IB

Helena Passeri Lavrado

SECRETARIA DE PÓS GRADUAÇÃO

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato a) Helena Passeri Lavrado

e aprovada pela Comissão Julgadora 26/06/92

Seleção de presas pelo gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) na região de Arraial do Cabo, RJ.

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Campinas como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas (Ecologia).

Orientador: Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte

L399s
17089/BC

Campinas

1992

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Ao meu companheiro de

ontem, hoje e sempre,

Asteclides Alvaro .

SUMÁRIO:

LISTA DE FIGURAS.....iv

LISTA DE TABELAS.....vi

RESUMO.....ix

ABSTRACT.....xi

AGRADECIMENTOS.....xiii

1.INTRODUÇÃO.....1

2.ÁREA DE ESTUDO.....6

3.MATERIAL E MÉTODOS

3.1.Na Natureza

3.1.1 Medida de batimento de ondas.....12

3.1.2.Padrão de zonação e abundância das presas.....13

3.1.3.Densidade e estrutura de tamanho e dieta de *Thais*.14

3.1.4.Seleção de local de perfuração na concha de *Perna*.16

3.1.5.Deslocamento e migração de *Thais* 16

3.2.Em laboratório

3.2.2.Conteúdo calórico das presas.....17

3.2.1.Estimativa de peso seco.....17

3.2.3.Experimentos de seleção de presas em aquário.....18

3.3.Análise dos dados

3.3.1.Abundância, tamanho e atividade de alimentação de *Thais haemastoma*.....21

3.3.2.Seleção de espécie e tamanho de presa.....22

3.3.3.Valor de presa e taxas de consumo.....22

4.RESULTADOS

4.1.Na Natureza

4.1.1.Batimento de ondas.....24

4.1.2.Padrão de zonação e abundância de presas.....24

4.1.3.Densidade e estrutura de tamanho de *Thais*.....29

4.1.4.Espécies de presas utilizadas.....37

4.1.5.Tamanho de presas utilizadas.....43

4.1.6.Atividade de forrageamento.....49

4.1.7.Preferência por local da valva para perfuração....49

4.1.8.Migração e consistência de dieta.....53

4.2. Em laboratório

4.2.1.Conteúdo calórico.....56

4.2.2.Peso seco x Tamanho.....56

4.2.3.Experimento 1: seleção de espécie de presa.....56

4.2.4.Experimento 2: seleção de tamanho de *Perna*.....60

4.2.5.Experimento 3: seleção de tamanho de *Tetraclita*...61

4.2.6.Experimento 4: seleção de tamanho de *Megabalanus*..61

4.2.7.Dieta mista x Dietas exclusivas.....62

5.DISCUSSÃO.....70

6.CONCLUSÕES.....90

7.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....92

LISTA DE FIGURAS:

Figura 1: Mapa da região de Arraial do Cabo, RJ, indicando os locais de amostragem (Forno e Fortaleza) na região de Arraial do Cabo,RJ.....8

Figura 2: Variação da temperatura (A) e salinidade (B) na Enseada do Forno, no período de Junho/1990 a Agosto/1991.....9

Figura 3: Aspecto do costão protegido do Forno (A) e do costão batido da Fortaleza (B).....10

Figura 4: Padrão de zonação no verão (A) e no inverno (B) de 1991, na Fortaleza.....25

Figura 5: Padrão de zonação no verão (A) e no inverno (B) de 1991, no Forno.....26

Figura 6: Porcentagem média de cobertura ± erro padrão das principais espécies animais sésseis durante as estações do ano, no Forno (A) e na Fortaleza (B).28

Figura 7: Variação da densidade (número de indivíduos/m^2) de *Thais haemastoma* ao longo do tempo, no Forno (A) e Fortaleza (B).....30

Figura 8: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, no Forno.....31-32

Figura 9: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, por zona de presas, no Forno.....33-34

Figura 10: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, na Fortaleza.....38-39

Figura 11: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, por zona de presas, na Fortaleza.....40-41
Figura 12: Variação do comprimento médio (mm) ± erro padrão de *Thais haemastoma* ao longo do tempo, no Forno (A) e na Fortaleza (B).....42
Figura 13: Porcentagem média de presas consumidas (± erro padrão) por *Thais haemastoma* em cada estação do ano, no Forno (A) e Fortaleza (B).....44
Figura 14: Distribuição de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma* por espécie de presa consumida.....46
Figura 15: Atividade de forrageamento de *Thais haemastoma* ao longo do tempo no Forno e na Fortaleza.....50
Figura 16: Posição relativa dos furos feitos por *Thais haemastoma* nas valvas de *Perna perna*, no Forno (A) e Fortaleza (B).....52
Figura 17: Gráficos de peso seco (mg) x comprimento total (mm) de *Thais haemastoma* (A) e *Perna perna* (B)...58
Figura 18: Gráficos de peso seco (mg) x diâmetro basal (mm) de *Tetraclita stalactifera* (A) e *Megabalanus tintinnabulum* (B).....59

LISTA DE TABELAS:

Tabela 1: Freqüência de ocorrência de ventos na região de Arraial do Cabo (Julho/1990-Agosto/1991).....11

Tabela 2: Número aproximado de cápsulas de *Thais haemastoma*/m^2 encontrado no Forno e Fortaleza durante o período de Julho/1990 a Agosto/1991.....35

Tabela 3: Médias de comprimento de *Thais haemastoma* (± Erro padrão) nas três faixas de presas e contrastes entre as médias (teste t).....36

Tabela 4: Indices de eletividade relativa de Vanderploeg e Scavia (E*) das espécies de presa de *Thais haemastoma* ao longo do tempo, no Forno e Fortaleza.....45

Tabela 5: Análise de regressão linear das relações de tamanho de *Thais* (mm) x tamanho de presas (mm) no Forno e Fortaleza.....47

Tabela 6: Resultados do teste de Qui-quadrado em relação à distribuição de tamanho das presas de *Thais haemastoma* no Forno e Fortaleza.....48

Tabela 7: Proporção (%) de *Thais* predando em condições diferentes de marés e de luz no Forno.....51

Tabela 8: Espécies de presas consumidas por indivíduos de *Thais haemastoma* marcados no Forno.....54

Tabela 9: Proporção de indivíduos de *Thais* marcados e recapturados, em cada observação, no Forno.....55

Tabela 10: Proporção de indivíduos marcados de *Thais* encontrados em outras faixas da região entremarés após liberação dos caramujos na sua faixa de origem.....55
Tabela 11: Composição bioquímica (%) das presas mais comuns de *Thais* e respectivos conteúdos calóricos (Kcal/g).....57
Tabela 12: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* ao início e final do experimento de seleção de espécies de presas.....63
Tabela 13: Dados referentes ao número de presas (N), por espécie, e peso seco (PS) dos indivíduos consumidos por *Thais haemastoma* durante o experimento de seleção de presas.....63
Tabela 14: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* ao início e final do experimento de seleção de tamanho de *Perna perna*: número (N) e peso seco (PS) das presas consumidas.....64
Tabela 15: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* ao início e final do experimento de seleção de tamanho de *Tetraclita stalactifera*: número (N) e peso seco (PS) das presas consumidas.....65
Tabela 16: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* ao início e final do experimento de seleção de tamanho de *Megabalanus tintinnabulum*: número (N) e peso seco (PS) das presas consumidas.....66

Tabela 17: Indices de eletividade relativa de Vanderploeg e Scavia (E*) das classes de tamanho e das espécies de presas de *Thais haemastoma* nos experimentos de laboratório.....67

Tabela 18: Análise de Regressão Linear das relações de tempo de manipulação (horas) x tamanho de presas (mm) nos 4 experimentos em aquário.....68

Tabela 19: Análise de Regressão Linear das relações de valor de presa (cal/hora) x tamanho de presa (mm) nos 4 experimentos em aquário.....68

Tabela 20: Taxas de consumo, tempo médio de manipulação e valor de presa de *Thais haemastoma* em dietas mista e exclusiva.....69

RESUMO

A ação de ondas é um importante fator determinante da estrutura das comunidades de zonas entremarés de costões rochosos, exercendo, também, uma grande influência no comportamento de forrageamento de vários animais através do aumento de riscos de mortalidade causado pelo impacto das ondas. A compreensão da dieta de um predador, ao longo de um gradiente de exposição às ondas, pode explicar, muitas vezes, as variações locais da distribuição e abundância das populações de presas, em função da atividade desses organismos.

Com o objetivo de verificar se existem diferenças na dieta de *Thais haemastoma* (L.) em função da ação de ondas, foram realizadas observações quinzenais do seu comportamento de forrageamento (freqüência de alimentação, escolha de espécie e tamanho de presa), durante o período de Julho/1990 a Agosto/1991, em dois locais da Enseada do Forno, Arraial do Cabo, RJ: um ambiente exposto (Fortaleza) e outro protegido do impacto direto das ondas (Forno). Experimentos em laboratório também foram realizados com o intuito de se testar a seleção de presas e de se obter dados referentes ao retorno energético líquido de cada uma delas (tempo de manipulação, conteúdo calórico e peso seco consumido).

Os resultados mostraram que *Thais haemastoma* se alimenta basicamente de quatro espécies: o bivalve *Perna perna* (L.) e os cirripédios *Tetraclita stalactifera* Lamarck, *Megabalanus tintinnabulum* (L.) e *M.coccopoma* (Darwin).

As grandes densidades deste gastrópodo observadas no local exposto , a Fortaleza (média de 26 inds./m^2), em contraste com o local protegido, o Forno (média de 4 inds./m^2), são devidas à maior disponibilidade de presas sésseis naquele local.

Os índices de eletividade (E*) mostraram que *Thais* seleciona o mexilhão, independentemente de sua abundância, tanto na natureza como em condições de laboratório. *Perna perna* não só é a presa de maior conteúdo calórico como a mais proveitosa em termos de retorno energético (calorias/hora).

A seleção de um tamanho menor e menos proveitoso de *Perna* na Fortaleza (< 25 mm) do que no Forno (25-50 mm) representa um desvio da dieta ótima (em termos energéticos) devido a um maior batimento de ondas.

As taxas de consumo de 0,10 a 0,26 presas/*Thais*/dia, apesar de baixas quando comparadas às de outros predadores como caranguejos e peixes, podem ser suficientes para o controle da densidade das espécies sésseis, principalmente no costão protegido do Forno.

Portanto, na Enseada do Forno, a ação de ondas é suficiente para restringir o processo de seleção de tamanho mas não para reduzir a frequência de alimentação ou mesmo a seleção de espécie de presa por *Thais haemastoma*.

ABSTRACT

Wave action is an important structuring factor in rocky intertidal communities. It also has a great influence on animal foraging behaviour through an increase of mortality risks due mainly to dislodgement. Understanding differences in predator diet along a wave exposure gradient may explain variation in how predators affect prey distributions.

In order to test if there are differences in feeding rates and prey species and size selection by *Thais haemastoma* (L.) due to wave action, fortnightly field observations of its foraging behaviour were made (July/1990-August/1991). Two sites differing in wave exposure were chosen inside Forno inlet, Arraial do Cabo, RJ: an exposed (Fortaleza) and a sheltered one (Forno). Laboratory experiments were also carried out to test prey choice and to obtain data from net energy return of each consumed prey species (calories/hour).

The results showed that *Thais* basically feeds on four species: the mussel *Perna perna* and the barnacles *Tetraclita stalactifera, Megabalanus tintinnabulum* and *M.coccopoma*.

The greater densities of *Thais* observed at the exposed site (26 ind/m^2) in contrast to the sheltered one (4 ind/m^2) were due to higher abundances of its sessile prey in the former site.

The electivity indices (E*) suggested that this gastropod selects mussels in an optimal fashion, i.e., despite their abundance. *P.perna* has not only the highest energy content but also is the most profitable prey.

The choice of a smaller and less profitable mussel size (< 25 mm) at Fortaleza than at Forno (25-50 mm) shows a deviation of optimal diet probably due to a greater wave exposure.

Rates of consumption (0,10-0,26 prey/*Thais*/day) are lower than those of other predators such as crabs and fishes but they may be high enough to control sessile prey densities, specially at the sheltered site.

This study indicates that wave action affects size selection but it does not influence on feeding rates or even on prey species choice by *Thais haemastoma* in Forno inlet.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte, pelo carinho e interesse durante todo o desenvolvimento do trabalho.

Ao Dr. Ricardo Coutinho, pelo estímulo para meu aperfeiçoamento profissional na área de ecologia marinha e pelo inestimável apoio logístico e moral.

A Dra. Eloísa Helena Morgado do Amaral e à Dra. Fosca Pedini Pereira Leite pelas críticas e sugestões valiosas.

Ao Comandante Emmanuel de Almeida Gama e a toda a equipe de pesquisadores e funcionários do Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM), pela oportunidade de trabalhar em seus laboratórios e pelo apoio logístico durante a minha estadia em Arraial do Cabo.

Aos meus companheiros de luta Diclá, Mariana, Kadu, Beto, Moacir, Zé Eduardo, Guilherme e Marcelo, pela amizade revelada em todos os momentos alegres ou difíceis durante os trabalhos de campo.

Ao pesquisador Edson Vergara, pelas fotografias.

Ao M.Sc.Ricardo da Silva Absalão e ao Dr. Paulo Secchin Young, pela identificação dos moluscos e cirripédios, respectivamente.

Aos meus amigos Cláudia Magalhães, Paulo de Marco e Priscila Paixão por todo carinho e pelos conselhos úteis ao meu trabalho.

Ao Dr. Sérgio Henrique pelo interesse e comentários relevantes.

Ao Departamento de Zoologia da UNICAMP, pela oportunidade de aprofundar meus conhecimentos durante o curso de pós-graduação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), por financiarem todo o projeto de pesquisa e redação final da tese.

A minha família, por entender a importância de minha profissão e pelo incansável apoio durante toda a minha vida.

1. INTRODUÇÃO:

Nos últimos anos, cresceu o interesse sobre o papel da dieta dos organismos na estrutura e manutenção da diversidade de espécies nas comunidades da zona entremarés (Fairweather & Underwood, 1983). O conhecimento das relações tróficas é importante na medida em que permite a compreensão do efeito de predadores na distribuição, zonação e diversidade das espécies de presas (Paine, 1966; Ingham & Zischke, 1977).

Predadores raramente limitam-se a consumir um único tipo de presa (Carroll & Wethey, 1990). Freqüentemente, eles se vêem numa situação de escolha diante de uma grande variedade de espécies cuja distribuição e abundância são geralmente variáveis no espaço e no tempo. Além disso, o processo de seleção de presas por um predador pode ser determinado por fatores tais como a capacidade de detectar, a facilidade de capturar e o conteúdo energético da presa, e ainda o tempo de manipulação e tempo para outras atividades (Dunkin & Hughes, 1984; Hughes & Dunkin, 1984 a,b). O tamanho da presa também pode determinar o processo de seleção e até mesmo a taxa de crescimento dos predadores (Hughes, 1980; Garton,1986).

A teoria de forrageamento ótimo analisa a complexidade da seleção de presas de uma forma simples, baseando-se na premissa de que predadores escolhem presas que maximizem o seu ganho energético . Sendo assim, a dieta ótima de um predador deve ser entendida em termos de quantidade líquida de energia ganha na captura e ingestão da presa quando comparada à energia gasta na procura e manipulação da mesma (MacArthur & Pianka, 1966; Pyke et al, 1977; Hughes, 1980; Pyke, 1984; Stephens & Krebs, 1986).

Hughes (1980), em sua minuciosa discussão sobre o tema, expõe alguns casos em que esta seleção por predadores marinhos se aproxima da premissa de maximização de energia. Entretanto, outros estudos demonstram que fatores como pressão de predação, risco de mortalidade devido à dessecação e ao desalojamento, e aprendizagem podem desviar a dieta do seu ótimo (Menge, 1972; Menge, 1978 a,b; Dunkin & Hughes, 1984; Hughes & Dunkin, 1984 a,b; Hughes & Drewett, 1985; West, 1986, 1988). Alguns autores, inclusive, consideram, dentre os fatores físicos, o batimento de ondas e a dessecação como as mais importantes fontes de mortalidade para organismos na região entremarés, interferindo significativamente em suas atividades (Connell, 1961, 1970; Lewis, 1964; Dayton, 1971; Menge, 1976, 1978a).

Menge (1978 a,b) e Menge & Sutherland (1976,1987), por exemplo, assumem que a intensidade de predação pode variar em função da maior ou menor exposição do costão à ação de ondas. Em costões muito batidos, o risco de desalojamento e, conseqüentemente de mortalidade, é maior, podendo restringir a atividade de forrageamento dos organismos. Em costões protegidos, com a diminuição deste risco, a intensidade de predação pode ser maior mas, neste tipo de ambiente, o problema de dessecação geralmente é relevante, acarretando na concentração da atividade dos predadores durante o período em que se encontram submersos e interferindo, desta forma, no forrageamento destes.

Portanto, os efeitos ecológicos da ação de ondas podem operar diretamente através do impacto e desalojamento ou indiretamente através de alterações na disponibilidade de alimento, interações bióticas e eficiência de forrageamento (Etter,1989).

Poucos estudos sobre comparações intraespecíficas de comportamento de forrageamento entre populações de locais batidos e calmos têm sido realizados. Com exceção dos estudos de taxa de consumo (Menge, 1978a,b,1983) e de padrões de atividade (Moran, 1985, Fairweather, 1988; Burrows e Hughes, 1989) , a maioria dos trabalhos ou é realizada em laboratório ou somente em um local (calmo ou batido).

Comunidades da região entremarés de costões rochosos que apresentam abundância de gastrópodos carnívoros, como os do gênero *Thais*, têm se mostrado particularmente adequadas para o estudo de fatores que determinam a escolha de presas (Ingham & Zischke, 1977; Menge, 1978 a,b; Palmer, 1983; Hughes & Drewett, 1985; Garton, 1986; West, 1986, 1988; Brown & Richardson, 1987; Fairweather, 1987). Isto é justificável uma vez que tais caramujos são caracterizados pela lentidão de movimentos , pelo fato da maioria de suas presas ser séssil, por não serem perturbados pela proximidade do observador e por viverem em um ambiente praticamente bidimensional (Palmer,1984).

Thais haemastoma (Linnaeus) é um dos gastrópodos mais comuns da região entremarés de costões rochosos do litoral brasileiro. Clench (1947) cita a distribuição geográfica deste gastrópodo em águas tropicais e subtropicais de todo mundo. Na América do Sul, é encontrada tanto ao longo da costa atlântica como da pacífica. Apesar disso, trabalhos realizados no Brasil referem-se principalmente a aspectos taxonômicos e morfológicos (Smith,1961; Leal,1984; Magalhães,1988; Marini,1988) e raros são aqueles que abordam aspectos das relações tróficas (Duarte & Holler, 1987; Duarte, 1990), pouco se conhecendo sobre a consistência da dieta desta espécie em locais diferentes ao longo da costa mas que apresentam estruturas de comunidade semelhantes.

Portanto, o presente trabalho tem como objetivo o estudo da seleção de alimento por *Thais haemastoma* , em costões protegido e não protegido quanto à ação de ondas, considerando a distribuição, a abundância, o valor calórico, o tamanho e as espécies de presas. A hipótese a ser testada é que a atividade de forrageamento de *Thais haemastoma* varia em função do grau de exposição a ondas, na Enseada do Forno.

2.AREA DE ESTUDO:

Arraial do Cabo situa-se ao Norte do Estado do Rio de Janeiro (longitude 42°00'W e latitudes 22°44'S - 23°01'S) e apresenta um clima transicional entre tropical quente e subtropical. As temperaturas médias do ar variam aproximadamente entre 21°C , em agosto, e 26°C em janeiro (Yoneshigue, 1985). A estação chuvosa (média de 255 mm) começa em outubro e permanece até janeiro e a estação seca (média de 141.8 mm), de junho a setembro (Barbière, 1975), apesar de Yoneshigue (1985) constatar a irregularidade do período de chuvas de ano para ano. A insolação é maior no verão, provocando uma alta taxa de evaporação, o que torna a região uma grande produtora de sal (Barroso,1987).

Os ventos Nordeste são predominantes na região, ocorrendo em quase 70% do ano e cessando quando frentes frias chegam do Sul do país (Silva, 1985). No período de estudo (entre julho de 1990 a agosto de 1991), ele sempre foi dominante (com velocidades médias de 3,4-6,8 m/s) com exceção dos meses de inverno (Tabela 1). O segundo vento mais frequente na região foi o Sudoeste , com velocidades de 2-6,3 m/s, ocorrendo principalmente nos meses de verão.

As condições hidrográficas da região são influenciadas pelo regime dos ventos, especialmente os de Nordeste que afastam a Corrente do Brasil, permitindo a subida da ACAS (Água Central do Atlântico Sul) à superfície

e provocando a ressurgência de águas mais frias e salinas, principalmente na primavera e no verão (Valentin, 1974).

As estações de amostragem, Forno e Fortaleza, localizam-se na Enseada do Forno (Figura 1). Esta apresenta águas rasas, com profundidade média de 10 m ,temperaturas da água variando de 20,8 a 24,9°C (Figura 2A) e salinidades médias que variam entre 34,98 e 36,25, sendo as mais altas no verão (Figura 2B).

A enseada é protegida pela Ilha do Cabo Frio mas as estações de amostragem apresentam diferenças visíveis quanto ao impacto das ondas (Figuras 3A e 3B). A estação do Forno é bastante calma durante a maior parte do ano, enquanto a estação da Fortaleza, relativamente batida, só apresenta calmarias durante a passagem dos ventos Sudoeste. Além disso, possuem declividades diferentes: o costão do Forno possui perfil mais inclinado (média de 35 graus) e menos extenso; já o costão da Fortaleza é mais extenso e praticamente horizontal (média de 20 graus). Entretanto, as duas são semelhantes quanto à estrutura da comunidade animal diferindo basicamente na abundância da fauna séssil.

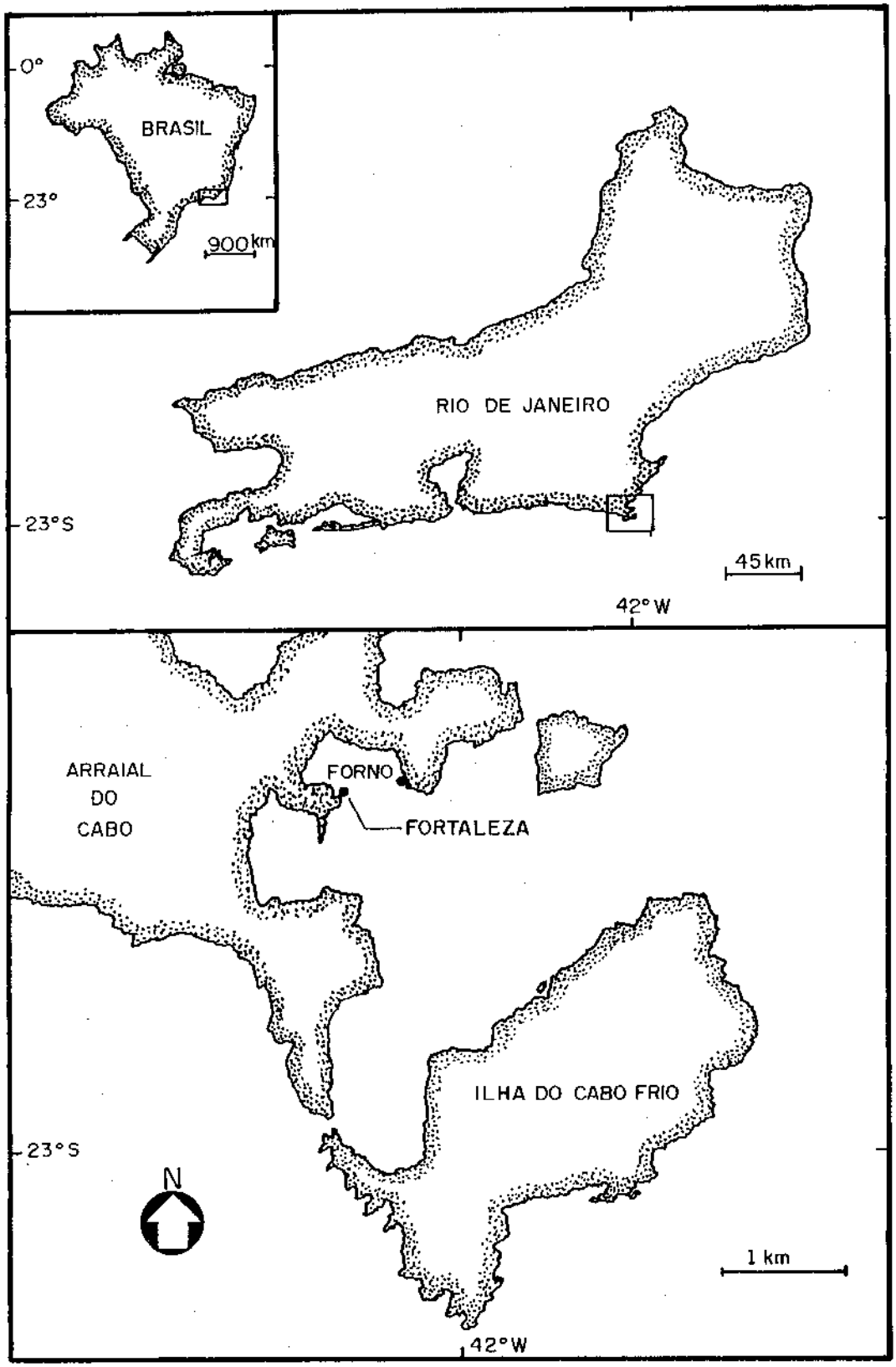


Figura 1: Mapa da região de Arraial do Cabo, RJ, indicando os locais de amostragem (Forno e Fortaleza).

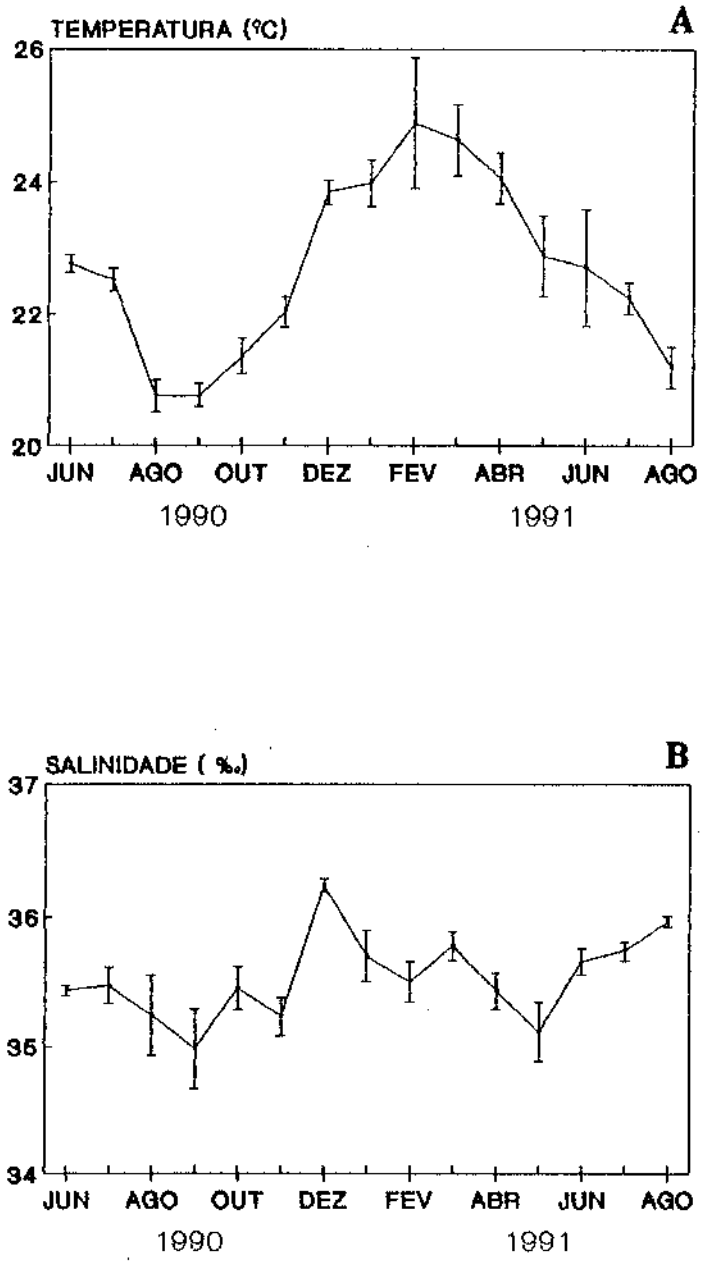
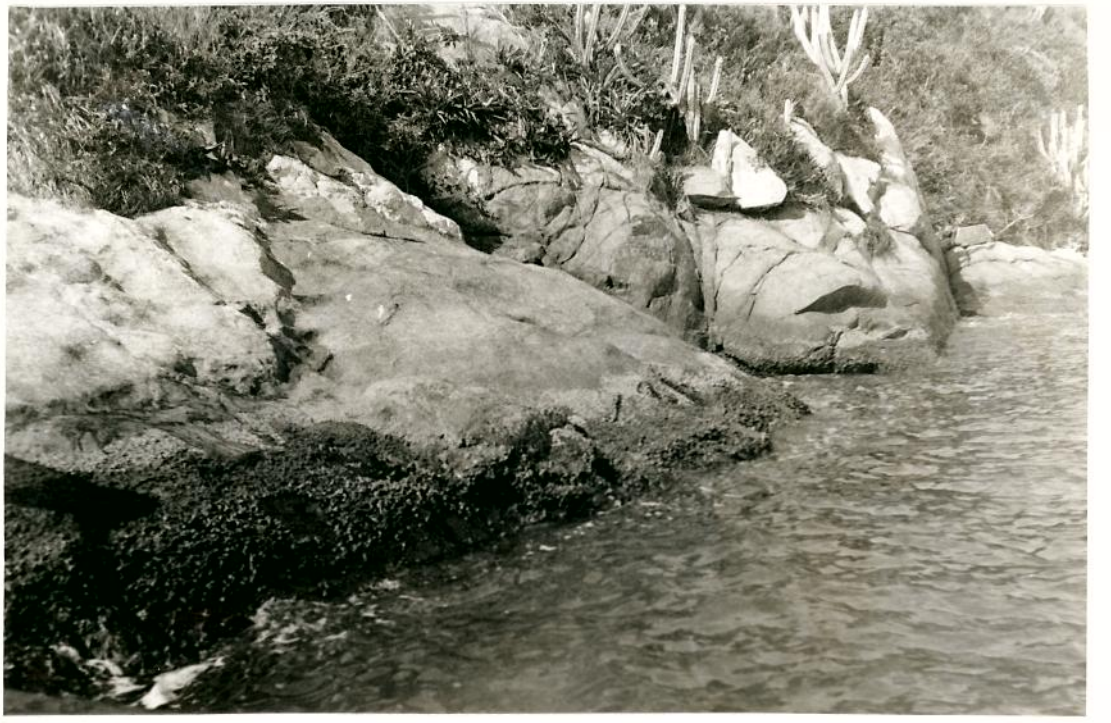


Figura 2: Variação da temperatura (A) e salinidade (B) na Enseada do Forno, no período de Junho/1990 a Agosto/1991. Os dados referem-se a valores médios mensais ± erro padrão. (Fonte: Inst. Estudos do Mar Almte. Paulo Moreira/ Projeto Recrutamento).

A



B

Figura 3: Aspecto do costão protegido do Forno (A) e do costão batido da Fortaleza (B).

Tabela 1: Freqüência de ocorrência (%) de ventos na região de Arraial do Cabo (Julho/1990 - Agosto de 1991).

	N	NE	E	SE	S	SW	W	NW
1 JUL	16,13	22,58	0,00	3,23	16,13	25,81	9,68	6,45
9 AGO	9,68	54,84	0,00	9,68	6,45	9,68	6,45	3,23
9 SET	6,67	50,00	0,00	0,00	3,33	23,33	10,00	6,67
0 OUT	0,00	80,65	3,23	3,23	3,23	6,45	0,00	3,23
NOV	3,33	56,67	3,33	6,67	13,33	10,00	6,67	0,00
DEZ	3,23	61,29	3,23	3,23	9,68	19,35	0,00	0,00
1 JAN	12,90	45,16	3,23	0,00	12,90	25,81	0,00	0,00
9 FEV	0,00	66,67	0,00	0,00	11,11	18,52	3,70	0,00
9 MAR	0,00	64,52	9,68	6,45	3,23	12,90	0,00	3,23
1 ABR	6,67	53,33	3,33	0,00	10,00	20,00	3,33	3,33
MAI	19,35	41,94	6,45	0,00	0,00	16,13	3,23	12,90
JUN	30,00	26,67	6,67	3,33	10,00	10,00	6,67	6,67
JUL	25,81	35,48	6,45	3,23	9,68	3,23	9,68	6,45
AGO	3,23	64,52	9,68	3,23	0,00	9,68	3,23	6,45

FONTE: Instituto de Estudos do Mar Almte. Paulo Moreira - (IEAPM) - Seção de Física

3.MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi realizado juntamente com o projeto integrado "Conseqüências biológicas dos processos oceanográficos nas comunidades bentônicas costeiras", do Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM).

3.1.Na Natureza

3.1.1. Medida de batimento de ondas

Para estimar quantitativamente o grau de exposição dos costões às ondas, foram utilizados moldes de gesso segundo metodologia descrita por Magalhães (1988).

Com o objetivo de se obter moldes aproximadamente esféricos, utilizaram-se lâmpadas comuns das quais foram extraídos os filamentos. Os bulbos foram, então, preenchidos com uma mistura composta por 7 partes de gesso de estuque e 3 de água. Após estarem secos, os bulbos foram quebrados e as lâmpadas foram embebidas em água do mar, pesadas e numeradas.

Em cada estação de amostragem, três lâmpadas (envolvidas em faixas de rede de pesca de malha de 2 cm) foram presas junto aos mexilhões (*Perna perna*), durante um período de 8 horas em condições de tempo bom.

Além disso, três lâmpadas foram imersas em aquário, durante o mesmo período de tempo, para avaliação de possível perda de peso por dissolução natural do gesso em água do mar (controle).

Posteriormente, as lâmpadas foram novamente pesadas e obtidas as porcentagens de destruição através da seguinte fórmula:

$$\% \text{ destruição} = \frac{\text{peso inicial} - \text{peso final}}{\text{peso inicial}} \times 100$$

De cada valor obtido, subtraiu-se a porcentagem de destruição média das lâmpadas-controle.

3.1.2. Padrão de zonação e abundância das presas

Para determinar o padrão de zonação no costão, foram estabelecidos pontos fixos ao longo de cada local de amostragem e nos quais, uma vez a cada época do ano, eram feitos transectos verticais (5 no Forno e 3 na Fortaleza).

Com um quadrado de 20 x 20 cm, estabeleciam-se parcelas contíguas desde a linha d'água (em maré 0.0) até o limite superior do supralitoral, cobrindo uma faixa vertical na região entremarés. O quadrado era dividido em 100 interseções marcadas de forma eqüidistante através de uma malha de fios de nylon.

A porcentagem de cobertura dos organismos sésseis era determinada pelo número de coincidências da presença destes sob as interseções, considerando-se cada uma como 1%, segundo metodologia usada por Menge (1976), Menge & Lubchenco (1981) e Duarte (1990).

A abundância total de cada uma das principais espécies sésseis (ao longo de cada transecto) na zona entremarés foi estimada da seguinte forma:

$$\text{Abundância total (\%)} = \frac{\Sigma \text{ porcentagem de cobertura de cada quadrado}}{\text{número total de quadrados no transecto}}$$

3.1.3. Densidade , estrutura de tamanho e dieta de *Thais*

Para obtenção de dados referentes à densidade e estrutura de tamanho de *Thais haemastoma*, as estações foram rastreadas quinzenal (Forno) e mensalmente (Fortaleza), em condições de maré baixa de sizígia, durante o período de 2 horas, definido em função do tempo disponível antes da subida da maré. Três faixas dominadas por *Tetraclita*, *Perna* e *Megabalanus*, na zona entremarés, eram percorridas, simultaneamente, à procura dos gastrópodos. Devido às diferenças de densidades do predador e à necessidade de escolha de locais homogêneos quanto ao substrato nas duas estações de amostragem , áreas de tamanhos distintos foram rastreadas (50 m^2 no Forno e 10 m^2 na Fortaleza) no mesmo intervalo de tempo.

A opção por este método de amostragem de uma área por intervalo de tempo foi devida à constatação da baixa densidade e distribuição agregada de *Thais* no Forno. O uso do método dos quadrados, conforme Duarte (1990), poderia subestimar a abundância do predador e reduzir as observações de seleção de presa. A diferença na periodicidade de coleta de dados nas estações de amostragem deve-se à maior freqüência de batimento na Fortaleza, dificultando os

trabalhos de campo e reduzindo o número de observações confiáveis. A precisão do método foi verificada através de contagens preliminares seqüenciais, que revelaram um coeficiente de variação pequeno (6,36%) entre elas.

Sendo assim, foram registrados: o número e tamanho dos indíviduos de *Thais*, a atividade de forrageamento (se estavam ou não predando) e a espécie e tamanho de presa selecionada durante o período de maré baixa diurna. Medidas de tamanho dos predadores e das presas (diâmetro basal para os cirripédios e comprimento total para os moluscos) foram obtidas com o auxílio de um paquímetro, com precisão de 0,1 mm.

Segundo Fairweather & Underwood (1983), as observações em maré baixa muitas vezes subestimam a atividade de alimentação de espécies de médiolitoral, pois estas geralmente têm maior atividade quando submersas ou à noite. Por isso, no Forno, além das amostragens em maré baixa diurna, também foram realizadas observações mensais em maré alta diurna, com auxílio de equipamento de mergulho, e em maré baixa noturna, com auxílio de lanterna. Nestas ocasiões, foram medidos apenas os predadores que estivessem de fato se alimentando.

Também foram obtidas informações quanto ao período reprodutivo de *Thais* no local, estimando-se visualmente o número de cápsulas depositadas nas estações de amostragem e a posição dos caramujos em relação às zonas de presas no costão (*Tetraclita*, *Perna* ou *Megabalanus*).

3.1.4. Seleção de local de perfuração na concha de *Perna*

No Forno e Fortaleza, todas as conchas de *Perna* perfuradas por predação foram coletadas para averiguação de uma possível preferência por determinados locais da valva. A posição de cada furo foi calculada em função da proporção da largura x proporção do comprimento da valva, para permitir comparações entre mexilhões de tamanhos diferentes.

3.1.5. Deslocamento e migração de *Thais*

No Forno, duzentos indivíduos jovens e adultos de *Thais* foram marcados com uma etiqueta de plástico numerada e colada na região superior da concha com o adesivo "SUPERBONDER" para obtenção de dados referentes à movimentação destes gastrópodos e à consistência da dieta. Após a marcação, os indivíduos foram soltos na faixa de presa de origem e, a cada observação da atividade de forrageamento, eram registradas as suas posições em relação às zonas de presas (*Tetraclita*, *Perna* e *Megabalanus*).

3.2.Em Laboratório

3.2.1 Conteúdo calórico das presas

Para avaliação do retorno energético obtido por *Thais* durante o consumo de cada espécie de presa, foram determinados os conteúdos calóricos do predador e das presas preferencialmente utilizadas na natureza, através da análise da composição bioquímica (glicídios, lipídios e proteínas) efetuada pela Seção de Química do IEAPM. Os valores foram convertidos nos seus respectivos equivalentes calóricos segundo fatores de conversão encontrados em Crisp (1984).

Segundo McClintock (1986), este método é mais preciso na avaliação de conteúdo calórico do que a calorimetria direta através da combustão de matéria orgânica.

3.2.2. Estimativa de peso seco

Cinquenta indivíduos de cada espécie de presa (cirripédios e bivalves) e 25 indivíduos de *Thais* foram coletados aleatoriamente para obtenção do tamanho e do peso seco da parte mole. Todos os animais foram medidos e secos em estufa a 65 graus por 48 horas antes da pesagem em balança analítica com precisão de 0,0001 g.

Estas estimativas foram posteriormente utilizadas para a determinação das relações de peso x tamanho das espécies envolvidas nos experimentos de aquário, facilitando os cálculos de taxas de consumo por *Thais* e valor de presas.

3.2.3 Experimentos de seleção de presas em aquário

Com o objetivo de se testar a existência de seleção de presas por espécie e por tamanho, foram realizados 4 experimentos. Em todos eles, foram utilizados 15 predadores, sendo 5 oriundos da zona de *Tetraclita*, 5 da zona de *Perna* e 5 da zona de *Megabalanus*, para verificação da consistência de dieta entre os indivíduos. Os caramujos, entre 20-25 mm de comprimento (classe modal mais freqüente encontrada nos locais estudados), foram separados, individualmente, em aquários com 10 litros de água corrente, onde lhes foram oferecidas presas de espécies e/ou tamanhos diversos.

Todos os indivíduos de *Thais* foram coletados em locais próximos à estação do Forno e nenhum indivíduo foi utilizado duas vezes, para manter a independência dos resultados.

Os experimentos foram realizados em 12 dias, tempo considerado suficiente por Broom (1982) para se testar preferências em aquários sem causar grandes alterações no comportamento de *Thais*. Além disso, os indivíduos permaneciam 24 horas sem alimentação antes do início de cada experimento.

As observações da atividade, tempo de manipulação, espécie e tamanho da presa consumida e período entre alimentações eram feitas diariamente (de 2 em 2 horas, das 5:00 às 23:00 h, no primeiro experimento, e de 4 em 4 horas, das 7:00 às 23:00 h, nos outros).

Toda presa consumida era substituída por uma da mesma classe de tamanho, para que o animal pudesse expressar claramente sua preferência evitando alterações de comportamento devido à escassez de alimento (Rodgers, 1990).

O tempo de manipulação foi calculado como sendo o intervalo em que o predador se encontrava sobre a presa mais metade dos intervalos de tempo anterior e posterior à presença deste sobre a presa, como em Brown & Richardson (1987).

O fluxo de água médio foi mantido em 0,8 litros/min e a temperatura da água foi monitorada em cada experimento.

- Experimento 1 :Seleção de espécie de presa

Escolheu-se, para este experimento, as três espécies mais consumidas por *Thais haemastoma* na Enseada do Forno.

As presas foram agrupadas em classes de tamanho e o número de indivíduos de cada espécie foi determinado de modo a manter proporcionalmente o mesmo volume para cada item alimentar. Tal cuidado visou manter as mesmas chances de encontro predador-presa.

Neste caso, observou-se a seguinte relação de presas por aquário:

Entre os itens alimentares:
12 *Tetraclita* : 6 *Perna* : 9 *Megabalanus*

Dentro de cada item alimentar:
Tetraclita - 3 ind < 10 mm : 1 ind > 10 mm
Perna - 3 ind < 20 mm : 2 ind > 20 mm e < 40 mm : 1 ind > 40 mm
Megabalanus - 2 ind < 15 mm : 1 ind > 15 mm

- Experimento 2 : Seleção de tamanho de *Perna perna*

Também observando-se a mesma proporção de volume, foram oferecidas, simultaneamente, três classes de tamanho do mexilhão, da seguinte forma:

Pequeno (< 25 mm) : 4 ind.
Médio (> 25 e < 50 mm) : 2 ind
Grande (> 50 mm) : 1 ind.

- Experimento 3 : Seleção de tamanho de *Tetraclita*

Neste experimento, duas classes de tamanho de *Tetraclita stalactifera* foram oferecidas à *Thais*, na seguinte proporção:

Pequeno (< 10 mm) : 3 ind.
Grande (> 10 mm) : 1 ind.

- Experimento 4 : Seleção de tamanho de *Megabalanus*

Duas classes de tamanho de *Megabalanus tintinnabulum* foram utilizadas neste experimento, obedecendo a proporção a seguir:

Pequeno (< 15 mm): 2 ind.
Grande (> 15 mm): 1 ind.

3.3.Análise dos dados

3.3.1 - Abundância, tamanho e atividade de alimentação de *Thais haemastoma*.

Para comparações das diferenças entre as duas estações de amostragem quanto à freqüência de atividade de alimentação em cada época do ano e também quanto às variações das densidades de *Thais*, utilizou-se o teste não-paramétrico de Mann-Whitney para 2 amostras (teste U).

Como os dados de freqüência de alimentação em condições diferentes de marés e fotoperíodos não eram totalmente independentes, isto é, como havia uma grande chance de reamostrar os mesmos indivíduos pelo fato das observações terem sido feitas geralmente no mesmo dia, realizou-se teste não paramétrico de Wilcoxon e não o teste de Mann-Whitney.

O teste de Friedman visa comparar mais de duas amostras que estejam relacionadas entre si, ou seja, que não sejam totalmente independentes uma da outra. Este teste foi usado para verificar se havia diferenças sazonais nas densidades de *Thais* ao longo do ano em cada uma das estações de amostragem .

Para comparações das médias de tamanho de *Thais* entre as estações de amostragem e para a confirmação da existência de um gradiente de tamanho ao longo das diferentes zonas do costão, utilizou-se teste t de "Student" após a verificação da homogeneidade das variâncias (Fmáx).

3.3.2 - Seleção de espécie e tamanho de presa

A seleção de espécie e/ou tamanho de presas foi evidenciada através do uso do índice de eletividade relativa de Vanderploeg e Scavia (Lechowicz, 1982) e verificada sua significância através do teste de X^2. Este índice é utilizado para se quantificar preferências alimentares a despeito da abundância das presas (seleção ativa de presa) e é obtido através da seguinte equação:

$E_i^* = (W_i - 1/n)/(W_i + 1/n)$ onde:

n = número de tipos de itens alimentares

$W_i = (r_i/p_i)/(\Sigma\, r_i/p_i)$

r_i = proporção da espécie i na dieta

p_i = proporção da espécie i no ambiente natural

O índice varia entre -1 ("aversão" ou não seletivo) a +1 (preferência ou seletivo).

Análises de regressão linear foram realizadas para avaliação das relações de tamanho entre predador e presas.

3.3.3 - Valor de presa e taxas de consumo

Uma medida simples para caracterizar um item alimentar quanto ao seu retorno energético para o predador e permitir que os alimentos sejam dispostos num "ranking" é o chamado valor de presa, expresso geralmente através da relação Energia ganha/Tempo gasto.

Neste trabalho, o valor da presa foi calculado como a razão entre o ganho de energia da presa consumida (peso seco consumido x conteúdo calórico) e o tempo de manipulação. Os valores foram expressos em calorias/hora.

Diferenças entre as médias das taxas de consumo e de valor em relação aos tipos de dieta dos experimentos de laboratório foram verificadas através do teste t de "Student".

A consistência da dieta em função da zona de presas, das quais foram retirados os caramujos usados nos experimentos, foi testada através da análise de variância não paramétrica de Kruskal-Wallis (H), em relação às taxas de consumo.

Todas as análises estatísticas foram feitas segundo Zar (1984) e através do programa STATGRAPH, versão 2.13, pertencente ao Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira.

4.RESULTADOS:

4.1.Na Natureza

4.1.1. Batimento de ondas

Houve perda de 1 lâmpada de gesso no Forno e 2 na Fortaleza. Apesar de não ser possível testar, estatisticamente, a significância das diferenças encontradas entre as porcentagens de destruição, o impacto de ondas aparentemente é maior na Fortaleza (perda de 11,65%) do que no Forno (perdas de 1,81 e 2,64%), o que confirma as observações visuais. Deve-se ressaltar que os valores citados consideram a perda de peso das lâmpadas-controle ($x=0,45\% \pm 0.045$).

4.1.2 - Padrão de zonação e abundância de presas

As duas comunidades (Forno e Fortaleza) são semelhantes quanto à composição específica e zonação vertical, diferindo apenas na abundância das espécies animais, principalmente as sésseis, e na presença marcante de espécies de algas foliáceas no local batido, entre elas, *Sargassum furcatum* Kützing. Em ambas, existe uma pequena variação sazonal na abundância das espécies principalmente em relação às algas foliáceas e filamentosas, que têm sua densidade reduzida no inverno (Figuras 4 e 5).

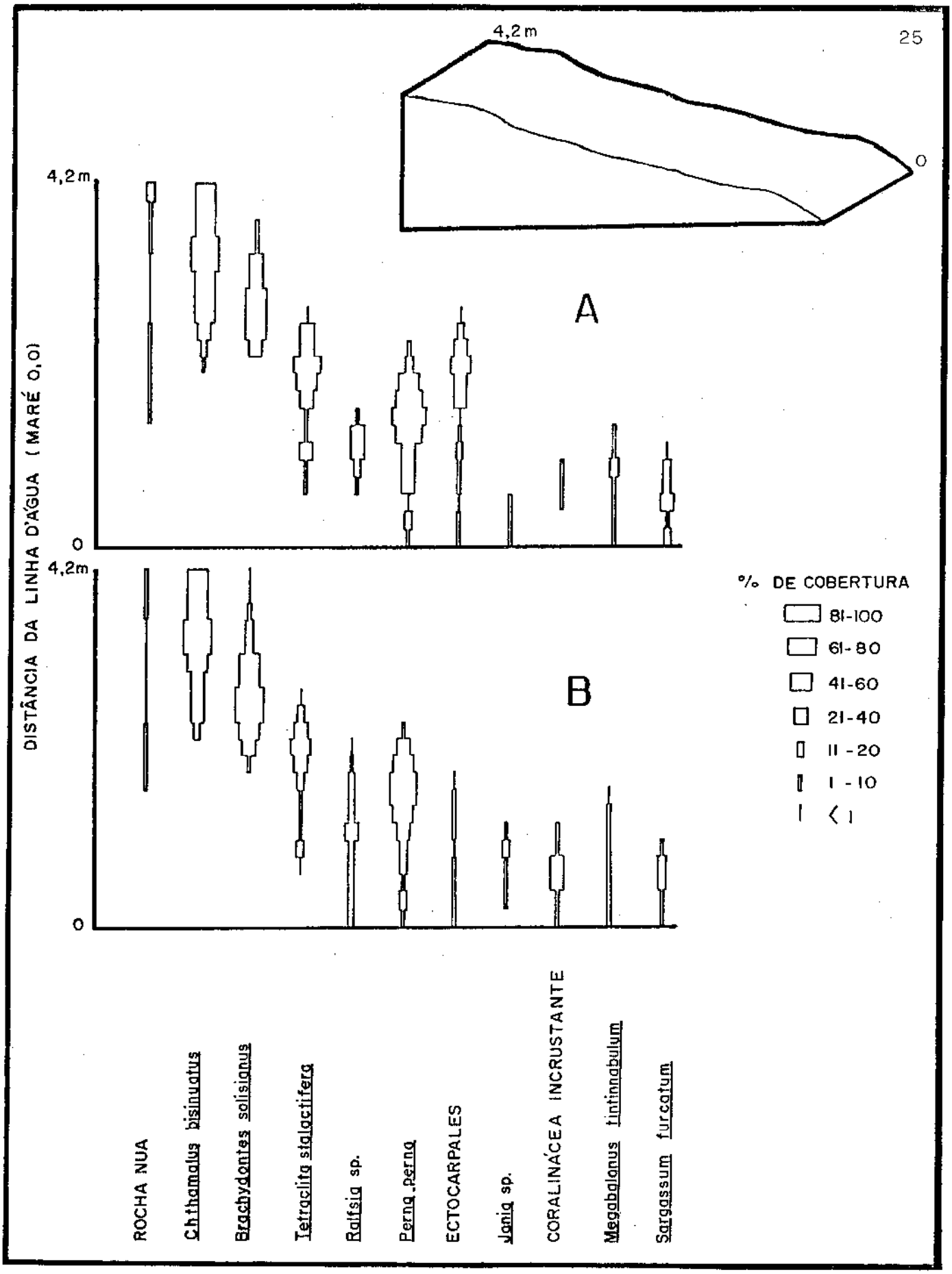


Figura 4: Padrão de zonação no verão (A) e no inverno (B) de 1991, na Fortaleza.

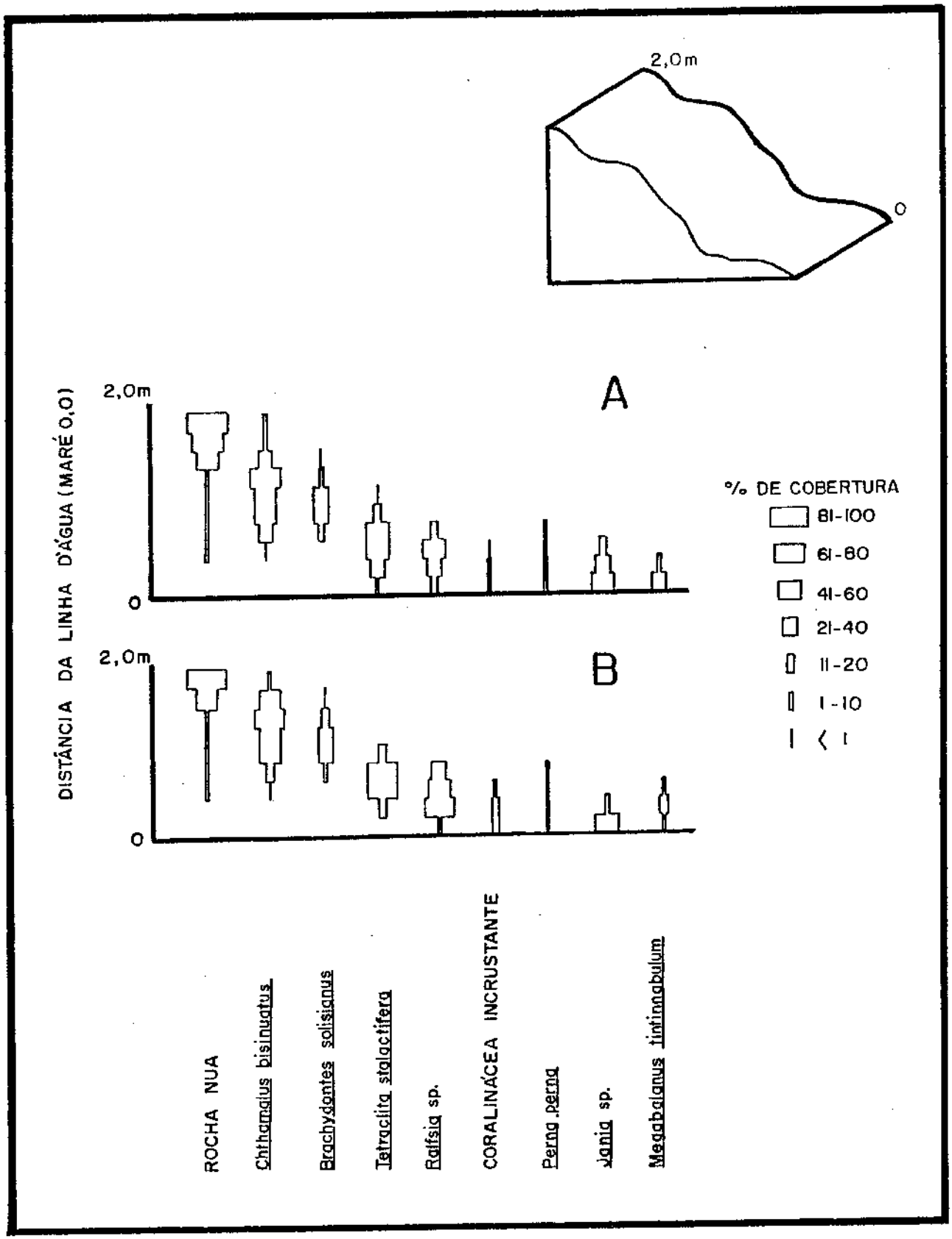


Figura 5: Padrão de zonação no verão (A) e no inverno (B) de 1991, no Forno.

As espécies animais que são presas potenciais de *Thais haemastoma*, como os cirripédios *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry, *Tetraclita stalactifera* Lamarck, *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus), e os bivalves *Brachidontes solisianus* (Orbignyi) e *Perna perna* (Linnaeus) são abundantes na Fortaleza. No Forno, entretanto, apenas as cracas dominam, estando os bivalves distribuídos em pequenas manchas ("patches") e havendo uma maior proporção de espaços vazios. A variação da abundância das espécies de presas ao longo do tempo pode ser vista na figura 6.

Com relação às presas móveis potenciais de *Thais*, os arqueogastrópodos *Collisella subrugosa* Orbignyi e *Fissurella clenchi* Farfante, são frequentes nos dois locais, assim como o gastrópodo *Littorina zic-zac* Gmelin, abundante somente no supralitoral.

No Forno, a presença de um caranguejo de grande porte e carnívoro, *Eriphia gonagra* (Fabricius), representa um potencial e importante predador tanto de *Thais haemastoma* como de *Perna perna*. Na Fortaleza, apesar de presente, este caranguejo parece ter atividade reduzida devido ao maior impacto das ondas.

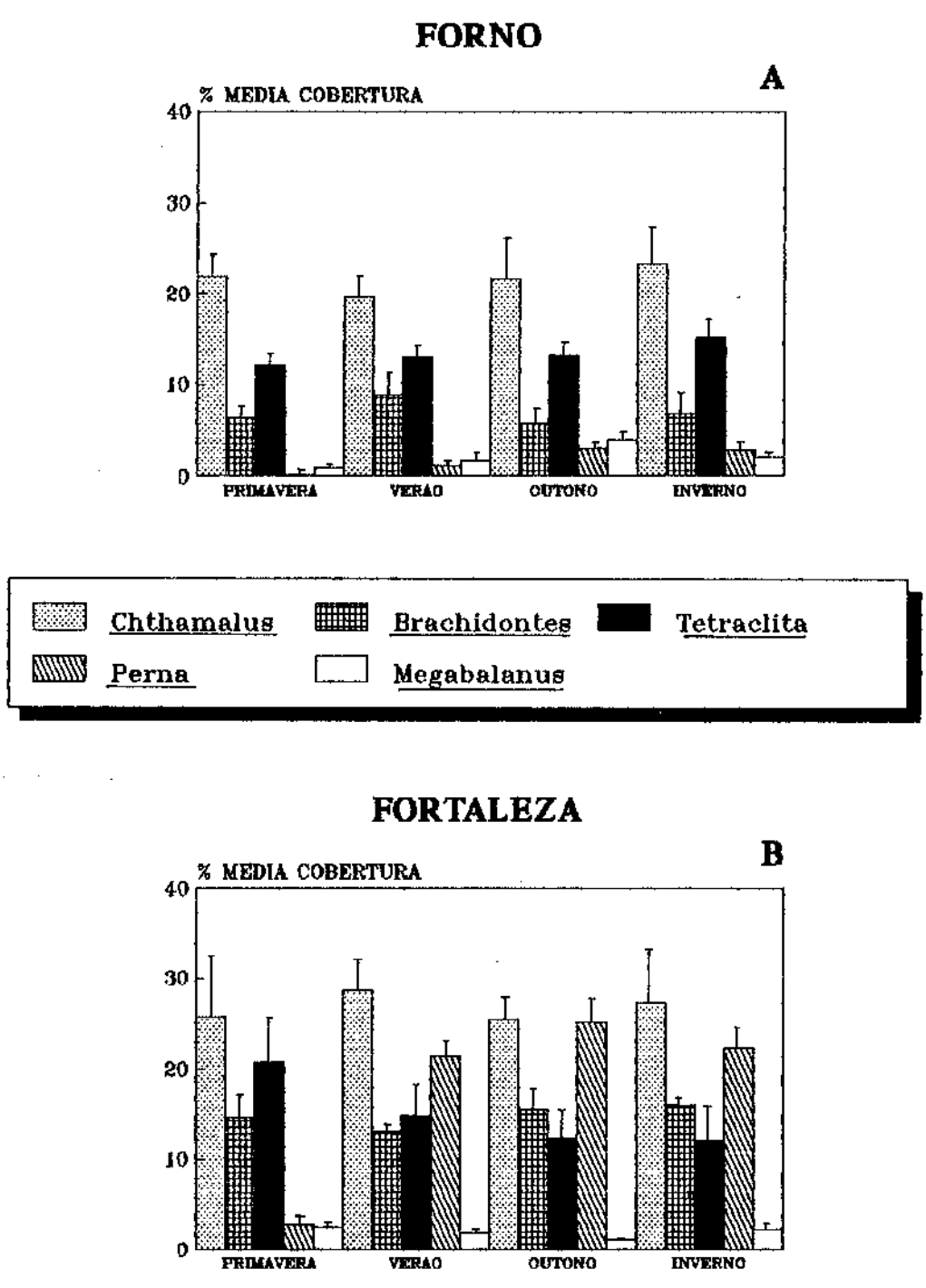


Figura 6: Porcentagem média de cobertura ± erro padrão das principais espécies animais sésseis durante as estações do ano, no Forno (A) e na Fortaleza (B). As médias e erros foram calculados a partir dos dados transformados (arcsen $\sqrt{\text{proporção}}$).

4.1.3. Densidade e estrutura de tamanho de *Thais*

No Forno, a abundância de *Thais* variou ao longo do ano (Figura 7A) , com uma ligeira queda durante o verão (1,44/m2) e um aumento significativo no inverno de 1991, com 10,34/m2 (teste de Friedman entre épocas do ano, X_r^2 = 8,2; p=0,017). A zona de maior densidade deste caramujo foi a de *Tetraclita*, seguida da zona de *Perna* e por último da zona de *Megabalanus* caracterizando, portanto, um gradiente decrescente de número. Percebe-se que o aumento de densidade no inverno corresponde a um recrutamento intenso neste período (Figuras 8 e 9), em virtude da desova ocorrida nos meses anteriores (Tabela 2).

A moda de comprimento variou entre 20-25 mm, no período de primavera-outono, e 15-20 mm, no inverno. Detectou-se, também, um gradiente de tamanho significativo ao longo do médiolitoral, com *Thais* menores na zona de *Tetraclita* e maiores na zona de *Megabalanus* (Tabela 3). O comprimento médio de *Thais* no Forno foi de 23,02 mm $\pm$ 1,87.

Na Fortaleza, as densidades foram, geralmente, 4 a 10 vezes maiores do que no Forno (Mann-Whitney, U=0, p<0,002). Dois picos de densidades ocorreram (um no verão e outro no inverno de 1991 - Figura 7B), mas as diferenças entre as estações do ano não chegaram a ser significativas (Friedman, X_r^2= 5,4, não significativo-NS). As maiores densidades concentraram-se, geralmente, na zona de *Perna*, com ausência de *Thais*, na maior parte do ano, na zona de *Tetraclita*.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

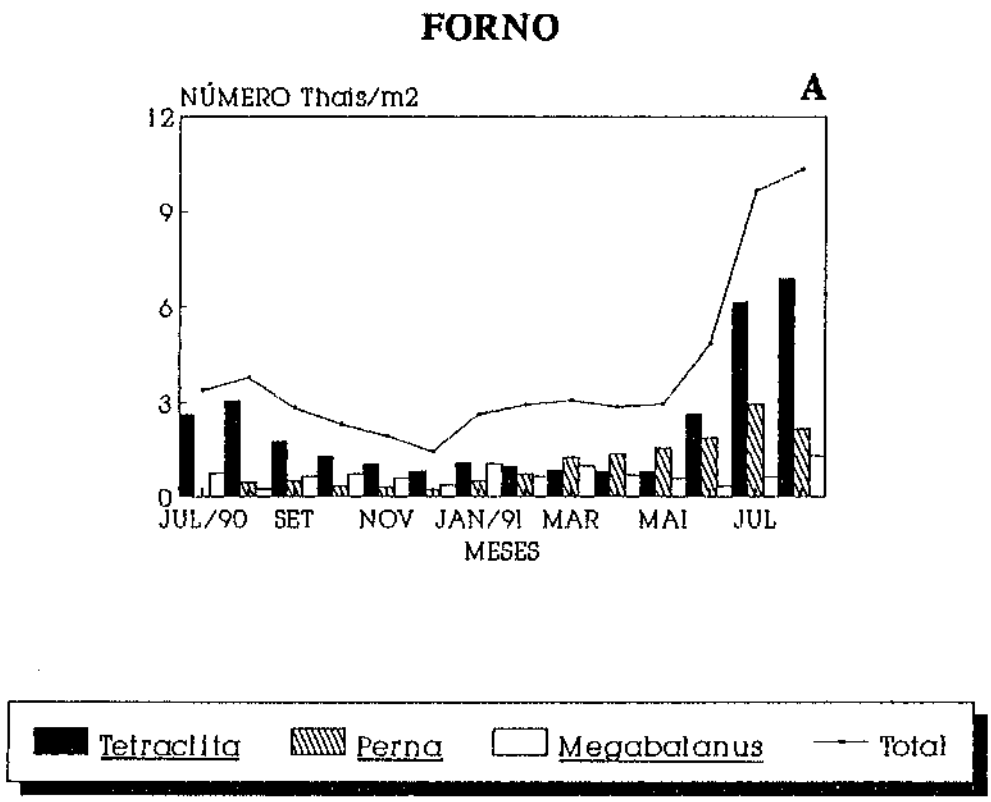


Figura 7: Variação da densidade (número de indivíduos/m²) de *Thais haemastoma* ao longo do tempo, no Forno (A) e Fortaleza (B). A linha cheia representa densidade total e as barras, a densidade por faixa da região entremarés.

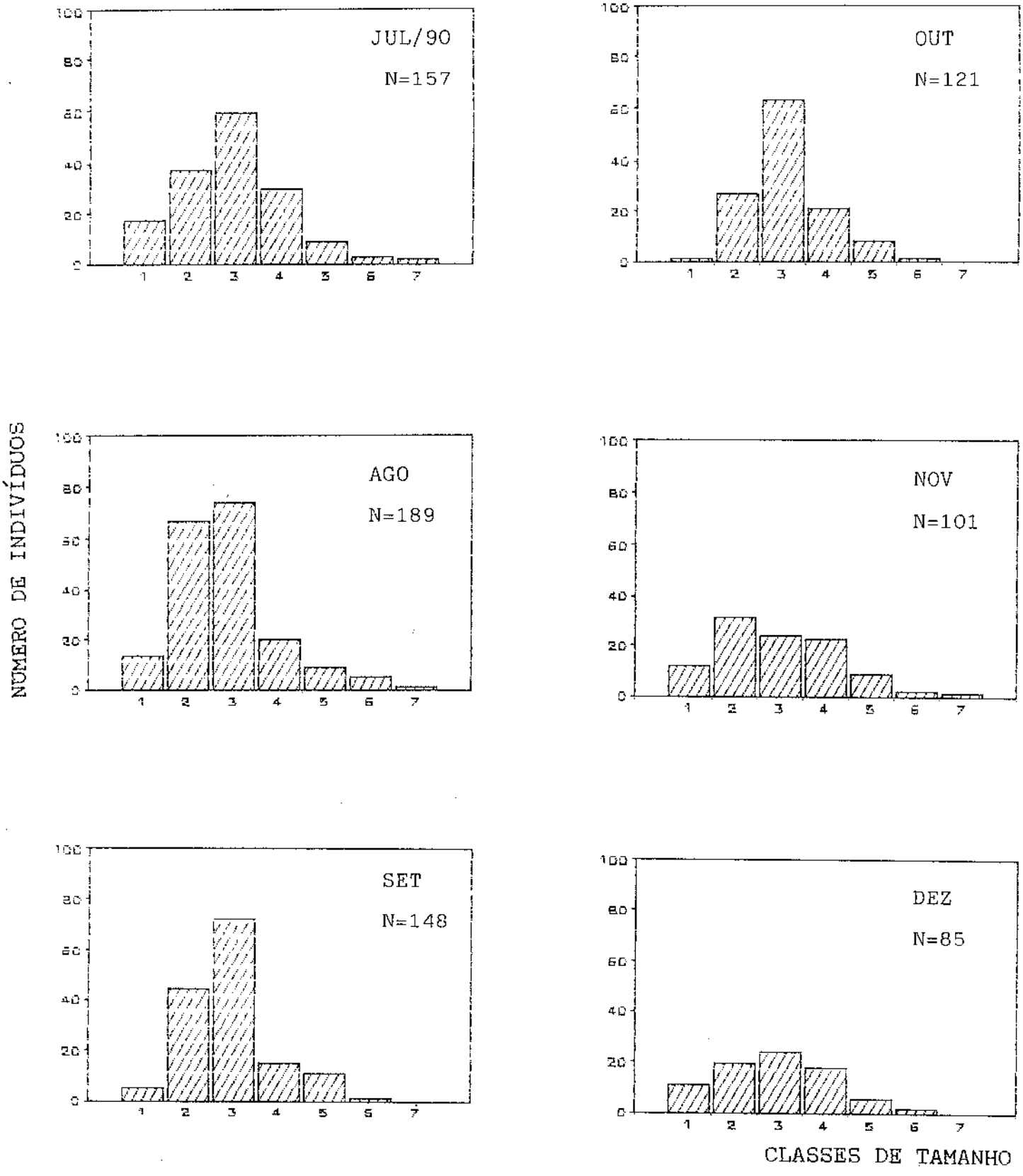


Figura 8: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, no Forno. Classes de tamanho : 1 - 10-15 mm/2 - 15-20 mm/ 3 - 20-25 mm/ 4 - 25-30 mm/ 5 - 30-35 mm/ 6 - 35-40 mm / 7 - > 40 mm.

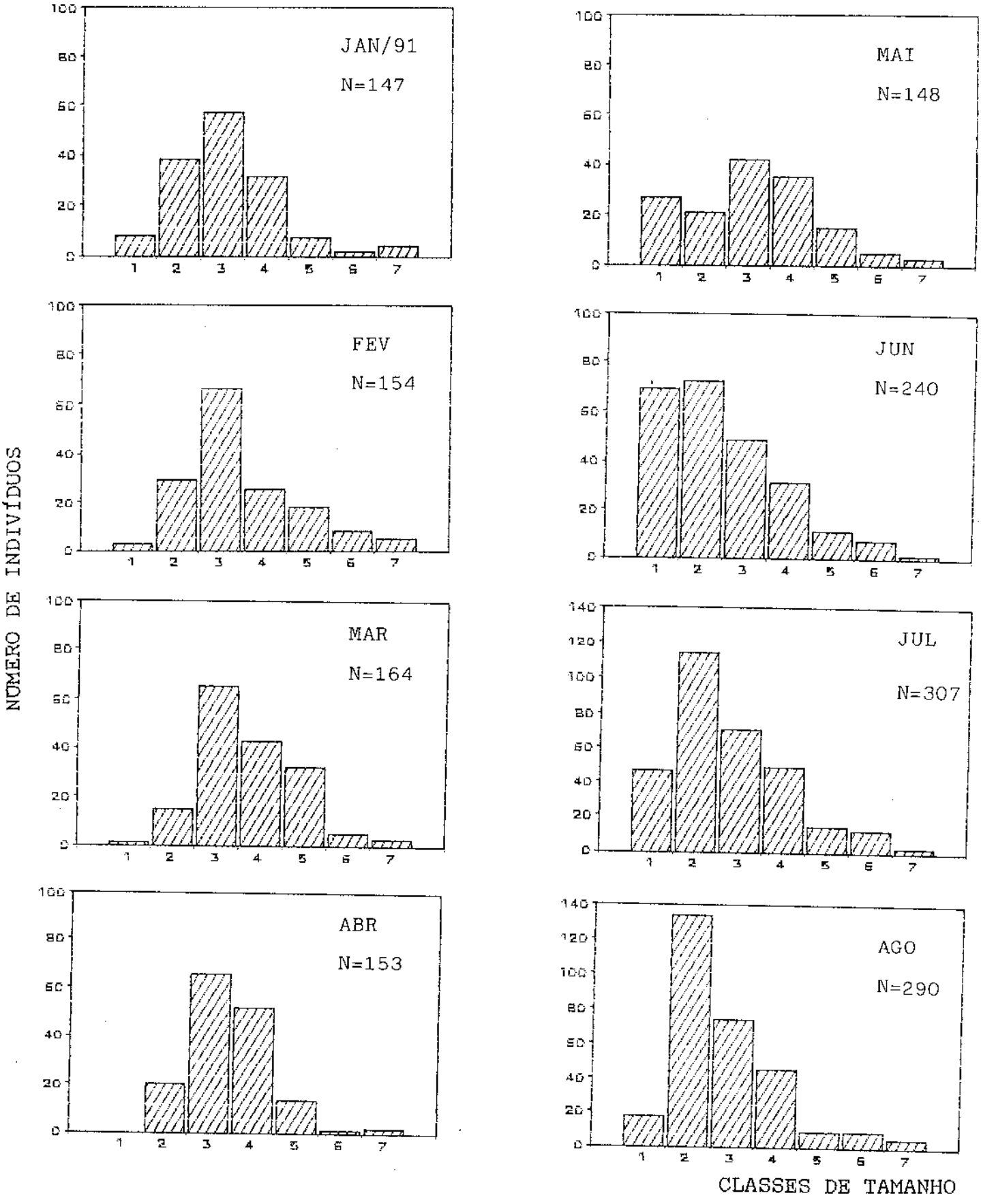


Figura 8: Continuação

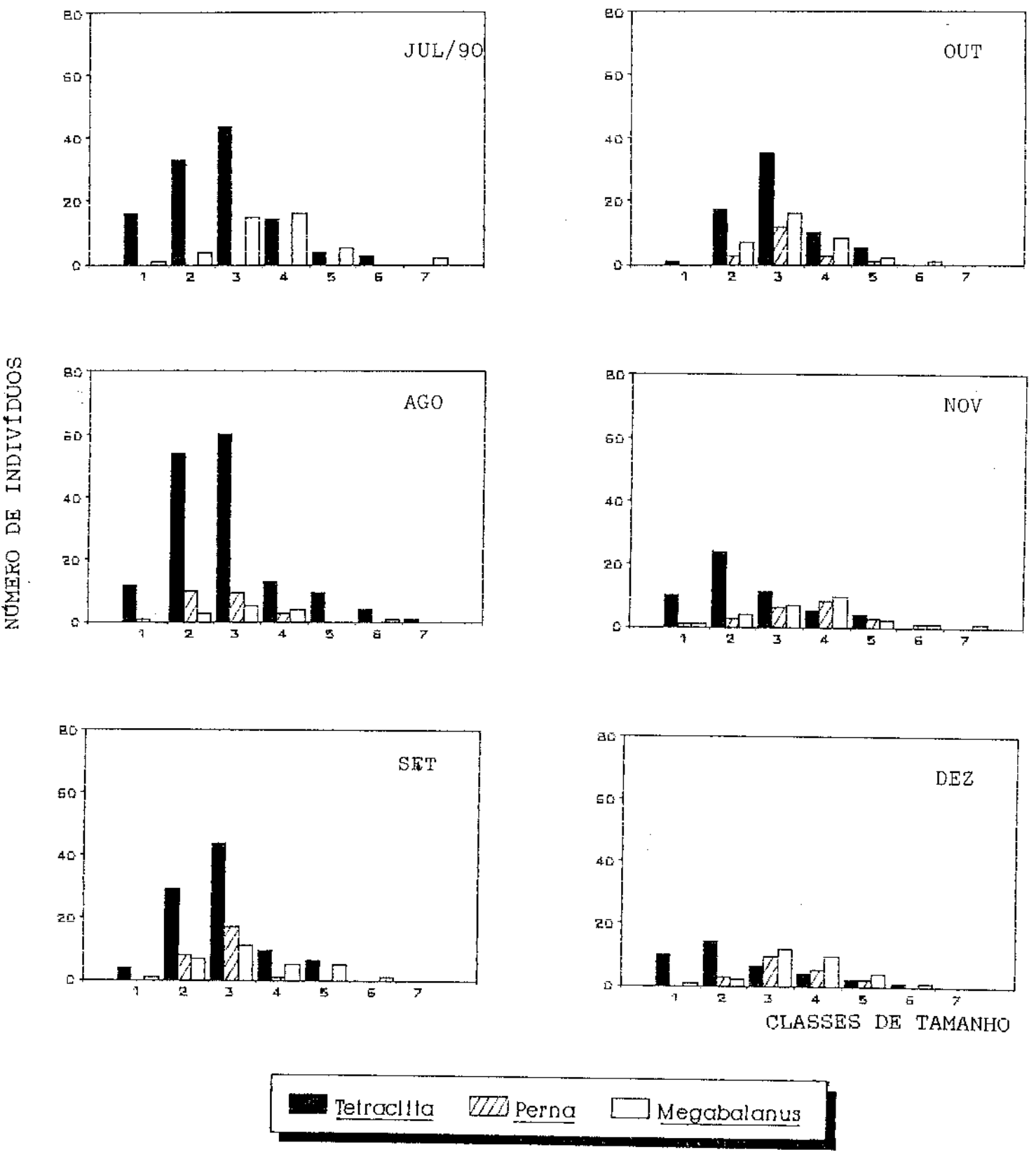


Figura 9: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, por zona de presas, no Forno. Classes de tamanho: 1 - 10-15 mm/2 - 15-20 mm/ 3 - 20-25 mm / 4 - 25-30 mm/ 5 - 30-35 mm/ 6 - 35-40 mm / 7 - > 40 mm.

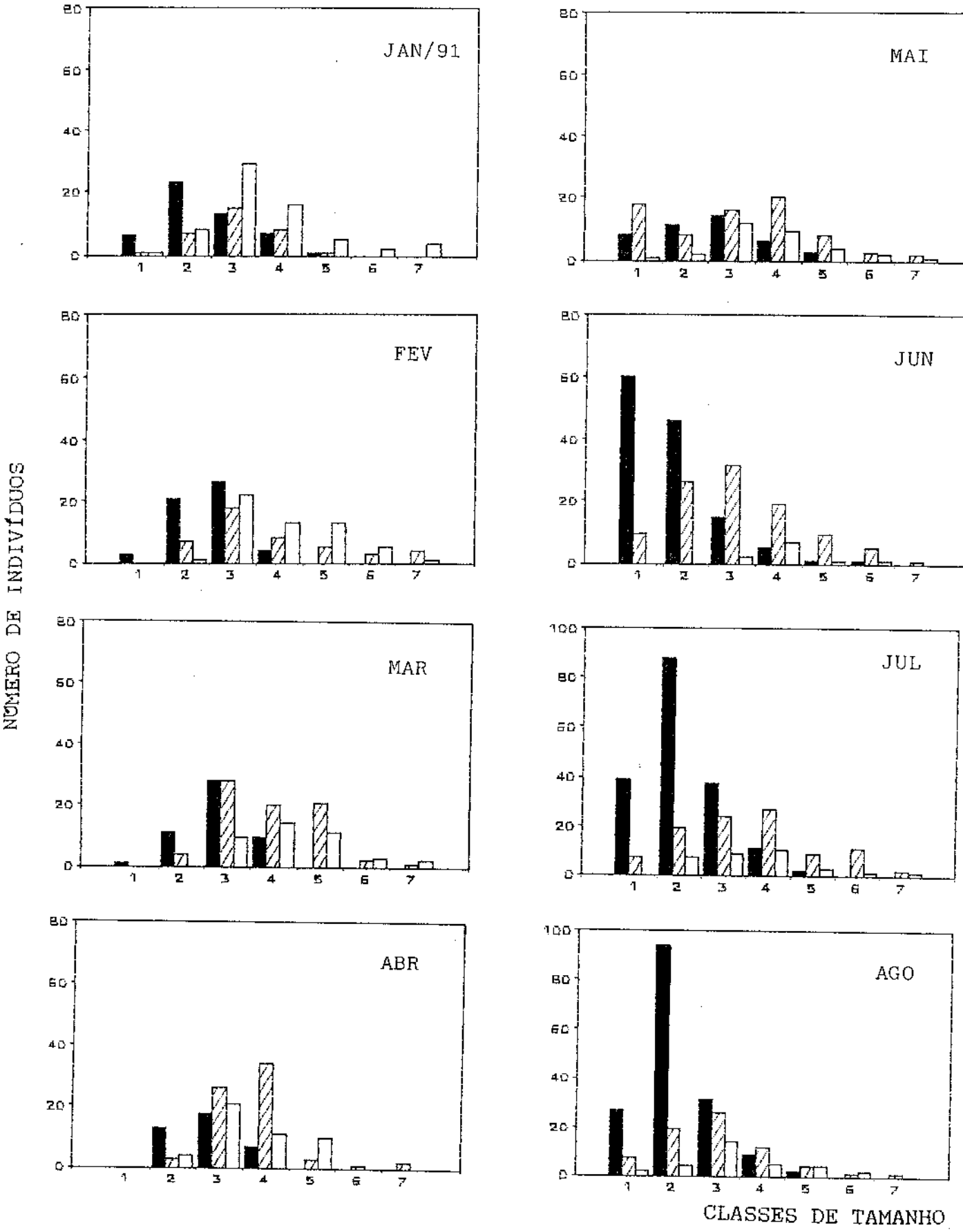


Figura 9: Continuação.

Tabela 2: Número aproximado de cápsulas de *Thais haemastoma*/m² encontrado nas estações do Forno e Fortaleza, durante o período de Julho/1990 a Agosto/1991.

		FORNO			FORTALEZA		
	Meses	*Perna*	*Megabalanus*	TOTAL	*Perna*	*Megabalanus*	TOTAL
	JUL	0	0	0	0	0	0
1	AGO	0	0	0	0	0	0
9	SET	0	0	0	0	0	0
9	OUT	0	0	0	0	0	0
0	NOV	0,4	1,4	1,8	5,0	0	5,0
	DEZ	3,0	3,0	6,0	32,0	7,0	39,0
	JAN	2,4	4,0	6,4	140,0	260,0	400,0
	FEV	2,2	15,0	17,2	560,0	525,0	1085,0
1	MAR	8,4	24,0	32,4	150,0	150,0	300,0
9	ABR	10,0	20,0	30,0	120,0	130,0	250,0
9	MAI	1,0	0	1,0	20,0	0	20,0
1	JUN	0	0	0	0	0	0
	JUL	0	0	0	0	0	0
	AGO	0	0	0	0	0	0

Tabela 3: Médias de comprimento de *Thais haemastoma* (± erro padrão) nas três faixas de presas e contrastes entre as médias (teste t).

Faixa	Média (± EP)	Contrastes	t
FORNO			
Tetraclita	20,19 (0,16)	T x P	6,79 ***
Perna	24,15 (0,18)	T x M	4,78 ***
Megabalanus	26,83 (0,13)	P x M	12,29 ***
FORTALEZA			
Tetraclita	21,29 (1,45)	T x P	1,49 NS
Perna	23,19 (0,17)	T x M	2,65 *
Megabalanus	24,70 (0,21)	P x M	2,46 *

NS (não significativo); * ($p < 0,05$); *** ($p < 0,001$)

A moda de comprimento variou de 15-20 mm, no inverno de 1990, passando a 20-25 mm durante o resto do ano, mesmo no inverno de 1991, quando ocorreu o recrutamento (Figuras 10 e 11), que aparentemente não correspondeu ao esforço reprodutivo empregado nos meses anteriores (Tabela 2). O gradiente de tamanho também ocorreu na Fortaleza, mas somente entre *Thais* das zonas de *Tetraclita-Perna* e *Megabalanus* (Tabela 3). A média de comprimento foi de 23,48mm $\pm$ 1,63 e não houve diferenças de tamanho médio (Figura 12) entre Forno e Fortaleza (t=0,835, NS).

4.1.4. Espécies de presas utilizadas

Oito espécies de presas são utilizadas por *Thais haemastoma* na Enseada do Forno, mas apenas quatro são as mais consumidas: o bivalve *Perna perna* e os cirripédios *Tetraclita stalactifera* , *Megabalanus tintinnabulum* e *M.coccopoma* (de agora em diante, referidas como *Megabalanus* spp. pela dificuldade de identificação durante observação de alimentação no campo). Os cirripédios *Chthamalus bisinuatus*, o bivalve *Brachidontes solisianus* e os gastrópodos *Collisella subrugosa* e *Fissurella clenchi* foram utilizados apenas ocasionalmente (Figura 13).

Em geral, o mexilhão *P.perna* foi a presa preferida. Os índices de eletividade (Tabela 4) demonstram claramente que *Thais* seleciona ativamente o mexilhão enquanto que o consumo das cracas está diretamente relacionado com a disponibilidade (abundância) destas presas

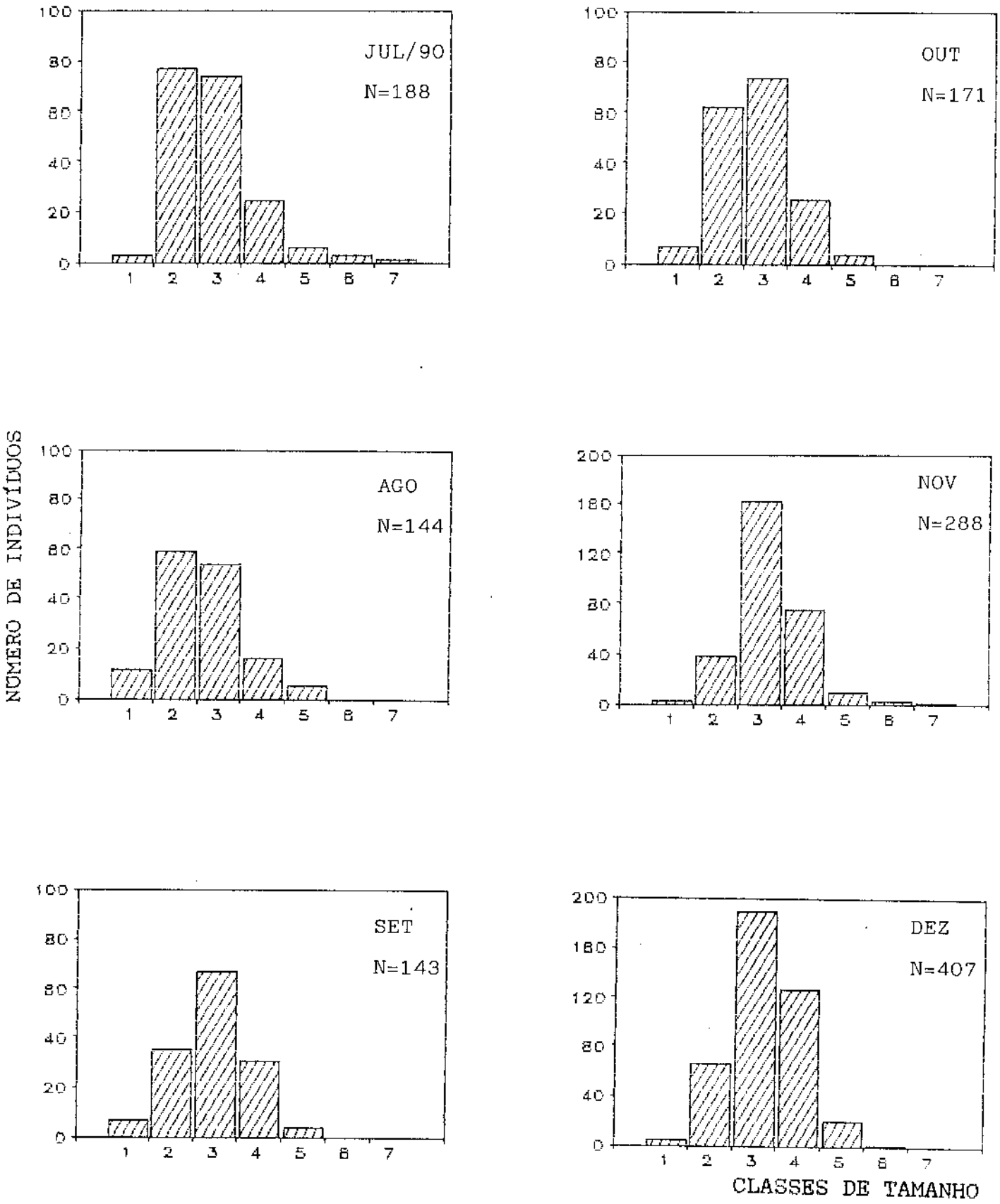


Figura 10: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, na Fortaleza. Classes de tamanho: 1 - 10-15 mm/2 - 15-20 mm/ 3 - 20-25 mm/ 4 - 25-30 mm/ 5 - 30-35 mm/ 6 - 35-40 mm / 7 - > 40 mm.

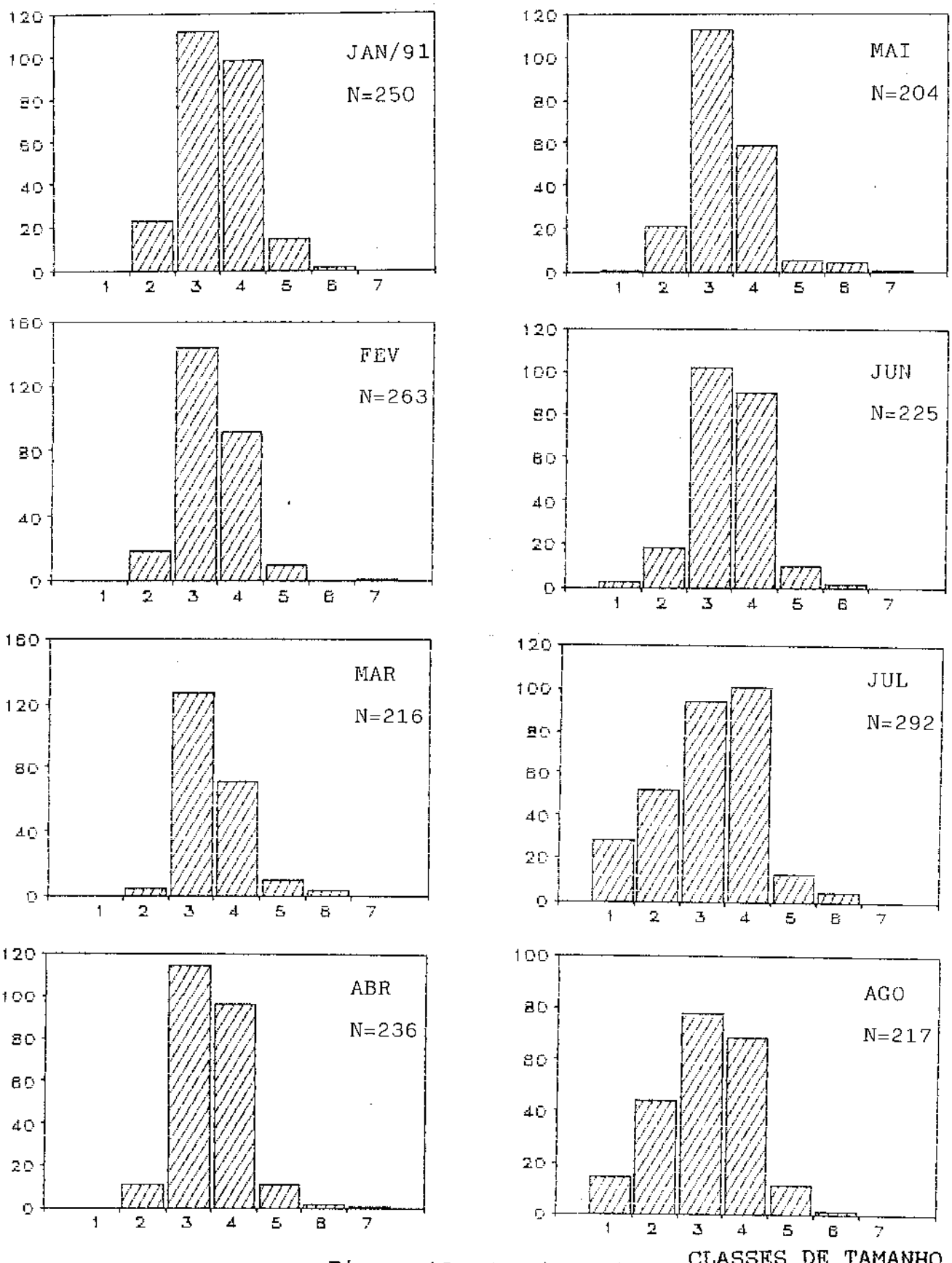


Figura 10: Continuação.

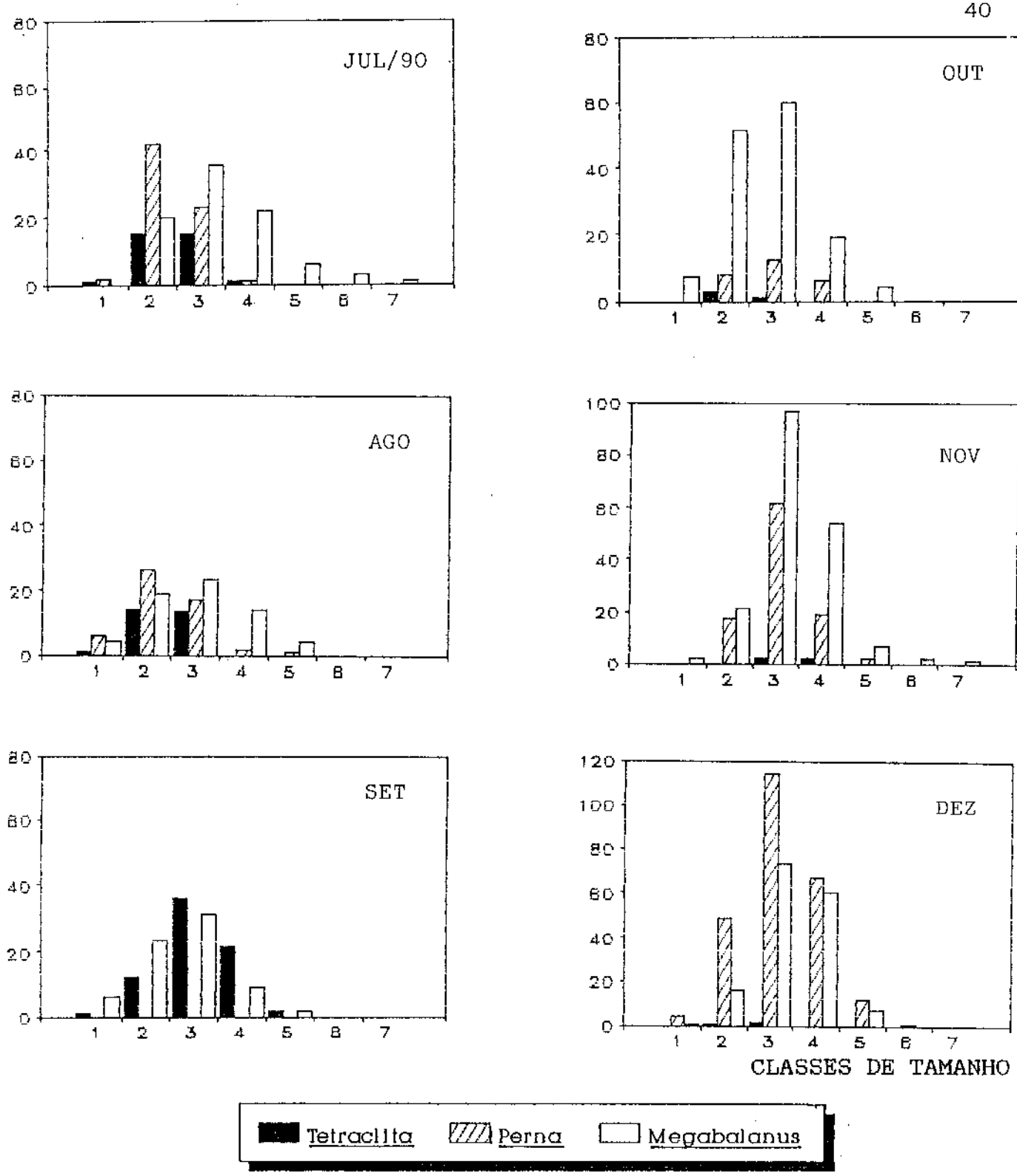


Figura 11: Distribuições mensais de freqüência de tamanho de *Thais haemastoma*, por zona de presas, na Fortaleza. Classes de tamanho: 1 - 10-15 mm/2 - 15-20 mm/ 3 - 20-25 mm/ 4 - 25-30 mm/ 5 - 30-35 mm/ 6 - 35-40 mm / 7 - > 40 mm.

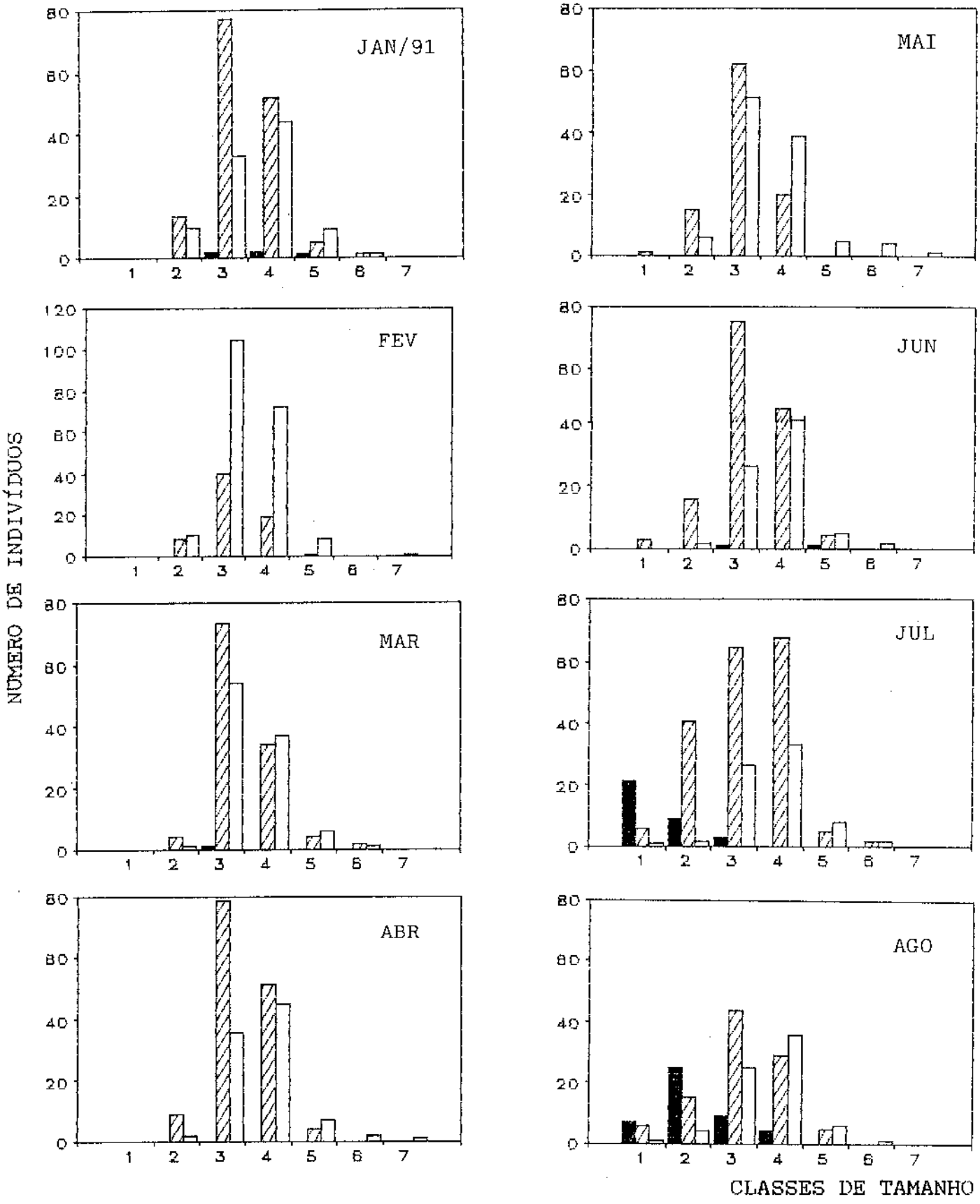
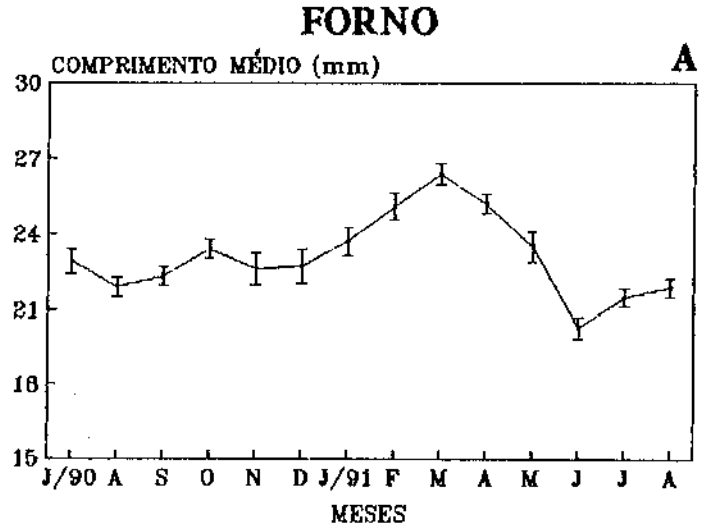


Figura 11: Continuação.



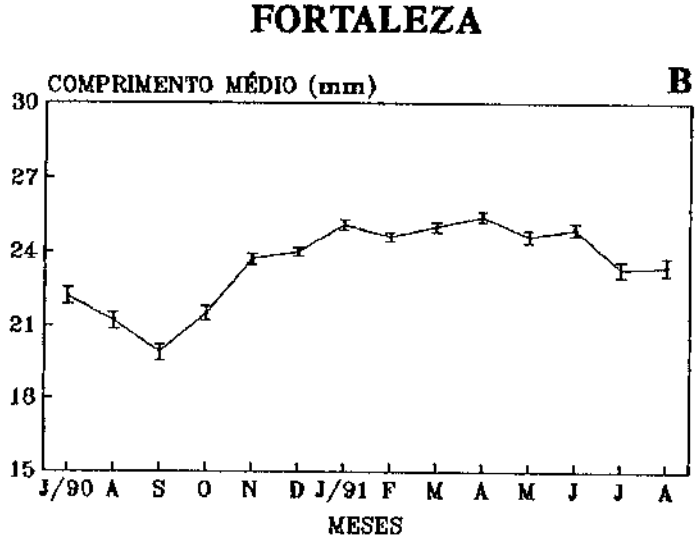


Figura 12: Variação do comprimento médio (mm) ± erro padrão de *Thais haemastoma* ao longo do tempo, no Forno (A) e na Fortaleza (B).

na natureza. Considerando-se o consumo por época de ano (Figura 13), verifica-se uma troca de dieta, onde o consumo predominante de cracas (*Tetraclita* e *Megabalanus*) é substituído pelo de mexilhão a partir da primavera (na Fortaleza) e do verão (no Forno), período em que a abundância deste bivalve aumentou nitidamente.

Analisando-se a distribuição de tamanho de *Thais* em relação à espécie consumida (Figura 14), nota-se que há uma relação direta na qual o aumento de tamanho do predador implica numa mudança de preferência de espécies de presas menores para espécies de tamanhos maiores. Testes de Qui-quadrado revelaram diferenças significativas entre essas distribuições de tamanho, para o Forno (X^2 = 51,88, 10 gl, p< 0,001) e não significativas, para a Fortaleza (X^2 = 6,49, 6 gl, NS).

4.1.5. Tamanho de presas utilizadas

As análises de regressão linear revelaram uma fraca mas significativa relação entre tamanho de predador x tamanho de presa para *Perna perna*, na Fortaleza, e para as cracas , no Forno (Tabela 5), ou seja, predadores maiores se alimentariam de mexilhões ou cracas também maiores.

Mesmo assim, independentemente do tamanho do predador, existe uma preferência significativa por mexilhões menores , na Fortaleza, e por mexilhões médios e *Megabalanus* maiores, no Forno (Tabela 6).

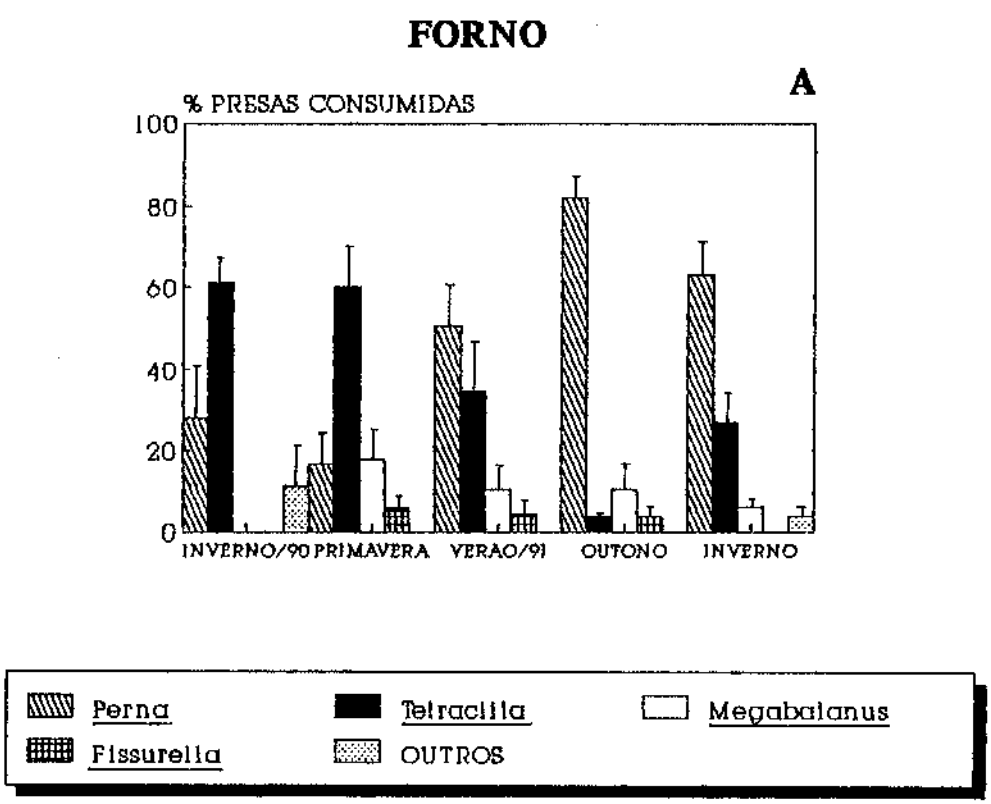
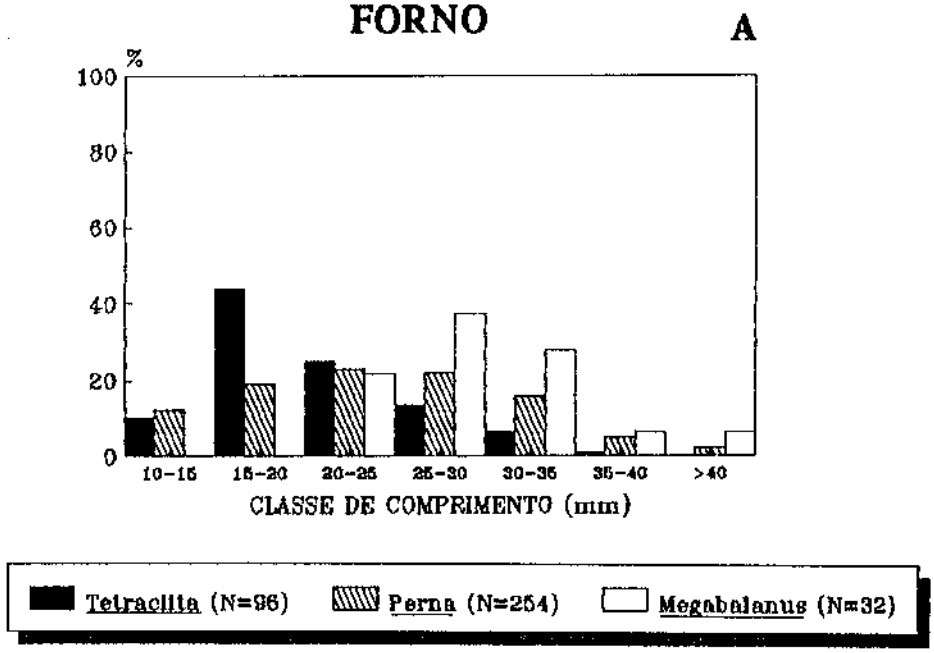


Figura 13: Porcentagem média de presas consumidas (± erro padrão) por *Thais haemastoma* em cada estação do ano, no Forno (A) e Fortaleza (B). As médias e erros foram calculados a partir dos dados transformados (arcsen $\sqrt{\text{proporção}}$).

Tabela 4: Indices de eletividade relativa de Vanderploeg e Scavia (E*) das espécies de presas de *Thais haemastoma* ao longo do tempo no Forno e Fortaleza.

	Tetraclita	*Perna*	*Megabalanus*
Forno			
Primavera	-0,730	0,426	-0,474
Verão	-0,710	0,461	-0,783
Outono	-0,947	0,462	-0,593
Inverno	-0,670	0,425	-0,512
Fortaleza			
Primavera	-0,950	0,269	0,106
Verão	-0,992	0,440	-0,403
Outono	-0,876	-0,216	0,333
Inverno	-0,599	0,333	-0,141

Rejeição da hipótese nula ($p < 0,0001$, teste de X^2) de que a freqüência das presas na dieta não difere da freqüencia de presas na natureza, em todas as estações do ano.



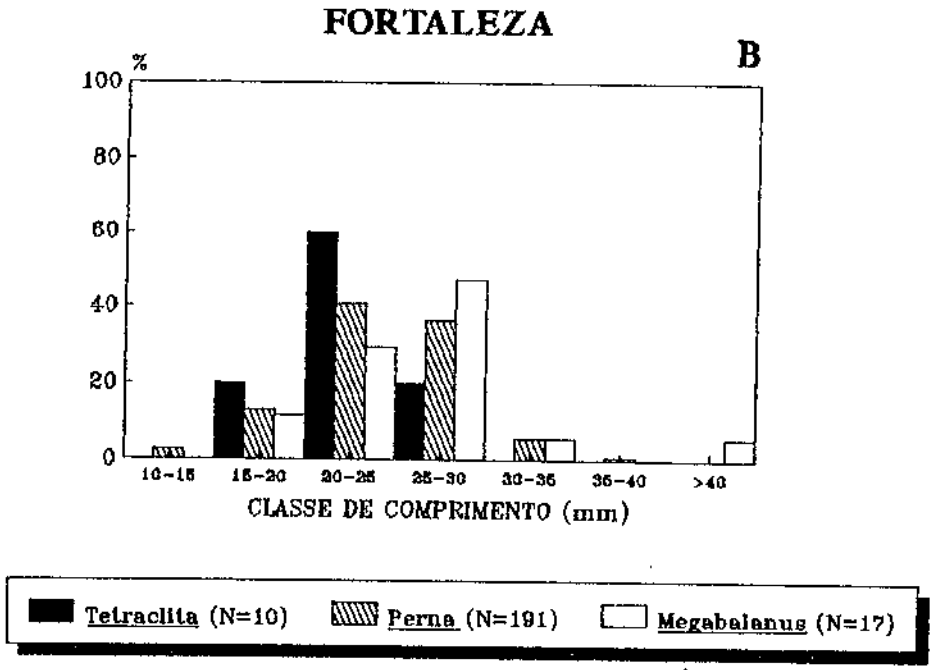


Figura 14: Distribuição de frequência de tamanho de *Thais haemastoma* por espécie de presa consumida.

Tabela 5: Análise de Regressão Linear das relações de tamanho de *Thais* (mm) x tamanho de presas (mm) no Forno e Fortaleza.

Equações		N	Coef.corr.
Fortaleza			
Thais x *Tetraclita*	y = -0,984 + 0,531x	10	r = 0,578 NS
Thais x *Megabalanus*	y = 0,797 + 0,511x	17	r = 0,441 NS
Thais x *Perna*	y = 16,004 + 0,414x	191	r = 0,147 *
Forno			
Thais x *Tetraclita*	y = -0,211 + 0,537x	96	r = 0,695 ***
Thais x *Megabalanus*	y = 9,725 + 0,254x	32	r = 0,534 **
Thais x *Perna*	y = 34,994 - 0,046x	254	r =-0,029 NS

NS (não significativo); * (p <0,05); ** (p <0,01);
*** (p <0,001)

Tabela 6: Resultados do teste de Qui-quadrado em relação à distribuição de tamanho das presas de *Thais haemastoma* no Forno e na Fortaleza.

	FORNO		FORTALEZA	
	N	X^2	N	X^2
Perna				
< 25 mm	66		103	
25-50 mm	166	128,62 ***	78	72,76 ***
> 50 mm	22		10	
Tetraclita				
< 10 mm	51	0,38 NS	5	0 NS
> 10 mm	45		5	
Megabalanus				
< 15 mm	9	6,13 *	12	2,88 NS
> 15 mm	23		5	

NS (não significativo); * ($p < 0,05$); *** ($p < 0,001$)

4.1.6. Atividade de Forrageamento

Thais apresentou maior atividade de alimentação no período de verão/outono, no Forno , e no verão e inverno/91, na Fortaleza (Figura 15). Não existiram diferenças significativas na atividade de forrageamento entre os locais de amostragem ao longo do ano, com exceção dos meses de outono (Mann Whitney, U=1, p =0,024), quando houve uma queda de atividade destes caramujos na Fortaleza.

Entretanto, diferenças foram encontradas entre as atividades diurna e noturna (Wilcoxon, T = 11, $p < 0,05$) e entre marés altas e baixas (Wilcoxon, T= 6, $p < 0,05$), sendo o forrageamento significativamente maior durante o dia e em condições de maré baixa (Tabela 7).

4.1.7. Preferência por local da valva para perfuração

Thais preferencialmente perfurou a valva do mexilhão na região mais dura e próxima à charneira, correspondente à zona 1 da figura 16, tanto na Fortaleza (X^2, 1 gl, $p < 0,0001$) como no Forno (X^2,1 gl,$p < 0,0001$). Portanto, não houve diferença, entre os locais de amostragem, quanto ao local preferido para perfuração, que corresponde a órgãos tais como hepatopâncreas e estômago.

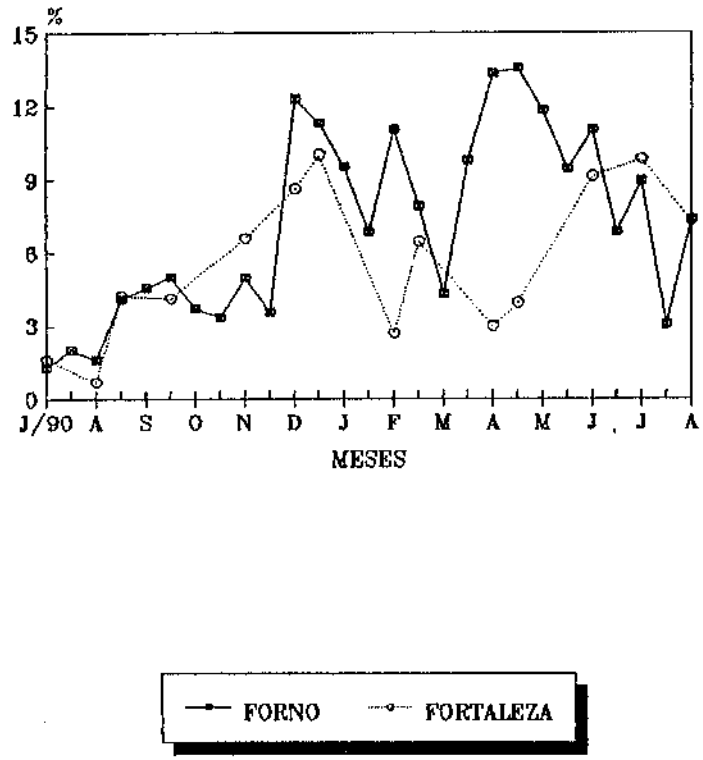
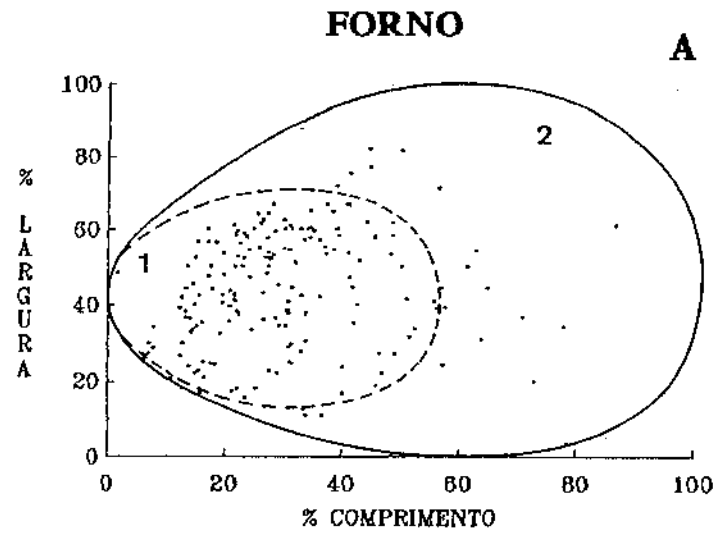


Figura 15: Atividade de forrageamento de *Thais haemastoma* ao longo do tempo, no Forno e na Fortaleza.

Tabela 7: Proporção (%) de *Thais* predando em condições diferentes de marés e de luz no Forno.

	Meses	Maré Baixa Diurna	Maré Baixa Noturna	Maré Alta Diurna
1	SET	4,34	4,25	4,96
9	OUT	4,33	4,31	3,02
9	NOV	4,14	4,17	7,29
0	DEZ	7,91	8,33	1,39
	JAN	10,41	10,69	0,76
	FEV	8,95	3,51	7,89
1	MAR	6,10	4,58	-
9	ABR	11,57	6,21	2,76
9	MAI	12,67	5,40	4,73
1	JUN	10,27	0,83	2,07
	JUL	7,89	3,32	2,49
	AGO	6,40	3,68	5,22



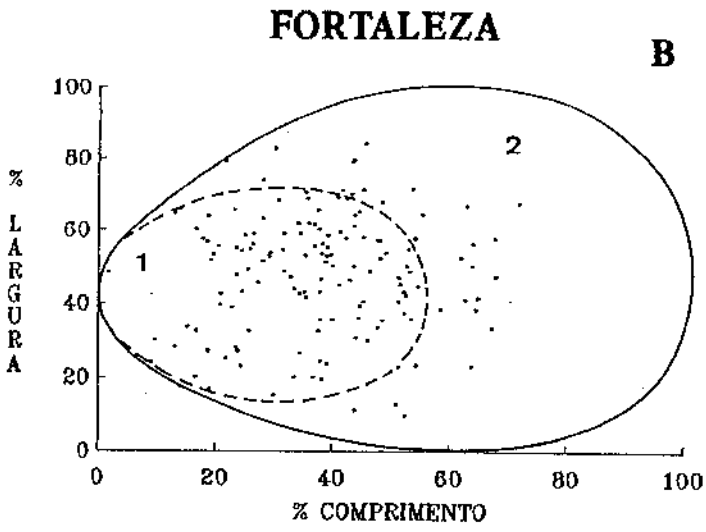


Figura 16: Posição relativa dos furos feitos por *Thais haemastoma* nas valvas de *Perna perna*, no Forno (A) e Fortaleza (B).

Após a perfuração da valva, *Thais* introduzia sua porbóscide através do furo retirando, então, o conteúdo interno. Muitas vezes, os caramujos não consumiam inteiramente o mexilhão, deixando restos do manto, brânquias e músculos adutores e retratores.

4.1.8. Migração e consistência de dieta

São poucos os dados referentes à dieta dos caramujos marcados (Tabela 8), mas aparentemente não houve uma diversificação na escolha de presas entre os indivíduos com mais de um registro de alimentação. Os caramujos parecem consumir presas com as quais já tiveram algum contato antes.

Quanto ao deslocamento, *Thais* mostrou uma tendência maior de migrar para as zonas inferiores do médiolitoral do que o inverso (Tabelas 9 e 10). Apesar disso, a presença dos mesmos indivíduos marcados em todas as zonas de presas indica uma grande mobilidade destes gastrópodos nos costões.

Tabela 8: Espécies de presas consumidas por indivíduos de *Thais haemastoma* marcados no Forno.

NUMERO	FAIXA	TAMANHO	PRESAS CONSUMIDAS
1	Tetra	26,5	C
2	Tetra	24	T - T
3	Tetra	36,5	T
4	Tetra	33	C - C
6	Tetra	28	T
20	Tetra	25	M
22	Mega	23,5	M
23	Tetra	32	T
26	Tetra	34	T
35	Tetra	17	T
40	Tetra	20,5	T - M
41	Tetra	18	T
45	Mega	23	M
52	Tetra	22,5	T
68	Perna	19	P
70	Perna	25	M
86	Perna	25	M
98	Tetra	20,5	T
105	Tetra	20	F
118	Tetra	25,5	T
121	Tetra	25,5	T
123	Tetra	26,5	M
129	Tetra	20	T - T - T - T - P
130	Tetra	31	P - P - P
137	Mega	22	M
155	Tetra	25	T - T
175	Mega	28,9	P

T/Tetra = *Tetraclita* M/Mega = *Megabalanus*
P/Perna = *Perna* F = *Fissurella*
C = *Chthamalus*

Tabela 9: Proporção de indivíduos de *Thais* marcados e recapturados em cada observação, no Forno.

Data	Número	%
05/09/90	124	62,00
04/10/90	51	25,50
13/11/90	26	13,00
03/12/90	29	14,50
05/02/91	1	0,50
12/04/91	1	0,50
29/05/91	1	0,50

Tabela 10: Proporção de indivíduos marcados de *Thais* encontrados em outras faixas da região entremarés após liberação dos caramujos na sua faixa de origem.

Posição Inicial		Posição Final		%
Tetraclita	67	*Tetraclita*	30	44,78
	(100%)	*Perna*	4	6,34
		Megabalanus	33	52,38
Perna	23	*Tetraclita*	8	34,78
	(100%)	*Perna*	10	43,48
		Megabalanus	5	21,74
Megabalanus	29	*Tetraclita*	2	6,89
	(100%)	*Perna*	4	13,79
		Megabalanus	23	79,32
Infralitoral	32			
Mortos	6			
TOTAL	157			

4.2.Em Laboratório

4.2.1. Conteúdo calórico

As análises bioquímicas revelaram que, em termos de conteúdo calórico (Tabela 11), o mexilhão *P.perna* é mais proveitoso do que as duas espécies de cracas consumidas na natureza, sendo também o mais rico em proteínas e lípidios.

4.2.2.Peso Seco x Tamanho

As relações entre peso seco e tamanho das espécies de presa e de *Thais haemastoma* se encontram nas figuras 17 e 18. A equação que melhor descreveu o aumento de peso em função do aumento de tamanho foi a exponencial:

W (peso seco) $= a.L^{b}$ (comprimento ou diâmetro)

onde a e b são constantes.

4.2.3. Experimento 1: Seleção de espécie de presa

A temperatura média d'água, durante o experimento, foi de 24,98 °C $\pm$ 0,86, N=58.

Os resultados (Tabelas 12 e 13) mostraram que existe uma grande variação individual na taxa de consumo e preferência por espécie de presa. *Perna perna* foi a presa selecionada pela maioria dos indíviduos, seguida indiferentemente pelas cracas (Tabela 17).

Tabela 11: Composição bioquímica (%) das presas mais comuns de *Thais* e respectivos conteúdos calóricos (Kcal/g)

	Proteína	Glicídios	Lipídios	Cinzas	Kcal/g
Perna	55,96	4,93	9,17	13,18	4,23
Fissurella	55,29	5,82	6,97	14,64	4,02
Megabalanus	42,98	4,21	5,72	15,86	3,14
Tetraclita	40,26	4,71	6,00	18,48	3,03

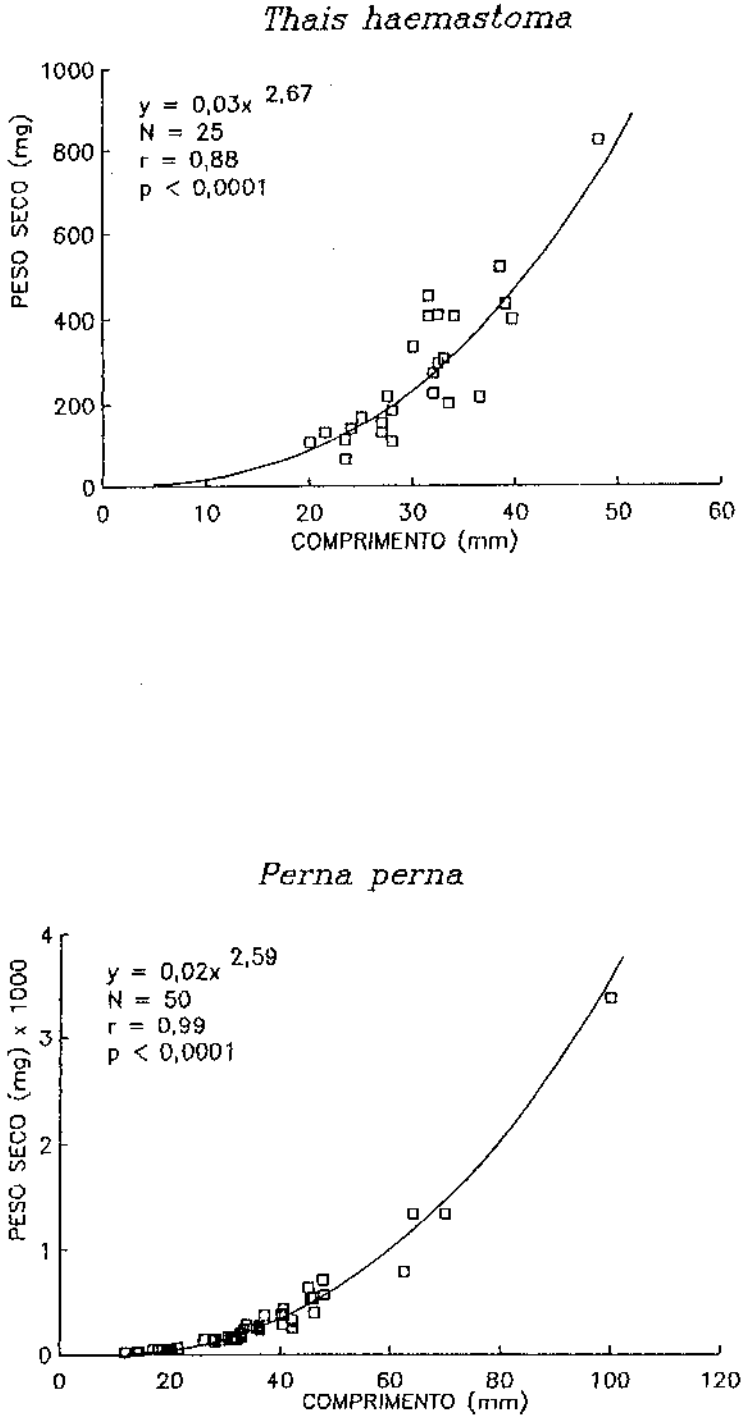
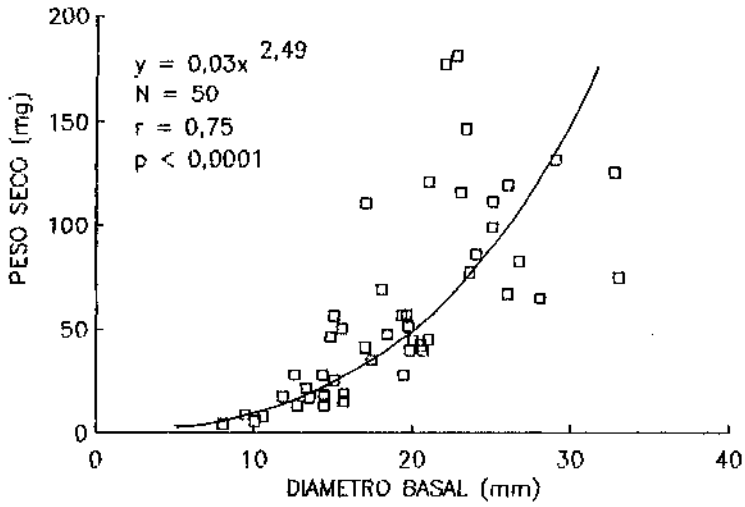


Figura 17: Gráficos de peso seco (mg) x comprimento total (mm) de *Thais haemastoma* (A) e *Perna perna* (B).

Tetraclita stalactifera



Megabalanus tintinnabulum

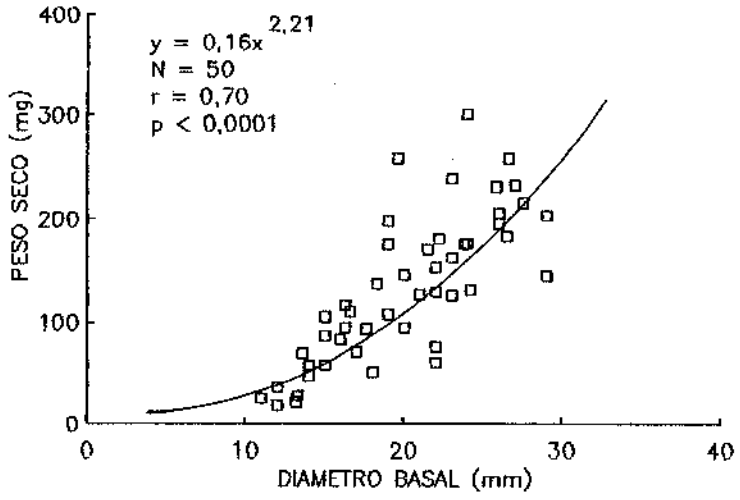


Figura 18: Gráficos de peso seco (mg) x diâmetro basal (mm) de *Tetraclita stalactifera* (A) e *Megabalanus tintinnabulum* (B).

A despeito das diferenças encontradas entre as zonas de origem dos caramujos quanto ao consumo do número de presas (Kruskal-Wallis, H=10,4, 2gl, p < 0.01), elas não refletem a consistência da dieta em função da localização dos indivíduos no costão, e sim diferenças individuais de taxa de consumo dentro da própria população. Por exemplo, os indivíduos da zona de *Tetraclita* foram os mais ativos, consumindo cerca de 62% do total de presas, mas sem terem a sua dieta composta exclusivamente por esta craca.

A taxa de consumo médio foi de 13,32 mg/*Thais*/dia (Tabela 20), acarretando num crescimento médio de 0,12mm/dia (±0,04 erro padrão).

4.2.4. Experimento 2: Seleção de tamanho de *Perna*

A temperatura média foi de 24,19°C ± 0,72, N=59.

Neste experimento, também ocorreram diferenças individuais quanto ao número de presas consumidas (Tabela 14), sendo os mais ativos aqueles caramujos oriundos da zona de *Megabalanus* (H= 8,62, 2gl, p<0,05).

Em dieta exclusiva, *Thais* preferiu mexilhões menores (tempo de manipulação menor) apesar do valor da presa (cal/hora) aumentar com o tamanho destes bivalves (Tabelas 17 , 18 e 19). A taxa de consumo médio foi de 17,47 mg/*Thais*/dia (Tabela 20) promovendo um crescimento médio de 0,08 mm/dia (± 0,027 EP), mas não significativamente inferior ao obtido na dieta mista (t= 0,83, NS).

4.2.5. Experimento 3: Seleção de tamanho de *Tetraclita*

A temperatura média foi de 22,96°C ± 0,65, N=57.

O consumo de *Tetraclita* foi bastante inferior ao obtido com mexilhões (Tabela 15) e não houve diferenças de consumo entre os caramujos oriundos das três zonas de presas (H = 1,04, NS).

Em dieta exclusiva, *Thais* não apresentou preferência por tamanho de *Tetraclita*, apesar do valor desta presa (cal/hora) aumentar com o seu tamanho e do tempo de manipulação ser constante (Tabelas 17, 18 e 19).

A taxa de consumo médio (Tabela 20) foi de 1,472 mg/*Thais*/dia, promovendo um crescimento médio de 0,003 mm/dia (± 0,002 EP), muito inferior ao conseguido com *Perna* como dieta.

4.2.6. Experimento 4: Seleção de tamanho de *Megabalanus*

A temperatura média foi de 23,14°C + 0,68, N=56.

Também não ocorreram diferenças de taxas de consumo (Tabela 16) entre os caramujos das três zonas de presa (H = 0,45, NS). A taxa de consumo médio foi de 5,41 mg/*Thais*/dia promovendo um crescimento médio de 0,06 mm/dia (±0,02 EP), superior ao obtido com o uso de *Tetraclita* como presa.

Neste experimento, o tempo de manipulação de presas grandes foi semelhante ao de presas pequenas e *Thais* não mostrou preferência por tamanho de *Megabalanus*, a despeito do valor de presa também aumentar com o tamanho (Tabelas 17 , 18 e 19).

4.2.7 - Dieta mista x Dietas exclusivas

O tempo médio de manipulação obtido para cada espécie de presa oferecida nos experimentos 2, 3 e 4 (dietas exclusivas) não é diferente (teste t, $p < 0,05$) dos obtidos na dieta mista, na qual foram oferecidas as três espécies simultaneamente (Tabela 20). Logo, a presença de outras espécies não interfere, de forma alguma, no tempo gasto pelo predador para abrir e consumir a presa escolhida.

Entre as espécies de presas, o tempo de manipulação de *Perna perna* é significativamente maior que o das cracas em dietas exclusivas (*Perna* x *Tetraclita*, $t=2,764$, $p < 0,01$ e *Perna* x *Megabalanus*, $t=2,619$, $p < 0,05$) mas tanto a sua taxa de consumo como o seu conteúdo calórico também são maiores (Tabelas 11 e 20), compensando os custos e promovendo um retorno energético superior (em cal/hora) ao das cracas. Os valores mais baixos são os de *Tetraclita* (7-9 cal/h), sendo esta a presa menos proveitosa e a menos consumida (em termos de peso seco) tanto na dieta mista como na dieta exclusiva.

Tabela 12: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* ao início e final do experimento de seleção de espécies de presas.

Faixa de origem	*Thais*	Tamanho (mm) Inicial	Final	Peso (g) Inicial	Final
	1	23,7	28,5	2,31	3,69
	2	23,3	25,0	1,85	2,09
Tetraclita	3	23,0	27,4	1,74	2,66
	4	23,8	26,6	2,04	2,70
	5	24,4	27,6	2,11	2,84
	6	25,0	25,0	2,70	2,70
	7	25,0	25,0	2,40	2,40
Perna	8	21,4	22,7	1,70	1,90
	9	24,5	24,5	2,45	2,45
	10	25,0	25,5	2,58	2,76
	11	22,0	22,0	1,75	1,75
	12	25,0	25,4	2,86	2,80
Megabalanus	13	24,0	24,0	2,53	2,55
	14	22,6	22,6	1,80	1,85
	15	25,0	25,0	1,69	1,84

Tabela 13 : Dados referentes ao número de presas (N), por espécie, e peso seco (PS) dos indivíduos consumidos por *Thais haemastoma* durante o experimento de seleção de presas.

Faixa de origem	*Thais*	*Perna* N	PS (mg)	*Megabalanus* N	PS (mg)	*Tetraclita* N	PS (mg)
	1	5	365,81	0	0	0	0
	2	3	231,21	0	0	0	0
Tetraclita	3	0	0	3	293,21	1	24,84
	4	2	385,89	1	145,71	0	0
	5	1	97,86	1	20,13	4	97,64
	6	0	0	0	0	0	0
	7	2	85,93	0	0	0	0
Perna	8	0	0	0	0	1	3,91
	9	0	0	0	0	0	0
	10	1	99,91	0	0	0	0
	11	1	50,69	0	0	0	0
	12	0	0	1	62,39	0	0
Megabalanus	13	1	217,30	0	0	0	0
	14	1	46,72	0	0	0	0
	15	1	106,20	1	62,39	0	0
TOTAL		18	1687,51	7	583,87	6	126,38

Tabela 14: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* no início e final do experimento de seleção de tamanho de *Perna perna*: número (N) e peso seco (PS) das presas consumidas.

Faixa de origem		*Thais haemastoma* Tamanho (mm) Inicial	Final	Peso (g) Inicial	Final	*Perna perna* N	PS (mg)
	1	24,6	24,6	2,51	2,51	3	172,91
	2	22,7	22,7	1,63	1,70	1	74,46
Tetraclita	3	21,5	21,5	1,60	1,60	1	62,26
	4	24,6	24,6	2,23	2,27	0	0
	5	21,5	21,5	1,66	1,66	0	0
	6	23,0	23,0	2,16	2,16	1	50,69
	7	23,0	23,0	2,12	2,12	0	0
Perna	8	23,8	23,8	2,40	2,40	1	54,86
	9	24,0	24,0	2,25	2,25	0	0
	10	25,2	25,4	2,52	2,52	4	418,26
	11	25,7	28,3	2,77	3,48	9	535,67
	12	22,7	25,8	1,90	2,65	11	573,53
Megabalanus	13	21,6	23,9	1,84	2,40	4	396,43
	14	22,7	25,6	1,95	2,53	9	605,30
	15	22,3	24,4	1,87	2,30	3	200,29

Tabela 15: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* no início e final do experimento de seleção de tamanho de *Tetraclita stalactifera*: o número (N) e peso seco (PS) das presas consumidas.

Faixa de origem		*Thais haemastoma* Tamanho (mm) Inicial	Final	Peso (g) Inicial	Final	*Tetraclita* N	PS (mg)
	1	20,4	20,4	1,90	1,90	0	0
	2	24,0	24,0	2,40	2,40	1	19,00
Tetraclita	3	25,0	25,0	2,70	2,80	3	58,82
	4	25,5	25,5	2,70	2,70	2	14,62
	5	25,8	26,0	2,80	2,80	0	0
	6	23,6	23,6	2,00	2,00	1	18,29
	7	24,0	24,0	2,50	2,50	3	37,65
Perna	8	24,8	25,0	3,00	3,10	4	34,91
	9	25,2	25,2	2,80	2,80	0	0
	10	25,4	25,4	2,90	2,90	0	0
	11	23,5	23,5	2,10	2,30	4	34,77
	12	21,3	21,3	1,80	1,80	1	35,69
Megabalanus	13	24,0	24,0	2,30	2,30	0	0
	14	24,5	24,5	2,60	2,60	0	0
	15	25,0	25,2	2,50	2,50	1	11,25

Tabela 16: Dados de tamanho e peso úmido de *Thais haemastoma* no início e final do experimento de seleção de tamanho de *Megabalanus tintinnabulum*: o número (N) e peso seco (PS) das presas consumidas.

Faixa de origem		*Thais haemastoma* Tamanho (mm) Inicial	Final	Peso (g) Inicial	Final	*Megabalanus* N	PS (mg)
	1	22,7	23,0	2,00	2,10	0	0
	2	25,0	25,4	2,20	2,20	0	0
Tetraclita	3	25,0	27,1	2,60	3,10	3	177,07
	4	20,3	20,7	1,20	1,20	1	57,88
	5	25,6	27,3	3,40	4,00	2	193,89
	6	24,5	28,0	2,10	2,70	1	99,29
	7	25,0	25,0	2,10	2,30	1	82,33
Perna	8	23,4	23,7	1,80	1,90	1	25,42
	9	22,5	23,9	1,80	2,00	1	62,39
	10	23,8	23,8	2,10	2,10	0	0
	11	22,7	22,7	1,70	1,80	0	0
	12	23,0	23,8	2,30	2,30	0	0
Megabalanus	13	24,9	25,0	2,80	2,90	1	38,07
	14	24,4	24,6	2,60	2,70	5	236,56
	15	24,3	24,3	2,90	2,90	0	0

Tabela 17 : Indices de eletividade relativa de Vanderploeg e Scavia (E*) das classes de tamanho e das espécies de presas de *Thais haemastoma* nos experimentos de laboratório.

	No.ind.	E*	Valor de X^2	
Experimento 1				
Tetraclita	6	-0,481		
Perna	18	0,356	23,39	p < 0,001
Megabalanus	7	-0,294		
Experimento 2				
Perna				
< 25 mm	43	0,430		
25-50 mm	4	-0,363	22,80	p < 0,001
>50 mm	0	-0,954		
Experimento 3				
Tetraclita				
< 10 mm	10	-0,298	1,68	NS
> 10 mm	9	0,187		
Experimento 4				
Megabalanus				
< 15 mm	9	-0,163	1,44	NS
> 15 mm	8	0,123		

Tabela 18: Análise de Regressão Linear das relações de tempo de manipulação (horas) x tamanho de presas (mm) nos 4 experimentos em aquário.

	Equações	N	Coef.corr
Experimento 1 *Perna*	y = -11,343 + 0,904x	18	r = 0,738 ***
Experimento 2 *Perna*	y = - 3,189 + 0,781x	47	r = 0,466 ***
Experimento 3 *Tetraclita*	y = 4,980 + 0,300x	19	r = 0,161 NS
Experimento 4 *Megabalanus*	y = 8,519 - 0,001x	17	r =-0,001 NS

y = tempo de manipulação; x = tamanho de presa
NS = não significativo; *** = p < 0,001

Tabela 19:Análise de Regressão Linear das relações de valor de presa (cal/hora) x tamanho de presa (mm) nos 4 experimentos em aquário.

	Equações	N	Coef.corr
Experimento 1 *Perna*	y = -10,003 + 2,333x	18	r = 0,545 *
Experimento 2 *Perna*	y = -24,579 + 2,450x	47	r = 0,600 ***
Experimento 3 *Tetraclita*	y = - 9,501 + 1,481x	19	r = 0,623 *
Experimento 4 *Megabalanus*	y = -30,697 + 4,165x	17	r = 0,709 ***

y = valor de presa; x = tamanho de presa
* = p < 0,05; *** = p < 0,001

Tabela 20: Taxas de consumo, tempo médio de manipulação e valor de de presa de *Thais haemastoma* em dietas mista e exclusiva.

	Taxa de Consumo (± EP) ind/*Thais*/dia	mg PS/*Thais*/dia	Tempo de manipulação Horas ± DP	Valor de presa (± EP) (cal/h)
DIETA MISTA				
Perna	0,100 (0,028)	9,375 (2,797)	9,61 ± 7,77	44,10 (6,41)
Tetraclita	0,039 (0,018)	0,702 (0,548)	8,25 ± 4,64	8,70 (1,69)
Megabalanus	0,033 (0,023)	3,243 (1,750)	9,07 ± 4,37	38,61 (12,56)
DIETA EXCLUSIVA				
Perna	0,260 (0,079)	17,472 (4,947)	12,87 ± 8,16	25,81 (2,89)
Tetraclita	0,106 (0,029)	1,472 (0,404)	8,34 ± 4,89	7,08 (1,43)
Megabalanus	0,089 (0,029)	5,405 (1,703)	8,50 ± 4,80	27,49 (4,66)

EP = erro padrão / DP = desvio-padrão / PS = peso seco

5.DISCUSSÃO:

A dieta de uma espécie pode resultar da ação conjunta de fatores ambientais (ação de ondas, temperatura) e fatores bióticos (predação, competição) e nem sempre é possível isolar a influência de cada fator. O presente trabalho tentou avaliar o efeito da ação de ondas na determinação da dieta de *Thais haemastoma* na Enseada do Forno.

A intensidade de predação nem sempre está correlacionada com a densidade do predador. Intensidades similares podem ser exercidas por populações diferindo até 10 vezes em densidade (Menge, 1978a,b; Broom,1982).

Em geral, a densidade de *Thais* no Forno (grau de batimento de 2%) sempre foi pequena (média de 4 inds/m2) em relação à Fortaleza (grau de batimento de 11%), onde a densidade média de 26 inds/m2, é seis vezes superior. Magalhães (1988) e Duarte (1990), trabalhando com *Thais haemastoma* em costões batidos na costa sudeste brasileira, também encontraram densidades elevadas, com máximas de 400 inds/m2 em Saquarema (grau de batimento de 65%) e 128 inds/m2 na Juréia, respectivamente.

A grande diferença de densidades entre costões classificados como batidos pode estar relacionada com o grau de exposição às ondas que nem sempre é quantificado pelos autores durante os trabalhos o que, muitas vezes, torna difíceis as comparações sobre ação de ondas na intensidade de predação em diferentes locais.

A maior abundância de *Thais* em costões batidos, quando comparada à de costões protegidos, pode ser explicada pela maior disponibilidade de alimento (Magalhães, 1988; Duarte, 1990), ou mesmo pela redução de atividade de predadores como caranguejos e peixes (Menge & Lubchenco, 1981), resultantes da ação de ondas. Contudo, as variações de densidade de espécies móveis num mesmo local podem ser causadas por movimentos ativos dos organismos (Fairweather, 1988) em resposta a fatores como estações do ano (Feare, 1970) ou comportamento reprodutivo (Butler, 1979).

A aparente sazonalidade na densidade de *Thais* na Fortaleza, com picos no verão e inverno, parece estar relacionada a fatores não climáticos tais como a reprodução. A partir de novembro/90, começaram a aparecer desovas na zona de *Perna* e *Megabalanus*, indicando início de período reprodutivo. Na Fortaleza, indivíduos adultos de *Thais* migraram do infralitoral para zonas de *Megabalanus* e *Perna* para desovar (como indicam as distribuições de tamanho por zona) aumentando, assim, a densidade. Já no Forno, um maior grau de dessecação associado à ausência de uma grande cobertura de algas na zona intermediária do médiolitoral parece provocar uma migração no sentido inverso, com *Thais* procurando copular e desovar próximo ao infralitoral. Inclusive, neste período, encontraram-se vários caramujos marcados a 1 ou mais metros de profundidade, indicando a grande capacidade de movimentação destes animais.

O recrutamento de jovens (< 20 mm), no inverno de 1991, é a causa principal do aumento de densidade neste período. A intensidade de recrutamento, inclusive, parece ser esporádica, já que há grande diferença entre os invernos de 1990 e 1991, tanto no Forno como na Fortaleza. A ausência de uma resposta nítida, em termos de abundância de recrutas, ao grande esforço reprodutivo empregado pela espécie, no costão da Fortaleza, pode estar relacionada a uma maior dispersão de larvas por correntes da região.

Thais haemastoma aumenta de tamanho em direção ao infralitoral em ambos os locais de amostragem. Gradientes de tamanho ocorrem em várias espécies de invertebrados de costão rochoso (Vermeij,1972; Butler,1979; Louda,1979; Broom,1982), apesar de não ser uma regra geral (McQuaid, 1985).

Fatores como predação, dessecação, disponibilidade de refúgios ou alimento são geralmente considerados como os responsáveis pela formação deste gradiente, mas não parece ser este o caso da Enseada do Forno, onde a distribuição vertical de tamanho é determinada pela variação da dieta em função do tamanho do gastrópodo. Em ambos os locais de amostragem, indivíduos menores e jovens preferem presas menores, como *Tetraclita*, mudando para presas maiores (*Perna* e *Megabalanus*) à medida que crescem.

Para Vermeij (1972), o tamanho diminui em direção ao supralitoral para espécies de níveis inferiores da região entremarés, como resposta a diferenças na pressão de predação sobre gastrópodos juvenis. Logo, o risco total de mortalidade seria menor no topo da distribuição destes organismos. Chilton & Bull (1984) também explicaram o gradiente de tamanho encontrado em três gastrópodos através da seleção de indivíduos menores pelo caranguejo *Ozius truncatus* ou através de movimento ativo para o supralitoral como fuga aos predadores. Entretanto, na Fortaleza, a pressão de predação é bastante reduzida, não justificando, portanto, o gradiente observado.

Já Butler (1979) levanta a questão de que *Thais* pode modificar sua distribuição em função de fatores monitoráveis como a quantidade e qualidade de alimento, dessecação e abrigo, e não em função da mortalidade diferencial.

A dessecação, segundo este autor, poderia responder por esse gradiente já que gastrópodos juvenis do gênero *Thais* suportam melhor altas temperaturas mesmo em superfícies secas (Bertness & Schneider, 1976). Mas este fator não seria aplicável no caso da Fortaleza, devido à ação de ondas e maior cobertura de algas.

O gradiente de tamanho poderia também ser uma resposta à maior disponibilidade de abrigo contra o impacto de ondas em zonas inferiores para grandes indivíduos de *Thais*. Estes encontrariam abrigo mais fácil entre as espécies de presas maiores, localizadas nestas zonas. Isto,

porém, não responde pelo gradiente encontrado na estação calma, o Forno, onde o impacto de ondas é desprezível.

É pouco provável que dois mecanismos diferentes respondam pelo mesmo padrão observado nos dois ambientes da Enseada do Forno. Se batimento de onda não é suficiente para restringir atividade de caranguejos e peixes, então o gradiente poderia ser resultante da pressão de predação sobre *Thais*. Entretanto, a maior abundância de presas sésseis na Fortaleza sugere influência de ondas na redução de atividade de predadores móveis. Logo, a variação da dieta com o tamanho é a responsável pelo gradiente observado.

Esta mesma tendência foi observada em *Natica* por Broom (1983) e em *Thais haemastoma* por Garton (1986) e por Brown & Richardson (1987). A mudança de dieta com o aumento de tamanho levaria à migração de indivíduos maiores para zonas inferiores do médiolitoral, criando o gradiente de tamanho. A mudança na posição vertical de indivíduos marcados de *Thais* em direção ao infralitoral e a distribuição de tamanho da espécie em função da presa consumida reforçam esta hipótese.

Geralmente, o tamanho médio de gastrópodos em costões batidos é menor do que o observado em costões calmos (Brown & Richardson, 1987; Brown & Quinn, 1988; Judge, 1988; Etter, 1989). Segundo Judge (1988), esta diferença de tamanho é basicamente explicada por dois mecanismos: 1) mortalidade diferencial de indivíduos maiores por desalojamento causado pelo impacto de ondas ou

2) crescimento diferencial devido à restrição de atividade de forrageamento pela ação de ondas ou ao maior esforço reprodutivo para compensar a baixa sobrevivência de adultos.

Entretanto, este padrão não foi observado no presente trabalho. Não houve diferença significativa entre o tamanho médio de *Thais haemastoma* nos dois locais de amostragem que fosse justificada pela ação direta ou indireta de ondas através dos mecanismos acima citados. Além disso, relações inversas já foram observadas por outros autores. Louda (1979), por exemplo, verificou que o gastrópodo *Searlesia dira* apresentava tamanhos maiores em ambientes mais expostos à ação das ondas.

Essas discrepâncias entre os resultados podem ser causadas por diferenças nas taxas de crescimento devidas às outras condições ambientais locais além do hidrodinamismo (Burrows & Hughes, 1990).

De fato, o tamanho médio de *Thais haemastoma* na Enseada do Forno é inferior ao encontrado por Duarte (1990) em outro local da costa sudeste, a Juréia, um ambiente provavelmente mais exposto à ação de ondas. Neste caso, o tamanho pode estar relacionado à maior heterogeneidade espacial na Juréia, promovendo maior número de refúgios contra o impacto das ondas , o que não ocorre em relação aos locais estudados, que são semelhantes entre si quanto à homogeneidade do substrato. Gosselin & Bourget (1989) também registraram um maior crescimento e proteção de *Nucella* em substrato heterogêneo do que em substrato homogêneo, o que corrobora a hipótese acima de que outros fatores podem estar

envolvidos na determinação do tamanho médio das populações destes gastrópodos, além da ação direta de ondas.

Em relação à atividade de forrageamento, percebe-se que a freqüência de alimentação é maior no verão e outono, no Forno, e no verão e inverno, na Fortaleza. Bayne & Scullard (1978) e Menge (1978a,b) estudando *Thais* (=*Nucella*) *lapillus*, e Duarte (1990), com *Thais haemastoma*, detectaram o período de verão como sendo o de maior atividade em termos de forrageamento destes gastrópodos carnívoros. Estes autores associaram as variações anuais da freqüência de alimentação ao ciclo reprodutivo da espécie, controlado pela temperatura ou mesmo fatores endógenos (Feare, 1970). No verão, a atividade mais intensa possibilitaria o acúmulo de reservas para serem utilizadas no período reprodutivo (outono e inverno), durante os processos de cópula e desova.

Comparando-se os dois locais de amostragem, nota-se que ambos são similares quanto à proporção de indivíduos de *Thais* se alimentando durante o ano, com exceção dos meses de abril e maio de 1991, quando houve uma sensível diminuição da atividade dos caramujos da Fortaleza, quando comparada à do Forno. Esta redução não é explicada por nenhuma mudança importante nas condições ambientais como a velocidade e direção do vento ou mesmo temperatura.

Aparentemente variações de densidade exercem maior influência na atividade de forrageamento observada na Fortaleza, já que houve uma diminuição do número de *Thais* na zona entremarés durante este mesmo período. Esta migração de *Thais* pode estar associada a uma alta mortalidade de mexilhões jovens, observada visualmente mas não detectada nas amostragens trimestrais de abundância de presas (dados de porcentagem de cobertura), fazendo com que os caramujos procurassem outros microhabitats de presas mais abundantes durante o outono, fora da área de observação.

Apesar de alguns autores afirmarem que gastrópodos carnívoros têm maior atividade de forrageamento à noite (Ingham & Zischke,1977) ou em maré alta (Menge, 1978a,b), isto não foi encontrado para a estação protegida (Forno), onde estes gastrópodos apresentam maior atividade em marés baixas diurnas, quando a atividade de peixes e do caranguejo *Eriphia gonagra* é menor. Este comportamento corrobora a idéia de Bertness et al.(1981) e de Garrity (1984) de que atividade destes organismos em regiões tropicais é inversa à de regiões temperadas, para reduzir a pressão de predação por peixes e caranguejos, mais intensa nos trópicos.

Gastrópodos dos gêneros *Nucella* e *Thais* são conhecidos predadores de bivalves e cirripédios, apresentando preferências locais diferentes, ora por bivalves (Hughes & Drewett, 1985; Wickens & Griffiths, 1985; Brown & Richardson, 1987) ora por cirripédios (Carefoot, 1977; Ingham & Zischke, 1977; Palmer, 1983 e McQuaid, 1985).

Em geral, no Forno e Fortaleza, o mexilhão *Perna perna* foi a presa preferida, seguida pelas cracas *Tetraclita stalactifera* e *Megabalanus* spp e pelo gastrópodo *Fissurella clenchi*. Entretanto, a preferência exibida por *Thais*, principalmente no Forno, não corresponde exatamente à abundância das espécies sésseis nos locais pois *Perna*, a presa mais consumida, é bastante escassa e outras presas potenciais, como *Chthamalus* e *Brachidontes*, apesar de abundantes, são esporadicamente consumidas. O baixo consumo de *Chthamalus* e *Brachidontes*, em ambos os locais, pode estar relacionado ao seu baixo retorno energético e à ausência de um maior impacto de ondas que, mesmo na Fortaleza, pode não ser suficiente para interferir na escolha da espécie de presas em função de riscos de desalojamento.

Já Duarte (1990), trabalhando com a mesma espécie na Juréia, São Paulo, relacionou a preferência de *Thais* por bivalves (*Brachidontes solisianus* e *Perna perna*) com a abundância destas presas. O maior consumo de *Brachidontes* em relação à *Perna* encontrado por este autor, deve-se à maior densidade de gastrópodos observada na zona de *Brachidontes*, associada possivelmente a uma maior atividade de forrageamento proporcionada pela grande disponibilidade de refúgios nesta zona (heterogeneidade espacial).

No presente estudo, uma mudança no "ranking" de consumo das presas (de cracas para mexilhão) ocorreu a partir do verão de 1991, em função do aumento de disponibilidade de mexilhão. Parece que *Thais* é capaz de discriminar pequenas mudanças de abundância de sua presa

preferida, principalmente no Forno, restringindo o consumo de outras espécies menos proveitosas. Isto sugere que o comportamento de *Thais* é coerente com a teoria de forrageamento ótimo em que a seleção é feita em direção dos maiores ganhos energéticos, muitas vezes, independente da densidade da presa.

Um dos fatores determinantes da escolha da espécie de presa está relacionado com o conteúdo calórico. A presa preferida geralmente é a que fornece maior retorno energético por unidade de peso. *Fissurella clenchi*, porém, apesar de ser a segunda espécie em termos calóricos, é a quarta espécie mais predada. A pouca atração desta espécie como presa deve estar ligada à sua mobilidade em relação às presas sésseis e à sua baixa densidade, reduzindo a taxa de encontro com o predador e aumentando os custos energéticos envolvidos no maior tempo dispendido na procura e captura desta espécie.

Já *Tetraclita*, apesar de ser a menos proveitosa das presas tanto em conteúdo calórico como em retorno energético (calorias/hora de manipulação), é bastante consumida. A opção por esta espécie parece envolver um balanço entre a densidade da presa, idade do predador e tempo de manipulação. Caramujos menores tendem a preferir presas menores e, portanto, o consumo de *Tetraclita* aumenta nas épocas de recrutamento, como ocorreu no Forno. Além disso, com tempos de manipulação e de procura menores, *Thais*

pode comer mais cracas por período de alimentação, aumentando a taxa de consumo e compensando assim o pouco ganho energético por unidade de peso.

Garton (1986), inclusive, trabalhando com *Thais haemastoma*, observou que indivíduos juvenis preferencialmente se alimentavam de cracas, briozoários e hidróides, mudando para grandes bivalves, quando adultos.

Esta seleção de tamanho pode ocorrer dentro da mesma espécie de presa. Na Fortaleza, predadores maiores selecionaram mexilhões maiores, e no Forno, cracas maiores.

Como o predador gasta energia procurando e manipulando a presa, deve haver um tamanho mínimo abaixo do qual o custo de procura supera o retorno de energia e um tamanho máximo acima do qual o custo de manipulação também supera esses mesmos ganhos, principalmente se este tempo variar com o tamanho da presa (Hughes, 1980). Isto gera uma relação em que, à medida que o predador cresce, os tamanhos mínimo e máximo das presas escolhidas também aumentam.

Relações semelhantes foram encontradas para *Thais* x *Mytilus* (Bayne & Scullard, 1978); *Nucella* x *Semibalanus* (Dunkin & Hughes, 1984), *Thais* x *Brachidontes* (Duarte, 1990) e *Thais* x *Crassostrea* (Richardson & Brown,1990).

A ação de ondas pode afetar indiretamente a intensidade de predação através da redução do tempo disponível para forrageamento, interferindo no processo de seleção de presas e taxas de consumo. Assim, fatores como tempo de manipulação e valor de presa devem ser considerados na avaliação deste impacto.

O tempo de manipulação médio observado (9-13 horas) para mexilhões de 20 a 25 mm, é similar ao encontrado por Duarte (1990) para *T.haemastoma* x *Perna* (10-12 h) e inferior ao de outros gastrópodos de gêneros próximos (63 horas para *Thais* x *Mytilus* em Bayne & Scullard, 1978; 24 horas para *Nucella* x *Mytilus* em Hughes & Drewett, 1985; 32 horas para *Thais* x *Mytilus* em Stickle et al., 1985; e 24-36 horas para *Thais* x *Ischadium* em Brown & Richardson, 1987).

Para as cracas, o tempo de 8-9 horas foi semelhante ao encontrado por vários autores trabalhando com espécies diferentes (12 horas para *Thais* x *Balanus* em Carefoot ,1977; 4-26 horas para *Nucella* x *Semibalanus* em Dunkin & Hughes, 1984; e 6-7 horas para *Nucella* x *Balanus* em Carroll & Wethey ,1990).

Essas variações no tempo de manipulação podem ser função do tamanho do predador (Morgan, 1972), da temperatura (Bayne & Scullard,1978), aprendizagem (West, 1986,1988), modo de ataque (Wood,1968), tamanho de presa ou espessura de concha (Wickens & Griffiths, 1985).

Normalmente, os predadores gastam mais tempo manipulando a presa do que a procurando e capturando (Bayne & Scullard, 1978; Menge, 1978a,b; Connell, 1970). Alguns autores verificaram que o tempo de manipulação varia inversamente com o tamanho do predador (Morgan, 1972; Garton, 1986; Brown & Richardson, 1987), indicando aumento de eficiência deste com a idade. Outros, entretanto, não

encontraram esta relação (Bayne & Scullard, 1978; Fairweather & Underwood, 1983).

Na natureza, embora não tenha sido possível verificar esta diminuição do tempo de manipulação com a idade, possivelmente aprendizagem e experiência devem interferir na redução do tempo gasto para abrir e consumir a presa. West (1986, 1988) já chamou a atenção para a variabilidade interindividual quanto à seleção de presas em função de aprendizagem e condicionamento ingestivo. Dentro de uma mesma população, há indivíduos mais especialistas e outros generalistas em função da freqüência de contato com diferentes presas durante o início da vida. Segundo Watanabe (1984), se isto for verdade, então as diferenças individuais aparecerão em testes de laboratório, onde variância da taxa de consumo em dietas exclusivas será maior do que em dietas mistas. Isto realmente ocorreu nos experimentos realizados, principalmente em relação à *Perna perna*, indicando consistência de dieta entre indivíduos da mesma população.

O modo de ataque também interfere no tempo de manipulação e está associado à experiência do predador. Este processo responde pela maior parte do tempo de manipulação e métodos mais rápidos são vantajosos (Hughes, 1985; Ansell & Morton, 1987) como, por exemplo, forçar as valvas de cracas e mexilhões com a probóscide ao invés de furá-las. Predadores que forçam valvas não impõem as mesmas restrições de seleção de tamanho que aqueles que perfuram (Broom, 1982). Também estado fisiológico da presa é importante, introduzindo maior variabilidade e permitindo acesso do

predador a uma gama maior de tamanhos. A relação de tamanho predador-presa, apesar de linear, seria, então, menos rigorosa, o que se verifica em relação a *Perna* , na Fortaleza, onde o coeficente de correlação é fraco apesar de significativo.

Muitas vezes, o processo de perfuração é utilizado pelos caramujos, principalmente em presas grandes onde o esforço para abrir as valvas, mais espessas, não compensa energeticamente. O furo é o resultado da ação mecânica da rádula e provavelmente de substâncias ácidas auxiliares produzidas pelo gastrópodo. Para redução dos gastos nesse processo, a posição do furo pode ser fundamental se ocorrer em regiões finas da carapaça ou concha (Carefoot, 1977; Hughes & Dunkin, 1984) ou sobre órgãos ricos em energia, como as glândulas digestivas (Hughes & Dunkin, 1984; Duarte, 1990).

Não houve diferença, entre Forno e Fortaleza, quanto ao local das valvas preferido para perfuração, sendo este o mesmo encontrado por Duarte (1990), na Juréia, ou seja, sobre órgãos digestivos. Hart & Palmer (1987) também observaram esta homogeneidade quanto à posição do furo feito por *Thais emarginata* em populações locais de *Balanus* sp., ao longo de um gradiente de ação de ondas e ao longo da costa, sugerindo forte seleção estabilizante como mecanismo responsável por este padrão.

As taxas de consumo de mexilhão encontradas neste trabalho (0,10-0,26 ind/*Thais*/dia) foram semelhantes às encontradas por Menge (1983); Hughes & Drewett (1985), McQuaid (1985) e Wickens & Griffiths (1985) para gastrópodos semelhantes; e são consideradas baixas comparativamente a outros predadores de costão como caranguejos e peixes (Menge & Lubchenco, 1981).

Entretanto, McQuaid (1985) afirma que taxas semelhantes às obtidas podem ser importantes para o controle da densidade de cracas e espécies sésseis,em geral, mantendo espaços livres e reduzindo competição intraespecífica das presas. Menge et al. (1986), trabalhando em costões protegidos no Panamá, verificaram que os gastrópodos dos gêneros *Thais* e *Acanthina* mantinham em níveis baixos as populações de espécies sésseis solitárias. Se a predação é reduzida por ondas, a competição deve estruturar a comunidade de organismos sésseis em ambientes batidos (Menge & Sutherland, 1976).

Independentemente do tamanho do predador, *T.haemastoma* apresentou uma preferência por mexilhões pequenos na Fortaleza e médios, no Forno. Os índices de eletividade obtidos nos experimentos em laboratório também indicaram preferência por mexilhões pequenos (< 25 mm), apesar dos indivíduos utilizados serem provenientes do costão calmo. Isto não é coerente com as relações de valor x tamanho de presa que indicam mexilhões maiores como os mais proveitosos.

Experimentos de preferência em aquário devem ser analisados cuidadosamente já que representam apenas um subconjunto dos fatores determinantes da dieta, apesar de trabalhos demonstrarem resultados praticamente idênticos entre experimentos de laboratório e de campo (Fairweather & Underwood, 1983).

A escolha de presa subótima, no caso do mexilhão, pode ter sido resultado do próprio desenho experimental que não simula os movimentos de maré, mantendo as presas sempre imersas. Como a atividade deste caramujo é menor em condições de maré alta devido a riscos de predação, a constante imersão das presas simularia estas condições e os caramujos, ainda com comportamento condicionado, evitariam permanecer muito tempo forrageando, escolhendo, então, presas menores. Realmente, nos aquários, *Thais* permanecia a maior parte do tempo emersa, ou mesmo abrigada entre as cracas quando submersa.

O batimento de ondas e/ou a distribuição de tamanho das presas disponíveis no ambiente podem responder pelas diferenças nas preferências de tamanho observadas no campo. Mesmo com valores calóricos aumentando com o tamanho de presa (apesar do tempo de manipulação também aumentar), no costão batido, *Thais* seleciona presa menor (menos proveitosa), expondo-se, assim, a menores riscos.

Hughes & Dunkin (1984a,b) e Hughes & Drewett (1985) explicaram a seleção por um tamanho menor de presa nestes ambientes por outros fatores que não propriamente o valor da presa mas aumento de riscos de mortalidade por predação ou desalojamento e até mesmo riscos de "roubo" de parte da carne por outros indivíduos da mesma espécie. Quanto maior o tempo para consumir a presa, maior a chance de outros caramujos encontrarem-na, atraídos pelos fluidos corporais da presa ferida. Selecionando tamanhos menores, haveria redução do tempo de manipulação e, consequentemente, redução do tempo de exposição a esses riscos, justificando a seleção de presas subótimas (Hughes & Dunkin, 1984a,b; Palmer, 1984; Hughes & Drewett, 1985; Duarte, 1990).

Portanto, as estratégias nem sempre têm o objetivo de maximizar eficiência de alimentação. A seleção natural favorece maximização de benefícios e as estratégias podem ser modificadas por outras necessidades conflitantes dos indivíduos como a de evitar predador, aumentando suas chances de sobrevivência. Neste caso de seleção de tamanho dentro de uma mesma espécie de presa, o comportamento ótimo seria minimizar tempo de forrageamento e não valor de presa. Mesmo assim, a escolha de mexilhões pequenos seria energeticamente mais vantajosa do que o consumo de cracas de tamanhos semelhantes, o que ainda justifica a preferência por *Perna perna*.

Abe (1989) obteve respostas contraditórias em laboratório (preferência de *Thais clavigera* por presas de tamanho maior do que na natureza) e explicou através do fato de que itens maiores não são inteiramente consumidos quando exigem tempo de manipulação (11 horas) maior do que o tempo disponível para o forrageamento, desviando a escolha para presas menores, menos proveitosas.

Batimento, então, parece influenciar diretamente na escolha do tamanho de presa de uma determinada espécie apesar de não restringir a escolha da espécie de presa em questão. No Forno, a preferência por tamanhos maiores de *Perna* condiz com a teoria de forrageamento ótimo.

Entretanto, a ação de ondas pode ser indireta através de diferenças de distribuição de tamanho das presas disponíveis. Escolha de presas menores só seria vantajoso e compensatório para presas abundantes como é o caso na Fortaleza, pois quando a presa é escassa, a taxa de encontro é menor e a seleção de tamanho não seria vantajosa (Hughes,1989; Richardson & Brown, 1990).

Portanto, preferência pode apenas refletir a maior abundância de certas classes de tamanho, e com isso, haveria maior chance de encontros e maiores taxas de consumo. Infelizmente, não foram obtidas as distribuições de tamanho das presas disponíveis ao longo do tempo para testar esta hipótese.

Apesar do valor aumentar monotonicamente com tamanho das cracas, a ausência de preferência forte por uma determinada classe de tamanho nas duas espécies de cracas deve ser função do tamanho do predador e variação individual de taxas de consumo. Adultos preferem cracas maiores mas o número de presas consumidas pode ser menor. Indíviduos jovens, preferindo cracas menores, compensariam o baixo valor consumindo quantidades maiores. Como resultado, na população distribuída normalmente, a discriminação de tamanho não seria evidente.

Medidas indiretas de valor de presa como tamanho ou conteúdo calórico podem não refletir seu real valor para o consumidor precisamente em termos de crescimento. Palmer (1983,1984) sugere a taxa de crescimento como a medida mais direta e precisa da energia que resta sem precisar avaliar os custos. As taxas de crescimento obtidas em laboratório em dietas mistas e exclusivas proporcionam os mesmos resultados e "rankings" obtidos com dados de valor de presa, indicando a validade deste último como expressão real dos ganhos energéticos.

Em resumo, *Thais* reconhece o valor do alimento e monitora seu ganho médio de energia ao longo do tempo. Não só seleciona espécie mas também o tamanho. Isto é concluído, principalmente, da escolha de *Perna* independentemente de sua abundância, no Forno e Fortaleza, corroborando com os conceitos de forrageamento ótimo.

Portanto, a hipótese de que a atividade de forrageamento de *Thais haemastoma* na Enseada do Forno varia em função da ação de ondas não foi confirmada em relação à escolha da espécie de presa e à frequência de alimentação, mas o batimento é o fator responsável pelo desvio de dieta ótima em relação ao tamanho de mexilhões, como ocorre na Fortaleza.

6. CONCLUSÕES:

- Variações na densidade de *Thais haemastoma* na Enseada do Forno estão relacionadas com diferenças de abundâncias das presas sésseis causadas pelo grau de batimento de ondas, entre locais, e com intensidade de recrutamento (no inverno) e migração ativa, ao longo do tempo, num mesmo local.

- *Thais* apresenta um gradiente decrescente de tamanho em direção ao infralitoral, resultante de fatores monitoráveis pelo gastrópodo, como disponibilidade e tipo de alimento. Juvenis preferem *Tetraclita stalactifera* enquanto que adultos tendem a consumir *Perna perna* e *Megabalanus* spp.

- Ação de ondas não é suficiente para reduzir o crescimento de *Thais*, a freqüência de alimentação ou mesmo modificar a espécie de presa preferida na Enseada do Forno.

- No Forno e Fortaleza, *Thais* seleciona ativamente o mexilhão, independentemente de sua abundância. *Perna perna* é a presa de maior conteúdo calórico como também a mais proveitosa em termos de retorno energético (calorias/hora).

- O valor de presa foi eficiente como medida dos ganhos energéticos líquidos para *Thais*, como mostram as taxas de crescimento obtidas em laboratório.

- O tempo de manipulação aumenta com o tamanho de *Perna*,indicando aumento da dificuldade para *Thais* abrir ou perfurar as valvas enquanto que, para os cirripédios, o tempo de manipulação é constante, ou seja, não aumenta com o tamanho da presa, indicando ausência de restrições severas para abertura dos opérculos.

- A seleção de um tamanho menor e menos proveitoso de *Perna* na Fortaleza em relação ao Forno representa um desvio da dieta ótima em termos energéticos atribuído a um maior batimento de ondas ou mesmo disponibilidade maior de certas classes de tamanho.

- Taxas de consumo de mexilhão por *Thais haemastoma* são baixas quando comparadas a de outros predadores como caranguejos e peixes, mas são suficientes para o controle da densidade das espécies sésseis, principalmente na estação protegida do Forno.

7.REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

Abe, N. 1989. Prey value to the carnivorous gastropods *Morula musiva* (Kiener) and the two forms of *Thais clavigera* (Kuster): effect of foraging duration and abandonment of prey. *Malacologia 30*(1-2): 373-395.

Ansell, A. D., & B. Morton. 1987. Alternative predation tactics of a tropical naticid gastropod. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 111*: 109-119.

Barbière, E. V. 1975. Posição de Cabo Frio no quadro climático regional. *Rev. Bras. Geogr. 37*(4): 23-109.

Barroso, L. V. 1987. Diagnóstico Ambiental da Lagoa de Araruama - RJ. *Bol. FBCN 22*: 30-65.

Bayne, B. L., & C. Scullard. 1978. Rates of feeding by *Thais (Nucella) lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 32*: 113-129.

Bertness, M. D., S. D. Garrity, & S. C. Levings. 1981. Predation pressure and gastropod foraging: a tropical-temperate comparison. *Evolution 35*(5): 995-1007.

Bertness, M. D. & D. E. Schneider. 1976. Temperature relations of Puget Sound thaids in reference to their intertidal distribution. *Veliger 19*: 47-58.

Broom, M. J. 1982. Size-selection, consumption rates and growth of the gastropods *Natica maculosa* (Lamarck) and *Thais carinifera* (Lamarck) preying on the bivalve *Anadara granosa* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 56*: 213-233.

Broom, M. J. 1983. A preliminary investigation into prey species preference by the tropical gastropods *Natica maculosa* Lamarck and *Thais carinifera* (Lamarck). *J. moll. Stud. 49*: 43-52.

Brown, K. M., & J. F. Quinn. 1988. The effect of wave action on growth in three species of intertidal gastropods. *Oecologia 75*: 420-425.

Brown, K. M., & T. D. Richardson. 1987. Foraging ecology of the southern oyster drill *Thais haemastoma* (Gray): constraints on prey choice. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 114*: 123-141.

Burrows, M. T., & R. N. Hughes. 1989. Natural foraging of the dogwhelk, *Nucella lapillus* (Linnaeus): the weather and whether to feed. *J. moll. Stud. 55*: 285-295.

Burrows, M. T., & R. N. Hughes. 1990. Variation in growth and consumption among individuals and populations of dogwhelks, *Nucella lapillus*: a link between foraging behaviour and fitness. *J. Anim. Ecol. 59*: 723-742.

Butler, A. J. 1979. Relationships between height on the shore and size distributions of *Thais* spp. (Gastropoda: Muricidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 41*: 163-194.

Carefoot, T. 1979. *Pacific Seashores*, 1ª ed. University Washington Press, Washington.

Carroll, M. L., & D. S. Wethey. 1990. Predator foraging behavior: effect of a novel prey species on prey selection by a marine intertidal gastropod. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 139*: 101-117.

Chilton, N. B., & C. M. Bull. 1984. Influence of predation by a crab on the distribution of the size-groups of three intertidal gastropods in South Australia. *Mar. Biol. 83*: 163-169.

Clench, W. J. 1947. The genera *Purpura* and *Thais* in the western Atlantic. *Johnsonia 2*: 61-91.

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

Connell, J.H.. 1970. A predator-prey system in the marine intertidal region. I.*Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr. 40*: 49-78.

Crisp, D. J. 1984. Energy Flow Measurements. In: N.A.Holme, e A. D. McIntyre, eds. *Methods for the study of marine benthos*, 2ª ed. Blackwell Scientific Publications, Melbourne. 387 pp.

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

Duarte, L. F. L. 1990. Seleção de presas e distribuição do gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) no costão da praia do Rio Verde, Estação Ecológica Juréia-Itatins, Estado de São Paulo. Tese de doutorado em Ciências, Universidade Estadual de Campinas.

Duarte, L.F.L., & M.T. Holler. 1987. Estudos preliminares sobre a preferência de *Thais haemastoma* (L.) (Gastropoda - Prosobranchia) por diferentes espécies de presas. *An. Acad. Cienc. Est. S. Paulo 54*(II): 192-200.

Dunkin, S. de B., e R. N. Hughes. 1984. Behavioural components of prey-selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles, *Semibalanus balanoides* (L.), in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 79*: 91-103.

Etter, R. J. 1989. Life history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave-exposure gradient. *Ecology 70*(6): 1857-1876.

Fairweather, P. G. 1987. Experiments on the interaction between predation and the availability of different prey on rocky seashores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 114*:261-273.

Fairweather, P. G. 1988. Movements of intertidal whelks (*Morula marginalba* and *Thais orbita*) in relation to availability of prey and shelter. *Mar. Biol. 100*: 63-68.

Fairweather, P. G., and A. J. Underwood. 1983. The apparent diet of predators and biases due to different handling times of their prey. *Oecologia 56*: 169-179.

Feare, C. J. 1970. Aspects of the ecology of an exposed shore population of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.). *Oecologia 5*: 1-18.

Garrity, S. D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology 65*(2): 559-574.

Garton, D. W. 1986. Effect of prey size on the energy budget of a predatory gastropod, *Thais haemastoma canaliculata* (Gray). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 98*: 21-33.

Gosselin, L. A., and E. Bourget. 1989. The performance of an intertidal predator *Thais lapillus*, in relation to structural heterogeneity. *J. Anim. Ecol. 58*: 287-303.

Hart, M. W., & A. R. Palmer. 1987. Stereotypy, ontogeny, and heritability of drill site selection in thaidid gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 107*: 101-120.

Hughes, R. N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18*: 423-481.

Hughes, R. N. 1985. Predatory behaviour of *Natica unifasciata* feeding intertidally on gastropods. *J.moll. Stud. 51*: 331-335.

Hughes, R. N. 1989. Foraging behaviour of a tropical crab: *Ozius verreauxii*. *Proc. R. Soc. Lond. B. 237*: 201-212.

Hughes, R. N., & D. Drewett. 1985. A comparison of the foraging behaviour of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles or mussels on the shore. *J. moll. Stud. 51*: 73-77.

Hughes, R. N., & S. de B. Dunkin. 1984a. Behavioural components of prey selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on mussels, *Mytilus edulis* L., in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 77*: 45-68.

Hughes, R. N., & S. de B. Dunkin. 1984b. Effect of dietary history on selection of prey, and foraging behaviour among patches of prey, by the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 79*: 159-172.

Ingham, R. E., & J. A. Zischke. 1977. Prey preferences of carnivorous intertidal snails in the Florida Keys. *The Veliger 20*(1): 49-51.

Judge, M. L. 1988. The effects of increased drag on *Lottia gigantea* (Sowerby, 1834) foraging behaviour. *Funct. Ecol.2*: 363-369.

Leal, J. H. N. 1984. Contribuição ao conhecimento da taxonomia de *Thais* (*Stramonita*) *haemastoma* (Linnaeus, 1767) (Mollusca, Gastropoda, Muricidae). Tese de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Lechowicz, M. J. 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia 52*: 22-30.

Lewis, J. R. 1964. *The ecology of rocky shores*. English University Press, London.

Louda, S. M. 1979. Distribution, movement and diet of the snail *Searlesia dira* in the intertidal community of San Juan Island, Puget Sound, Washington. *Mar. Biol. 51*: 119-131.

MacArthur, R. H., e E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat. 100*(916): 603-609.

Magalhães, C. A. 1988. Padrões de variação morfológica em *Thais haemastoma* L., 1767 (Gastropoda:Prosobranchia). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.

Marini, A. C. 1988. Estudo de populações polimórficas de *Thais haemastoma* (Linnaeus, 1767) (Gastropoda: Prosobranchia), do litoral de São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.

McClintock, J. B. 1986. On estimating energetic values of prey: implications in optimal diet models. *Oecologia 70*: 161-162.

McQuaid, C. D. 1985. Differential effects of predation by the intertidal whelk *Nucella dubia* (Kr.) on *Littorina africana knysnaensis* (Phillipi) and the barnacle *Tetraclita serrata* Darwin. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.89*:97-107.

Menge, B. A. 1972. Foraging strategy of a starfish in relation to actual prey availability and environmental predictability. *Ecol. Monogr. 42*: 25-50.

Menge, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr. 46*: 355-393.

Menge, B. A. 1978a. Predation intensity in a rocky intertidal community. Effect on algal canopy, wave action and desiccation on predator feeding rates. *Oecologia 34*: 17-35.

Menge, B. A. 1978b. Predation intensity in a rocky intertidal community.Relation between predator foraging activity and environmental harshness. *Oecologia 34*: 1-16.

Menge, B.A. 1983. Components of predation intensity in the low zone of the New England rocky intertidal region. *Oecologia 58*: 141-155.

Menge, B. A., & J. Lubchenco. 1981. Community organization in a temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressures gradients. *Ecol. Monogr. 51*(4): 429-450.

Menge, B. A., & J. P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Nat. 110*: 351-369.

Menge, B. A. & J. P. Sutherland. 1987. Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat. 130*(5): 730-757.

Menge, B. A., J. Lubchenco, & L. R. Ashkenas. 1986. Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 100*: 225-269.

Moran, M. J. 1985. The timing and significance of sheltering and foraging behaviour of the predatory intertidal gastropod *Morula marginalba* Blaineville (Muricidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 93*: 101-114.

Morgan, P. R. 1972. The influence of prey availability on the distribution and predatory behaviour of *Nucella lapillus* (L.). *J. Anim. Ecol. 41*: 257-274.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity . *Am. Nat. 100*: 65-75.

Palmer, A. R. 1983. Growth rate as a measure of food value in thaidid gastropods: assumptions and implications for prey morphology and distribution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 73*: 95-124.

Palmer, A. R. 1984. Prey selection by thaidid gastropods: some observational and experimental field tests of foraging models. *Oecologia 62*: 162-172.

Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann.Rev.Ecol.Systs. 15*: 523-575.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam, & E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quat. Rev. Biol. 52*(2): 137-154.

Richardson, T. D., & K. M. Brown. 1990. Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 142*: 105-120.

Rodgers, A. R. 1990. Evaluating preference in laboratory studies of diet selection. *Can. J. Zool. 68*: 188-190.

Silva, A. C. da. 1985. Sedimentação e morfologia do fundo da plataforma continental interna nas proximidades de Cabo Frio, RJ. Tese de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Smith, E. H. 1961. *Thais haemastoma* (Linné). *Cultus 10*:1-11.

Stephens, D. W., & J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press.

Stickle, W. B., M. N. Moore, & B. L. Bayne. 1985. Effects of temperature, salinity and aerial exposure on predation and lysosomal stability of the dogwhelk *Thais (Nucella) lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 93*: 235-258.

Valentin, J. L. 1974. O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil).2. Primeiras observações sobre estrutura física química e biológica das águas da estação fixa (período de 04/02 a 16/04/74).*Inst.Pesq.Marinha 99*: 1-68.

Vermeij, G. J. 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. *Ecology 53*(4): 693-700.

Watanabe, J. M. 1984. Food preference, food quality and diets of three herbivorous gastropods (Trochidae: *Tegula*) in a temperate kelp forest habitat. *Oecologia 67*: 47-52.

West, L. 1986. Interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella (=Thais) emarginata*. *Ecology 67*(3): 798-809.

West, L. 1988. Prey selection by the tropical snail *Thais melones*: a study of interindividual variation. *Ecology 69*(6): 1839-1854.

Wickens, P. A., & C. L. Griffiths. 1985. Predation by *Nucella cingulata* (Linnaeus, 1771) on mussels, particularly *Aulacomya ater* (Molina, 1782). *The Veliger 27*(4): 366-374.

Wood, L. H. 1968. Physiological and ecological aspects of prey selection by the marine gasttropod Urosalpinx cinerea (Prosobranchia:Muricidae). *Malacologia 6*:267-320.

Yoneshigue, Y. 1985. Taxonomie et ecologie des algues marines dans la règion de Cabo Frio (RJ), Brèsil. Tese de Doutorado em Ciências, Faculté de Sciences de Luminy - Marseille II.

Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2ª ed. Prentice Hall, New Jersey.