



CLAUDIA ALVES DE MAGALHÃES

PADRÕES DE VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM Thais haemastoma L., 1767

(GASTROPODA:PROSOBRANCHIA).

Este exemplar corresponde à redação final da Tese defendida pela Candidata Cláudia Alves de Magalhães e aprovada pela comissão julgadora.

22 de dezembro de 1988

Orientador: Dr. Pierre Charles Georges Montouchet.

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

CAMPINAS

-1988-

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Para meus pais, por terem proporcionado todas as condições para que eu chegasse até aqui.

Para o Walter, pela paciência de amar alguém que está sempre em trânsito.

AGRADECIMENTOS

A meu pai, por haver despertado em mim o interesse e a admiração por tudo o que é vivo. Por Saquarema, pelos livros e pelo apoio infalível.

A Maria Alice, pelo privilégio de poder chamá-la de irmã e pela inestimável amizade em toda essa caminhada.

Ao Walter, por tudo. Principalmente pela admiração ao meu trabalho, pelo auxílio sempre certo, pelo entusiasmo com os pequenos progressos e pelo incentivo nos momentos difíceis.

A minha mãe, por um amor incondicional e pela paciência de ajudar sempre, sem perguntar porquê.

A meus familiares, particularmente Rúlio e Rosalyn, pelo carinho, apoio e abrigo ao longo desse trabalho.

A meu orientador Dr. Pierre C. G. Montouchet, por testar minhas convicções e pela cuidadosa revisão do texto.

Ao José Eugênio, Rosana, Clara, Ana Beatriz, Agostinho, Rosebel, Tri, Trigo, Alexandre, Cláudia, Marquinhos, Dulce, Fernando, Fábio, Evandro, Martinho, Eleonore, Marta Irving, Luís Duarte e demais colegas e amigos do curso, pela ajuda em diversas fases deste mestrado e, sobretudo, pelo companheirismo durante nossa convivência.

Aos professores Dr. Woodruff Benson e Dr. Keith Brown, por revolverem conhecimentos sedimentados e plantarem uma semente nova - o pensamento ecológico evolutivo.

A professora Dra. Antônia Cecília Amaral, pelos ensinamentos em biologia marinha e pelo incentivo para prosseguir.

Aos membros do exame prévio e da banca examinadora, Drs. Eloísa Morgado do Amaral, Fosca Pedini P. Leite, Antônia Cecília Amaral e Keith Brown, pelas críticas e sugestões à tese.

Aos professores Benson, Cecília e Sazima, pela fundamental discussão do plano de tese.

Ao professor Warton Monteiro, da Universidade de Brasília, por me iniciar no caminho da pesquisa científica.

Ao CNPq e à FMB, pelo apoio financeiro para realização deste trabalho.

À professora Dra. Ana Cristina Dummond, do Departamento de Ciência da Computação (UNICAMP), por me apresentar aos microcomputadores e pela boa vontade constante.

A D. Ana Gagliardi, bibliotecária-chefe do IB-UNICAMP, pela colaboração durante o curso e pela fundamental revisão das referências bibliográficas.

Ao professor Dr. Eurico de Oliveira Filho pela permissão para utilização das instalações do Cebimar e especialmente à Valéria e ao Cláudio, por manterem as portas dessa instituição sempre abertas para a realização de projetos de pesquisa.

Aos professores Drs. José Luis Leme, Yara Schaffer-Novelli e Luis Roberto Tommasi da Universidade de São Paulo, por gentilmente me cederem vagas em suas disciplinas de pós-graduação.

Ao professor Dr. Maurício de P. Gama, da Universidade de Brasília, pela revisão da metodologia estatística empregada na tese.

Ao professor Dr. Roberto B. Cavalcanti, da Universidade de Brasília, por cordialmente permitir o uso do microcomputador da Biologia Animal, UnB.

Ao Fernando, pelo aquário essencial para os experimentos.

A Martinha, pelas fotos, e a Cândida, pelo desenho.

Ao pessoal de Saquarema, particularmente à Suely, pela ajuda e amizade durante o árduo período de trabalho de campo.

A Divisão de Turismo da Prefeitura de Saquarema e ao IBGE-DF, pelo mapa da área de estudo e detalhes da situação do município.

E finalmente ao "Gatuno", pela companhia e carinho nos momentos de solidão em Saquarema.

RESUMO

O gastrópode Thais haemastoma L., 1767 apresenta uma grande variabilidade morfológica da concha. Para verificar se esta variação apresentava algum padrão conforme as condições de exposição às ondas de costas rochosas, foram feitas coletas destes caramujos em ambientes batidos e abrigados no litoral dos estados do Rio de Janeiro e de São Paulo.

Experimentos de transferência e resistência a corrente foram realizados para investigar o valor adaptativo das distintas formas para as condições ambientais em que vivem.

Foi feita também uma avaliação da exposição relativa a que estavam sujeitas populações de locais definidos a priori como batidos e abrigados, mediante estimativas de perda de peso diferencial de esferas de gesso.

Em aquários, caramujos dos dois tipos de ambiente foram mantidos por seis meses para verificar a conservação ou não da morfologia da concha, sob condições de crescimento uniformes. Além disso, foram conduzidos experimentos de predação por caranguejos sobre estes gastrópodes.

As conchas de caramujos de ambientes sujeitos a forte impacto por ondas são arredondadas, de paredes delgadas e com abertura ampla. Por outro lado, em habitats abrigados têm aspecto fusiforme, paredes espessas com nodulações externas e abertura relativamente estreita.

Os experimentos de transferência recíproca entre ambientes com hidrodinamismos distintos revelaram que as formas descritas possuem valor adaptativo para as populações residentes de um dado local.

A ação das ondas é uma força seletiva crucial na determinação do padrão encontrado.

Caramujos provenientes de ambientes batidos possuem melhor capacidade de aderência ao substrato que caramujos oriundos de locais protegidos, possivelmente por apresentarem uma área da massa cefalopodiosa maior que os caramujos de ambientes abrigados.

A abertura mais ampla da concha de caramujos de ambientes mais expostos reflete um tamanho maior da área do cefalopé, que fica em contato direto com o substrato, garantindo a aderência dos caramujos.

A densidade das populações de L. haemastoma é maior em habitats mais expostos às ondas, devido a uma maior disponibilidade de presas potenciais nesses locais.

L. haemastoma apresenta um gradiente de tamanho crescente com a profundidade em relação ao nível médio de marés. Os fatores responsáveis pela ocorrência do gradiente são discutidos.

Os experimentos de predação pelo siri azul Callinectes sp. indicaram que os caramujos estudados são predados, mas não constituem a presa preferida quando há possibilidade de escolha entre outros itens pelos siris.

A manutenção de caramujos provenientes de ambientes batidos e protegidos em aquários revelou que os caramujos oriundos dos dois habitats, inicialmente distintos, convergiram para uma mesma morfologia de concha. Isto indica que o padrão de variação verificado para L. haemastoma é mantido por plasticidade fenotípica modulada ou induzida pelas condições de impacto de ondas vigentes. A referida plasticidade está de acordo com a existência de uma fase de dispersão planctônica no ciclo de vida desta espécie.

SUMMARY

The marine gastropod Thais haemastoma L., 1767 presents a shell-shape pattern of variation that parallels gradients in wave impact conditions on Brazilian rocky shores.

In wave-exposed habitats the shells are rounded, with thin walls, and large aperture. On the other hand, shells from protected sites are slender, with thick walls, and narrow aperture.

Between-habitat transplant experiments indicated that the described morphologies are adaptive for the populations living in a particular habitat. Wave impact is a strong selective force in determining shell shape variation in these snails.

Relative impact was estimated for habitats with distinct wave energies using the differential loss of weight of plaster balls.

Snails from high-wave-energy environments have better adhesive abilities than their counterparts from low-wave-energy habitats, because they also have a larger pedal surface area which is in accordance with a large shell mouth.

T. haemastoma population densities are higher in wave-beaten environments than in protected shores, probably because of a greater availability of prey in the former places.

There is a shell-size gradient increasing with depth for these snails, and its causes are discussed.

Laboratory experiments with adults of the blue crab Callinectes sp revealed that although T. haemastoma snails are preyed upon by these crabs, they are not their preferred food item.

Samples of snails from open and protected shores were maintained in aquaria with uniform conditions for six months. Both produced shells of similar form, suggesting that the shell-shape pattern of variation described above is generated by phenotypic plasticity, modulated or induced by wave impact. As L. haemastoma has a planktonic dispersal phase in its life-cycle, this plasticity is conceivable.

ÍNDICE

PÁG.

RESUMO	i
SUMMARY	iii
INTRODUÇÃO	1
RELATO DE ESTUDOS MORFOLÓGICOS EFETUADOS EM DIFERENTES ESPÉCIES DE GASTRÓPODES MARINHOS	4
MATERIAL E MÉTODOS	15
Capítulo 1 - Estudo da Variação Morfológica da Concha	
1) Coleta em Locais Batidos e Abrigados das Ondas	15
2) Gradiente de Profundidade	18
Capítulo 2 - Experimentos para Avaliação dos Fatores Determinantes e Processos Envolvidos na Variabilidade da Concha em <u>Thais haemastoma</u>	
1) Marcação e Transferências	19
2) Capacidade de Aderência ao Substrato	20
3) Manutenção em Aquários	22

4) Avaliação do Grau de Impacto das Ondas.....	23
5) Relação da Área de Abertura da Concha com a Área do Cefalopé do Caramujo.....	25
6) Estimativas de Densidade.....	26
7) Experimentos de Predação por Siris em Aquário.....	26
RESULTADOS.....	28
Capítulo 1 - Variação Morfológica da Concha em <u>Thais</u> <u>haemastoma</u>	
1) Padrão de Variação Morfológica da Concha em Am- bientes Batidos e Abrigados.....	28
2) Gradiente de Tamanho Crescente com a Profundidade.....	32
Capítulo 2 - Experimentos com Populações de <u>L. haemastoma</u>	
1) Transferências.....	33
2) Capacidade Diferencial de Aderência ao Substrato.....	34
3) Manutenção em Aquários.....	34
4) Avaliação do Grau de Impacto das Ondas.....	36
5) Diferenças nas Proporções da Área do Cefalopé para Caramujos de Ambientes Batidos e Abrigados das On- das.....	36
6) Densidade de Populações de <u>Thais haemastoma</u> de Am- bientes Batidos e Abrigados das Ondas.....	37
7) Predação por <u>Callinectes</u> sp. em Aquário.....	38
DISCUSSÃO.....	39

CONCLUSÕES 56

REFERÊNCIAS 57

FIGURAS 67

TABELAS 71

INTRODUÇÃO

Existem dois níveis de abordagem a serem considerados ao se estudar a variabilidade nos seres vivos: o das diferenças que uma dada característica pode apresentar entre espécies filogeneticamente relacionadas, dito variação interespecífica, e o das mudanças de caracteres ocorrendo entre populações de uma mesma espécie, denominado variação intraespecífica. Esta última é o objeto de interesse neste trabalho.

Thais haemastoma L., 1767, é um dos predadores de maior importância nos costões rochosos do litoral brasileiro, devido a sua elevada abundância e frequência em ambientes variados (Leal 1984, Marini 1988).

Como ocorre com outros gastrópodes taidídeos, T. haemastoma apresenta acentuada variação intraespecífica quanto à morfologia da concha, a ponto de sua lista sinonímica incluir 47 denominações distintas (Leal 1984). Segundo este autor, essa variabilidade deu ensejo a que muitos pesquisadores aplicassem diferentes nomes a conchas que poderiam até mesmo representar indivíduos de uma mesma população.

Clench (1947), em revisão dos gêneros Purpura e Thais, enfatiza a grande variação de morfologia da concha em T. haemastoma, listando 25 nomes para a espécie e atribuindo-os a erros no discernimento de variedades dentro de uma mesma unidade taxonômica, principalmente por autores do século XIX.

Marini (1988) criou um sistema de categorização das diferentes formas da concha de T. haemastoma constituído por 14 fenótipos distintos agrupados em 3 conjuntos, correspondentes às formas extremas e

intermediárias de variação.

Os organismos vivos são adaptados às condições sob as quais vivem. A morfologia, o comportamento e a biologia de uma dada espécie não somente incorporam suas adaptações como refletem as idiossincrasias históricas e limitações de seus ancestrais (Vermeij 1978). Desse modo, a arquitetura de uma determinada espécie varia com as pressões seletivas de seu ambiente biótico e abiótico e se estabelecem padrões de variação morfológica adaptativos para as diversas condições a que as populações da espécie estejam sujeitas.

Entre os fatores abióticos que afetam a distribuição e abundância dos organismos na região entremarés destacam-se: extremos de temperatura e salinidade, estresse mecânico por ondas e correntes, o qual pode influenciar também no aporte de oxigênio dissolvido na água, e periodicidade e amplitude das marés. Os fatores bióticos mais significativos são competição e predação.

O impacto das ondas e do material que elas carregam é importante fator de seleção de adaptações morfológicas para a vida entremarés (Levinton 1982).

Os predadores alteram o curso das interações competitivas, consumindo potenciais competidores dominantes, regulando as densidades de suas populações.

A estruturação das comunidades da região entremarés de costas rochosas é fruto da interação entre competição por espaço, perturbações do ambiente físico e predação (Levinton 1982).

Outro componente importante a ser considerado é o período de desenvolvimento larval dos organismos das comunidades costeiras. A dispersão dos invertebrados marinhos varia de larvas de longa distância que se alimentam no plâncton a embriões com desenvolvimento direto

(Scheitema 1971). O valor seletivo dos vários tipos de dispersão é uma questão controversa. Dispersão limitada permite o desenvolvimento de populações localizadas, geneticamente distintas umas das outras, e provavelmente melhor adaptadas às condições ambientais circundantes. Por outro lado, a dispersão por longas distâncias pode diminuir a possibilidade de uma catástrofe local eliminar uma dada espécie, conduzindo a uma uniformidade genética maior entre suas populações e frequentemente a uma maior plasticidade fenotípica, dada a imprevisibilidade do local de fixação das larvas (Levinton 1982).

Este trabalho tem por objetivos:

- Investigar a ocorrência ou não de um padrão de variação morfológica da concha em Thais haemastoma como resposta a pressões seletivas do meio ambiente.
- Avaliar o papel do impacto das ondas na modelagem desse padrão e o valor adaptativo das distintas formas em ambientes variados quanto ao hidrodinamismo.
- Verificar se as diferentes formas se mantêm ou sofrem alterações nas proporções da concha quando mantidas sob condições de crescimento uniformes.
- Determinar se as diferenças na morfologia da concha refletem adaptações em outras estruturas dos gastrópodes (por exemplo, massa cefalopediosa), que estejam mais diretamente relacionadas à sobrevivência do animal.
- Testar a susceptibilidade das diferentes formas de T. haemastoma a predação por caranguejos.
- Estudar a distribuição horizontal e vertical de T. haemastoma na região litoral de costas rochosas.

RELATO DE ESTUDOS MORFOLÓGICOS EFETUADOS EM DIFERENTES ESPÉCIES DE GASTRÓPODES MARINHOS

No ambiente marinho muitas espécies de moluscos gastrópodes apresentam enorme variabilidade na forma de suas conchas, fornecendo um rico material para estudos acerca do valor adaptativo dessas variações frente às pressões seletivas do meio ambiente.

Giesel (1969, 1970) estudou a variação de coloração e forma no gastrópode patelídeo Acmaea digitalis verificando que as distintas formas estão associadas a substratos diferentes - banco de cracas e costão rochoso - apresentando coloração críptica e formato compatível com as forças seletivas de cada ambiente ocupado, sendo os padrões observados mantidos por seleção disruptiva.

Acmaea scabra apresenta duas formas distintas segundo Sutherland (1970). Uma de tamanho e biomassa maiores, com reprodução e crescimento sazonais, que ocupa a zona do médio litoral superior onde a disponibilidade alimentar também é sazonal, e que apresenta mortalidade catastrófica. A outra, menor e com taxas de crescimento, reprodução e mortalidade mais constantes, ocupa a região do médio litoral inferior e dispõe de suprimento alimentar regular devido à prolongada submersão. O primeiro grupo habitaria o "limite fronteiriço" e o segundo o centro de amplitude de distribuição da espécie, estando os dois grupos separados pelo seu comportamento territorial restrito.

Cellana radiata possui conchas mais espessas e mais pesadas em populações habitando o supralitoral quando comparadas a populações vivendo em níveis mais baixos do costão. Balaparameswara Rao & Ganapati (1971) atribuem as diferenças observadas ao maior risco de desseca-

ção a que estão sujeitos os caramujos que ocupam os níveis mais elevados da zona entremarés.

Existem dois formatos de concha em *Patella granularis* - elíptico e semelhante a uma pera. Este último é preferencialmente predado pela ave ostraceira *Haematopus mequini*. *P. granularis* apresenta conchas "periformes" em habitats inacessíveis às aves ou onde estas não vivem, o que indica o efeito seletivo da predação pelas aves. Este efeito, segundo Hockey & Branch (1983), é suficiente para alterar o formato da concha e provavelmente a composição genética das populações de caramujos predadas.

Struhsaker (1968) realizou um estudo detalhado em *Littorina picta*, que apresenta populações compostas por conchas lisas em costas de inclinação suave, sujeitos a forte ação das ondas e populações com conchas ornamentadas que predominam na zona do supralitoral em costas de declive acentuado. Experimentos de criação de larvas provenientes das diferentes populações indicaram a existência de uma base genética para essa variação. Os principais fatores ambientais selecionadores das formas distintas de concha são: ação das ondas, submersão prolongada, dessecação, temperatura elevada e extremos de salinidade. O polimorfismo seria mantido por seleção disruptiva e acasalamentos não-aleatórios nos dois tipos de habitat - horizontal e vertical.

Em outras duas espécies de *Littorina*, *L. nigrolineata* e *L. rudis*, Bellie (1976) detectou variações na forma da concha associadas a exposição diferencial às ondas e a caramujos predadores. Nas duas espécies, conchas de costas expostas são menores, mais globosas e com abertura relativamente mais ampla que conchas de ambientes abrigados. As conchas maiores foram encontradas nos locais mais protegidos, onde os caramujos de maior porte são abundantes. Em costas batidas com

chas pequenas se abrigam melhor em ranhuras. Do mesmo modo, conchas globosas e com abertura ampla podem proporcionar melhor aderência ao substrato em habitats com forte ação de ondas e ventos. Em costões protegidos, por outro lado, conchas grandes e de abertura estreita são favorecidas por desencorajarem a predação por caranguejos.

Roberts & Hughes (1980) também estudaram a variação da concha em *L. rudis* e atribuíram o menor tamanho das conchas em ambientes mais expostos às ondas a uma lenta taxa de crescimento provocada por redução nos períodos de forrageamento dos caramujos. Em caramujos litorínideos o forrageamento é suspenso por ressecamento do substrato e por submersão. Como os caramujos que habitam os costões expostos colonizam o supralitoral, estariam portanto sujeitos a tempos maiores de seca do substrato e submersão que as populações de caramujos de habitats mais abrigados.

Em trabalho mais recente com *L. rudis*, Atkinson & Newbury (1984) compararam as adaptações de duas populações - uma de costão rochoso e outra de uma praia de seixos. Os caramujos que habitam as ranhuras do costão rochoso apresentam conchas menores, com abertura mais ampla e demoram mais tempo para retrair-se na concha que os indivíduos da praia de seixos. Essas características foram consideradas adaptações para evitar desalojamento por ondas e vento, a que as populações dos costões rochosos seriam mais sujeitas.

L. saxatilis também apresenta o mesmo tipo de variabilidade morfológica da concha que os litorínideos já citados e Janson (1982 a, b) através de experimentos de transferência entre os ambientes batido e protegido e de criação em aquários, estabeleceu que as diferenças de forma têm base genética devido à ovoviviparidade da espécie.

Nucella lapillus é, talvez, a espécie de caramujo mais estudada quanto à variação na morfologia da concha. Este caramujo é um predador importante nos costões rochosos do Atlântico Norte. De formato muito variável, apresenta duas morfologias extremas de concha: finas, globosas e com abertura ampla ou espessas, alongadas e com abertura estreita. Estudos acerca deste gastrópode remontam a 1936, quando Moore atribuiu as variações em morfologia da concha a diferenças no tipo de alimento das populações estudadas, que consiste desde uma dieta de mexilhões (Mytilus edulis) a uma de cracas (Calanus balanoides e Chthamalus stellatus). Predomínio de mexilhões na dieta produziria conchas mais largas, com espiral mais aberta e abertura mais ampla. Na costa britânica foram realizados uma série de trabalhos com N. lapillus (Kitching et al. 1966, Kitching 1977, Ebling et al. 1964) confirmando a existência dos padrões descritos e associando a forma fina e de abertura ampla a costões batidos por ondas e a forma espessa e de abertura estreita a costões abrigados, com abundância de caranguejos. Mediante uma série de experimentos com caranguejos predadores, transferências e avaliação de resistência a desalojamento, forneceram consistentes evidências de que duas intensas forças seletivas - ação de ondas e predação por caranguejos - determinam a distribuição das duas formas de N. lapillus, e que o "desenho" da concha é crítico para a sobrevivência. Hughes & Elner (1979) realizaram experimentos laboratoriais de predação com N. lapillus pelo caranguejo Carcinus maenas, detectando que caramujos de costões expostos às ondas, vivendo na ausência virtual de caranguejos, são muito mais vulneráveis a ataques em laboratório que os caramujos de locais protegidos, os quais sofrem normalmente elevada predação por caranguejos em seu ambiente natural. A abertura mais estreita dos caramujos de local protegido exclui a en-

trada das quebras dos caranguejos e uma concha mais espessa e robusta resiste melhor a quebras. Crothers (1930, 1981 a e b, 1983, 1983 a e b, 1983) publicou diversos trabalhos acerca da variação na forma da concha em *N. lapillus* ao longo da costa do Atlântico Norte. O autor repetidamente demonstra que a morfologia da concha nesses caramujos está relacionada de modo previsível com o grau de exposição a batimento de ondas a que as populações estão sujeitas. Em experimentos de criação em laboratório, verificou que as progênies de caramujos de locais batidos e protegidos desenvolveram formas da concha semelhantes à forma parental durante seu crescimento. Portanto, as diferenças em morfologia da concha em *N. lapillus* são genéticas. A espécie existe como uma série de unidades cruzantes discretas com pouco ou nenhum intercruzamento, pelo fato de possuir desenvolvimento direto.

Kitching & Lockwood (1974) estudaram a variação morfológica da concha em outro gastrópode tardídeo, *Lepsiella albomarginata*, e descobriram os mesmos padrões de variação e fatores causais encontrados para *N. lapillus*: caramujos de locais mais abrigados possuem conchas mais altas, mais estreitas e mais espessas que caramujos de habitats mais expostos às ondas.

Kitching (1976) verificou também que em *Thais emarginata* a forma da concha varia de pequena e larga em costões abertos a maior e estreita em promontórios protegidos e praias de seixos. Nesse caso também, uma ampla abertura, normalmente associada a uma concha pequena, permitiria o desenvolvimento de um pé amplo com boa aderência a costões batidos, enquanto uma concha grande e espessa ofereceria maior proteção contra predadores em condições mais abrigadas.

As conchas de I. lamellosa também são bastante variáveis na forma, espessura e textura (Spight 1973, 1976). O valor adaptativo dessas variações foi estudado por Palmer (1985), que realizou experimentos laboratoriais com o caranguejo predador Cancer productus, verificando que as conchas mais finas de I. lamellosa eram significativamente mais vulneráveis a ataques que as conchas mais espessas. O valor adaptativo de conchas espessas resulta de dois fatores: diminuição na amplitude de tamanhos dos caranguejos a que os caramujos seriam vulneráveis e decréscimo na atratividade como presas para os caranguejos maiores, aos quais os caramujos ainda seriam suscetíveis. As conchas mais finas persistem por serem favorecidas na ausência de caranguejos: são menos onerosas para produzir e transportar e permitem um crescimento mais rápido quando o alimento é abundante.

Ao se estudar a distribuição de uma dada espécie na região entremarés, não somente o padrão de ocupação horizontal deve ser considerado. Diversos fatores variam com a profundidade em relação ao nível médio de marés nesse ambiente, é portanto importante investigar o padrão de distribuição vertical dos organismos que habitam a zona entremarés, pois este deve variar de acordo com as diferentes forças seletivas atuando ao longo da coluna d'água.

Vermeij (1972), sintetizando extensos dados da literatura e observações próprias, verificou a existência de gradientes de tamanho da concha em diversas espécies de gastrópodes da região entremarés de costas rochosas. Esses gradientes obedecem a dois padrões distintos - um de aumento da concha em direção ao supralitoral em espécies características da orla litorânea, e um de diminuição do tamanho da concha em direção ao supralitoral em espécies típicas dos níveis mais baixos da região entremarés. O autor explica esses gradientes como resultan-

tes de intensidade diferencial de mortalidade pós-larval pré-reprodutiva no litoral. Em gastrópodes cujo gradiente de tamanho é do primeiro tipo a mortalidade geralmente resulta de extremos físicos (salinidade, dessecação) nas regiões mais altas e é mais efetiva contra indivíduos pequenos. Já entre caramujos com gradientes de tamanho do segundo tipo a mortalidade, geralmente na forma de predação ou outra interação biológica, é mais intensa nos níveis mais baixos. Indivíduos pós-larvais pré-reprodutivos habitariam a zona de mortalidade mínima dentro da amplitude vertical de distribuição da espécie.

Os caramujos carnívoros *Thais lamellosa*, *T. emarginata*, *T. canaliculata* e *Stenlesia dira* exibem gradientes intraespecíficos de tamanho de acordo com o nível do litoral, com tamanho crescente da concha em direção às regiões mais baixas do infralitoral. Bertness (1977) sugere que os gradientes de tamanho em *Thais* são uma resposta a gradientes similares de tamanho de seu principal recurso alimentício, *Balanus* sp.. Isso promoveria uma seleção de tamanho predador-presa energeticamente eficiente e facilitaria a partição de recursos intra e interespecificamente. Para Bertness, os caramujos taidídeos responderiam ativamente por fotoortocinese e geotaxia a gradientes de luz e declividade da praia, mantendo dessa forma uma distribuição não aleatória por classes de tamanho.

Butler (1979) contesta a explicação dada por Bertness (1977) para a formação de gradientes de tamanho em caramujos taidídeos através de respostas a estímulos externos como comprimento do dia e gravidade porque estes fatores são pobremente correlacionados com fatores ambientais relevantes como abrigo, temperatura e alimento. Segundo Butler tais fatores podem ser monitorados diretamente pelo animal, não sendo necessária a evolução de respostas complexas a outro tipo de es-

timulos. O autor propõe e comprova por experimentos, que os gradientes de tamanho em Ihais podem ser explicados por um comportamento vertical "básico" que impele os caramujos para o infralitoral, modificado fortemente por fatores aos quais os caramujos podem responder diretamente, como alimento de tamanho ótimo, o qual é variável conforme o tamanho do caramujo predador.

Paine (1969) estudou a distribuição do gastrópode herbívoro Iegula funebris verificando a ocorrência de um gradiente de tamanho, com indivíduos maiores ocupando a zona mais baixa da amplitude de distribuição da espécie. Indivíduos pequenos fixam-se no supralitoral, permanecendo aí por um período de 5 a 6 anos, e então tendem a migrar para o infralitoral onde passam a coabitar com a estrela do mar predadora Pisaster ochraceus, consistindo entretanto em uma presa pouco preferida pela mesma. Na região do infralitoral os indivíduos maiores teriam as vantagens de fecundidade individual aumentada devido a densidade populacional reduzida e maior disponibilidade de alimento, superando o risco potencial de predação por P. ochraceus.

Markowitz (1980) atribuiu a existência dos gradientes de tamanho em I. funebris não apenas às vantagens evidenciadas por Paine (1969), como também a uma fuga ativa ascendente dos caramujos pequenos de caranguejos predadores que têm distribuição sobreposta a P. ochraceus. Um sistema complexo de interações resultaria no gradiente observado.

Ainda em relação ao gradiente observado em I. funebris, Boering & Phillips (1983) verificaram que os caramujos transferidos para zonas onde não ocorriam usualmente, migravam de volta para sua faixa original, restabelecendo o gradiente referido, e implicando em um movimento diferencial entre as distintas classes de tamanhos nesses

gastrópodes. A luz inibiu movimentos ascendentes ou provocou movimentos descendentes em caramujos grandes em superfícies verticais. Pequenos caramujos não foram afetados, espalhando-se mais por superfícies verticais iluminadas que os caramujos maiores. A distribuição de ambos os tamanhos foi semelhante no escuro. Além disso, caramujos maiores migraram para cima quando expostos a P. ochraceus e escaparam dessas estrelas predadoras mais rapidamente que os indivíduos menores. Portanto, embora a predação por P. ochraceus possa selecionar em favor de um gradiente de tamanho em I. funebris, este gradiente não é causado por respostas diretas dos caramujos à presença ou contato com o predador. Por outro lado, a luz pode ser um fator importante na formação e manutenção dos gradientes de tamanho existentes em Tegula.

Frank (1965), estudando a dinâmica populacional de Acmaga digitalis verificou que existe uma distribuição diferencial por classes de tamanho nesses gastrópodes, ocasionada por movimento ascendente no outono e inverno e descendente em menor escala na primavera. Desse modo os indivíduos maiores e mais velhos são encontrados no médio litoral superior. Os movimentos são adaptativos e ocasionados por ressecamento na faixa mais elevada no verão e predação e maior turbulência na zona baixa durante o inverno. A probabilidade de sobrevivência aumenta com a idade.

Branch (1975) atribui os gradientes de tamanho observados em caramujos patelídeos a vantagens para reduzir competição intraespecífica. Espécies migratórias fixam-se no médio litoral inferior e migram progressivamente para o médio litoral superior, limitadas apenas por sua tolerância a um estresse como dessecação ou temperatura elevada. Isso leva à formação de um gradiente diferencial de tamanhos, com indivíduos maiores ocorrendo mais acima na amplitude de distribuição da

espécie. A principal vantagem da migração ascendente é a dispersão da espécie por uma área maior com exploração de mais recursos alimentares. O autor não sugere que estímulos elicitarão a resposta migratória.

Oxystele variegata exibe um gradiente vertical de tamanho da concha decrescente em um sentido descendente na região intermareal (Mc Quaid 1982). A colonização inicia-se no infralitoral e os juvenis ficam restritos a essa faixa por não resistirem às condições de dessecação vigentes nas zonas superiores do costão. À medida que os caramujos crescem, sua resistência a dessecação aumenta, permitindo-lhes migração ascendente. Isto é uma resposta às elevadas taxas de predação nas regiões mais profundas por outro gastrópode, Burnupena delalandii. A predação é tão intensa que supera as vantagens proporcionadas por uma maior disponibilidade de alimentos no infralitoral.

O tamanho da concha do caramujo Littorina sitkana aumenta regularmente com a altura em relação ao nível médio de marés. Mc Cormack (1982) realizou experimentos de marcação e transferência com esses caramujos evidenciando que as taxas de sobrevivência são mais baixas no infralitoral. Em costões abrigados isso se deve a predação seletiva dos caramujos maiores pelo peixe Rhacochilus vacca. Por outro lado, em costões mais expostos, forte impacto das ondas no médio litoral inferior implica em baixas taxas de sobrevivência dos indivíduos maiores por dificuldade de abrigo para os mesmos. A escassez de indivíduos pequenos no supralitoral se deve a dois fatores: os caramujos grandes não desovam nesta faixa e os caramujos pequenos tendem a permanecer no médio litoral inferior durante o período de crescimento porque aí existe maior disponibilidade alimentar.

Costa (1962) e Duarte & Holler (1987) verificaram a existência de um gradiente de tamanho em Thais haemastoma, com caramujos pequenos habitando o médio litoral superior e caramujos maiores ocupando o médio litoral inferior. Estes autores atribuíram esse gradiente à distribuição diferencial do tamanho das presas de L. haemastoma, com as presas maiores (bivalves) correspondentemente ocupando as faixas mais submersas, e as menores (poliquetos e cirripédios) habitando as faixas superiores do costão.

Neste trabalho foi feito um estudo das distribuições horizontal e vertical das diferentes populações de L. haemastoma na região entremarés e são discutidos os fatores ecológicos que podem influenciar na distribuição da espécie como um todo.

MATERIAL E MÉTODOS

CAPÍTULO I - Estudo da Variação Morfológica da Concha

1) Coleta em locais batidos e abrigados das ondas:

Para averiguação da existência de um padrão de variação na morfologia da concha em função da localização de acordo com as condições de exposição do costão às ondas, foram coletadas amostras de populações deste gastrópode em diversas localidades ao longo do litoral dos estados do Rio de Janeiro e de São Paulo, a saber:

LOCALIDADE	DATA	CONDIÇÕES DE EXPOSIÇÃO
A) Rio de Janeiro:		
Ponta Negra-costão	05/10/86	batido
-poca de marés	05/10/86	protegido
Saquarema (Pedra Nze Uígia)	21/04/85	batido
(Barra Nova)	21/04/85	protegido
Cabo Frio (Praia do Forte)	18/04/87	protegido
B) São Paulo:		
Ubatuba (Praia do Lambert)	07/03/86	protegido
São Sebastião (Pta do Baleeiro)	21/06/86	batido
(Pta do Araçá)	21/06/86	protegido
Cananéia (Il. do Cardoso)	25/04/86	protegido
Jurúia (foz do Rio Verde)	12/04/86	batido

Os critérios para determinação das condições do batimento de ondas foram a topografia do costão e áreas circunvizinhas (inclinação das rochas, presença de "diques" naturais, altura em relação ao nível

médio das marés, posicionamento relativo à direção do trem de ondas) e a fauna e flora locais.

Os locais batidos caracterizaram-se por apresentar extensos bancos do mexilhão Perna perna, predomínio das algas verdes Ulva sp. e Chaetomorpha sp., faixa dos cirripédios Chthamalus sp. situada em nível elevado no costão e pela formação de colônias com tubos achatados do poliqueta Phragmatopoma lapidosa.

Os locais protegidos apresentaram maior quantidade de cracas (Balanus sp. e Tetracitta sp.) ao nível médio das marés, presença do bivalve Brachidontes sp. formando uma faixa abaixo de Chthamalus, cobertura espessa de algas pardas do gênero Sargassum localizada abaixo da linha d'água, presença ocasional ou abundante de ostras (Crassostrea brasiliensis), dos gastrópodes herbívoros Tegula sp. e Astraea sp. e de caranguejos ermitões (Paguridae), anêmonas (Renodossoma sp.) em grande número e colônias com tubos eretos de P. lapidosa recobrando completamente algumas rochas.

Ao longo de um transecto perpendicular à linha d'água, todos os espécimes vivos de L. haemastoma detectados visualmente ou por tato foram coletados nos vários locais até se obter um número de 30 a 50 indivíduos por amostra.

De cada indivíduo foi tomado o peso fresco (P), após secagem dos caramujos com papel absorvente para remoção do excesso de água, utilizando-se balanças manuais com garra marca Pesola, com capacidades para 10 e 50 gramas e precisões de 0,2 e 0,5 g, respectivamente.

Para avaliação das proporções das conchas foram tomadas as seguintes medidas lineares: comprimento total (CT), largura total (LT), comprimento da abertura (CA) e largura da abertura (LA), conforme aparece na Figura 1. Essas medidas foram feitas com paquímetro mar-

ca Mitutoyo com precisão de 0,02 mm.

Feitas as medidas referidas acima, procedia-se ao retorno dos caramujos ao seu local de origem.

Em algumas amostras foi feito o relaxamento dos caramujos em solução contendo aproximadamente 10 gramas (1 colher de sopa) de Cloreto de Magnésio ($MgCl_2$), diluídos em 1 litro de água do mar mais 1 litro de água de torneira, durante 24 a 48 horas, e fervura para remoção completa das partes moles com auxílio de pinça de pontas curvas. Após secagem total das conchas, tomava-se o peso das mesmas (PC). Nas partes moles procedeu-se então ao exame da genitália externa dos caramujos para estabelecimento da razão sexual nas populações amostradas.

As dimensões lineares comprimento da abertura da concha (CA) e largura da abertura da concha (LA) foram combinadas para gerar a variável (A) área de abertura da concha.

Esta área é calculada pela fórmula:

$$A = \frac{(CA + LA)^2 \cdot \pi}{16}$$

que é o valor da área do círculo cujo diâmetro corresponde à média aritmética entre os valores de CA e LA, tomando-se por base que a forma da abertura é oval e sua área correspondente à do referido círculo (Atkinson & Newbury 1984).

Os pesos e as medidas lineares ou suas transformações foram analisados por regressão linear, utilizando-se o programa estatístico para microcomputadores MICROSTAT (Ecosoft Inc.). A comparação dos coeficientes de regressão linear das retas obtidas foi feita através de teste "t" de Student ou análise de covariância (Zar 1984 - capítulo 18).

2) Gradiente de profundidade:

A fim de verificar a distribuição de L. haemastoma ao longo da faixa entremarés e determinar a morfologia de caramujos habitando regiões permanentemente submersas do infralitoral, foram feitas coletas de indivíduos provenientes de populações situadas em dois níveis distintos em relação à linha média de marés.

Os locais de coleta dos caramujos situam-se em Saquarema, RJ. O primeiro é um costão rochoso de mar aberto, pertencente ao promontório da Igreja Matriz. Os caramujos foram coletados em meio a um banco de mexilhões situado entre 1 e 2 metros de profundidade em relação ao nível médio das marés, por meio de coleta feita em sucessivos mergulhos livres utilizando-se nadadeiras e máscara de mergulho.

O segundo local de coleta é a laje de Itaúna, um conjunto de rochas submersas a mais de 3 metros de profundidade. Nesse local os caramujos foram coletados em duas sessões de mergulho com "Aqualung" devido à necessidade de permanência prolongada no fundo para retirada das amostras.

De cada local foram retirados cerca de 50 indivíduos, por coleta manual, após detecção visual ou tátil dos caramujos.

Em seguida procedeu-se às medidas lineares da concha e à análise estatística segundo os métodos descritos anteriormente.

CAPÍTULO 2 - EXPERIMENTOS PARA AVALIAÇÃO DOS FATORES DETERMINANTES E PROCESSOS ENVOLVIDOS NA VARIABILIDADE DA CONCHA DE Thais haemastoma.

1) Marcação e Transferência:

Experimentos de marcação e transferência de caramujos provenientes de local batido para local protegido e vice versa foram conduzidos na praia de Barra Nova, em Saquarema, RJ, com a finalidade de determinar se as diferentes morfologias da concha refletem adaptações às condições ambientais a que as populações estão sujeitas.

O município de Saquarema situa-se a 72 km a leste da cidade do Rio de Janeiro, na latitude de -22:55 e longitude de 42:31 GMS (Figura 2). Apresenta diversas praias e costões rochosos de mar aberto e uma laguna salina com comunicação sazonal com o mar.

A praia de Barra Nova é formada por uma pequena faixa de areia de cerca de 50 metros de extensão, ladeada por dois costões rochosos - o maciço da Igreja Matriz de Saquarema, situado à esquerda, que apresenta grutas e reentrâncias protegidas do impacto direto das ondas (Figura 3) e a Pedra Mãe D'Água que compõe um conjunto de rochas lavado fortemente pelas ondas em sua extremidade direita (Figura 4).

A cada experimento de transferência, foram coletados 100 indivíduos pertencentes a uma população de costão batido e 100 indivíduos pertencentes a uma população de uma área abrigada. Após secagem dos caramujos à sombra, procedia-se à marcação das conchas. Para isso foram utilizadas miçangas de cores diferentes para os locais batido e protegido. As miçangas eram coladas externamente na porção superior da volta do corpo das conchas, com utilização de cola Superbonder (Figura 5). Antes de se iniciarem os experimentos aguardava-se 1 hora para se-

cagem completa da cola.

Os caramujos marcados eram transportados em água do mar até os locais selecionados e recolocados do seguinte modo:

Costão batido - 50 indivíduos provenientes do local (controle) e 50 indivíduos provenientes da área abrigada.

Área protegida - 50 caramujos do local (controle) e 50 caramujos originários do costão batido.

Foram realizados 3 experimentos de marcação e transferência, sequencialmente, tomando-se o cuidado de se utilizar a cada evento diferentes combinações de cores de miçangas para saber ao certo o período de permanência dos caramujos nos locais escolhidos.

Os períodos de recaptura variaram de 15 dias a 1 mês. Após a contagem dos caramujos marcados reencontrados em cada local, as miçangas eram removidas e os animais recolocados em seus sítios de origem.

Para avaliar o grau de diferença entre os números de caramujos recapturados em cada local foi utilizado o teste de independência do quiquadrado (Zar 1984 - capítulo 5).

2) Capacidade de aderência ao substrato:

Para testar a capacidade de aderência ao substrato por caramujos provenientes de diferentes populações de Thais haemastoma, foi realizado um experimento utilizando a força da corrente de água do mar na entrada da Lagoa de Saquarema, RJ.

Os procedimentos empregados foram baseados em trabalho realizado por Kitching et al. (1966), com Nucella lapillus no estreito de Lough Ine.

Para se obter boas condições de aderência dos caramujos ao substrato foi feito um teste-piloto com os seguintes materiais: lajota fosca 20 x 20 cm, placa de vidro liso e placa de vidro crespo tipo "lixa". Dentre estes, o vidro crespo propiciou a melhor aderência e facilidade de manuseio.

Foram coletados 30 indivíduos de Thais haemastoma de uma gruta protegida e 30 indivíduos do costão batido, na praia de Barra Nova, Saquarema, RJ. Os caramujos foram em seguida transportados em baldes com água do mar, separadamente, para a entrada da Lagoa de Saquarema. Os testes foram feitos durante o período de preamar, em dias de marés de quadratura, com a água entrando fortemente do mar para a lagoa.

Inicialmente cada grupo de caramujos foi colocado sobre uma placa quadrada (20 x 20 cm) de vidro fosco tipo "lixa" disposta em uma bandeja contendo água do mar, por um período de 15 minutos. As duas placas foram então erguidas para a posição vertical e os indivíduos que não se prenderam às placas retornados às bandejas.

Quando inseridas na corrente da lagoa as placas com os caramujos aderidos foram mantidas em posição paralela à linha d'água, a uma profundidade de cerca de 50 cm, permitindo fluxo da corrente nas duas superfícies das mesmas. Os períodos de permanência das placas na corrente foram de 5 minutos, após os quais eram retiradas e o número de caramujos remanescentes nas mesmas era registrado.

As imersões das placas prosseguiram até que 20 indivíduos de cada localidade tivessem sido testados quanto à sua capacidade de permanecer aderidos ao substrato sob ação de uma corrente forte.

Foi feito um teste de qui-quadrado para detectar se houve diferença significativa no número de caramujos persistentes entre os locais batido e protegido.

A velocidade da corrente de água do mar na entrada da lagoa foi avaliada grosseiramente verificando-se o tempo de deslocamento de uma bola de tênis por uma distância fixa de 10 metros no local de experimentação. No ponto inicial a bola era solta na correnteza e registrava-se o tempo necessário para a mesma alcançar o ponto final.

3) Manutenção em aquários:

Visando verificar se as diferenças nas proporções das conchas de caramujos de locais batidos e protegidos permanecem ou não ao longo do tempo conforme o regime ambiental ao qual os animais estão expostos, indivíduos provenientes de ambientes batidos e abrigados foram mantidos em aquários por um período de 6 meses.

Os aquários possuíam faces retangulares, totalmente de vidro, com fundo recoberto por camada de 5 cm de espessura de seixos lavados de rio, conchas moídas e pequenos blocos de pedra provenientes dos costões estudados. Três deles possuíam capacidade para 20 litros e um para 60 litros de água do mar. Para oxigenação e limpeza da água utilizou-se o sistema de filtro biológico acoplado a bomba compressora de ar (modelo alfa II Vigor com saídas de ar reguláveis).

A água do mar era renovada em 50% semanalmente em todos os aquários.

Como alimento foram oferecidos pequenos blocos de mexilhões Perna perna de cerca de 100 cm^2 , retirados semanalmente de bancos circunvizinhos ao local de trabalho. Em meio aos mexilhões foi comum virem gastrópodes patelídeos que também eram consumidos por L. haemastoma.

Caramujos de tamanho pequeno a médio (1 a 3 cm de comprimento total da concha) foram coletados de locais batidos e protegidos, na praia de Barra Nova, em Saquarema, medidos e colocados nos aquários segundo o esquema:

Aquário 1 - 20 l - 42 caramujos de local protegido,

Aquário 2 - 20 l - 42 caramujos de local batido,

Aquário 3 - 20 l - 30 caramujos de local protegido e 30 caramujos de local batido marcados com miçangas de cores diferentes para cada procedência,

Aquário 4 - 60 l - 60 indivíduos de local batido e 60 indivíduos de local protegido marcados com miçangas de cores distintas entre si.

Mensalmente, os caramujos eram retirados dos aquários e tomados o peso fresco total e as medidas lineares das conchas segundo o método utilizado para o estudo da variação morfológica da concha já descrito.

4) Avaliação do grau de impacto das ondas:

Foi feita uma avaliação do grau de impacto por ondas em três ambientes distintos em Saquarema, RJ, utilizando-se o método de Muus (1968), modificado para adequar-se às condições locais.

Para obter blocos de gesso aproximadamente esféricos, inteiros e de tamanho relativamente uniforme, foram utilizadas lâmpadas como moldes para endurecimento da massa.

De lâmpadas queimadas extraiu-se o filamento e seu invólucro central. O bulbo foi então totalmente preenchido com gesso para construção, misturado na proporção de 7 partes de gesso para 3 partes de água. Os moldes permaneceram secando cerca de 20 dias após os quais os bulbos de vidro foram quebrados. As esferas de gesso foram então colocadas em água do mar para embebedimento, numeradas e pesadas.

Dois locais escolhidos para colocação das esferas de gesso foram os mesmos utilizados nos experimentos de transferência de caramujos. Esses ambientes foram definidos a priori, por investigação da fauna, flora e topografia locais, como gruta protegida e costão batido. O terceiro local de colocação foi um banco de mexilhões submerso a cerca de 3 metros de profundidade em relação ao nível médio das marés, na praia de Itaúna, costão rochoso da Igreja Matrix de Saquarema, RJ, em condições de mar aberto. Deste local foram retiradas amostras de populações de Thais haemastoma para verificação da morfologia das conchas habitando o infralitoral.

Em cada ambiente foram colocadas 3 esferas de gesso amarradas sequencialmente, envolvidas individualmente por uma faixa de rede de pesca (Figura 6). A rede de linha de seda, com trama bem aberta, teve então suas extremidades atadas a reentrâncias no substrato e/ou nos bancos de mexilhões dos locais testados.

O equipamento foi deixado no mar por um período de 8 horas, em condições de ventos amenos, durante marés de quadratura.

As esferas retiradas do mar foram pesadas novamente, sendo calculada então a perda de peso, pela diferença entre os pesos inicial e final de cada uma delas, expressa em porcentagem. Pela avaliação das perdas relativas de peso em cada ambiente foi possível estabelecer comparativamente o grau de impacto das ondas nos 3 locais testados.

As diferenças de perda de peso obtidas foram testadas através do teste estatístico não-paramétrico de Mann-Whitney (Zar 1984 - capítulo 9).

5) Relação da área de abertura da concha com a área do cefalopé do caramujo:

Os caramujos permanecem aderidos ao substrato através do cefalopé atuando como uma ventosa na sua fixação. Era necessário, portanto, verificar se havia correspondência entre as proporções da área de abertura das conchas e da área do cefalopé em *L. haemastoma*.

As medidas do comprimento e largura da massa cefalopediosa foram tomadas com paquímetro, de caramujos aderidos em repouso às paredes de um aquário, a partir de desenhos com pincel hidrocor dos contornos do cefalopé, visualizado através da transparência do vidro.

Para o cálculo da área do cefalopé (Apé) foi empregada uma fórmula equivalente à da área de abertura da concha:

$$Apé = \frac{(Cpé + Lpé)^2 \cdot \pi}{16}$$

onde, Cpé = comprimento do cefalopé

Lpé = largura do cefalopé.

O tratamento estatístico dos dados foi o mesmo utilizado na definição dos padrões de variação morfológica da concha.

6) Estimativas de densidade:

Durante as coletas para determinação dos padrões de variação da concha foi verificado, por observação e esforço de coleta, que os locais mais batidos pareciam ser mais favoráveis à ocupação por L. haemastoma, considerando-se um mesmo nível de altura em relação à linha d'água. Nos locais batidos esses caramujos foram encontrados em grande número, enquanto em locais mais abrigados sua distribuição pareceu ser bem mais esparsa.

Para fazer uma avaliação da densidade e distribuição horizontal de L. haemastoma em locais batidos e protegidos foi utilizado um quadrado de arame de 10 X 10 cm (100 cm²), lançado aleatoriamente 10 vezes em local batido e 10 vezes em local protegido das ondas, no costão rochoso da Igreja Matriz, Saquarema, RJ.

A cada lançamento anotava-se o número de caramujos encontrados dentro dos limites do quadrado e a porcentagem de cobertura dos diferentes organismos componentes do substrato.

7) Experimentos de predação por siris em aquário:

Trinta caramujos provenientes do costão rochoso de Saquarema, RJ, foram colocados em um aquário de 20 litros montado conforme a metodologia de manutenção em aquário já descrita.

Cinco siris do gênero Callinectes (PORTUNIDAE), com diâmetros laterais variando de 8 a 12 cm, sendo 3 machos e 2 fêmeas, foram capturados com puçá contendo pedaços de peixe como isca, em uma reentrância abrigada no maciço da Igreja de Saquarema, em diferentes ocasiões.

Os siris foram colocados sucessivamente no aquário em presença dos indivíduos de L. haemastoma e de bivalves P. perna, os quais constituíam alimento para os caramujos, por períodos que variaram de 10 a 30 dias. Diariamente o aquário era inspecionado para remoção de conchas de caramujos e mexilhões vazias ou quebradas.

RESULTADOS

CAPÍTULO 1 - Variação Morfológica da Concha em Thais haemastoma

1) Padrão de variação morfológica da concha em ambientes batidos e abrigados:

Todas as medidas lineares das conchas apresentaram distribuição normal nas localidades estudadas. As médias dos valores encontrados para cada medida linear, assim como as médias dos pesos frescos totais encontram-se na Tabela 1.

A partir dos dados contidos na referida Tabela observa-se uma tendência das populações de caramujos de locais protegidos apresentarem maior tamanho e maior peso que as populações de locais batidos. Por outro lado, os valores de comprimento e largura da abertura tendem a ser relativamente maiores para as populações de locais mais sujeitos ao impacto das ondas do que para as populações de locais abrigados.

Nas Figuras de número 7 a 12 estão representadas as relações entre a área de abertura da concha (A) e o quadrado do comprimento total da concha (CT²). Para os diversos ambientes estudados a relação entre as duas variáveis é linear, com elevados valores para o coeficiente de correlação linear (r).

As constantes das retas de regressão e os coeficientes de determinação encontram-se na Tabela 2, onde há um arranjo decrescente das inclinações das retas (b). Nos locais mais sujeitos ao impacto de ondas, com exceção da Juréia, os valores de inclinação da reta foram mais elevados, indicando que as populações de locais batidos possuem uma área de abertura mais ampla. Menores valores de inclinação da reta

foram obtidos para populações de *L. haemastoma* de locais abrigados, destacando-se que a localidade considerada como a mais protegida (Cananéia) foi a que apresentou a menor inclinação para a relação $A \times CT2$, possuindo, assim, a menor abertura relativa da concha.

Os valores de "t" obtidos da comparação dos coeficientes de regressão linear (b) entre localidades próximas: Saquarema (batido e protegido), Ponta Negra (batido e protegido), Ponta do Baleeiro (batido) e Ponta do Araçá (protegido) foram, respectivamente, 6,80 (**), 1,54 e 2,22 (*), onde (**) indica $P < 0,01$ e (*) indica $P < 0,05$. O valor de "t" encontrado para os costões batido e protegido de Ponta Negra ($t = 1,54$) não é significativo. Observa-se, portanto, que podem existir diferenças evidentes entre populações de caramujos de locais batidos e protegidos, mesmo que estas populações se encontrem separadas por distâncias relativamente curtas.

As Tabelas 3 e 4 resumem os dados das análises de covariância realizadas entre os coeficientes de regressão de locais batidos e protegidos, respectivamente. Foram considerados para análise os locais para os quais havia uma avaliação relativa das condições de exposição às ondas utilizando-se moldes de gesso. Entre os locais protegidos também foram incluídos Cananéia e Ubatuba, que são particularmente abrigados por sua localização dentro de baías.

Os baixos valores de "F" nas análises de covariância indicam não haver diferenças significativas entre as inclinações obtidas para os locais batidos considerados e tampouco entre os locais protegidos.

A comparação, através de teste "t", dos resultados da análise de regressão considerando-se em conjunto as populações de locais batidos ($b_c = 0,26$) e as de locais protegidos ($b_c = 0,18$) indicou haver uma diferença altamente significativa ($t = 7,90$; $P < 0,001$) entre as po-

populações dos dois tipos de ambiente quanto às características examinadas. A Figura 13 evidencia essa diferença, indicando que caramujos provenientes de ambientes mais expostos às ondas possuem uma área de abertura da concha maior, em relação ao comprimento total, do que caramujos de populações abrigadas do impacto direto das ondas.

Na Figura 14 observa-se que conchas provenientes de ambientes mais batidos, além de possuírem aberturas mais amplas, são mais arredondadas que as conchas de ambientes abrigados, as quais apresentam aberturas mais estreitas e aspecto geral mais fusiforme, com ápices pontiagudos. Em Cananéia, o local mais abrigado, essas características são mais acentuadas, bem como as conchas mais espessas.

A relação entre a largura (LT) e o comprimento (CT) das conchas também é linear, com valores elevados para os coeficientes de correlação linear (r) como se observa nas Figuras 15 a 20. A Tabela 5 apresenta as constantes das retas de regressão e os valores dos coeficientes de determinação (r^2) considerando-se cada localidade.

Confirmando as observações quanto às características conquioliológicas, a análise de regressão entre largura e comprimento das conchas indica que nos locais com maior batimento de ondas, à exceção da Ponta do Baleeiro, os caramujos possuem conchas com um formato mais esférico ou globoso, enquanto que os de locais abrigados possuem conchas mais alongadas ou estreitas. Cabe notar que no sítio batido de Saquarema, sujeito ao maior impacto de ondas dentre todos os locais amostrados, foi obtido o maior coeficiente de regressão linear para a relação CT X LT, enquanto em Cananéia, o local mais abrigado, o menor.

A análise comparativa dos coeficientes de regressão em relação a essas variáveis em populações que ocupam ambiente batidos e abrigados de Saquarema, Ponta Negra e São Sebastião forneceu valores

de "t" 4,07, 0,33 e 0,43, respectivamente. Apenas em de Saquarema houve diferença significativa ao nível de $P(0,01)$ ($t_{0,01,56} = 2,003$), considerando-se ambientes muito próximos entre si.

Na Figura 21 e Tabela 6 são apresentados os dados referentes à relação entre o peso da concha e o peso fresco total para algumas das populações estudadas. A diferença entre os sítios batidos e protegidos é significativa ao nível de 5% para Ponta Negra ($t = 2,16$) e não significativa para Saquarema ($t = 1,40$).

Pelos dados apresentados conclui-se que o peso da concha representa uma maior parcela do peso total em populações de caramujos de locais protegidos. Portanto, as conchas de locais abrigados seriam, de modo geral, mais espessas que as conchas de locais batidos. Isto pode ser notado ao se comparar as estimativas dos pesos das conchas e pesos corporais para pesos totais padronizados de 3 e 6 g, obtidas a partir das retas de regressão. Inversamente, caramujos de habitats batidos têm mais massa corporal e concha mais leve que os caramujos de locais abrigados.

Uma avaliação mais detalhada das relações entre as diversas medidas lineares da concha dos ambientes batido e protegido de Saquarema (Tabela 7) indica que a diferença entre os coeficientes de regressão linear foi significativa para todas as relações. As conchas de caramujos provenientes do local batido são mais largas e têm comprimento e largura da abertura relativamente maiores que as conchas de caramujos do ambiente abrigado. As Figuras 22 e 23 ilustram as distintas formas mencionadas.

Em todas as amostras onde foi feita a extração das partes moles dos caramujos, o exame da genitália externa revelou que a razão sexual não se desvia estatisticamente de 1:1 para as populações de L.

haemastoma estudadas. Também não ocorre dimorfismo sexual quanto a caracteres da concha.

2) Gradiente de Profundidade:

As médias dos valores encontrados para cada medida linear da concha nas duas profundidades estudadas estão resumidos na Tabela 8. Os valores de "t" são altamente significativos para todas as comparações entre as médias.

Pelos resultados apresentados observa-se que o tamanho médio dos caramujos aumenta com a profundidade em relação ao nível médio das marés. Esta relação pode também ser verificada quando comparados estes valores com os apresentados para as amostras de superfície (Tabela 1).

As medidas lineares da concha de L. haemastoma em relação ao gradiente de profundidade em Saquarema encontram-se resumidas na Tabela 9. Há uma tendência à redução da área de abertura e ao alongamento da concha, com o aumento da profundidade em relação ao nível médio de marés. Há diferença significativa entre os coeficientes de regressão linear para todas as relações comparando-se as duas profundidades estudadas. De fato, os valores obtidos para as amostras a 3-4 m de profundidade são semelhantes aos obtidos para as amostras de caramujos provenientes da gruta abrigada (Tabela 7).

A área de abertura e a largura relativa da concha diminuem com a profundidade, como se pode observar nas Figuras 24 e 25, onde são apresentados os pontos e as retas de regressão para as relações $A \times CT^2$ e $LT \times CT$ ao longo do gradiente estudado.

CAPÍTULO 2 - Experimentos com Populações de Ihais haemastoma

1) Transferências:

Os resultados dos experimentos de transferência realizados no costão batido em Saquarema são apresentados na Tabela 10. O número de caramujos recuperados provenientes do próprio costão batido (controle) foi significativamente superior ao número de caramujos recuperados originários da gruta protegida. Considerando-se a totalidade de caramujos marcados e colocados no local de experimentação (300), a taxa de recuperação foi de 23,3%. Para os caramujos-controle a taxa de recaptura foi de 34,0%, enquanto para os caramujos transferidos do local protegido, de 12,7%.

Na Tabela 11 encontram-se os dados relativos aos experimentos de transferência realizados na gruta protegida. Considerando-se isoladamente os três testes, nenhum apresentou um valor de recaptura para os caramujos-controle significativamente superior ao número de caramujos transferidos do local batido. Entretanto, os números acumulados dos três experimentos indicam uma taxa de recuperação maior para os caramujos do próprio local. A taxa de recaptura total foi de 11,0%, enquanto as taxas de recuperação dos caramujos provenientes do local batido e da gruta protegida foram, respectivamente, de 6,7% e 15,3%.

Para os dois locais, portanto, os caramujos do próprio sítio apresentaram uma melhor adaptação ao regime ambiental a que foram sujeitos que os caramujos provenientes de um outro local com condições hidrodinâmicas diferentes.

2) Capacidade Diferencial de Aderência ao Substrato:

Os resultados dos experimentos sobre resistência à corrente na lagoa de Saquarema encontram-se na Tabela 12.

Nos dois ensaios realizados o número de caramujos que permaneceram aderidos às placas após um período de 5 minutos sob a corrente foi significativamente maior para a população do costão batido do que para a população oriunda da gruta protegida. Isso indica, portanto, que caramujos provenientes de ambiente mais batido possuem maior capacidade de permanecer aderidos quando sujeitos a forças para deslocá-los, que caramujos vivendo sob condições de impacto mais amenas.

3) Manutenção em Aquários:

As médias dos valores de comprimento e largura totais e do peso fresco total para os caramujos mantidos em aquário encontram-se na Tabela 13. Observa-se que, no momento de coleta das amostras, os comprimentos médios dos caramujos provenientes dos locais batido e protegido foram iguais, enquanto o peso médio foi menor, e a largura média um pouco maior para os caramujos do local batido, conforme o padrão esperado. Entretanto, a partir do primeiro mês de manutenção, os caramujos originários do costão batido apresentaram crescimento mais rápido e maior ganho de peso que os caramujos provenientes da gruta protegida.

A Figura 26 ilustra a variação em comprimento ao longo do tempo de manutenção em aquário dos caramujos provenientes dos dois ambientes, indicando que os indivíduos procedentes do local batido cresceram mais rapidamente que os indivíduos originários do local abrigado

das ondas.

As distribuições de frequência por classes de tamanho para os caramujos dos ambientes batido e protegido mantidos em aquário por 6 meses encontram-se representadas na Figura 27. Os caramujos provenientes da gruta abrigada apresentaram distribuições de tamanho mais uniformes que os caramujos do costão batido.

Os valores das constantes de regressão para a relação área de abertura (A) X comprimento total ao quadrado (CT²) encontram-se na Tabela 14.

Pelos valores de "t" apresentados na Tabela verifica-se que os dois grupos de caramujos deixaram gradativamente de apresentar diferenças significativas para a relação entre a abertura e o comprimento da concha. Isto indica que, sob condições de crescimento idênticas, as duas amostras originárias de ambientes distintos quanto ao hidrodinamismo convergiram para uma mesma morfologia de concha.

Para os dois grupos houve uma tendência de redução na área de abertura relativa, evidenciada pelos valores decrescentes das inclinações (b) ao longo do tempo de manutenção em aquário. As análises de covariância para as inclinações das retas obtidas para as populações dos ambientes protegido e batido resultaram em valores de "F" de 3,51 e 3,62, respectivamente. Em ambos os casos houve uma redução significativa dos valores das inclinações (b) com o tempo de manutenção em aquário ($F_{0,05;1} = 2,63$).

4) Avaliação do Grau de Impacto das Ondas:

A Tabela 15 contém os resultados referentes aos experimentos de avaliação do impacto relativo das ondas no costão batido, na gruta protegida e no fundo, em Saquarema. Durante o tempo de imersão as esferas de gesso estiveram expostas a uma preamar de 1,3 m e uma baixamar de 0,3 m, em condições de mar relativamente amenas.

Pelos resultados apresentados na Tabela percebe-se que a perda de peso foi bem maior no costão batido quando comparado à gruta abrigada e ao fundo. Os valores obtidos para as estatísticas "U" e "U'" de Mann-Whitney foram, respectivamente, -15 e 24, ao se comparar o ambiente batido e o abrigado, bem como o ambiente abrigado e o fundo. Como o valor tabelado de $U_{0,05;1,11}$ é igual a 9, as diferenças entre os locais testados são altamente significativas. A proporção de perda de peso entre os dois primeiros ambientes é de 3:1 (figura 28) e entre o ambiente protegido e o fundo é de 2,5:1.

5) Diferenças nas proporções da área do cefalopé para caramujos de ambientes batidos e abrigados das ondas:

Para os caramujos de Saquarema, Ponta Negra e São Sebastião foram feitas medidas da área do cefalopé de indivíduos provenientes de locais batidos e protegidos. Os valores das constantes de regressão obtidos para a relação entre a área do cefalopé (Apé) e o quadrado do comprimento total da concha (CT2) encontram-se na Tabela 16.

A área do cefalopé é uma medida bem mais variável que a área de abertura da concha, como se nota pelos valores inferiores dos coeficientes de determinação da Tabela 16 quando comparados com os valo-

res encontrados na Tabela 2. Entretanto, a área do cefalopé variou segundo o padrão da área de abertura da concha em caramujos procedentes de regimes ambientais diferentes. Os caramujos dos locais batidos apresentaram áreas do cefalopé relativamente maiores que os caramujos de locais abrigados.

As Figuras 29 a 31 apresentam os resultados das análises de regressão entre a área do cefalopé e o comprimento total do caramujo para populações de ambientes batidos e abrigados nos três locais mencionados. A área do cefalopé é mais ampla em indivíduos provenientes de populações sujeitas a maior impacto de ondas.

6) Densidade de populações de Thais haemastoma em ambientes batidos e abrigados:

Os dados referentes às densidades de Thais haemastoma nos dois ambientes encontram-se na Tabela 17. Para o local abrigado a densidade dos caramujos variou de 0 a 400 indivíduos/m², com um valor médio de 240 indivíduos/m² e desvio padrão de 126,5 indivíduos/m². No ambiente batido as densidades dos caramujos variaram de 400 a 1400 indivíduos/m², com um valor médio de 720 indivíduos/m² e desvio padrão de 289 indivíduos/m². A razão entre o número de caramujos do local batido em relação ao local abrigado é, portanto, de 3:1.

A Tabela 18 resume os dados de cobertura do substrato nos dois locais estudados. O poliqueta Phragmatopoma lapidosa e a alga Sargassum sp. foram os organismos dominantes no ambiente abrigado. Por outro lado, no costão batido houve predomínio expressivo do bivalve Perna perna. Portanto, no local batido há uma cobertura mais uniforme de substrato alimentar para T. haemastoma, enquanto no sítio protegido

há uma cobertura vegetal mais extensa e os recursos alimentares estão mais esparsamente distribuídos;

7) Predação por Callinectes sp. em aquário:

Durante os ensaios de predação em aquário, os siris atacaram prontamente os mexilhões aí colocados e somente após consumo completo dos mesmos ocorreu predação sobre L. haemastoma. Mesmo assim, dos 12 caramujos predados, apenas 5 tiveram a região da concha próxima à abertura quebrada pelas quelas dos siris. Nos outros 7 indivíduos consumidos, houve apenas extração das partes moles pela abertura das conchas, sem quebra das mesmas (Tabela 19).

DISCUSSÃO

Neste trabalho ficou estabelecida a existência de um padrão de variação na morfologia da concha em Thais haemastoma o qual conduz a indagações acerca das forças seletivas que lhe deram origem. O fato das conchas de caramujos provenientes de habitats mais expostos à ação das ondas serem geralmente menores, mais arredondadas, com paredes mais finas e com abertura mais ampla que as conchas de caramujos de ambientes abrigados pode ser atribuído a diversos fatores.

A disponibilidade diferencial de alimento em locais batidos e protegidos tem sido considerada como um dos principais determinantes das variações na forma da concha em gastrópodes taidídeos (Moore 1936, Spight 1973, Palmer 1983). Em ambientes mais batidos a farta disponibilidade de mexilhões como presas potenciais permitiria um crescimento mais rápido dos caramujos, o que acarretaria menor espessura e maior amplitude de abertura das conchas. Já em locais abrigados, baixas taxas de crescimento levariam a um maior espessamento das paredes e a um estreitamento da abertura da concha devido ao alongamento durante o processo de desenvolvimento.

De fato, analisando-se as densidades de T. haemastoma em ambientes batido e protegido verifica-se que a disponibilidade de alimento, avaliada a partir da % de cobertura, é mais abundante porém menos variada nos locais batidos quando comparados aos ambientes abrigados. Em determinados pontos mais expostos às ondas, mexilhões Perna perna constituíam um recurso praticamente exclusivo para os caramujos. Nos ambientes abrigados, por outro lado, além desses mexilhões serem mais escassos, outros bivalves como Brachidontes sp. e Crassostrea sp.

, gastrópodes herbívoros e cirripédios também ocorrem, assim como vastas colônias de poliquetas. Entretanto, embora a variedade seja maior, esses recursos são menos abundantes devido à extensa cobertura vegetal que ocupa boa parte do costão, competindo por espaço com as presas potenciais de L. haemastoma. Essa variação na abundância de recursos se reflete nas populações de L. haemastoma que, em ambientes abrigados ocorrem em densidades bem inferiores às densidades sustentáveis em costões mais batidos. Sendo assim, as distintas formas de L. haemastoma poderiam ser subprodutos das limitações diferenciais ao crescimento a que as populações de ambientes protegidos e batidos estariam expostas.

Costa (1962), Jacobi (1984) e Marini (1988) verificaram que L. haemastoma bem como sua principal presa, E. perna, são menos abundantes em ambientes mais protegidos. Os mexilhões encontram condições mais favoráveis para crescimento em costões mais batidos pelo fato da constante renovação da água propiciar um aporte contínuo de recursos alimentares para esses filtradores. As diferentes densidades encontradas para L. haemastoma em ambientes batido e protegido seriam, portanto, um reflexo de variações nas densidades de suas presas. Os elevados valores dos desvios-padrão encontrados para as densidades são típicos de populações com distribuição espacial agregada (Guisado & Castilla 1983).

Para Bucella lapillus, Kitching (1985) observou que os caracujos são pouco abundantes quando os mexilhões são escassos e que, em ambientes abrigados, isto é uma decorrência não só da menor agitação das águas como também da predação por caranguejos e estrelas-do-mar sobre os bivalves e sobre a própria B. lapillus.

Kitching et al. (1966, 1974, 1976, 1977, 1985) e Crothers (1983 a e b, 1984) ressaltaram a importância do impacto das ondas em costas expostas como pressão seletiva determinante da forma da concha em caramujos taidídeos. A forma arredondada, lisa e pouco espessa da concha, típica de ambientes batidos seria mais estável frente ao impacto das ondas que a forma alongada, esculpida e de paredes grossas, característica de locais mais protegidos. Do mesmo modo, uma abertura ampla corresponderia a uma massa cefalopédica mais alongada e com maior capacidade de adesão ao substrato.

Deve-se salientar, entretanto, que apesar de existir um padrão de variação na morfologia da concha de L. haemastoma em função do batimento de ondas, ocorre uma gradação de formas conforme o grau de impacto em cada ambiente. Observando-se, por exemplo, as características das conchas de localidades próximas entre si, verifica-se que a magnitude das diferenças entre ambientes batidos e protegidos de uma mesma localidade é variável. Isto ocorre porque a força de impacto das ondas varia segundo um gradiente contínuo de costa para costa, não sendo um fenômeno do tipo tudo ou nada, conforme também assinalado por Marini (1988). Em Mucella lapillus, a existência de uma gradação progressiva de formas de conchas, de arredondadas em ambientes muito expostos, a alongadas em habitats verdadeiramente abrigados levou Crothers (1983 a) a argumentar que, embora esse padrão possa ser atribuído aos efeitos seletivos diferenciais de ação das ondas e predação por caranguejos, estes fatores não constituem as únicas forças envolvidas, e seria portanto um excesso de simplificação considerá-los como os fatores determinantes exclusivos da forma da concha de M. lapillus.

Nas populações de L. haemastoma estudadas os caramujos com conchas de abertura ampla provenientes dos ambientes batidos possuem, concomitantemente, áreas do cefalopé maiores que os caramujos oriundos de habitats abrigados das ondas.

Variações intraespecíficas na área da massa cefalopediosa em função de gradientes de exposição às ondas foram registradas para outras espécies de gastrópodes. H. lapillus de costas expostas na Grã-Bretanha também possuem um pé mais amplo que os indivíduos de ambientes mais abrigados e são menos vulneráveis ao desalojamento por ondas e/ou correntes (Kitching et al. 1966). Etter (1988) demonstrou que a tenacidade, definida como a força necessária para desalojar caramujos aderidos, por unidade de área da massa cefalopediosa, é similar entre populações de gastrópodes de ambientes batidos e protegidos, mas que os indivíduos de ambientes mais expostos são capazes de resistir melhor ao desalojamento por possuírem uma maior área cefalopodal. Também para Litorina arcana, Grahame & Mill (1986) encontraram a mesma correspondência entre áreas do pé expandidas e ambientes sujeitos a forte impacto por ondas. Além disso, uma maior variabilidade quanto ao tamanho do pé, observada em caramujos de ambientes abrigados, permitiu-lhes supor que uma menor variação nas dimensões do pé, para um dado comprimento de concha, em populações mais expostas às ondas poderia indicar restrições físicas mais severas experimentadas pelos caramujos que aí vivem. O tamanho do pé seria muito menos crítico para a sobrevivência (e, portanto, mais variável) em populações de ambientes abrigados. Da mesma maneira, em L. haemastoma verifica-se que os coeficientes de determinação da relação $Apé \times CT2$ são inferiores para as populações de ambientes protegidos, denotando que a massa cefalopediosa é mais variável em caramujos de ambientes mais abrigados também.

nessa espécie, provavelmente em decorrência das razões mencionadas.

Devido à correspondência entre as relações da área do cefalopé e da área de abertura da concha com o comprimento total dos caramujos, parece plausível utilizar a segunda relação (mais constante e de fácil aferição) como reflexo da primeira.

Os experimentos de transferência de caramujos entre os pontos batidos e abrigados demonstraram que a forma da concha possui valor adaptativo para a sobrevivência dos caramujos, principalmente nos ambientes mais expostos às ondas. A ação das ondas exerce portanto um papel seletivo efetivamente importante na determinação da forma da concha em L. haemastoma. O mesmo foi observado por Struhsaker (1968) e Mc Cormack (1982) em Littorina picta e L. sitkana, respectivamente.

Além disso, a capacidade diferencial de aderência ao substrato, dos caramujos dos ambientes batido e protegido, sugere que os caramujos sujeitos a forte impacto das ondas possuem adaptações que lhes permitem resistir melhor ao desalojamento do que os indivíduos provenientes de um ambiente mais abrigado das ondas. De fato, os caramujos da gruta protegida desprenderam-se da placa de vidro com muito mais rapidez, o que pode indicar uma resposta mais imediata de retração na concha que a dos indivíduos do costão batido. Este comportamento poderia ser vantajoso em presença de predadores.

Em L. haemastoma os caramujos de ambientes batidos apresentaram conchas mais leves e massa corporal mais desenvolvida que os caramujos de ambientes protegidos. Brandwood (1985) observou o mesmo em Littorina rudis, verificando que uma estrutura mais fina da concha pode permitir melhor resistência a grandes deformações causadas por impacto de ondas, sem que haja quebra da mesma. Sugere, então, que conchas de ambientes mais expostos às ondas são adaptadas para aguentar

maiores cargas de impacto.

Inversamente, as conchas de L. haemastoma de ambientes mais protegidos são mais pesadas e a massa corporal é mais leve. Currey & Hughes (1982) estudando populações de Nucella lapillus de ambientes batidos e protegidos, verificaram que conchas de habitats abrigados possuíam paredes mais espessas, com menos espaço para o animal em seu interior, do que as de ambientes batidos. Formas dotadas de conchas com paredes espessas, características de locais abrigados, estariam melhor adaptadas contra a predação por caranguejos por possuírem uma menor quantidade de alimento disponível além de, devido à maior robustez da concha, exigirem um maior tempo de manipulação por parte do predador. Estas características tornariam portanto os indivíduos com conchas de paredes espessas, menos atraentes para os caranguejos predadores em ambientes protegidos. Bertness & Cunningham (1981) observaram o mesmo para diversos gastrópodes perante duas espécies de caranguejos na Baía de Panamá. A explicação é, entretanto, bastante discutível.

Os resultados obtidos no experimento com as esferas de gesso indicam que os critérios utilizados para a avaliação das condições de batimento nos ambientes estudados foram válidos e que os caramujos das diferentes populações estão sujeitos a forças de impacto das ondas de magnitudes bem diferentes de um local para outro.

Entre os componentes físicos do ambiente costeiro, as ondas são provavelmente o fator mais importante na determinação da presença, abundância e distribuição de espécies em um costão rochoso (Lewis 1964, 1968, Jones & Demetropoulos 1968, Muus 1968, Palumbi 1984). Entretanto, a medida da ação das ondas na costa é um dos mais difíceis problemas confrontando os biólogos marinhos.

O grau de exposição às ondas de qualquer costa é o resultado da ação conjunta de uma série de fatores, tais como, direção e intensidade dos ventos, topografia e posicionamento em relação ao mar aberto. Diante dessa complexidade de variáveis, parece difícil a determinação de categorias de exposição a ondas, a não ser em termos subjetivos e descritivos.

As dificuldades e limitações para essas medidas levaram muitos pesquisadores a basear seus critérios de exposição às ondas em uma antiga ferramenta biológica - as espécies indicadoras. Várias críticas foram feitas a esse método, a principal acerca da natureza circular do raciocínio. Entretanto, a variação na ação das ondas de um lugar para outro é quase inevitavelmente acompanhada por marcantes mudanças na composição da fauna e flora locais. A maioria dos organismos aparenta ter definidas "preferências a exposição" (Lewis 1968), as quais, se não levam à ausência total da espécie sob determinadas condições, irão certamente refletir-se em extremas diferenças quantitativas, de acordo com o grau de exposição vigente.

Para litorais muito estudados como a costa das ilhas britânicas, existem várias escalas para determinar exposição, baseadas na composição e densidade populacional de determinadas espécies (Fischer-Piette 1932, Ballantine 1961, Lewis 1964). O estabelecimento de uma escala biológica quantitativa desse tipo pelo menos proporciona critérios para comparação de determinadas áreas e pode servir como auxiliar na avaliação do impacto das ondas em um dado local, juntamente com medidas físicas.

Alguns pesquisadores (Jones & Demetropoulos 1968, Harger 1970, Palumbi 1984, Grahame & Mill 1986, Etter 1988) utilizaram aparelhos semelhantes a dinamômetros para medir a força das ondas em cos-

tões rochosos. Estes instrumentos registram o maior impacto ocorrido durante o período de exposição às ondas, fornecendo portanto valores pontuais de choque em uma dada área.

Muus (1968) elaborou um método para medir exposição utilizando bolas de gesso fixadas a um anteparo. O grau de agitação das águas seria diretamente proporcional à perda de peso dessas esferas quando expostas à corrente por um determinado período de tempo. Em laboratório, Muus submeteu as esferas a correntes de intensidades conhecidas e construiu um gráfico de curvas-padrão de perda de peso, por meio do qual é possível estimar o grau de exposição à agitação por corrente e/ou ondas. Essa metodologia foi concebida originalmente para estudos em ambientes abrigados e substratos arenosos, mas experimentos em condições mais abertas e em costão rochoso têm sido conduzidos com sucesso.

Jacobi (1984) empregou o método de Muus modificado para avaliação do grau de agitação da água em costões rochosos de Santos, SP. Neste trabalho esferas de gesso foram amarradas a estruturas metálicas em forma de "t" em costões expostos e abrigados, por um período de imersão curto, dadas as condições de batimento vigentes.

Giordano (1986) também utilizou a perda de peso de blocos de gesso expostos a correntes em São Sebastião, SP, para estimar as condições de agitação a que estavam sujeitos ouriços do mar em duas faces, ditas batida e abrigada, da Ponta do Baleeiro. Os blocos em forma de disco foram alinhados horizontalmente em diferentes profundidades na coluna d'água mediante o uso de bóias e âncoras presas às extremidades de cordas. O autor comparou as perdas de peso dos blocos entre os dois ambientes através do teste estatístico de Mann-Whitney, obtendo diferenças significativas entre as duas faces, com uma dissolução

maior na face dita batida. A definição de ambiente batido e protegido que norteou as coletas em São Sebastião para esta dissertação levou em conta resultados obtidos por Giordano (1986).

Embora os aparelhos e instrumentos descritos ou utilizados nesse trabalho forneçam apenas medidas relativas do grau diferencial de impacto das ondas em ambientes distintos, eles parecem ser de grande utilidade na avaliação das condições de batimento e sobretudo na comparação de áreas próximas entre si. Juntamente com a investigação da composição e distribuição da fauna e flora locais, estes experimentos fornecem indicações seguras acerca do estresse provocado pelas ondas nos organismos da região entremarés.

Neste trabalho definiu-se que o impacto das ondas é um fator preponderante na determinação da forma da concha em populações do caramujo L. haemastoma vivendo em locais considerados expostos ou abrigados de ondas segundo critérios do pesquisador. Tornou-se relevante, então, avaliar quantitativamente o grau de impacto das ondas em áreas previamente estabelecidas como batidas ou abrigadas, assim como o grau de agitação a que estavam expostas populações de caramujos que viviam permanentemente submersas em maiores profundidades.

O gradiente crescente de tamanho da concha com a profundidade observado em L. haemastoma pode ser determinado por diversos fatores causais. Os caramujos podem migrar ativamente de seu local de fixação na orla para o fundo, reduzindo a competição intraespecífica por alimento na superfície, tal como ocorre com outros gastrópodes da família Thaididae (Berthness 1977, Butler 1979). É possível também que o gradiente em L. haemastoma seja consequência de um outro gradiente de tamanho existente em sua principal presa, o mexilhão E. perna (Costa 1962). Durante as coletas observou-se que os bancos de mexilhão do

fundo eram constituídos quase que exclusivamente por indivíduos grandes. De acordo com Jacobi (1984) a maior frequência de mexilhões de grande porte em níveis inferiores é decorrente da continuidade de submersão, o que propicia um crescimento mais acelerado devido a períodos mais longos de alimentação.

Haveria então uma distribuição de L. haemastoma condizente com uma relação ótima de tamanho predador/presa (Duarte & Holler 1987). Também em N. lapillus existe uma relação hiperbólica entre seu tamanho e o de sua principal presa, o mexilhão Mytilus edulis (Bayne & Scullard 1978).

Outra alternativa é a de que caramujos maiores seriam mais resistentes a predação por crustáceos ou peixes que habitam o fundo, enquanto os caramujos menores permanecendo mais restritos à superfície, escapariam a estes predadores (Vérmeij 1972, Chilton & Bull 1984).

Quanto às proporções da concha ao longo do gradiente de profundidades, observou-se uma redução na área relativa de abertura da concha congruente com as condições de pouca agitação da água e de potencial presença de predadores, semelhantes às encontradas em ambientes superficiais abrigados do impacto direto das ondas. Como no fundo os caramujos não estão sujeitos à ação das ondas, a forma alongada e de abertura estreita, mais instável, é viável. Além disso, um tamanho maior associado à referida morfologia apresentaria vantagens contra predação por caranguejos e/ou peixes (Paine 1969).

As taxas de recuperação menores obtidas para a gruta protegida durante os experimentos de transferência podem indicar indiretamente uma maior pressão de predação sobre L. haemastoma nesse tipo de ambiente. São necessários, entretanto, outros experimentos para funda-

mentar essa suposição. A princípio, conchas com paredes espessas, nódulos e outras irregularidades na superfície externa e com abertura estreita seriam mais resistentes ao ataque por caranguejos que as formas características de costões batidos, onde esses crustáceos não costumam ser abundantes (Kitching *et al.* 1966, Vermeij 1978, 1982, Zipser & Vermeij 1978, Hughes & Elner 1979).

Diversos trabalhos com caramujos taidideos demonstraram as vantagens das formas espessas e alongadas diante de caranguejos predadores (Ebling *et al.* 1964, Kitching & Lockwood 1974, Hughes & Elner 1979, Crothers 1985, Palmer 1985).

Vermeij (1982) criou um sistema de categorização das diferentes formas de ataque por predadores "durófagos" (que quebram a concha) sobre moluscos gastrópodes. De modo geral, uma concha pode ser quebrada por fragmentação ou por "descascamento". Por fragmentação, a concha como um todo é comprimida entre duas superfícies opostas como os dentes faríngeanos de peixes labrídeos ou as poderosas quelas de muitos caranguejos. "Descascamento" a partir da abertura é o tipo de quebra no qual a volta da espira do corpo da concha é quebrada passo a passo, começando no lábio externo e continuando em uma direção espiral até que as partes moles do corpo dos caramujos fiquem expostas. Lagostas e alguns caranguejos arenícolas efetuam predação deste tipo.

Entre as adaptações dos gastrópodes que conferem resistência a fragmentação incluem-se concha espessa, abertura estreita ou pequena, lábio externo espessado, superfície da concha ornamentada e espira baixa (Zipser & Vermeij 1978). Dentre as características da concha que previnem "descascamento" encontram-se lábio externo espessado, uma abertura muito estreita ou pequena difícil de penetrar e a habilidade de retrair as partes comestíveis bem para dentro da concha, o que está

normalmente associado a uma espira alta (Vermeij 1978).

O potencial para um tipo particular de comportamento de predação levar à seleção de uma aparência defensiva na morfologia da concha de gastrópodes deve ser função, não somente da frequência de ocorrência dos ataques, como também do número de ataques bem sucedidos. Mais precisamente, para que ocorra seleção, alguns indivíduos devem necessariamente resistir aos ataques, de forma a transmitir a sua prole a característica defensiva que lhes permitiu sobreviver (Lowell 1986).

A frequência de reparos (cicatrizes e marcas) nas conchas de populações de gastrópodes da região entremarés tem sido usada como indicadora da intensidade de pressão para seleção de defesas antipredatórias nesses moluscos (Vermeij 1978, 1982). Verificando a frequência de cicatrizes na concha de L. haemastoma de ambientes batidos e protegidos observou-se que ela é superior em indivíduos provenientes de ambientes abrigados.

Entretanto, alguns autores (Geller 1983, Signor III 1985) contestam a utilização dessas frequências como indicadores de intensidade de predação por destruidores de conchas porque elas são muito variáveis em uma escala microgeográfica e também podem ser idênticas para caramujos com distintas morfologias, não permitindo, assim, generalizações acerca de ambientes com maior ou menor abundância de predadores.

L. haemastoma não parece ser a presa preferida do siris-azul Callinectes sp.. É possível que outros siris e caranguejos de maior porte bem como peixes, sejam predadores preferenciais desses caramujos no infralitoral ou em locais abrigados. Observações de campo e experimentos de encontro provocado podem esclarecer a questão.

Grande número de espécies de caranguejos apresentam hábito alimentar onívoro oportunista, sendo a especialização extremamente rara. A maioria das espécies retém a habilidade de alimentar-se de uma ampla gama de itens e a única especialização verificada é a de tendências para tipos particulares de dieta. Assim, portunídeos são geralmente carnívoros. Dentro deste grupo, entretanto, as dietas não são especializadas, havendo captura de vários tipos diferentes de presas (Warner 1977). Este autor também afirma que os restos animais constituem uma parte muito pequena da dieta dos caranguejos carnívoros, os quais seriam fundamentalmente predadores. A forma mais comum de predação ocorre sobre moluscos, tanto bivalves como gastrópodes. A habilidade dos diferentes tipos de caranguejos para lidar com as várias formas e tamanhos de moluscos difere conforme as adaptações que o caranguejo possui. Os portunídeos, dentre os quais se encontra o Gênero Callinectes, são pouco capazes de quebrar conchas grandes pelo fato de possuírem quelas delgadas e de dentes pontiagudos, mas podem alcançar a presa inserindo as pontas de suas quelas através da abertura da concha de gastrópodes ou entre as valvas de lamelibrânquios. Eles também seriam capazes de quebrar conchas espiraladas aos poucos, por "descascamento" a partir da abertura.

Os resultados de predação por Callinectes sobre L. haemastoma obtidos neste trabalho indicam que esta se dá principalmente por retirada da massa corporal dos caramujos aos pedaços a partir da abertura, frequentemente sem quebra da concha. A predação sobre E. perna, sua presa preferida nas condições do experimento, foi eficiente e rápida, com quebra e abertura das valvas para extração dos animais. Williams (1984) lista pequenos peixes, moluscos (principalmente mexilhões e litorinídeos) e algas como elementos da dieta de Callinectes.

Em outro gênero de caranguejos portunídeos - Ovalipes - a espécie O. punctatus apresenta/comportamento semelhante a Callinectes em experimentos em aquários, predando pequenos bivalves e gastrópodes por quebra das conchas e caramujos maiores por "mordidas" com as pontas das quelas na massa corporal dos animais, e extração da mesma aos pedaços, sem danos à concha (Du Freez 1984). Pelos resultados obtidos, este autor afirma que caranguejos nadadores (siris) podem utilizar efetivamente as diversas populações de moluscos da região intermareal como itens alimentares.

Ortega (1986) investigou a importância de predação por peixes sobre gastrópodes no litoral Pacífico da Costa Rica, mediante avaliação da quebra e desaparecimento de conchas vazias de 4 espécies de gastrópodes aderidas artificialmente ao substrato rochoso, verificando que a intensidade de predação varia temporal e espacialmente. Segundo Bertness & Cunningham (1981) peixes predadores de maior porte como Diodon capturam tanto gastrópodes quanto caranguejos que se alimentam de moluscos na região intermareal. Para evitar a predação, ambos os grupos de presas procuram refúgio sob as rochas quando submersos pelas marés. A predação por peixes implicaria, então, em uma simpatria forçada entre gastrópodes e seus caranguejos predadores. Uma situação como esta pode ter propiciado uma coevolução de quelas quebradoras eficientes nos caranguejos predadores e arquitetura antipredatória nas conchas das presas.

O fato de L. haemastoma possuir um estágio larval planctônico cuja duração é discutível (Clench 1947, Leal 1984, Marini 1988) levanta a questão acerca da base genética ou fenotípica para os padrões de variação morfológica da concha encontrados. Se o estágio de véliger nesses caramujos for de longa duração espera-se que ocorra intenso

fluxo gênico mesmo entre populações muito distantes umas das outras (Scheltema 1971). Nesse caso, os padrões verificados deveriam ser atribuídos a plasticidade fenotípica. Se, por outro lado, a fase pelágica for breve, as populações de L. haemastoma podem existir como unidades relativamente isoladas devido à limitada capacidade de dispersão da fase adulta, tal qual ocorre com N. lapillus (Crothers 1982). Numa situação como esta, há possibilidade de que as diferentes formas correspondam a variedades genéticas que puderam se desenvolver sob condições ambientais distintas graças ao isolamento.

O experimento de manutenção em aquários indicou que a morfologia da concha em L. haemastoma é variável com as condições ambientais a que os caramujos estão sujeitos. Caramujos provenientes de ambientes distintos, por plasticidade fenotípica, convergiram para o mesmo padrão morfológico quando mantidos em condições de crescimento idênticas. A existência de morfologias da concha distintas conforme o ambiente ocupado deve ser atribuída a uma elevada plasticidade da forma para adequar-se adaptativamente às condições ambientais predominantes.

Marini (1988) faz um paralelo entre L. haemastoma e N. lapillus, devido à proximidade filogenética entre as duas espécies, e sugere que os mecanismos que induzem o aparecimento do polimorfismo em ambas as espécies sejam basicamente os mesmos. Entretanto, verificou-se neste trabalho que as diferentes formas de L. haemastoma não constituem morfos propriamente ditos pois são decorrentes de plasticidade fenotípica, variando com as condições de impacto por ondas a que os indivíduos estejam expostos. As diferenças em morfologia não são, portanto, genéticas como ocorre com N. lapillus. Além disso, o fato de L. haemastoma apresentar um estágio larval planctônico enquanto N. lapil-

luz desenvolvimento direto, leva a pensar em mecanismos totalmente distintos de evolução de adaptações na forma da concha para as duas espécies.

Crothers (1984) enfatiza que como não existe uma fase de dispersão larval planctônica no gênero Nucella, cada espécie está fracionada em inúmeros grupos discretos de acasalamento ou "enclaves" (Crisp 1978) isolados a tempo suficiente para terem evoluído divergências genéticas particulares adaptadas às restrições peculiares dos seus habitats.

Brown (1985) e Etter (1988), por outro lado, salientam que a plasticidade fenotípica de uma determinada característica pode ser adaptativa para organismos que habitam ambientes imprevisíveis ou que têm ampla distribuição geográfica. L. haemastoma se enquadra em ambos os casos, visto que coloniza ambientes muito variados quanto ao impacto de ondas como também possui uma distribuição geográfica bastante extensa, provavelmente devido à existência de um estágio larval planctônico em seu ciclo de vida. Sendo assim, tornar-se-ia altamente vantajoso que a morfologia da concha pudesse variar com o ambiente no qual uma dada larva fosse fixar-se. Caracteres morfológicos como ornamentação e geometria da concha são frequentemente complexos e usualmente determinados por muitos genes, os quais podem, por sua vez, ser polimórficos também, levando a uma grande amplitude de variação nessas características. Além disso, os caracteres morfométricos são frequentemente influenciados pelo meio ambiente, de uma maneira adaptativa (Berger 1983). Espécies com ampla capacidade de dispersão estão expostas a uma grande amplitude de habitats diferentes em um ambiente heterogêneo (Janson 1987). Para situações como estas, Grassle & Grassle (1978) sugerem que os indivíduos seriam selecionados favoravelmente se

apresentassem um elevado grau de variação em loci gênicos que afetassem caracteres adaptativos.

Estudos genéticos em populações de L. haemastoma bem como a determinação da duração de seu estágio de vida larval pelágico em condições naturais poderão esclarecer as questões aqui levantadas.

Durante o período de manutenção em aquários, os caramujos pertencentes à população do ambiente batido mantiveram uma taxa de crescimento superior à dos indivíduos provenientes do habitat abrigado. Isto pode ser devido ao fato dos indivíduos provenientes do ambiente abrigado haverem iniciado oviposição logo no primeiro mês de instalação nos aquários e permanecerem desovando durante todo o experimento. Esse dispêndio de energia em reprodução pode haver alocado recursos que, para os caramujos provenientes do costão batido, foram empregados para crescimento. Estes últimos só desovaram por um período de 45 dias ao longo do experimento.

CONCLUSÕES

Através deste estudo conclui-se que Thais haemastoma apresenta padrões de variação morfológica da concha em função do hidrodinamismo em costões rochosos.

Estes padrões são adaptativos para as condições ambientais a que os caramujos estão expostos. A capacidade de ajustar a forma e o peso da concha ao ambiente colonizado permite a esta espécie a ocupação de um amplo nicho ecológico.

O ajuste da forma se dá por plasticidade fenotípica, a qual pode ser vantajosa em ambientes imprevisíveis, visto que T. haemastoma possui em seu ciclo de vida um estágio de dispersão planctônico.

As conchas de ambientes batidos acomodam uma massa cefalopodiosa mais volumosa, capaz de promover uma melhor aderência ao substrato que a de caramujos de ambientes protegidos.

Thais haemastoma é vulnerável a predação por Callinectes sp., não constituindo, entretanto, seu item alimentar preferido.

Há um gradiente vertical crescente de tamanho em T. haemastoma, o qual está associado a gradientes no tamanho de suas presas ao longo do costão.

A densidade das populações de T. haemastoma é função da disponibilidade de seus recursos alimentares, superior em ambientes mais expostos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ATKINSON, W. D. & NEWBURY, S. F., 1984. The adaptations of the rough winkle, Littorina rudis, to dessiccation and to dislodgement by wind and waves. J. Anim. Ecol., 53:93-105.
- BALAPARAMESWARA RAO, M. & GANAPATI, P. N., 1971. Ecological studies on a tropical limpet, Cellana radiata: structural variations in the shell in relation to distribution. Mar. Biol., 10:236-43.
- BALLANTINE, W. J., 1961. A biologically defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. Field Studies, 1:1-19.
- BAYNE, B. L. & SCULLARD, C., 1978. Rates of feeding by Thais (Mucel-
la) lapillus (L.). J. exp. mar. Biol. Ecol., 32:113-29.
- BERGER, E. M., 1983. Population genetics of marine gastropods and bivalves. In: Russell-Hunter W. D., ed. The Mollusca. New York, Academic 0.6, p. 563-596.
- BERTNESS, M. D., 1977. Behavioral and ecological aspects of shore-level size gradients in Thais lamellosa and Thais emarginata. Ecology, 58 (1):86-97.
- BERTNESS, M. D. & CUNNINGHAM, C., 1981. Crab shell-crushing predation and gastropod architectural defense. J. exp. mar. Biol. Ecol., 50: 213-30.

- BRANCH, G. M., 1975. Mechanisms reducing intraspecific competition in Patella spp: migration, differentiation and territorial behaviour. J. Anim. Ecol., 44 (2):575-600.
- BRANDWOOD, A., 1985. The effects of environment upon shell construction and strength in the rough periwinkle Littorina rudis Maton (Mollusca:Gastropoda). J. Zool., 206:551-65.
- BROWN, K. M., 1985. Intraspecific life history variation in a pond snail: the roles of population divergence and phenotypic plasticity. Evolution, 39 (2):387-95.
- BUTLER, A. J., 1979. Relationships between height on the shore and size distributions of Thais spp (Gastropoda:Muricidae). J. exp. mar. Biol. Ecol., 41 (2):163-94.
- CHILTON, N. B. & BULL, C. M., 1984. Influence of predation by a crab on the distribution of the size-groups of three intertidal gastropods in South Australia. Mar. Biol., 83:163-9.
- CLENCH, W. J., 1947. The genera Purpura and Thais in the Western Atlantic. Johnsonia, 2 (23):61-91.
- COSTA, H. R., 1962. Nota preliminar sobre a fauna de substrato duro no litoral dos Estados do Rio de Janeiro e Guanabara. Rio de Janeiro, UR. 10 p. (Centro de Estudos Zoológicos, avulso, 15).

- CRISP, D. J., 1978. Genetic consequences of different reproductive strategies in marine invertebrates. In: BATTAGLIA, B. & BEARD-MORE, S. A., ed. Marine Organisms: genetics, ecology and evolution. New York, Plenum, p. 257-269.
- CROTHERS, J. H., 1980. Further observations on the growth of the common dog-whelk, Nucella lapillus (L.), in the laboratory. J. Molluscan Stud., 46: 181-5.
- CROTHERS, J. H., 1981a. Shell-shape variation in Faroese dog-whelks (Nucella lapillus (L.)). Biol. J. Linn. Soc., 15 (4):327-37.
- CROTHERS, J. H., 1981b. On variation in Nucella lapillus (L.): shell shape in populations from Orkney and the North coast of Scotland. J. Molluscan Stud., 47:182-9.
- CROTHERS, J. H., 1982. Shell shape variation in dog-whelks (Nucella lapillus (L.)) from the West coast of Scotland. Biol. J. Linn. Soc., 17 (4):319-42.
- CROTHERS, J. H., 1983a. Some observations on shell-shape variation in North American populations of Nucella lapillus (L.). Biol. J. Linn. Soc., 19:237-74.
- CROTHERS, J. H., 1983b. Variation in dog-whelk shells in relation to wave action and crab predation. Biol. J. Linn. Soc., 20:85-102.

- CROTHERS, J. H., 1984. Some observations on shell-shape variation in Pacific Nucella. Biol. J. Linn. Soc., 21:259-81.
- CROTHERS, J. H., 1985. Two different patterns of shell-shape variation in the dog-whelk Nucella lapillus (L.). Biol. J. Linn. Soc., 25:339-53.
- CURREY, J. D. & HUGHES, R. N., 1982. Strength of the dogwhelk Nucella lapillus and the winkle Littorina littorea from different habitats. J. Anim. Ecol., 51:47-56.
- DOERING, P. H. & PHILLIPS, D. W., 1983. Maintenance of the shore-level size gradient in the marine snail Iegula funebris (A. Adams): importance of behavioral responses to light and sea star predators. J. exp. mar. Biol. Ecol., 67:159-73.
- DUARTE, L. F. L. & HOLLER, M. T., 1987. Estudos preliminares sobre a preferência de Thais haemastoma (L.) (GASTROPODA - PROSOBRANCHIA) por diferentes espécies de presas. In: Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: síntese dos conhecimentos. Campinas, v. 2, p. 192-200. (Publicação ACIESP, 54-II).
- DU FREEZ, M. H., 1984. Molluscan predation by Ovalipes punctatus (De Haan) (Crustacea:Portunidae). J. exp. mar. Biol. Ecol., 84:55-71.

- EBLING, F. G.; KITCHING, J. A.; MUNTZ, L. & TAYLOR, C. M., 1964. The ecology of Lough Ine XIII: experimental observations of the destruction of Mytilus edulis and Nucella lapillus by crabs. J. Anim. Ecol., 33 (1):73-82.
- ETTER, R. J., 1988. Asymmetrical developmental plasticity in an intertidal snail. Evolution, 42 (2):322-34.
- FRANK, P. W., 1965. The biodemography of an intertidal snail population. Ecology, 46 (6):831-44.
- FISCHER-PIETTE, E., 1932. Repartition des principales especes fixees sur les roches battues des cotes et des iles de La Manche de Lanion à Pecamp. Ann. Inst. Océanogr., Monaco, 12 (4):117-213.
- GELLER, J. B., 1983. Shell repair frequencies of two intertidal gastropods from Northern California: microhabitat differences. Veliger, 26 (2):113-5.
- GIESEL, J. T., 1969. Factors influencing the growth and relative growth of Acmaea digitalis, a limpet. Ecology, 50 (6):1084-7.
- GIESEL, J. T., 1970. On the maintenance of a shell pattern and behavior polymorphism in Acmaea digitalis, a limpet. Evolution, 24: 98-119.

- GIORDANO, F., 1986. Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião, SP: uma abordagem ecológica. Campinas. 128 p. Tese (mestrado). UNICAMP, Instituto de Biologia.
- GRAHAME, J. & MILL, P. J., 1986. Relative size of the foot of two species of Littorina on a rocky shore in Wales. J. Zool., 208: 229-36.
- GRASSLE, J. F. & GRASSLE, J. P., 1978. Life histories and genetic variation in marine invertebrates. In: BATTAGLIA B. & BEARDMORE J. A. ed., Marine Organisms: genetics, ecology, and evolution. New York, Plenum, p. 347-364.
- GUISADO, CH. & CASTILLA, J. C., 1983. Aspects of the ecology and growth of an intertidal juvenile population of Concholepas concholepas (Mollusca:Gastropoda:Muricidae) at Las Cruces, Chile. Mar. Biol., 78:99-103.
- HARGER, J. R. E., 1970. The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. Veliger, 12:401-14.
- HELLER, J., 1976. The effects of exposure and predation on the shell of two British winkles. J. Zool., 179:201-13.
- HOCKEY, P. A. & BRANCH, G. M., 1983. Do oystercatchers influence limpet shell shape?. Veliger, 26 (2):139-41.

- HUGHES, R. N. & ELNER, R. W., 1979. Tactics of a predator, Carcinus maenas, and morphological responses of the prey, Nucella lapillus. J. Anim. Ecol., 48:65-78.
- JACOBI, C. M., 1984. O substrato biológico Perna perna (LINNÉ, 1758) na Ilha das Palmas, Santos, SP. São Paulo. 114 p. Tese (mestrado). USP, Instituto de Biociências.
- JANSON, K., 1982. Genetic and environmental effects on the growth rate in Littorina saxatilis. Mar. Biol., 69:73-8.
- JANSON, K., 1982. Phenotypic differentiation in Littorina saxatilis Olivi (Mollusca, Prosobranchia) in a small area on the Swedish West Coast. J. Molluscan Stud., 48 (2):167-73.
- JANSON, K., 1987. Allozyme and shell variation in two marine snails (Littorina:Prosobranchia) with different dispersal abilities. Biol. J. Linn. Soc., 30:245-56.
- JONES, W. E. & DEMETROPOULOS, A., 1968. Exposure to wave action: measurements of an important ecological parameter on rocky shores on Anglesey. J. exp. mar. Biol. Ecol., 2:46-63.
- KITCHING, J. A., 1976. Distribution and changes in shell form of Ithais spp (Gastropoda) near Bamfield, B. C.. J. exp. mar. Biol. Ecol., 23:109-26.

KITCHING, J. A., 1977. Shell form and niche occupation in Nucella lapillus (L.) (Gastropoda). J. exp. mar. Biol. Ecol., 26:275-87.

KITCHING, J. A., 1985. The ecological significance and control of shell variability in dogwhelks from temperate rocky shores. In: MOORE P. G. & SEED, R., ed. The Ecology of Rocky Coasts, London, Hader e Stoughton, cap. 17, p. 234-264.

KITCHING, J. A. & LOCKWOOD, J., 1974. Observations on shell form and its ecological significance in Thaisid gastropods of the genus Lepsiella in New Zealand. Mar. Biol., 28:131-44.

KITCHING, J. A.; MUNTZ, L. & EBLING, F. J., 1966. The ecology of Lough Ine. XV: the ecological significance of shell and body forms in Nucella. J. Anim. Ecol., 35 (1):113-26.

LEAL, J. H. N., 1984. Contribuição ao conhecimento da taxonomia em Thais (Stramonita) haemastoma (Linnaeus, 1767) (Mollusca, Gastropoda, Muricidae). Rio de Janeiro. 89 p. Tese (mestrado). UFRJ, Museu Nacional.

LEVINTON, J. S., 1982. Marine Ecology. New Jersey, Prentice-Hall, 526 p.

LEWIS, J. R., 1964. Patterns and problems of distribution. In: _____ The Ecology of Rocky Shores: biological science texts. English Univ. Pr., cap. 1, p. 1-51.

- LEWIS, J. R., 1968. Water movements and their role in rocky shore ecology. Sarsia, 34:13-36. .
- LOWELL, R. R., 1986. Crab predation on limpets. Predator behavior and defensive features of the shell morphology of the prey. Biol. Bull., 171: 577-96.
- Mc CORMACK, S. M. D., 1982. The maintenance of shore-level size gradients in an intertidal snail (Littorina sitkana). Oecologia, 54: 177-83.
- Mc QUAD, C. D., 1982. The influence of desiccation and predation on vertical size gradients in populations of the gastropod Oxystele variegata (Anton) on an exposed rocky shore. Oecologia, 53: 123-7.
- MARINI, A. C., 1988. Estudo de populações polimórficas de Thais haemastoma (LINNAEUS, 1767) (Gastropoda, Prosobranchia), do litoral do Estado de São Paulo. Campinas. 180 p. Tese (doutorado). UNICAMP, Instituto de Biologia.
- MARKOWITZ, D. V., 1980. Predator influence on shore-level size gradients in Tegula funebralis (A. Adams). J. exp. mar. Biol. Ecol. 45 (1):1-13.
- MOORE, H. B., 1936. The biology of Purpura lapillus. I. Shell variation in relation to environment. J. mar. Biol. Ass. UK, 31:61-87.

- MUUS, B. J., 1968. A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls: a preliminary account. Sarsia, 34:61-8.
- ORTEGA, S., 1986. Fish predation on gastropods on the Pacific coast of Costa Rica. J. exp. mar. Biol. Ecol., 97:181-91.
- PAINE, R. T., 1969. The Pisaster-Tegula interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. Ecology, 50 (6):950-61.
- PALMER, A. R., 1985. Adaptive value of shell variation in Thais lamellosa: effect of thick shells on vulnerability to and preference by crabs. Veliger, 27 (4):349-56.
- PALUMBI, S. R., 1984. Measuring intertidal wave forces. J. exp. mar. Biol. Ecol., 81:171-9.
- ROBERTS, D. J. & HUGHES, R. N., 1980. Growth and reproductive rates of Littorina rudis from three contrasted shores in North Wales, UK.. Mar. Biol., 58:47-54.
- SCHELTEMA, R. S., 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. Biol. Bull., 140 (2):284-322.
- SIGNOR III, P. W., 1985. The role of shell geometry as a deterrent to predation in Terebrid gastropods. Veliger, 28(2):179-85.

- SPIGHT, T. M., 1973. Ontogeny, environment, and shape of a marine snail, Thais lamellosa Gmelin. J. exp. mar. Biol. Ecol., 13:215-28.
- SPIGHT, T.M., 1976. Colors and patterns of an intertidal snail, Thais lamellosa. Res. Popul. Ecol., 17:176-90.
- STRUHSAKER, J. M., 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variation in Littorina picta (Prosobranchia: Mesogastropoda). Evolution, 22:459-80.
- SUTHERLAND, J. P., 1970. Dynamics of high and low populations of the limpet Acmaea scabra (Gould). Ecol. Monogr., 40 (2):169-88.
- VERMEIJ, G. J., 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. Ecology, 53 (4):693-700.
- VERMEIJ, G. J., 1978. Biogeography and Adaptation: patterns of marine life. Cambridge, Harvard Univ. Pr., 332p.
- VERMEIJ, G. J., 1982. Gastropod shell form, breakage, and repair in relation to predation by the crab Callapa. Malacologia, 23 (1): 1-12.
- WARNER, G. F., 1977. Food and feeding. In: _____. The Biology of Crabs. London, Elek Scientific Books, cap. 6, p. 85-95.

WILLIAMS, A. B., 1984. Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Washington, Smithsonian Institute Pr., p. 376-383.

ZAR, J. H., 1984. Biostatistical Analysis. 2. ed. New York, Prentice Hall, 718 p.

ZIPSER, E. & VERMEIJ, G. J., 1978. Crushing behavior of tropical and temperate crabs. J. exp. mar. Biol. Ecol. 31:155-72.

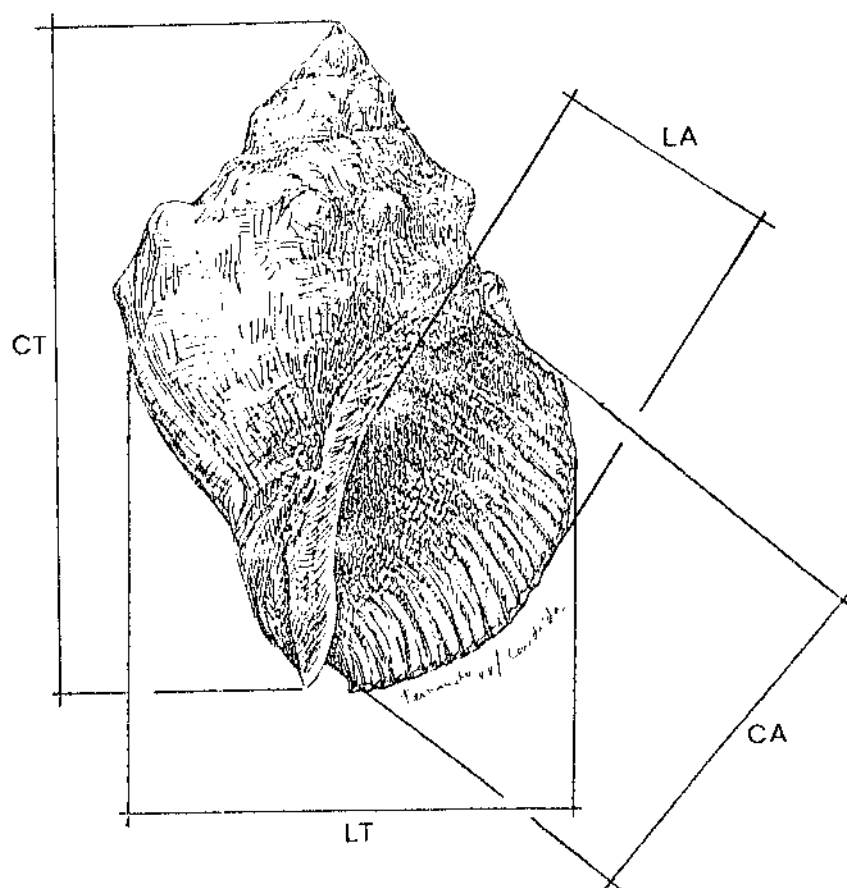


Figura 1 - *Ihais haemastoma*. Desenho da concha e medidas lineares empregadas no estudo. Onde: CT = comprimento total, LT = largura total, CA = comprimento da abertura e LA = largura da abertura da concha.

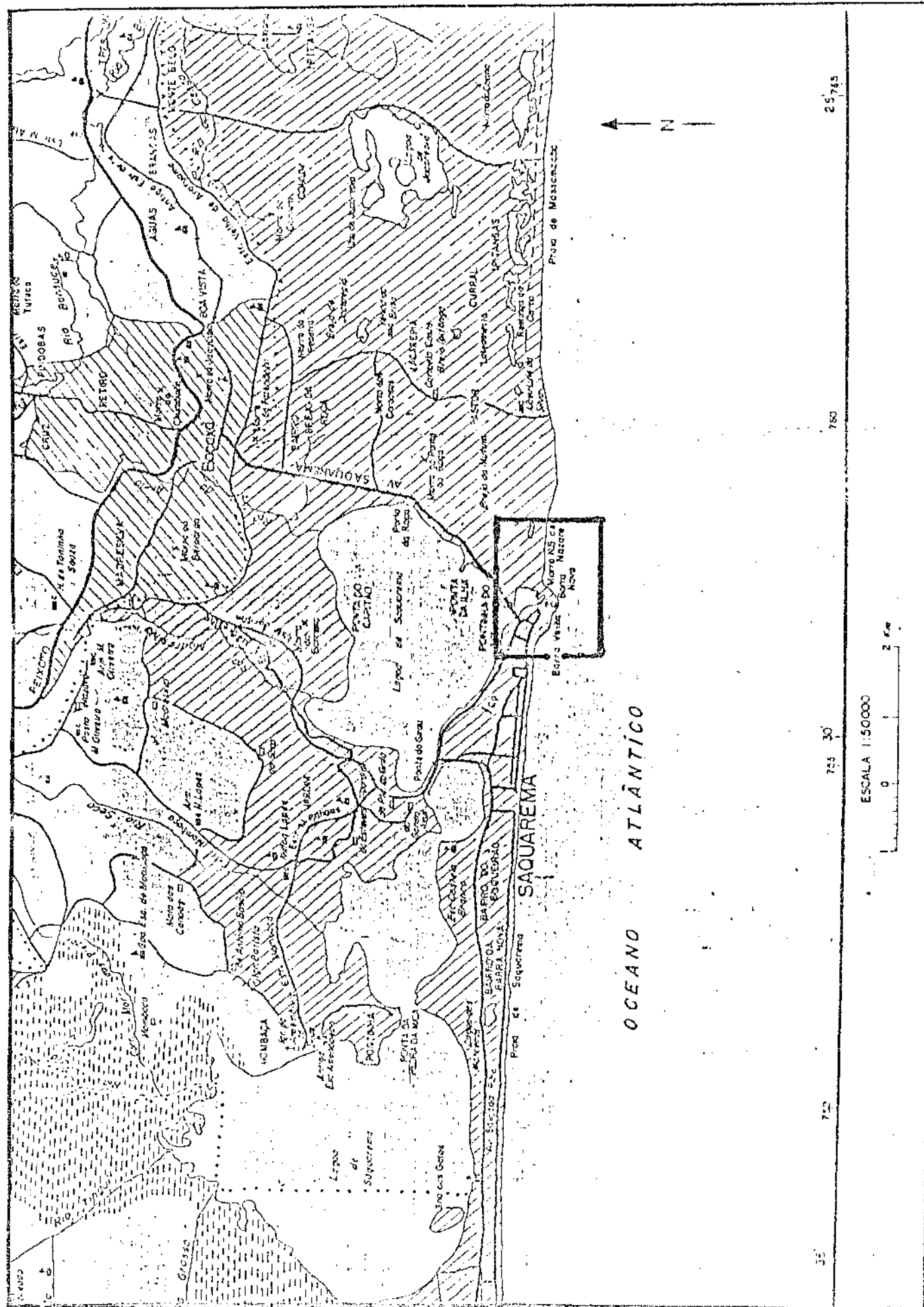


Figura 2 - Localização da área experimental (quadrado pequeno), no município de Saquarema, RJ. Descrição no texto. Detalhe da carta SF 232 B 14 - IBGE, 1974.



Figura 3 - Gruta situada em local abrigado, escolhida para experimentos de transferência com *Ihais haemastoma*. Praia de Barra Nova, Saquarema, RJ.



Figura 4 - Vista geral da Pedra Mãe D'Água, costão batido selecionado para realização de experimentos de transferência com lhasis basomastoma. Barra Nova, Saquarema, RJ. A seta indica o local exato escolhido para experimentação.



Figura 5 - Thais haemastoma. Caramujos marcados com miçangas coloridas em experimentos de transferencia, em meio ao substrato do local protegido.

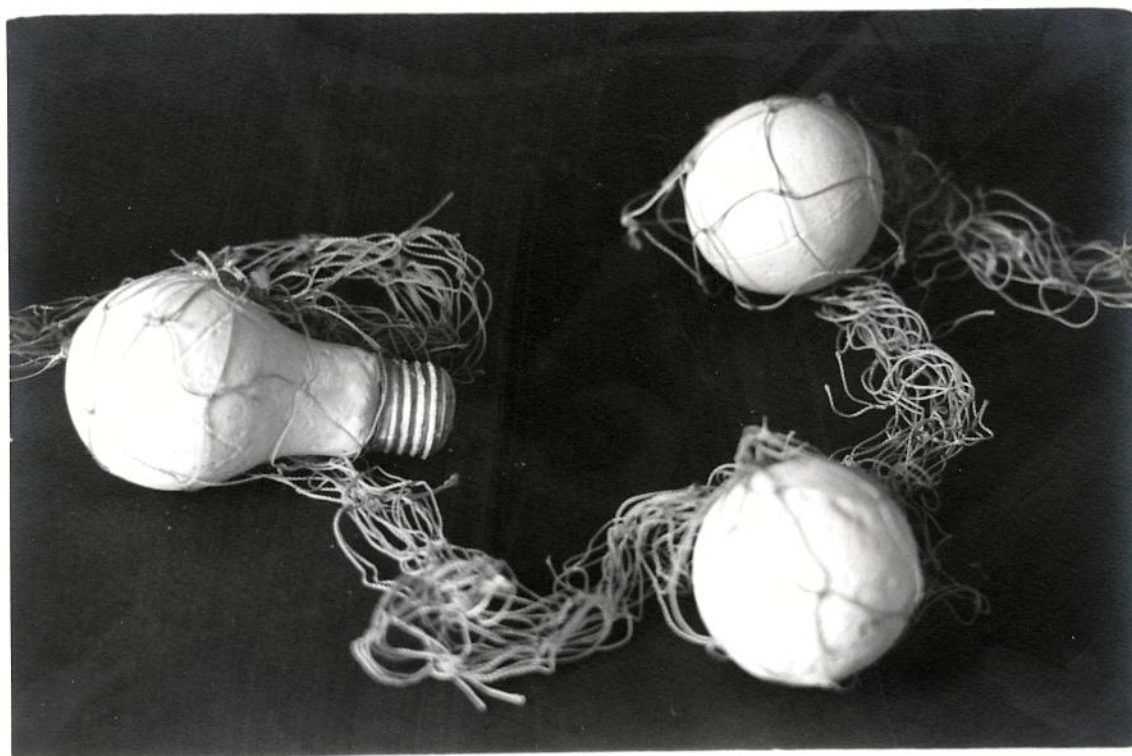


Figura 6 - Esferas de gesso utilizadas em experimento de avaliação do grau de impacto de ondas em costões rochosos batidos e abrigados.

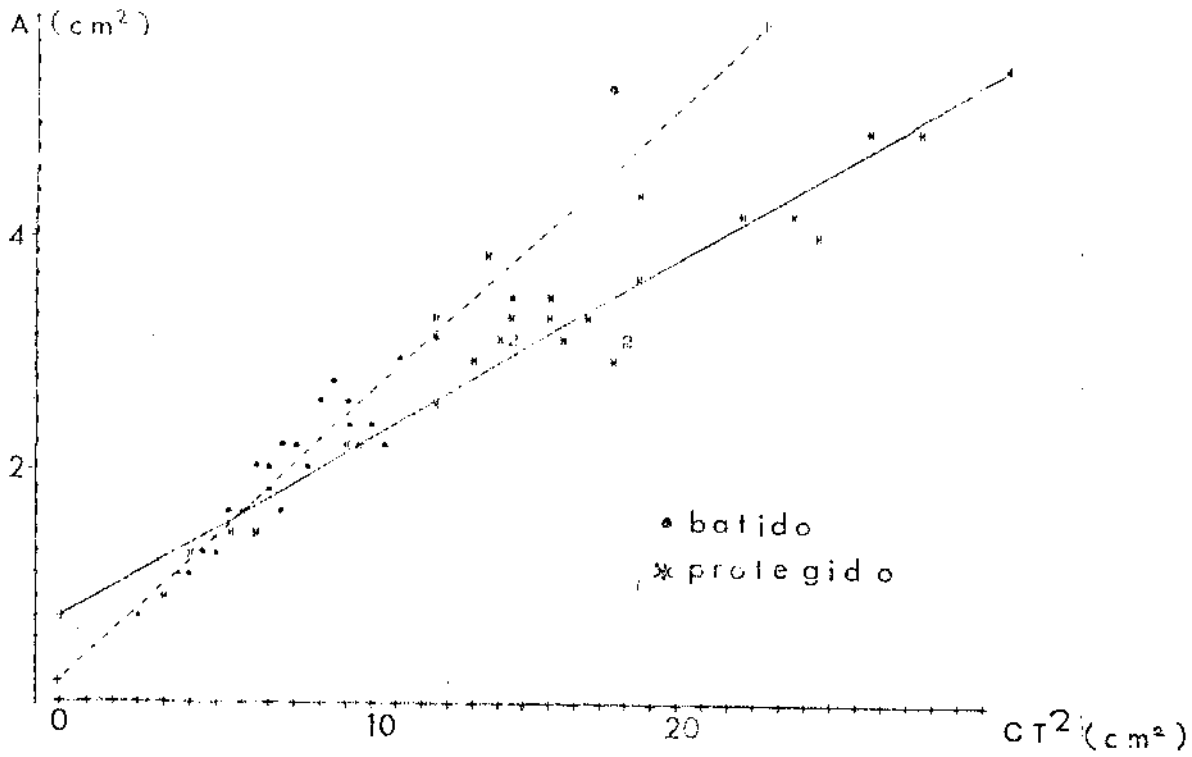


Figura 7 - Relação entre a área de abertura da concha (A) e o quadrado do comprimento total (CT²) para caramujos de ambientes batidos e protegidos em Saquarema, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 2.

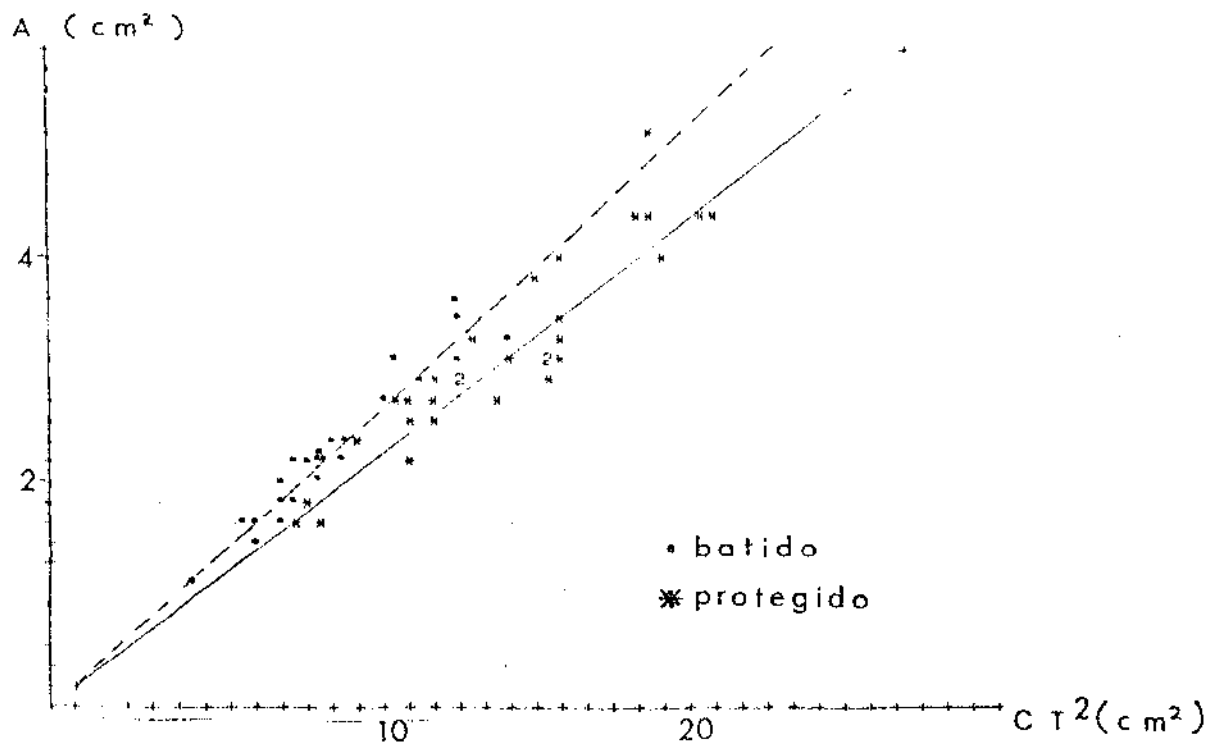


Figura 8 - Relação entre a área de abertura da concha (A) e o quadrado do comprimento total (CT²) para caramujos de ambientes batidos e protegidos em Ponta Negra, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 2.

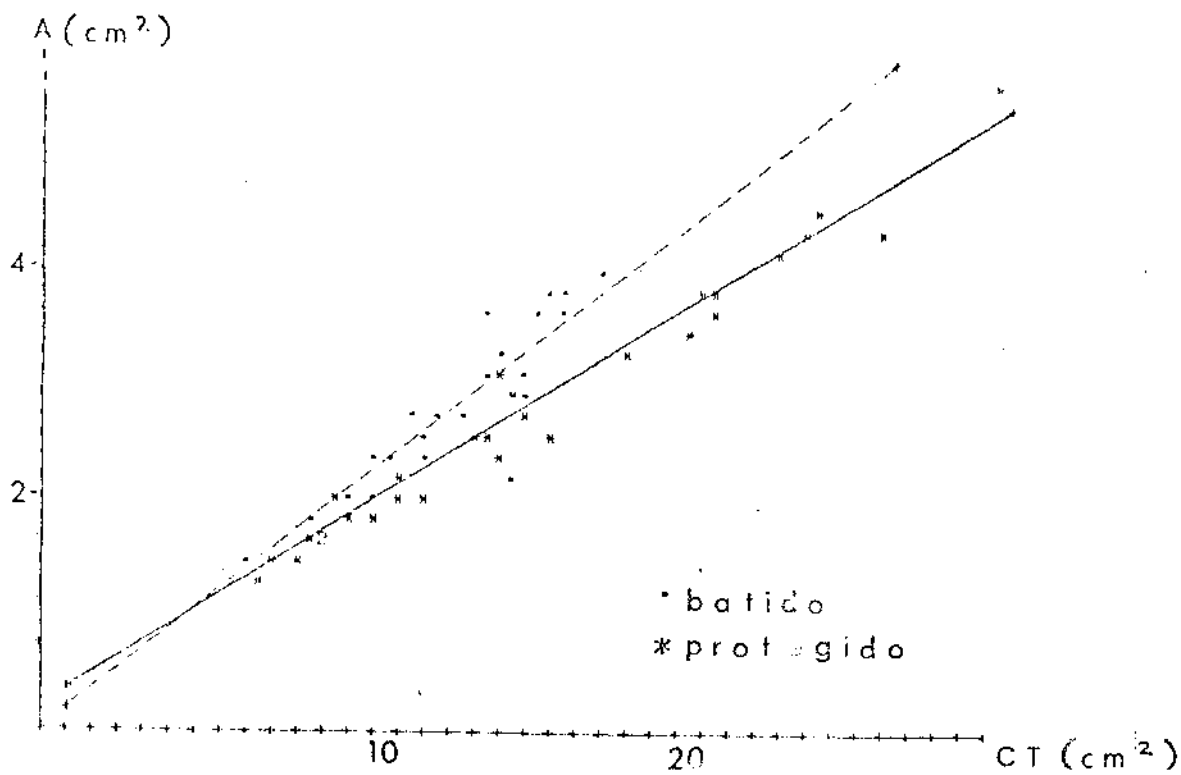


Figura 9 - Relação entre a área de abertura da concha (A) e o quadrado do comprimento total (CT^2) para caramujos de ambientes batidos e protegidos em São Sebastião, SP. Detalhes das retas de regressão na Tabela 2.

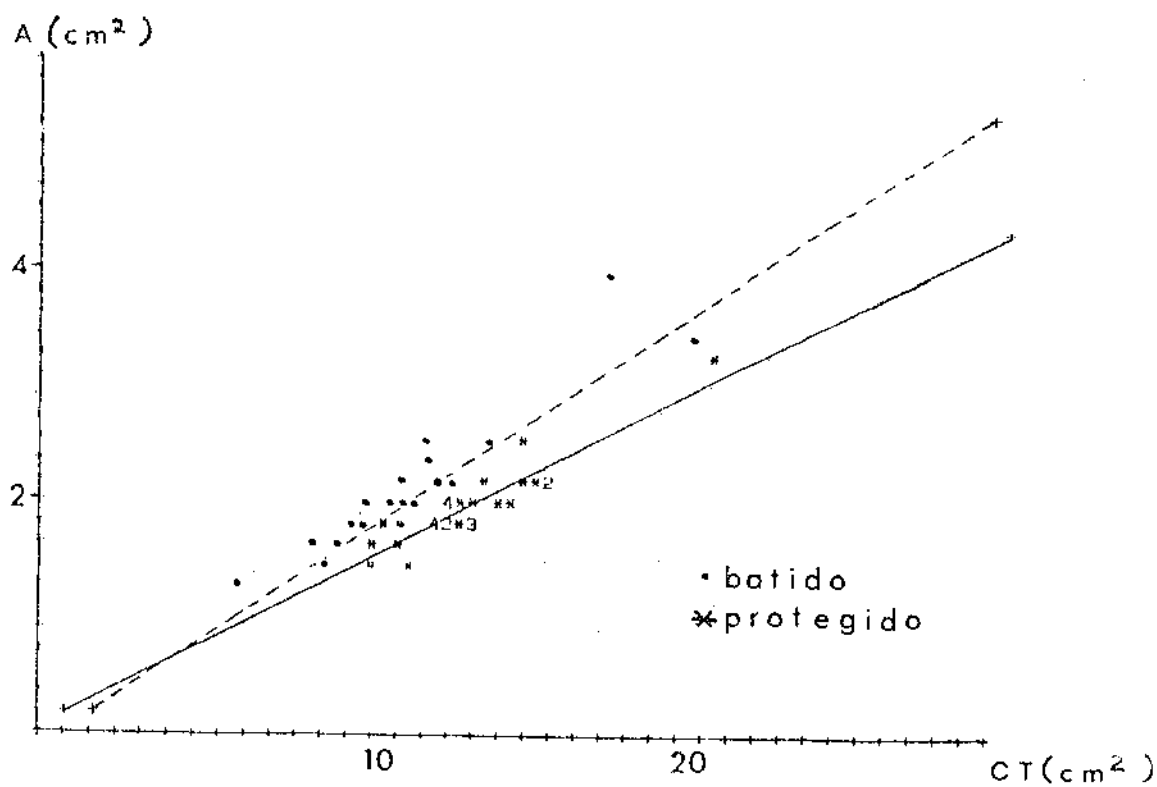


Figura 10 - Relação entre a área de abertura da concha (A) e o quadrado do comprimento total (CT^2) para caramujos de ambiente batido (Jureia) e protegido (Canandia), SP. Detalhes das retas de regressão na Tabela 2.

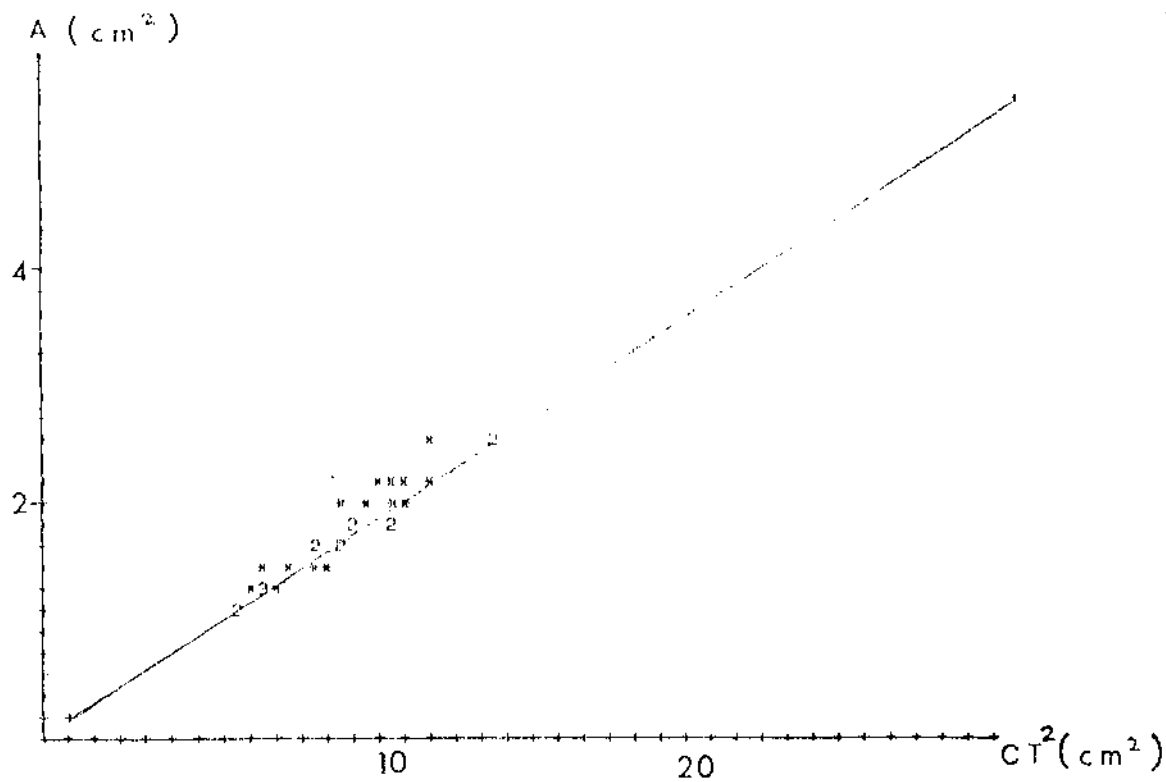


Figura 11 - Relação entre a área de abertura da concha (A) e quadrado do comprimento total (CT²) para caramujos de um costão abrigado de Cabo Frio, RJ. Detalhes da reta de regressão na Tabela 2.

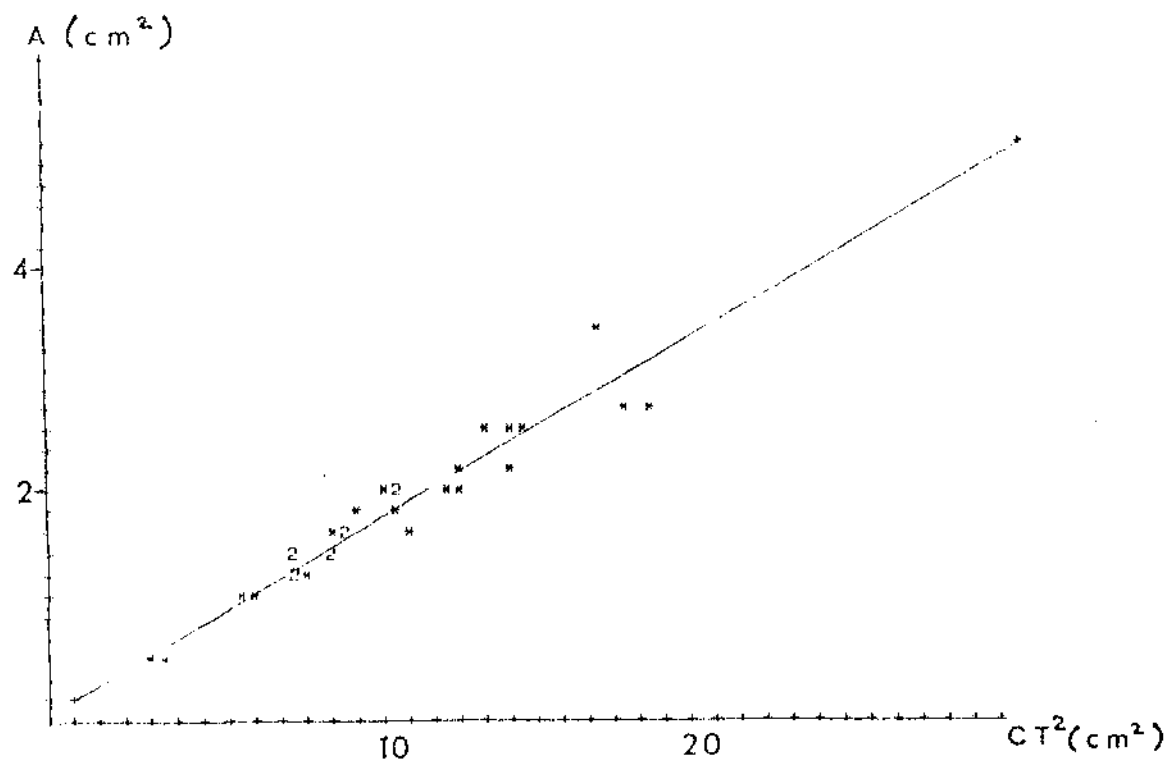


Figura 12 - Relação entre a área de abertura da concha (A) e o quadrado do comprimento total (CT²) para caramujos de um costão abrigado de Ubatuba, SP. Detalhes da reta de regressão na Tabela 2.

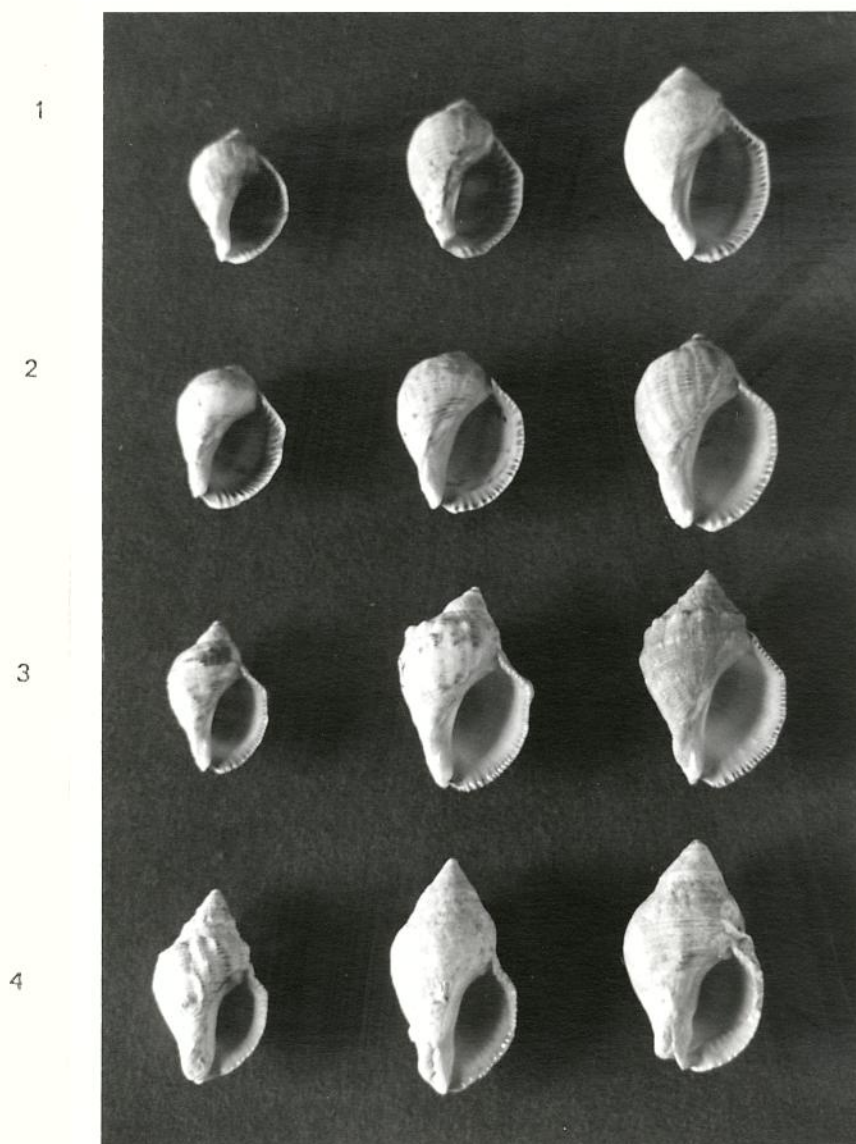


Figura 14 - *Thais haemastoma*. Padrões de conchas provenientes de diferentes estações de coleta. Cada fileira horizontal representa uma localidade: 1. Ponta Negra batido, 2. Saquarema batido, 3. Saquarema protegido, 4. Cananéia protegido.

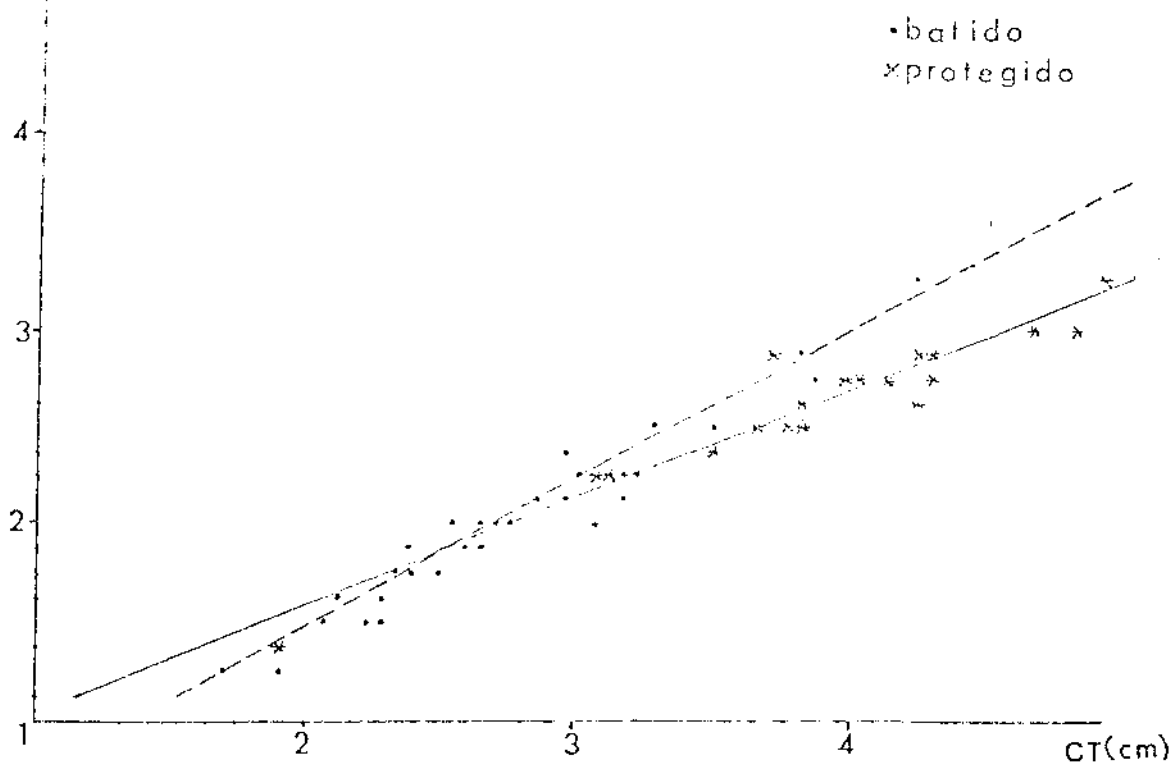


Figura 15 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos de ambientes batidos e protegidos de Saquarema, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 5.

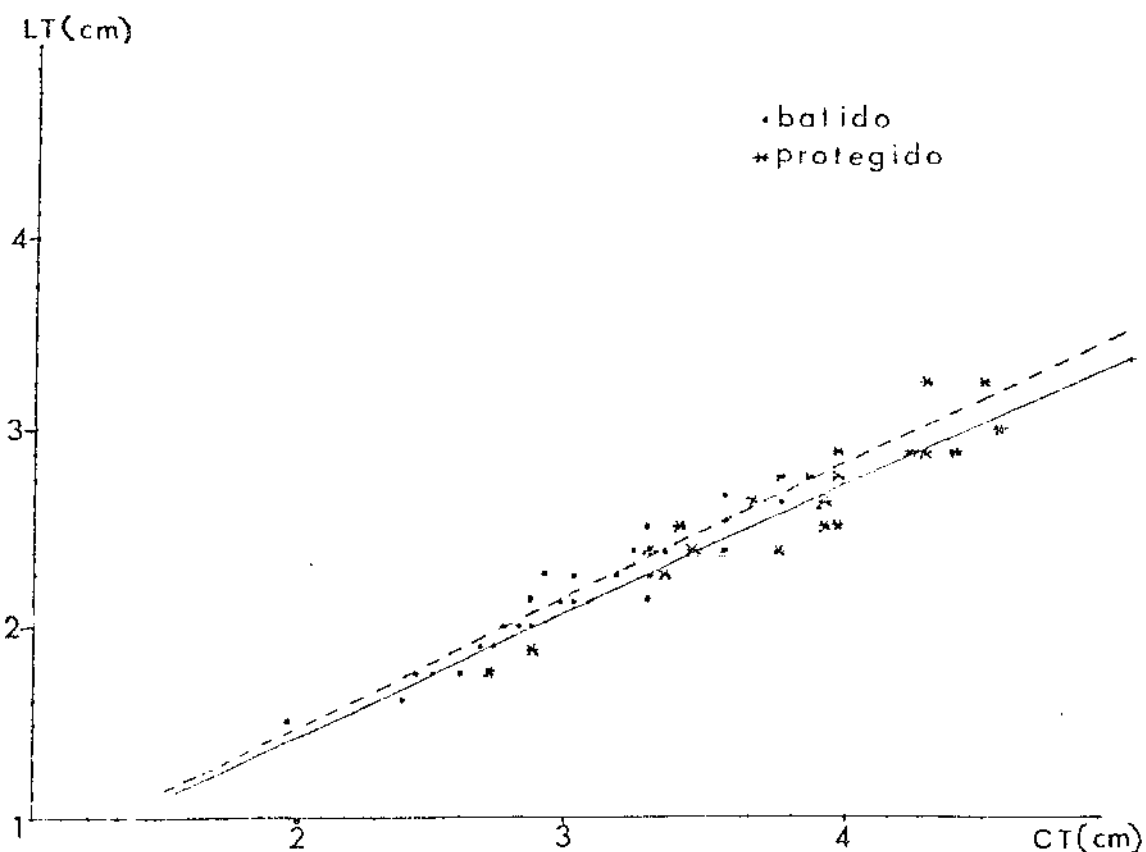


Figura 16 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos de ambientes batidos e protegidos de Ponta Negra, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 5.

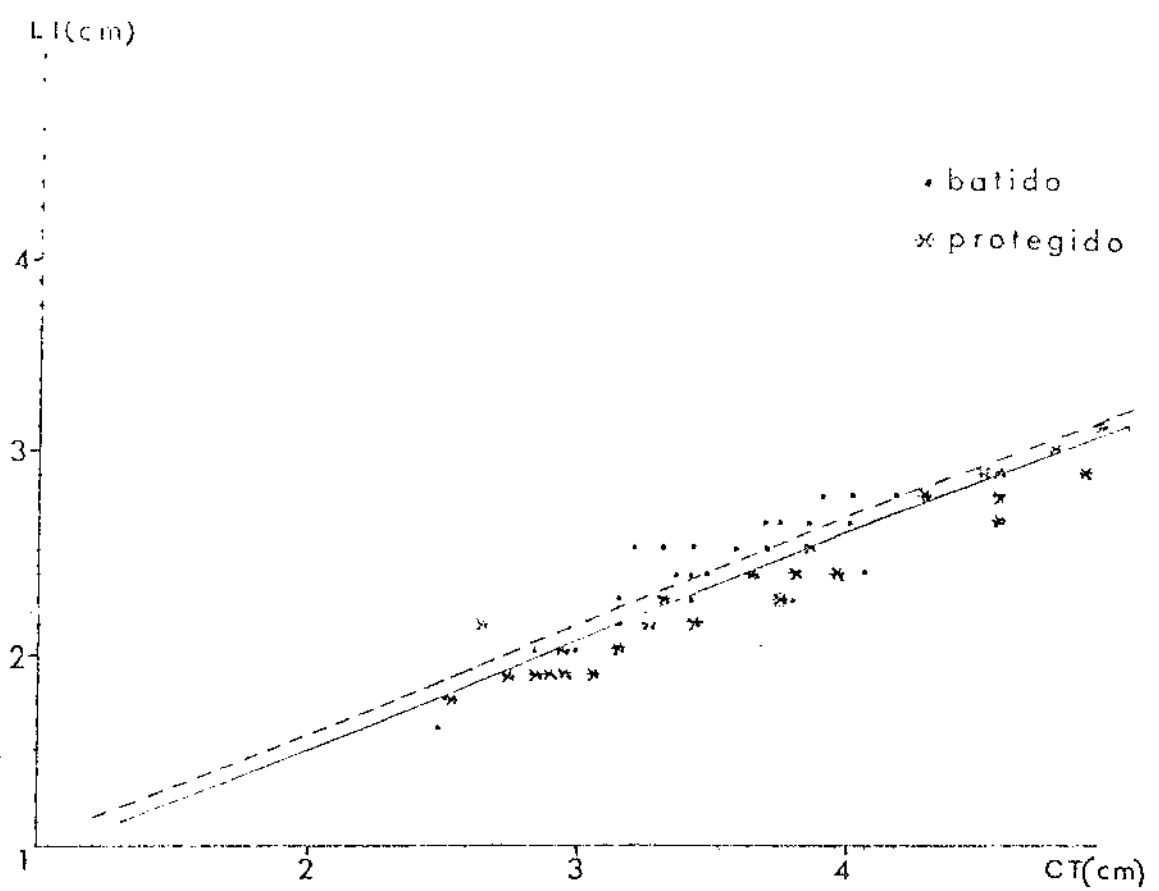


Figura 17 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos de ambientes batidos e protegidos de São Sebastião, SP. Detalhes das retas de regressão na Tabela 5.

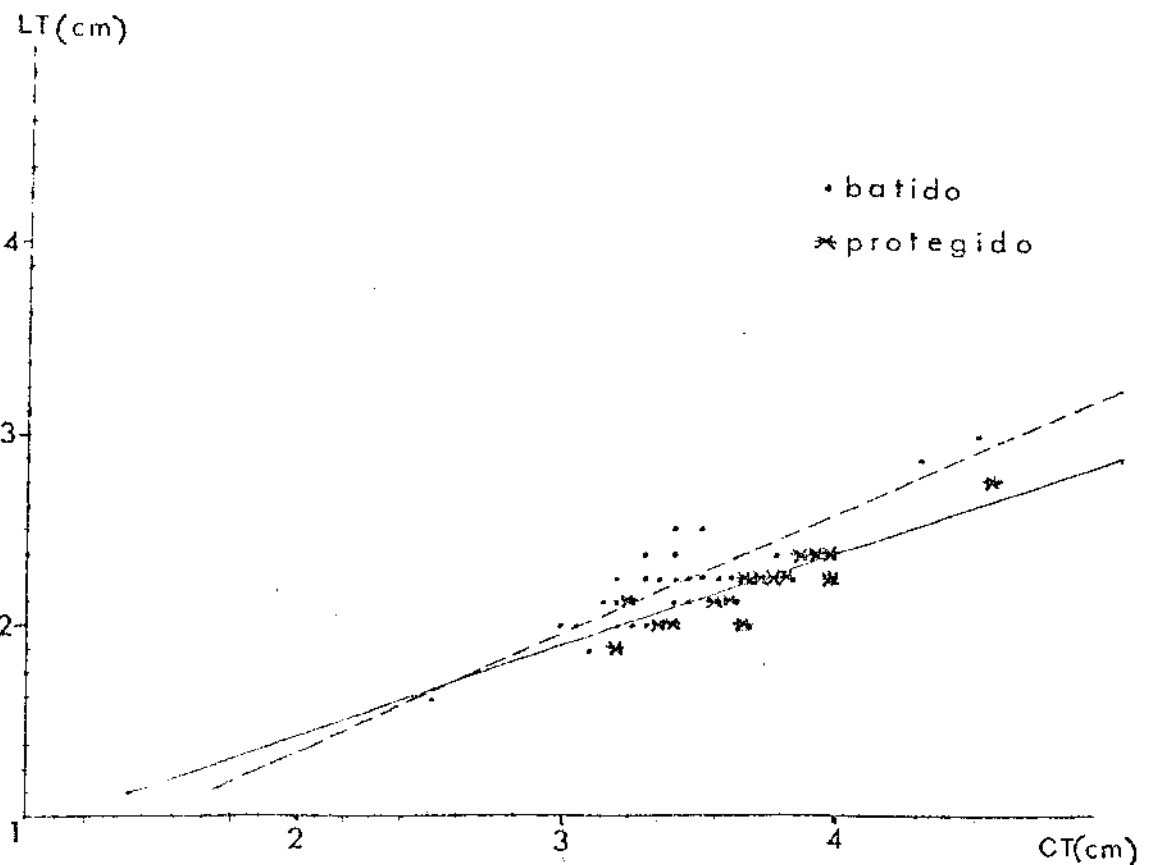


Figura 18 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos de um ambiente batido (Juréia) e um ambiente abrigado (Cananéia), SP. Detalhes das retas de regressão na Tabela 5.

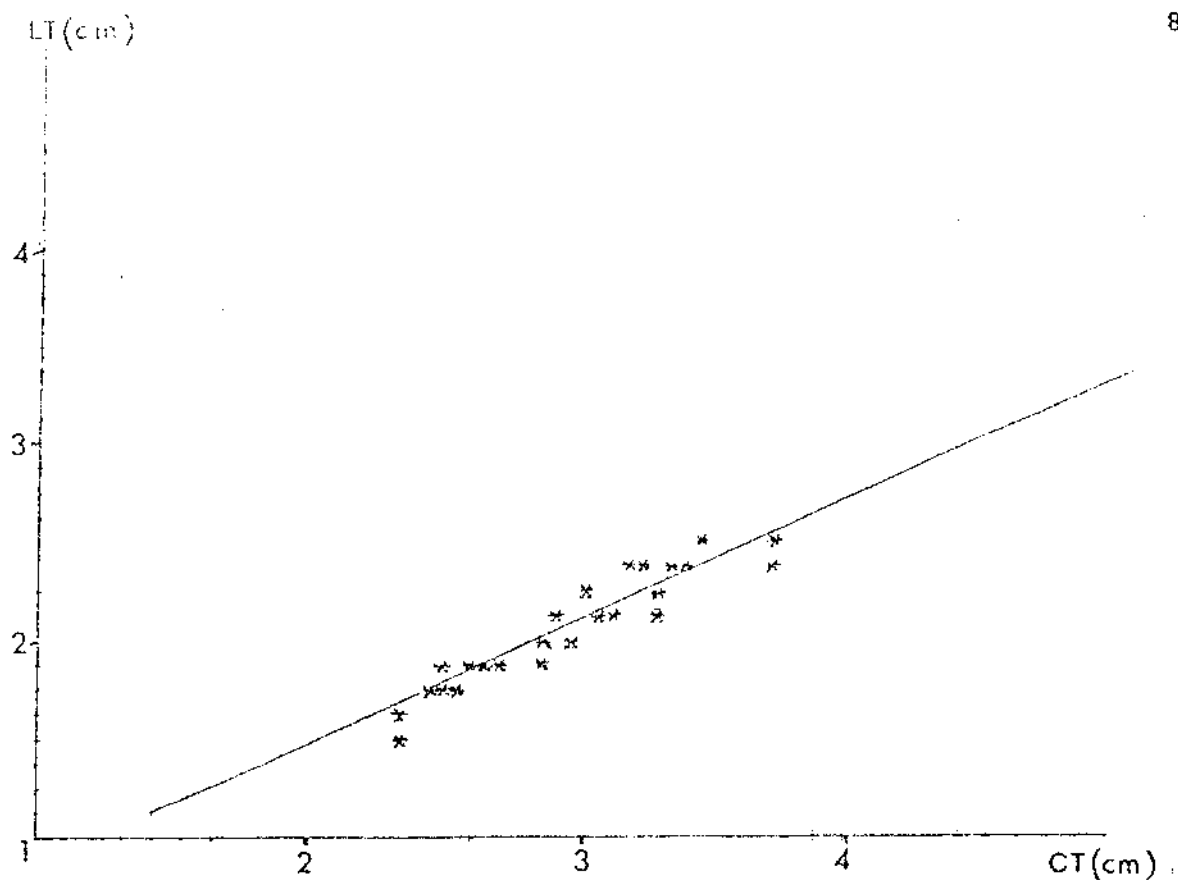


Figura 19 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos de um costão abrigado de Cabo Frio, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 5.

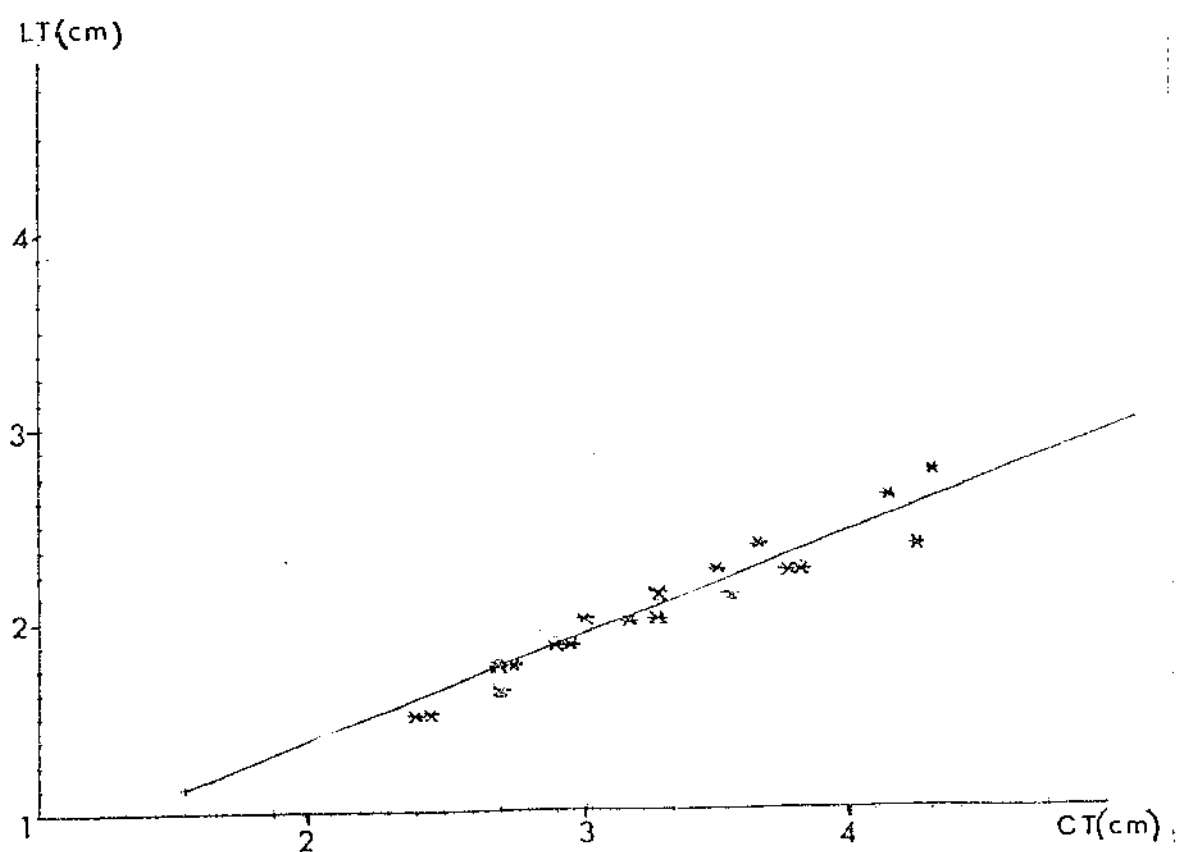


Figura 20 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos de um costão abrigado de Ubatuba, SP. Detalhes das retas de regressão na Tabela 5.

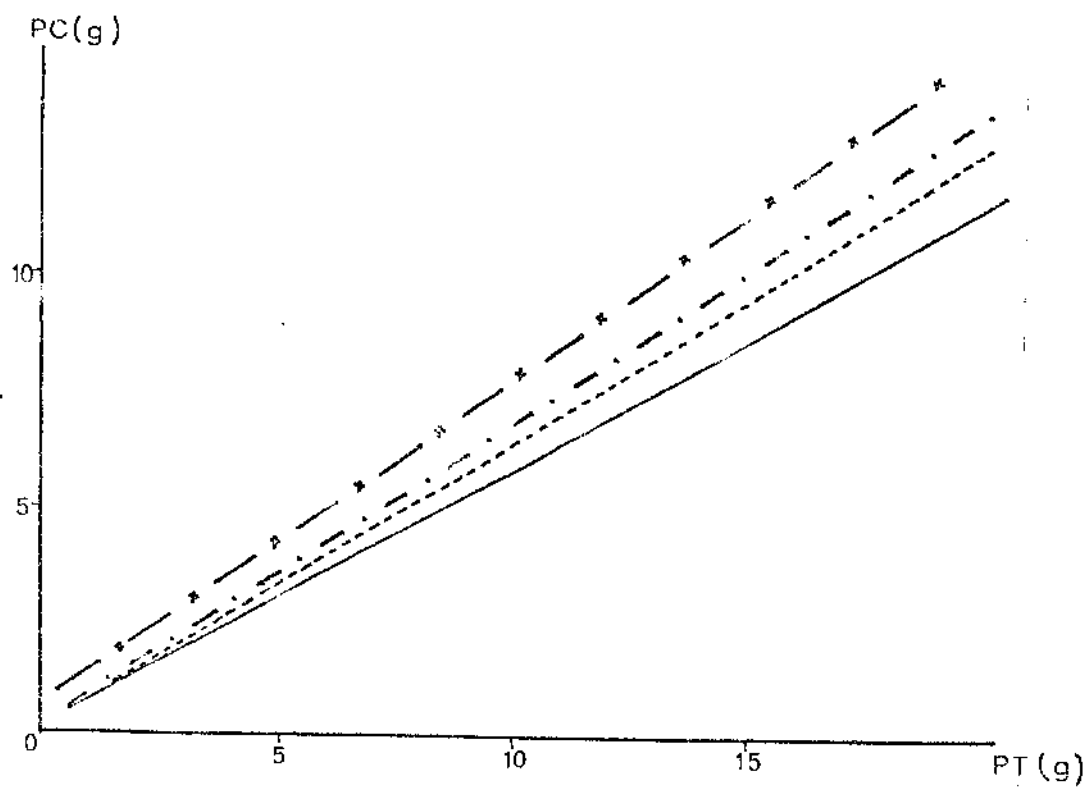


Figura 21 - *Lymnaea stagnalis*. Relação entre o peso da concha (PC) e o peso fresco total (PT) em caramujos de diferentes procedências do litoral dos estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. x - x - = Cananéia (abrigado); + - + - = Ponta Negra (abrigado); - - - - = Saquarema (abrigado); = Ponta Negra e Saquarema (batidos). Detalhes das retas de regressão na Tabela 6.

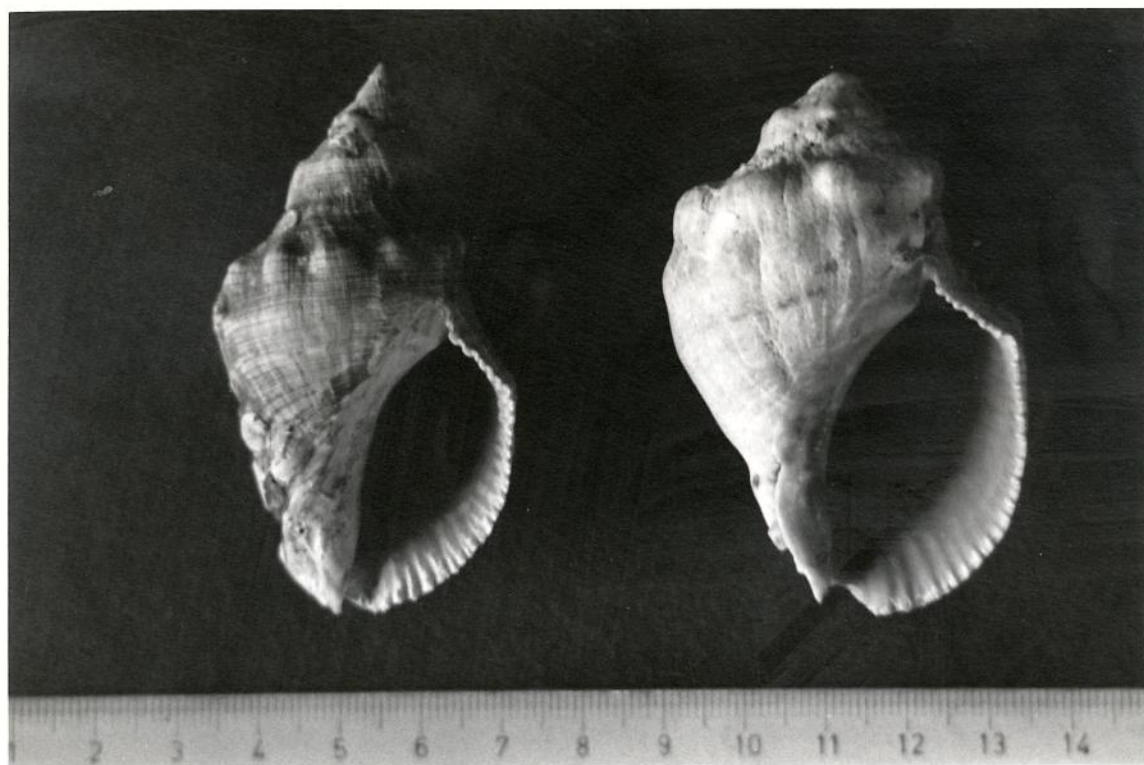


Figura 22 - *Ibaia haemastoma*. Vista ventral de conchas provenientes de dois ambientes sujeitos a hidrodinamismos distintos em Saquarema, RJ. Da esquerda para a direita, gruta protegida e costão batido.



Figura 23 - *Ibaia haemastoma*. Vista dorsal de conchas provenientes de dois ambientes sujeitos a hidrodinamismos distintos em Saquarema, RJ. Da esquerda para a direita, gruta protegida e costão batido.

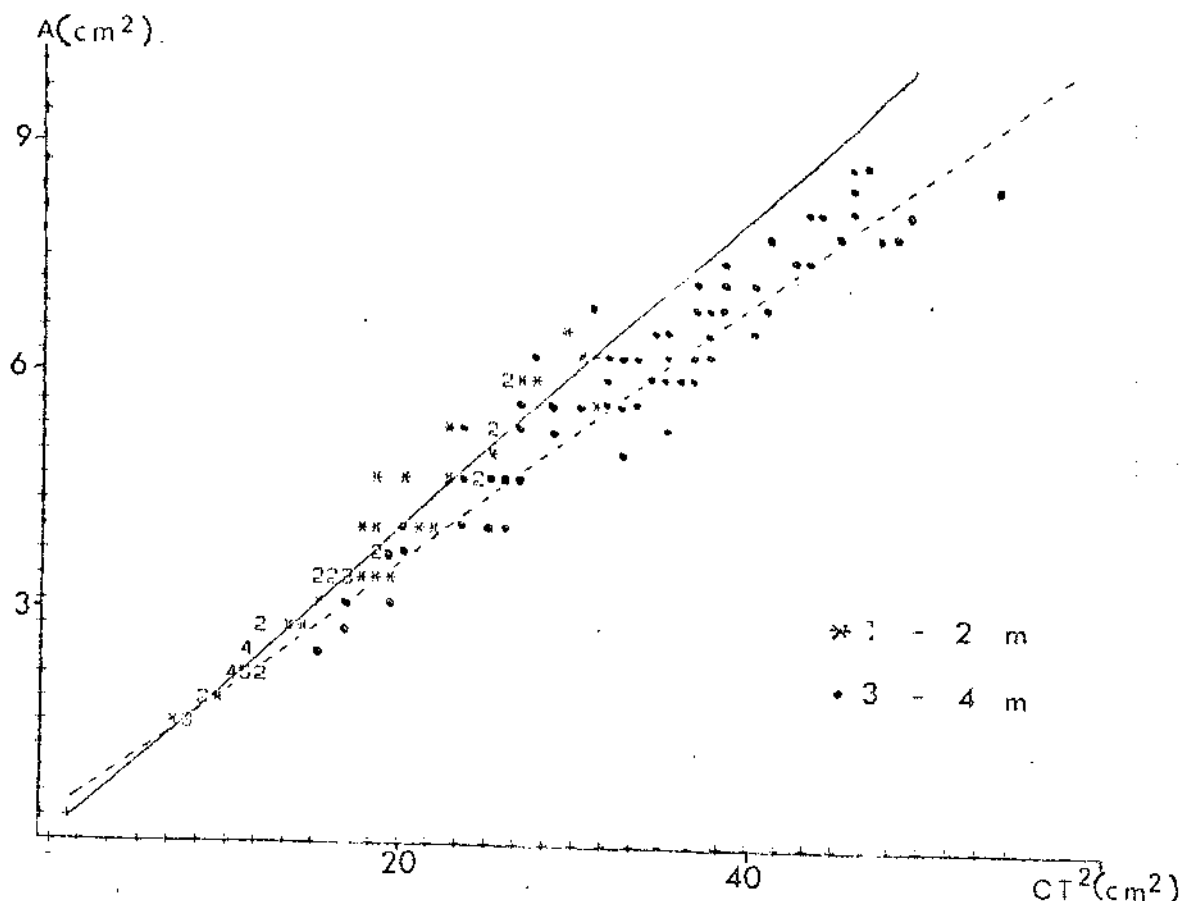


Figura 24 - Relação entre a área de abertura (A) e o quadrado do comprimento total (CT^2) em caramujos provenientes de duas profundidades diferentes em Saquarema, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 9.

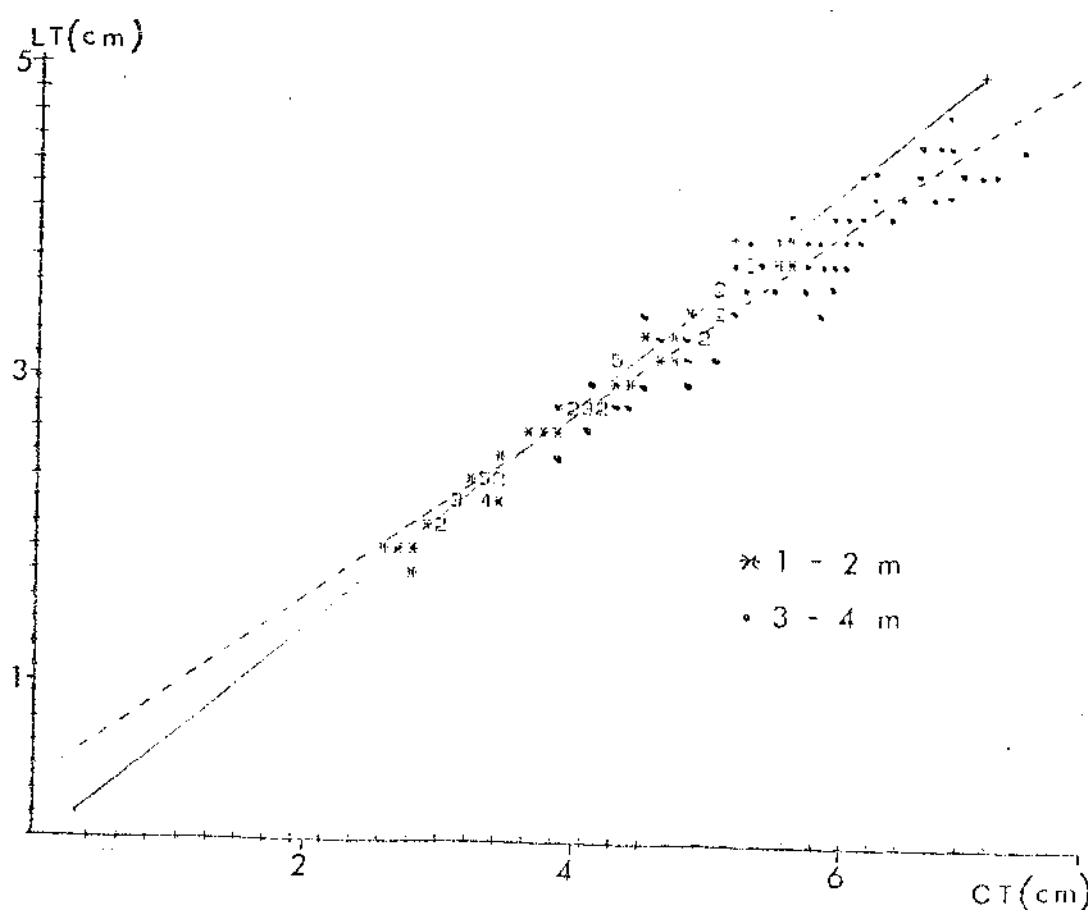


Figura 25 - Relação entre a largura total (LT) e o comprimento total da concha (CT) em caramujos provenientes de duas profundidades diferentes em Saquarema, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 9.

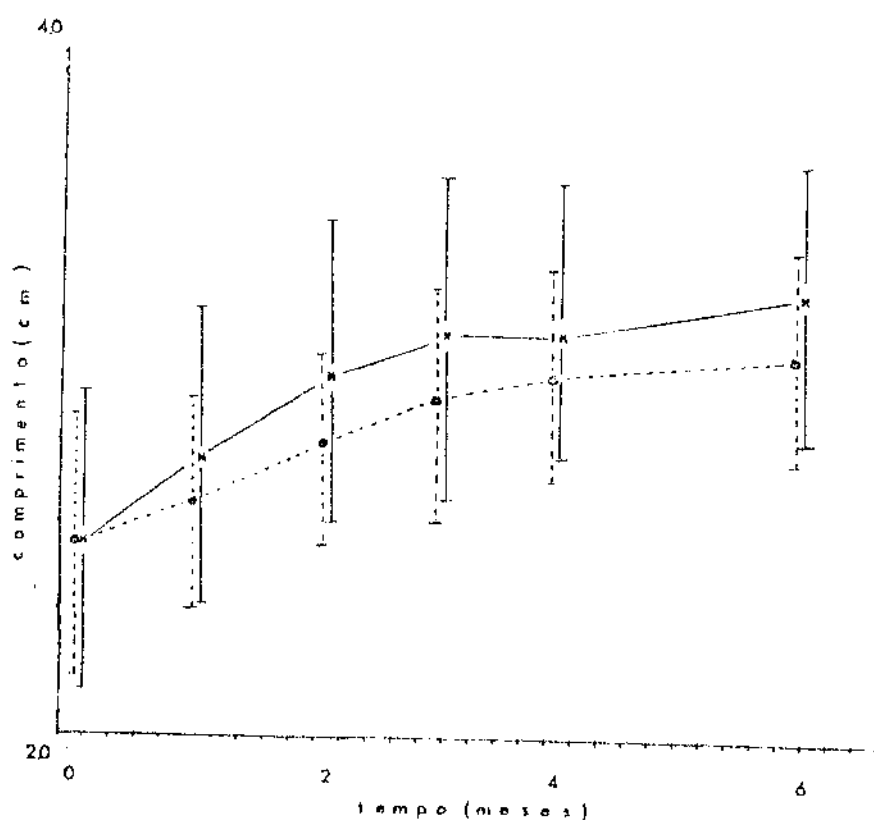


Figura 26 - *Ithais haemastoma*. Taxa absoluta de crescimento em caramujos provenientes de dois tipos de regime ambiental, mantidos em aquários. Os pontos correspondem à média (x = ambiente batido, o = ambiente protegido) e as barras a $\pm$ o desvio padrão.

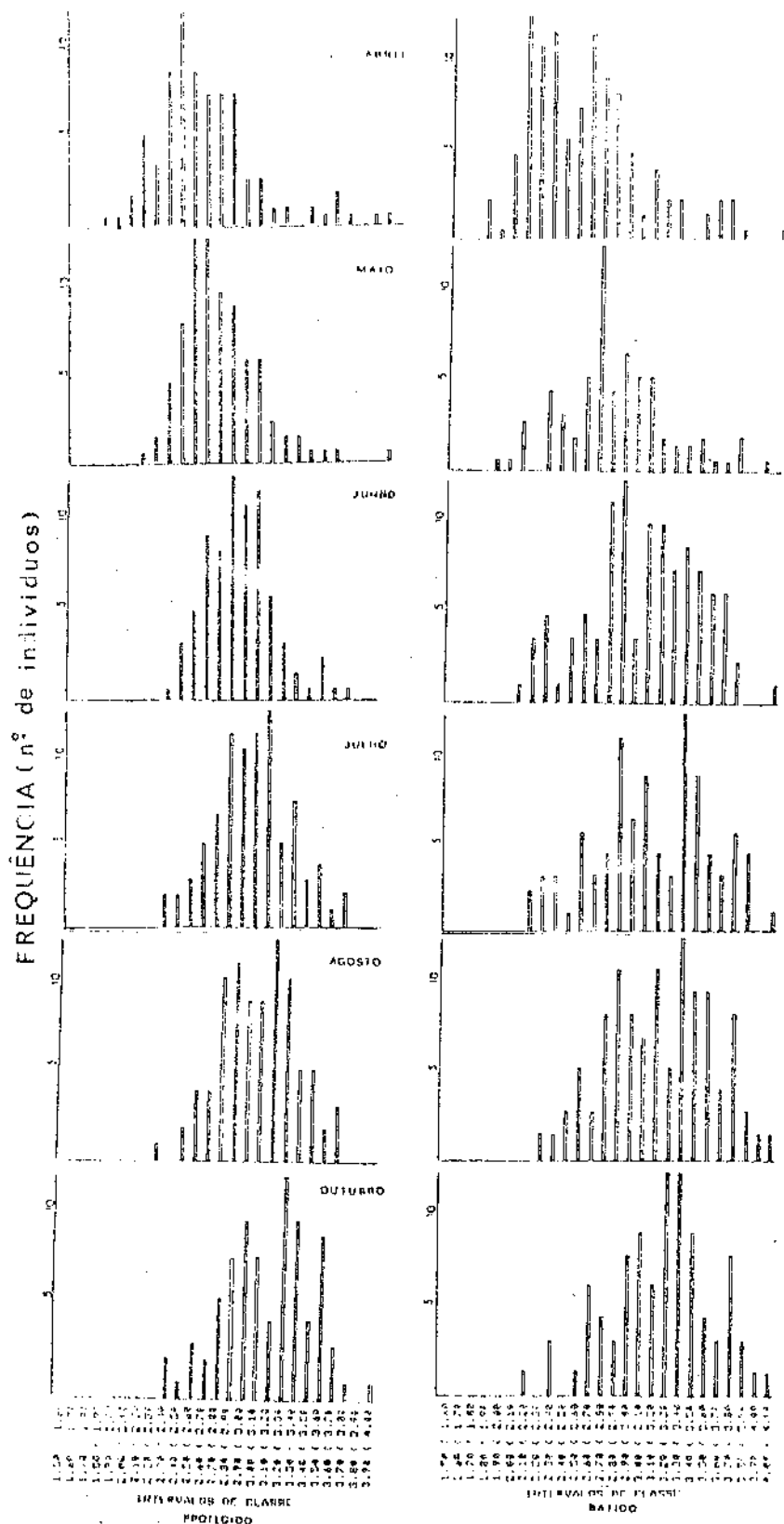


Figura 27 - Thais haemastoma. Distribuições de frequência de classes de tamanho para caramujos de dois tipos de ambiente mantidos em aquário por 6 meses.

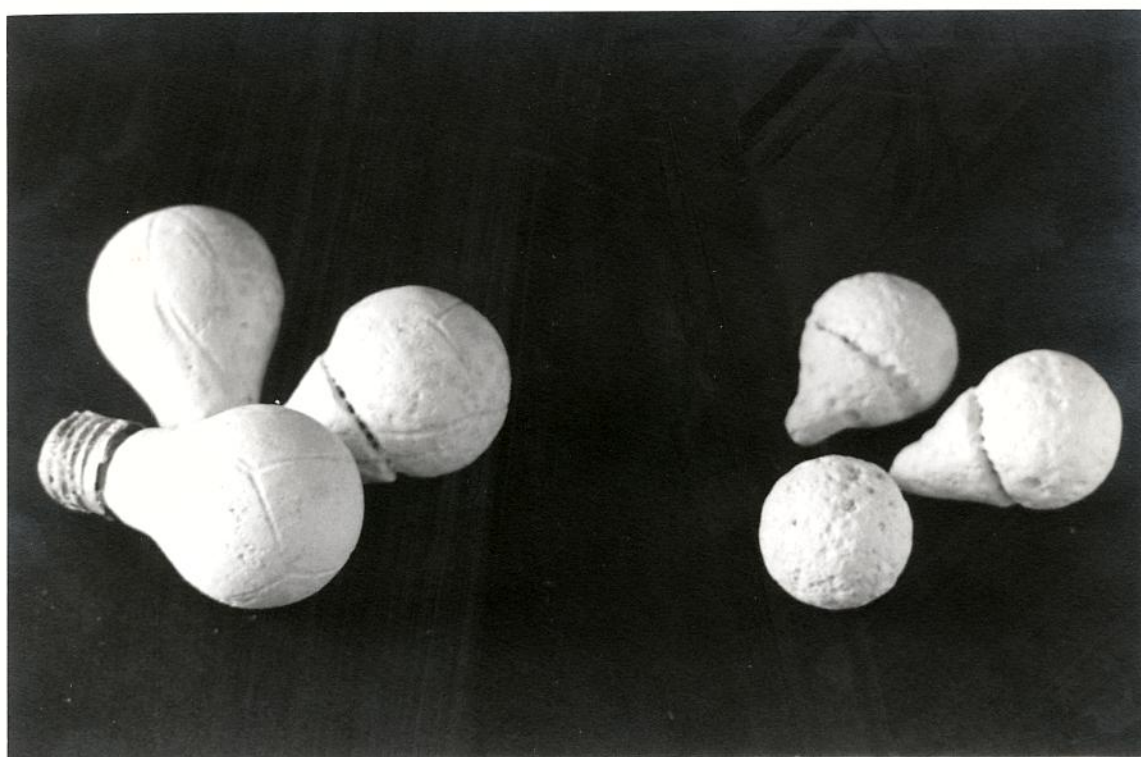


Figura 28 - Esferas de gesso após desgaste sofrido por impacto de ondas durante 8 horas em dois ambientes sujeitos a hidrodinamismos distintos. À esquerda, ambiente protegido e à direita, ambiente batido.

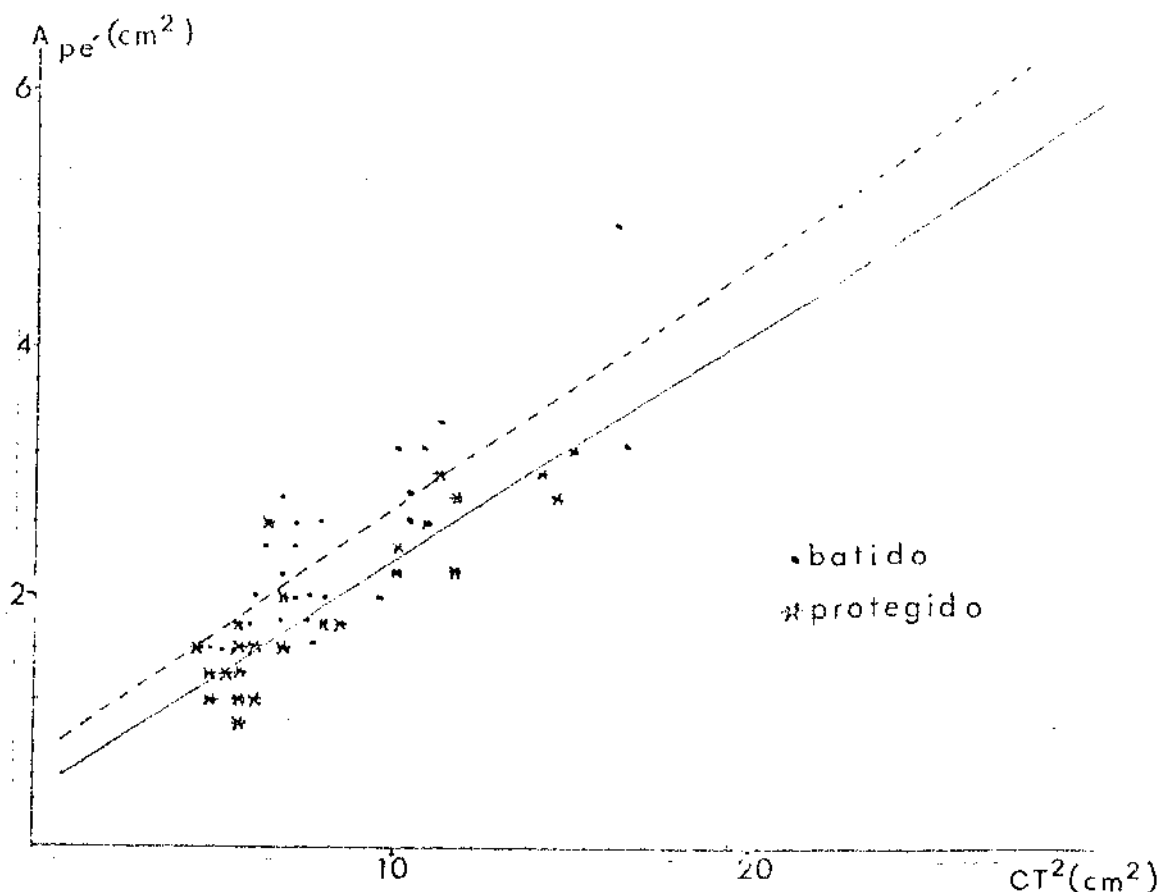


Figura 29 - Ibaia haemastoma. Relação entre a área do cefalopé (A_{pe}) e o quadrado do comprimento total da concha (CT^2) em caramujos provenientes de duas localidades com regimes distintos de impacto de ondas em Saquarema, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 16.

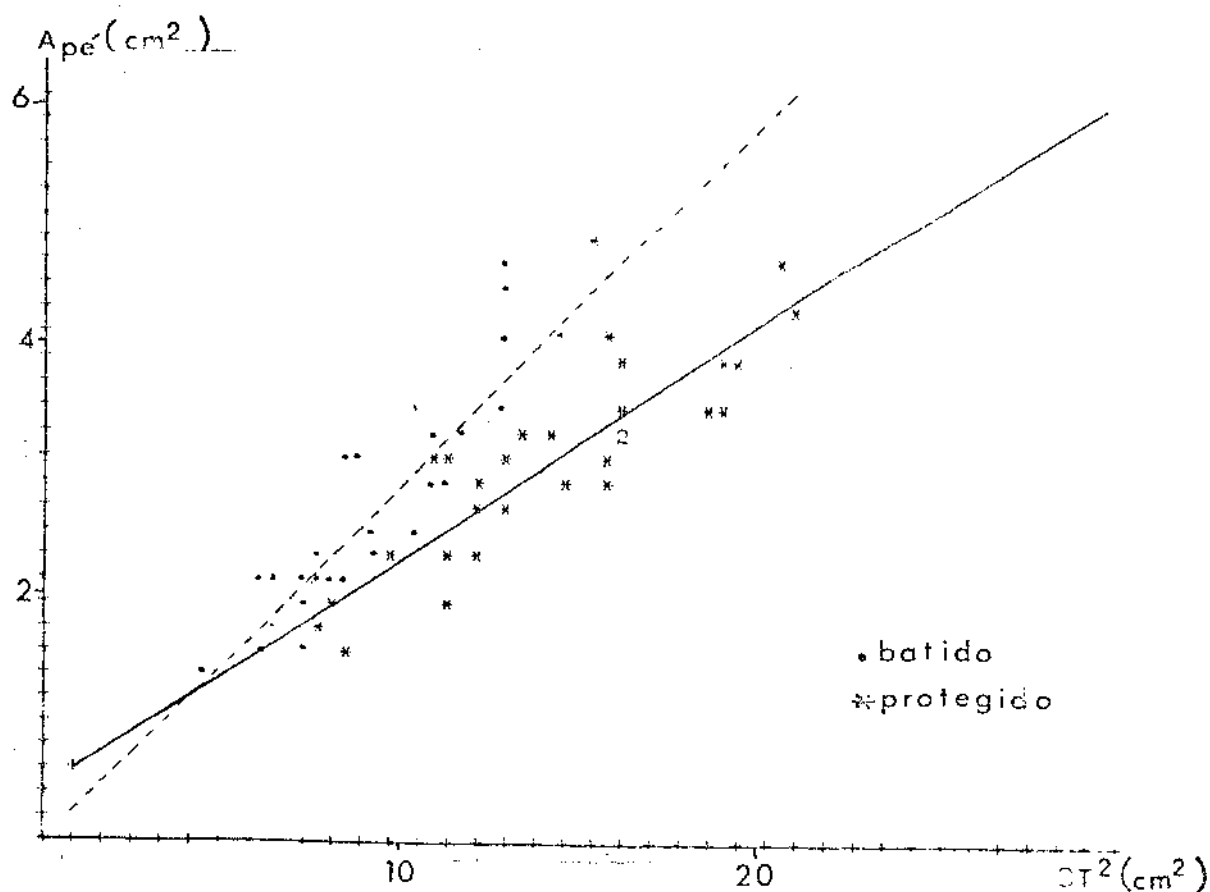


Figura 30 - Ibaia haemastoma. Relação entre a área do cefalopé (A_{pe}) e o quadrado do comprimento total da concha (CT^2) em caramujos provenientes de duas localidades com regimes distintos de impacto de ondas em Ponta Negra, RJ. Detalhes das retas de regressão na Tabela 16.

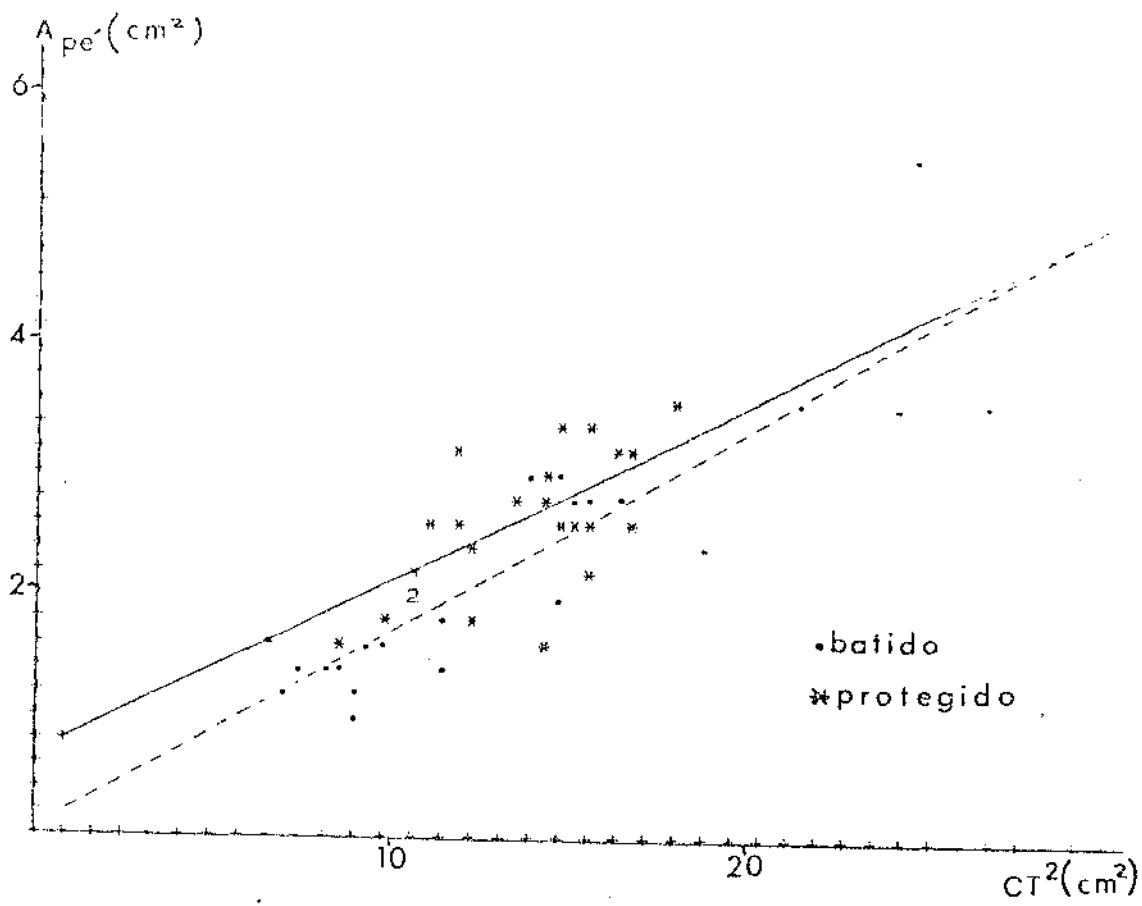


Figura 31 - Thais haemastoma. Relação entre a área do cefalopé (A_{pe}) e o quadrado do comprimento total da concha (CT^2) em caramujos provenientes de duas localidades com regimes distintos de impacto de ondas em São Sebastião, SP. Detalhes das retas de regressão na Tabela 16.

LOCAL	REGIME DE ONDAS	CT (cm)	LT (cm)	CA (cm)	LA (cm)	P (g)
Saquarema	Batido	2,70±0,61*	1,72±0,48*	2,06±0,47*	1,08±0,27	4,9±3,7*
	protegido	3,79±0,97*	2,53±0,59*	2,61±0,56*	1,31±0,30*	11,4±9,0*
Foz de Iguaçu	Batido	2,91±0,44*	2,02±0,32	2,23±0,33	1,21±0,22	4,8±3,8*
	protegido	3,64±0,51*	2,45±0,26	2,62±0,37	1,34±0,22	8,6±4,0*
São Sebastião	Batido	3,51±0,40	2,35±0,26	2,51±0,30	1,27±0,18	9,5±3,3
	protegido	3,82±0,93	2,38±0,56	2,51±0,62	1,25±0,30	11,3±8,6
Juréia	Batido	3,39±0,63	2,26±0,47	2,21±0,48	1,17±0,24	9,3±6,5
Ubatuba	protegido	3,06±0,66	1,86±0,39	2,00±0,41	0,92±0,22	4,8±3,0
Cananéia	protegido	3,57±0,28	2,12±0,17	2,13±0,18	0,98±0,10	7,7±1,8
Cabo Frio	protegido	2,91±0,40	1,97±0,26	1,94±0,26	0,96±0,14	4,6±1,8

Tabela 1 - Itaipu Binacional. Resumo das medidas lineares das conchas e do peso fresco total de caracóis coletados de populações do litoral dos Estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. Cada valor corresponde à média aritmética ± desvio padrão; o número amostral é igual a 30 para todas as localidades; (*) indica diferença significativa ao nível de P < 0,05 entre as médias dos sítios batido e protegido de um determinado local.

LOCAL DE COLETA	REGIME	a	b	r ²
Saquarema 1	batido	-0,03	0,27	0,93
Ponta Negra 1	batido	0,21	0,25	0,87
São Sebastião 1	batido	-0,01	0,23	0,84
Ponta Negra 2	protegido	0,06	0,22	0,84
São Sebastião 2	protegido	0,02	0,19	0,98
Cabo Frio	protegido	0,07	0,19	0,92
Juréia	batido	0,05	0,19	0,83
Itatuba	protegido	0,08	0,17	0,94
Saquarema 2	protegido	0,61	0,17	0,92
Cananéia	protegido	0,07	0,15	0,80

Tabela 2 - Ithais baenastoma. Valores de interseção (a), inclinação da reta (b) e coeficiente de determinação (r²) obtidos da análise de regressão entre a área de abertura (A) e o quadrado do comprimento total (Ct²), de conchas de caramujos provenientes do litoral dos Estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. n = 30 para todas as amostras.

LOCALIDADE	x^2	xy	y^2	SQR	GL
Saquarema 1	355,84	96,40	27,94	1,02	28
Pta do Baleeiro	215,16	49,42	13,55	2,20	28
			SQRp = 4,02	GLp = 56	
regressão comum	5/1,00	145,82	41,49	4,25	58
	$b = 0,26$	$F = 3,46$	$F_{tab} = 4,03$		

Tabela 3 - *Ihais haemastoma*. Análise de covariância dos coeficientes de regressão linear considerando-se as variáveis área de abertura da concha (y) e comprimento total ao quadrado (x) para localidades sujeitas a impacto direto de ondas no litoral dos Estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. SQR = soma dos quadrados dos resíduos; GL = graus de liberdade; b = coeficiente de regressão comum; F = valor de "F" calculado; F_{tab} = valor de "F" tabelado.

LOCALIDADE	x^2	xy	y^2	SQR	GL
Saquarema 2	1561,97	262,09	47,57	3,59	28
Pta do Araçá	1643,24	311,79	60,59	1,43	28
Ubatuba	451,34	76,14	13,77	0,93	28
Cananéia	130,84	18,93	3,41	0,67	28
			SQRp = 6,62	GLp = 112	
regressão comum	3787,39	768,95	125,34	7,20	114
	$b = 0,18$	$F = 3,27$	$F_{tab} = 3,93$		

Tabela 4 - *Ihais haemastoma*. Análise de covariância dos coeficientes de regressão linear considerando-se as variáveis área de abertura da concha (y) e comprimento total ao quadrado (x) para localidades abrigadas do impacto direto de ondas no litoral dos Estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. SQR = soma dos quadrados dos resíduos; GL = graus de liberdade; b = coeficiente de regressão comum; F = valor de "F" calculado; F_{tab} = valor de "F" tabelado.

LOCAL DE COLETA	REGIME	a	b	r ²
Saquarema 1	batido	-0,15	0,77	0,96
Pta Negra 1	batido	-0,02	0,70	0,94
Pta Negra 2	protegido	-0,04	0,68	0,90
Juréia	batido	-0,04	0,67	0,90
Cabo Frio	protegido	0,12	0,64	0,92
Saquarema 2	protegido	0,25	0,60	0,96
Ubatuba	protegido	0,07	0,59	0,96
Pta do Baleeiro	batido	0,14	0,59	0,94
Pta do Aracá	protegido	0,37	0,56	0,77
Cananéia	protegido	0,30	0,51	0,71

Tabela 5 - Ilhas basmastoema. Valores das constantes de regressão para a relação entre a largura total (LI) e o comprimento total (CT) de conchas de costões no litoral dos Estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. $LI = a + b CT$; r^2 = coeficiente de determinação; n = 30 para todas as amostras.

		tests. de LC e PM (g) p/:							
LOCAL DE COLETA	REGIME	a	b	r ²	1 PT = 3 g	1 PT = 6 g	1 PT = 9 g	1 PT = 12 g	1 PT = 15 g
Cananéia	protegido	0,61	0,76	0,91	1 2,9	3,1	1 5,2	0,8	
Ponta Negra 2	protegido	0,67	0,72	0,96	1 1,5	1,5	1 3,7	2,3	
Cabo Frio	protegido	-0,16	0,70	0,97	1 1,9	1,1	1 4,0	2,0	
Saquarema 2	protegido	0,03	0,67	0,99	1 2,0	1,0	1 4,0	2,0	
Ponta Negra 1	batido	-0,25	0,63	0,96	1 1,6	1,4	1 3,5	2,5	
Saquarema 1	batido	0,03	0,60	0,81	1 1,8	1,2	1 3,6	2,4	

Tabela 6 - Thais haemastoma. Regressões descrevendo a relação entre o peso da concha (PC) e o peso fresco total (PT) em populações de diferentes locais. PC = a + b PT; r² = coeficiente de determinação; PM = peso da massa corporal do caramujo; n = 30 para todas as amostras.

		local batido			local protegido			
ORD.	ABSC.	a	b	r ²	a	b	r ²	t
LI	LI	-0,15	0,77	0,96	0,25	0,60	0,96	4,07 **
CA	CI	0,06	0,74	0,94	0,50	0,56	0,93	3,80 **
LA	LI	-0,07	0,42	0,92	0,22	0,29	0,90	4,56 **
LA	LI	0,01	0,56	0,96	0,07	0,49	0,96	2,37 *

Tabela 7 - Ilhas basmatoma. Medidas lineares de conchas de dois ambientes de Saquarema, RJ. ORD = ordenada; ABSC = abscissa; a = interseção; b = inclinação; r² = coeficiente de determinação; ** = diferença significativa ao nível de P<0,01; * = diferença significativa ao nível de P<0,05.

LUGAL	PROFUNDIDADE	n	LT(cm)	LI(cm)	CA(cm)	LA(cm)
Saquarema	1-2 m	60	3,86+0,85	2,74+0,64	2,58+0,57	1,46+0,33
Itaúna	3-4 m	85	5,48+0,87	3,72+0,57	3,43+0,51	1,92+0,32
TESTE "t"			11,17 **	9,63 **	9,34 **	8,38 **

Tabela 8 - lbaia haemastoma. Medidas lineares das conchas de caramujos coletados de populações a diferentes profundidades no costão rochoso de Saquarema, RJ. LT= comprimento total da concha; LI= largura total da concha; CA= comprimento da abertura da concha; LA= largura da abertura da concha. Cada medida corresponde à média aritmética ± desvio padrão; n= número de indivíduos da amostra; ** = P<0,01.

		(1 - 2 m)			(3 - 4 m)			t
ORD.	ABSC.	a	b	r ²	a	b	r ²	
LT	CT	0.14	0.75	0.98	0.25	0.63	0.92	4.14 **
CA	CT	0.02	0.66	0.96	0.31	0.57	0.94	3.75 **
LA	CT	0.01	0.38	0.96	0.04	0.34	0.86	2.00 *
LA	LT	0.09	0.50	0.96	-0.09	0.54	0.94	-2.00 *
CT2	A	0.03	0.21	0.96	0.48	0.17	0.92	4.00 **

Tabela 9 - Ihais bacnasiloma. Comparação de pares de medidas lineares de conchas ao longo de um gradiente de profundidades em Saquarema, RJ. ORD= ordenada; ABSC= abscissa; a= intersecção; b= declividade; r²= coe- ficiente de determinação; **= diferença significativa ao nível de P<0,01; *= diferença significativa ao nível de P<0,05.

DATA	DURAÇÃO	Nº DE CARAMUJOS RECUPERADOS		χ^2
		CONTROLE	TRANSFERIDOS	
mar/87	15 dias	26 (50)	11 (50)	6,08 **
abr/87	15 dias	10 (50)	03 (50)	3,77 *
jun/87	30 dias	15 (50)	05 (50)	5,00 **
TOTAIS		51	19	14,63 **

Tabela 10 - Thais haemastoma. Número de caramujos marcados recapturados em um local sujeito a forte batimento de ondas em Saquarema, RJ. χ^2 = valor de quiquadrado; * = $P < 0,10$; ** = $P < 0,05$.

DATA	DURAÇÃO	Nº DE CARAMUJOS RECUPERADOS		χ^2
		CONTROLE	TRANSFERIDOS	
mar/87	15 dias	06 (50)	01 (50)	3,57 *
abr/87	15 dias	08 (50)	04 (50)	1,33 NS
jun/87	30 dias	09 (50)	05 (50)	1,14 NS
TOTAIS		23	10	5,12 **

Tabela 11 - Thais haemastoma. Número de caramujos marcados recapturados em uma gruta protegida do impacto das ondas em Saquarema, RJ. χ^2 = valor de quiquadrado; * = $P < 0,10$; ** = $P < 0,05$.

DATA	T	V	Nº CARAMUJOS		Nº CARAMUJOS		X2
	(min)	(m/s)	INICIAL		PERSISTENTES		
			B	P	B	P	
26/2/88	5	0,75	20	20	16	07	3,52 *
03/3/88	5	2,00	20	20	11	03	4,57 **
TOTAIS			40	40	27	10	7,81 **

Tabela 12 - *Thais haemastoma*. Número de caramujos aderidos a placas de vidro após imersão em corrente de água do mar na Lagoa de Saquarema, RJ. T= período de imersão; V= velocidade da corrente; B= caramujos provenientes do local batido; P= caramujos provenientes da gruta protegida; X2 = valor de qui-quadrado; *= $P < 0,10$; **= $P < 0,05$.

REGIME	PERIODO DE MANUTENÇÃO	CT (cm)	LT (cm)	PESO (g)
protegido	início	2,53±0,40	1,80±0,28	3,7±2,1
batido		2,53±0,46	1,83±0,33	3,3±1,8
protegido	1 mês	2,64±0,32	1,83±0,22	3,9±1,6
batido		2,78±0,44	1,95±0,32	4,7±2,6
protegido	2 meses	2,82±0,30	1,91±0,20	4,6±1,7
batido		3,03±0,47	2,09±0,33	5,8±2,8
protegido	3 meses	2,94±0,33	1,99±0,22	5,2±1,8
batido		3,13±0,48	2,16±0,32	6,1±2,7
protegido	4 meses	3,03±0,32	2,05±0,21	5,4±1,7
batido		3,19±0,44	2,21±0,29	6,4±2,4
protegido	6 meses	3,12±0,35	2,12±0,22	-----
batido		3,26±0,43	2,25±0,28	-----

Tabela 13 - Ihaia haemastoma. Médias de comprimento (CT), largura da concha (LT) e peso fresco total (P) de caramujos de Saquarema, RJ, mantidos em aquários. Cada medida = $\bar{x} \pm S.$

REGIME	n	PERIODO DE MANUTENÇÃO	a	b	r ²	t
protegido	132	início	0,13	0,20	0,94	2,63 **
batido	132		0,19	0,23	0,94	
protegido	106	1 mês	0,10	0,20	0,86	1,73 *
batido	98		0,11	0,22	0,92	
protegido	94	2 meses	0,14	0,19	0,85	0,82 NS
batido	91		0,19	0,20	0,92	
protegido	91	3 meses	0,17	0,18	0,86	1,90 *
batido	90		0,14	0,20	0,92	
protegido	87	4 meses	0,25	0,17	0,85	1,09 NS
batido	85		0,31	0,18	0,88	
protegido	77	6 meses	0,24	0,17	0,86	0,62 NS
batido	66		0,26	0,18	0,85	

Tabela 14 - *Thais haemastoma*. Valores das constantes de regressão da relação $A \times CT2$, coeficiente de determinação e teste "t" para diferença entre os coeficientes de regressão linear (b), de caramujos provenientes de locais batido e protegido, mantidos em aquários. $A = a + b \cdot CT2$, onde A= área de abertura da concha e CT2= comprimento total ao quadrado; (**) = $P < 0,05$, (*) = $P < 0,10$ e NS= diferença não significativa; n= número de indivíduos medidos.

LOCAL	PESO INICIAL (g)	PESO FINAL (g)	PERDA DE PESO (%)	PERDA MÉDIA (%)
Batido	195	75	61,54	64,96
	195	60	69,23	
	195	70	64,10	
Protegido	180	135	25,00	20,91
	185	140	24,32	
	185	160	13,51	
Fundo	150	130	13,33	8,33
	205	190	7,32	
	185	175	5,41	

Tabela 15 - Saquarema, RJ. Medidas da perda de peso em moldes de gesso, em 3 ambientes de costão rochoso.

CTE	PONTA NEGRA		SAQUAREMA		SÃO SEBASTIÃO	
	batido	protegido	batido	protegido	batido	protegido
a	-0.07	0.42	0.61	0.36	-0.03	0.50
b	0.30	0.19	0.20	0.18	0.16	0.14
r ²	0.81	0.71	0.69	0.79	0.82	0.47

Tabela 16 - Thais haemastoma. Valores das constantes de regressão para a relação entre a área do cefalopé (Apé) e o comprimento total ao quadrado (CT2), em caramujos provenientes de sítios batidos e protegidos das ondas no litoral dos Estados do Rio de Janeiro e de São Paulo. Apé = a + b CT2; r² = coeficiente de determinação.

QUADRADO	AMBIENTE	
	PROTEGIDO	BATIDO
01	04	06
02	---	14
03	02	07
04	03	09
05	02	06
06	02	05
07	01	04
08	04	07
09	03	05
10	03	09
TOTAL	24	72

Tabela 17 - Ilhaia kaennatoma. Densidade de caramujos/100 cm² em dois ambientes com hidrodinamismo distinto em Saquarema, RJ.

% DE COBERTURA										
QUADRADO	P. perna		Balanus sp		P. lapidosa		Sargassum sp		rocha	
	B	P	B	P	B	P	B	P	B	P
01	60	--	20	--	--	100	--	--	20	--
02	80	--	--	--	--	--	--	30	20	70
03	40	--	10	--	--	50	--	30	50	20
04	100	10	--	--	--	--	--	90	--	--
05	90	--	--	20	--	60	--	--	10	20
06	60	--	30	10	--	--	--	80	10	10
07	80	--	--	--	--	--	--	90	20	10
08	90	--	--	10	--	50	--	20	10	20
09	--	--	--	20	60	60	--	--	40	20
10	20	--	10	--	40	80	--	--	30	20

Tabela 18 - Saquarema, RJ. Porcentagens de cobertura de organismos bentônicos e do substrato rochoso em dois ambientes - batido (B) e protegido (P), amostradas em quadrados de 100 cm².

SIRI	COMPRIMENTO (cm)	Nº CARAMUJOS CONSUMIDOS	Nº CONCHAS QUEBRADAS
♂	8,50	01	01
♀	9,20	03	01
♂	8,80	--	--
♂	11,80	03	01
♀	10,60	05	02

Tabela 19 - Consumo de *Thais haemastoma* por *Callinectes* sp em aquário.