Este exemplar corresponde à redação final da
tese defendida pela candidata Maria Cecília
Guerrazzi e aprovada pela comissão julgadora
Campinas, 19 de março de 1991

Guerrazzi

MARIA CECILIA GUERRAZZI

GUERRAZZI

nt

slat

Influência de fatores abióticos na distribuição de duas
espécies de gastrópodos herbívoros na região entre-
marés, na Estação Ecológica de Juréia-Itatins, SP.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia, da Universidade Estadual de
Campinas, como requisito parcial para a
obtenção do Grau de Mestre em Ciências
Biológicas (Ecologia).

Ecologia

Orientador: Dr. Luiz Francisco L. Duarte

nt

G937i

1991

13676/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

20/9/05307

Dedico este trabalho a
meus pais, a meus irmãos
e amigos em
reconhecimento ao apoio e
estímulo.

Ao Jader pelo estímulo
constante, entre tantas
outras coisas...

A minha avó Amélia, in
memoriam.

Agradecimentos

Sem a colaboração direta ou indireta de algumas pessoas este trabalho não poderia ter sido realizado. Gostaria de agradecer especialmente as seguintes:

Prof. Dr. Pierre Montouchet, in memoriam, pela orientação de programa da tese, pela confiança e apoio durante os anos em que convivemos, com e sem discussões.

Profa. Dra. A. Cecília Z. Amaral, Profa. Dra. Eloisa H. Morgado do Amaral, Profa. Dra. Fosca P. Leite, do Depto. de Zoologia e Prof. Dr. Sérgio Reis Furtado, do Depto. de Parasitologia da Unicamp, pelas valiosas sugestões e discussão durante o exame prévio.

Prof. Dr. Eurico Cabral de Oliveira Filho, do Instituto de Biociências da USP, pela identificação das algas e pela atenção.

Profa. Dra. Gabriela Stangenhau, do Instituto de Matemática e Ciências da Computação (IMECC), pelas análises estatísticas e discussão dos resultados.

Prof. Dr. Luiz Francisco L. Duarte por ter me apresentado a Estação Ecológica de Juréia-Itatins e os herbívoros. Por ser meu orientador e grande amigo, sempre presente durante os trabalhos de campo, aventuras, "sufocos" e "grandes papos" nas horas de folga, à luz de velas, no alojamento.

Prof. Dr. W. W. Benson por ter trazido a "heavy ecology" para a Unicamp.

Sr. João, do Depto. de Zoologia da Unicamp, pela arte na confecção da parcela e das pranchas de PVC.

A todos os funcionários do Dept. de Zoologia da Unicamp pela amizade, carinho e apoio em todos esses anos de convivência.

Elaine e Jölt pela ajuda, criação e confecção das gaiolas experimentais que apesar de não terem funcionado ficaram lindas.

Carlinhos e Ana por sempre facilitarem nosso acesso à Estação, pelo apoio e amizade constantes. Ao Malvino e especialmente ao Valdir pela indispensável ajuda e muita "força" durante os experimentos desenvolvidos no costão e pela amizade.

Ao Paschoalino pela amizade e "quebras de galho".

A todo o pessoal da Estação pela consideração e grande ajuda em todos os momentos e especialmente ao Malvino e Dalva por serem meus "anjos da guarda" ao longo do trabalho de campo.

Agradação ao Sr. Artulino e à dona Cristina por existirem.

Rosa, Paulo Moutinho e Cláudia, Marcos Holler, Helô e Serginho pelas horas agradáveis de convivência e companheirismo na E. E. de Juréia-Itatins.

Aos amigos Little Martho, Evandro, Maricy, Xuxú, Rosana Lú, Marcelo Gordo, Pira e Helô pelos inesquecíveis aventuras e momentos de escravidão e terror durante os trabalhos no costão e valiosos papos.

Ao Tri pela preciosa e fundamental ajuda com os programas do PC e por me apresentar um computador.

Ao Flávio, querido amigo, pela força constante e longas noites em frente ao computador, batalhando com a terrível estatística e pela amizade que tanto estimo.

Aos queridos amigos Márcio Zikan, Tri, Cláudia Dansa (mãe), Marquinho, Martho, Mary, Clau Casanova, Zé Trigo, Evandro, Fú, Dani, Justino, Dulce e Sú pelos papos, lamentações, discussões e idéias revolucionárias durante a hora do cafezinho ou nos antigos finais de tarde, nas cervejadas.

Ao Xuxú pela amizade, carinho, brigas e muitas noites de papos ecológicos ou não durante os anos em que dividimos a 177 fundos.

A Mary por estar sempre presente nos momentos importantes da minha vida, por todas as barras e alegrias que passamos juntas, pela ajuda no campo e principalmente pela amizade constante e indispensável.

A "Fundação Armando Guerrazzi de Apoio à Pesquisa" pela constante e fundamental ajuda financeira após o término da bolsa.

Aos meus irmãos, Fábio e Luiz por serem meus amigos em todas as horas e os melhores irmãos que eu poderia ter.

Aos meus irmãos de coração, Fernando, Vera e Verônica por sempre estarem juntos comigo nos momentos alegres ou depressivos e por existirem em minha vida, pois sem eles certamente eu não seria tão feliz.

A minha família, meus pais e queridas tias que sempre me apoiaram em todos os momentos e acreditaram em mim.

Ao Jader, grande amigo e companheiro por ter me "aguentado" com tanta paciência e carinho, nos momentos difíceis e de fraqueza.

E a todos os amigos que participaram da minha vida durante esses anos e que de alguma forma interferiram na

realização deste trabalho.

A FAPESP pela ajuda de custo na compra de material utilizado em determinada fase da tese.

A CAFES-SEMA e ao CNPQ pelo apoio financeiro.

A SEMA e ao IBAMA pela autorização de entrada e estadia na Estação Ecológica de Juréia-Itatins.

Conteúdo

Resumo	i
Abstract	ii
1. Introdução	1
2. Area de Estudo	7
2.1. Aspectos Politicos	7
2.2. Caracterização do Ambiente	9
2.3. O Costão Rochoso	10
3. Espécies Estudadas	13
4. Material e Métodos	16
4.1. Distribuição das Espécies	16
4.1.1. Distribuição das Espécies Sésseis	16
4.1.2. Estimativa de Tamanho, Abundância e Distribuição dos Gastrópodos	18
4.2. Variação de Salinidade no Gradiente Estuarino (Horizontal)	19
4.3. Tolerância à Variação de Salinidade	20
4.4. Tolerância à Dessecação	21
4.5. Análises Estatísticas.....	22
4.5.1. Distribuição das Espécies ao longo do ano e nos Gradientes Estuarino e Vertical	22
4.5.2. Tolerância à Variação de Salinidade	24
4.5.3. Tolerância à Dessecação	26
5. Resultados	29
5.1. Distribuição das Espécies	29

5.1.1. Distribuição das Espécies Sésseis	29
5.1.2. Distribuição dos Gastrópodos	33
5.1.3. Distribuição de <u>A. subrugosa</u> em classes de tamanho.	36
5.2. Padrões Populacionais	53
5.2.1. <u>Acmaea subrugosa</u>	53
5.2.2. <u>Fissurella clenchi</u>	60
5.3. Variação de Salinidade e Temperatura no Gradiente Estuarino	67
5.4. Tolerância à Variação de Salinidade	72
5.5. Tolerância à Dessecação	76
6. Discussão	78
6.1. Padrões de Distribuição dos Herbívoros e sua relação com Salinidade	78
6.2. Padrões de Distribuição dos Herbívoros e sua relação com Dessecação	83
6.3. Padrões Populacionais	91
7. Conclusões	97
8. Literatura Citada	99
9. Apêndice	111

Resumo

Fatores físicos são reconhecidamente importantes como limitantes para a distribuição de espécies em mesolitoral de costões rochosos.

Este trabalho investigou a importância da variação de salinidade e da dessecação na distribuição de duas espécies de gastrópodos herbívoros Acmaea subrugosa e Fissurella clenchi no estuário do Rio Verde, na Estação Ecológica de Juréia-Itatins. Examinou-se também a influência destes fatores na distribuição das classes etárias desses moluscos ao longo dos gradientes estuarino (de salinidade) e vertical (de dessecação) e as possíveis interações intra e interespecíficas das populações.

Os testes de tolerância à dessecação e à variação de salinidade mostraram que F. clenchi é menos resistente a esses fatores, provavelmente devido à sua conformação morfológica, o que parece limitar esta espécie ao mesolitoral inferior. Acmaea subrugosa apresenta uma ampla distribuição ao longo dos dois gradientes. Indivíduos de Acmaea com tamanhos diferentes ocupam diferentes locais do mesolitoral. Nas áreas marginais de sua distribuição, na foz do rio e no mesolitoral superior, houve uma maior concentração de indivíduos grandes (> 5.0 mm de comprimento), enquanto nas áreas centrais, distantes da foz e no mesolitoral inferior, a maioria dos indivíduos eram de pequeno porte (<5.0 mm de comprimento). Estes padrões de distribuição são discutidos e relacionados às adaptações dos herbívoros e a possíveis interações competitivas intra e interespecíficas.

Abstract

Physical factors are recognized as limitants for the distribution of species inhabiting intertidal rocky shores.

This survey investigated the importance of the variation of salinity and desiccation on the distribution of two species of herbivorous gastropods Acmaea subrugosa and Fissurella clenchi at the Rio Verde estuary, in the Juréia-Itatins Ecological Station, southeastern Brazil. The influence of these factors on the distribution of age classes along the estuarine and desiccation gradients as well as possible intra and interespecific interactions were also investigated.

Tests on tolerance to desiccation and salinity variation showed that probably due to its morphological configuration, F. clenchi was less resistant to these factors, which seem to limit the occurrence of Fissurella to the low intertidal zone.

Acmaea subrugosa showed a wide distribution along both gradients with distinct patterns of spatial distribution associated with age classes. In the marginal areas of its distribution, at the mouth of the river and at the high intertidal zones, there was a higher concentration of the biggest individuals (more than 5.0 mm of length), while in the central areas, away from the mouth of the river and at the low intertidal zone, the majority of the individuals belonged to smaller classes

(less than 5.0 mm of length). These distributional patterns are discussed in relation to the herbivores adaptations and to a possible intra and interespecific competitive interactions.

1. INTRODUÇÃO

O interesse em entender de que forma comunidades e populações naturais se organizam ao longo de gradientes, e como respondem às variações de fatores físicos e biológicos, tem levado vários pesquisadores, com base em observações, experimentações no campo e em laboratório, a formularem teorias que tragam uma maior compreensão destes fenômenos regulatórios (Levinton, 1982).

A região de mesolitoral, em costão rochoso, é um excelente lugar para o desenvolvimento deste tipo de estudo. Variações ambientais ao longo de poucos metros verticais, da franja de infralitoral ao mesolitoral superior, equivalem a variações que ocorrem em grandes distâncias em algumas áreas terrestres (Sutherland, 1970).

Desta forma, muitos trabalhos têm se concentrado em avaliar que condições do ambiente físico seriam mais importantes como fatores limitantes para determinar a divisão espacial do mesolitoral por grupos de animais, sésseis ou não, de acordo com suas amplitudes de tolerância. Vários aspectos são analisados, considerando desde respostas puramente fisiológicas até adaptações morfológicas e comportamentais (Broekhuysen, 1940; Connell, 1972). Entre os fatores que têm recebido maior atenção estão a temperatura (Allanson, 1958; Wolcott, 1973; Bannister, 1974), dessecação (Barnes & Barnes, 1957; Brown, 1960; Frank, 1965; Davies, 1969; Haven, 1973), salinidade (Broekhuysen, 1940;

Arnold, 1957; 1972; Castagna & Chanley, 1973; Zuim & Mendes, 1980; Sundell, 1985) e ação de ondas (Branch, 1975a; Raffaelli, 1978).

Toda a comunidade de mesolitoral está sujeita a esses fatores que podem ser estressantes sob certas condições e seus efeitos, potencializados quando interligados, tornam-se mais difíceis de serem identificados sob condições de campo.

A despeito disso, várias espécies de gastrópodos herbívoros têm sido objeto de estudos realizados no campo e em laboratório, associando suas adaptações fisiológicas a fatores físicos e aos padrões de distribuição das espécies. Com isto, tem sido possível estabelecer relações entre adaptações e interações biológicas, como competição e predação, dentro e entre populações que coexistem numa mesma região e dividem os recursos disponíveis (Branch, 1981).

Herbívoros têm sido especialmente estudados em mesolitoral de costão rochoso devido principalmente a suas abundâncias e amplas distribuições (Sutherland, 1970; Wolcott, 1973; Branch, 1981), por terem movimentação lenta, representando um grande número de espécies com contingentes populacionais relativamente grandes, e por desempenharem importante papel no processo de sucessão em costões rochosos (Lubchenco & Gaines, 1981; Hawkins & Hartnoll, 1983; Jara & Moreno, 1984). Além disso, esta região do costão é de acesso relativamente fácil durante os períodos de maré baixa, permitindo observações diretas sem uso de equipamentos sofisticados ou despendiosos.

Connell (1972) em estudos sobre interações de comunidades de costão rochoso, estabeleceu que fatores físicos são responsáveis pelos limites superiores de distribuição dos organismos (gradiente vertical) e que interações biológicas, como competição e predação, determinam os limites inferiores.

Frank (1965), Haven (1971), Branch (1975b) e Choat (1977), estudando os efeitos da dessecação sobre o comportamento de gastrópodos herbívoros, observaram pequenos movimentos para cima por um período maior que o normal, durante tempestades que mantinham o costão úmido e para baixo durante dias muito quentes, podendo haver abandono de locais escolhidos na rocha ("homing") para se esconderem em fendas e locais mais abrigados da insolação direta. Este comportamento de "homing" (volta a um mesmo ponto da rocha, "lar") é bem conhecido em gastrópodos herbívoros e também considerado como meio de minimizar os efeitos da dessecação (Cook et al., 1969; Branch, 1971, 1975b; Underwood, 1977; Creese, 1980b; Jaskow, 1990). Outras adaptações observadas contra as adversidades dos fatores físicos são: alteração dos ritmos de atividade (Cook & Cook, 1978), conformação morfológica (Bannister, 1974; Hoyaux et al., 1976), adesão e produção de muco (Grenon & Walker, 1980; Connor, 1986) e territorialidade (Branch, 1975b).

Poucas espécies também estão adaptadas ou possuem amplos limites de tolerância para sobreviverem em ambientes estuarinos onde a variação de salinidade e a turbidez da água são grandes, restringindo sua distribuição no gradiente horizontal. Segundo Simpson (1976) e Wolcott (1973) a sedimentação, bem mais

que a variação de salinidade, é a principal causa da pouca abundância de gastrópodos herbívoros em estuários e/ou em poças temporárias de maré. Para outros autores hiper e hiposalinidades são importantes fatores que diminuem o número de espécies e a abundância de populações, uma vez que estas condições não são comuns no mar (Arnold, 1957; Allanson, 1958; Gunter, 1961; Segal & Dehnel, 1962; Arnold, 1972).

Outros enfoques salientam as adaptações em populações de gastrópodos herbívoros ao estresse ambiental, considerando padrões de atividade e variações de tamanho, ocorrência em microhabitats e comportamentos específicos durante as marés baixas (Vermeij, 1972; Creese, 1980b). Garrity (1984) estudou estes aspectos em 10 espécies de gastrópodos na costa do Pacífico no Panamá, região tropical, constatando que todas ocorriam em microhabitats que serviam como refúgio durante as marés baixas e altas, além de comportamentos específicos relacionados aos limitados períodos de atividade. Sutherland (1970) estudando a dinâmica de populações de Acmaea scabra distribuídas no mesolitoral superior e inferior, encontrou diferenças comportamentais ligadas a forrageamento, gradientes de tamanho e mortalidade, relacionadas com sua ocorrência em ambientes marginais e centrais da distribuição destas populações.

Para gastrópodos herbívoros o espaço disponível em qualquer nível do costão rochoso pode oferecer um lugar para viver: se alimentar e desempenhar outras atividades. No entanto, o fato de a quantidade de alimento ser inversamente proporcional à distância da linha da água, pode fazer com que haja

sobreposição de nicho (Levinton, 1982) e competição entre populações se estas têm necessidades semelhantes (Black, 1979; Quinn & Ryan, 1989). O suprimento de materiais e energia adquiridos através de alimentos são fatores fundamentais para a garantia de sucesso reprodutivo e perpetuação dos genes (aptidão) ao longo de gerações, expressos através de aquisição somática e escolha de itens alimentares mais energéticos. Esta relação não é muito forte em herbívoros pois apesar de algumas algas serem muito ricas energeticamente, são pobres em nutrientes particulares, tornando necessária aos herbívoros uma dieta mais generalista (Hughes, 1986).

Estudos que realmente comprovem a existência de competição entre populações e/ou de exclusão competitiva devido à sobreposição na utilização de um determinado recurso são muito difíceis de serem realizados, principalmente, devido à dificuldade em se controlar todas as variáveis envolvidas e em se isolar os efeitos de cada uma sobre as populações, além de muitas evidências serem circunstanciais (Black, 1979). De fato, observações mais detalhadas de espécies potencialmente competidoras têm revelado que a existência de diferenças comportamentais possibilitam a coexistência de espécies e a partilha do recurso (Schoener, 1974), mesmo porque a aptidão depende da sobrevivência e algumas vezes é necessário reduzir o ganho energético relativo ao custo (Hughes, 1986). Experimentos de campo, envolvendo condições controladas e gaiolas de exclusão têm trazido bons resultados para explicar como a interação de espécies interfere em seus nichos realizados (Quinn & Ryan,

1989).

No Brasil há uma carência de estudos com quaisquer dos enfoques anteriormente citados, para acmeídeos e fissurelídeos. Há apenas alguns trabalhos sobre sistemática e anatomia desses grupos (Righi, 1963, 1965, 1966) e outro sobre aspectos do comportamento de "homing" e ritmos de atividade de A. subrugosa no litoral norte do Estado de São Paulo (Jaskow, 1990).

O presente estudo tem por objetivo analisar os padrões de distribuição ao longo do ano e nos gradientes estuarino (de salinidade) e vertical (de dessecação) de duas espécies de gastrópodos herbívoros, Acmaea subrugosa Orbigny, 1846 e Fissurella clenchi Farfante, 1943, no mesolitoral do costão rochoso da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia-Itatins. Também serão analisados aspectos referentes à variação de tamanho dos indivíduos da população de A. subrugosa com relação à sua distribuição nesses gradientes e quando em interação com F. clenchi.

2. AREA DE ESTUDO

2.1. Aspectos Políticos

A Estação Ecológica de Juréia-Itatins (24°18' - 24°36' S e 47°00' - 47°30' W) localiza-se no litoral sul do Estado de São Paulo (Fig.1). Com 79.200 ha é uma das últimas áreas no Estado a preservar, ainda intactos, sistemas tão complexos e distintos como mata atlântica, restinga, manguezal, campo de altitude, estuário, praia arenosa e costão rochoso.

A Estação representa uma sobreposição de diversas áreas de preservação, sendo uma federal e outras estaduais. A estação federal, com aproximadamente 20.000 ha, foi criada para cumprir as exigências do decreto nº 84973 de 29 de julho de 1980 que instituiu a co-localização de estações ecológicas e de usinas nucleares. Estas usinas deveriam ser instaladas no Morro do Grajaúna mas o projeto foi abandonado, entre outros motivos, devido a uma falha geológica na região.

Com o cancelamento do projeto nuclear no litoral sul do Estado e com o decreto governamental de 20 de janeiro de 1986, a área inicial da E.E. da Juréia somaram-se mais 62.000 ha referentes à Serra do Itatins que representa uma relevante área florestal de mata atlântica e regiões de restinga anteriormente ocupadas pela Nuclebrás.

Fig.1 - Litoral do Estado de São Paulo com a localização da Estação Ecológica de Juréia-Itatins.

Paralelamente aos interesses de preservação da fauna e da flora houve a preocupação em se preservar o patrimônio étnico, histórico e cultural da região, representado pelos índios guarani dos grupos Nandeva e Mbyá e pelos caiçaras. A lei estadual de nº 5649 de 28 de abril de 1987 passou a separar as terras indígenas e outras da área da E.E.de Juréia-Itatins a qual ficou com 79.200 ha.

Apesar destes patrimônios estarem protegidos por tantas leis, incluindo o tombamento da Serra do Mar, em 1985, pelo Condephaat, ainda existem problemas fundiários de ocupação da área, devido à não desapropriação das terras dentro dos limites da Estação (Cortesão et al., 1989).

2.2. Caracterização do Ambiente

A região correspondente à Estação Ecológica faz parte de extensas formações quaternárias da Baixada do Ribeira, destacando-se um pontão rochoso (Ponta da Juréia) que avança para o mar, apresentando orientação predominantemente leste-oeste. Este pontão, juntamente com outros dois (Grajaúna e Una) representam afloramentos de rochas pré-cambrianas e cristalofilianas, sendo a Ponta da Juréia constituída de gnaisses e migmatitos. Para o interior essas rochas se estendem formando um amplo maciço que se encontra circundado pelas planícies do Rio Una do Prelado e Rio Verde a oeste, Rio Cacunduva ao norte e

Ribeirão do Grajaúna ao leste (Tarifa et al., 1983).

O clima é classificado como sub-quente, super úmido e sem estação seca, sendo a temperatura média local de 22.7° C com médias mínima de 18.6° C e máxima de 29.9° C. A pluviosidade na Estação é alta como em quase todo o litoral de São Paulo. Em 1983 foram medidos 4.170 mm de chuva enquanto que nos meses de fevereiro e março, que foram os mais chuvosos, mediu-se mais de 500 mm de chuva em cada um (Tarifa et al., 1983).

Diferentes particularidades geomorfológicas determinam o tipo de vegetação na Estação, caracterizando-se por restingas ao longo das praias, manguezais margeando os rios, floresta atlântica cobrindo as serras e campos de altitude em alguns maciços.

2.3. O costão rochoso

O costão rochoso estudado localiza-se na foz do Rio Verde, na margem direita da Praia do Rio Verde e está diretamente voltada para mar aberto, recebendo grande impacto de ondas (Fig.2).

Durante o ano e de acordo com as condições climáticas da região como índice pluviométrico, ventos, tempestades em alto mar e altas temperaturas, o curso do rio varia consideravelmente, interferindo diretamente na distribuição e na ocorrência dos organismos ao longo do gradiente estuarino.

Fig.2 - Localização da área de estudo no costão da Praia do Rio Verde (seta).

O costão rochoso está sujeito à forte arrebentação de ondas e ao impacto de toras de madeira trazidas por correntes principalmente durante tempestades em alto mar, sendo geralmente acessível somente durante as marés baixas. Na região próxima à desembocadura do Rio Verde há grande acúmulo de sedimento depositado pelo fluxo de marés, diminuindo progressivamente, nas áreas mais afastadas da foz.

O costão é formado por rochas graníticas de tamanho e inclinação variáveis, estendendo-se por aproximadamente 320 m até a ponta do maciço da Juréia. A parte acessível corresponde aos primeiros 220 m, sendo a porção restante formada por grandes blocos de pedra entre 3 a 8 m de altura.

Considerando-se o gradiente vertical, da franja de infralitoral até a região de respingos, limite superior de ocorrência dos organismos da comunidade, a largura do costão varia consideravelmente da região da foz em direção ao mar. Esta disformidade é um aspecto importante na colonização de espécies no costão devido à disponibilidade de espaço primário a ser potencialmente ocupado.

3. Espécies Estudadas

Acmaea subrugosa Orbigny, 1846 e Fissurella clenchi

Farfante, 1943 são gastrópodos marinhos herbívoros pertencentes à subclasse Prosobranchia e à ordem Archeogastropoda (Rios, 1975), que reúne as formas mais primitivas de moluscos de toda a classe Gastropoda. Estas espécies apresentam uma concha cônica secundariamente simétrica que, no caso de Fissurella possui um orifício em seu ápice através do qual o manto se projeta para formar um sifão e por onde a água sai após passar pela cavidade do manto (Barnes, 1984) (Fig.3).

Acmaea subrugosa pertence à família Acmaeidae e é amplamente distribuída na costa brasileira desde Alagoas até o sul do Rio Grande do Sul (Righi, 1966), tendo sido encontrados alguns representantes no Uruguai (Barattini, 1951). A espécie está restrita às regiões entremarés de costas rochosas, distribuindo-se da franja de infralitoral até o mesolitoral superior. Locomove-se lentamente na superfície da rocha, assim que a água do mar incide em sua concha, permanecendo em repouso, aderida firmemente ao substrato, quando totalmente submersa ou exposta ao meio, ou quando perturbada (Jaskow, 1990). Durante a locomoção, alimenta-se de microalgas que raspa da superfície da rocha com o auxílio da rádula e geralmente retorna para o mesmo lugar (instinto de lar), embora variações intraespecíficas tenham sido observadas (Righi, 1966). Apresenta tamanho médio de 18 mm de comprimento, sendo considerada sexualmente madura com 10 mm de

comprimento de concha. Os sexos são separados e a reprodução ocorre ao longo de todo o ano, com um pico por volta dos meses de agosto e setembro. A duração da fase larval e a longevidade dessa espécie são desconhecidas, mas sabe-se que a fecundação é externa sendo o material gamético lançado diretamente no mar (Righi, 1966).

Fissurella clenchi, uma das espécies mais comuns da família Fissurellidae na costa brasileira, distribui-se desde a Guiana Francesa até o litoral sul do Estado de São Paulo (Rios, 1975). Habita os costões rochosos na região entremarés, restringindo-se à franja do infralitoral ou a locais sombreados com bastante umidade devido ao perigo de dessecação aumentado pelo orifício apical (Righi, 1965). Apresenta tamanho médio em torno de 24 mm de comprimento de concha (Farfante, 1943), sexos separados e reprodução o ano todo, com picos populacionais em agosto e setembro, sendo a eliminação dos produtos gaméticos independente da presença do outro sexo (Righi, 1965). Sua alimentação baseia-se em microalgas e em algas curtas que raspa da superfície da rocha com a rádula, durante incursões alimentares nas vasantes e nas enchentes das marés, possuindo também comportamento de "retorno ao lar" com variações intraespecíficas. (Righi, 1965).

A

B

Fig.3 - Individuo adulto de Acmaea subrugosa (A) e de Fissurella clenchi (B).

4. MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho de campo foi realizado entre o período de setembro de 1986 a maio de 1988, contando com amostragens trimestrais em 11 transetos estabelecidos ao longo do gradiente estuarino, distantes 20 m um do outro. Estipulou-se que o transeto 1 corresponderia ao ponto da desembocadura do rio Verde e o transeto 11 estaria distante 200 metros de sua foz (Fig.4).

4.1. Distribuição das Espécies

4.1.1. Distribuição das Espécies Sésseis

Para determinação da porcentagem de cobertura dos organismos sésseis, na área do costão compreendida entre a franja de infralitoral e o mesolitoral superior, utilizou-se parcelas de 0.04 m² subdivididas em 121 quadrados menores, de modo a se formarem 100 pontos de intersecção equidistantes. Em cada um dos 11 transetos estabelecidos ao longo do gradiente estuarino, a partir da foz do rio, 10 parcelas foram lançadas aleatoriamente, sendo a 1ª sempre junto ao infralitoral e a 10ª no limite superior da ocorrência dos organismos sésseis da comunidade. A área de cobertura ocupada por cada espécie sésil foi determinada contando-se os indivíduos que coincidiam com os pontos de

Fig.4 - Altura média do costão baseada na última parcela amostrada em mesolitoral superior, ao longo do gradiente estuarino. As barras verticais representam os valores máximos e mínimos.

intersecção, sendo que cada ponto correspondia a 1% da área total da parcela, perfazendo-se 100% de cobertura. Este método de amostragem é muito utilizado para a obtenção de dados referentes à cobertura de espécies em estudos com comunidades (Menge, 1976; Lubchenco e Menge, 1978; Sousa, Schroeter e Gaines, 1981) e facilitou muito a contagem e as medidas de concha dos indivíduos de A. subrugosa e de F. clenchi.

A partir das diferenças na composição de espécies sésseis da comunidade obtidas com os dados de cobertura e através de observações de campo, o costão pode ser dividido em duas regiões distintas, mesolitoral inferior, correspondendo aproximadamente aos 6 metros mais próximos do mar, e mesolitoral superior com limite máximo determinado pela distribuição de cracas do gênero Chthamalus.

4.1.2. Estimativa de Tamanho, Abundância e Distribuição dos Gastrópodos

Para a análise dos padrões de distribuição ao longo do ano e dos gradientes estuarino e vertical dos gastrópodos estimou-se a abundância de cada espécie e obteve-se dados referentes ao tamanho (comprimento de concha) de cada indivíduo com o auxílio de um paquímetro com precisão de até décimo de milímetro, utilizando-se as mesmas parcelas e os 11 transetos usados para determinar as porcentagens de cobertura da comunidade

séssil. Juntamente com estes dados foram registradas informações dos locais em que os indivíduos eram encontrados.

4.2. Variação de Salinidade no Gradiente Estuarino (Horizontal)

Os dados referentes à variação de salinidade foram obtidos durante os meses de janeiro/87, abril/87, julho/87, outubro/87 e janeiro/88 nos transetos pré-estabelecidos e em mais 9 transetos (de 0 a -8) também distando, entre si, 20 m localizados ao longo do rio Verde, com o objetivo de avaliar a variação de salinidade no gradiente estuarino, escolhendo-se, para isto, o dia de maré mais baixa de cada mês (tábua 1614 para o porto de São Sebastião).

Todas as amostras foram tomadas à meia água, e a cada uma hora a partir da maré mais baixa do dia, por seis horas consecutivas. A salinidade foi posteriormente medida, utilizando-se um refratrômetro portátil para salinidade Goldberg T/C - model 10419. A utilização deste aparelho permitiu a leitura da salinidade com precisão de cerca de 1%..

4.3. Tolerância à Variação de Salinidade

Indivíduos adultos e de tamanhos semelhantes (tamanho médio para *A. subrugosa* = 14.0 mm e para *E. clenchi* = 17.0 mm) foram retirados cuidadosamente do costão, com o auxílio de uma espátula, durante a subida da maré. Este procedimento coincidiu com o início da movimentação dos gastrópodos para o forrageamento, ficando mais soltos na superfície da rocha, minimizando desta forma possíveis perdas e danos aos indivíduos durante as remoções. Grupos de 10 indivíduos, já aderidos a pequenas pedras, foram colocados em bacias plásticas (capacidade de 2 litros) com água do mar e deixados por 24 horas sob temperatura ambiente, conservando-se em torno de 20°C e aeração constante. Este período foi necessário para verificar os danos sobre os gastrópodos devido à remoção do costão, sendo os indivíduos machucados substituídos por outros de mesmo tamanho para o início do experimento.

Para preparar as soluções hipoconcentradas colocou-se nas bacias água do mar diluída com água doce do Rio Verde nas seguintes concentrações: 0, 5, 10, 15, 20, 25 e 30%, enquanto que para as soluções hipersalinas utilizou-se água do mar congelada, diluída quando necessário em água do rio Verde, nas seguintes concentrações: 35, 40, 50, 60 e 70%, medindo-se cada concentração com o refratômetro para salinidade.

Os tratamentos foram monitorados a cada 30 minutos para verificação da morte dos indivíduos, sendo considerados com vida

os animais: 1) com o manto distendido; 2) em locomoção e alimentação, deixando rastros de fezes sobre a rocha; 3) que ao serem estimulados mecanicamente, se fixavam mais fortemente ao substrato.

O experimento foi encerrado ao se observar 50% de mortalidade (DL 50) em cada tratamento para um total de 5 repetições com A. subrugosa e 4 com E. clenchi.

4.4. Tolerância à Dessecação

Indivíduos adultos de A. subrugosa e E. clenchi aderidos a pequenas pedras foram removidos e transportados em isopor, com aerador, para a UNICAMP. Em laboratório, utilizou-se uma câmara de germinação mantida em temperatura constante de 20°C onde foram colocadas 22 pedras, 11 para cada espécie, com 18 indivíduos sobre cada uma, enquanto outros indivíduos foram deixados em aquário com água do mar aerada para o controle do experimento. O monitoramento para obtenção da mortalidade obedeceu a uma progressão geométrica com razão $q = 1.5$ a partir da hora inicial do experimento, definindo-se os seguintes tempos: 90 (1:30h), 135 (2:15h), 203 (3:23h), 304 (5:04h), 456 (7:36h), 684 (11:24h), 1026 (17:06h), 1538 (25:38h), 2306 (38:26h), 3460 (57:40h) e 5187 (86:29h) minutos.

Como uma forma de garantir independência entre as observações, para cada uma das espécies, retirou-se uma pedra em

cada tempo estipulado onde contou-se o número de mortos, utilizando-se o mesmo critério do experimento anterior. As pedras retiradas da câmara com os indivíduos sobreviventes eram colocadas em um aquário com água do mar para a recuperação dos mesmos, encerrando-se o experimento após os 5189 minutos.

4.5. Análises Estatísticas

Todas as análises estatísticas foram desenvolvidas, utilizando-se o sistema SAS de processamentos estatísticos instalado no Laboratório de Estatística (LABEST) do Departamento de Estatística do Instituto de Matemática e Ciências da Computação (IMECC) da UNICAMP.

4.5.1. Distribuição das Espécies ao longo do ano e nos Gradientes Estuarino e Vertical

Como a variação de tamanho dos indivíduos da população de A. subrugosa era muito grande e a abundância extremamente maior que a de F. clenchi, foi necessário o estabelecimento de classes de tamanho de acordo com o comprimento de concha (classes etárias) para poder observar a existência ou não de padrões na sua distribuição e possíveis relações entre as duas espécies, quando em coocorrência, nos gradientes estudados.

Desta forma, os organismos distribuídos em classes etárias foram classificados como pequenos ou recrutantes (1.0 a 4.9 mm de comprimento), médios ou jovens (5.0 a 9.9 mm) e grandes ou adultos (maiores que 10.0 mm) de acordo com observações de campo e de literatura (Righi, 1966).

Com essas classes definidas, realizou-se uma análise de variância (ANOVA), tendo como variável dependente o comprimento de concha e como efeitos principais a coocorrência, a variação no gradiente horizontal (transetos) e a interação de coocorrência e transeto. A variação no gradiente vertical foi usada como covariável devido às amostras (parcelas) terem sido tomadas aleatoriamente. A ANOVA foi feita com essas classes para todas as amostragens, sempre analisando os comprimentos de concha de A. subrugosa em relação à E. clenchi. Utilizou-se as significâncias associadas às somas de quadrados do tipo III que possibilitou analisar os efeitos principais, retirando os efeitos devido às interações (Sokal & Rohlf, 1981).

Como teste à posteriori usou-se o de comparações múltiplas de Ryan- Einot- Gabriel- Welsch (REGWF) para o comprimento de concha de A. subrugosa quando a interação de coocorrência e transeto não era significativa. Mas, para a apresentação destes dados nos resultados, apesar de a ANOVA tê-los analisado juntos, os efeitos principais foram tabelados separadamente, para facilitar as comparações entre as classes de tamanho semelhantes, ao longo do ano.

Para averiguar qual o tipo de distribuição que Acmaea apresentava no costão, utilizou-se a proporção da variância sobre

a média populacional e o índice de dispersão de Morisita (Brower & Zar, 1984). No primeiro índice, se a proporção entre a média da população (μ) e a variância (σ^2) for igual a 1 ($\sigma^2/\mu = 1.0$) indica uma dispersão ao acaso; se a proporção for muito menor que 1.0, a distribuição populacional é uniforme e se for muito maior que 1.0, contagiosa ou agrupada. Este índice tem uma desvantagem para medir agregação pois é afetado pelo tamanho da população e pelo tamanho da amostra. Desta forma usou-se, como método de comparação, o índice de Dispersão de Morisita (I_D) que apresenta boas qualidades. Quando $I_D = 1.0$ a dispersão é ao acaso; quando $I_D = 0$ é uniforme e quando $I_D = n$ (sendo n o número de amostras) a dispersão apresenta o máximo de agregação, isto é, todos os indivíduos estão agrupados em uma só amostra (Brower & Zar, 1984).

4.5.2. Tolerância à Variação de Salinidade

Para as análises estatísticas dos dados experimentais sobre tolerância à variação de salinidade foram consideradas apenas as salinidades de 0 a 35‰, pois estas foram as registradas no estuário do rio Verde e representavam os valores reais aos quais os herbívoros estavam sujeitos. Os resultados obtidos sob condição de hipersalinidade, acima de 35‰, apesar de não terem entrado nas análises estatísticas serão também apresentados.

Devido à desigualdade dos intervalos de tempo e ao diferente número de replicações obtidos nos tratamentos (5 repetições, por tratamento, para Acmaea e 4 para Fissurella) foi necessário usar medidas resumo definidas pela seguinte proporção:

$$p = m/k \quad (1) \text{ onde,}$$

$$m = \sum_{i=1}^t \text{mortos}(t_i)$$

$$k = \sum_{i=1}^t \text{total}$$

t_i = tempo i

T = tempo total

Esta proporção corresponde à taxa de mortalidade média dos animais, ou a proporção de indivíduos mortos (m) no tempo (k).

Através dos dados obtidos em (1) ajustou-se um modelo exponencial, pelo método de Newton, com termo quadrático, sendo este modelo definido pela seguinte equação:

$$y_{ij} = \alpha \exp(\beta S_i + \gamma S_i^2) + E_{ij} \quad (2) \text{ onde,}$$

α, β, γ = parâmetros da reta

S_i = diferentes valores de salinidade

E_{ij} = erro associado ao modelo.

Substituindo-se os valores dos parâmetros e das salinidades na equação (2) obteve-se os pontos que definiram a curva. Foram feitas também, análises de resíduo para verificar a

adequabilidade do modelo, não sendo necessária a realização de testes de significância devido à grande diferença entre as médias obtidas para as duas espécies.

4.5.3. Tolerância à Dessecação

Para a análise estatística dos dados deste experimento usou-se regressão logística, pois as variáveis de resposta eram proporções de mortos, e a curva letal, para cada espécie, apresentava a forma de uma sigmóide. Utilizou-se também o método de verossimilhança máxima (MLE) para a estimativa dos parâmetros da equação de regressão que fornece o valor de qui-quadrado para cada modelo ajustado (Wonnacott & Wonnacott, 1981).

Ajustou-se os seguintes modelos, por espécie:

$$\ln p_{ij} = \alpha_{0i} + \alpha_{1i} X_j \quad (1) \quad \text{onde,}$$

$$\ln p_{ij} = \log p_i / (1 - p_i)$$

$i = 1$ (Acmaea)

2 (Fissurella)

$j = 1, \dots, 11$ (pedras para cada espécie)

X_j = tempo decorrido

p_i = proporção de mortos da espécie i no tempo X_j

α_{0i} = intercepto

α_{1i} = inclinação.

Através deste modelo (1) obteve-se uma equação para cada espécie. Para testar se os interceptos e as inclinações das retas eram significativamente diferentes utilizou-se um modelo geral descrito pela equação:

$$\mu_{ij} = \alpha_{0i} + \alpha + \alpha_{1i}X_j \quad (2)$$

e sob a hipótese de paralelismo:

$$H_0: \alpha_{11} = \alpha_{12} = \alpha^* \quad (\text{mesma inclinação das retas})$$

$$H_1: \alpha_{11} \neq \alpha_{12} \quad (\text{inclinações diferentes para as}$$

retas)

usou-se a equação:

$$\mu_{ij} = \alpha_{0i} + \alpha + \alpha^* X_j \quad (3)$$

Através da razão de verossimilhança, diferença entre os qui-quadrados encontrados nos modelos (3) com (2) realizou-se o teste de hipóteses.

A estatística do teste é: $X^2 = X_1^2 - X_2^2$ onde,

X_1^2 foi obtido pelo modelo sob H_0 e X_2^2 pelo modelo geral.

Grau de liberdade: $gl = gl_1 - gl_2$ onde,

gl_1 foi obtido pelo modelo sob H_0 e gl_2 foi do modelo geral.

Não havendo paralelismo testou-se a hipótese de intercepto comum.

Sob essa hipótese, com:

$H_0: \alpha_{01} = \alpha_{02} = \mu$ (mesmo intercepto para as retas)

$H_1: \alpha_{01} \neq \alpha_{02}$ (interceptos diferentes).

usou-se o modelo:

$$\mu_{ij} = \mu + \alpha_{1i} X_j \quad (4) \text{ onde,}$$

μ = intercepto comum

$\alpha_{1i} = \alpha_{11}$ (inclinação para Acmaea)

α_{12} (inclinação para Fissurella)

X_j = tempo.

Para a verificação da igualdade ou da diferença dos interceptos utilizou-se o modelo (4) e o modelo geral (2), fazendo a diferença entre os qui-quadrados (razão de verossimilhança).

De forma análoga ao teste anterior, obteve-se o grau de liberdade e a estatística do teste.

5. RESULTADOS

5.1. Distribuição das Espécies

5.1.1. Distribuição das espécies sésseis

As espécies sésseis da comunidade ocupam diferentes regiões ao longo do gradiente estuarino, observando-se uma maior riqueza de espécies no mesolitoral inferior, do que no superior, tanto no inverno como no verão, salientando-se, entretanto, que no inverno, o número de espécies foi maior que no verão, em ambas as regiões (Figs. 5 e 6).

As espécies com maior porcentagem de cobertura, ocupando as áreas mais próximas à linha da água e responsáveis pela fisionomia do costão foram o mexilhão Perna perna, colônias do poliqueto Phragmatopoma lapidosa, algumas espécies de algas como Ulva spp, Cladophora spp, Gelidium pusillum, Gimnogongrus griffithsiae e Neogoniolithon solubile, algas calcáreas incrustrantes que se distribuíram, preferencialmente, a partir de regiões com salinidades intermediárias e espécies de craca como Tetraclita stalactifera, Megabalanus coccopoma e poucos indivíduos de Chthamalus spp. Acima destas, um pouco mais afastado do mar, em direção ao mesolitoral superior, a espécie dominante foi o mexilhão Brachidontes solisianus seguido por Chthamalus spp (Fig. 6).

Na região da foz do Rio Verde, no mesolitoral inferior, as espécies predominantes foram B. solisianus, B. darwinianus, sendo esta restrita a salinidades baixas, as algas Ectocarpus sp, Enteromorpha spp, extensos bancos de diatomáceas coloniais e algas azuis, que frequentemente encontravam-se como epibiontes em Brachidontes, cracas e Perna perna e acima destas, no mesolitoral superior, Chthamalus spp (Figs. 5 e 6).

No costão, a região correspondente à faixa entre a foz do Rio Verde e o mar aberto apresentou no mesolitoral inferior, poucos espaços compreendidos por pedra nua e disponíveis à ocupação por espécies sésseis e/ou vágeis. Os espaços existentes eram pequenas manchas provavelmente resultantes do forrageamento de Thais haemastoma as quais eram invadidas por Fissurella, próximo à linha da água, e por Acmaea, em todo o costão.

A região do rio, com poucas pedras isoladas próximas à água, caracterizou-se pela presença de algumas espécies de Chthamalus, diatomáceas coloniais e principalmente pela ostra Crassostraea rhizophorae.

(A)

(B)

1 - <u>B. solislanus</u>	9 - <u>Ulva</u> sp
2 - <u>alga azul</u>	10 - <u>Cladophora</u> spp
3 - <u>Chthamalus</u> spp	11 - <u>Gelidium pusillum</u>
4 - <u>Enteromorpha</u> sp	12 - <u>Gymnogongrus griffithsi</u>
5 - <u>B. darwinianus</u>	13 - <u>Phragmatopoma lapidosa</u>
6 - <u>Ectocarpus</u> sp	14 - <u>Neogoniolithon soluble</u>
7 - <u>Cladophora</u> sp 1	15 - <u>Tetracitta stalactifera</u>
8 - <u>Perna perna</u>	16 - <u>Centroceras clavulatum</u>
	17 - <u>Pedra nua</u>

Fig. 5 - Estrutura da comunidade de mediolitoral inferior fornecida pela cobertura dos organismos sésseis.
 (A) - verão (Dez/86)
 (B) - Inverno (Jun/87)

(A)

(B)

1 - <i>B. solislanus</i>	13 - <i>Phragmatopoma lapidosa</i>
3 - <i>Chthamalus</i> spp	14 - <i>Neogoniolithon soluble</i>
4 - <i>Enteromorpha</i> sp	17 - Pedra nua
5 - <i>B. darwinius</i>	18 - <i>Crassostraea rizophorae</i>
8 - <i>Perna perna</i>	

Fig. 6 - Estrutura da comunidade de mediolitoral superior fornecida pela cobertura dos organismos sésseis.
 (A) - verão (Dez/86)
 (B) - Inverno (Jun/87)

5.1.2. Distribuição de Acmaea subrugosa e Fissurella clenchi nos gradientes estudados.

Apesar da ampla distribuição de Acmaea no costão, os indivíduos da população não ocorreram igualmente ao longo dos gradientes horizontal e vertical. Poucos indivíduos ocuparam a região da foz (transetos 1 a 4), onde as amplitudes de variação de salinidade foram grandes durante todo o ano. A abundância aumentou, entretanto, a partir de 80 m da desembocadura, ponto em que a variação de salinidade começou a diminuir (transeto 5) (Tab. I). Considerando-se o gradiente vertical, a maioria dos indivíduos estavam distribuídos no mesolitoral inferior, apesar de continuarem apresentando ampla distribuição, diminuindo em número quanto mais distante do nível 0.0 de maré (Tab. II).

De acordo com os valores obtidos pelos índices de dispersão, a população de Acmaea apresentou uma distribuição altamente contagiosa, explicitada pelos altos valores dos índices, ao longo do gradiente estuarino, para todos os meses de amostragem (Tab. III).

Contrariamente à distribuição de Acmaea, a população de Fissurella restringiu-se ao mesolitoral inferior preferencialmente próxima à linha da água ou entre indivíduos dos bancos de Perna perna, Phragmatopoma lapidosa ou tufos de algas, e quando em mesolitoral superior, sempre em regiões com grande umidade: fendas e cavidades da rocha, junto a algas folhosas como Ulva sp ou em inclinações da rocha opostas à ação direta do sol

Tabela I - Abundância de A. subrugosa (Ac) e de F. clenchi (Fis)
no gradiente estuarino, por estação do ano.

gradiente estuarino	Set/86 (primav.)		Dez/86 (verão)		Mar/87 (outono)		Jun/87 (inverno)		Set/87 (primav.)	
	Ac	Fis	Ac	Fis	Ac	Fis	Ac	Fis	Ac	Fis
Foz (0 m)	10	0	1	0	16	0	0	0	0	0
20 m	29	0	1	0	9	0	6	0	0	0
40 m	25	0	3	0	1	0	9	0	112	0
60 m	66	0	65	0	6	0	5	0	59	0
80 m	127	0	203	0	170	0	304	0	128	3
100 m	123	0	184	0	104	2	310	1	379	17
120 m	187	1	171	1	109	6	94	1	284	4
140 m	303	5	160	4	70	4	164	10	92	7
160 m	325	1	153	2	264	18	396	23	246	20
180 m	244	5	169	5	164	9	244	10	198	12
200 m	226	3	286	3	117	7	558	6	268	2
Total	1665	15	1396	15	1030	46	2090	51	1766	65

Tabela II - Abundância de A. subrugosa (Ac) e de F. clenchi (Fis)
no gradiente vertical, por estação do ano.

parcel.	Set/86 (primav.)		Dez/86 (verão)		Mar/87 (outono)		Jun/87 (inverno)		Set/87 (primav.)	
	Ac	Fis	Ac	Fis	Ac	Fis	Ac	Fis	Ac	Fis
G. p1	131	8	146	5	16	1	44	5	58	6
p2	268	3	318	9	130	8	30	0	100	10
V p3	251	3	191	0	123	12	212	10	140	7
e p4	212	0	218	1	251	10	305	21	280	24
r p5	229	1	178	0	109	4	673	12	220	4
t p6	279	0	141	0	173	8	276	0	175	1
i p7	137	0	161	0	58	0	338	3	311	2
c p8	44	0	37	0	45	3	105	0	213	11
a p9	89	0	1	0	108	0	74	0	227	0
l p10	25	0	5	0	17	0	33	0	42	0
Total	1665	15	1396	15	1030	46	2090	51	1766	65

Tabela III - Índice de dispersão (cd) e índice de Morisita (im)
para as médias de indivíduos da população de A.
subruqosa no gradiente estuarino, ao longo do ano.

grad. est.	(primavera Set/86)		(verão) Dez/86		(outono) Mar/87		(inverno) Jun/87		(primavera) Set/87	
	cd	im	cd	im	cd	im	cd	im	cd	im
Foz	3.56	3.56	1.00		12.11	7.67				
20 m	14.52	5.34	1.00		9.00	10.00	3.04	4.67		
40 m	12.29	5.23	3.00	10.00	1.00		4.06	4.44	38.83	4.07
60 m	26.10	4.48	46.45	3.27	4.15	6.67	2.33	4.00	6.72	1.89
80 m	51.58	4.61	40.24	2.75	20.03	2.01	74.18	3.17	17.24	2.15
100 m	6.63	1.42	27.96	2.33	18.98	2.57	32.52	1.92	31.61	1.73
120 m	45.03	3.13	62.44	4.25	47.08	4.84	32.91	4.09	57.84	2.83
140 m	36.00	2.04	20.82	2.12	9.24	2.07	94.31	6.15	19.68	2.85
160 m	12.41	1.32	12.03	1.65	21.69	1.71	76.77	2.73	35.59	2.27
180 m	14.90	1.51	13.22	1.65	32.67	2.75	35.12	2.26	41.88	2.87
200 m	30.31	2.17	42.10	2.30	35.50	3.68	167.16	3.68	52.33	2.73

(observação pessoal) (Tab. II). Com relação a sua abundância constatou-se um aumento ao longo do ano, apresentando somente 15 indivíduos, em toda a área amostrada, em setembro/86 (primavera) e um total de 65 indivíduos em setembro/87 (primavera). Ao longo do gradiente estuarino, indivíduos de Fissurella foram registrados somente a partir de 100 metros da foz (transecto 6), aumentando sua abundância nos transectos subsequentes (Tab. I).

De um modo geral, observou-se flutuações na densidade populacional de Acmaea ao longo do ano, com uma diminuição do número de indivíduos nos meses mais quentes, principalmente no verão e no outono, aumentando novamente no inverno, padrão este não observado para Fissurella que restringiu-se às áreas de maior estabilidade tanto de salinidade quanto de umidade (Tabs. I e II).

5.1.3. Distribuição de A. subrugosa em classes de tamanho

5.1.3.1. Áreas de coocorrência com F. clenchi

O comprimento médio de Acmaea foi significativamente diferente do de Fissurella, em situação de coocorrência (1), para as classes de tamanho pequena, em setembro/86 ($P < 0.0001$) e em junho/87 ($P < 0.0001$) e para as classes média e grande, em setembro/86 (com $P < 0.0002$ e $P < 0.0091$, respectivamente), não mostrando diferenças significativas para os outros meses.

Conforme pode ser observado na Tabela IV, há uma tendência de Acmaea apresentar um tamanho médio de concha maior quando sozinha (0) para as classes pequena e grande, invertendo-se esta tendência para a classe média. Com relação à abundância constatou-se um número maior de indivíduos de Acmaea quando esta se encontrava sozinha (0), no costão, do que quando em coocorrência (1) com Fissurella, para todos os meses e classes de tamanho, com exceção da classe pequena, em março e junho de 1987. O mesmo padrão permaneceu ao se unir as classes de tamanho e se considerar somente as situações (1) e (0), com exceção de junho/87 em que Acmaea apresentou maior abundância na situação (1) (Tab. V).

5.1.3.2. Gradiente estuarino

A ANOVA feita para o tamanho de A. subrugosa no gradiente estuarino (transeto 1 ao 11) também considerou as situações de coocorrência (1) e sozinha (0), para as mesmas classes de tamanho. Desta análise obteve-se que o comprimento médio de Acmaea foi significativamente diferente nos diferentes transetos em que houve coocorrência, para as classes pequena em setembro/86 ($P < 0.0001$) e em setembro/87 ($P < 0.0001$); para a classe média em setembro/86, dezembro/86 e em junho/87 ($P < 0.0001$) e em setembro/87 ($P < 0.006$) e para a classe grande em setembro/86 ($P < 0.0001$). Nos locais dos transetos em que Acmaea ocorreu sozinha, o comprimento médio foi significativamente diferente

Tabela IV - Tamanho médio (x) e abundância (N) de A. subrugosa em situações de coocorrência (1) e sozinha (0) por classes de tamanho e ao longo do ano.

Classe de tamanho (mm)	Mes	0		1	
		N	X	N	X
Pequena (1,0 - 4,9)	set/86	473	3,50	129	3,08
	dez/86	226	3,60	111	3,50
	mar/87	144	3,32	213	2,89
	jun/87	275	2,75	931	2,28
	set/87	925	3,23	347	3,11
Media (5,0 - 9,9)	set/86	299	6,55	106	7,91
	dez/86	360	6,92	90	6,30
	mar/87	286	6,85	82	7,20
	jun/87	77	6,17	73	7,47
	set/87	170	6,14	121	6,54
Grande (> 10,0)	set/86	49	12,90	40	12,40
	dez/86	78	11,88	13	11,36
	mar/87	79	12,40	21	11,62
	jun/87	27	12,11	22	11,06
	set/87	27	11,74	5	10,96

Tabela V - Abundância de A. subrugosa ao longo do ano, sozinha (0) e em coocorrência (1) com F. clenchi.

meses	0	1
Set/86	821	275
Dez/86	664	214
Mar/87	509	316
Jun/87	379	1026
Set/87	1122	473

para a classe pequena em setembro/86 ($P < 0.0002$), em dezembro/86 ($P < 0.0087$) e em junho/87 ($P < 0.0001$) e para a classe média em dezembro/86 ($P < 0.0001$), em março/87 ($P < 0.0094$), em junho/87 ($P < 0.0404$) e em setembro/87 ($P < 0.0349$) (Tabs. VI e VII).

Apesar da ANOVA ter considerado o comprimento médio de Acmaea significativamente diferente nas situações descritas acima, não se observou um padrão definido entre os comprimentos nos diferentes transetos, classes de tamanho e meses. Somente os poucos indivíduos da classe pequena de Acmaea, maiores que 3.5 mm de comprimento, conseguiram ocupar áreas próximas a foz do Rio Verde, sendo que indivíduos menores que este tamanho não foram encontrados nesta zona, mas ocorreram em maior abundância a partir de 100 m da foz do rio (Tab. VIII).

Indivíduos pertencentes às classes média e grande ocorreram indiscriminadamente em todo o costão, sendo também menos abundantes nas proximidades da foz (Tabs. IX e X).

5.1.3.3. Gradiente vertical

De modo geral as diferentes classes etárias de A. subrugosa não apresentaram um padrão de distribuição definido, com relação à distância do nível 0.0 de maré, observando-se, entretanto, uma tendência à concentração de diferenças significativas de comprimento de concha com relação à distância da franja de infralitoral nos transetos em que Acmaea coocorre com Fissurella. Isto foi observado ao longo de todo o ano e em

Tabela VI - Valores de F e probabilidades (P) obtidas pela ANOVA com as classes de tamanho de A. subrugosa, considerando-se os locais de coocorrência com E. clenchi no costão, ao longo do ano.

Classe de tamanho (mm)	Mes	Gl	F	P
Pequena (1,0 - 4,9)	set/86	4; 591	29,16	0,0001
	dez/86	4; 326	0,77	0,5454
	mar/87	5; 344	0,13	0,9866
	jun/87	3; 1198	1,03	0,3564
	set/87	6; 1257	12,69	0,0001
Média (5,0 - 9,9)	set/86	3; 396	19,49	0,0001
	dez/86	4; 439	10,35	0,0001
	mar/87	5; 355	2,00	0,0777
	jun/87	4; 140	8,23	0,0001
	set/87	6; 276	3,09	0,0060
Grande (> 10,0)	set/86	2; 82	16,35	0,0001
	dez/86	3; 82	0,57	0,6364
	mar/87	4; 89	0,75	0,5600
	jun/87	3; 40	1,70	0,1821
	set/87	4; 21	1,68	0,1927

Tabela VII - Valores de F e probabilidades (P) obtidas pela ANOVA com as classes de tamanho de A. subrugosa, considerando-se os locais em que esta ocorre sozinha no costão, ao longo do ano.

Classe de tamanho (mm)	Mes	G1	F	P
Pequena (1,0 - 4,9)	set/86	5; 167	5,16	0,0002
	dez/86	2; 74	5,06	0,0087
	mar/87	-- ---	---	-----
	jun/87	3; 551	40,73	0,0001
	set/87	1; 115	3,55	0,0621
Média (5,0 - 9,9)	set/86	6; 307	0,85	0,5328
	dez/86	4; 331	9,06	0,0001
	mar/87	3; 172	3,94	0,0094
	jun/87	4; 104	2,60	0,0404
	set/87	1; 46	4,73	0,0349
Grande (> 10,0)	set/86	5; 74	0,94	0,4611
	dez/86	4; 97	2,30	0,0641
	mar/87	5; 18	0,94	0,4782
	jun/87	5; 12	0,84	0,5443
	set/87	-- ---	---	-----

Tabela VIII - Abundância (n) e tamanho médio ($\bar{x}$) de indivíduos recrutantes de A. subrugosa ao longo do gradiente estuarino, nos meses de coleta.

distancia (m)	Set/86		Dez/86		Mar/87		Jun/87		Set/87	
	n	$\bar{x}$								
Foz (T1)	1	4,60	----	----	----	----	----	----	----	----
20 (T2)	10	3,95	----	----	----	----	----	----	----	----
40 (T3)	1	4,50	----	----	----	----	----	----	97	3,46
60 (T4)	25	3,48	9	4,22	----	----	2	4,85	21	3,76
80 (T5)	89	2,99	22	4,15	----	----	242	3,14	92	*3,57
100 (T6)	48	2,79	47	*3,66	8	*3,69	263	3,53	348	*3,07
120 (T7)	107	*3,29	91	*3,66	29	*3,81	49	2,14	257	*3,42
140 (T8)	142	*3,17	51	*3,42	20	*2,76	147	*2,28	67	*2,64
160 (T9)	161	*3,99	8	*3,88	159	*3,00	365	*2,31	142	*3,30
180 (T10)	113	*3,48	40	*3,45	96	*2,91	189	*2,63	144	*3,11
200 (T11)	79	*2,72	147	*3,56	45	*3,16	505	*2,38	222	*3,13

* tamanhos obtidos nos locais de coocorrência com *F. clenchi*

Tabela IX - Abundância (n) e tamanho médio ($\bar{x}$) de indivíduos jovens de A. subrugosa ao longo do gradiente estuarino, nos meses de coleta.

distância (m)	Set/86		Dez/86		Mar/87		Jun/87		Set/87	
	n	$\bar{x}$								
Foz (T1)	9	7,50	---	----	12	8,19	---	----	---	----
20 (T2)	19	5,91	1	8,20	6	8,45	4	7,25	---	----
40 (T3)	22	5,89	3	7,00	---	----	6	8,63	15	5,65
60 (T4)	30	6,70	39	7,81	1	8,00	1	6,80	34	7,21
80 (T5)	33	6,84	168	6,82	158	7,38	57	7,19	34	*5,93
100 (T6)	57	6,82	126	6,45	93	*7,05	43	*5,88	31	*6,21
120 (T7)	57	*7,10	75	*6,37	74	*6,79	42	7,40	27	*6,41
140 (T8)	140	*6,65	84	*7,22	37	*7,58	5	*6,66	23	*6,94
160 (T9)	145	6,85	84	*7,80	50	*7,17	26	*6,31	99	*6,25
180 (T10)	74	*6,13	83	*6,96	46	*6,78	40	*7,09	36	*6,26
200 (T11)	134	*7,51	124	*5,96	68	*6,49	36	*7,95	41	*6,46

* tamanhos obtidos nos locais de coocorrência com *F. clenchi*

Tabela X - Abundância (n) e tamanho médio ($\bar{x}$) de indivíduos adultos de A. subrugosa ao longo do gradiente estuarino, nos meses de coleta.

distância (m)	Set/86		Dez/86		Mar/87		Jun/87		Set/87	
	n	$\bar{x}$								
Foz (T1)	---	----	1	13,70	4	10,67	---	----	---	----
20 (T2)	---	----	---	----	3	10,83	2	11,50	---	----
40 (T3)	2	12,65	---	----	1	11,10	3	12,70	---	----
60 (T4)	12	12,15	17	11,31	5	11,82	2	12,05	4	12,35
80 (T5)	5	11,28	13	10,48	9	10,79	5	10,38	2	10,50
100 (T6)	18	11,18	11	11,65	3	12,43	4	12,50	---	----
120 (T7)	23	11,40	5	*11,34	6	*11,87	3	11,03	---	----
140 (T8)	21	11,39	25	*12,46	13	*11,58	12	*12,57	2	10,20
160 (T9)	19	*14,92	61	11,37	55	*12,60	5	*11,66	5	11,60
180 (T10)	57	*12,05	46	*11,42	22	*12,10	15	*11,53	18	11,82
200 (T11)	13	*12,15	15	*12,05	4	*10,65	17	*11,08	5	11,94

* tamanhos obtidos nos locais de coocorrência com *F. clenchi*.

todas as classes de tamanho, principalmente na pequena, enquanto que nos locais onde Acmaea ocorre sozinha parece não haver qualquer tendência (Tabs. XI, XII e XIII).

Dos poucos indivíduos de Acmaea que ocorreram na região da foz um maior número localizou-se em locais mais distantes do nível 0.0 de maré, para todas as classes de tamanho mas, a partir do transeito 5 a distribuição da população, com relação ao tamanho, não apresentou qualquer padrão ou tendência para nenhuma classe de tamanho (Tabs. XIV, XV, XVI).

Tabela XI - Valores de F e probabilidades (P) obtidas pela ANOVA para indivíduos pequenos de A. subrugosa no gradiente vertical.

distância (m)	Set/86			Dez/86			Mar/87			Jun/87			Set/87		
	GI	F	P	GI	F	P	GI	F	P	GI	F	P	GI	F	P
Foz (T1)	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
20 (T2)	2; 7	0,14	0,0696	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
40 (T3)	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	5; 91	8,43	0,0001
60 (T4)	1; 23	0,02	0,0119	2; 6	0,96	0,4338	---	---	---	---	---	---	4; 16	0,74	0,5791
80 (T5)	6; 82	1,00	0,1421	5; 16	0,85	0,5322	1; 1	1,33	0,4544	5; 236	4,25	0,0012	5; 86	2,46	0,0381
100 (T6)	6; 41	4,11	0,0026	5; 41	0,78	0,5705	3; 4	0,83	0,5425	5; 257	8,01	0,0001	8; 339	6,38	0,0001
120 (T7)	6; 102	2,85	0,0122	4; 86	0,66	0,4917	3; 25	0,20	0,8934	1; 47	2,32	0,1347	4; 252	4,82	0,0009
140 (T8)	7; 134	8,17	0,0001	5; 48	1,38	0,2491	2; 17	1,94	0,1739	1; 145	0,97	0,3270	3; 63	3,51	0,0203
160 (T9)	4; 156	79,54	0,0001	4; 3	0,66	0,5730	6; 152	4,51	0,0003	6; 358	14,42	0,0001	7; 134	2,35	0,0269
180 (T10)	4; 108	19,18	0,0001	3; 36	0,49	0,6894	3; 92	17,68	0,0001	4; 184	29,36	0,0001	4; 139	3,46	0,0099
200 (T11)	6; 72	6,02	0,0001	4; 142	2,01	0,0962	4; 40	3,11	0,0255	5; 499	16,51	0,0001	5; 216	12,53	0,0001

Tabela XII - Valores de F e probabilidades (P) obtidas pela ANOVA para indivíduos jovens de A. subrugosa no gradiente vertical.

distância (m)	Set/86			Dez/86			Mar/87			Jun/87			Set/87		
	GI	F	P	GI	F	P	GI	F	P	GI	F	P	GI	F	P
Foz (T1)	2; 6	0,21	0,0130	---	---	---	1; 10	0,39	0,5469	---	---	---	---	---	---
20 (T2)	3; 15	0,54	0,6651	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
40 (T3)	3; 18	1,62	0,2175	---	---	---	---	---	---	1; 4	2,38	0,1976	3; 11	0,36	0,7809
60 (T4)	5; 24	5,68	0,0014	5; 33	1,71	0,1606	---	---	---	---	---	---	6; 27	4,35	0,0034
80 (T5)	6; 26	1,85	0,1279	5; 162	2,76	0,0202	6; 151	2,86	0,0114	4; 52	4,33	0,0042	4; 29	4,30	0,0075
100 (T6)	5; 51	0,80	0,5524	6; 199	3,38	0,0041	6; 86	2,52	0,0272	6; 36	1,70	0,1485	7; 23	0,94	0,4931
120 (T7)	7; 49	3,11	0,0086	5; 69	2,08	0,0778	4; 69	0,86	0,4938	2; 39	10,06	0,0003	4; 22	0,96	0,4505
140 (T8)	6; 133	0,54	0,7778	5; 78	0,34	0,8885	3; 33	1,53	0,2257	1; 3	0,60	0,4965	2; 20	1,17	0,3303
160 (T9)	5; 139	16,35	0,0001	7; 76	2,32	0,0339	8; 41	1,78	0,1093	5; 20	1,46	0,2480	7; 91	2,94	0,0079
180 (T10)	7; 66	3,11	0,0067	5; 77	6,91	0,0001	6; 33	7,18	0,0001	5; 34	25,14	0,0001	3; 32	0,63	0,5992
200 (T11)	6; 127	95,73	0,0001	4; 119	3,08	0,0189	7; 60	2,26	0,0415	4; 31	4,47	0,0057	5; 35	2,54	0,0402

Tabela XIII - Valores de F e probabilidades (P) obtidas pela ANOVA para indivíduos grandes de A. subrugosa no gradiente vertical.

distância (#)	Set/86			Dez/86			Mar/87			Jun/87			Set/87		
	G1	F	P												
For (T1)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1; 2	0.15	0.7398	-----	-----	-----	-----	-----	-----
20 (T2)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
40 (T3)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1; 1	16.33	0.1544	-----	-----	-----
60 (T4)	3; 8	0.20	0.9925	1; 15	2.61	0.1269	1; 3	1.64	0.2982	-----	-----	-----	2; 1	99.99	0
80 (T5)	-----	-----	-----	1; 11	1.77	0.2898	5; 3	0.56	0.7351	2; 2	0.58	0.6337	-----	-----	-----
100 (T6)	4; 13	0.27	0.6231	3; 7	0.43	0.7411	1; 1	60.48	0.0761	2; 1	1.39	0.5149	-----	-----	-----
120 (T7)	4; 16	0.73	0.5813	2; 2	2.68	0.2728	1; 4	0.19	0.6852	1; 1	0.84	0.8792	-----	-----	-----
140 (T8)	4; 16	1.76	0.1864	5; 19	1.01	0.4395	4; 8	0.60	0.6704	3; 8	3.28	0.0798	-----	-----	-----
160 (T9)	5; 13	9.20	0.0027	6; 54	5.25	0.0003	5; 49	4.14	0.0033	2; 2	0.38	0.7269	2; 2	0.49	0.6726
180 (T10)	7; 49	2.46	0.0321	5; 40	5.00	0.0012	2; 19	6.07	0.0092	5; 9	0.96	0.4917	4; 13	0.72	0.5989
200 (T11)	4; 8	1.85	0.2121	4; 10	2.61	0.0997	2; 1	1.86	0.4682	3; 13	2.21	0.1361	2; 2	140.1	0.0071

Tabela XIV - Abundância (n) e tamanho médio ($\bar{x}$) de indivíduos recrutantes de A. subrugosa ao longo do ano, considerando-se a distância da franja de infralitoral.

mês	Foz			20			40			60			80			100		
	dist	$\bar{x}$	n															
	4.0	4.6	1	7.0	4.3	1	9.5	4.5	1	1.0	3.5	22	0.0	2.3	5	0.0	2.1	10
S	---	---	---	9.0	3.9	8	---	---	---	3.0	3.4	3	1.0	3.0	1	1.0	4.0	6
E	---	---	---	15.0	4.0	1	---	---	---	---	---	---	2.0	3.7	3	2.0	2.0	11
T	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3.0	3.5	4	5.0	2.7	9
/	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	4.0	2.9	69	6.0	3.3	3
8	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	5.0	4.5	1	7.0	3.0	1
6	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.0	3.0	6	8.0	2.4	8
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
D	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	4.4	3	0.0	4.4	4	0.0	3.4	7
E	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3.0	3.7	3	1.0	4.2	7	1.0	3.6	26
Z	---	---	---	---	---	---	---	---	---	4.5	4.5	3	3.0	4.0	3	2.0	3.9	8
/	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	4.0	4.0	1	4.0	4.6	1
8	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.0	4.0	4	6.0	3.9	2
6	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	7.0	4.0	3	7.5	3.6	3
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
M	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.0	3.3	1	4.0	3.2	2
A	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.0	2.7	2	7.0	4.0	3
R	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	8.0	3.4	2
/	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	9.0	4.2	1
8	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
J	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.5	4.8	1	2.0	3.0	11	2.0	3.0	11
U	---	---	---	---	---	---	---	---	---	11.0	4.9	1	3.0	3.0	89	5.0	3.1	45
N	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	5.5	3.3	112	6.0	3.3	39
/	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	8.5	2.8	16	8.0	3.6	84
8	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	11.5	3.5	13	10.5	3.8	60
7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	14.5	4.0	1	13.0	3.7	24
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	0.0	3.3	38	2.5	3.6	3	2.5	3.8	21	0.0	3.0	1
S	---	---	---	---	---	---	2.5	3.7	51	3.5	4.1	9	3.5	3.1	17	1.5	3.1	11
E	---	---	---	---	---	---	7.5	3.7	5	5.0	3.7	4	7.0	3.3	3	3.5	3.5	12
T	---	---	---	---	---	---	8.5	1.0	1	7.0	3.1	4	9.0	3.5	30	6.0	2.8	58
/	---	---	---	---	---	---	9.5	1.0	1	11.5	4.4	1	12.0	4.2	11	7.0	3.0	75
8	---	---	---	---	---	---	12.5	2.6	1	---	---	---	15.0	3.6	10	8.0	2.8	10
7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	9.0	2.6	21
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	10.5	2.9	60
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	12.0	3.4	100

(continuação da Tabela XV)

	12E			14E			16E			18E			20E		
	dist	$\bar{x}$	n												
	0.0	7.0	7	0.0	7.3	2	1.0	9.3	1	0.0	5.2	21	1.0	9.3	55
S	2.0	6.5	3	1.0	6.1	5	2.0	7.0	60	0.5	6.7	6	1.5	6.9	5
E	3.0	7.0	29	1.5	7.0	1	3.5	7.5	26	1.0	7.8	2	2.0	6.5	38
T	4.5	5.0	1	2.0	6.6	5	4.0	8.2	8	1.5	6.2	30	3.0	5.2	17
/	5.0	7.9	5	3.0	7.0	17	5.5	6.1	1	2.0	6.9	7	3.5	6.0	13
B	6.0	5.3	4	3.5	6.7	71	6.0	5.9	49	2.5	6.2	5	6.0	8.2	4
6	6.5	6.4	7	4.0	6.6	39	---	---	---	3.0	9.7	1	10.0	7.2	2
	7.0	5.4	1	---	---	---	---	---	---	6.0	7.5	2	---	---	---
	0.0	6.3	10	1.0	7.3	13	0.0	6.5	7	0.0	5.9	17	0.0	6.7	13
D	1.5	6.5	11	1.5	7.3	6	0.5	7.8	8	1.0	6.5	16	0.5	6.0	39
E	3.5	6.3	2	3.0	7.2	45	1.0	7.3	26	3.0	7.5	24	1.5	6.0	33
Z	4.5	6.5	2	4.5	6.8	4	3.0	8.7	15	4.0	8.8	6	2.0	5.6	36
/	6.0	6.3	49	5.5	7.4	55	4.0	8.3	8	5.0	6.5	9	6.0	7.3	1
B	6.5	9.9	1	8.0	6.7	4	7.0	8.1	4	6.0	7.3	9	---	---	---
6	---	---	---	---	---	---	8.0	8.2	5	---	---	---	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	10.0	7.9	11	---	---	---	---	---	---
	4.0	7.3	2	0.0	8.0	11	0.0	9.0	1	0.5	5.0	1	2.0	7.5	4
M	5.0	6.4	1	1.0	7.5	18	2.0	7.3	4	1.5	8.1	11	3.0	6.7	40
A	8.0	6.4	4	7.5	5.9	2	3.0	8.4	4	2.5	5.5	14	4.0	6.1	6
R	9.0	6.1	6	9.0	7.8	6	4.0	8.0	1	3.5	6.9	16	5.0	8.9	1
/	10.0	6.8	61	---	---	---	5.0	6.5	19	5.0	6.6	1	6.0	5.7	11
B	---	---	---	---	---	---	6.0	7.7	7	5.5	6.8	1	6.5	6.3	3
7	---	---	---	---	---	---	7.0	6.1	4	6.0	8.7	2	7.0	5.9	2
	---	---	---	---	---	---	12.0	8.0	2	---	---	---	9.0	7.0	1
	---	---	---	---	---	---	17.0	7.5	8	---	---	---	---	---	---
J	5.0	8.0	1	4.5	5.0	1	0.0	6.0	12	2.0	8.3	9	4.0	5.4	1
U	7.5	8.6	9	6.5	7.1	4	1.5	9.0	1	3.0	8.3	12	5.5	8.6	21
N	14.0	7.0	32	---	---	---	3.0	6.4	6	4.5	5.3	15	6.5	8.4	2
/	---	---	---	---	---	---	5.0	5.3	2	5.5	7.5	2	8.0	7.1	9
B	---	---	---	---	---	---	17.5	6.7	3	6.0	6.2	1	9.0	6.5	3
7	---	---	---	---	---	---	20.0	6.8	2	6.5	9.9	1	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
	1.0	6.7	2	3.0	6.8	10	0.0	6.5	8	2.0	6.7	11	0.0	9.0	2
S	2.0	5.8	9	11.5	5.5	2	1.0	6.8	6	3.5	6.0	1	3.5	6.9	14
E	4.5	6.3	6	13.0	7.3	11	2.0	7.2	9	4.0	6.1	17	5.0	5.9	10
T	5.5	5.7	1	---	---	---	4.0	6.6	21	6.0	6.1	7	6.5	6.2	2
/	7.0	7.1	9	---	---	---	10.0	5.7	11	---	---	---	9.0	5.0	1
B	---	---	---	---	---	---	12.5	5.4	1	---	---	---	11.0	6.2	12
7	---	---	---	---	---	---	14.0	5.8	15	---	---	---	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	16.0	6.0	28	---	---	---	---	---	---

(continuação da Tabela XVI)

	120			140			160			180			200		
	dist	$\bar{x}$	n												
S	3.0	11.4	14	2.0	10.5	1	0.0	17.3	2	0.0	13.3	7	1.0	12.3	4
E	4.5	12.0	1	3.0	11.1	7	1.0	12.3	3	0.5	11.8	6	1.5	12.3	2
T	6.0	11.5	4	3.5	11.7	5	2.0	12.0	1	1.0	12.1	4	3.5	10.1	1
/	6.5	10.3	2	4.0	10.9	6	5.5	10.5	1	1.5	12.0	17	6.0	11.1	3
6	7.0	12.3	2	5.0	13.4	2	6.0	13.0	1	2.0	12.7	9	10.0	13.6	3
6	---	---	---	---	---	---	8.0	16.1	11	2.5	12.3	4	---	---	---
6	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3.0	11.3	4	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.0	10.5	6	---	---	---
D	1.5	13.0	1	1.0	11.0	4	0.5	10.5	2	0.0	11.5	1	0.0	11.0	2
E	4.5	11.3	2	1.5	12.3	6	1.0	11.1	14	1.0	10.8	14	0.5	11.5	1
Z	6.0	10.6	2	3.0	13.0	6	3.0	10.7	13	3.0	14.9	5	2.0	11.1	2
/	---	---	---	4.5	10.7	1	4.0	11.6	16	4.0	10.9	16	4.5	11.7	5
8	---	---	---	5.5	11.4	4	8.0	11.9	11	5.0	11.0	7	6.0	13.2	5
6	---	---	---	9.5	14.1	4	10.0	11.3	4	6.0	12.3	3	---	---	---
	---	---	---	---	---	---	12.0	16.6	1	---	---	---	---	---	---
M	5.0	11.0	1	0.0	13.3	2	2.0	11.9	8	3.5	11.1	10	3.0	10.7	1
A	10.0	12.0	5	1.0	11.4	1	3.0	11.3	5	6.0	13.3	10	9.0	11.3	1
R	---	---	---	4.0	10.0	1	5.0	11.5	12	---	---	---	---	---	---
/	---	---	---	7.5	10.8	1	6.0	13.7	11	---	---	---	---	---	---
8	---	---	---	9.0	11.4	8	12.0	14.0	12	---	---	---	---	---	---
7	---	---	---	---	---	---	17.0	12.1	7	---	---	---	---	---	---
J	5.0	11.2	1	6.5	11.2	4	5.0	12.3	2	2.0	10.6	2	4.0	10.9	4
U	7.5	10.9	2	10.0	11.0	2	17.5	10.5	1	3.0	11.2	2	5.5	10.7	7
N	---	---	---	13.0	13.6	2	20.0	11.6	2	4.0	12.0	1	9.0	11.2	4
/	---	---	---	13.5	13.8	4	---	---	---	4.5	11.9	6	10.0	12.6	2
8	---	---	---	---	---	---	---	---	---	5.5	12.0	3	---	---	---
7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.5	10.0	1	---	---	---
S	---	---	---	3.0	10.0	1	4.0	10.0	1	2.0	12.0	1	0.0	12.0	1
E	---	---	---	13.0	10.4	1	10.0	11.3	2	2.5	10.5	1	3.5	10.2	2
T	---	---	---	---	---	---	16.0	12.7	2	4.0	12.3	6	11.0	13.7	2
/	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.0	11.3	5	---	---	---
87	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6.5	11.6	5	---	---	---

5.2. Padrões Populacionais

5.2.1. Acmaea subrugosa

A população de Acmaea, no período compreendido por set/86 a set/87, constituiu-se, basicamente, por indivíduos recrutantes e jovens adultos, com tamanho de concha variando de 1.0 a 4.9 mm e de 5.0 a 9.9 mm de comprimento, representando as classes de tamanho pequena e média, respectivamente, enquanto que os indivíduos adultos e velhos foram pouco abundantes. Observou-se ainda, tanto no mesolitoral inferior como no superior, um pico de indivíduos recrutantes nos meses de junho/87 e setembro/87 (Fig. 7).

Além dessa diferença anual e no gradiente vertical observou-se um padrão semelhante no gradiente estuarino, onde a classe de recrutantes manteve-se com um número maior de indivíduos nos meses de set/86, jun/87 e set/87, ao longo de todo o gradiente, aumentando sua abundância à medida em que se afastava da foz do Rio Verde. A classe média foi mais abundante nos meses restantes e nas regiões mais distantes da franja de infralitoral (Figs. 8, 9, 10, 11 e 12).

(A)

(B)

classes: ■ pequena ▨ média ▤ grande

Fig. 7 - Abundância de *A. subrugosa* de acordo com suas classes de tamanho durante os meses de coleta.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

classes: ...□... pequena + média -○- grande

Fig. 8 - Abundância de *A. subrugosa*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em setembro de 1986.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

classes: pequena média grande

Fig. 9 - Abundância de *A. subrugosa*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em dezembro de 1986.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

classes: □ pequena —+ média -○- grande

Fig. 10 - Abundância de A. subrugosa, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em março de 1987.

(A) mesolitoral inferior
 (B) mesolitoral superior

(A)

(B)

classes: pequena média grande

Fig. 11 - Abundância de *A. subrugosa*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em junho de 1987.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

(A)

(B)

classes: ··□·· pequena —△— média --○-- grande

Fig. 12 - Abundância de *A. subrugosa*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em setembro de 1987.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

5.2.2. Fissurella clenchi

A população de Fissurella clenchi, durante o mesmo período, foi bem menos abundante que a de Acmaea, observando-se, apesar disso, um aumento populacional acentuado para as classes pequena (1.0 a 10.0 mm) e média (10.1 a 20.0 mm), ao longo do ano, enquanto que a classe grande (>20.1 mm) foi muito pouco amostrada. De modo geral obteve-se um maior número de indivíduos no mesolitoral inferior e muito pouco no mesolitoral superior, sendo que neste caso eram encontrados em locais sombreados (Fig. 13).

Considerando-se o gradiente estuarino indivíduos de Fissurella foram encontrados somente a partir de 100 m da foz do Rio Verde, independentemente das classes de tamanho e, somente em setembro/87, amostrou-se indivíduos da classe média a 80 m da foz. Em setembro e dezembro de 1986 a classe média foi a predominante na população, observando-se poucos indivíduos pequenos e grandes restritos ao mesolitoral inferior. Apenas a partir de março/87 observou-se alguns indivíduos das classes pequena e média mais distante do mar, com picos de indivíduos pequenos, nos meses de março, junho e setembro de 1987 (Figs. 14, 15, 16, 17 e 18).

(A)

(B)

classes: ■ pequena ▨ média ▩ grande

Fig. 13 - Abundância de *E. clenchi* de acordo com suas classes de tamanho durante os meses de coleta.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

Fig. 14 - Abundância de *E. clenchi*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em setembro de 1986, no mesolitoral inferior.

Fig. 15 - Abundância de E. clenchi, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em dezembro de 1986, no mesolitoral inferior.

(A)

(B)

classes: pequena média grande

Fig. 16 - Abundância de *E. clenchi*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em março de 1987.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

(A)

(B)

classes: ...□... pequena —△— média --○-- grande

Fig. 17 - Abundância de *E. clenchi*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em junho de 1987.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

(A)

(B)

classes: · · □ · · pequena —▲— média - - ○ - - grande

Fig. 18 - Abundância de *E. clenchi*, considerando a distribuição das classes de tamanho ao longo do gradiente estuarino, em setembro de 1987.

(A) mesolitoral inferior

(B) mesolitoral superior

5.3. Variação de Salinidade e Temperatura no Gradiente Estuarino

A salinidade média observada ao longo do gradiente estuarino variou durante o período de observação, correspondente à metade de um ciclo de maré (6 horas) de acordo com o apresentado na Tabela XVII. As menores salinidades foram registradas na região do rio (Tab.XVIII- transetos -8 a 0), permanecendo inferiores a 10%., praticamente durante todo o período de observação, no inverno (Julho/87) e na primavera (Outubro/87) onde rapidamente atingiram valores próximos a 32%.. No verão de 1988 (Janeiro), excepcionalmente quente, foram observadas salinidades altas, por volta de 25%., desde as primeiras amostragens, não só na região do rio mas também nas outras regiões.

Opostamente, na região marinha (Tab.XVIII- transetos 5 a 11), quase não houve variação de salinidade durante as 6 horas amostradas, indicando a baixa influência do rio nesta região. Já na região da foz (Tab.XVIII- transetos 1 a 4) constatou-se maior amplitude de variação, com salinidades médias, intermediárias, inferiores a 10%. somente no outono (Abril/87), durante as duas primeiras horas amostradas.

De um modo geral, as maiores amplitudes de variação de salinidade foram observadas no outono (Abril/87) e inverno (Julho/87), primeiramente na região do rio (de 0 a 32%.), em seguida na foz (de 5 a 32%.) e por último, no mar (de 10 a 32%), e na primavera (Outubro/87), principalmente nas regiões do rio

(de 6 a 32%) e da foz (de 6 a 33%), enquanto que no mar a variação foi bem menor (de 32 a 34%). Durante o verão a amplitude de variação foi baixa, em todas as regiões amostradas (Tab. XVII).

Apesar da variação de salinidade também ter sido grande na foz, particularmente no outono (Abril/87) e primavera (Outubro/87), valores mais baixos ocorreram nas primeiras horas, quando a maré ainda estava baixa, subindo rapidamente para salinidades acima de 20%. com as primeiras ondas de preamar (Tabs. XVII, XVIII e XIX). No mar, a amplitude de variação foi muito pequena, sendo mais evidente no outono (Abril/87), a 80 e a 100 m da foz, correspondendo aos transetos 5 e 6, com as menores salinidades em torno de 10%, observando-se para os outros meses, salinidades superiores a 26%. com desvios padrões muito pequenos (Tab. XVIII).

As temperaturas médias da água do rio, foz e mar não apresentaram grandes diferenças entre si, no entanto, observou-se temperaturas médias mais baixas no inverno (18.6°C no rio, 19.0°C na foz e 19.6°C no mar), intermediárias na primavera (21.0°C para todas as regiões) e mais altas no verão, variando de 27.0°C em janeiro de 1987 a 31.0°C em janeiro de 1988 (Tab. XIX).

Tabela XVII- Salinidade média em 6 horas consecutivas nas regiões do rio, foz e mar, nos meses de coleta.

Local	Hora	jan87	abr87	jul87	out87	jan88
R I O	1	----	5.67	0.56	6.33	24.56
	2	----	6.00	0.11	6.00	25.33
	3	----	28.89	0.11	7.00	24.67
	4	----	30.56	2.44	28.11	26.00
	5	----	31.22	8.00	32.67	25.67
	6	----	31.67	30.44	32.33	25.89
F O Z	1	22.00	7.00	22.75	11.25	27.75
	2	20.00	9.50	22.75	11.50	27.25
	3	24.25	24.75	21.25	18.25	26.75
	4	29.25	30.25	29.50	32.00	29.00
	5	30.00	30.75	31.00	32.75	29.00
	6	30.00	31.75	31.25	32.75	29.00
M A R	1	29.43	25.14	29.14	32.00	32.57
	2	29.71	28.29	29.43	32.57	32.86
	3	30.57	30.71	30.57	33.00	33.43
	4	30.00	31.00	31.29	32.86	33.43
	5	30.00	31.00	31.86	33.14	33.86
	6	30.43	31.86	32.00	33.00	33.71

Tabela XVIII - Salinidade média (%.) por transeto, desvio padrão

e amplitudes de variação no rio, na foz e no mar

em cada amostragem.

tran- seto	janeiro/87			abril/87			julho/87			outubro/87			janeiro/88		
	x	s	min-max	x	s	min-max	x	s	min-max	x	s	min-max	x	s	min-max
-8	---	---	---	22.17	11.14	6 - 32	5.50	10.98	0 - 30	18.00	12.17	6 - 32	25.00	0.82	24 - 26
-7	---	---	---	22.33	11.26	0 - 30	5.33	11.04	0 - 30	18.67	12.78	6 - 33	25.67	0.47	25 - 26
R -6	---	---	---	22.17	11.48	0 - 30	5.67	10.89	0 - 30	18.50	12.66	6 - 33	25.50	0.50	25 - 26
-5	---	---	---	21.83	11.60	0 - 30	5.17	11.11	0 - 30	18.67	12.78	6 - 33	25.17	0.37	25 - 26
I -4	---	---	---	22.50	11.67	0 - 31	5.50	11.43	0 - 31	18.50	12.24	6 - 32	25.17	0.69	24 - 26
-3	---	---	---	22.83	12.33	0 - 30	6.67	11.06	0 - 30	18.50	12.31	6 - 33	25.50	2.43	22 - 30
O -2	---	---	---	22.33	12.27	0 - 32	8.00	11.83	0 - 32	19.17	12.85	6 - 33	25.33	0.75	24 - 26
-1	---	---	---	22.67	11.83	0 - 31	11.00	13.90	0 - 31	18.67	12.43	6 - 33	25.33	0.75	24 - 26
0	---	---	---	22.57	11.85	0 - 30	6.85	11.06	0 - 30	19.13	11.66	6 - 32	25.35	0.50	25 - 26
F 1	23.67	5.82	16 - 30	21.83	11.28	6 - 31	21.00	9.24	5 - 30	19.17	12.84	6 - 32	25.50	0.50	25 - 26
O 2	26.17	4.10	20 - 30	21.83	10.46	6 - 32	27.83	3.85	20 - 31	20.67	12.30	6 - 33	27.00	1.53	24 - 28
Z 3	26.00	3.96	20 - 30	22.67	9.69	8 - 32	28.33	3.90	22 - 32	22.33	11.95	6 - 33	29.00	1.00	28 - 30
4	27.83	3.48	22 - 31	22.67	9.63	8 - 32	28.33	2.93	25 - 32	22.33	2.67	26 - 33	29.00	1.00	30 - 32
5	29.00	1.53	26 - 30	24.67	8.52	10 - 32	29.67	2.13	26 - 32	32.67	0.75	32 - 34	32.17	0.37	32 - 33
M 6	30.17	0.37	30 - 31	28.00	5.48	16 - 31	30.33	1.37	28 - 32	32.50	0.50	32 - 33	33.33	0.94	32 - 34
7	30.17	0.37	30 - 31	30.83	0.69	30 - 32	30.67	1.49	30 - 32	32.50	0.50	32 - 33	33.67	0.75	32 - 34
A 8	30.33	0.75	30 - 32	31.00	0.58	30 - 32	30.83	0.90	30 - 32	33.00	0.58	32 - 34	32.67	0.94	32 - 34
9	30.33	0.75	30 - 32	31.00	0.58	30 - 32	31.17	0.90	30 - 32	33.00	0.82	32 - 34	34.00	0.00	34 - 34
R 10	30.00	0.00	30 - 30	31.17	0.69	30 - 32	31.17	0.90	30 - 32	32.67	0.75	32 - 34	34.00	0.00	34 - 34
11	30.17	0.37	30 - 31	31.00	0.58	30 - 32	31.17	0.90	30 - 32	33.00	0.58	32 - 34	33.33	0.94	32 - 34

Tabela XIX - Temperatura (°C) da água e do ar e salinidade (‰.)
no rio, na foz e no mar do estuário do Rio Verde.

estação	nível de		temperatura (°C)		salinidade (‰.)	
	maré	local	$\bar{x}$	min-max	$\bar{x}$	min-max
verão (jan/87)	0.3	rio	27.0	25.2 - 27.0	----	----
		foz	27.5	26.5 - 28.0	25.92	16 - 31
		mar	27.7	27.3 - 28.0	30.02	30 - 32
		ar	28.8	27.0 - 33.0		
outono (abr/87)	0.0	rio	25.0	23.0 - 26.0	22.33	0 - 32
		foz	25.2	23.0 - 26.0	22.33	6 - 32
		mar	25.7	24.0 - 26.0	29.67	10 - 32
		ar	26.5	24.0 - 29.0		
inverno (jul/87)	0.0	rio	18.6	17.0 - 20.5	6.94	0 - 32
		foz	19.0	19.0 - 20.5	26.42	5 - 32
		mar	19.6	17.0 - 20.5	30.71	26 - 32
		ar	21.0	18.0 - 23.5		
primavera (out/87)	0.2	rio	21.0	18.5 - 20.0	18.74	6 - 32
		foz	21.0	18.5 - 20.0	23.08	6 - 33
		mar	21.0	19.0 - 20.0	32.76	32 - 34
		ar	22.0	20.0 - 25.0		
verão (jan/88)	0.2	rio	32.3	27.5 - 34.8	25.35	24 - 26
		foz	31.5	27.0 - 34.0	28.13	25 - 32
		mar	30.3	28.1 - 32.0	33.31	32 - 34
		ar	32.4	29.0 - 36.0		

5.4. Tolerância à Variação de Salinidade.

Conforme pode ser verificado na Tabela XX, A. subrugosa e F. clenchi apresentaram um padrão semelhante de tolerância à variação de salinidade. Ambas as espécies não conseguiram sobreviver, por um longo tempo, em condições extremas de hiposalinidade (0 a 15%) e hipersalinidade (50 a 70%), mostrando-se, porém, muito bem adaptadas às salinidades intermediárias (entre 20 e 45%). Nestas concentrações, todos os indivíduos testados, das duas espécies, sobreviveram, aparentando bom desempenho de suas funções vitais, locomovendo-se, alimentando-se e defecando ao longo de todo o período experimental.

No entanto, apesar dos padrões de tolerância serem semelhantes, a proporção de mortos, em salinidades extremas ao longo do tempo, foi muito maior para F. clenchi ($y = 0.414 \exp [0.102 s_i + (- 0.011 s_i^2)]$) do que para A. subrugosa ($y = 0.353 \exp [0.077 s_i + (- 0.009 s_i^2)]$), indicando que Fissurella é menos resistente do que Acmaea a essas condições (Fig. 19).

Na ausência de salinidade (0%) e em 5%, 50% dos indivíduos testados de Acmaea morreram até 3.6 a 3.8 horas, respectivamente e 100% morreram após 4.6 a 5.8 horas. Para Fissurella, o tempo necessário para levar à morte 50% do indivíduos testados foi bem menor: 0.87 horas, na ausência de salinidade (0%) e 1.62 horas a 5%. A morte de 100% dos indivíduos, nessas mesmas salinidades, ocorreu até 1.75 horas e

2.75 horas, respectivamente. Em 10% de salinidade, 50% dos indivíduos de Acmaea morreram em 5.8 horas e 100% em 11.80 horas, ao passo que para Fissurella o tempo que metade dos indivíduos testados demorou para morrer foi de apenas 4.0 horas, enquanto 100% levou 8.0 horas. A 15% de salinidade, 50% dos indivíduos de Acmaea e de Fissurella morreram em 25 horas e 14 horas, respectivamente. Com relação às hiperconcentrações, Acmaea também sobreviveu por um tempo maior que Fissurella, observando-se que em salinidade de 50%, metade dos indivíduos testados morreu após 19.66 horas e para Fissurella após 3 horas; em salinidade de 60% 50% dos indivíduos de Acmaea morreram até 3.6 horas e de Fissurella até 2.25 horas e em 70%, Acmaea morreu até 1 hora e Fissurella até 0.87 horas. Para 100% de mortalidade em ambas as espécies estas proporções de tempo se mantiveram (Tab. XX).

Tabela XX - Tempo médio ($\bar{x}$) de mortalidade (DL50 e DL100) e desvio padrão (s), em diferentes salinidades (%) para A. subrugosa e F. clenchi.

salini- dade (%)	DL50				DL100			
	A. subrugosa		F. clenchi		A. subrugosa		F. clenchi	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
0	3.60	2.07	0.87	0.25	4.60	2.07	1.75	0.50
5	3.80	2.77	1.62	0.75	5.80	2.39	2.75	1.26
10	5.80	2.86	4.00	2.71	11.80	7.79	8.00	8.48
15	25.00	7.07	14.00	2.83	-----	-----	-----	-----
50	19.66	22.50	3.00	1.63	64.30	49.74	3.75	0.50
60	3.60	2.61	2.25	0.96	5.80	2.39	2.00	0.82
70	1.00	0.0	0.87	0.25	1.00	0.0	1.00	0.0

Obs. Nas salinidades entre 20 a 45%. não houve mortalidade para nenhuma das duas espécies.

Fig.19 - Proporção (p) de indivíduos mortos (m) de *A. subrugosa* ao longo do tempo (k) em diferentes salinidades. . e + indicam a proporção de mortos nas 5 e 4 replicações feitas para cada espécie, em cada salinidade.

5.5. Tolerância à Dessecação.

De acordo com a regressão logística utilizada para averiguar possível diferença de tolerância entre as duas espécies de gastrópodos, os resultados finais mostraram que no teste de paralelismo a hipótese H_0 foi rejeitada ($gl=1$, $\chi^2=14.18$ e $P<0.005$) e que as duas populações apresentaram tolerâncias significativamente diferentes à dessecação.

Com relação ao teste do intercepto comum, H_0 não foi rejeitada para qualquer nível de significância inferior a 5%, ou seja, as funções das retas, para as duas espécies possuíam a mesma origem ($gl=1$ e $\chi^2=0.06$).

Estes resultados confirmam que A. subrugosa é, de fato, significativamente mais tolerante à dessecação do que E. clenchi. A equação que descreve a reta para Acmaea foi: $\hat{\pi}_{1j} = -5.5210 + 0.00222 X_j$, enquanto que para Fissurella: $\hat{\pi}_{2j} = -5.5210 + 0.00516 X_j$. Os valores observados e estimados, obtidos para ambas as espécies, foram muito próximos, indicando que o teste foi adequado (Fig. 20).

Dos 18 indivíduos de A. subrugosa testados em cada um do 11 intervalos de tempo observados, somente 16.7% tinham morrido após 25:38 horas, observando-se 50% de mortalidade somente após 38:26 h e 100% após 86:29 h. Já para E. clenchi, nas mesmas condições, observou-se 22% de mortalidade após 11:24 h, 50% após 17:06 h e 100% após 38:26 h, evidenciando-se que quando A. subrugosa começou a morrer já haviam morrido 88% dos indivíduos testados de E. clenchi.

Fig.20 - Mortalidade de indivíduos de A. subrugosa e de F. clenchi ao longo do tempo durante o experimento de tolerância à dessecação. A figura mostra as retas de regressão com os valores observados e estimados para ambas as espécies.

6. Discussão

6.1. Padrões de Distribuição dos Herbívoros e sua Relação com Salinidade

A ampla distribuição de Acmaea observada no costão rochoso, no gradiente estuarino, indica que sua amplitude de tolerância à variação de salinidade é maior que a de Fissurella, que somente ocorre em uma estreita faixa, no mesolitoral inferior, a partir da menor variação de salinidade. Este fato é reforçado pela acentuada diferença de mortalidade obtida nos experimentos de tolerância desenvolvidos com estas duas espécies.

O fato de poucos indivíduos de Acmaea, com tamanho mínimo de 3.5 mm, ocuparem os locais do mesolitoral superior, próximo à foz do Rio Verde, demonstra que apesar de Acmaea sobreviver nesta região sujeita a condições extremamente variáveis, apresenta preferência por locais menos estressantes, distantes da água salobra. Se por um lado, esta localização soluciona um possível problema relacionado ao equilíbrio osmótico, diminuindo o período de contato com a água doce, durante as marés baixas, por outro lado, pode acarretar um maior risco de dessecação, impedindo a sobrevivência de indivíduos muito jovens e selecionando apenas os maiores e mais resistentes.

Arnold (1957), trabalhando com respostas de Patella vulgata a diferentes salinidades observou que indivíduos

coletados de mesolitoral superior eram mais resistentes a baixas salinidades do que os coletados de mesolitoral inferior. Observou ainda, que não havia diferença entre indivíduos de Patella pertencentes a classes de tamanho pequena e grande, quanto à tolerância a baixas salinidades.

Outros autores também encontraram correlações entre tolerância a baixas e altas salinidades e sua respectiva zonação no costão (Allanson, 1958; Gunter, 1961; Simpson, 1976).

Entretanto, Wolcott (1973) não observou nenhuma relação entre resistência de indivíduos à salinidade e local de ocorrência no costão. Bannister (1974) mostrou que indivíduos de P. lusitanica, coletados em mesolitoral superior, eram menos tolerantes a salinidades extremas que indivíduos de P. coerulea de mesolitoral inferior. Já, Balaparameswara Rao & Ganapati (1972) verificaram que Cellana radiata, um herbívoro tropical, era mais tolerante à dessecação do que a salinidades extremas.

Durante os experimentos de tolerância à variação de salinidade realizados com Acmaea e Fissurella observou-se que em baixas concentrações (de 0 a 10%) os indivíduos permaneciam firmemente aderidos à rocha, não demonstrando nenhum sinal de atividade fisiológica e/ou biológica. Os indivíduos submetidos à salinidades intermediárias (de 15 a 45%) responderam positivamente, mantendo suas atividades funcionais perfeitas. Em concentrações superiores a 45% a resposta foi semelhante à encontrada para baixas salinidades, com todos os indivíduos firmemente fixados à rocha.

Estes resultados foram semelhantes aos obtidos por Arnold (1957) sobre a variação intraespecífica na resposta de P. vulgata a diferentes salinidades. Assim que a água do mar era derramada sobre a sua concha esta se elevava, permanecendo deste modo, enquanto durasse o estímulo, mas em água doce ou em hipersalinidade P. vulgata fixava-se fortemente ao substrato, variando esta resposta de acordo com a salinidade utilizada no experimento. Arnold (1972) constatou ainda, que animais localizados em mesolitoral superior eram menos sensíveis a diminuições de salinidade do que aqueles que habitavam o mesolitoral inferior.

Como todos os gastrópodos herbívoros do tipo "limpet" são osmoconformadores, isto é, seu fluido corporal tende a se igualar às salinidades externas (Hughes, 1986), desenvolveram estratégias fisiológicas e comportamentais para minimizarem os danos causados pelas oscilações do meio externo. Por isso uma importante defesa desses herbívoros contra a variação de salinidade é se fixar fortemente à rocha, isolando-se temporariamente do meio, para tentar manter seu equilíbrio interno com o sangue através da água extravisceral da cavidade do manto (Wolcott, 1973). A evaporação é confinada ao fluido da cavidade do manto, protegendo os tecidos de dessecação e estresse osmótico (Hughes, 1986). Vários autores demonstraram relações entre fatores estressantes e adaptações, para diversas espécies, como Patella vulgata (Hoyaux, Gilles & Jeuniaux, 1976), Collisella limatula (Segal & Dehnell, 1962) e Notoacmaea scutum (Webber, 1969 apud Branch, 1981).

A baixa resistência às flutuações extremas de salinidade, durante os experimentos com Acmaea e Fissurella, mostrou que além de Acmaea ser mais tolerante que Fissurella, principalmente por esta espécie apresentar um orifício apical na concha, as suas limitações fisiológicas devem ser responsáveis pela baixa abundância de Acmaea e pela não ocorrência de Fissurella na foz do Rio Verde. Nenhum indivíduo de qualquer das duas espécies foi observado no rio, onde a salinidade permaneceu abaixo de 10%. durante a maior parte das seis horas amostradas.

Existe muita controvérsia sobre a influência de baixas e altas salinidades na sobrevivência desses gastrópodos herbívoros, uma vez que encontram-se variações intra e interespecíficas nas respostas a estes fatores físicos. Simpson (1976) e Wolcott (1973) concluíram que a salinidade nunca flutua por um período tão grande que pudesse ser um fator limitante para quaisquer das espécies de herbívoros por eles estudadas. Excetuando-se os cursos de água doce que corriam do costão, onde somente Collisella digitalis e Notoacmaea persona, as mais tolerantes das 5 espécies testadas por Wolcott (1973), conseguiam sobreviver.

Arnold (1972) concluiu que os herbívoros pateláceos por ele estudados eram excluídos de estuários mas sobreviviam em salinidades que variavam de 20 a 22%.. Por outro lado, Connell (1972) acredita que a baixa riqueza de espécies em estuários, não se deva somente aos efeitos diretos da variação de salinidade, mas, principalmente, devido ao acúmulo de sedimentos e ao aumento de turbidez da água pois, nesta região, a ação de ondas é

reduzida, sendo este o principal fator limitante para as espécies de costão que, em sua maioria, são filtradores ou herbívoros raspadores de algas. Branch (1981) também considera que as espécies são limitadas nos estuários, mais devido à sedimentação intensa do que propriamente às variações de salinidade.

De fato, no costão estudado observou-se um acúmulo e movimentação progressiva de areia, na região da foz do rio, encobrendo e asfixiando as espécies sésseis e os herbívoros da comunidade, em certas épocas do ano, como pode ser constatado através das observações relacionadas no apêndice. Talvez a localização dos indivíduos de Acmaea na foz, em áreas mais afastadas do mar, também se deva aos efeitos da sedimentação, pois eles raramente são encontrados na face horizontal da rocha, localizando-se, geralmente, em suas laterais onde a concentração de sedimento é praticamente inexistente. Mas, certamente, para Fissurella, devido à sua estrutura morfológica, a variação de salinidade é o principal fator que limita sua distribuição em áreas mais distantes da foz.

Outros autores salientaram a importância de mudanças no nível de areia, interferindo na distribuição de espécies em estuários e no mesolitoral de costões rochosos (Daly & Mathieson, 1977 e Jara & Moreno, 1984).

6.2. Padrões de Distribuição dos Herbívoros e Relação com Dessecação

De forma semelhante, os padrões de zonação no gradiente vertical observados para as populações de Acmaea e Fissurella estão diretamente relacionados às suas amplitudes de tolerância à dessecação. Maior abundância de ambas as espécies foi constatada no mesolitoral inferior, enquanto que no superior, somente Acmaea ocorreu, apresentando uma maior concentração de indivíduos grandes e médios e poucos jovens, e uma diminuição de densidade, nos meses mais quentes do ano. Fletcher (1984) observou um padrão semelhante para Cellana tramoserica e atribuiu esta redução da população à escassez de alimento e/ou à um estresse por calor, nas regiões mais altas do costão.

Muitos estudos sobre a tolerância de herbívoros ao estresse por calor têm sido relacionados aos padrões de zonação e à diminuição de alimento, revelando que as espécies que ocupam regiões mais distantes do nível do mar tendem a apresentar maior tolerância do que àquelas de faixas mais restritas, junto à linha d'água. Além disso, em épocas mais quentes, organismos que vivem em áreas de maior estresse tenderiam a sofrer redução do peso corpóreo (Allanson, 1958; Brown, 1960; Bannister, 1974; Connell, 1972; Wolcott, 1973; Branch, 1975c; Creese, 1980; Underwood, 1984).

Diversos autores consideram que o tamanho dos indivíduos influencia a taxa de perda de água e conseqüentemente

sua tolerância, ocasionando respostas diferentes em diversas espécies (Davies, 1969; Sutherland, 1970; Balaparameswara Rao & Ganapati, 1972; Vermeij, 1972; Creese, 1980b).

Branch (1975c) comparou as taxas de perda de água e tolerância em espécies de Patella e observou que o tamanho tem forte influência na tolerância de P. granularis. Indivíduos maiores, que ocupam as regiões mais afastadas do mar, apresentavam uma maior tolerância à dessecação, perdendo água numa taxa menor que os indivíduos localizados mais próximos ao mar.

A distribuição restrita de Fissurella no mesolitoral inferior, apesar de seu grande tamanho, está diretamente ligada à sua conformação morfológica (posição do orifício apical em sua concha), que propicia perda de água intensa durante as marés baixas (Righi, 1965). Esta característica torna as espécies da superfamília Fissurellacea mais sujeitas a dessecação que outras espécies de herbívoros (Purchon, 1968). Por isso, quando estão mais distantes da linha da água, mantêm-se sempre junto a tufo de algas ou entre mexilhões e em locais úmidos sem insolação direta (Guerrazzi, 1987), o que aparentemente constitui uma adaptação comportamental para evitar um choque no seu balanço hídrico. Esta observação é suportada pelos resultados dos testes de tolerância à dessecação que indicam ter esta espécie pouca condição de sobrevivência quando exposta por muito tempo à ação do meio, comparativamente à Acmaea.

Existem, entretanto, opiniões divergentes quanto às adaptações morfológicas relacionadas com a zonação vertical,

relativa ao gradiente de tamanho dos herbívoros. Se as proporções do corpo permanecem constantes, um aumento no tamanho resultaria em uma diminuição proporcional da área superficial relativa ao volume. Se a perda de água por evaporação depende da área superficial e o conteúdo de água do corpo depende do seu volume, então os animais com corpos maiores deveriam dessecar mais devagar (com relação ao seu conteúdo total de água) do que os indivíduos menores (Branch, 1981).

Segundo Segal (1956) o espaço extravisceral (aquele entre o corpo e a concha) tem um papel adaptativo em termos de resistência à dessecação. Este espaço guardaria um volume de água suficiente para que os indivíduos que ocorrem em áreas mais afastadas do mar consigam sobreviver até a próxima maré alta. Consideram também que o volume de água estocada é relativamente maior em indivíduos pequenos do que em indivíduos grandes. Wolcott (1973) e Creese (1980b) criticam esta idéia e acreditam que o total de água (água extravisceral e fluidos do corpo) que um animal guarda é que pode influenciar a sua resistência à dessecação.

Para Davies (1969) não é somente a taxa e a tolerância à perda de água que determinam o quanto indivíduos conseguem sobreviver nas áreas mais distantes do mar, independente do tamanho, mas a sobrevivência seria determinada pela taxa com que o animal recupera suas perdas.

No presente estudo foi observado que no mesolitoral superior, indivíduos de A. subrugosa apresentaram uma distribuição agrupada nas manchas de recolonização junto aos

bancos de Brachidontes solisianus e de Chthamalus spp. Esta seria uma forma de se protegerem da dessecação durante as marés baixas uma vez que nesta região, mais distante do mar, não se encontra com frequência, cobertura de algas que mantém uma maior umidade em seu redor. A localização de indivíduos de Acmaea nas laterais das rochas, onde a incidência do sol é indireta durante as horas mais quentes do dia, poderia ser outra forma de evitarem uma perda excessiva de água e manterem seu metabolismo em equilíbrio. Apesar deste padrão geral, alguns indivíduos pequenos de Acmaea podem ocupar áreas mais distantes do mar, vivendo ao lado de indivíduos grandes e adultos. O comportamento de se agrupar em regiões potencialmente mais estressantes, tem sido observado para diversas espécies de herbívoros como Collisella digitalis, Patella granularis e Siphonaria denticulata (Frank, 1965; Branch, 1975b e Creese, 1980b).

Outros mecanismos associados à redução do estresse por dessecação são a produção de muco que ajuda a isolar o animal do meio nas marés baixas (Cook, 1971; Hughes, 1986) e o comportamento de "homing" (Cook et al., 1969, 1971; Underwood, 1977) com o desenvolvimento de ritmos de atividade, regulando os horários das incursões alimentares para os períodos menos críticos durante a subida e a descida da maré, quando submersos e/ou durante à noite. A ocorrência desses mecanismos, isoladamente ou em conjunto variam intra e interespecificamente (Branch, 1981).

Observou-se que A. subrugosa e F. clenchi não apresentaram um comportamento rígido de "homing". Alguns

indivíduos, marcados durante um pequeno experimento realizado na Estação Ecológica de Juréia, voltavam ao mesmo lugar após incursões alimentares enquanto outros mudavam de lugar, independentemente de classe etária. Talvez devido aos seus ritmos de atividade alimentar estarem restritos às subidas e descidas das marés, a aquisição de um comportamento rígido de volta ao "lar" seja um investimento muito custoso e desnecessário, desviando energia, possivelmente, para a produção de muco.

Branch (1981), em uma revisão detalhada sobre a biologia e ecologia de gastrópodos herbívoros, enumera certas condições específicas que estariam diretamente ligadas com o limite superior de distribuição da maioria das espécies de herbívoros como por exemplo, locais com um forte impacto de ondas (Ebling et al., 1962), o aspecto da rocha (tridimensionalidade), que reduziria a exposição ao sol, e áreas onde as marés baixas não ocorressem ao meio dia.

Estas condições específicas citadas por Branch (1981) podem perfeitamente explicar a ampla distribuição da população de Acmaea e especialmente a presença de indivíduos jovens (pequenos) em áreas mais afastadas do mar, conforme mencionado anteriormente, uma vez que o costão da praia do Rio Verde recebe forte impacto de ondas que podem "lavá-lo" periodicamente.

A heterogeneidade espacial provocada pela tridimensionalidade das rochas, na região mais afastada do nível 0.0 de maré (Duarte, 1990) é outro fator que favorece a ampla distribuição de Acmaea e a ocorrência de indivíduos de Fissurella em locais mais distantes do mar, pois oferece vários

microambientes diferentes com maior umidade e insolação indireta e, conseqüentemente, com temperaturas mais baixas e amenas.

O costão no mesolitoral inferior, por ser mais bidimensional, conta com menos abrigos contra as ondas (Duarte, 1990), e por apresentar uma maior riqueza de espécies, favorece uma maior competição por espaço e alimento. Por outro lado oferece aos indivíduos jovens e adultos, de ambas as populações, certas vantagens como um tempo menor de exposição ao ar, pois é imediatamente molhado assim que a maré começa a subir, minimizando gastos energéticos devido ao estresse por dessecação. Também proporciona uma maior disponibilidade de alimento e abrigo, principalmente para os indivíduos jovens, entre as espécies sésseis ou como epibiontes destas.

Outro fator importante que pode contribuir para a distribuição da população de Acmaea, em áreas mais afastadas do mar, é o sistema de marés na Juréia. Durante o verão e nos meses mais quentes do ano, as marés de sizígia ocorrem durante a noite ou de madrugada (tábua 1641 para o porto de São Sebastião de 1986 e 1987). Com isso, parte da população que ocupa estas áreas fica pouco tempo exposta ao sol durante as marés baixas diurnas, sofrendo menos os efeitos da insolação direta e conseqüentemente da dessecação.

Já os efeitos das marés de quadratura geralmente dependem das condições do tempo. Se ocorrem tempestades em alto mar, estas marés podem ser altas e até maiores que as de sizígia, aumentando os riscos de desalojamento e morte dos indivíduos da comunidade, devido ao impacto de toras de madeira e de ondas

contra o costão. Caso o tempo esteja bom e o mar calmo, as marés de quadratura mantêm-se baixas ao longo de todo o ciclo de maré, expondo os organismos por um longo tempo ao meio e aos efeitos da dessecação, altas temperaturas e forte insolação.

Uma forma de evitar estas condições adversas ocasionadas pelas marés de quadratura seria o comportamento de migração para cima e para baixo do costão dos indivíduos de Acmaea localizados no mesolitoral superior. Este comportamento foi observado por diversos autores em várias espécies de herbívoros. Frank (1965), Haven (1971) e Choat (1977) constataram movimentos curtos para os níveis mais altos do costão, durante tempestades, quando as regiões mais distantes do mar permaneciam úmidas por um tempo maior do que o normal, e Branch (1975b) registrou movimentos em direção ao mar, durante condições muito quentes e secas, podendo haver, inclusive, abandono de "lar" na procura de locais mais úmidos e abrigados da insolação direta.

Branch (1981) cita vários trabalhos, relatando movimentos migratórios no costão, dependendo das condições sazonais.

Branch (1975b) verificou que para Patella granularis existe uma relação entre estes movimentos e o tamanho dos indivíduos. Recrutantes ou recém fixados tendem a ocupar os níveis mais próximos à franja de infralitoral, enquanto que indivíduos maiores migram para alturas maiores no costão.

Por outro lado, Sutherland (1970) relata que C. scabra não realiza qualquer movimento migratório e Creese (1980b) observou que um rígido comportamento de "homing" é apresentado

por Notoacmaea petterdi, que permanece em seu "lar" por quase toda a vida.

Para averiguar se as populações de A. subrugosa e de F. clenchi apresentam ou não um comportamento migratório seria preciso a realização de marcação e acompanhamento de coortes, por períodos contínuos, para identificar possíveis diferenças comportamentais entre indivíduos de diferentes classes etárias e variações intraespecíficas. Mas, pelas condições climáticas e sazonais da Juréia, este comportamento provavelmente não teria um valor adaptativo importante para evitar a dessecação. Na Juréia a pluviosidade é intensa ao longo do ano todo, amenizando a temperatura sobre a rocha; nos meses mais quentes as marés mais baixas são noturnas ou ocorrem durante a madrugada e existem muitos microambientes e abrigos no costão, onde os indivíduos podem se esconder durante as marés baixas. Uma evidência de que não deve ocorrer migração devido à dessecação, na população de Acmaea pode ser dada pela grande mortalidade de indivíduos durante o verão de 1988 que foi atipicamente quente. Outra evidência seria o fato de que, nos meses mais quentes do ano, as classes de tamanho médio e grande são as mais abundantes e os jovens só chegam ao costão no inverno e começo de primavera, quando as temperaturas estão mais amenas.

Segundo Wolcott (1973), em estudos sobre os efeitos dos fatores físicos sobre 5 acmeídeos, verificou que somente os indivíduos localizados em áreas mais distantes do nível do mar sofriam mortalidade por dessecação ou altas temperaturas e, apenas para estes indivíduos, as condições ambientais excediam as

tolerâncias das espécies pesquisadas.

Estudos mais detalhados precisariam ser desenvolvidos com F. clenchi e A. subrugosa para se verificar o efeito real da dessecação e altas temperaturas como limitantes à ocorrência dessas espécies no mesolitoral superior.

6.3. Padrões Populacionais

Comparativamente, menor abundância de Fissurella foi observada ao longo de todo o ano no costão rochoso da Juréia. Provavelmente isto se deva a dois fatores: (1) dificuldade de acesso às regiões do mesolitoral inferior e franja de infralitoral, devido às raras condições adequadas de maré (marés menores que 0.0), impossibilitando uma contagem real dos indivíduos; (2) método de amostragem por parcelas jogadas ao acaso pode ter subestimado a densidade de F. clenchi, uma vez que esta espécie é relativamente bem menos abundante que Acmaea.

A população de Acmaea, por sua vez, apresentou uma maior abundância de indivíduos recrutantes e jovens adultos durante todo o período amostrado, indicando uma estratégia reprodutiva anual. Os picos de indivíduos recrutantes observados no inverno (junho/87) e primavera (setembro/87) coincidem com a época de maior reprodução desta espécie (Righi, 1966). Contudo, a menor abundância em set/86, provavelmente, está relacionada com o período de muitas chuvas na região, ressacas no mar e violenta

arrebentação de ondas e impacto de toras de madeira no costão, provocando o desalojamento de muitos indivíduos da comunidade. Neste período houve ainda no costão um acúmulo de plantas arrancadas da vegetação do mangue e muito sedimento revolvido pelas ondas (apêndice). A importância de aspectos físicos do costão e de condições adversas de tempo, interferindo nos padrões de distribuição e abundância de espécies de herbívoros são referidas por Branch (1981) em sua ampla revisão sobre o assunto.

Acredita-se que os indivíduos de Acmaea que vivem nas regiões intermediárias do costão, no mesolitoral superior e na foz do Rio Verde, onde há uma menor riqueza de espécies e uma maior concentração de espaços abertos na rocha estejam ocorrendo em ambientes subótimos ou marginais de sua distribuição e que certamente, apesar de adaptados à condições extremas, devam ter um maior gasto energético para manterem seu equilíbrio metabólico. Isto explicaria sua pequena abundância e a concentração de indivíduos maiores e mais resistentes, nestas regiões. Já aqueles que ocupam as regiões de mesolitoral inferior e os locais com salinidades mais estáveis e maior riqueza de espécies (Sutherland, 1970; Connell, 1972), estariam no centro de sua distribuição, onde os efeitos negativos dos fatores físicos são mínimos, mas estariam sujeitos, por outro lado, aos efeitos de maior competição por espaço e alimento e à maior predação.

Sutherland (1970) mostrou que populações de A. scabra no mesolitoral inferior, centro de distribuição da espécie, apresentavam alto recrutamento, taxas mais constantes de crescimento e reprodução e um rápido crescimento. No entanto, ao

considerar a performance individual encontrou que esta zona era pobre, aparentemente devido às altas densidades, à maior probabilidade de morte, às menores taxas de crescimento e ao tamanho reduzido dos animais, resultando em baixa biomassa. A flutuação de crescimento e de densidade populacional nessa zona, em certas épocas do ano, seria decorrência de uma maior competição por alimento e espaço, uma vez que a região permanece submersa por um período maior, possibilitando um maior suprimento de alimento. Por outro lado, a performance individual da população no mesolitoral superior, nas margens de distribuição da espécie era melhor, com maiores taxas de crescimento e animais com tamanhos maiores, resultando em maior biomassa, além da população encontrar-se abaixo da capacidade suporte do ambiente. As variações populacionais, nessa região estariam, segundo Sutherland ligadas a mortalidades catastróficas ocasionadas pela baixa estabilidade climática e pelas flutuações de alimento.

Opostamente à visão de Sutherland, Wolcott (1973) sugere que a seleção deveria operar contra os membros de populações localizados no mesolitoral superior, vivendo nos limites de suas tolerâncias fisiológicas, e que genótipos com modificações comportamentais que os mantivessem bem, dentro de suas amplitudes de tolerâncias, deveriam ser favorecidos.

Creese (1980a e b) discute que a maior frequência de indivíduos jovens no mesolitoral inferior, deve estar relacionada com um maior suprimento de alimento inexplorado nas regiões mais distantes do mar, com poucos indivíduos. Se alguns jovens tivessem chance de se fixarem nestas áreas, em um ano, sob

condições mais amenas de temperatura, poderiam sobreviver e crescer sem competirem por alimento ou espaço, como ocorre no mesolitoral inferior.

Pelos resultados eventualmente significativos obtidos com as ANOVA, relacionando o comprimento médio de Acmaea com a presença de Fissurella nos gradientes estudados, observa-se que não houve um padrão definido entre comprimento de concha (classe etária) e localização no costão, levando a supor que outros fatores, já discutidos, devam estar associados e interagindo para determinar sua distribuição.

De qualquer forma, é provável que a maior abundância de A. subrugosa, na ausência de F. clenchi em áreas do mesolitoral inferior, seja uma estratégia para evitar competição interespecífica por espaço e alimento, uma vez que Fissurella só ocupa as áreas centrais de sua distribuição onde a oferta de alimento é possivelmente bem maior do que no resto do costão, o que sugere que seja competitivamente superior. Por outro lado Fissurella, por ter um tamanho maior que Acmaea, deve precisar de uma maior quantidade de alimento para suprir suas necessidades metabólicas e apesar de ambas as espécies se alimentarem de forma semelhante, "pastando" indiscriminadamente sobre as microalgas à medida em que andam, provavelmente devido à diferença de tamanho e à posição no costão, possuem um sistema de rádula diferente, removendo mais facilmente do substrato certas formas de microalgas do que outras (Hughes, 1986). Se isto ocorresse com as espécies estudadas, existiria indiretamente uma minimização de competição devido a certa seletividade de alimentos, pelo fato de

cada uma "arrancar" mais facilmente do substrato certos tipos de microalgas. Mas de acordo com a premissa de maximização de energia, o comportamento alimentar tende a maximizar a aquisição de alimento por unidade de custo metabólico (Hughes, 1986). Isto levaria Fissurella a ingerir itens alimentares de diversos tamanhos com diferentes valores energéticos, pois não necessariamente os alimentos maiores possuem maior valor calórico. Desta forma Fissurella poderia ser uma competidora potencial de Acmaea, em mesolitoral inferior, por itens alimentares de menor tamanho.

Mas por Acmaea ter uma distribuição mais ampla e, ser mais resistente e apta a ocupar os ambientes instáveis e marginais do costão, explorando diferentes estratos pode minimizar a competição direta com Fissurella nos níveis mais próximos da linha da água. De qualquer forma fica evidente a sobreposição de alguns parâmetros dos nichos das duas espécies.

Com relação aos indivíduos jovens de Acmaea que vivem, em sua maioria, próximos à linha da água, a competição interespecífica não deve ser relevante uma vez que exploram os recursos disponíveis nos espaços intersticiais da comunidade sésil e comumente são encontrados como epibiontes destes. Além disso Fissurella, mesmo quando jovem, possui um tamanho bem maior que os recrutantes de Acmaea e possivelmente diferenciam o tamanho de itens alimentares ingeridos.

De acordo com Branch (1981), a competição entre herbívoros pode afetar a distribuição de uma ou de ambas as espécies quando uma delas invade o centro de distribuição da

outra, excluindo-a daquela área. Black (1979) demonstrou a existência de exclusão competitiva entre duas espécies de herbívoros através de experimentos de remoção e Creese (1978) testou as interações de várias espécies de herbívoros, separando-os em gaiolas com várias densidades diferentes, demonstrando a existência de competição entre elas.

Estas suposições precisariam ser testadas através de experimentos, utilizando-se gaiolas de exclusão, remoção e introdução de indivíduos marcados das duas espécies, em suas áreas de ocupação. Sem isto, torna-se impossível afirmar a ocorrência de competição e/ou seu efeito sobre a distribuição das espécies estudadas.

Neste trabalho, evidenciou-se o papel de dois fatores físicos que têm sido incluídos entre os mais importantes para a determinação dos limites e padrões de distribuição de todas as espécies que habitam o mesolitoral de costões rochosos. No entanto, tais fatores isolados não são suficientes para se esclarecer, de fato, as intrincadas relações intra e interpopulacionais das duas espécies de herbívoros. Torna-se claro, portanto, a necessidade de estudos sobre suas histórias de vida, ecologia, comportamento e interações com outras populações do costão rochoso para se tenta entender qual a importância destes herbívoros nos processos de recolonização e consequentemente, na organização das comunidades de estuários.

7. CONCLUSÕES

1- Acmaea subrugosa tem uma amplitude de tolerância maior que Fissurella clenchi à variação de salinidade e à dessecação, apresentando um maior número de indivíduos, distribuição ao longo de todo o gradiente estuarino e vertical, enquanto que Fissurella só ocorre no mesolitoral inferior e onde não há variações de salinidade.

2- Na foz do Rio Verde indivíduos grandes de Acmaea ocupam preferencialmente as laterais da rocha e/ou locais mais afastados do nível d'água.

3- Acmaea apresenta distribuição diferencial ao longo do gradiente vertical: recrutantes ocupam o mesolitoral inferior, enquanto jovens e adultos, áreas mais distantes do mar.

4- A menor abundância de Acmaea e a concentração de indivíduos médios e grandes na foz do Rio Verde e no mesolitoral superior são indicações de que tais regiões constituem ambientes marginais e subótimos de sua área de distribuição. A permanência da espécie nessas áreas implica em um maior gasto energético para a manutenção do equilíbrio metabólico.

5- No mesolitoral inferior embora Acmaea esteja no centro de sua área de distribuição onde os efeitos adversos do ambiente são

minimizados, está mais sujeita a fatores bióticos como competição e predação. Maior abundância de Acmaea na ausência de Fissurella pode indicar que realmente estas duas espécies competem por espaço e/ou alimento.

6- Uma possível competição entre Acmaea e Fissurella poderia ser minimizada por seleção de itens alimentares devido a tamanhos diferentes de rádula que selecionariam diferentes tamanhos de itens alimentares.

7- Indivíduos menores de Acmaea por viverem entre e sobre os organismos sésseis do mesolitoral inferior, não competem com Fissurella. Competição intraespecífica por alimento e/ou espaço entre indivíduos recrutantes pode ocorrer principalmente nos meses de junho e setembro/87, quando se tornam abundantes.

B. Literatura Citada

- Allanson, B.R. 1958. Some aspects of the ecology of the molluscan genus Siphonaria in South Africa. Portug. Acta Biol.(B), 6: 179-212.
- Arnold, D.C. 1957. The response of the limpet, Patella vulgata L., to waters of different salinities. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 36:121-128.
- Arnold, D.C. 1972. Salinity tolerances of some common Prosobranchs. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 52:475-486.
- Balaparameswara Rao, M. & P.N. Ganapati. 1972. Resistance of the limpet Cellana radiata (Born) to variations in temperature, salinity and desiccation. Proceedings of the Indian National Science Academy, 38B:335-349.
- Bannister, J.V. 1974. The respiration in air and in water of the limpets Patella caerulea (L.) and Patella lusitanica (Gmelin). Comp. Biochem. Physiol., 49 A:407-411.
- Barattini, L.P. 1951. Malacologia Uruguay. Enumeracion sistemática y sinonímica de los moluscos del Uruguay. Publ. Cient. Serv. Ocean. Minist. Ind., Montevideo, 6:179-293.

- Barnes, H. & M. Barnes. 1957. Resistance to desiccation in intertidal barnacles. Science, 126:358.
- Barnes, R.D. 1984. Os moluscos. In: Zoologia dos invertebrados. 4ª edição. Edt. Roca Ltda, São Paulo, SP. 340-403p.
- Black, R. 1979. Competition between intertidal limpets: an intrusive niche on a steep resource gradient. J. Anim. Ecol., 48:401-411.
- Branch, G.M. 1971. The ecology of Patella Linnaeus from the Cape Peninsula, South Africa. I. zonation, movements and feeding. Zool. Afr., 6:1-38.
- Branch, G.M. 1975a. Intraspecific competition in Patella cochlear Born. J. Anim. Ecol., 44:263-282.
- Branch, G.M. 1975b. Mechanisms reducing intraspecific competition in Patella spp: migration, differentiation and territorial behaviour. The Journal of Animal Ecology, 44:575-600.
- Branch, G.M. 1975c. Ecology of Patella species from the Cape Peninsula, South Africa. IV. Desiccation. Mar. Biol., 32:179-188.

- Branch, G.M. 1981. The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 19:235-380.
- Broekhuysen, G.J. 1940. A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa. Trans. Royal Society of South Africa, 28:18-292.
- Brower, J.E. & J.H. Zar. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. 2nd edition. Wm.C.Brown Publishers, Dubuque, Iowa, 226p.
- Brown, A.C. 1960. Desiccation as a factor influencing the vertical distribution of some South African gastropoda from intertidal rocky shores. Portug. Acta Biol. (B), 8:11-23.
- Castagua, M. & P. Chanley. 1973. Salinity tolerance of some marine bivalves from inshore and estuarine environments in Virginia waters on the western mid-atlantic coast. Malacologia, 12:47-96.
- Choat, J.H. 1977. The influence of sessile organisms on the population biology of three species of acmeid limpets. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 26:1-26.

- Connell, J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. Ann. Rev. Ecol. Syst., 3:169-192.
- Connor, V.M. 1986. The use of mucous trails by intertidal limpets to enhance food resources. Biol. Bull., 171:548-564.
- Cook, A.; O.S. Bamford; J.D.B. Freeman & D.J. Teideman. 1969. A study of the homing habit of the limpet. Anim. Behav., 17:330-339.
- Cook, S.B. 1971. A study of homing behaviour in the limpet Siphonaria alternata. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 141:449-457.
- Cook, S.B. & C.B.Cook. 1978. Tidal amplitude and activity in the pulmonate limpets Siphonaria normalis (Gould) and S. alternata (Say). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 35:119-136.
- Cortês, J.; A.de Alcântara; H.Palo Jr; Z.Koch & F.P.de Campos. 1989. Juréia: a luta pela vida. Editora Index Ltda, Rio de Janeiro. 133p.
- Creese, R.G. 1980a. Reproductive cycles and fecundities of four common eastern Australian archaeogastropod limpets (Mollusca: Gastropoda). Aust. J. Mar. freshw. Res., 31:49-60.

- Creese, R.G. 1980b. An analysis of distribution and abundance of populations of the high-shore limpet, Notoacmaea petterdi (Tennison-Woods). Oecologia, 45:252-260.
- Daly, M.A. & A.C. Mathieson. 1977. The effects of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates of Bound Rock, New Hampshire, USA. Mar. Biol., 43:45-55.
- Davies, P.S. 1969. Physiological ecology of Patella. III. Desiccation effects. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 49:291-304.
- Diretoria de Hidrografia e Navegação. 1986. Tábuas de marés para o ano de 1986: costa do Brasil e portos estrangeiros. Rio de Janeiro. 133-136p.
- Diretoria de Hidrografia e Navegação. 1987. Tábuas de marés para o ano de 1987: costa do Brasil e portos estrangeiros. Rio de Janeiro. 141-144p.
- Duarte, L.F.L. 1990. Seleção de presas e distribuição do gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) no costão da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia-Itatins, Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. 160p.

- Ebling, F.J.; J.F. Sloane; J.A. Kitching; H.M. Davies. 1962. The ecology of Lough Ine. XII. The distribution and characteristics of Patella species. J. anim. ecol., 31:457-470
- Farfante, I.P. 1943. The genera Fissurella, Lucapina and Lucapinella in the western Atlantic. Johnsonia, 10:9-12.
- Fletcher, W.J. 1984. Intraspecific variation in the population dynamics and growth of the limpet Cellana tramoseica. Decologia (Berlin), 63:110-121.
- Frank, P.W. 1965. The biodemography of an intertidal snail population. Ecology, 46:831-844.
- Garrity, S.D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. Ecology, 65:559-574.
- Guerrazzi, M.C. 1987. Estudos preliminares sobre a estrutura de uma comunidade de costão rochoso, em mesolitoral, num gradiente de salinidade. In: Anais do simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira. 221-232p.
- Grenon, J.F. & G.Walker. 1980. Biochemical and rheological properties of the pedal mucus of the limpet Patella vulgata L. Comp. Biochem. Physiol., 66 B:451-458.

- Gunter, G. 1961. Some relations of estuarine organisms to salinity. Limnology and Oceanography, 6:182-190.
- Haven, S.B. 1971. Niche differences in the intertidal limpets Acmaea scabra and A. digitalis (Gastropoda) in central California. Veliger, 13:231-248.
- Haven, S.B. 1973. Competition for food between the intertidal gastropods Acmaea scabra and A. digitalis. Ecology, 54:143-151.
- Hawkins, S.J. & R.G.Hartnoll. 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 21:195-282.
- Hoyaux, J.; R.Gilles & C.H.Jeuniaux. 1976. Osmoregulation in molluscs of the intertidal zone. Comp. Biochem. Physiol., 53:361-365.
- Hughes, R.N. 1986. A functional biology of marine gastropods. Croom Helm Ltd. London & Sydney. 245p.
- Jara, H.F. & C.A.Moreno. 1984. Herbivory and structure in a mid-littoral rocky community: a case in southern Chile. Ecology, 65:28-38.

- Jaskow, A. 1970. Aspectos do comportamento de *Acmaea subrugosa* (Gastropoda: Prosobranchia) na Praia do Segredo, São Sebastião (SP - Brasil). Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico. Universidade de São Paulo. São Paulo. 88p.
- Levinton, J.S. 1982. Marine Ecology. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J. 525p.
- Lubchenco, J. & B.A.Menge. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. Ecological monographs, 59:67-94.
- Lubchenco, J. & S.D.Gaines. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. Ann. rev. ecol. syst., 12:405-437.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. Ecological monographs, 46:355-393.
- Nalesso, R.C. 1988. Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas, SP. 165p.

- Purchon, R.D. 1968. The Biology of the mollusca. Pergamon Press, Oxford, London.
- Quinn, G.P. & N.R.Ryan. 1989. Competitive interactions between two species of intertidal herbivores gastropods from Victoria, Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 125:1-12.
- Raffaelli, D.G. 1978. Factors affecting the population structure of Littorina neglecta Bean. J. moll. stud., 44:224-241.
- Righi, G. 1963. Considerações sobre o estomago de Fissurella rosea Gmelin, 1791. Ciência e Cultura, 15:263-264.
- Righi, G. 1965. Sobre algumas Fissurellidae brasileiras. An. Acad. Brasil. Ci. 37:539-549.
- Righi, G. 1966. On the brazilian species in the Acmaea subrugosa complex (Gastropoda: Prosobranchia: Patellacea). malacologia, 4:269-295.
- Rios, E.C. 1975. Brazilian marine mollusks iconography. Fundação Universidade do Rio Grande; Centro de Ciências do mar; Museu Oceanográfico (eds.). 331p.
- SAS. 1985. SAS user's guide, 5th edition. Cary, NC: SAS Institute 956p.

- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science, 185:27-39.
- Segal, E. 1956. Adaptive differences in water-holding capacity in an intertidal gastropod. Ecology, 37:174-178.
- Segal, E. & P.A. Dehnel. 1962. Osmotic behavior in an intertidal limpet Acmaea limatula. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 122:417-430.
- Simpson, R.D. 1976. Physical and biotic factors limiting the distribution and abundance of littoral molluscs on Macquarie Island (sub - Antarctic). J. exp. mar. biol. ecol., 21: 11-49.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd edition. Freeman. N.Y. 859 p.
- Sousa, W.P., S.C. Schroeter and S.D. Gaines. 1981. Latitudinal variation in intertidal algal community structure: the influence of grazing and vegetative propagation. Oecologia, 48: 297-307.
- Sundell, K. 1985. Adaptability of two phenotypes of Littorina saxatilis (Olivi) to different salinities. J. exp. mar. biol. ecol., 92: 115-123.

- Sutherland, J.P. 1970. Dynamics of high and low populations of the limpet, Acmaea scabra (Gould). Ecol. monoqr., 40: 169-188.
- Tarifa, J.R.; G.S. Sodero; A.S. Watanabe; J.S. Coimbra; R. Cognolato; I. Fernandes; Y. Amendoeira e S.T. Casagrande. 1983. Zoneamento do meio físico da Estação Ecológica de Juréia. São Paulo. In: Noticias da Juréia. Brasília, SEMA.
- Underwood, A.J. 1977. Movements of intertidal snails. J. exp. mar. biol. ecol., 26:191-201.
- Underwood, A.J. 1984. Vertical and seasonal patterns in competition for microalgae between intertidal gastropods. Decologia 64:211-222.
- Vermeij, G.J. 1972. Shore-level size gradients in intertidal molluscs. Ecology 3:693-700.
- Wolcott, T. G. 1973. Biological ecology and intertidal zonation in limpets (Acmaeae): a critical look at "limiting factors". Biol. Bull. 145-422.
- Wonnacott, T.H. & R.J. Wonnacott. 1981. Regression: A Second Course in Statistics. Wiley, New York. 556 pp.

Zuim, S.M.F. & E.G. Mendes. 1980. Tolerância de Perna perna e Brachidontes solisians a diferentes salinidades. Rev. Bras. Biol. 40:137-141.

9. APêNDICE

Condições climáticas e processo de sedimentação na foz do Rio Verde durante os meses de estudo.

Mês/Ano	Tempo/condições do mar	Sedimentação na Foz
Setembro/86	muita chuva, mar bravo, toras de madeira e plantas no costão	nível de areia começando a cobrir as pedras
Outubro/86	sol- chuva mar sujo, batendo muito no costão	pedras mais encobertas
Dezembro/86	nublado- chuva marés altas	mais acúmulo de areia sobre as pedras
Janeiro/87	sol, marés médias	igual ao mês anterior

Março/87	sol- chuva marés baixas	igual ao mês anterior
Abril/87	sol- chuva marés baixas	maior acúmulo de areia sobre as pedras
Maio/87	chuva, toras de madeira e plantas no costão marés altas	mais areia na foz
Junho/87	sol- chuva marés baixas	mais areia na foz
Julho/87	sol marés baixas	igual ao mês anterior
Agosto/87	nublado- sol marés médias	igual ao mês anterior
Setembro/87	sol- chuva marés baixas	maior acúmulo de areia sobre as pedras