



INSTITUTO DE BIOLOGIA

Impl. 15.10.92

ROSANA MOREIRA DA ROCHA

rt

Este exemplar corresponde a redemp final da
tese defendida pelo candidato Rosana Morei-
ra da Rocha. Aprovada pela Comissão julgadora
03/06/98 Neu. L. Strand

ASCÍDIAS COLONIAIS DO CANAL DE SÃO SEBASTIÃO, SP:

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do grau de
Mestre em Ecologia.

orientadora: Prof. Dra. A. Cecília Z. Amaral

Len

Ao Fabio,
meus pais e
minhas irmãs.

AGRADECIMENTOS

A Dra. A. Cecília Z. Amaral pela orientação, apoio e confiança na realização deste trabalho.

Ao Dr. Sérgio de Almeida Rodrigues pelo grande estímulo para que eu ingressasse no estudo das ascídias e pela inestimável ajuda na identificação do material.

Ao Fabio Giordano que foi meu maior exemplo de amor e dedicação às coisas do mar e que tem me estimulado tanto a continuar o meu trabalho.

A Coordenadoria de Aperfeiçoamento do Pessoal de Ensino Superior - CAPES pela bolsa de estudos concedida durante o período de março/85 a agosto/86.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pela bolsa de estudos concedida durante o período de setembro/86 a maio/88.

Aos Drs. Erasmo G. Mendes e Eurico C. Oliveira, diretores do CEBIMar-USP, pelas facilidades concedidas na utilização das dependências do Centro de Biologia Marinha em São Sebastião.

Aos técnicos do CEBIMar, Moisés A. da Mota, Joseilto Medeiros e Elcio Alves da Silva pelo auxílio nos trabalhos de campo e pela coleta dos dados de parâmetros físicos.

Aos biólogos do CEBIMar, Álvaro, Claudio e Valéria por sua dedicação ao CEBIMar, o quê tornou a realização deste trabalho mais fácil e agradável.

A todos os funcionários do CEBIMar que sempre me receberam com muito carinho.

Ao Depto. de Ecologia da USP, na pessoa da Dra. Gisela Shimizu, que permitiu a utilização da sala de microscopia para a identificação do material.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP que me ensinaram a amar a Ecologia.

A Álvaro E. Migotto pela identificação de Hidrozoa.

A Claudia M. Jacobi pela cuidadosa leitura e comentários sobre uma primeira versão deste texto.

A tantos outros amigos que adoram o mar.

SUMÁRIO

1. Introdução 01

2. Área de Estudo 11

3. Material de Métodos 14

4. Condições de salinidade e temperatura da água. 23

5. Caracterização das Espécies de Ascídias Coloniais 25

Didemnum speciosum (Herdman, 1886) 27

Diplosoma macdonaldi Herdman, 1886. 30

Clavelina oblonga Herdman, 1880. 32

Symplegma viride Herdman, 1886. 35

Botrylloides nigrum Herdman, 1886. 38

6. Composição Específica das Placas 41

7. Período Reprodutivo 43

8. Crescimento 51

9. Desenvolvimento da Comunidade 53

10. Interações 72

11. Discussão 89

12. Conclusões 113

13. Resumo 116

14. Abstract 119

15. Referências Bibliográficas 121

1. INTRODUÇÃO

Ascídias são organismos marinhos sésseis de ampla distribuição, encontrados desde grandes profundidades até águas rasas, imersos em sedimento mole ou incrustados em diferentes tipos de substratos consolidados como rochas, esqueletos de corais, conchas de moluscos e substratos artificiais (cascos de barcos e colunas de portos).

Dos vários grupos que compõem as comunidades marinhas incrustantes, as ascídias, segundo Yamaguchi (1975), constituem um dos mais importantes. Seu rápido crescimento e resistência a reduzidas salinidades e a problemas relativos à poluição podem contribuir significativamente para o recrutamento em estruturas artificiais, inclusive em ambientes portuários (Millar, 1971).

Entre os indivíduos da classe Ascidiacea ocorrem formas solitárias, também denominadas de ascídias simples, que podem aparecer em distribuição agregada, e formas coloniais ou compostas, geralmente incrustantes.

Animais coloniais apresentam uma série de características que os tornam bastante eficientes na colonização do substrato duro, em relação a animais solitários. Uma das características mais importantes é sua capacidade de reproduzir-se assexuadamente,

originando novos indivíduos que se mantêm fisicamente ligados à colônia. A reprodução assexuada permite à colônia uma rápida taxa de crescimento e, em consequência, uma alta velocidade de ocupação do espaço. A reprodução assexuada ainda permite a rápida recolonização de um local recém-desocupado adjacente a uma colônia, evitando assim a necessidade de novos recrutamentos, dos quais dependem os organismos solitários (Jackson, 1977; Sousa, 1979a; Kay & Butler, 1983). Outras características também importantes são o crescimento indeterminado (Jackson, 1977), capacidade das colônias se dividirem ou fundirem (Bak et alii, 1981; Ryland et alii, 1984) e eficiente regeneração dos tecidos que potencialmente pode levar à imortalidade da colônia (Bak et alii, 1981).

Em ambientes marinhos de substrato duro, como costões rochosos ou recifes de coral, a disponibilidade de espaço constitui-se no recurso limitante mais importante associado à fixação, crescimento e reprodução de organismos sésseis (Connell, 1961; Dayton, 1971; Paine, 1977, 1984). Em situações específicas, tem-se verificado competição por luz, como entre espécies de macroalgas (Dayton, 1975) ou de animais sésseis que apresentam simbioses como os corais (Connell, 1973; Benayahu & Loya, 1981) e ainda competição por alimento entre espécies de briozoários (Buss, 1979).

Estudos de recrutamento, tanto em substrato artificial, como os de Sutherland (1974) e Sutherland & Karlson (1977), como em substrato natural (Dayton,, 1971), têm demonstrado que há uma grande variabilidade na quantidade de larvas disponíveis e na composição específica do plâncton entre as épocas do ano e entre diferentes anos. Esta variação, por sua vez, vai ter uma influência marcante no processo de sucessão que ocorre em uma área recém desocupada, pois torna imprevisível o modo como esta área será inicialmente colonizada.

No entanto, algumas espécies desenvolveram um conjunto de características que lhes confere vantagem na colonização rápida de uma área recém desocupada, como período reprodutivo longo, liberação de grande número de estruturas reprodutivas com grande capacidade de dispersão e rápido crescimento até atingir a maturação sexual (Connell, 1972; Connell & Slatyer, 1977; Sousa, 1979a). O estudo do período reprodutivo destas espécies pode ajudar a aumentar a nossa capacidade de previsão de como será iniciada a recolonização de uma área perturbada.

Enquanto que as taxas de recrutamento larval e crescimento vegetativo fornecem uma estimativa da capacidade das espécies explorarem o substrato desocupado, os resultados das interações que envolvem interferência (competição na região de contato) entre indivíduos ou colônias fornecem uma estimativa da capacidade de

competir destas espécies e consequentemente de defender o espaço conquistado (Russ, 1982).

Em substrato duro, interações competitivas na região de contato entre duas espécies são de fácil observação e podem envolver esmagamento de indivíduos em populações muito densas (Connell, 1961; Paine, 1984), crescimento por baixo da superfície de fixação de um indivíduo (Connell, 1961; Osman, 1977), sombreamento (Connell, 1973; Lang, 1973; Dayton, 1975) e digestão (Lang, 1973). No entanto, recobrimento e morte por asfixia de parte ou todo o organismo recoberto é o mecanismo de competição mais comum, especialmente entre organismos coloniais; exemplos podem ser encontrados em: Connell (1961, 1976), Dayton (1971), Lang (1973), Bryan (1973), Stebbing (1973a,b), Porter (1974), Jackson & Buss (1975), Buss & Jackson (1979), Jackson (1979b), Karlson (1980), Bak et alii (1981), Quinn (1982), Russ (1982); Sebens (1982, 1986) e Paine (1984).

A competição já foi considerada como o processo mais importante na estruturação das comunidades (MacArthur, 1972). Nestes estudos, interações competitivas eram vistas como o mecanismo pelo qual as espécies se especializariam em determinadas características do habitat, garantindo coexistência e, consequentemente, a diversidade das comunidades.

Nos últimos 25 anos, entretanto, trabalhos de caráter experimental têm demonstrado a importância de outros fatores como perturbações, tanto bióticas (predação) quanto abióticas (estresse físico causado pelo ambiente), na estruturação das comunidades (Connell, 1961; Paine 1966, 1974; Dayton, 1971; Menge, 1976; Lubchenco, 1978; Lubchenco & Menge, 1978). Nestes estudos verificou-se que as espécies apresentam uma capacidade de competição hierárquica, em menor ou maior grau, e que, na ausência de fatores externos, existiria uma tendência à formação de verdadeiros monopólios espaciais (sensu Paine, 1984) onde o espaço seria dominado por uma ou poucas espécies dominantes. Assim sendo, competição "per se" não seria um fator de diversificação da comunidade, mas ao contrário, seria um processo altamente determinístico que levaria a um único ponto, independente da variabilidade inicial da colonização dada pelo recrutamento (Paine, 1984).

A partir de comparações entre diversas comunidades das costas leste e oeste dos EUA, Menge & Sutherland (1976) concluíram que a importância da competição na estruturação de uma comunidade é dependente da complexidade trófica da mesma, pois comunidades com poucos níveis tróficos têm poucos predadores e seria provável que competição fosse um agente importante de estruturação. Em sistemas complexos, a importância primária da competição estaria na estruturação das guildas de alto nível trófico na comunidade.

As perturbações agem nas comunidades, geralmente de modo imprevisível e localizado, levando pequenas áreas ao início do processo de sucessão devido à abertura de clareiras com a morte dos organismos que anteriormente recobriam o substrato. Como este processo é contínuo, mas variável em tempo e espaço, a comunidade pode ser entendida como um mosaico de manchas de substrato em diferentes estágios de sucessão (Sousa, 1984). O estudo do desenvolvimento da comunidade em substratos limpos pode fornecer, portanto, informações importantes de como uma comunidade se organiza em determinada região.

Em comunidades incrustantes do sublitoral, dominadas por organismos coloniais, vários autores têm verificado que a ausência de dominância clara entre as espécies em relação a sua capacidade de competir por espaço pode possibilitar a coexistência das mesmas, mesmo em situações em que estas comunidades são pouco perturbadas. Para alguns, o mecanismo que leva a esta ausência de dominância é a utilização de substância aleloquímicas por espécies com menor capacidade de recobrir outros organismos (Jackson & Buss, 1975; Buss, 1976); para outros, espécies com capacidade inferior de competir podem apresentar um refúgio de tamanho, isto é, suas colônias quando grandes podem evitar o recobrimento ou mesmo recobrir colônias menores de espécies dominantes (Buss, 1980; Russ, 1982; Sebens, 1982). Esta ausência de dominância, porém, ocorre somente dentro de grandes grupos, enquanto que estes últimos seguem geralmente uma hierarquia pré-estabelecida de

habilidades competitivas, isto é, ascídias e esponjas se equivalem ou as primeiras são ligeiramente superiores em relação às últimas e estes grupos geralmente recobrem briozoários incrustantes e corais (Gordon, 1972; Bak et alii, 1981; Kay & Keough, 1981; Russ, 1982).

Na região de São Sebastião, ascídias coloniais constituem importante parcela das comunidades incrustantes em substrato duro, principalmente em locais protegidos como face inferior de pequenos blocos de rocha, fendas e locas abandonadas de ouriços. Várias espécies são constantemente encontradas lado a lado e raramente uma única espécie domina todo o espaço disponível.

Além de ascídias, outros organismos coloniais como esponjas e briozoários fazem parte das comunidades incrustantes de locais protegidos nesta região. As ascídias foram escolhidas como objeto de estudo pelo grande número de espécies encontrado na região e por sua alta capacidade de colonizar substratos artificiais logo nos primeiros meses de imersão.

Trabalhos anteriores realizados com ascídias do litoral brasileiro referem-se principalmente à sistemática do grupo: Van Name (1945), Moure et alii (1954), Björnberg (1956), Millar (1958, 1961, 1977), Rodrigues (1962, 1966, 1977), Costa (1964, 1969a,b,c, d,e,f), Monniot (1969-70) e Simões (1981). Alguns deles citam aspectos do habitat onde os espécimes foram coletados (Moure et

alii, 1954; Van Name, 1945) e informações sobre distribuição geográfica (Van Name, 1945, Björnberg, 1956; Millar, 1958; Rodrigues, 1962). Ascídias foram citadas também em trabalhos caracterizando a zonation de uma certa região (Oliveira, 1947, 1950; Nonato & Pérès, 1961; Eston et alii, 1986), como parte da epifauna de Sargassum (Souza Lima, 1969) e em estudos de recrutamento (Silva et alii, 1980). Estudos de fisiologia envolvendo ascídias foram realizados por Mendes & Knapp (1956); Mendes & Zingales, 1972 e Villalba (1976). Uma revisão bastante detalhada dos trabalhos acima citados pode ser encontrada em Simões (1981).

Particularmente para a região de São Sebastião são importantes os trabalhos de Rodrigues (1962, 1966 e 1977) que caracterizou e descreveu várias espécies de ascídias simples e coloniais da região, fornecendo também dados sobre o habitat em que foram encontradas e sua distribuição mundial.

Pelo reduzido número de trabalhos citados, fica evidente a necessidade de se intensificar os estudos de Ascidiacea no Brasil, pois mesmo na área de sistemática, que tem sido a mais explorada, ainda há muito por fazer. Trabalhos de cunho ecológico, além de proporcionarem um maior conhecimento do papel que estes organismos exercem nas comunidades, representam um estímulo ao estudo de outros aspectos da biologia destes animais.

A abundância de ascídias coloniais na região de São Sebastião motivou o estudo de algumas características tanto da biologia das espécies como do desenvolvimento da comunidade a partir de substratos limpos, observando especialmente a influência destas características na colonização e manutenção do espaço.

Como objetivos gerais deste trabalho, serão abordados:

- levantamento das espécies que ocorrem na região, tanto em substrato natural como em substrato artificial;
- determinação do período reprodutivo das espécies,
- observação da forma e velocidade de crescimento das espécies;
- estudo do desenvolvimento da comunidade de ascídias a partir de substratos limpos;
- estudo das interações nas margens de contato entre as colônias de ascídias e entre ascídias e outros grupos.

Os resultados assim obtidos serão utilizados para testar algumas hipóteses formuladas para explicar a existência de várias espécies juntas em pequenas manchas de substrato como é o caso da superfície inferior de blocos de rocha soltos no costão:

- as espécies possuem um período reprodutivo curto e deslocado umas em relação às outras, e como consequência, diferentes

espécies colonizariam os espaços abertos em diferentes épocas do ano;

- as espécies possuem taxas de crescimento semelhantes de modo que, quando várias delas colonizam um determinado local, a taxa de recobrimento do substrato é uniforme entre elas;

- as espécies possuem habilidades semelhantes na competição por interferência (recobrimento), de modo que nenhuma delas é sempre "ganhadora" ou "perdedora" nas interações.

Estas hipóteses não são mutuamente exclusivas e podem inclusive ser complementares para explicar o padrão observado.

2. ÁREA DE ESTUDO

O trabalho de campo foi realizado na região do Canal de São Sebastião (SP), pertencente ao Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo - CEBIMar (Fig. 1a e 1b).

O Canal de São Sebastião, localizado no litoral Norte do Estado de São Paulo (lat. $23^{\circ}43'S$ e $23^{\circ}53'S$ e long. $45^{\circ}20'W$ e $45^{\circ}27'W$), separa a Ilha de São Sebastião, Município de Ilhabela, do continente. Apresenta uma extensão de 25Km, largura de 6 a 7Km nas duas entradas, estreitando-se para 2Km na região central (Fig. 1a e 1b); sua profundidade máxima atinge 40m. Almeida (1964, apud Furtado, 1978) considera o canal como de origem erosiva, tendo sido escavado durante os últimos estádios glaciais no Pleistoceno.

Tanto do lado continental do canal, assim como do lado insular, existem pequenas praias intercaladas por costões proeminentes e muitas vezes extensos. Estes costões normalmente apresentam um lado mais exposto à movimentação de água e um outro lado mais protegido (Giordano, 1986), onde se acumulam pequenos blocos de rocha na frente do costão. Emilsson (1962) observou uma alternância da direção do fluxo de correntes com uma direção preferencial NE e velocidade máxima de 100cm/s.

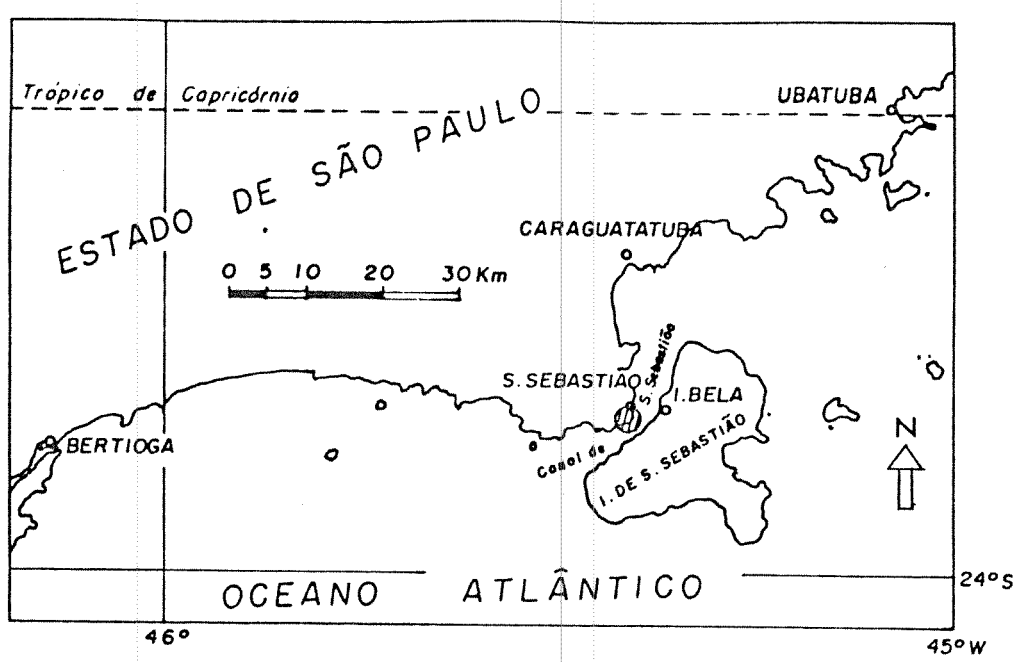


Fig. 1a - Mapa localizando o Canal de São Sebastião e a área experimental.

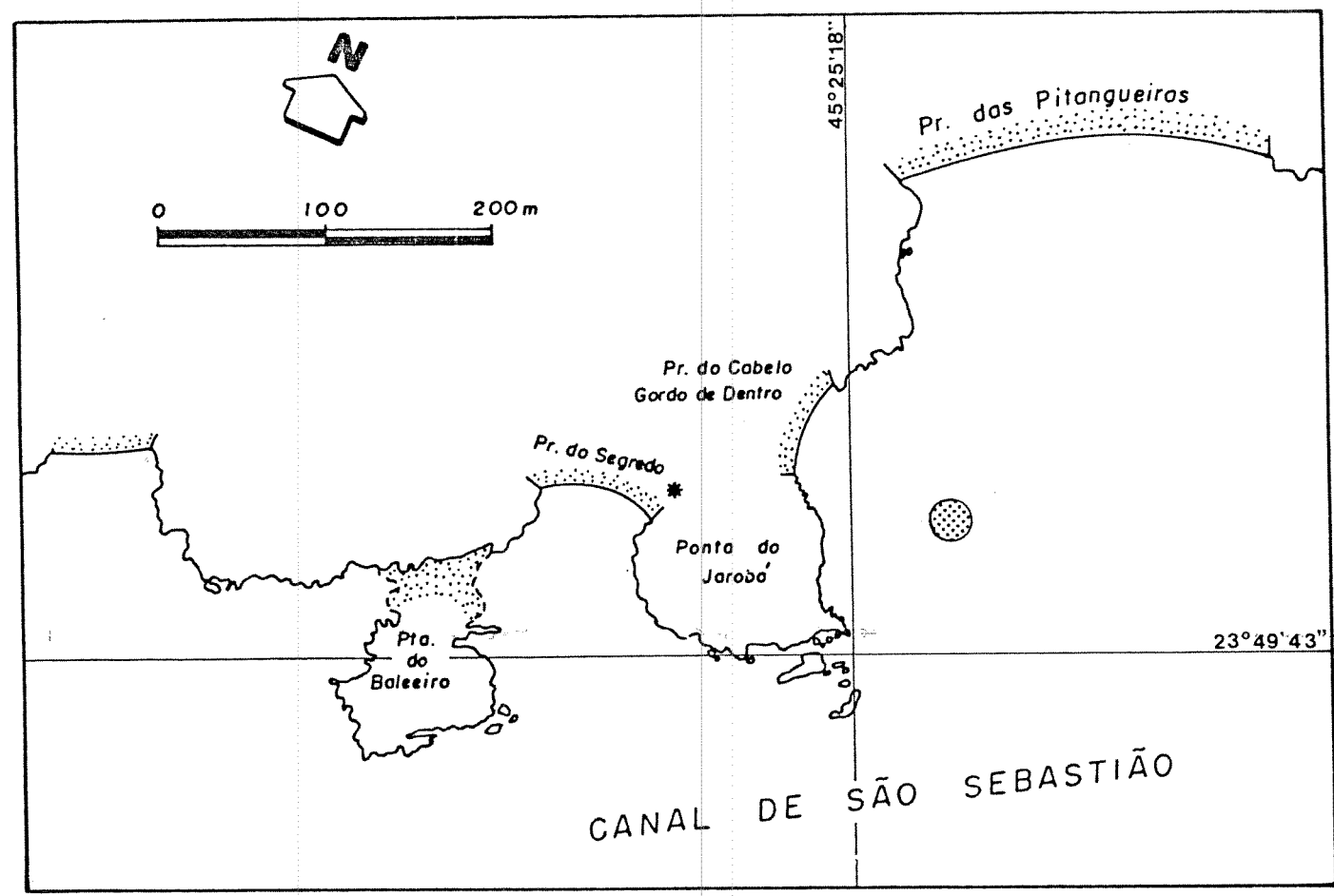


Fig. 1b - Área experimental - local de imersão das placas (●) laboratório do CEBIMar (*).

A região caracteriza-se por apresentar um clima quente e úmido. A temperatura média anual do ar é de aproximadamente 22 °C com precipitações pluviométricas anuais variando de 1300 a 1900mm (dados fornecidos pelo CEBIMar).

Uma descrição geral da fauna e flora da ponta do Baleeiro, um dos costões adjacentes ao CEBIMar, pode ser encontrada em Giordano (1986), que também caracterizou sua zonação. Esta descrição pode ser estendida a outros costões próximos da região.

3. MATERIAL E MÉTODOS

A área experimental está localizada ao lado da Ponta do Jarobá, em frente à Praia do Cabelo Gordo de Dentro, 5km ao sul do cais do Porto de São Sebastião (Fig. 1b). A profundidade calculada em relação à maré média é de aproximadamente 4m. Neste local, foram instalados canos de ferro galvanizado, enterrados no substrato areno-lodoso, que suportam canos horizontais onde podem ser dependuradas placas, gaiolas ou cordas para pesquisa experimental.

Como substrato artificial para o recrutamento das espécies de ascídias coloniais, foram utilizadas placas de cerâmica não vitrificada do tipo "piso de revestimento" (lajotão colonial) de 15x15cm². Estas placas foram presas em grupos de 4 sob uma plataforma de PVC que ficou submersa a uma profundidade de aproximadamente 1 a 2m abaixo do nível médio das marés baixas, na posição horizontal, com as placas experimentais voltadas para baixo (Fig. 2). Esta posição foi escolhida de modo a favorecer o recrutamento das ascídias, cujas larvas se fixam preferencialmente em região sombreada (Yamaguchi, 1975; Tursi et alii, 1977; Duyl et alii, 1981), além de minimizar os efeitos da deposição de silte, prejudiciais a esses animais que se alimentam por filtração.

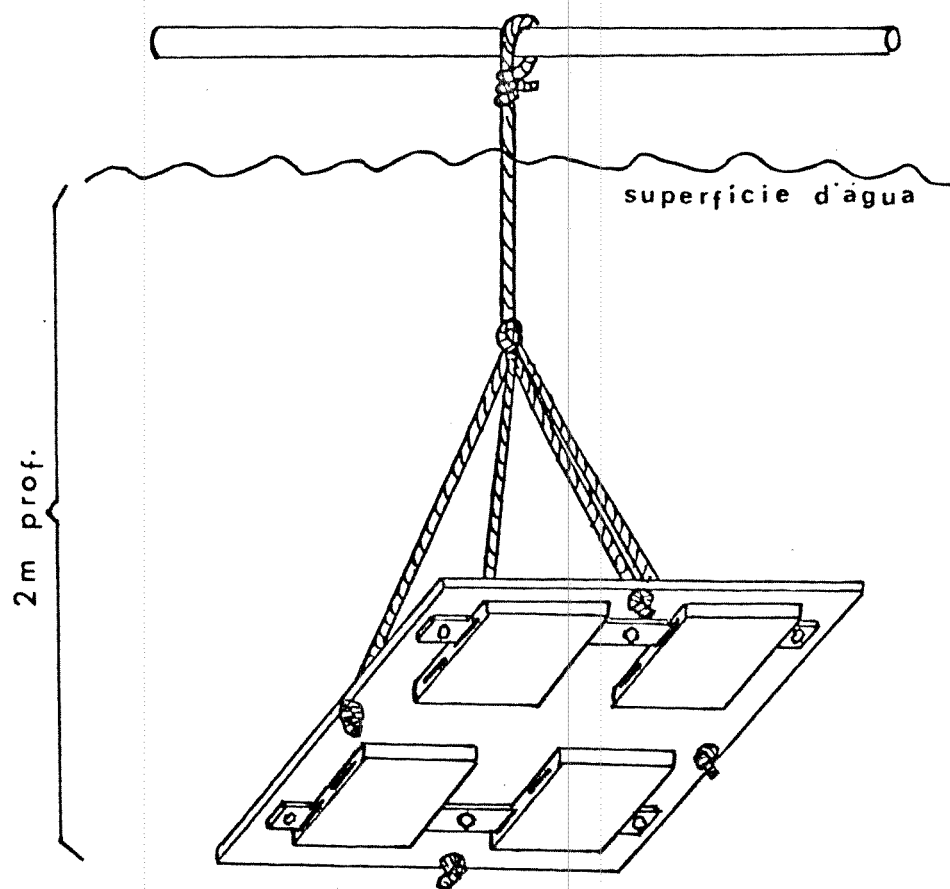


Fig.2 - Posição de imersão do conjunto de PVC com 4 placas de "lajotão colonial".

A disponibilidade de larvas de ascídias no plâncton para recrutamento foi verificada em 1985, através da observação de placas limpas imersas mensalmente, que serão aqui denominadas placas de recrutamento (Tab. I). Foram utilizadas 12 placas que, após um mês de imersão, eram levadas ao laboratório, observadas sob lupa e depois limpas para serem recolocadas no mar. A limpeza consistiu em raspagem, banho de água doce e secagem ao sol, para evitar que permanecesse qualquer material vivo sobre a placa.

Para cada observação as placas foram trazidas ao laboratório, por meio de embarcação, onde ficavam submersas em caixas de amianto com água do mar permanentemente renovada. Todas as colônias de ascídias tiveram seus contornos desenhados com canetas coloridas para retro-projetor em plástico transparente, colocado sobre um suporte de vidro entre a placa e a lupa. Através dos contornos obtidos nos plásticos transparentes, foi medido o tamanho das colônias, isto é, sua área de ocupação, com auxílio de um planímetro. Segundo Sousa (1979a), a área de recobrimento das placas por determinada espécie representa a intensidade do uso do espaço por esta espécie.

Para verificar se as placas eram homogêneas tanto em relação ao número de colônias fixadas como quanto à área da placa recoberta por ascídias foi utilizado o teste estatístico não-paramétrico de Friedman (Siegel, 1975). O teste baseia-se, a exemplo do que ocorre em uma análise de variância, na constatação

da significância da diferença em resultados obtidos a partir de diferentes tratamentos experimentais. Os valores obtidos em cada bloco (conjunto dos valores das repetições de cada tratamento) são ordenados e a somatória dos números de ordenação dos blocos de cada tratamento (R_j) são utilizadas em um cálculo de X^2 dado pela fórmula:

$$X^2 = \frac{12}{nK(K+1)} + \sum R_j^2 - 3n(K+1)$$

onde n é o número de repetições de cada tratamento e K é o número de tratamentos.

O valor de X^2 significativo indica que existe pelo menos um contraste entre tratamentos que é significativo. Portanto, após a obtenção de um valor de X^2 significativo, deve-se fazer o cálculo do valor da diferença mínima significativa $dms = q_1 \cdot \frac{\sqrt{n \cdot k \cdot (k+1)}}{6}$ onde q é o valor retirado da tabela de $q_1(\alpha\%)$ de Siegel (1975). As diferenças observadas entre os tratamentos são comparadas aos valores da dms para se determinar qual ou quais são os contrastes significativamente diferentes.

Para verificar a homogeneidade das placas, cada uma delas foi considerada como um tratamento, sendo os meses de monitoramento, as repetições. A comparação entre as placas de diferentes meses pode ser realizada pelo mesmo teste estatístico descrito acima. Neste caso, considera-se cada mês como um tratamento e as placas

do mesmo mês como repetições. As duas comparações, entre placas e entre meses, foram feitas para cada espécie separadamente.

O período reprodutivo das diversas espécies estudadas foi determinado pela presença de larvas dentro da colônia (todas as espécies em estudo incubam as larvas) e pela presença de recrutamento nas placas experimentais. Estes dois métodos foram utilizados de maneira complementar, pois no primeiro, a presença de larvas não garante que elas estejam sendo liberadas e no segundo, a não observação de recrutamento pode ser resultado de uma alta mortalidade de organismos recém fixados (Keough & Downes, 1982) ou da inadequação do substrato utilizado e não necessariamente da inexistência de reprodução.

Foram também realizadas coletas periódicas de ascídias coloniais de substratos naturais que ocorrem na região, durante os períodos de maré baixa ou através de mergulho autônomo, com a finalidade de se avaliar a composição específica destes substratos e observar o período reprodutivo das espécies recrutadas em substratos naturais. Esta coletas foram realizadas nas Praias do Araçá, Praia Grande, Cabelo Gordo de Dentro, Segredo e Barequeçaba.

Foram analisadas a temperatura e salinidade da água, a fim de se verificar a influência de fatores físico-químicos no crescimento e no período reprodutivo das espécies de ascídias.

Quase que diariamente, no Centro de Biologia Marinha são tomadas medidas de salinidade, temperatura da água de superfície e do ar e estes dados foram gentilmente cedidos para que se fizesse este estudo.

A existência de correlação entre estes fatores ambientais e o número de colônias que se fixaram a cada mês foi verificada através do coeficiente de correlação por postos de Spearman (r_s) (Siegel, 1975). Este coeficiente é obtido atribuindo-se escores de magnitude em ordem crescente (postos) a cada um dos valores das variáveis a serem testadas. As diferenças entre os escores obtidos para cada um dos conjuntos de postos são utilizadas como uma medida da disparidade entre os valores das variáveis consideradas, através da fórmula:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d^2}{N^3 - N}$$

onde d é cada uma das diferenças obtidas na comparação dos postos e N é o número total de postos para cada uma das variáveis. Para N grande (>10) os valores de r têm distribuição t de Student com graus de liberdade = $N-2$ e sua significância pode ser verificada através da fórmula:

$$t = r_s \sqrt{\frac{N-2}{1-r_s^2}}$$

O estudo do crescimento das colônias e das interações entre colônias adjacentes foi realizado em 1986 e início de 1987 através do acompanhamento de 16 placas. No início do verão de 1986 (02.01.86) foram submersas 8 placas artificiais, as quais foram

monitoradas durante 274 dias (estas placas submersas no início do verão foram aqui denominadas placas de verão). No início do inverno (30.06.86) foram submersas mais 8 placas, as quais foram monitoradas durante 264 dias (estas placas foram denominadas placas de inverno). Os dois conjuntos foram observados a intervalos de aproximadamente um mês como apresentado na Tab. I.

Após cada observação as placas de PVC foram raspadas e lavadas com água doce e receberam novamente as placas experimentais de lajotão nas mesmas posições e sem sofrer nenhum tipo de manipulação destrutiva. Cada placa continha uma etiqueta do tipo "rotex" com um número de identificação em um dos quatro cantos, cuja posição foi observada rigorosamente no desenho das colônias para posterior comparação.

Desenhos obtidos da mesma placa em diferentes datas foram sobrepostos para verificar a taxa de sobrevivência (número de colônias de um determinado mês que também foram observadas no mês seguinte em relação ao número total de colônias da espécie na placa), taxa de recrutamento (número de colônias novas que não existiam no mês anterior em relação ao número total de colônias da espécie nas placas) das espécies e suas interações.

A taxa de crescimento das espécies foi analisada em termos da frequência de colônias encontradas em diferentes classes de tamanho ao longo do período de observações.

data	nº dias submersão
17.01.85	31
17.02.85	27
15.03.85	22
21.04.85	33
24.05.85	32
28.06.85	32
24.08.85	39
28.09.85	33
26.10.85	26
30.11.85	33
28.12.85	26

VERÃO		INVERNO	
data	nº dias submersão	data	nº dias submersão
02.01.86	0	30.06.86	0
17.01.86	15	19.07.86	19
08.02.86	37	29.08.86	60
14.03.86	71	03.10.86	95
19.04.86	107	20.11.86	143
17.05.86	135	17.12.86	170
27.06.86	176	17.01.87	201
19.07.86	198	21.02.87	236
29.08.86	239	21.03.87	264
03.10.86	274		

Tab. I - Datas de observação das placas e número correspondente de dias em que estiveram submersas para as placas de recrutamento mensais (acima) e para os experimentos iniciados no verão e inverno (abaixo).

A diversidade de ascídias coloniais encontradas ao longo do desenvolvimento da comunidade foi calculada através do Índice de Shannon-Wiener (H'), através da fórmula: $-\sum_{i=1}^s p_i \cdot \ln \cdot p_i$, onde p_i representa a área de cobertura da espécie i em relação à área total de cobertura da comunidade e s é o número total de espécies encontrado em cada observação (Pielou, 1974).

Para verificar se o número de interações de uma determinada espécie tinha relação com a área ocupada pela mesma foi utilizado o Coeficiente de Correlação de Kendall (Siegel, 1975) que fornece grau de associação entre duas variáveis X e Y , através da fórmula: $T = \frac{S}{0,5N(N-1)}$, onde S = é a somatória dos escores obtidos em Y , atribuição do valor +1 quando 2 postos de Y também estão na ordem natural e -1 quando 2 postos de Y estão em ordem inversa; N é o número de postos em X ou Y .

A influência do tamanho relativo entre colônias adjacentes no resultado da interação entre as mesmas foi analisado através da construção de tabelas de contingência 2x2 sobre as quais o teste de X^2 ou Teste Exato de Fisher (para pequenas amostras) foi aplicado (Siegel, 1975).

4. CONDIÇÕES DE TEMPERATURA E SALINIDADE DA ÁGUA

Na Fig. 3 pode-se observar os valores médios mensais de temperatura superficial da água e da salinidade para os anos de 1985, 1986 e início de 1987, em São Sebastião. Verifica-se um comportamento semelhante da temperatura nos diferentes anos considerados. A água do mar em 1986 apresentou menor amplitude térmica que em 1985. Em 1986, os meses de verão tiveram águas um pouco mais frias (26,5 a 27,5 °C) e os de inverno, águas mais quentes (22,3 a 25,7 °C), comparado ao ano anterior (verão: 24,1 a 28,7 °C; inverno: 21,1 a 24,7 °C).

Quanto à salinidade, esta se mostrou pouco variável e sem um padrão constante em função das estações do ano. Em 1985 os valores de salinidade apresentaram-se mais baixos (32,2 a 35,2‰) do que em 1986 (34,0 a 35,5‰).

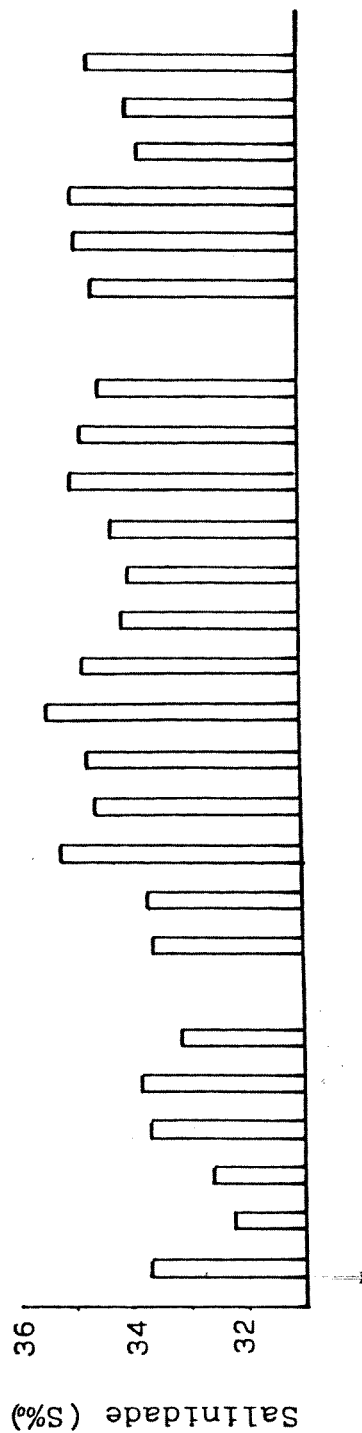
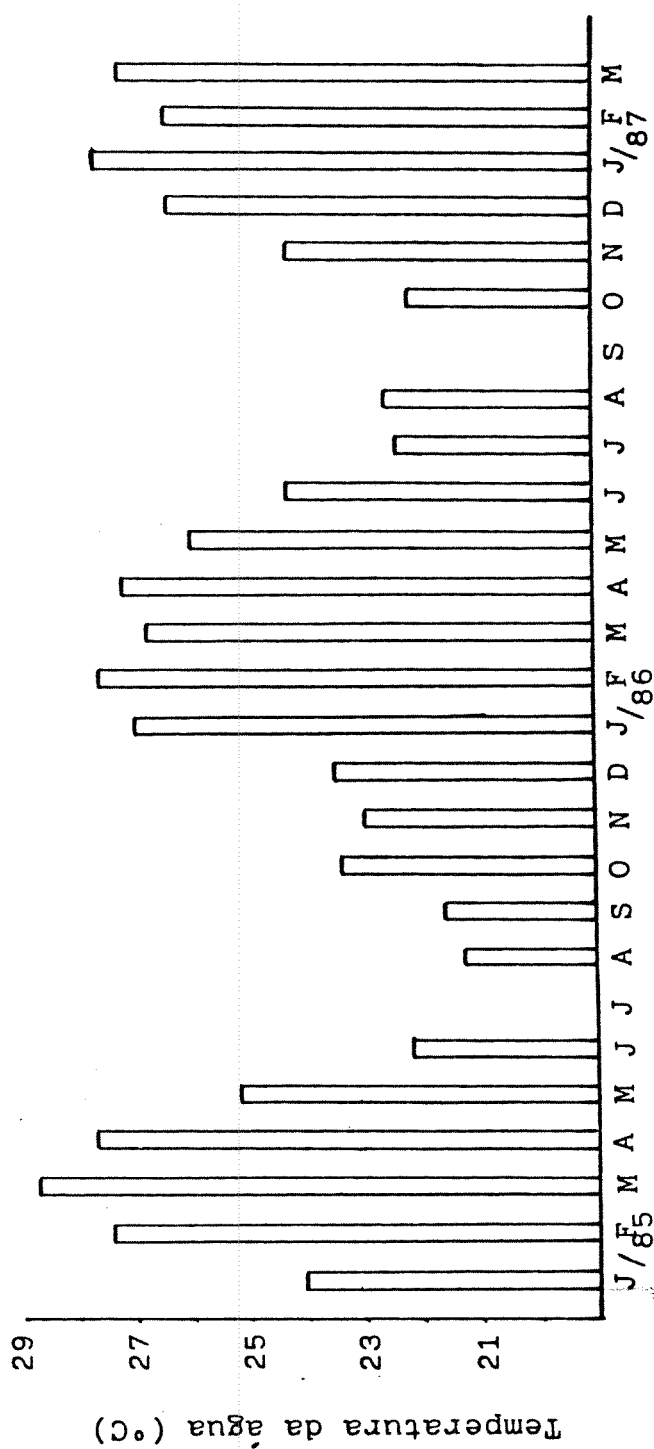


Fig. 3 - Valores médios mensais de temperatura e salinidade da água superficial em São Sebastião (CEBIMar), para cada um dos períodos de submersão das placas em 1985, 1986 e início de 1987 (em julho/85 e setembro/86 não houve coleta).

5. CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES DE ASCÍDIAS COLONIAIS

Ascídias coloniais são frequentes em toda a região do Canal de São Sebastião, tanto do lado do continente como nos costões de Ilhabela. Na zona entre-marés são encontradas na face inferior dos pequenos blocos de rocha acumulados na frente dos costões rochosos ou no próprio costão, em frestas e faces pouco expostas ao sol. No sublitoral também são encontradas mais frequentemente sob rochas, mas também aparecem na superfície superior das mesmas e em paredes verticais. Podem também estar associadas a talos de algas ou sobre raízes de vegetação de mangue.

Até o presente momento, foram identificadas 13 espécies de ascídias coloniais na região do Canal de São Sebastião, assim classificadas:

ORDEM APLOUSOBRANCHIA Lahille

POLYCLINIDAE Verrill, 1871

Polyclinum constellatum Savigny, 1816

DIDEMNIDAE Verrill, 1871

Didemnum speciosum (Herdman, 1886)

Polysyncraton amethyesteum (Van Name, 1902)

Trididemnum thetidis Van Name, 1945

Trididemnum sp.

Diplosoma macdonaldi Herdman, 1886

POLYCITORIDAE Michaelsen, 1904

Distaplia bermudensis Van Name, 1902

Clavelina oblonga Herdman, 1880

ORDEM STOLIDOBRANCHIA Lahille

STYELIDAE Sluiter, 1895

Symplegma viride Herdman, 1886

BOTRYLLIDAE Verrill, 1871

Botryllus primigenus Oka, 1928

Botryllus tabori Rodrigues, 1962

Botrylloides nigrum Herdman, 1886

Botrylloides sp.

Cinco destas espécies serão brevemente caracterizadas: Didemnum speciosum, Diplosoma macdonaldi, Clavelina oblonga, Symplegma viride e Botrylloides nigrum; estas mostraram-se especialmente importantes para o desenvolvimento deste trabalho, pois além de frequentes na região, foram também frequentes no substrato artificial. Esta caracterização visa somente permitir a identificação de cada espécie através de algumas características diagnósticas, sem a intenção de constituir-se em uma descrição taxonômica detalhada.

Didemnum speciosum (Herdman, 1886)

(Fig. 4)

Didemnum candidum Savigny, 1816

Van Name, 1945: 83, fig.35, pl.13, fig.4; Moure et alii, 1954: 235; Rodrigues, 1962: 194; Costa, 1969b: 202, fig.4.

Didemnum speciosum (Herdman, 1886)

Millar, 1977: 197, fig. 20; Simões, 1981: 29, fig.14,15,16 e 17.

As colônias são incrustantes, geralmente pouco espessas (1 a 2mm), podendo formar lobos de maior espessura quando crescem sobre superfície irregular. Os zoóides estão completamente embebidos na túnica e não formam sistemas definidos (Fig. 4A). As colônias são brancas ou levemente leitosas. A túnica contém numerosas espículas de forma estrelada, principalmente na face superior.

Os zoóides são pequenos (0,9 a 1,4mm), o sifão inalante apresenta 6 lobos e o exalante é bastante aberto, expondo parte da cesta branquial e não apresenta lingueta. A cesta branquial possui 4 fileiras de fendas. O estômago é cilíndrico, curto, com paredes lisas. O intestino apresenta uma ou duas constrições valvulares (Fig. 4B).

As gônadas ficam no interior da alça intestinal. O testículo é indiviso e o espermiduto o recobre, formando uma espiral de 6-7 voltas. O ovário forma poucos ovos entre a alça intestinal e o

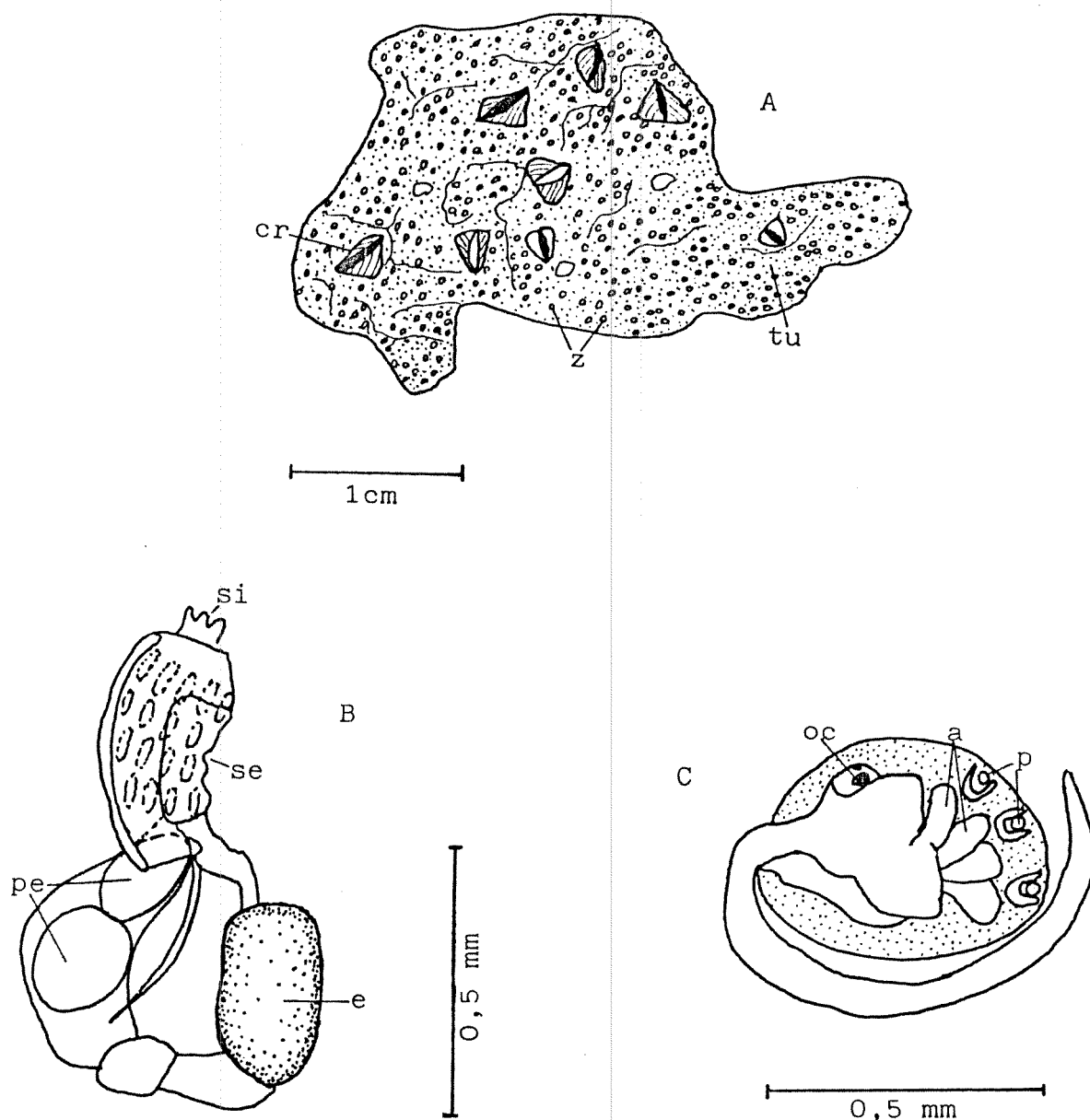


Fig. 4 - *Didemnum speciosum* (Herdman, 1886). A. aspecto da colônia; B. zoóide; C. larva.

Legenda para as figuras deste capítulo: a - ampolas; b - brotamento; c - ceco pilórico; cr - craca; e - estômago; li - lingueta; o - ovário; oc - ocelo; ov - ovos; p - papilas; pe - pelotas fecais; se - sifão exalante; si - sifão inalante; t - testículos; tu - túnica; to - tentáculos orais; vl - vasos longitudinais; z - zoóide.

estômago. Nos exemplares de São Sebastião, gônadas foram observadas o ano todo com exceção de janeiro e setembro. As larvas foram encontradas de março a agosto e também em dezembro, principalmente na superfície da colônia, medindo 0,5 a 0,6mm, com 3 papilas e 8 ampolas (Fig. 4C).

OCORRÊNCIA: as colônias são encontradas na zona entre-marés, podendo crescer diretamente sobre a superfície de rochas ou recobrir outros organismos como cracas, bivalves, briozoários, tubos de poliquetas e ascídias simples. São comuns na face inferior de pequenos blocos de rocha soltos, crescendo lado a lado com outras espécies de ascídias.

OBSERVAÇÕES: até 1977, os exemplares coletados na costa brasileira foram identificados como D. candidum; em 1977, Millar, analisando espécimes das regiões Norte e Nordeste, verificou que apresentavam as mesmas características descritas para Leptoclinum speciosum por Herdman (1886, in Millar, 1977) com animais procedentes da Bahia e desde então passou a denominar estes espécimes por Didemnum speciosum. Principalmente as características larvais (tamanho e número de papilas) permitem separar D. candidum de D. speciosum.

Diplosoma macdonaldi Herdman, 1886

(Fig. 5)

Diplosoma macdonaldi Herdman, 1886

Van Name, 1945: 109, fig.51, pl.12, fig.5; Costa, 1969b: 201, fig.1; Simões, 1981: 33, fig.18,19 e 20.

As colônias são incrustantes muito finas (1 a 2mm de espessura), com formas as mais variadas em função do substrato que recobrem. A túnica é muito delicada, transparente, de cor amarelada. Os zoóides são pequenos (0,8 a 1,0mm) e completamente embebidos na túnica, através da qual podem ser visualizados em função do pigmento preto que recobre o estômago e, algumas vezes, a cesta branquial (Fig. 5A).

Os zoóides apresentam o eixo do abdômen torcido em ângulo reto em relação ao eixo do tórax, tendo assim seu tamanho ainda mais reduzido. Apresentam 4 fileiras de fendas na cesta branquial, sifão inalante com 6 lobos pouco desenvolvidos e sifão exalante com abertura grande e sem lingueta. O estômago é arredondado com paredes lisas (Fig. 5B, 5C).

O testículo consiste em duas glândulas ovais alojadas na alça intestinal (Fig. 5B). O ovário apresenta um único ovo posterior ao estômago (Fig. 5C). As gônadas foram observadas em todos os meses do ano, sendo menos frequentes de junho a setembro. As larvas

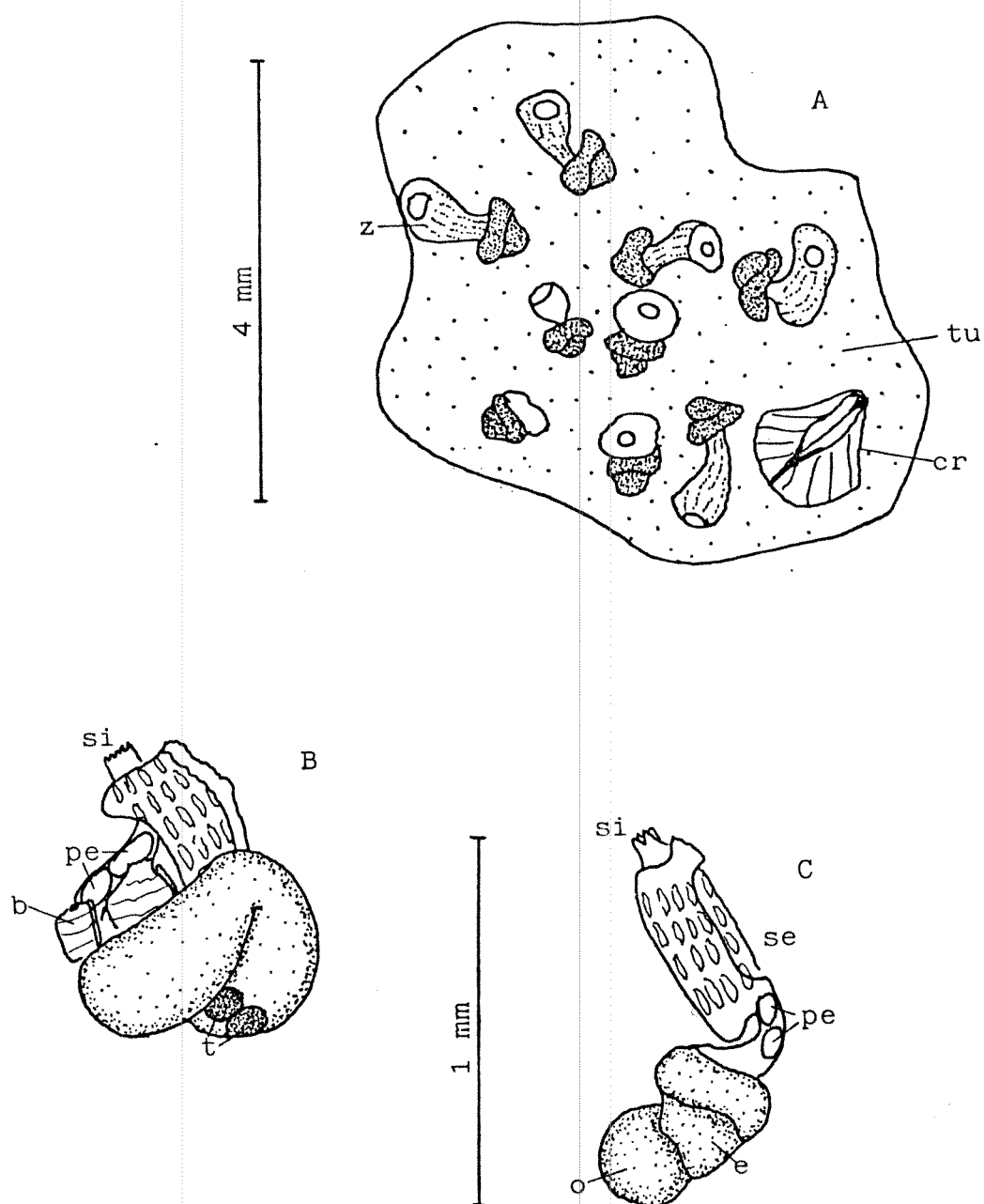


Fig. 5 - *Diplosoma macdonaldi* Herdman, 1986. A. aspecto da colônia; B. zoóide com gônadas masculinas; C. zoóide com gônada feminina.

também foram observadas em todo o ano com exceção de julho e setembro e apresentam as mesmas características descritas por Simões (1981). A colônia recém fixada apresenta 2 indivíduos com cesta branquial e sistema digestivo bem discernidos.

OCORRÊNCIA: as colônias são encontradas na face lateral ou inferior das rochas do costão, sobre ascídias simples ou em estruturas artificiais. Sua coloração pouco chamativa e a pequena espessura dificultam visualizar esta espécie na natureza.

Clavelina oblonga Herdman, 1880

(Fig. 6)

Clavelina oblonga Herdman, 1880

Van Name, 1945: 136, fig.63 e 64, pl.16, fig.6; Björnberg, 1956: 165; Millar, 1958: 500; Rodrigues, 1962: 196; Costa, 1969c: 277, fig.1; Simões, 1981: 36, fig.21,22 e 23.

As colônias são formadas por zoóides grandes, muito próximos uns aos outros, unidos apenas pela base (Fig. 6B). A túnica é gelatinosa, transparente e incolor, permitindo a visualização de manchas brancas que podem ocorrer na cesta branquial e nos sifões. A túnica é bastante resistente na base da colônia e pode estar incrustada com areia fina, sendo frequentemente recoberta por hidrozoários, briozoários arborescentes ou outras ascídias coloniais.

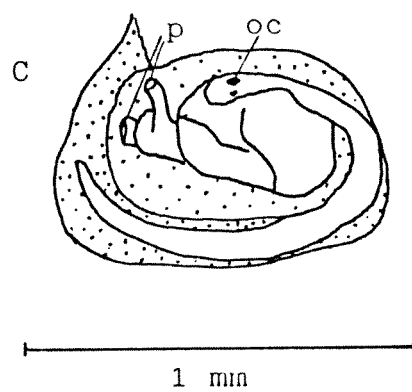
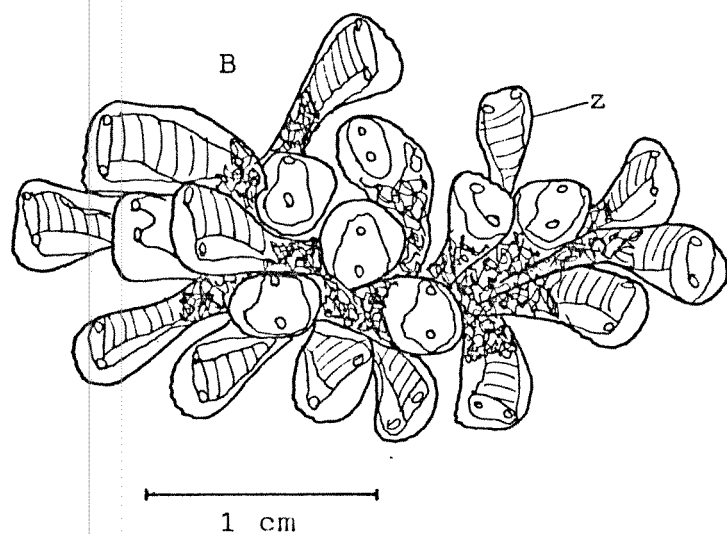
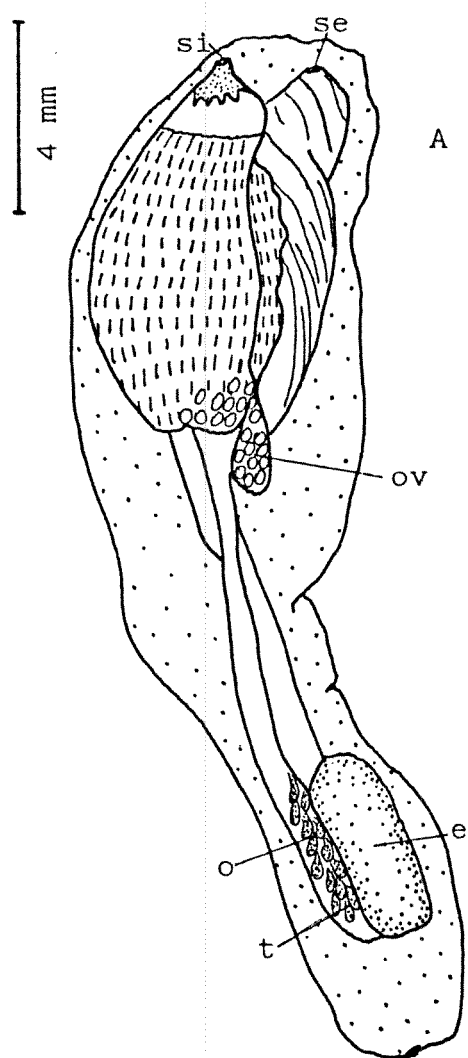


Fig. 6 - Clavelina oblonga Herdman, 1880. A. zoóide; B. aspecto da colônia; C. larva.

Os zoóides apresentam 15 a 30mm de comprimento, incluindo a túnica. Excluindo a túnica, seu tamanho fica reduzido a $2/3$. A cesta branquial tem 12 ou mais fileiras de fendas. Tanto o sifão inalante como o exalante são circulares e não apresentam lobos. O estômago é alongado, oval com paredes lisas. O intestino estende-se para baixo formando uma alça onde alojam-se as gônadas (Fig. 6A). O ovário é ligeiramente posterior ao estômago e abaixo dele fica a massa de testículos piriformes. Ovos maduros e larvas são incubados na cavidade atrial e foram observados entre novembro e abril e também em junho e julho. As larvas medem 2mm de comprimento.

OCORRÊNCIA: é uma espécie típica de águas rasas e calmas, segundo Monniot (1972). Em São Sebastião foram encontradas várias colônias expostas na maré baixa com os zoóides murchos e pendentes. Pode ser facilmente encontrada na face lateral das rochas dos costões da região de São Sebastião, em substratos artificiais como ferros e bóias e, segundo Rodrigues (1962), sobre tubos de Chaetopterus sp. Em Curaçao, é encontrada nas raízes de mangue (Millar, 1962).

Symplegma viride Herdman, 1886

(Fig. 7)

Symplegma viride Herdman, 1886

Van Name, 1945: 232, fig.139, 140c e 140d, pl.18, fig.2;
Björnberg, 1956: 165; Millar, 1958: 505; 1977: 214; Rodrigues,
1962: 202; Costa, 1969f: 321; Simões, 1981: 59, fig.38,39,40 e 41.

As colônias são incrustantes com 2 a 3mm de espessura e contorno irregular. Sua coloração é bastante variável, tendo sido encontradas em São Sebastião formas avermelhadas, verdes ou pretas, com acúmulo de pigmento branco entre o sifão atrial e a extremidade do zoóide, formas rosas com um anel mais brilhante entre os sifões de cada zoóide e formas quase incolores. As colônias são geralmente grandes, as maiores atingindo áreas de 150 a 200cm² em São Sebastião. Simões (1981) assinala a existência de colônias de até 30cm de comprimento na Baía de Guanabara.

Os zoóides apresentam-se imersos na túnica, mas são facilmente individualizados através dos sifões que se abrem diretamente para o exterior. Os zoóides estão dispostos lado a lado sem formar sistemas definidos. Através da túnica transparente também é possível observar os vasos sanguíneos que se ramificam e terminam em ampolas alargadas nas margens da túnica (Fig. 7A).

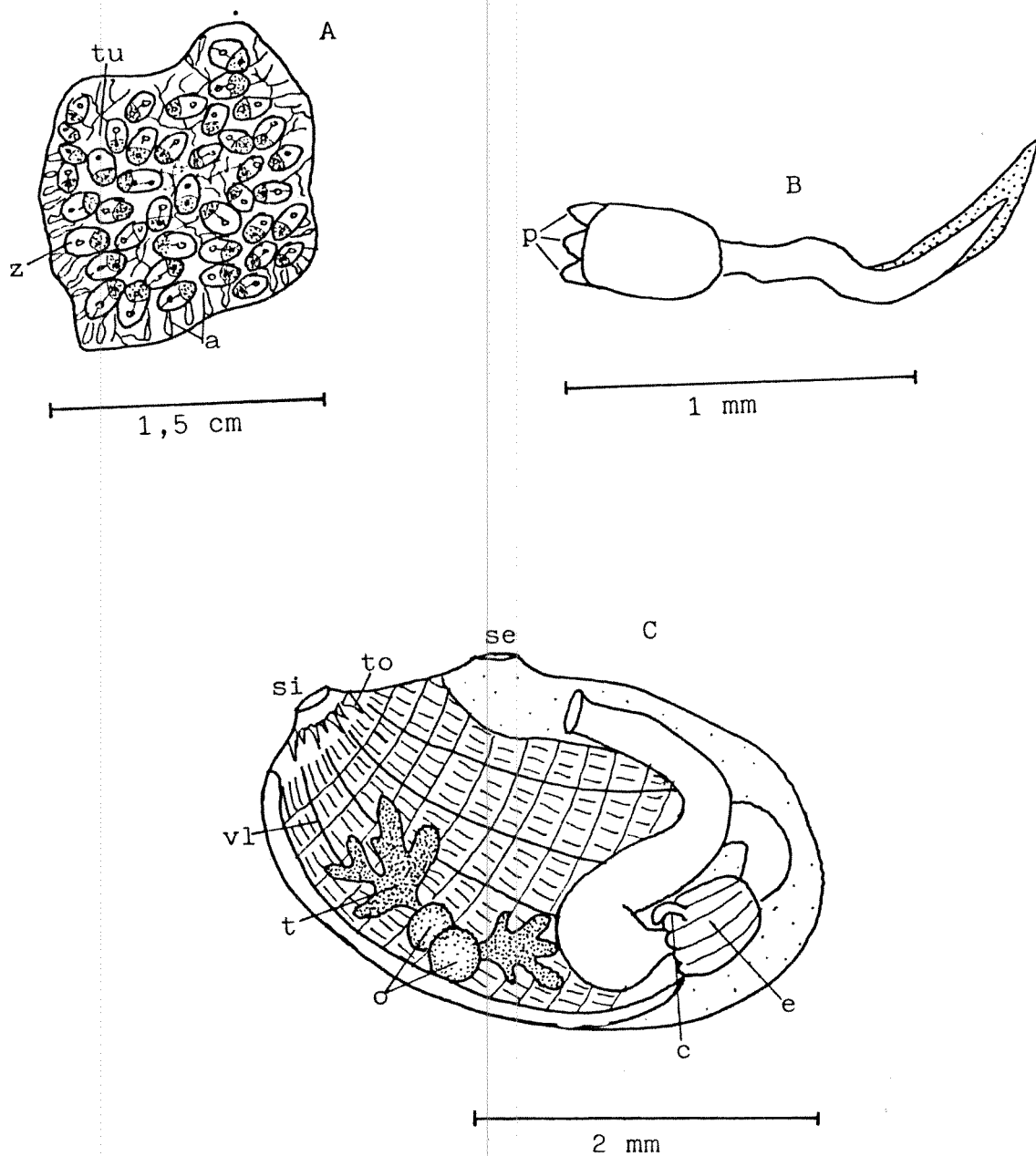


Fig. 7 - *Symplegma viride* Herdman, 1886. A. aspecto da colônia; B. larva; C. zoóide com gônadas.

Os zoóides apresentam 1,5 a 3,0mm de comprimento, cesta branquial com 11 a 12 fileiras de fendas e 4 vasos longitudinais. O estômago tem 11 a 14 pregas na parede e um ceco pilórico em forma de clava (Fig.7C). As gônadas são características, cada uma formada por 2 testículos piriformes com as extremidades menores próximas e um ovário ligado a parede do manto entre os dois testículos. Foram observadas entre dezembro e junho . As larvas medem 1,0 a 1,4mm no comprimento total, possuem 3 papilas e foram observadas entre janeiro e julho (Fig. 7B).

OCORRÊNCIA: as colônias podem ser encontradas sobre pedras, sobre conchas de animais vivos ou mortos e em estruturas artificiais como cordas, ferros e bóias. Em Curaçao, ocorre sobre raízes de mangue (Millar, 1962). É uma espécie típica do sublitoral, raramente exposta durante maré baixa. No litoral Norte brasileiro, já foi coletada a 73m de profundidade sobre areia, cascalho e lodo (Millar, 1977).

Botrylloides nigrum Herdman, 1886

(Fig. 8)

Botrylloides nigrum Herdman, 1886

Van Name, 1945: 227, fig.133c e 137; Millar, 1962: 71; Rodrigues, 1962: 201, pr.2, fig.5,6 e 7; Costa, 1969e: 300, fig.1; Simões, 1981: 51, fig.32,33 e 34.

As colônias são incrustantes com 3 a 5mm de espessura e chamam a atenção devido a sua belíssima coloração. A túnica pode ser mais ou menos transparente, evidenciando os zoóides de cor vinho escuro com um semi-círculo de pigmentos laranja entre os sífões. Os zoóides podem formar sistemas extensos e ramificados, mas em certas colônias sua considerável densidade pode dificultar a definição dos limites destes sistemas (Fig. 8B). As colônias atingem grande tamanho, tendo sido observadas colônias de 30 a 40cm de comprimento no diâmetro maior.

Os zoóides apresentam sífão inalante circular e o exalante como uma fenda larga delimitada anteriormente por uma lingueta também larga com extremidade arredondada. A cesta branquial apresenta 8 a 10 fileiras de fendas e 3 vasos longitudinais. O estômago possui 9 a 10 pregas na parede, que formam bulbos conspícuos na região cardíaca. O ceco pilórico é curto, pouco curvado, em forma de clava (Fig. 8A).

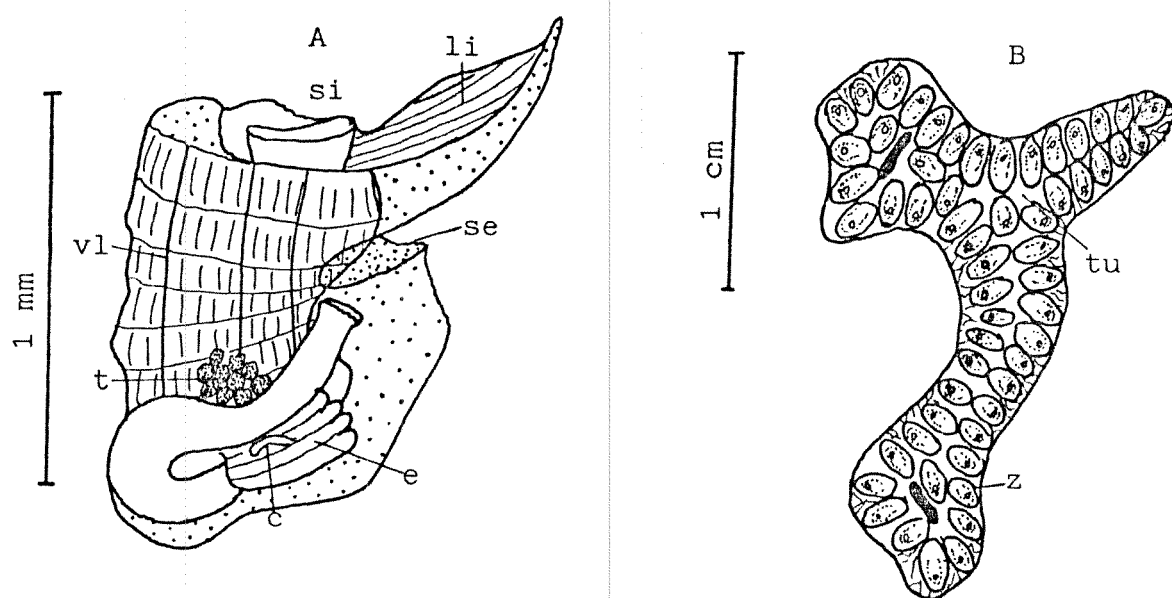


Fig. 8 - Botrylloides nigrum Herdman, 1886. A. zoóide com gônadas masculinas; B. aspecto da colônia.

As gônadas alojam-se na parede da cavidade atrial. O testículo é dividido em 6 a 9 lobos e o ovário é único de cada lado do corpo e posterior ao testículo. As gônadas foram observadas em todo o ano com exceção de setembro e novembro. As larvas foram encontradas somente em abril e agosto. Possuem 3 papilas e 8 ampolas.

OCORRÊNCIA: é uma espécie de águas rasas, sendo frequentemente encontrada exposta nas marés baixas. Em São Sebastião esta espécie é bastante comum e suas colônias podem ser encontradas nos costões sob rochas, sobre algas, esponjas, ascídias simples e também em estruturas artificiais. Em Bonaire e St. Martin (Caribe) ocorre nas raízes de Rhizophora (Millar, 1962), assim como em Porto Rico (Morgan, 1977).

6. COMPOSIÇÃO ESPECÍFICA DAS PLACAS

A composição específica da comunidade de ascídias das placas foi bastante semelhante àquela dos costões adjacentes. Na Tabela II pode-se observar que entre as 13 espécies encontradas na região de São Sebastião, somente 3 delas não recrutaram no substrato artificial utilizado: Botryllus tabori, Polysyncraton amethysteum e Polyclinum constellatum.

Além das ascídias coloniais, outros organismos sésseis também se fixaram nas placas: briozoários incrustantes (Schizoporella unicornis) e arborescentes (Bugula turrita, B. neritina, Savignyella lafontii e Zoobotryum pellucidum); hidrozoários (Halecium sp, Obelia dichotoma, Clytia hemisphaerica, Eudendrium sp.); bem como cracas, bivalves, serpulídeos e esponjas não identificados.

Entre os organismos vágéis encontrados, a maioria pertence ao grupo dos crustáceos (Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea e Decapoda), mas também foram observados turbelários, poliquetos, pequenos gastrópodos e peixes da família Blenniidae.

	Substrato Natural	Substrato Artificial
<u>Polyclinum constellatum</u> Savigny, 1816	X	O
<u>Didemnum speciosum</u> (Herdman, 1886)	X	X
<u>Polysyncraton amethysteum</u> (Van Name, 1902)	X	O
<u>Trididemnum thetidis</u> Van Name, 1945	X	X
<u>Trididemnum</u> sp.	X	X
<u>Diplosoma macdonaldi</u> Herdman, 1886	X	X
<u>Distaplia bermudensis</u> Van name, 1902	X	X
<u>Clavelina oblonga</u> Herdman, 1880	X	X
<u>Symplegma viride</u> Herdman, 1886	X	X
<u>Botryllus primigenus</u> Oka, 1928	X	X
<u>Botryllus tabori</u> Rodrigues, 1962	X	O
<u>Botrylloides nigrum</u> Herdman, 1886	X	X
<u>Botrylloides</u> sp.	O	X

Tab. II - Ocorrência das espécies de ascídias coloniais em substrato natural e artificial na região de São sebastião durante 1985 e 1986.

7. PERÍODO REPRODUTIVO

As placas de recrutamento mensais, colocadas para avaliar a disponibilidade de larvas de ascídias no plâncton, mostraram que 3 espécies (Didemnum speciosum, Diplosoma macdonaldi e Symplegma viride) apresentaram período reprodutivo contínuo. As duas últimas, entretanto, tiveram uma redução na intensidade de recrutamento durante os meses de inverno e primavera. Botrylloides nigrum não ocorreu em nenhuma placa em agosto e setembro e Clavelina oblonga também não foi observada nas placas no período de junho a outubro. Na Tabela III, pode-se observar ainda a ocorrência esporádica de outras espécies de ascídias coloniais. A pequena quantidade de recrutamento para estas espécies não permitiu avaliar se o período reprodutivo sofria interrupções ou se a ausência nas placas foi resultado do tipo de amostragem.

A Fig. 9 compara os meses de recrutamento das espécies de ascídias coloniais da região de São Sebastião com os meses em que foram encontradas gônadas e larvas nas colônias, tanto das placas como dos costões. É possível observar que o período de recrutamento nas placas artificiais é geralmente mais curto do que aquele constatado pela presença de gônadas e larvas na colônia. Na confecção desta figura foram somados todos os resultados obtidos entre 1984 e 1987 para obter um quadro mais completo, uma vez que em alguns meses ocorreram falhas na coleta.

ESPÉCIE	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
<u>Didemnum speciosum</u>	***	**	**	***	***	**	-	***	***	***	***	***
<u>Diplosoma macdonaldi</u>	***	**	***	**	***	*	-	*	*	**	**	**
<u>Botrylloides nigrum</u>	**	**	***	**	**	*	-	0	0	*	**	***
<u>Clavelina oblonga</u>	***	**	***	**	**	0	-	0	0	0	**	***
<u>Symplegma viride</u>	***	**	***	***	***	**	-	*	*	*	*	*
<u>Trididemnum sp.</u>	**	*	**	*	0	0	-	0	**	**	0	*
<u>Distaplia bermudensis</u>	*	0	*	0	0	*	-	0	0	0	0	*
<u>Botryllus primigenus</u>	0	0	0	0	0	*	-	*	0	0	0	0
<u>Botrylloides sp.</u>	0	0	0	0	***	*	-	0	0	*	**	**

Tab. III - Frequência de ocorrência das espécies de ascídias coloniais nas placas de recrutamento ao longo de 1985 em São Sebastião (* a espécie aparece em 1 ou 2 placas; ** em 3 a 8 placas; *** em 9 a 12 placas; 0 em nenhuma placa; - não houve coleta).

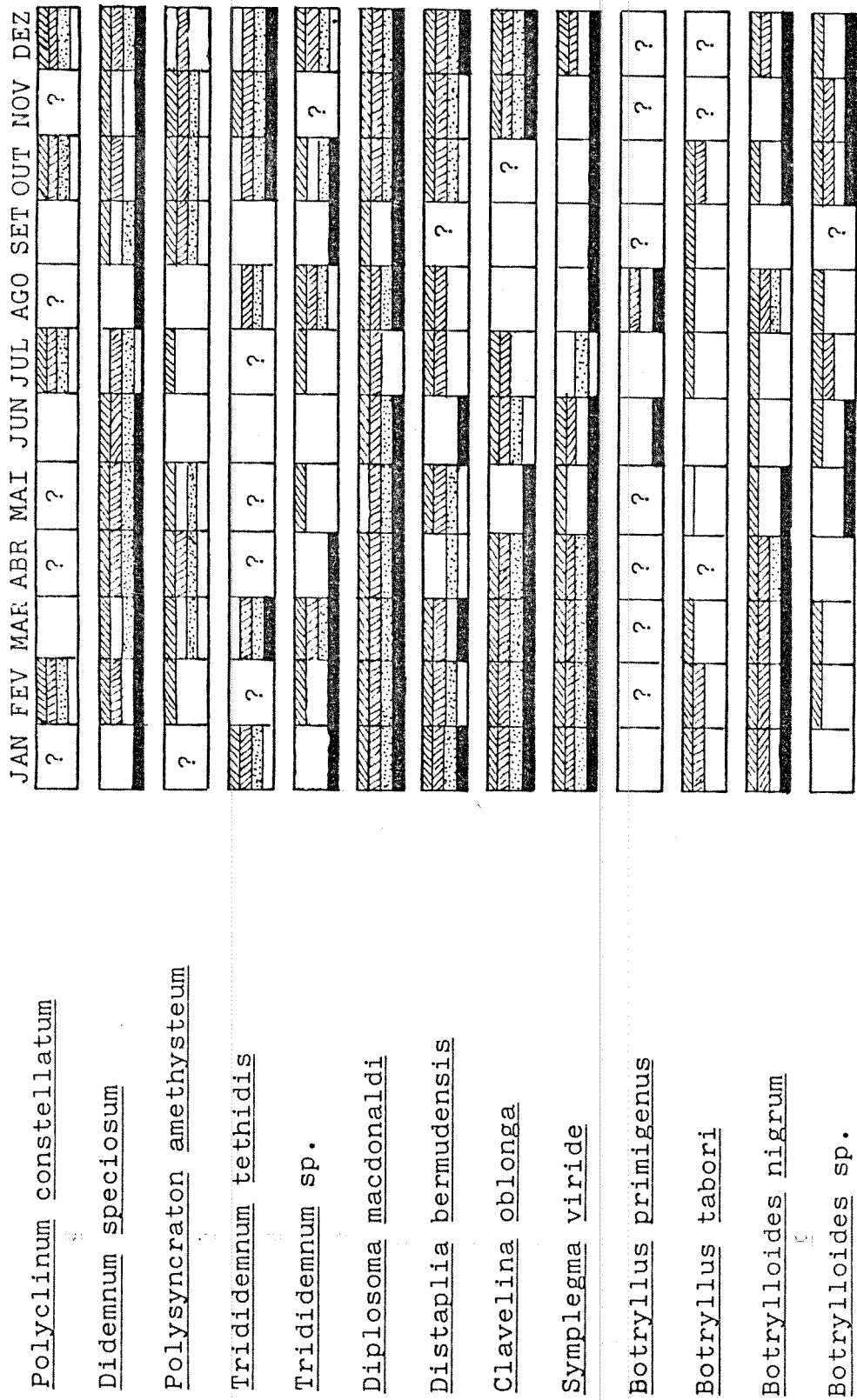


Fig. 9 - Período reprodutivo das espécies de ascídias coloniais encontradas em São Sebastião, em relação ao aparecimento de gônadas (▨) masculina, ▩ feminina), ▧ larvas, ■ recrutamento em placas artificiais; □ indica ausência de informação, □ não foram encontradas gônadas ou larvas, ou não houve recrutamento nas placas.

As variações nas condições ambientais de ano para ano também justificam a utilização de dados obtidos durante vários anos para o estudo do período reprodutivo das espécies.

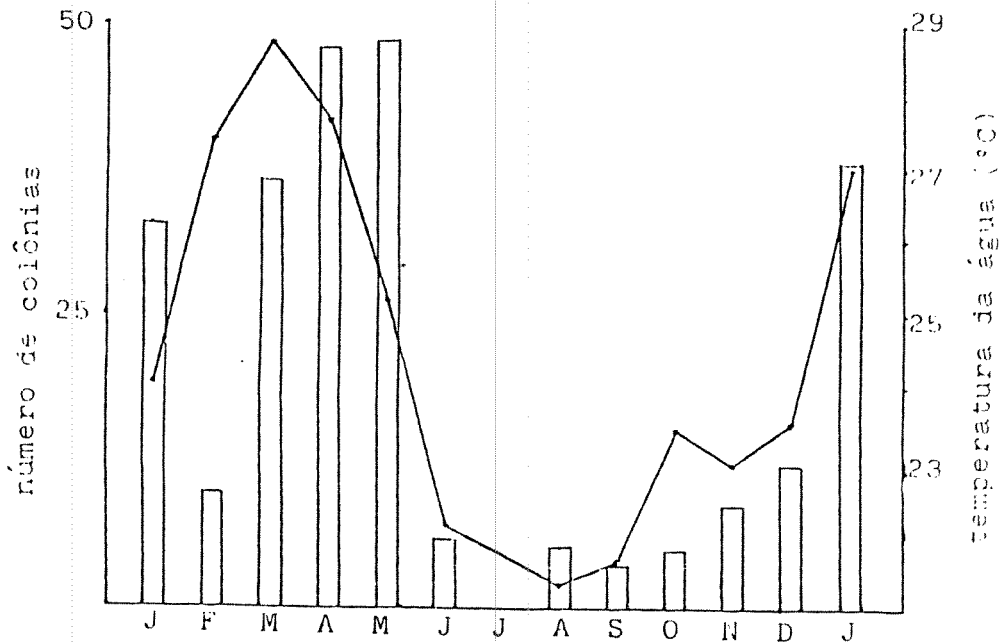


Fig. 10 - Número médio de colônias de ascídias fixadas por placa entre janeiro/85 e janeiro/86 (no mês de julho não houve coleta); — temperatura da água no mesmo período.

Na Figura 10 pode-se observar o número médio de colônias fixadas por placa em cada mês. Segundo os resultados obtidos através do Teste de Friedman (Fig. 11), em agosto, setembro e outubro as placas tiveram um número significativamente menor de colônias fixadas em relação aos meses de verão e início de outono ($\chi^2 = 64,27$, $p < 0,01$). Os meses de fevereiro, novembro e dezembro foram intermediários aos demais em relação ao número de colônias fixadas.

Observando a Figura 10 pode-se notar uma correspondência entre o baixo número de colônias fixadas e os baixos valores de temperatura média mensal da água nos meses de junho a dezembro (valores inferiores a 24 °C). O cálculo do Coeficiente de Correlação por Postos de Spearman revelou a existência de uma correlação positiva significativa da temperatura da água com o número médio de colônias por placa ($r_s = 0,82$ $p < 0,01$).

A salinidade da água manteve-se relativamente estável ao longo de 1985 e não pode ser correlacionada com as flutuações do número de colônias fixadas ($r_s = -0,18$ NS).

Para as cinco espécies anteriormente mencionadas, o teste de Friedman revelou que todas as doze placas monitoradas em 1985 foram homogêneas em relação ao número de colônias fixadas.

Nem todas as espécies contribuíram da mesma maneira para o número total de colônias encontradas nas placas (Fig. 12). Em janeiro, por exemplo, o número médio de colônias encontradas (32,7) foi devido principalmente a D. speciosum. Em fevereiro, todas as espécies ocorreram em pequena quantidade. Em março, tanto D. speciosum como D. macdonaldi ocorreram em maior número. Em abril, houve uma considerável elevação no número de colônias de C. oblonga e, em maio, D. speciosum foi praticamente a única espécie que recrutou em grande quantidade nas placas. Nos outros

meses, o número de colônias permaneceu baixo para todas as espécies.

O teste de Friedman feito para comparar o recrutamento mensal de cada uma das espécies mostrou que, na maioria dos casos, os meses de verão e outono foram semelhantes entre si e significativamente diferentes dos meses de inverno e primavera (Fig. 13). Para D. speciosum e B. nigrum, entretanto, o teste só diferenciou os extremos de recrutamento.

	FEV	MAR	ABR	MAI	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
JAN	**				*	**	*		
FEV		**							
MAR					**	**	**		
ABR					*	**	*		
MAI					*	**	*		
AGO									
SET									
OUT									
NOV									

Fig. 11 - Resultados obtidos na comparação entre os meses de 1985 através do Teste de Friedman em relação ao número total de colônias por placa, onde: □ = diferença não significativa, * = p 0,05 e ** = p 0,01.

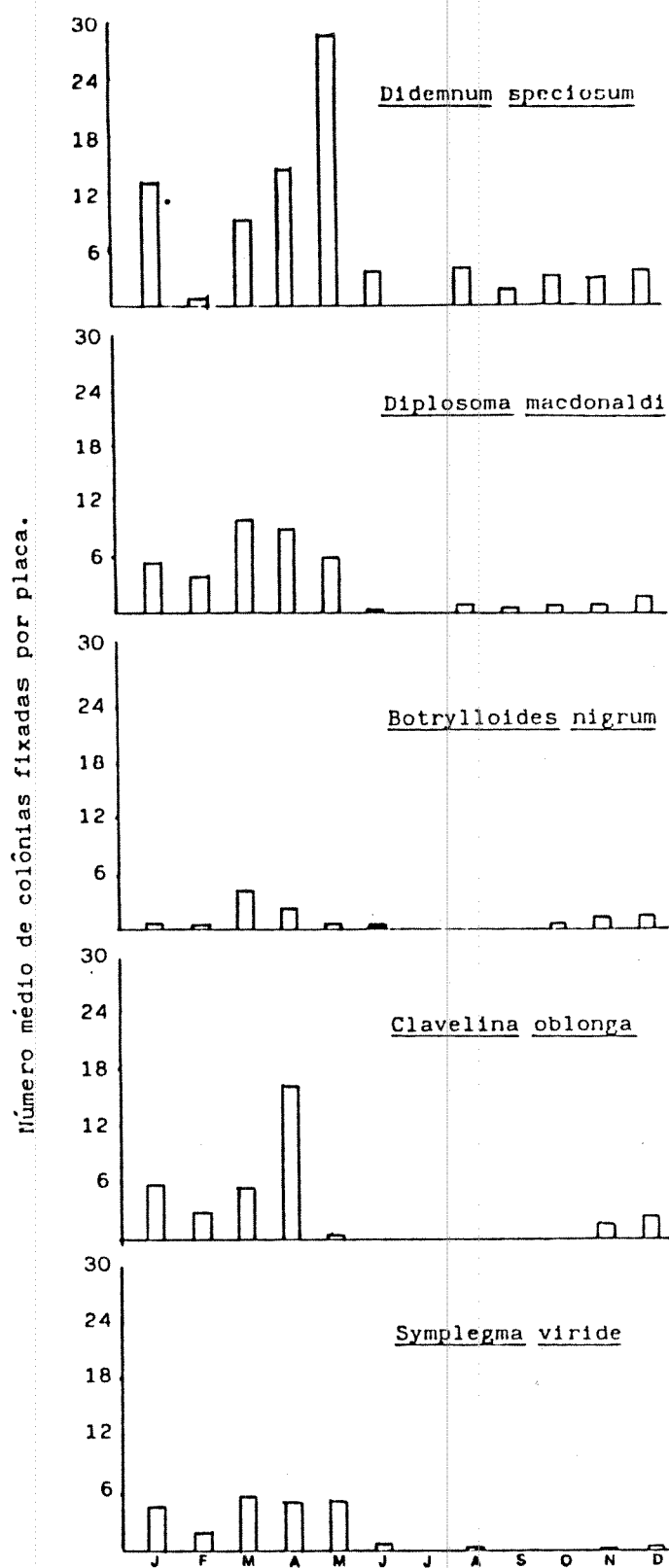


Fig. 12 - Número médio de colônias fixadas por placa mensalmente em São Sebastião durante 1985 (no mês de julho não houve coleta).

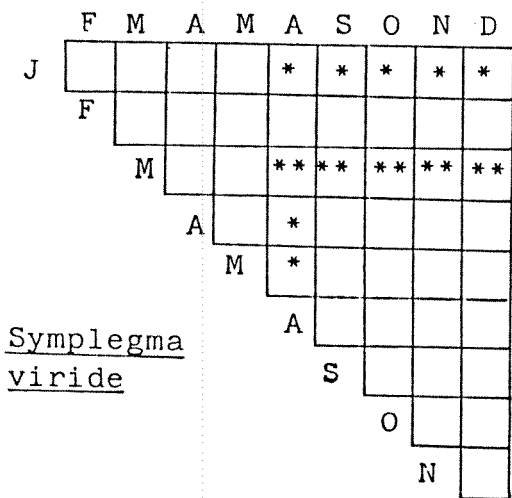
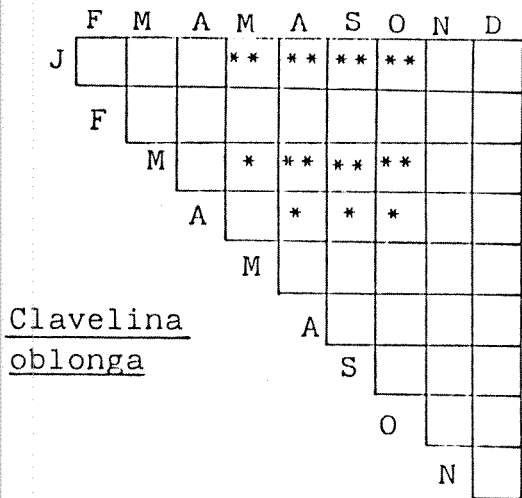
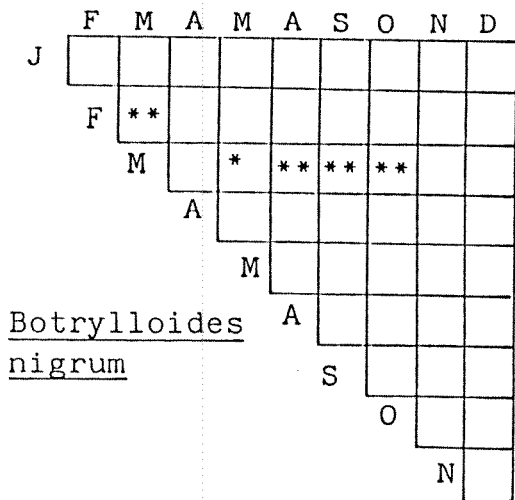
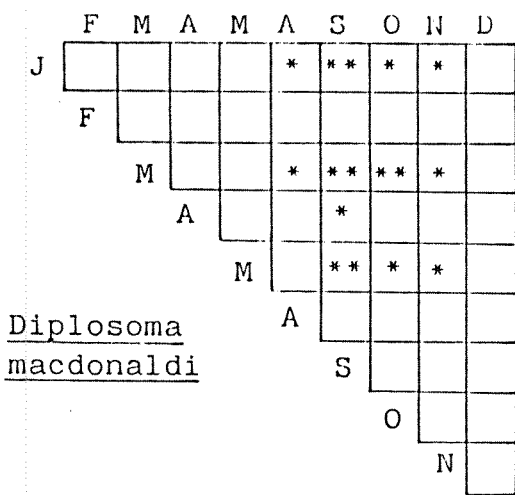
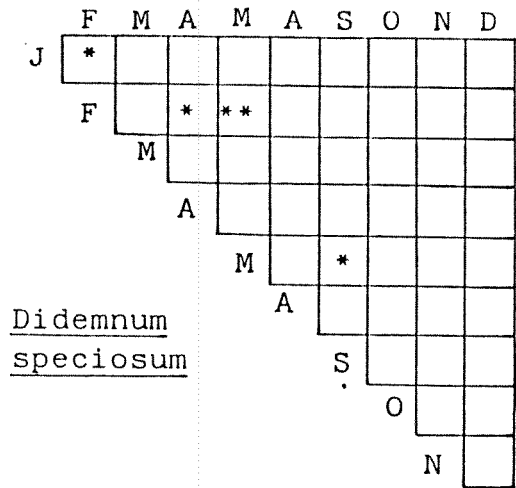


Fig. 13 - Resultados obtidos na comparação do número de colônias encontradas por placa e para cada espécie entre os meses de 1985, através do Teste de Friedman, onde:
□ = diferença não significativa, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$

8. CRESCIMENTO

Na Figura 14 pode-se observar a distribuição em classes de tamanho das colônias de cada espécie em cada mês de análise das placas. Tanto nas placas de verão quanto nas de inverno, a maioria das espécies ocorreram na primeira classe, pelo menos nos primeiros meses de imersão, quando ocorreu o recrutamento inicial e a grande parte das colônias era bastante jovem. O grande número de colônias nas primeiras classes de tamanho indica que deve ter havido um recrutamento contínuo, mesmo quando da comunidade já estabelecida, e que sua intensidade foi maior do que a taxa de crescimento das espécies.

Diplosoma macdonaldi e Symplegma viride foram as espécies que apresentaram maior taxa de crescimento inicial. Estas espécies passaram a ter colônias em várias classes de tamanho logo no primeiro mês na série de verão ou segundo mês na série de inverno. Didemnum speciosum e Clavelina oblonga, no verão, apresentaram uma distribuição uniforme no tamanho de suas colônias a partir de maio e mantiveram este padrão até o fim das observações. No inverno, porém, estas espécies apresentaram crescimento mais lento e uma distribuição relativamente uniforme no tamanho das colônias ocorreu somente nos dois últimos meses de observação, com número total de colônias inferior ao do período correspondente nas placas de verão. Botrylloides nigrum, tanto no inverno como no verão

apresentou a maioria das colônias na primeira classe de tamanho e somente em agosto e outubro (placas de inverno) algumas colônias atingiram tamanhos maiores.

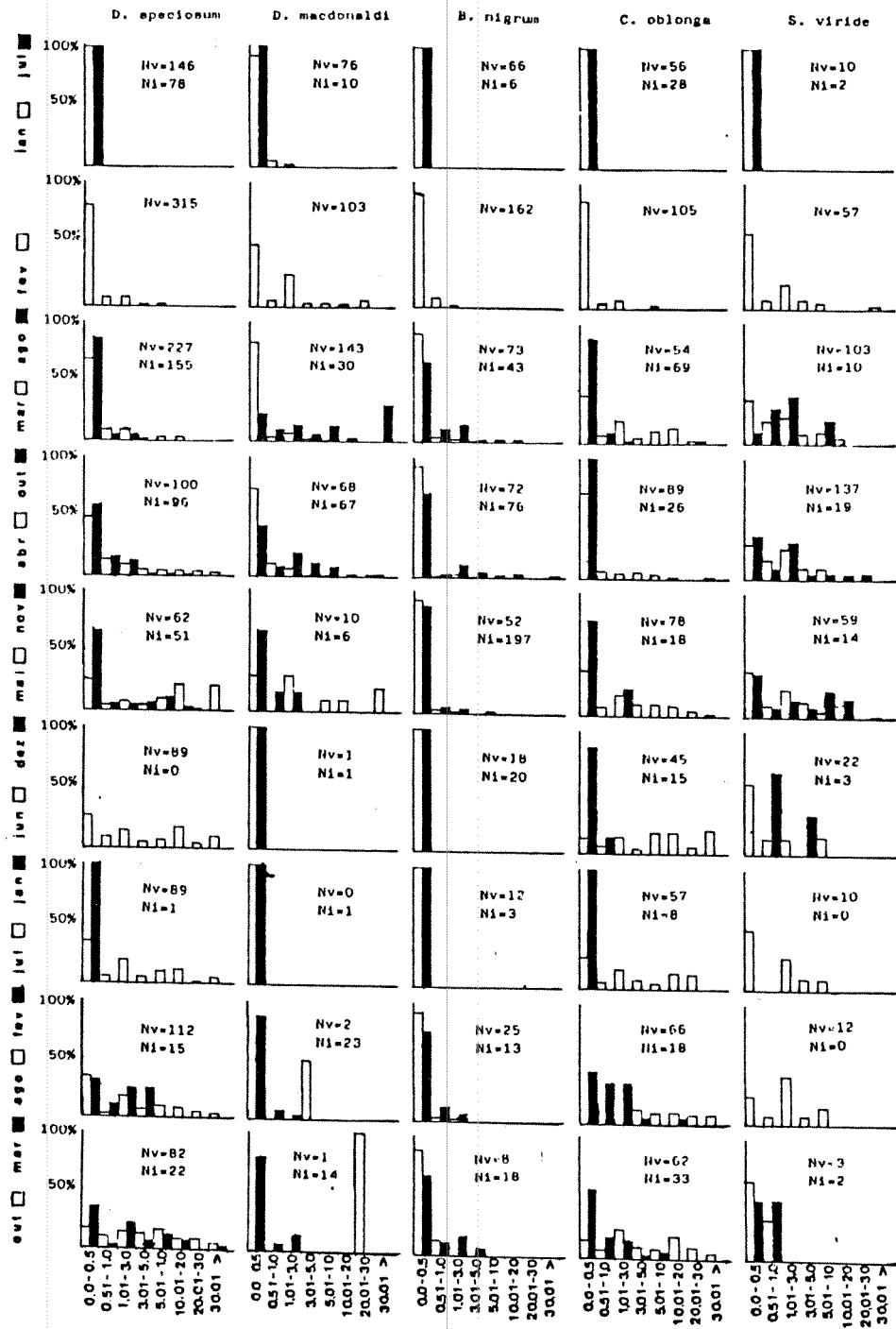


Fig. 14 - Distribuição das colônias de cada espécie em classes de tamanho (cm^2), onde Nv = número total de colônias encontradas nas placas de verão ($\square$) e Ni = número total de colônias encontradas nas placas de inverno ($\blacksquare$).

9. DESENVOLVIMENTO DA COMUNIDADE

Em função da perda de algumas placas durante tempestades, os resultados apresentados a seguir referem-se às observações efetuadas em 7 placas da série de verão e de inverno, sendo que no inverno foram analisadas apenas 5 placas no mês de março. No mês de setembro/86 não houve coleta.

Nas placas de verão, a colonização através de recrutamento ocorreu rapidamente e em grande intensidade fazendo com que placas de um mês apresentassem o maior número médio de colônias (97) observado por placa (Fig. 15A). Com o crescimento das colônias este valor tendeu a decrescer vindo a estabelecer-se entre 20 e 30 colônias por placa a partir de maio/86. Já no inverno, a colonização foi mais lenta, atingindo número médio máximo de 50 colônias por placa somente no segundo mês de imersão (Fig. 15B). Entre novembro e dezembro houve uma redução drástica no número de colônias, seguida de um aumento gradual durante o verão do ano seguinte.

Analisando a contribuição de cada espécie para o número médio de colônias observado por placa (Fig. 16), verifica-se que nos meses de verão D. speciosum, B. nigrum e C. oblonga atingiram um número máximo logo no primeiro mês de imersão (fevereiro), enquanto que D. macdonaldi no segundo mês (março) e S. viride

somente no terceiro (abril). Para todas as espécies houve uma diminuição do número de colônias em maio ou junho e somente D. speciosum e C. oblonga mostraram uma recuperação e uma estabilidade no número de colônias a partir de junho. Para as placas imersas no inverno (Fig. 16), todas as espécies, com exceção de B. nigrum, apresentaram um número máximo de colônias por placa menor que nas placas de verão. Didemnum speciosum e C. oblonga atingiram valor máximo no segundo mês de imersão, enquanto que D. macdonaldi no terceiro e B. nigrum no quinto. No inverno, todas as espécies também mostraram grande diminuição do número de colônias a partir do quinto mês e, com exceção de S. viride, tiveram aumento do mesmo a partir de fevereiro/87.

Nas placas de verão, o recrutamento intenso garantiu uma área de cobertura média de ascídias superior à metade do espaço disponível nas placas, logo no primeiro mês de imersão (Fig. 15C). O crescimento das colônias nos meses seguintes aumentou esta área de cobertura até um valor máximo de mais de 100% em maio. Isto foi possível porque as placas tiveram seu perímetro ampliado pelo recrutamento e crescimento de cracas nas laterais das mesmas e pelo crescimento epibionte de algumas colônias de ascídias. Nas placas de inverno, o pequeno recrutamento associado a uma baixa taxa de crescimento manteve os valores de cobertura de ascídias sempre bem abaixo daqueles observados em períodos correspondentes nas placas de verão (Fig. 15D). A maior cobertura observada em

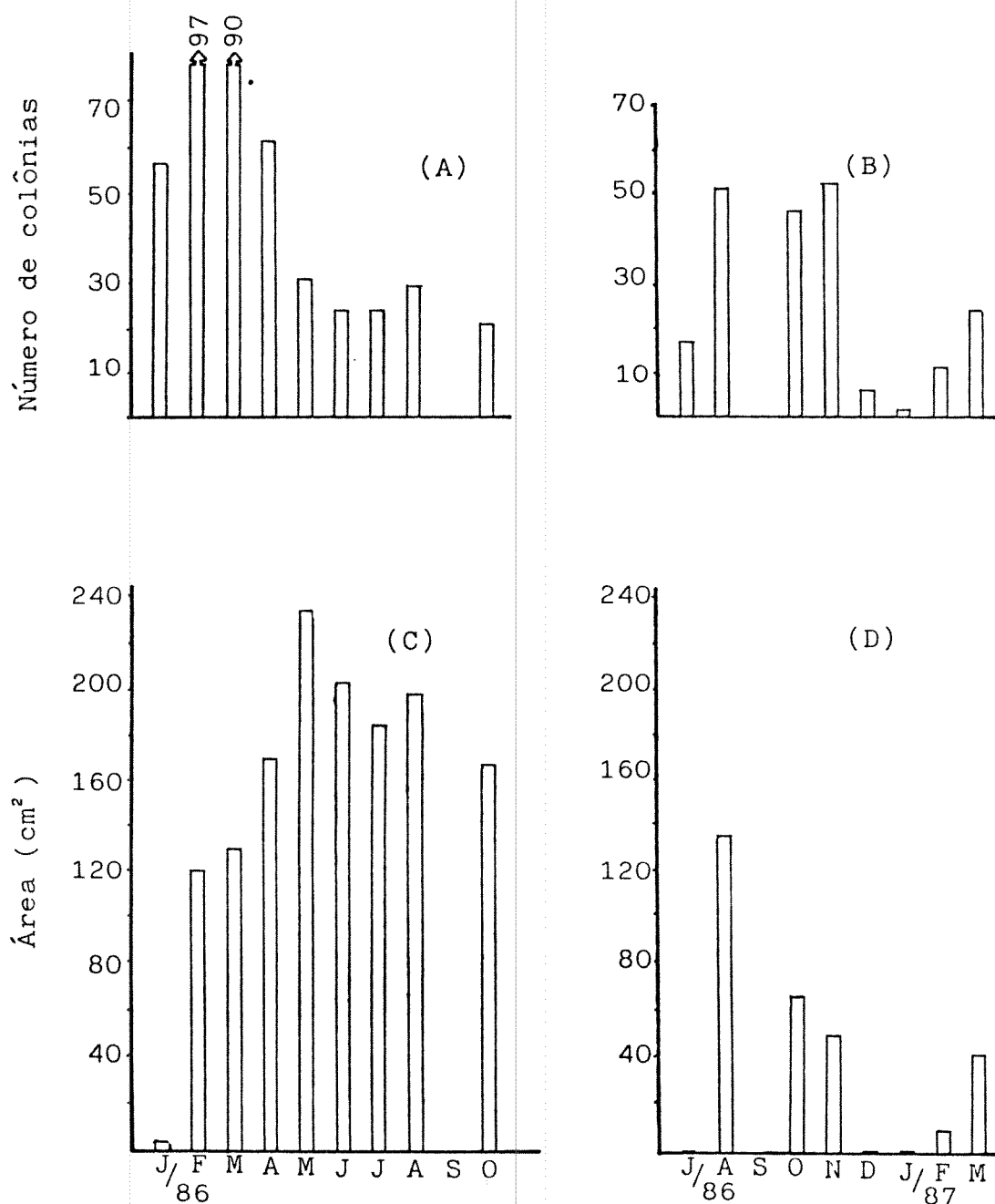


Fig. 15 - (A) número médio de colônias de ascídias encontradas nas placas de verão; (B) número médio de colônias de ascídias encontradas nas placas de inverno; (C) área média de recobrimento de ascídias nas placas de verão; (D) área média de recobrimento de ascídias nas placas de inverno (em setembro não houve coleta).

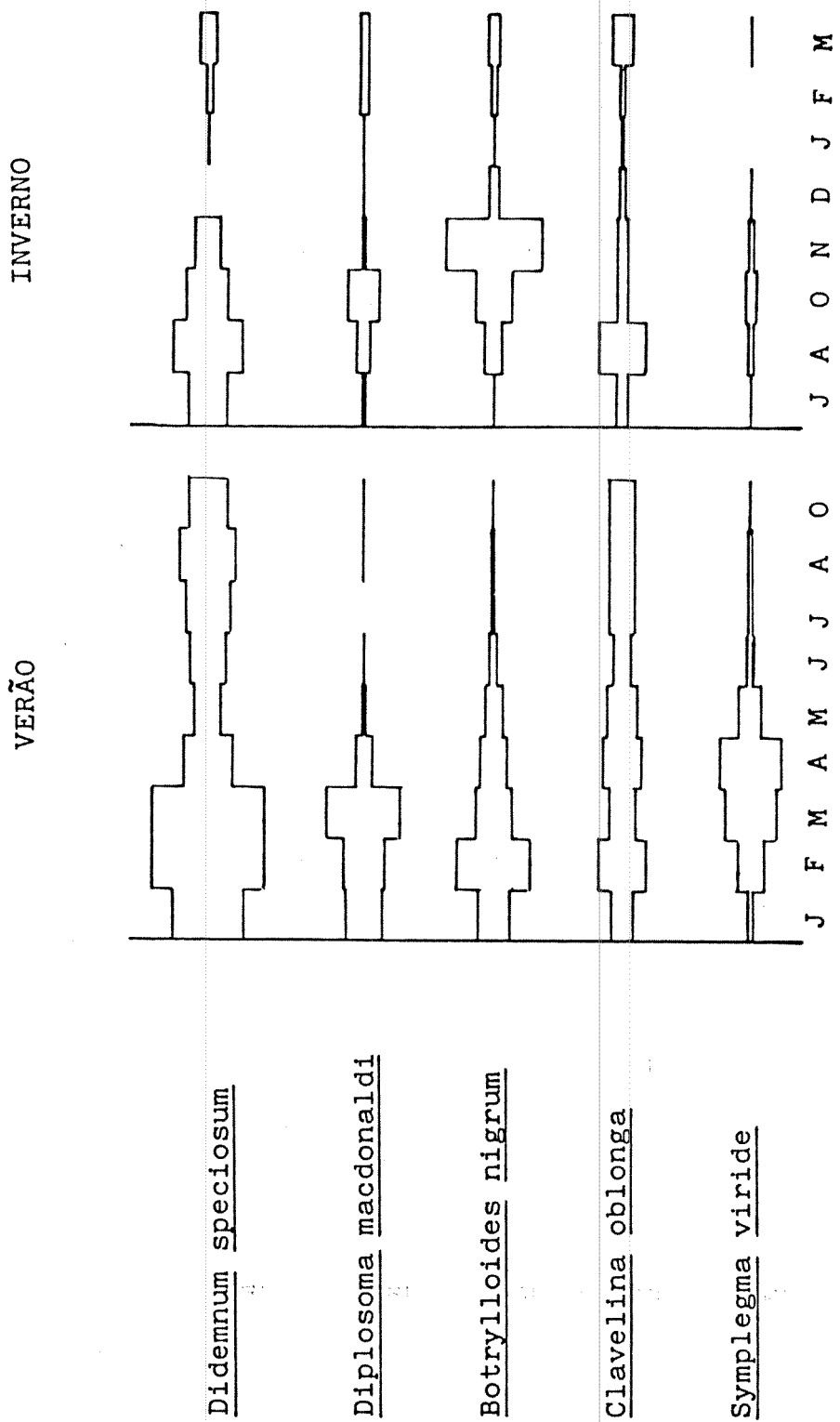


Fig. 16 - Valor médio mensal do número de colônias fixadas por placa em São Sebastião durante 1986. = 30 colônias

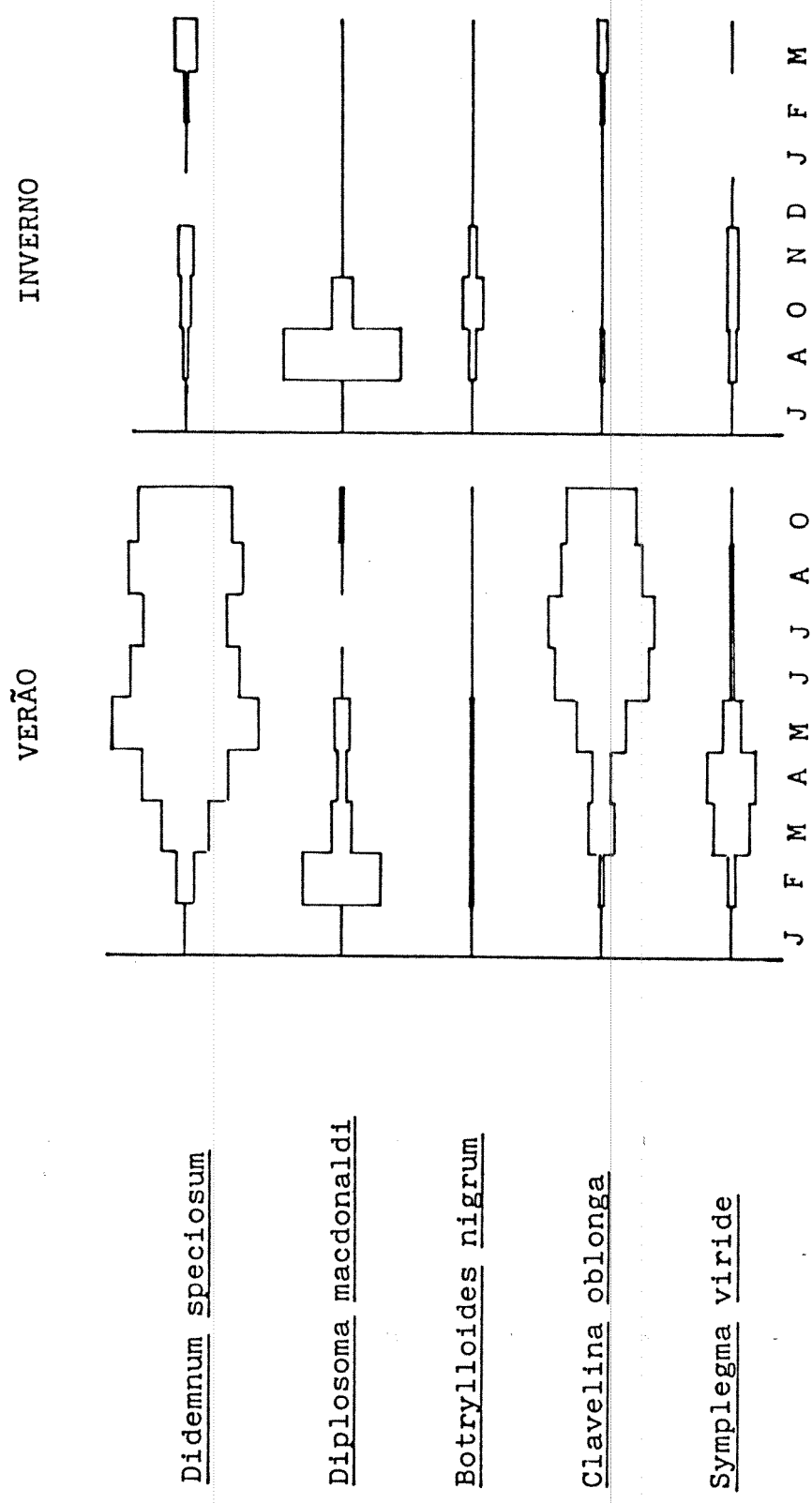


Fig. 17 - Valor médio mensal da área de recobrimento de ascídias coloniais por placa em São Sebastião durante 1986.

agosto ocorreu devido ao grande crescimento das colônias de D. macdonaldi que dominaram as placas neste período.

Como pode ser observado na Fig. 17, isolando a contribuição de cada espécie para a área total de cobertura das placas, verifica-se que D. macdonaldi e S. viride foram responsáveis pela maior parte do recobrimento durante os primeiros meses de verão, sendo gradualmente substituídas por D. speciosum e C. oblonga que predominaram de junho em diante. Botrylloides nigrum manteve-se sempre com baixos valores de cobertura. No segundo mês de imersão das placas de inverno, D. macdonaldi também foi a espécie que mais recobriu as placas, sendo que em outubro e novembro as placas passaram a ser igualmente recobertas pelas outras espécies, com exceção de C. oblonga, que manteve valores baixos de recobrimento durante todo o período de observação.

Quanto ao número total de espécies encontrado em cada uma das observações, tanto as placas de verão quanto as de inverno seguiram um padrão semelhante (Fig. 18A), com um aumento no início do desenvolvimento da comunidade, estabilidade por 2 a 3 meses e uma grande queda seguida de recuperação após sete meses de submersão das placas. Nas placas de verão a diminuição do número de espécies ocorreu em decorrência do recobrimento total das placas, associado a uma dominância cada vez maior de D. speciosum e C. oblonga. Por outro lado, nas placas de inverno, a diminuição do número de espécies ocorreu junto com o recobrimento muito

grande das placas por um briozoário arborescente, Zoobotryum pellucidum durante dezembro/86 e janeiro/87.

As placas de inverno tiveram maior diversidade de ascídias coloniais que as placas de verão para um mesmo número de dias de submersão, com exceção das placas de 2 meses (Fig. 18B). No verão, a diversidade aumentou durante os primeiros 2 meses de submersão, refletindo a rápida colonização das placas por várias espécies. Após este período a diversidade caiu progressivamente, associada à crescente dominância por D. speciosum e C. oblonga, com uma tendência à estabilização entre valores de 0,7 e 0,8 a partir de 6 meses de submersão. Nas placas de inverno, a diversidade diminuiu muito entre o primeiro e o segundo mês de submersão em função da dominância de D. macdonaldi (Fig. 17). Após este período houve uma elevação até o valor máximo de 1,75 em novembro, seguida de uma queda em função tanto da diminuição do número de espécies (Fig. 18A) como da área de recobrimento das placas (Fig. 15) em dezembro.

Considerando como dominantes as espécies que juntas ocupam 75%, ou mais, da área recoberta por ascídias, pode-se observar na Figura 18C que, no segundo mês de submersão, as placas de inverno tiveram maior dominância que as placas de verão, devido ao grande crescimento de D. macdonaldi nas primeiras. A partir do quarto mês, entretanto, as placas de verão passaram a ter uma dominância maior que as de inverno.

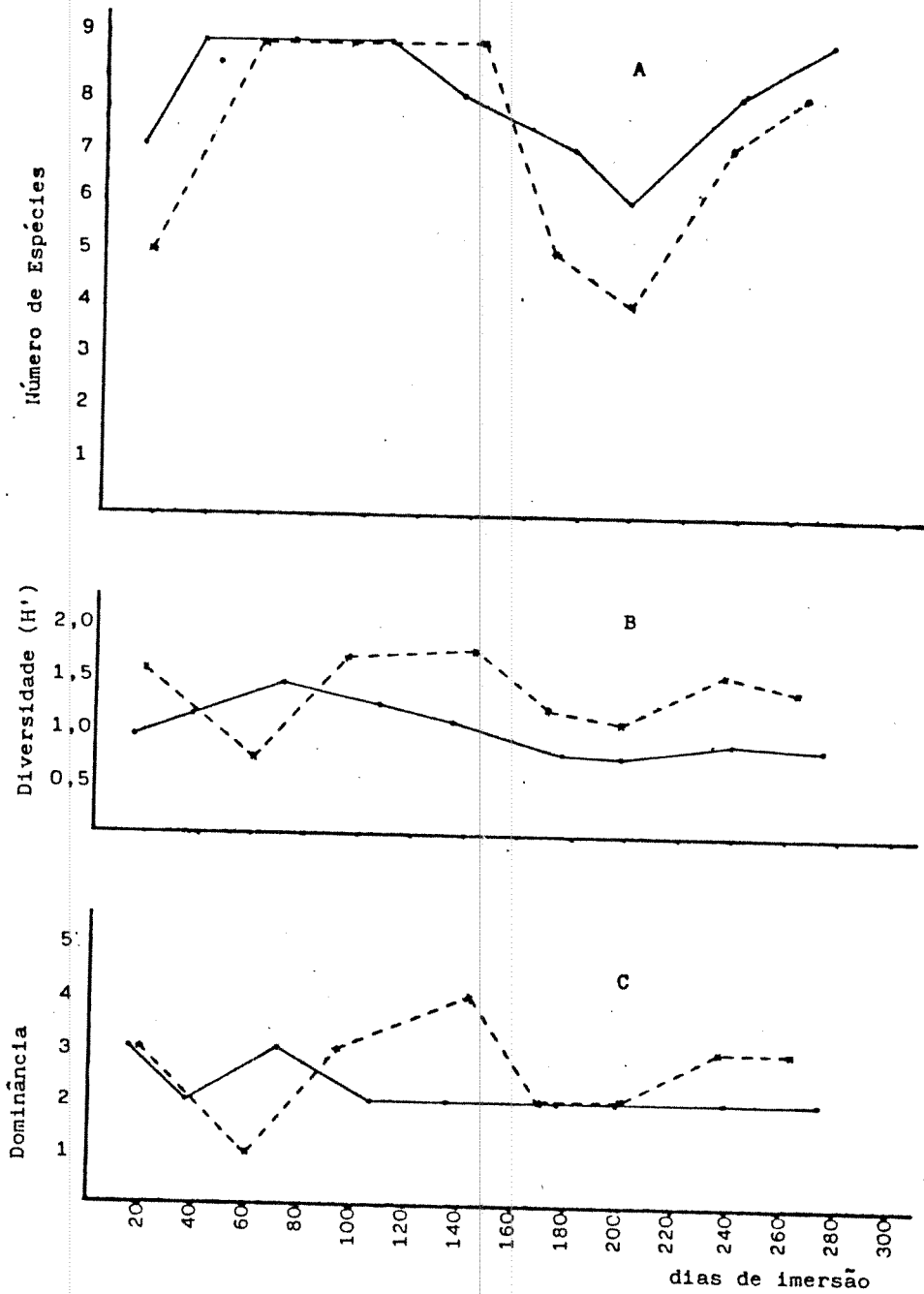


Fig. 18 - A. Número de espécies de ascídias coloniais encontrado em 7 placas para cada observação, B. diversidade (índice de Shannon-Wiener) e C. dominância, expressa em termos do número de espécies necessárias para perfazer 75 % da área de cobertura de todas as espécies. — placas de verão
- - - - placas de inverno.

D. speciosum foi a espécie dominante em número de colônias em todos os meses para as placas de verão, com exceção de abril e maio (Fig. 19). Até abril as outras espécies se substituíram no segundo e terceiro lugares e não houve um padrão constante. A partir de maio, no entanto, D. speciosum apresentou sempre o maior número de colônias, seguida por C. oblonga e ou B. nigrum ou S. viride em terceiro lugar. Considerando a área de cobertura das placas de verão (Fig. 20), em janeiro e fevereiro foi D. macdonaldi quem dominou apesar do grande número de colônias de D. speciosum, que se encontrava em terceiro e segundo lugar respectivamente. A partir de março D. speciosum foi sempre a espécie a recobrir a maior parte das placas (exceção de julho), seguida por S. viride e C. oblonga. Esta última passou a ocupar maior área nas placas a partir de maio e tornou-se dominante, juntamente com D. speciosum, nos meses seguintes até o fim das observações (Fig. 23, 24 e 25).

Nas placas de inverno, os resultados obtidos do estudo da importância relativa entre as espécies em relação ao número de colônias e à área de recobrimento das placas (Figs. 21 e 22) não mostraram um padrão estável de dominância de qualquer das espécies como o descrito anteriormente para as placas de verão. Quanto ao número de colônias (Fig. 21), D. speciosum foi dominante nos três primeiros meses, B. nigrum dominou em novembro e dezembro, C. oblonga em janeiro e março e D. macdonaldi em fevereiro. Pode-se observar também que outras espécies passaram a

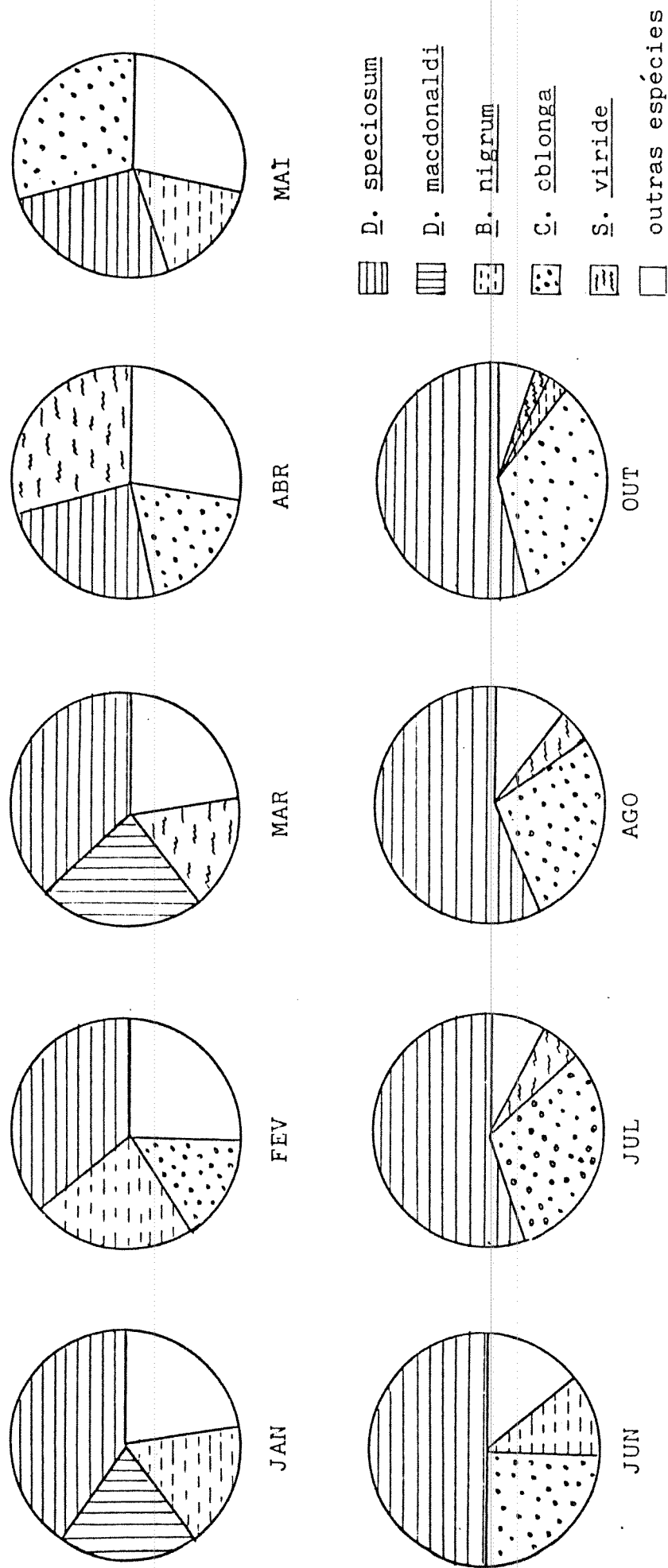


Fig. 19 - Abundância relativa das espécies mensalmente encontradas nas placas de verão em São Sebastião. Estão representadas, em cada círculo, somente as 3 espécies mais numerosas dentre as relacionadas, ou 4 no caso de igual porcentagem de abundância.

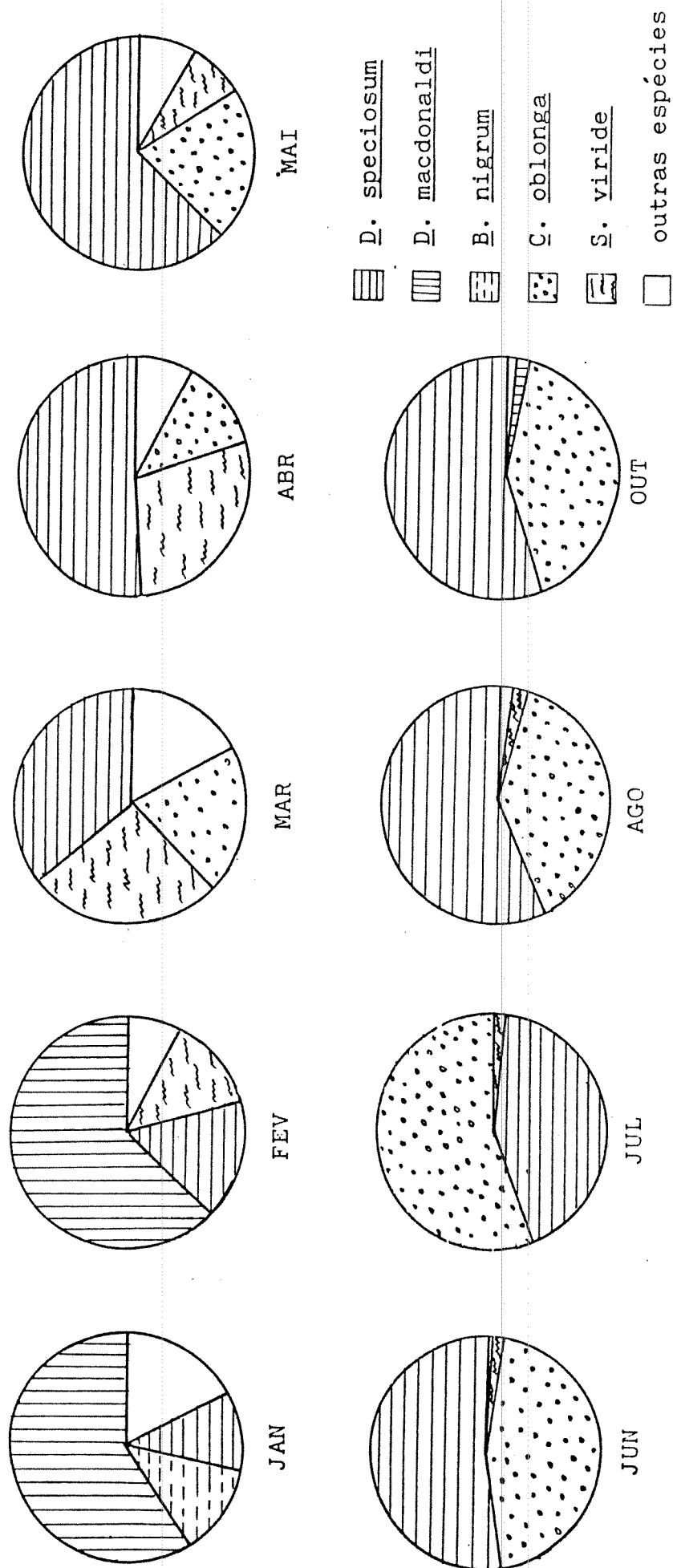


Fig. 20 - Porcentagem de cobertura das espécies em relação à área total de recobrimento mensal das placas de verão em São Sebastião. Estão representadas, em cada círculo, somente as 3 espécies com maiores áreas, dentre as relacionadas.

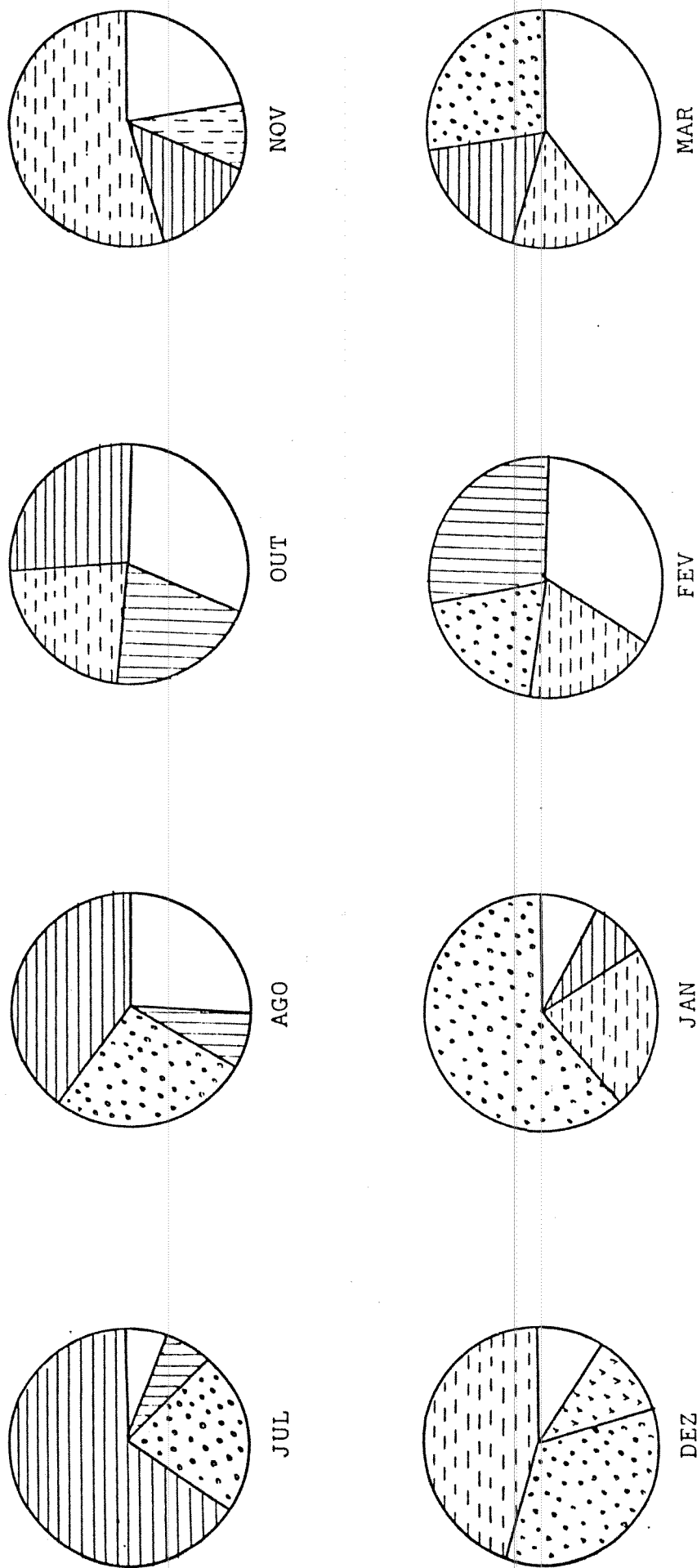


Fig. 21 - Abundância relativa das espécies mensalmente encontradas nas placas de inverno em São Sebastião. Estão representadas, em cada círculo, somente as 3 espécies mais numerosas dentre as relacionadas. *Didemnum speciosum*, *Diplosoma macdonaldi*, *Botrylloides nigrum*, *Clavelina oblonga*, *Didemnum* sp., *Botrylloides* sp. outras espécies.

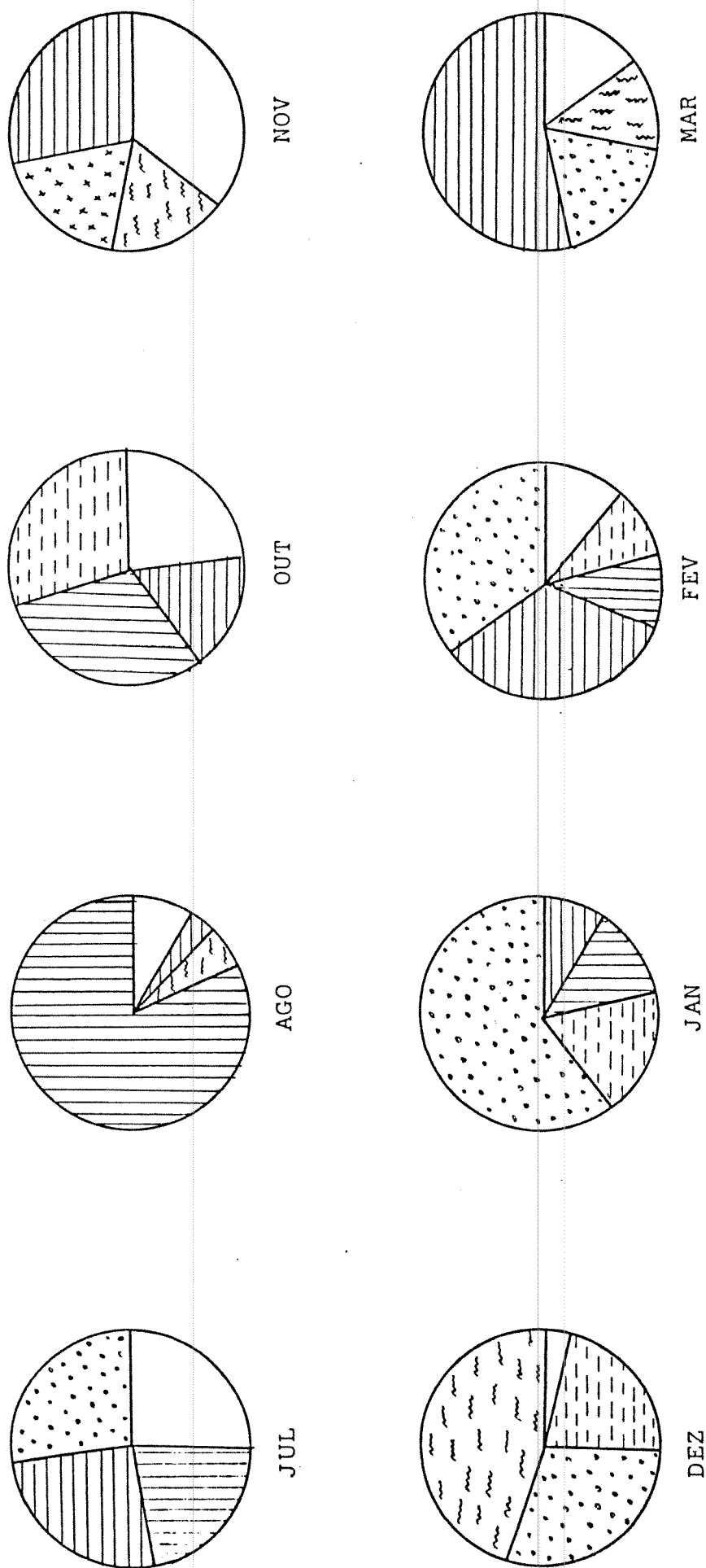


Fig. 22 - Porcentagem de cobertura das espécies em relação à área total de recobrimento mensal das placas de inverno em São Sebastião. Estão representadas, em cada círculo, somente as 3 espécies com maiores áreas ou 4, no caso de duas espécies com de igual percentagem de cobertura. Trididemnum sp. Ver Fig. 21 para legenda das outras espécies.

dividir a importância em número de colônias, como Didemnum sp. em novembro e Botrylloides sp. em dezembro. Em relação à área de recobrimento das placas (Fig. 22), a cada mês foi uma espécie diferente que dominou e também outras espécies como Distaplia bermudensis e Trididemnum sp. apareceram entre as três dominantes em novembro e março respectivamente.

O recrutamento de novas colônias ocorreu durante todos os meses em que a comunidade de ascídias das placas experimentais foi acompanhada, indicando que todas as espécies possuem capacidade de invadir uma comunidade pré-existente (Tab. IV e V). Esta capacidade foi geralmente menor durante os meses em que o recobrimento das placas por ascídias coloniais atingiu valores máximos. A taxa de sobrevivência destas novas colônias foi baixa, isto é, poucas das novas colônias recrutadas passaram a fazer parte da comunidade e puderam ser observadas nos meses seguintes.

Como já foi citado anteriormente, nas placas de verão há um rápido recobrimento por ascídias coloniais devido tanto ao grande número de colônias que recrutam nos 2 primeiros meses de imersão, como à alta taxa de crescimento destas novas colônias. As espécies que apresentaram maior taxa de sobrevivência neste período foram D. macdonaldi, no primeiro mês, e S. viride no segundo. Clavelina oblonga apresentou padrão oposto, com altas taxas de sobrevivência nos meses subsequentes à colonização inicial das placas. Didemnum

		JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	OUT
esp.	Área tot.	22,72	836,4	907,5	1187,3	1592,9	1423,8	1292,9	1389,2	1169,1
Dsp	Númer Col	144	227	159	72	47	81	78	89	73
	Recrut.	100,0	69,2	24,5	26,4	12,8	19,8	19,2	36,0	13,7
	Sobrev.	68,0	63,4	56,0	77,8	85,1	66,7	87,2	61,8	-
	Área	2,4	133,9	327,9	580,2	999,3	743,3	555,3	785,0	643,6
Dmc	Númer Col	69	76	134	33	4	1	0	2	1
	Recrut.	100,0	75,0	21,6	45,5	50,0	100,0	-	100,0	0,0
	Sobrev.	81,1	43,4	17,9	9,1	0,0	0,0	-	50,0	-
	Área	13,0	528,8	131,7	61,2	107,2	,2	0,0	4,5	22,8
Bn	Númer Col	62	108	37	26	22	12	8	14	4
	Recrut.	100,0	75,9	43,2	38,5	45,5	75,0	62,5	85,7	0,0
	Sobrev.	45,1	19,4	43,2	42,3	13,6	33,3	37,5	28,6	-
	Área	2,7	25,8	14,4	12,2	15,3	1,7	1,0	4,1	,9
Co	Númer Col	50	96	54	65	63	37	47	62	45
	Recrut.	100,0	79,2	16,7	55,4	42,9	5,4	14,9	12,9	4,4
	Sobrev.	44,0	50,0	55,6	72,3	79,4	89,2	78,7	79,0	-
	Área	1,3	33,2	183,5	137,6	338,9	643,8	719,8	544,0	486,2
Sv	Númer Col	9	51	104	117	46	16	7	10	3
	Recrut.	100,0	90,2	63,5	47,0	28,3	37,5	57,1	,8	66,7
	Sobrev.	55,5	70,6	57,7	29,1	17,4	25,0	28,6	10,0	-
	Área	1,4	111,0	241,8	335,6	126,2	22,4	16,1	27,2	1,4

Tab. IV - Dinâmica das colônias de ascídias nas placas de verão em cada uma das observações. Área total (cm²) = somatória da área de todas as espécies em 7 placas; Númer Col. = número total de colônias desta espécie em 7 placas; Recrut. = porcentagem do número de colônias que recrutou no último mês de submersão; Sobrev. = porcentagem do número de colônias deste mês que também foram observadas no mês seguinte e Área (cm²) = somatória da área desta espécie em 7 placas. Dsp = Didemnum speciosum, Dmc = Diplosoma macdonaldi, Bn = Botrylloides nigrum, Co = Clavelina oblonga, Sv = Symplegma viride.

		JUL	AGO	OUT	NOV	DEZ	JAN	FEV	MAR
esp.	área tot.	6,6	959,8	471,8	355,2	10,2	2,6	67,1	213,2
Dsp	Númer Col	78	140	77	44	0	1	14	19
	Recrut.	100,0	87,1	29,9	29,5	-	100,0	100,0	36,8
	Sobrev.	23,1	41,4	49,3	0,0	-	0,0	50,0	-
	Área	1,6	38,6	79,9	97,2	0,0	,2	22,7	114,2
Dmc	Númer Col	8	27	65	6	1	1	23	12
	Recrut.	100,0	88,9	23,1	16,7	100,0	100,0	100,0	66,7
	Sobrev.	100,0	66,7	4,6	0,0	0,0	0,0	17,4	-
	Área	1,3	795,5	135,4	2,6	,7	,4	7,0	6,7
Bn	Númer Col	5	33	65	70	17	2	10	12
	Recrut.	100,0	87,9	47,7	38,6	23,5	100,0	100,0	75,0
	Sobrev.	80,0	78,8	61,5	15,7	0,0	0,0	50,0	-
	Área	,6	45,4	136,8	58,1	2,2	,5	6,8	12,4
Co	Númer Col	26	94	24	17	18	8	18	32
	Recrut.	100,0	86,2	54,2	58,8	66,7	87,5	77,8	81,2
	Sobrev.	57,7	16,0	29,2	35,3	22,2	75,0	33,3	-
	Área	1,5	14,4	1,9	10,4	3,0	1,6	23,7	40,4
Sv	Númer Col	2	10	18	14	3	0	0	2
	Recrut.	100,0	100,0	55,6	71,4	66,7	-	-	100,0
	Sobrev.	0,0	60,0	22,2	7,1	0,0	-	-	-
	Área	,8	58,2	70,8	59,1	4,4	0,0	0,0	2,0

Tab. V - Dinâmica das colônias de ascídias nas placas de inverno em cada uma das observações. Área total (cm²) = somatória da área de todas as espécies em 7 placas; Númer Col. = número total de colônias desta espécie em 7 placas; Recrut. = porcentagem do número de colônias que recrutou no último mês de submersão; Sobrev. = porcentagem do número de colônias deste mês que também foram observadas no mês seguinte e Área (cm²) = somatória da área da espécie em 7 placas (Obs. para o mês de março os dados se referem a 5 placas). Ver Tab. IV para legenda das espécies.

speciosum apresentou valores de sobrevivência sempre altos e B. nigrum, sempre baixos (Tab. IV).

Nas placas de inverno a velocidade de recobrimento por ascídias coloniais foi mais baixa, porque o número de colônias recrutadas foi menor e o crescimento das colônias foi mais lento. A capacidade de invadir a comunidade através de recrutamento foi especialmente importante nestas placas uma vez que todas as espécies, com exceção de C. oblonga, tiveram taxa de sobrevivência nula em um ou mais meses e reapareceram na comunidade através das novas colônias recrutadas (Tab. V). Diplosoma macdonaldi, B. nigrum e C. oblonga apresentaram maior taxa de sobrevivência no primeiro mês de colonização das placas (notar a última espécie com padrão oposto ao apresentado nas placas de verão); S. viride no segundo mês e D. speciosum em outubro. Comparando a sobrevivência das espécies nas placas de inverno e nas de verão, pode-se observar que ela foi maior no inverno para D. macdonaldi e B. nigrum e maior o verão para as demais espécies.

Considerando que as diferenças observadas no recrutamento, na taxa de crescimento e na sobrevivência das espécies entre as duas séries de placas (verão e inverno) em uma mesma data de observação são em grande parte consequência da existência de uma comunidade já estabelecida nas placas de verão, pode-se observar nas Tabelas IV e V que, em agosto e outubro/86, todas as espécies tiveram maior recrutamento e crescimento nas placas de inverno, ou seja, a

comunidade pré-existente nas placas de verão inibiu o potencial recrutamento e crescimento das espécies, verificado através das placas de inverno que se encontravam praticamente vazias. Entretanto, para D. speciosum e C. oblonga esta comunidade pré-existente favoreceu sua sobrevivência, indicando que estas espécies podem colonizar espaços abertos, mas têm sobrevivência baixa nestas condições.

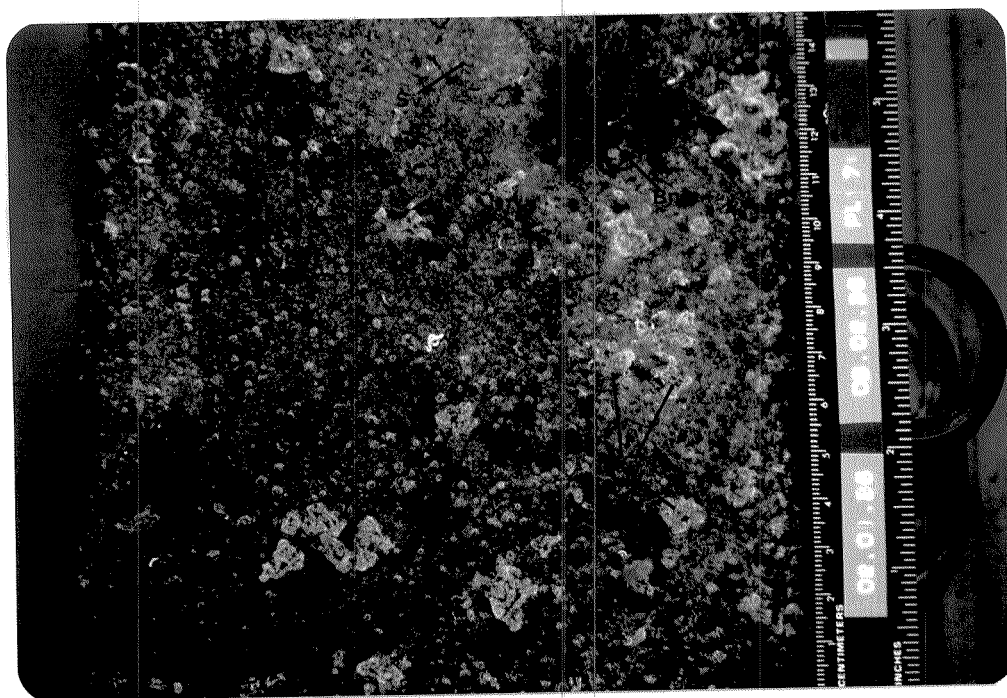


Fig. 23 - Placa de verão com 37 dias. É possível observar ainda grande quantidade de espaço disponível e um recobrimento por colônias pequenas de ascídias. Ver Tab. IV para legenda das espécies.

10. INTERAÇÕES

O rápido crescimento das colônias de ascídias, especialmente no verão, permitiu a observação de grande número de contatos entre as margens das colônias e a evolução das interações subsequentes. A porcentagem de contatos entre um determinado par de espécies em relação ao número total de contatos de uma delas fornece uma estimativa dos potenciais competidores desta espécie. Nas Figuras 26 a 31 pode-se observar 6 matrizes de contato onde estão indicados a quantidade de interações entre cada par de espécies independente do resultado das mesmas. Verifica-se que os principais competidores em potencial para cada espécie mudaram com o desenvolvimento da comunidade, tanto nas placas de verão quanto nas de inverno, e que o número total de interações de cada espécie é diretamente proporcional à área ocupada pela mesma (Coeficiente de Correlação de Kendall positivo).

	Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	N	área
Dsp	6,9	32,3	12,3	14,9	29,0	1,6	1,6	1,2	0,2	576	464,24
Dmc	38,3	0,6	13,4	15,7	29,3	0,4	0,8	1,2	0,2	485	673,54
Bn	38,0	34,8	0,5	9,6	15,0	0,5	1,1	0,5	0,0	187	42,98
Co	36,9	32,6	7,7	0,4	19,7	2,6	0,0	0,0	0,0	233	218,12
Sv	42,7	36,3	7,2	11,8	0,8	0,5	0,0	0,3	0,5	391	354,27

Coef. Correlação de Kendall = 0,8, $p < 0,05$

	1ª comp	2ª comp
Dsp	Dmc	Sv
Dmc	Dsp	Sv
Bn	Dsp	Dmc
Co	Dsp	Dmc
Sv	Dsp	Dmc

Fig. 26 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para os meses de janeiro a março (placas de verão), onde as entradas representam a porcentagem de interações entre as espécies da 1ª fileira e as espécies da 1ª coluna em relação ao número total de interações (N) das espécies da 1ª coluna. A área (cm²) representa o recobrimento acumulado em 7 placas nas 3 observações do período indicado. Está indicado o Coeficiente de Correlação de Kendall e no quadro abaixo a duas espécies principais potenciais competidoras das espécies da 1ª coluna. Dsp = Didemnum speciosum, Dmc = Diplosoma macdonaldi, Bn = Botrylloides nigrum, Co = Clavelina oblonga, Sv = Symplegma viride, Tsp = Trididemnum sp., Dsp1 = Didemnum sp., Bsp = Botrylloides sp., Db = Distaplia bermudensis.

	Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	N	área
Dsp	11,7	2,3	7,2	39,7	35,4	1,8	1,1	0,5	0,2	554	2322,74
Dmc	18,8	0,0	2,9	26,1	50,7	1,4	0,0	0,0	0,0	69	168,65
Bn	43,5	2,2	0,0	20,7	32,6	1,1	0,0	0,0	0,0	92	29,19
Co	61,4	5,0	5,3	1,4	26,5	0,0	0,0	0,3	0,0	358	1120,35
Sv	50,1	9,0	7,7	24,3	4,6	2,3	0,3	1,5	0,3	391	484,26

Coef. de Correlação de Kendall = 0,6 N.S.

	1º comp	2º comp
Dsp	Co	Sv
Dmc	Sv	Co
Bn	Dsp	Sv
Co	Dsp	Sv
Sv	Dsp	Co

Fig. 27 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para os meses de abril a junho (placas de verão), onde as entradas representam a porcentagem de interações entre as espécies da 1ª fileira e as espécies da 1ª coluna em relação ao número total de interações (N) das espécies da 1ª coluna. A área (cm²) representa o recobrimento acumulado em 7 placas nas 3 observações do período indicado. É indicado o Coeficiente de Correlação de Kendall e no quadro abaixo a duas espécies principais potenciais competidoras das espécies da 1ª coluna. Ver Fig. 26 para legenda das espécies.

	Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	N	área
Dsp	21,5	1,4	3,4	69,4	3,1	0,0	0,6	0,6	0,0	353	1983,94
Dmc	53,6	0,0	0,0	44,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9	27,35
Bn	60,0	0,0	0,0	30,0	5,0	0,0	0,0	5,0	0,0	20	6,02
Co	87,2	1,4	2,1	0,0	5,0	0,4	0,4	3,6	0,0	281	1750,01
SV	68,3	0,0	3,8	53,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26	44,73

Coef. de Correlação de Kendall = 0,8 , $p < 0,05$

	1ª comp	2ª comp
Dsp	Co	Dsp
Dmc	Dsp	Co
Bn	Dsp	Co
Co	Dsp	Sv
Sv	Dsp	Co

Fig. 28 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para os meses de julho a outubro (placas de verão), onde as entradas representam a porcentagem de interações entre as espécies da 1ª fileira e as espécies da 1ª coluna em relação ao número total de interações (N) das espécies da 1ª coluna. A área (cm²) representa o recobrimento acumulado em 7 placas nas 3 observações do período indicado. É indicado o Coeficiente de Correlação de Kendall e no quadro abaixo a duas espécies principais potenciais competidoras das espécies da 1ª coluna. Ver Fig. 26 para legenda das espécies.

	Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	N	área
Dsp	0,7	63,0	9,4	12,3	7,2	0,7	1,4	0,7	4,3	138	40,04
Dmc	42,4	1,5	12,7	24,9	4,9	2,4	3,4	0,5	7,8	205	796,74
Bn	25,0	50,0	0,0	19,2	0,0	0,0	1,9	1,9	1,9	52	45,99
Co	20,5	61,4	12,0	0,0	0,0	0,0	3,6	0,0	2,4	83	15,96
Sv	50,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20	59,01

Coef. de Correlação de Kendall = 0,0 N.S.

	1º comp	2º comp
Dsp	Dmc	Co
Dmc	Dsp	Co
Bn	Dmc	Dsp
Co	Dmc	Dsp
Sv	Dsp = Dmc	

Fig. 29 - matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para os meses de junho a agosto (placas de inverno), onde as entradas representam a porcentagem de interações entre as espécies da 1ª fileira e as espécies da 1ª coluna em relação ao número total de interações (N) das espécies da 1ª coluna. A área (cm²) representa o recobrimento acumulado em 7 placas nas 2 observações do período indicado. É indicado o Coeficiente de Correlação de Kendall e no quadro abaixo a duas espécies principais potenciais competidoras das espécies da 1ª coluna. Ver Fig. 26 para legenda das espécies.

	Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	N	área
Dsp	3,0	25,2	35,9	3,8	9,9	4,6	6,1	0,8	10,7	131	177,10
Dmc	30,8	0,9	29,0	2,8	11,2	4,7	8,4	0,0	12,1	107	138,11
Bn	30,1	19,9	1,9	11,5	5,7	8,3	5,7	4,5	12,2	156	197,12
Co	12,2	7,3	43,9	0,0	4,9	2,4	14,6	2,4	12,2	41	15,26
Sv	25,5	23,5	17,6	3,9	3,9	2,0	5,9	0,0	17,6	51	134,33

Coef. de Correlação de Kendall = 1,0 , $p < 0,01$

	1º comp	2º comp
Dsp	Bn	Dmc
Dmc	Dsp	Bn
Bn	Dsp	Dmc
Co	Bn	Dsp1
Sv	Dsp = Dmc	

Fig. 30 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para os meses de outubro a dezembro (placas de inverno), onde as entradas representam a porcentagem de interações entre as espécies da 1ª fileira e as espécies da 1ª coluna em relação ao número total de interações (N) das espécies da 1ª coluna. A área (cm²) representa o recobrimento acumulado em 7 placas nas 3 observações do período indicado. É indicado o Coeficiente de Correlação de Kendall e no quadro abaixo a duas espécies principais potenciais competidoras das espécies da 1ª coluna. Ver Fig. 26 para legenda das espécies.

	Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	N	área
Dsp	8,3	12,5	4,2	41,7	12,5	4,2	16,7	0,0	0,0	24	137,09
Dmc	75,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	25,0	0,0	4	14,00
Bn	14,3	0,0	0,0	28,6	0,0	57,1	0,0	0,0	0,0	7	19,68
Co	58,8	0,0	11,8	0,0	0,0	29,4	0,0	0,0	0,0	17	65,62
Sv	100	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3	2,01

Coef. de Correlação de Kendall = 1,0, $p < 0,01$

	1º comp	2º comp
Dsp	Co	Dsp1
Dmc	Dsp	Bsp
Bn	Tsp	Co
Co	Dsp	Dsp1
Sv	Dsp	

Fig. 31 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para os meses de janeiro e março (placas de inverno), onde as entradas representam a porcentagem de interações entre as espécies da 1ª fileira e as espécies da 1ª coluna em relação ao número total de interações (N) das espécies da 1ª coluna. A área (cm²) representa o recobrimento acumulado em 7 placas nas 3 observações do período indicado. É indicado o Coeficiente de Correlação de Kendall e no quadro abaixo a duas espécies principais potenciais competidoras das espécies da 1ª coluna. Ver Fig. 26 para legenda das espécies

Os resultados das interações entre as espécies de ascídias coloniais pode ser observado nas Figuras 32 para as placas de verão e 33 para as placas de inverno. Pode-se notar que o tipo de interação mais comum foi a parada de crescimento na região de contato entre duas espécies ou o envolvimento de uma colônia por outra sem recobrimento (estas duas situações foram agrupadas em um único valor encontrado no canto inferior direito de cada uma das células da matriz de contato). O recobrimento de uma determinada colônia foi observado em poucas ocasiões, geralmente envolvendo apenas a região mais periférica da mesma (valor na matriz acompanhado de R). A morte da parte recoberta não pode ser verificada, em função do carácter não destrutivo da amostragem que se queria realizar. Um outro tipo de interação bastante observado foi o sombreamento das colônias incrustantes causado por C. oblonga (valor na matriz acompanhado de S). As espécies de ascídias incrustantes mostraram também serem capazes de recrutar sobre as colônias umas das outras (valor na matriz acompanhado de Rc).

Devido ao grande número de interações nas quais não houve recobrimento, para nenhum dos pares de espécies observados em contato pode-se constatar a existência de dominância significativa de uma das espécies sobre a outra.

Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dspl	Bsp	Db	
5(R) 176	1(R) 2(R) 1(Rc) 204	3(R) 1(Rc) 119	343(S) 61(Rc) 143	20(R) 12(Rc) 15(R) 317	19	1(S) 15	12	2	Dsp
	3	2(R) 1(R) 64	35(S) 4(Rc) 59	2(R) 15(Rc) 23(R) 137	3	4	6	1	Dmc
		1	26(S) 7(Rc) 10	6(R) 4(Rc) 1(R) 48	2	2	2		Bn
				21(Rc) 1(R) 3(R) 32(S) 48	2(S) 4		2(Rc) 5(S) 4		Co
				1(R) 18	1(R) 16	1	1(R) 5	3	Sv
							1		Tsp
									Dspl
									Bsp
									Db

Fig. 32 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para as placas de verão, indicando o número de recobrimentos (R), recrutamentos sobre a túnica (Rc) e sombreamentos (S). O valor no canto direito superior indica que a espécie da 1ª fileira é o agente da interação, no canto esquerdo inferior indica que a espécie da última coluna é o agente da interação e o valor no canto direito inferior indica o número de interações nas quais as margens das colônias permaneceram estabilizadas na região de contato. Ver Fig. 26 para legenda das espécies.

Dsp	Dmc	Bn	Co	Sv	Tsp	Dsp1	Bsp	Db	
7	1(R) 122	4(R) 57	10(S) 22	1(R) 2(Rc) 23	8	14		3(R) 17	Dsp
	4	2(R) 55	3(S) 51	1(Rc) 21	10	16	2	1(R) 1(Rc) 27	Dmc
		3	6(S) 2(Rc) 22	1(R) 8	17	10	1(R) 7	1(R) 1(R) 18	Bn
				1(S) 1	2(S) 4	3(S) 6	1(S)	5(S) 2	Co
				2	1	3		1(R) 8	Sv
					1	3	1	3	Tsp
							3	2(R) 5	Dsp1
								2	Bsp
								5	Db

Fig.33 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais para as placas de inverno, indicando o número de recobrimentos (R), recrutamentos sobre a túnica (Rc) e sombreamentos (S). O valor no canto direito superior indica que a espécie da 1ª fileira é o agente da interação, no canto esquerdo inferior indica que a espécie da última coluna é o agente da interação e o valor no canto direito inferior indica o número de interações nas quais as margens das colônias permaneceram estabilizadas na região de contato. Ver Fig. 26 para legenda das espécies.

Considerando apenas as interações que resultaram em recobrimento, dois pares de espécies apresentaram um número suficiente de observações para se verificar se este recobrimento estava relacionado ao tamanho das colônias em contato. A Tabela VI mostra o número de interações entre D. speciosum X S. viride e D. macdonaldi X S. viride para as placas de verão, separando-os de acordo com o tamanho relativo entre as colônias que interagiam. Para o primeiro par de espécies não houve uma associação significativa ($X^2=0,624$, N.S.) entre o tamanho da colônia e sua capacidade de recobrir uma colônia adjacente. Ao contrário do que se poderia esperar, houve uma tendência a que colônias menores recobrissem colônias maiores. Para o segundo par de espécies, na grande maioria dos encontros em que houve recobrimento, D. macdonaldi é que recobriu S. viride, mesmo que apresentando colônias menores (Teste Exato de Fisher, $p < 0,01$).

Na observação de 88 interações entre as espécies de ascídias coloniais em substrato natural também não foi encontrado nenhum caso de recobrimento (Fig. 34). As margens das colônias estavam geralmente só encostadas ou uma delas recobria apenas 1 ou 2mm da outra, o quê não caracteriza um recobrimento verdadeiro.

D. speciosum X S. viride

	<u>D. speciosum</u> maior	<u>S. viride</u> maior	total
<u>D. speciosum</u> recobre	5	8	13
<u>S. viride</u> recobre	11	10	21
total	16	18	34

$X^2 = 0,624$ N.S.

D. macdonaldi X S. viride

	<u>D. macdonaldi</u> maior	<u>S. viride</u> maior	total
<u>D. macdonaldi</u> recobre	1	15	16
<u>S. viride</u> recobre	1	1	2
total	2	16	18

Teste exato de Fisher p = 0,9935

Tab. VI - Relação entre o tamanho das colônias que interagem e o resultado da interação em termos de recobrimento para os pares de espécies Didemnum speciosum X Symplegma viride e Diplosoma macdonaldi X Symplegma viride.

Dsp	Dmc	Bn	Sv	Bt	Pc	Db	Dsp1	Pa	Tsp	
4	1	1	1	13		5	10	1		Dsp
			4	5	2		6			Dmc
					1		1	1		Bn
				1			2			Sv
				3			8		2	Bt
					2		6	1		Pc
						1				Db
							4		1	Dsp1
									1	Pa
										Tsp

Fig. 34 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais encontradas em substrato natural na Ponta do Baleeiro e Ponta do Jarobá, São Sebastião. O valor no canto direito inferior indica o número de interações nas quais as margens das colônias permaneceram estabilizadas na região de contato. Bt = Botryllus tabori; Pc = Polyclinum constellatum e Pa = Polyssyncraton amethysteum. Ver Fig. 26 para legenda das outras espécies.

Na Figura 35 para as placas de verão e 36 para as placas de inverno são apresentados os resultados referentes às interações entre as ascídias coloniais e outras espécies que não ascídias, encontradas nas placas. Cirripédios de várias espécies formaram o grupo que mais interagiu com as ascídias coloniais, por ocuparem boa parte da área das placas. As ascídias foram capazes de recobrir apenas cracas jovens, tendendo a crescer em torno de cracas maiores que assim permaneceram vivas. Outros organismos simples como serpulídeos e tubos de crustáceos vágéis foram geralmente envolvidos pelas ascídias coloniais e, mesmo assim, permaneciam vivos com a abertura do tubo elevando-se do substrato. Schizoporella unicornis (briozoário incrustante) foi geralmente envolvido com alguns casos de recobrimento das margens de suas colônias. Espécies arborescentes de briozoários e hidrozoários tiveram a base ou estolões recobertos ou envolvidos pelas ascídias coloniais, mas também permaneciam vivos com zoóides e pólipos elevados do substrato e não recobertos. Várias ascídias simples tiveram a túnica recoberta por ascídias coloniais e também forneciam substrato secundário para recrutamento, com exceção de Ascidia nigra, cuja túnica sempre foi observada limpa, sem recobrimento ou recrutamento.

Em substrato natural, o maior número de contatos de ascídias coloniais com outros organismos ocorreu com esponjas de várias espécies, briozoários incrustantes e zoantídeos. Na maioria dos encontros entre ascídias e esponjas houve parada de crescimento na

margem de contato; somente Distaplia bermudensis e Didemnum sp. foram observados recobrando esponjas em pequeno número de contatos. Também foi observada parada no crescimento na maioria dos contatos com briozoários incrustantes, havendo recobrimento e recrutamento sobre colônias mortas. Os zoantídeos, embora tivessem a base recoberta por ascídias, permaneciam vivos, com a parte oral livre.

	Cr	Sp	Bi	Ba	Hd	Tc	As
Dsp	ME=171 Rc=17 188	ME=3 Rc=1 4	ME=9 éS=1 R=01 11	ME=28 éS=35 63	ME=19 éS=7 26	ME=83 éS=1 84	ME=12 Rc=1 R=01 14
Dmc	ME=294 R=01 Rc=4 299			éS=2 2			
Bn	ME=220 R=01 Rc=8 229	ME=2 2		éS=3 3		ME=3 3	
Co	ME=35 Rc=6 41	ME=1 1	ME=1 S=03 4	ME=19 S=01 éS=2 éR=1 23	ME=7 éR=2 9	ME=12 12	ME=1 S=09 10
Sv	ME=70 Rc=2 72	ME=1 1		éS=9 Rc=1 10	ME=1 1	ME=15 15	ME=2 Rc=1 3

Fig. 35 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais e outros grupos encontrados nas placas de verão, indicando o número de contatos sem recobrimento (ME), o número de recobrimentos (R), sombreamentos (S) e recrutamentos (Rc) em que as ascídias são o agente da interação. A letra "é" precedendo a letra maiúscula indica que a ascídia sofre a interação e o valor encontrado no final de cada célula representa o número total de interações observadas em 23 placas sorteadas entre todas aquelas observadas. Cr = cracas, Sp = serpulídeos, Bi = briozoários incrustantes, Ba = briozoários arborescentes, Hd = hidrozoários, Tc = tubos de crustáceos e As = ascídias simples. Ver Tab. IV para legenda das espécies de ascídias coloniais.

	Cr	Sp	Bi	Ba	Hd	Tc	As
Dsp	ME=67 Rc=37 104	ME=08 Rc=13 21	ME=6 éR=1 7	ME=10 éS=11 21	ME=2 2	ME=6 6	ME=2 2
Dmc	ME=30 Rc=32 62	ME=11 R=01 12	ME=7 éR=1 8	ME=5 éS=1 6	ME=2 2	ME=4 4	Rc=2 2
Bn	ME=35 Rc=27 62	ME=5 5	ME=6 éR=1 7	éS=12 Rc=5 17	ME=2 2	 0	Rc=1 1
Co	ME=40 S=01 RC=14 55	ME=3 3	ME=6 6	ME=24 éS=11 35	 0	ME=6 6	ME=1 1
SV	ME=12 Rc=2 14	ME=1 1	 0	ME=5 eS=2 7	 0	ME=6 6	ME=1 1

Fig. 36 - Matriz de contato entre as espécies de ascídias coloniais e outros grupos encontrados nas placas de inverno, indicando o número de contatos sem recobrimento (ME), o número de recobrimentos (R), sombreamentos (S) e recrutamentos (Rc) em que as ascídias são o agente da interação. A letra "é" precedendo a letra maiúscula indica que a ascídia sofre a interação e o valor encontrado no final de cada célula representa o número total de interações observadas em 23 placas sorteadas entre todas aquelas observadas. Ver Tab. IV para legenda das ascídias coloniais e Fig. 35 para legenda dos outros grupos.

11. DISCUSSÃO

Muitos autores têm demonstrado que, apesar das comunidades naturais se encontrarem em um estado de equilíbrio global, uma visão mais localizada leva à conclusão de que a composição específica em pequenas áreas está sempre se modificando e que o equilíbrio é impedido por perturbações periódicas ou estocásticas, heterogêneas no tempo e no espaço e que fazem das comunidades um mosaico de estágios de desenvolvimento (Connell, 1978; Sousa, 1979b) . Desta forma, em um ambiente de costão rochoso, pequenas manchas de substrato são constantemente colocadas à disposição de novos colonizadores e os diferentes padrões de sucessão observados têm um importante papel na determinação da comunidade que pode ser encontrada em cada região.

O período de acompanhamento das placas foi muito curto para uma análise mais abrangente do processo de sucessão e para determinar se existem padrões na sequência de espécies que ocorrem em uma comunidade que se inicia através de recrutamento na região de São Sebastião. No entanto, nos 9 meses iniciais do desenvolvimento desta comunidade foi possível observar a existência de espécies de ascídias coloniais que tiveram uma maior porcentagem de recobrimento logo nos primeiros meses de colonização (D. macdonaldi e S. viride no verão e D. macdonaldi e B. nigrum no inverno) e outras que dominaram o espaço disponível

nas placas somente nos últimos meses de observação (D. speciosum e C. oblonga, nas placas de verão).

Em uma revisão bastante abrangente sobre a teoria de sucessão em comunidades, Connell & Slatyer (1977) caracterizaram três modelos alternativos de sucessão:

- O modelo de facilitação prevê que somente determinadas espécies são capazes de colonizar um local nas condições existentes imediatamente após a abertura do espaço devido a uma perturbação qualquer. Estas espécies iniciais na sucessão modificariam o ambiente tornando-o mais adequado para a invasão e crescimento de espécies mais tardias na sucessão do que para sua própria prole. A sequência terminaria quando as espécies residentes, que dominariam o espaço, não mais o modificassem de modo a invasão e crescimento de espécies diferentes.

- No modelo de tolerância, as modificações do ambiente causadas pelas espécies iniciais da sucessão não o tornariam nem mais, nem menos propício ao recrutamento e crescimento de outras espécies mais tardias na sucessão. Estas colonizariam o ambiente em qualquer época, cresceriam lentamente e, como competidoras mais eficientes, diminuiriam a quantidade de recursos disponíveis a novos colonizadores. A sequência terminaria quando as espécies mais tolerantes aos baixos níveis de um determinado recurso ocupassem o espaço tornando-o tão reduzido a ponto de impedir a

sobrevivência de outras espécies ou mesmo de jovens das próprias espécies dominantes.

- No terceiro modelo, o de inibição, as espécies iniciais da sucessão, ao formarem monopólios espaciais, isto é, ocuparem a maior parte do espaço disponível, seriam capazes de resistir à invasão de colonizadores subsequentes, estacionando assim o processo de sucessão. Competição não seria neste caso o fator pelo qual estas espécies seriam substituídas na comunidade, mas sim ataques de predadores e condições físicas pouco favoráveis que causariam sua morte e consequente invasão da comunidade por outras espécies.

Os três modelos concordam, porém, que certas espécies irão geralmente aparecer primeiro ("oportunistas") porque desenvolveram determinadas características de colonização, como a habilidade de produzir grande número de unidades reprodutivas, que crescem rapidamente até a maturidade ao colonizarem um espaço aberto, ou permanecem dormentes por longos períodos até que as condições se tornem favoráveis ao crescimento e reprodução (Hutchinson, 1951; Connell & Slatyer, 1977; Souza, 1979a).

Na comunidade de ascídias aqui em estudo, D. macdonaldi foi uma espécie que apareceu consistentemente nos primeiros estágios da sucessão. Os resultados aqui obtidos demonstraram que o período reprodutivo desta espécie é contínuo durante o ano, a velocidade

de crescimento é rápida e colônias de aproximadamente um mês já apresentam gônadas desenvolvidas. Ainda como característica de espécie oportunista, D. macdonaldi apresentou uma capacidade muito reduzida de invadir uma comunidade já estabelecida, necessitando da abertura contínua de clareiras para sua fixação e crescimento. Em outros estudos de recrutamento esta espécie mostrou ser uma boa colonizadora que rapidamente preenche o espaço desocupado, mas também rapidamente desaparece da comunidade (Silva et alii, 1980; Greene & Schoener, 1982).

Não foram realizados experimentos específicos para verificar qual dos modelos de sucessão acima descritos melhor se aplicaria a esta comunidade de placas artificiais. Entretanto foram observados alguns indícios que apontam para uma ou outra direção. Todas as espécies foram capazes de colonizar as placas no primeiro mês de imersão, isto é, para nenhuma delas houve necessidade de modificação das condições das placas por espécies anteriores para permitir sua fixação. Pode ser observado que todas as espécies são inclusive capazes de se fixar em placas de 1 semana. Porém, somente D. macdonaldi e S. viride no verão, bem como D. macdonaldi e B. nigrum no inverno tiveram alta taxa de sobrevivência no período considerado. As outras espécies que dominaram a comunidade nos meses subsequentes podem ter substituído as espécies iniciais através de competição por qualquer recurso que tenha se tornado limitante com o desenvolvimento da comunidade (modelo de tolerância) ou por terem tido suas condições de sobrevivência

incrementadas em função de alterações ambientais causadas pelas espécies iniciais (modelo de facilitação), ou ainda pela morte das primeiras em função de predação ou mesmo de um ciclo de vida curto (modelo de inibição).

Nenhuma das espécies de ascídias coloniais foi capaz de dominar sozinha mais de 60% da área das placas e, mesmo quando esta dominância foi atingida por duas espécies (D. speciosum e C. oblonga ocuparam 88% da área das placas de verão em junho/86), elas não foram capazes de resistir à invasão das larvas de outras espécies, mas causaram uma redução tanto no recrutamento como na sobrevivência de suas colônias, como pode ser notado na comparação entre placas de verão e inverno em agosto e outubro/86. A inibição do recrutamento larval por colônias já estabelecidas é provavelmente uma consequência da diminuição do espaço disponível, pois nenhuma das espécies parece apresentar substâncias químicas inibidoras já que todas elas permitiram recrutamento, ainda que raro, na sua própria túnica.

O modelo de inibição ainda prevê que as espécies finais da sucessão são aquelas resistentes à predação e danos causados pelo ambiente físico, ou seja, são espécies que tem vida longa e que por definição persistem na comunidade (Connell & Slatyer, 1977). Na comunidade dos substratos artificiais verifica-se que exatamente as espécies dominantes nos últimos meses de observação das placas de verão (D. speciosum e C. oblonga) foram aquelas que

tiveram colônias de maior longevidade. O ciclo de vida de Clavelina oblonga é conhecido nas Bermudas e dura 18 meses (Berrill, 1932) e o de Botrylloides nigrum foi estudado em Porto Rico onde as colônias têm um tempo máximo de vida de 3 a 4 meses (Morgan, 1977), mas infelizmente não foram encontradas informações a respeito da longevidade das outras espécies para fins de comparação.

Sutherland (1974) havia interpretado os diversos estágios da sucessão descritos no modelo de inibição, como múltiplos pontos estáveis de uma comunidade, pois são capazes de persistir por um certo período de tempo apesar da existência de forças potencialmente desestabilizadoras, como por exemplo o recrutamento larval de outras espécies. A comunidade das placas artificiais de verão estudadas em São Sebastião parecem ter atingido um destes pontos estáveis quando, a partir de junho e durante 4 meses, foram dominadas por D. speciosum e C. oblonga apesar da existência de recrutamento das outras espécies. No entanto, o curto período de observação não permitiu verificar por quanto tempo este ponto estável permaneceria, qual seria a força desestabilizadora capaz de modificá-lo e qual seria o novo ponto atingido.

Posteriormente Sutherland & Karlson (1977) reviram o conceito de múltiplos pontos estáveis, considerando-os relativamente estáveis porque em um estudo mais longo, 3 anos, eles verificaram que os pontos estáveis somente reduzem, mas não

são capazes de impedir as mudanças na comunidade, causadas por recrutamento larval e/ou mortalidade dos adultos. Um estudo mais longo desta comunidade de placas artificiais em São Sebastião seria extremamente interessante para verificar se nesta comunidade também existe uma constante troca de espécies ou se um estágio final estável poderia ser atingido.

As placas artificiais utilizadas neste trabalho simulam o substrato duro encontrado na face inferior dos blocos de rocha do costão rochoso, com duas diferenças básicas que sugerem cautela na interpretação dos resultados obtidos. A primeira diferença está no fato de que as placas constituem substratos isolados, cuja colonização depende fundamentalmente do recrutamento de larvas e esporos provenientes do plâncton; nos resultados obtidos, portanto, não está sendo levada em conta a importância do crescimento vegetativo de indivíduos pré-existentes na periferia de um espaço recém-aberto na recolonização do mesmo. Ao transportar os resultados obtidos através de placas artificiais para um ambiente de costão rochoso, deve-se levar em conta que as placas representam uma situação única, equivalente a uma perturbação intensa sobre uma área relativamente grande, na qual o único modo de recolonização possível é através de recrutamento. Neste caso a colonização se faz principalmente por espécies oportunistas e o aparecimento de espécies mais perenes de longa vida é mais lento do que ocorreria em pequenas clareiras não isoladas que são provavelmente mais comuns no costão.

A segunda diferença está no fato das placas fornecerem um espaço bem mais desprotegido à ação de predadores e de fatores físicos deletérios do que os espaços equivalentes encontrados no costão. Predação nesta comunidade de ascídias coloniais em São Sebastião parece não ser um fator de grande influência, dada a alta porcentagem de recobrimento observada nas placas. Em experimentos realizados na Austrália, Russ (1980) verificou que na ausência de predação, as ascídias coloniais dominavam o espaço, enquanto que, quando sujeita à predação, a cobertura de ascídias se mantinha baixa, permitindo o desenvolvimento de uma comunidade bastante complexa.

Outros fatores associados ao substrato natural, como por exemplo a existência de irregularidades na superfície, condições de iluminação, facilidade de acesso ao alimento também poderiam alterar os resultados aqui obtidos em relação ao recrutamento e velocidade de crescimento das espécies. As interações interespecíficas parecem não sofrer tal influência como será discutido adiante na comparação entre substrato natural e artificial.

Sousa (1979a) considera crescimento vegetativo e regeneração (no caso de algas) como mecanismos importantes na aquisição e dominância de espaço no ambiente rochoso de entre-marés e que a ausência de dominância observada em estudos de comunidades incrustantes (Sutherland and Karlson, 1977) poderia ser atribuída

ao caráter isolado das placas utilizadas como substrato para recrutamento, eliminando uma potencial colonização por crescimento vegetativo. Outros autores como Kay & Keough (1981) e Kay & Butler (1983) também observaram esta diferença entre substratos isolados e não-isolados.

Em Edithburgh, sul da Austrália, ascídias coloniais são raras em substratos isolados, como por exemplo, as valvas de Pinna bicolor (bivalve que se enterra em região sublitoral, deixando parte das valvas expostas ao crescimento de epibiontes), mas recobrem grande parte do substrato existente nas colunas de um porto na mesma região (Kay & Keough, 1981; Kay & Buttler, 1983; Keough, 1984a,b). Esta diferença foi atribuída ao caráter isolado do primeiro ambiente onde a colonização seria dependente exclusivamente de recrutamento larval associado ao fato de que os tunicados coloniais encontrados na região (principalmente Didemnidade) teriam baixa capacidade de colonização. Esta situação é bastante diferente do que aquela encontrada em São Sebastião, onde várias espécies de ascídias coloniais são boas colonizadoras, principalmente nos meses de verão, juntamente com os cirripédios que são bons colonizadores na região (C. Tiago, comun. pes., observação pessoal).

A associação em uma mesma espécie de grande capacidade de colonizar através de recrutamento e de manter o espaço como é o caso de D. speciosum introduz no sistema uma maior previsibilidade

na aparência final dos vários substratos isolados, pois torna alta a probabilidade de que muitos deles sejam colonizados por pelo menos uma larva de D. speciosum e de que suas colônias, uma vez fixadas, ocupem grande parte do substrato disponível. Portanto a hipótese de Kay & Keough (1981) e Keough (1984a), segundo a qual substratos isolados, por apresentarem uma comunidade dependente de recrutamento, seriam muito variáveis de ano para ano e ocupados principalmente por espécies competidoras inferiores, será válida somente nos casos em que todos os bons colonizadores forem também maus competidores.

A limpeza das placas após a última observação revelou que praticamente todo o espaço primário (sensu Dayton, 1971) era ocupado por cracas e que as ascídias coloniais, assim como outros organismos que compunham a comunidade, estavam presentes graças a sua capacidade de viver em substrato secundário formado principalmente pela carapaça de cracas mortas ou vivas. A inexistência de estruturas rígidas de sustentação ou proteção confere às colônias de ascídias grande plasticidade na sua forma, que acompanha as irregularidades do substrato. A capacidade de recrutar nesta comunidade já estabelecida mostrou ser um modo importante de manutenção de todas as espécies de ascídias, pois todas elas extinguíram-se localmente em uma ou algumas placas, tendo no recrutamento a única forma de reocuparem um determinado espaço nesta comunidade.

Todas as espécies de ascídias coloniais em questão apresentaram períodos longos de reprodução. Portanto, na região de São Sebastião a época em que um local torna-se disponível à recolonização pode não ter uma influência acentuada na sequência de espécies de ascídias coloniais que irão dominar o substrato. No entanto, a redução acentuada na quantidade de larvas recrutadas e na velocidade de crescimento de todas as espécies, durante o período de inverno, permitiu uma colonização mais intensa de outros organismos como cirripédios e briozoários que parecem ter tido influência nas diferenças observadas nos padrões de desenvolvimento da comunidade entre as placas iniciadas no verão e no inverno.

A temperatura da água mostrou ser um fator ambiental de influência significativa na reprodução destas ascídias coloniais, controlando a intensidade do esforço reprodutivo, mas sem ser capaz de anulá-lo, como mostra a tendência dos dados obtidos (Tab. III; Fig 9 e 10). Este padrão também foi observado para outras espécies no Mar do Caribe (Goodbody, 1961; Millar, 1974; Duyl et alii, 1981). Outros fatores como quantidade de alimento, grau de movimentação da água e direção das correntes não foram acompanhados, embora possa exercer influência no ciclo reprodutivo das ascídias.

Em regiões de recifes de coral, Porter (1974) e Grigg & Maragos (1974) verificaram uma associação entre altas porcentagens

de cobertura de corais e uma diminuição da diversidade, associação esta que foi interpretada como resultado de uma alta dominância competitiva. Nas placas de verão foi observado um padrão semelhante, onde o aumento da porcentagem de cobertura de ascídias foi acompanhado por um aumento na dominância do espaço por apenas 2 espécies e uma consequente diminuição da diversidade.

A maior diversidade de ascídias coloniais encontrada nas placas de inverno deve ter ocorrido em função da existência, por um longo período, de maior quantidade de espaço disponível ao recrutamento de espécies com menor capacidade de colonização, em relação à placas de verão que tiveram sua área totalmente ocupada em 4 meses de submersão. Em uma região de clima temperado, Osman (1977) também observou que placas imersas no inverno (período de menor abundância de larvas e crescimento reduzido) desenvolveram uma comunidade diversa e sem a dominância acentuada das placas imersas no verão por manterem substrato disponível por vários meses, permitindo a colonização de espécies de reprodução sazonal.

Enquanto que as taxas de recrutamento larval e crescimento vegetativo fornecem uma estimativa da capacidade das espécies explorarem o substrato desocupado, os resultados das interações que envolvem interferência (competição na região de contato) entre indivíduos ou colônias fornecem uma estimativa da capacidade de competir destas espécies e consequentemente de defender o espaço conquistado (Russ, 1982).

O resultado mais comum da interação entre organismos coloniais e solitários é o recobrimento dos últimos pelos primeiros (Kay & Keough, 1981; Keough, 1984b, Russ, 1982, entre outros). No entanto, organismos solitários geralmente apresentam um refúgio de tamanho a partir do qual não são mais recobertos, especialmente se apresentarem crescimento vertical em relação à superfície do substrato (Stebbing, 1973b; Jackson, 1977). Nas placas estudadas em São Sebastião, observou-se um padrão semelhante; cracas e serpulídeos eram apenas recobertos enquanto jovens e depois passavam a ser contornados pelas margens da colônia que crescia ao seu redor. Deste modo, mesmo placas com 100% de cobertura de ascídias coloniais apresentavam uma comunidade diversa composta por várias espécies de organismos simples, cuja área de fixação encontrava-se recoberta pelas ascídias.

Dividindo-se arbitrariamente o período de observações em 3 etapas, verificou-se que em cada uma destas etapas mudava o número de interações que uma determinada espécie tinha com as demais, isto é, mudavam os principais potenciais competidores para cada uma das espécies. Esta mudança pareceu acompanhar as variações na área de cobertura, sendo o número total de interações de cada espécie diretamente proporcional à área de cobertura da mesma (Coef. Correlação de Kendall positivo). Esta correlação nem sempre foi significativa provavelmente pelo fato de que o número de interações esteja mais relacionado com a extensão do perímetro das

colônias do que com sua área, fornecendo esta última uma estimativa do mesmo.

Nas interações entre animais coloniais, tem-se verificado que espécies pertencentes a um mesmo grupo taxonômico (a nível de filo ou classe) apresentam uma equivalência na capacidade de competir pelo espaço através de recobrimento. Este padrão tem sido observado nos mais diversos ambientes como recifes de coral (Connell, 1976), sobre valvas de bivalves (Keough, 1984b) ou em substrato artificial (Kay & Keough, 1981; Russ, 1982) e parece ser resultado do fato de que espécies pertencentes a um mesmo grupo taxonômico apresentam estratégias de vida bastante similares entre si (Keough, 1984a).

Neste trabalho também não foi constatada nenhuma dominância competitiva através de recobrimento para qualquer das espécies de ascídias coloniais estudadas, tanto nas placas artificiais como em substrato natural. Casos de recobrimento foram raros em relação ao número de ocorrências de parada de crescimento no local de encontro ou envolvimento de uma colônia por outra. Os casos de recobrimento observados envolveram apenas a elevação da margem de uma colônia sobre a região periférica da colônia "recoberta", o quê não caracteriza um recobrimento verdadeiro, pois não leva necessariamente a colônia recoberta à morte (Russ, 1982). A grande dinâmica do rearranjo espacial das espécies entre duas observações subseqüentes não permitiu acompanhar a evolução destas interações

em que o recobrimento se iniciou, para ter certeza de que o recobrimento e não outros fatores levaram ao rearranjo espacial observado.

Ao contrário do que já foi observado por diversos autores como Buss (1980), Russ (1982) e Sebens (1982), o tamanho relativo entre as colônias que interagem não teve um papel decisivo no resultado da interação. Para os dois pares de espécies, D. speciosum X S. viride e D. macdonaldi X S. viride, cujo número de recobrimentos permitiu uma análise da influência do tamanho da colônia no resultado da interação, houve uma tendência de colônias de menor tamanho recobrirem colônias de maior tamanho. Parece que a espécie que apresenta maior velocidade de crescimento, independente de sua colônia ter maior ou menor tamanho que a da espécie oponente, é que tem a capacidade de recobrir, elevando a margem de crescimento da colônia sobre a colônia adjacente.

Segundo Buss (1986), a homogeneidade encontrada em substratos artificiais causaria uma diminuição significativa das assimetrias em encontros interespecíficos (como por exemplo, ângulo de encontro, idade e tamanho das colônias, condições de fixação no substrato) favorecendo o aparecimento de hierarquias rígidas entre as espécies na capacidade de competir por espaço. Entretanto, não foi este o resultado observado nas placas artificiais utilizadas neste trabalho onde as espécies apresentaram comportamento similar ao encontrado em substrato natural, ou seja, incapacidade de

recobrir umas às outras. Sob este aspecto (interações) as placas mostraram-se comparáveis ao substrato natural, possibilitando maior aplicação dos resultados obtidos, nas observações do que ocorre na natureza.

A superioridade competitiva de um organismo colonial sésil pode ser avaliada não só por sua capacidade de recobrimento (competição por interferência), mas também por sua capacidade de manter o espaço (competição por exploração), evitando que ele seja utilizado para o crescimento ou recrutamento de outras espécies (Rubin, 1985). A restrição do crescimento das colônias devido às interações com colônias adjacentes também pode ser considerada como uma forma de competição, pois pode restringir a capacidade reprodutiva da colônia já que esta sofre influência direta do tamanho da mesma (Buss, 1986). Algumas espécies só iniciam o desenvolvimento de gônadas quando atingem um determinado tamanho (Yamaguchi, 1975; Bak et alii, 1981) e a restrição do crescimento poderia inclusive anular a reprodução da colônia.

Jackson & Buss (1975) verificaram que ambientes crípticos sob as frondes de corais foliáceos, onde predação e perturbações físicas são mantidas em níveis baixos, deveriam ser estruturados por redes ou anéis competitivos, nos quais espécies com capacidade inferior de competir eventualmente seriam capazes de ganhar na competição com espécies mais elevadas na hierarquia, mantendo-se

mais tardias na sucessão, como crescimento lento, túnica espessa e resistente e grande longevidade.

Botrylloides nigrum apareceu esporadicamente em todas as fases de desenvolvimento da comunidade. As colônias eram geralmente jovens, em pouca abundância, fixadas como epibiontes de outras espécies.

A forma de crescimento das espécies de ascídias coloniais estudadas está intimamente ligada às suas características de reprodução e ciclo de vida. Estes conjuntos interligados de características parecem também representar uma estratégia de ocupação do espaço, isto é, formas lineares e laminares estão associadas a uma estratégia mais oportunista de ocupação rápida de substratos secundários (B. nigrum) ou substratos primários relativamente vazios, seja através de recrutamento (D. speciosum), seja através de crescimento rápido (D. macdonaldi e S. viride); formas globosas, por sua vez, estão associadas a uma estratégia de defesa e manutenção do espaço, uma vez ocupado (C. oblonga).

assim na comunidade. O efeito destas redes seria aumentar o tempo necessário para a monopolização do espaço por um competidor dominante e diminuir a necessidade de perturbação externa para manter um dado nível de diversidade (Jackson & Buss, 1975; Buss, 1976; Jackson, 1977, 1979; Buss & Jackson, 1979).

Alguns autores têm destacado o fato de que a formação destes anéis na ordenação das capacidades competitivas seja um processo restrito às comunidades crípticas de recifes de coral estudadas pelos autores acima, pois em suas próprias observações não puderam detectar anéis perfeitos, mas sim uma ausência de dominância clara entre algumas espécies (Connell, 1976; Russ, 1982). Estes autores acreditam que não há necessidade da existência destes anéis competitivos, mas sim que a ausência de dominância clara na competição por espaço (através de recobrimento) entre espécies coloniais seja um mecanismo suficiente para manutenção da diversidade em locais onde o substrato para fixação e crescimento é recurso limitante, principalmente quando os desvios de uma hierarquia linear simples ocorrem entre competidores dominantes (Quinn, 1982).

Na comunidade de ascídias coloniais estudada em São Sebastião, competição através de recobrimento parece não ser um mecanismo importante na manutenção do espaço para nenhuma das espécies estudadas, apesar do espaço ser um recurso limitado (várias placas tiveram 100% do espaço recoberto por ascídias).

Assim sendo, a colonização inicial de substratos limpos através de recrutamento larval, somada à capacidade de crescer rapidamente ocupando a maior quantidade de espaço possível parecem ter um papel fundamental na estruturação desta comunidade. Qualquer tipo de perturbação que torne novos espaços disponíveis, ou mesmo a morte de colônias, garantem meios de que novas espécies penetrem na comunidade ou de que as espécies já existentes aumentem sua área de ocupação.

Jackson (1979a) desenvolveu uma série de hipóteses sobre a relação existente entre a morfologia de animais sésseis marinhos e alguns parâmetros do ciclo de vida, em uma tentativa de explicar seu significado adaptativo. Assim, organismos com forma linear (unidirecional) ou laminar teriam crescimento indeterminado e muito rápido no início para elevar os tecidos do substrato e evitar recobrimento, acompanhado de pouco ou nenhum investimento em estruturas de proteção para a colônia (espículas ou fibras, por exemplo); a primeira reprodução sexuada aconteceria cedo no ciclo de vida e as colônias teriam grande capacidade de regeneração devido à pouca interação entre os zoóides. Por outro lado, formas globosas, em leque ou ramificadas eretas representariam um comprometimento cada vez maior com o local de fixação da larva, associado a um maior investimento em estruturas de proteção e sustentação, crescimento lento e maior tempo para alcançar a reprodução sexuada.

Das espécies que dominaram as placas, Clavelina oblonga foi a que apresentou maior número de características previstas por Jackson (1979a). O crescimento vertical da colônia, que adquire uma forma globosa semi-esférica, pressupõe um maior investimento em estruturas de sustentação e C. oblonga apresenta uma túnica espessa e bastante resistente, principalmente nos estolões e base dos zoóides. A longevidade em espécies de crescimento lento deve ser grande para que os indivíduos tenham tempo suficiente para reproduzir-se e, segundo Berrill (1932), nas Bermudas esta espécie tem ciclo de vida de 18 meses.

Clavelina oblonga parece investir menos em colonização e mais em sobrevivência e crescimento como pode ser observado nas Tabelas IV e V e pela distribuição do tamanho das colônias na Figura 14. A garantia da vida da colônia até a reprodução depende da capacidade de defesa e/ou competição da mesma. A túnica resistente também representa uma forma de proteção à colônia e o crescimento vertical dos zoóides impede o recobrimento da abertura dos sifões por outras espécies que frequentemente recobrem o estolão e a base dos zoóides. Não foram realizados experimentos para verificar competição por alimento, mas provavelmente esta espécie seja capaz de diminuir o suprimento alimentar para as espécies imediatamente abaixo de seu dossel, pois este é formado por zoóides grandes, próximos uns aos outros e provavelmente capazes de filtrar considerável volume de água. O grande desenvolvimento desta espécie no substrato artificial utilizado pode estar associado à

semelhança do mesmo com o habitat natural de C. oblonga, ou seja, superfícies no costão, geralmente pouco protegidas de predação ou estresse ambiental.

Didemnum speciosum, a segunda espécie que dominou as placas representa um meio termo entre espécies iniciais da sucessão e espécies finais, apresentando características dos dois grupos. Além de apresentar reprodução contínua ao longo do ano, foi a espécie que mostrou maior capacidade de colonizar substratos limpos através de recrutamento (Tab IV e V), sendo também capaz de fixar-se sobre outros organismos como ascídias simples e C. oblonga. Apresentou também uma taxa de crescimento relativamente alta (Fig. 14). Ao mesmo tempo esta espécie investe em estruturas de proteção, como as espículas calcáreas encontradas na túnica, que poderiam garantir um maior tempo de vida para as colônias.

A grande dinâmica do rearranjo espacial das colônias de espécies da família Didemnidae já foi relatada por outros autores (Cowan, 1981; Ryland et alii, 1984). O rearranjo era causado por divisões sucessivas das colônias, associadas à capacidade das mesmas se locomoverem sobre o substrato. Estes rearranjos especiais foram interpretados de 2 maneiras: evolutivamente, como um mecanismo de favorecimento da reprodução cruzada, já que colônia de diferentes genótipos ficam misturadas sobre o substrato; ecologicamente, como um mecanismo para manter maior

quantidade de espaço do que aquele ocupado pela colônia, já que sua movimentação causaria a morte de jovens recém recrutados nas adjacências da colônia (Ryland et alii, 1984). A associação de grande capacidade de recrutamento, com alta taxa de crescimento e rearranjo espacial das colônias poderia explicar a dominância desta espécie sobre as placas apesar de sua pequena capacidade de competir pelo espaço através de recobrimento.

Botrylloides nigrum pode ser considerada uma espécie fugitiva, isto é, "uma espécie com bons mecanismos de dispersão, mas ao mesmo tempo rara na comunidade, pois tende a extinguir-se localmente por ser inferior na competição com outras espécies" (Hutchinson, 1951; Armstrong, 1976). Com a característica adicional de poder fixar-se e crescer como epibionte de outros organismos como, por exemplo, briozoários arborescentes, ascídias simples e C. oblonga, B. nigrum esteve presente em todo o período de sucessão observado, apesar das frequentes extinções em algumas das placas. Apesar de aparentemente depender do recrutamento para sua sobrevivência na comunidade, B. nigrum não mostrou ser boa colonizadora durante o ano todo, mas apenas no verão (Tab. IV e V). Esta espécie parece também depender das situações em que há menor recobrimento das placas por ascídias para incrementar seu próprio crescimento (Fig. 14, placas de inverno). Como previsto por Jackson (1979a), a forma de crescimento linear ou laminar desta espécie deveria estar associada a um ciclo de vida curto - segundo Morgan (1977), seu ciclo de vida é completado em até 4

meses em Porto Rico - à inexistência de estruturas de defesa ou proteção e à pequena capacidade competitiva. Em substrato natural, as colônias de B. nigrum atingem maior tamanho e abundância do que foi observado nas placas, mas aí também seu crescimento é geralmente epibionte sobre algas ou esponjas.

Symplegma viride foi uma das espécies presentes principalmente nos primeiros estágios do desenvolvimento desta comunidade, mas não se caracterizou como uma oportunista típica. Sua capacidade de colonização de placas limpas foi baixa tanto no verão como no inverno. Apesar do recrutamento ter sido observado o ano todo em placas mensais, ele foi mais intenso nos meses de verão, em placas submersas há pelo menos um mês e meio. A taxa de crescimento, no entanto foi alta, como pode ser previsto através de sua forma laminar (Jackson, 1979a). Foi uma das espécies que apresentou maior número de interações, nas quais tanto recobriu a espécie adjacente como também foi recoberta (Tab. VI), isto é, sua capacidade de permanecer na comunidade deve depender de quais outras espécies existem nesta comunidade. A longevidade desta espécie, porém, não é conhecida e talvez a morte natural das colônias é que tenha levado a sua quase extinção das placas. Após um certo período do desenvolvimento da comunidade, a abundância desta espécie manteve-se sempre baixa, mostrando sua pequena capacidade de invasão de uma comunidade já estabelecida.

Como já foi mencionado anteriormente, Diplosoma macdonaldi foi uma espécie tipicamente oportunista, apresentando várias características descritas por Jackson (1979a). A forma de crescimento é linear inicialmente e depois passa a ser laminar e a ocupação de todo espaço disponível é garantida por uma alta velocidade de crescimento, associada à pouquíssima alocação de recursos para sustentação ou proteção da colônia (a túnica é muito delicada e se rompe facilmente) o quê provavelmente compromete a sobrevivência desta espécie por um longo tempo na comunidade (Tab. IV e V). As colônias podem elevar sua margem sobre colônias vizinhas - mesmo colônias pequenas conseguem fazê-lo - mas o recobrimento não é efetivado, pois não causa a morte da colônia recoberta. Este início de recobrimento poderia ter a finalidade de garantir o crescimento da colônia até atingir um tamanho mínimo no qual o desenvolvimento das gônadas pudesse ter lugar. Deste modo, colônias muito jovens (1 mês, por exemplo) foram encontradas com gônadas, como também foi previsto por Jackson (1979a).

Verifica-se que, excluindo algumas observações, principalmente em D. speciosum, a maioria das previsões de Jackson (1979a) é confirmada para as outras espécies de ascídias aqui estudadas, mostrando que a forma de crescimento está intimamente ligada às características de reprodução e ciclo de vida das espécies. Estes conjuntos interligados de características parecem também representar uma estratégia de ocupação do espaço, isto é, formas lineares e laminares estão associadas a uma estratégia mais

oportunista de ocupação rápida de substratos secundários (B. nigrum) ou substratos primários relativamente vazios, seja através de colonização (D. speciosum), seja através de crescimento rápido (D. macdonaldi e S. viride); formas globosas, por sua vez, estão associadas a uma estratégia de defesa e manutenção do espaço, uma vez ocupado (C. oblonga).

12. CONCLUSÕES

O período reprodutivo das cinco espécies de ascídias coloniais estudadas é longo (praticamente contínuo) com diminuição da intensidade reprodutiva ou pequena interrupção na reprodução durante os meses de águas mais frias. Não existe, portanto, um deslocamento temporal da reprodução entre as espécies que permitisse sua coexistência através de uma repartição temporal do espaço à medida em que este se tornasse disponível ao longo do ano

A taxa de crescimento foi maior em D. macdonaldi e S. viride, que ocupavam grande área nas placas logo nos primeiros meses de imersão. Entretanto, estas espécies não foram capazes de dominar completamente o espaço, permitindo assim o crescimento de outras espécies. O crescimento mais lento de D. speciosum e C. oblonga fez com que elas tivessem maior importância em termos de área de cobertura somente nos últimos meses de observação.

Nas interações entre as margens das colônias, as espécies não se mostraram capazes de dominarem umas às outras através de recobrimento. Houve assim uma restrição no tamanho das colônias, que se limitavam a crescer no espaço não ocupado por outras espécies de ascídias. Deste modo, recobrimento não é um mecanismo de modificação da abundância das espécies e da composição específica desta comunidade.

A colonização inicial do substrato, através de recrutamento larval, somada à capacidade de crescer rapidamente ocupando a maior quantidade de espaço possível mostraram ter um papel fundamental na estruturação desta comunidade. Qualquer tipo de perturbação que torne novos espaços disponíveis ou mesmo a morte de colônias garantem meios de que novas espécies penetrem na comunidade ou de que as espécies já existentes aumentem sua área de ocupação.

Diplosoma macdonaldi e Symplegma viride podem ser consideradas como espécies iniciais na sucessão da comunidade estudada. A primeira apresentou características típicas de espécie oportunista, como reprodução contínua ao longo do ano, alta taxa de crescimento e rápido início da reprodução sexuada. Symplegma viride também apresentou período reprodutivo longo, alta taxa de crescimento e pouco "investimento" em estruturas de proteção da colônia.

Didemnum speciosum e Clavelina oblonga podem ser consideradas espécies mais tardias na sucessão. Apesar da grande capacidade de recrutamento de D. speciosum, seu crescimento é mais lento que o das espécies anteriores e, portanto, passa a dominar a comunidade posteriormente. Apresenta túnica espessa com espículas calcáreas que poderiam garantir maior longevidade para as colônias. Clavelina oblonga apresentou características típicas de espécies

mais tardias na sucessão, como crescimento lento, túnica espessa e resistente e grande longevidade.

Botrylloides nigrum apareceu esporadicamente em todas as fases de desenvolvimento da comunidade. As colônias eram geralmente jovens, em pouca abundância, fixadas como epibiontes de outras espécies.

A forma de crescimento das espécies de ascídias coloniais estudadas está intimamente ligada às suas características de reprodução e ciclo de vida. Estes conjuntos interligados de características parecem também representar uma estratégia de ocupação do espaço, isto é, formas lineares e laminares estão associadas a uma estratégia mais oportunista de ocupação rápida de substratos secundários (B. nigrum) ou substratos primários relativamente vazios, seja através de recrutamento (D. speciosum), seja através de crescimento rápido (D. macdonaldi e S. viride); formas globosas, por sua vez, estão associadas a uma estratégia de defesa e manutenção do espaço, uma vez ocupado (C. oblonga).

RESUMO

Apesar dos Ascidiacea constituírem um grupo muito comum nos costões rochosos do litoral de São Paulo, foram muito pouco estudados, principalmente no que se refere aos aspectos da biologia e ecologia das espécies. No Canal de São Sebastião existe uma fauna diversificada de ascídias coloniais que recobre a face inferior de pequenos blocos de rocha, tocas e frestas. O interesse em estudar alguns aspectos da biologia das espécies, suas interações na comunidade e a influência dos mesmos na colonização e manutenção do espaço foi o que levou à execução deste trabalho.

O estudo do período reprodutivo das espécies foi feito através da imersão mensal de placas de recrutamento de lajota natural. O estudo da forma e velocidade de crescimento e da sucessão de ascídias coloniais, incluindo observações sobre interações entre as espécies, foi feito através do acompanhamento de placas artificiais durante 9 meses, imersas em duas épocas diferentes (verão e inverno).

As cinco espécies estudadas em maior detalhe foram: Didemnum speciosum, Diplosoma macdonaldi, Clavelina oblonga, Symplegma viride e Botrylloides nigrum, pois eram as mais frequente no substrato artificial. Estas espécies apresentaram período

reprodutivo longo com interrupção nos meses mais frios, observada em C. oblonga e B. nigrum.

Didemnum speciosum e D. macdonaldi mostraram alta capacidade de recrutar em substrato limpo. A primeira apresentou colônias laminares de crescimento lento que vieram a dominar as placas de verão a partir do quarto mês de imersão. A segunda apresentou-se mais como espécie oportunista de crescimento rápido laminar ou linear (unidirecional) e rapidamente capaz de reprodução sexuada.

Symplegma viride apresentou maior porcentagem de cobertura das placas nos primeiros meses de imersão. Esta colonização eficiente deveu-se principalmente a sua grande velocidade de crescimento laminar, já que a capacidade de recrutamento foi baixa.

Juntamente com Didemnum speciosum, Clavelina oblonga dominou as placas de verão a partir do 6º mês de imersão. Apesar da baixa capacidade de recrutamento e da baixa velocidade de crescimento, esta espécie apresentou crescimento vertical, que diminui a probabilidade de interações deletérias na superfície do substrato.

Botrylloides nigrum caracterizou-se como uma espécie fugitiva geralmente pouco abundante, mas com grande capacidade de recrutar e crescer sobre organismos vivos, invadindo assim uma comunidade já estabelecida.

Recobrimento não foi um fator importante para a estruturação desta comunidade já que nenhuma espécie foi capaz de recobrir as demais; o tipo de interação mais comum foi a estabilização das margens das colônias nos locais de contato. A grande capacidade de recrutamento, o rápido crescimento para ocupar o maior espaço possível e a manutenção deste espaço contra invasão de outras espécies parecem ter um papel fundamental na estruturação desta comunidade.

ABSTRACT

Although ascidians are very abundant on rocky shores of the Southeastern Brazilian coast (Sao Paulo State), there is little information about the species' biology and ecology. In the São Sebastião Channel occurs a diversified fauna of compound ascidians, which cover the underside surface of boulders, crevices and cracks. To fulfill this gap of knowledge, the study of some life-history features of the ascidian species their interrelations in the community and how these aspects influence their colonization and space maintenance ability was undertaken.

The reproductive period was determined by observations of one-month submerged artificial plates throughout one year, and by dissecting colonies to look for larvae. The ascidian community succession starting on clean plates were monthly observed on 9-month submerged plates, on which the shape and growth rate of the colonies was also analysed.

Five species were discussed: Didemnum speciosum, Diplosoma macdonaldi, Clavelina oblonga, Symplegma viride e Botrylloides nigrum. They showed a long reproductive period with a short interruption in C. oblonga and B. nigrum during winter.

Didemnum speciosum and Diplosoma macdonaldi were good settlers. The latter was characterized as an opportunist. It

Recobrimento não foi um fator importante para a estruturação desta comunidade já que nenhuma espécie foi capaz de recobrir as demais; o tipo de interação mais comum foi a estabilização das margens das colônias nos locais de contato. A grande capacidade de recrutamento, o rápido crescimento para ocupar o maior espaço possível e a manutenção deste espaço contra invasão de outras espécies parecem ter um papel fundamental na estruturação desta comunidade.

dominated the plates during the first two months. The former, with slow growth, dominated the plates later.

Although Symplegma viride showed a high percent cover on the plates during the first months, as a result of its fast growth, it was a poor settler.

Clavelina oblonga dominated the plates with D. speciosum after 6 months. It was also a poor settler and had slow growth, but it could avoid overgrowth because of its resistant tunic and vertical growth.

Botrylloides nigrum was a fugitive species, uncommon, but with great ability to recruit and live as an epibiont.

Overgrowth was not a major force structuring this ascidian community because the species didn't have the ability to overgrow each other. The ability to colonize and maintain the space against other species' growth or larval recruitment (exploitative competition) seems to be more important in this community.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARMSTRONG, R.A. Fugitive species: experiments with fungi and some theoretical considerations. Ecology 57(5): 953-963, 1976.
- BAK, R.P.M.; DUYL, F.C. & SYBESMA, J. The ecology of the tropical compound ascidian Trididemnum solidum (Van Name). II. Abundance, growth and survival. Mar. Ecol. Prog. Ser. 6: 43-52, 1981.
- BENAYHU, Y. & LOYA, Y. Competition for space among coral reef sessile organisms at Eilat, Red Sea. Bull. mar. Sci. 31(3): 514-522, 1981.
- BERRILL, N.J. Ascidians of the Bermudas. Biol. Bull. mar. biol. Lab, Woods Hole 62(1): 77-88, 1932.
- BJÖRNBERG, T.K.S. Ascídias da costa sul do Brasil (nota prévia). Ciência e Cultura 8(3): 164-165, 1956.
- BRYAN, P.G. Growth rate, toxicity and distribution of the encrusting sponge Terpios sp. (Hadromerida: Suberitidae) in Guam, Marianas Islands. Micronesica 9: 237-242, 1973.
- BUSS, L.W. Better living through chemistry: the relationship between allelopathy and competitive networks. In: Harrison, F.W. & Cowden, R.R. (eds.) Aspects of Sponge Biology. Acad. Press, New York, p.315-327, 1976.
- BUSS, L.W. Bryozoan overgrowth interactions - the interdependence of competition for space and food. Nature, Lond. 281: 475-477,

BUSS, L.W. Competitive intransitivity and size frequency distributions of interacting populations. Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 79(9): 5355-5359, 1980.

BUSS, L.W. Competition and community organization on hard surfaces in the sea. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) Community Ecology. Harper and How, N.Y., USA, pp.517-536, 1986.

BUSS, L.W. & JACKSON, J.B.C. Competitive networks: nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. Am. Nat. 113(2): 223-234, 1979.

CONNELL, J.H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chthmalus stellatus. Ecology 42(4): 710-723, 1961.

CONNELL, J.H. Communities interactions on marine rocky intertidal shores. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 169-192, 1972.

CONNELL, J.H. Population ecology of reef building corals. In: Jones, O.A. & Endean, R. (eds.), Biology and Geology of Coral Reefs. vol. 2, pt. 1, Acad. Press, New York, 1973.

CONNELL, J.H. Competitive interactions and the species diversity of corals. In: Mackie, G.O. (ed.) Coelenterate Ecology and Behavior. Plenum Press, New York, p.51-58, 1976.

CONNELL, J.H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, N.Y. 199: 1302-1310, 1978.

- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1144, 1977.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea do litoral brasileiro. Anais Acad. bras. Ciênc. 36: 568, 1964.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. I. Família Policlinidae. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 12(4): 191-195, 1969a.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. II. Família Didemnidae. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 12(4): 201-203, 1969b.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. III. Família Polycitoridae Michaelson, 1904. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 12(5-6): 277-279, 1969c.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. IV. Ordem Phlebobranchia (Lahille, 1887). Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 12(5-6): 289-292, 1969d.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. V. Subclasse Pleurogona. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 12(5-6): 299-302, 1969e.
- COSTA, H.R. Notas sobre os Ascidiacea brasileiros. VI. Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro 12(5-6): 321-325. 1969f.

COWAN, M.E. Field observations of colony movement and division of the ascidian Didemnum molle. Mar. Ecol. Prog. Ser. 6: 335-337, 1981.

DAYTON, P.K. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecol. Monogr. 41: 351-389, 1971.

DAYTON, P.K. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algae community. Ecol. Monogr. 45: 137-159, 1975.

DUYL, F.C.; BAK, R.P.M. & SYBESMA, J. The ecology of the tropical compound ascidian Trididemnum solidum. I. Reproductive strategy and larval behavior. Mar. Ecol. Prog. Ser. 6: 35-42, 1981.

EMILSSON, I. As correntes marítimas do Canal de São Sebastião. Cienc. Cult. 14(4): 269-270, 1962.

ESTON, V.R.; MIGOTTO, A.E.; OLIVEIRA FILHO, E.C.; RODRIGUES, S.A. & FREITAS, J.C. Vertical distribution of benthic marine organisms of the Fernando de Noronha Archipelago (Brazil). Bolm Inst. oceanogr., S. Paulo 34:37-53, 1986.

FURTADO, V.V. Contribuição ao estudo da sedimentação atual do Canal de São Sebastião, Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 2 vols., 1978.

- GIORDANO, F. Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião, São Paulo - uma abordagem ecológica. Dissertação de Mestrado. Inst. de Biologia da Univ. Estadual de Campinas, 1986.
- GOODBODY, I. Continuous breeding in three species of tropical ascidian. Proc. Zool. Soc. Lond. 136: 403-409, 1961.
- GORDON, D.P. Biological relationships of an intertidal bryozoan population. J. nat. Hist. 6(5): 503-514, 1972.
- GREENE, C.H. & SCHOENER, A. Succession on marine hard substrata: A fixed lottery. Oecologia 55: 289-297, 1982.
- GRIGG, R.W. & MARAGOS, J.E. Recolonization of hermatypic corals on submerged lava flows in Hawaii. Ecology 55(2): 387-395, 1974.
- HUTCHINSON, G.E. Copepodology for the ornithologist. Ecology 32(3): 571-577, 1951.
- JACKSON, J.B.C. Competition on marine hard substrata: The adaptative significance of solitary and colonial strategies. Am. Nat. 111(980): 743-767, 1977.
- JACKSON, J.B.C. Morphological strategies of sessile animals. In: Larwood, G. & Rosen, B.R. (eds.). Biology and Systematics of Colonial Organisms. Systematic Association Special Volume, nº11, Acad. Press, London and New York, p.499-555, 1979a.

- JACKSON, J.B.C. Overgrowth competition between encrusting cheilostome ectoprocts in a Jamaican cryptic reef environment. J. Anim. Ecol. 48: 805-823, 1979b.
- JACKSON, J.B.C. & BUSS, L.W. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 72(12): 5160-5163, 1975.
- KARLSON, R.H. Alternative competitive strategies in a periodically disturbed habitat. Bull. mar. Sci. 30(4): 894-900, 1980.
- KAY, A.M. & BUTLER, A.J. "Stability" of the fouling communities on the pilings of two piers in South Australia. Oecologia 56: 58-66, 1983.
- KAY, A.M. & KEOUGH, M.J. Occupation of patches in the epifaunal communities on pier pilings and the bivalve Pinna bicolor at Edithburgh, South Australia. Oecologia 48: 123-130, 1981.
- KEOUGH, M.J. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. Ecology 65: 423-437, 1984a.
- KEOUGH, M.J. Dynamics of the epifauna of the bivalve Pinna bicolor: interactions among recruitment, predation, and competition. Ecology 65: 677-688, 1984b.
- KEOUGH, M.J. & DOWNES, B.J. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. Oecologia 54: 348-352, 1982.

- LANG, J.C. Interspecific aggression by scleratinian corals. 2. Why the race is not only to the swift? Bull. mar. Sci. 23: 260-279, 1973.
- LUBCHENCO, J. Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competition habilities. Am. Nat. 112: 23-39, 1978.
- LUBCHENCO, J. & MENGE, B.A. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. Ecol. Monogr. 48: 67-94, 1978.
- MacARTHUR, R.H. Geographical Ecology. Harper and How, New York, New York, USA, 1972.
- MENDES, E.G. & KNAPP, E.P. Reversão do teste de benzidina por material marinho. Ciência e Cultura 8(3): 170-171, 1956.
- MENDES, E.G. & ZINGALES, B.S. Pharmacological studies on the invertebrate non-striated muscles. II. The tunicate siphon muscles. Comp. Gen. Pharmacol. 3(11): 261-270, 1972.
- MENGE, B.A. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. Ecol. Monogr. 46: 355-393, 1976.
- MENGE, B.A. & SUTHERLAND, J.P. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. Am. Nat. 110: 351-369, 1976.
- MILLAR, R.H. Some ascidians from Brazil. Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 13(1):197-514, 1958.

- MILLAR, R.H. *Euherdmania vitrea*, a new species of ascidian from Brazil. Ann. Mag. nat. Hist. 13(4): 143-147, 1961.
- MILLAR, R.H. Some ascidians from the Caribbean. Stud. Fauna Curaçao and other Caribbean Islands 13(59): 61-77, 1962.
- MILLAR, R.H. The biology of ascidians. Adv. Mar. Biol. 9: 1-100, 1971.
- MILLAR, R.H. A note on the breeding season of three ascidians on coral reefs at Galeta in the Caribbean Sea. Mar. Biol. 28: 127-129, 1974.
- MILLAR, R.H. Ascidians (Tunicata: Ascidiacea) from the northern and north-eastern Brazilian shelf. J. nat. Hist. 11: 169-223, 1977.
- MONNIOT, F. Ascidies Aplousobranches des Bermudes. Polyclinidae et Polycitoridae. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, ser.3, Zool 61(82): 949-962, 1972.
- MORGAN, T.O. Growth rate, age at sexual maturity, longevity, and seasonality in three West Indian colonial ascidians. MSc. Thesis, University of Porto Rico, Mayaguez, 1977.
- MOURE, J.S.; BJÖRNBERG, T.K.S. & LOUREIRO, T.St. Protochordata ocorrentes na entrada da Baía de Paranaguá. Dusenía 5(5-6): 233-242, 1954.

- NONATO, E. & PÉRÈS, J.M. Observation sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la region d'Ubatuba (État S. Paulo). Cah. Biol. mar. 2: 263-270, 1961.
- OLIVEIRA, L.P.H. Distribuição geográfica da fauna e flora da Baía de Guanabara. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 45(3): 709-734, 1947.
- OLIVEIRA, L.P.H. Levantamento biogeográfico da Baía de Guanabara. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 48: 363-391, 1950.
- OSMAN, R.W. The establishment and development of a marine epifaunal community. Ecol. Monogr. 47: 37-63, 1977.
- PAINE, R.T. Food web complexity and species diversity. Am. Nat. 100: 65-75, 1966.
- PAINE, R.T. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. Oecologia 15: 93-120, 1974.
- PAINE, R.T. Controlled manipulations in the marine intertidal zone and their contributions to ecological theory. Am. Natur. Sci., spec. publ. 12: 245-270, 1977.
- PAINE, R.T. Ecological determinism in the competition for space. Ecology 65: 1339-1348, 1984.
- PIELOU, E.C. Population and Community Ecology: Principles and Methods. Gordon and Breach Science Publishers, Inc. New York, USA, 1978.

- PORTER, J.W. Community structure of coral reefs on opposite sites of the Isthmus of Panama. Science, N.Y. 186: 543-545, 1974.
- QUINN, J.F. Competitive hierarchies in marine benthic communities. Oecologia 54: 129-135, 1982.
- RODRIGUES, S.A. Algumas ascídias do litoral sul do Brasil. Bol. Fac. Fil. Ciên. Letr. Univ. S. Paulo, nº261, Zoologia 24: 193-216, 1962.
- RODRIGUES, S.A. Notes on Brazilian ascidians. I. Pap. Avulsos Zool. S. Paulo 19: 95-115, 1966.
- RODRIGUES, S.A. Notes on Brazilian ascidians. II. On the records of Polyndrocarpa anguinea (Sluiter) e Polyandrocarpa maxima (Sluiter). Rev. Brasil. Biol. 37: 721-785, 1977
- RUBIN, J.A. Mortality and avoidance of competitive overgrowth in encrusting Bryozoa. Mar. Ecol. Prog. Ser. 23: 291-299, 1985.
- RUSS, G.R. Effects of predation by fishes, competition, and structural complexity of the substratum on the establishment of a marine epifaunal community. J. exp. mar. Biol. Ecol. 42(1): 55-69, 1980.
- RUSS, G.R. Overgrowth in a marine epifaunal community: Competitive hierarchies and competitive networks. Oecologia 53(1): 12-19, 1982.
- RYLAND, J.S.; WIGLEY, R.A. & MUIRHEAD, A. Ecology and colonial dynamics of some Pacific reef flat Didemnidae (Ascidacea). Zool. J. Linn. Soc. 80: 261-282, 1984.

- SEBENS, K.P. Competition for space: growth rate, reproductive output and scape in size. Am. Nat. 120: 189-197, 1982.
- SEBENS, K.P. Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. Ecol. Monogr. 56(1): 73-96, 1986.
- SIEGEL, S. Estatística Não-Paramétrica. Ed. McGraw-Hill do Brasil, 350 p., 1975.
- SILVA, S.H.G.; NUNES, A.J.B.; ALVES, M.C.S. & LAGE, V.A. Contribuição ao estudo das comunidades incrustantes que ocorrem na Baía da Guanabara, Rio de Janeiro, Brasil. Resultados preliminares. Rev. Brasil. Biol. 40(2): 367-382, 1980.
- SIMÕES, M.B. Contribuição para o conhecimento da fauna de Ascidiacea da Ilha de Boa Viagem, Niteroi, Rio de Janeiro (Sistemática e Notas Biológicas). Dissertação de Mestrado. Depto. de Zoologia da U.F.R.J., Rio de Janeiro, 1981.
- SOUZA LIMA, H. Fauna séssil do Sargassum cymosum da Praia do Lamberto, Ubatuba (Estado de São Paulo): composição qualitativa e considerações sobre a localização das espécies na planta. Tese Mestrado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 1969.
- SOUSA, W.P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr. 49: 227-254, 1979a.

- SOUSA, W.P. Disturbance in marine boulder fields: the non equilibrium maintenance of species diversity. Ecology 60: 1225-1239, 1979b.
- SOUSA, W.P. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spacially variable patterns of succession. Ecology 65(6): 1918-1935, 1984.
- STEBBING, A.R.D. Observations on colony overgrowth and spatial competition. In: Larwood, G.P. (ed.) Living and Fossil Bryozoan: Recent Advances in Research. Acad. Press, London, New York, pp. 173-183, 1973a.
- STEBBING, A.R.D. Competition for space between epiphytes of Fucus serratus. L. J. mar. biol. Ass. U.K. 53: 247-261, 1973b.
- SUTHERLAND, J.P. Multiple stable points in natural communities. Am. Nat. 108(964): 859-873, 1974.
- SUTHERLAND, J.P. & KARLSON, R.H. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. Ecol. Monogr. 41: 351-389, 1977.
- TURSI, A.; MATARRESE, A. & LIACI, L.S. Fenomeni di insediamento in Clavelina lepadiformis (Muller) (Tunicata). Oebalia 3: 3-16, 1977.
- VAN NAME, W.G. The North and South American ascidians. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 84: 1-476, 1945.

VILLALBA, H.R.T. Effects of salinity and temperature on the development and survival of the solitary Tunicate Ascidia nigra. Seminário de Biologia Marinha. An. Acad. Bras. Ciên. 47:145, 1976.

YAMAGUCHI, M. Growth and reproductive cycles of the marine fouling ascidians Ciona intestinalis, Styela plicata, Botrylloides violaceus and Leptoclinum mitsukurii at Abaratsubo-Moroiso Inlet (Central Japan). Mar. Biol. 29: 253-259, 1975.