).	
	Prof(a). Dr.(a).		
	Orientador(a)		

Dedico este trabalho a ELINE ALVES DE SOUZA BARRETO por ter sido, durante toda a minha permanência em São Paulo, uma família inteira: mãe, pai, irmã – e algumas vezes, filha também Se existe alguma certeza em minha vida, é a de que o nosso encontro não foi casual

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Antonio Carlos Marques, pela orientação e, principalmente, por me tranquilizar nos momentos em que achei que "tudo daria errado".

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de Mestrado (processo n° 134435/2008-7)

A Capes/Proap (2009/2010) e FAPESP, pelo auxílio financeiro concedido para a realização do projeto.

A Prof^a. Dra. Vivian Pellizari e Dra. Ana Carolina Vieira Araujo (Laboratório de Micorbiologia Ambiental – IO/USP), pelo auxílio com as análises microbiológicas.

Ao Msc. Leandro Tambosi (LEPAC - IB/USP), por toda a ajuda com a modelagem.

A amiga Milenie Stavis Meyer, pela tradução dos abstracts.

A Univali (Penha/SC), em especial ao Prof. Dr. Gilberto Manzoni, por ter oferecido todo o apoio necessário (tanto logístico quanto moral) durante a realização dos experimentos.

Aos grandes amigos Zi Flores, Renato, Tania Zaleski, Sara Varassim, e Jeferson Dick pela companhia deliciosa e constante durante o período que passei em Penha/SC.

Aos colegas de laboratório: Amanda Cunha, Juliana Bardi, Lucília Miranda, Thaís Miranda, Nathalia Mejía, Max Maronna e Ezequiel Ale, pela divertida convivência.

A Laura Pioli Kremer, pela amizade, discussões existenciais, devaneios científicos, e por todos os divãs no Largo da Ordem – sem os quais eu teria, certamente, surtado.

Aos amigos Nicolle Veiga Sidney e Rodrigo "Caderno" Gonçalves, pela amizade inestimável, sem a qual eu talvez não tivesse permanecido em São Paulo no início do mestrado.

A Camila Yumi Mandai, pelas conversas infinitas e, principalmente, por ser uma amizade natural e sincera.

A Carlos Eduardo Dias Sanhudo, por ter me levado ao 17° Encontro Ufológico Giordano Bruno em 2008 (hahaha!!).

A todos os 20 parceiros da "Pensão do Luis", por terem sido a minha família em São Paulo, de modo que eu não fiz uma refeição sozinha sequer enquanto morei lá. Agradecimentos especiais vão às amigas igualmente especiais Eline Barreto, Ayanne Maciel, Karin Luitz, Claudia Salata, Sarah Alencar e Cristiana Areias, por terem sido protagonistas dos momentos mais divertidos que vivi em São Paulo.

Agradeço também a todos os amigos/colegas/parceiros/colaboradores que me ajudaram de alguma forma, mas que por ventura esqueci de mencionar no desespero peculiar de entregas de dissertação.

Aos meus pais Aglaine Cordeiro de Carvalho e Carlos Roberto Bornancin, por me apoiarem incondicionalmente a despeito de qualquer decisão minha.

Ao meu companheiro Augusto Ventura, por apoiar a minha ida para São Paulo (ainda que contra a sua vontade), e por me fazer perceber que os opostos sim, se atraem – e muito!

ÍNDICE

RESUMO GERAL	-
Introdução geral)
Capítulo 1. Ecofisiologia larval no assentamento de <i>Acharadria crocea</i> (Hydrozoa: Tubulariidae): tolerância a variações de temperatura, salinidade e tipo de substrato:	5
Capítulo 2. Uma abordagem integrada para a modelagem ecológica da distribuição potencial de <i>Acharadria crocea</i> (Hydrozoa: Tubulariidae) no Atlântico Sul-Ocidental 29)
Conclusões	3

RESUMO GERAL

Acharadria crocea é um hidrozoário comum do Atlântico Sul-Ocidental. Na costa brasileira, a espécie possui um padrão de sazonalidade bem definido, sendo abundante nos meses frios do ano e ausente ou rara no verão e outono. Durante o inverno, a espécie apresenta intenso crescimento assexuado por brotamento, permitindo o rápido desenvolvimento da colônia. Esta se torna fértil em um curto espaço de tempo e produz uma grande quantidade de larvas, o que favorece o estabelecimento de novas colônias. Além destas características, a espécie já foi associada com transporte antrópico, por meio de incrustação em cascos de navios, o que a torna uma espécie potencialmente invasora. Este trabalho avaliou experimentalmente a tolerância ecofisiológica das larvas de A. crocea a temperatura e salinidade da água, bem como sua capacidade de colonização de diferentes substratos, tanto naturais (carapaças de cracas e mexilhões) como artificiais (fragmentos de PET e alumínio). A influência de um biofilme multiespecífico de bactérias no assentamento da espécie também foi analisada. Com base nos dados de tolerância ecofisiológica das larvas, foi realizada e modelagem de nicho da espécie utilizando GLM (Modelos Lineares Generalizados), que gerou mapas de sua distribuição potencial. Utilizando dados de ocorrência geográfica disponíveis na literatura, foram gerados também mapas de distribuição potencial das colônias adultas utilizando o algoritmo MAXENT. Para integrar as informações das fases bentônica e planctônica de A. crocea, foi realizada subsequentemente a intersecção dos mapas gerados por ambas as metodologias, gerando assim uma predição unificada de sua ocorrência.

INTRODUÇÃO GERAL

Acharadria crocea é um hidrozoário comum do Atlântico Sul-Ocidental. No Brasil, a espécie ocorre desde o Estado do Espírito Santo até o Rio Grande do Sul e suas colônias são encontradas formando densas faixas de ocupação na região entremarés de costões rochosos, bem como em substratos artificiais (Migotto & Silveira 1987). A espécie está distribuída também ao longo das costas uruguaias e argentinas, ocorrendo ao longo de todo o ano (Genzano 1994, Demicheli & Scarabino 2006). Na costa brasileira, a espécie possui um padrão de sazonalidade bem definido, sendo abundante nos meses frios do ano e ausente ou rara no verão e outono (Migotto *et al.* 2002). Durante o inverno, a espécie apresenta intenso crescimento assexuado por brotamento, permitindo o rápido desenvolvimento da colônia. Esta se torna fértil em um curto espaço de tempo e produz uma grande quantidade de larvas, o que favorece o estabelecimento de novas colônias. Além destas características, a espécie já foi associada com transporte antrópico, por meio de incrustação em cascos de navios, o que a torna uma espécie potencialmente invasora (Schuchert 1996).

Após o período favorável, as colônias morrem progressivamente e desaparecem completamente do ambiente (obs. pess). As causas de sua sazonalidade ainda não são conhecidas, mas acredita-se que a temperatura seja o principal fator na regulação de sua ocorrência. Dessa forma, o conhecimento da relação ecofisiológica da espécie com fatores ambientais é fundamental para a compreensão de sua dinâmica populacional.

Um dos aspectos mais importantes da dinâmica populacional de uma espécie marinha bentônica é o seu assentamento larval (Gosselin & Qian 1997). A larva tem um papel decisivo de buscar um ambiente propício para o desenvolvimento dos adultos, bem como cumpre um papel fundamental na dispersão da espécie. O sucesso do assentamento e recrutamento larval dependerá de vários fatores como, por exemplo, a capacidade de tolerar variações de temperatura e salinidade da água, e as preferências por diferentes tipos de substrato e sua disponibilidade (Pechenik 1999). A tolerância ecofisiológica da larva terá, consequentemente, grande influência nos padrões de distribuição da espécie.

Uma ferramenta muito utilizada em estudos de padrões distribucionais das espécies é a modelagem de nicho ecológico (MNE). Com base em um sistema de informações geográficas (SIG), a MNE permite a predição da distribuição potencial das espécies avaliadas, utilizando dados biológicos e ambientais (Guisan & Zimmerman

200). Duas linhas de abordagem principais são usadas em análises de modelagem: a correlativa e a mecanicista (Kearney & Porter 2004, Soberón & Peterson 2005). A correlativa é a mais comum e usa registros de ocorrência da espécie e algoritmos matemáticos na construção do modelo. A abordagem correlativa utiliza relações matemáticas entre dados de tolerância ecofisiológica das espécies e bases de dados ambientais. Nos últimos anos, houve a tentativa de integrar estas duas abordagens para gerar melhores predições (Kearney & Porter 2009). Uma das vantagens desta integração é a possibilidade de incorporar informação tanto de seus indivíduos adultos quanto de sua fase larval, enriquecendo assim a qualidade dos modelos para espécies que apresentam alternância de gerações em seus ciclos de vida – como *A. crocea*. A modelagem de sua distribuição, portanto, pode auxiliar o conhecimento da biologia da espécie, da dinâmica de suas populações e o potencial de colonização e distribuição da espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Demicheli, M. & Scarabino, F. 2006. Invertebrados bentónicos de La Paloma (Rocha, Uruguay). pp. 523-534. *In:* Eds.: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. & Conde, D. Bases para La conservación y el manejo de La costa uruguaya. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo.
- Genzano, G.N. 1994. La comunidad hidroide del intermareal de Mar del Plata (Argentina). I Estacionalidad, abundancia y periodos reproductivos. *Cahiers de Biologie Marine*, 35, 289-303.
- Gosselin, L.A. & Qian, P. 1996. Early post-settlement mortality of an intertidal barnacle: a critical period for survival. *Marine Ecology Progress Series*, 135, 69-75.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Kearney, M. & Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12, 334-350.
- Kearney, M. & Porter, W.P. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85(11), 3119-3131.
- Migotto, A.E. & Silveira, F.L. 1987. Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do litoral sudeste e sul do Brasil: Halocordylidae, Tubulariidae e Corymorphidae. *Iheringia*, 66, 95-115.

- Migotto, A.E., Marques, A.C., Morandini, A.C. & Silveira, F.L. 2002. Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. *Biota Neotropica*, 2(1), 1-31.
- Pechenik, J.A. 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 269-297.
- Schuchert, P. 1996. The marine fauna of New Zealand: Athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 106, 1-160.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.

ECOFISIOLOGIA LARVAL NO ASSENTAMENTO DE *Acharadria crocea*(HYDROZOA: TUBULARIIDAE): TOLERÂNCIA A VARIAÇÕES DE TEMPERATURA, SALINIDADE E TIPO DE SUBSTRATO

RESUMO Acharadria crocea é um hidrozoário comum e abundante nos meses frios em costões dos litorais sul e sudeste do Brasil. Suas colônias apresentam extenso crescimento assexuado e intensa reprodução sexuada, o que as torna dominantes tanto em substratos naturais como artificiais. Em uma localidade do Sul do Brasil, esta espécie coloniza completamente estruturas de atividades de aquicultura durante o inverno e a primavera, quando suas colônias se encontram férteis e produzindo um grande número de larvas. A espécie não produz medusa em seu ciclo de vida, de forma que a larva actínula é seu único estágio dispersor. Dessa forma, a actínula tem um papel crucial no desenvolvimento e na dinâmica da população local. O objetivo deste trabalho foi avaliar o assentamento das larvas de A. crocea em função diversos fatores ambientais. Actínulas extraídas de colônias recém-coletadas foram submetidas a diferentes condições de temperatura, salinidade, substratos diversos e diferentes idades de biofilme sobre o substrato para aferir sucesso no assentamento. As larvas assentaram em temperaturas de 10 a 25 °C e salinidades de 15 a 55 ‰. Quando variações de salinidade e temperatura foram combinadas, os limites de tolerância das larvas se estreitaram ligeiramente, mas as larvas continuaram capazes de assentar em um amplo espectro de condições. Após 24 horas, quase 100 % das larvas assentou nas faixas de 15-25 °C de temperatura e 15-40 % de salinidade, combinados. A presença de biofilme bacteriano facilitou o assentamento das larvas, porém elas não apresentaram seletividade de substrato e colonizaram com sucesso todas as superfícies testadas. Estes resultados demonstram o grande potencial de colonização do ambiente pelas larvas de A. crocea que, aliado à intensa reprodução assexuada e capacidade de regeneração, faz com que o estabelecimento de grandes abundâncias das colônias possa causar diversos efeitos nas comunidades locais e atividades comerciais marinhas.

LARVAL ECOPHYSIOLOGY OF ACHARADRIA CROCEA (HYDROZOA: TUBULARIDAE) SETTLEMENT: TOLERANCE TO TEMPERATURE VARIATION, SALINITY AND SUBSTRATE TYPE.

Abstract. Acharadria crocea is a usual and abundant Hydrozoan in the cold season in the Brazilian South and Southeast coastline. Its colonies have a large asexual growth and intense sexual reproduction, which makes them dominant both in natural and artificial substrate. In a location in Southern Brazil, this species colonizes thoroughly aquiculture activities during winter and spring, when its colonies are fertile and producing a large number of larvae. The species does not develop medusae in its life cycle, therefore the actinula larvae is its only dispersal stage. The actinula has a major role in the development and local population dynamics. The goal of this study is to evaluate the settlement of A. crocea in relation to several environmental factors. Actinulae extracted from recently collected colonies underwent different temperature and salinity's conditions, several substrate and different biofilm's age over the substrate to measure the success in the settlement. The larvae settled in temperature ranging from 10 to 25 °C and salinity ranging from 15 to 55 ‰. When salinity and temperature variation were combined, the larvae's tolerance limits were slightly diminished but the larvae were still able to settle in a great range of conditions. After 24 hours, almost 100% of the larvae settled in the 15-25 °C temperature range and 15-40 % of salinity, combined. The use of bacterial biofilm made the larvae settlement easier but they did not show substrate selectivity and colonized the tested surfaces successfully. These results show the great colonization environment potential by the A. crocea larvae, which combined with the intense asexual reproduction and regeneration capacity makes the establishment of great abundance of colonies able to cause several effects in the local communities and marine commercial activities.

Introdução

Algumas espécies da família Tubulariidae são amplamente distribuídas e abundantes em substratos consolidados naturais e artificiais, tendo como característica um intenso desenvolvimento assexuado (brotamentos, regeneração, etc.) e uma alta taxa reprodutiva sexuada, tornando-as dominantes em algumas comunidades, o que ocasionou diversos estudos sobre sua embriologia, fisiologia e desenvolvimento (e.g. Davidson & Berrill 1948, Nagao 1965, Josephson & Uhrich 1969, Hughes 1983). Sua presença ubíqua e abundante no *fouling*¹, especialmente sobre estruturas de atividades comerciais, foi documentada em cultivo de ostras (Hidu *et al.* 1981 para *Tubularia* sp. nos EUA), em estruturas usadas em aquicultura (Yamashita *et al.* 2003 para *Tubularia mesembryanthemum* no Japão), em redes de cultivo de vieira (Ross *et al.* 2004 para *Tubularia* sp. no Reino Unido), entre outros. Como consequência desta cobertura de sistemas de cultivo, há o encarecimento do processo produtivo, devido ao aumento do peso das estruturas e, consequentemente, demanda por melhorias estruturais e limpeza frequente das mesmas (Claereboudt *et al.* 1994).

Em contrapartida, há hipóteses que a estrutura filamentosa das colônias dos tubulariídeos facilita o assentamento de moluscos, sendo portanto benéficas para atividades de mitilicultura (e.g., Harvey *et al.* 1997 para o assentamento da vieira *Placopecten magellanicus* sobre fragmentos de *Tubularia larynx*; Harvey *et al.* 1993 para a vieira *Chlamys islandica* sobre *T. larynx*). Fica evidente, portanto, que a influência dos tubulariídeos sobre atividades comerciais marinhas é inconclusa.

Acharadria crocea (L. Agassiz, 1862) é um tubulariídeo comum na região entremarés de costões rochosos do sudoeste do Atlântico, já que é resistente à exposição ao ar (Genzano & Rodriguez 1998). A espécie é abundante em substratos artificiais, tais como cordas e pilastras, em determinados períodos do ano (Migotto & Silveira, 1987), semelhante aos seus congêneres. Devido a estas características, A. crocea também é dominante no fouling (cordas, boias e outras estruturas artificiais), desde o inverno até o final da primavera, em algumas atividades comerciais no Brasil, como a do município de Penha, segundo maior parque mitilicultor do Estado de Santa Catarina (EPAGRI, 2010). Na costa brasileira, as colônias de A. crocea desaparecem no verão, quando são substituídas por outras espécies incrustantes (obs. pess.). Esta regressão sazonal é característica de várias espécies de tubulariídeos e o aumento da temperatura da água é

_

¹ comunidade de espécies incrustantes em substratos artificiais.

geralmente sugerido como o fator causal deste padrão (Morse 1909). Porém, há a hipótese de que as colônias de alguns hidrozoários permaneçam latentes no ambiente, na forma de fragmentos estolonais contendo células intersticiais, até o restabelecimento de um período favorável (Petersen 1990), embora ainda não haja registro deste processo em tubulariídeos.

Além da importância relativa das reproduções assexuada e sexuada para a dominância de determinadas linhagens em comunidades bentônicas, o conhecimento da resposta larval a fatores ambientais é fundamental para a compreensão da sua dinâmica populacional. Neste aspecto, há ao menos dois fatores que devem ser considerados: a tolerância ecofisiológica da espécie e questões relacionadas à ecologia larval, tais como o assentamento e especificidade de substrato.

A tolerância ecofisiológica de uma espécie se relaciona à capacidade dos indivíduos desta espécie colonizarem ambientes diferentes e heterogêneos. O ambiente natural se apresenta como um mosaico complexo de diversos fatores bióticos e abióticos atuando concomitantemente e, por esta razão, todos os organismos possuem um determinado espectro de tolerância para tais variáveis (Cox & Moore 2005). No ambiente marinho, a combinação de fatores abióticos, como taxas de sedimentação, oxigênio dissolvido e clorofila, e fatores bióticos, como predação e competição, influenciam a ocorrência dos organismos (Dunson & Travis 1991). Destaca-se a influência da temperatura e salinidade da água, considerados os principais fatores que modulam os processos ecofisiológicos de espécies marinhas e, consequentemente, influenciam suas dinâmicas populacionais e limites distribucionais (Charmantier *et al.* 2001, Thiyagarajan & Qian 2003, Purcell 2005, Rombouts *et al.* 2009).

O assentamento larval, por sua vez, é uma fase crítica no ciclo de vida de invertebrados bentônicos (Gosselin & Qian 1997). A larva tem como tarefa buscar um habitat propício para seu desenvolvimento (Müller & Leitz 2002), respeitando suas limitações de capacidade de locomoção e ecofisiologia, por exemplo. A metamorfose larval geralmente ocorre em resposta a gatilhos ambientais, tais como condições abióticas favoráveis, substrato adequado ou mesmo estímulos providos por adultos da mesma espécie (Pechenik 1999). A larva também cumpre um papel importante em relação ao potencial dispersivo de uma espécie de hidrozoário, em especial naquelas que não possuem medusa, considerada a principal fase dispersiva dos cnidários medusozoários, em seu ciclo de vida. Nestas espécies, como é o caso de *Acharadria crocea*, o papel da larva na compreensão da distribuição geográfica e ecológica da

espécie é ainda mais acentuado. A larva dos tubulariídeos – chamada actínula – é liberada diretamente de gonóforos fixos na colônia e não se alimenta na coluna d'água. Estas larvas lecitotróficas possuem uma existência curta no pelagial, justamente devido à limitação de suas reservas energéticas (Todd 1998).

Durante o assentamento, o tipo e a disponibilidade de substrato são fatores determinantes para o sucesso da colonização. Para diversos organismos bentônicos, características como tipo de superfície, rugosidade e a microestrutura da superfície podem produzir diferentes resultados no recrutamento larval (Flores & Faulkes 2008, Li et al. 2010, Nozawa et al. 2011). A natureza do substrato – se natural ou artificial – também influencia padrões de recrutamento das espécies e pode alterar a dinâmica das comunidades locais (Connell & Glasby 1999, Bulleri 2005, Andersson et al. 2009). Embora vários testes tenham sido realizados para avaliar preferências de cnidários por substratos ou características específicas (e.g. Bavestrello et al. 2000, Pitt 2000, Holst & Jarm 2007, Ritson-Williams et al. 2010), não há estudos que avaliaram objetivamente a ocupação de diferentes substratos por tubulariídeos, que são normalmente considerados generalistas.

Neste contexto, o objetivo deste estudo é avaliar experimentalmente a tolerância ecofisiológica das larvas de *Acharadria crocea* às variáveis temperatura e salinidade da água, bem como avaliar sua competência na colonização de diferentes substratos.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em um ambiente de cultivo de mexilhões no município de Penha (Sul do Brasil, -26.779°, -48.614°; detalhes da área em Kremer *et al.* 2010 e Marenzi & Branco 2005), entre os meses de julho e dezembro de 2009.

Todos os estudos foram realizados com colônias recém coletadas. Colônias férteis de *Acharadria crocea* foram coletadas em pontos aleatórios nas estruturas de cultivo em dias alternados e mantidas em laboratório em água do mar corrente com aeração por um dia. As larvas actínulas foram extraídas dos gonóforos e acondicionadas em placas de Petri, sendo que o período entre a extração e o início dos experimentos não excedeu uma hora. Nos experimentos, as larvas foram acondicionadas em caixas de cultivo estéreis (Corning Costar® 3524) com 24 poços de 3,4 mL cada. Cada caixa foi considerada uma réplica e cada experimento (descritos abaixo) foi replicado cinco vezes, perfazendo um total de 210 réplicas avaliadas e cerca de 5.000 larvas testadas. As larvas extraídas foram pipetadas nas caixas de cultivo (uma em cada poço), levadas a

câmara de incubação e observadas nas 24 horas seguintes, em intervalos de seis horas, quando foi registrado o número de larvas assentadas.

Cinco experimentos foram conduzidos:

- 1. Tolerância das larvas à variação de temperatura: foram testados seis diferentes temperaturas entre 5 e 30 °C, a uma salinidade fixa de 36 ‰;
- 2. Tolerância à variação de salinidade: foram testados 12 diferentes salinidades entre 5 a 60 ‰, a uma temperatura fixa de 20 °C;
- 3. Tolerância aos efeitos combinados de temperatura e salinidade: foram testados três temperaturas (15, 20 e 25 °C) e cinco salinidades (15, 20, 36, 40 e 50 ‰) combinadas par a par, perfazendo um total de 15 combinações;
- 4. Seletividade de uso do substrato: as larvas foram submetidas a diferentes substratos para avaliar sua seletividade. Os substratos foram: PET (Politereftalato de etileno), alumínio, carapaça da craca *Megabalanus coccopoma* e conchas do mexilhão *Perna perna*. Os substratos naturais foram lavados em água destilada para remover os vestígios de biofilme presentes em sua superfície;
- 5. Uso do substrato em relação ao biofilme: o tempo de recrutamento das larvas foi testado quanto ao efeito da idade do biofilme natural multiespecífico de bactérias no tempo de assentamento das larvas. As larvas foram colocadas em substrato PET limpo, e PET com biofilme cultivado por exposição à água do mar natural e aeração por 6, 12 e 24 horas; este experimento foi realizado em temperatura e salinidade constantes de 20°C e 36 ‰, respectivamente. A avaliação da densidade de células presentes sobre os biofilmes de diferentes idades, este biofilme foi raspado dos substratos PET e submetidos à coloração por DAPI, com contagem subsequente do total de células realizada em microscópio de epifluorescência.

Destacamos que os experimentos de temperatura e salinidade foram realizados com a presença de biofilme, formado mantendo-se secções de PET do mesmo diâmetro dos poços das caixas de cultivo expostas à água do mar natural por 24h, com aeração constante. Após esse período, esses substratos PET foram enxaguados em água do mar artificial e em seguida acondicionados nas caixas de cultivo para o início dos experimentos. Os experimentos de uso do substrato foram realizados com e sem a presença de biofilme.

O controle das condições de temperatura e salinidade foi realizado em uma incubadora BOD e com água do mar artificial (Tropic Marin®) ajustada para a salinidade desejada em cada experimento. Um teste preliminar foi realizado para avaliar

se o assentamento das larvas em água do mar natural difere do assentamento em água preparada artificialmente, mas não houve diferenças (ANOVA para medidas repetidas, quatro observações ao longo de 24 horas, $F_{1,6}$ = 0.009, p= 0.92, n=8; os dados cumpriram o pressuposto de esfericidade – Critério de Mauchly= 0.19, p= 0.17).

Como as coletas de dados foram regularmente espaçadas ao longo de 24 horas, os dados foram analisados através de análise de variância multivariada com medidas repetidas (MANOVAR). O teste multivariado de Pillai foi usado uma vez que é uma estatística robusta quando os dados não cumprem os pressupostos de esfericidade da ANOVA para medidas repetidas (Potvin et al. 1990). Após a MANOVAR, foram realizadas análises de variância individuais para cada observação ao longo do tempo (6, 12, 18 e 24 horas) (Zar, 2009). Os níveis de significância foram ajustados com a correção de Bonferroni. Foram realizadas comparações múltiplas post-hoc usando o Teste de Tukey-HSD para identificar os grupos significativos. Os dados foram transformados ao arco-seno da raiz quadrada para alcançar a homogeneidade de variâncias, procedimento mais apropriado para dados de proporções e porcentagens (Underwood 1997). Para garantir a robustez da MANOVAR, todos os experimentos foram balanceados. Além disso, não foram incluídas nas análises multivariadas os tratamentos que obtiveram 0 % de assentamento no fim de 24 horas, ou seja, as condições extremas de temperatura e salinidade nas quais as actínulas não foram capazes de assentar. Estes dados foram considerados apenas para definir os limites extremos de tolerância ecofisiológica das larvas de A. crocea.

A densidade de bactérias no substrato foi analisada por ANOVA de um fator. Os dados foram transformados ao log (x+1) para alcançar a homogeneidade de variâncias. Novamente, foi usado o teste de Tukey-HSD para comparações *post-hoc*.

RESULTADOS

Em todos os experimentos, as larvas apresentaram competência para assentamento e metamorfose logo nas primeiras horas após a sua extração. Quase 100 % das larvas recrutaram em condições ótimas, demonstrando o alto potencial de colonização da espécie.

Testes de temperatura (Figura 1a): A MANOVAR mostrou efeito significativo da temperatura ($F_{2,12}$ = 36.17, p<0.05), inclusive também relacionado ao tempo de observação ($F_{6,22}$ = 3.11, p<0.05). As larvas começaram a assentar entre 15 e 25°C após 6 horas, com mais de 80% delas assentadas para 20 e 25°C, temperaturas cujos padrões

não diferiram estatisticamente (Tabela 1). A proporção de actínulas assentadas cresceu continuamente nas observações subsequentes. Após 18 horas de observação, iniciou-se o assentamento em 10°C, chegando a 67% das larvas metamorfoseadas nesta temperatura após 24 horas. É possível que a proporção de larvas assentadas a 10°C aumentasse se a observação fosse prolongada. Não houve assentamento nas temperaturas de 5 e 30°C. As actínulas não apresentaram movimentação a 5°C, não sendo possível afirmar se morreram ou houve apenas a diminuição de seu metabolismo devido à baixa temperatura. Por outro lado, houve degeneração dos tecidos e mortalidade total das larvas nas primeiras seis horas de observação quando submetidas à temperatura de 30°C.

Testes de salinidade (Figura 1b): a MANOVAR mostrou efeito significativo da salinidade ($F_{8,36}$ = 38.76, p<0.05), inclusive também relacionado ao tempo de observação ($F_{24,108}$ = 4.38, p<0.05). As actínulas suportaram grande amplitude de salinidade, assentando desde 20 até 55 ‰ nas primeiras seis horas de observação. Cerca de 85% das larvas assentou na faixa entre 25 e 50 ‰ após 12 h de observação e mais de 90% das larvas metamorfosearam entre as salinidades de 20 e 55 ‰ após 18h, mas essas proporções não diferiram estatisticamente (Tabela 1). Já na salinidade 15 ‰, apenas 0,04 % das larvas assentaram após seis horas, proporção que subiu para 30% (18 horas) e 50 % (24 horas), sendo possível que mais larvas assentassem caso a observação se prolongasse. Porém, em 10 ‰ apenas 0,01 % assentou em todas as cinco réplicas ao longo das 24h.

Interação entre temperatura e salinidade (Figura 2): a MANOVAR mostrou efeito significativo dos efeitos principais (Temperatura: $F_{2,60}$ = 139.20, p<0.05; Salinidade: $F_{4,60}$ = 351.82, p<0.05) e houve interação entre temperatura e salinidade ao longo do tempo, porém não foi aguda ($F_{12,180}$ = 7.02, p<0.05).

Após seis horas de observação, a combinação de temperatura à 25 °C e salinidade à 40 ‰ foi a que mostrou maior assentamento (Fig. 2), inclusive a temperatura de 25 °C foi a única que possibilitou o assentamento das larvas a uma salinidade de 15 ‰ e chegou ao assentamento de quase 100 % das actínulas nas salinidades de 15, 20, 36 e 40 ‰ após 24 horas. Porém, apenas à 20 °C houve o assentamento na salinidade de 50 ‰, com mais de 95 % de larvas assentadas após 12 horas. A temperatura de 15 °C resultou nas menores taxas de assentamento em todas as salinidades testadas.

A combinação de vários níveis de temperatura e salinidade gerou uma ligeira diminuição da tolerância das larvas, se comparada aos experimentos anteriores. Os limites extremos de assentamento se estreitaram, mas as taxas continuaram altas em todos os tratamentos. Após 24 horas, mais de 90 % das actínulas assentaram em todas as combinações testadas (exceto na combinação entre a salinidade de 15 ‰ e as temperaturas de 15 e 20 °C).

Efeito da presença de biofilme bacteriano (Figura 3): a presença do biofilme influenciou a metamorfose das actínulas ($F_{3,16}$ = 252.93, p<0.05, Fig. 3a). As larvas demoraram 18 horas para o início do assentamento em substrato PET sem cobertura bacteriana, chegando a apenas 30 % de assentamento após 24 horas. Sobre PET recoberto com biofilme de seis horas de idade o efeito foi pequeno após seis horas, mas praticamente todas as larvas assentaram após 24 horas. Os PETs com biofilmes de idades iniciais 12 e 24 horas não diferiram estatisticamente quanto à resposta das larvas, rapidamente induzindo o assentamento – cerca de 70% das larvas assentadas após seis horas, chegando a mais de 95% após 24 horas. Estruturalmente, a densidade de bactérias presentes no biofilme variou em função de sua idade (Fig. 3b), sendo aproximadamente três vezes maior após 24 horas em relação a 12 horas.

Colonização do substrato (Figura 4): houve pouca diferença no assentamento entre os substratos testados, desde que houvesse a presença do biofilme, que foi determinante no assentamento de *Acharadria crocea*, sendo todos rapidamente colonizados após seis horas (Figura 4). A MANOVAR acusou diferença significativa entre os substratos ($F_{3,32}$ = 25.03, p<0.05), e acredita-se que este resultado tenha sido influenciado pelo grande efeito do biofilme ($F_{1,32}$ = 267.04, p<0.05). Houve interação entre os três fatores (substrato, presença de biofilme e tempo, $F_{9,96}$ = 5.36, p<0.05).

A colonização dos substratos limpos e sem a presença de biofilme apresentou maior diferença entre os substratos testados (Figura 4). Os substratos calcários mexilhões e cracas (sem biofilme) foram os mais semelhantes e a metamorfose ocorreu em cerca de 85% de larvas assentadas após 24 horas. PET sem biofilme foi o substrato menos colonizado nas horas iniciais de observação, com as larvas assentando a partir de 18 horas, chegando a apenas 30 % após 24 horas. Alumínio sem biofilme teve início da metamorfose apenas após 12 horas, chegando à 66 % de larvas assentadas após 24 horas. A taxa de assentamento poderia crescer em PET e alumínio se a observação fosse prolongada, mas isso estaria comprometido pela formação de biofilme dos substratos.

DISCUSSÃO

As melhores condições para o assentamento larval após seis horas foram nas temperaturas de 20 e 25°C. Em contraponto, *Acharadria crocea* ocorre na época de inverno nas regiões Sul e Sudeste do Brasil, quando a água do mar chega a extremos de 15 °C no inverno (Rupp 2007). No laboratório, em temperaturas de 10 e 15°C, houve queda significativa na taxa de assentamento larval e o atraso no início da metamorfose, possivelmente por redução do metabolismo da larva. Similarmente, Genzano (1994) registrou diminuição da abundância da espécie em temperaturas entre 10 e 14 °C. Porém, *A. crocea* ocorre durante todo o ano na costa norte Argentina, ao largo da província de Buenos Aires, sendo que a temperatura da água do local raramente ultrapassa 22 °C (Genzano 1994).

Já com relação a temperaturas maiores, a queda na sobrevivência foi brusca à 30°C, temperatura em que todas as actínulas se degeneraram. A temperatura máxima de assentamento larval foi 25°C, porém o que se observa no campo é que, com a elevação da temperatura no início do verão, inclusive perto de 25°C, as populações de *Acharadria crocea* declinam. Em uma comparação geográfica, a espécie não é observada na costa nordeste do Brasil (Migotto *et al.* 2002; obs. pess.), onde as massas de águas tropicais são mais quentes. Biologicamente, há hipóteses que relacionam a influência da temperatura nos padrões sazonais destas espécies, como a autotomia dos hidrantes com a elevação da temperatura (Moore 1939) ou a inexistência de ciclo de regressão sazonal em tubulariídeos em regiões onde a água do mar não exceda temperaturas de 18 a 20 °C (Mackie 1966).

Por outro lado, as larvas assentaram sobre uma ampla faixa de salinidade, entre 25 e 50 ‰, apresentando sempre altas taxas de assentamento. Porém, assim como em baixas temperaturas, salinidades mais baixas adiaram a metamorfose – apenas 50% das larvas assentaram após 24 horas na salinidade de 15 ‰. Portanto, salinidades mais baixas poderiam limitar o assentamento de *Acharadria crocea* e, consequentemente, sua ocorrência em locais menos salinos, como as regiões estuarinas. Na costa brasileira, *A. crocea* raramente é encontrada em estuários onde a salinidade da água não ultrapassa 30‰ (J. Bardi, com. pess.) Há a possibilidade de que as larvas sejam mais resistentes a variações de condições abióticas que os adultos, como indicado pela comparação dos resultados encontrados em laboratório com os dados da literatura e observações de campo. Ou seja, baixas salinidades podem ser mais restritivas para as colônias desenvolvidas que para suas larvas, o que pode estar relacionado a dois fatores: menor

tolerância de fato a baixas salinidades ou menor tolerância a altas taxas de turbidez da água, naturalmente maiores em estuários por causa do aporte fluvial continental. *Acharadria crocea* não foi associada a áreas com altas taxas de sedimentação, aparentemente ocorrendo em locais com maior movimentação da água (Rosso & Marques 1997, Bornancin & M.A. Haddad, dados não publicados). Em Penha, o sistema de cultivo causa o refreamento das correntes e a biossedimentação de matéria orgânica, aumentando a turbidez em alguns pontos da enseada (Schettini et al. 1997). Nestes locais, *A. crocea* não foi, de fato, encontrada (obs. pess.).

Os experimentos de temperatura e salinidade combinadas permitem obter a resposta larval em cenários mais completos da variação destes fatores, com ações sinérgicas entre ambos. Embora os limites de tolerância se estreitem quando as duas variáveis são combinadas, as larvas continuam a suportar salinidades como 40 ‰, demonstrando que salinidades altas não parecem ser limitantes fisiológicos do assentamento de *A. crocea*. Por outro lado, combinações com a salinidade mais baixa, de 15 ‰, diminuem o assentamento. Com relação às temperaturas, as mais baixas, como 15 °C, limitaram o assentamento das actínulas em algumas salinidades (15, 20 e 36 ‰), ao menos nas primeiras horas de observação. Porém, exceto pelo efeito da baixa temperatura, a taxa de assentamento foi alta em todos os tratamentos, com quase todas as combinações com mais de 90 % de actínulas assentadas após 24 horas.

Aliada a sua capacidade de assentar em amplas variações de temperatura e salinidades, *A. crocea* também é capaz de assentar com sucesso em vários tipos de superfície. Não houve diferença na colonização dos substratos testados, desde que contassem com a presença de biofilme, demonstrando ser uma espécie generalista para a variável. Embora os testes tenham mostrado significativa preferência por cracas e mexilhões nos experimentos sem biofilme, este efeito pode ser devido a algum sinal químico que persista sobre as conchas mesmo após a lavagem, uma vez que continham biofilme prévio. Portanto, não é razoável afirmar que a larva apresente preferência por qualquer substrato.

O biofilme bacteriano potencializou a capacidade de assentamento em todos os substratos testados, e comparações com a literatura mostram menores taxas de assentamento para tubulariídeos em geral, como até 70% de assentamento para *Tubularia larynx* (Nellis & Bourget 1996) e 67% para *T. mesembryanthemum* (Yamashita *et al.* 2003, após 16 horas e com a presença de biofilme). De fato, trabalhos sobre assentamento de organismos bentônicos testam também biofilmes cultivados por

maiores tempos de exposição, como dias ou mesmo semanas (*e.g.* Hung *et al.* 2008, Lau *et al.* 2005). Entretanto, observamos que filmes bacterianos de apenas 12 horas já possuem potencial de indução do assentamento para *A. crocea*, o que pode explicar seu sucesso na colonização de substratos artificiais recém expostos no ambiente natural.

Além do biofilme, outras características do substrato podem também ser importantes. Lemire & Bourget (1996) observaram em laboratório o assentamento diferencial das larvas de Tubularia larynx em resposta a diferentes rugosidades do substrato, mas não encontraram padrão semelhante em experimentos in situ. Os autores verificaram também maior proporção de assentamento em superfícies tratadas com substâncias extraídas de seus coespecíficos, sugerindo que a larva identifica e seleciona locais próximos a indivíduos de sua espécie. Para A. crocea, o rápido assentamento das actínulas na presença de biofilme, independente do substrato, sugere que a baixa importância destes fatores no assentamento das larvas. De fato, Acharadria crocea é uma espécie grande (pode exceder 10 cm de altura na área de estudo) se comparada à maioria dos hidrozoários, e suas colônias são geralmente encontradas em substratos consolidados amplos, sendo raramente encontradas sobre organismos menores. Assim, um dos únicos fatores limitantes para o desenvolvimento das colônias, quanto à seletividade de substrato, parecer ser mesmo a disponibilidade de espaço para seu crescimento, e a evidente competição por este recurso com outros organismos dominantes.

Embora o presente estudo tenha lidado exclusivamente com aspectos ecofisiológicos das larvas e os resultados não possam ser diretamente extrapolados para suas colônias adultas, vale lembrar que o assentamento é uma etapa fundamental no sucesso da espécie na colonização do ambiente. Ele ocorre rapidamente em condições ótimas, embora possa se estender até 24 horas (Watson 1980; este estudo). Porém, o assentamento no ambiente natural pode apresentar uma dinâmica diferente e a taxa de sobrevivência das larvas nestas condições é desconhecida para *A. crocea* e outros tubulariídeos. Sabe-se que as taxas de mortalidade larval em invertebrados bentônicos são altas, excedendo 50 % no primeiro dia na coluna d'água para diversos organismos (e.g., Olson & McPherson 1987; Gosselin & Qian 1997). Além disso, condições adversas ou a ausência de uma dica ambiental que estimule o assentamento podem causar o adiamento da metamorfose (Pechenik 2006). O atraso do assentamento resulta em maior permanência na coluna d'água, tornando as larvas mais suscetíveis a uma série de fatores como a ação de predadores ou o transporte a locais onde o assentamento

não seja viável (e.g. substratos não consolidados). Investigações *in situ* sobre o assentamento das actínulas podem fornecer informações importantes para a compreensão do sucesso da espécie na colonização do substrato.

Acharadria crocea apresenta outras características comuns aos tubulariídeos, que demonstram alta capacidade de colonização do ambiente. Por exemplo, vários trabalhos enfatizam o potencial de regeneração dos tubulariídeos (Rose & Rose 1941, Cohen 1952, Steinberg 1955) e suas colônias são densas, com muitos indivíduos em uma área relativamente pequena. Apesar desse crescimento, não é sabido se a abundância observada de A. crocea é resultado do recrutamento larval maciço, do crescimento assexuado intenso das colônias ou, talvez mais provável, de ambos os fatores. Além disso, a ausência de estruturas de locomoção nas actínulas não permite seu deslocamento por longas distâncias, presumindo-se assim que assentem próximas ao ponto de liberação (Pyefinch & Downing 1949), o que leva a ser comum o encontro de pólipos recém assentados sobre hidrocaules e estolões de colônias mais antigas, dando um aspecto ramificado a colônia (Watson 1980). Alguns trabalhos mostram que a dispersão por correntes marinhas ocorre com frequência, como colônias de Tubularia indivisa em naufrágios distantes de substratos consolidados (Zintzen et al. 2008a). Assim, embora a maioria das actínulas assente próximo a colônias parentais, indicando um grau de filopatria, uma porcentagem delas deve ser transportadas por correntes marinhas a distâncias eventualmente longas, uma vez que poucas espécies de hidrozoários conseguem se estabelecer em fundos arenosos ou lodosos (Genzano & Zamponi 2003). O potencial dispersivo de pólipos autotomizados também foi demonstrado, e os mesmos podem continuar a produzir larvas e permanecer na coluna d'água por quase 30 dias, embora a liberação destes hidrantes seja uma resposta a estresses ambientais e não necessariamente uma estratégia reprodutiva normal (Tardent 1963).

Não há estudos que mostrem o potencial dispersivo do grupo, de forma que é difícil precisar a dinâmica das actínulas no ambiente pelágico. Além disso, a dispersão por meios artificiais deve ser considerada. *Acharadria crocea* é distribuída por navios e ocupante de áreas portuárias, o que lhe confere uma expectativa de ampla distribuição (Ewer 1953; Millard 1975; Schuchert 1996). Seu transporte evidente sugere uma mescla ocorrências de introdução e bioinvasão com os padrões naturais de distribuição da espécie. Ademais, alguns habitats auxiliam o estabelecimento de espécies introduzidas, como é o caso de locais de maricultura, atividade que é um dos principais vetores de

espécies exóticas (Naylor *et al.* 2001). Interpretações biogeográficas sobre a espécie devem, portanto, ser analisadas com o conhecimento sobre os diversos fatores que regulam sua ocorrência e dispersão.

Uma vez que *A. crocea* coloniza com sucesso estruturas artificiais (Migotto 1996; Migotto *et al.* 2001), o aumento de tais superfícies no ambiente marinho pode contribuir para o aumento dos limites distribucionais e densidades populacionais da espécie. Em outros locais do mundo, tubulariídeos também colonizam com sucesso diversas superfícies artificiais, como píeres flutuantes (Caine 1987), naufrágios (Zintzen *et al.* 2008b) e tubulações de sistemas de resfriamento de turbinas em usinas de energia (Yamashita *et al.* 2003). Assim, a criação de novos habitats na forma de substratos artificiais pode servir como corredores para a dispersão da espécie.

Alguns estudos demonstraram que tubulariídeos que crescem sobre estruturas artificiais podem influenciar a dinâmica da comunidade local, como alterações na ocorrência de crustáceos vágeis (Caine 1987, estudando *Tubularia crocea*); no recrutamento de espécies de ascídias (Schmidt 1983, estudando *Tubularia larynx*); ou na cadeia trófica em geral, uma vez que se alimentam de uma grande variedade de organismos planctônicos, desde diatomáceas até anfípodes adultos (Gili *et al.* 1996, Genzano 2005). Esse fator não é menor para *A. crocea*, que pode abrigar uma fauna associada de até 26 táxons que conjuntamente chegam a aproximadamente 75% da massa da colônia (Genzano 2001). Na área de estudo, as colônias recobrem completamente as estruturas de cultivo e maricultores locais relatam um aumento no assentamento de mexilhões juvenis sobre as colônias. O pico de recrutamento dos mexilhões ocorre na primavera e coincide com a ocorrência de *A. crocea*. Embora não existam dados ou estudos que comprovem algum efeito da espécie sobre o sistema produtivo, é esperado que sua ocorrência maciça exerça influência sobre as comunidades locais, principalmente em regiões que suportam atividades comerciais.

Dadas as características apresentadas pelas larvas neste estudo, como alta tolerância ecofisiológica a fatores abióticos, comportamento generalista e assentamento precoce favorecido pela presença de biofilme, bem como suas estratégias de ampla reprodução sexuada e assexuada da espécie, conclui-se que *Acharadria crocea* é uma espécie importante na dinâmica de comunidades marinhas bentônicas. Tais características, aliadas ao seu potencial bioinvasor, tornam imprescindível maior atenção quanto a sua presença em sistemas costeiros naturais e, principalmente, artificiais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, M.H., Berggren, M., Wilhelmsson, D. & Öhman, M.C. 2009. Epibenthic colonization of concrete and steel pilings in a cold-temperate embayment: a field experiment. *Helgoland Marine Research*, 63, 249-260.
- Bavestrello, G., Bianchi, C.N., Calcinai, B., Cattaneo-Vietti, R., Cerrano, C., Morri, C., Puce, S. & Sàra, M. 2000. Bio-mineralogy as a structuring factor for marine epibenthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 193, 241-249.
- Bulleri, F. 2005. Experimental evaluation of early patterns of colonisation of space on rocky shores and seawalls. *Marine Environmental Research*, 60, 355-374.
- Caine, E.A. 1987. Potential effect of floating dock communities on a South Carolina estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 108, 83-91.
- Charmantier, G., Haond, C., Lignot, J.H. & Charmantier-Daures, M. 2001. Ecophysiological adaptation to salinity throughout a life cycle: a review in homarid lobsters. *The Journal of Experimental Biology*, 204, 967-977.
- Claereboudt, M.R., Bureau, D., Côté, J. & Himmelman, J.H. 1994. Fouling development and its effect on the growth of juvenile giant scallops (*Placopecten magellanicus*) in suspended culture. *Aquaculture*, 121, 327-342.
- Cohen, A.I. 1952. Studies on the pigmentation changes during reconstitution in *Tubularia. The Biological Bulletin*, 102(2), 91-99.
- Connell, S.D. & Glasby, T.M. 1999. Do urban structures influence local abundance and diversity of subtidal epibiota? A case study from Sydney Harbour, Australia. *Marine Environmental Research*, 47, 373-387.
- Cox, C.B., Moore, P.D. 1993. Biogeography: An ecological and evolutionary approach. 7th ed. Blackwell, London.
- Davidson, M.E. & Berrill, N. J. 1948. Regeneration of primordia and developing hydranths of *Tubularia*. *Journal of Experimental Zoology*, 107(3), 465-477.
- Dunson, W.A. & Travis, J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*, 138(5), 1067-1091.
- EPAGRI, 2010. Síntese informativa da maricultura. http://www.epagri.sc.gov.br/index.php?option=com_content&view=article&id =208:mexilhoes-ostras-e-vieiras&catid=29:maricultura&Itemid=30. Acessado em 04/04/2011.
- Ewer, O.W. 1953. On a new tubularian hydroid from Natal. *Annals of the Natal Museum, Pietermaritzburg*, 12(3), 351-57.
- Genzano, G.N. & Rodriguez, G.M. 1998. Association between hydroid species and their substrates from the intertidal zone of Mar del Plata (Argentina). *Miscellània Zoològica*, 21(1), 21-29.
- Genzano, G.N. & Zamponi, M.O. 2003. Hydroid assemblages from Mar del Plata, Argentina, at depths between 0 and 500 m. Distribution and biological substrata. *Oceanologica Acta*, 25, 303-313.

- Genzano, G.N. 1994. La comunidad hidroide del intermareal de Mar del Plata (Argentina). I Estacionalidad, abundancia y periodos reproductivos. *Cahiers de Biologie Marine*, 35, 289-303.
- Genzano, G.N. 2001. Associated fauna and sediment trapped by colonies of *Tubularia crocea* (Cnidaria, Hydrozoa) from the rocky intertidal of Mar del Plata, Argentina. *Biociencias*, 9(2), 105-119.
- Genzano, G.N. 2005. Trophic ecology of a benthic intertidal hydroid, *Tubularia crocea*, at Mar del Plata, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85, 307-312.
- Gili, J.M., Hughes, R.G. & Alva, V. 1996. A quantitative study of feeding by the hydroid *Tubularia larynx* Ellis & Solander. *Scientia Marina*, 60, 43-54.
- Gosselin, L.A. & Qian, P. 1996. Early post-settlement mortality of an intertidal barnacle: a critical period for survival. *Marine Ecology Progress Series*, 135, 69-75.
- Harvey, M., Bourget, E. & Gagné, N. 1997. Spat settlement of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791), and other bivalve species on artificial filamentous collectors coated with chitinous material. *Aquaculture*, 148, 277-298.
- Harvey, M., Bourget, E. & Miron, G. 1993. Settlement of Iceland scallop *Chlamys islandica* spat in response to hydroids and filamentous red algae: field observations and laboratory experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 99, 283-292.
- Hidu, H., Conary, C. & Chapman, S. R. 1981. Suspended culture of oysters: biological fouling control. *Aquaculture*, 22, 189-192.
- Hughes, R.G. 1983. The life-history of *Tubularia indivisa* (Hydrozoa: Tubulariidae) with observations on the status of *T. ceratogyne. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 63, 467-479.
- Hung, O.S., Thiyagarajan, V. & Qian, P. 2008. Preferential attachment of barnacle larvae to natural multi-species biofilms: Does surface wettability matter? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 361(1), 36-41
- Josephson, R.K. & Uhrich, J. 1969. Inhibition of pacemaker systems in the hydroid *Tubularia*. *Journal of Experimental Biology*, 50, 1-14.
- Kremer, L. P., Rocha, R. M., & Roper, J. J. 2010. An experimental test of colonization ability in the potentially invasive *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea). *Biological Invasions*, 12, 1581-1590.
- Lau, S.C., Thiyagarajan, V., Cheung, S.C. & Qian, P. 2005. Roles of bacterial community composition in biofilms as a mediator for larval settlement of three marine invertebrates. *Aquatic Microbial Ecology*, 38, 41-51.
- Lemire, M. & Bourget, E. 1996. Substratum heterogeneity and complexity influence micro-habitat selection of *Balanus* sp. and *Tubularia crocea* larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 135, 77-87.
- Mackie, G.O. 1966. Growth of the hydroid *Tubularia* in culture. *Symposia of the Zoological Society of London*, 16, 397-412.

- Marenzi, A.W.C. & Branco, J.O. 2006. O cultivo do mexilhão *Perna perna* no município de Penha, SC. pp. 227-244. In: Branco, J.O. & Marenzi, A.W.C. (eds.), *Bases ecológicas para um desenvolvimento sustentável: estudos de caso em Penha, SC*. Editora da UNIVALI, Itajaí.
- Marques, A.C. & Migotto, A.E. 2001. Cladistic analysis and new classification of the family Tubulariidae (Hydrozoa, Anthomedusae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41(25), 465-488.
- Migotto, A.E. & Silveira, F.L. 1987. Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do litoral sudeste e sul do Brasil: Halocordylidae, Tubulariidae e Corymorphidae. *Iheringia*, 66, 95-115.
- Migotto, A.E. 1996. Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids. *Zoologische Verhandelingen, Leiden*, 306, 1-125.
- Migotto, A.E., Marques, A.C., Morandini, A.C. & Silveira, F.L. 2002. Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. *Biota Neotropica*, 2(1), 1-31.
- Millard, N.A.H. 1975. Monograph on the Hydroida of southern Africa. *Annals of the South African Museum*, 68, 1-513.
- Moore, J.A. 1939. The role of temperature in hydrant formation in *Tubularia*. *The Biological Bulletin*, 76, 104-107.
- Morse, M. 1909. The autotomy of the hydranth of *Tubularia*. *The Biological Bulletin*, 16, 172-182.
- Müller, W.A. & Leitz, T. 2002. Metamorphosis in the Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1755-1771.
- Nagao, Z. 1965. Studies on the development of *Tubularia radiata* and *Tubularia venusta* (Hydrozoa). *Publication of the Akkeshi Marine Biological Station*, 15, 9-35.
- Naylor, R.L., Williams, S.L. & Strong, D.R. 2001. Aquaculture a gateway for exotic species. *Science*, 294, 1655-1656.
- Nellis, P. & Bourget, E. 1996. Influence of physical and chemical factors on settlement and recruitment of the hydroid *Tubularia larynx*. *Marine Ecology Progress Series*, 140, 123-139.
- Nozawa, Y., Tanaka, K. & Reimer, J. D. 2011. Reconsideration of the surface structure of settlement plates used in coral recruitment studies. *Zoological Studies*, 50, 53-60.
- Olson, R.R. & McPherson, R. 1987. Potential vs. realized larval dispersal: fish predation on larvae of the ascidian *Lissoclinum patella* (Gottschaldt). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 110, 245-256.
- Pechenik, J.A. 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 269-297.
- Pechenik, J.A. 2006. Larval experience and latent effects metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology*, 46(3), 323-333.
- Petersen, K.W. 1990. Evolution and taxonomy in capitate hydroids and medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 100, 101-231.

- Pitt, K.A. 2000. Life history and settlement preferences of the edible jellyfish *Catostylus mosaicus* (Scyphozoa: Rhizostomeae). *Marine Biology*, 136, 269-279
- Potvin, C., Lechowicz, M.J. & Tardif, S. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology*, 71(4), 1389-1400.
- Purcell, J.E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85, 461-476.
- Pyefinch, K.A. & Downing, F.S. 1949. Notes on the general biology of *Tubularia larynx* Ellis & Solander. *Journal of the Marine Association of the United Kingdom*, 28, 21-43.
- Ritson-Williams, R., Paul, V.J., Arnold, S. N. & Steneck, R. S. 2009. Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis. Coral Reefs*, 29, 71-81.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S. & Legendre, L. 2009. Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proceedings of the Royal Society*, 276, 3053-3062.
- Rose, S.M. & Rose, F.C. 1941. The role of a cut surface in *Tubularia* regeneration. *Physiological Zoology*, 14(3), 328-343.
- Ross, K., Thorpe, J.P. & Brand, A.R. 2004. Biological control of fouling in suspended scallop cultivation. *Aquaculture*, 229, 99-116.
- Rosso, S. & Marques, A.C. 1995. Patterns of intertidal hydrozoan distribution along the coast of São Paulo State, Southeastern Brazil. In: *Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology*, pp. 415-422.
- Rupp, G.S. 2007. Cultivo da vieira *Nodipecten nodosus* em Santa Catarina: influência da profundidade, densidade e freqüência de limpeza. *Boletim Técnico da Epagri*, 135, 83pp.
- Schettini, C.A.F., Resgalla Jr, C. & Kuroshima, K.N. 1997. Avaliação da taxa de sedimentação na região de cultivo de moluscos na enseada da Armação de Itapocoroy SC. *Notas Técnicas da Facimar*, 1, 1-8.
- Schmidt, G.H. 1983. The hydroid *Tubularia larynx* causing 'bloom' of the ascidians *Ciona intestinalis* and *Ascidiella aspersa. Marine Ecology Progress Series*, 12, 103-105.
- Schuchert, P. 1996. The marine fauna of New Zealand: Athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 106, 1-160.
- Steinberg, M.S. 1955. Cell movement, rate of regeneration, and the axial gradient in *Tubularia*. *The Biological Bulletin*, 108(2), 219-234.
- Tardent, P. 1963. Regeneration in the Hydrozoa. *Biological Reviews*, 38, 293-333.
- Thiyagarajan, V. & Qian, P.Y. 2003. Effect of temperature, salinity and delayed attachment on development of the solitary ascidian *Styela plicata* (Lesueur). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 290, 133-146.

- Todd, C.D. 1998. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia*, 375/376, 1-21.
- Underwood, A.J. 1996. Experiments in ecology: Logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge.
- Watson, J.E. 1980. The identity of two tubularian hydroids from Australia with a description and observations on the reproduction of *Ralpharia*. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, 41, 53-63.
- Yamashita, K., Kawaii, S., Nakai, M. & Fusetani, N. 2003. Larval behavioral, morphological changes, and nematocyte dynamics during settlement of actinulae of *Tubularia mesembryanthemum*, Allman 1871 (Hydrozoa: Tubulariidae). *The Biological Bulletin*, 204, 256-269.
- Zar, J.H. 2009. Biostatistical Analysis. 5th ed. Prentice-Hall, New Jersey.
- Zintzen, V., Norro, A., Massin, C. & Mallefet, J. 2008a. Temporal variation of *Tubularia indivisa* (Cnidaria, Tubulariidae) and associated epizoites on artificial habitat communities in the North Sea. *Marine Biology*, 153, 405-420.
- Zintzen, V., Norro, A., Massin, C. & Mallefet, J. 2008b. Spatial variability of epifaunal communities from artificial habitat: Shipwrecks in the Southern Bight of the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76, 327-344.

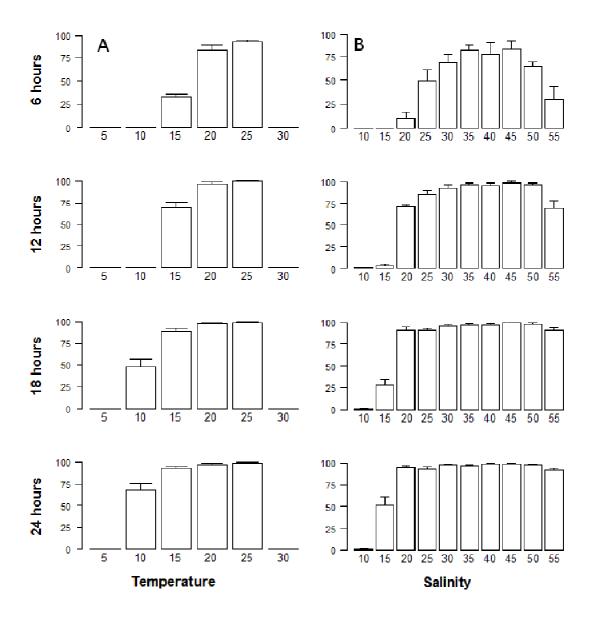


Figura 1. Assentamento das actínulas de *Acharadria crocea* em recipientes de cultivo ao longo de 24 horas de observação após início do experimento: (a) em função da temperatura; (b) em função da salinidade. As barras de erro indicam ± 1 EP.

Tabela 1. One-way ANOVA e resultado do Teste de Tukey para os teste de a) Temperatura, e b) Salinidade. O nível de significância foi ajustado pela correção de Bonferroni. Em seis e 12 horas do experimento detemperatura, as réplicas de 10 °C não obtiveram assentamento larval e não foram consideradas na análise. df= graus de liberdade, SS= sum of squares, MS= mean squares. Linhas pontilhadas indicam similaridade compartilhada por temperaturas ou salinidades não contíguas.

a) Efeito da temperatura (a 36‰)				Teste de Tukey								
6 horas	df 2	SS 1.32	MS 0.66	<i>F</i> 38.53**	1	0	15	20		25		
12 horas	2	0.56	0.28	26.68**	1	0	15	20		25		
18 horas	3	1.36	0.45	32.95**	1	0	15	20		25		
24 horas	3	0.62	0.20	13.28**	1	0	15	20		25		
b) Efeito da salinidade (a 20 °C)												
6 horas	df 8	SS 5.29	MS 0.66	<i>F</i> 12.41**	15	20	25 30	35	40	45	50	55
12 horas	8	5.74	0.71	50.73**	<u>15</u>	20	25 30	35	40	45	50	55
18 horas	8	3.21	0.40	33.93**	15	20	25 30	35	40	45	50	55
24 horas	8	1.62	0.20	17.87**	15	20	25 30	35	40	45	50	55

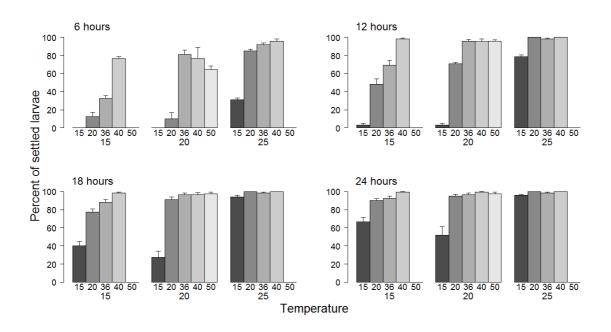


Figura 2. Porcentagem de assentamento das actínulas em recipientes de cultivo ao longo de 24 horas de observação após início do experimento, nas 15 combinações entre as temperaturas 15, 20 e 25 °C e salinidades 15, 20, 36, 40, 50 %o. As barras de erro equivalem a \pm 1 EP.

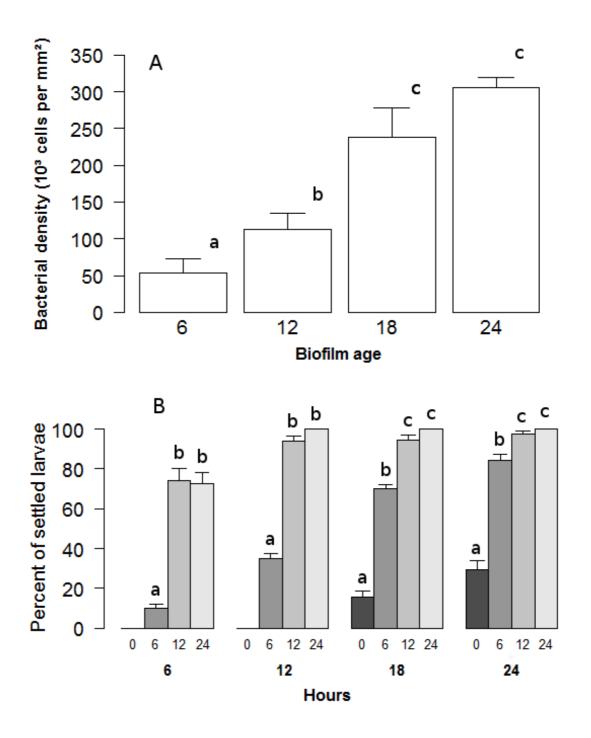


Figura 3. Assentamento das actínulas em recipientes de cultivo em função do biofilme bacteriano. a) Densidade de bactérias sobre o substrato PET em função da idade do biofilme, após 24 horas do início do experimento. b) Porcentagem de assentamento ao longo de 24 horas de observação, em função da idade do biofilme (0, 6, 12 e 24 horas). As letras sobre as barras são o resultado do teste de Tukey individuais para cada tempo de observação e indicam os grupos significativos. As barras de erro equivalem a ± 1 EP.

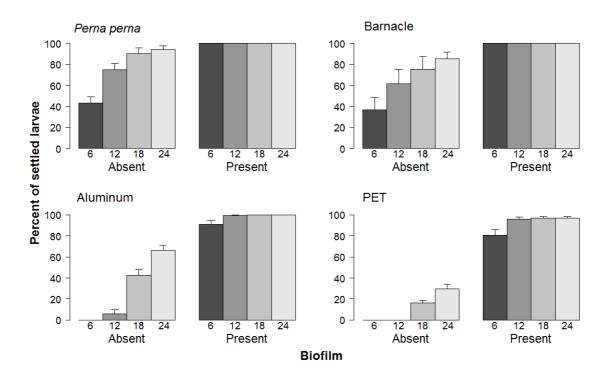


Figura 4. Porcentagem de assentamento das actínulas em recipientes de cultivo nos diferentes substratos, ao longo de 24 horas de observação após o início do experimento. O efeito do biofilme no assentamento também é mostrado (biofilme presente ou ausente). As barras de erro equivalem a ± 1 EP.

UMA ABORDAGEM INTEGRADA PARA A MODELAGEM ECOLÓGICA DA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL DE *Acharadria crocea* (Hydrozoa: Tubulariidae) no Atlântico Sul-Ocidental

RESUMO

A modelagem de nicho ecológico (MNE) é uma ferramenta utilizada para diversos propósitos em estudos ecológicos, desde a predição da distribuição de espécies até a elaboração de cenários de mudanças climáticas. Duas linhas de abordagem são comumente usadas no processo de modelagem: a mecanicista, que utiliza dados de tolerância ecofisiológica das espécies, obtidas experimentalmente; e a correlativa, que utiliza dados de ocorrência geográfica das espécies. O objetivo do trabalho é integrar as duas linhas de abordagem na análise da distribuição potencial do hidrozoário Acharadria crocea. Através da abordagem mecanicista, foi gerado um modelo de distribuição potencial com base em dados de tolerância ecofisiológica e assentamento das larvas actínulas, obtidos experimentalmente. Através da abordagem correlativa, foi gerado um mapa de distribuição utilizando o algoritmo de modelagem MAXENT, com base em registros de ocorrência de colônias adultas. Foi realizada a intersecção destes dois mapas, tomando-se a maior probabilidade de ocorrência da espécie em cada pixel do modelo, para estimar o potencial máximo de colonização da espécie. O mapa mecanicista mostrou amplo potencial de colonização de A. crocea para a costa do Brasil, enquanto o mapa correlativo gerou uma distribuição geográfica para a costa atlântica da América do Sul, similar à conhecida para a espécie. A intersecção dos dois modelos mostrou ampla capacidade de colonização de A. crocea, embora a análise possa ter superestimado a capacidade de colonização da espécie. O aprimoramento das técnicas de modelagem no ambiente marinho, bem como a aquisição de novas informações sobre a espécie – tanto dados ecofisiológicos quanto registros de ocorrência – permitirá refinar o modelo e alcançar previsões com elevados níveis de confiabilidade.

AN INTEGRATED APPROACH TO THE ECOLOGICAL NICHE MODELING OF THE POTENCIAL DISTRIBUTION OF THE *ACHARADRIA CROCEA* (HYDROZOA: TUBULARIIDAE) IN THE SOUTH-OCCIDENTAL ATLANTIC

Abstract. The ecological niche modeling (ENM) is a tool used to several purposes in ecological studies, from the species distribution prediction to the climate change scenario development. Two different approaches are usually used in the modeling process: the mechanistic, which uses ecophysiological species tolerance data, experimentally acquired; and the correlative, which uses geographical occurrence species data. The aim of this paper is to integrate both approaches in the analysis of potential distribution of the hydrozoan Acharadria crocea. Through the mechanistic approach a potential distribution model was developed based on ecophysiological tolerance data and actinulae larvae seating, experimentally acquired. Through the correlative approach a distribution map was developed using the modeling algorithm MAXENT, based on the adult colonies' occurrence data. An intersection of these two maps was made taking the greatest species occurrence probability in each model's pixel to estimate the maximum species colonization potential. The mechanistic map showed a great range of A. crocea 's potential colonization to Brazilian coastline while the correlative map generated a geographic distribution for South America's Atlantic coast, similar to the species known distribution. The intersection of both models showed great A. crocea 's colonization capacity even though the analysis may have overestimated the species colonization capacity. The improvement of modeling techniques in the marine environment as well as the acquisition of further information about the species – both ecophysiological and occurrence data – will allow the model to be refined and reach highly trustful predictions.

Introdução

A modelagem de nicho ecológico (MNE) é uma ferramenta que permite a caracterização da distribuição espacial de uma ou mais espécies (Guisan & Zimmerman 2000). Com base em um sistema de informações geográficas (SIG), a MNE combina dados biológicos e ambientais para a geração de mapas de distribuição potencial das espécies avaliadas. Tais modelos são úteis para diversos propósitos, como elaborar cenários de mudanças climáticas (Iverson & Prasad 1998, Peterson *et al.* 2002), auxiliar a amostragem de espécies raras (Guisan *et al.* 2006) e avaliar o potencial invasor de espécies exóticas (Peterson 2003, Ficetola *et al.* 2007).

A tarefa de modelar a distribuição de uma espécie, entretanto, não é um processo trivial. Podem ocorrer diversos erros durante o processo, uma vez que dificilmente é possível considerar ou reproduzir a complexidade dos sistemas naturais (Pearson & Dawson 2003). Para compensar esta lacuna, o avanço das técnicas computacionais, bem como a criação e melhoria das técnicas de análise, vêm aumentando a qualidade das abordagens, permitindo a construção de modelos ecológicos com níveis mais elevados de confiabilidade.

Há uma variedade de técnicas utilizadas para modelar a distribuição de uma espécie, desde o uso de equações matemáticas simples até algoritmos de modelagem mais complexos (Thuiller 2003, Özesmi & Mitsch 1997). Estas técnicas estão contidas em duas linhas de abordagens principais: a modelagem mecanicista e a correlativa.

Os modelos mecanicistas usam, em geral, dados de tolerância ecofisiológica das espécies na determinação de áreas habitáveis, tendo em conta estes parâmetros (Kearney & Porter 2009). Estes modelos baseiam-se no conceito do nicho fundamental das espécies, o qual consiste no conjunto de condições biofísicas sob a qual um determinado organismo ou população consegue persistir, desconsiderando-se fatores bióticos como predação e competição (como definido por Hutchinson 1957). Assim, apenas a influência dos fatores abióticos é considerada no processo de modelagem. Geralmente, os modelos mecanicistas abordam áreas geográficas mais extensas, uma vez que os efeitos dos fatores abióticos são mais pronunciados em uma escala macroespacial. Assim, os modelos mecanicistas, por exemplo, seriam os mais propícios para estudos de mudanças climáticas, já que presumidamente lidam com processos fisiológicos que serão diretamente afetados em alterações do cenário climático (Kearney & Porter 2004).

Os modelos correlativos, por sua vez, utilizam dados de ocorrência geográfica das espécies para estimar a distribuição potencial. Uma de suas principais vantagens

reside no fato de que, por refletirem a distribuição real e conhecida de uma determinada espécie, incorporam não apenas as condições biofísicas que atuam sobre esta espécie, como também todo o conjunto de interações bióticas (Soberón & Peterson 2005). Além disso, se baseiam em bancos de dados de fácil acesso, o que torna todo o processo de estudo mais rápido e menos dispendioso. A principal técnica utilizada nestes modelos são os algoritmos matemáticos (como por exemplo GARP, MAXENT, Redes Neurais Artificiais, entre outros) que utilizam uma série de regras que correlacionam os pontos de ocorrência real da espécies e os dados ambientais da área em questão fornecidos na análise (Lek & Guégan 1999, Stockwell & Peters 1999, Phillips *et al.* 2006). Em geral estes modelos são utilizados em escalas menores e não permitem a sua extrapolação a regiões além daquelas dos dados de origem (Kearney *et al.* 2008).

A fundamentação teórica e as técnicas de modelagem estão bem implementadas no ambiente terrestre, que concentra a maior parte dos estudos de modelagem ecológica da biodiversidade. Em contrapartida, estudos no ambiente marinho são incipientes, e seu arcabouço teórico está em desenvolvimento pela comunidade científica (Robinson et al. 2011). De fato, o ambiente marinho como um todo possui diversas lacunas de conhecimento se comparado ao ambiente terrestre, desde conhecimento taxonômico mais embasado até sobre os padrões biogeográficos de sua biodiversidade (Carr et al. 2003). A atenção dedicada aos estudos de modelagem no ambiente marinho aumentou mais recentemente, geralmente movida por propósitos conservacionistas. Os trabalhos realizados no ambiente marinho focam prioritariamente vertebrados, como peixes (Valavanis et al. 2008, Francis et al. 2005), aves (Trathan et al. 1998) e, principalmente, mamíferos (Kaschner et al. 2006, Panigada et al. 2008, Bailey & Thompson 2009, Embling et al. 2010). Os estudos enfocando o ambiente bentônico são raros (e.g. Ysebaert et al. 2002, Bourget et al. 2003). A modelagem ecológica das distribuições no ambiente marinho bentônico deveria ser uma prioridade, uma vez que diversas espécies bentônicas são reconhecidamente invasoras e alteram profundamente a dinâmica dos ecossistemas que habitam (Robinson et al. 2011).

Se considerarmos especificamente os cnidários, estudos de MNE só foram realizados para os bentônicos anêmonas-do-mar (Guinotte *et al.* 2006) e gorgônias-do-mar (Bryan & Metaxas 2007), além dos cubozoários planctônicos (Bentlage *et al.* 2009). Parte do filo Cnidaria apresenta um desafio adicional para o processo de MEN, uma vez que diversas espécies do grupo apresentam ciclos de vida complexos, alternando entre fases bentônicas e planctônicas, cada qual determinada por variáveis

abióticas e bióticas diferentes. Além disso, a fase planctônica está presumidamente relacionada a processos de dispersão destes organismos, o que complica o processo de modelagem uma vez que esta "dispersão" não está contemplada nas técnicas de modelagem (Pearson & Dawson 2003). Por isso, incorporar dados biológicos de ambas as fases, no caso de organismos que apresentem alternância de gerações, embora de dificuldade acentuada, pode enriquecer a qualidade dos modelos.

Acharadria crocea (L. Agassiz, 1862) é um hidrozoário colonial comum no litoral brasileiro, onde forma densas colônias na região entremarés de substratos consolidados. A espécie apresenta intensa reprodução assexuada por brotamento, e sexuada resultando em alta produção de larvas nos períodos mais frios do ano, fatores estes que a levam a uma condição de dominante na comunidade de substratos artificiais em determinadas regiões do Brasil (Migotto & Silveira 1987). Colônias de A. crocea são encontradas nos mais variados tipo de substrato, e seu transporte por navios já foi observado, o que a torna uma espécie potencialmente invasora (Schuchert 1996). No Atlântico Sul-Ocidental, A. crocea ocorre no Brasil desde o Espírito Santo até o Rio Grande do Sul (Migotto et al. 2002), no Uruguai e na Argentina, até a Terra do Fogo (A.C. Marques, com. pess.). As populações de Brasil e Argentina possuem similaridade morfométrica e morfológica, inclusive do cnidoma (Imazu 2008). É importante ressaltar que a família Tubulariidae, que inclui a espécie A. crocea, carece de revisão, e é possível que vários registros e espécies (incluindo A. crocea) sejam incorretos. Dadas as suas incertezas taxonômicas e o seu potencial invasor, a modelagem da distribuição de A. crocea sobre um conjunto definido de dados, o qual podemos atestar sua qualidade, pode auxiliar o conhecimento da biologia da espécie, da dinâmica de suas populações e o potencial de colonização e distribuição da espécie.

Com base no que foi exposto, o objetivo deste estudo é modelar a distribuição potencial da espécie *Acharadria crocea* considerando informações de tolerância fisiológica das suas larvas e registros de ocorrência das colônias adultas, buscando concatenar informações de ambientes diferentes para uma melhor compreensão da modelagem da biodiversidade no ambiente marinho.

MATERIAL E MÉTODOS

As camadas ambientais utilizadas na modelagem são provenientes da base de dados Bio-ORACLE e possuem 5' (9,2 Km) de resolução espacial (Tyberghein *et al*. 2011, disponível em http://www.oracle.ugent.be). Destes dados foram utilizadas apenas

as informações de temperatura máxima do período mais quente e temperatura mínima do período mais frio para a região atlântica da América do Sul, uma vez que a hipótese que a temperatura é a principal variável é bastante plausível, determinando os ciclos sazonais de *A. crocea*. Utilizamos dois conjuntos de dados biológicos independentes para a construção dos modelos de distribuição potencial: informações colhidas em laboratório sobre a tolerância ecofisiológica das larvas actínulas de *A. crocea* e registros de ocorrência das colônias adultas retirados de registros confirmados da literatura.

Os dados de tolerância fisiológica da larva foram obtidos experimentalmente (E.C. Bornancin & A.C. Marques, dados não publicados). As larvas foram submetidas a diferentes temperaturas e seu assentamento foi avaliado ao longo de 6 horas de observação. Dessa maneira, foi possível se determinar, em laboratório, os pontos extremos e ótimos de assentamento em função da temperatura da água. A partir destes dados foi ajustada uma regressão logística da família dos modelos lineares generalizados (GLM, do inglês 'Generalized Linear Models'). Esta regressão analisa a relação entre uma variável binária (neste caso, o assentamento da larva) e uma ou mais variáveis preditoras por meio de uma função logística de ligação, sob a equação logit $(p(x)) = b_0 + b_1 x + b_2 x^2$; onde p(x) é a probabilidade de assentamento larval em função de uma variável x (temperatura da água) e b_0 , b_1 , e b_2 são os parâmetros da regressão (estimados a partir dos dados), considerando os erros binomialmente distribuídos. Esta equação pode ser reescrita para que apresente os valores de probabilidade tabulados em uma escala de 0 a 1: $p(x) = (e^{(b0 + b1x + b2x^2)})/(1 + e^{(b0 + b1x + b2x^2)})$. O uso de regressões logísticas em estudos de distribuição das espécies é um método já consolidado na literatura (Guisan et al. 2002). A regressão foi ajustada no software R (versão 2.10.1, R Development Core Team 2009). Após o ajuste, a equação foi espacializada no software ArcMap® 9.2 (ERSI 2006) através da ferramenta 'Raster Calculator' da extensão 'Spatial Analyst'. As probabilidades de ocorrência preditas menores do que 50 % foram consideradas ausências.

Os registros de ocorrência das colônias adultas de *A. crocea* foram obtidos a partir da literatura, com checagem sobre sua confiabilidade, e são constituídos por 33 localidades ao longo da costa do Brasil, Uruguai e Argentina. Destes pontos, apenas 19 registros de colônias coletadas em meses frios foram utilizados, já que a espécie apresenta sazonalidade bem evidente, e no Brasil ocorre apenas durante o inverno e início da primavera (Tabela 1). Estes pontos foram então modelados em função da temperatura mínima do mês mais frio. Uma vez que a maioria das ocorrências é

proveniente de coletas em costões rochosos na linha de costa, região de transição entre o ambiente marinho e terrestre, muitos pontos caíram fora da área de abrangência dos dados ambientais. Dessa forma, todos os pontos de ocorrência foram reposicionados e georreferenciados para este estudo, respeitando sempre a distância máxima de 3 Km do ponto original. O algoritmo de modelagem utilizado nesta etapa foi o de Máxima Entropia, através do software Maxent (versão 3.3.3e, Phillips et al. 2006). Esse algoritmo foi considerado entre os mais eficientes em uma análise comparada recente (Elith et al. 2006). O Maxent é um algoritmo robusto, e gera modelos significativos a partir de apenas cinco pontos de ocorrência, embora estes modelos devam ser interpretados com cautela (Hernandez et al. 2006, Pearson et al. 2007). Foram geradas 10 partições aleatórias dos dados, utilizando-se 15 % para dados de teste e os 85 % restantes para a construção do modelo, sendo o modelo final constituído pela média dos 10 modelos gerados a partir destas partições. Os modelos foram então espacializados no software ArcMap®, e avaliados através da análise ROC ('Receiver operating characteristic'), observando-se a área abaixo da curva (AUC, do inglês 'Area Under the Curve') bem como em um teste de proporção binomial unicaudal. Assim como nos modelos gerados através de regressão logística, probabilidades abaixo de 50 % foram consideradas ausências. Não foi possível gerar modelos de distribuição potencial para o verão por falta de um número razoável de ocorrências em períodos mais quentes do ano.

A partir dos padrões das duas análises, realizamos também a intersecção dos modelos gerados para estimar a distribuição máxima potencial da espécie, uma vez que ambas as abordagens de modelagem desenvolvidas são independentes. Para isto, foi tomada a maior probabilidade de ocorrência de cada pixel dos modelos de distribuição potencial gerados no Maxent e por regressão logística, em um mapa concatenado com os dois padrões.

RESULTADOS

Experimentalmente, as larvas suportaram temperaturas de 15 a 25°C, o que levou ao ajuste da regressão para os dados de tolerância das larvas de *A. crocea* (Figura 1). A partir destes dados de tolerância, dois modelos ecofisiológicos foram gerados, representando inverno e verão, respectivamente.

O modelo de distribuição potencial das larvas no inverno mostra probabilidades de ocorrência maiores que 60% em praticamente toda a costa brasileira, sendo que a

região compreendida entre o Espírito Santo e Paraná apresentou probabilidades de ocorrência maiores que 90% (Figura 2). Segundo este modelo, as larvas teriam probabilidade de assentar menores que 50 % ao sul da Lagoa dos Patos. O modelo de distribuição potencial das larvas no verão, ao contrário, mostra um cenário de pouca sobrevivência das larvas na costa do Brasil, com taxas de assentamento/sobrevivência altas apenas para a região do Rio de Janeiro e Espírito Santo e do centro de Santa Catarina até o Rio Grande do Sul (Figura 3). Ainda neste modelo, houve predições de mais de 90% de assentamento larval do Uruguai até a região da campanha Oca Balda (Genzano *et al.* 1991) na Argentina, excetuando-se a região do Rio da Prata.

O modelo gerado pelo Maxent apresentou um valor de AUC 0.912 e foi significativo no teste externo de proporções binomiais (p>0.05). O modelo previu menores valores de probabilidade de ocorrência para as colônias adultas do que os modelos anteriores, não excedendo a cerca de 70 % de adequabilidade (Figura 4). Segundo este modelo, *A. crocea* é capaz de ocupar continuamente a região desde o Espírito Santo até a Baía Blanca na Argentina. Os maiores valores preditos ocorreram do centro-sul do Estado de Santa Catarina até o sul do Rio Grande do Sul.

A intersecção dos modelos de tolerância das larvas e o gerado pelo Maxent com os registros de ocorrência das colônias adultas no inverno previu a ocorrência de *A*. *crocea* no inverno desde o norte do Brasil até o Golfo San Matías na Argentina, com as maiores probabilidades (> 90%) na região entre o Espírito Santo e o Paraná (Figura 5).

DISCUSSÃO

Os modelos e a biologia de Acharadria crocea

O modelo de distribuição potencial das larvas actínulas de *A. crocea* utilizando os dados de temperatura mínima, ou seja, a menor temperatura registrada para o inverno, indicou a probabilidade de assentamento para toda a costa brasileira, exceto os extremos sul e norte, nos quais a probabilidade fica abaixo de 50%. Probabilidades altas, maiores que 90%, ocorreram apenas do Espírito Santo ao Paraná. Entretanto, é importante ressaltar que esta predição não se relaciona diretamente à distribuição das colônias adultas, mas sim demonstra o potencial de colonização das larvas, principalmente na estação em que a espécie apresenta maior pico reprodutivo no Brasil (Migotto & Silveira 1987, obs. pess.).

Ainda em relação à distribuição potencial das larvas, o modelo de predição mostrou-se geograficamente amplo, estendendo-se a regiões além da distribuição real e atual da espécie no inverno, que está limitada setentrionalmente ao Estado do Espírito Santo (Migotto *et al.* 2002). Esta incongruência entre a área predita e a área real pode estar relacionada a outros fatores não contemplados no modelo e que podem limitar a presença da larva, como por exemplo turbidez da água, disponibilidade de substrato e predação na coluna d'água, resultando nesta ampla predição em sua distribuição potencial (Buckley *et al.* 2010).

Biologicamente, o fato da temperatura da água no inverno não ser limitante à ocorrência das larvas, ocasionando sua alta predição em locais ao norte da distribuição real conhecida da espécie, indica que estas larvas actínulas possuem uma tolerância a temperaturas da água mais altas que as expressas pelas colônias adultas, e que uma colonização eventual destas áreas seria possível. O modelo indica também a ausência de assentamento e sobrevivência das larvas para a Argentina e Uruguai durante o inverno, devido às temperaturas baixas insuportáveis para as actínulas. É interessante notar que, embora haja uma redução da abundância da espécie durante esta estação, ela se mantém presente nos costões da Argentina durante o inverno, inclusive produzindo larvas (Genzano 1994). Embora haja uma incoerência aparente, em que o modelo erraria sobre a incapacidade das larvas de sobreviver nestas regiões no inverno, ressaltamos que o fato de existirem colônias não significa que estas se desenvolveram a partir das larvas de inverno, havendo ainda a hipótese de que elas sejam formas de vida mais resistentes, eventualmente desenvolvidas de larvas assentadas no verão.

O modelo de distribuição potencial das larvas em relação à temperatura máxima, ou seja, durante o verão, indicou baixa sobrevivência das larvas para o Brasil, exceto pela faixa de ressurgência na região do Estado Rio de Janeiro. De fato, *A. crocea* não ocorre no verão, e o declínio das populações na costa brasileira pode ser devido não apenas às baixas tolerâncias das colônias adultas em relação às temperaturas mais altas, mas também à baixa capacidade larval de assentar e sobreviver nesta estação. Os modelos previram maior sobrevivência das larvas para o litoral uruguaio e argentino, o que realmente ocorre. Na Argentina, *A. crocea* apresenta picos de abundância no verão, estação em que a espécie apresenta também seus picos reprodutivos (Genzano 1994).

De maneira global, há duas hipóteses para explicar a recolonização de *A. crocea* no inverno, após desaparecer completamente durante o verão: (1) as larvas provenientes das populações Argentinas seriam transportadas para o norte na estação favorável no

Brasil, ocasionando a recolonização; e (2) fragmentos das colônias permanecem em estágios latentes no ambiente, desenvolvendo-se quando do retorno das condições favoráveis (Boero *et al.* 1986). A dinâmica de correntes marinhas da costa da América do Sul não favorece a primeira hipótese, uma vez que a Corrente do Brasil é predominante durante o verão, e mantém as águas costeiras muito aquecidas, fornecendo uma barreira para a dispersão das larvas que viriam do sul. Já no inverno, a convergência da Corrente do Brasil com a Corrente das Malvinas se dá mais ao norte do que no verão (Saraceno *et al.* 2004) porém, esta é a época que as colônias estão menos reprodutivas na Argentina, igualmente diminuindo o potencial de recolonização. Além disso, a ausência de substratos consolidados ao longo de uma extensa área no Estado do Rio Grande do Sul oferece uma barreira adicional ao transporte das larvas actínulas, que não apresentam vida longa no plâncton (Todd 1998). Assim, a hipótese de que tecidos de *A. crocea*, seja de larvas ou de colônias desenvolvidas, permanecem no ambiente na forma de estágios de resistência em dormência é bastante plausível, mesmo que este processo não tenha sido documentado na espécie (Petersen 1990).

Em suma, embora os modelos gerados de distribuição potencial das larvas tenham sido estatisticamente significativos, as incongruências encontradas em relação à distribuição real da espécie podem ser explicadas por dois motivos: (a) a larva apresenta uma amplitude de tolerância à temperatura da água diferente das colônias adultas; (b) a modelagem envolveu apenas a temperatura da água, e diversas outras variáveis poderiam afetar e limitar o assentamento e a sobrevivência das larvas.

As diferentes abordagens em MNE no estudo de Acharadria crocea

Há diversas críticas ao uso de modelos mecanicistas. Alguns autores afirmam que modelos ecofisiológicos (que se enquadram nos modelos mecanicistas) não são práticos por requererem dados experimentais em abundância (Crozier & Dwyer 2006). Além disso, em algumas situações (como parece ser o caso deste estudo), a abordagem ecofisiológica gera modelos muito amplos, o que os torna pouco informativos (Therriault & Herborg 2008). Uma vez que é impossível contemplar todos os fatores delimitando o nicho fundamental, a inferência principal em modelos ecofisiológicos é a identificação de áreas fora do nicho fundamental, ou seja, áreas impossíveis para o organismo sobreviver (Kearney *et al.* 2008). Apesar disso, diversos autores defendem a importância de modelos mecanicistas, já que a maior parte dos problemas gerados pelos

modelos pode ser resolvida através da seleção de dados de boa qualidade (ver Hodkinson 1999, Peterson 2001).

A abordagem correlativa, por outro lado, é bem consolidada na literatura, principalmente a utilização do método Maxent (Elith et al. 2006, Giovanelli et al. 2008, Phillips & Dudík 2008). A utilização de registros de ocorrência faz desta abordagem uma das mais práticas, já que os dados necessários para a sua construção são facilmente obtidos. Ressaltamos, entretanto, que ainda há poucos dados ambientais e de baixa precisão para o ambiente marinho, o que compromete análises mais detalhadas. A consequência dessa ausência de dados é a falha na predição em ambientes complexos, como baías e estuários, por estes possuírem condições muito distintas e variáveis em relação a áreas adjacentes (Ready et al. 2010), como por exemplo variações acentuadas de salinidade. De fato, os dados ambientais disponíveis atualmente para o ambiente marinho não conseguem reproduzir a variabilidade intrínseca destes ambientes, causando perda de informação. Isto pode ser particularmente importante para espécies como A. crocea, que possui uma distribuição restrita em baías e estuários (J. Bardi, com. pess.). Embora A. crocea possua uma alta tolerância à salinidade da água, experimentos em laboratório mostraram que as larvas não conseguem assentar em salinidades menores do que 20 ppm (E.C. Bornancin & A.C. Marques, dados não publicados). Além disso, a sazonalidade marcada de A. crocea apresenta, também, um impasse para a modelagem de sua distribuição potencial, uma vez que as populações apresentam dinâmicas muito diferentes ao longo da costa da América do Sul. Comparativamente, para os ambientes terrestres há diversas camadas ambientais disponíveis, com melhor precisão, o que permite a utilização de diversas variáveis no processo de modelagem. Mesmo assim, o modelo gerado pelo Maxent para a distribuição de A. crocea em relação aos seus registros de ocorrência no inverno gerou uma distribuição similar à conhecida (cf. Migotto et al. 2002). Isso corrobora a importância da temperatura como o principal fator que determina sua ocorrência, mas não acaba com a necessidade de correlações com outros fatores ambientais que poderiam modular a ocorrência da espécie (como turbidez da água e disponibilidade de substrato), fatores estes sem camadas de informação em SIG disponíveis. Divergências em relação ao modelo gerado a distribuição conhecida da espécie podem também serem devidas à escassez de registros de ocorrência, que pode gerar incertezas estatísticas no modelo (Araújo & Guisan 2006).

Nos últimos anos, houve a tentativa de integrar as duas abordagens – correlativa e mecanicista – para gerar melhores predições (Kearney & Porter 2009). Esta é uma possibilidade que se baseia na premissa de que linhas de evidência independentes dão mais robustez à predição (Kearney et al. 2010). Modelos mecanicistas e correlativos respondem a diferentes questões e, nesse sentido, devem ser compreendidos como complementares, e não como técnicas alternativas (Kearney & Porter 2004). Neste contexto, neste estudo buscamos não apenas retirar informação de ambas as abordagens, mas também associar os mapas de forma a prever a distribuição potencial de A. crocea levando em consideração o potencial de ambos os estágios de vida, importantes para o fechamento do ciclo da espécie como um todo. Daí nossa proposta da intersecção entre os modelos, que diz respeito ao potencial de distribuição da espécie se houver condições ótimas para a sua ocorrência (Figura 5). Esta intersecção resultante não aumenta ou diminui a probabilidade de ocorrência da espécie, mas amplia sua distribuição potencial, de maneira mais realista. Embora este modelo integrado de intersecção demonstre um potencial hipotético, principalmente pela ampla distribuição predita para as larvas, ele ainda não reflete a distribuição real conhecida de A. crocea. Biologicamente, ainda que a larva possa sobreviver em menores latitudes, obviamente as colônias adultas não conseguem – daí também a necessidade da abordagem integrada dos dois modelos.

Em geral, a modelagem correlativa dá a informação de nicho realizado, locais onde os fatores ambientais permitem que a espécie esteja. A modelagem do nicho fundamental da larva incorporou, neste cenário, uma informação importante na distribuição da espécie: aspectos do seu potencial dispersivo. Embora não haja, na literatura, dados de deslocamento larval, é patente a possibilidade de dispersão por parte das colônias, na forma de "rafting" ou "fouling". Este tipo de informação pode ser especialmente útil em casos de bioinvasão, uma vez que o potencial de dispersão da espécie introduzida é um fator importante no processo de colonização de um novo ambiente (Carlton 1996, Ruiz *et al.* 2000).

Por sua vez, o modelo ecofisiológico, embora possa apresentar falhas (seja por falta de dados da ecofisiologia da espécie ou pela falta de variáveis ambientais relevantes), dá indicações de onde pode ocorrer o assentamento com sucesso, ao menos em relação à temperatura da água. À medida em que este modelo seja refinado com novas informações, espera-se uma capacidade de predição mais qualificada.

O estudo da modelagem da biodiversidade de espécies marinhas desenvolve-se progressivamente, apesar das dificuldades em trabalhar neste ambiente. Espécies que

possuem problemas taxonômicos ou ciclos sazonais de ocorrência, como *Acharadria crocea*, se apresentam como desafios à modelagem de distribuição potencial. Os modelos apresentados neste estudo confirmaram a distribuição conhecida da espécie, embora tenham se mostrado amplos em relação aos limites distribucionais ao norte da América do Sul. O aprimoramento de novas técnicas de modelagem no ambiente marinho, bem como a aquisição de novos dados sobre a biologia, fisiologia e biogeografia da espécie, permitirá refinar os parâmetros do modelo, gerando predições com maiores níveis de precisão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, M.B. & Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33, 1677-1688.
- Bailey, H. & Thompson, P. 2009. Using marine mammal habitat modelling to identify priority conservation zones within a marine protected area. *Marine Ecology Progress Series*, 378, 279-287.
- Bentlage, B., Peterson, A.T. & Cartwright, P. 2009. Inferring distributions of chirodropid box-jellyfishes (Cnidaria: Cubozoa) in geographic and ecological space using ecological niche modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 121-133.
- Boero, F., Balduzzi, A., Bavestrello, G., Caffa, B. & Vietti, R.C. 1986. Population dynamics of *Eudendrium glomeratum* (Cnidaria: Anthomedusae) on the Portofino Promontory (Ligurian Sea). *Marine Biology*, 92, 81-85.
- Bourget, E., Ardisson, P.L., Lapointe, L. & Daigle, G. 2003. Environmental factors as predictors of epibenthic assemblage biomass in the St. Lawrence system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57, 641-652.
- Bryan, T. & Metaxas, A. 2007. Predicting suitable habitat for deep-water gorgonian corals on the Atlantic and Pacific Continental margins of North America. *Marine Ecology Progress Series*, 330, 113-126.
- Buckley, L.B., Urban, M.C., Angilletta, M.J., Crozier, L.G., Rissler, L.J. & Sears, M.W. 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecology Letters*, 13, 1041-1054.
- Carlton, J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78, 97-106.
- Carr, M.H., Neigel, J.E., Estes, J.A., Andelman, S., Warner, R.R. & Largier, J.L. 2003. Comparing marine and terrestrial ecosystems: implications for the design of coastal marine reserves. *Ecological Applications*, 13, 90-107.

- Crozier, L. & Dwyer, G. 2006. Combining population-dynamic and ecophysiological models to predict climate-induced insect range shifts. *The American Naturalist*, 168(6), 853-866.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J., Townsend P.A., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129-151.
- Embling, C.B., Gillibrand, P.A., Gordon, J., Shrimpton, J., Stevick, P.T. & Hammond, P.S. 2010. Using habitat models to identify suitable sites for marine protected areas for harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *Biological Conservation*, 143, 267-279.
- Ficetola, G.F., Thuiller, W. & Miaud, C. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13, 476-485.
- Francis, M.P., Morrison, M.A., Leathwick, J., Walsh, C. & Middleton, C. 2005. Predictive models of small fish presence and abundance in northern New Zealand harbours. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 419-435.
- Genzano, G.N., Cuartas, E. & Excoffon, A. 1991. Porifera y Cnidaria de la campaña Oca Balda 05/88. *Thalassas*, 9, 63-78.
- Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., & Alexandrino, J. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions*, 10, 585-590.
- Guinotte, J.M., Bartley, J.D., Iqbal, A., Fautin, D.G. & Buddemeier, R.W. 2006. Modeling habitat distribution from organism occurrences and environmental data: case study using anemonefishes and their sea anemone hosts. *Marine Ecology Progress Series*, 316, 269-283.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N.G., Lehmann, A. & Zimmermann, N.E. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology*, 20(2), 501-511.
- Guisan, A., Edwards, T.C. & Hastie, T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157, 89-100.

- Haddad, M.A. 1992. Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) de costões rochosos do litoral sul do Estado do Paraná. Tese de Doutoramento, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L. & Albert, D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29, 773-785.
- Hodkinson, I.D. 1999. Species response to global environmental change or why ecophysiological models are important: a reply to Davis *et al. Journal of Animal Ecology*, 68, 1259-1262.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Imazu, M.A. 2008. Caracterização taxonômica e morfométrica de espécies de Medusozoa (Cnidaria) do sul da América: uma análise comparada de materiais do Brasil e da Argentina. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 103p.
- Iverson, L.R. & Prasad, A.M. 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the Eastern United States. *Ecological Monographs*, 68(4), 465-485.
- Kaschner, K., Watson, R., Trites, A.W. & Pauly, D. 2006. Mapping world-wide distributions of marine mammal species using a relative environmental suitability (RES) model. *Marine Ecology Progress Series*, 316, 285-310.
- Kearney, M. & Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12, 334-350.
- Kearney, M. & Porter, W.P. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85(11), 3119-3131.
- Kearney, M., Phillips, B.L., Tracy, C.R., Christian, K.A., Betts, G. & Porter, W.P. 2008. Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*, 31, 423-434.
- Kearney, M.R., Wintle, B.A. & Porter, W.P. 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, 3, 203-213.
- Lek, S. & Guégan, J.F. 1999. Artificial neural networks as a tool in ecological modelling, an introduction. *Ecological Modelling*, 120, 65-73.
- Marques, A.C. & Migotto, A.E. 2004. Hidrozoários (Cnidaria) marinhos bentônicos da Estação Ecológica Juréia-Itatins. In Ambiente, Flora e Fauna da Estação Ecológica Juréia-Itatins. Eds. Marques, O.A.V. & Duleba, W. Holos, Ribeirão Preto, pp. 170-176.

- Migotto, A.E. & Silveira, F.L. 1987. Hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) do litoral sudeste e sul do Brasil: Halocordylidae, Tubulariidae e Corymorphidae. *Iheringia*, 66, 95-115.
- Migotto, A.E. 1996. Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids. *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 306, 1-125.
- Migotto, A.E., Marques, A.C., Morandini, A.C. & Silveira, F.L. 2002. Checklist of the Cnidaria Medusozoa of Brazil. *Biota Neotropica*, 2, 1-31.
- Özesmi, U. & Mitsch, W.J. 1997. A spatial habitat model for the marsh-breeding redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus* L.) in coastal Lake Erie wetlands. *Ecological Modelling*, 101, 139-152.
- Panigada, S., Zanardelli, M., Mackenzie, M., Donovan, C., Melin, F. & Hammond, P. 2008. Modeling habitat preferences for fin whales and striped dolphins in the Pelagos. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3400-3412.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361-371.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102-117.
- Petersen, K.W. 1990. Evolution and taxonomy in capitate hydroids and medusae (Cnidaria: Hydrozoa). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 100, 101-231.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic range based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103, 599-605.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419-433.
- Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R.H. & Stockwell, D.R.B. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416, 626-629.
- Phillips, S.J. & Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161-175.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.

- Ready, J., Kaschner, K., South, A.B., Eastwood, P.D., Rees, T., Rius, J., Agbayanie, E., Kullander, S. & Froese, R. 2010. Predicting the distributions of marine organisms at the global scale. *Ecological Modelling*, 221(3), 467-478.
- Robinson, L.M., Elith, J., Hobday, A.J., Pearson, R.G., Kendall, B.E., Possingham, H.P. & Richardson, A.J. 2011. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, InPress.
- Ruiz, G.M., Fofonoff, P.W., Carlton, J.T., Wonham, M.J. & Hines, A.H. 2000. Invasion of coastal marine communities: apparent patterns, processes, and biases. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 481-531.
- Saraceno, M., Provost, C., Piola, A.R., Brava, J. & Gagliardini, A. 2004. Brazil Malvinas Frontal System as seen from 9 years of advanced very high resolution radiometer data. *Journal of Geophysical Research*, 109, 1-14.
- Schuchert, P. 1996. The marine fauna of New Zealand: athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa). Ed.: D.P. Gordon, Wellington: New Zealand Oceanographic Institute, 159p.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Stockwell, D. & Peters, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13(2), 143-158.
- Therriault, T.W. & Herborg, L.M. 2008. Predicting the potential distribution of the vase tunicate *Ciona intestinalis* in Canadian waters: informing a risk assessment. *ICES Journal of Marine Science*, 65(5), 788-794.
- Thuiller, W. 2003. BIOMOD optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9, 1353-1362.
- Todd, C.D. 1998. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia*, 375/376, 1-21.
- Trathan, P., Murphy, E., Croxall, J. & Everson, I. 1998. Use of at-sea distribution data to derive potential foraging ranges of macaroni penguins during the breeding season. *Marine Ecology Progress Series*, 169, 263-275.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F. & Clerck, O.D. 2011. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*. In Press.
- Valavanis, V.D., Pierce, G.J., Zuur, A.F., Palialexis, A., Saveliev, A., Katara, I. & Wang, J. 2008. Modelling of essential fish habitat based on remote sensing, spatial analysis and GIS. *Hydrobiologia*, 612, 5-20.

Ysebaert, T., Meire, P., Herman, P.M. & Verbeek, H. 2002. Macrobenthic species response surfaces along estuarine gradients: prediction by logistic regression. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 79-95.

Tabela 1. Registros de ocorrência de *Acharadria crocea* para o inverno do Atlântico Sul-Ocidental utilizados na modelagem de distribuição potencial no Maxent.

Localidade	Latitude	Longitude	Referência
St. 71, Campaña Oca Balda, Argentina	-43.736311	-64.966014	Genzano et al., 1991
Matinhos, PR, Brasil	-25.818570	-48.527400	Haddad, 1992
Ilha do Saí, PR, Brasil	-25.976679	-48.588915	Haddad, 1992
Caiobá, PR, Brasil	-25.851709	-48.531056	Haddad, 1992
Praia das Vacas, São Vicente, SP, Brasil	-23.974904	-46.386712	Imazu, 2008
Praia da Saudade, Itanhaém, SP, Brasil	-24.240906	-46.807295	Imazu, 2008
Peruíbe, SP, Brasil	-24.339834	-47.000325	Imazu, 2008
Cananéia, SP, Brasil	-25.020265	-47.923411	Imazu, 2008
Ilha do Mel, PR, Brasil	-25.573823	-48.310721	Imazu, 2008
Itapoá, Itapema, SC, Brasil	-26.066245	-48.560578	Imazu, 2008
Penha, SC, Brasil	-26.779789	-48.614868	Imazu, 2008
Guarauzinho, Peruíbe, SP, Brasil	-24.385375	-47.008930	Marques & Migotto, 2003
Parnapuã, Peruíbe, SP, Brasil	-24.403932	-46.997938	Marques & Migotto, 2003
Barra do Una, Peruíbe SP, Brasil	-24.490453	-47.049841	Marques & Migotto, 2003
Praia da Cal, Torres, RS, Brasil	-29.396561	-49.719746	Migotto & Silveira, 1987
Tramandaí, RS, Brasil	-30.006936	-50.089417	Migotto & Silveira, 1987
Píer da Petrobras, São Sebastião, SP, Brasil	-23.789187	-45.385039	Migotto, 1996
Ponta do Jarobá, São Sebastião, SP, Brasil	-23.841301	-45.443664	Migotto, 1996
Praia de Calhetas, São Sebastião, SP Brasil	-23.834880	-45.444712	Migotto, 1996

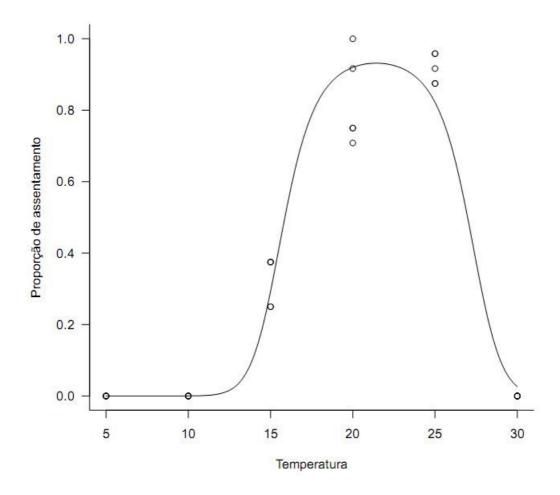


Figura 5. Ajuste da regressão logística da proporção de assentamento das larvas de *Acharadria crocea* em função da temperatura da água. A função de ligação utilizada foi a logit.

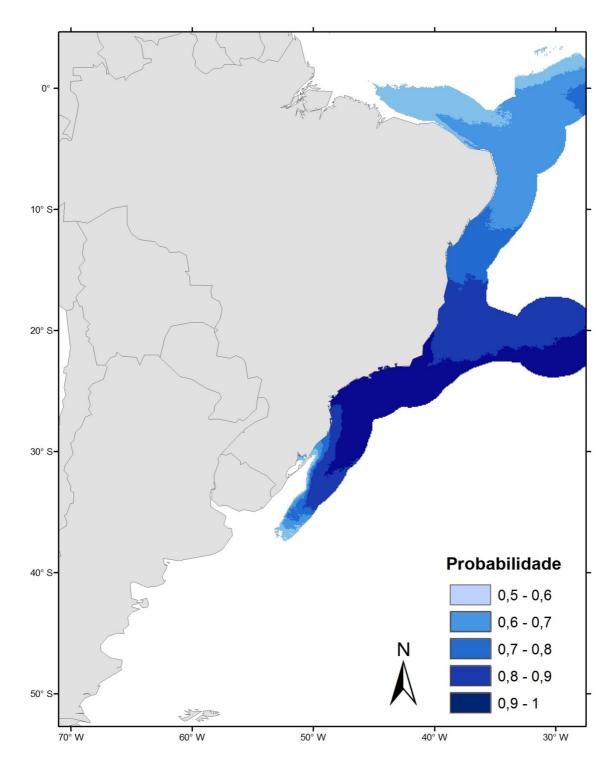


Figura 6. Distribuição potencial das larvas actínulas de *Acharadria crocea* para a costa da América do Sul, modelada em função da temperatura mínima do mês mais frio. Probabilidades menores que 50% foram consideradas ausências.

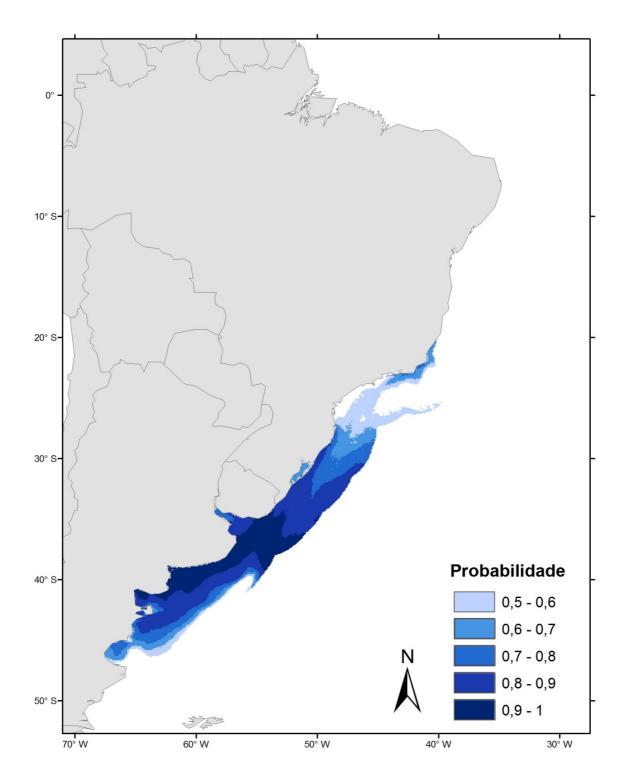


Figura 7. Distribuição potencial das larvas actínulas de *Acharadria crocea* para a costa da América do Sul, modelada em função da temperatura máxima do mês mais quente. Probabilidades menores que 50% foram consideradas ausências.

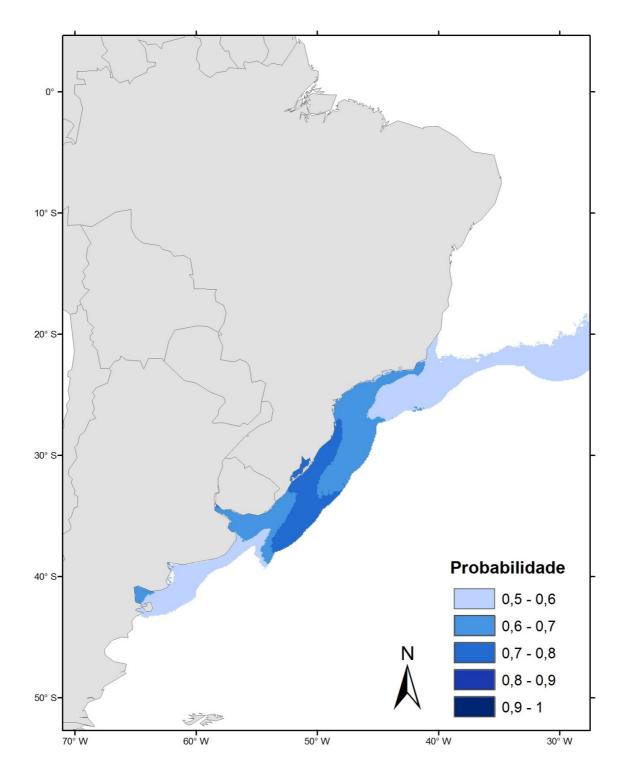


Figura 8. Distribuição potencial de *Acharadria crocea* para a costa da América do Sul, modelada em função da temperatura mínima do mês mais frio, utilizando os 19 dados de registros de ocorrência de colônias adultas no inverno para o Brasil e Argentina. O algoritmo de modelagem utilizado foi o Maxent. Probabilidades menores que 50% foram consideradas ausências.

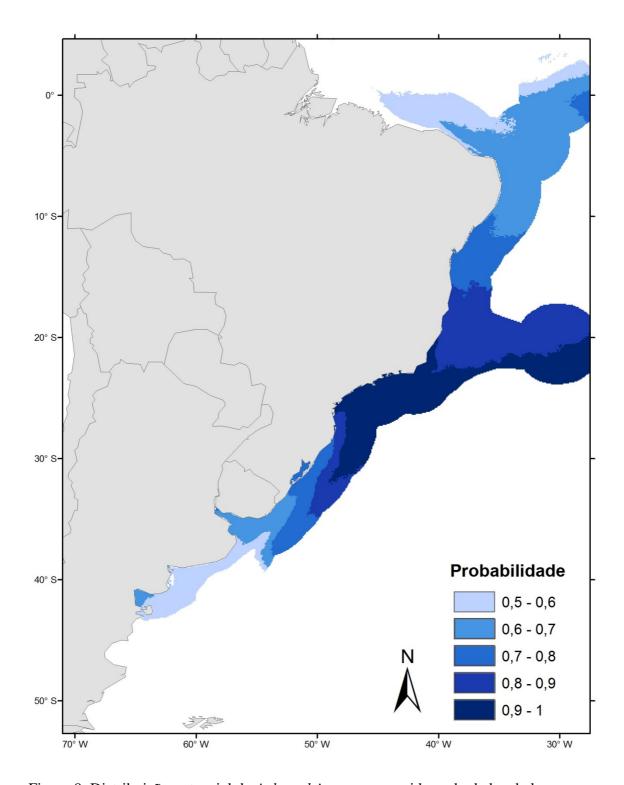


Figura 9. Distribuição potencial de *Acharadria crocea* considerando dados de larvas actínulas e colônias. O mapa foi gerado através da intersecção de ambos os modelos de tolerância, i.e., das larvas no inverno e dos registros de ocorrência das colônias adultas gerado pelo Maxent, tomando-se a maior probabilidade de cada pixel do modelo. Probabilidades menores que 50% foram consideradas ausências.

CONCLUSÕES

Os experimentos de tolerância ecofisiológica de *Acharadria crocea* mostraram que as larvas actínulas possuem uma alta tolerância a variações de salinidade e esta variável, portanto, não é limitante para o seu assentamento. Em relação à temperatura da água, as larvas não foram capazes de assentar em temperaturas menores do que 10° C e maiores do que 25° C. Esta faixa ainda pode ser considerada ampla, uma vez que a temperatura mínima ao sul do Brasil é de aproximadamente 15° C e a máxima pode chegar a 29° C . Considerando a atual distribuição da espécie e sua ausência, tanto em estuários quanto em latitudes menores, pode-se supor que as larvas apresentam uma tolerância ecofisiológica a temperatura e salinidade maior que a dos adultos. As larvas foram capazes de assentar em todos os substratos testados – carapaças de cracas e mexilhões, fragmentos de PET e alumínio – sendo o assentamento significativamente facilitado pela presença de biofilme bacteriano.

A distribuição potencial gerada para A. crocea mostrou, similarmente, grande potencial de colonização da espécie. O mapa gerado através de regressão logística usando dados de tolerância ecofisiológica das larvas acusou colonização potencial de toda costa brasileira, embora a análise possa ter superestimado a capacidade de assentamento nestes locais uma vez que apenas os dados ambientais de temperatura foram considerados. O mapa gerado através do algoritmo Maxent gerou predições muito similares às da atual distribuição da espécie, ainda que utilizando registros de ocorrência restritos, confirmando a robustez desta ferramenta de modelagem também para o ambiente marinho. A integração da informação de ambos os estágios do ciclo de vida na análise da distribuição potencial das espécies oferece uma nova perspectiva para o estudo da distribuição potencial de organismos marinhos bentônicos. A integração dos mapas gerados por ambas as abordagens de modelagem mostrou grande potencial de distribuição para A. crocea, o que era esperado uma vez que a espécie apresenta alta capacidade de colonização. Dadas as suas características de alta tolerância ecofisiológica, comportamento generalista na colonização do substrato, aliada as suas estratégias de ampla reprodução sexuada e assexuada da espécie e potencial invasor, conclui-se que Acharadria crocea é uma espécie importante na dinâmica de comunidades marinhas bentônicas e demanda maior atenção em sistemas costeiros naturais.