



CAPTAR
ciência e ambiente para todos

volume 6 • número 2 • p 1 - 10

A Influência dos Efeitos Maternais em Invertebrados Bentônicos Marinhos com Ciclos de Vida Bifásicos, com Ênfase nos Crustáceos Decápodes

A maioria dos invertebrados bentônicos marinhos desenvolve-se através de ciclos de vida complexos e bifásicos. Existem três momentos críticos no ciclo de vida destes organismos, que exercem uma grande influência no seu desenvolvimento: 1) investimento maternal na produção de oócitos, 2) eclosão e desenvolvimento larvar e 3) metamorfose. O sucesso de cada um destes processos vai condicionar de forma determinante a dinâmica e a evolução das populações. A complexidade dos ambientes que estes organismos ocupam, e a diversidade de fatores (bióticos e abióticos) que influenciam as distintas fases do seu ciclo de vida, torna difícil dissociar o efeito dos fatores maternais e ambientais. As reservas energéticas dos embriões aquando da eclosão ou o tamanho e perfil energético das larvas na altura da metamorfose, condicionam a sua adaptação ao meio no qual se desenvolvem e o sucesso das fases subsequentes do seu ciclo de vida. Direta ou indiretamente, os efeitos maternais condicionam o fenótipo da descendência, e influenciam a sua evolução. Embora ainda pouco estudados no meio marinho, os efeitos maternais têm um papel muito importante a nível biológico e ecológico. Nesta revisão, apresentamos os diferentes tipos de efeitos maternais e discutimos como estes atuam sobre a descendência.

Palavras-chave

investimento maternal
plasticidade fenotípica
ciclos de vida complexos

Felisa Rey^{1*}

Ricardo Calado^{1*}

¹ Departamento de Biologia & CESAM, Universidade de Aveiro, Campus Universitário de Santiago, 3810-193 Aveiro, Portugal.

- * felisa.rey@gmail.com (F. Rey)
- * rjcalado@hotmail.com (R. Calado)

ISSN 1647-323X

INTRODUÇÃO

De um modo geral, a vida dos invertebrados bentônicos marinhos varia entre o meio pelágico (a coluna de água), onde as larvas se desenvolvem, e o meio bentônico (o substrato, onde os juvenis e as populações adultas habitam) (Figura 1). Este ciclo de vida está marcado pela existência de três momentos críticos: 1) investimento maternal na produção de oócitos, 2) eclosão e desenvolvimento larvar e 3) metamorfose (Giménez 2006, Marshall e Morgan 2011). Embora durante estes processos, a morfologia, a fisiologia e o comportamento do organismo sofra alterações mais ou menos pronunciadas, o organismo é na sua essência o mesmo, pelo que os fatores bióticos e abióticos a que esteja sujeito em cada uma destas fases vão condicionar as etapas posteriores do seu ciclo de vida (Pechenik 2006). Neste sentido, só uma pequena fração das larvas que eclodem consegue assentar junto das populações adultas (Morgan 1995a) e uma fração ainda menor, consegue atingir a maturidade sexual, momento no qual recrutam efetivamente para essa população.

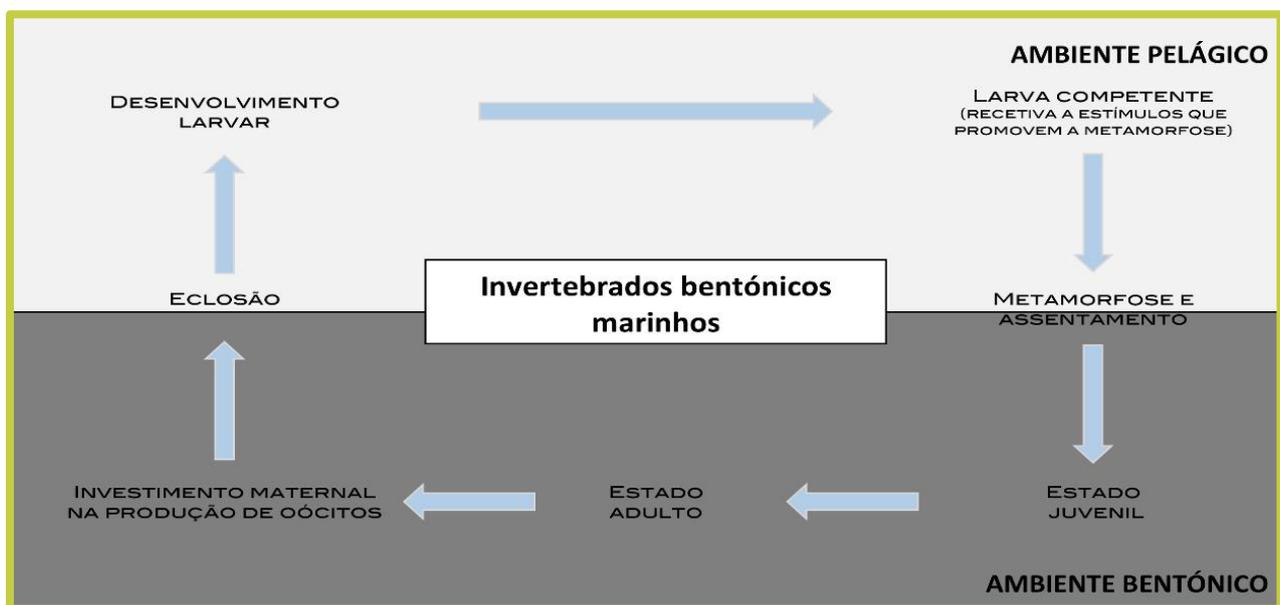


FIGURA 1: Representação esquemática do ciclo de vida bifásico da maioria dos invertebrados bentônicos marinhos. As larvas destes organismos podem eclodir a partir de embriões: a) incubados pela fêmea em estruturas mais ou menos especializadas, b) em massas de ovos ou cápsulas depositadas no substrato ou c) resultantes da fertilização de gâmetas na coluna de água e cujo desenvolvimento embrionário ocorre neste mesmo ambiente. Após a eclosão, o desenvolvimento larvar decorre na coluna de água, até as larvas serem competentes, isto é, estarem receptivas a estímulos bióticos e abióticos para realizar a metamorfose e assentar em habitats ocupados pelas populações de adultos.

Tendo em consideração que as distintas fases do ciclo de vida acima descritas estão interligadas, poderão ser promovidas cascatas de efeitos, pelo que a história das etapas prévias do ciclo de vida destes organismos influencia o desempenho das etapas subsequentes (Giménez 2010, Marshall e Morgan 2011). O investimento maternal durante a reprodução e incubação dos embriões, ou mesmo a escolha do momento e do local onde as larvas vão eclodir, vai condicionar o desempenho da descendência e influenciar de forma determinante a dinâmica das populações. Neste sentido, o fenótipo das larvas é, em parte, determinado pelos efeitos maternais (Marshall et al. 2008a). O potencial de dispersão das larvas pelágicas (Queiroga e Blanton 2005, Thorrold 2006) confere a esta etapa do ciclo de vida um papel importante na estrutura e dinâmica das populações (Cowen e Sponaugle 2009). A conectividade entre populações depende de processos oceanográficos (Siegel et al. 2008) e de fatores biológicos, tais como a

duração do período larvar (Shanks et al. 2003) e o custo energético da dispersão (Pineda et al. 2007). Os organismos com curtos períodos de desenvolvimento larvar apresentam, de um modo geral, uma maior taxa de sobrevivência no plâncton (Morgan 1995a) e portanto será mais provável que possam localizar, com sucesso, um local mais adequado para o assentamento (Moksnes e Heck 2006). Neste sentido, as larvas que se desenvolvem mais rapidamente no plâncton, assentam em melhores condições, aumentando a probabilidade de êxito durante o estado juvenil (Pechenik 2006, Giménez 2010).

Efeitos Maternais

Os efeitos maternos têm sido objeto de uma intensa investigação nos ecossistemas terrestres (Mousseau e Fox 1998); porém, não têm recebido a mesma atenção no meio marinho (Marshall et al. 2008a). O investimento materno é provavelmente uma das mais importantes fontes de variabilidade fenotípica na descendência dos organismos marinhos. Os efeitos maternos, assim como a forma como estes atuam transversalmente na história de vida destes organismos, é determinante na dinâmica das suas populações adultas (Bernardo 1996). A influência que os efeitos maternos exercem no ciclo de vida dos invertebrados bentônicos marinhos pode começar ainda antes do processo de reprodução (e.g., aquando da maturidade sexual) e continuar durante a vida adulta da fêmea (e.g., estado nutricional da fêmea aquando da produção de oócitos) (Mousseau e Fox 1998). No entanto, a complexidade do ciclo de vida destes organismos torna difícil, na maioria dos cenários, dissociar os efeitos maternos dos efeitos ambientais e tróficos a que foram sujeitos, quer durante a sua fase larvar, quer no início da sua vida bentónica (Calado e Leal 2015) (ver Tabela I). Face ao papel fundamental que as fêmeas desempenham na reprodução (e.g., oogénese, incubação de embriões), os efeitos maternos têm sido considerados como uma fonte importante de variação fenotípica da descendência (Mousseau e Fox 1998, Uller 2008). Neste sentido, a definição que melhor descreve os efeitos maternos foi dada por Lacey (1998): *“qualquer influência no fenótipo da descendência, que não pode ser atribuída exclusivamente ao seu genótipo, à acção direta do ambiente a que está sujeita a descendência ou à sua combinação”*.

De um modo geral, os efeitos maternos podem ser separados em três categorias em função do papel que desempenham durante o processo reprodutivo.

- 1. Condição materno.** Esta categoria diz respeito à influência do tamanho materno na qualidade da descendência, assim como às fontes de alimento disponíveis e às reservas nutricionais da fêmea antes e durante a reprodução.
- 2. Aprovisionamento e cuidados maternos.** Dentro desta categoria, é incluído o investimento direto e indireto da fêmea na descendência, através do aprovisionamento energético dos oócitos e dos processos que ocorrem durante a incubação dos embriões.
- 3. Fenótipo e dispersão larvar.** Traduz em que medida o fenótipo da descendência é condicionado pelos efeitos maternos e qual é a influência materno no sucesso do desenvolvimento larvar.

1. Condição Materno

Bernardo (1996) propôs a introdução do fenótipo materno no estudo da qualidade da descendência, tendo em conta que as características maternas são propensas a diferentes tipos de selecção. Em consequência, os efeitos maternos devem exercer influência na descendência, inclusive antes do início do processo reprodutivo. Determinados aspetos, tais como o tamanho da fêmea, a disponibilidade de alimento (em

quantidade e qualidade), ou ainda as condições ambientais a que as fêmeas são expostas, podem afetar a descendência. No que diz respeito aos organismos marinhos, existe um debate aberto entre as estratégias reprodutivas e a sua influência na descendência (Ramirez Llodra 2002, Marshall 2008, Marshall et al. 2008a). Embora a fecundidade dependa de diversos fatores (e.g., condições ambientais, idade de maturação, estado nutricional, densidade populacional) e varie em função dos grupos taxonômicos, na maioria dos invertebrados bentônicos marinhos existe uma relação direta entre o tamanho da fêmea e a fecundidade (Ramirez Llodra 2002). No entanto, certos invertebrados bentônicos marinhos representam exceções a este padrão,

exibindo um declínio na fecundidade nos organismos de maior tamanho, devido à ocorrência de um incremento no tamanho embrionário (Ito 1997, Gardner 1997). Uma vez que os recursos energéticos disponíveis são limitados, a sua partição tem de permitir sustentar a

TABELA I: Fatores bióticos e abióticos que influenciam aspectos determinantes (e.g. eclosão, desenvolvimento larvar e metamorfose) do ciclo de vida dos invertebrados bentônicos marinhos no ambiente pelágico e bentônico.

| Ambiente pelágico | Ambiente bentônico |
|---|---|
| Tamanho larvar à eclosão | Tamanho larvar aquando da metamorfose |
| Factores ambientais (temperatura, salinidade, hidrodinamismo, etc.) | Resposta a sinais bióticos e abióticos que promovem a metamorfose |
| Reservas energéticas larvares | Adequabilidade do local de assentamento |
| Disponibilidade de alimento | Disponibilidade de alimento |
| Predação | Competição interespecífica (e.g., predação) |
| Dispersão larvar | Competição intraespecífica (e.g., canibalismo) |
| Tempo de desenvolvimento larvar | |
| Taxa de crescimento dos diferentes estados larvares | |

sobrevivência, o crescimento e a reprodução do organismo. Atingir um equilíbrio ótimo entre esforço reprodutivo e qualidade da descendência é fundamental para o sucesso reprodutivo das fêmeas¹. Apesar do esforço desenvolvido na investigação desta temática, ainda não há um consenso alargado referente à relação da condição maternal e a qualidade da sua descendência. Em crustáceos decápodes, Moland et al. (2010) sugeriram que as fêmeas mais velhas produzem uma descendência de melhor qualidade do que fêmeas mais jovens. Esta argumentação vem justificada pelo fato das fêmeas mais novas terem que dividir a energia disponível entre a reprodução e o seu crescimento somático, ao qual está associado uma maior frequência na muda de exosqueleto. Não obstante, alguns estudos não encontraram uma relação direta entre o tamanho da fêmea e a qualidade da descendência (Koopman e Siders 2013, Swiney et al. 2013). O stress nutricional ao qual algumas fêmeas poderão ser expostas pode contribuir para uma redução da qualidade da sua descendência (Bayne et al. 1975, Guisande e Harris 1995, Steer et al. 2004, Allen et al. 2009). No entanto, outros estudos sugerem uma tendência oposta, revelando que a qualidade da descendência pode aumentar em resposta a um declínio na disponibilidade de alimento maternal (Guisande et al. 1996, Allen et al. 2008). Por outro lado, Bertram e Strathmann (1998) sugeriram que nos invertebrados bentônicos marinhos com larvas planctotróficas (ver abaixo definição), o estado nutricional da fêmea é um sinal fraco do estado nutricional da descendência, uma vez que as larvas irão, de um modo geral, dispersar para longe do ambiente materno. A competição larvar intra-específica por alimento é rara no plâncton (Strathmann 1996) e portanto, a alta fecundidade associada a uma dieta maternal de melhor qualidade, não deveria ter como resultado uma competição larvar pelo alimento (Bertram e Strathmann 1998).

¹ Durante a reprodução os indivíduos poderão ter de assumir um compromisso entre produzir muitos ovos de pequenas dimensões ou poucos ovos de grandes dimensões. Apostar numa estratégia ou noutra vai condicionar o êxito da descendência e muitas vezes esta escolha é influenciada pelas condições bióticas e/ou abióticas a que estão expostos os reprodutores.

2. Aprovisionamento e cuidados maternos

A reprodução é uma condição essencial para a existência de vida, já que é o processo através do qual são produzidos efetivos para cada população/espécie e no qual decorre a contribuição parental para as gerações futuras. É um dos processos biológicos que mais energia consome. Os invertebrados bentônicos marinhos têm de alocar reservas energéticas suficientes durante a reprodução para garantir que algumas das larvas produzidas possam sobreviver e realizar a metamorfose num habitat adequado para o seu crescimento como juvenil até atingir a maturidade sexual, sendo assim recrutadas para as populações adultas (Thorson 1950). Na maioria dos invertebrados marinhos, o investimento maternal para a geração seguinte é normalmente avaliado através da determinação do perfil bioquímico/energético dos oócitos. Uma proporção significativa do metabolismo lipídico das fêmeas está destinada à provisão dos oócitos, alocando lípidos que irão desempenhar um papel chave no desenvolvimento embrionário. Em crustáceos decápodes, as fêmeas podem transferir para os oócitos até 60% das suas reservas lipídicas durante a oogénese (Herring 1973). Embora os oócitos apresentem na sua composição proteínas, hidratos de carbono e lípidos, que serão utilizados de forma diferenciada pelos embriões aquando do seu desenvolvimento, é este último grupo de nutrientes que abastecerá energeticamente a embriogénese (Jaeckle 1995). As reservas lipídicas das fêmeas dependem de forma direta da sua dieta e, conseqüentemente, o perfil lipídico exibido pelos embriões em desenvolvimento é significativamente influenciado pelo estado nutricional da mãe (Racotta et al. 2003, Smith et al. 2004, Calado et al. 2010). Além disso, o aprovisionamento maternal pode estar igualmente afetado pelas condições ambientais, atuando assim como fonte de variabilidade na descendência (Moran e McAlister 2009, Urzúa et al. 2011, Rotllant et al. 2014). As possibilidades de sobrevivência e reprodução de indivíduos com origens genéticas idênticas podem diferir drasticamente, devido à quantidade e qualidade dos recursos que tenham sido alocados pela mãe durante a oogénese (Marshall et al. 2008a). Do mesmo modo, a qualidade do investimento maternal nos oócitos, assim como as variações nas condições ambientais durante o desenvolvimento embrionário, pode afetar o desenvolvimento larvar e a sobrevivência da descendência (Giménez e Anger 2003). Mesmo após a eclosão, o aprovisionamento maternal aquando da oogénese pode afetar de forma determinante a sobrevivência larvar. A título de exemplo poderá ser referida a relevância do contributo maternal para a pigmentação apresentada pelas larvas aquando da eclosão. A ausência de pigmentação em larvas recém-eclodidas tem sido considerada como uma adaptação para fazer face à pressão de predadores pelágicos (Anger 2001), mas, por outro lado, a pigmentação larvar pode contribuir igualmente para a camuflagem das larvas no ambiente pelágico. Durante a oogénese, as fêmeas transferem os carotenóides obtidos através da sua dieta para os oócitos (Ghidalia 1985). Desta forma, uma dieta com uma maior incidência de herbivoria, conseqüentemente rica em carotenóides, pode dar origem a larvas muito conspícuas (larvas avermelhadas) e portanto mais vulneráveis à predação. Por outro lado, uma dieta com maior predominância de carnivoria dará origem a larvas com uma coloração mais críptica (larvas verde-amareladas) (Christy 2011).

Muitos invertebrados bentônicos marinhos incubam os embriões em estruturas mais ou menos especializadas. Estas espécies exibem uma forma de cuidado parental que inclui a proteção de embriões dos predadores e a promoção de condições ambientais locais que favoreçam o desenvolvimento embrionário. O elevado nível de compactação apresentado por algumas destas espécies nas suas massas de embriões pode limitar a disponibilidade de oxigénio no centro da mesma (Fernández et al. 2003). Estas condições sub-ótimas podem alterar o desenvolvimento embrionário e afetar negativamente as vias

metabólicas durante a embriogénese (Lardies e Fernández 2002). Certas espécies, como os caranguejos braquiúros, exibem um comportamento específico para fornecer oxigénio aos embriões (e.g., batimento abdominal) (Fernández e Brante 2003). As fêmeas ovígeras modificam o seu comportamento durante o período de incubação, incrementando os movimentos abdominais, correspondendo estes a um aumento no suprimento de oxigénio durante os estados finais da embriogénese (Baeza e Fernández 2002). Este cuidado parental envolve um custo energético para as fêmeas ovígeras (Fernández e Brante 2003), devendo assim a seleção natural favorecer as fêmeas que atinjam o equilíbrio entre o investimento maternal e a qualidade da sua descendência.

3. Fenótipo e dispersão larvar

As condições ambientais a que as fêmeas estão sujeitas podem condicionar a plasticidade fenotípica da sua descendência. Marshall e Uller (2007) sugeriram que as mães podem modificar o fenótipo da sua prole quando o ambiente maternal é um bom indicador do ambiente que será experienciado pela sua descendência. Neste sentido, o ambiente da fêmea pode desempenhar um papel chave na tolerância exibida por certos embriões de invertebrados bentónicos marinhos perante certas condições abióticas desfavoráveis (e.g., mudanças na salinidade) (Renborg et al. 2014). Por outro lado, o ambiente das fêmeas pode igualmente influenciar a capacidade de dispersão da sua descendência. As fêmeas podem determinar o ambiente no qual os embriões se desenvolvem e/ou o ambiente no qual as larvas serão libertadas, reduzindo assim os efeitos negativos que condições abióticas sub-ótimas possam ter na sua descendência. Por este motivo, na maioria dos invertebrados marinhos, a eclosão das larvas não ocorre de forma temporal ou espacialmente aleatória. Este processo está sincronizado sazonal ou anualmente com diferentes processos cíclicos que ocorrem no ambiente (e.g., marés, fases lunares, estações do ano) para favorecer a sobrevivência larvar (Morgan 1995b, Zeng e Naylor 1997, Morgan et al. 2011). Nos ambientes estuarinos, certas espécies como os crustáceos decápodes, mantêm uma estratégia de exportação larvar. As suas larvas são transportadas para fora do habitat parental, desenvolvendo-se nas áreas marinhas costeiras e regressando ao habitat dos adultos, apenas aquando da última fase larvar (Strathmann 1982). Desta forma, as larvas exercem movimentos verticais dentro da coluna de água para aproveitar as correntes provocadas pelas marés e serem transportadas para longe do habitat parental ou reinviadirem habitats dos adultos (Anger 2001, Queiroga et al. 2006).

Em termos gerais, de um ponto de vista nutricional, as larvas podem ser divididas em planctotróficas e lecitotróficas, embora existam situações intermédias. As primeiras necessitam de uma fonte de alimento exógena, normalmente obtida a partir de organismos presentes no plâncton, para completar o seu desenvolvimento larvar e realizar a metamorfose. Por outro lado, as larvas lecitotróficas não necessitam de uma fonte de alimentação exógena, dependendo o seu desenvolvimento do catabolismo² de reservas internas alocadas pelas fêmeas durante a oogénese. Este último modo de desenvolvimento larvar é considerado como uma adaptação a ambientes nutricionalmente pobres ou imprevisíveis (Anger 2001). Da perspetiva do investimento maternal, as larvas planctotróficas são energeticamente menos dispendiosas de produzir (Jaeckle 1995). No entanto, tendo em consideração que o seu desenvolvimento demora mais

² Catabolismo é a componente do metabolismo que processa moléculas complexas e as transforma em moléculas mais simples, para posteriormente serem assimiladas pelo organismo como fonte de energia e/ou para fins estruturais. Anabolismo é a componente do metabolismo que conduz à síntese de moléculas complexas a partir de moléculas mais simples.

tempo, a probabilidade de sobrevivência é também menor (Thorson 1950, Vaughn e Allen 2010). Durante o processo de desenvolvimento no plâncton, as larvas são submetidas a fatores bióticos e abióticos que podem conduzir à sua morte (e.g., ser predada por outro organismo, transportada para lugares onde a sua probabilidade de assentamento seja reduzida), impedindo que estas lavas possam contribuir de forma efetiva para o crescimento das populações. Embora o estado nutricional das larvas planctotróficas não dependa exclusivamente da mãe, o tamanho da descendência no momento da eclosão poderá estar relacionado com o investimento maternal (Smith e Fretwell 1974). O tamanho das larvas condiciona a sua sobrevivência e o acesso destas a diferentes fontes de alimento (Anger 1987, Strathmann 1987), sendo comum as larvas mais pequenas apresentarem uma maior vulnerabilidade a cenários tróficos menos favoráveis (Morgan 1995a, Marshall et al. 2003). Neste sentido, Marshall et al. (2008b) defendem que num ambiente imprevisível, a seleção deve favorecer as mães que produzem uma descendência com uma maior variabilidade fenotípica, enquanto que em ambientes estáveis, as mães devem apostar num fenótipo específico. Concretamente, em invertebrados bentônicos marinhos caracterizados por ciclos de vida complexos e bifásicos, as mães podem não ser capazes de “prever” com precisão o ambiente da descendência (Marshall e Keough 2006). Portanto, se as mães não podem “prever” o habitat da sua descendência, a sua história evolutiva deverá favorecer as fêmeas que produzam uma descendência com maior variabilidade fenotípica (e.g., larvas com diferentes tamanhos) (McGinley et al. 1987).

CONCLUSÃO

Os efeitos maternos atuam transversalmente no ciclo de vida dos invertebrados bentônicos marinhos. Embora seja difícil por vezes dissociar efeitos ambientais e tróficos de efeitos maternos, estes têm uma forte influência no fenótipo da descendência e no seu desempenho durante o processo de desenvolvimento larvar e também após a metamorfose. Durante o processo reprodutivo, a mãe aloca as reservas energéticas que não só vão permitir o desenvolvimento da sua descendência aquando da embriogénese e/ou vida larvar, mas também um fenótipo que pode condicionar as etapas seguintes do seu ciclo de vida após a metamorfose. Esta variabilidade fenotípica, consequência da experiência maternal, vai interatuar com o ambiente no qual a sua descendência se irá desenvolver e deste modo condicionar a dinâmica das populações destes invertebrados.

agradecimentos • Os autores querem agradecer à Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) pela atribuição da bolsa de Doutoramento a Felisa Rey (SFRH/BD/62594/2009), através dos fundos atribuídos pelo Quadro de Referência Estratégico Nacional – Programa Operacional Potencial Humano (QREN-POPH, Tipo 4.1), co-financiados pelo Fundo Social Europeu e por fundos nacionais do Ministério de Educação e Ciência (MEC). O presente estudo foi financiado pelo Fundo Europeu de Desenvolvimento Regional (FEDER) no âmbito do Programa Operacional Factores de Competitividade (COMPETE) e por fundos nacionais pela FCT no âmbito do projeto de investigação NO RESET PTDC/BIA-BIC/116871/2010.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen RM, Buckley YM, Marshall DJ (2008). Offspring size plasticity in response to intraspecific competition: An adaptive maternal effect across life-history stages. *American Naturalist*, 171:225–237.
- Allen RM, Krug PJ, Marshall DJ (2009). Larval size in *Elysia stylifera* is determined by extra-embryonic provisioning but not egg size. *Marine Ecology Progress Series* 389:127–137.
- Anger K (1987). The D_0 threshold: a critical point in the larval development of decapod crustacean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 8:15–30.
- Anger K (2001). The biology of decapod crustacean larvae. A.A. Balkema, Lisse, 419 pp.
- Baeza JA, Fernández M (2002). Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): the relationship between female behaviour, embryo oxygen consumption and the cost of brooding. *Functional Ecology* 16:241–251.
- Bayne BL, Gabbott PA, Widdows J (1975). Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55:675–689.
- Bernardo J (1996). The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: Patterns, models, quality of evidence and interpretations. *American Zoologist* 36:216–236.
- Bertram DF, Strathmann RR (1998). Effects of maternal and larval nutrition on growth and form of planktotrophic larvae. *Ecology* 79:315–327.
- Calado R, Leal MC (2015). Trophic ecology of benthic marine invertebrates with bi-phasic life cycles – what are we still missing? *Advances in Marine Biology* 71:1–70.
- Calado R, Pimentel T, Cleary DFR, Dionísio G, Nunes C, Silva TL da, Dinis MT, Reis A (2010). Providing a common diet to different marine decapods does not standardize the fatty acid profiles of their larvae: a warning sign for experimentation using invertebrate larvae produced in captivity. *Marine Biology* 157:2427–2434.
- Christy JH (2011). Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: patterns, adaptive significance and control. *Integrative and Comparative Biology* 51:62–72.
- Cowen RK, Sponaugle S (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1:443–466.
- Fernández M, Brante A (2003). Brood care in Brachyuran crabs: the effect of oxygen provision on reproductive costs. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:157–168.
- Fernández M, Ruiz-Tagle N, Cifuentes S, Pörtner H-O, Arntz W (2003). Oxygen-dependent asynchrony of embryonic development in embryo masses of brachyuran crabs. *Marine Biology* 142:559–565.
- Gardner C (1997). Effect of size on reproductive output of giant crabs *Pseudocarcinus gigas* (Lamarck): Oziidae. *Marine and Freshwater Research* 48:581–587.
- Ghidalia W (1985). Structural and biological aspects of pigments. In: Bliss DE, Mantel LH (eds) The biology of crustacea: integuments, pigments and hormonal processes. Academic Press, Orlando, Florida, pp. 301–394.
- Giménez L (2006). Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapod crustaceans. *Integrative and Comparative Biology* 46:615–22.
- Giménez L (2010). Relationships between habitat conditions, larval traits, and juvenile performance in a marine invertebrate. *Ecology* 91:1401–1413.
- Giménez L, Anger K (2003). Larval performance in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, is a consequence of both larval and embryonic experience. *Marine Ecology Progress Series* 249:251–264.
- Guisande C, Harris R (1995). Effect of total organic content of eggs on hatching success and naupliar survival in the copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnology and Oceanography* 40:476–482.
- Guisande C, Sánchez J, Maneiro I, Miranda A (1996). Trade-off between offspring number and offspring size in the marine copepod *Euterpina acutifrons* at different food concentrations. *Marine Ecology Progress Series* 143:37–44.
- Herring P (1973). Depth distribution of the carotenoid pigments and lipids of some oceanic animals. 2. Decapod crustaceans. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 53:539–562.
- Ito K (1997). Egg size and -number variations related to maternal size and age, and the relationship between egg size and larval characteristics in an annual marine gastropod, *Halio japonica* (Opisthobranchia; Cephalaspidea). *Marine Ecology Progress Series* 152:187–195.
- Jaeckle WB (1995). Variation in the size, energy content, and biochemical composition of invertebrates eggs: correlates to the mode of larval development. In: McEdward LR (ed) Ecology of Marine Invertebrate Larvae. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 49–78.
- Kindsvater HK, Alonzo SH (2014). Females allocate differentially to offspring size and number in response to male effects on female and offspring fitness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281:20131981.

- Koopman HN, Siders ZA (2013). Variation in egg quality in blue crabs, *Callinectes sapidus*, from North Carolina: does female size matter? *Journal of Crustacean Biology* 33:481–487.
- Lacey ER (1998). What is an adaptive environmentally induced parental effect? In: Mousseau TA, Fox CW (eds) *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 54–66.
- Lardies MA, Fernández M (2002). Effect of oxygen availability in determining clutch size in *Acanthina monodon*. *Marine Ecology Progress Series* 230:139–146.
- Marshall, DJ (2008). Transgenerational plasticity in the sea: Context-dependent maternal effects across the life history. *Ecology*, 89:418–427.
- Marshall DJ, Allen RM, Crean AJ (2008a). The ecological and evolutionary importance of maternal effects in the sea. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 46:203–250.
- Marshall DJ, Bolton TF, Keough MJ (2003). Offspring size affects the post-metamorphic performance of a colonial marine invertebrate. *Ecology* 84:3131–3137.
- Marshall DJ, Bonduriansky R, Bussiere LF (2008b). Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments. *Ecology* 89:2506–2517.
- Marshall DJ, Keough MJ (2006). Complex life cycles and offspring provisioning in marine invertebrates. *Integrative and Comparative Biology* 46:643–651.
- Marshall DJ, Morgan SG (2011). Ecological and evolutionary consequences of linked life-history stages in the sea. *Current Biology* 21:R718–R725.
- Marshall DJ, Uller T (2007). When is a maternal effect adaptive? *Oikos* 116:1957–1963.
- McGinley MA, Temme DH, Geber MA (1987) Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *The American Naturalist* 130:370–398.
- Moksnes P-O, Heck KL (2006). Relative importance of habitat selection and predation for the distribution of blue crab megalopae and young juveniles. *Marine Ecology Progress Series* 308:165–181.
- Moland E, Olsen E, Stenseth N (2010). Maternal influences on offspring size variation and viability in wild European lobster *Homarus gammarus*. *Marine Ecology Progress Series* 400:165–173.
- Moran AL, McAlister JS (2009). Egg size as a life history character of marine invertebrates: Is it all it's cracked up to be? *Biological Bulletin* 216:226–242.
- Morgan SG (1995a). Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. In: McEdward LR (ed) *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 279–321.
- Morgan SG (1995b). The timing of larval release. In: McEdward LR (ed) *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 157–191.
- Morgan S, White J, McAfee S, Gaines S, Schmitt R (2011). Weak synchrony in the timing of larval release in upwelling regimes. *Marine Ecology Progress Series* 425:103–112.
- Mousseau TA, Fox CW (1998). *Maternal effects as adaptations*. Oxford, Oxford University Press, 375 p.
- Pechenik JA (2006). Larval experience and latent effects - metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology* 46:323–333.
- Pineda J, Hare JA, Sponaugle S (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20:22–39.
- Queiroga H, Almeida M, Alpuim T, Flores A, Francisco S, González-Gordillo I, Miranda A, Silva I, Paula J (2006). Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series* 307:21–36.
- Queiroga H, Blanton J (2005). Interactions between behavior and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. In: *Advances in Marine Biology*, Vol 47. pp. 107–214.
- Racotta IS, Palacios E, Ibarra AM (2003). Shrimp larval quality in relation to broodstock condition. *Aquaculture* 227:107–130.
- Ramirez Llodra, E (2002). Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 43:87–170.
- Renborg E, Johannesson K, Havenhand J (2014). Variable salinity tolerance in ascidian larvae is primarily a plastic response to the parental environment. *Evolutionary Ecology* 28:561–572.
- Ritchie H, Marshall DJ (2013). Fertilisation is not a new beginning: sperm environment affects offspring developmental success. *The Journal of Experimental Biology* 216:3104–3109.

- Rotllant G, Simeó CG, Guerao G, Sastre M, Cleary DFR, Calado R, Estévez A (2014). Interannual variability in the biochemical composition of newly hatched larvae of the spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda, Majidae). *Marine Ecology* 35:298–307.
- Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003). Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications* 13:S159–S169.
- Siegel D, Mitarai S, Costello C, Gaines S, Kendall B, Warner R, Winters K (2008). The stochastic nature of larval connectivity among nearshore marine populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:8974–8979.
- Smith CC, Fretwell SD (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist* 108:499–506.
- Smith GG, Ritar AJ, Johnston D, Dunstan GA (2004). Influence of diet on broodstock lipid and fatty acid composition and larval competency in the spiny lobster, *Jasus edwardsii*. *Aquaculture* 233:451–475.
- Steer M, Moltschaniwskyj N, Nichols D, Miller M (2004). The role of temperature and maternal ration in embryo survival: using the dumpling squid *Euprymna tasmanica* as a model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 307:73–89.
- Strathmann RR (1982). Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: Kennedy V (ed) *Estuarine Comparisons*. Academic Press, pp. 521–535.
- Strathmann R (1987). Larval feeding. In: Giese AC, Pearse JS, Pearse VB (eds) *Reproduction of Marine Invertebrates*. Blackwell Scientific, Palo Alto and The Boxwood Press, Pacific Grove, CA, pp. 465–550.
- Strathmann R (1996). Are planktonic larvae of marine benthic invertebrates too scarce to compete within species? *Oceanologica Acta* 19:399–407.
- Swiney KM, Eckert GL, Kruse GH (2013). Does maternal size affect red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, embryo and larval quality? *Journal of Crustacean Biology* 33:470–480.
- Thorrold SR (2006). Ocean Ecology: Don't fence me in. *Current Biology* 16:R638–R640.
- Thorson G (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 25:1–45.
- Uller T (2008). Developmental plasticity and the evolution of parental effects. *Trends in Ecology & Evolution* 23:432–438.
- Urzúa Á, Paschke K, Gebauer P, Anger K (2011). Seasonal and interannual variations in size, biomass and chemical composition of the eggs of North Sea shrimp, *Crangon crangon* (Decapoda: Caridea). *Marine Biology* 159:583–599.
- Vaughn D, Allen JD (2010). The peril of the plankton. *Integrative and Comparative Biology* 50:552–570.
- Zeng CS, Naylor E (1997). Rhythms of larval release in the shore crab *Carcinus maenas* (Decapoda: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77:451–461.