UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA AMBIENTAL

FABIANA TAVARES MOREIRA

Subsídios para o zoneamento marinho do litoral norte do Estado de São Paulo: um estudo do sucesso do assentamento larval de decápodos costeiros

São Paulo 2006

FABIANA TAVARES MOREIRA

Subsídios para o zoneamento marinho do litoral norte do Estado de São Paulo: um estudo do sucesso do assentamento larval de decápodos costeiros

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciência Ambiental da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciência Ambiental

Área de concentração: Ciência Ambiental Orientador: Prof. Dr. Joseph Harari Co-orientador: Prof. Dr. Augusto Alberto

Valero Flores

São Paulo 2006 AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR AQULQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Ficha catalográfica preparada pelo Serviço de Biblioteca e Documentação do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo

Moreira, Fabiana Tavares.

Subsídios para o zoneamento marinho do litoral norte do Estado de São Paulo: um estudo do sucesso do assentamento larval de decápodos costeiros / Fabiana Tavares Moreira; orientador Dr. Joseph Harari, co-orientador Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores. – São Paulo, 2006.

109 f.: il.

=

Dissertação (mestrado)PROCAM/ USP -

Orient.: Harari, Joseph

Co-orient.: Flores, Augusto Alberto valero

- 1. Crustacea 2. Migração vertical 3. Zoneamento costeiro 4. Assentamento 5. Larvas
- 6. Transporte larval I. Título.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Fabiana Tavares Moreira

Subsídios para o zoneamento marinho do litoral norte do Estado de São Paulo: um estudo do sucesso do assentamento larval de decápodos costeiros

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciência Ambiental da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciência Ambiental

Área de concentração: Ciência Ambiental

	Α	pı	٠ ٥١	/a	do	Ое	m	:
--	---	----	-------------	----	----	----	---	---

Banca Examinadora

Prof. Dr.	
	Assinatura
Prof. Dr	
Instituição:	Assinatura
Prof. Dr.	
Instituição:	Assinatura
Prof. Dr	
	Assinatura
Prof. Dr	
Instituição:	Assinatura

Dedico esta dissertação aos meus pais Bette Flohr e Marco Aurélio que me ensinaram, com muito amor, a agir com honestidade e sinceridade, sempre me incentivando na realização dos meus sonhos.

À minha irmã Claudia por me ensinar desde cedo a importância de compartilhar, entendendo que as pessoas são diferentes e pela certeza de uma amizade verdadeira e forte que vem crescendo com nossa maturidade.

À Damasia dos Santos Santana pelos anos de amizade e dedicação e por me ensinar a beleza das coisas simples.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores, que além de um excelente orientador, se mostrou uma pessoa íntegra e sincera, e me mostrou que com persistência e muita dedicação, podemos realizar todos os nossos objetivos. Agradeço, acima de tudo por sua amizade, dedicação, confiança, incentivo e pelas oportunidades de aprendizado.

Ao Prof. Dr. Joseph Harari pela confiança, aprendizado e incentivo. À Vanilde Ferreira de Oliveira por toda atenção.

À FAPESP pela bolsa de estudos concedida (Proc.# 04/11781-4) e pelo financiamento do projeto Padrões espacio-temporais de produção e assentamento larval de caranguejos litorâneos (Crustacea, Brachyura): subsídios para a elaboração de modelos da dinâmica de metapopulações (Proc.# 01/11156-4). Ao CNPq pelo financiamento concedido ao presente estudo (Proc.# 474855/2004-0).

A execução deste projeto só foi possível pelo fato do Projeto Zoea ser formado por um grupo verdadeiro, que vem se estruturando com base na amizade, respeito, humildade, e confiança. Assim, agradeço de coração a todos os seus integrantes: Eduardo Gigliotti, Marília Bueno, Fernando Perina, Denise Asher, Wagner Villano, Ricardo Otta, Larisse Perez, Ana Carolina Mazzuco e Keiko, pelo valioso auxílio nas coletas de campo, pela parceria, amizade, troca de experiências e pela paciência nos momentos de tensão. Aos queridos James Lee, Ronaldo Christofoletti e Bruno Sant´Anna, por todo o incentivo, amizade, pelas valiosas sugestões no decorrer do projeto, auxílio nas coletas de campo, análises estatísticas e estruturação da dissertação.

Aos alunos e técnicos da Unesp São Vicente, da Faculdade Santa Cecília e demais colaboradores: Marquinhos, Santa branca, Valeta, Beto, Márcia, Marília Ólio, Mateus Cavalieri e Regina pela ajuda em campo, e especialmente ao Felipe Faria, Aline Boutros e Sandra Reis que, também, auxiliaram na identificação do material coletado.

À dona Maria e toda sua família, pela hospitalidade, e à Elisangela, pela paciência e por nos ajudar na organização geral da casa base em Ubatuba.

Ao pessoal da Marina Kawai e da operadora OmniMare, especialmente ao Pedro, Nelzi e ao Daniel, pelo apoio logístico, dedicação e incentivo. A todos os funcionários das bibliotecas e xerox da Unesp São Vicente, IO, IB e IGe da USP, pelo auxílio durante as buscas de referências bibliográficas, especialmente à Raimunda de Almeida Santos, Aparecida Antunes da Silva e Wagner Pinheiro.

Aos professores da Unesp São Vicente Dr. Roberto Fioravanti C. Fontes, pelo auxílio na interpretação dos dados oceanográficos e Dr. Denis Abessa, pelas discussões relacionadas ao gerenciamento marinho.

Aos professores do IB-USP, Dr. Sérgio Rosso, pelo auxílio nas análises multivariadas e Sérgio Bueno pelo auxílio na identificação dos palemonídeos coletados.

À direção, todos os funcionários e alunos da Unesp São Vicente, pela convivência, acolhida e facilidades oferecidas na execução deste trabalho.

Aos professores e alunos ligados ao PROCAM, pelo aprendizado, incentivo, troca de conhecimentos e experiências. Ao pessoal da secretária do PROCAM pela atenção e paciência.

Aos membros da comissão de orientação do PROCAM, Profa. Dra. Sonia Gianesella. Profa. Dra. Elisabete Braga pelas valiosas discussões e sugestões ao presente trabalho.

Aos queridos Nilda e João Luiz Costa, pelo valioso incentivo e correção gramatical da dissertação.

À amiga Fernanda Jordão, por me apresentar ao querido português e à amiga/irmã Daniela Lopez pela oportunidade de integrar a equipe do projeto Zoea e por me apoiar em todos os momentos da vida. À amiga/irmã Ligia Furquim por todos os livros emprestados e apoio nos diversos momentos da vida. Ao Matheus Rotundo, pela amizade, livros e valiosas discussões.

Ao querido Christiano de Assis Mansur, por todo o seu amor, por me apoiar em minhas decisões, pela parceria, por incentivar a realização dos meus sonhos, sonhar e viver sonhos ao meu lado e pela inestimável ajuda durante as coletas de campo.

À toda a minha família pelo incentivo e compreensão nos diversos períodos de ausência física.

Aos meus pais, Bette Flohr e Marco Aurélio, e à minha irmã Claudia pelo apoio incondicional, confiança, dedicação e amor. Vocês são o máximo !!!!!!

Aos meus queridos avós Eneide e Oswaldo pelo amor e incentivo.

Aos meus queridos tios Julio César, Eny Segal e Bertha Flor pelo apoio constante e importante incentivo para o ingresso no curso de mestrado.

À tia Odete por me hospedar com tanto amor e paciência.

À todas as pessoas fantásticas, que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho, o meu MUITO OBRIGADA !!!!!!!!!!!!!!!

RESUMO

MOREIRA, F. T. Subsídios para o zoneamento marinho do litoral norte do Estado de São Paulo: um estudo do sucesso do assentamento larval de decápodos costeiros. 2006. 109 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Ciência Ambiental, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

O presente estudo foi realizado ao longo de uma linha de costa, incluindo duas enseadas em Ubatuba-SP, Brasil. Os objetivos principais foram: (1) Examinar, em seis costões rochosos, séries temporais de assentamento larval de decápodos, afim de entender forçantes físicas associadas ao transporte em direção à costa, (2) Localizar agregações larvais no plâncton neustônico costeiro, para inferir a natureza das agregações e verificar a ocorrência de migração vertical em decápodos, (3) testar a relação entre suprimento e assentamento larval, a diferentes escalas espaciais. O papel da competência larval foi discutido à luz de evidências obtidas através amostragem planctônica em diferentes áreas dentro das enseadas e comparações inter e intra-taxonômicas. Entre maio e agosto de 2005, foram realizadas coletas, a cada dois dias, para estimar a taxa de assentamento larval de grupos de decápodes em coletores artificiais. Durante dois períodos de maior assentamento de Pachygrapsus transversus, a ocorrência nictemeral neustônica, desta e de outras espécies de decápodes foi avaliada. Sub-amostras de megalopas de brachyura foram separadas para mensuração do nível de competência larval, através do cultivo de larvas, obtendo estimativas do tempo decorrido até a muda, e através do estágio de muda de indivíduos previamente fixados. Modelos Log-lineares foram utilizados para testar o efeito do vento e da maré na taxa de assentamento, e os resultados foram confrontados com cenários de correntes superficiais fornecidos pelo modelo hidrodinâmico de circulação. Amostras planctônicas revelaram que agregações larvais são coincidentes com zonas de convergência, provavelmente causadas pela formação de ondas internas. Um conjunto de espécies de camarão sofre migração vertical típica, enquanto um padrão de migração reversa foi encontrado para grapsídeos, o que pode auxiliar no transporte em direção à costa para as áreas de assentamento devido a brisas marinhas. Portunídeos não apresentaram tendência de migração vertical. A competência parece ser melhor estimada através do método de cultivo. Em áreas dentro das enseadas, megalopas de portunídeos parecem ser mais competentes ao assentamento que as de grapsídeos, provavelmente por estarem mais próximas aos locais de assentamento. Megalopas neustônicas de P. transversus coletadas dentro das enseadas são menos competentes que as obtidas em coletores artificiais. O estágio transicional não foi capturado, sugerindo que a transição para o bentos e o desenvolvimento até estágios competentes são mais complexos do que normalmente assumido. Não foi encontrada correlação significativa entre o suprimento de megalopas e a taxa de assentamento. A taxa de assentamento de decápodes, que habitam a região entre-marés de costões rochosos, é aparentemente dependente da interação das forçantes de vento, maré e comportamento larval. As taxas de assentamento de grapsídeos e palemonídeos seguem o ritmo semi-lunar, com ocorrência máxima próximo às marés de quadratura, corroborando a hipótese de que ondas internas geradas pela maré são também responsáveis pelo transporte de decápodos costeiros. Ventos em direção à costa foram identificados como agentes chave, apesar de dependentes do regime de marés, enquanto que ventos de nordeste provavelmente trazem larvas de locais de produção. Padrões de circulação costeira e contrastes de assentamento consistentes espacialmente indicam que a Enseada do Flamengo é uma importante área de deposição de larvas.

Palavras chave: Crustacea. Assentamento. Competência. Suprimento. Migração vertical. Transporte larval. Zoneamento marinho. *Pachygrapsus transversus*.

ABSTRACT

MOREIRA, F. T. Subsidies towards the management of the northern coast of São Paulo State: a case study of the larval settlement success of coastal decapods 2006. 109 f. Dissertation (MSc) – Programa de Pós-Graduação em Ciência Ambiental, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

The present study was carried out along a coastline including two bays in Ubatuba, SP, Brazil. The main objectives were (1) examine, at six different rocky shores, the time series of decapod larval settlement in order to understand the physical forcing associated to onshore transport, (2) locate neustonic plankton larval aggregations over the diel cycle to infer on the nature of patchiness and to verify the occurrence of vertical migration in the decapod species examined, and (3) test the relationship between larval supply and settlement, at different spatial scales. The role of larval competency was discussed based on evidence obtained by sampling the plankton at distinct within-bay areas and comparing the results both within and between taxa. From May to August 2005, samples were carried out every other day to estimate the larval settlement rate of two different decapod assemblages in artificial collectors. During two settlement pulses recorded for the megalopae of Pachygrapsus transversus, the nycthemeral neustonic occurrence of that and other decapod stages was assessed. Subsamples of brachyuran megalopae were separated to measure their competency level, by means of both larval rearing, thus obtaining time-to-moult estimates, and microscopic moult-staging of readily fixed individuals. Log-linear models were used to test the effect of wind and tide range on settlement rate, and results were confronted to possible scenarios of surface currents provided by hydrodynamic numerical modeling. Planktonic samples revealed that patches of larvae are coincident to slick fringes, probably caused by the formation of internal waves. A suite of shrimp species undertakes a typical diel vertical migration, while a reversed pattern was found for grapsids, which may assist the final onshore transport to settlement grounds due to marine breezes. Swimming crabs did not show any vertical

migration trend. Competency is suggested to be better estimated using the larval rearing method. In within-bay areas, portunid megalopae appeared to be more competent to settle than those of grapsids, probably because the former are closer to settlement substrates than the latter, which should be first advected to the nearshore. Within-taxon comparisons revealed that neustonic megalopae of P. transversus collected in within-bay areas are less competent than those obtained from benthic collectors. A transitional stage was missing, suggesting that the transition to the benthos and the development into competent stages are more complex than usually assumed. Significant correlations between megalopae supply and settlement rate were not found. The settlement rate of decapods inhabiting the intertidal region of the rocky coast sampled is apparently dependent on the interaction of wind and tide forcing coupled with larval behaviour. Settlement rate of both grapsids and palaemonids follows a semilunar rhythm, with maxima occurring near neap tides, corroborating the hypothesis that tidally-driven internal motions are also responsible for onshore larval transport coastal decapods. Onshore wind-forcing was found to be the key agent, although dependent on the tide regime, while winds blowing from northeast are suggested to bring larvae from source sites. Coastal circulation patterns and spatially-consistent settlement contrasts indicate that Flamengo Bay is an important area of larval deposition.

Key words: Crustacea. Settlement. Competency. Supply. Vertical migration. Larval transport. Coastal Management, *Pachygrapsus transversus*.

SUMÁRIO

I. INTRODUÇÃO	01
I.1 Breve histórico do Planejamento Ambiental	01
I.2 Breve histórico sobre regimes internacionais relacionados aos oceanos	04
I.3 O Brasil no contexto ambiental	08
I.4 Relação entre suprimento e assentamento larval: a ecologia de larvas	
no contexto ambiental	13
II. OBJETIVOS	24
III. METODOLOGIA	25
III.1 Locais de amostragem	25
III.2 Amostragem planctônica	27
III.3 Amostragem bentônica	29
III.4 Identificação do material coletado	31
III.5 Estimativa do grau de competência larval	32
III.6 Obtenção de dados de ventos, correntes e nível do mar	34
III.7 Análise numérica e estatística dos dados obtidos	36
IV. RESULTADOS	46
V. DISCUSSÃO	81
VI. CONCLUSÃO	93
REFERÊNCIAS	96

I. INTRODUÇÃO

I.1. Breve histórico do Planejamento Ambiental

A organização do espaço é uma necessidade para grupos de pessoas que se propõem a viver em estado gregário, sob objetivos e normas comuns. Desde a Grécia Antiga até a época da Revolução Industrial, o planejamento estava voltado à cidade. Desta forma, os homens planejavam seu espaço buscando atender a preceitos religiosos, de estética e de conforto, formulando uma base teórica sobre a construção de núcleos populacionais, do ponto de vista religioso, estético, estrutural, político, econômico ou social. Após a Revolução Industrial começou o período da partição, sistematização, aprofundamento e especificidade do conhecimento, surgindo assim o conceito de planejamento setorial, onde o espaço era composto e planejado "por partes", sem a preocupação de torná-las interativas (SANTOS, 2004). Neste período predominou o modelo conhecido como Hiperdesenvolvimentismo (MAGLIO, 1991), onde toda ênfase era colocada no avanço dos estágios econômicos, o que aumentou a concentração de renda e a destruição dos recursos naturais. Somente no final da década de 1960, ocorreu uma revisão dos fundamentos conceituais de desenvolvimento, por diversas causas históricas e políticas. As antigas premissas de planejamento, com base em definições econômicas e de caráter setorial, não mais serviam como referência indiscutível. Exigiam-se planejamentos mais abrangentes, dinâmicos, preocupados com a avaliação de impacto ambiental (SANTOS, 2004).

Segundo Phillippi Jr., Romério e Bruna (2004), muito antes do problema sócioambiental se configurar como uma crise global, houve vários alertas, ainda que esparsos, a esse respeito. No século XIX as denúncias e manifestações relacionadas à degradação humana e ambiental começaram a aparecer, ainda que de forma pontual e desorganizada. Somente ao longo das décadas de 1950 e 1960, as várias questões sociais e políticas criaram uma intensa participação pública, que acabou influenciando a formação de um movimento mais amplo. A crescente conscientização da humanidade com relação às questões ambientais motivou a organização, em 1968, da Conferência da Biosfera pela Organização das Nações Unidas, com a finalidade de avaliar os problemas do meio ambiente global e sugerir ações corretivas, promovendo discussões a respeito dos impactos humanos sobre a biosfera, incluindo os efeitos da poluição do ar e da água, o excesso de pastagens, o desmatamento e a drenagem de pântanos. Um dos resultados mais significativos alcançados nessa ocasião foi a ênfase dada às inter-relações existentes no meio ambiente e nos problemas ambientais. Foi incentivada também a realização de outra conferência, para que fossem abordadas as dimensões políticas, sociais e econômicas da questão ambiental que haviam ficado de fora da esfera de ação no primeiro evento.

Em 1972, a cidade de Estocolmo, na Suécia, sediou a Conferência da Organização das Nações Unidas sobre o Meio Ambiente Humano, reunindo representantes de 113 países. Desta forma, pela primeira vez as ações políticas, sociais e econômicas geradoras de impactos ambientais foram discutidas em um fórum inter-governamental, com a perspectiva de suscitar medidas corretivas e de controle (PHILLIPPI Jr.; ROMÉRIO; BRUNA, 2004). Esta conferência foi marcada por uma visão antropocêntrica do mundo, e pelo confronto entre as perspectivas dos países desenvolvidos e em desenvolvimento. Os países desenvolvidos estavam preocupados com os efeitos da devastação ambiental, enquanto os países em desenvolvimento argumentavam que se encontravam assolados pela miséria, com graves problemas de moradia, saneamento básico e doenças infecciosas, e que por estas razões necessitavam desenvolver-se economicamente, e rapidamente. Questionavam a legitimidade das recomendações dos países ricos, que já haviam atingido o poderio industrial com o uso predatório de recursos naturais, e que queriam impor a eles complexas exigências de controle ambiental, que poderiam encarecer e retardar sua industrialização. A conferência produziu uma declaração de princípios de comportamento e responsabilidade que deveriam governar as decisões concernentes à questão ambiental, conhecida como Declaração sobre o Meio Ambiente

Humano. Outro resultado formal foi um Plano de Ação que convocava todos os países, organismos das Nações Unidas e organizações internacionais a cooperarem na busca de soluções para os diversos problemas ambientais (SMA, 1997a).

Segundo Santos (2004), apesar das divergências entre países desenvolvidos e em desenvolvimento registradas nessa reunião de 1972, muitos governos estimularam, a partir desta data, políticas ambientais em seus respectivos países. Conseqüentemente, os planejamentos começaram a se estruturar dentro de uma nova ordem. Se a década de 1960 pode ser considerada como o período de mobilização, a década de 1970 marcou a construção de uma nova fase, em que a responsabilidade pela sustentabilidade disseminou-se entre diversos atores sociais (PHILLIPPI Jr.; ROMÉRIO; BRUNA, 2004).

Em 1988, a Assembléia Geral das Nações Unidas aprovou uma resolução determinando a realização, até 1992, de uma conferência sobre o meio ambiente e desenvolvimento que pudesse avaliar como os países haviam promovido a proteção ambiental desde 1972. Em 1989, a Assembléia da ONU convocou a Conferência das Nações Unidas sobre o Meio Ambiente e Desenvolvimento (CNUMAD), e marcou sua realização para o mês de junho de 1992. Esta Conferência, que foi realizada no Rio de Janeiro, Brasil, ficou conhecida como 'Cúpula da Terra' (ou Rio 92) e contou com a presença de representantes de 172 países, proporcionando o debate e a mobilização da comunidade internacional em torno da necessidade de uma urgente mudança de comportamento visando a preservação da vida na Terra. Como produto dessa conferência foram assinados cinco documentos, chamados 'Declaração do Rio sobre o meio ambiente e desenvolvimento', 'Princípios para a administração sustentável das florestas', 'Convenção da biodiversidade', 'Convenção sobre mudança do clima' e 'Agenda 21' (SMA, 1997a, b).

Entre a realização das duas grandes conferências da ONU sobre meio ambiente, a de 1972 e a de 1992, houve momentos em que a comunidade internacional se reuniu para discutir os grandes temas que afetam a sustentabilidade da vida no Planeta, quando foram publicados importantes relatórios abordando a compatibilidade entre o

desenvolvimento econômico e a proteção ambiental. Ressalta-se que alguns destes relatórios serviram de subsídio para a definição do conteúdo da Agenda 21, especificamente: 'Estratégia mundial para a conservação da natureza', resultado de esforços das organizações WWF – World Wildlife Fund e IUCN - The World Conservation Union (1980); 'O nosso futuro comum', relatório da Comissão sobre meio ambiente e desenvolvimento da ONU (1987); 'Cuidando do Planeta Terra: uma estratégia para o futuro da vida', resultado de trabalho conjunto do Programa das Nações Unidas para o meio ambiente, com a WWF e a IUCN (1991) (SMA, 1997a).

Dentre os acordos assinados na 'Cúpula da Terra', a Agenda 21 destaca-se por seu ineditismo, por representar um consenso mundial e um compromisso político de alto nível, e ainda, por constituir o primeiro esforço de sistematização de um amplo programa de ação na transição para o desenvolvimento sustentável. A Agenda 21 é um abrangente documento que contém o plano de ação a ser implementado pelos governos, agências de desenvolvimento, organizações das Nações Unidas e grupos setoriais independentes em cada área onde a atividade humana afeta o meio ambiente (SMA, 1997a). Este documento orienta o desenvolvimento no futuro, e consolida uma série de conceitos, dos quais destacam-se desenvolvimento sustentável, qualidade de vida, sobrevivência das gerações futuras, e ainda a questão de que os recursos antes considerados renováveis na verdade não poderiam ser assim reconhecidos, dados os padrões de exploração.

1.2. Breve histórico sobre regimes internacionais relacionados aos oceanos

Segundo Cicin-Saint e Knecht (1998), no final do século XVI surgiu o conceito legal de 'mar territoral', no qual as nações poderiam estabelecer controle sobre áreas imediatamente adjacentes às suas linhas de costa. Dentro desta zona, de apenas 3 milhas náuticas, as nações poderiam exercer poderes policiais, cobrar impostos e controlar a pesca. As atividades nacionais além das águas territoriais se limitavam primariamente à navegação, à pesca costeira e, em poucos casos, à pesca em águas distantes. Porém, por razões políticas e econômicas, até meados do século XX, a noção

de 'liberdade dos oceanos' era o paradigma dominante entre as nações, onde se acreditava que os mares deviam permanecer abertos para o comércio livre e comunicação entre as nações. Não havia, na época, preocupação com o nível de exploração de recursos naturais ou a contaminação dos mares. As nações preocupavamse apenas em estipular fronteiras.

Atualmente, sabe-se que os ambientes costeiros e oceânicos contêm a maior parte da biodiversidade disponível no planeta, que grande parte destes sistemas vem passando por algum tipo de pressão antrópica e, segundo dados do capítulo 17 da Agenda 21 (SMA, 1993), mais da metade da população mundial vive numa faixa de sessenta quilômetros do litoral. Tal situação tem levado a comunidade internacional a efetuar esforços a fim de pactuar normas em relação à conservação e exploração racional das regiões costeiras, mares e oceanos, plataformas continentais e fundos marinhos, destacando-se as Conferências das Nações Unidas sobre os Direitos do Mar realizadas nos anos de 1958, 1973 e 1982, através das quais foi elaborada a Convenção das Nações Unidas sobre o Direito do Mar (SMA, 1997a). Esta Convenção é uma das principais ferramentas normativas das relações internacionais, dispondo sobre os usos de todos os espaços marítimos e oceânicos, sendo ratificada por mais de 100 países, incluindo o Brasil em 1988. Ressalta-se também a importância da Conferência das Nações Unidas sobre Meio Ambiente e Desenvolvimento, realizada em 1992, especialmente sua Agenda 21.

Dada a sua importância, o manejo e desenvolvimento sustentável das zonas costeiras e marinhas, inclusive zonas econômicas exclusivas, constitui uma das cinco áreas de programa previstas para implementação pelos diversos países, integrando o capítulo 17 da Agenda 21 intitulado "Proteção dos oceanos, de todos os tipos de mares e das zonas costeiras, e proteção, uso racional e desenvolvimento de seus recursos vivos". Segundo Clark (1998), muitos países têm programas para conservar recursos terrestres e/ou marinhos, mas freqüentemente o fazem separadamente. O gerenciamento integrado de zonas costeiras (GIZC) tem por um lado o objetivo de combinar o manejo

de águas costeiras e da orla litorânea e, por outro, combinar o manejo do desenvolvimento e dos recursos, sendo um mecanismo poderoso para regulamentar a utilização de recursos naturais e controlar o desenvolvimento, devendo ser baseado em informações ambientais, planejamento e avaliações sócio-econômicas. A proposta geral de programas de gerenciamento integrado de zonas costeiras consiste em dar suporte aos objetivos de manejo previamente mencionados, fornecendo as bases para a utilização sustentável de recursos, preservação da biodiversidade, proteção contra desastres naturais, controle de poluição, melhoria do bem estar, desenvolvimento econômico sustentável e otimização de múltiplos usos (CLARK, 1995).

Os programas de gerenciamento integrado de zonas costeiras estão dirigidos a todos os recursos existentes em áreas costeiras definidas e devem integrar interesses de uma variedade de setores. Embora não exista uma maneira única de organizar, planejar e implementar este tipo de programa, eles devem ser desenvolvidos de modo a servir diferentes organizações dos países e regiões envolvidos, incluindo estruturas políticas, administrativas e econômicas, respeitando ainda os padrões culturais, e considerando os problemas ambientais e características de cada local (CHUA; SCURA, 1992).

Um grande número de variáveis podem ser utilizadas para desenvolver planos de gerenciamento nas diferentes nações, porém, segundo Cicin-Saint e Knecht (1998), quatro variáveis – social, econômica, física e política – devem ser consideradas para a sua formulação, incluindo respectivamente nível de desenvolvimento da nação e concentração populacional na área costeira, tipos de ecossistemas marinhos e costeiros presentes, e tipo de sistema político. Ainda, segundo Cicin-Saint e Knecht (1998), um dos princípios fundamentais no gerenciamento integrado de zonas costeiras consiste na utilização, da melhor forma possível, de informações gerais e conhecimento específico nas tomadas de decisão. Isso não significa que as decisões sejam baseadas somente em informações relacionadas às ciências naturais, mas que, em algumas situações, pode ser mais apropriado dar maior peso aos fatores sociais, culturais e econômicos. Por exemplo, entender o funcionamento físico de um sistema de praia, pode não levar a uma solução

para os seus problemas de manejo se as características da comunidade que utiliza a praia não forem também consideradas. Na ausência de informações técnico-científicas para a tomada de decisões a credibilidade do plano gestor fica reduzida e outros interesses, em geral políticos ou econômicos, tendem a prevalecer.

É importante observar que o gerenciamento integrado de zonas costeiras é uma busca multidisciplinar que envolve mais de 20 campos de estudo, da engenharia ao direito, da química à biologia (CLARK, 1998). Porém, para promover a sua eficiência é desejável que o conhecimento científico e a participação de diferentes setores da sociedade se complementem para a tomada de decisões. Essa é uma forma de conciliar os vários interesses, promovendo o aceite mútuo das decisões (DAHL-TACCONI, 2005). Clark (1998) salienta que pelo fato do processo de GIZC operar na interface entre a terra e o mar, ele serve também como mediador de conflitos de usos, através da normatização do zoneamento costeiro, o qual pode ser definido como um processo que determina parcelas do território para cada classe de uso particular, após a identificação de áreas mais propícias para a conservação ou para projetos de desenvolvimento.

Clark (1995) ressalta que em vários países, o programa de gerenciamento integrado em nível nacional foi elaborado como resposta a uma questão regional específica, como no caso do Sri Lanka, que foi o primeiro país tropical a adotar um programa de manejo integrado em larga escala após sofrer com a erosão das zonas costeiras e com o colapso da pesca, causados pela intensa exploração de bancos de coral. Cicin-Saint e Knecht (1998) salientam que a avaliação comparativa sistemática de estratégias de manejo integrado nos seus contextos típicos pode fornecer informações muito úteis para o desenvolvimento e implementação das mesmas. Por exemplo, se uma nação está interessada em realizar o manejo de recursos de óleo costeiros, muito pode ser aprendido examinando como outros países, como a Austrália e o Canadá, têm tratado estes problemas.

I. 3. O Brasil no contexto ambiental

Segundo Santos (2004), documentos de caráter naturalista e ambiental no Brasil podem ser encontrados desde o tempo do Império, nas primeiras décadas de 1800, porém as observações sobre a conservação ambiental no início do século XIX eram tratadas por naturalistas comumente desvinculados de compromissos com metas políticas ou planejamento regional. Não existiam propostas de planejamento ambiental. Somente a partir da virada do século, nos anos 1930, os prenúncios deste tipo de proposta tornaram-se mais concretos, quando foi planejada a gestão de recursos hídricos.

Porém, o modelo hiperdesenvolvimentista ainda imperava, e na CNUMAD em 1972, a posição do Brasil, na época sob o governo militar, era a de desenvolver-se primeiro e pagar os custos da poluição mais tarde (SMA, 1997b). Não obstante, o governo brasileiro, acompanhando a tendência mundial desse período, implantou em 1973 a Secretaria Especial do Meio Ambiente - SEMA e formou a Comissão Interministerial dos Recursos do Mar – CIRM, ambos vinculados à Presidência da República (PHILLIPPI Jr.; ROMÉRIO; BRUNA, 2004). Seus trabalhos resultaram em diretrizes para a Política Nacional dos Recursos do Mar e para a Política Nacional do Meio Ambiente (SMA, 2005a).

Porém, somente em 1981, com a Lei de Política Nacional do Meio Ambiente, Lei nº 6.938/81 (conhecida como PNMA), surgiu uma proposta explícita de planejamento ambiental. Antes dela, as diretrizes legais eram setorizadas, ligadas a aspectos específicos do meio ambiente, como a conservação dos recursos hídricos (Decreto nº 24.643 de 10 de julho de 1934) e a proteção à fauna (Lei nº 5.197 de 3 de janeiro de 1967). Nesse novo diploma legal foram formuladas diretrizes de avaliação de impactos, planejamento e gerenciamento ambiental. Em 1982 o Brasil assinou a Convenção das Nações Unidas sobre os Direitos do Mar e a ratificou em 1988, além de incorporar seus conceitos sobre os espaços marítimos à Constituição Federal de 1988 (art. 20, incisos V e

VI), os quais foram regulamentados na legislação ordinária pela Lei nº 8.617, de 4 de janeiro de 1993, estando a Convenção em vigor desde 16 de novembro de 1994.

Após a promulgação da PNMA, desenvolveram-se trabalhos para a elaboração do Plano Nacional de Gerenciamento Costeiro, aprovado em 16 de maio de 1988 (Lei Federal nº 7.661), que cita no art 3°:

- O PNGC deverá prever o zoneamento de usos e atividades na Zona Costeira e dar prioridade à conservação e proteção, entre outros, dos seguintes bens:
- I recursos naturais, renováveis e não renováveis; recifes, parcéis e bancos de algas; ilhas costeiras e oceânicas; sistemas fluviais, estuarinos e lagunares, baías e enseadas; praias; promontórios, costões e grutas marinhas; restingas e dunas; florestas litorâneas, manguezais e pradarias submersas;
- II sítios ecológicos de relevância cultural e demais unidades naturais de preservação permanente;
- III monumentos que integrem o patrimônio natural, histórico, palenteológico, espeleológico, arqueológico, étnico, cultural e paisagístico.

Esta Lei Federal determinou que cada Estado deveria instituir seu respectivo plano de gerenciamento costeiro. A partir de então, sob coordenação nacional, alguns Estados brasileiros iniciaram a elaboração de seus programas de zoneamento e gerenciamento costeiro. Entre 1988/89 o Governo do Estado de São Paulo elaborou as propostas iniciais de Zoneamento do Litoral Sul e realizou discussões para a elaboração do Zoneamento do Litoral Norte e dos demais setores do litoral paulista, que serviram de base às discussões para a formulação do Plano Estadual de Gerenciamento Costeiro (PEGC). Somente em julho de 1998 foi aprovada a Lei nº10.019 que institui o PEGC para o Estado de São Paulo, o qual em seu art 2º define como:

Gerenciamento costeiro: o conjunto de atividades e procedimentos que, através de instrumentos específicos, permite a gestão dos recursos naturais da Zona Costeira, de forma integrada e participativa, visando a melhoria da qualidade de vida das populações locais, fixas e flutuantes, objetivando o desenvolvimento sustentado da região, adequando as atividades humanas à capacidade de regeneração dos recursos e funções naturais renováveis e ao não comprometimento das funções naturais inerentes aos recursos não renováveis.

Esta Lei definiu o Zoneamento Ecológico-Econômico (ZEE) como um instrumento

de implantação do Plano Estadual de Gerenciamento Costeiro, que tem por objetivo identificar as unidades territoriais que devam ser objeto de disciplina especial, com vistas ao desenvolvimento de ações capazes de conduzir ao aproveitamento, à manutenção ou recuperação de sua qualidade ambiental e potencial produtivo. O zoneamento definiria ainda as normas e metas ambientais e sócio-econômicas a serem alcançadas por meio de programas de gestão sócio-econômica-ambiental. Com a finalidade de orientar a efetiva implantação do ZEE na zona costeira de São Paulo, as unidades territoriais foram enquadradas em cinco zonas distintas, definidas por suas características e usos permitidos (SMA, 2005a).

Devido ao fato das pressões para a apropriação dos recursos naturais terrestres e marinhos ocorrerem de forma diferenciada entre as diversas regiões do litoral paulista, sua zona costeira foi dividida em quatro grandes setores de planejamento, na estruturação do Plano Estadual de Gerenciamento Costeiro: Complexo Estuarino-Lagunar de Iguape e Cananéia, Vale do Ribeira, Baixada Santista e Litoral Norte.

Conforme apresentado pela Secretaria do Meio Ambiente (2005b), o Litoral Norte, que engloba os municípios de Ubatuba, Caraguatatuba, São Sebastião e Ilha Bela, caracteriza-se pela diversidade de recursos naturais e pela intensa especulação imobiliária. Sua economia é marcada pela sazonalidade decorrente da predominância do turismo veranista, seu principal fator de desenvolvimento.

Com o propósito de realizar o gerenciamento integrado, a Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, em conjunto com as prefeituras municipais e a sociedade civil, passou a elaborar para cada setor, uma proposta de macrozoneamento, onde são estabelecidas as normas de uso e ocupação do solo e de manejo dos recursos naturais, baseadas nas suas características ecológicas e sócio-econômicas (SMA, 1993). Conforme mencionado, o ponto de partida para a elaboração do ZEE foi o macrozoneamento da região Lagunar de Iguape, Cananéia e Ilha Comprida, seguido pelo Litoral Norte e Vale do Ribeira. Em 1990, tiveram início os estudos para a

definição do macrozoneamento do Litoral Norte, no nível municipal, com o objetivo de sistematizar as informações para o estabelecimento do ZEE e também subsidiar a elaboração dos planos diretores municipais, introduzindo a variável ambiental (SMA, 1996). É importante ressaltar que, no processo de Macrozoneamento, diversos atores não foram envolvidos nas discussões, o que ocorreu somente no processo de elaboração do ZEE, quando foram considerados os planos diretores e a sociedade civil.

Segundo a Secretaria de Estado do Meio Ambiente (1996), a elaboração do ZEE do Litoral Norte foi feita em duas fases distintas de trabalho, porém complementares. A primeira, no período de 1989/91, com a finalidade de subsidiar os municípios na elaboração dos respectivos planos diretores, constou da realização do inventário ambiental, diagnóstico, prognóstico e proposta de zoneamento municipal na escala cartográfica 1:10.000. A segunda fase, no período de 1991/93, constou da atualização e complementação das informações já levantadas, com transferência simultânea da escala anterior (1:10.000), para a escala 1:50.000 e digitalização em Sistema de Informações Geográficas – SGI, abrangendo 11 temas. Estruturou-se, assim, o banco de dados ambientais para o Litoral Norte. Os temas referem-se à declividade, geologia, geomorfologia, oceanografia, climatologia, uso do solo e cobertura vegetal, geotecnia, infra-estrutura, turismo, parcelamento do solo, pesca e aqüicultura.

Tais estudos permitiram identificar os tipos de atividades compatíveis em cada zona, de acordo com a fragilidade estrutural do ambiente. As zonas marinhas 1, 2 e 3 são compatíveis com as atividades marinhas, como unidades de conservação, maricultura, pesca artesanal, portos de recreio, pequenas estruturas de apoio e atividades recreacionais; e as zonas 4 e 5 são apropriadas para áreas contíguas terra/mar apropriadas para atividades de elevado impacto, tais como portos, terminais, portos de recreio, médias e grandes estruturas de apoio.

O ZEE do Litoral Norte, embora tenha sido estabelecido por meio de um

Decreto, foi construído de forma participativa e consensual, sendo editado depois de realizadas inúmeras reuniões técnicas e audiências públicas em todos os municípios participantes, com vistas a diminuir os conflitos e incorporar as propostas dos diferentes setores da sociedade civil e do poder público. Neste sentido, para a elaboração dos mapas e definição das zonas, foram realizados diferentes estudos e seminários, com a participação de técnicos especializados, representantes das prefeituras, pesquisadores, moradores, empresários da construção civil e naval, pescadores e maricultores, sindicalistas, agricultores, ambientalistas, entre outros (Secretaria do Meio Ambiente, 2005b).

Desta forma, para a definição do ZEE, o grupo setorial do litoral norte elaborou uma proposta de zoneamento, contendo textos e mapas que consideraram os municípios e seus planos diretores, a sociedade civil e os técnicos, utilizando como base os estudos prévios elaborados pela SMA e outras instituições; esta proposta foi discutida e aprovada pelo Grupo de Coordenação Estadual, apreciada pelo Conselho Estadual do Meio Ambiente (CONSEMA) e transformada em Decreto Estadual (nº 49.215, de 7 de dezembro de 2004). Deve-se salientar que o ZEE é dinâmico e deve ser revisado a cada 5 anos e que, desta forma, ele acompanha mudanças ambientais e principalmente sócio-econômicas, além de poder ser aprimorado sob a luz do aumento do conhecimento científico e tecnológico.

A proposta atual ainda possui imperfeições, principalmente em relação ao zoneamento marinho, que apresenta limitado número de zonas, e deverá ser melhorada nas próximas revisões. O zoneamento marinho no litoral norte não pôde ser efetuado da forma mais adequada, devido à pequena quantidade de informações e estudos a respeito da estrutura e da função dos ecossistemas marinhos, além do pouco conhecimento dos processos ecológicos e das relações entre as variáveis físicas, biológicas e antrópicas. A Secretaria do Meio Ambiente (1996) ressaltou que existe uma necessidade urgente de intercâmbio e financiamento de projetos que visem estudar os principais parâmetros oceanográficos e ecológicos no Litoral Norte

de Estado de São Paulo, sendo que diversas instituições podem (ou poderiam) ter atribuição para isso, como as universidades e outros centros de pesquisa. De acordo com essa Secretaria, devem "ser estudados os parâmetros oceanográficos, quaisquer que sejam as escalas, o entendimento da estrutura, dos principais processos e das variações que ocorrem na plataforma continental".

<u>I. 4. Relação entre suprimento e assentamento larval: a ecologia de larvas no contexto ambiental</u>

Apesar de representarem ferramentas fundamentais para a formulação de modelos aplicáveis à previsão de pesca e à conservação ambiental, os estudos que integram informações relacionadas à dinâmica de populações abertas, entre eles os padrões de dispersão e assentamento larval, são ainda muito escassos. A partir de um registro contínuo ao longo de várias décadas, Phillips (1986) e Johnson et al. (1986) demonstraram que é possível prever com quatro a cinco anos de antecedência o volume da pesca comercial da lagosta Panulirus cygnus e do caranguejo Cancer magister, respectivamente, com base na variação dos fatores ambientais que condicionam o suprimento de larvas aos estoques explorados. Segundo Phillips (1986), muitos pescadores procuram informações relacionadas à previsão de captura quando pretendem realizar novos investimentos, como a compra de um novo barco, e agências de financiamento utilizam informações sobre a previsão de assentamento de lagosta em suas considerações sobre políticas de empréstimo para a indústria pesqueira. Por outro lado, presume-se que ocorra uma dinâmica de dispersão e assentamento larval na qual alguns locais atuam como áreas de produção e outros como áreas de deposição de larvas, seguindo o jargão anglo-saxônico sources e sinks (ROUGHGARDEN; IWASA, 1986). Valles, Sponaugle e Oxenford (2001) salientam que conhecer as contribuições das reservas marinhas no suprimento e recrutamento de larvas, dentro destas reservas e nas áreas adjacentes, é crítico para a implementação e manejo de tais unidades de conservação. Esses autores, ao compararem os padrões de suprimento de larvas de peixes de recife entre a reserva marinha de Soufrière (localizada em St. Lucia, West Índias) e uma área adjacente sujeita à pesca, verificaram que, apesar da proximidade geográfica, a área sujeita à pesca recebe consistentemente uma maior diversidade e quantidade de larvas do que a reserva marinha, ao contrário do desejado num ordenamento racional da costa.

Enquanto o ciclo de vida dos organismos é moldado ao longo de sua história evolutiva, o estabelecimento e a persistência de populações locais são geralmente dependentes de eventos fortuitos que garantem o suprimento dessas populações com novos recrutas (FLORES; PAULA, 2002). Segundo Keough e Downes (1982) três fases estão envolvidas na colonização de habitats por organismos marinhos: dispersão planctônica, escolha de substrato apropriado e assentamento, esta última incluindo a metamorfose para a fase juvenil. Conforme Minchinton e Scheibling (1991), em sistemas fechados, os propágulos e larvas são dispersos dentro da fronteira geográfica da população local, sendo desta forma possível prever a subsequente demografia populacional através do rendimento reprodutivo dos adultos. Em sistemas abertos, propágulos e larvas podem ser dispersos dentro e entre populações locais, obscurecendo qualquer relação entre rendimento reprodutivo e abundância de larvas, prestes a assentar, em escala local. Muitos invertebrados marinhos e peixes formam populações bentônicas ou demersais, geralmente confinadas em áreas discretas, entre as quais o intercâmbio de indivíduos ocorre somente via dispersão larval. Portanto, tais unidades podem ser consideradas como sub-populações interdependentes num arranjo metapopulacional (HANSKI; GILPIN, 1991). Estudos que abordam explicitamente a dinâmica de metapopulações são ainda muito escassos (HANSKI; SIMBERLOFF, 1997). Em muitos casos, as fases planctônicas e bentônicas são bem distintas, sendo o assentamento larval o processo que marca a transição entre essas duas etapas (THORSON, 1950). Assim, a dinâmica destas populações envolve um mecanismo de transporte que dita a conectividade entre diferentes sub-unidades (ROUGHGARDEN; GAINES; POSSINGHAM, 1988). Segundo Caley et al. (1996) a maioria das populações marinhas é demograficamente aberta e sua reposição é, em grande parte ou exclusivamente, dependente do suprimento de larvas provenientes do plâncton. Em particular, quando os indivíduos maduros são sésseis ou apresentam locomoção limitada, a dispersão dos primeiros estágios de vida é um aspecto crucial da dinâmica de sua população (LARGIER, 2003). Desta forma, se a taxa de recrutamento for abaixo de um valor crítico, ou seja, se não houver a adição suficiente de novos indivíduos, a densidade da população local irá declinar, independentemente do seu rendimento reprodutivo.

Entende-se por assentamento o momento em que um indivíduo (larva ou propágulo) se torna residente permanente em um determinado substrato (CONNEL, 1985). Em populações marinhas abertas, o recrutamento é definido como a adição de indivíduos à população local ou a sucessivos estágios de vida dentro de populações, após o assentamento da fase larval pelágica, para a fase juvenil bentônica ou demersal (CALEY et al., 1996). Segundo Flores, Cruz e Paula (2002) o assentamento, e subsequente recrutamento para populações adultas, são os processos que mais influenciam a dinâmica populacional de invertebrados marinhos com desenvolvimento meroplanctônico. Diversos fatores, como a complexidade do habitat (McMILLAN; ARMSTRONG; DINNEL, 1995; STEVENS; KITTAKA, 1998; LOHER; ARMSTRONG, 2000), a predação (DITTEL; EPIFANIO; NATUNEWICZ, 1996; FERNÁNDEZ, 1999; BANKS; DINNEL, 2000) e a presença de conspecíficos (O'CONNOR, 1993; GEBAUER; WALTER; ANGER, 1998), podem regular a densidade populacional. Já o assentamento pode ser afetado por fatores que incluem a abundância de estágios planctônicos finais e a disponibilidade de local apropriado para assentamento (SHANKS, 1983, 1985; BUTMAN, 1987; ROUGHGARDEN; GAINES; POSSINGHAM, 1988; JENKINS; HAWKINS, 2003). Contudo, os processos que promovem a mortalidade juvenil raramente anulam a variação introduzida pelos eventos de assentamento. Ecólogos que têm utilizado a abordagem experimental, trabalhando principalmente com invertebrados bentônicos e peixes de recife de coral, têm considerado a hipótese de que a variação no retorno de larvas ao habitat apropriado é a causa principal da variabilidade no recrutamento (p. ex. DOHERTY, 1983 e HUGHES 1990). Os processos de dispersão, frequentemente excluídos de modelos clássicos da ecologia populacional, podem ser de fundamental importância na dinâmica de populações de vários organismos (GAINES; LAFFERTY, 1995). Os processos que regulam a abundância e a distribuição de propágulos e larvas somente receberam atenção dos pesquisadores a partir do começo dos anos 80. Atualmente, a importância da disponibilidade desses estágios planctônicos para a manutenção de populações abertas, particularmente em ecossistemas marinhos, é amplamente reconhecida (UNDERWOOD; DENLEY, 1984; LEWIN, 1986; UNDERWOOD; FAIRWEATHER, 1989). Estudos recentes têm demonstrado que a densidade das populações bentônicas é, na maioria dos casos, limitada pelo suprimento de larvas competentes aos locais de assentamento (GAINES; ROUGHGARDEN, 1985; ROUGHGARDEN; GAINES; POSSINGHAM, 1988; SPONAUGLE; COWEN, 1996). Mas, segundo Connel (1985) e Bertness et al. (1992), tal tendência pode não ser verificada caso a densidade da população bentônica esteja próxima à capacidade de suporte, o que pode ocorrer principalmente no caso de invertebrados bentônicos sésseis. Porém, são raros tais casos em organismos com mobilidade elevada como os crustáceos braquiúros (mas ver EGGLESTON; ARMSTRONG, 1995). O suprimento larval e o subsequente assentamento são difíceis de quantificar, devido a dificuldades em estimar o número de larvas capazes de assentar em um determinado local, por um determinado período de tempo. Os eventos de assentamento são tipicamente esporádicos, muitas vezes esparsos, noturnos e/ou crípticos (CALEY et al., 1996). A taxa de assentamento é de difícil previsão, podendo ser função de parâmetros ambientais, como a variação na direção e intensidade do vento. Sendo assim, até recentemente a relação entre assentamento e suprimento de larvas estava em grande parte baseada em inferências com relação à distribuição de recrutas recentes (LEVIN, 1996), mas esta relação direta nem sempre é verificada.

Segundo Largier (2003), a mudança na distribuição horizontal de um organismo é conhecida como dispersão, sendo esta uma combinação entre advecção e difusão, onde a primeira se refere ao transporte médio de um conjunto de partículas, e a segunda reflete

diferenças no transporte de partículas individuais. Como exemplo o autor utiliza uma mancha de tinta na água: ela avança (advecção) e se espalha (difusão) com o tempo. O processo de dispersão da maioria dos crustáceos decápodos costeiros se inicia durante os eventos de emissão larval, os quais muitas vezes obedecem a ritmos semilunares e circadianos bem definidos. Segundo Forward (1987), para crustáceos que apresentam ritmos semilunares, a liberação das larvas em geral ocorre durante as luas nova e cheia, à noite, próximo do momento da maré alta. Morgan e Christy (1995) verificaram que para Pachygrapsus transversus o momento de maior liberação de larvas ocorre no começo da maré vazante, próximo do anoitecer e do amanhecer. A significância funcional do momento da liberação larval está em geral relacionada à sobrevivência da fêmea adulta e de suas larvas (FORWARD, 1987). A liberação de larvas durante a noite pode evitar predadores visuais e exposição a altas temperaturas, enquanto que a liberação próxima às marés altas de máxima amplitude pode facilitar o transporte de larvas para longe da costa. A duração da fase planctônica depende de uma série de fatores, incluindo o número de estágios larvais, que varia de acordo com a posição filogenética do grupo, a disponibilidade de alimento e a temperatura da água (ver revisão de ANGER, 2001). De modo geral, não somente a fase planctônica de decápodes, mas também o desenvolvimento larval da maioria dos invertebrados marinhos, ocorrem durante períodos que variam de poucos minutos a vários meses. Segundo Todd (1998), a duração da fase pelágica e a escala de potencial dispersão são comumente inferidas através do conhecimento da estratégia de desenvolvimento da larva (mas ver HINES, 1986). Acredita-se que larvas planctotróficas podem ser dispersas por distanciais consideráveis, passando por um período obrigatório e muitas vezes extenso, que varia de poucas semanas a vários meses, durante o qual ocorre o crescimento e o desenvolvimento morfológico para atingir o estágio competente para assentamento. Em contraste, larvas lecitotróficas podem permanecer no plâncton por apenas poucos minutos ou dias antes de sofrer a metamorfose. O potencial de dispersão entre as larvas de invertebrados marinhos pode, portanto, variar desde as dezenas de metros, como nas ascídias (DAVIS; BUTLER, 1989; PETERSEN; SVANE, 1995), até aos milhares de quilômetros, como em alguns gastrópodos (SCHELTEMA, 1988) ou lagostas (PHILLIPS; SASTRY, 1980). Durante esse período, vários processos afetam a densidade do efetivo larval, seus padrões de agregação espacial, assim como a distribuição vertical e o transporte horizontal desses organismos. A variabilidade na dispersão larval dos locais de desova e o transporte para um habitat adulto adequado terão grande efeito na taxa de suprimento larval (JENKINS; HAWKINS, 2003).

Segundo Sanford et al. (1994) processos físicos de transporte, como o vento e as correntes, são muitas vezes omitidos nos estudos, apesar de sua reconhecida importância na regulação de populações naturais. Os mecanismos físicos de transporte sobre a plataforma continental (revistos por SHANKS, 1995a) são em grande parte promovidos pela ação dos ventos, das marés ou por gradientes de densidade. Os primeiros são provavelmente os mais importantes, explicando o transporte horizontal em diferentes escalas espaciais. Devido à sua natureza estocástica, é muito difícil fazer previsões sobre a variação temporal da taxa de recrutamento juvenil às populações bentônicas. A título de exceção, os trabalhos de Phillips (1986) e Johnson et al. (1986) sobre a pesca da lagosta Panulirus cygnus e do caranguejo Cancer magister, respectivamente, mostram que a intensidade da oscilação anticiclônica, com um período de alguns anos, se reflete na variação interanual da taxa de assentamento, e por sua vez no volume de pescas, com uma defasagem de alguns anos. Em outros casos, sabe-se que a ação de ventos que inibem os processos de afloramento costeiro promove o assentamento larval de espécies costeiras (p. ex. FARRELL; BRACHER; ROUGHGARDEN, 1991; WING et al., 1995), ou ainda que a ação de uma determinada componente do vento pode exercer um efeito antagônico em diferentes espécies, de acordo com a distribuição vertical de suas larvas (FLORES; CRUZ; PAULA, 2002). Todas essas inferências foram realizadas através da obtenção de séries temporais finas de assentamento, com periodicidade diária, a cada dois dias, ou semanal, tendo sido assumido que a densidade de larvas nos coletores bentônicos reflete a disponibilidade de

larvas no plâncton. Porém, enquanto que vários estudos suportam essa relação para peixes (MILICICH; MEEKAN; DOHERTY, 1992; HAMER; JENKINS, 1996; VALLES; SPONAUGLE; OXENFORD, 2001), cracas (MINCHINTON; SCHEIBLING, 1991; ROSS, 2001) e gorgônias (LASKER; KIM; COFFROTH, 1998), alguns autores sugerem que essa relação deve ser examinada com cautela (MIRON; BOUDREAU; BOURGET, 1995). Outros, ainda reportam a falta de associação entre a disponibilidade larval na coluna de água e o assentamento bentônico para peixes, como o labrídeo *Tautogolabrus adspersus* (LEVIN, 1996) e o serranídeo *Paralabrax clathratus* (STEELE *et al.*, 2002), e decápodos, no caso a lagosta americana (INCZE; WAHLE, 1991).

A falta de correlação entre suprimento e assentamento larval pode ser explicada por diferentes fatores, mas em muitos casos pode ser devida a deficiências do método amostral. Segundo Jenkins e Hawkins (2003), os estudos de suprimento larval devem considerar a variabilidade em diferentes escalas espaciais. Ressalta-se que, apesar de bombas e redes de plâncton poderem proporcionar medidas da concentração de larvas na coluna d'água, na ausência de registros de fluxo nas áreas adjacentes ao substrato de estudo, estas medidas têm um valor limitado na obtenção confiável de estimativas do suprimento larval (TOOD, 1998). Conforme demonstrado por Qian et al. (1999), briozoários, poliquetos e cracas apresentam padrões de assentamento diferentes com relação ao regime de fluxo. As diferenças entre taxas de recrutamento para diversas espécies de invertebrados sésseis em vários locais de estudo parecem ser em grande parte explicadas por variações na taxa de transporte e concentração de larvas (LEONARD et al., 1998). No estudo realizado com cracas por Sanford et al. (1994), o recrutamento juvenil é positivamente relacionado com o fluxo. Se a freqüência amostral for baixa, existe ainda um grande risco das taxas de assentamento serem subestimadas, já incluindo o processo de mortalidade inicial, ou migração do microhabitat de assentamento, por vezes, o próprio substrato experimental. De modo ideal, deve-se proceder à amostragem contínua para obter estimativas de taxa de assentamento, com preferência diárias ou a cada dois dias (CALEY et al. 1996). Por outro lado, a seleção de habitat das larvas competentes pode promover uma discrepância espacial entre densidade planctônica e taxa de assentamento, como observado por Moss (1999) ao estudar o molusco haliote. Trata-se de determinar quais as escalas espaciais e temporais que permitem estabelecer relações entre essas variáveis. A definição de escala depende dos processos físicos e comportamentais que promovem a agregação das manchas larvais no plâncton.

Nas adjacências da orla costeira, os processos que determinam os padrões de agregação do zooplâncton são pouco estudados, mas sabe-se que existem frentes geradas pela interação da topografia com correntes geradas pelo vento e gradientes de densidade. Nas baías, a presença dessas frentes altera a distribuição dos organismos planctônicos, promovendo a retenção de larvas emitidas e dificultando a entrada de estágios larvais finais (ARCHAMBAULT; BOURGET, 1999; SHANKS; MGCULLOCH; MILLER, 2003). Várias espécies de peixes, que habitam a região entre-marés, aparentemente desenvolveram respostas comportamentais que lhes permitem permanecer até os primeiros 20 metros do substrato consolidado, aproveitando assim essa zona de retenção (MARLIAVE, 1986). Na porção interna da plataforma continental, as plumas estuarinas e o efeito da pluviosidade podem gerar frentes mantidas pela diferença de densidade entre a água salobra e a água salgada, e diversos processos podem promover a agregação do plâncton às escalas das dezenas e centenas de metros. Por exemplo, células de circulação de Langmuir podem ser geradas paralelamente à direção do vento e o regime de marés pode manter a formação de ondas internas que se propagam em direção à costa (SHANKS, 1995a). A fase final da migração de 'retorno' das megalopas para o entre-marés de zonas costeiras é praticamente desconhecida. Caley et al. (1996) enfatizam que as taxas de suprimento larval e/ou a disponibilidade e qualidade de habitat para o assentamento podem variar de local para local, fazendo com que generalizações sejam inadequadas. Segundo Flores, Cruz e Paula (2002) a variabilidade no assentamento em escala espacial pequena, de centímetros a dezenas de metros, pode ser atribuída à seleção de substrato pelas larvas, enquanto que diferenças em escalas maiores provavelmente refletem a ação de mecanismos físicos de transporte. Segundo Roughgarden, Gaines e Possingham (1988) a variação na densidade populacional de adultos, entre efetivos bentônicos discretos, pode ser entendida e prevista se o contexto oceanográfico regional destes locais for conhecido. Além disso, a distribuição de larvas em águas costeiras pode fornecer pistas para o reconhecimento do padrão de circulação. Apesar da importância em testar diferentes escalas espaciais para estudar a associação entre suprimento e assentamento larval, não existem estudos especificamente delineados para estimar o suprimento de larvas a diferentes escalas e confrontar esses resultados com séries finas de assentamento que não estejam sujeitas ao efeito da mortalidade logo após o assentamento. A variabilidade residual das taxas de assentamento, não explicada pelo suprimento larval, pode ainda não ser devida a problemas metodológicos, mas sim refletir algumas características biológicas.

Durante o período larval de invertebrados marinhos é possível distinguir duas fases, na maioria dos casos; uma fase pré-competente dispersiva, durante a qual as larvas se desenvolvem e não estão ainda aptas a sofrer metamorfose, e uma fase final competente, na qual as larvas estão fisiológica e morfologicamente preparadas para responder a estímulos que induzem o assentamento (PAWLIK, 1992; BRYAN; QIAN, 1998). Em crustáceos decápodos, os estímulos ambientais e a proximidade às populações adultas podem desencadear uma resposta fisiológica, acelerando o ciclo de muda e induzindo a ecdise (e.g. O'CONNOR; GREGG, 1998; O'CONNOR; JUDGE, 1999, STRASSER; FELDER, 1999; O'CONNOR, 1991), enquanto que a ausência de tais estímulos pode atrasar o desenvolvimento até um ponto de não retorno, a partir do qual não é mais possível deter o ciclo de muda (e.g. FORWARD; DEVRIES; RITTSCHOF, 1996 e FORWARD; TANKERSLEY; RITTSCHOF, 2001). Segundo O'Connor (1991), essa flexibilidade fisiológica aumenta a probabilidade das larvas encontrarem um substrato adequado para o assentamento, potencializando assim o recrutamento juvenil. Fenômenos naturais deterministas, como os ciclos de maré, ou de caráter estocástico, como a ação dos ventos, condicionam em grande parte o transporte horizontal das

larvas, de tal sorte que um determinado contingente larval pode ficar retido perto dos locais de emissão, ou perder-se por completo por ter sido transportado para longe de um local adequado (SHANKS, 1995a). Desta forma, os estoques que chegam aos locais de assentamento podem não estar competentes, ou seja, ainda em estágio de intermuda sem uma resposta de procura pelo substrato adequado. Alternativamente, larvas podem ter chegado 'tarde', e não conseguir mais sofrer a muda metamórfica. Inicialmente, acreditava-se que megalopas capturadas por coletores passivos estavam competentes e em processo de assentamento, pois segundo Goodrich, Van e Orth (1989) a resposta tigmotática era indicativa de larvas competentes. Porém, essa premissa não se mostrou verdadeira para algumas espécies, como o siri azul Callinectes sapidus, cuja megalopa apresenta um comportamento tigmotático durante todos os estágios do ciclo de muda (MORGAN et al. 1996). Alguns autores constataram que a densidade de larvas nos coletores pode não refletir a intensidade de assentamento que ocorre no ambiente natural (ver EGGLESTON et al. 1998). Se as larvas obtidas através de coletores não apresentarem ainda capacidade fisiológica para a metamorfose, elas não farão parte ainda do estoque competente, o que pode levar a superestimativas da real taxa de assentamento. Por esta razão, torna-se importante o conhecimento do comportamento, assim como o estudo detalhado do estado fisiológico das larvas que são obtidas em coletores artificiais.

Ainda não se sabe em que momento as megalopas atingem o estágio de competência (PAULA; DORNELAS; FLORES, 2003), porém é possível classificar comparativamente o grau de desenvolvimento dessas larvas. Para tal, existem duas técnicas distintas: o cultivo em laboratório de larvas coletadas em campo e o registro do tempo decorrente até a ecdise, e a verificação do sub-estágio de muda através da análise microscópica do tegumento de larvas fixadas (JENSEN, 1991; GONZÁLEZ-GORDILLO; RODRIGUEZ; QUEIROGA, 2004; DRACH; TCHERNIGOVTZEFF, 1967).

A comparação do grau de competência entre diferentes contingentes larvais pode ser útil para entender a ecologia da fase de megalopa de decápodes. Porém, são poucos

os trabalhos que abordam esta questão. Moksnes e Wennhage (2001) compararam a competência larval de megalopas obtidas dentro e fora de uma baía e verificaram que o tempo decorrente até a muda era maior nas larvas obtidas fora da baía. Paula, Dornelas e Flores (2003) compararam a competência de megalopas de caranguejos de mangue, tendo observado que indivíduos capturados longe das respectivas populações adultas demoravam mais que aqueles coletados em suas proximidades. No entanto, nenhum desses dois estudos levou a cabo a análise microscópica do tegumento das larvas, tendo sido estimado o grau de competência somente através do tempo decorrido até que as megalopas mantidas em cativeiro efetuassem a muda para o primeiro estágio juvenil.

II. OBJETIVOS

Este projeto teve como principais objetivos: (1) Examinar séries temporais de assentamento larval de decápodos obtidos em seis costões rochosos ao longo de uma linha de aproximadamente 30 km no litoral norte do Estado de São Paulo, para inferir a direção da deriva larval na fase final de transporte, e os possíveis mecanismos físicos de transporte, (2) Localizar agregações larvais no plâncton neustônico costeiro, para verificar a ocorrência de migração vertical diuturna em diferentes espécies de decápodos, e estimar o tamanho e a densidade das manchas de megalopas, o que auxiliou na elucidação dos mecanismos de transporte, e (3) testar a relação suprimento e assentamento larval a diferentes escalas espaciais: a) Entre a Enseada do Flamengo e da Fortaleza, escala dos quilômetros. b) Dentro de cada enseada, entre os seis costões de estudo, escala das centenas de metros. Desta maneira, pretende-se inferir informações sobre o sucesso de diferentes agrupamentos larvais pelágicos em termos de taxas de assentamento no bentos. O papel da competência larval nessa associação é discutido a luz de evidências obtidas em comparações inter e intra-taxonômicas.

III. METODOLOGIA

III. 1. Locais de amostragem

As amostragens foram realizadas em duas Enseadas (Enseada do Flamengo e Enseada da Fortaleza), localizadas no município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil (Figura 1). Segundo a Secretaria do Meio Ambiente (1997c), esta região se caracteriza por apresentar uma faixa costeira extremamente recortada, devido à presença da Serra do Mar em contato quase contínuo com o mar. A serra constitui-se de escarpas abruptas e promontórios rochosos, os quais se desenvolvem perpendicularmente à linha de costa, formando inúmeras baías e enseadas. As planícies são restritas a trechos reduzidos, sendo formadas, na sua parte externa, por depósitos marinhos e, na parte interna, por sedimentos de origem continental (MARTIN; SUGUIO, 1976).

Segundo o ZEE do litoral norte (2005a), de modo geral ambas as Enseadas se enquadram na Zona 2 Marinha Especial Sub-zona (Z2ME) apresentando estruturas abióticas e comunidades biológicas preservadas, existindo áreas de reprodução de organismos marinhos, usos não intensivos, especialmente associados ao turismo e extrativismo de subsistência, não havendo atividades antrópicas que ameacem o equilíbrio ecológico. Apenas a porção da Enseada do Flamengo, conhecida como Saco da Ribeira, onde se situa um ponto 'Bs' de amostragem de assentamento larval, está enquadrada na Zona 4 Marinha (Z4M), possuindo estruturas abióticas extremamente alteradas resultante de atividades antrópicas, existindo estruturas náuticas Classe IV e V e comunidade biológica com perturbação do equilíbrio, alteração estrutural das populações ou empobrecimento da biodiversidade.

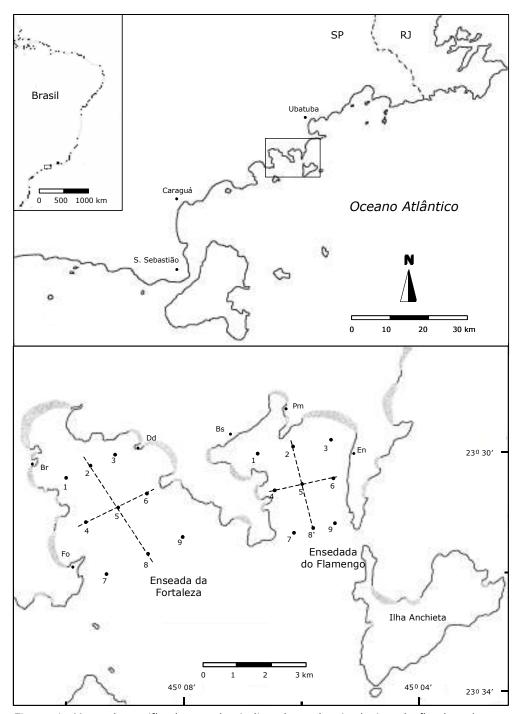


Figura 1. Mapa da região de estudo, indicando os locais de instalação de coletores bentônicos. Fo: Praia da Fortaleza; Br: Praia Bravinha; Dd: Praia Domingas Dias; Bs: Praia da Base; Pm: Praia do Perequê Mirim; En: Praia da Enseada.

III. 2. Amostragem planctônica

Entre maio e agosto foram escolhidos dois períodos de maior assentamento de *Pachygrapsus transversus* para proceder à amostragem das densidades larvais nas enseadas (entre 17 e 20 de junho e entre 04 e 13 de julho). Em cada período, ocorreram trabalhos de campo nos dias em que as condições de tempo foram favoráveis à saída do barco. Sempre que foi possível, as enseadas foram amostradas em dias alternados, sendo realizado um percorrido diurno e outro noturno em cada dia.

Para a coleta das amostras foi utilizada uma rede de 280 μm, com aproximadamente 2,5 m de comprimento, instalada ao lado da embarcação a uma distância de 1,5 m para evitar o efeito da turbulência causada pelo deslocamento do barco. A armação de aço inoxidável da rede consistiu de um retângulo, com 0,80 m X 0,30 m, fixado a um catamaran composto de dois tubos cilíndricos de PVC de 1,15 m de comprimento, preenchidos de espuma de poliuretano, unidos por barras longitudinais. A altura da boca da rede e sua posição na estrutura de suporte foram ajustadas de forma a manter o nível da água em torno de 10 cm abaixo do limite superior da armação, o que possibilitou a amostragem do nêuston (Figura 2). Para obter uma estimativa de densidade, um fluxômetro (General Oceanics 2030R) foi acoplado no terço inferior da parte interna da armação da rede.



Figura 2. Equipamento para amostragem de plâncton neustônico.

No primeiro protocolo de amostragem, foram delimitados três transectos longitudinais e três transectos transversais equidistantes, em relação à abertura das enseadas para o mar aberto, de modo a estabelecer nove pontos que cobrissem adequadamente cada uma das enseadas amostradas (Figura 1). Em cada enseada, foram realizados nove arrastos de 10 minutos a uma velocidade de 1,9 nós, no sentido dos transectos transversais, centrados nos pontos pré-estabelecidos. Durante o primeiro período de amostragem planctônica, entre 17 e 20 de junho, a Enseada do Flamengo foi amostrada duas vezes à noite e uma vez durante o dia, enquanto apenas um percorrido diurno foi realizado na Enseada da Fortaleza. Durante o segundo período, entre 04 e 13 de julho, as enseadas foram amostrada três vezes em cada período. Todo o material obtido foi fixado em álcool 70% e armazenado em frascos separados de acordo com a enseada, ponto de coleta e dia, até o processamento em detalhe deste material, exceto durante os arrastos diurnos quando alguns espécimes foram separados ainda vivos. Neste caso, o material obtido foi colocado em uma grande bacia plástica preenchida com água do mar, e uma porção aleatória das megalopas de Brachyura foi separada para cultivo; o restante do material foi fixado em álcool a 70%.

Esses dados foram utilizados para descrever o padrão de suprimento larval à escala das unidades de quilômetros (entre as enseadas) e das centenas de metros, em áreas próximas aos locais de assentamento dentro de cada enseada, sendo, também utilizados para inferir a densidade de diferentes espécies no nêuston durante o dia e a noite. A confrontação com os dados obtidos simultaneamente nos coletores passivos permitiu analisar a relação entre o suprimento larval e o assentamento efetivo no bentos às escalas mencionadas.

Um segundo procedimento de amostragem foi realizado para se obter uma estimativa do tamanho e densidade das manchas de megalopas sobre os transectos centrais (transversal e longitudinal) nas duas enseadas. Os arrastos foram realizados somente no período diurno, quando a densidade de megalopas foi superior; duas vezes na Enseada do Flamengo e uma na Enseada da Fortaleza no primeiro período de

amostragem, e três vezes em cada enseada no segundo período. A amostragem consistiu em arrastos seqüenciais contínuos ao longo dos transectos centrais, durante os quais o copo da rede foi trocado em intervalos de 1 minuto e as amostras foram armazenadas separadamente em álcool a 98%, sendo triadas nas primeiras 24 h após a coleta. Após a triagem, o material foi então preservado em álcool a 70% e armazenado em frascos separados de acordo com a enseada, ponto de coleta e dia para posterior identificação. Foi mantida uma velocidade de arrasto mínima (1,17 nós ± 0,12), o que permitiu a obtenção de um número máximo de amostras. Dependendo da extensão do transecto e das variações de velocidade devidos às correntes, o número de amostras obtidas por transecto variou de 25 a 50. Durante a navegação nestes transectos, sempre que observada, foi anotada manifestação superficial de zonas de convergência, denominadas no jargão anglo saxônico como "surface slicks" por consistirem em estrias ao longo das quais a superfície forma um espelho de água.

III. 3. Amostragem bentônica

Coletores artificiais passivos foram instalados em diferentes costões rochosos para estimar a taxa de assentamento larval de braquiúros costeiros. Os locais escolhidos para a instalação dos coletores artificiais foram a Ponta da Fortaleza (23º 31' 53,6" S; 45º 09' 41,2" W), Praia Bravinha (23º 30' 18,6" S; 45º 10' 21,2" W) e Domingas Dias (23º 30' 18,6" S; 45º 10' 21,2" W), localizados na Enseada da Fortaleza, e Praia da Base (23º 29' 48,8" S; 45º 06 49,9" W), Perequê Mirim (23º 29' 29,0" S; 45º 06' 12,4" W) e Praia da Enseada (23º 29' 50,0" S; 45º 04' 58,9" W), localizados na Enseada do Flamengo (Figura 1). Esses costões foram selecionados de forma a cobrir espacialmente as duas enseadas de estudo.

Três coletores artificiais foram instalados em cada costão rochoso, separados por algumas dezenas de metros. Esses coletores consistem de um suporte cilíndrico de 0.8 m de comprimento, confeccionado a partir de tela plástica rígida de malha de 7 cm, contendo um refil, confeccionado de tela plástica maleável de 12 mm de malha,

preenchido por uma superfície de contato para o assentamento de megalopas. Tal superfície consistiu de pedaços amassados de tecido de poliamida com malha de 2mm, fornecendo um volume aproximado de 19 litros. Cada unidade foi pendurada, por um cabo de nylon de 0,4 m, a dois conjuntos de chumbador e manilha fixados na matriz rochosa, de forma a manter o coletor próximo à superfície nas diferentes alturas de maré (Figura 3 e 4). Pedaços de isopor foram colocados no interior dos coletores para aumentar sua flutuabilidade.

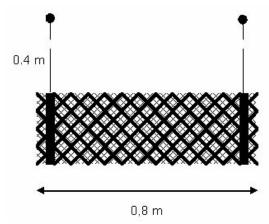


Figura 3. Coletor artificial passivo utilizado nas amostragens bentônicas.



Figura 4. Coletor artificial passivo instalado em campo.

Os costões rochosos em cada enseada foram amostrados em dias alternados, durante a maré baixa, sendo em um dia visitados todos os da Enseada do Flamengo e no outro aqueles da Enseada da Fortaleza. Desta forma, os coletores foram deixados na água durante dois dias antes de serem repostos. Além disso, o trajeto de coleta foi invertido a cada visita à mesma enseada. Por exemplo, se num dia o trajeto percorrido foi Domingas Dias – Bravinha – Ponta da Fortaleza, dois dias depois o itinerário seguido foi Ponta da Fortaleza – Bravinha – Domingas Dias. Dessa maneira, espera-se ter sido evitado qualquer efeito devido ao ciclo de maré. Em cada visita, o refil de cada coletor foi trocado, as unidades foram vistoriadas e, quando necessário, procedeu-se ao conserto ou à instalação de novas unidades, quando da perda de coletores.

Em laboratório, o refil dos coletores foi aberto e os pedaços de tecido de poliamida foram lavados em água doce. Todo o material obtido foi peneirado e colocado em bandeja plástica branca, para facilitar a separação. Uma porção de megalopas selecionadas aleatoriamente foi mantida em cativeiro, o restante do material foi fixado em álcool etílico a 70% em frascos separados para cada praia, coletor e dia, até o processamento em detalhe desse material.

III. 4. Identificação do material coletado

Os decápodes mais representativos obtidos durante as coletas, precisamente megalopas e juvenis de caranguejos e siris e os camarões, foram identificados até o menor nível taxonômico possível.

As identificações foram realizadas pela análise da morfologia externa sob estéreomicroscópio, de acordo com a bibliografia disponível (BOOKHOUT; COSTLOW, 1974, 1977, 1979; SCOTTO, 1979; INGLE, 1980, 1992; BOLTOVSKOY, 1981, 1999; GORE; SCOTTO e YANG, 1982; GORE; SCOTTO, 1982; NEGREIROS-FRANSOZO, 1986a, 1986b; NEGREIROS-FRANSOZO; FRANSOZO, A., 1991; FRANSOZO, A., 1987; STUCK; TRUESDALE, 1988; BAKKER et al., 1989; MELO, 1996; FRANSOZO, A.; NEGREIROS-FRANSOZO, 1997; FLORES; NEGREIROS-FRANSOZO e FRANSOZO, A., 1998; COSTA et al., 2003; HOUTHUIS, 1993; D'INCAO, MARTINS, 2000). Para Pachygrapsus gracilis e Geograpsus lividus ainda não foi publicada a descrição da megalopa e a identificação só foi possível através do exame morfológico do primeiro estágio de caranguejo, segundo Melo (1996). Em outros casos, as megalopas foram muito similares, possibilitando apenas classificação até o gênero. Este foi o caso dos siris dos gêneros Callinectes e Portunus.

As principais características morfológicas utilizadas para a identificação de megalopas de caranguejo foram a presença de projeções frontais na carapaça, forma e tamanho das antenas, forma e tamanho do rostro, presença de espinho em forma de gancho no ísquio do primeiro par de pereópodos, presença de espinhos no externo,

presença de cerdas sensoriais no dáctilo do quinto par de pereiópodos, morfologia da carapaça, tamanho e formato dos quelípodos, além de características mais simples, como coloração e tamanho da carapaça. Na identificação de pós-larvas de camarão, as principais características morfológicas utilizadas foram a disposição da pleura do segundo somito abdominal, forma dos pereiópodos, número e disposição de pereiópodos quelados, presença de artrobrânquias nos pereiópodos, presença de dentes na carapaça, forma das antenas, antênulas e do rostro.

III. 5. Estimativa do grau de competência larval

Para inferir a variabilidade espacial do grau de competência larval na região de estudo foram utilizadas amostras de megalopas obtidas no bentos (coletores passivos) e no nêuston (arrastos nas enseadas). A estimativa do grau de competência larval foi realizada através de duas técnicas distintas: 1) o cultivo em laboratório de larvas coletadas, tendo sido registrado o tempo decorrente até à ecdise, e 2) a verificação do sub-estágio de muda de indivíduos previamente fixados, através da análise microscópica do tegumento das larvas.

Durante o cultivo, as megalopas foram mantidas na ausência de alimento, em recipientes individualizados (com a identificação da data e local de coleta), até ocorrer a muda metamórfica para o primeiro caranguejo juvenil. Os recipientes de cultivo foram mantidos em caixas de isopor para diminuir a variação de temperatura e vistoriados duas vezes ao dia, ao amanhecer e ao anoitecer, para a verificação da muda, sendo a água trocada durante a noite. Quando observada a muda para caranguejo juvenil, a data da muda e o número do recipiente foram anotados, a exúvia foi imediatamente armazenada em álcool a 98% glicerinado a 50%, sendo o respectivo caranguejo sacrificado 24 horas após a muda, e preservado junto com o espécime larval. Nos casos de morte antes da ocorrência da muda metamórfica, a data da morte e o número do recipiente foram anotados e o animal foi preservado como descrito acima. Vale ressaltar que, durante o cultivo, as megalopas obtidas nos coletores e nos arrastos foram misturadas

aleatoriamente, de forma a garantir que, em cada tratamento, os animais fossem submetidos às mesmas condições ambientais. Para as megalopas criadas em laboratório registrou-se o intervalo, em dias, entre a coleta e a muda para o primeiro estágio juvenil. Quanto menor o tempo entre esses dois eventos, maior será o grau de competência larval.

Outra parcela das megalopas obtidas, nos coletores e nos arrastos, foi preservada em álcool a 70% logo após a coleta. Posteriormente, esses indivíduos foram dissecados sob estéreo-microscópio óptico, com o auxílio de agulhas histológicas de aço inoxidável, sendo removidos o segundo par de maxilípedes, o télson e os urópodos. O material foi montado em lâminas de microscopia descartáveis e examinado em detalhe sob microscópio óptico para observar a morfologia das cerdas dos últimos segmentos do endopodito dos maxilípedes, assim como a separação entre a cutícula e a epiderme dos urópodos e télson. Tal procedimento permitiu estimar o grau de competência de cada indivíduo, sendo realizado apenas para comparações dentro da mesma espécie. A classificação foi baseada no trabalho de González-Gordilo, Rodriguez e Queiroga (2004), especificamente com as pranchas de fotos publicadas neste estudo. Para a obtenção de um indicador mais preciso, optou-se por realizar uma estimativa independente para cada estrutura e calcular a média aritmética para esses três valores. O grau de competência foi classificado numa escala de 1 a 8, considerado aqui como um índice de competência larval, correspondente a diferentes etapas dos períodos de intermuda e pré-muda, de acordo com o esquema proposto por Drach e Tchernigovtzeff (1967).

III.6. Obtenção de dados de ventos, correntes e nível do mar

A circulação costeira pode ser simulada através de modelo numérico hidrodinâmico, tendo sido utilizada uma versão do Princeton Ocean Model - POM (Blumberg & Mellor, 1987; Mellor, 1998), que possibilita o cálculo das elevações de superfície, correntes médias na vertical e os campos tridimensionais de correntes, temperatura, salinidade e densidade, em pontos de uma grade ortogonal, regular ou não. Este constitui um modelo não linear, que utiliza as equações completas escritas na forma de fluxo, sob as aproximações de Boussinesq e hidrostática, onde a coordenada vertical linear é substituída pela coordenada sigma, que acompanha o relevo de fundo.

O modelo pode simular os efeitos de maré, meteorológicos e de densidade, de forma isolada ou combinados, permitindo a comparação das respectivas influências na circulação total.

O modelo para a região de estudo foi implementado por Tonin (2001) e utiliza grade computacional regular entre as longitudes de 46° e 44° 30′ W e latitudes de 24° 30′ e 23º 18' S, com espaçamento horizontal de 1 Km, cobrindo o litoral Norte do Estado de São Paulo, desde a linha da costa até à profundidade máxima de 155 m (Figura 5). Nos processamentos, foi considerada uma grade regular de 181 x 138 pontos e espaçamento constante de 1 Km, orientada segundo as direções EW - NS, com 11 níveis sigma. Os processamentos do modelo foram realizados a partir das seguintes condições de contorno: constantes de maré nos limites abertos da grade são fornecidas pelo modelo de plataforma de Harari & Camargo (1994); campos tridimensionais médios mensais de temperatura e salinidade são calculados a partir de Levitus & Boyer (1994); ventos transientes foram obtidos dos arquivos do National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), Climate Diagnosis Center (CDC), http://www.cdc.noaa.gov/PublicData/, através de re-análises do National Center for Environmental Prediction / National Center for Atmospheric Research (NCEP / NCAR); e os valores do nível médio do mar nos contornos abertos foram estimados a partir de observações em estações costeiras próximas (em Cananéia e Rio de Janeiro).

Resultados do modelo na grade citada foram utilizados como condições de contorno para uma grade aninhada, entre os limites de 45° 15′ e 44° 48′ W e 23° 18′ e 23° 36′ S, de modo a cobrir com maior resolução a área de amostragens. Esta grade possui 242 x 170 pontos, nas direções EW – NS, e espaçamento horizontal de 200 m, mantendo 11 níveis sigma na vertical. Os resultados de nível do mar e correntes produzidos pela grade aninhada na área específica de amostragem, incluindo as Enseadas do Flamengo e da Fortaleza, foram considerados no presente trabalho, nos períodos das campanhas oceanográficas. Do conjunto de dados de vento utilizados como forçantes do modelo, foram extraídas as séries temporais de vento a 23° 30′ S, 45° 00′ W, para as correlações com as coletas nas enseadas. Esta posição corresponde ao ponto de grade do NCEP / NCAR mais próxima da área de amostragens oceânicas do presente trabalho.

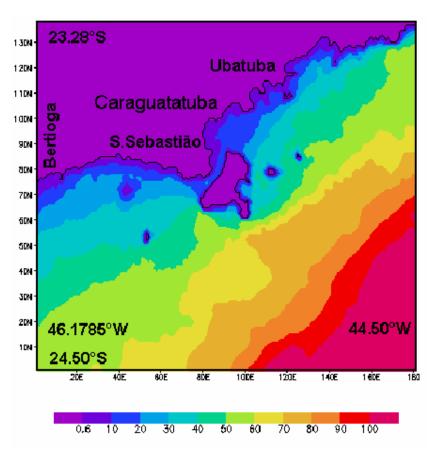


Figura 5. Região costeira Norte do Estado de São Paulo e batimetria considerada nas simulações numéricas.

III. 7. Análise numérica e estatística dos dados obtidos

III. 7. 1. Densidade dos táxons amostrados no nêuston

III. 7. 1. 1. Migração vertical e associações entre táxons

Exemplares dos principais táxons obtidos através de arrasto de plâncton, nos nove pontos estabelecidos dentro de cada enseada, foram utilizados para testar diferenças de densidade entre diferentes períodos do dia, assim como sua associação nas amostras. A fim de inferir os padrões de migração vertical desses táxons foi utilizada a análise de variância de duas vias, para testar a variação de densidade neustônica, de acordo com o 'período' (fator fixo; dois níveis: dia e noite) e 'enseada' (fator aleatório, dois níveis: Enseada do Flamengo e Enseada da Fortaleza), sendo o último introduzido para testar a consistência espacial do padrão de migração. Devido ao baixo número obtido para todos os grupos, no primeiro período de amostragem e com o objetivo de realizar uma análise balanceada, apenas os dados do segundo período foram incluídos. As amostras obtidas em todas as estações e datas foram reunidas dentro de cada enseada, somando dessa forma 27 réplicas. Os dados foram transformados para a raiz quadrada de (x + 1) em todos os casos, mas as variâncias permaneceram contrastantes para todos os táxons (teste de Cochran C; p < 0.01) exceto para Callinectes spp. Uma vez que o número de réplicas foi grande, o procedimento foi considerado robusto o suficiente face à heterocedasticidade (Underwood, 1997). Posteriormente, o procedimento de Student-Newman-Keuls (SNK) foi utilizado para testar diferenças entre os pares (SOKAL; ROHLF, 1995). Essas diferenças foram testadas para Pachygrapsus transversus, Callinectes spp., Lucifer faxoni, e Xiphopenaeus kroyeri. Para as espécies Acetes americanus e Peisos petrunkevitchi não foi necessário realizar testes para verificar diferenças de densidade entre os períodos, pois a ocorrência desses camarões foi nula durante o dia. Sendo assim, procedeu-se a um teste t para verificar diferenças entre as duas enseadas.

A técnica multivariada de análise de agrupamento foi utilizada para inferir a associação entre táxons nas amostras coletadas entre 17 e 20 de junho e entre 4 e 13 de julho, através de arrasto de plâncton nos nove pontos estabelecidos dentro de cada enseada. Os dados analisados se referem às médias das densidades dos diferentes táxons em cada estação dentro de cada enseada, separadamente para o dia e a noite, o que forneceu um total de 36 amostras. Na tabela que reúne os dados, as espécies foram dispostas nas colunas, sendo assumidas como descritores e, as estações de coleta, de 1 a 36, foram dispostas nas linhas, sendo assumidas como objetos. Foi realizada a análise de agrupamento em modo R, agrupamento de descritores, entre os táxons Pachygrapsus transversus, P. gracilis, Callinectes spp., Portunus spp., Geograpsus lividus, Cyclograpsus integer, Xiphopenaeus kroyeri, Lucifer faxoni, Acetes americanus e Peisos petrunkevitchi, considerando a similaridade entre espécies. Sendo também realizada a análise em modo Q, agrupamento de objetos, entre os 36 pontos de coleta. Em ambas as análises foi utilizado o método de associação por média mínima, conhecido como UPGMA, baseado na distância de Bray-Curtis, que agrupou as espécies ou pontos de coleta de acordo com a menor distância média (VALENTIN, 2000). Os números de significância entre as distâncias foram obtidos através de 5.000 permutações de Montecarlo, assumindo 5% de erro.

III. 7. 1. 2. Dimensões das agregações de megalopas

As séries contínuas de amostras obtidas nos transectos centrais foram sujeitas a análises de autocorrelação para determinar o tamanho das agregações larvais neustônicas, tanto no sentido transversal como longitudinal das enseadas, conforme proposto por Richerson *et al.* (1978) e posto em prática por Natunewicz, Epifanio e Garvine (2001), bem como inferir possíveis mecanismos responsáveis pelas agregações. Além disso, os dados de densidade foram transformados de acordo com o logarítimo de (x + 1) e as autocorrelações foram testadas para uma defasagem máxima de 5, o que foi

suficiente para dimensionar o alcance das agregações encontradas. Uma vez que a propagação das moções internas causadas pela maré é grandemente afetada pela topografia local, sua direção deve ser razoavelmente constante. O teste t student foi utilizado para comparar as dimensões das agregações no sentido transversal e longitudinal, a fim de verificar a consistência das diferenças de tamanho das agregações, de acordo com a orientação do transecto. Em contraste, a direção e velocidade do vento variaram consideravelmente na área de estudo durante o período amostrado. As componentes, transversal e longitudinal, da tensão de cisalhamento do vento nestas duas enseadas foram calculadas, sendo obtidas médias para cada dia de amostragem. Células de circulação de Langmuir e, conseqüentemente, zonas de convergências entre elas, aumentam em tamanho à medida que as forçantes de vento se intensificam (Shanks, 1995a). Uma vez que as células se desenvolvem paralelamente ao sentido do vento, um aumento na forçante de um dado componente do vento pode ser, principalmente, refletido num aumento da dimensão da agregação planctônica ao longo da sua equivalente ortogonal, mas também ao longo da sua própria orientação. Estas correlações foram testadas separadamente para dados dos sentidos transversal e longitudinal das enseadas e os resultados utilizados para inferir o papel da circulação de Langmuir nos padrões de distribuição neustônica de megalopas. Dados de vento foram obtidos conforme descrito anteriormente.

III. 7. 2. Assentamento larval

III. 7. 2. 1. Padrões espaciais

As análises foram somente realizadas para os táxons mais representativos: os caranguejos grapsídeos *Pachygrapsus transversus* e, *P. gracilis* e os camarões palemonídeos *Leander paulensis* e *Palaemon northropi*.

Para testar se existiram diferenças significativas de abundância destes organismos entre os costões de estudo, foi utilizado o teste *G* de ajuste (SOKAL; ROLHF, 1995), corrigido de acordo com Williams (1976), separadamente para grapsídeos e palemonídeos. Posteriormente, a freqüência de assentamento em cada costão foi comparada em relação aos demais. O valor de *p* utilizado para a regra de decisão foi dado através da correção de Bonferroni.

III. 7. 2. 2. Padrões temporais

Obtiveram-se séries temporais para cada grupo, agrupando os grapsídeos (P. transversus e P. gracilis) e os palemonídeos (L. paulensis e P. northropi). Para tal, foram obtidas as médias do número de larvas por coletor para todas as unidades instaladas na Enseada do Flamengo, ao longo de todo o período de amostragem. Estas séries foram contrastadas à variação da amplitude de maré, componentes da tensão de cisalhamento do vento e anomalia do nível do mar, os quais foram obtidos através de modelagem numérica hidrodinâmica da região de estudo (HARARI; BOROVIK, 2005). As mesmas séries de assentamento foram sujeitas à análise espectral (RAYNER, 1971) para verificar a existência de uma componente harmônica correspondente ao ciclo semilunar (14,8 dias). Para testar se os dados das séries temporais diferem de séries de ruído branco, a distribuição dos valores dos períodogramas foi testada em relação à distribuição exponencial, utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para uma amostra (ROHLF; SOKAL, 1995; SOKAL; ROHLF, 1995). Quando detectada a periodicidade semilunar, a correlação cruzada entre a taxa de assentamento e a amplitude da maré foi determinada para estimar a defasagem entre as duas variáveis. Os valores de amplitude de maré correspondem a médias obtidas através de consultas a tábuas publicadas para a região de estudo (HARARI; MESQUITA, 2003). Além da amplitude da maré, o vento foi também considerado como possível fator de influência na variação dos padrões temporais de assentamento. A média da velocidade e direção das componentes u (Leste - Oeste) e v(Norte - Sul) do vento foram calculadas a partir de quatro valores diários obtidos a partir do modelo hidrodinâmico, sendo estas calculadas para as componentes transversal (direção 145° - 325°) e longitudinal (direção 55° - 235°) em relação à linha de costa. A tensão de cisalhamento do vento, τ , foi calculada, para cada componente do vento, a partir das fórmulas;

$$\tau t = \rho_{ar} \cdot C_{ar} \cdot [V] \cdot Vt;$$

$$\tau I = \rho_{ar} \cdot C_{ar} \cdot [V] \cdot VI$$

respectivamente para a tensão de cisalhamento do vento no eixo transversal e longitudinal à linha de costa. Nestas expressões, C_{ar} é o coeficiente de atrito do ar (0,015 constante sem unidade), ρ_{ar} é a densidade do ar (1,2 kg.m⁻³), [V] é o modulo da velocidade absoluta do vento, Vt é a velocidade do vento na componente transversal e Vt é a velocidade do vento na componente longitudinal. A velocidade absoluta do vento foi calculada como,

$$[V] = \sqrt{(Vt^2 + Vl^2)}$$

Modelos log-lineares (BISHOP et al., 1975, SOKAL; ROLHF, 1995) foram utilizados para avaliar a importância relativa da amplitude de maré e da tensão de cisalhamento do vento como fatores que influenciam a taxa de assentamento larval. Tabelas de contingência de três vias foram calculadas para testar a interação entre esses fatores. Foram testados modelos separados para os palemonídeos e grapsídeos, em relação à amplitude de maré, cada componente do vento e para o efeito cumulativo de 1 a 7 dias, para estimar a defasagem entre a atuação dessas variáveis e a chegada das larvas à costa. Este procedimento estatístico requer que os dados sejam inicialmente categorizados em intervalos adequados de maneira a evitar freqüências nulas. Em todos os casos as variáveis foram divididas em duas categorias com freqüências iguais ou subiguais. A separação destas variáveis em mais categorias não traria melhorias no teste dos modelos gerais propostos neste estudo. Por isso, o exame do sinal dos desvios em relação aos valores esperados foi suficiente para avaliar como as variáveis estão relacionadas. Quando detectada interação significativa de três fatores, o teste foi

decomposto em tabelas de contingência de duas vias separadas, obtendo 'assentamento x tensão de cisalhamento do vento' em cada categoria da amplitude da maré ou 'assentamento x amplitude de maré' em cada categoria da velocidade do vento.

III. 7. 2. 3. Deriva

A análise de correlação cruzada foi utilizada para verificar o tempo de defasagem nas séries temporais de assentamento entre os costões rochosos estudados. Foram realizadas comparações, duas a duas entre os costões, utilizando, para tanto, as médias das taxas de assentamento obtidas por dia de coleta em cada área de amostragem. Nas datas em que não foi possível realizar as coletas de dados foram obtidas interpolações com os valores vizinhos. Os valores de defasagem obtidos na comparação de cada costão com os demais foram dispostos em tabela. Posteriormente, o conjunto de comparações de cada costão com os demais foi somado, de forma a se obter um valor para cada área, e o valor máximo foi subtraído do mínimo para verificação do tempo máximo decorrido nos eventos de assentamento entre os costões de estudo. Esse tempo máximo foi então somado ao valor do conjunto de comparações de cada costão com os demais para obtenção de valores positivos. O tempo máximo, obtido nas correlações cruzadas foi então dividido pelo maior valor positivo e, seu resultado foi multiplicado por cada valor positivo para obtenção do tempo de defasagem, em dias, nas séries temporais de assentamento, entre as áreas de estudo.

III. 7. 3. Variações do grau de competência larval

III. 7. 3. 1. Variações entre diferentes locais de amostragem

Os exemplares coletados através de arrasto nas duas enseadas de estudo foram divididos em duas categorias: plâncton externo (pontos 5 e 8) e plâncton interno (pontos 1, 2, 3, 4, 6, 7 e 9), conforme indicado na Figura 1. Desta forma foi possível verificar se

o grau de competência larval aumenta das zonas mais externas até os locais de assentamento.

III. 7. 3. 2. Variações entre táxons: espécies do entre marés vs espécies submareais

As megalopas de Brachyura, coletadas no plâncton e mantidas em cultivo, foram utilizadas para testar diferenças frente ao grau de competência de espécies costeiras que vivem nos costões rochosos e espécies de substratos não-consolidados, cujos efetivos bentônicos se encontram no local de amostragem. Dos principais táxons encontrados no plâncton, os grapsídeos, que incluem *Geograpsus* e *Pachygrapsus*, foram comparados aos portunídeos, no caso, diferentes espécies dos gêneros *Callinectes* e *Portunus*.

É previsto que o grau de competência dos grapsídeos seja inferior ao observado nos portunídeos, levando em consideração a distância das larvas coletadas aos locais de assentamento. Para testar essa hipótese, procedeu-se a um modelo de análise de variância específico (UNDERWOOD, 1997), no qual são estabelecidos três fatores: 'local' (fixo; dois níveis: plâncton interno e plâncton externo), 'táxon' (fixo; dois níveis: grapsídeos e portunídeos) e 'mancha' (aleatório, aninhado em táxon; dois níveis correspondentes a agregações larvais detectadas em períodos de amostragem distintos). O fator 'mancha' aninhado em táxon foi incluído, a fim de obter a replicação adequada. Duas manchas larvais diferentes foram amostradas em cada combinação das variáveis citadas acima. Foram incluídas as observações replicadas para oito megalopas por mancha, de modo a poder executar uma análise balanceada. Quando necessário, foram selecionados aleatoriamente os dados a excluir em cada combinação. Para testar contrastes entre os pares utilizou-se o procedimento *a posteriori* Student-Newman-Keuls (SNK).

III. 7. 3. 3. Variações dentro do mesmo táxon: espécies do entre-marés

As megalopas de Brachyura previamente coletadas e fixadas foram utilizadas para testar a variação no grau de competência larval, através da observação microscópica da morfologia do segundo par de maxilípedes, télson e urópodos. No caso de *Pachygrapsus transversus* foi possível incluir o fator 'enseada' para obter generalidade espacial. Foram comparados indivíduos obtidos em coletores bentônicos e arrastos de plâncton, conforme descrito anteriormente. Levando em consideração a distância das larvas coletadas aos locais de assentamento, espera-se que quanto mais longe da costa menor seja o grau de competência e que, no caso de *P. transversus*, não existam diferenças entre as enseadas. Procedeu-se a um modelo de análise de variância de duas vias em um delineamento amostral que considerou os fatores: 'enseada' (fixo, dois níveis: Enseada do Flamengo e Enseada da Fortaleza) e 'local' (fixo, aninhado em enseada; três níveis: bentos, plâncton interno e plâncton externo). Foram incluídas observações replicadas para nove megalopas por local, permitindo a execução de uma análise balanceada.

As megalopas de Brachyura, coletadas e mantidas em cultivo, foram também utilizadas para testar diferenças com relação ao grau de competência entre espécimes coletados em diferentes ambientes, incluindo larvas obtidas em coletores bentônicos. Para tanto, foram comparados, numa segunda análise, indivíduos da espécie *Pachygrapsus transversus*, previamente obtidos em coletores artificiais e arrastos de plâncton, realizados na zona interna e externa da Enseada do Flamengo. Levando em consideração a distância das larvas coletadas aos locais de assentamento, espera-se que quanto mais longe da costa, menor seja o grau de competência. Essa hipótese foi testada através de uma análise de variância (UNDERWOOD, 1997), na qual foi estabelecido o fator 'local' (fixo, três níveis: bentos, plâncton interno e plâncton externo). Observações replicadas para 16 megalopas por nível foram incluídas, de modo a executar uma análise balanceada. Quando necessário, foram selecionados aleatoriamente os dados a excluir em cada combinação. Posteriormente, o procedimento SNK foi utilizado para testar contrastes entre pares.

III. 7. 4. Relação entre suprimento e assentamento larval

A correlação entre suprimento e taxa de assentamento larval foi testada para Pachygrapsus transversus nas escalas das unidades de quilômetros (entre as enseadas) e das centenas de metros, em áreas próximas aos locais de assentamento dentro de cada enseada. Na escala mais ampla, a média da densidade de megalopas coletadas através de arrastos de plâncton, nos nove pontos estabelecidos dentro de cada enseada, foi correlacionada à média das taxas de assentamento da espécie em coletores bentônicos passivos localizados em cada enseada de estudo. Na escala das centenas de metros, a média da densidade dos exemplares coletados no plâncton nos dois pontos mais próximos aos locais de assentamento foi comparada com a taxa de assentamento nestes locais. Foram utilizados na Enseada do Flamengo os pontos 3 e 6 em relação ao costão da Enseada e os pontos 1 e 4 em relação à Base, e na Enseada da Fortaleza os pontos 3 e 5 foram relacionados ao costão da Domingas Dias, 1 e 2 à Bravinha, e 4 e 7 ao costão da Fortaleza (Figura 1), sendo cada dia de amostragem considerado como uma observação independente. Esta relação não foi testada para o costão do Perequê Mirim, pois esta área apresentou constantemente salinidade muito baixa, evidenciando a presença de uma pluma estuarina de características físicas diferentes dos demais locais de estudo.

Em ambas as escalas espaciais, a comparação foi realizada através da análise de correlação linear entre a densidade média de exemplares coletados no plâncton, durante o dia, em dois períodos distintos (entre 18 e 20 de junho e entre 04 e 13 de julho) e as médias das taxas de assentamento bentônico de exemplares coletados no mesmo dia dos arrastos de plâncton e/ou no dia seguinte. As comparações com a densidade de larvas nos coletores incluem uma defasagem de 1 dia, uma vez que os coletores foram manipulados um dia depois. É assumido que esta defasagem seja suficiente para detectar diferenças devido ao suprimento de larvas no plâncton, caso exista uma relação de causa e efeito entre suprimento e assentamento, levando em consideração que

derivadores superficiais podem levar somente poucas horas para serem transportados do meio das enseadas para próximo da costa (observação própria ainda não publicada).

IV. RESULTADOS

Nas coletas relacionadas à densidade larval nas enseadas, foram obtidas 1.373 megalopas, que compreenderam mais de 30 diferentes táxons de decápodes, sendo poucos deles dominantes. Os estágios meroplanctônicos que prevaleceram, compreenderam megalopas dos caranquejos braquiúros Pachygrapsus transversus, P. gracilis, Geograpsus lividus e Callinectes spp, os quais, constituem um agrupamento característico de megalopas relativamente grandes, comparadas com outras larvas de caranquejos, as quais provavelmente habitam especificamente a camada neustônica, ao menos durante alguns períodos. Outras espécies de Brachyura detectadas regularmente, embora não tão abundantes no bentos, incluíram os gêneros Portunus e Cyclograpsus integer. Pós-larvas do camarão peneídeo Xiphopenaeus kroyeri também foram particularmente abundantes nas amostras neustônicas, assim como as pós-larvas e juvenis do camarão sergestídeo Peisos petrunketvitchi e Acetes americanus. A única espécie estritamente holoplanctônica registrada foi o camarão luciferídeo Lucifer faxoni. Nas amostras provenientes do estudo do assentamento larval, foi obtido um total de 1.423 megalopas, sendo a espécie Pachygrapsus transversus a mais abundante, representando cerca de 91% do total de megalopas coletadas. Outras espécies abundantes foram Pachygrapsus gracilis com 6,6% e Pilumnus spp com menos de 1%. Outros grupos, como panopeídeos, pinoterídeos, porcelanídeos e portunídeos foram raramente capturados, sendo assim, considerados ocasionais. Entre os camarões foram obtidos 1.740 exemplares, sendo mais abundantes Leander paulensis (63,9%), Hyppolyte obliquimanus (23,9%) e Palaemon northropi (4,7%).

IV. 1. Densidade dos táxons amostrados no nêuston

IV. 1. 1. Migração vertical e associações entre táxons

Todas as formas dominantes de decápodos, exceto *Callinectes* spp., tiveram um padrão nictemeral de ocorrência no nêuston, enquanto que nenhum contraste entre enseadas foi observado entre as espécies amostradas (Tabela I).

Tabela I - Sumário dos resultados da análise de variância em duas vias de acordo com os fatores enseada e período para os táxons mais abundantes. ** p<0.01; * p<0.05; ns: não significativo.

	_	P. transversus		Callinectes spp		X. kroyeri		L. faxoni	
Fv	df	F	р	F	р	F	р	F	р
Enseada	1	1,77	ns	2,14	ns	0,94	ns	1,00	ns
Período	1	5,94	*	0,18	ns	11,84	**	10,25	**
Ens x Per	1	2,24	ns	0,75	ns	2,65	ns	3,28	ns
Resíduo	104								

Dos táxons que exibiram padrão nictemeral, somente *Pachygrapsus transversus* foi mais abundante durante o dia (Figura 6); o restante mostrou uma preferência noturna, embora variável. Cerca de 25% dos indivíduos de *Lucifer faxoni* foram encontrados em amostras diurnas, enquanto que somente 4 e 1% de *Xiphopenaeus kroyeri* e *Peisos petrunkevitchi*, respectivamente, foram encontrados durante o dia. O sergestídeo *Acetes americanus* esteve totalmente ausente no nêuston durante o dia. Desta forma, os dados indicam a ocorrência de um padrão de migração vertical diária para todos os táxons, exceto *Callinectes* spp., em que contrastes diários não foram observados, e *P. transversus*, que aparentemente sofre migração vertical nictemeral reversa.

Densidade neustônica

Variação diuturna

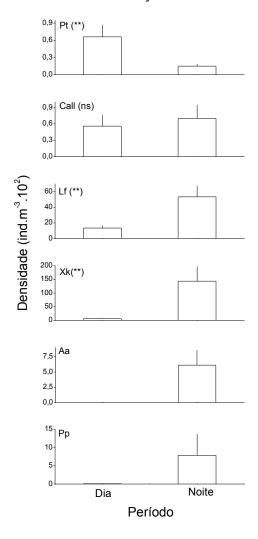


Figura 6. Variação nictemeral de densidade no nêuston para os táxons planctônicos mais representativos. Pt: Pachygrapsus transversus; Call.: Callinectes spp.; Lf: Lucifer faxoni; Xk: Xiphopenaeus kroyeri; Pp: Peisos petrunkevitchi; Aa: Acetes americanus. ** p < 0.01; ns: não significativo.

A análise multivariada em modo R indica agrupamento correlacionado de caranguejos braquiúros composto por todos os grapsídeos e portunídeos, exceto *Pachygrapsus gracilis*, deixando à parte camarões Dendrobranchiata (Figura 7). A análise multivariada em modo Q revelou dois grupos: um composto quase que exclusivamente

por amostras noturnas (n = 16, dois dias de amostragem) e outro por amostras diurnas (n = 20, quatro noites de amostragem), sugerindo que estes táxons são principalmente segregados com relação ao ciclo nictemeral, mais do que espacialmente entre enseadas ou em estações dentro das enseadas.

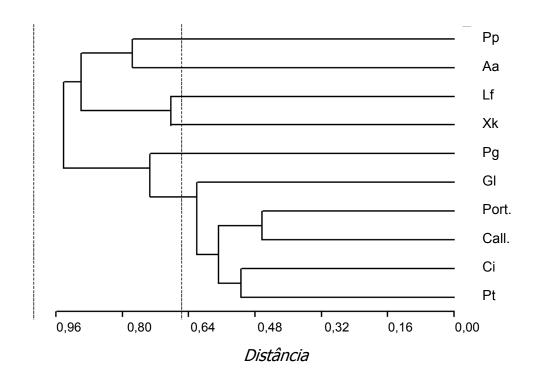


Figura 7. Resultado da análise de agrupamento para descrever a associação entre táxons de decápodes em amostras neustônicas obtidas durante o dia e a noite. As linhas verticais tracejadas representam limites estatísticos para dissimilaridade (esquerda) e similaridade (direita), ao nível de significância de 5%.

IV. 1. 2. Dimensões das agregações de megalopas

Megalopas, pertencentes ao agrupamento sintópico de braquiúros identificado na análise multivariada, foram reunidas para a análise das manchas sobre os transectos transversal e longitudinal nas enseadas amostradas. Em todos os casos, a distribuição das larvas foi muito heterogênea (Figuras 8 e 9).

Enseada do Flamengo

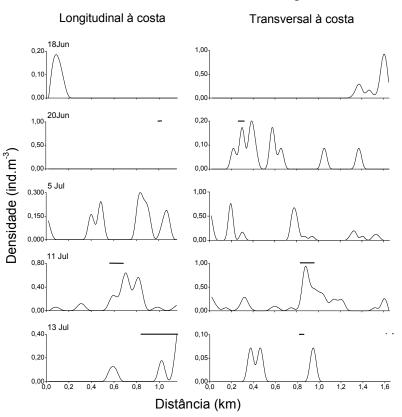


Figura 8. Perfil das densidades neustônicas diurnas de megalopas sobre os transectos perpendicular e transversal em relação à costa na Enseada do Flamengo em diferentes dias de amostragem. Linhas pretas indicam locais onde manifestações superficiais de zonas de convergência foram observadas.

Longitudinal Transversal 19Jun 0.04 0,05-0,02 0,00-0,00 Densidade (ind.m⁻³) 1,50-4,00 1,00-2,00-0,50 0,10 0,20-0,05 0,10 0.00 0.00 12Jul 1,00-1,00-0,50 0,50 1,0 0,2 0,4 0,6 0,8 1,0 1,2 0,6 0,8 1,4 Distância (km)

Enseada da Fortaleza

Figura 9. Perfil das densidades neustônicas diurnas de megalopas sobre os transectos perpendicular e transversal em relação à costa na Enseada da Fortaleza em diferentes dias de amostragem. Linhas pretas indicam locais onde manifestações superficiais de zonas de convergência foram observadas.

Durante os arrastos de plâncton, manifestações superficiais de zonas de convergência foram observadas em diversas ocasiões e corresponderam, em muitos casos, a pontos dos transectos onde houve pico de densidade de megalopas; seis entre onze na Enseada do Flamengo (Figura 8) e quatro entre seis na Enseada da Fortaleza (Figura 9), coincidindo assim com 59% dos picos de densidade. Manchas de megalopas

foram maiores transversalmente (216m \pm 118) do que longitudinalmente (136m \pm 61), sugerindo uma coerência espacial em relação à formação da mancha, porém esse contraste numérico teve significância estatística marginal ($t_s = 1,61; p = 0,066$). Correlações entre as forçantes do vento e o tamanho das manchas não suportam agregações larvais causadas pela circulação de Langmuir (Tabela II).

Tabela II - Correlações entre as componentes da velocidade do vento e o tamanho da mancha de megalopas neustônicas sobre os transectos.

_	Velocidade do vento				
	longi	tudinal	transversal		
Tamanho da mancha	r	р	r	р	
longitudinal	0,61	0,15	- 0,76	0,062	
transversal	0,62	0,135	-0,68	0,046	

Apesar de positivas, as correlações entre a componente longitudinal do vento em relação à costa e o tamanho das manchas em ambas as direções não foram significativas. Correlações negativas em relação a forçante transversal do vento foram significativas ou próximas da significância, com o aumento da velocidade do vento sendo associado a uma diminuição das manchas em ambas as direções (Tabela IV).

IV. 2. Assentamento larval

IV. 2. 1. Padrões espaciais

Para todos os táxons a Enseada do Flamengo recebeu uma densidade maior de organismos do que a Enseada da Fortaleza, 80,96% e 19,4% respectivamente (Figura 10). Para *Pachygrapsus transversus* notam-se dois picos de assentamento nos costões rochosos estudados, entre 10 e 21 de junho e entre 1 e 18 de julho, sendo o primeiro mais intenso em todas as áreas. Estes picos ocorreram, na mesma época, também para *Pachygrapsus gracilis*, sendo melhor observados na Praia da Enseada e do Perequê Mirim

e muito fracos, nos costões rochosos da Enseada da Fortaleza. De fato, em análise visual, a taxa de assentamento de *P. gracilis* é muito maior na Praia do Perequê Mirim do que nas demais áreas de estudo. Assim como as megalopas, os camarões apresentaram maior taxa de assentamento nos costões da Enseada do Flamengo do que nos da Enseada da Fortaleza, 96,41% e 3,59% respectivamente (Figura 11).

O teste G de ajuste indicou que a distribuição das larvas, entre os costões estudados, não é homogênea (p<0,05), tanto para grapsídeos quanto para palemonídeos. Após a aplicação do procedimento *a posteriori* de Bonferroni foi constatado que todas as discrepâncias numéricas, observadas na tabela III, são estatisticamente significativas (p<0,05). Para os grapsídeos, em todos os costões da Enseada do Flamengo, a freqüência observada de megalopas foi maior que a esperada, com exceção do Perequê Mirim. Na enseada da Fortaleza a freqüência observada foi menor que a esperada em todas as áreas. Para os palemonídeos, somente no costão rochoso do Perequê Mirim, a freqüência de assentamento observada foi maior que a esperada.

Tabela III – Comparação da abundância de grapsídeos e palemonídeos entre os costões rochosos amostrados. Os valores esperados foram calculados de acordo com o número de registros válidos para cada área. Os resultados significativos estão salientados em negrito.

	Número de megalopas						
	grapsi	ídeos	palemonídeos				
Costões	Freq Obs	Freq Esp	Freq Obs	Freq Esp			
Base	434	246	57	234			
Perequê	177	244	1167	233			
Enseada	531	246	76	234			
Domingas	81	217	16	207			
Bravinha	74	213	12	203			
Fortaleza	106	236	9	225			
Valor de <i>Gadj</i>		709		3218			

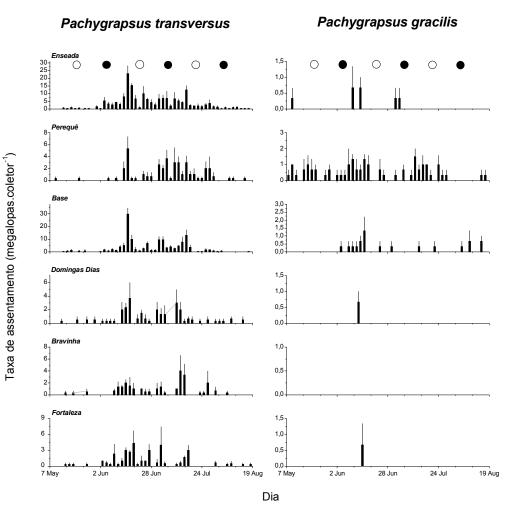


Figura 10. Séries de assentamento de megalopas nos costões estudados. Linhas em pontilhado indicam datas em que ocorreu perda de todos os coletores. Colunas indicam média e respectivo erro padrão.

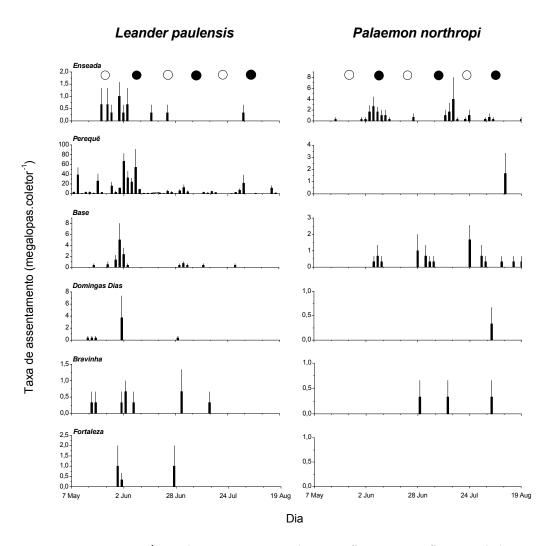


Figura 11: Séries de assentamento de camarões nos costões estudados. Linhas em pontilhado indicam datas em que ocorreu perda de todos os coletores. Colunas indicam média e respectivo erro padrão.

IV. 2. 1. Padrões temporais

A variação temporal da taxa de assentamento para os congêneres *Pachygrapsus* transversus e P. gracilis e para os palemonídeos (Leander paulensis e Palaemon northropi) está disposta na figura 12. Nota-se que para as megalopas os picos de assentamento parecem centrados nos períodos de quadratura, enquanto que, para os palemonídeos, os picos apresentaram um padrão mais diverso, sendo possível evidenciar picos centrados no período de quadratura e outros próximos aos períodos de sizígia. Para avaliar a significância destes períodos, identificados visualmente na figura 12, foi utilizada a análise espectral e os resultados confirmam essas tendências (Figura 13). Para ambos os táxons foram identificadas componentes periódicas de alta freqüência. Para os grapsídeos, o períodograma indica um período significativo de 14,9 dias, que corresponde ritmo semilunar (teste K-S, p<0,05). Para os palemonídeos, o períodograma indicou um período significativo de 7,4 dias, sendo possível verificar também a presença de uma componente semilunar, apesar de não ser a mais importante (teste K-S, p<0,05).

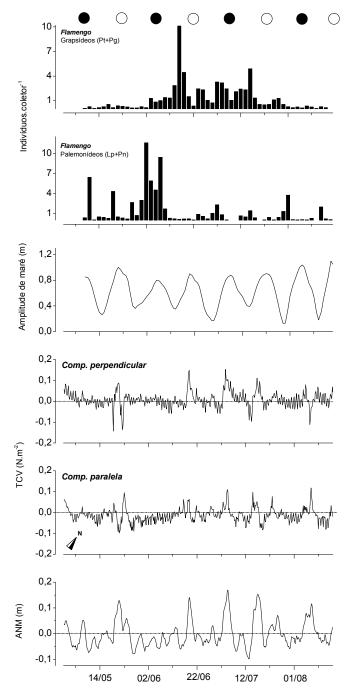


Figura 12. Séries temporais de dados biológicos e ambientais durante o período de estudo do assentamento larval de Pachygrapsus spp. (P. transversus: Pt e P. gracilis: Pg), Leander paulensis (Lp) e Palaemon northropi (Pn). Os dados biológicos resultam de médias obtidas para todos os coletores colocados na Enseada do Flamengo. Dados de amplitude de maré resultam de médias calculadas para cada dia, segundo as previsões para a região de Ubatuba (Harari & Mesquita, 2003). Dados componentes paralela (55° - 235°) e perpendicular (145º - 325º) da tensão de cisalhamento do vento (TCV), assim como da anomalia do nível do mar (ANM), foram obtidos através de valores de correntes superficiais gerados por modelagem numérica da hidrodinâmica da região de estudo. positivos da componente Valores perpendicular indicam ventos que sopram em direção à costa e valores positivos da componente paralela indicam ventos de sudoeste. Os dados apresentados de ANM referem-se a valores subtraídos pela média.

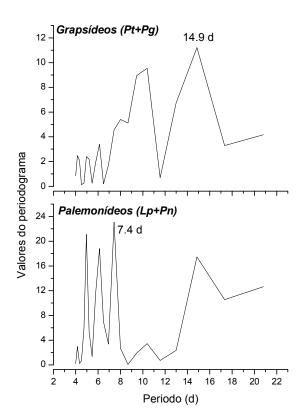


Figura 13. Períodogramas obtidos para as séries temporais de assentamento de grapsídeos e palemonídeos.

Para verificar se os períodos semilunares identificados encontravam suporte independente, foi utilizada correlação cruzada entre taxa de assentamento e amplitude de maré. Uma correlação significativa negativa foi detectada para os grapsídeos com uma defasagem de 12 a 16 dias, resultados que suportam o ciclo semilunar centrado em marés de quadratura. Para os palemonídeos não foi encontrada correlação significativa (Figura 14).

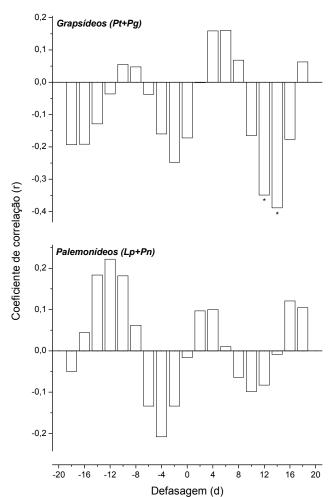


Figura 14. Correlações cruzadas para verificar a defasagem do assentamento com relação à variação da amplitude de maré. Correlações significativas estão assinaladas com um asterisco (p<0,05).

Durante o período de amostragem, na ausência de frentes frias, os ventos predominantes vieram de nordeste, o que traduz em valores negativos, tanto na componente paralela como na perpendicular à linha de costa (Figura 12). A análise de correlação cruzada, para verificar a defasagem da anomalia do nível do mar com relação à variação das componentes transversal e longitudinal da tensão de cisalhamento do vento, indicou correlação positiva significativa em relação a componente perpendicular com defasagem de zero dias, o que indica que a influência de ventos em direção à costa provocam empilhamento de água na costa no mesmo dia em que sopram (Figura 15). Nota-se, ainda, que na componente perpendicular há uma correlação positiva significativa com defasagem entre 14 e 15 dias e, na componente paralela há uma

correlação positiva significativa com defasagem entre 8 e 13 dias, porém estas defasagens são muito grandes, não sugerindo qualquer ação direta.

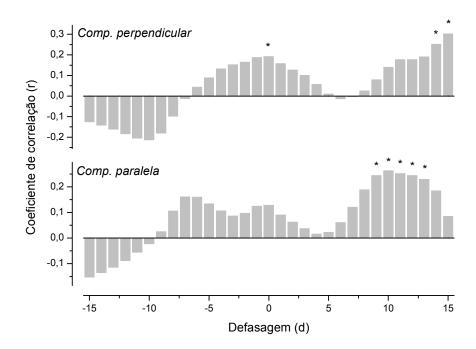


Figura 15. Correlações cruzadas para verificar a defasagem da anomalia do nível do mar com relação à variação das componentes transversal e longitudinal da tensão de cisalhamento do vento. Correlações significativas estão assinaladas com um asterisco (p<0,05).

Os modelos log-lineares ajustados para as séries temporais dos grapsídeos (Tabela IV) indicam que, tanto na componente paralela como perpendicular do vento, há interação significativa entre a tensão de cisalhamento do vento e a amplitude de maré, quando considerada a ação cumulativa dessas variáveis, afetando a taxa de assentamento. Na componente paralela, o aumento da taxa de assentamento esteve associado a ação cumulativa por 3, 4 e 7 dias de ventos de nordeste e também a ação cumulativa por 5 a 6 dias, de ventos de nordeste em períodos de maré de grande amplitude.

A variação da taxa de assentamento durante períodos de alta e baixa amplitude de maré, segue uma tendência similar durante a atuação de ventos na componente paralela, porém, nota-se uma diferença significativa durante períodos de alta amplitude com atuação de ventos negativos deste componente (Figura 16).

Tabela IV - Pachygrapsus spp. Significância estatística das interações entre fatores em modelos loglineares ajustados às séries temporais obtidas. A: taxa de assentamento; M: amplitude de maré; V: tensão de cisalhamento do vento. Os resultados significativos estão salientados em negrito.

	AXMXV			AXM		XV
Dias	G	valor de <i>p</i>	G parcial v	alor de p	G parcial	valor de <i>p</i>
Componente paralela						
1	1,51	0,220	2,29	0,130	0,19	0,665
2	2,59	0,108	0,43	0,510	3,37	0,067
3	2,78	0,095	0,00	1,000	5,08	0,024 (b)
4	3,38	0,066	1,91	0,167	6,35	0,012
5	5,98	0,014	(a) -			-
6	5,81	0,016	-			-
7	2,46	0,117	0,82	0,366	5,98	0,015
Componente perpendic	ular					
1	2,82	0,093	0,98	0,321	2,38	0,123
2	4,17	0,041	(c) -			-
3	4,09	0,043	-			-
4	6,97	0,008	-			-
5	6,97	0,008	-			-
6	11,23	0,001	-			-
7	7,15	0,007	-			_

⁽a) Maiores taxas de assentamento associadas a ventos de nordeste durante períodos de elevada amplitude de maré (figura 10)

⁽b) Maiores taxas de assentamento associadas a ventos de nordeste (figura 5)

⁽c) Maiores taxas de assentamento associadas a ventos em direção à costa durante períodos de reduzida amplitude de maré (figura 12)

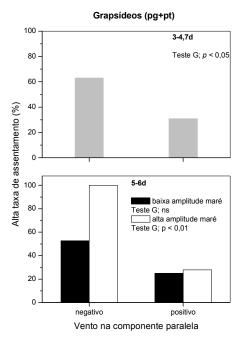


Figura 16. Pachygrapsus spp. Porcentagem de observações de alta taxa de assentamento em variável condição de vento no sentido paralelo em relação à linha de costa. Resultados da ação cumulativa durante os 3-4 dias e 5-6 dias precedentes, para o painel superior e inferior, respectivamente. Para a interação de segunda ordem, a estatística refere-se aos valores parciais de *G* descritos na tabela IV. Para a interação de terceira ordem, a estatística refere-se a resultados obtidos pela decomposição em tabelas de contingência 2 X 2.

Na componente perpendicular (tabela IV), a ação cumulativa por 2 a 7 dias, de ventos de sudeste em períodos de reduzida amplitude de maré também esteve associada ao aumento da taxa de assentamento. Nota-se que a variação da taxa de assentamento durante períodos de alta e baixa amplitude de maré segue uma tendência numérica contrária durante a atuação de ventos na componente perpendicular, sendo significativa em períodos de baixa amplitude durante a atuação de ventos da componente positiva (Figura 17).

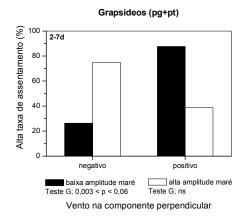


Figura 17. Pachygrapsus spp. Porcentagem de observações de alta taxa de assentamento em variável condição de vento no sentido perpendicular à costa. Resultados da ação cumulativa durante os 2-7 dias precedentes. A estatística refere-se a resultados obtidos pela decomposição em tabelas de contingência 2 X 2.

Em relação aos palemonídeos os modelos log-lineares (Tabela - V) demonstraram interação significativa somente entre a taxa de assentamento e períodos de reduzida amplitude de maré, com defasagem mínima (Figura 18).

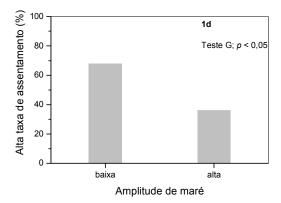


Figura 18. Palaemonidae. Porcentagem de observações de alta taxa de assentamento de acordo com a amplitude de maré. Resultados da ação cumulativa de 1 dia. A estatística refere-se a valores parciais de G descritos na Tabela V

Tabela V - *Palaemonidae*. Significância estatística das interações entre fatores em modelos loglineares ajustados às séries temporais obtidas. A: taxa de assentamento; M: amplitude de maré; V: tensão de cisalhamento do vento. Os resultados significativos estão salientados em negrito.

	Αλ	AXMXV		AXM		AXV	
Dias	G	valor de <i>p</i>	G parcial	valor de <i>p</i>	G parcial	valor de <i>p</i>	
Componente paralela							
1	0,00	0,947	5,03	0,025 (a) 0,72	0,396	
2	0,15	0,697	0,28	0,594	0,59	0,444	
3	0,08	0,784	0,18	0,671	0,05	0,831	
4	0,08	0,784	0,18	0,671	0,05	0,831	
5	0,08	0,780	0,00	0,964	0,00	0,964	
6	1,08	0,298	0,18	0,672	0,04	0,835	
7	0,25	0,616	0,57	0,449	0,00	1,000	
Componente perpendici	ılar						
1	1,16	0,282	5,18	0,023	0,03	0,871	
2	0,64	0,425	0,02	0,897	0,73	0,394	
3	0,13	0,714	0,03	0,862	0,74	0,389	
4	0,11	0,743	0,05	0,817	0,05	0,817	
5	0,77	0,379	0,04	0,851	0,17	0,680	
6	0,25	0,616	0,00	1,000	0,57	0,449	
7	0,45	0,501	0,00	1,000	1,11	0,293	

⁽a) Maiores taxas de assentamento associadas a períodos de reduzida amplitude de maré (figura 18).

IV. 2. 3.Deriva

A análise de correlação cruzada (Tabela VI) indicou que o aumento nas taxas de assentamento teve início pelo costão rochoso da Praia Fortaleza, seguido pela Domingas Dias (36 horas após), Bravinha e Perequê Mirim (52hrs após a Fortaleza) e, finalmente, pela Base e Enseada (72 hrs após a Fortaleza). Dentro de cada enseada, na comparação do tempo de defasagem das séries de assentamento entre os costões, admite-se uma margem de erro de 24 horas. Esses resultados serão interpretados com o auxílio dos gráficos de correntes superficiais obtidos através do modelo hidrodinâmico.

Tabela VI – Tempo de defasagem nas as séries temporais de assentamento entre as áreas de estudo

	Enseada	Perequê	Base	D.Dias	Bravinha	Fortaleza	Defasagem (Dias)
Enseada	-	0	0	-1	-1	-3	3,00
Perequê		-	0	-3	-1	-3	2,25
Base			-	-1	-1	-3	3,00
D.Dias				-	-2	-2	1,50
Bravinha					-	-2	2,25
Fortaleza						-	0,00

IV. 3. Variação do estágio de competência larval

IV. 3. 1. Variações entre táxons:

espécies do entre marés vs espécies submareais

O tempo para efetuar a muda metamórfica para megalopas de grapsídeos do entre-marés e de portunídeos submareais, obtidas no plâncton, diferem entre si, independentemente do fato de terem sido coletadas no meio da enseada ou em locais mais próximos à costa (Tabela VII, Figura 19). O efeito mancha detectado (Tabela VII) é devido a diferenças entre manchas de grapsídeos coletadas em áreas adjacentes à costa, porém em dimensão muito menor, quando comparado com os contrastes entre os dois grupos de braquiúros.

Tabela VII - Sumário dos resultados da análise de variância comparando os níveis de competência de espécies submareais (portunídeos) e entremareais (grapsídios) no meio da enseada e em águas adjacentes à costa. O fator 'mancha' é incluído para fornecer a replicação adequada para cada combinação dos fatores principais. . ** p<0.01; * p<0.05; ns: não signifivcativo.

Fv	df	F	р
Local	1	0,00	ns
Taxon	1	83,77	**
Mancha (LxT)	4	3,56	*
LxT	1	0,57	ns
Resíduo	56		

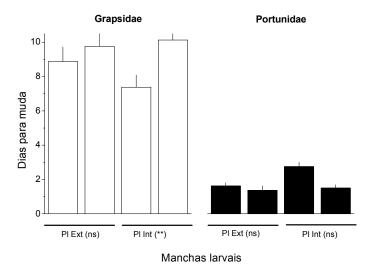


Figura 19. Comparação do tempo decorrido até a muda para megalopas mantidas em cativeiro, coletadas no meio da enseada (plâncton externo) e em áreas adjacentes à costa (plâncton interno). Manchas replicadas amostradas em cada combinação de fatores também estão representadas. Valores correspondem às médias e respectivos erros padrões. ** p < 0.01; ns: não significativo.

IV. 3. 2. Variações dentro do mesmo táxon: espécies do entre-marés

Os resultados não suportam nenhuma diferença para megalopas coletadas em distâncias variáveis em relação à costa, o que poderia ser concebido para grapsídeos de costões. Contudo, as diferenças foram significativas para *Pachygrapsus transversus* em outra análise, que incluiu indivíduos coletados no bentos (Tabela VIII, Figura 20).

Tabela VIII - Pachygrapsus transversus. Sumário das análises de variância para comparação de competência entre megalopas obtidas no meio da enseada, em áreas adjacentes à costa e no bentos. O procedimento em duas vias aplicado para o estágio de muda incluiu um segundo fator (enseada) para testar consistência espacial. *** p < 0.001; ** p < 0.01; ns: não significativo.

_	Estágio de muda			Dias para a muda		
Fv	df	F	р	df	F	р
Local	2	0,47	ns	2	17,53	***
Enseada	1	0,97	ns	-	-	-
LxE	2	6,20	**	-	-	-
Resíduo	48	,		45		

Neste caso, megalopas coletadas no bentos efetuaram a muda em 3 a 4 dias, em média, depois de capturadas, contrastando claramente com o período de 10 dias requerido por larvas obtidas no nêuston. Dados obtidos, através do estágio de muda dos indivíduos, renderam resultados muito diferentes e espacialmente inconsistentes. Todos os caranguejos já se encontravam em estágio de pré-muda. Larvas coletadas no meio da enseada foram ligeiramente, mas não significativamente, mais avançadas no ciclo de muda do que as coletadas próximas à costa na Enseada do Flamengo, porém esta diferença e outras não foram detectadas na Enseada da Fortaleza.

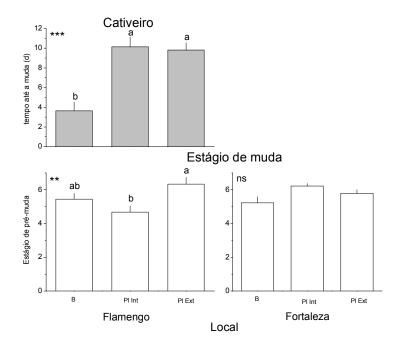


Figura 20. Pachygrapsus transversus. Acima: Comparação do tempo decorrido até à muda para megalopas obtidas em coletores bentônicos (B), em áreas adjacentes à costa (plâncton interno) e no meio da enseada (plâncton externo). Abaixo: Resultados similares, mas incluindo o fator espacial 'enseada' para megalopas fixadas imediatamente após a captura em que foi analisado o estágio de muda. Diferenças numéricas entre colunas compartilhando ao menos uma mesma letra, não são significativas.

IV. 4. Relação entre suprimento e assentamento larval

As correlações entre a taxa de assentamento e o suprimento de megalopas são fracas, revelando uma leve tendência positiva (Figura 21). Porém, as relações para ambas as escalas analisadas não foram significativas.

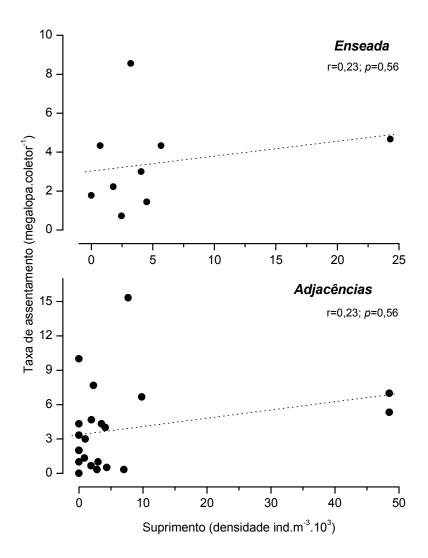


Figura 21. Relações de suprimento vs assentamento do caranguejo costeiro *Pachygrapsus transversus* em duas escalas espaciais diferentes.

IV. 5. Interpretação dos dados fornecidos pelo modelo hidrodinânmico

Detalhes dos resultados de simulações numéricas da circulação marítima no litoral Norte do Estado de São Paulo podem ser encontrados em Harari e Borovik (2005). Os gráficos de correntes superficiais geradas pelo vento, maré e pela interação destas duas forçantes, a partir do modelo hidrodinâmico, foram utilizados na interpretação dos padrões temporais e espaciais de assentamento. Tais gráficos sugerem que as correntes devidas a ventos, sob diversas condições, tem uma maior influência nos padrões de assentamento, em comparação com as correntes de maré.

Durante a ocorrência de ventos de nordeste nota-se que, devido à influência da linha de costa e da topografia de fundo, existe uma grande variação no padrão de correntes próximo à região costeira e dentro das enseadas (Figuras 22 a 25 painel B). Ao largo da costa, ocorre grande transporte de água em direção ao continente em períodos de maré enchente de sizígia (Figura 22 painel A), enquanto que nos períodos de maré vazante de sizígia as correntes são redirecionadas, tomando sentindo paralelo à costa, vindas de nordeste (Figura 23 painel A). Por outro lado, nos períodos de maré de quadratura nota-se ao largo da costa correntes com sentido predominante norte – sul (Figuras 24 painel A, 25 painel A).

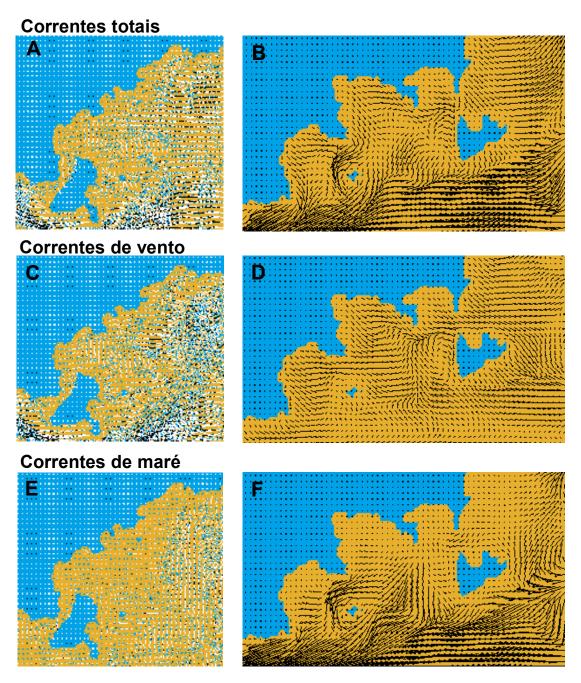


Figura 22 – Correntes na superfície geradas por ventos de nordeste em período de maré enchente de sizígia. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 05 de julho às 00:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35′- 24°00′S e 45°60′- 44°70′W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40′- 23°60′S e 45°24′- 45°00′W).

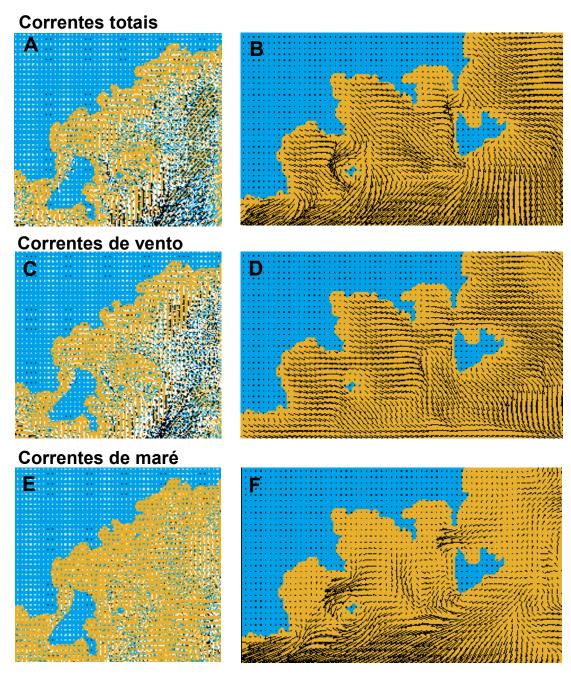


Figura 23 – Correntes na superfície geradas por ventos de nordeste em período de maré vazante de sizígia. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 05 de julho às 05:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35′- 24°00′S e 45°60′- 44°70′W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40′- 23°60′S e 45°24′- 45°00′W).

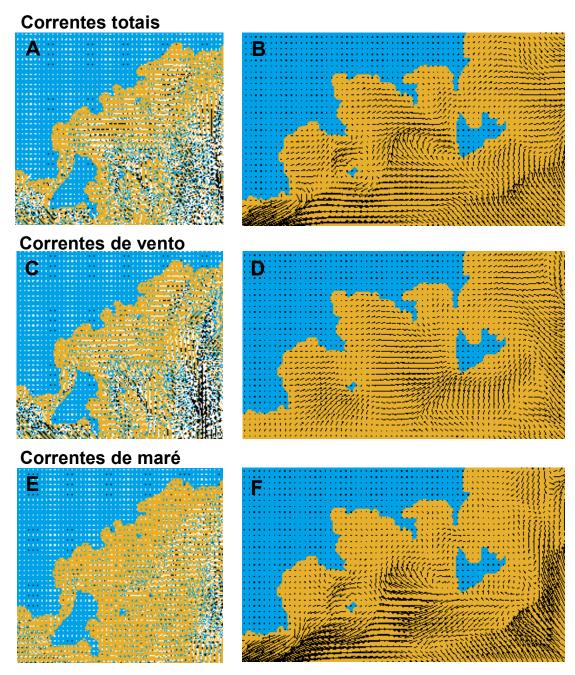


Figura 24 – Correntes na superfície geradas por ventos de nordeste em período de maré enchente de quadratura. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 29 de junho às 17:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35´- 24°00´S e 45°60´- 44°70´W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40´- 23°60´S e 45°24´- 45°00´W).

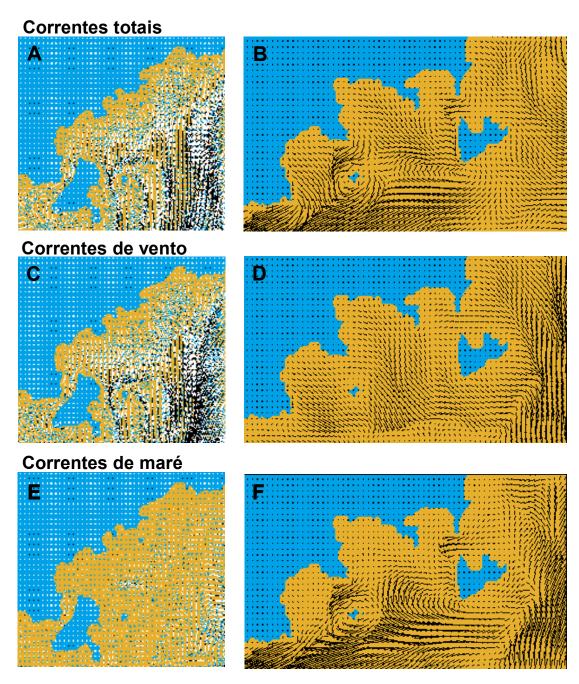


Figura 25 – Correntes de superfície geradas por ventos de nordeste em período de maré vazante de quadratura. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 29 de junho às 12:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35´- 24°00´S e 45°60´- 44°70´W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40´- 23°60´S e 45°24´- 45°00´W).

Os gráficos de direção e intensidade do vento (Figura 26) demonstram que, em geral, durante as marés de sizígia, os ventos de sul e sudeste atuaram por períodos maiores e com maior intensidade do que nos períodos de quadratura. A atuação destes ventos resultou em correntes em direção à costa, mais intensas durante as marés de sizígia (Figuras 27 e 28) do que durante as marés de quadratura (Figuras 29 e 30), o que resultou, também, em maior fluxo de água para dentro das enseadas. Nota-se que, em períodos de ocorrência de tais ventos, as correntes têm sentido enchente nas enseadas de estudo mesmo durante as marés vazantes (Figuras 28 e 30 painel B).

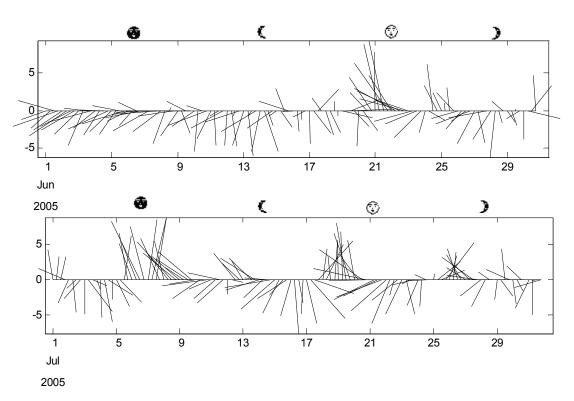


Figura 26 – Direção e intensidade de vento.

Correntes totais Correntes de vento Correntes de maré E

Figura 27 – Correntes de geradas por ventos de sudeste durante em período de maré enchente de sizígia. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 07 de julho às 02:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35´- 24°00´S e 45°60´- 44°70´W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40´- 23°60´S e 45°24´- 45°00´W).

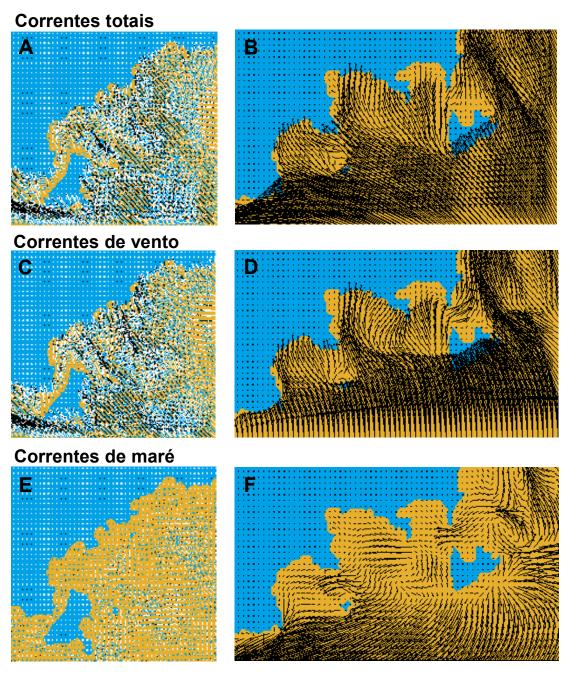


Figura 28 – Correntes de superfície geradas por ventos de sudeste em período de maré vazante de sizígia. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 07 de julho às 06:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35´- 24°00´S e 45°60´-44°70´W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40´- 23°60´S e 45°24´- 45°00´W).

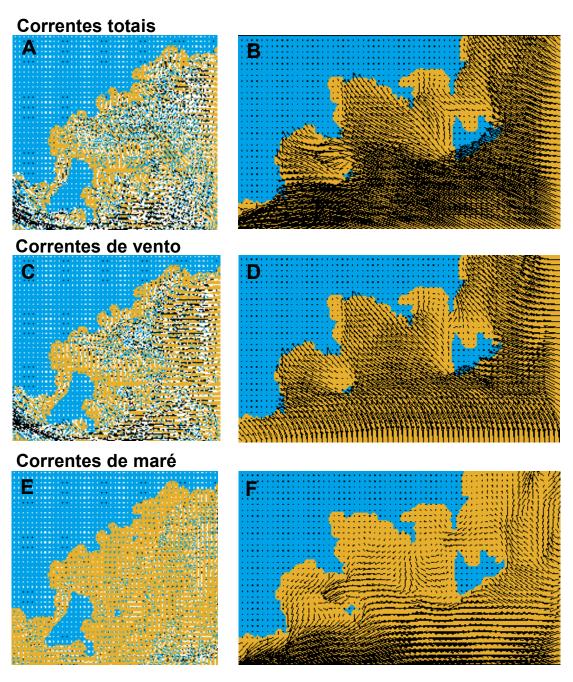


Figura 29 – Correntes de superfície geradas por ventos de sudeste em período de maré enchente de quadratura. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 30 de junho às 18:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre 23°35´- 24°00´S e 45°60´- 44°70´W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre 23°40´- 23°60´S e 45°24´- 45°00´W).

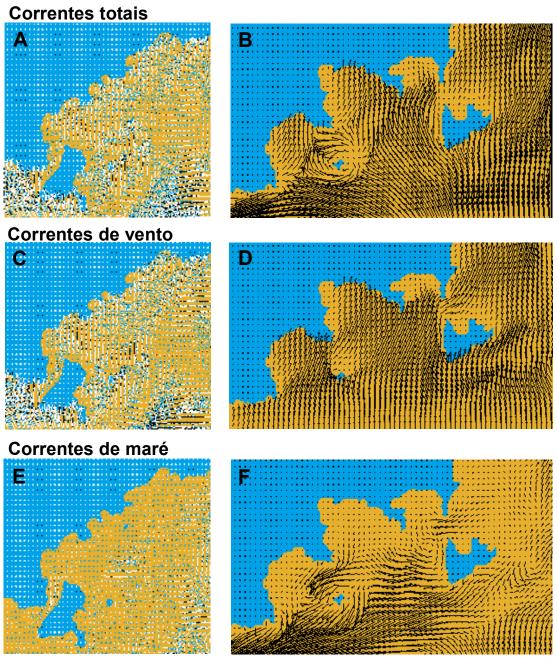


Figura 30 – Correntes de superfície geradas por ventos de sudeste em período de maré vazante de quadratura. Os dados referem-se a valores obtidos no dia 30 de junho às 18:00 horas. Os painéis da esquerda mostram correntes em macro-escala (entre $23^\circ35^{'}-24^\circ00^{'}$ S e $45^\circ60^{'}-44^\circ70^{'}$ W), enquanto os painéis da direita mostram correntes nas proximidades e dentro das enseadas de estudo (entre $23^\circ40^{'}-23^\circ60^{'}$ S e $45^\circ24^{'}-45^\circ00^{'}$ W).

Os resultados numéricos demonstram a significativa influência da linha da costa e ilhas na circulação, redirecionando as correntes e gerando "áreas de abrigo" a sotavento. Nas proximidades das enseadas de estudo, devido à presença da Ilha Anchieta, ocorre um re-direcionamento das correntes e o fluxo resultante deste re-direcionamento, em muitos casos, parece atingir primeiro, e com maior intensidade, a Enseada da Fortaleza (Figuras 27, 28, 29 e 30 painel B). A presença da Ilha Anchieta parece ainda acarretar diferenças no fluxo de água entre as enseadas de estudo, o qual em geral seria menor na Enseada do Flamengo do que na Enseada da Fortaleza (Figuras 22 a 30 painel B). Em diversas ocasiões, principalmente durante a ocorrência de ventos de nordeste, é possível notar que, dentro da Enseada do Flamengo, as correntes têm orientação oeste-leste, transportando água em direção ao costão rochoso da Praia da Enseada e que, na entrada desta enseada, a Ilha Anchieta influencia a formação de giros (Figuras 22 a 25 painel B). Nota-se que, em diversas condições de vento, a modelagem numérica hidrodinâmica indica um maior fluxo de água entrando pela Enseada da Fortaleza do na Enseada do Flamengo.

V. DISCUSSÃO

Densidade dos táxons amostrados no nêuston

Os padrões nictemeral de ocorrência neustônica são claros em todos os táxons examinados. A ausência de diferenças entre as densidades diurnas e noturnas para megalopas de Callinectes spp. pode refletir distribuições homogêneas ao longo da coluna d'água, ou, mais provavelmente, a presença neustônica constante desta larva, como sugerido para Callinectes sapidus (SMYTH, 1980). Acredita-se que a maioria das megalopas de siris capturadas pertença a Callinectes ornatus, uma vez que, para este gênero, essa é a espécie absolutamente dominante em fundos inconsolidados rasos na região de estudo (BERTINI e FRANSOZO, 2004). Esta é uma espécie tipicamente marinha, sendo assim, não é esperado que sua megalopa mude seu comportamento na presença de estímulos químicos vindos de estuários. Pós-larvas e os primeiros estágios juvenis de camarões sofrem uma migração vertical típica, em contraste com Pachygrapsus transversus, que aparentemente realiza migração reversa. Essa evidência refuta a distribuição neustônica constante para essa espécie, o que poderia ser considerado, uma vez que, a mesma assenta na zona entre marés de costões rochosos, o que fornece suporte adicional para a idéia desenvolvida por Shanks (1986, 1995a), relacionada ao papel de brisas marinhas e terrestres no transporte seletivo de estágios larvais finais de braquiúros. Esse mecanismo de transporte pode ser particularmente importante para espécies de decápodos que assentam na zona entre marés, o que não é o caso do camarão Xiphopenaeus kroyeri e do siri Callinectes ornatus, para os quais não foram observados padrões de migração reversa. O teste da ocorrência deste ritmo nictemeral alternativo para o grapsídeo Cyclograpsus integer pode ser interessante, uma vez, que sua megalopa é grande o suficiente para se manter nadando em zonas de convergência e seus estágios bentônicos habitam fundos do entre marés, porém, um número insuficiente de megalopas foi obtido para a realização dos procedimentos estatísticos adequados.

Agregações neustônicas provavelmente não consitutem o padrão para decápodos costeiros, mas uma característica desenvolvida em certos grupos, que possuem grandes larvas com alta capacidade natatória quando presas em zonas de convergência (SHANKS, 1985, 1995b). Isto pode explicar a característica peculiar de agrupamentos de caranquejos braquiúros encontrados no nêuston durante o dia. As manchas deste grupo de larvas parecem ser, em parte, atribuídas à formação de zonas de convergência, onde muitas vezes a densidade de megalopas aumentou. Na área de estudo, as designações transversal e longitudinal em relação à costa são, até certo ponto, mais arbitrárias do que exatas, uma vez que as amostras foram realizadas em pequenas enseadas e não ao longo de uma linha de costa com orientação plenamente definida. Portanto, manifestações de zonas de convergência na superfície, formadas pela chegada de ondas internas, podem não estar totalmente orientadas paralelamente à linha de costa quando adentram nas enseadas. Apesar de apresentar baixa significância estatística, as diferenças no tamanho das manchas, de acordo com sua orientação, foram muito consistentes durante o período de estudo, indicando que as manchas são maiores no sentido transversal e não no longitudinal, como esperado, caso as zonas de convergência estivessem alinhadas com a linha de costa. Não foi encontrado suporte para a hipótese de predominância da circulação de Langmuir, porque as componentes de velocidade do vento não são positivamente associadas com o tamanho das manchas. Ao contrário, foram encontradas correlações negativas, indicando que ventos transversais à linha de costa estão associados a uma diminuição no tamanho das manchas nos sentidos transversal e longitudinal. Levando em conta estes resultados, um possível cenário é que movimentos de ondas internas, gerados pela maré, definam a orientação das agregações, mas a forçante do vento, neste caso prevalecendo ventos vindos de sudeste, pode empurrar a camada neustônica em direção à costa nas zonas de convergência, agregando ainda mais as larvas. Contudo, deve ser salientado que essa é apenas uma hipótese plausível. Protocolos de amostragem mais específicos são necessários para comprovar a validade plena das hipóteses levantadas para tais processos.

Assentamento larval

Durante o período de estudo, praticamente todas as superfamílias de caranguejos braquiúros, características da região de amostragem (MELO, 1996), foram registradas nos coletores artificiais bentônicos, sendo mais abundantes as megalopas de grapsídeos. Outros grupos, como anfípodos e moluscos e pós-larvas de camarões peneídeos e carídeos, também foram amostrados com sucesso, confirmando a eficiência do equipamento de amostragem para o estudo do assentamento larval, principalmente para caranguejos e camarões, que habitam a zona entre-marés de costões rochosos.

A Enseada do Flamengo apresentou, consistentemente, maior taxa de assentamento de megalopas e camarões, do que a Enseada da Fortaleza, o que pode indicar a existência de uma importante área de deposição de larvas. No costão rochoso da Praia da Enseada, as taxas de assentamento do grapsídeo Pachygrapsus transversus foram, em geral, mais altas do que as registradas nas demais áreas de estudo. O costão rochoso do Perequê Mirim apresentou as maiores taxas de assentamento para o grapsídeo Pachygrapsus gracilis e para o palemonídeo Leander paulensis, em relação aos demais costões amostrados. A variabilidade no assentamento em pequenas escalas espaciais, de poucos centímetros a algumas dezenas de metros, pode ser atribuída à seleção de habitat, enquanto que se acredita que a variabilidade em escalas espaciais maiores pode refletir heterogeneidades devidas a padrões hidrológicos (FLORES; CRUZ; PAULA, 2002). Shanks e Wright (1987) verificaram, em cracas, que ondas internas têm o potencial, não somente de transporte de larvas em direção à costa, mas de depositar diferentes quantidades dessas larvas ao longo da costa, resultando em taxas de assentamento significativamente diferentes entre os locais de amostragem separados por algumas centenas de metros. A linha de costa, a topografía do fundo e a presença de ilhas podem influenciar a dinâmica de correntes e moções internas que são, em grande parte, responsáveis pelo transporte de organismos para a região de estudo. De fato, em análise visual, os gráficos de correntes geradas pelo vento, pela maré e pela interação da ação dos ventos e da maré, mostram claramente a influência da linha de costa e da Ilha Anchieta na dinâmica das correntes de superfície nas enseadas da região.

Vale ressaltar que os dois rios, que desembocam na praia do Perequê Mirim, trazem um significativo aporte de água doce e provocam eutrofização, devido ao despejo de esgoto não tratado de origem doméstica. Tais características podem ter influenciado as diferenças nas taxas de assentamento de grapsídeos e palemonídeos, observadas entre este costão e as demais áreas de estudo. A presença de uma pluma estuarina constante, evidenciada pelas baixas salinidades registradas neste local, pode ter induzido o assentamento de larvas de Pachygrapsus gracilis, que é uma espécie tipicamente estuarina, não encontrada na forma adulta nos costões de estudo. Por outro lado, as baixas salinidades podem ter resultado em menor taxa de assentamento de Pachygrapsus transversus, que é uma espécie tipicamente costeira (MELO, 1996). Apesar de não terem sido encontrados estudos relacionados à distribuição e abundancia das populações adultas de Leander paulensis na região de estudo, sabe-se que o congênere Leander tenuicornis é a espécie de crustáceo dominante em comunidades de Sargassum sp. (JOHNSON; ATEMA, 1986) e, segundo Ramos-Porto (1986), a espécie Leander paulensis é eminentemente costeira, sendo encontrada até 16 metros de profundidade, quase que exclusivamente em fundos de areia com prados de algas moles e/ou fanerógamas marinhas. Desta forma, é possível que as larvas desta espécie, que assentam nos costões rochosos da região de estudo, realmente recrutem às populações adultas, e que as altas taxas de assentamento verificadas no Perequê Mirim sejam um indicativo de padrão retenção de larvas na zona costeira próxima ao estoque parental, o que será discutido em detalhe adiante. Por outro lado, a matéria orgânica, trazida pelo grande aporte de esgoto doméstico, pode servir de alimento para os camarões, o que pode ser a causa da alta taxa deste palemonídeos registrada neste costão rochoso. Os resultados, obtidos no presente estudo, sugerem que as diferenças nas taxas de assentamento entre os costões de cada enseada podem ser causadas tanto por padrões de circulação local, quanto pela seleção de habitat das larvas, devido a características físicas próprias de cada área. Padrões de circulação local podem ainda ser responsáveis pela irregularidade observada na deposição de larvas entre as enseadas de estudo.

Tais padrões de circulação podem ainda sofrer alterações devido às condições de vento e da maré. Segundo Shanks (1998), as séries temporais obtidas para braquiúros costeiros refletem diretamente os processos que ocorrem sobre a plataforma continental, ao contrário de espécies estuarinas que estão sujeitas aos mecanismos de transporte adicionais dentro do estuário (vide revisão de Queiroga e Blanton, 2005), sendo assim indicadas para estudar o efeito das diferentes variáveis hidrológicas que podem condicionar o transporte de megalopas em meso-escala. De fato, séries temporais de assentamento de decápodos costeiros têm sido utilizadas para testar a importância relativa de marés e ventos no transporte de megalopas em direção à costa em diversos trabalhos (SHANKS 1983, 1988, 2006, WING et al. 2005, FLORES; CRUZ; PAULA, 2002).

No presente estudo, tanto para grapsídeos quanto para palemonídeos, foi detectado um ritmo semilunar nas taxas de assentamento, com máximas ocorrências próximas a marés de quadratura, o que refuta a hipótese de maior assentamento devido ao aumento do fluxo de água promovido pela maré sobre a região entre-marés. Conforme citado anteriormente, devido ao padrão de agregação larval em zonas de convergência observado no plâncton, acredita-se que moções internas, geradas pela maré, possam ser um importante mecanismo de transporte de larvas para a zona costeira amostrada. Diversos estudos sugerem que larvas de caranquejos, cracas e peixes, podem ser transportadas em direção à costa em zonas de convergência de moções internas geradas pela maré (KINGSFORD; CHOAT, 1986; SHANKS, 1983, 1986, 2006). Sendo assim, caso esse transporte seja significativo, a periodicidade semilunar é esperada. Pineda (1994, 1999) descreveu frentes de moções internas, geradas pela maré, e apresentou evidências que suportam a hipótese de que essas frentes podem transportar larvas neustônicas de caranquejos e peixes em direção à costa. Na costa sul da Califórnia, Pineda (1995) verificou que moções internas de maré ocorreram em grupos de dois a nove eventos, com periodicidade semilunar. Se esse mecanismo operou na região de estudo durante o período de amostragem é possível que ele seja responsável pelo ritmo semilunar de assentamento observado neste estudo. Porém, deve ser salientado que essa é somente uma hipótese para explicar o padrão encontrado, pois segundo Pineda (1999), a identificação de moções internas geradas por maré deve ser baseada em medidas de séries temporais de temperatura, direção e velocidade de correntes na coluna de água, o que não foi previsto no presente estudo. É importante notar, que para os congêneres Pachygrapsus marmoratus (FLORES; CRUZ; PAULA, 2002) e P. crassipes (SHANKS, 2006) também foi detectado um ritmo semilunar na variação da taxa de assentamento, porém centrado nas marés de sizígia. As moções internas são provavelmente formadas com a perturbação da termoclina pelas variações de maré e vento, provocando mudanças na velocidade de correntes ou ainda, na quebra da plataforma continental, pela interação da topografia do fundo com as correntes de maré (HALPERN, 1971; D'ASARO, 1984; CRESSWELL; BOLAND, 1981; ALPES, 1985); ademais, segundo Lamb (1997), o transporte promovido por moções internas pode ser reduzido em águas mais rasas que 300m de profundidade. Uma vez que vários fatores, como a orientação da linha da costa, a topografia de fundo e a interação das correntes geradas pelo vento com as de maré, têm grande influência na dinâmica de correntes e moções internas, é possível que as diferenças no padrão temporal de assentamento observadas entre os grapsídeos, obtidos na região de estudo, e seus congêneres, tenham relação com as com os padrões hidrológicos locais.

Visto que, na região de estudo, os ventos que sopram no sentido transversal à costa, vindos de sudeste, provocam o empilhamento da água no mesmo dia em que atuam (figura 15), e levando em consideração que as larvas dos grapsídeos *Pachygrapsus transversus* e *P. gracilis* permanecem na camada neustônica durante o dia (Figura 6) e que a deflexão de Eckman é praticamente nula na camada neustônica (HUANG, 1979; BAKUN, 1996), esperava-se um aumento nas suas taxas de assentamento associado à atuação de ventos no sentido transversal à costa. Este padrão foi observado na costa portuguesa para *P. marmoratus* (FLORES, CRUZ e PAULA, 2002), sendo as forçantes do vento atribuídas como fatores principais no transporte de larvas em direção à costa. Os dados obtidos demonstram uma concordância com os padrões observados por esses autores, porém sugerem uma relação mais complexa, devido à interação com a maré. Na região amostrada, a interação das componentes de

cisalhamento do vento com a amplitude da maré é determinante no transporte de grapsídeos. Os modelos log-lineares indicaram interação significativa entre aumento nas taxas de assentamento e ventos vindos de sudeste, atuando por um período de 2 a 7 dias cumulativos, em períodos de reduzida amplitude de maré. Os ventos que atuam na costa portuguesa durante o período do ano em que foi realizado o estudo de *P. marmoratus* (FLORES, CRUZ e PAULA, 2002), chegam a 40 km/h, valor muito maior do que os registrados no litoral de São Paulo, o que pode ter mascarado o efeito da interação com a maré. Também foram detectados aumentos na taxa de assentamento durante períodos de atuação de ventos de nordeste, por um período de 5 e 6 dias precedentes, coincidentes com marés de grande amplitude. Inicialmente, acreditava-se que a atuação de ventos de nordeste tivesse o efeito oposto nas taxas de assentamento de grapsídeos, uma vez que devido ao transporte de Ekman seria esperado que esses ventos deslocassem a água da região costeira para o oceano aberto (THE OPEN UNIVERSITY COURSE TEAM, 2004), transportando assim as megalopas neustônicas para longe das áreas de assentamento.

Como a interação das componentes de cisalhamento do vento com a variação da maré e a variação nas taxas de assentamento mostrou um padrão complexo e, até certo ponto, inesperado, os resultados obtidos foram adicionalmente analisados com base nos gráficos de correntes de superfície produzidos pelos modelos numéricos de circulação. Durante a atuação de ventos de nordeste, esses mostram grande variação no padrão de correntes dentro das enseadas, o qual muitas vezes não corresponde à direção de transporte esperada. Porém, ao largo da costa, nota-se que ocorre grande transporte de água em direção ao continente em períodos de maré enchente de sizígia (Figura 22), e que durante os períodos de maré vazante de sizígia as correntes são redirecionadas, tomando sentido paralelo à costa, vindas de nordeste em direção à região de estudo (Figura 23). Por outro lado, durante períodos de maré de quadratura nota-se que, ao largo da costa, as correntes têm um sentido norte - sul (Figuras 24 e 25). Visto que, o limite sul de distribuição das espécies *Pachygrapsus transversus* e *Pachygrapsus gracilis* é o Estado do Rio Grande do Sul (MELO, 1996), é possível que os ventos que atuam de

nordeste contribuam significativamente com o aporte de larvas originárias de regiões mais ao norte, durante períodos de maré de quadratura. Desta forma, os dados relacionados à interação dos ventos de nordeste com marés de sizígia, obtidos através dos modelos log-lineares, foram corroborados pelos modelos de circulação. Os gráficos, obtidos através dos modelos hidrodinâmicos, também demonstram o efeito expressivo dos ventos de sudeste e sul no transporte de áqua em direção à costa, em ambos os períodos de lua. De fato, os modelos hidrodinâmicos sugerem que a atuação dos ventos, sob diversas condições, tem uma maior influência na direção das correntes geradas e das taxas de assentamento, em comparação com as correntes de maré. Porém, os modelos log-lineares indicaram que existe uma resposta antagônica na relação das taxas de assentamento com a interação de ventos na componente perpendicular e amplitude de maré, sendo as taxas de assentamento significativas apenas durante a atuação de ventos de sudeste em marés de pequena amplitude. Desta forma, é possível que a interação dos processos físicos com fatores de ordem biológica tenham influenciado o padrão observado. Durante o período de amostragem, em diversas ocasiões, os ventos de sudeste, em marés de grande amplitude, agiram durante um curto período (1-2 dias), porém com grande intensidade, provocando fortes correntes em direção à costa. Desta forma, é possível que o intenso fluxo de água, provocado pelos ventos de sudeste durante marés de sizígia, tenha trazido megalopas que estavam localizadas longe da costa, ainda não competentes para o assentamento. Por outro lado, pode ser que esse grande fluxo de água dificulte o assentamento de larvas de grapsídeos. Nota-se, através da figura 26, que durante períodos de pequena amplitude de maré, os ventos de sudeste atuaram com pequena intensidade, e a análise dos gráficos, gerados pelo modelo hidronidâmico, demonstra que a interação destes ventos com a maré provocara correntes em direção à costa de menor intensidade, sendo o fluxo de água dentro das enseadas consideravelmente menor. O menor fluxo de água pode fazer com que a água permaneça mais tempo dentro das enseadas e que assim o assentamento seja facilitado.

Os gráficos produzidos pelos modelos hidrodinâmicos também foram utilizados para a interpretação dos resultados obtidos em relação aos padrões de deriva larval.

Esses resultados sugerem que o aumento no assentamento larval de grapsídeos tem início pelos costões rochosos localizados na Enseada da Fortaleza e que, somente cerca de 36 a 72 horas depois, há um aumento nas taxas de assentamento na Enseada do Flamengo. Os gráficos de modelagem hidrodinâmica demonstram que, devido à presença da Ilha Anchieta, ocorre um re-direcionamento das correntes nas proximidades das enseadas de estudo, e que o fluxo resultante deste re-direcionamento, em muitos casos, parece atingir primeiro, e com maior intensidade, a Enseada da Fortaleza. Uma vez que, entre as seis áreas estudadas, o costão da Fortaleza é o que se encontra mais próximo à entrada da enseada, faz sentido que as manchas de megalopa atinjam primeiramente este local. A presença da Ilha Anchieta parece ainda acarretar em diferenças no fluxo de água entre as enseadas de estudo, o qual em geral parece ser menor na Enseada do Flamengo do que na Enseada da Fortaleza. Assumindo que o tempo de permanência de uma massa de água, dentro das enseadas, influencie a taxa de assentamento, os modelos de correntes mais uma vez corroboram os resultados estatísticos obtidos para a deriva de larvas. Nota-se, ainda, que dentro da Enseada do Flamengo, em diversas ocasiões, as correntes têm orientação oeste-leste, transportando água em direção ao costão rochoso da Praia da Enseada, e que na entrada da Enseada do Flamengo a Ilha Anchieta influencia a formação de giros, os quais podem agir como zonas de retenção de larvas. Esse padrão pode explicar as altas taxas de assentamento observadas no costão rochoso da Praia da Enseada. Ressalta-se que o padrão de deriva larval, observado no presente estudo, é consistente espacial e temporalmente, e que a Enseada do Flamengo apresenta também potencial como zona de produção de larvas (FLORES, comunicação pessoal).

Os palemonídeos, *Palaemon northropi* e *Leander paulensis*, capturados nos coletores bentônicos, raramente foram encontrados no nêuston durante os arrastos de plâncton. Não foram encontrados trabalhos que abordem a distribuição vertical das larvas dessas espécies ou tempo de desenvolvimento no plâncton. Sendo assim, apesar de detectado um ritmo semilunar, é difícil inferir os mecanismos de transporte para costa que possam estar associados ao padrão temporal de assentamento observado. Paula

(1998) verificou que, durante seu período de desenvolvimento, larvas de Palaemon longirostris são progressivamente mais concentradas nas camadas de fundo da coluna de água, o que pode explicar os dados obtidos, no presente estudo do plâncton. Conforme abordado anteriormente, é possível que a alta taxa de assentamento de Leander paulensis, registrada no costão rochoso do Perequê Mirim, seja um indicativo de padrão retenção de larvas na zona costeira próxima ao estoque parental. Padrões de retenção larval são frequentemente verificados em crustáceos estuarinos como Caliinectes danae (WEBER; LEVIN, 2000), Pisidia longicornis, Ilia nucleus, Nepinnotheres pinnotheres e Macropodia sp. (GONZALEZ-GORDILLO et al., 2003). Entre os carídeos, a família Palaemonidae apresenta diversos exemplos de retenção larval, como demonstrado para Palaemonetes vulgaris (SANDIFER, 1973, 1975) Palaemon longirostris (Paula, 1998). O comportamento larval interage com os mecanismos físicos de transporte na retenção ou exportação de larvas (BILTON; PAULA; BISHOP, 2002), e esta característica também é verificada em espécies costeiras. Em regiões onde ocorre ressurgência, larvas competentes do gastrópodo Concholepas concholepas permanecem retidas próximas à zona costeira, o que pode ser resultado da interação entre sua migração nictemeral reversa com a dinâmica de circulação local (POULIN et al., 2002). Várias espécies de peixes, que habitam a região entre-marés, aparentemente desenvolveram respostas comportamentais que lhes permitem permanecer até os primeiros 20 metros do substrato consolidado, aproveitando assim essa zona de retenção (MARLIAVE, 1986). Ellien et al. (2000) demonstraram que ocorre uma variação no padrão de retenção de larvas de populações do poliqueto Pectinaria koreni, localizadas em duas baías diferentes, sendo tal variação atribuída à importância relativa da advecção causada pela maré, à difusão turbulenta, velocidade e direção das forçantes do vento. Frentes, geradas pela interação da topografia com correntes, geradas pelo vento e gradientes de densidade, podem alterar a distribuição dos organismos planctônicos, promovendo a retenção de larvas emitidas e dificultando a entrada de estágios larvais finais (ARCHAMBAULT e BOURGET, 1999; SHANKS et al., 2003).

Variações do grau de competência larval

Todas as megalopas coletadas na área costeira amostrada apresentaram-se como espécimes em pré-muda. Nas amostras de larvas de Pachygrapsus transversus, divididas a bordo para lotes de cultivo ou estágio de muda, as megalopas levaram em média 7 a 11 dias para efetuar a muda em laboratório e apresentaram espécimes no estágio D₀ ou avançado estágio de pré-muda, respectivamente. Era provável que megalopas de siris estivessem em estágio ainda mais avançado, uma vez que estas efetuaram a muda mais rapidamente depois de coletadas, raramente excedendo 2 dias. Dados de espécies coletadas no plâncton e, mantidas em cativeiro, sugerem que megalopas neustônicas de portunídeos submareais são mais competentes para o assentamento do que as de grapsídeos do entre marés, possivelmente porque elas se encontram mais próximas à área parental, que se localiza diretamente abaixo delas, onde eventuais estímulos químicos já exercem seus efeitos. Megalopas de P. transversus, coletadas no meio da Enseada do Flamengo e em locais próximos à costa não mostraram diferenças, mas aquelas obtidas em coletores bentônicos, efetuaram a muda mais rapidamente, em geral não excedendo 4 dias. Estes resultados sugerem que megalopas de P. transversus obtidas no nêuston e no bentos representam dois grupos diferentes, um pré-competente e outro competente, e que megalopas no estágio transicional não foram capturadas. É possível que as megalopas mudem para o habitat bentônico em águas adjacentes aos costões rochosos, desta maneira, fora dos mecanismos de amostragem utilizados. Os resultados obtidos, relacionados aos estágios de muda, são confusos e as tendências não são consistentes entre as enseadas amostradas. Dentro da condição de pré-muda, sucessivos estágios podem não estar relacionados à proximidade da muda metamórfica, mas, provavelmente, ao passado histórico da mancha, isto é, ao tempo que as larvas despenderam no plâncton, atrasando a metamorfose até a detecção de um habitat apropriado. Neste sentido, indivíduos em estágio muito avançado do ciclo de muda, podem até mesmo perder a capacidade de assentar, sendo assim excluídos do conjunto de larvas competentes.

Relação entre suprimento e assentamento larval

A falta de correlação entre o suprimento de megalopas e a taxa de assentamento nas escalas espaciais mensuradas pode ser devida tanto a questões metodológicas quanto biológicas. A amostragem de plâncton convencional, mesmo obtida em diversas datas, fornece apenas séries instantâneas de estimativas de densidades em um ambiente muito dinâmico. Estimativas da taxa de assentamento de megalopas, utilizando coletores artificiais, podem refletir, até certo ponto, mudanças cumulativas sobre o período em que foram dispostas, mas podem ser consideradas como estimativas estritamente integrativas sobre as freqüências de amostragem mais comumente aplicadas (MOSKSNES; WENNHAGE, 2001). Portanto, a falta de correlação significativa pode ser parcialmente explicada por estas imperfeições metodológicas. Contudo, questões metodológicas provavelmente não respondem a toda a dispersão observada na figura 21. Os presentes resultados sugerem que megalopas de Pachygrapsus transversus e possivelmente de outros caranguejos costeiros, passam por uma mudança de comportamento específica muito próxima da área parental quando elas abandonam o habitat planctônico, mas não assentam imediatamente no habitat entremareal. Este atraso em si, juntamente com processos relacionados, como mortalidade adicional devida à grande pressão de predação em áreas adjacentes aos costões, pode acrescentar um ruído considerável nas relações entre suprimento e assentamento.

VI. CONCLUSÃO

As amostragens planctônicas revelaram um padrão de migração vertical diurna para camarões dendrobranquiatas, nomeadamente pós-larvas e juvenis dos sergastídeos Acetes americanus e Peisos petrunkevitchi e o peneídeo Xiphopenaeus kroyeri. Para megalopas do gênero Callinestes sp. não foi encontrado padrão nictemeral e um padrão de migração reversa foi observado para Pachygrapsus transversus e Pachygrapsus gracilis. As análises das amostras planctônicas, obtidas durante o dia e a noite, revelaram um grupo composto por grandes megalopas neustônicas, grapsídeos e portunídeos, e outro grupo neustônico noturno composto por camarões holo e meroplanctônicos, o que adicionalmente suporta a hipótese de que esses decápodos planctônicos dominantes são segregados, principalmente, com relação ao ciclo nictemeral e não espacialmente entre as enseadas ou estações dentro das enseadas. O padrão de migração reversa observado para os grapsídeos pode auxiliar o transporte final para as áreas de assentamento através do sistema de brisas marinhas. As agregações larvais neustônicas nas zonas de convergência, observadas no plâncton durante o dia, foram compostas de megalopas com grande capacidade natatória, o que lhes permite a permanência nessas zonas de convergência. Tais zonas são formadas por movimentos de ondas internas, gerados pela maré, os quais parecem definir a orientação das agregações larvais, e possivelmente também contribuem para o transporte dessas agregações em direção aos locais de assentamento.

Todas as megalopas coletadas nos arrastos de plâncton e nos coletores artificiais bentônicos apresentaram-se como espécimes em pré-muda. Dados de espécies coletadas no plâncton, e mantidas em cativeiro, sugerem que megalopas neustônicas de portunídeos submareais são mais competentes para o assentamento do que as de grapsídeos do entre marés, possivelmente porque elas se encontram mais próximas à área parental, que se localiza diretamente abaixo delas. Os resultados sugerem que megalopas de *P. transversus* obtidas no nêuston e no bentos, mantidas em cativeiro, representam dois grupos diferentes, um pré-competente e outro competente, e que

megalopas no estágio transicional não foram capturadas. Os resultados obtidos, relacionados aos estágios de muda, são confusos e as tendências não são consistentes entre as enseadas amostradas. Desta forma, os resultados obtidos no presente estudo, sugerem que o método de criação em laboratório é mais adequado do que o método de verificação do sub estágios de muda, para a avaliação do grau de competência larval das megalopas em questão.

Não foi encontrada correlação significativa entre o suprimento de megalopas e a taxa de assentamento nas escalas espaciais mensuradas, o que pode ser devido tanto a questões metodológicas quanto biológicas.

Na região de estudo, o padrão de assentamento de decápodos que habitam costões rochosos parece estar relacionado a uma interação dos processos físicos que promovem correntes e zonas de retenção, com o comportamento das larvas estudadas. Tanto para grapsídeos quanto para palemonídeos foi detectado um ritmo semilunar nas taxas de assentamento, com máximas ocorrências próximas a marés de quadratura, o que sugere que moções internas geradas pela maré sejam responsáveis pelo transporte das larvas destas espécies para as zonas de assentamento. O ritmo semilunar de assentamento, observado para Pachygrapsus transversus e P. gracilis, é similar ao observado em outras regiões, como Portugal e a costa oeste americana para os congêneres P. marmoratus e P. crassipes respectivamente, mas com diferenças em relação ao período de maré em que os picos nas taxas de assentamento ocorrem, que podem ser devidas a diferenças nas características hidrológicas locais, causadas pela interação de correntes e moções internas com a topografia de fundo e com a linha de costa. Na região amostrada, a interação das componentes de correntes, devidas ao cisalhamento do vento com a amplitude da maré, é determinante no transporte de grapsídeos aos locais de assentamento. Foram detectados aumentos na taxa de assentamento durante períodos de atuação de ventos sudeste, atuando por um período de 2 a 7 dias cumulativos, em períodos de reduzida amplitude de maré, e durante períodos de atuação de ventos de nordeste por um período de 5 e 6 dias cumulativos, em períodos de marés de grande amplitude.

A análise dos padrões de deriva larval demonstrou que o aumento no assentamento larval de grapsídeos tem início pelos costões rochosos localizados na Enseada da Fortaleza, especificamente os da Praia da Fortaleza, e que somente cerca de 36 a 72 horas depois, há um aumento nas taxas de assentamento na Enseada do Flamengo. Os dados relacionados aos padrões de circulação costeira e as diferenças observadas nas taxas assentamento de grapsídeos e palemonídeos, que habitam o entremarés de costões rochosos, sugerem a existência de uma importante área de deposição de larvas na Enseada do Flamengo. Esta enseada, em sua quase totalidade se enquadra na Zona 2 Marinha Especial Sub-zona (Z2ME), a não ser pela porção conhecida como Saco do Ribeira, que está enquadrada na Zona 4 Marinha (Z4M). As instalações portuárias existentes no Saco da Ribeira são de grande importância para a economia local, porém é possível que no futuro existam problemas de conflito de uso na Enseada do Flamengo, por exemplo, entre as atividades de mitilicultura instaladas da Praia da Enseada e a utilização de tintas anti-incrustantes ou a lavagem de tanques de embarcações no porto, ou ainda, pela contaminação da água por coliformes fecais. Tais conflitos de uso podem ainda resultar em problemas de saúde pública. Desta forma, sugere-se que sejam realizados programas de mitigação de impacto para região do Saco da Ribeira e do Perequê Mirim, e que, em futuras revisões do Zoneamento Ecológico Econômico seja reavaliada, na Enseada do Flamengo, a possibilidade de instalação de atividades de aquicultura, face aos problemas gerados pela atividade portuária e ao grande aporte de esgoto doméstico não tratado, principalmente na Praia do Perequê Mirim.

A interação dos dados gerados pelo modelo hidrodinâmico com os dados obtidos pelo estudo da ecologia de larvas foi fundamental para a efetiva avaliação dos padrões de dispersão e assentamento larval de decápodos costeiros. Por fim, sugere-se que, em ações futuras, que visem ao enquadramento de áreas dentro das zonas definidas no ZEE marinho, sejam também realizados estudos prévios de taxas de produção, dispersão e assentamento larval, a fim de detectar zonas de produção, retenção e de exportação de larvas, o que servirá como um importante instrumento ao gerenciamento marinho.

REFERÊNCIAS

- ALPES, W. Theory of radar imaging of internal waves. Nature, v. 314, p. 245-247, 1985.
- ANGER, K. The biology of decapod crustacean larvae. **Crustacean Issues,** A.A. Balkema, The Netherlands, 2001. 14 v.
- ARCHAMBAULT, P.; BOURGET, E. Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** v. 238, p. 161-184, 1999.
- BAKKER, C.; MONTU, M.; ANGER, K.; FERNANDES, L. L. Larval development of *Hexapanopeus schmitti* Rathbun, 1930 (Decapoda, Brachyura, Xantidae) reared in the laboratory. **Nerítica**, Pontal do Sul PR v. 4, n.1/2, p. 137-164, 1989.
- BAKUN, A. **Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics.** California Sea Grant College system National Oceanic and Atmospheric Administration and Centro de investigaciones biológicas del noroeste, la Paz., 1996.
- BANKS, J.; DINNEL, P. Settlement behavior of dungeness crab (*Cancer magister*, Dana, 1852) megalopae in the presence of the shore crab, *Hemigrapsus* (Decapoda, Brachyura). **Crustaceana**, v. 73, p. 223-234, 2000.
- BERTINI, G.; FRANSOZO, A. Bathymetric distribution of brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) communities on coastal soft bottoms off southeastern Brazil. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 279, p. 193-200, 2004.
- BERTNESS, M.D.; GAINES, S.D.; STEPHENS, E.G.; YUND, P.O. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle Semibalanus balanoides (Linnaeus). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 156, p. 199-215, 1992.
- BILTON, D. T.; PAULA, J.; BISHOP, J. D. D. Dispersal, Genetic Differentiation and Speciation in Estuarine Organisms. **Estuar. Coast. Shelf. Sci.**, v. 55, p. 937–952, 2002.
- BISHOP, Y. M. M.; FIENBERG, S.E.; HOLLAND, P.W. **Discrete multivariate analysis: theory and practice**. MIT press, Cambridge, Massachussets, 1975.
- BLUMBERG, A.F.; MELLOR, G.L. A description of a three-dimensional coastal ocean circulation model. In: Heaps, N. S. ed. Three-Dimensional Coastal Ocean Models. **Coast. Estuar. Sci.**, v. 4, p. 1-16, 1987.
- BOLTOVSKOY, D. (ed.) Atlas del zooplancton del atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. Publicación especial del INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 1981. 273p.

- BOLTOVSKOY, D. (ed.) **South Atlantic Zooplankton**. Backhuys Publishers, Leiden, v. 2, 1999. 135 p.
- BOOKHOUT, C.G.; COSTLOW Jr., J. D. Larval development of Portunus spinicarpus reared in the laboratory. **Bull. Mar. Sci.**, v. 24, n.1, p. 20-51, 1974.
- BOOKHOUT C.G.; COSTLOW Jr., J. D. Larval development of *Callinectes similis* reared in the laboratory. **Bull. Mar. Sci.**, v. 27, n. 4, p. 704-728, 1977.
- BOOKHOUT C.G.; COSTLOW Jr., J D. Larval development of Pilumnus dasypodus reared in the laboratory (Decapoda, Brachyura, Xanthidae). **Crustaceana**, v. 5 p. 1-16, 1979.
- BRYAN, P. J.; QIAN, P. Y. Induction of larval attachment and metamorphosis in the abalone *Haliotis diversicolor* (Reeve). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 223, p. 39-51, 1998.
- BUTMAN, C. A. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selecition and the emerging role of hidrodynamical processes. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, v. 25, p. 113:165, 1987.
- CALEY, M.J.; CARR, M.H.; HIXON, M.A.; HUGHES, T.P.; JONES, G.P.; MENGE, B.A. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. **Rev. Ecol. Syst.**, v. 27, p. 477-500, 1996.
- CONNEL, J. H. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 93, p. 11-45, 1985.
- CHUA, T.E.; SCURA, L.F. **Integrative framework and methods for coastal area management.** Manila: International center for living aquatic resources management, 1992. 169 p.
- CICIN-SAINT, B.; KNECHT, R. K. **Integrated coastal ans ocean management: concepts and parctices.** Washuington, D.C., USA: Island Press, 1998. 517 p.
- CLARK, J. R. **Costal Zone Management handbook.** Boca Raton, Flórida: CRC Press LLC, 1995. 694 p.
- CLARK, J. R. **Coastal seas the conservation challenge.** Ramrod key, Flórida: Blackwell Science Ltd, 1998. 134 p.
- COSTA, R. C.; FRANSOZO, A.; MELO, G. A. S.; FREIRE, F. A. M. Chave ilustrada para identificação dos camarões Dendrobranchiata do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 1, n. 1-12, 2003.

- CRESSWELL, G. R.; BOLAND, F. M. Internal waves detected with a continental shelf current meter array. **Aust. J. Mar. Freshwat. Res.**, v. 32, p. 1-8, 1981.
- DAVIS, A. R.; BUTLER, A. J. Direct observation of larval dispersal in the colonial ascidian *Podoclavella moluccensis* Sluiter: evidence for closed populations. **J. Exp. Biol. Ecol.**, v. 127, p. 189-203, 1989.
- DAHL-TACCONI, N. MPA perspective science, participation, and politics in mpa management . **MPA News**, v. 6, n.11, 2005.
- D'ASARO, E. A. Wind-forced internal waves in the North Pacific and Sargasso sea. **J. Phys. Oceanogr.**, v. 14, p. 781-794, 1984.
- D'INCAO, F.; MARTINS, S. T. S. Brazilian species of the genera Acetes H. Milne Edwards, 1830 and Peisos Burkenroad, 1945 (Decapoda: Sergestidae). Journal of **Crust. Biol.**, v. 20, n. 2, p. 78-86, 2000.
- DITTEL, A.; EPIFANIO, C. E.; NATUNEWICZ, C. Predation on mud crab megalopae, *Panopeus* herbstti, H. Milne Edwards: effect of habitat complexity, predator species and postlarval densities. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 198, p. 191-202, 1996.
- DOHERTY, P. J. Tropical territorial damselfishes: is density lilited by aggression or recruitment? **Ecology**, v. 64, n. 1, p. 176-190, 1983.
- DRACH, P.; TCHERNIGOVTZEFF, T. Sur la methode de determination des stades d,intermue et son aplication generale aux crustaces. **Vie et Milieu.**, v. 18, p. 596-610, 1967.
- EGGLESTON D. B.; ARMSTRONG D. A. Pre- and post-settlement determinants of dungeness crab recruitment. **Ecol. Monogr.**, v. 65, p. 193-216, 1995.
- EGGLESTON D. B.; LIPCIUS R. N.; MARSHALL Jr. L. S.; RATCHFORD S. G. Spatiotemporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the Central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence and wind forcing. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 174, p. 22-49, 1998.
- ELLIEN, C.; THIEBAUT, É.; BARNAY, A. S.; DAUVIN, J. C.; GENTIL, F.; SALOMON, J. C. The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern Channel. **Oceanologica Acta**, v.23, n. 4, p. 423 442, 2000.
- FARRELL, T. M.; BRACHER, D.; ROUGHGARDEN, J. Cross-shelf transport causes recruitment to interdidal populations in central California. **Limnol. Oceanogr.** V. 36, n. 2, p. 279-288, 1991.

FERNÁNDEZ, M. Cannibalism in the Dungeness carb *Câncer magister*: effects of predator-prey size ratio, density, and habitat type. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 182, p. 221-230, 1999.

FLORES, A. A. V.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; FRANSOZO, A. The megalopa and juvenile development of Pachygrapsus transversus (Gibbes, 1850) Decapoda, Brachyura) compared with other grapsid crabs. **Crustaceana**, v. 71, p. 197-222, 1998.

FLORES, A. A. V; CRUZ, J.; PAULA, J. Temporal and spatial patterns of settlement of brachyuran crab megalopae at a rocky coast in Central Portugal. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 229, p. 207-220, 2002.

FLORES, A. A. V; PAULA, J. Population dynamics of the shore crab *Pachygrapsus marmoraturs* (Brachyura: Grapsidae) in the central Portuguese coast. **J. Mar. Biol.**, v. 82, p. 229-241, 2002.

FORWARD, R. B. Jr. Larval release rhythms of decapod crustaceans: an overview. **Bull. Mar. Sci.**, v. 41, n. 2, p. 165-176, 1987.

FORWARD, R. B. Jr.; DEVRIES, M. C.; RITTSCHOF, D. Effects of environmental cues on metamorphosis of the blue crab *Callinectes sapidus*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 131, n. 1-3, p. 165-177, 1996.

FORWARD, R.B. Jr.; TANKERSLEY, R. A.; RITTSCHOF, D. Cues for metamorfosis of brachyuran crabs: an overview. **Amer. Zool.**, v. 41, p. 1108-1122, 2001.

FRANSOZO, A. Desenvolvimento larval de *Eriphia gonagra* (Fabricius, 781) (Decapoda: Xanthidae), em laboratório. **Revta. Bras. Zool.**, v. 4, n. 3, p. 165-179, 1987.

FRANSOZO, A.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. Larval Stages of *Pyromaia tubarculata* (Lockington, 1977) (Decapoda, Majidae, Inachinae) reared in the laboratory. **Crustaceana**, v. 70, n. 3, p. 304-323, 1997.

GAINES, S. D.; ROUGHGARDEN, J. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. **Proc. Natl. Acad. Sci.** USA, v.82, p. 3707-3711, 1985.

GAINES, S. D.; LAFFERTY, K.D. **Modelling the dynamics of marine species: the importance of incorporating larval dispersal.** In: McEdward L (ed) Ecology of marine larvae. CRC Press, Boca Raton, 1995. p. 389-412. GEBAUER, P. WALTER, I.; ANGER, K. Effects of substratum and conspecific adults on the metamorphosis of *Chasmagnatus* granulata (Dana) (Decapoda: Grapsidae) megalopa. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 223, p. 185-198, 1998.

- GOODRICH, D. M.; VAN MONTFRANS, J.; ORTH R. J. Blue crab megalopal influx to Chesapeake Bay: Evidence for a wind-driven mechanism. **Estuar. Coast. Shelf. Sci.**, v. 29, p. 247-260, 1989.
- GONZALEZ-GORDILLO, J. I.; ARIAS, A. M.; RODRIGUEZ, A.; DRAKE, P. Recruitment patterns of decapod crustacean megaopae in a shallow inlet (SW Spain) related to life history strategies. **Estuar. Coast. Shelf. Sci.**, v. 56, p. 593-607, 2003.
- GONZÁLEZ-GORDILO, J. I.; RODRIGUEZ, A.; QUEIROGA, H. Caracterization of the megalopal premoult stages of the green crab, Carcinus Maenas (Decapoda, Portunidae), from laboratory culture. **J. Crust. Biol.**, v. 24, n. 3, p. 502 510, 2004.
- GORE, R. H.; SCOTTO, L. E.; YANG W. T. Microphrys-bicornutus (latreille, 1825) the complete larval development under laboratory conditions with notes on other mithracine larvae (decapoda, brachyura, majidae). **J. Crust. Biol.**, v. 2, n. 4, p. 514-534, 1982.
- GORE, R. H.; SCOTTO, L. E. *Cyclograpsus integer* H. Milne Edwards, 1873 (Brachyura, Grapsidae): The complete larval development in the laboratory, with notes on larvae of the genus *Cyclograpsus*. **Fishery Bull.**, v. 80, n. 3, p. 501-521, 1982.
- HALPERN, D. Observations on short-period internal waves in Massachussetts Bay. **Nature**, Lond., v. 278, p. 308-317, 1971.
- HAMER, P. A.; JENKINS; Gregory P. Larval supply and short-term recruitment of temperate zone demersal fish, the King George within, *Sillaginodes punctata* Cuvier and Valenciennés, to an embayment in south-eastern Austalia. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 208, p. 197-214, 1996.
- HANSKI I. A.; GILPIN M. Metapopulation dynamics brief history and conceptual domain. **Biol. J. Linn. Soc.**, v. 42, p. 3-16, 1991.
- HANSKI, I. A.; SIMBERLOFF, M. E. **Metapopulation dynamics : from concepts and observations to predictive models.** In: Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution. New York: Academic Press, 1997.
- HARARI, J.; CAMARGO, R. Simulação da propagação das nove principais componentes de maré na plataforma sudeste brasileira através de modelo numérico hidrodinâmico. **Bolm. Inst. Oceanogr.**, S. Paulo, v. 42, n. 1, 1994, p. 35-54.
- HARARI, J.; MESQUITA, A. R. Tábuas de marés de Ubatuba, Santos e Cananéia para os anos de 2004 e 2005. **Relatório técnico do Instituto Oceanográfico da USP**, nº 51, 2003, p. 1-28.
- HARARI, J.; BOROVIK Resultados de simulações numéricas da circulação marítima no litoral Norte do Estado de São Paulo. In: **CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS AMBIENTAIS E SAÚDE**, 5. 2005, Santos, **Anais**....Santos. 2005. p. 97 101.

HINES, A. H. Larval patterns in the life histories of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). **Bull. Mar. Sci.**, v. 39, n.2, p. 444-466, 1986.

HOUTHUIS, L. B. The recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (Crustácea, Decapoda): With an appenddix on the order Amphionidacea Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum, 1993, 328 p.

HUGHES, T. P. Recruitment limitation, mortality, and population regulation in open systems: a case study. **Ecology**, v. 71, n. 1, p. 12-20, 1990.

HUANG, N.E. On surface drift currents in the ocean. **J. Fluid. Mech.**, v. 91, p. 191-208, 1979.

INCZE, L. S.; WAHLE, R. A. Recruitment from pelagic to early benthic phase in lobster *Homarus americanus*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 79, p. 77-87, 1991.

INGLE, R. W. British Crabs. 1a ed., New York: Oxford University Press, 1980, 220 p.

INGLE, R. W. Larval Stages of northeaeastern atlantic crabs: An illustrate key. Chapman & Hall, 1992, 363 p.

JENKINS, S. R.; HAWKINS, S. J. Barnacle larval supply to sheltered rocky: a limiting factor? **Hydrobiologia**, v. 503, p. 143-151, 2003.

JENSEN, G. C. Competency, settling behavior, and postsettlement aggregation by porcelain crab megalopae (Anomura: Pocellanidae). **J. Exp. Biol. Ecol.**, v. 153, p. 49-61, 1991.

JOHNSON, D. F.; BOSTFORD, L. W.; METHOT, R. D. Jr.; WAINWRIGHT, T. C. Wind stress and cycles in Dungeness crab (*Cancer magister*) catch off California, Oregon, and Washington. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.**, v. 43, p. 838-845, 1986.

JOHNSON, B. R.; ATEMA, J. Chemical stimulants for a component of feeding behavior in the common gulf-weed shrimp *leander tenuicornis* (Say). **Biol. Bull.**, v. 170, p. 1-10, 1986.

KEOUGH M. J.; DOWNES B. J. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. **Oecologia**, v. 54, p. 348-352, 1982.

KINGSFORD, M. J.; CHOAT, J. H. Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish. **Mar. Biol.**, v. 91, p. 161-171, 1986.

LAMB, K. Particle transport by nonbreaking, solitary internal waves. **J. Geophys. Res.** V. 102, p. 18641–18660, 1997.

- LARGIER, J. L. Considerations in estimating larval dispersal sistances from oceanographic data. **Ecol. Appl.**, v. 13, n. 1, Supplemente p. S71-S89, 2003.
- LASKER, H. R., KIM, K.; COFFROTH, M. A. Production, settlement and survival of plexaurid gorgonian recruits. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 162, p. 111-123, 1998.
- LEONARD, G. H.; LEVINE, J. M.; SCHMIDT, P. R.; BERTNESS, M. D. Flow-driven variation in intertidal community structure in a Maine estuary. **Ecology**, v. 79, n. 4, p. 1395-1411, (1998.
- LEVIN, P. S. Recruitment in a temperate demersal fish: Does larval supply matter? **Limnol. Oceanogr.**, v. 41, n.4, p. 672-679, 1996.
- LEVITUS, S.; BOYER, T. P. **World Ocean Atlas 1994** Technical Report vol. 4, National Oceanographic Data Center, Ocean Climate Laboratory, 1994, 117 p.
- LOHER, T.; ARMSTRONG, D. A. Effects of habitat complexity and relative larval supply on the establishment of early benthic phase red king crab (*Paralithodes camtschaticus* Tilesius, 1815) populations in Auke Bay, Alaska. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 245, p. 83–109, 2000.
- MAGLIO, I. C. A política ambiental e o desenvolvimento. **Ambiente**, v. 5, n. 1, p. 41-46, 1991.
- MARLIAVE, J. B. Lack of planktonic dispersal of rocky intertidal fish larvae. **Trans. Am. Fish. Soc.**, v. 115, p. 149-154, 1986.
- MARTIN, L.; SUGUIO, K. O quaternário marinho do litoral do Estado de São Paulo. **In: XXIX Cong. Brás. Geologia** belo Horizonte Minas Gerais. Out./Nov, , 1976.
- McMILLAN, R. O.; ARMSTRONG, D. A.; DINNEL, P. A. Comparison of intertidal use and growth rates of two northern puget sound cohorts of 0+ age dungeness crab, *Cancer magister.* **Estuaries**, v. 18, n. 2, p. 390-398, 1995.
- MELO, G. A. S. Manual de identificação dos brachyura (Caranguejos e Siris) do litoral brasileiro, São Paulo: Plêiade/ FAPESP, 1996. 604 p.
- MELLOR, G. L. User's Guide for a three-dimensional, primitive equation, numerical ocean model. Princeton University, Internal Report, 1998, 40 p.
- MILICICH, M. J.; MEEKAN, M. G.; DOHERTY, P. J. Larval Supply: a good predictor of recruitment of three species of reef fish (Pomacentridae). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 86, p. 153-166, 1992.

MINCHINTON, T. E.; SCHEIBLING, R. E. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. **Ecology**, v. 72, n. 5, p. 1867-1879. 1991

MIRON, G.; BOUDREAU, B.; BOURGET, E. Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 124, p. 301-305, 1995,

MOKSNES, P. O., WENNHAGE, H. Methods for estimating decapod larval supply and settlement: importance of larval behavior and development stage. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 209, p. 257-273, 2001.

MORGAN, S. G.; CHRISTY, J. H. Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. **Am. Nat.**, v.145, n. 3, p. 457-479, 1995.

MORGAN, S. G.; ZIMMER-FAUST, R. K.; HECK Jr, K. L.; COEN, L. D. Population regulation of blue crabs *Callinectes sapidus* in the northern gulf of Mexico: postlarval supply. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 133, p. 73-88, 1996.

MOSS, G. A. Factors affecting settlement and early post-settlement survival of the New Zealand abalone *Haliotis auastralis*. **NZ J. Mar. Freshw. Res.**, v. 33, p. 271-278, 1999.

NATUNEWICZ, C. C.; EPIFANIO, C. E.; GARVINE, R. W. Transport of crab larval patches in the coastal ocean. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 222, p. 143-154, 2001.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. Desenvolvimento pós-embrionário de Eurypanopeus abbreviatus (Stimpson,1860) (Crustacea, Decapoda, Xanthidae), em laboratório. **Bol. Zool.**, v. 10, p. 19-39, 1986a.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. Desenvolvimento pós-embrionário de Panopeus americanus Saussure, 1857 (Decapoda, Xanthidae), em laboratório. **Rev. Brasil Biol.**, v. 46, n. 1, p. 173-188, 1986b.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; FRANSOZO, A. Larval stages of *Epilaltus brasiliensis* Dana, 1852 (Decapoda, Brachyura, Majidae) reared en the laboratory, with notes on characters of the majid subfamilies. **Crustaceana**, v. 60, n. 2, p. 200-212, 1991.

O'CONNOR, N. J. Flexibility in timing of the metamorfotic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugilator*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 68, p. 243-247, 1991.

O'CONNOR, N. J. Settlement and recruitment of the fiddler crabs *Uca pugnax* and *U. pugilator* in a North Carolina, USA, salt marsh. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 93, p. 227-234, 1993.

O'CONNOR, N. J.; GREGG A. S. Influence of potential habitat cues on duration of the megalopal stage of the fiddler crab *Uca pugnax*. **J. Crust. Biol.**, v. 18, p. 700-709, 1998.

- O'CONNOR, N. J.; JUDGE, M. L. Cues in salt marshes stimulate molting of fiddler crab *Uca pugnax* megalope: more evidence from fild experiments. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 181, p. 131-139, 1999.
- PAULA, J. Larval retention and dynamics of the prawns *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards and *Cragon crangon* Linnaeus (Decapoda, Caridea) in the Mira estuary, Portugal. **Invert. Reprod. Develop.**, v. 33, n. 2-3, p. 221-228, 1998.
- PAULA, J.; DORNELAS, M.; FLORES, A. A. V. Stratified settlement and moulting competency of brachyuran megalopae in Ponta Rasa mangrove swanp, Inhaca Island (Mozambique). **Estuar. Coast. Shelf. Sci.**, v. 56, p. 325-337, 2003.
- PAWLIK, J. R. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. **Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.**, v. 30, p. 273-335, 1992.
- PETERSEN, J. K.; SVANE, Ib. Larval dispersal in the ascidian *Ciona intestinalis* (L.). Evidence for a closed population. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 186, p. 89-102, 1995.
- PHILLIPS, B. F.; SASTRY, A. N. **Larval Ecology** In: The biology and management of lobsters. Academic Press, 1980, p. 11-57. v. 2.
- PHILLIPS, B. F. Prediction of commercial catches of the wester rock lobster *Panulirus Cygnus*. **Can. J. Fish. Sci.**, v. 43, p. 2126-2130, 1986.
- PHILLIPPI, A. Jr.; ROMÉRIO, M. A.; BRUNA, G. C. **Curso de Gestão Ambiental.** 1ª Ed., Barueri, SP: Manole, 2004, 1045 p.
- PINEDA, J. Spatial and Temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern California rocky coast. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 107, p. 125-138, 1994.
- PINEDA , J. An internal tidal bore regime at nearshore stations along western USA: predictable upwelling within the lunar cycle. **Cont. Shelf Res.**, v. 15, p. 1023- 1041, 1995.
- PINEDA, J. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. **Limnol. Oceanogr.**, V. 44, N. 6, 1400-1414, 1999.
- POULIN E.; PALMA, A. T.; LEIVA, G.; NARVAEZ, D.; PACHECO, R.; NAVARRETE, S. A.; CASTILLA, J. C. Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: The case of the gastropod *Concholepas concholepas* in Central Chile. **Limnol. Oceanogr.**, v. 47, n. 4, p. 1248-1255, 2002.

QIAN, P. Y.; RITTSCHOF, D.; SREEDHAR, B.; CHIA, F. S. Macrofouling in unidirectional flow: miniature pipes as experimental models for studying the effects of hydrodynamics on invertebrate larval settlement. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 191, n. 141-151, 1999.

QUEIROGA, H.; BLANTON, J. Interactions between behaviour and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. **Adv. Mar. Biol.**, v. 47, p. 107-214, 2005.

RAMOS-PORTO, M. Revisão das espécies do gênero *Leander* E. Desmarest que ocorrem no litoral brasileiro. **Trab. Oceanogr. Univ. Fed. PE.**, v. 19, p. 7-26, 1986.

RAYNER, J. N. An introduction to spectral analysis. Pion limited, London, 1971.

RICHERSON, P. J.; POWELL, T. M.; LEIGH-ABBOTT, M. R.; COIL, J. A. **Spatial heterogeneity in close basins** In: Spatial patterns in plankton communities (Steele, JH Ed.) Plennin Press, NY, 1978, p. 239-276.

ROHLF, F. J.; SOKAL, R. R. **Statistical tables** , 3ª edição. WH Freeman and Company, New York, 1995, 199p.

ROSS, P. M. Larval supply, settlement and survival of barnacles in a temperate magrove forest. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 215, p. 237-249, 2001.

ROUGHGARDEN Jonathan; IWASA, Y. (1986) **Dynamics of a metapopulation with space-limited subpopulations.** Theor Pop Biol 29: 235-261.

ROUGHGARDEN, J.; GAINES, S.; POSSINGHAM, H. Recruitment dynamics in complex life cycles. Science, v. 241, p. 1460-1466, 1988.

SANDIFER, P. A. Effects of temperature and salinity on larval development of grass shrimp, *Palaemonetes vulgaris* (Decapoda, Caridea). **Nat. Ocean. Atmos. Admin. Fish. Bull.**, v. 71, p. 115-123, 1973.

SANDIFER, P. A. The role of pelagic larvae en recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. **Estuar. Coast. Mar. Sci.**, v. 3, p. 269-279, 1975.

SANFORD, E.; BERMUDEZ, D.; BERTNESS, M. D.; GAINES, S. Flow, food suppy and acorn barnacle population dynamics. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 104, p. 49-62, 1994.

SANTOS, R. F. **Planejamento ambiental: teoria e prática.** São Paulo: Oficina de textos, 2004, 184 p.

São Paulo (Estado). Secretaria do Meio Ambiente **Macrozoneamento do Litoral Norte:** proposta preliminar para discussão. São Paulo: SMA, 1993.

São Paulo (Estado). SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE **Macrozoneamento do Litoral Norte: plano de gerenciamento costeiro.** São Paulo: SMA, 1996. 202 p.

São Paulo (Estado). SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE **Entendendo o meio ambiente - Tratados e organizações internacionais em matéria de meio ambiente** São Paulo: SMA, 1997a. 1 v.

São Paulo (Estado). SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE **Entendendo o meio ambiente – Convenção sobre mudança do clima.** São Paulo: SMA, 1997b. 4 v.

São Paulo (Estado). SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE **Plano de ação integrada da zona costeira do Estado de São Paulo.** São Paulo: SMA, 1997c.

São Paulo (Estado). SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE **Zoneamento Ecológico-Econômico – Litoral Norte São Paulo.** São Paulo: SMA/CPLEA, 2005a, 56 p.

São Paulo (Estado). SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE **Litoral Norte.** São Paulo: SMA/CPLEA, 2005b, 112 p.

SCHELTEMA, R. S. Initial evidence for the transport of teleplanic larvae of benthic invertebrates across the east pacific barrier. **Biol. Bull.**, v. 174, p. 145-152, 1988.

SCOTTO L. E. Larval development of the cuban stone crab Menippe nodifrons (Brachyura: Xanthidae) under laboratory conditions with notes on the status of the family Menippidae. **Fish. Bull.**, v. 77, n. 2, p. 359-386, 1979.

SHANKS, A. L. Surface slicks associated with tidal forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** v. 13, p. 311-315, 1983.

SHANKS, A. L. Behavioral basis of internal-wave-induced shoreward transport of megalopae of the crab pachygrapsus-crassipes. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** v. 24, n. 3, p. 289-295, 1985.

SHANKS, A. L. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. **Biol. Bull.**, v. 170, n. 3, p. 429-440, 1986.

SHANKS, A. L. Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrates and fish. **Fish. Bull.**, v. 86, n. 4, p. 703-714, 1988.

SHANKS, A. L. **Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish.** In: McEdward L (ed) Ecology of marine larvae. CRC Press, Boca Raton, 1995a. p 323-367.

SHANKS, Alan L. Orientated swimming by megalopae of several eastern North Pacific crab species and its potential role in their onshore migration. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 186, p. 1-16, 1995b.

SHANKS, A. L. Abundance of post-larval Callinectes sapidus, Penaeus spp., Uca spp., and Libinia spp. collected at an outer coastal site and their cross-shelf transport. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 168, p. 57-69, 1998.

SHANKS, A. L.; MGCULLOCH, A.; MILLER, J. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution of larval invertebrates and holoplankters. **J. Plank. Res.**, v. 25, n. 10, p. 1251-1277, 2003.

SHANKS, A. L. Mechanisms of cross-shelf transport of crab megalopae inferred from a time series of daily abundance. **Mar. Biol.**, v. 148, n. 6, 1383-1398, 2006.

SHANKS, A. L.; WRIGHT, W. G. Internal-wave-mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, and gammarids and correlated longshore differences in the settling rate of intertidal barnacles. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 114, n. 1, 1-13, 1987.

SMYTH, P. O. *Callinectes* (Decapoda: Portunidae) larvae in the Middle Atlantic Bight, 1975-1977. **Fish. Bull. US**, v. 78, p. 251-265, 1980.

SOKAL, R. R., ROHLF, F. J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**, 3^a edição. WH Freeman and Company, New York, 1995. 887p.

SPONAUGLE, S.; COWEN, R. K. Larval supply and patterns of recruitment for two Caribean eef fishes *Stegates partitus* and *Acanthurus bahianus*. **Mar. Freshw. Res.**, v. 47, p. 433-447, 1996.

STEELE, M. A.; MALONE, J. C.; FINDLAY, A. M.; CARR, M. H.; FORRESTER, G. E. A simple method for estimating larval supply in reef fishes and a preliminary test of population limitation by larval delivery in the kelp bass *Paralabrax*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 235, p. 195-203, 2002.

STEVENS, B. G.; KITTAKA, J. Postlarval settling behavior, substrate preference and time to metamorphosis for red king crab *Paralithodes* camtschaticus. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 167, p. 197-206, 1998.

STRASSER, K. M.; FELDER, D. L. Sand as a stimulus for sttlement in the gost shrimp *Callichirus major* (Say) and *C. Islagrande* (Schmitt) (Crustacea, Decapoda: Thalassinidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v. 239, p. 211-222, 1999.

STUCK, K. C.; TRUESDALE, F. M. Larval development of the speckled swimming brab, *Arenaeus cribrarius* (Decapoda: Brachyura: Portunidae) reared in the laboratory. **Bull. Mar. Sci.**, v. 42, n. 1, p. 101-132, 1988.

THE OPEN UNIVERSITY COUSER TEAM **Ocean Circulation.** The Open University, 2004, 286p.

THORSON, G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. **Biol. Rev.**, v. 25, p. 1-45, 1950.

TONIN, H. E. **Modelagem numérica da circulação da região costeira centro-norte do Estado de São Paulo.** São Paulo, 2001, 87 f. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Física) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo.

TODD, C. D. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larval always disperse as much as we belive? **Hydrobilogia**, v. 375/376, p. 1-21, 1998.

UNDERWOOD, A. J.; DENLEY, E. J. **Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of interdidal communities on rocky shores**. In: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (eds) Ecological communities: conceptual issues and evidence. Princeton University Press, Princeton, 1984. 151-180 p.

UNDERWOOD, A. J.; FAIRWEATHER, P. G. Supply side ecology and benthic marine assemblages. **Trends. Ecol. Evol.**, v. 4, n. 1, p. 16-20, 1989.

UNDERWOOD, A. J. Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge, 1997. 504p.

VALENTIN, J. L. Ecologia numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Rio de Janeiro: Ed. Interciência, 2000.

VALLES, H.; SPONAUGLE, S.; OXENFORD, H. A. Larval supply to a marine reserve and adjacent fished area in the Soufrière Marine Management Area, St Lucia, West Indies. **J. Fish. Biol.**, v. 59, p. 152-177, 2001.

VENTURA, V. J.; RAMBELLI, A. M. Legislação federal sobre o meio ambiente – leis, decretos, portarias e resoluções, anotadas para uso prático e imediato em consultas. Ed Vana Ltda, Taubaté, 1999.

WEBER, L. I.; LEVIN, J. A. Genetic population structure of the swimming crab *Callinectes danae* (Crustacea: Decapoda) in southern Brazil. Hydrobiologia, v. 420, p. 203–210, 2000.

WILLIAMS, D. A. Improved likelihood ratio test for complete contingency tables. **Biometrika**, v. 63, p. 33-37, 1976.

WING, S. R.; BOSTFORD, L. W.; LARGIER, J. L.; MORGAN, L. E. Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the norhtern California upwelling system. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v. 128, p. 199-211, 1995.