

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



ANDRÉ MURTINHO RIBEIRO CHAVES

ENTRE O SECO E O MOLHADO, DO COSTÃO AO MANGUEZAL: DISTRIBUIÇÃO DE GASTRÓPODES DA FAMÍLIA LITTORINIDAE EM GRADIENTES VERTICAL E HORIZONTAL NO LITORAL DO ESTADO DE SÃO PAULO.

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) André Murquinho Ribeiro Chaves e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do título de mestre em Ecologia.

ORIENTADORA: Dra. CLÁUDIA ALVES DE MAGALHÃES

CO-ORIENTADOR: Dr. LUIZ FRANCISCO LEMBO DUARTE

CAMPINAS, 2002

200310933

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIDADE	BC
Nº CHAMADA	TI UNICAMP C 398e
V	EX
TOMBO BC/	53034
PROC.	IC-124103
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	08/04/03
Nº CPD	

CM00181018-7

313 10 237625

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

C398e

Chaves, André Murtinho Ribeiro

Entre o seco e o molhado, do costão ao manguezal: distribuição de gastrópodes da família Littorinidae em gradientes vertical e horizontal no litoral do Estado de São Paulo/

André Murtinho Ribeiro Chaves. --

Campinas, SP:[s.n.], 2002

Orientadora: Cláudia Alves de Magalhães

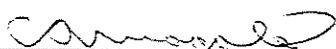
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.

Instituto de Biologia

1.Littorinidae. 2.Gastropode. 3.Manguezais. I. Magalhães, Cláudia Alves de. II.Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

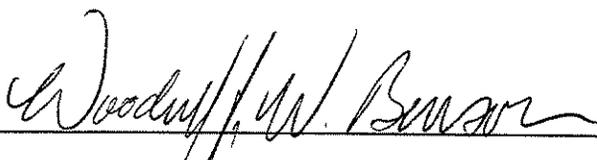
Data da Defesa: 28 de novembro de 2002

Banca Examinadora:



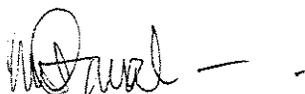
Profa. Dra. Cláudia Alves de Magalhães (Orientadora)

Profa. Assistente Doutor, Departamento de Zoologia, IB, UNICAMP



Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

Prof. Associado, Departamento de Zoologia, IB, UNICAMP



Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka

Prof. Assistente Doutor, Departamento de Biologia, CCBS, UFMS

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto (Suplente)

Prof. Associado, Departamento de Biologia, CCBS, UFMS

" A humanidade é parte de um vasto universo em evolução. A Terra, nosso lar, está viva como uma comunidade de vida única. As forças da natureza fazem da existência uma aventura exigente e incerta, mas a Terra providenciou as condições essenciais para a evolução da vida. A capacidade de recuperação da comunidade da vida e o bem-estar da humanidade dependem da preservação de uma biosfera saudável com todos seus sistemas ecológicos, uma rica variedade de plantas e animais, solos férteis, águas puras e ar limpo. O meio ambiente global com seus recursos finitos é uma preocupação comum de todas as pessoas. A proteção da vitalidade, diversidade e beleza da Terra é um dever sagrado."

trecho da **Carta da Terra**, aprovada em 14 de março de 2000

"... nós somos o sol e dentro de nós também tem (um pedaço) do sol. Tudo tem um solzinho, que é a mesma coisa que aquele sol grande..."

são Sebastião, durante um belo pôr do sol

" ... o conhecimento científico é gerado não por cientistas com habilidades extraordinárias, mas pelas atividades cooperativas de pessoas que cultivaram a independência de julgamento e a liberdade de pensamento..."

por incrível que pareça, **Francis Bacon**

AGRADECIMENTOS

Esta é uma parte informal, mas essencial deste trabalho. Vou tentar agradecer a todos que remotamente ou recentemente me ajudaram a ser ecólogo, biólogo, professor, mas antes de tudo uma pessoa preocupada em entender o mundo e as pessoas.

A minha mãe, morena Rosa, por tudo que ela lutou (e que talvez ela pense que eu não saiba desta luta) para que seus filhos olhassem o mundo de um forma mais humana, menos material. E por ter sempre me estimulado nas minhas decisões mais difíceis. Saudades de sua companhia...

Ao meu pai, pelo estímulo em compreender o mundo, de sempre querer mostrar como a coisas funcionam, mas principalmente por ter me ensinado o valor do trabalho. E por ter me dado a liberdade de escolha que fiz para minha vida.

Ao meus irmãos Arnaldo, Joanna e Felipe.

À Cláudia, minha orientadora e mãe ecológica, pelo companheirismo em toda a minha formação desde a graduação e por ter respeitado e estimulado o meu interesse por outras coisas que não a pesquisa com caramujos marinhos. Só nós sabemos o que passamos nestes últimos seis anos por pensarmos e agirmos desta forma.

Ao Luiz Duarte, meu coorientador e pai ecológico, por ter segurado a minha barra e a da Cláudia várias vezes, do começo ao fim do mestrado, além de ter estimulado a realizar mais uma coleta de dados quando eu já achava que estava acabando (há um ano atrás). Esta decisão nossa foi essencial para o bom desfecho do trabalho.

Ao Benson, pelo rigor e cuidado na minha pré-banca, além de ser um dos maiores responsáveis por trazer e enriquecer a Ecologia Evolutiva no Brasil. Uma pessoa que merece todo o respeito de qualquer pessoa que passou por este curso de Ecologia.

Ao Marcel, pelo rigor e rapidez na minha pré-banca, além de ter sido o meu primeiro orientador de campo, com quem aprendi bastante. Saudades da casa da Lagoinha...

Aos meus irmãos, amigos, colegas companheiros e companheiras que conheci na Unicamp, e com quem aprendi muito e de quem tanto gosto: Geórgio, Cabelo e Fernanda (e por extensão a Iara), Ana Carolina e Zé Vicente (e por extensão a Iara), Maíra..., Alex e Márcia, Daniel, Marcos, Júlio, José Carlos, Arthur, Tiago, Mayra, Marcel e Andréa (e o Augusto), Giuliano e Daniela, Marcinha Hi Hi Hi, Flavinha, Érica, Flávia Fuchs e Andrés, Horácio, Sônia, Flávio, Véio (Estevão), Tiago Quental, Duda, Adriana, Wakana, Pedro e Coraci (e Violeta), Michele, Silvinha, Helena, Giovana, Dani (baby-bio), Sebastião, Sandro, Nury (e todo o pessoal do Afim), Alik, Allan, Digão, Rossano (e a todo Movimento Coletivo Neurônios em Ação), Daphne, Patrícia, Januária e Maringá (e a todo mundo que participou do Virver), ao Zé Renato, Grupo do Santo e Lara Machado (pelo trabalho com expressão corporal), Anali, Gabriel, Tomizawa, André, Cíntia, Érika, Priscila,

Poti, Júlia (e a todo mundo que participou, participa e participará do CAB e do Movimento Estudantil da Unicamp).

Aos meus irmãos, amigos e colegas que conheci através da Unicamp, seja em trabalhos de campo, seja em congressos científicos, mas principalmente aos irmãos de espírito que conheci nos encontros não-científicos (ENEB's e EREB's): Rose (Pan) (e ao pessoal da VideoFAU - USP), Carlinha e Vitória (UEL), Ísis (UFRPE, agora no Acre), Rafito e Rodrigo (UFSC), Cláudia Pucci (USP), Carla (Unioeste - PR) e ao Movimento Coletivo da Biologia (UFRGS) que talvez não tenham ainda noção da mudança que tanto ajudaram a fazer no Movimento Nacional dos Estudantes de Biologia, hoje MNBIO.

À galera das Malocas, da Moradia, G12A e de todas as casas em que morei.

Às minhas turmas de graduação 93 e 94.

À minha turma de mestrado: Arthur, Tiago, Zé, Renato, Gustavo Schwartz, Gustavo Romero, Alexandre (Yoda), LÍlian e Viviane.

Aos professores Cláudia, Luiz Duarte, Brown, Benson, Eleonore, Louis Bernard, Vera, Francesco, João, Ivan, Mohamed, Adão (que deve estar vendo pererecas tocando viola no céu), Marlies, Flávio, Fernando Martins, Tamashiro, Alike, Thomas, Fosca, Wesley (IB), Jonnie (IMECC), Maria Adélia (IG), Antônio Carlos (FE), Sandro (CESET), Salette (CEL), Yara (IO-USP), Marcel (UFMS), Ricardo Coutinho (IEAPM - RJ) e McQuaid (Rhodes University, África do Sul).

À Jean-Baptiste Lamarck, Charles Darwin, Alfred Russel Wallace, Theodosius Dobzhansky, Fritjof Capra, James Lovelock, Lynn Margulis e Antônio Carlos Diegues.

Ao Instituto Oceanográfico da USP pelo apoio no trabalho de campo, através da disponibilização de suas bases de Ubatuba e de Cananéia. Gostaria de agradecer especialmente aos funcionários do IO pela ajuda, companhia e bate-papo, essenciais neste momento de isolamento. E ao Henrique Becker (TAMAR - Ubatuba) pela hospedagem e cordialidade nas coletas adicionais deste trabalho.

À Adriana, pela ajuda no campo e por ajudar a medir bichos tão pequenos e à Wakana que também ajudou no trabalho de laboratório.

Ao Arthur, pela ajuda na identificação das algas, nas fotos dos bichos na lupa, mas principalmente pelo grande apoio dado na época da minha qualificação. Ao Tiago, Érica, Véio e Luiz por terem me ajudado nas prévias (ensaios), tanto da qualificação, como da própria defesa.

Ao Alex, pelo estímulo e confiança, desde sempre. Além da ajuda na elaboração dos mapas, digitalização das fotos e das conversas quilométricas sobre o nosso futuro e nossa função como biólogo e cidadão.

Ao Grupo Saquarítá (me permitam chamá-lo assim) por fornecer perspectivas realistas e necessárias de pesquisa de um ecólogo marinho. Não podemos parar. Quando será a nossa próxima reunião?

À Fosca, pela confiança e por disponibilizar durante várias noites o seu laboratório e seus equipamentos, seja para medir os animais, seja para tirar fotos na lupa.

Aos funcionários da Zoologia: D. Leonor, Maria Antônia, Luisinho, Eliana, Sueli, Aderval e Wilson e àqueles que sei que ajudaram, mas às vezes a gente não percebe.

Ao Daniel, por me mostrar, na prática, que nada do que a gente (coletivo) sonha e quer é impossível. E o mais importante, sem ser ganancioso, esperando apenas o bem-estar das pessoas.

Às pessoas que compartilharam as alegrias e mágoas das comemorações dos 500 anos do Brasil, em Coroa Vermelha. Para quem não sabe, o resultado disto está numa revista, em vídeo e na internet (www.unicamp.br/ifch/outros500), com o nome "Olhares e Registros Daquela 22 de Abril". Acho essencial falar disto aqui, pois acho que mudou o rumo das coisas que eu fazia, influenciando inclusive o meu mestrado (ainda que vocês não percebam).

À Silvinha pela sua conversa agradável e companhia, principalmente nas horas em que mais precisei.

À Ana, seu irmão André Felipe e sua mãe Maria Helena.

À Maíra, pela companhia da sua alegria, e por ter me ajudado, mesmo, a viver sem me restringir ao mundo da tese e me mostrando como as coisas podem ser vistas e resolvidas de forma simples.

Agora, queria agradecer (vixe, não vai acabar tão cedo) às pessoas que foram importantes na minha formação, mas da minha história sergipana: aos professores Sérgio Galindo (*in memorian*) e Iroíto Léo, que me fizeram gostar de Biologia. Ao pessoal do Centro Acadêmico de Medicina (CAMED): Bruno, Mônica, Raquel, Claudinha, Fábio Feitosa, Sérgio, Elso, Christian, Rogério, (acho que esqueci alguém), mas especialmente à quem me apresentou esta coisa de movimento estudantil político e que até hoje me influencia, Alexandre Mendes (*in memorian*).

Ainda de Aracaju, aos amigos Marcus Vinícius, Cássio, Bruno, Fábio Pereira, Silvinho, Renata, Paulinha, Francielle, Rita, Ana Maria, Sarah, Marcos, Léo e Vinícius.

Sobrou espaço, então vamos lá: à galera do futebol e às festas da Unicamp, essenciais para a nossa formação... que mais...

ÍNDICE GERAL

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Apresentação.....	3
1. Introdução Geral.....	4
2. Do Costão ao Manguezal.....	9
3. Área de Estudo.....	10
4. Clima.....	12
5. Aspectos Políticos.....	13
6. Objetivos Gerais.....	14
CAPÍTULO 1.....	16
Abundância, Tamanho e Distribuição Espacial de <i>Nodilittorina lineolata</i> e <i>Littoraria flava</i> (Gastropoda: Littorinidae) no Gradiente Vertical de Costões com diferentes Hidrodinamismo e Salinidade.....	17
1. Introdução.....	17
2. Objetivos.....	19
3. Material e Métodos.....	20
Área de Estudo.....	20
Procedimentos.....	21
Análise dos Dados.....	23
4. Resultados.....	25
(1) Padrões Gerais.....	25
(2) Distribuição Horizontal entre Costões.....	26
a) Abundância.....	26
b) Tamanhos.....	26
c) Distribuição Espacial.....	31
(3) Distribuição Vertical no Gradiente de Dessecação.....	32
a) Abundância.....	32

b) Tamanhos.....	34
c) Distribuição Espacial.....	36
(4) <i>Chuvas</i>	38
a) Abundância.....	38
a.1) <i>Praia Dura</i>	38
a.2) <i>Flamenguinho</i>	40
b) Tamanhos.....	41
b.1) <i>Praia Dura</i>	41
b.2) <i>Flamenguinho</i>	45
c) Distribuição Espacial.....	47
c.1) <i>Praia Dura</i>	47
c.2) <i>Flamenguinho</i>	49
5. Discussão	50
(1) <i>Padrões Gerais</i>	50
(2) <i>Distribuição Horizontal entre Costões</i>	52
(3) <i>Distribuição Vertical</i>	54
(4) <i>Chuvas</i>	60
CAPÍTULO 2	64
Distribuição de Abundância e Tamanho de Litorinídeos em um Gradiente Estuarino	65
1. Introdução	65
2. Objetivos	67
3. Material e Métodos	68
<i>Dados Principais</i>	69
<i>Dados Preliminares</i>	70
<i>Análise dos Dados</i>	70
<i>Coexistência</i>	71
4. Resultados	72
<i>Abundância</i>	72

<i>Tamanhos</i>	74
<i>Coexistência</i>	77
5. Discussão	80
<i>Distribuição de L. flava e N. lineolata no Gradiente Estuarino</i>	80
<i>Coexistência</i>	83
CAPÍTULO 3	85
Distribuição Vertical e Horizontal de <i>Littoraria angulifera</i> e <i>L. flava</i> num Trecho de Manguezal do Complexo Estuarino Lagunar de Iguape-Cananéia, São Paulo, Brasil	86
1. Introdução	86
2. Objetivos	89
3. Material e Métodos	90
<i>Análise dos Dados</i>	92
4. Resultados	92
5. Discussão	99
<i>Padrões Gerais</i>	99
<i>Distribuição de L. angulifera no Gradiente Salino</i>	100
<i>Distribuição de L. angulifera em Rhizophora mangle</i>	101
Conclusões	105
Conclusão Geral	106
<i>Padrões Gerais e Distribuição Horizontal</i>	106
<i>Distribuição Vertical</i>	106
<i>Chuvas</i>	107
<i>Coexistência</i>	107
Comentários Finais	108
Referências Bibliográficas	109
Anexos	120

Resumo

A região entremarés constitui uma interface entre os ambientes marinho e terrestre, selecionando adaptações peculiares nas populações de organismos que nela habitam. Dentre estes organismos se destacam os litorínídeos ou litorinas, gastrópodes prosobrânquios, raspadores de microalgas. No Brasil, ocorrem três espécies desta família: *Nodilittorina lineolata* (pertencente ao complexo ziczac), *Littoraria flava* e *Littoraria angulifera*. O objetivo principal deste trabalho foi compreender a distribuição destas três espécies em dois gradientes - vertical (dessecação) e horizontal (estuarino). O estudo foi realizado em oito costões da região de Ubatuba e em uma área de manguezal em Cananéia, São Paulo, Brasil. Os costões diferiram quanto à exposição de ondas (batidos ou abrigados) e aporte de água doce (com ou sem a influência de um rio). A pesquisa foi dividida em três partes: 1) nos oito costões foram feitos transectos na sua extensão vertical (orla do infralitoral à orla do supralitoral), dividindo-os em sete níveis horizontais, nos quais cinco parcelas quadradas eram sorteadas, coletando todos os indivíduos de *N. lineolata* e *L. flava* encontrados no interior do quadrado. Em dois destes costões, este método foi repetido após chuvas e em um deles foi novamente executado após uma estação chuvosa; 2) no supralitoral do costão da Praia Dura foram escolhidos onze pontos distantes 50 m entre si num gradiente estuarino, sendo amostradas cinco parcelas em cada ponto, coletando todos os litorínídeos presentes na área delimitada pela parcela. Neste local as populações de *N. lineolata* e *L. flava* foram comparadas em situações de micro-simpatria e micro-alopatria; 3) no manguezal de Cananéia foi realizado um censo populacional das espécies de *Littoraria* em três pontos ao longo de um gradiente salino. *N. lineolata* ocorreu em todos os costões estudados, com maiores densidades naqueles mais expostos às ondas e com alta salinidade (35‰). *L. flava* se restringiu a costões sujeitos à influência de água doce (24 a 35‰) e mais abrigados das ondas, habitando ainda manguezais e gramas marinhas. *L. angulifera* foi a espécie predominante em manguezais (salinidade < 27‰), ocorrendo também em gramas marinhas. Nos costões, as densidades de *N. lineolata* foram maiores e os tamanhos da concha tiveram uma distribuição em “U” ao longo do gradiente vertical. Já *L. angulifera*, apresentou maiores densidades que *L. flava* nos manguezais, com seus tamanhos distribuídos em um gradiente crescente em direção ao supralitoral. A distribuição de abundância neste gradiente vertical seguiu padrão inverso aos apresentado pelo tamanho da concha, enquanto que agregação e tamanho estão diretamente relacionados. Quando em coexistência, *N. lineolata* e *L. flava* têm uma redução do tamanho médio e da amplitude de tamanhos. São apresentadas algumas hipóteses para explicar os padrões encontrados, além de sugestões para futuros trabalhos.

Palavras-chave: *Nodilittorina lineolata*, *Littoraria flava*, *Littoraria angulifera*, distribuição, gradiente de tamanho de concha, coexistência, Littorinidae, costão, estuário, manguezal, Brasil.

Abstract

The intertidal region is an ecotone between marine and terrestrial conditions, selecting peculiar adaptations in the populations of organisms living on it. Among these, the prosobranch gastropods known as littorinids or littorines, play a significant role as microalgae grazers. In Brazil, three species of this family occur: *Nodilittorina lineolata* (which belongs to the ziczac species complex), *Littoraria flava*, and *Littoraria angulifera*. The main goal of this work was to understand the distribution of these species in two gradients – vertical (desiccation), and horizontal (estuarine). The study was accomplished on eight rocky shores of Ubatuba region and one mangrove area at Cananéia, São Paulo, Brazil. The shores differed in wave exposure (exposed or sheltered) and freshwater influx (with or without the influence of a river). The research was divided in three parts: 1) in the vertical extension (from the sublittoral to the supralittoral fringes) of the eight rocky shores, transects were divided in seven horizontal levels, on which five square frames were randomly positioned, collecting all the individuals of *N. lineolata* and *L. flava* found within this quadrats. On two of these shores this method was repeated after rain and in one of them it was done again after the rainy season; 2) on the supralittoral of praia Dura rocky shore, 11 points 50 m apart along an estuarine gradient were chosen, with five frames being sampled in each point, collecting all the littorinids present within the frame area. In this site the populations of *N. lineolata* and *L. flava* were compared in situations of micro-sympatry and micro-allopatry; 3) In Cananéia mangrove forest, a population census of the two species of *Littoraria* was done, in three points along a saline gradient. *N. lineolata* occurred on all rocky shores, with greater densities on the ones most exposed to waves and with higher salinity (35‰). *L. flava* was restricted to shores subjected to freshwater influence (24 a 35‰) and more sheltered but also inhabited mangroves and saltmarshes. *L. angulifera* was dominant on mangroves (salinity < 27‰), also occurring on seagrass *Spartina alterniflora*. On rocky shores, *N. lineolata* densities were higher, and shell-size distribution was “U” shaped along the vertical gradient. *Littoraria angulifera*, instead, presented higher densities than *L. flava* on mangroves, with its sizes distributed in an increasing gradient towards the supralittoral. The abundance distribution in this gradient followed reverse patterns to those of shell-size, while the aggregation and shell-size were directly related. When they co-occur, *N. lineolata* and *L. flava* exhibited reduction in mean shell-size, and size range. Some hypotheses are presented to explain the patterns found, besides suggestions for further works.

Keywords: *Nodilittorina lineolata*, *Littoraria flava*, *Littoraria angulifera*, distribution, shell-size gradient, cooccurring, Littorinidae, rocky shores, estuaries, mangrove forest, Brazil.

Apresentação

1. Introdução Geral

O problema básico da ecologia consiste em determinar as causas da distribuição e abundância dos organismos (Krebs 1994; McQuaid 1998). Estas causas podem ser remotas, baseadas nas adaptações de seus ancestrais, ou recentes, baseadas no ambiente físico ou biológico que elas ocupam e com o qual interagem. A descoberta das primeiras representa uma explicação evolutiva, enquanto que das recentes, uma explicação funcional (Krebs 1994; Begon *et al.* 1996; Townsend *et al.* 2000). Além da importância básica destas explicações, ecólogos devem ainda contextualizar as suas perguntas dentro de processos mais amplos, como por exemplo, as consequências produzidas pela atividade humana, dada a grande rapidez das mudanças ambientais decorrente do grandioso crescimento populacional humano (Peters 1992; Begon *et al.* 1996; Townsend *et al.* 2000). Estes impactos foram acelerados na Revolução Industrial e intensificados após a Segunda Guerra Mundial (Gray 1997; Mackenzie 1998). Assim, o interesse da ecologia não se dá somente em ambientes intocados, mas também em ambientes construídos e influenciados pelo homem (Begon *et al.* 1996; Diegues 1996; Townsend *et al.* 2000; Bradshaw & Bekoff 2001; Parnell 2001).

Entretanto, antes que se compreendam as causas, é preciso fazer uma descrição do que se está querendo entender (Begon *et al.* 1996). Esta descrição passa pela história natural e pela distribuição dos organismos, populações e comunidades em relação a algumas variáveis ambientais. O termo distribuição é amplamente associado à distribuição geográfica, de grande escala, que é o espaço no qual ocorre determinada espécie ou grupo de espécies (Krebs 1998). Mas podemos também associar distribuição a escalas cada vez menores, dependendo da questão a ser estudada (Underwood & Petraitis 1993). Por exemplo, encostas de montanhas e regiões entremarés apresentam fortes gradientes microclimáticos (Krebs 1994; Brown 1984; Raffaelli & Hawkins 1996). Nos ambientes costeiros, principalmente nas regiões entremarés, é frequente o estudo de distribuição de populações e comunidades em escala de metros, já que as variações ambientais nestes ecossistemas ocorrem num curto intervalo de espaço e tempo (Underwood & Petraitis 1993).

Fatores que afetam a distribuição de uma espécie podem também afetar a sua abundância, visto que numa determinada área, sua densidade varia no espectro de distribuição das espécies (Krebs 1994). Tanto a abundância como este espectro de distribuição de cada espécie são determinadas por combinações de muitas variáveis físicas e bióticas que são requisitos para a sobrevivência e reprodução de seus indivíduos. As tolerâncias a estas variáveis definem as dimensões do nicho de Hutchinson para cada espécie (Brown 1984; Begon *et al.* 1996; Pianka 2000). O termo distribuição espacial, por sua vez, se relaciona ao padrão de dispersão de indivíduos (ou pontos) no espaço. Assim, a distribuição espacial pode ser aleatória, regular (homogênea) e agregada (agrupada ou contagiosa) (Ricklefs 1996; Krebs 1998).

O entendimento do efeito de processos oceanográficos, como correntes, ondas e marés, sobre a comunidade entremarés é um passo importante para fornecer uma explicação integrada dos ecossistemas (Alongi 1998; Gaylord 1999; Levinton 2001). Além dos processos oceanográficos, há efeito de fatores físicos de origem terrestre sobre as populações que ocupam a região entremarés, como o aporte de rios, que influencia a salinidade (Levinton 2001; Parnell 2001). Dependendo do nível de degradação ambiental a montante, este aporte pode também influenciar a qualidade da água. Entretanto, os fatores físicos mais marcantes da região entremarés, principalmente de costões, estão associados à exposição ao ar, o que influencia a temperatura e a umidade do seu substrato (Connell 1972; Raffaelli & Hawkins 1996; Helmuth & Hofmann 2001; Levinton 2001). Em regiões tropicais, há aumento de temperatura e diminuição de umidade em direção ascendente no costão, criando um gradiente vertical de estresses térmicos e hídricos (Raffaelli & Hawkins 1996). Este gradiente vertical também será chamado aqui de gradiente de dessecação, em virtude deste ser o fator mais evidente nesta transição entre água e terra. Assim, podemos dizer que há uma tolerância diferencial entre as espécies de costões (ou mesmo dentro de espécies) em relação a estes fatores físicos (ondas, salinidade, dessecação), o que significa diferentes adaptações para estas condições.

Assim, a região entremarés é um sistema modelo para a ecologia, acessível e dinâmico, já que os padrões de distribuição dos principais grupos de organismos mudam rapidamente (no tempo e no espaço) no abrupto gradiente entre terra e mar. A distribuição diferencial desses organismos tem como consequência o aparecimento de zonas ou faixas

horizontais de dominância em costões rochosos do mundo todo (Raffaelli & Hawkins 1996). Stephenson & Stephenson (1949) definiram padrões de zonação universais para a região entremarés de costões rochosos, dividindo este ecossistema em três regiões principais: franja do supralitoral - caracterizada por líquens incrustantes, Cyanobacteria e pequenos caramujos, as litorinas; zona do mediolitoral - dominada por cracas, mexilhões e às vezes ostras; franja do infralitoral - dominada por algas vermelhas (incluindo formas incrustantes), algas pardas e, no hemisfério sul, por ascídias. Mas o que estaria causando este padrão de zonação? Em dois trabalhos, Connell (1961a; b) dá um primeiro passo no sentido de esclarecer esta questão. Ele mostrou que havia competição por espaço entre duas espécies de cracas de costão, sendo que *Balanus balanoides* ocupava níveis inferiores no costão por ser menos tolerante à exposição ao ar. Nestes níveis, esta espécie era mais competitiva do que *Chthamalus stellatus*, limitando a distribuição desta inferiormente. Já esta espécie menos competitiva, por ser mais tolerante à dessecação, estaria restrita a níveis superiores do costão (Connell 1961b). Adicionalmente, a craca dominante nas regiões inferiores (*Balanus*) era predada por uma espécie de caramujo (*Nucella lapillus*) o que restringia a distribuição desta craca inferiormente (Connell 1961a). Os trabalhos de Connell forneceram a primeira comprovação experimental de competição no campo e mostraram que fatores físicos são importantes limitadores nos níveis mais superiores do costão, enquanto que fatores biológicos são limitadores dos níveis inferiores.

Além desta zonação vertical no gradiente de dessecação, há também variações nas comunidades entremarés em relação a gradientes horizontais. Ao nos deslocarmos de costões protegidos de ondas (chamados de agora em diante de abrigados) em direção à costões expostos a ondas (chamados de batidos), há uma mudança na composição e abundância específica de acordo com a variação de hidrodinamismo (Connell 1972; McQuaid & Branch 1985), resultante da ação mecânica (choque, abrasão e arrasto) (Gaylord 1999). Além disto, regiões mais batidas têm gradientes verticais mais amplos (Connell 1972; Raffaelli & Hawkins 1996). Mas o gradiente horizontal mais evidente nos costões rochosos talvez seja em relação aos estuários, que apresentam variações na salinidade e na composição do sedimento, alterando a distribuição dos organismos e a composição específica das comunidades (Nalesso 1988; Guerrazzi 1991; Raffaelli & Hawkins 1996). Apesar da nítida importância ecológica dos gradientes horizontais, pouco

tem sido feito para explicar os padrões encontrados em organismos de estuário (veja Fenchel 1975b; Barnes 2001; Grudemo & André 2001), apesar de haver comparações entre comunidades de costões abrigados e batidos (McQuaid & Branch 1985; Chapman 1994a). Em relação à região neotropical esta carência de informação se torna ainda maior.

A influência do tamanho corpóreo em estudos populacionais é marcante em organismos com crescimento indeterminado ou com alguma forma de propagação assexual (Kirkpatrick 1984). Se alguém está investigando um processo ecológico onde as conseqüências são entendidas em termos de tamanho, uma demografia baseada no porte dos organismos será preferível a uma que se refere somente à idade (Kirkpatrick 1984). Assim, além da distribuição de ocorrência e de abundância, também é importante conhecermos a distribuição de tamanhos dos organismos nos gradientes verticais e horizontais. Vermeij (1972), numa revisão de trabalhos com distribuição de tamanhos, detectou dois padrões associados à altura em que diversas espécies de moluscos ocorrem no costão. Para espécies da orla litorânea, há um aumento de concha em direção ao supralitoral (gradiente do tipo 1), enquanto que para espécies típicas dos níveis inferiores da região entremarés, há uma diminuição de concha no mesmo sentido (tipo 2). Segundo ele, os menores indivíduos estariam ocupando regiões intermediárias, de mortalidade mínima. Esta mortalidade seria de origem física (dessecação, temperatura) para aqueles com gradiente do tipo 1 ou biológica (predação, competição) para aqueles com gradiente do tipo 2.

Caramujos da família Littorinidae (Mesogastropoda: Littorinoidea) se alimentam principalmente de algas (macrófitas e microalgas) presentes na região entremarés (Norton *et al.* 1990). A grande abundância da maioria de suas espécies, o fácil acesso ao seu habitat nas marés baixas, além do seu movimento lento são razões que têm contribuído para que esta família seja considerada um grupo modelo para a ecologia marinha, no mundo todo (Chapman 2000), já que facilitaria a realização de estudos experimentais manipulativos. *Littorina obtusata* e *Littorina mariaae*, em costões da Grã-Bretanha, são excelentes animais para estudos ecológicos comparativos, já que apesar de serem espécies próximas taxonomicamente, são ecologicamente díspares (Williams 1990). Além disto são considerados por ele como excelentes organismos a serem utilizados na educação científica. Os litorinídeos são um grupo monofilético (Reid 1989) e um maior conhecimento de sua sistemática, aliado a um registro preciso da distribuição de suas espécies, pode fazer deste

grupo um modelo também para o estudo de processos macroevolutivos (Reid 2001). *Nodilittorina* é o maior gênero desta família de gastrópodes, apresentando no mundo todo 60 espécies (Reid 2002).

Apesar do bom conhecimento ecológico e filogenético da família em boa parte do globo, só recentemente surgiu interesse na região neotropical, principalmente no sudeste do Brasil (Magalhães 1998; Simone 1998; Apolinário *et al.* 1999; Moutinho & Alves-Costa 2000; Neves 2000). Existem apenas três espécies de litorínídeos no Brasil continental, sendo *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1846) característica de costões rochosos, *Littoraria angulifera* (Lamarck, 1822) característica de manguezais e *Littoraria flava* (King & Broderip, 1832) característica de áreas estuarinas. Durante muito tempo estas três espécies foram enquadradas no gênero *Littorina*. Assim, o que se conhece hoje por *Nodilittorina lineolata* foi denominado *Littorina ziczac*, que segundo Borkowski & Borkowski (1969), seria um complexo de 3 espécies: 1. *L. lineata* Orbigny, 1841 [= *L. angustior* (Morch, 1876)]; 2. *L. lineolata* Orbigny, 1840; e 3. *L. ziczac* (Gmelin, 1791). Bandel & Kadolsky (1982) reclassificaram as espécies do Complexo Ziczac no gênero *Nodilittorina*, enquanto que *Littorina flava* e *L. angulifera* foram agrupadas no gênero *Littoraria*, essencialmente tropical (Reid 1986; 1989; 2001). *Littorina* seria um gênero restrito ao hemisfério norte (Reid 1986; 1989; 1990). Mais recentemente, estudos genéticos (Andrade 2001) e anatômicos (Reid, comunicação pessoal) confirmaram que *N. lineolata* é a única espécie de *Nodilittorina* que ocorre na parte continental do Brasil. Na porção oceânica do país ocorre ainda uma outra espécie da família, *N. vermeiji*, presente nos arquipélagos de Fernando Noronha, nos Penedos São Pedro e São Paulo e no Atol das Rocas. Apesar destes estudos, o gênero *Littorina* ainda tem sido empregado para definir as espécies brasileiras (veja Lana & Guiss 1991; 1992; Simone 1998) e mesmo quando o gênero *Nodilittorina* é utilizado, há uma confusão com as outras espécies do antigo Complexo Ziczac (veja Apolinário *et al.* 1999).

Todas estas espécies têm larva planctotrófica (Gallagher & Reid 1974; Mileikowsky 1975; Bandel & Kadolsky 1982; Reid 1999; Andrade 2001) e são ovíparas, exceto *L. angulifera* que tem ovoviviparidade incompleta e retém seus ovos na cavidade do manto até a véliger ser liberada na água junto com alguns ovos imaturos. Esta última, inclusive, apresenta um estágio larval de oito a dez semanas, tempo suficiente para atravessar o

Oceano Atlântico através de suas correntes (Gallagher & Reid 1979; Merkt & Ellison 1998).

2. Do Costão ao Manguezal

A classificação dos ecossistemas costeiros da região entremarés está baseada, em grande parte, na natureza do substrato. Assim, podem ser encontradas nesta zona substratos rochosos, arenosos ou de lama (Hiroki 1987). De acordo com esta classificação, a região litorânea do Estado de São Paulo apresenta três ecossistemas básicos: costões, praias e manguezais (CETESB 1999). Neste estudo serão enfocados os substratos duros tanto de costões rochosos, como de caules de árvores de manguezais.

Costões rochosos, ou apenas costões, comportam uma rica e complexa comunidade biológica. Estas comunidades têm alto valor ecológico no equilíbrio dos ecossistemas costeiros, uma vez que representam ambientes ricos em recursos alimentares, comumente explorado por peixes e aves. Possuem também valor econômico devido à exploração de recursos como ostras (*Crassostrea rhizophorae*), mexilhões (*Perna perna*) e algas (CETESB 1999), além do valor turístico e recreativo para o homem (Gray 1997). Os costões rochosos são, portanto, um importante patrimônio biológico marinho a ser conservado (CETESB 1999).

Os manguezais, também chamados de mangues, são ambientes costeiros característicos de regiões tropicais e subtropicais, sendo bosques compostos de espécies lenhosas típicas (mangues), adaptadas a flutuações de salinidade e a um sedimento predominantemente lodoso, com baixos teores de oxigênio. Ocorrem principalmente em locais abrigados, apresentando condições propícias para alimentação, proteção e reprodução de muitas espécies animais, sendo considerados ainda importantes geradores de bens e serviços (Por 1994; Schaeffer-Novelli 1995). Apresentam uma comunidade biológica que ocupa os seus caules e raízes, apresentando um padrão de zonação, semelhante aos costões. Para uma melhor compreensão deste ecossistema consultar Schaeffer-Novelli 1995; Hogarth 1999; Vanucci 1999; CETESB 1999.

3. Área de Estudo

Este trabalho foi realizado no litoral do Estado de São Paulo em duas regiões principais: Ubatuba, no litoral norte, e Cananéia, no litoral sul (Figura 1). Os locais foram escolhidos levando em conta áreas representativas dos ecossistemas que se queriam estudar (costões e manguezais).

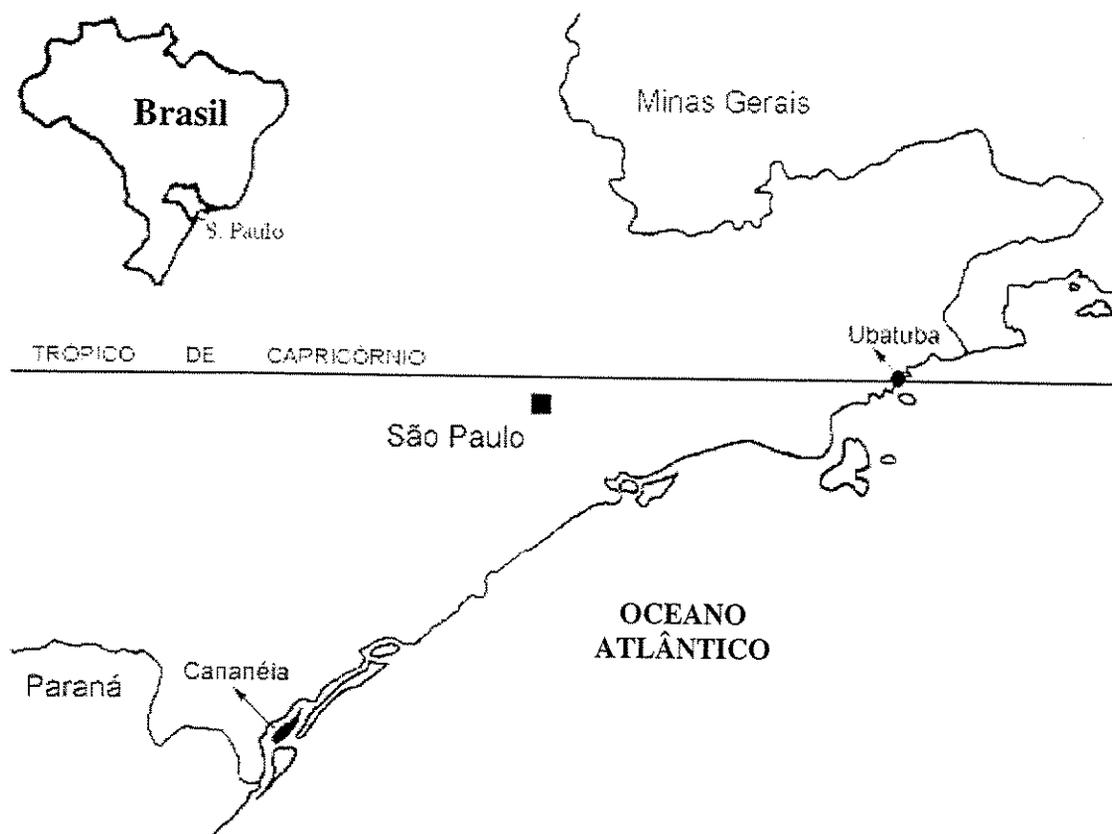


Figura 1: Mapa do litoral do Estado de So Paulo, destacando as duas reas principais do estudo.

O litoral norte  caracterizado por apresentar uma rea plana relativamente estreita, onde se intercalam inmeras praias entre espores rochosos que avanam mar adentro, formando diversas baas pequenas (CETESB 1999), alm de apresentar 41 ilhas (entre elas a Ilha de So Sebastio), 16 ilhotes e 14 lajes (SMA 1989), predominantemente rochosas. Considera-se litoral norte a regio desde Ubatuba (Praia do Camburi do Norte), ao norte,

até São Sebastião (Praia da Boracéia), ao sul (CETESB 1999). Devido à sua morfologia, a costa norte do Estado possui poucas áreas de manguezal e estas se restringem à desembocadura de alguns rios.

Ubatuba possui 94 costões (32,6% do estado) se estendendo por 147,35 km (33,7%), a maior proporção do litoral paulista. Entretanto, a área ocupada por manguezais é muito pequena (1,84 km²), se comparada com a Baixada Santista (120,21 km²) e com o litoral sul (107,62 km²). Equivale a menos de 1% dos manguezais do Estado (CETESB 1999).

O litoral sul apresenta características geomorfológicas bastante distintas do litoral norte e da região da Baixada Santista, mais ao centro. As escarpas da Serra do Mar, se afastam progressivamente da linha da costa à medida que avança para o sul, dando origem a extensas planícies litorâneas intercaladas por poucos maciços como o da Juréia (Azevedo 1965 *apud* CETESB 1999). Nestas planícies se desenvolve uma ampla área lagunar, separada do mar por linhas de antigas restingas, como as ilhas Comprida, de Cananéia e do Cardoso. Esta região abrange de Itanhaém, até Cananéia (Ariri) ao sul (CETESB 1999). O litoral sul tem 25 ilhas (considerando as grandes, como Comprida, Cananéia e Cardoso) e apenas um ilhote (SMA 1989), muitas delas sedimentares. A paisagem predominante desta região é de manguezal, formando o que se chama de Complexo Estuarino-Lagunar de Iguape-Cananéia (Camargo 1982).

Cananéia é o município que apresenta a maior proporção de manguezais do Estado de São Paulo (32,2%), o que equivale a 74,54 km². O município tem apenas 17,2 km de costões (5,9% do total do Estado), que é totalidade dos costões do litoral sul (CETESB 1999).

4. Clima

Considerando dados climáticos de 1986 a 1995, pode-se dizer que Ubatuba apresenta uma elevada média anual de precipitação (214,9 mm), variando de 69,3 mm em agosto a 344,9 mm em março, sendo agosto o único mês que apresenta precipitação inferior a 100 mm (CETESB 1999). A temperatura média mensal variou entre 18,0 °C (julho) e 25,6°C (janeiro). As médias das máximas vão de 24,3°C (agosto) a 30,8°C (janeiro e fevereiro) e as médias das mínimas variam entre 13,7° (julho) a 21,6°C (fevereiro). A umidade relativa do ar é elevada apresentando valores mensais ao redor de 80% (CETESB 1999). Assim, Ubatuba apresenta temperatura e pluviosidade elevadas durante a maior parte do ano. A tabela abaixo mostra a temperatura média, a precipitação e o balanço hídrico da região de Ubatuba nos meses de agosto, setembro e outubro de 1999, época em que foi realizada a maioria das coletas do presente trabalho. Antes do início da coleta (25 de agosto) houveram pelo menos 5 dias de seca total na região, só voltando a chover no dia 9 de setembro. Agosto é o único mês de 1999 em que houve um déficit hídrico. Este mês, inclusive, marcou o início de períodos longos de estiagem intercalados com algumas poucas chuvas, período este que bateu recordes de seca no estado de São Paulo, principalmente no ano de 2000 (Ambrizzi, comunicação pessoal).

Tabela 1: Dados climáticos para Ubatuba em torno da estiagem de agosto de 1999. Temperatura média, precipitação e balanço hídrico. Fonte: O Agrônomo.

Meses	Temperatura média (°C)	Precipitação	BH
Maio	20,3	58	0
Junho	19,4	135	74
Julho	19,9	127	66
Agosto	18,8	33	-2
Setembro	20,8	218	125
Outubro	20,6	312	234
Novembro	21,3	124	38
Dezembro	24,3	348	222

O litoral sul do Estado de São Paulo apresenta um clima semelhante ao litoral norte, apesar de estar sujeito a uma maior variação climática do que os trópicos (CETESB 1999). Tomando-se como referência o município vizinho de Iguape, a precipitação mensal também é muito elevada, variando de 89,4 mm (agosto) a 419 mm (março). A pluviosidade média anual foi de 178,4 mm. A temperatura média mensal varia de 18,4°C (julho e agosto) a 25,7°C (fevereiro). A média das temperaturas máximas varia de 24,3°C (setembro) a 30,8°C (janeiro e fevereiro) e a das mínimas de 13,7°C (julho) a 21,6°C (fevereiro). Como em Ubatuba, a umidade relativa do ar é próxima a 80% (CETESB 1999).

5. Aspectos Políticos

A atividade predominante em todo o litoral do Estado de São Paulo é o turismo interno, o que acarreta para a região um aumento significativo da população nas férias e fins de semana. O esgoto doméstico nestas regiões é praticamente lançado *in natura* para o mar, devido à falta de infra-estrutura de saneamento básico. A região conta com um número reduzido de indústrias de pequeno porte voltadas para a atividade alimentícia, mas com uma capacidade poluidora considerável. Destaca-se, porém a presença do Terminal Almirante Barroso (TEBAR), da PETROBRÁS, na área do Canal de São Sebastião que acarreta em prejuízo significativo da qualidade dos ecossistemas costeiros da região do litoral norte, devido aos inúmeros vazamentos de petróleo e derivados (CETESB 1999).

O turismo, especialmente aquele voltado para segunda residência (veraneio), contribui intensamente para a dinâmica do litoral norte, haja visto os cálculos da população flutuante. Este tipo de ocupação sazonal traz retorno financeiro para investimento na área imobiliária, com a conseqüente elevação dos preços da terra na região, além de intensificar a indústria de construção civil. Esta ocupação acontece sem um acompanhamento equivalente em investimento público visando a manutenção da qualidade de vida. De acordo com o censo do IBGE, Ubatuba apresentou 55.039 habitantes em 1996, sendo o município com o menor crescimento demográfico do litoral norte (CETESB 1999).

No litoral sul, a pesca é uma atividade importante, sendo realizada principalmente nos mares internos, canais e lagoas salobras. No setor pesqueiro, destacam-se a manjuba e o

camarão, que totalizam um volume de cinco mil toneladas por ano. Em menor quantidade são encontradas a tainha, o robalo, a corvina e as ostras (CESP 1992). Cananéia, com 7.438 habitantes (censo de 1996), é uma área relativamente bem preservada do Estado. Entretanto, impactos ambientais, principalmente de metais pesados vindos do alto Vale do Ribeira, têm atingido a área do Complexo Estuarino-Lagunar de Iguape-Cananéia.

Um importante aspecto dos manguezais em todo o mundo, também presente em Cananéia, é a presença de populações ou comunidades humanas que vivem associadas a este ecossistema, dependendo dele para subsistir, através da atividade pesqueira e extrativista, seja de organismos animais (caranguejos, peixes, ostras e mexilhões), como de vegetais (lenha, resinas, corantes, anti-incrustantes e outros mais) (Schaeffer-Novelli 1995; Vanucci 1999; CETESB 1999; Hogarth 1999). Por ser um *habitat* de pouco valor imobiliário dado o seu relevo instável, mau cheiro e grande quantidade de mosquitos, além da falta de controle sobre sua ocupação, os manguezais têm servido de habitat e refúgio para populações ditas "marginais". Para uma melhor compreensão deste aspecto social, ler os romances "Morte e Vida Severina" de João Cabral de Melo Neto e "Homens e Caranguejos" de Josué de Castro, que tratam do problema da fome e das dificuldades do sertanejo nordestino ao se deslocar para grandes centros urbanos litorâneos.

6. Objetivos Gerais

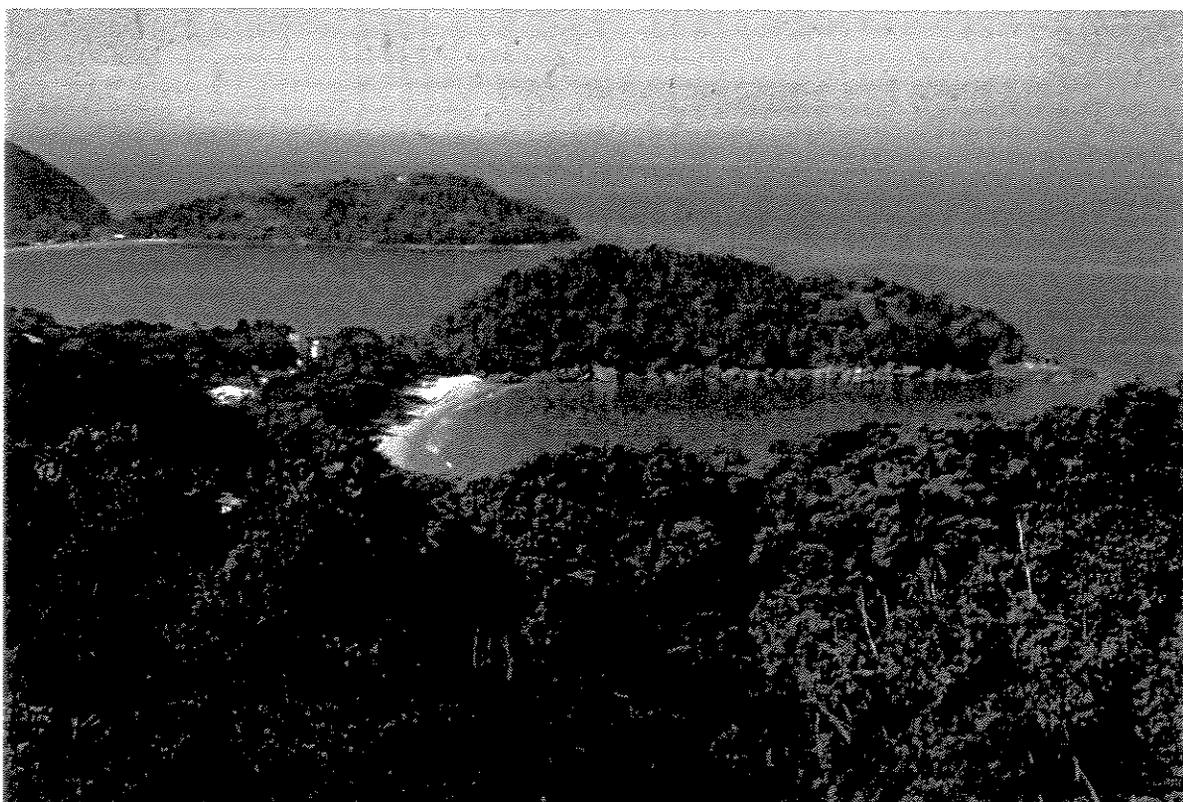
Este trabalho tem como objetivo principal compreender a distribuição das três espécies de caramujos litorinídeos brasileiros em gradientes vertical (de dessecação) e horizontal (estuarino), associada a variações no hidrodinamismo (exposição a ondas) e salinidade (influência de rios, corpos de água doce e chuva).

Procurou-se então: I) descrever como a abundância e o tamanho de *Nodilittorina lineolata*, *Littoraria flava* e *L. angulifera* variam em relação a um gradiente de dessecação; II) descrever como a abundância e o tamanho destas três espécies variam em relação a gradientes estuarinos; III) comparar a distribuição vertical destes parâmetros entre costões batidos e abrigados para as espécies de costão (*N. lineolata* e *L. flava*); IV) procurar padrões de distribuição espacial, bem como se estes variam de acordo com o gradiente de

dessecação para as duas espécies de costão; V) contrastar a abundância, tamanho e distribuição espacial destas duas espécies em situações de estiagem e chuva.

Não se pode desvincular este objetivo principal de um objetivo mais amplo que é o conhecimento da ecologia e história natural das litorinas do Brasil, que ainda é bastante escasso, principalmente quando comparado a outras espécies da família. Através deste conhecimento, acredita-se estar contribuindo para uma melhor compreensão de sua importância ecológica e influência nos ecossistemas que ocupam: costões e manguezais.

CAPÍTULO 1



Costão

ABUNDÂNCIA, TAMANHO E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE *Nodilittorina lineolata* E *Littoraria flava* (GASTROPODA: LITTORINIDAE) NO GRADIENTE VERTICAL DE COSTÕES COM DIFERENTES HIDRODINAMISMO E SALINIDADE.

1. Introdução

A região entremarés de costões rochosos apresenta uma fauna e flora adaptada a um ambiente limítrofe entre mar e terra. Este *habitat* apresenta um forte gradiente de condições abióticas, como umidade e temperatura que, em regiões tropicais e subtropicais, aumentam em sentido vertical (Connell 1972; Raffaelli & Hawkins 1996; Helmuth & Hofmann 2001). Assim como o efeito das ondas, as marés têm o poder de ampliar esta zona (Raffaelli & Hawkins 1996). Este gradiente vertical proporciona aos organismos que nele habitam condições estressantes que foram importantes historicamente e que atualmente são forças que podem estar sujeitando as diversas populações a diferentes graus de mortalidade e outras respostas ecológicas. Fatores biológicos como predação e competição também são importantes componentes agindo na determinação desta distribuição (Connell 1961a; b; Paine 1966; Connell 1972; Vermeij 1972; Vermeij 1982; Fawcett 1984).

Em 1972, Vermeij revisou os padrões até então descritos sobre a distribuição de tamanhos corpóreos de moluscos (principalmente gastrópodes), detectando dois gradientes de tamanho associados à altura em que diversas espécies ocorrem na região entremarés. Para aquelas da franja do supralitoral, havia um aumento em tamanho de concha em zonas superiores (gradiente do tipo 1), enquanto que para espécies típicas dos níveis inferiores da região entremarés, havia uma diminuição de concha no mesmo sentido (tipo 2). Segundo ele, os menores indivíduos estariam ocupando regiões de mortalidade mínima (indivíduos inferiores do gradiente do tipo 1 e superiores do tipo 2). Vermeij atribuiu a mortalidade e migração dos organismos menores a fatores físicos associados a uma maior exposição ao ar nos níveis superiores do costão, já que indivíduos de maior porte teriam maior tolerância à redução de umidade (decorrente da menor relação superfície-volume em relação aos organismos menores). Fatores biológicos seriam importantes nos níveis próximos do infralitoral, em razão da maior diversidade e abundância e, conseqüentemente, de

interações ecológicas. Gastrópodes litorinídeos, organismos característicos da franja do supralitoral (Stephenson & Stephenson 1949; Lewis 1964), se enquadrariam no gradiente de tamanhos do tipo 1. Desde então, esta teoria ecológica tem se tornado alvo de testes e discussões para esta família de gastrópodes (Magalhães 1998; Tanaka *et al.* 2002).

Gradientes crescentes de tamanho em direção ascendente no costão foram descritos para *Littorina rudis* e *L. neritoides* na Inglaterra (Raffaelli & Hughes 1978). Outras três espécies do Complexo *saxatilis* apresentam ecótipos relacionados à zonação do costão, com indivíduos da região de cracas sendo menores que os do supralitoral (Reid 1993). *Nodilittorina unifasciata*, na Tasmânia e Austrália, mostra um gradiente vertical semelhante (Chen & Richardson 1987; Chapman 1994b). Chapman (1994b) sugere ainda que *N. unifasciata* apresenta crescimento dependente de densidade, dada a forte correlação negativa entre tamanho e abundância. Para a mesma espécie, foi mostrado que, em pequena escala de espaço (poucos metros, dentro de um costão), há uma associação positiva entre abundância e agregação espacial. Em outras palavras, onde as densidades são grandes, além dos caramujos serem menores, a maioria ocorre em agregados (Chapman 1998). Entretanto, este padrão parece não ocorrer em escalas espaciais maiores (quilômetros, entre costões) (Chapman 1995).

Das três espécies de litorinídeos que ocorrem na porção continental do Brasil, duas são comuns em costões: *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1846) e *Littoraria flava* (King & Broderip, 1832). *N. lineolata* é uma espécie de pequeno porte (tamanho médio máximo < 7,5 mm) (Magalhães 1998), sendo encontrada em grandes abundâncias nas áreas com grande exposição a ondas, enquanto que *L. flava* é de médio porte (tamanho médio máximo > 10 mm) ocorrendo em áreas com condições mixo-halinas (Simone 1998; Moutinho & Alves-Costa 2000). Estas duas espécies possuem hábitos epilíticos, ou seja, se alimentam de microalgas e outros microorganismos que crescem em substratos duros, principalmente sobre rochas (Norton *et al.* 1990; McQuaid 1996b; Apolinário *et al.* 1999; Moutinho & Alves-Costa 2000). Ambas são ovíparas (desenvolvimento indireto) e apresentam larvas planctotróficas (Mileikovsky 1975; Bandel & Kadolsky 1982; Reid 1999; Andrade 2001).

Magalhães (1998), ao comparar a região do mediolitoral superior, dominada pela craca *Chthamalus bisinuatus*, com a região supralitorânea, mostrou que *N. lineolata* também se enquadra na teoria de Vermeij, ou seja, indivíduos pequenos (recrutas) ocupam a faixa de cracas, enquanto indivíduos grandes ocupam o supralitoral. Estudando a

distribuição vertical e agregação de indivíduos de *L. flava* em árvores de mangue e no costão, Moutinho & Alves-Costa (2000) encontraram o mesmo padrão. Eles também mostraram que indivíduos menores ocupam regiões centrais das agregações, estando protegidos contra a menor umidade da periferia. Entretanto, pouco se sabe em relação à distribuição horizontal destes moluscos, seja comparando costões com diferentes graus de exposição a ondas e salinidade, seja acompanhando gradientes ambientais. Em estuários, por exemplo, há uma mudança não só da salinidade, mas também de hidrodinamismo e turbidez (Connell 1972; McQuaid & Branch 1985; Raffaelli & Hawkins 1996; Gaylord 1999).

2. Objetivos

O objetivo principal desta primeira parte do trabalho é descrever a distribuição vertical e horizontal de abundância, tamanho e distribuição espacial das duas espécies de litorinídeos em costões do sudeste brasileiro.

Mais especificamente, tem-se como metas: (1) fornecer informações gerais sobre (a) abundância, (b) tamanho e (c) distribuição espacial de *Nodilittorina lineolata* e *Littoraria flava*; (2) detectar se há um padrão de distribuição horizontal (entre costões) destes três parâmetros populacionais (a, b e c) para ambas as espécies; (3) Descrever as distribuições de (a) abundância, (b) tamanho e (c) distribuição espacial destes litorinídeos num gradiente de dessecação (vertical) de costões rochosos, levando em conta sete níveis. Para tamanhos, neste caso, ter-se-á como hipótese nula o padrão do tipo 1 descrito por Vermeij (1972). Procurou-se estudar também a variação destas distribuições verticais (a, b e c) em quatro tipos de costões sujeitos a diferentes graus de hidrodinamismo e influência de água doce (I - batido, sem rio; II - batido, com rio; III - abrigado, sem rio; IV - abrigado, com rio). Por último, foi considerado (4) o efeito da chuva sobre as distribuições de (a) abundância, (b) tamanho e (c) distribuição espacial destas duas espécies em dois costões abrigados: com rio e sem rio.

3. Material e Métodos

Área de Estudo

Para este estudo, foram escolhidos oito costões da região de Ubatuba (Estado de São Paulo, Brasil), entre os paralelos $23^{\circ}21'S$ e $23^{\circ}35'S$, sendo sete deles localizados neste município e apenas um (Tabatinga) localizado no município de Caraguatatuba, no limite com Ubatuba (Figura 2).

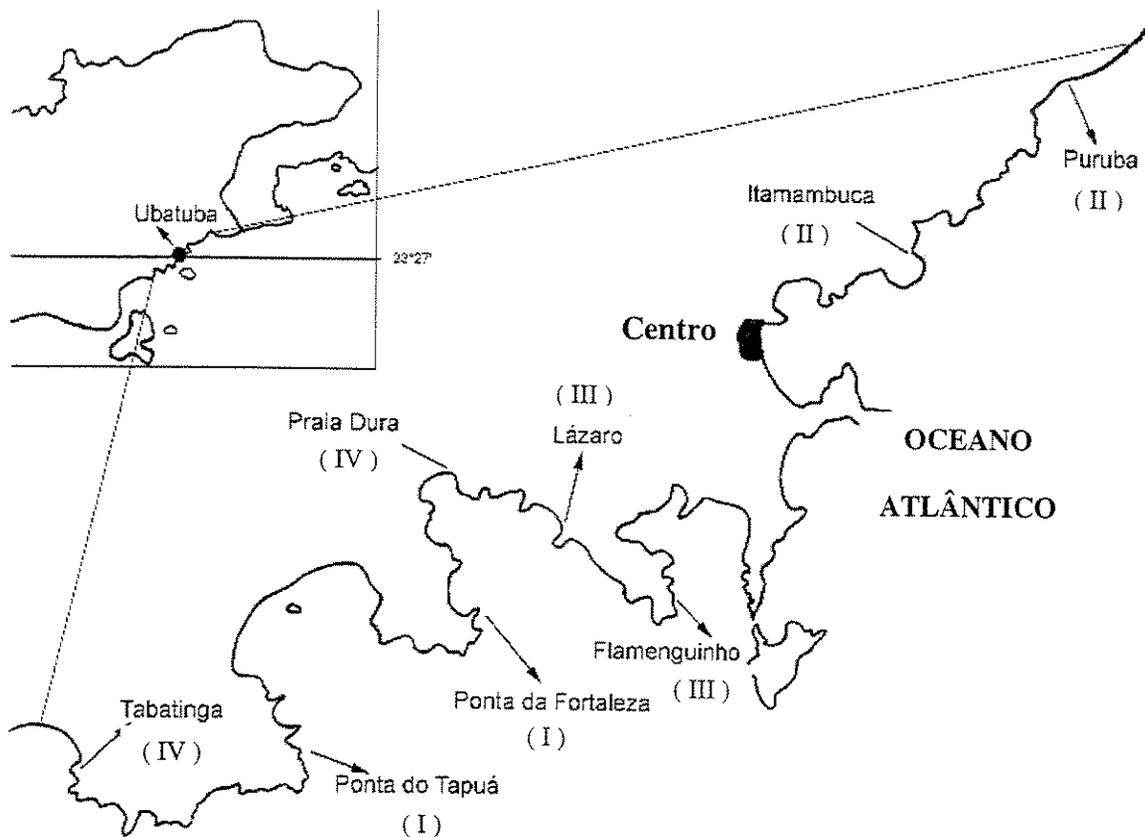


Figura 2: Região litorânea de Ubatuba, destacando os oito costões estudados. Entre parênteses está representado o tipo de costão de acordo com o hidrodinamismo e influência de rios.

Esta região foi escolhida em razão da grande quantidade de costões e pela grande variação de ambientes proporcionada por um litoral altamente recortado como é o norte de São Paulo (CETESB 1999). Como se queria avaliar a influência de hidrodinamismo e salinidade nas distribuições de tamanho e de densidade nos costões, os oito costões acima

foram selecionados com o propósito de serem obtidos quatro tipos de costões, com duas réplicas espaciais (Tabela 2). Os costões do tipo I (batidos, sem rio) foram representados pelas Pontas do Tapuá e Fortaleza; os do tipo II (batidos, com rio): Itamambuca e Puruba; tipo III (abrigados, sem rio): Flamenguinho e Lázaro; e aqueles do tipo IV (abrigados, com rio) foram representados pela Praia Dura e Tabatinga (Figura 2).

Tabela 2: Costões estudados na região de Ubatuba, São Paulo. As oito áreas estão dispostas de acordo com as quatro classificações de costões, havendo duas réplicas espaciais para cada tipo. Em parênteses estão as siglas de cada um dos costões.

COSTÕES	Batidos	Abrigados
	<u>TIPO I</u>	<u>TIPO III</u>
Sem Rio	1 – Ponta do Tapuá (TAP) 2- Ponta da Fortaleza (FOR)	5 - Flamenguinho (FLA) 6 - Lázaro (LAZ)
	<u>TIPO II</u>	<u>TIPO IV</u>
Com Rio	3 – Itamambuca (ITA) 4 - Puruba (PUR)	7 - Praia Dura (DUR) 8 - Tabatinga (TAB)

Procedimentos

Em cada um destes costões, foi escolhido um paredão de 10 m de extensão, paralelo à linha de maré. Nesta área foi feito um transecto perpendicular (vertical) desde a linha d'água na maré baixa de sizígia até o limite superior de distribuição dos litorinídeos. Este transecto foi dividido em sete níveis iguais (Figura 3) e sua extensão variou de 2 a 10 m. O nível 1 representa o nível mais baixo do costão e o nível 7, o mais alto. Nos costões mais batidos, que apresentavam uma inclinação mais suave em relação ao plano da maré (ângulo menor que 15°), as faixas horizontais tinham cerca de 40 cm de altura, enquanto nos costões mais abrigados, que apresentavam uma inclinação mais vertical (ângulo maior que 15°), estes níveis horizontais apresentavam cerca de 20 cm de altura. Esta divisão foi feita visando sempre amostrar o centro das faixas de dominância de uma ou duas espécies da comunidade entremarés (por exemplo, *Chthamalus* sp. ou *Brachidontes* sp./*Chthamalus* sp.; veja Tabela 3).

Tabela 3: Faixas de dominância (níveis), mostrando a zonação e inclinação dos oito costões estudados da região de Ubatuba. *Brachi* - *Brachidontes* sp.; *Chtha* - *Chthamalus* sp.; *Nodi* - *Nodilittorina lineolata*; *Tetra* - *Tetraclita stalactifera*; *Isogno* - *Isognomon bicolor*; *Crass* - *Crassostrea* sp. *Litto* - *Littoraria flava*. Duas medidas angulares apresentadas juntas indicam uma mudança no perfil rochoso durante a amostragem.

nível	Tipo I		Tipo II		Tipo III		Tipo IV	
	TAP	FOR	ITA	PUR	FLA	LAZ	DUR	TAB
7	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Litto/Nodi</i>	<i>Nodi/Litto</i>
6	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Litto/Nodi</i>	<i>Nodi/Litto</i>
5	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi/Chtha</i>	<i>Litto/Nodi</i>	<i>Nodi/Litto</i>
4	<i>Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Nodi/Chtha</i>	<i>Chtha/Nodi</i>	<i>Nodi</i>	<i>Chtha/Brachi</i>	<i>Litto/Nodi</i>	<i>Chth/Brachi</i>
3	<i>Ulva/Chtha</i>	<i>Ulva/Chtha</i>	<i>Chtha</i>	<i>Chtha</i>	<i>Chtha/Ulva</i>	<i>Brachi/Algas</i>	<i>Algas/Crass</i>	<i>Brachi</i>
2	<i>Chtha/Brachi</i>	<i>Chtha/Brachi</i>	<i>Brachi</i>	<i>Brachi</i>	<i>Brachi/Tetra</i>	<i>Brachi</i>	<i>Crass/Algas</i>	<i>Chtha/Brachi</i>
1	<i>Tetra/Algas</i>	<i>Tetra/Algas</i>	<i>Algas</i>	<i>Algas</i>	<i>Tetra/Isogno</i>	<i>Isogno</i>	<i>Algas</i>	<i>Areia/Crass</i>
Inclinação	11°	10°	9°	13°	20°/15°	36°	58°	37°/56°

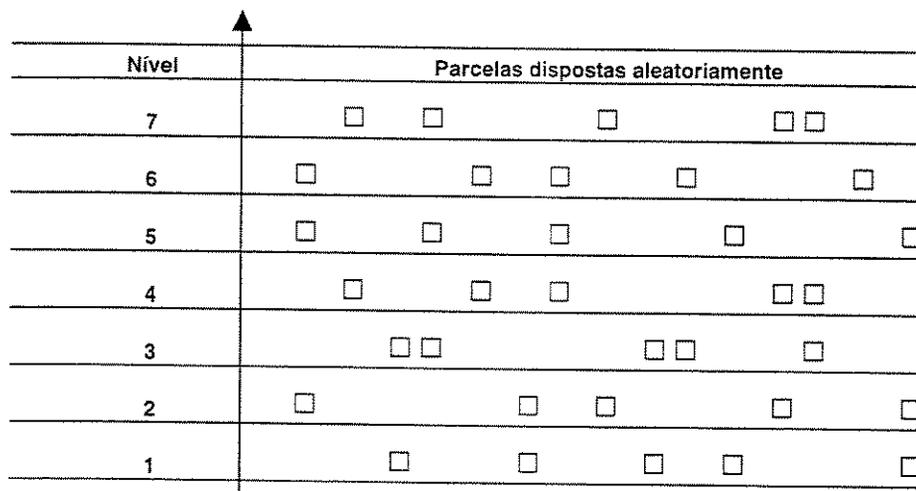


Figura 3: Esquema da amostragem a partir de um transecto vertical, dividindo o costão em sete níveis. Em cada nível estão mostradas as cinco parcelas posicionadas aleatoriamente.

Para estimar a abundância dos litorinídeos e obter amostras para medição de tamanho, cinco parcelas quadradas eram posicionadas aleatoriamente em cada um dos níveis (Figura 3), nos oito costões. Para *N. lineolata*, uma parcela apresentou 100 cm², enquanto para *L. flava*, esta foi de 400 cm². Todos os indivíduos de ambas as espécies encontrados dentro do perímetro de cada uma das duas parcelas foram coletados manualmente ou com auxílio de pinça, sendo posteriormente fixados em álcool a 70%. No laboratório, os indivíduos foram colocados num microscópio estereoscópico (lupa) com ocular micrométrica, contados e medidos no seu comprimento máximo (do ápice à base da concha). A escala utilizada dava uma precisão de 0,1 mm. Para facilitar comparações, as densidades de ambas as espécies foram transformadas em indivíduos/m².

A temperatura da água variou de 20°C a 24°C, enquanto que a temperatura da rocha variou de 25 a 28°C em abrigos, e de 28 a 30°C no sol.

Todo o procedimento amostral descrito acima durou nove dias, no final do inverno (25 de agosto a 2 de setembro de 1999). Até o dia 10 de setembro não chovia há cerca de 50 dias em Ubatuba (com exceção de uma chuva fraca entre os dias 15 e 17 de agosto). Na madrugada do dia 11 caiu a primeira chuva forte, marcando o fim desta longa estiagem. Assim, os procedimentos acima foram repetidos durante a chuva na Praia Dura (dias 11 e 12) e após a chuva no Flamenguinho (dia 13), 11 dias depois da amostragem inicial em cada um dos costões, a fim de avaliar o efeito da chuva na distribuição de *N. lineolata* e *L. flava*. Dezoito meses depois, ao final do verão de 2001 (23 de março), a amostragem da distribuição vertical foi repetida na Praia Dura após uma estação chuvosa. Assim, temos três situações temporais para a Praia Dura (chamadas aqui de estiagem, chuva e verão) e duas situações (estiagem e chuva) para o Flamenguinho.

Análise dos Dados

(1) Para abundância, foram calculados (a) densidade média geral e seu erro padrão (SE) a partir de todas as parcelas (280) para *Nodilittorina lineolata* e a partir de 140 parcelas para *Littoraria flava*, números derivados da quantidade de costões onde cada uma das espécies ocorreu. Em relação à variável tamanho (comprimento da concha) foram calculados o (b) tamanho médio e o erro padrão (SE) de todos os indivíduos de ambas as espécies localizados dentro das parcelas. Para caracterizar o (c) tipo de distribuição espacial

(aleatória, agregado ou regular) e o grau de agregação para cada uma das espécies foi utilizado o índice de dispersão de Morisita (Diggle 1983; Brower & Zar 1984; Sokal & Rohlf 1995),

$$I_{\delta} = n (\Sigma X^2 - N) / (N(N-1))$$

onde n é o número de parcelas, N é o número total de indivíduos contados nas n parcelas, e ΣX^2 é a soma dos quadrados do número de indivíduos por parcela. Se a distribuição é aleatória, então $I_{\delta} = 1,0$; se perfeitamente uniforme, $I_{\delta} = 0$; e se extremamente agregada (ou seja, todos os indivíduos em apenas uma parcela), $I_{\delta} = n$. Para saber se a distribuição espacial era significativamente diferente do padrão aleatório, foi utilizado o teste do χ^2 com nível de significância de 0,05 (Brower & Zar 1984).

(2) Os dados de (a) densidade e (b) tamanho para *N. lineolata* e *L. flava* não apresentaram normalidade (Teste de D'Agostino-Pearson; $p < 0,05$). Além disso, o número amostral de tamanhos apresentou uma grande disparidade entre os costões. Por isto, foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis ("análise de variância por *ranks*"), conforme recomendado por Zar (1999) nestas situações, em preferência a Análise de Variância tradicional (ANOVA), já que as transformações dos dados de densidade ($\sqrt{(x + 3/8)}$) e tamanho (logarítmica) também não permitiram o uso de uma análise paramétrica. Caso houvessem diferenças significativas entre a soma dos *ranks* (R) de cada faixa (H; $p < 0,05$), comparações múltiplas *a posteriori* entre os *ranks* médios de densidade e tamanho eram realizadas através do teste Q proposto por Dunn (Zar 1999). Para facilitar a compreensão da estrutura de tamanhos é apresentada a distribuição de frequência de tamanhos de ambas as espécies nos oito costões. O (c) índice de Morisita (I_{δ}) foi calculado para cada um dos costões, sendo utilizado também o teste do χ^2 com nível de significância de 0,05 (Brower & Zar 1984).

(3) Os dados de (a) densidade e (b) tamanho para *N. lineolata* e *L. flava* em cada um dos costões não apresentaram normalidade (com exceção de *N. lineolata* no Lázaro e Tabatinga). O número amostral de tamanhos também apresentou uma grande disparidade entre os níveis do costão. Assim, mais uma vez, foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis ("análise de variância por *ranks*"), conforme recomendado por Zar (1999) nestas situações, em preferência a Análise de Variância tradicional (ANOVA), seja dos

dados brutos, seja dos dados resultantes da transformação, os quais também não apresentaram os requisitos necessários para a aplicação de um teste paramétrico. Caso houvessem diferenças significativas entre a soma dos *ranks* (R) de cada faixa (H; $p < 0,05$), comparações múltiplas *a posteriori* entre os *ranks* médios de densidade e tamanho eram realizadas através do teste Q proposto por Dunn (Zar 1999). O (c) índice de Morisita (I_{δ}) foi calculado para cada um dos níveis dos oito costões, sendo utilizado também o teste do χ^2 com nível de significância de 0,05 (Brower & Zar 1984).

(4) Para comparação entre as médias de (a) densidade e (b) tamanho antes e depois da chuva na Praia Dura e no Flamenguinho, foi utilizado o teste não paramétrico de Mann-Whitney ($k=2$), um análogo não-paramétrico ao teste t de student. Ao acrescentarmos na análise a distribuição do verão ($k=3$) e para a análise da distribuição vertical ($k=7$) destes dois parâmetros populacionais nestes dois costões também foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis, com comparação múltipla de Dunn, *a posteriori* (Zar 1999). Para facilitar a compreensão da estrutura de tamanhos é apresentada a distribuição de frequência de tamanhos de ambas as espécies nas situações climáticas apresentadas acima. O (c) índice de Morisita (I_{δ}) foi calculado para cada um dos níveis para os dois costões nas respectivas situações temporais, sendo utilizado também o teste do χ^2 com nível de significância de 0,05 (Brower & Zar 1984).

4. Resultados

(1) Padrões Gerais

Nodilittorina lineolata é uma espécie pequena de litorinídeo (tamanho médio $2,7 \pm 0,01$ mm; $N = 5.084$; variando de 0,7 a 7,9 mm), ocorrendo em todos os oito costões amostrados, na maioria deles em altas densidades (média de $1.819 \pm 225,1$ ind/m²; $N = 280$), apresentando ainda um padrão agregado de distribuição espacial ($I_{\delta} = 5,22$; $\chi^2_{\text{crítico}} = 5.258$; $p < 0,05$), *Littoraria flava* é uma espécie maior que *N. lineolata* ($3,8 \pm 0,08$ mm; $N = 825$; variando de 0,9 a 16,0 mm), sendo sua densidade média muito menor que a da outra espécie ($148 \pm 39,6$ ind/m²; $N = 140$), ocorrendo nos quatro costões onde há rios ou alguma

outra influência de água doce. Esta espécie também é espacialmente agregada, apresentando um índice de Morisita maior do que *N. lineolata* ($I_0 = 10,87$; $\chi^2_{\text{crítico}} = 893$; $p < 0,05$).

(2) *Distribuição Horizontal entre Costões*

a) Abundância

Podemos distinguir claramente três grupos de costões para *N. lineolata*: (1) costões com grandes densidades (acima de 2.000 ind/m²), representados pela Ponta do Tapuá, Ponta da Fortaleza (tipo I), Flamenguinho (tipo III) e Tabatinga (tipo IV); (2) costões com densidades intermediárias (entre 1.000 e 2.000 ind/m²), como os de Puruba e Itamambuca (tipo II); e (3) costões com baixas densidades (abaixo de 1.000 ind/m²), como o Lázaro (III) e a Praia Dura (IV). As diferenças entre densidades dos oito costões são confirmadas pelo teste de Kruskal-Wallis ($H = 63,32$; $p < 0,001$; $N = 280$) e pela posterior comparação múltipla de Dunn, apesar de Itamambuca ter uma variação que a aproxima dos costões com grande densidade e Puruba ter uma variação de densidade que a aproxima daqueles que têm poucos indivíduos.

Littoraria flava apresentou densidades baixas nos quatro costões onde ocorreu (< 1.000 ind/m²), sendo que em Itamambuca houve apenas um indivíduo amostrado. Apesar disto, foi detectada diferença de abundância entre os costões ($H = 42,89$; $p < 0,001$; $N = 140$), a qual mostrou que a Praia Dura (costão do tipo IV) apresenta densidade maior que os outros três costões.

b) Tamanhos

Com exceção do Lázaro, que apresentou indivíduos muito grandes (média > 5 mm), o padrão horizontal de tamanho corpóreo de *N. lineolata* foi semelhante àquele de abundância, com (1) Pontas do Tapuá e Fortaleza, Flamenguinho e Tabatinga apresentando indivíduos de porte médio ($> 2,5$ mm); (2) Itamambuca e Puruba tendo indivíduos pequenos (entre 2,0 e 2,5 mm); e (3) a Praia Dura apresentando indivíduos muito pequenos ($< 2,0$ mm), uma população composta basicamente de recrutas. O teste de Kruskal-Wallis

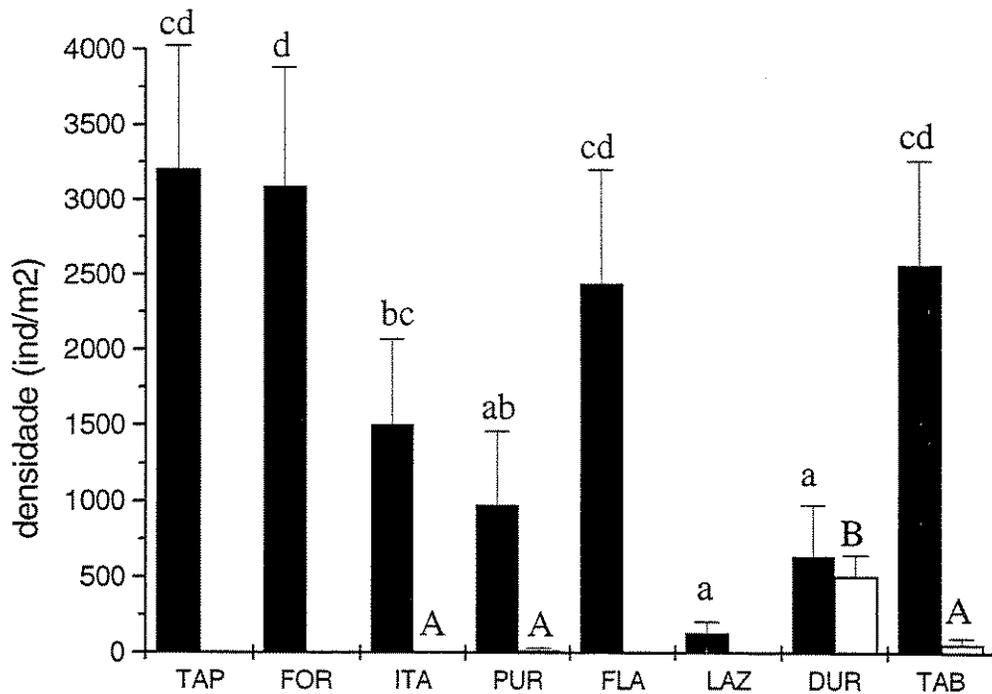


Figura 4: Densidade (\pm erro padrão) de *N. lineolata* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) em costões da região de Ubatuba. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde a indica os menores valores e a letra d os maiores; as letras minúsculas representam *N. lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

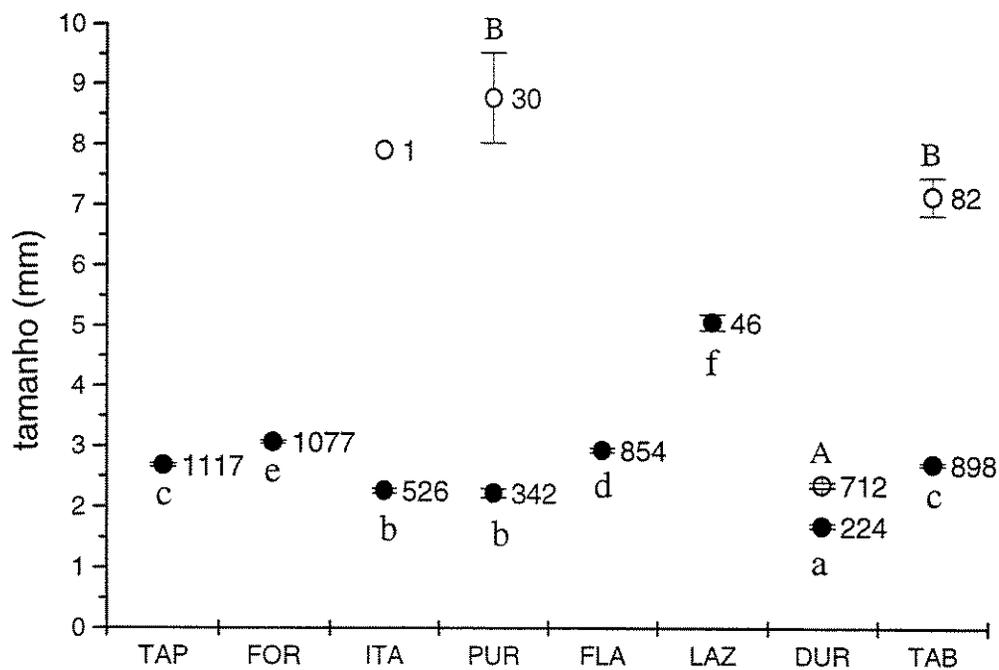


Figura 5: Tamanho (\pm erro padrão) de *N. lineolata* (●) e *L. flava* (○) em costões da região de Ubatuba. O valor numérico ao lado das médias indica o número amostral. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde a indica os menores valores e a letra f os maiores; as letras minúsculas representam *N. lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

foi altamente significativo para a detecção de diferenças de tamanho entre os costões ($H = 938,45$; $p < 0,001$) e o teste *a posteriori* de Dunn confirmou o padrão descrito acima, mas também detectou diferenças entre os costões com indivíduos de porte médio, com a Ponta da Fortaleza (tipo I) tendo tamanhos maiores que o Flamenguinho (III) e este com tamanhos maiores que a Ponta do Tapuá (I) e Tabatinga (IV).

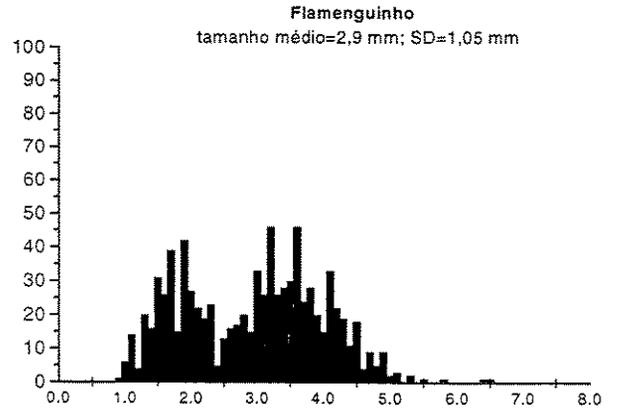
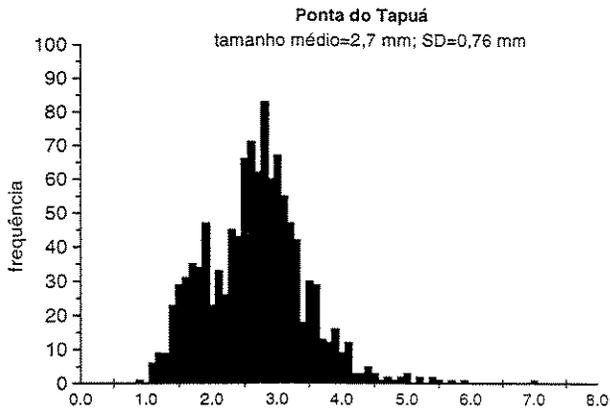
Já *L. flava* apresentou indivíduos de grande porte (> 6 mm) tanto em Puruba, como na Tabatinga, enquanto que a Praia Dura, assim como *N. lineolata*, sua população foi composta principalmente por indivíduos pequenos (< 3 mm). O teste de Kruskal-Wallis mostrou que a Praia Dura (tipo IV) apresenta *L. flava* com tamanho significativamente menor que os outros dois costões analisados ($H = 253,18$; $p < 0,05$).

A análise da estrutura de tamanhos de *N. lineolata* em todos os costões (Figura 6) mostra claramente que o Lázaro (III) é composto principalmente por indivíduos de grande porte o que indica uma estrutura populacional adulta, em pequena densidade, em contraste com a Praia Dura (IV), composta principalmente por indivíduos muito pequenos (média de 1,7 mm) em grande densidade, que mostra uma estrutura de recrutas recém-estabelecidos no costão. Os outros seis costões mostram uma estrutura composta por indivíduos de diversos tamanhos. Comparando os costões do tipo I (Pontas do Tapuá e Fortaleza), que apresentam indivíduos de porte médio, podemos ver que o primeiro apresenta uma distribuição bimodal (1,9 e 2,8 mm), enquanto que a Fortaleza, apesar de também não ter uma distribuição normal, tem apenas uma moda de indivíduos de médio porte (2,8 mm). Os costões do tipo II (Puruba e Itamambuca) também apresentam uma estrutura populacional assimétrica à direita (moda menor que a média) e tamanhos menores que os dois costões anteriores. O primeiro tem uma moda de 1,6 mm e Itamambuca 1,9 mm, mas ambos os costões também apresentam alguns indivíduos adultos (> 5 mm), principalmente Puruba. Em relação aos dois costões restantes - Flamenguinho (III) e Tabatinga (IV), pode-se dizer que ambos, assim como a Ponta do Tapuá, apresentam uma distribuição com duas modas. A moda de tamanhos menores é igual para os dois costões (1,9 mm), mas a moda de indivíduos de médio porte do Flamenguinho (3,2 - 3,6 mm) é maior que a da Tabatinga (2,8 - 3,2).

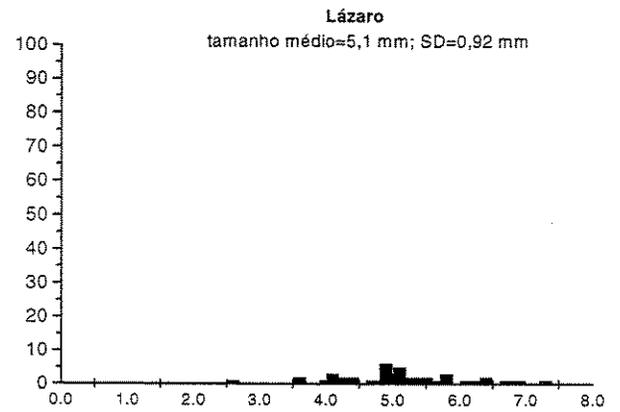
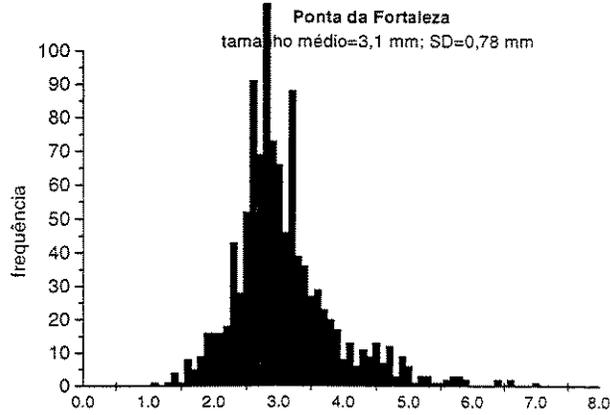
BATIDOS

ABRIGADOS

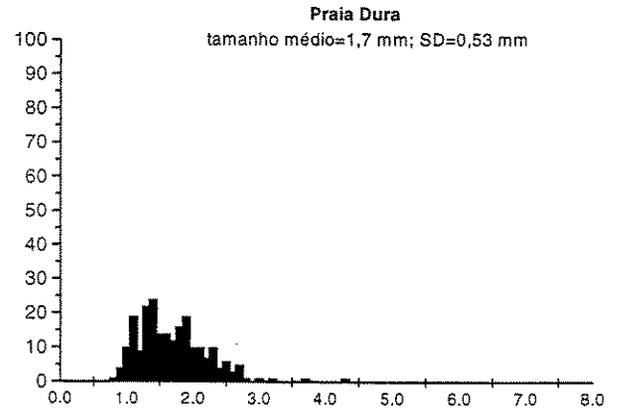
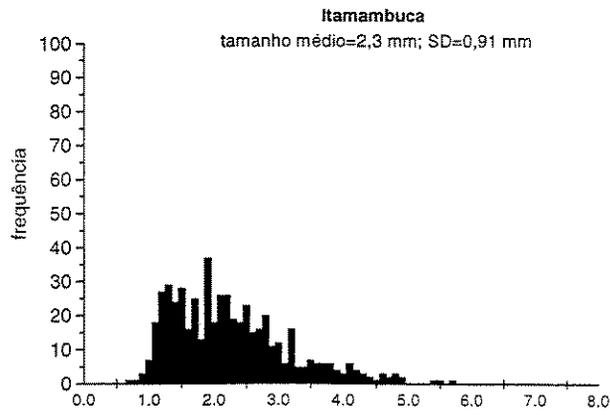
S
E
M



R
I
O



C
O
M



R
I
O

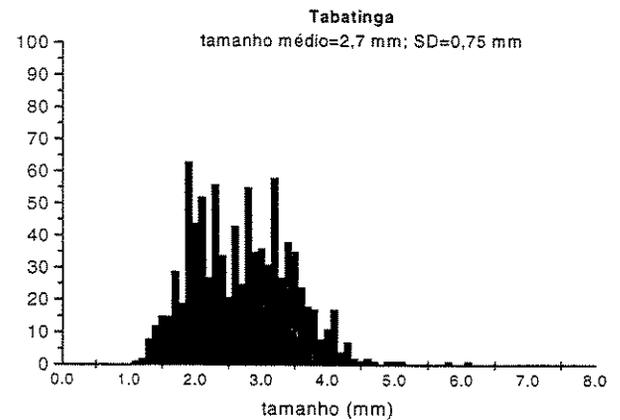
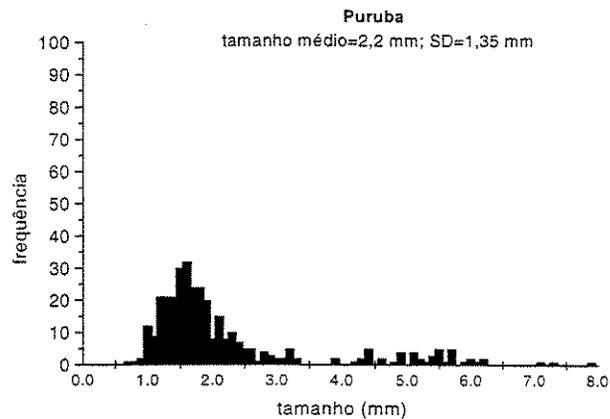


Figura 6: Estrutura populacional de tamanhos de *N. lineolata* em 8 costões de Ubatuba.

A estrutura de tamanhos de *L. flava* (Figura 7) na Praia Dura indica que há uma população composta principalmente por recrutas (tamanho médio = 2,4 mm), com muito poucos adultos. Nos outros dois costões com menor densidade, Puruba tem uma pequena população composta de recrutas e de adultos, mas a Tabatinga apresenta, além destes, indivíduos de tamanho pequeno (entre 3,0 e 6,0 mm).

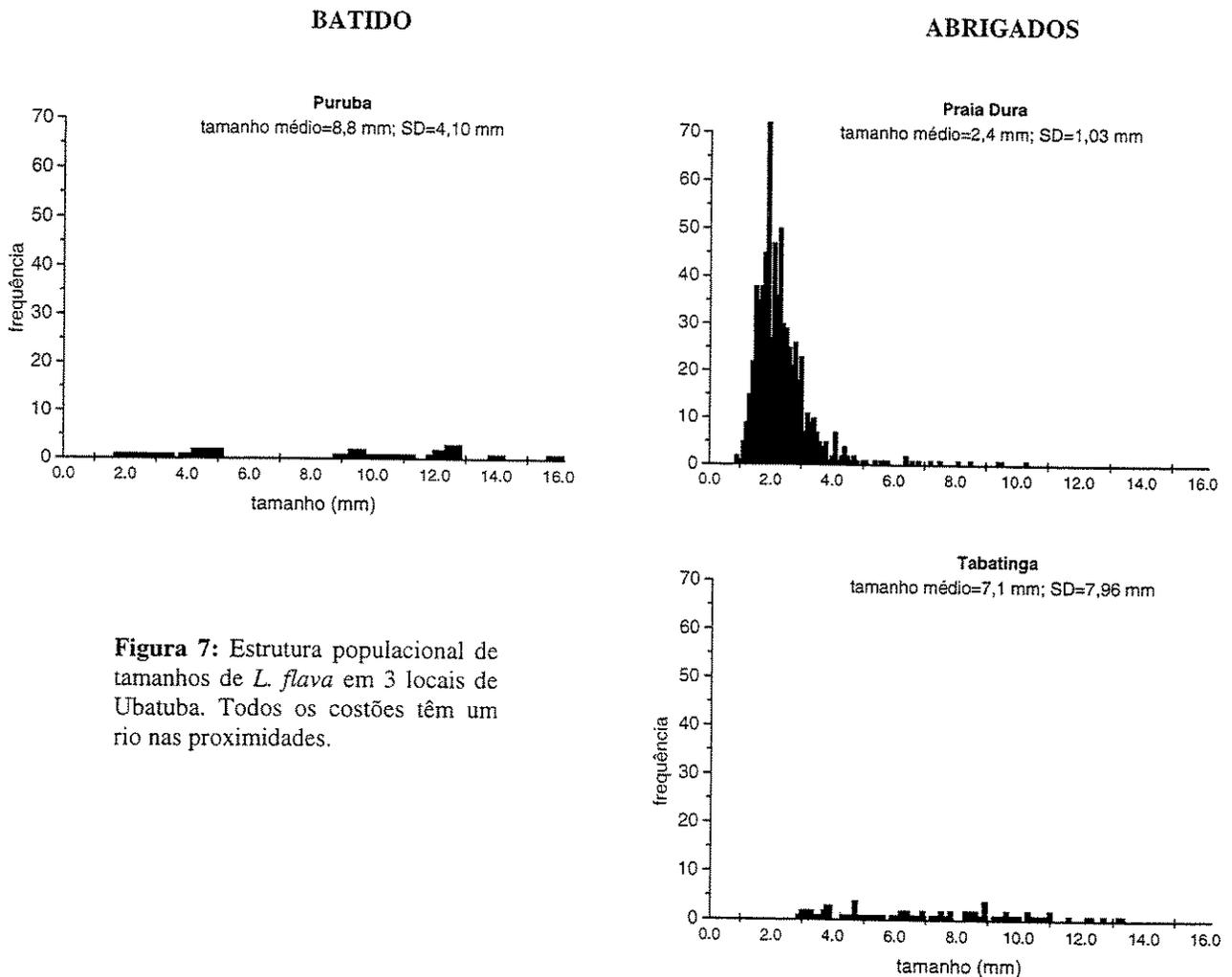


Figura 7: Estrutura populacional de tamanhos de *L. flava* em 3 locais de Ubatuba. Todos os costões têm um rio nas proximidades.

c) Distribuição Espacial

Nos oito costões estudados houve uma distribuição espacial agregada de *N. lineolata*. Entretanto, podemos dividir os costões em três classes principais de agregação: (1) Puruba (tipo II), Lázaro (III) e Praia Dura (IV), com $I_{\delta} > 8,00$; (2) Itamambuca (II) e Flamenguinho (IV), com I_{δ} entre 4,00 e 8,00; e (3) Pontas do Tapuá e Fortaleza (tipo I) e Tabatinga (IV), com $I_{\delta} < 4,00$) (Figura 8).

Em relação à *L. flava*, a Praia Dura (IV) apresentou o menor índice ($I_{\delta} = 3,42$), seguida por Puruba (II); ($I_{\delta} = 6,36$) e Tabatinga (IV); ($I_{\delta} = 16,69$). Os três costões apresentaram um distribuição espacial agregada desta espécie ($p < 0,05$; $\chi^2_{\text{crítico}} = 775; 43; 103$) (Figura 8).

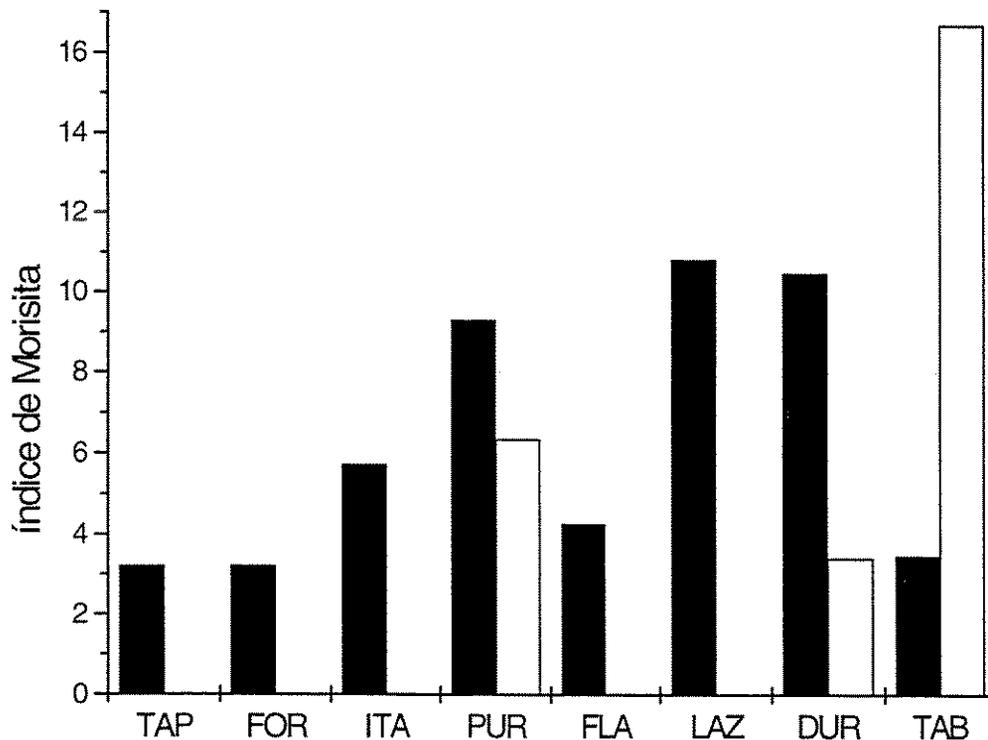


Figura 8: Índice de Morisita de *N. lineolata* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) em costões da região de Ubatuba.

(3) Distribuição Vertical no Gradiente de Dessecação

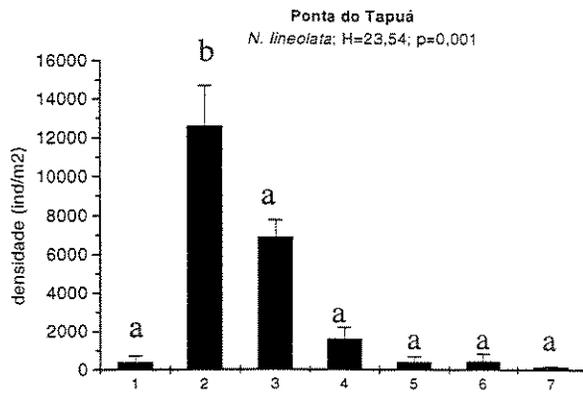
a) Abundância

As densidades de *N. lineolata* e *L. flava* por nível nos costões estão representadas na Figura 9. A distribuição da densidade média de *N. lineolata* entre níveis, a partir da linha d'água, variou entre os costões, com aqueles do tipo I (Pontas do Tapuá e Fortaleza) tendo fortes picos de abundância no segundo nível (12.600 e 12.700 ind/m², respectivamente) seguido por uma progressiva diminuição de densidade nos níveis mais altos, enquanto que Itamambuca (II) e Flamenguinho (III) apresentaram picos no terceiro nível (6.920 e 10.080 ind/m², respectivamente). Apesar desta pequena diferença, estas densidades máximas estiveram localizadas sobre a zona da craca *Chthamalus bisinuatus*. Nos dois costões do tipo IV (Praia Dura e Tabatinga), as densidades máximas se localizaram no nível 5 (2.500 ind/m²) e 4 (10.500 ind/m²), respectivamente. No primeiro esta zona apresentava uma rocha extremamente irregular (pequenas fissuras e buracos) e frágil, entremeada por pequenas ostras *Crassostrea rhizophorae*, enquanto que na Tabatinga havia *C. bisinuatus* no quarto nível. Em todos estes seis costões houve uma tendência de abundância crescente desde a linha d'água até estes picos (apesar da Praia Dura não ter nenhum indivíduo no nível 2), com posterior decréscimo de densidade, como um U invertido. As diferenças de densidade de *N. lineolata* entre os níveis destes costões foram significativas ($H > 18,43$; $p < 0,05$; mais detalhes na figura 9) e a comparação múltipla mostrou uma nítida gradação de tamanhos entre os níveis. Os outros dois costões restantes, Lázaro (III) e Puruba (II) não apresentaram diferenças significativas entre níveis, mas houve uma forte tendência neste sentido, com o pico de abundância de Puruba (3.920 ind/m²) estando no nível 2 ($H = 8,96$; $p = 0,056$), enquanto que o pico no Lázaro (apenas 580 ind/m²) esteve no nível 6 ($H = 12,46$; $p = 0,052$).

Nos quatro costões onde *L. flava* ocorreu (Figura 9), em apenas um deles (Praia Dura), esta espécie apresentou uma tendência de distribuição em U invertido, com picos nos níveis 3 e 4 (580 e 275 ind/m²), mesmo com ausência de indivíduos no nível 2 (assim como *N. lineolata*), sendo estas diferenças de densidade entre os níveis estatisticamente significativas ($H = 19,11$; $p = 0,004$). Tanto em Puruba ($H = 8,96$; $p = 0,176$), como na Ta-

S
E
M

BATIDOS



ABRIGADOS

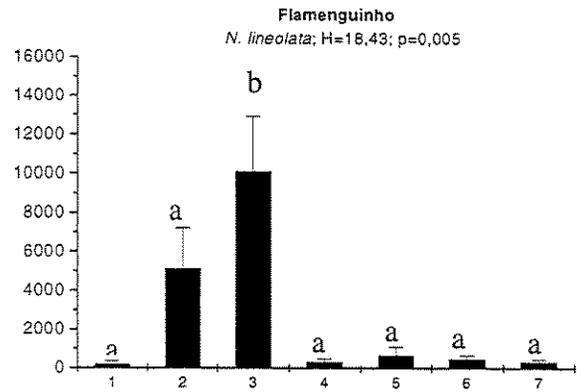
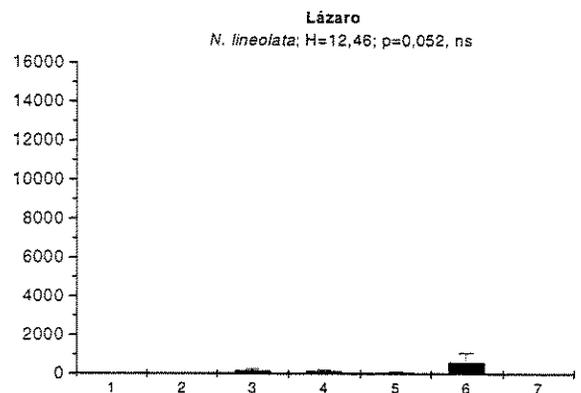
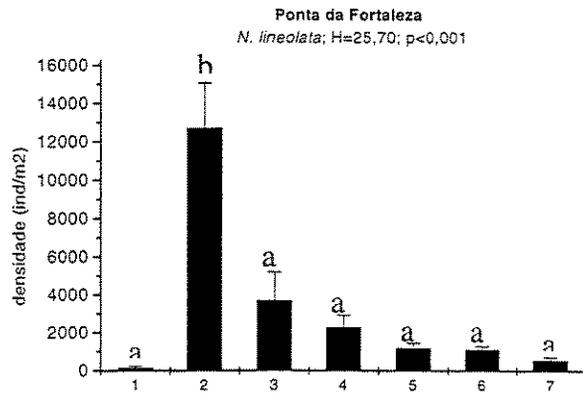
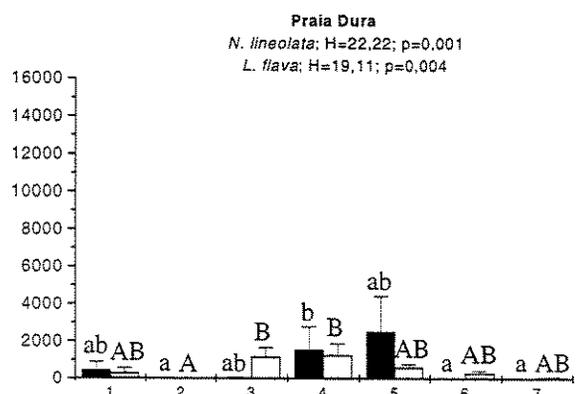
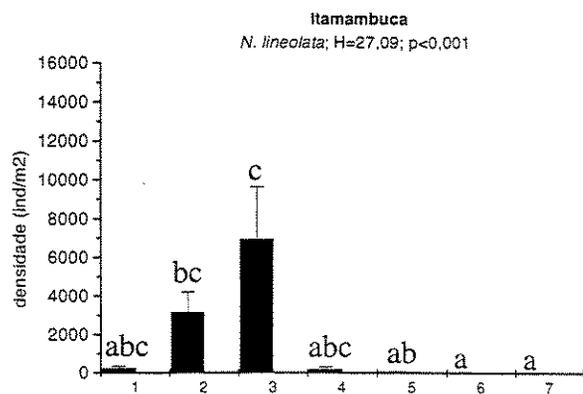
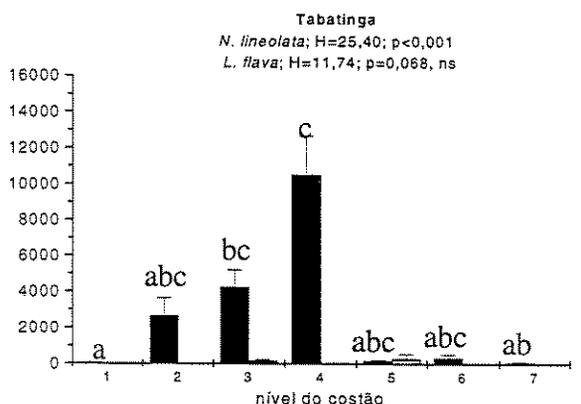
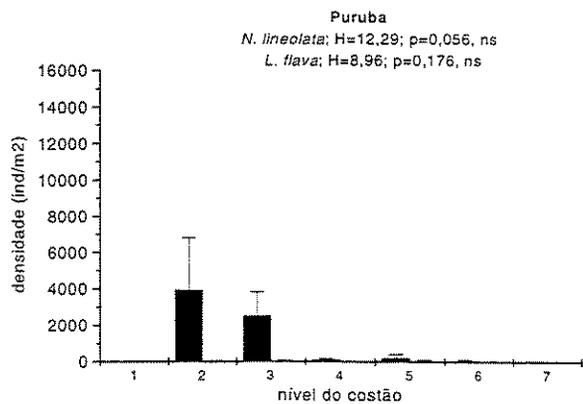
R
I
OC
O
MR
I
O

Figura 9: Densidade (\pm erro padrão) de *N. lineolata* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) no gradiente de dessecação (vertical em oito locais, separados de acordo com o tipo de costão). O nível 1 equivale à franja do infralitoral, enquanto que o nível 7 é limite superior de distribuição dos litorinídeos no costão. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras onde a indica os menores valores e a letra c os maiores; as letras minúsculas indicam diferenças de abundância entre níveis para *lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

batinga ($H = 11,74$; $p = 0,068$), não foram registradas diferenças de densidade entre níveis, provavelmente devido à população composta de adultos.

b) Tamanhos

A distribuição vertical de tamanhos de *N. lineolata* também variou entre os costões, mas houve uma tendência inversa em relação à distribuição de abundância. Uma boa parte dos costões apresentou uma distribuição em U neste gradiente, com os indivíduos maiores sendo proporcionalmente mais abundantes no nível 1 (inferior) e nos níveis 5 a 7 (superiores) (Figura 10). As Pontas do Tapuá e Fortaleza (tipo I) apresentaram tamanhos mínimos no nível 2 (2,5 e 2,8 mm, respectivamente) e tamanhos grandes nas extremidades inferior (3,6 e 4,3 mm, respectivamente) e superior (4,7 e 4,8 mm, respectivamente). Entre os mínimos e os máximos houve um claro gradiente de tamanhos, principalmente entre os níveis 2 e 7 destes costões, detectado pelo teste de Kruskal-Wallis ($H = 116,99$ e $H = 216,65$, respectivamente; $p < 0,001$). Itamambuca (II) e Flamenguinho (IV) também apresentaram esta tendência em U, com tamanho mínimo no nível 3 (2,1 e 2,5 mm, respectivamente) e tamanhos máximos nas extremidades inferior (2,8 e 4,3 mm, respectivamente) e superior (4,7 e 4,6 mm, respectivamente). Estas diferenças entre níveis também foram detectadas pela análise de variância não-paramétrica ($H = 38,73$ e $H = 250,94$, respectivamente; $p < 0,001$). Os outros quatro costões apresentaram peculiaridades nas suas distribuições, descritas a seguir.

Em Puruba (II), *Nodilittorina* apresentou um gradiente crescente de tamanhos em direção ao supralitoral, com o segundo nível tendo uma média de 1,9 e o sexto de 6,7 mm ($H = 44,31$; $p < 0,001$), não ocorrendo indivíduos no primeiro nível. Na Praia Dura (IV) este gradiente foi levemente invertido, com 2,0 mm no primeiro e 1,7 mm no quinto nível ($H = 12,17$; $p = 0,007$). Neste costão não ocorreram indivíduos no segundo nível e nos dois mais superiores (6 e 7). Já na Tabatinga (IV), esta espécie também apresentou diferenças de tamanhos entre níveis ($H = 90,30$; $p < 0,001$), mas não houve um claro gradiente de tamanho, com sua média oscilando entre os níveis, com 2,5 mm no segundo e 3,9 mm no sexto nível. O primeiro nível da Tabatinga não foi considerado na análise de tamanhos, já que tinha apenas um indivíduo. Dos oito costões, apenas o Lázaro (III) não apresentou dife-

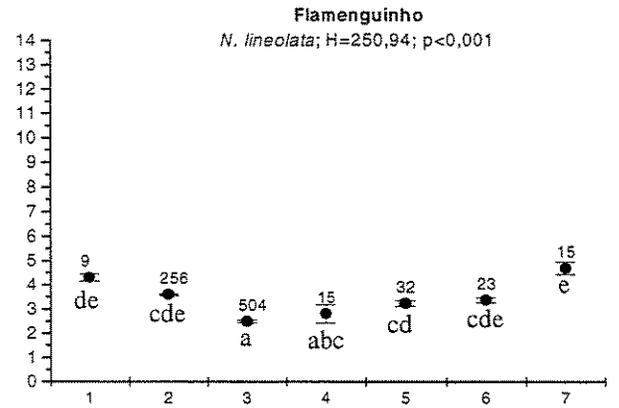
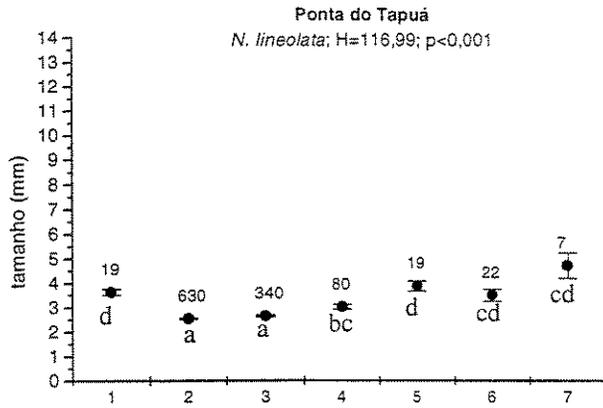
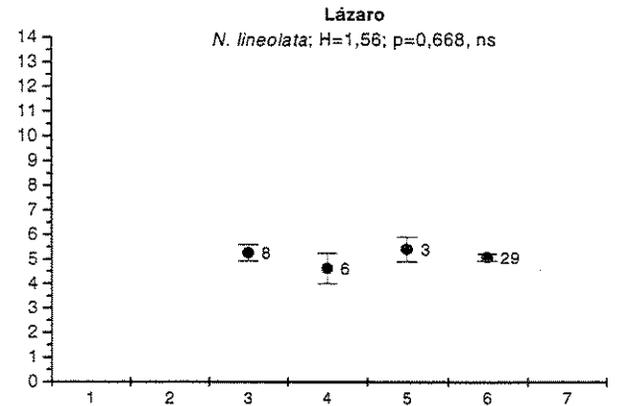
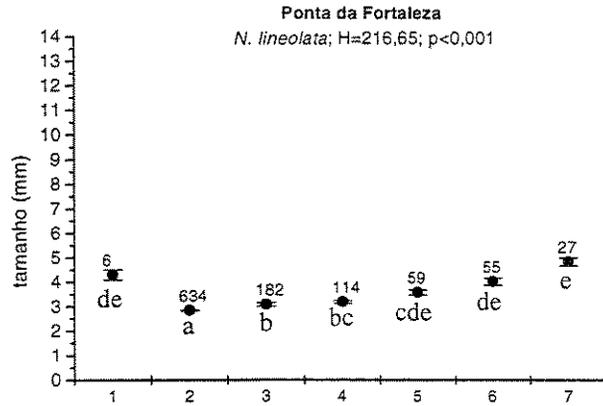
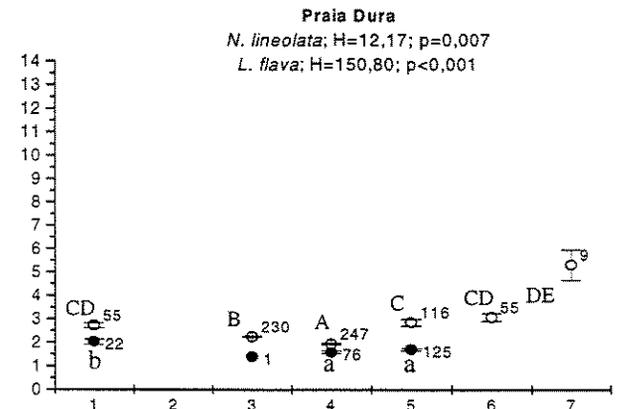
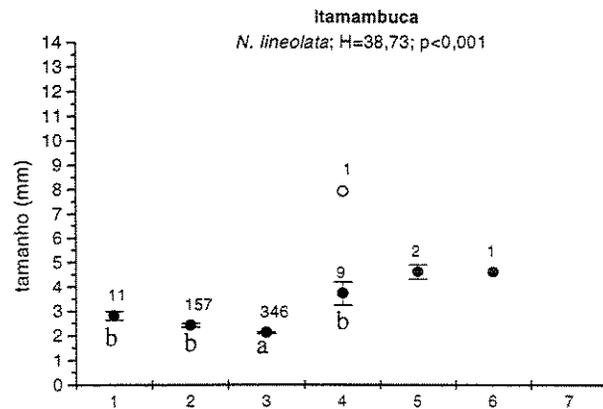
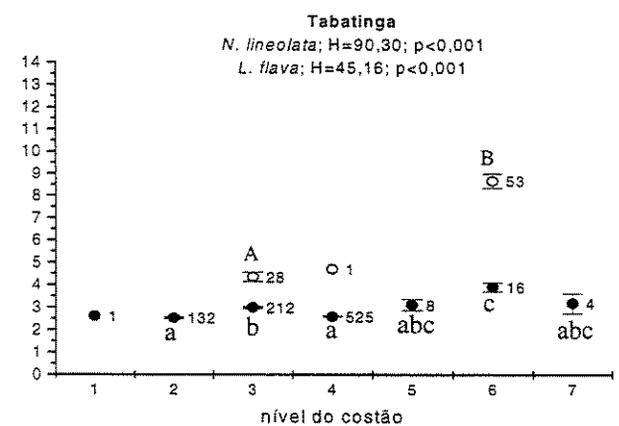
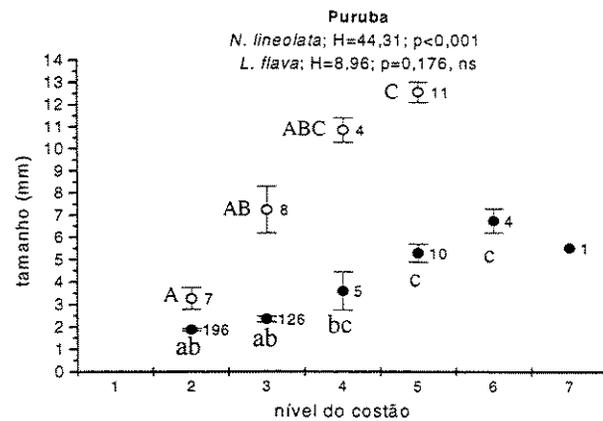
S
E
MR
I
OC
O
MR
I
O

Figura 10: Tamanho (\pm erro padrão) de *N. lineolata* (●) e *L. flava* (○) no gradiente de dessecação (vertical) em oito costões, separados de acordo com o tipo de costão. O nível 1 equivale à franja do infralitoral, enquanto que o nível 7 é o limite superior de distribuição dos litorinídeos no costão. valor numérico ao lado das médias indica o número amostral. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde a indi os menores valores e a letra e os maiores; as letras minúsculas indicam diferenças de tamanho entre níveis para *N. lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

rença significativa de tamanhos entre os níveis ($H=1,56$; $p=0,668$), o que provavelmente se deve à grande proporção de adultos.

Em dois dos três costões analisados, *Littoraria flava* apresentou um claro gradiente crescente de tamanhos em direção ao supralitoral (Figura 10). Em Puruba (tipo II), seu tamanho médio aumentou de 3,2 mm no segundo nível a 12,5 mm no quinto ($H = 22,84$; $p < 0,05$), não ocorrendo indivíduos no primeiro, sexto e sétimo níveis. Na Tabatinga (tipo IV), apesar de só ocorrerem praticamente indivíduos em dois níveis, esta espécie teve 4,4 mm no terceiro nível e 8,7 mm no sexto ($H=45,16$; $p<0,050$). A Praia Dura (também IV) foi a única que apresentou uma distribuição em U para *L. flava* (apesar da ausência de litorínídeos no segundo nível), com os menores indivíduos no quarto nível (1,9 mm) e os maiores nas extremidades inferior e superior (2,7 e 5,3 mm, respectivamente). Estas diferenças entre níveis também foram significativas ($H = 150,80$; $p < 0,05$).

c) Distribuição Espacial

Apesar da distribuição do índice de Morisita para *N. lineolata* no gradiente vertical ter uma grande variação entre níveis dos costões (Figura 11), podemos dizer que, no geral, os menores I_s 's estão nos níveis mais centrais (2, 3, 4), enquanto que os maiores índices estão nos níveis 1, 5 e 6. O nível 3 sempre apresentou uma distribuição espacial aleatória ($p > 0,05$), enquanto que os níveis 1 (quando tem indivíduos) e 5 tiveram, na sua maioria, um padrão agregado de distribuição espacial ($p < 0,05$). Isto sugere uma distribuição em U nestes seis níveis. Entretanto, o nível 7 apresentou sempre um padrão aleatório de distribuição espacial.

Para *L. flava* pode-se dizer também que os maiores índices ($p < 0,05$) estão nos dois extremos (1 e 7, quando ocorrem indivíduos) ou mesmo nos níveis 5 e 6. Os níveis intermediários (2, 3 e 4), mesmo quando agregados, apresentam índices menores que aqueles dos extremos da distribuição vertical, como bem ilustrado pela Praia Dura (Figura 11). Se considerarmos o tipo de substrato (Tabela 2), podemos dizer que o padrão agregado ocorre principalmente quando ambas as espécies ocupam a rocha nua, faixas de *Chthamalus* rarefeitas e faixas de algas da franja do infralitoral. Quando os organismos ocupam faixas de organismos dominantes, como *Chthamalus* e *Brachidontes*, o padrão tende a ser aleatório.

S
E
M

R
I
O

C
O
M

R
I
O

ABRIL

ABRIL

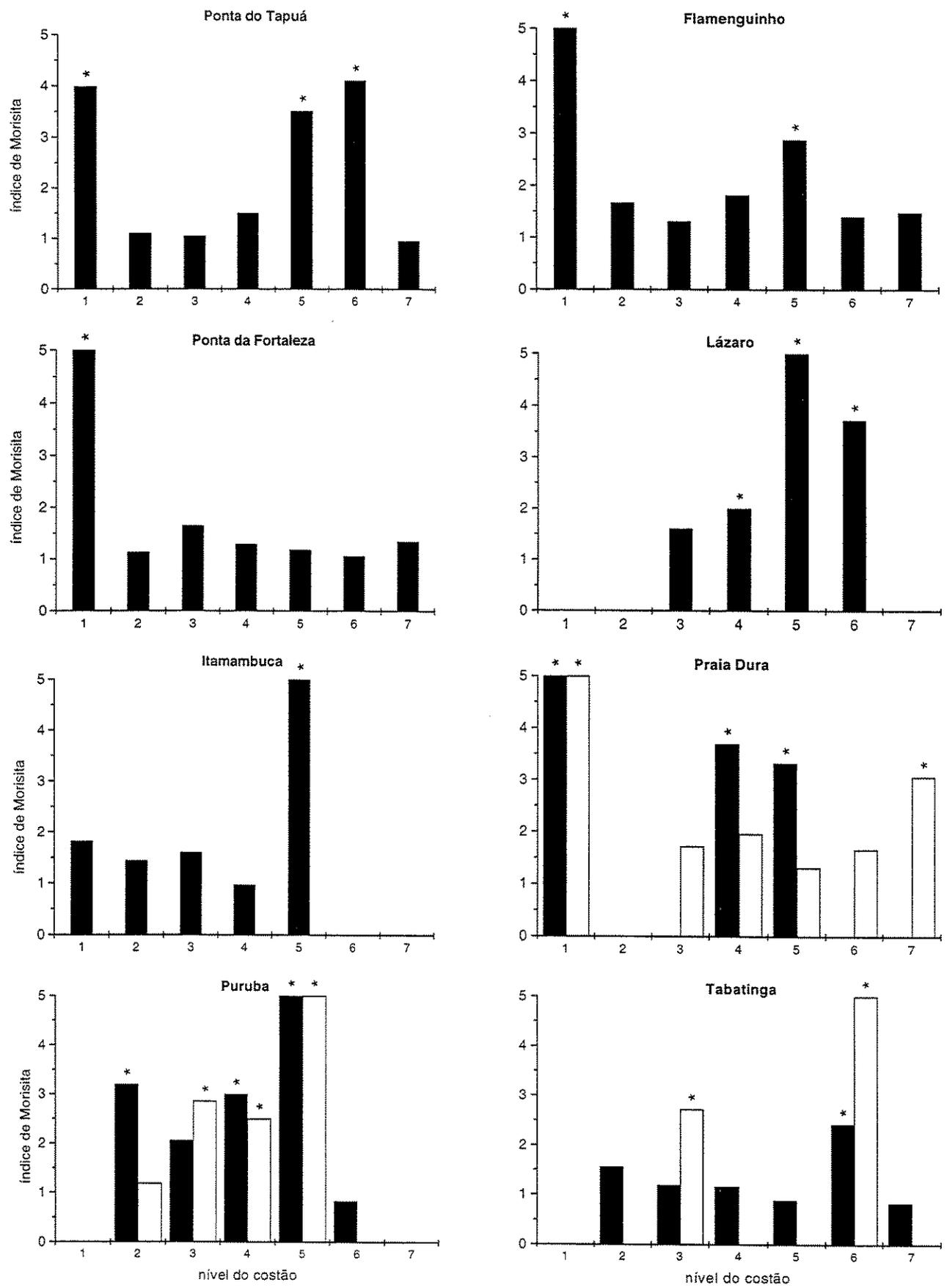


Figura 11: Índice de Morisita de *N. lineolata* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) no gradiente de dessecação (vertical) em oito costões de Ubatuba. Os asteriscos indicam que as populações apresentam um padrão agregado de distribuição espacial.

(4) Chuvas

a) Abundância

a.1) Praia Dura

As densidades de litorinídeos de costão em diferentes situações climáticas da Praia Dura (tipo IV) estão representadas na Figura 12. Neste costão, *Nodilittorina* teve mais indivíduos na estiagem ($640 \pm 339,9$ ind/m²; n = 35) do que na chuva ($471 \pm 199,4$ ind/m²; n = 35), mas esta diferença não foi significativa (U = 590; p = 0,74). *Littoraria flava* também apresentou maior densidade antes ($509 \pm 137,0$ ind/m²; n = 35) do que na chuva ($336 \pm 94,2$ ind/m²; n = 35), mas assim como *N. lineolata*, esta diferença não apresentou significância estatística (U = 523; p = 0,271).

No transecto vertical, *N. lineolata* e *L. flava* apresentaram diferenças significativas de densidade entre os níveis, tanto antes (H = 22,22; p = 0,001 e H = 19,11; p = 0,004), como durante a chuva (H = 17,67; p = 0,007 e H = 19,88; p = 0,003). Entretanto, o pico de densidade de *N. lineolata* se deslocou do nível 5 para o 6, enquanto que *L. flava* manteve a sua densidade máxima no nível 4 (Figura 12).

Os resultados relatados acima referem-se ao inverno de 1999, final da estação seca. Se considerarmos nesta análise a distribuição de ambas as espécies um ano e meio depois na Praia Dura, no final da estação úmida (fim do verão, início do outono), temos que a densidade de *N. lineolata* foi baixa ($117 \pm 41,9$ ind/m²; n = 35) se comparada à situação chuvosa ($471 \pm 199,4$ ind/m²) e a estiagem do inverno ($640 \pm 339,9$ ind/m²). Mesmo assim não houve diferença significativa entre estas três situações (H = 0,179; p = 0,914). Da mesma forma, *L. flava* apresentou mais indivíduos antes da chuva ($509 \pm 137,0$ ind/m²) e menos no verão ($139 \pm 43,0$ ind/m²; n = 35), passando pela situação intermediária chuvosa do inverno ($336 \pm 94,2$ ind/m²). Estas diferenças também não foram significativas (H = 4,769; p = 0,092). Em relação ao gradiente vertical no verão, a conformação em U invertido da curva de distribuição se manteve para ambas as espécies, com o pico de abundância se mantendo no nível 5 para *N. lineolata* e no nível 4 para *L. flava* (Figura 12).

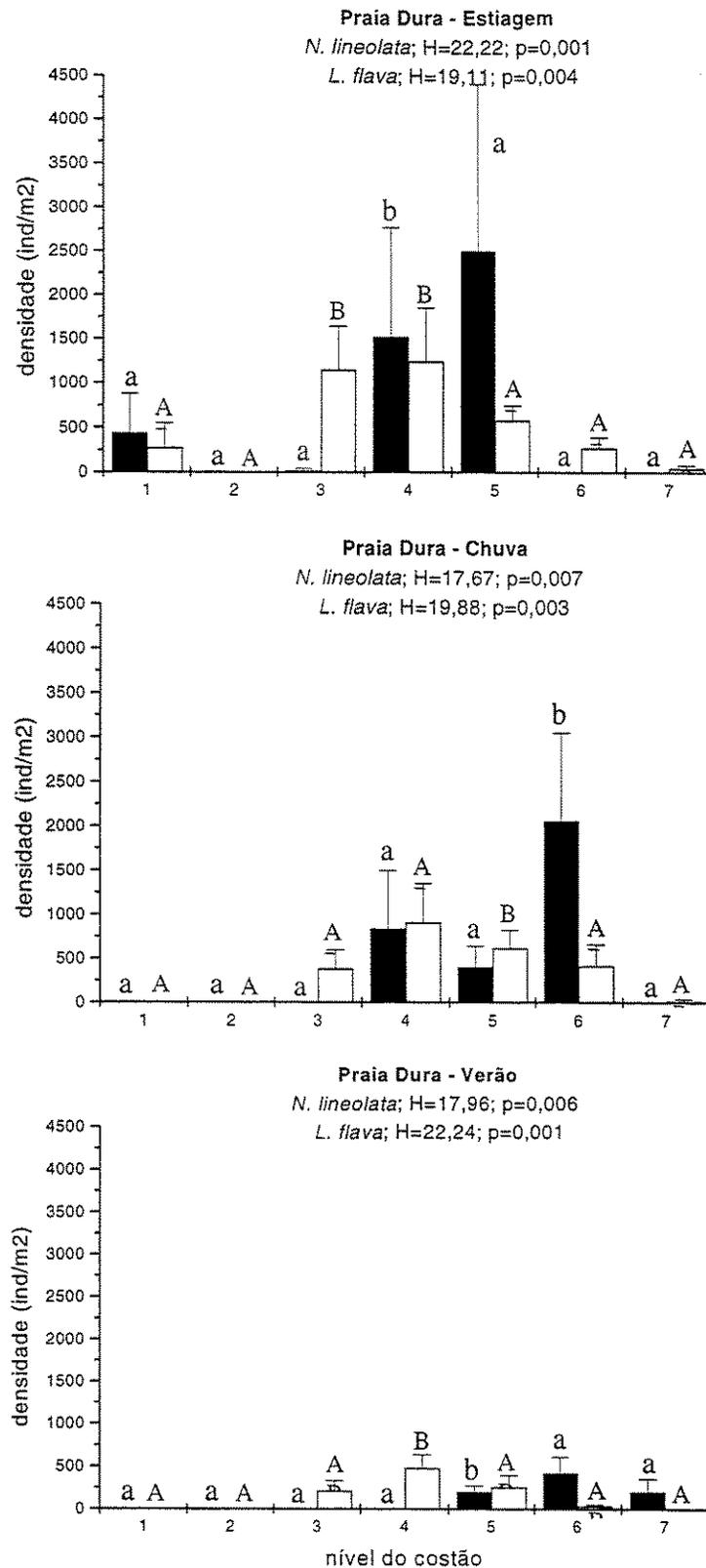


Figura 12: Densidade (\pm erro padrão) de *N. lineolata* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) no gradiente de dessecação (vertical) da Praia Dura (Ubatuba) em três situações temporais (estiagem, chuva e verão). O nível 1 equivale à franja infralitoral, enquanto que o nível 7 é o limite superior de distribuição dos litorinídeos no costão. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde **a** indica os menores valores e a letra **b** os maiores; as letras minúsculas indicam diferenças de abundância entre níveis para *N. lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

a.2) *Flamenguinho*

A densidade de *N. lineolata* no Flamenguinho (a única espécie presente neste costão) não apresentou diferença significativa entre a estiagem e a chuva ($U = 685$; $p = 0,392$), apesar de haverem mais indivíduos amostrados antes ($2.440,0 \pm 760,90 \text{ ind/m}^2$; $n = 35$) do que depois da chuva ($1.997,1 \pm 778,50 \text{ ind/m}^2$; $n = 35$). Como antes ($H = 18,43$; $p = 0,005$), a densidade variou significativamente entre os níveis do gradiente de dessecação após a chuva ($H = 21,63$; $p = 0,001$), além da conformação da curva ser semelhante entre situações, ou seja, as menores densidades estiveram nos extremos, enquanto que o pico permanece no nível 3 - U invertido (Figura 13).

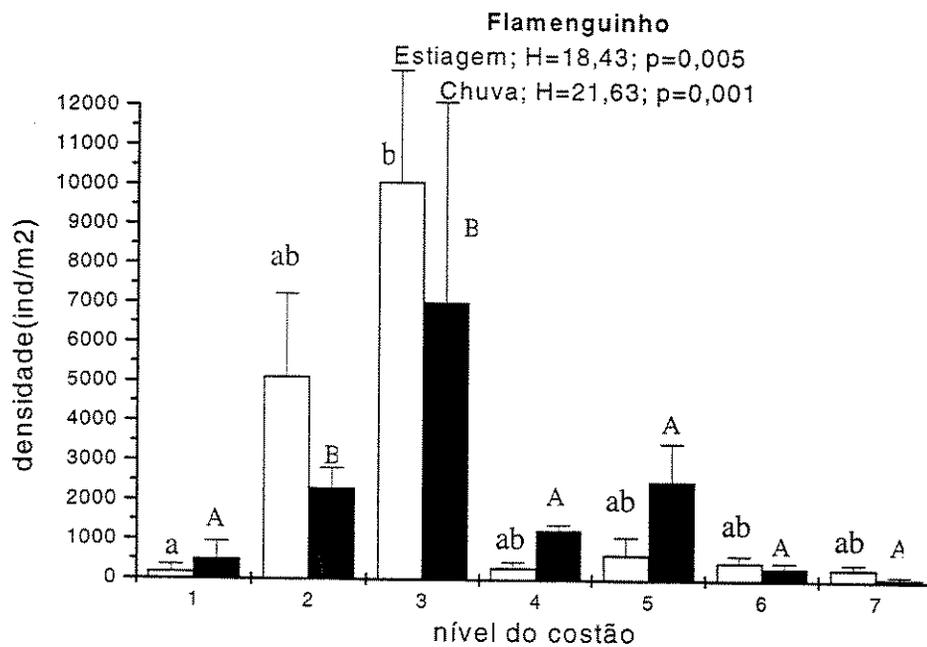


Figura 13: Densidade (\pm erro padrão) de *N. lineolata* antes (barras brancas) e depois da chuva (barras pretas) no Flamenguinho (Ubatuba). O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde **a** indica os menores valores e a letra **b** os maiores; as letras minúsculas representam a estiagem, enquanto as maiúsculas representam a chuva.

b) Tamanhos

b.1) Praia Dura

Nodilittorina teve um tamanho significativamente menor na situação de estiagem ($1,7 \pm 0,04$ mm; $n = 224$) do que na situação de chuva ($2,4 \pm 0,09$ mm; $n = 165$) ($U = 26.113$; $p < 0,001$). De forma semelhante, *L. flava* apresentou tamanho menor antes ($2,6 \pm 0,04$ mm; $n = 712$) do que na chuva ($2,8 \pm 0,08$ mm; $n = 466$) ($U = 185.927,5$; $p < 0,001$). Ao contrário da estiagem, não foram encontrados indivíduos no primeiro nível na chuva, só ocorrendo, então, litorinídeos a partir do terceiro nível.

O padrão de distribuição de tamanhos entre níveis na Praia Dura também se alterou para ambas as espécies, na chuva (Figura 14). *Nodilittorina*, que antes deste evento, apresentava um padrão decrescente de tamanho em direção ao supralitoral ($H = 12,17$; $p = 0,007$), inverteu este padrão. Esta diferença entre níveis se mostrou significativa na chuva, com os indivíduos dos níveis 4 e 5 sendo menores que aqueles do nível 6 ($H = 62,06$; $p < 0,001$). Já *L. flava*, que apresentava um padrão de distribuição de tamanhos em U ($H = 150,80$; $p < 0,001$), apresentou tamanhos crescentes em direção ao supralitoral, com os indivíduos dos níveis 3 e 4 sendo menores que os indivíduos dos três últimos níveis ($H = 151,65$; $p < 0,001$).

Quanto aos tamanhos na situação verão, temos que *N. lineolata* ($2,8 \pm 0,18$ mm; $n = 41$) é estatisticamente igual à situação chuvosa ($2,4 \pm 0,09$ mm), mas tanto chuva como verão apresentam tamanhos significativamente maiores que a situação seca ($1,7 \pm 0,04$ mm); ($H = 68,74$; $p < 0,001$). Já o tamanho de *L. flava* apresenta um gradiente significativo entre as três situações ($H = 61,83$; $p < 0,001$), com o maior tamanho no verão ($3,0 \pm 0,09$ mm; $n = 194$) e o menor na estiagem do inverno ($2,4 \pm 0,04$ mm), passando pelos tamanhos intermediários do costão chuvoso ($2,80 \pm 0,08$ mm).

Assim como nas duas situações do inverno (estiagem e chuva), a distribuição de tamanhos no gradiente vertical apresentou diferenças significativas tanto para *N. lineolata* ($H = 8,248$; $p = 0,016$), como para *L. flava* ($H = 21,109$; $p < 0,05$). O padrão crescente de tamanhos em direção ascendente, presente durante a chuva no costão, se manteve para ambas as espécies no verão. Entretanto, acompanhando o número de indivíduos, pareceu

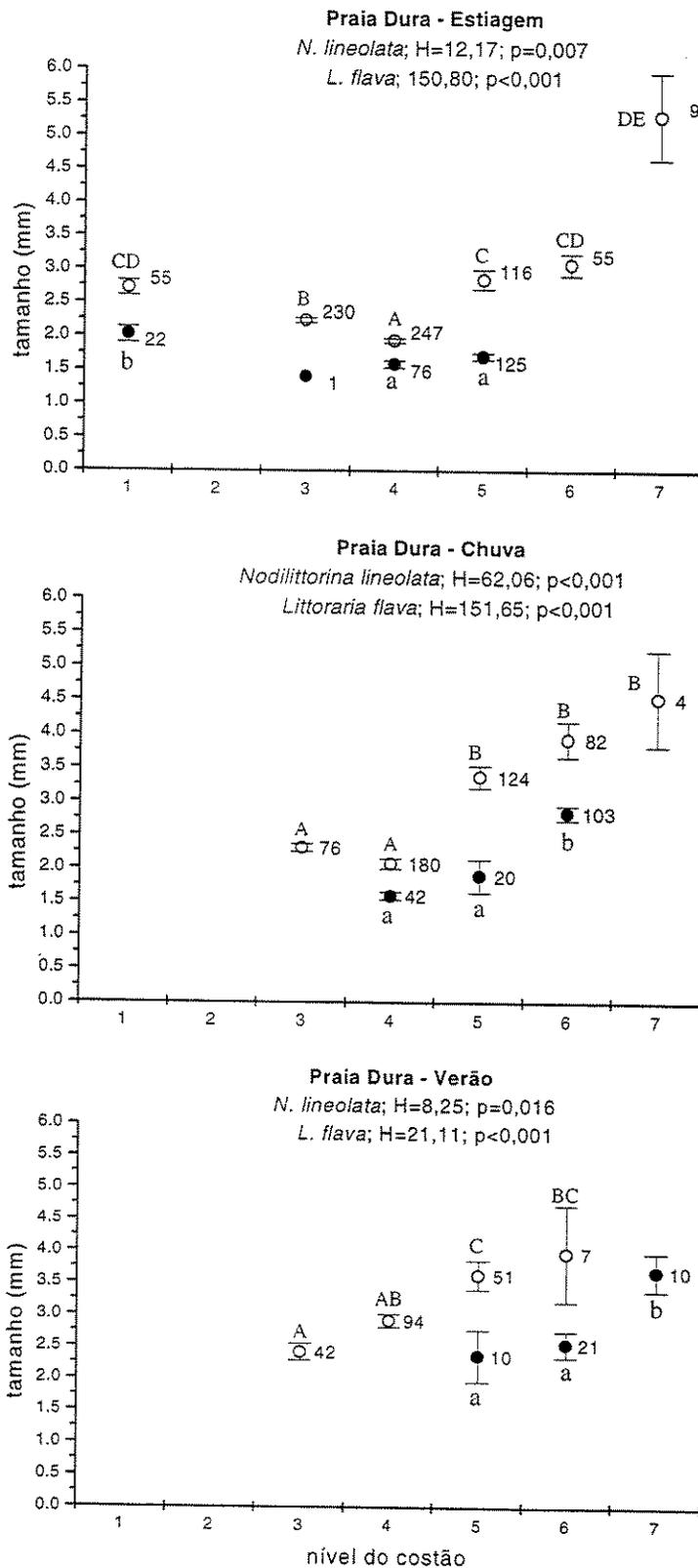


Figura 14: Tamanho (\pm erro padrão) de *N. lineolata* (●) e *L. flava* (○) no gradiente de dessecação (vertical) da Praia Dura (Ubatuba) em três situações temporais (estiagem, chuva e verão). O nível 1 equivale à franja do infralitoral, enquanto que o nível 7 é o limite superior de distribuição dos litorinídeos no costão. O valor numérico ao lado das médias indica o número amostral. Os resultados das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde a indica os menores valores e a letra e os maiores; letras minúsculas indicam diferenças de tamanho entre níveis para *N. lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

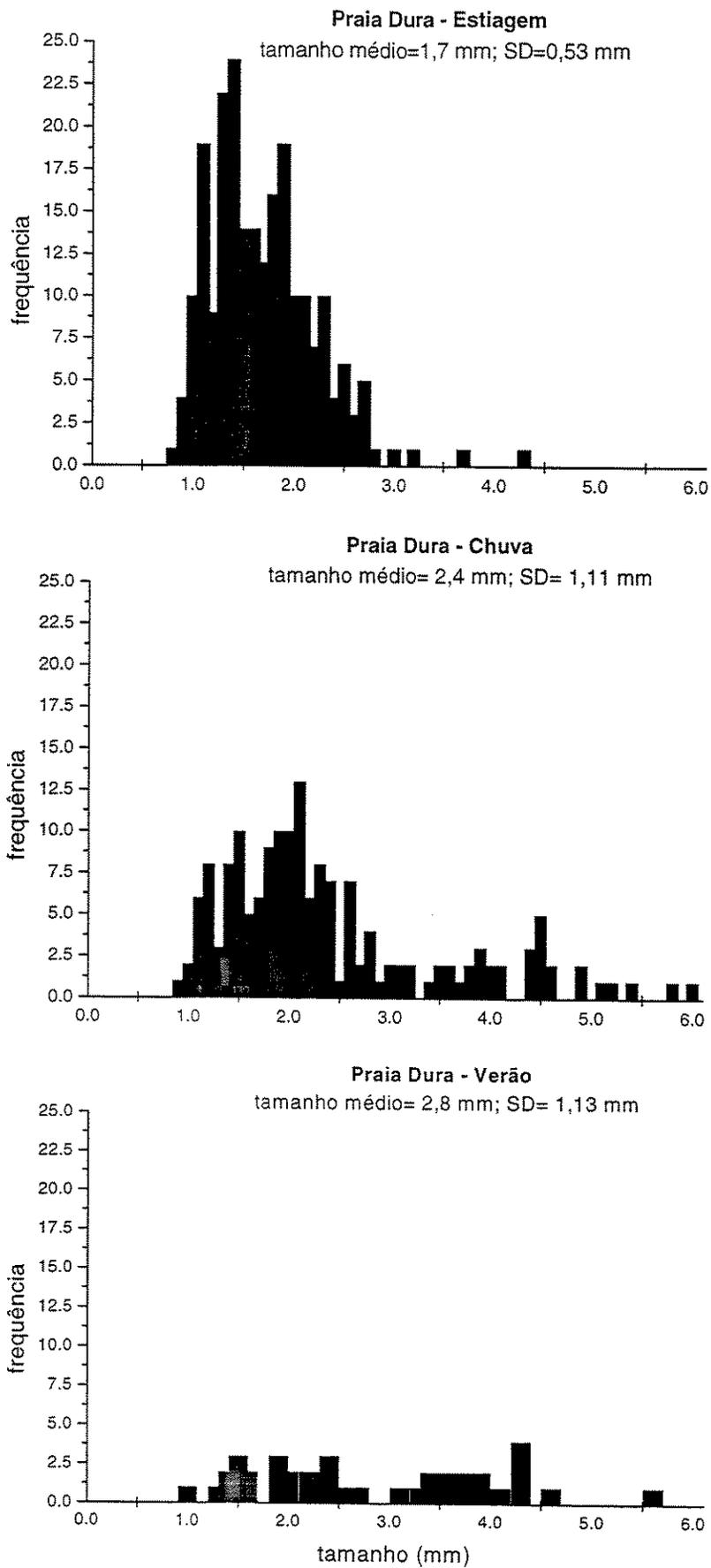


Figura 15: Estrutura populacional dos tamanhos de *N. lineolata* em três situações temporais (estiagem, chuva e verão) da Praia Dura (Ubatuba).

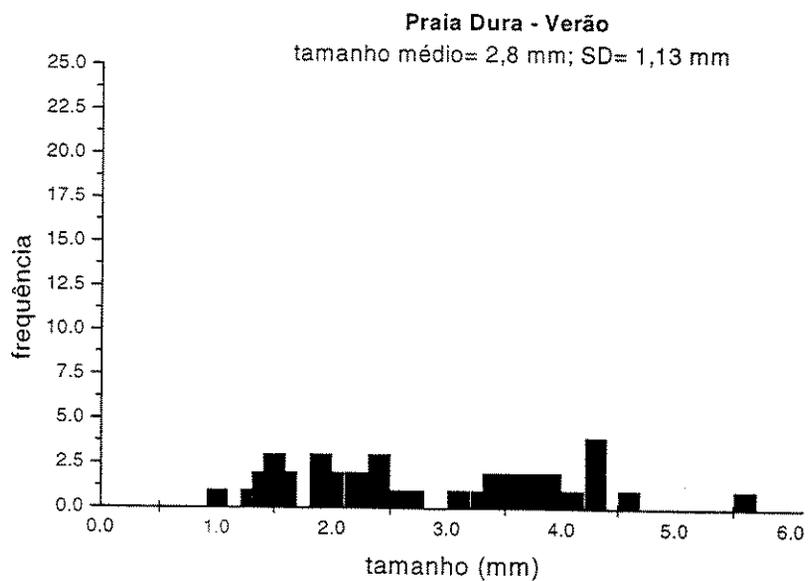
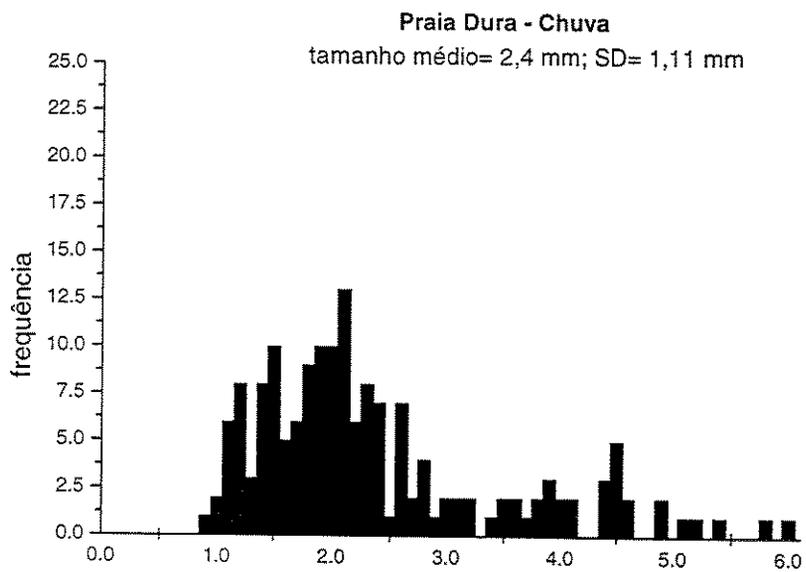
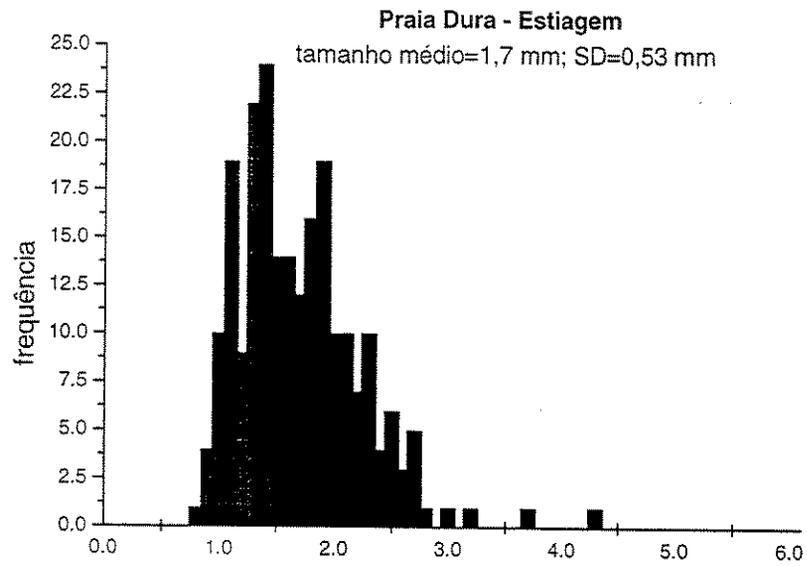


Figura 16: Estrutura populacional dos tamanhos de *N. lineolata* em três situações temporais (estiagem, chuva e verão) da Praia Dura (Ubatuba).

haver um deslocamento de *N. lineolata* para níveis superiores (atingindo o nível 7), enquanto que *L. flava* recuou para níveis mais inferiores (saindo do nível 7) (Figura 14).

Acompanhando a estrutura de tamanhos nas três situações climáticas da Praia Dura, houve uma clara redução de recrutas de *N. lineolata* (Figura 15) e *L. flava* (Figura 16) entre estiagem e chuva (11 dias), sendo esta defasagem mais acentuada no verão.

b.2) Flamenguinho

Neste costão do tipo III, ao contrário da Praia Dura, *Nodilittorina* teve tamanhos significativamente menores depois ($2,6 \pm 0,04$ mm; $n = 694$) do que antes da chuva ($2,9 \pm 0,04$ mm; $n = 854$) ($U = 244.527,5$; $p < 0,001$). Assim como antes da chuva ($H = 250,94$; $p < 0,001$), o tamanho médio variou significativamente entre os níveis do costão (distribuição vertical) ($H = 325,18$; $p < 0,05$). Entretanto, a distribuição em U, característica do Flamen-

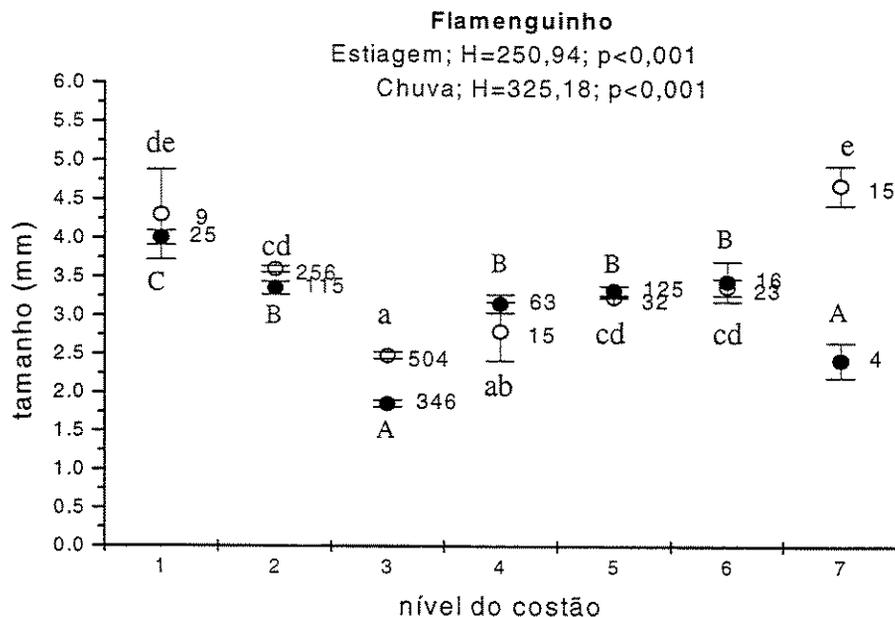


Figura 17: Tamanho (\pm erro padrão) de *N. lineolata* antes (\circ) e depois da chuva (\bullet) no Flamenguinho (Ubatuba). O valor numérico ao lado das médias indica o número amostral. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde **a** indica os menores valores e a letra **e** os maiores; as letras minúsculas representam a estiagem, enquanto as maiúsculas representam a chuva.

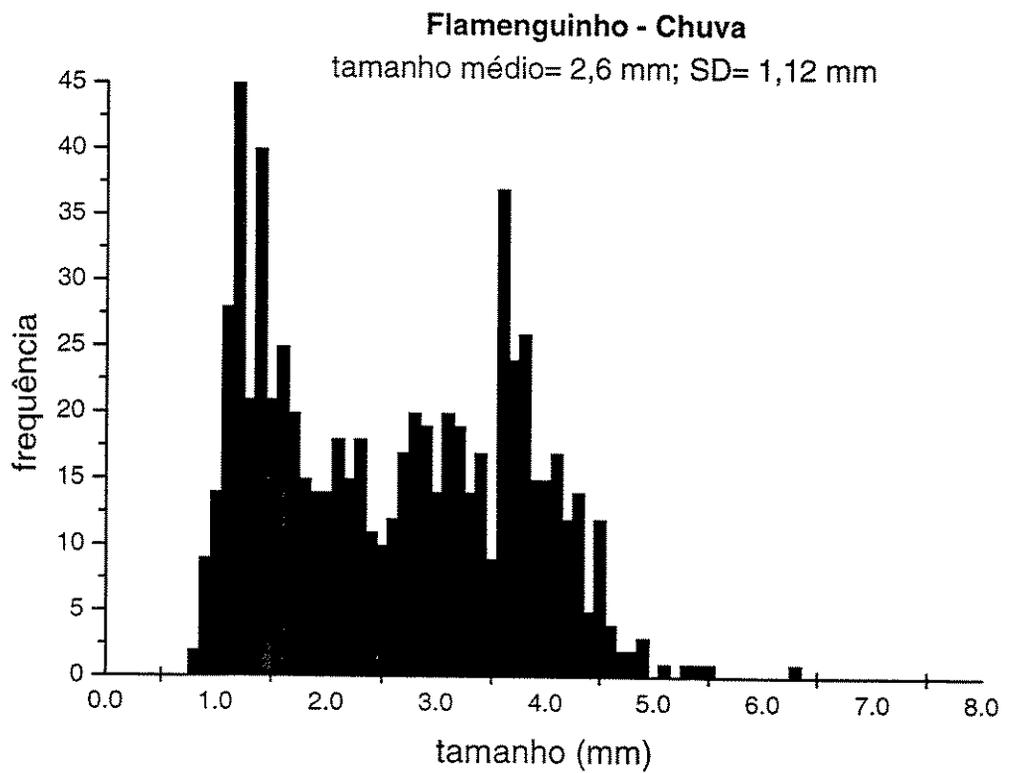
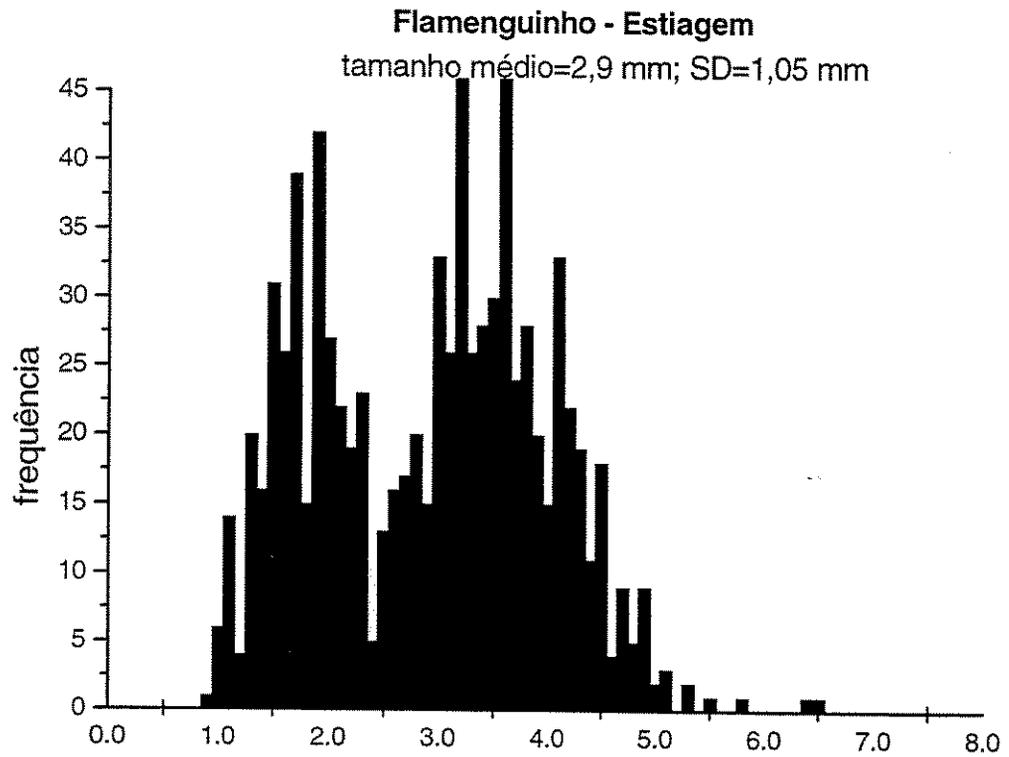


Figura 18: Estrutura populacional dos tamanhos de *N. lineolata* em duas situações temporais (estiagem e chuva) do Flamenguinho (Ubatuba).

guinho na estiagem, apresentou uma mudança de conformação (Figura 17), com o último nível apresentando tamanhos estatisticamente iguais ao do nível com menor tamanho (3). Mas esta diferença pode ser um artefato estatístico devido ao número amostral muito baixo (e à grande variância) referente ao nível 7 ($n = 4$). Analisando a estrutura de tamanhos de *N. lineolata* antes e depois da chuva, pode-se dizer que houve uma redução do número de indivíduos entre 2,0 e 4,0 mm (Figura 18).

c) Distribuição Espacial

c.1) Praia Dura

Houve uma redução no valor do índice de Morisita entre estiagem ($I_{\delta} = 10,48$), chuva ($I_{\delta} = 6,91$) e verão ($I_{\delta} = 4,61$) para *N. lineolata*, mas em todas as situações o padrão de distribuição espacial foi agregado. Já *L. flava* (espécie menos agregada), apresentou uma tendência inversa, mas um gradiente menos acentuado, com estiagem apresentando o padrão menos agregado ($I_{\delta} = 3,42$) em relação à chuva ($I_{\delta} = 3,61$) e verão ($I_{\delta} = 4,09$).

Em relação à distribuição vertical (Figura 19), *Nodilittorina* apresentou um padrão decrescente de agregação tanto na estiagem (do nível 1 ao 5) como na chuva (do nível 4 ao 6, com este último apresentando um padrão aleatório de distribuição espacial). Já no verão, *N. lineolata* teve uma tendência crescente do índice de Morisita, com os níveis 5 e 6 tendo um padrão aleatório, enquanto que o nível 7 teve um padrão agregado de distribuição espacial. *Littoraria flava* também mudou a sua distribuição espacial entre as situações climáticas. Na estiagem o padrão desta espécie foi em U (com os extremos agregados), na chuva houve uma tendência crescente de agregação em direção ao supralitoral (com os níveis 6 e 7 agregados) e no verão houve uma inversão da tendência, com o nível 3 sendo agregado, enquanto os níveis mais superiores tiveram um padrão aleatório de distribuição espacial.

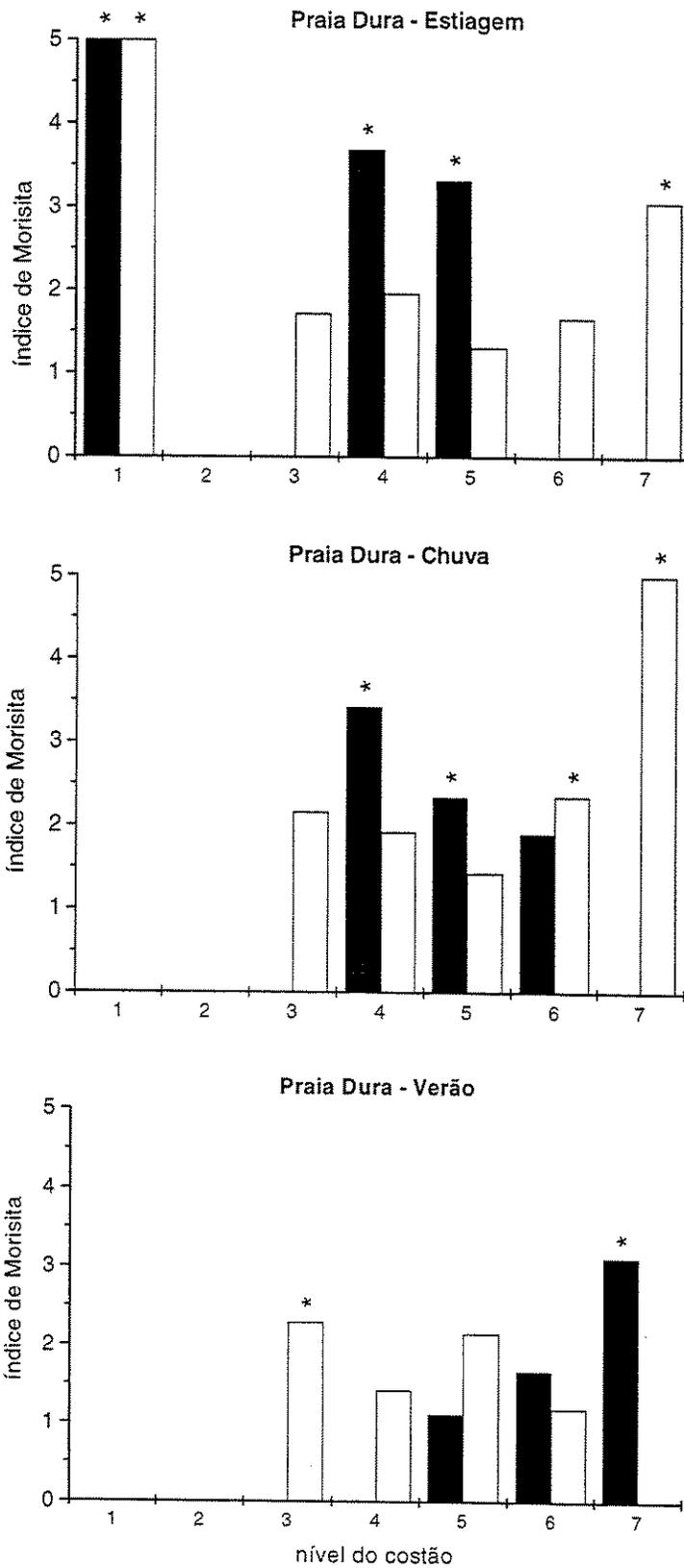


Figura 19: Índice de Morisita de *N. lineolata* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) no gradiente de dessecação (vertical) nas três situações climáticas da Praia Dura. Os asteriscos indicam que as populações apresentam um padrão agregado de distribuição espacial.

c.2) *Flamenguinho*

Antes da chuva, *Nodilittorina* apresentou um padrão de distribuição espacial menos agregado ($I_s = 4,27$) do que depois da chuva ($I_s = 6,13$). Em relação ao gradiente vertical, houve um padrão em U de distribuição espacial antes da chuva (do nível 1 ao 5), mas esta tendência foi menos clara depois da chuva, devido ao padrão aleatório do nível 2 e agregado do nível 3 (Figura 20).

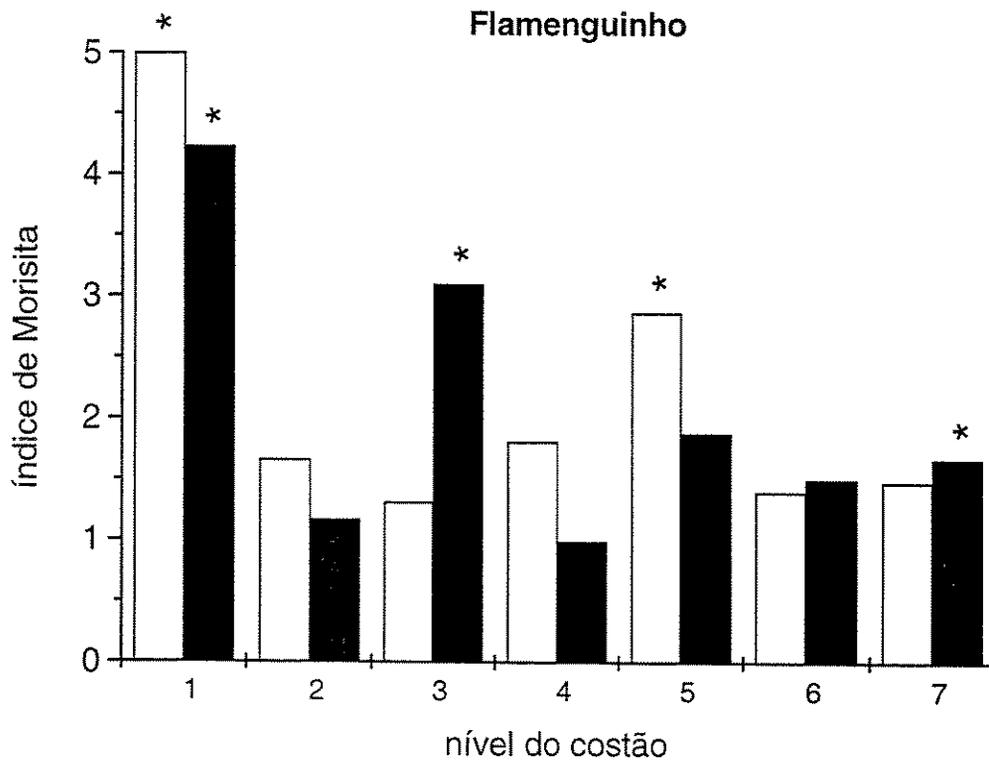


Figura 20: Índice de Morisita de *N. lineolata* antes (barras brancas) e depois da chuva (barras pretas) no Flamenguinho (Ubatuba). Os asteriscos indicam que as populações apresentam um padrão agregado de distribuição espacial.

5. Discussão

(1) *Padrões Gerais*

Nodilittorina lineolata ocupou todos os costões estudados, mesmo havendo uma grande variação em relação às características ambientais de cada um dos oito locais. Já *L. flava* ocorreu apenas em locais com alguma influência de água doce, em menores densidades que a outra espécie (exceção feita à Praia Dura, onde a densidade de *N. lineolata* não é significativamente maior). Estes padrões são corroborados por observações em muitos outros locais (incluindo outros estados) e em praticamente todas as estações do ano, o que confirma estudos feitos até então acerca da abundância de *N. lineolata* (Magalhães 1998; Apolinário *et al.* 1999) e da restrição de *L. flava* a locais com condições mixo-halinas (Magalhães 1998; Moutinho & Alves-Costa 2000) e contesta a ocorrência de *L. flava* feita por Simone (1998), que aponta a presença em estuário como secundária. É ressaltado aqui que *L. flava* é uma espécie característica de estuários e não apenas de ambientes abrigados. Apesar disto, foram encontrados indivíduos de *L. flava* na Ilha do Castilho (litoral sul do Estado), localizada a cerca de 5 km da costa da Ilha do Cardoso (observação pessoal), em pequenas faixas verticais na ausência de *N. lineolata*. Esta ocorrência esteve associada a áreas de pouso do atobá *Sula leucogaster*, local onde o guano escorria em direção à água (observação pessoal). Assim, pode-se levantar a hipótese de que a presença de *L. flava* em regiões estuarinas esteja associada a uma maior quantidade de matéria orgânica, como observado nas grandes densidades desta espécie em cais de São Vicente (baixada santista) e Cananéia (litoral sul do Estado), áreas estuarinas (observação pessoal). Rios ou esgotos (que também podem reduzir a salinidade) poderiam trazer nutrientes e microorganismos para os estuários que, ao encontrarem locais abrigados das ondas, poderiam proliferar mais facilmente (Townsend *et al.* 2000). Como resultado, a dieta dos litorínídeos e, conseqüentemente, suas distribuições poderiam ser afetadas. Em locais de maior hidrodinamismo esta proliferação ficaria mais prejudicada.

Os pequenos tamanhos médios apresentados para *N. lineolata* (2,7 mm) e por *L. flava* (3,8 mm) não devem ser analisados isoladamente e sim conjugados com a estrutura de tamanhos e com a distribuição vertical destas espécies, visto que há uma grande probabilidade de terem sido coletados uma grande quantidade de recrutas e uma pequena

quantidade de adultos. Magalhães (1998) mostra que os menores tamanhos médios de *N. lineolata* se aproximam de 3,0 mm (na zona de *Chthamalus bisinuatus*), enquanto que os maiores se aproximam de 7,0 mm (no supralitoral). Borkowski (1974), estudando o crescimento desta espécie (então chamada *Littorina lineolata*) na Flórida, considerou juvenis tendo uma média de tamanho de 3,0 mm (no outono), enquanto que a classe com um ano de idade apresentava 10,0 mm de tamanho médio. No presente estudo, não foram encontrados indivíduos de porte tão grande.

Moutinho & Alves-Costa (2000) descrevem *L. flava* como tendo 12,4 mm em média durante o mês de junho, enquanto que Simone (1998), estudando coleções de museu, aponta um tamanho médio de 20 mm! Em relação aos primeiros autores, acredita-se que as populações do Araçá (local de coleta) sejam realmente maiores que as de Ubatuba, o que pode ser devido à localização dos mangues estudados, em área poluída, com alto teor de matéria orgânica. Esta situação poderia favorecer a proliferação de microalgas (Townsend *et al.* 2000), mas estudos mais detalhados precisam ser feitos quanto à dieta e crescimento destes litorínídeos. Já em relação a Simone (1998), por ter estudado coleções de museu, não é recomendável comparar os seus dados, por não sabermos o método de coleta empregado, se seletivo ou não. Entretanto, nos dois casos, acredita-se que não foram considerados indivíduos entre algas e conchas de ostras, como é comum em manguezais (observação pessoal; ver capítulo 3). Esta hipótese é reforçada pelo menor indivíduo coletado por Moutinho & Alves-Costa (2000): 6,3 mm. No presente estudo, a grande maioria dos indivíduos amostrados de *L. flava* foram da Praia Dura, que é composta por uma população de recrutas (ver abaixo). Mesmo Puruba e Tabatinga, que apresentaram indivíduos maiores (média acima de 7,0 mm) tiveram muito poucos indivíduos acima de 12 mm (10 e 5 indivíduos, respectivamente). Apesar das diferenças com outros estudos (cujas razões devem ser melhor investigadas), o presente estudo confirma a distinção de tamanho corpóreo entre as duas espécies estudadas.

As modas apresentadas nos histogramas podem representar diferentes coortes. Assim, pode-se sugerir uma divisão de classes etárias em quatro grupos principais de tamanho corpóreo, para ambas as espécies. Para *N. lineolata*, temos indivíduos muito pequenos (< 2,0 mm), pequenos (2,0 a 4,0 mm), médios (4,0 a 6,0 mm) e grandes (> 6,0 mm). Para *L. flava* os indivíduos muito pequenos são aqueles menores que 3,0 mm, os pequenos têm entre 3,0 e 6,0 mm, os médios variam entre 6,0 e 9,0 mm, enquanto que os

grandes têm mais de 9,0 mm. Moutinho & Alves-Costa (2000) classificam *L. flava* em pequenos (< 10 mm), médios (entre 10 e 14 mm) e grandes (acima de 14 mm), sem fazer distinção etária ou funcional. Assume-se aqui, para ambas espécies, que os indivíduos muito pequenos (pós-larva) e pequenos (juvenis) sejam recrutas, e que os médios e grandes (adultos). Esta suposição confirma que Simone (1998) e Moutinho & Alves-Costa (2000) estudaram somente indivíduos adultos. Entretanto, resta confirmar a classificação proposta acima com estudos mais detalhados do crescimento e reprodução destas espécies, aliados às variações em diversos tipos de ambientes mixo-halinos. Tudo isto sugere que as coletas feitas aqui foram feitas em época de recrutamento para ambas as espécies. Na Flórida, o recrutamento de *N. lineolata* se inicia no verão, atingindo pico no outono (Borkowski 1974) (o inverso do encontrado aqui). Assim, acredita-se que há no mínimo dois recrutamentos por ano. Já para *L. flava* é possível supor que há apenas um pico de recrutamento no final do inverno, o que torna este processo mais problemático para esta espécie.

(2) *Distribuição Horizontal entre Costões*

Há uma clara preferência de *habitat* em cada uma das espécies, ao se comparar as distribuições e abundâncias entre costões de diferentes tipos (horizontal). Em áreas com grande exposição a ondas e sem influência de água doce (costões do tipo I), *Nodilittorina lineolata* ocupou toda a região entremarés (da orla do infralitoral até o supralitoral) e sua densidade foi a maior entre todos os tipos de costões. Este padrão de ocupação também ocorreu para *L. flava* no costão da Praia Dura (tipo IV) onde havia um filete de água correndo da mata sobrejacente, além da influência de um estuário de porte médio. Estes fatores podem estar limitando a distribuição de *L. flava* a ambientes abrigados e salobros. Esta espécie não foi amostrada em áreas onde não havia um rio, córrego ou outras fontes de água doce (como os costões dos tipos I e III).

Outro costão do tipo IV (Tabatinga) também apresentou densidade de *L. flava* maior que os costões do tipo II (Itamambuca e Puruba), mas esta diferença não se mostrou significativa. Nestes últimos, apesar do grande hidrodinamismo, a densidade populacional de *N. lineolata* é menor do que a registrada para os costões do tipo I, provavelmente devido à influência estuarina. Nas áreas mais abrigadas do impacto de ondas (III e IV), *Nodilittorina* não apresentou nenhum padrão característico, já que ocorreu em pequenas e

grandes densidades, tanto em costões sem influência de água doce (Lázaro e Flamenguinho), como em costões com influência estuarina (Praia Dura e Tabatinga). Flamenguinho e Tabatinga, inclusive, apresentaram densidades tão altas quanto os costões do tipo I. Já o Lázaro e a Praia Dura tiveram as menores densidades dentre todos os costões estudados para *N. lineolata*.

Em estudo anterior (Chaves, dados não publicados), foi registrada uma grande abundância de *N. lineolata* no costão do Lázaro. Assim, acredita-se que a pequena densidade registrada neste estudo seja devido a algum impacto antropogênico, já que esta praia é a que sofre maior efeito de atividades humanas, seja pela poluição causada por barcos ou efluentes domésticos (esgoto), seja pela passagem de turistas e pescadores de caranguejos (observação pessoal; veja Brown & Taylor 1999 sobre o efeito de pisoteamento em gastrópodes de algas calcáreas). A primeira hipótese parece ser mais plausível, pois os poucos organismos encontrados foram grandes (tamanho médio de 5,0 mm), e esta estrutura de tamanhos poderia ser o resultado de um recrutamento mal sucedido devido à qualidade da água. Rilov *et al.* (2001) encontraram uma estrutura composta somente de adultos em *Stramonita haemastoma* na costa de Israel e atribuíram esta resposta a fatores como redução de salinidade, poluição por TBT (causando imposex) e predação dos estágios larvais por uma medusa. Tanaka (1997), estudando mecanismos de sucessão em comunidades de costões, relata uma alta mortalidade de *Chthamalus bisinuatus* no Lázaro e na Praia Dura, em 1995. Se esta craca atua como um sítio de recrutamento de *N. lineolata* (ver mais abaixo) e se esta mortalidade é recorrente, pode-se atribuir esta estrutura adulta à redução de abrigo ou de alimento para os recrutas de cracas. É preciso, entretanto, um estudo mais detalhado para se comprovar esta hipótese, principalmente quanto à definição do número de coortes (recrutamentos) por ano.

A relação positiva entre densidade e tamanho de *N. lineolata* entre costões é esperada visto que em ambientes favoráveis os caramujos devem ser mais e maiores. Além disto, mostra que a maior densidade dos costões é resultado não apenas do alto número de recrutas, mas da população como um todo. Uma exceção a esta regra é o Lázaro, que apresentou poucos indivíduos de grande porte. *Littoraria flava* tem uma relação inversa de densidade e tamanho entre costões, visto que as populações de Itamambuca, Puruba (tipo II) e Tabatinga (IV) têm poucos indivíduos adultos.

Nodilittorina e *L. flava* mostraram uma relação inversa entre densidade e grau de agregação entre costões, mostrando inclusive que costões de alta densidade, como aqueles do tipo I, têm uma distribuição espacial próxima do padrão aleatório. A relação entre o índice de Morisita e tamanho corpóreo entre costões também apresenta uma tendência inversa, porém em menor intensidade. Os costões com maior abundância de *N. lineolata* foram aqueles onde as zonas de *Chthamalus* e *Brachidontes* tiveram uma maior cobertura do substrato rochoso, enquanto aqueles com menor densidade a presença destes organismos sésseis era reduzida ou mesmo ausente (Lázaro). A presença de faixas biológicas na comunidade entremarés pode ser responsável por evitar um padrão mais agregado do que aquele presente em áreas onde a distribuição é determinada por manchas de *Tetraclita* e algas na franja do infralitoral, ou pelo comportamento de agregação para evitar dessecação nos níveis do supralitoral.

De modo geral, pode-se dizer que *Nodilittorina* prefere costões mais expostos ao efeito das ondas em locais onde não haja influência de água doce, enquanto que *L. flava* prefere o outro extremo do gradiente horizontal, ou seja, costões abrigados com alguma influência de água doce. Nas situações intermediárias há uma grande variação na densidade, que pode ser atribuída a fatores locais, antropogênicos ou não. Pareceu haver também uma correlação positiva de densidade e tamanho entre costões, mas negativa entre estes parâmetros e grau de agregação. Para determinar as tendências geográficas e ambientais mais detalhadamente, é preciso realizar estudos a longo prazo (e de escala espacial maior), aliados à estudos experimentais manipulativos de transposição entre costões e estudos ecofisiológicos.

(3) *Distribuição Vertical*

Litorinídeos são considerados organismos característicos da orla do supralitoral, sendo utilizados, inclusive, para definir esta zona (Stephenson & Stephenson 1949; Lewis 1964; Paula 1987). Entretanto, deve-se tomar cuidado para não confundir uma zona característica de uma zona exclusiva, já que as zonas de maior densidade destes organismos, na maioria das vezes, ficam localizadas mais abaixo, no mediolitoral, principalmente nas faixas dominadas por cracas do gênero *Chthamalus* (Apolinário *et al.* 1999; Magalhães 1998), padrão também descrito aqui. Foi mostrado ainda que tanto *N.*

lineolata como *L. flava* podem ocupar toda a região entremarés, desde a orla do infralitoral (zona de maior ocorrência da craca *Tetraclita stalactifera* ou algas) até a orla do supralitoral (a conhecida zona de litorinídeos). Para *N. lineolata* esta ampla ocupação ocorreu, principalmente, nas áreas mais expostas às ondas (costões do tipo I), enquanto que *L. flava* só teve uma ampla distribuição vertical no costão da Praia Dura (tipo IV).

O padrão geral de distribuição de tamanhos no gradiente de dessecação parece contrariar o esperado pela teoria de Vermeij (1972), e aqui será chamado de padrão de distribuição vertical em U, já que os indivíduos maiores estão nos níveis mais inferiores (1 ou 2) e superiores (5, 6 e 7), enquanto que os menores indivíduos estão localizados no segundo, terceiro ou quarto níveis. Estes indivíduos pequenos estão associados preferencialmente à faixa da craca *Chthamalus bisinuatus*, e secundariamente às faixas de *Brachidontes* spp.. Destes níveis intermediários até o mais superior, há um gradiente de tamanhos do tipo 1, ou seja um claro gradiente crescente de tamanho da concha. Os estudos que corroboram a teoria citada acima parecem não ter considerado organismos das regiões mais inferiores, levando em conta apenas indivíduos da zona de *Chthamalus* para cima. Se considerarmos que *N. lineolata* e *L. flava* são organismos característicos de toda a região entremarés (incluindo orla do infralitoral), pode-se dizer então que os indivíduos presentes nas regiões mais inferiores se enquadram no gradiente do tipo 2 descrito por Vermeij, ou seja, haveria também um gradiente crescente de tamanhos em sentido descendente. Assim, estas duas espécies teriam um padrão de distribuição misto, dos tipos 1 e 2. Chapman (1994b) descreve o mesmo padrão para *N. unifasciata* em costões da Austrália. Esta distribuição de tamanhos em U só não ocorreu nos costões onde os litorinídeos foram ausentes nos dois primeiros níveis (Puruba, Lázaro e Tabatinga). A ausência de *N. lineolata* nos dois últimos níveis, pareceu não afetar esta distribuição mista em Itamambuca, ao contrário da Praia Dura (ver mais abaixo). Resumindo, quando *N. lineolata* e *L. flava* ocorrem em toda a extensão vertical do costão na maré baixa, há um padrão de distribuição de tamanhos em U.

A alta complexidade estrutural do substrato rochoso do mediolitoral superior da Praia Dura parece ser um fator essencial na determinação da distribuição de abundância e tamanho, fornecendo abrigos, já que a densidade de ambas espécies é maior e seu tamanho menor em regiões com pequenos buracos, fissuras e fendas, mesmo em níveis mais superiores (4 e 5). Nos outros costões estudados (com exceção do Lázaro e Puruba) as

regiões mais densamente povoadas e com menores tamanhos (principalmente *N. lineolata*) são aquelas da zona de *C. bisinuatus* (níveis 2 e 3). Neste caso, os abrigos estariam entre cracas vivas ou mesmo dentro de placas de cracas mortas, como mostrado por Barnes (2000). Vermeij (1972) indica que os indivíduos menores de litorinídeos estariam restritos às regiões de mortalidade mínima, o que parece ser o caso quando os recrutas encontram abrigos nas rochas ou entre a biota, se protegendo do calor, da dessecação ou mesmo de predadores.

Chapman & Underwood (1994) mostraram que indivíduos pequenos e grandes de *Nodilittorina pyramidalis* respondem diferentemente à complexidade topográfica do substrato, com indivíduos menores preferindo microhabitats mais complexos. Esta preferência poderia estar associada a uma maior umidade nestes últimos ou ainda à abundância de algas presentes na sua dieta. Estudando populações de *N. lineolata* em costões de Saquarema (Estado do Rio de Janeiro) e São Sebastião (litoral norte de São Paulo), Magalhães (1998) sugere que ausência dos menores indivíduos nas regiões mais superiores indica que a zona da *Chthamalus* seria um sítio de recrutamento larval. Na Tabatinga, a preferência de *N. lineolata* nesta zona é confirmada pela presença de pequenos indivíduos ocupando *Chthamalus* acima e abaixo da zona de *Brachidontes* sp.. A única exceção à regra é a ocorrência dos menores indivíduos na zona de *Brachidontes* sp. em Puruba, mas isto pode ser devido à rarefação da zona de *Chthamalus* neste costão.

Resumindo, não apenas o gradiente de dessecação é importante na determinação da estrutura de tamanhos da populações, mas também o nível de complexidade do *habitat*, variável em escalas muito pequenas.

Na Praia Dura (tipo IV), *Nodilittorina* não ocorreu nos dois níveis mais superiores, mostrando um gradiente decrescente de tamanho no sentido ascendente do costão. Esta ausência de *N. lineolata* pode ser devido à ocupação da orla supralitorânea por *L. flava* (evidenciando competição) ou ainda a uma menor tolerância à dessecação em relação à espécie maior, neste ambiente com baixo hidrodinamismo. Variações intra- e inter-específicas no tamanho corpóreo são ecologicamente importantes (Vermeij 1972; Thivakaran & Kasinathan 1990), já que indivíduos maiores conseguem armazenar água por mais tempo, dada a menor razão superfície-volume em relação a indivíduos menores. Esta limitação, associada à coexistência de *L. flava*, poderia estar evitando a distribuição de *N. lineolata* nos níveis superiores.

Existem algumas hipóteses para explicar a ocorrência de maiores indivíduos nas regiões mais superiores do costão, como a maior tolerância deles a estresses decorrentes da exposição ao ar (Connell 1972; Vermeij 1972), mas o que poderia explicar a ocorrência de indivíduos grandes na orla do infralitoral, ainda que em números menores que os da orla do supralitoral? Fatores biológicos como predação e competição são apontados como importantes para determinação dos limites inferiores dos organismos entremarés (Connell 1961a; b; Paine 1966; Connell 1972; Vermeij 1972), já que nestes níveis as condições abióticas são mais amenas. Mas isto não esclarece a presença de indivíduos maiores deste herbívoros nestas regiões, já que alguns potenciais predadores, como peixes e siris do infralitoral, poderiam preferi-los. Esta hipótese só seria aceita caso houvesse uma preferência por indivíduos pequenos. Assim, a zona de *Chthamalus* serviria realmente como um refúgio de indivíduos menores, tanto contra a dessecação (superior), como contra predação (inferior).

Outra razão levantada para explicar este padrão (a presença de grandes indivíduos no limite inferior da distribuição) é que alguns indivíduos maiores se arriscariam a forragear na orla do infralitoral ou mesmo se deslocar da zona de *C. bisinuatus* para níveis inferiores após a época de recrutamento. Nos dois casos, a faixa de *Chthamalus* parece ser uma barreira difícil de transpor em razão do fácil desalojamento pelas ondas (indivíduos maiores ficariam mais vulneráveis). Raffaelli & Hughes (1978) mostraram que indivíduos de *Littorina rudis* e *L. neritoides* que não encontram abrigo são muito grandes para as frestas disponíveis e acabam morrendo em áreas mais expostas às ondas. Magalhães (1998), realizando experimentos de transposição entre zonas num costão muito batido, também comprovou uma maior mortalidade de adultos de *N. lineolata* na zona de *Chthamalus*. Assim, esta hipótese também não se aplicaria.

Observando os dois costões do tipo I (Pontas do Tapuá e da Fortaleza), percebe-se que, apesar de ocorrerem, os indivíduos grandes são raros nos níveis inferiores. Uma hipótese para isto é que nestas áreas com grande energia de ondas, alguns indivíduos maiores de *N. lineolata* poderiam estar sendo arrastados por elas, ficando retidos na trama de algas e cracas *T. stalactifera* presentes na orla do infralitoral. Indivíduos de *N. lineolata* são transportados passivamente, sendo recapturados até 20 metros acima do ponto de marcação, após uma tempestade (Magalhães 1998). Um transporte passivo no arrasto de volta das ondas também poderia ocorrer, mas esta hipótese só se aplicaria a costões mais

batidos. Entretanto, no Flamenguinho, um costão de exposição moderada, também foram encontrados indivíduos grandes, em altas densidades, nos dois níveis mais inferiores. Neste costão, havia uma plataforma horizontal na orla do infralitoral, o que indica que a inclinação do costão e sua complexidade estrutural podem ser determinantes na distribuição de *N. lineolata*. Ohgaki (1988) descreve que *N. exigua*, após caírem em plataformas do mediolitoral (em razão das chuvas), sobem imediatamente para os níveis de origem, mas não informa o tamanho dos indivíduos.

Tanaka (comunicação pessoal) sugere que a predação talvez não seja um fator tão importante nestes costões e alguns indivíduos forrageiem oportunisticamente na orla do infralitoral. Os predadores presentes poderiam preferir outras presas, enquanto a competição por microalgas poderia ser menor, já que os competidores potenciais seriam apenas as lapas, mais comuns em clareiras.

Quanto ao padrão da distribuição de abundância em escala de metros, Brown (1984) descreve que a maioria das espécies de animais e plantas, principalmente aquelas da região entremarés, tem suas maiores densidades no centro de distribuição dos organismos e que existe uma relação positiva entre abundância média e amplitude de distribuição (Brown 1984; Gaston 1996). Apolinário *et al.* (1999), ao considerar três níveis do costão, também mostraram que a maior densidade de *N. lineolata* está localizada no centro de sua distribuição (*Chthamalus*). A distribuição de densidade inversa ao U mostrada para tamanhos ocorreu em 6 dos 8 costões, com exceção feita apenas ao Lázaro e Puruba, que não apresentaram diferenças significativas de densidade entre os níveis (provavelmente devido ao baixo número amostral ou a uma estrutura feita somente de adultos, ou aos dois motivos), apesar da forte tendência neste sentido ($p = 0,052$ e $0,056$, respectivamente).

É interessante notar que entre costões (horizontal) a relação entre tamanho e densidade é direta, enquanto que dentro de um costão (vertical) esta relação é inversa. Esta correlação negativa entre tamanho e densidade em pequena escala também foi detectada por Chapman (1994b) para *N. unifasciata* (então classificada como *Littorina*) e ela sugere que esta espécie apresente crescimento dependente de densidade. É lógico pensar que pela disponibilidade de recursos (espaço ou alimento), é mais provável que uma área mantenha mais indivíduos menores ou menos indivíduos maiores. Assim, a alta densidade e a conseqüente competição intra-específica poderia estar limitando o crescimento dos indivíduos (veja Sale & Tolimieri 2000, que apontam a banalização do conceito de

dependência de densidade). No único costão em que ocorreu em grandes densidades (Praia Dura), *L. flava* também apresentou uma distribuição de densidade inversa com a distribuição de tamanhos no gradiente vertical.

Os maiores coeficientes de dispersão (índice de Morisita) de ambas as espécies no presente estudo estiveram associados às zonas mais extremas dos gradientes, que são aquelas de menor complexidade estrutural (rocha lisa) ou agregados de *Tetraclita* e algas (níveis 1, 5 e 6). Este padrão pode estar refletindo um comportamento de agregação nas áreas onde os abrigos são menores ou localizados, já que onde houve faixas de dominância biológica, a distribuição espacial não foi contagiosa. Moutinho & Alves-Costa (2000) descrevem um comportamento de agregação para *L. flava* em costões, no qual os menores indivíduos se localizam no interior do agregado. Chapman & Underwood (1996) indicam que este comportamento confere vantagens contra predação e parasitismo, além de evitar que caramujos sejam deslocados pelas ondas e de reduzir o estresse provocado pela dessecação e altas temperaturas. Uma vantagem adicional da agregação pode ser a alimentação extra dos pequenos indivíduos com microalgas presentes na concha dos indivíduos maiores (Moutinho & Alves-Costa 2000). Através de experimentos de exclusão com pequenas cercas e gaiolas, Apolinário *et al.* (1999) mostraram que *N. lineolata* (então chamada *N. ziczac*) são organismos que controlam a abundância de microalgas, sugerindo também que suas agregações são determinadas pela maior quantidade deste alimento na zona de *C. bisinuatus*. A herbivoria por gastrópodes pastadores pode ser um fator biológico tão importante para a comunidade entremarés quanto a competição ou predação (McQuaid 1996b; Apolinário *et al.* 1999).

Diante do apresentado acima, pode-se sugerir que em último caso, a distribuição vertical dos litorinídeos é determinada pela disponibilidade de abrigos, seja porque eles fornecem um microhabitat para os indivíduos pequenos se protegerem contra dessecação ou predação, seja porque oferecem uma maior abundância de microalgas para litorinídeos em fase de crescimento. Entretanto, este abrigo deve estar localizado nas regiões intermediárias do gradiente entremarés, úmidas o suficiente para a sobrevivência de litorinídeos e distante de efeitos biológicos adversos do infralitoral e da submersão. É o que Vermeij (1972) chamou de zona de mortalidade mínima.

Os resultados apresentados aqui mostram também que os litorinídeos estudados, apesar de serem organismos marinhos, não estão sujeitos nem à imersão nem à emersão

permanente, preferindo microambientes intermediários no gradiente de dessecação. Apenas os indivíduos muito grandes suportariam valores extremos destas condições estressantes, provavelmente devido a osmo- e termorregulações mais eficientes, características de indivíduos adultos. Apesar da predação ser um fator preponderante na determinação da distribuição em muitas comunidades, nada ainda pode ser falado a respeito disto para as espécies aqui estudadas. Entretanto, acredita-se que uma das pressões responsáveis pelo passo evolutivo deste grupo de gastrópodes marinhos em direção ao ambiente terrestre tenha sido a predação. Aqui, cabe uma pergunta geral (Little 1990): litorinídeos estariam colonizando o ambiente terrestre, assim como fizeram outros grupos de organismos?

(4) Chuvas

Tem sido demonstrado o efeito das chuvas sobre diversos aspectos ecológicos de litorinídeos, principalmente de manguezais, por exemplo, na ativação do movimento e da cópula de *Littoraria angulifera* (Gallagher & Reid 1974; Gallagher & Reid 1979), mas ainda pouco se sabe sobre a resposta de litorinídeos de costão às chuvas (Ohgaki 1988).

As chuvas que caíram no início de setembro de 1999 foram as primeiras após um longo tempo de estiagem na região de Ubatuba e suficientes para reduzir a salinidade da água subjacente em apenas um dia. Assim, o aumento de tamanho de ambas as espécies na Praia Dura poderia ser devido a uma grande mortalidade de indivíduos pequenos imediatamente após estas chuvas. E apesar de não terem sido detectadas diferenças significativas de densidade para as duas espécies entre estiagem, chuva e verão, podemos dizer que houve uma relação inversa entre número absoluto de indivíduos amostrados e tamanho médio (Figuras 12 e 14). Assim, foi evidente um efeito das chuvas, tanto nas médias de tamanhos entre situações climáticas distintas, como nas distribuições de tamanho e densidade de ambas as espécies na Praia Dura.

Ao contrário deste costão, o Flamenguinho apresentou uma redução de tamanho de *N. lineolata* após as chuvas do final do inverno (Figuras 17 e 18). O grande número de indivíduos maiores presentes nos níveis inferiores pode estar sofrendo um revés (mortalidade) devido à redução da salinidade da água, já que o tempo de submersão destes animais nestes níveis é maior. Na Praia Dura, populações adultas de ambas as espécies não foram amostradas nos dois primeiros níveis durante a chuva. Ao estudar o efeito das chuvas

sobre *Nodilittorina exigua* no Japão, Ohgaki (1988) mostra que há uma redução de densidade deste litorínídeo após eventos de depressão atmosférica (chuvas fortes e longas), mas não diferencia recrutas de adultos.

O desaparecimento de indivíduos de *N. lineolata* e de *L. flava* do primeiro nível da Praia Dura foi determinante na mudança dos padrões de distribuição após a chuva e no final da estação chuvosa (março). Isto pode ser devido a variações das condições climáticas entre estações, mas também à poluição, já que no verão a região de Ubatuba apresenta elevados índices de ocupação humana e a Praia Dura é um dos pontos mais procurados pela população local. As altas temperaturas do início do ano e o baixo hidrodinamismo podem reduzir significativamente a qualidade da água. Para *N. exigua*, Ohgaki (1988) mostra que as regiões do costão mais vulneráveis a tempestades são aquelas mais inferiores, sugerindo um maior efeito da grande energia de ondas nestes níveis em relação a níveis mais superiores. Não parece ser o caso para *N. lineolata* e *L. flava*, já que os costões estudados aqui são de baixa energia e, inclusive durante as chuvas, não foi observada uma mudança neste hidrodinamismo. Magalhães (1998) registrou um deslocamento passivo de *N. lineolata* após uma grande tempestade num costão do Rio de Janeiro, mas atribui este deslocamento apenas ao efeito das ondas, dada a grande distância linear entre o local de marcação e o de recaptura (20 m).

Na Praia Dura, houve um deslocamento de *N. lineolata* para regiões superiores, concentrando-se no nível 6 do costão após a chuva e no verão, local onde esta espécie não ocorreu antes do aumento da pluviosidade. Este deslocamento provavelmente se deve à migração de indivíduos para áreas alternativas de forrageamento (proporcionadas pela disponibilidade extra de microalgas). Esta hipótese é reforçada pela observação de diversos indivíduos de *N. lineolata* em grande atividade no supralitoral enquanto o substrato ainda estava úmido, mesmo durante a maré baixa (observação pessoal). Depois de um certo tempo de chuva, esta espécie pára de se movimentar, fato que pode ser atribuído à redução de salinidade decorrente do acúmulo de água doce no substrato rochoso. Ohgaki (1988) mostrou que indivíduos de *N. exigua* são deslocados para regiões inferiores do costão após chuvas, num local onde havia uma plataforma horizontal, com rápido retorno (um dia) às zonas de origem, superiores (escarpa rochosa). Este deslocamento foi devido ao choque mecânico decorrente da pequena enxurrada, dissolvendo o filme de muco que protegia este organismo contra a dessecação nas marés baixas. No final do verão (estação chuvosa), *L.*

flava ocorreu em densidades muito baixas nos dois níveis mais superiores da Praia Dura, ao contrário das situações estiagem e chuva, do inverno, quando esta espécie foi abundante no nível 6. Pode estar havendo um deslocamento desta espécie para níveis inferiores, proporcionadas pela distensão da distribuição de *N. lineolata* para níveis superiores.

O fim do verão nesta região subtropical é o final de uma estação chuvosa, na qual ocorreram diversos eventos de alta pluviosidade. Assim, é considerado aqui que a distribuição nesta época é o resultado destes eventos na Praia Dura. Apesar dos dados de verão aqui apresentados não terem sido coletados no verão seguinte à coleta de inverno e sim mais de 18 meses depois no mesmo costão (o que indica a ocorrência de pelo menos mais uma coorte), pode-se lançar a hipótese da grande mortalidade de juvenis após a estação chuvosa, o que pode explicar o aumento significativo de tamanho de *L. flava*. Não podemos esquecer também que para esta espécie o recrutamento é mais problemático. Já *Nodilittorina* apresentou mesmo tamanho de indivíduos entre inverno com chuva e verão, o que poderia indicar uma reduzida mortalidade neste período ou pulsos mais constantes de recrutamento.

Em relação à distribuição espacial na Praia Dura, *Nodilittorina* apresentou uma redução progressiva de agregação nos costões entre estiagem, chuva e verão. Esta maior dispersão do padrão contagioso pode estar refletindo a ativação do forrageamento pelo aumento da umidade na rocha, já que todas as coletas realizadas aqui foram feitas durante a maré baixa. O fato de *L. flava* apresentar uma leve tendência inversa em relação à *N. lineolata* entre as três situações climáticas reforça a idéia de que esta espécie é menos afetada pelo aumento de umidade do substrato neste costão. Mas no Flamenguinho (sem rio), ao invés da Praia Dura, houve um aumento de agregação de *N. lineolata* entre as situações antes e depois da chuva. Entre níveis, a diferença de distribuição espacial foi mais acentuada entre inverno e verão, já que no final da estação chuvosa os indivíduos de níveis superiores apresentaram um padrão aleatório, ao contrário de estiagem e chuva. No Flamenguinho, ao contrário, o nível do supralitoral que, juntamente com o nível 1, apresentou padrão agregado, foi deslocado do 5 para o 7.

Resumindo, foi detectado aqui um aumento de tamanho de ambas as espécies na Praia Dura durante eventos chuvosos, os quais reduzem drasticamente a salinidade. Este aumento pode ser devido à mortalidade de recrutas. Entretanto, deslocamentos de pequena escala indicam que estas espécies respondem diferentemente à ação das chuvas, com *L.*

flava apresentando, provavelmente, mais tolerância à redução de salinidade da água do local amostrado, já que a população de *N. lineolata* subiu pelo menos dois níveis (cerca de 40 cm na Praia Dura). Além disto, as chuvas parecem estar dispersando espacialmente as populações de *N. lineolata* na Praia Dura, talvez refletindo um relaxamento da competição por microalgas nos níveis intermediários, já que no Flamenguinho isto não ocorre. Neste mesmo costão, a redução de tamanhos de *N. lineolata* após as chuvas deve ser decorrente da mortalidade de indivíduos adultos de níveis inferiores, menos sujeitos à variações de salinidade.

CAPÍTULO 2



Estuário

DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA E TAMANHO DE LITORINÍDEOS EM UM GRADIENTE ESTUARINO.

1. Introdução

Além do gradiente vertical de condições ambientais presente nos costões, os estuários apresentam um evidente gradiente horizontal, decorrente da mistura das águas continentais (doce) com as águas oceânicas (salgada). Além desta variação espacial, este ecótono tem variações temporais decorrentes da dinâmica das marés (circadiana e lunar) e do clima (sazonal). Estas flutuações tornam a região entremarés de estuários um ambiente altamente estressante, no qual poucas espécies conseguem sobreviver (Camargo 1982; Raffaelli & Hawkins 1996; Vannucci 1999). Apesar da grande instabilidade, aquelas espécies que toleram tais condições têm para si um ambiente favorável em relação às outras condições ambientais, principalmente no que diz respeito ao alto teor nutritivo do meio e ao seu baixo hidrodinamismo (Raffaelli & Hawkins 1996; Vannucci 1999; Townsend *et al.* 2000; Levinton 2001). Estas características determinam uma baixa riqueza biológica e uma grande abundância das espécies adaptadas a estes ambientes (Raffaelli & Hawkins 1996; Levinton 2001).

O gradiente mais evidente e talvez o mais determinante das características biológicas do meio estuarino é o gradiente salino (Raffaelli & Hawkins 1996; Levinton 2001). No interior dos rios as salinidades são próximas de 0 ‰, enquanto que os oceanos, têm em média, uma salinidade de 35 ‰ podendo, em alguns casos, atingir mais de 60 ‰ (Raffaelli & Hawkins 1996). Entretanto, junto com a flutuação de salinidade no gradiente estuarino ocorrem flutuações de diversas outras variáveis ambientais, como hidrodinamismo, turbidez da água, granulometria, concentração de O₂, temperatura e pH, as quais também exercem um papel essencial nestas comunidades biológicas, e devem ser consideradas juntamente com o gradiente salino (Connell 1972; Nalesso 1988). Por exemplo, em áreas estuarinas mais próximas ao rio, a salinidade, o hidrodinamismo e a granulometria são menores, enquanto que a turbidez é maior (Connell 1972; Raffaelli & Hawkins 1996).

Apesar de se ter pouca informação em relação à distribuição de gastrópodes neste ambiente, a família de prosobrânquios Hydrobiidae tem sido bem estudada na região da Escandinávia (Fenchel 1975a; b; Saloniemi 1993; Barnes 2001; Grudemo & André 2001), principalmente na Dinamarca (estuário de Limfjord). Fenchel (1975a) mostra que a salinidade é o fator ambiental que mais claramente se correlaciona com a distribuição de quatro espécies da família que ocupam o sedimento, as quais se alimentam de diatomáceas: *Potamopyrgus jenkinsi*, *Hydrobia ventrosa*, *H. neglecta* e *H. ulvae*, com a primeira espécie ocupando a região menos salina e a última ocupando o extremo de maior salinidade. Destas espécies *H. ventrosa* e *H. ulvae* são as mais freqüentes e têm tamanhos semelhantes quando em alopatria. Quando são simpátricas, *H. ventrosa* apresenta tamanhos menores (Fenchel 1975b). Este autor aponta o histórico competitivo por alimento entre as espécies como responsável pela diferença de tamanhos quando em situação de coexistência, o que ele considerou como sendo um caso de deslocamento de caracteres. Fenchel (1975b) explica que diferentes tamanhos do alimento selecionado (diatomáceas) pelas espécies seriam responsáveis pelos diferentes tamanhos corpóreos das populações. Este estudo já foi considerado um exemplo sobre o deslocamento de caracteres em diversos livros-texto de ecologia (Saloniemi 1993), mas ultimamente têm sido apresentadas alternativas para explicar as diferenças de tamanhos entre populações simpátricas e alopátricas. Entre elas, estão o efeito de características físicas e biológicas na limitação da distribuição dos organismos marinhos, como salinidade, dieta, tempo de geração, taxa de crescimento e recrutamento larval (Saloniemi 1993; Gorbushin 1996; Barnes 2001; Grudemo & André 2001; Levinton 2001).

Em relação a substratos duros de estuários (gramas marinhas, caules de mangues e costões), pouco foi publicado sobre a alternância espacial de espécies no gradiente estuarino. Quanto às espécies de costão no litoral do Estado de São Paulo, Nalesso (1988), mostrou que duas espécies congêneres do mexilhão *Brachidontes* ocupam diferentes regiões do gradiente, com *B. darwinianus* ocorrendo em áreas com maior flutuação de salinidade (áreas mixo-halinas), enquanto que *B. solisianus* preferiria ambientes mais salinos. Além disto, quando em simpatria, *B. darwinianus* ocupa as regiões inferiores do gradiente vertical, provavelmente devido a uma menor tolerância à dessecação que a outra espécie. Guerrazzi (1991), estudando a distribuição de dois abundantes herbívoros de

costão (*Fissurella clenchi* e *Collisella subrugosa*), mostrou que *F. clenchi* ocorre em áreas com maior variação de salinidade, enquanto que *C. subrugosa* ocorreria em áreas mais salinas. Da mesma forma, a primeira espécie ocuparia regiões mais inferiores do costão, enquanto que a segunda ocupava regiões mais superiores, também devido a uma maior tolerância à dessecação desta última. Nestes casos, acredita-se que a competição foi e tem sido um fator essencial na determinação destas distribuições. Entretanto, parece que esta interação tem sido superestimada em detrimento da predação para explicar tais padrões (Reid 1985).

As três espécies de gastrópodes litorínídeos que ocorrem no continente brasileiro estão presentes em áreas adjacentes a estuários, com *Littoraria angulifera* (Lamarck, 1822) estando restrita a áreas de manguezal, *Littoraria flava* (King & Broderip, 1832) ocupando desde o manguezal até os costões mais salinos, e *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1846) ocupando apenas os costões nas áreas com pouca influência estuarina. Além desta informação acima, nada ainda se sabe em relação à distribuição destas espécies no ecótono estuarino. Os estudos de distribuição feitos com elas ainda não consideraram este gradiente, com exceção de Moutinho & Alves-Costa (2000) que compararam duas estreitas faixas de mangue localizadas em áreas com diferentes tempos de inundação pelas marés: quando mais distantes da linha de maré, *L. flava* apresenta tamanhos maiores, principalmente devido à maior tolerância à dessecação.

2. Objetivos

Este estudo teve como objetivo caracterizar a distribuição horizontal de litorínídeos num gradiente estuarino, notadamente de *N. lineolata* e *L. flava*, em termos de abundância e tamanho corpóreo, principalmente na primavera. Procurou-se ainda comparar a estrutura de tamanhos destas duas espécies em situações de microsimpatria (coexistência) e de microalopatria.

3. Material e Métodos

O estudo foi desenvolvido na desembocadura do estuário do Rio Escuro, localizada no extremo norte da Praia Dura, Ubatuba, Estado de São Paulo (Figura 21). Este local foi escolhido pelo fato de ser um dos poucos da região onde as três espécies de litorinídeos ocorriam em grandes densidades. Além disso, existe um costão rochoso que é contínuo desde a saída do manguezal (ponte) até a entrada do mar, o que facilitaria um estudo de distribuição horizontal. Os dados principais do trabalho foram coletados no dia 4 de novembro de 2001 (meio da primavera), sendo a amostragem feita principalmente durante a maré baixa (sizígia). Dados preliminares, coletados de 24 a 26 de março (início do outono) do mesmo ano, também foram analisados.

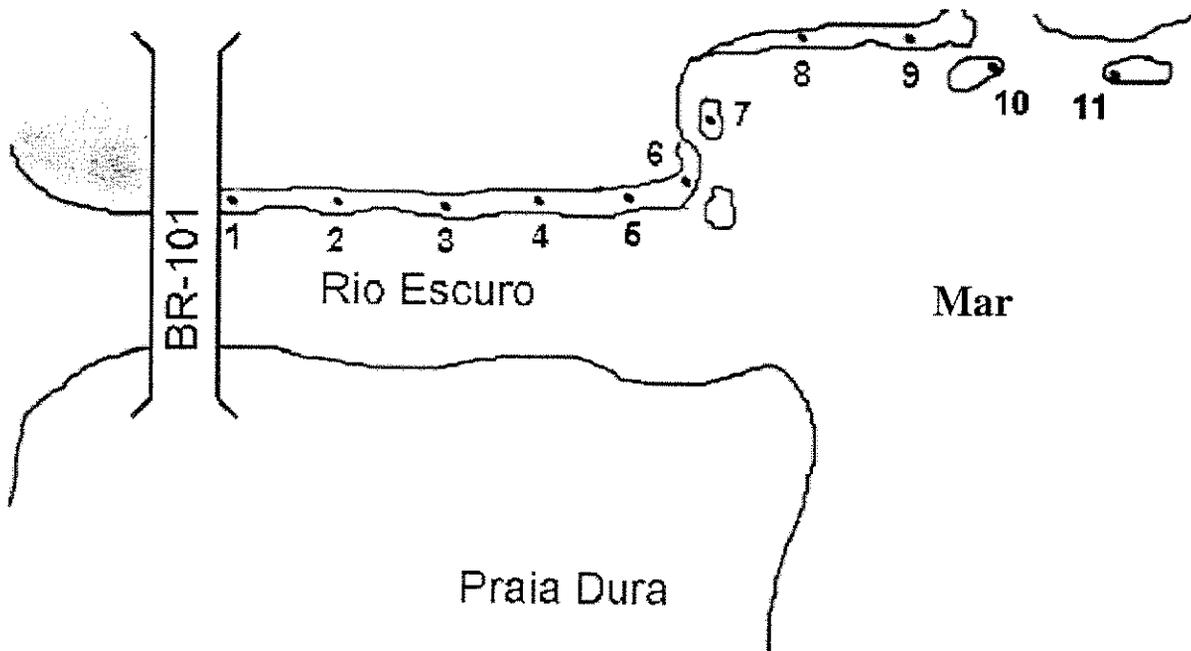


Figura 21: Esquema do costão da Praia Dura (em cinza), mostrando todos os pontos amostrados no gradiente estuarino, à direita da ponte. À esquerda da estrada, a mancha representa uma região dominada por gramíneas marinhas, principalmente *Spartina alterniflora*, indicando o início do manguezal do Rio Escuro. Salinidades dos pontos: 1 - 24‰; 2 - 31‰; 3 - 35‰; 4 - 34‰; 5 - 34‰; 6 - 35‰; 7 - 35‰; 8 - 35‰; 9 - 34‰; 10 - 35‰; 11 - 35‰.

Dados principais

Foram escolhidos 11 pontos numa extensão horizontal de 500 m, distando 50 m um do outro. A salinidade foi medida em cada um deles durante a maré alta subsequente à coleta biológica, com auxílio de um refratômetro ATAGO, com escala em partes por mil (‰). O ponto 1 (0 m) correspondeu ao limite com o manguezal (24 ‰), logo após a ponte, enquanto que o ponto 11 (500 m) foi o local mais distante do manguezal, dentre os locais amostrados (35 ‰). O ponto 1 apresenta um substrato basicamente argiloso e com pedras de material de construção (substrato artificial), enquanto que no ponto 2 existem pequenas rochas sobre um substrato lodoso. No ponto 9 (400 m) há um filete de água descendo da mata sobrejacente.

A partir de cada um dos pontos, foi procurada a rocha mais próxima, onde 1) a face estivesse voltada para o leito principal do estuário e 2) houvesse uma faixa de supralitoral em que a cobertura da rocha por organismos sésseis fosse bastante reduzida. Estes dois critérios foram utilizados visando diminuir as possíveis variações em razão da direção da luz do sol e da alternância de faixas biológicas que ocupam a região entremarés no estuário. Escolhida a rocha, foi colocada uma parcela quadrada de 400 cm² no seu ponto central e duas de cada lado desta, de forma contígua, totalizando 2.000 cm². Foram considerados válidos apenas as parcelas nos quais encontrou-se pelo menos um indivíduo da família Littorinidae, de forma que se fosse encontrada uma parcela vazia, era colocada novamente uma parcela 20 cm adiante. Este método foi utilizado devido à extrema agregação das populações no supralitoral e à grande heterogeneidade de tamanho de rochas no estuário estudado, impossibilitando o uso de uma amostragem aleatória comum entre todos os pontos de coleta.

Todos os indivíduos de *Littoraria angulifera*, *L. flava* e *Nodilittorina lineolata* foram recolhidos e fixados em álcool 70% para posterior contagem (abundância) e medição (comprimento do ápice à base da concha) em microscópio estereoscópico (lupa) com ocular micrométrica. O comprimento da concha, chamado também de tamanho corpóreo (ou apenas tamanho), foi medido em mm e a precisão foi de 0,1. Nos pontos 2 (50 m), 6 (250 m) e 8 (350 m) foram coletados indivíduos adicionais fora das parcelas, procurando aumentar o número amostral da análise de tamanhos para cerca de 50 indivíduos.

Dados preliminares

Para o estudo de abundância, realizado em 26 de março, foram realizadas amostragens a cada dez metros num total de 260 m do gradiente estuarino da Praia Dura, desde o limite marinho do manguezal (- 70 m), passando pelo ponto inicial dos dados principais (ponto zero), até 190 m (local onde *N. lineolata* atingia o seu pico de densidade). Assim, eram contados o número de indivíduos localizados num raio horizontal de 2 m a partir do ponto escolhido, sem distinção de nível ou de substrato (rocha, madeira ou cracas). O limite marinho desta amostragem preliminar está localizado entre os pontos 4 (150 m) e 6 (200 m) do estudo principal (correspondente à região II; ver adiante).

Para o estudo de tamanhos, realizado nos dias 24 e 25 de março de 2001, foram escolhidos pontos a cada 20 m do mesmo gradiente horizontal, totalizando 440 m de costão amostrado, com o ponto inicial sendo equivalente àquele de abundância (no manguezal). Isto significa que este estudo foi estendido 180 m além do limite daquele de abundância. A partir destes, num transecto horizontal de 20 m (tendo o ponto escolhido como referência central) e num tempo médio de 25 minutos, foram coletados todos os indivíduos das três espécies no gradiente de dessecação. O limite marinho desta distribuição horizontal de tamanhos no estudo preliminar é equivalente ao ponto 10 (450 m) do estudo principal.

Análise dos Dados

Inicialmente foi feita uma correlação de Pearson entre distância e salinidade para determinar se uma variável dependia da outra. A abundância foi caracterizada pelo número total de indivíduos presentes nas cinco parcelas amostradas em cada distância (5 x 400 cm²), visto que estas parcelas dependiam de um ponto central escolhido (a cada 50 m). Para testar se cada uma das espécies apresentava diferenças de abundância no gradiente estuarino, bem como se havia interação entre *L. flava* e *N. lineolata*, foi usado o teste G a partir de uma tabela de contigência 2 x 2 (Zar 1999). Também foi feita a correlação de Pearson entre distância e abundância para ambas as espécies.

A estrutura de tamanho de *N. lineolata* não apresentou normalidade (teste de D'Agostino-Pearson; $p = 0,035$), mas ao transformar estes dados em logaritmo decimal (Zar

1999), a distribuição é normalizada (teste de D'Agostino-Pearson; $p = 0,330$). O teste de Bartlett mostrou que existe homocedasticidade na população estuarina de *N. lineolata* ($\chi^2_{\text{crítico}} = 499,4$; $p < 0,05$) (Zar 1999). Já *L. flava* teve uma distribuição normal a partir dos dados brutos de tamanho (teste de D'Agostino-Pearson; $p = 0,083$), apresentando também homogeneidade de variâncias ($\chi^2_{\text{crítico}} = 643,4$; $p < 0,05$). Apesar dos números amostrais terem sido muito diferentes entre si, foi utilizada Análise de Variância (ANOVA) para dois fatores: espécie e distância. Teste de Tukey *a posteriori* foi utilizado para detectar diferenças de tamanho entre distâncias. O nível de significância utilizado em todas as análises acima foi de 0,05. Para comparar o tamanho entre *N. lineolata* e *L. flava* foi utilizado o teste t de student.

Nas análises iniciais de tamanho foram considerados todos os pontos amostrais, para ilustrar a variação de tamanho de concha entre *habitats*. Entretanto, para facilitar a detecção de padrões, o estuário foi dividido em quatro regiões a partir da ponte que separa o costão do mangue em direção à extremidade marinha (Figura 21): Região I - 0 e 50 m; Região II - 150 e 200 m; Região III - 300 e 350 m; Região IV - 450 e 500 m. Esta divisão foi feita por diversas razões: 1) aumento do número amostral e redução da variância para aumentar o poder do teste; 2) separação das regiões por pelo menos 100 m a fim de evitar efeitos de sobreposição de área; 3) efetivação de um gradiente salino, que acompanhasse o gradiente estuarino, eliminando os pontos 3 (100 m) e 9 (400 m) que interferiam neste gradiente; 4) eliminação do ponto 9, devido ao impacto dos filetes de água que correm da mata sobrejacente; 5) isolamento das regiões extremas, aquelas onde *L. flava* (região I) e *N. lineolata* (região IV) ocorreram solitárias.

Em relação aos dados preliminares, foi feita uma correlação de Pearson entre distância da ponte e número de indivíduos para cada espécie.

Coexistência

Para estudar o efeito da presença de uma espécie sobre a outra quando em coexistência, foram comparados quatro pontos, escolhidos e denominados da seguinte forma: **Ponto 1:** *L. flava* sem presença de *N. lineolata* (Alopatria L)

Ponto 6: *L. flava* com *N. lineolata* mais abundante (Simpatria N).

Ponto 9: *L. flava* com *N. lineolata* menos abundante (Simpatria L).

Ponto 11: *N. lineolata* sem presença de *L. flava* (Alopatria N).

Apesar de haverem outros pontos de coexistência, eles apresentaram reduzidas densidades das espécies menos abundantes, o que ecologicamente não interferiria nos atributos da espécie dominante. Assim, foram comparadas a média, a amplitude e a moda em cada um dos casos acima.

4. Resultados

Abundância

A salinidade, no estuário da Praia Dura, varia de acordo com a distância a partir do manguezal ($r = 0,644$; $gl = 9$; $p = 0,032$), o que permite dizer que o gradiente estuarino reflete os padrões de um gradiente salino. Mesmo com a escassez de *L. angulifera* nos costões, esta espécie apresentou um pico de abundância (9 indivíduos) a 150 m da ponte que atravessa o rio Escuro, na primeira metade do gradiente estuarino. *Littoraria flava* foi tão abundante quanto *N. lineolata* no supralitoral do estuário da Praia Dura ($\chi^2 = 0,62$; $gl = 1$; $p > 0,25$): 518 e 493 indivíduos, respectivamente (Figura 22). Entretanto, ao

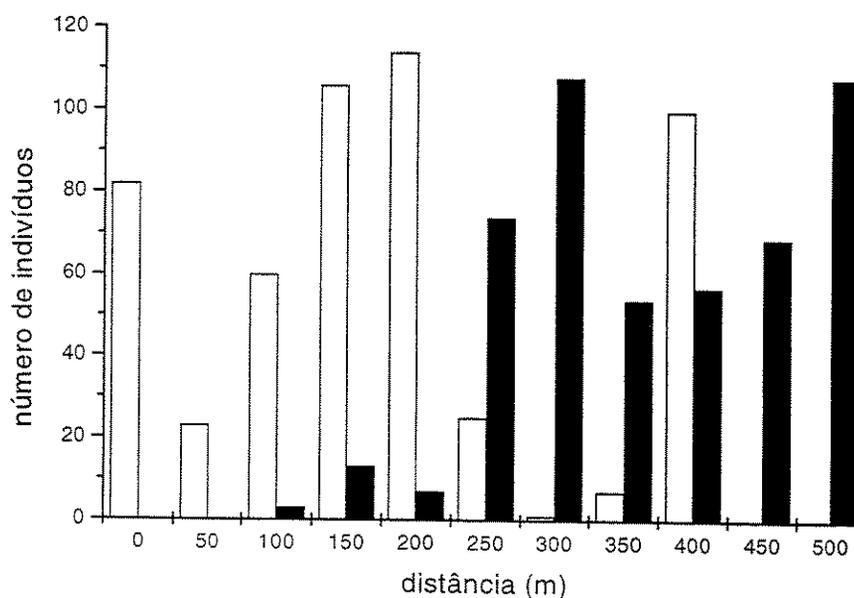


Figura 22: Abundância de *L. flava* (barras brancas) e *N. lineolata* (barras pretas) no gradiente estuarino da Praia Dura, considerando todos os 11 pontos amostrais (intervalo de 50 m).

considerarmos as duas metades do gradiente é possível observar que *L. flava* foi mais abundante na metade proximal do manguezal, enquanto que *N. lineolata* foi mais abundante na metade distal. Além disto, no extremo salobro (0 e 50 m), *N. lineolata* é ausente, enquanto que no extremo marinho (450 e 500 m), *L. flava* também não foi amostrada. Quando uma espécie é freqüente neste gradiente, a outra é rara e vice versa ($G = 868,8$; $gl = 10$; $p < 0,001$), com exceção dos 400 m, onde ambas espécies são abundantes (Figura 22).

A correlação entre distância da ponte e abundância foi positiva e significativa para *N. lineolata* ($r = 0,828$; $gl = 9$; $p = 0,002$), mas para *L. flava*, apesar da correlação negativa ($r = -0,452$; $gl = 9$), não foi significativa ($p = 0,163$).

Os dados preliminares (Figura 23), coletados no início do mesmo ano, mostraram a mesma tendência para as duas espécies características de costão. Foi possível ainda visualizar que *L. angulifera* ocorre esporadicamente nesta amostragem, mas sempre associada à presença de troncos de árvores vivos ou caídos, locais sombreados e com pouco hidrodinamismo (observação pessoal). A correlação entre distância e frequência não foi significativa para *L. angulifera* ($r = 0,358$; $gl = 25$; $p = 0,067$). Além disto, *L. flava* tem uma tendência crescente de abundância até os 150 m, com um posterior decréscimo até os 190 m, o que faz com que esta espécie, no total, tenha uma correlação positiva e significati-

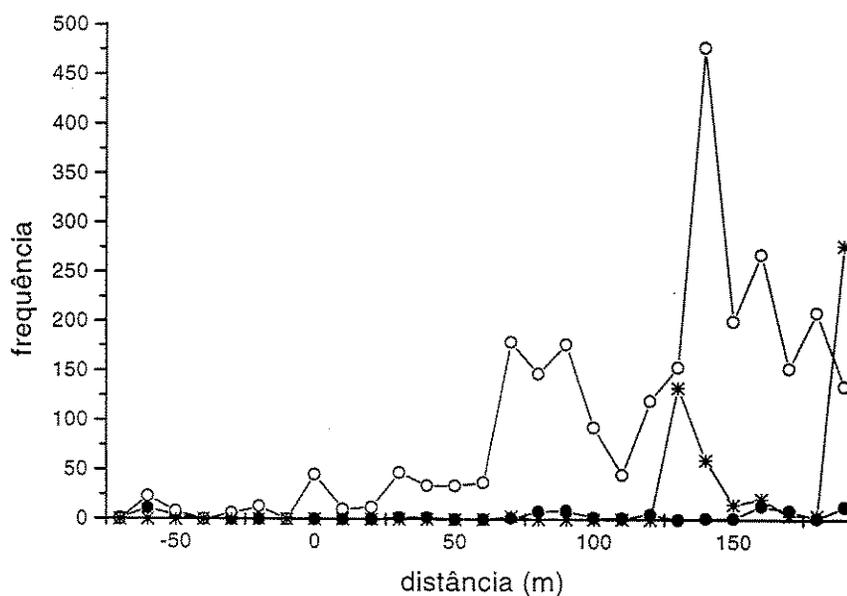


Figura 23: Frequência de *L. angulifera* (●), *L. flava* (○) e *N. lineolata* (*) no gradiente estuarino da Praia Dura em março de 2001. O Ponto 0 corresponde ao ponto inicial do presente estudo, enquanto que a parte negativa corresponde à região de *Spartina alterniflora* (-70 a -50) e à região em baixo da ponte (-40 a -10).

va entre distância e frequência ($r = 0,730$; $gl = 25$; $p < 0,001$). *Nodilittorina* apresenta mais indivíduos nos últimos 60 m do gradiente estuarino, também evidenciando uma correlação positiva e significativa entre distância e frequência ($r = 0,452$; $gl = 25$; $p = 0,018$).

Tamanhos

As duas espécies características de condições mixo-halinas - *Littoraria angulifera* e *L. flava* - são significativamente maiores que *N. lineolata*, característica de condições mais salinas, mas aquelas espécies não diferiram entre si ($F = 149,9$; $gl = 2$; $p < 0,001$) (Figura 24). A primeira espécie tem tamanho médio de $5,6 \pm 0,51$ mm ($n = 11$) e foi encontrada apenas na primeira metade, menos salina, do estuário. Já *L. flava* tem $6,4 \pm 0,10$ mm ($n = 595$) de tamanho médio, enquanto *N. lineolata* teve $4,0 \pm 0,07$ mm ($n = 522$) de tamanho médio, sendo encontradas nas duas metades do gradiente estuarino ($t = 19,5$; $p < 0,001$).

Houve interação entre espécie e distância ($F = 48,9$; $gl = 17$; $p < 0,001$), o que indica que o tamanho de *N. lineolata* depende da outra espécie, e vice-versa.

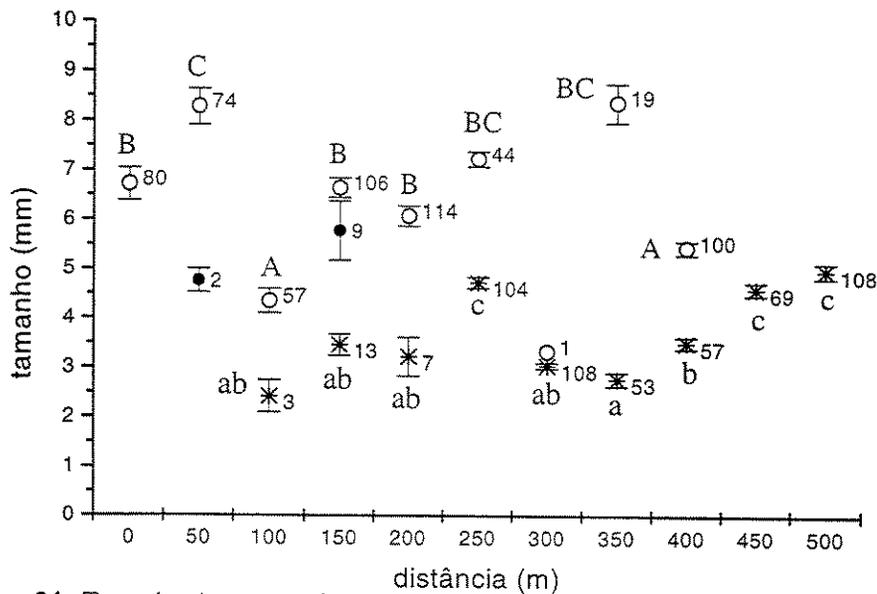


Figura 24: Tamanho (\pm erro padrão) de *L. angulifera* (●), *L. flava* (○) e *N. lineolata* (*) no gradiente estuarino da Praia Dura, considerando todos os 11 pontos amostrais (intervalo de 50 m). O valor numérico ao lado das médias indica o número amostral. O resultado das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde **a** indica os menores valores e a letra **c** os maiores; as letras minúsculas indicam diferenças de abundância entre níveis para *N. lineolata*, enquanto as maiúsculas representam *L. flava*.

Ao considerarmos todos os pontos amostrados no estuário (Figura 24), vemos que os três maiores tamanhos de *L. flava* ($7,8 \pm 0,23$ mm; $n = 137$) estão localizados nas duas metades de sua distribuição (50, 250 e 350 m), assim como os dois menores tamanhos (100 e 400 m). Entretanto, o mais visível nesta figura é a grande variação de tamanhos desta espécie na primeira metade, com os tamanhos médio máximo (50 m) e mínimo (100 m) adjacentes. Na segunda metade, a variação é menor, entretanto é marcante o decréscimo de tamanho na distância de 400 m, onde *L. flava* apresenta o segundo menor tamanho do gradiente estudado. Já *N. lineolata* apresenta os seus tamanhos máximos ($4,9 \pm 0,10$ mm; $n = 212$) nos pontos de 250, 450 e 500 m, locais de elevada salinidade. Todos os outros locais onde *N. lineolata* ocorreu, com tamanhos menores, estavam mais sujeitos à influência dos rios (100, 150 e 200 m) ou eram localizados na pequena baía que ia das distâncias de 300 a 400 m, local com grande número de filetes d'água. Nestes locais onde *N. lineolata* apresentou tamanhos significativamente menores, a média de comprimento de concha foi $3,1 \pm 0,10$ mm ($n = 231$).

Analisando a distribuição de tamanho no gradiente estuarino, segundo a divisão feita em quatro regiões (Figura 25), podemos dizer que *L. flava* decresce de tamanho da região I ($7,5 \pm 0,25$ mm) para a região II ($6,4 \pm 0,14$ mm), voltando a crescer na região III ($7,3 \pm 0,43$ mm). Na região IV não há indivíduos de *L. flava*. Apesar destas diferenças serem significativas ($F = 8,90$; $gl = 391$; $p < 0,001$), a grande variância decorrente do baixo número amostral da região III não permitiu separá-la estatisticamente das outras duas. De forma diferente, *Nodilittorina* apresentou um padrão crescente de tamanho em direção ao ponto de maior salinidade ($F = 116,36$; $gl = 355$; $p < 0,001$), com as duas regiões mais proximais ao manguezal apresentando tamanhos menores ($X_{II} = 3,4 \pm 0,19$ mm; $X_{III} = 3,0 \pm 0,06$ mm), enquanto que a região mais distal apresenta o maior tamanho ($4,8 \pm 0,11$ mm).

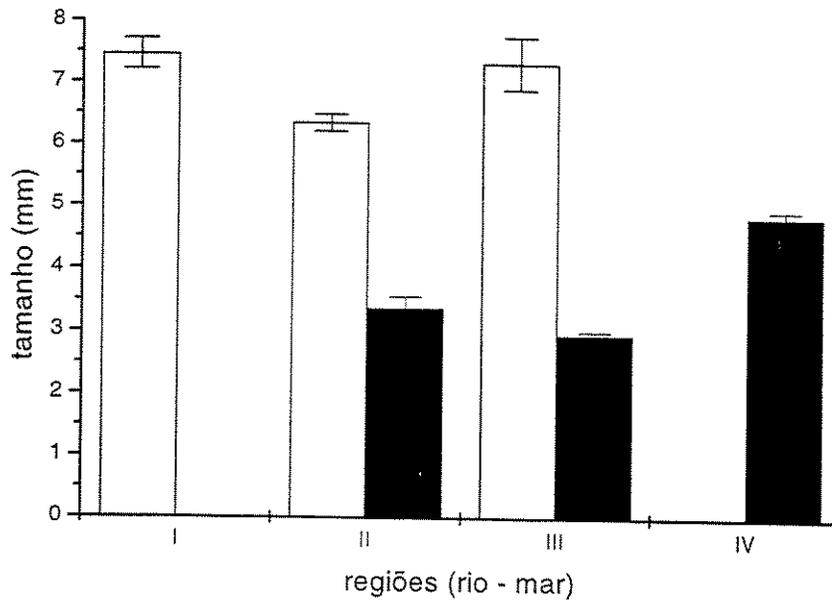


Figura 25: Tamanho (\pm erro padrão) de *L. flava* (barras brancas) e *N. lineolata* (barras pretas) no gradiente estuarino da Praia Dura, considerando apenas as quatro regiões principais (I, II, III, IV).

Em relação aos dados preliminares (Figura 26), temos que *L. angulifera* apresenta tamanhos maiores que *L. flava* e esta, por sua vez, maiores que *N. lineolata*. A grande variação de tamanhos no gradiente vertical, unidas a uma amostragem deficiente (causada pela não padronização do substrato amostrado), podem ter proporcionado uma distribuição de tamanhos sem nenhum padrão característico, para as três espécies. Apesar disso é possível visualizar o maior tamanho médio de *L. flava* nos 40 m e de *N. lineolata* por volta dos 250 m, como demonstrado no estudo principal.

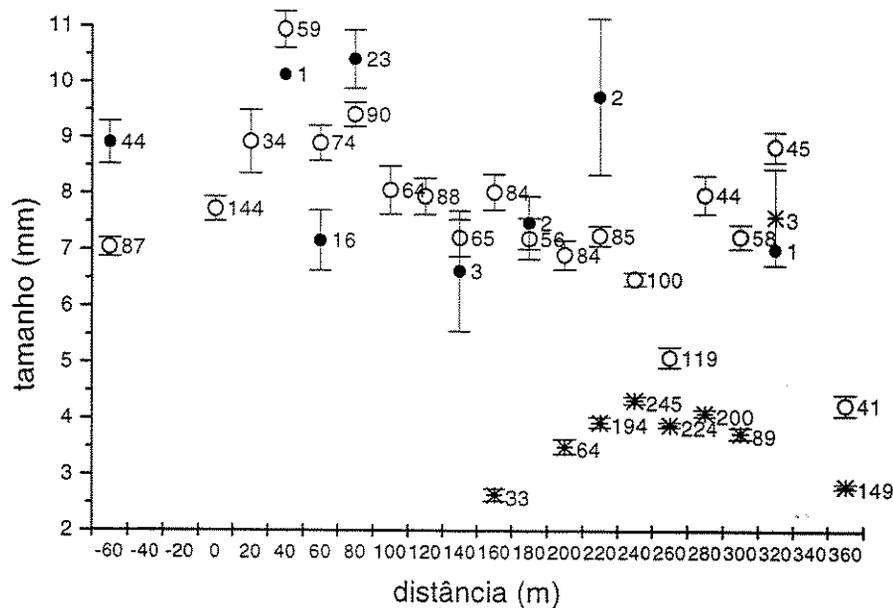


Figura 26: Tamanho (\pm erro padrão) de *L. angulifera* (●), *L. flava* (○) e *N. lineolata* (*) no gradiente estuarino da Praia Dura em Março de 2001. O Ponto 0 corresponde ao ponto inicial do presente estudo, enquanto que a parte negativa corresponde à região de *Spartina alterniflora* (- 70 a - 50) e à região em baixo da ponte (- 40 a - 10).

Coexistência

O teste a posteriori de Tukey (Figura 24) já demonstrou que *L. flava* apresenta tamanhos iguais entre os pontos 1 e 6 ($6,9 \pm 0,22$ mm; $n = 124$), mas ambos têm tamanhos maiores que os indivíduos do ponto 9 ($5,4 \pm 0,14$ mm; $n = 100$), onde esta espécie é mais abundante que *N. lineolata*. Igualmente, esta última espécie teve tamanhos menores ($3,5 \pm 0,12$ mm; $n = 57$) onde *L. flava* tinha maior abundância (Ponto 9), enquanto que nos pontos onde *N. lineolata* era solitária ou predominava sobre *L. flava*, seu tamanho foi maior ($4,8 \pm 0,95$ mm; $n = 212$).

A Tabela 4 mostra as amplitudes de tamanho de *L. flava* e *N. lineolata* e a Figura 27 mostra as estruturas de tamanho de ambas as espécies em cada uma das situações descritas na seção Material e Métodos. Quando solitária (Alopatria L), a primeira espécie apresenta uma ampla distribuição nas suas classes de tamanho (amplitude 12,2 mm), tendo 6,6 mm de moda. Na situação de Simpatría L, esta mesma espécie restringe a amplitude de sua distribuição (6,2 mm) e sua moda é 5,3 mm, mas mantém o limite inferior das classes de

tamanho (2,3 mm). Quando em Simpatria N, *L. flava* restringe mais ainda a sua amplitude (4,1 mm), inclusive nas classes de tamanho inferiores, e sua moda é 7,2 mm. Do mesmo modo, *Nodilittorina* apresenta uma grande amplitude de distribuição nas suas classes de tamanho quando em alopatria (6 mm), apresentando duas modas, uma entre 4,5 e 4,9 mm e a outra igual a 5,8 mm. Quando em Simpatria N, *N. lineolata* é levemente restringida nas duas extremidades de sua amplitude de tamanho (4,8 mm), e sua moda é reduzida (3,6 mm). Finalmente, quando em Simpatria L, esta espécie é ainda mais restrita na sua distribuição de tamanhos (4,0 mm), mas o seu limite inferior de distribuição é praticamente igual à sua situação alopátrica.

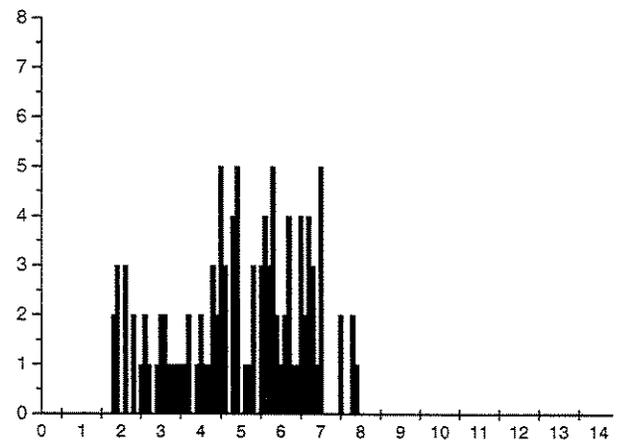
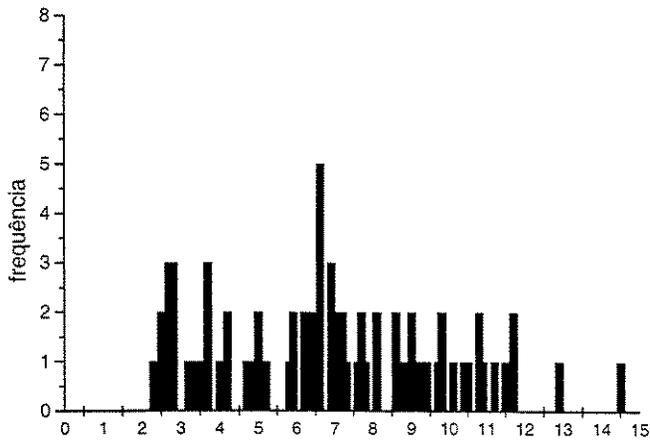
Tabela 4: Amplitude de tamanhos de *L. flava* e *N. lineolata* quando em alopatria (1 e 11, respectivamente) e em dois casos de simpatria (N - *Nodilittorina lineolata* mais abundante; L - *Littoraria flava* mais abundante).

Ponto	<i>L. flava</i>	<i>N. lineolata</i>
1 (Alopatria L)	2,3 - 14,5 mm	--
6 (Simpatria N)	5,4 - 9,5 mm	2,7 - 7,5 mm
9 (Simpatria L)	2,3 - 8,5 mm	1,8 - 5,8 mm
11 (Alopatria N)	--	1,9 - 7,9 mm

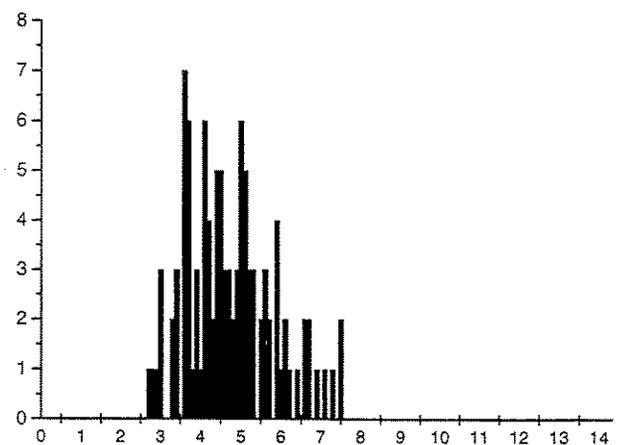
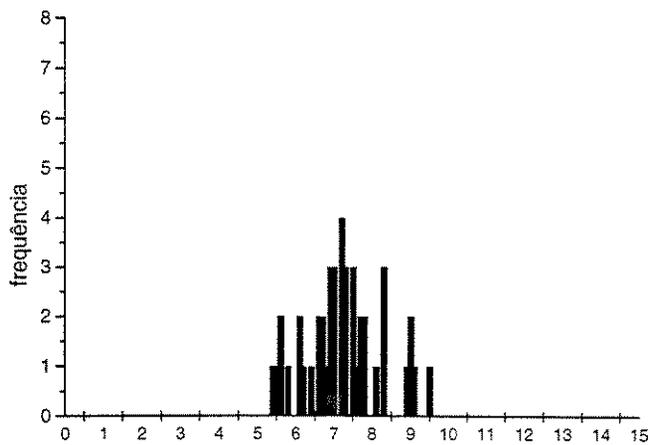
Littoraria flava

Nodilittorina lineolata

A
l
o
p
a
t
r
i
a



S
i
m
p
a
t
r
i
a
N



S
i
m
p
a
t
r
i
a
L

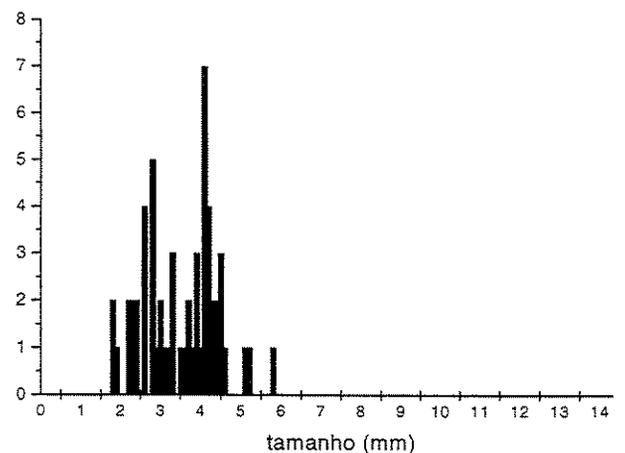
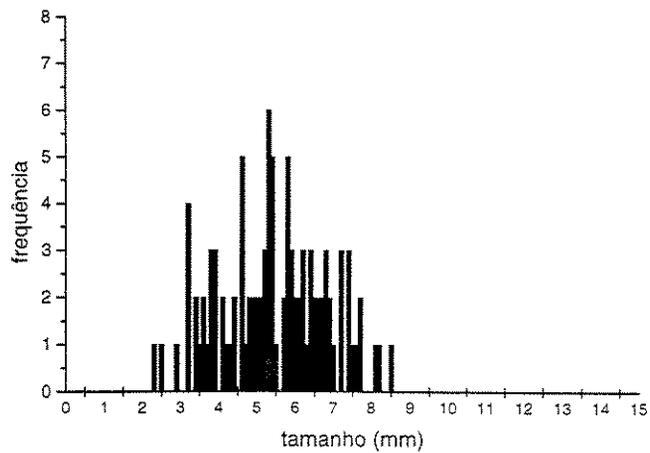


Figura 27: Estrutura de tamanho de *L. flava* e *N. lineolata* em Alopatria (Pontos 1 e 11, respectivamente), Simpatria N (Ponto 6) e Simpatria L (Ponto 9).

5. Discussão

Distribuição de L. flava e N. lineolata no Gradiente Estuarino

Os dados aqui confirmam o que foi intensamente observado em outras ocasiões sobre a distribuição da família Littorinidae, tanto na Praia Dura, como em outros estuários, ou seja, *Littoraria flava* é uma espécie que ocupa desde o limite do costão com o manguezal (24 ‰) até costões com características mais salinas (35 ‰), com sua densidade sendo maior na primeira metade do gradiente estudado, se mostrando a única das espécies desta família de gastrópodes com características euri-halinas. A falta de correlação entre distância e densidade reflete a "normalidade" da distribuição desta espécie - com picos de abundância na região central de sua distribuição (200 m), ao invés de *N. lineolata* que apresenta uma claro gradiente de abundância no sentido rio - mar, com maior abundância na sua região mais distal (e salina) do gradiente estudado (a partir dos 250 m). Há ainda, uma interferência da abundância de uma espécie sobre a outra no gradiente estuarino, ou seja, quando uma espécie é freqüente a outra é rara e vice-versa. A análise dos dados preliminares também sugere que *L. flava* teria aquela região no entorno dos 150 m como favorável, enquanto que *N. lineolata* a teria a partir dos 190 m desta distribuição. O estudo principal não só confirmou esta tendência, como ampliou a amostragem, mostrando que quando *N. lineolata* atinge grandes densidades, *L. flava* tende a zero.

Os tamanhos médios de ambas espécies são equivalentes à classe de tamanho adulta (6,4 e 4,3 mm, respectivamente), descritas no capítulo anterior. Como os recrutas estão localizados inferiormente no gradiente estuarino e os adultos no supralitoral, pode-se considerar que foi estudada a distribuição de populações adultas de ambas as espécies. *Littoraria flava* apresenta uma leve tendência de redução de tamanho em direção ao mar, enquanto *N. lineolata* tem um claro padrão crescente de tamanhos em direção às regiões mais salinas, apesar da diminuição dos tamanhos desta espécie entre 300 e 400 m, local de influência dos filetes de água doce. Além disto, *L. flava* tende a aumentar de tamanho na zona de *N. lineolata*, enquanto esta tende a diminuir nas zonas características de *L. flava*, apesar dos grandes tamanhos desta espécie nos primeiros 50 m. Este local é diferente de todos os outros por apresentar um substrato argilo-lodoso abaixo das pedras, sobre o qual *L.*

flava se encontrava (observação pessoal). Foi observado ainda que há um hiato de distribuição em baixo da ponte, provavelmente devido ao extremo sombreamento, o que poderia afetar o crescimento das algas componentes da dieta de litorinídeos, principalmente do gênero *Littoraria*.

A terceira espécie, *L. angulifera*, característica de manguezal, pouco ocorreu neste gradiente estuarino, mas quando isto aconteceu, se deu principalmente na primeira metade da distribuição. A ocorrência desta espécie no presente estudo pode ser atribuída a microhabitats favoráveis, já que ela ficou restrita a áreas sombreadas pela mata e com pouco hidrodinamismo (observação pessoal), muito semelhantes às características físicas de um manguezal. Apesar de no estudo principal, *L. angulifera* ter tamanho semelhante a *L. flava*, isto provavelmente se deve à localização daquela espécie em ambiente pouco favorável, já que no estudo preliminar (considerando o manguezal) e em diversas outras observações *L. angulifera* se mostrou a maior espécie dentre os litorinídeos da costa brasileira.

É interessante registrar ainda, no estudo preliminar, a ocorrência de ambas as espécies do gênero *Littoraria* em gramas marinhas localizadas nos 20 metros iniciais da amostragem (- 70 a - 50 m), principalmente em *Spartina alterniflora*, ocupando desde a base areno-lodosa até o ápice das gramas. Tal fenômeno já tinha sido observado anteriormente (outubro de 2000) e foi novamente registrado no atual estudo (novembro de 2001), mostrando que é um padrão recorrente do gênero *Littoraria* no limite marinho do manguezal da Praia Dura. Lana & Guiss (1991; 1992), estudando parâmetros de comunidade, descrevem *L. flava* como um importante componente da comunidade de *Spartina alterniflora* na Baía de Paranaguá, Estado do Paraná. Parece ainda haver um deslocamento vertical ativo destes litorinídeos acompanhando a subida das marés (observação pessoal), entretanto estudos populacionais mais detalhados de gastrópodes de gramas marinhas precisam ser feitos. É importante registrar também a presença de um outro gastrópode neste gradiente estuarino, geralmente associado ao lodo do manguezal, o pulmonado *Melampus coffeus*. Esta espécie ocorreu tanto no lodo, como no tronco e nas gramas de manguezal, e até em alguns pontos do costão. Em determinado ponto (70 m) do estudo preliminar, *M. coffeus* ocorre simpatricamente com as três espécies de litorinídeos. Esta coexistência múltipla se repetiu no presente trabalho.

Pode-se considerar que *L. flava* foi amostrada em praticamente toda a sua amplitude de distribuição horizontal (com exceção daquelas poucas que ocorrem nos bosques do manguezal - observação pessoal) e conforme discutido por Brown (1984) para espécies de um gradiente ambiental, é uma espécie que apresenta picos de abundância nas regiões mais centrais de sua distribuição. *Littoraria angulifera* foi amostrada no seu limite marinho, daí a pequena abundância desta espécie no costão estuarino. Estudos de espécies do gênero *Littoraria* em manguezal são mostrados no próximo capítulo. Apesar de também ter sido registrado o limite dulcícola de *N. lineolata* (100 m), acredita-se que seu limite marinho (> 500 m) seja determinado apenas pela ausência de um substrato adequado, visto que a alta salinidade e o grande hidrodinamismo tornam as densidades desta espécie ainda maiores no sentido rio - mar (ver capítulo 1).

Esta alternância de espécies intimamente relacionadas devido a um gradiente salino, já tinha sido demonstrada por Nalesso (1988) para *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* (relacionadas taxonomicamente) e por Guerrazzi (1991) para *Collisella subrugosa* e *Fissurella clenchi* (pertencentes a uma mesma guilda). Estas espécies de mexilhões e lapas também coexistem com *L. flava* e *N. lineolata* em vários estuários (observação pessoal), inclusive na Praia Dura. Isto sugere que existem comunidades de costão características tanto de áreas mais salinas, como de áreas com influência de água doce. Apesar de não terem sido feitos estudos fisiológicos de tolerância, podemos assumir aqui que *L. flava* é a única espécie euri-halina entre os litorinídeos, já que pode tolerar salinidades de 24 a 35 ‰. Não foi encontrada *N. lineolata* em salinidades menores que 34 ‰ e acima deste valor também não foi encontrada *L. angulifera*, o que leva a crer que a salinidade crítica para estas duas espécies está próxima disto. Estudos de campo e de laboratório, visando determinar as salinidades ótimas e extremas para as três espécies precisam ser feitos para se confirmar esta tendência, mesmo porque a salinidade medida aqui não considerou as variações diárias deste parâmetro ambiental.

Os resultados apresentados, juntamente com observações, evidenciam que a complexidade estrutural do substrato, além das condições estuarinas, é essencial na determinação da abundância e dos tamanhos dos três litorinídeos, já que os substratos com mais orifícios, fissuras, carapaças de cracas e ostras têm indivíduos pequenos em grandes densidades (observação pessoal). Isto é corroborado pela pouca diferença em relação aos

picos de abundância e de tamanho entre as duas estações do ano. Assim, salinidade e complexidade estrutural devem interagir na determinação de padrões mais restritos de distribuição, como bem exemplificado pelo ponto 9 (400 m) do gradiente, que diverge fortemente das tendências de tamanho e densidade influenciando, inclusive, as localidades próximas (de 300 a 400 m).

Ao contrário da relação inversa registrada entre tamanho corpóreo e densidade dos litorinídeos no gradiente de dessecação (vertical) (Capítulo 1), parece haver uma relação direta entre estes parâmetros no gradiente horizontal, de maior escala, para *N. lineolata*, já que tanto sua densidade, como o seu tamanho aumentam conforme aumenta a distância da ponte. Para *L. flava*, parece haver uma tendência inversa entre estes parâmetros, mas estudos mais detalhados precisam ser feitos.

Coexistência

Quando *L. flava* é mais abundante que *N. lineolata*, em situação de microsimpatria (coexistência), ambas as espécies apresentam tamanho reduzido (em relação às duas outras situações) e uma estrutura de tamanhos mais restrita. Isto sugere competição assimétrica (com vantagem para *L. flava*) como hipótese para explicar tais respostas, visto que a estrutura populacional é menos afetada para ambas as espécies quando *N. lineolata* é mais abundante. Brown & Wilson (1956) descrevem "deslocamento de caracteres" como o fenômeno no qual duas espécies intimamente relacionadas que coexistem podem diferir mais entre si do que quando cada uma das espécies são encontradas sozinhas. Este pode ser o caso aqui, entretanto o menor tamanho de ambas as espécies nos 400 m pode ser uma resposta ao habitat, como apontado por Saloniemi (1993) no caso das espécies de *Hydrobia*, e não devido à competição inter-específica, como apontado por Fenchel (1975b). Em outras palavras, o efeito de habitat, restrito a escalas muito pequenas, é um forte candidato para explicar tais padrões.

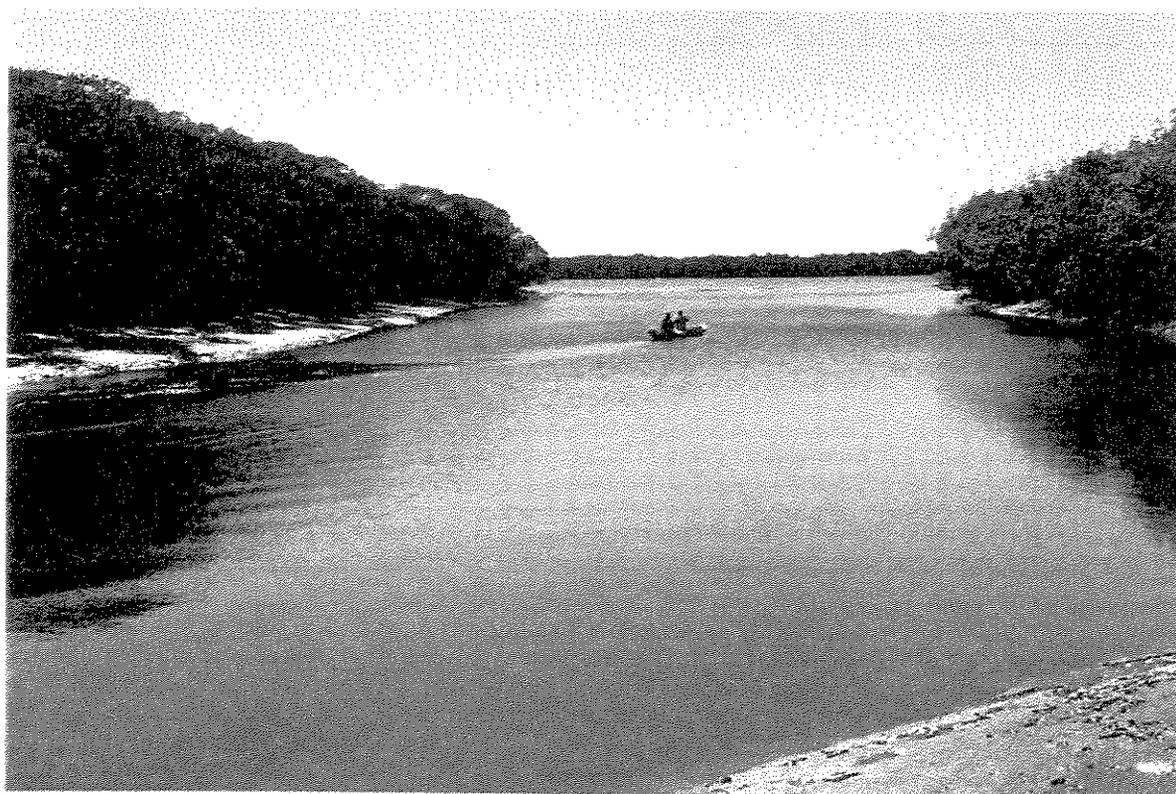
Quando a distribuição é correlacionada com um fator ambiental (como a salinidade), uma condição necessária para evidenciar o deslocamento de caracteres seria mostrar que a diferença ambiental entre localidades alopátricas e simpátricas não afeta o tamanho corpóreo das espécies (Grudemo & André 2001). Gorbushin (1996), estudando *H. ulvae* e

H. ventrosa na Rússia, aponta a competição assimétrica como uma alternativa viável para explicar as diferentes taxas de crescimento entre estas espécies.

O presente estudo sugere que um importante fator que determina a distribuição de tamanhos dos litorinídeos de costão é a salinidade, decorrente seja do rio, seja de filetes de água doce. Além disto, este costão é praticamente vertical (paredão), sombreado boa parte do dia por uma floresta, protegido das ondas por um grande matacão, apresentando ainda uma alta complexidade estrutural na rocha que compõe o seu substrato primário. O pequeno número de microhabitats disponíveis para os indivíduos grandes de ambas as espécies e o perigo representado pela inclinação para estes indivíduos, podem explicar o reduzido tamanho de *L. flava* e *N. lineolata* na distância de 400m, confundindo o efeito das variáveis. Este local é o mesmo amostrado no estudo de distribuição vertical, do capítulo anterior, o que leva a crer que este seja um importante sítio de recrutamento.

Hutchinson (1959) aponta ainda que a razão de tamanhos entre espécies de 1,3 permite a coexistência de congêneres (Fenchel 1975b). Apesar de não pertencerem ao mesmo gênero, a razão entre *L. flava* e *N. lineolata* (que até pouco tempo pertenciam ao gênero *Littorina*), em nenhum dos pontos, é inferior a este valor, o que leva a acreditar que a competição é inexistente, mas que pode ter sido importante (o "fantasma da competição passada"). Apesar disto, estudos mais detalhados não só de estrutura de tamanhos, mas também de recrutamento, interferência competitiva, dinâmica de populações, migrações e outros, precisam ser realizados para se determinarem as causas para a redução de tamanhos de ambas as espécies na situação do ponto localizado na distância de 400 m e se esta redução também pode estar associada com outros fatores biológicos.

CAPÍTULO 3



Manguezal

DISTRIBUIÇÃO VERTICAL E HORIZONTAL DE *Littoraria angulifera* E *L. flava* NUM TRECHO DE MANGUEZAL DO COMPLEXO ESTUARINO LAGUNAR DE IGUAPE-CANANÉIA, SÃO PAULO, BRASIL.

1. Introdução

Em estuários tropicais e subtropicais, principalmente naqueles protegidos da ação de ondas, existem plantas extremamente adaptadas às condições físico-químicas da água (salobra) e do solo (lodoso). São árvores e arbustos alagados periodicamente pela ação das marés, denominados mangues, responsáveis pela fisionomia predominante de um ecossistema conhecido por manguezal. Assim, onde presentes, estas plantas promovem uma alta complexidade estrutural do ambiente costeiro (Camargo 1982; Schaeffer-Novelli 1995; Raffaelli & Hawkins 1996). Entre as adaptações destas plantas para se manterem num sedimento lodoso estão os rizóforos, extensões laterais do caule de algumas espécies, as quais permitem que as árvores permaneçam sobre um substrato mole, instável. Em outras espécies, podem ocorrer pneumatóforos, extensões verticais de raízes que, além de sustentação, permitem a respiração em solos anóxicos, como são aqueles dos manguezais (Camargo 1982; Levinton 2001). Estas estruturas, juntamente com o caule e as folhas, formam o substrato duro dos manguezais, promovendo uma superfície de fixação para algas e invertebrados marinhos sésseis (Raffaelli & Hawkins 1996; Levinton 2001).

A comunidade entremarés que habita estas estruturas vegetais é muito semelhante àquela que habita os costões estuarinos (Camargo 1982; Blanco & Cantera 1999). Assim, organismos de regiões superiores também estão mais sujeitos à dessecação do que aqueles de regiões inferiores, devido a um maior tempo de exposição ao ar. Blanco & Cantera (1999), estudando cinco espécies de gastrópodes de mangue, mostram que aqueles da família Littorinidae ocupam posições superiores dos caules, e que dentro desta família também existe um padrão de zonação entre as espécies. Vermeij (1974) encontrou uma zonação característica, com espécies de litorínídeos de maior porte ocupando regiões mais superiores e aquelas menores ocorrendo em regiões mais próximas do lodo. Desta forma, o baixo hidrodinamismo pode se tornar um fator limitante, dado que a falta de ondas nos manguezais não proporciona uma ampliação vertical da região entremarés, como ocorre em

áreas mais batidas (Reid 1985). Apesar disto, em bosques de mangue, principalmente no seu interior, onde a incidência de luz é pequena e o número relativo de abrigos maior, a dessecação não parece ser tão importante (Reid 1985; Blanco & Cantera 1999). Entretanto, em áreas mais abertas, o comportamento das espécies móveis pode ser afetado (Reid 1985).

Entre os organismos que habitam os caules e raízes de mangue, estão os gastrópodes da família Littorinidae, representados principalmente pelo gênero *Littoraria*, fortemente restrito aos trópicos. Assim como as árvores de mangue, este grupo se originou na região do Indo-Pacífico e hoje ocupa boa parte dos manguezais das regiões tropicais, sendo estabelecido como um grupo monofilético (Reid 1989; Reid 1999; Reid 2001). Apesar deste padrão de ocorrência, o gênero *Littoraria* não é exclusivo deste ecossistema: na sua história evolutiva houve uma especialização crescente para este habitat, já que seus ancestrais ocorriam em costões, enquanto as espécies mais derivadas ocupam na sua maioria, caules e folhas de mangue (Reid 1985; 1986; 1999; 2001; Cook 1992). São poucas as espécies do gênero que ocorrem hoje em costões rochosos (Reid 1999; Moutinho & Alves-Costa 2000; Reid 2001). Até recentemente, algumas espécies de *Littoraria* eram classificadas como *Littorina* (Princz 1981; Gaines *et al.* 1974; Hughes & Jones 1985; Janson 1985; Kolhmeyer & Bebout 1986; Antwi & Ameyaw-Akumfi 1987; Burgett *et al.* 1987), tendo causado algumas confusões taxonômicas. Hoje se sabe que *Littorina* é um gênero restrito ao hemisfério norte (Reid 1985; 1986; 1989; 2001). Quanto à alimentação, Christensen (1998) relata que o gênero *Littoraria* tem como dieta principal fungos presentes nos caules dos mangues.

Uma característica marcante do gênero *Littoraria* é o polimorfismo de cor da concha, principalmente para aquelas espécies que habitam as folhas, o que faz o sistema mangue-predador-presa ser um modelo para estudos de polimorfismo de base genética (Janson 1985; Hughes & Matter 1986; Cook 1992; Reid 2001; Parsonage & Hughes 2002). Como causas apontadas para manutenção deste polimorfismo temos a seleção apostática (dependente de frequência) e a seleção para formas crípticas (Hughes & Matter 1986; Reid 1987; Cook 1992), ambas determinadas por predadores visualmente orientados (Hughes & Jones 1985; Hughes & Matter 1986; Reid 1987). Indivíduos escuros ocorreriam crípticamente (monomorfismo) no caule, enquanto indivíduos mais claros e de cores

variadas, ocorreriam nas folhas (Reid 1987; Cook 1992; Reid 2001). Apesar disto, Cook & Bridle (1995) acrescentam que o polimorfismo pode ocorrer também em caules.

Como o manguezal é um ambiente nutritivamente rico para quem consegue tolerar (Vanucci 1999), e pela falta de um gradiente de dessecação brusco, a predação também tem sido apontada, em detrimento da competição e de fatores abióticos, como causa determinante da distribuição horizontal e vertical de *Littoraria* sp. neste ecossistema (Reid 1985). Indivíduos maiores podem procurar refúgio nos níveis superiores do mangue (Duncan & Szelistowski 1998), enquanto que os menores (recrutas) estariam restritos às zonas inferiores (Gutierrez 1988), mais sujeitos à predação de organismos aquáticos (Duncan & Szelistowski 1998). Espécies do gênero *Littoraria* mostram correlações marcantes de tamanho, forma, espessura e cores em relação ao gradiente vertical (Jerome 1987; Reid 1992). As dos níveis superiores do substrato arbóreo, encontradas principalmente nas folhas, têm tipicamente conchas finas, enquanto aquelas localizadas nos níveis inferiores têm conchas relativamente mais espessas. Os predadores podem ser peixes (Hughes & Jones 1985; Duncan & Szelistowski 1998), siris e caranguejos (Hughes & Jones 1985; Reid 1985; Reid 1992) ou aves e moscas parasitóides (Hughes & Jones 1985; McKillup & McKillup 2000).

Nos dois lados do Atlântico Tropical, há a predominância de uma espécie, *Littoraria* (*Littorinopsis*) *angulifera* (Lamarck, 1822) (Rosewater & Vermeij 1972; Merkt & Ellisson 1998), conhecida por apresentar variação na cor da concha, de esbranquiçada/amarela a laranja/marrom avermelhado com estriações mais ou menos conspícuas (Abbott 1974; Janson 1985). Estudos de variação morfológica e genética indicam que há um polimorfismo de base genética nesta espécie (Gaines *et al.* 1974; Janson 1985). Entretanto, ainda não foram apresentadas pistas quanto aos possíveis predadores, que poderiam ser a causa primordial deste polimorfismo nesta espécie. Quanto à sua dieta, apesar do gênero apresentar hábito alimentar generalista (Lee *et al.* 2001; Reid 2001), um estudo feito em Belize, América Central, mostrou que *L. angulifera* se alimenta principalmente de fungos e microalgas que proliferam sobre o caule de *Rhizophora mangle* (Kohlmeyer & Bebout 1986).

Nos manguezais do Brasil ocorrem duas espécies de litorinídeos: *Littoraria angulifera* e *L. flava*. A primeira é uma espécie maior, restrita a manguezais, enquanto que

a segunda é característica de estuários, podendo ocorrer também em costões. Camargo (1982), estudando comunidades de rizóforos do mangue-vermelho (*R. mangle*) em Cananéia, Estado de São Paulo, reporta que ambas as espécies (então denominadas *Littorina*) ocupam desde o nível do lodo até 120 cm de altura, apresentando migração vertical. Moutinho & Alves-Costa (2000), estudando populações de *L. flava* que ocorriam em duas estreitas faixas de mangue, numa praia lodosa em São Sebastião, ao norte de Cananéia, mostraram que esta espécie é maior na faixa mais distante da linha da maré. Apesar disto, não houve diferença de tamanho entre os níveis inferiores e superiores do caule. Neste estudo, os indivíduos de *L. flava* apresentaram um tamanho médio de 12,4 mm. Gutierrez (1988), estudando *L. angulifera* na costa caribenha do Panamá, mostrou que as maiores densidades desta espécie estão na extremidade marinha do manguezal, entretanto não havia um claro gradiente de tamanhos. A distribuição vertical dos adultos é dinâmica, mas os recrutas geralmente ocorrem nos níveis inferiores, tendo algas como abrigo. O tamanho de *L. angulifera* variou de 5,5 mm a 27,5 mm, tendo 18 mm de mediana (Gutierrez 1988). No Brasil, ainda não foi feito um estudo direcionado de distribuição de densidade ou de tamanho desta espécie, seja no gradiente vertical dos mangues, seja no gradiente salino do manguezal.

2. Objetivos

Este trabalho procura entender a distribuição de *L. angulifera* e *L. flava* em gradientes de dessecação e salino no manguezal. Mais especificamente procura-se a) fazer um estudo comparativo da ocorrência de ambas as espécies em relação a um gradiente salino; b) determinar como varia a abundância e o tamanho de ambas neste gradiente; e c) procurar a existência de padrões de distribuição vertical de *L. angulifera* em relação a abundância e tamanho, como foi bem descrito para espécies de costão.

3. Material e Métodos

A área de estudo foi o lado direito da desembocadura do Rio Maria Rodrigues (Figura 28), localizado no Complexo Estuarino-Lagunar de Cananéia-Iguape, litoral sul do estado de São Paulo ($25^{\circ}00'S$). Neste trecho de manguezal, existiam três populações de *L. angulifera* distintas e distantes cerca de 50 metros entre si num gradiente salino em direção ao mar ($S_1 = 24,0 \text{ ‰}$; $S_2 = 25,0 \text{ ‰}$; $S_3 = 26,3 \text{ ‰}$). Todos os indivíduos estavam sobre o mangue-vermelho *Rhizophora mangle*.

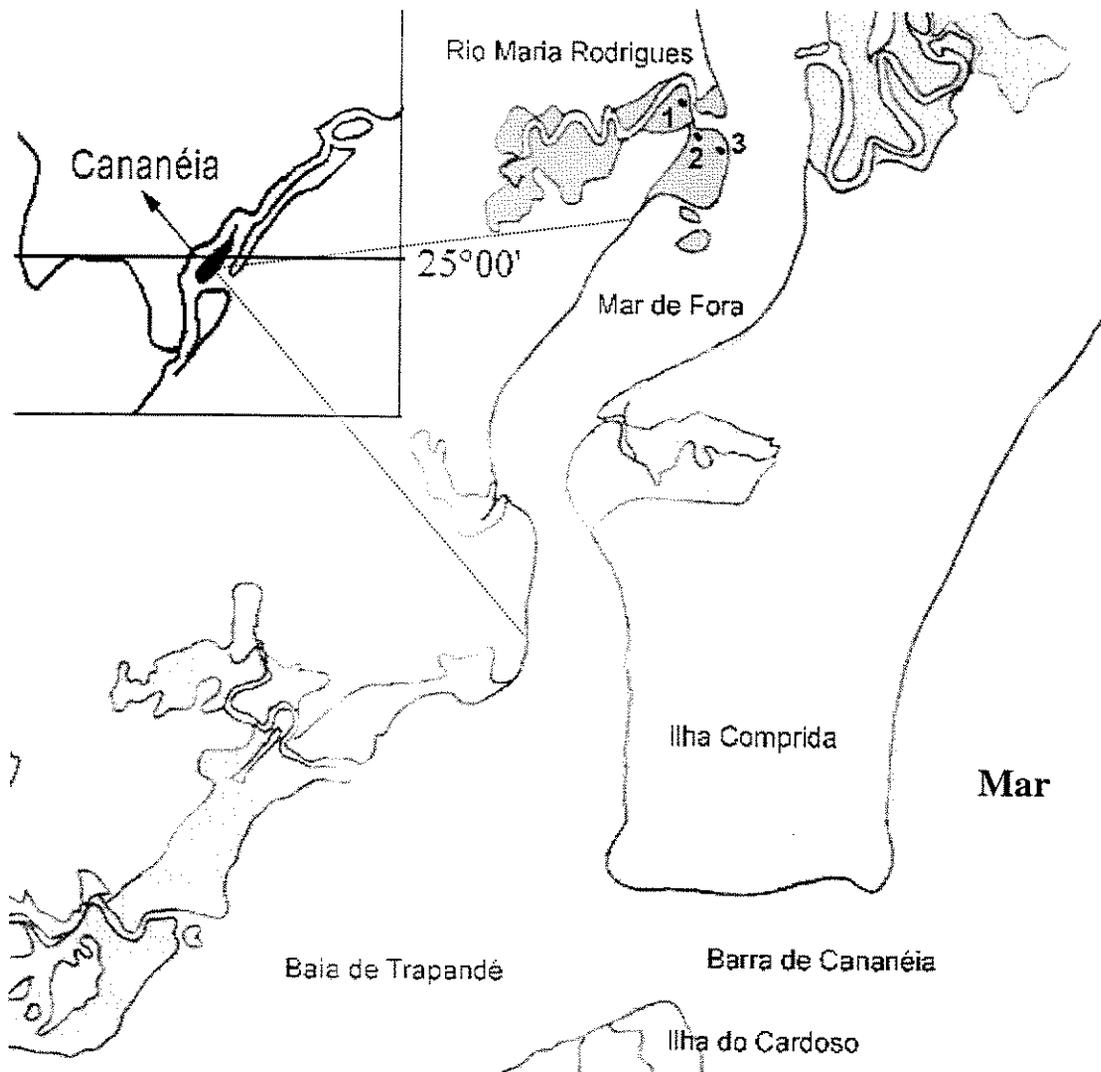


Figura 28: Mapa da região de Cananéia, evidenciando os manguezais (em cinza claro), com destaque para a área de estudo (cinza escuro). Os números 1, 2 e 3 indicam os pontos amostrados do Rio Maria Rodrigues, com 24, 25 e 26,3 ‰ de salinidade média, respectivamente. As linhas pontilhadas projetam a cidade de Cananéia.

A amostragem foi realizada nos dias 10 (Ponto 2), 12 (Ponto 3) e 14 (Ponto 1) de outubro de 1999 (primavera), durante marés de sizígia. Com exceção do dia 14, os outros estavam nublados. A temperatura da água durante a amostragem foi constante (24,5°C), mas a do ar variou de 20,5 a 26°C. Numa rápida procura, não foram encontrados gastrópodes sobre as árvores de mangue entre estas manchas. Entretanto, haviam outras espécies de gastrópodes de sedimento, principalmente *Neritina virginea* e *Melampus coffeus*. As salinidades foram medidas posteriormente à coleta (novembro de 2001) com refratômetro ATAGO a partir de três amostras de cada local, durante o pico da maré.

Em cada um dos três locais, todos os indivíduos de *L. angulifera* e *L. flava* encontrados num intervalo máximo de quatro horas (tendo a maré mais baixa como referência central) eram contados e medidos no comprimento máximo de sua concha (tamanho) com o uso de um paquímetro, com precisão de 0,1 mm. Desta forma, foi feito praticamente um censo populacional de ambas as espécies, já que muito poucos indivíduos presentes nesta desembocadura ficaram de fora da amostragem (nenhum foi visto). Foram definidos quatro níveis principais a partir do lodo, sendo os três primeiros com uma amplitude de 40 cm (0 - 40 cm; 40 - 80 cm; e 80 - 120 cm) e o último compreendendo todos os organismos localizados acima de 120 cm de altura. Todos os caramujos foram devolvidos após serem medidos.

Camargo (1982) descreve a zonação das comunidades de rizóforos de *R. mangle* na região de Cananéia: zona inferior (0 a 40 cm) dominada pelas algas *Bostrychia radicans* e *Caloglossa leprieurii*, os cirrípédios *Balanus improvisus* e *B. citerosum*; zona média (40 a 80 cm) dominada pela ostra *Crassostrea brasiliana*; e zona superior (80 a 120 cm) dominada por cirrípédios *Chthamalus rhizophorae*. No presente estudo, a zonação foi semelhante, com poucas variações entre os três pontos, só restando acrescentar um quarto nível, mais superior, tendo como substrato apenas o caule de *R. mangle*.

Análise dos Dados

A abundância foi caracterizada pela frequência de indivíduos em cada um dos locais ou níveis, que correspondia ao número amostral para a análise de tamanhos. Foi realizado o teste do χ^2 (Zar 1996) a fim de detectar se havia diferença de abundância entre os três pontos ($gl = 2$; $\chi^2_{\text{crítico}}=5,99$) e os 4 níveis ($gl = 3$; $\chi^2_{\text{crítico}}=7,82$). O nível de significância foi de 0,05.

Os dados de tamanho de *L. angulifera* nos locais 2 e 3 pertenciam a uma distribuição normal, enquanto aqueles do local 1 e o total dos dados não se encaixavam nesta distribuição. Assim, entre locais foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis (análise de variância não-paramétrica) para detecção de diferença de tamanhos, com posterior comparação múltipla de Dunn (Zar 1999). Entre níveis para cada um dos locais foi utilizada a ANOVA tradicional, com teste de Tukey *a posteriori* (Zar 1999). Para comparar os tamanhos de ambas as espécies no manguezal foi utilizado o teste de Mann-Whitney (Zar 1999). Para os testes acima o nível de significância (α) foi de 0,05. Com o objetivo de verificar se havia interação entre os fatores (local e nível), os tamanhos também foram analisados com uma ANOVA para dois fatores (Zar 1996). Neste caso, por não haver um equivalente não-paramétrico, o nível de significância foi de 0,01.

4. Resultados

Littoraria angulifera foi mais abundante que *L. flava* em nos três pontos estudados. A figura 29 mostra que *L. flava* ocorreu em frequências muito baixas (3 e 1 indivíduos apenas) nos dois pontos menos salinos, entretanto na mancha mais próxima ao mar (e mais ensolarada) atinge uma contagem de 106 indivíduos ($\chi^2 = 196,67$; $p < 0,001$). Já *L. angulifera* apresenta um claro gradiente crescente de abundância em direção à região mais salina (63, 109 e 186 indivíduos) ($\chi^2 = 28,5$; $p < 0,001$).

Ao contrário do gradiente salino, não há um padrão evidente de abundância entre os níveis para *L. angulifera* (Figura 30). Apesar disto, o teste de χ^2 mostra que a diferença de

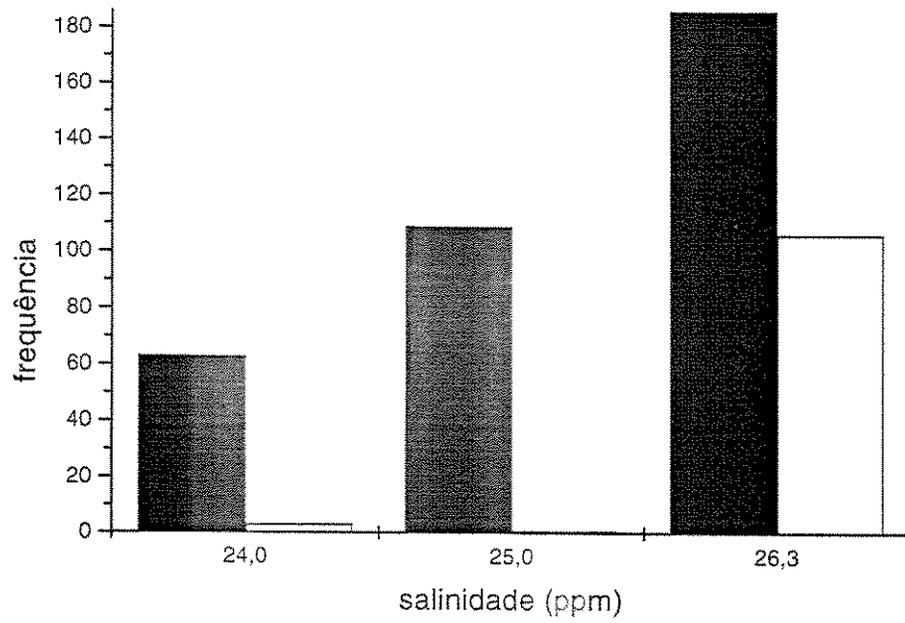


Figura 29: Frequência de *Littoraria angulifera* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) no gradiente salino do Rio Maria Rodrigues.

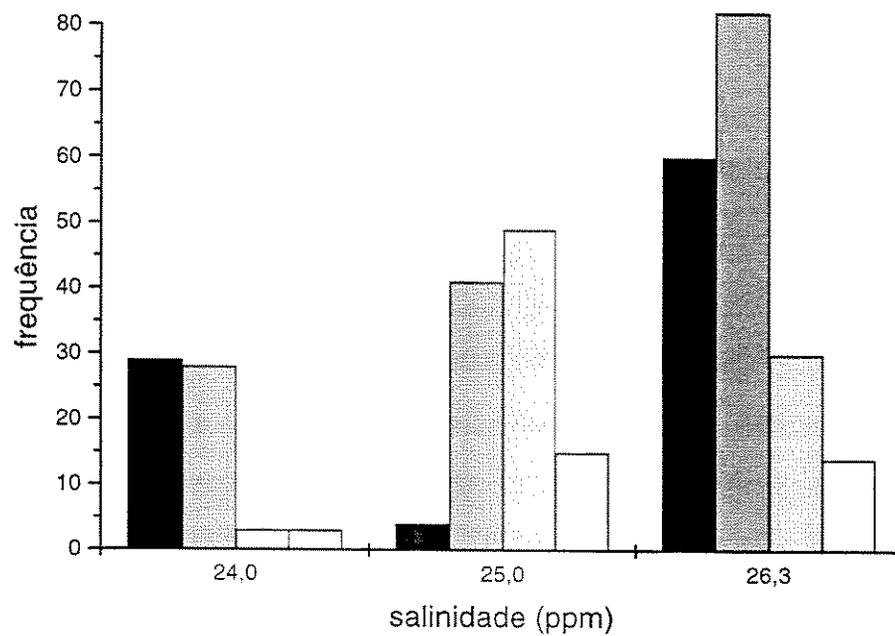


Figura 30: Frequência de *L. angulifera* em 4 níveis dos três pontos amostrados do gradiente salino: 0-40 cm (preto); 40-80 cm (cinza escuro); 80-120 cm (cinza claro); e acima de 120 cm (branco).

abundância é extremamente significativa entre os níveis, nos três pontos ($\chi^2 > 16,27$; gl = 3; $p < 0,001$). Mesmo assim, podemos dizer que visualmente existe uma fraca tendência de redução de abundância em direção ascendente no mangue, principalmente no ponto de salinidade extrema. Em razão da quase ausência de *L. flava* nas dois primeiros pontos e da grande concentração de indivíduos desta espécie somente no nível entre 40 e 80 cm no terceiro ponto, esta espécie não foi analisada do ponto de vista de abundância no gradiente vertical das árvores de mangue.

Ao compararmos os tamanhos de *L. angulifera* e *L. flava* em todo o ambiente amostrado, temos que a primeira espécie ($8,2 \pm 0,17$ mm; $n = 358$) é menor que a segunda ($9,3 \pm 0,21$ mm; $n = 110$) ($U = 15.047$; $p < 0,001$). Entretanto, no único ponto (26,3‰) em que estas espécies coexistem em densidades consideráveis, *L. angulifera* ($9,2 \pm 0,23$; $n = 186$) apresenta tamanho estatisticamente igual ao de *L. flava* ($9,3 \pm 0,21$; $n = 106$) ($U = 9.675$; $p = 0,79$) (Figura 31).

Em razão do baixo número amostral nos dois pontos menos salinos (24 e 25‰), *L. flava* não foi analisada neste gradiente em relação ao seu tamanho. O tamanho de *L. angulifera* foi diferente entre os três pontos ($H = 45,45$; $p < 0,001$), com tendência crescente em direção à região mais salina (Figura 31). Assim, no ponto de 24‰ *L. angulifera* teve um tamanho médio de $6,4 \pm 0,39$ mm ($n = 63$), no ponto de salinidade intermediária (25‰) seu tamanho foi de $7,6 \pm 0,23$ mm, enquanto que no ponto de maior salinidade o tamanho desta espécie de mangue foi $9,2 \pm 0,23$ mm. Também houve diferença significativa entre os níveis nos três pontos estudados, com o tamanho médio aumentando em direção à copa de *R. mangle* (Figura 32). Esta diferença é mais acentuada conforme aumenta a salinidade ($H_1 = 18,63$; $p < 0,001$; $H_2 = 36,89$; $p < 0,001$; $H_3 = 91,24$; $p < 0,001$). A análise de variância também mostra que há diferença significativa no tamanho de *L. angulifera* entre os níveis ($F = 40,08$; $p < 0,001$; gl = 3) e entre as manchas ($F = 40,19$; $p < 0,001$; gl = 2) para esta espécie, entretanto não há interação entre os dois fatores estudados ($F = 0,77$; $p = 0,592$; gl = 6).

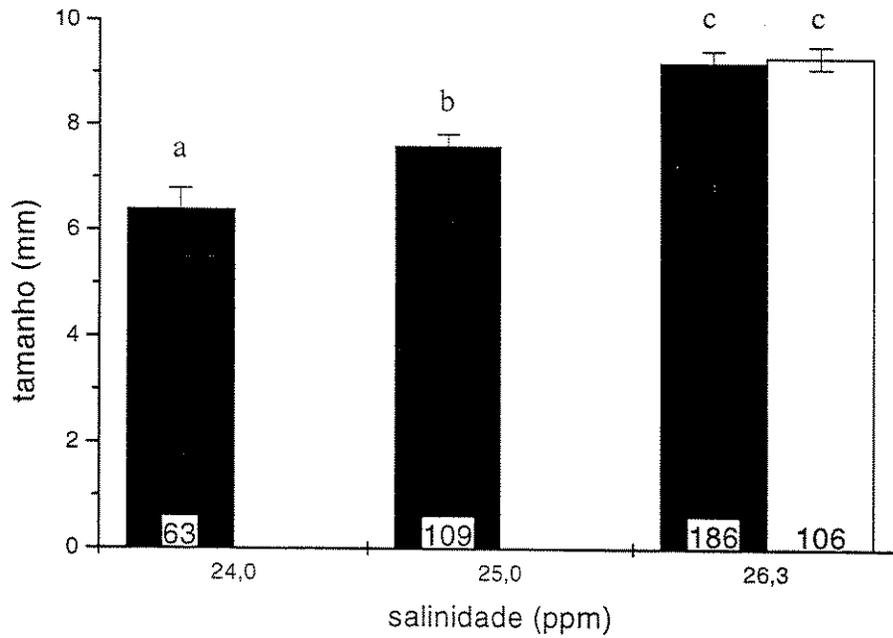


Figura 31: Tamanho (\pm erro padrão) de *L. angulifera* (barras pretas) e *L. flava* (barras brancas) no gradiente salino do Rio Maria Rodrigues, Cananéia. Os números na base das barras indicam o número amostral. Os resultados das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde **a** indica os menores valores e a letra **c** os maiores.

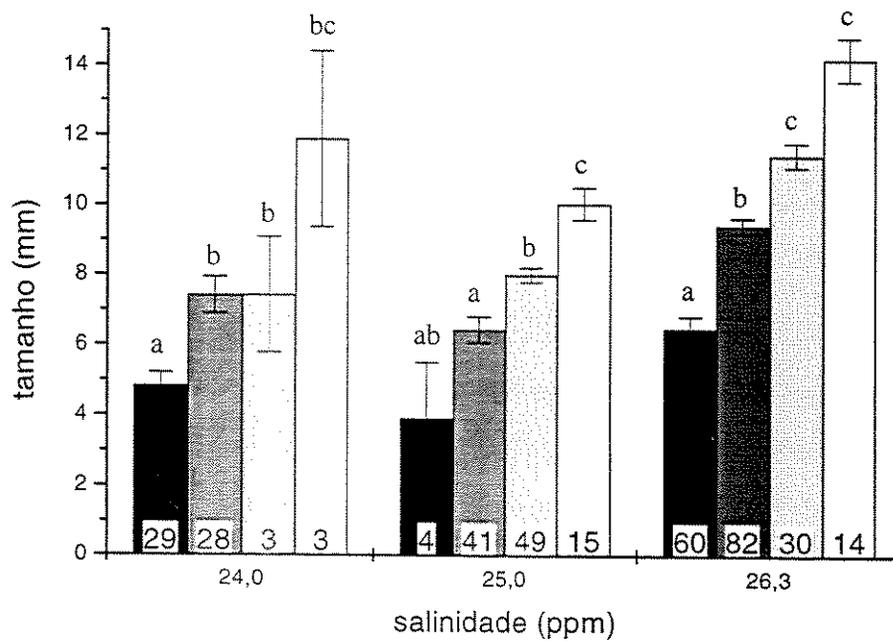
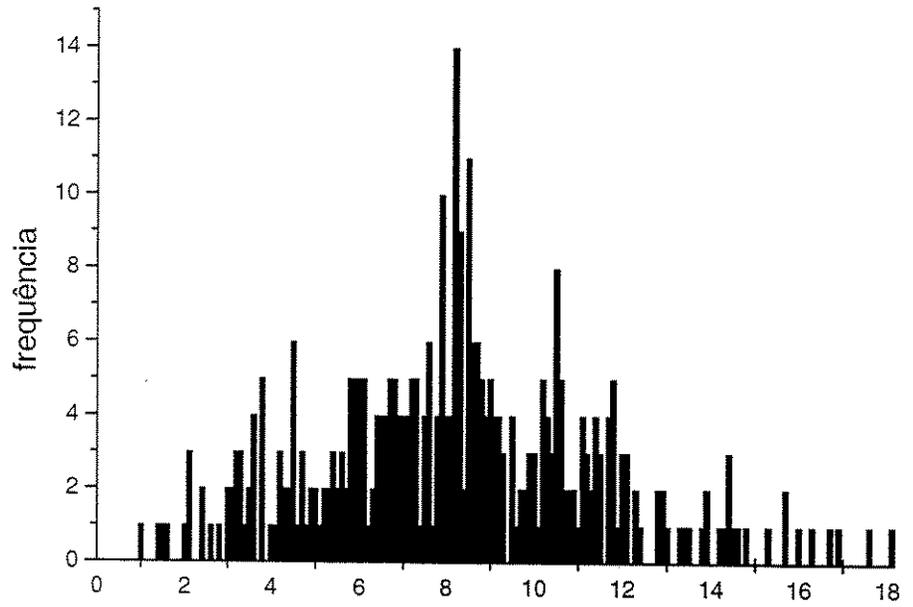


Figura 32: Tamanho (\pm erro padrão) de *L. angulifera* em quatro níveis dos três pontos amostrados do gradiente salino: 0-40 cm (preto); 40-80 cm (cinza escuro); 80-120 cm (cinza claro); e acima de 120 cm (branco). Os números na base das barras indicam o número amostral. Os resultados das comparações múltiplas estão representados pelas letras, onde **a** indica os menores valores e a letra **c** os maiores.

A análise da estrutura de tamanhos da população total de ambas as espécies é apresentada no gráficos da figura 33, os quais evidenciam que apesar da moda principal ser a mesma para as duas (8,2 mm), a amplitude de distribuição das classes de tamanho é maior para *L. angulifera*. Além disto, *L. angulifera* apresenta duas modas secundárias (4,5 mm e 10,5 mm). A figura 34 mostra a estrutura de tamanhos em cada um dos pontos separadamente (de *L. angulifera*, já que *L. flava* praticamente só ocorreu no ponto mais salino). Pode-se constatar que a moda aumenta conforme nos deslocamos para a região mais salina do manguezal, com o primeiro ponto apresentando uma moda de 5,85 mm e o segundo, duas modas (6,1 mm e 8,5 mm), assim como o terceiro ponto (8,2 mm e 10,5 mm).

L. angulifera



L. flava

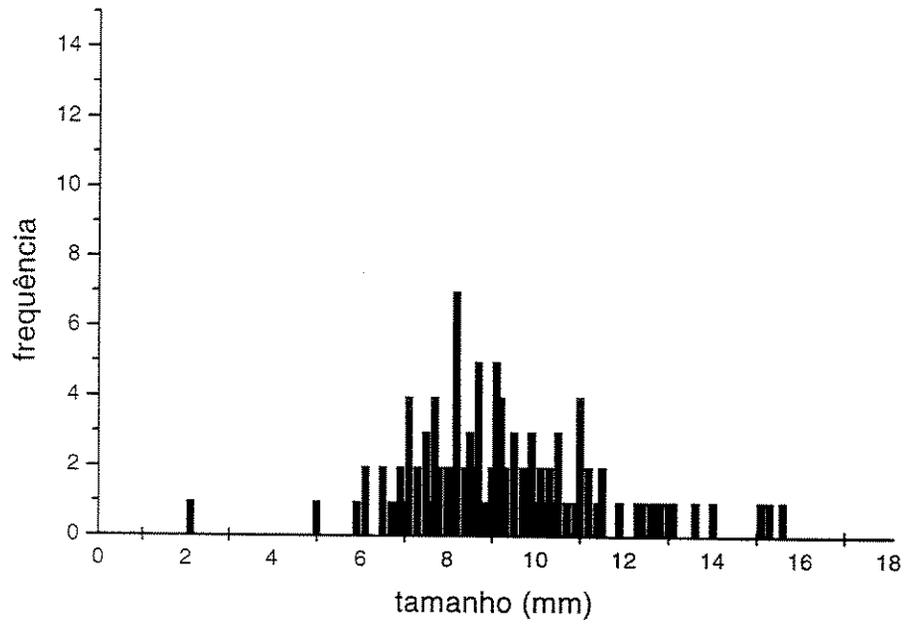


Figura 33: Estrutura de tamanho das populações totais de *Littoraria angulifera* e *L. flava* no manguezal de Maria Rodrigues, Cananéia.

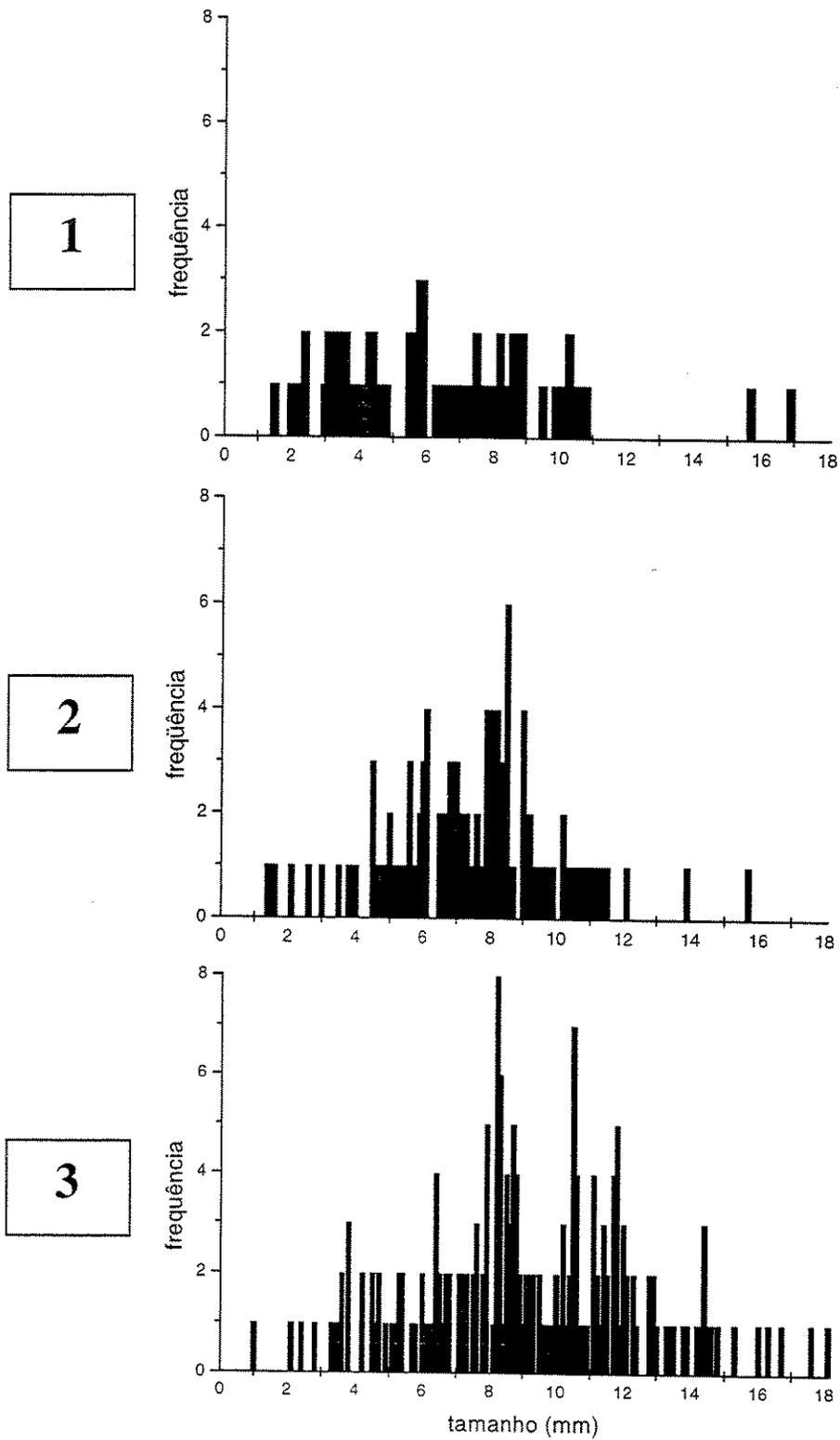


Figura 34: Estrutura de tamanhos de *Littoraria angulifera* em cada um dos três pontos do gradiente salino do manguezal de Maria Rodrigues, Cananéia.

5. Discussão

Padrões Gerais

Littoraria angulifera (população total de 358 indivíduos encontrados) foi mais abundante que *L. flava* (110), se mostrando a espécie de gastrópode mais comum encontrada em caules do manguezal de Cananéia. Diversas outras observações em outros manguezais do Brasil e em outras épocas do ano confirmam esta predominância. Alguns autores já mostravam que *L. angulifera* era a espécie mais comum nos manguezais desde a Flórida até o Brasil (Abbott 1974; Gutierrez 1988; Kohlmeyer & Bebout 1986), mas nenhum estudo comparativo havia sido feito. Apesar disto, é preciso confirmar esta tendência, estudando outros manguezais com características diferentes e avaliando parâmetros ambientais distintos dentro do mesmo manguezal.

Em relação aos tamanhos, os resultados confrontam diretamente com o observado até então, de que *L. angulifera* é a espécie de litorinídeo de maior porte encontrada no Brasil. A leve tendência de superioridade corporal apresentada aqui por *L. flava* é resultado não apenas da estrutura adulta de tamanhos, mas principalmente pela falta de recrutas desta espécie, como evidenciado pela Figura 33. Como feito para *L. flava* e *N. lineolata* nos capítulos anteriores, podemos destacar para *L. angulifera* quatro classes principais de tamanho: menor que 4,0 mm, que consideraremos aqui como sendo pós-larva; entre 4,0 e 8,0 mm (jovens); entre de 8,0 e 12,0 mm (adultos); e acima de 12 mm ("idosos"). Já *L. flava*, conforme mostrado no primeiro capítulo, apresenta principalmente indivíduos adultos ou mais velhos (> 6,0 mm) neste manguezal. Assim, *L. angulifera* apresenta um grande número de recrutas (pós-larva e jovens): 152 indivíduos (47%) contra 3 (3%) recrutas de *L. flava*. Mesmo com esta população adulta, o tamanho médio de *L. flava* em Cananéia foi menor que aquele de São Sebastião (12,4 mm) (Moutinho & Alves-Costa 2000), assim como o tamanho de *L. angulifera* foi menor que o de uma população de Ubatuba (21,3 mm) (Chaves, dados não-publicados) e do Panamá (18 mm) (Gutierrez 1988). No presente estudo, nenhum indivíduo de *L. angulifera* foi maior que 18 mm, o que indica que a população deve estar em época de recrutamento. Quanto à *L. flava*, o menor tamanho pode ser resultante tanto de uma diferença latitudinal, como sazonal. Assim, seria

preciso realizar estudos de dinâmica populacional e de crescimento para esclarecer estas discrepâncias.

Distribuição de L. angulifera no Gradiente Salino

Em relação à distribuição horizontal no gradiente salino dentro do manguezal, este estudo confirma o que tem sido intensamente observado, inclusive por outros autores, mas que ainda não havia sido demonstrado numericamente, ou seja, que *L. angulifera* ocupa amplamente este ambiente, enquanto que *L. flava* ocorre apenas nas áreas na sua extremidade mais salina. Além disto, a primeira espécie apresenta um claro acréscimo de abundância e de tamanhos em direção à região mais salina do manguezal, mostrando que também há uma preferência desta pelo ponto de maior salinidade (26,3‰). Gutierrez (1988), estudando *L. angulifera* no lado caribenho do Panamá, encontrou uma correlação negativa entre densidade e distância a partir do mar, semelhante ao encontrado aqui para abundância. Entretanto, nenhum gradiente de tamanho foi encontrado por ela, apesar de na extremidade marinha do manguezal a maioria dos indivíduos serem de grande porte (>17 mm). Gutierrez (1988) aponta as condições estáveis dos manguezais em relação a pouca variação de umidade e de hidrodinamismo como responsáveis pela falta de gradientes de tamanho, mas não considera o gradiente de salinidade.

Estudando *L. flava* em duas estreitas faixas de mangue no Canal de São Sebastião, São Paulo, Moutinho & Alves-Costa (2000) mostraram que indivíduos da faixa mais acima são maiores que a faixa mais próxima do nível médio das marés. Eles evidenciaram, através de experimentos, que a dessecação é um fator determinante na distribuição de *L. flava* entre estes dois relictos, abertos, de manguezal. No presente estudo é sugerido que a salinidade é um importante fator na determinação da distribuição horizontal, mas não podemos descartar o baixo hidrodinamismo e a dessecação. Por exemplo, o ponto 3, mais salino e o mais ensolarado, apresenta um maior número de indivíduos adultos de *L. angulifera* (> 8,0 mm). Esta distribuição de tamanhos de *L. angulifera* associada positivamente à distribuição de abundância no gradiente horizontal, parece seguir uma tendência ecológica geral em relação a gradientes ambientais. Como demonstrado nos capítulos anteriores *L. flava* atinge

maiores abundâncias em ambientes rochosos de estuário, enquanto em costões, *L. angulifera* ocorre em densidades ínfimas.

Apesar deste claro padrão de distribuição horizontal no gradiente salino, a grande abundância de *L. angulifera* no ponto mais salino do manguezal pode ter outra razão. Enquanto os dois pontos menos salinos são formados por rizóforos comprimidos entre si pela grande densidade do mangue-vermelho *R. mangle*, o terceiro ponto é composto basicamente por uma grande árvore desta espécie, solitária, na qual os rizóforos se alongam radialmente por cerca de 5 metros. Como não foi feito um estudo da densidade e sim da frequência de indivíduos por ponto (censo), a maior quantidade de indivíduos pode ser uma resposta simplesmente à maior disponibilidade de espaço (evidente neste ponto). Reid (1985) aponta as dificuldades metodológicas relacionadas ao estudo de abundância da epifauna bentônica em substratos muito complexos como caules e raízes de manguezal.

Conforme se aumenta a salinidade, a população de *L. angulifera* apresenta maior porte. Isto pode ser devido a uma maior tolerância fisiológica dos indivíduos maiores à alta salinidade relativa, mas também à maior dessecação, já que o ponto mais salino é também o mais ensolarado. Não se pode descartar ainda a hipótese de que este ponto também possui maior disponibilidade de área de caule e conseqüentemente uma maior disponibilidade de recursos alimentares (microalgas, fungos ou cianobactérias) (Kohlmeyer & Bebout 1986). Este fator poderia resultar em indivíduos melhores nutridos e com crescimento mais rápido.

Distribuição de L. angulifera em Rhizophora mangle

Em relação à distribuição de *L. angulifera* no gradiente vertical há uma clara tendência de aumento de tamanho em direção à copa das árvores, enquanto existe uma leve tendência inversa de abundância. Este gradiente de tamanhos se encaixa no tipo 1 descrito por Vermeij (1972) para gastrópodes de níveis superiores de costão. No presente estudo, os recrutas estão concentrados no nível mais inferior dos mangues (cerca de 80% dos indivíduos encontrados neste nível eram menores que 8 mm) onde havia uma faixa dominada por algas vermelhas e cracas. Estes indivíduos se abrigavam entre ou dentro de cracas mortas ou vivas, principalmente *Balanus* sp. e secundariamente em *Chthamalus rhizophorae*, ocupando ainda regiões estruturalmente complexas do caule. Vermeij (1972)

mostra que nos costões os menores ocupariam as regiões de cracas pequenas, como *Chthamalus* sp, já que estas seriam sítios de recrutamento na região entremarés. Entretanto, no presente estudo, as algas parecem ser o local de recrutamento de *L. angulifera*. Indivíduos maiores ocorrem preferencialmente no supralitoral, mas em quantidades muito pequenas. No primeiro capítulo, foi mostrado que litorínídeos de costão, quando em condições favoráveis, ocorrem em toda a região entremarés, apresentando uma distribuição mista, com gradientes do tipo 1 e 2. Aqui, *L. angulifera* não ocorre nos níveis mais inferiores da região entremarés, já que esta é ocupada pelo lodo.

Para *L. flava* não houve este gradiente de tamanho neste mangue, já que ocorreu essencialmente na região entre 40 e 80 cm a partir do nível do lodo (nível 2), numa área com grande densidade de ostras *Crassostrea brasiliana*. Ao compararmos com o costão abrigado da Praia Dura, Ubatuba, onde também ocorre *Crassostrea*, pode-se concluir que a distribuição dos adultos é mantida inferiormente neste nível do mangue em razão do reduzido hidrodinamismo, já que no costão os maiores indivíduos ocorriam até 80 cm acima do nível da ostra. Assim, a amplitude e o ponto máximo de distribuição de *L. angulifera* no sentido vertical são maiores que aqueles de *L. flava*. Além disto, observações mostram que a primeira é a única espécie de gastrópode do manguezal que ocupa as folhas, desde galhos mais inferiores até cerca de 2 metros de altura. Em nenhum lugar *L. flava* foi observada nas folhas.

Existem duas razões principais para explicar o gradiente vertical crescente de tamanho de *L. angulifera* nos mangues. A primeira, muito presente também nos costões, é a maior tolerância de indivíduos maiores à dessecação (Hughes & Jones 1985; Moutinho & Alves-Costa 2000). A falta de interação entre salinidade e dessecação na determinação do tamanhos indica que ambos os fatores são determinantes e que um fator não interfere no outro. A falta de um padrão evidente de abundância no gradiente de dessecação sobre o caule de *R. mangle* provavelmente se deve à grande heterogeneidade de habitat entre níveis e entre os pontos estudados, já que o pico de abundância variou entre os três níveis. Esta questão não está elucidada e precisa ser estudada mais detalhadamente. O único padrão de abundância encontrado no gradiente vertical é a menor densidade de *L. angulifera* no nível acima de 120 cm e a tendência decrescente dos dois últimos níveis. Assim, pode-se dizer

que existe uma fraca tendência geral de decréscimo de abundância no sentido lodo-copa dos manguezais.

A segunda razão é a presença de um maior diversidade de predadores potenciais em águas turvas e calmas, principalmente baiacus, siris e caranguejos. Uma das maiores pressões ecológicas sobre o gênero *Littoraria* é a predação, principalmente por organismos aquáticos (Hughes & Matter 1986; Reid 1992; Duncan & Szelistowski 1998; Reid 2001). Forsman & Appelqvist (1998) mostram que predadores visualmente orientados impõem padrões polimórficos em presas. Apesar da presença de um certo grau de polimorfismo no caule, variando de vermelho a preto, a frequência de indivíduos marrom-escuro de *L. angulifera* foi bem maior no manguezal estudado aqui. Hughes & Matter (1986), utilizando gaiolas de exclusão, a fim de determinar quem seria responsável pela manutenção de polimorfismo nas populações de *Littorina* sp. (que hoje se sabe ser *Littoraria*), sugerem que baiacus do gênero *Spherooides* seriam seus predadores em manguezais da Austrália. Duncan & Szelistowski (1998), amarrando indivíduos de diversos tamanhos de *Littoraria fasciata* e *L. varia* em caules de *Rhizophora* spp., concluem que *Spherooides rosenblatii* é o seu principal predador na Costa Rica, além de serem responsáveis pelos padrões de distribuição vertical, principalmente de *L. fasciata*. Esta espécie apresenta uma claro gradiente crescente de tamanho em direção ascendente, o que é atribuído a um equilíbrio entre tolerância à dessecação e resistência à predação.

Os siris da família Portunidae também têm sido apontados como prováveis predadores de *Littoraria* spp. No estuário da Praia Dura, Ubatuba, locais com grande concentração de *Littoraria flava* em costão apresentavam agregações de siris do gênero *Callinectes* submersos (observação pessoal). Apesar disto, Branco & Verani (1997) não identificaram litorínídeos de estuário no conteúdo estomacal de *Callinectes danae*, na Lagoa da Conceição, em Florianópolis. Os caranguejos *Aratus pisonii* e *Goniopsis* spp. também são bons candidatos, já que em estuários e manguezais, tanto *L. flava*, como *L. angulifera* apresentam rachaduras características de tentativa de quebra por algum organismo similar a caranguejo (observação pessoal). Estes predadores aquáticos, em geral, seriam responsáveis por uma distribuição vertical de espessura da concha, com conchas mais espessas ocupando regiões mais inferiores (Jerome 1987; Reid 1992). Aves também são candidatas, mas ainda nada foi demonstrado (Hughes & Jones 1985; Hughes & Matter

1986), apesar de ter sido encontrado um "cemitério" de conchas de *L. flava*, quebradas, em baixo de um provável poleiro de martim-pescador na Praia Dura (observação pessoal). Ultimamente, tem sido demonstrado o efeito de parasitóides (moscas Sarcophagidae) atuando como predadores regulando a estrutura de metapopulações de *L. filosa*, na Austrália (McKillup & McKillup 2000).

Num estudo anterior (Chaves, dados não-publicados) realizado num manguezal dominado pelo mangue *Laguncularia racemosa* de Ubatumirim, região norte do município de Ubatuba, foi mostrado que não havia correlação entre tamanho de *L. angulifera* e altura em relação ao nível do lodo. Duas razões podem explicar este padrão: 1) o pequeno número de indivíduos estudados numa população composta praticamente por indivíduos adultos (mais tolerantes à dessecação e predação); 2) a região ocupada por esta espécie de gastrópode ser bastante sombreada, reduzindo os efeitos da dessecação, e conseqüentemente eliminando a possibilidade da ocorrência de um gradiente de tamanho. No presente estudo, foi mostrado que o gradiente de tamanhos se acentua conforme se aproxima da região mais salina, que também é a mais ensolarada. Naquele estudo foi mostrado ainda que há uma forte correlação entre comprimento total da concha e comprimento da abertura, sugerindo que indivíduos de níveis inferiores tem padrões morfométricos semelhantes a indivíduos de níveis superiores. Isto significaria que os indivíduos que vivem ali, no manguezal de Ubatumirim, dificilmente estão sofrendo pressão de predação (Chaves, dados não-publicados). Algo que não podemos afirmar para Cananéia.

Conclusões

CONCLUSÃO GERAL

Padrões Gerais e Distribuição Horizontal

É demonstrado aqui que existe uma alternância espacial das três espécies de gastrópodes litorinídeos existentes no litoral brasileiro. Do costão ao manguezal, ocorrem: *Nodilittorina lineolata*, *Littoraria flava* e *L. angulifera*. A primeira espécie ocorre preferencialmente em costões de mar aberto, mais expostos à ação de ondas e menos sujeitos à variações de salinidade, como evidenciados pela sua alta densidade nestes ambientes. A segunda predomina em costões estuarinos, onde há um baixo hidrodinamismo e grande variação de salinidade, mas também ocorre esporadicamente em manguezais. Já a última é uma espécie característica de mangue, ocorrendo em manchas. Isto indica uma distribuição espacial agregada desta espécie. Entre *N. lineolata* e *L. flava*, onde a dispersão dos organismos no espaço foi medida, ambas são agregadas, com a última tendo índices maiores de agregação. Apesar de *L. angulifera* e *L. flava* terem apresentado tamanhos semelhantes, observações anteriores e dados preliminares mostram que este resultado se deve a épocas de recrutamento distintas. De qualquer forma, ambas são maiores que *N. lineolata*.

A abundância no gradiente horizontal, parece seguir uma curva normal para as três espécies, tendo *L. angulifera* picos por volta da salinidade de 26‰, *L. flava* tendo maiores densidades entre 26‰ e 34‰, enquanto que *N. lineolata* atinge maiores níveis de abundância na salinidade de 35‰. No manguezal, *L. angulifera* apresenta um gradiente de tamanho em direção às áreas mais salinas. Este mesmo padrão foi observado em costões para *N. lineolata*. Quanto à *L. flava* nada se pôde concluir em relação à sua distribuição horizontal de tamanhos. Entretanto, vale acrescentar aqui que ambas espécies do gênero *Littoraria* ocorrem com tamanhos reduzidos de concha em gramas marinhas *Spartina alterniflora*, localizadas entre o costão e o manguezal.

Distribuição Vertical

Apesar de ser difícil mostrar uma alternância espacial das três espécies no gradiente vertical, em ambientes abrigados parece haver uma seqüência de espécies no sentido

ascendente: *N. lineolata*, *L. flava* e *L. angulifera*. *Nodilittorina* e *L. flava*, quando em ambientes favoráveis, apresentam uma distribuição de abundância no gradiente de dessecação na forma de U invertido, com picos de densidade localizados na faixa da craca *Chthamalus bisinuatus* (para a primeira espécie), e da ostra *Crassostrea rhizophorae* e em substratos rochosos estruturalmente complexos (para a segunda). No manguezal, parece haver uma tendência de redução de abundância de *L. angulifera* no sentido lodo-copa. Quanto aos tamanhos dos litorinídeos, nos respectivos costões com condições ambientais favoráveis, ambas as espécies apresentam um gradiente misto de tamanhos (tipos 1 e 2), com distribuição em "U" e tendência inversa àquela de abundância. A agregação também parece seguir esta tendência em costões. Já *L. angulifera* mostrou um típico gradiente do tipo 1.

Chuvas

Apesar de não terem sido detectadas variações significativas de densidade entre as situações de estiagem, chuva e verão, houve um claro aumento de tamanho de *N. lineolata* e *L. flava* nas situações de maior umidade na Praia Dura (abrigada, com rio), enquanto que no Flamenguinho (abrigado, sem rio), *Nodilittorina* teve tamanhos menores na situação após as chuvas. Em relação à variação na distribuição vertical, *N. lineolata* se deslocou para níveis mais superiores nas situações mais úmidas, enquanto que *L. flava* ocupou regiões mais inferiores, invertendo o padrão da estiagem. Para *N. lineolata* na Praia Dura, o padrão de distribuição espacial foi mais agregado na estiagem em relação à chuva, e esta em relação ao verão, o que indica que as agregações desta espécie estão sendo dispersas pela umidade. As chuvas também alteram a distribuição espacial no gradiente vertical, entretanto não foi detectado um claro padrão neste sentido.

Coexistência

Nodilittorina e *Littoraria flava* quando em coexistência com supremacia numérica da primeira, apresentam tamanhos iguais em comparação às suas situações alopátricas, mas a estrutura de tamanhos apresenta uma amplitude menor quando nesta situação de simpatria. Já quando há uma coexistência e *L. flava* é mais abundante, tanto os tamanhos como as amplitudes de ambas as espécies são menores.

COMENTÁRIOS FINAIS

Todo estudo tem uma limitação. É praticamente impossível efetuar tudo aquilo que deveria ser feito (e que gostaríamos) em relação à descoberta de padrões existentes na natureza. Aqui não foi diferente. Optou-se por realizar um estudo com uma abordagem espacial, em detrimento de informações relevantes de dinâmica populacional. E mesmo com este enfoque, há uma necessidade de se comprovar os padrões aqui encontrados em outros lugares do Brasil, além de serem necessários experimentos para se esclarecer a causa de tais padrões. Experimentos de tolerância fisiológica, crescimento, exclusão de interações e outros são essenciais. Assim, é importante que haja uma continuidade nestes estudos, principalmente naquilo que não foi abordado aqui.

Sabe-se que a metodologia também deve ser apurada. A tentativa de se encontrar um número amostral necessário e homogêneo entre níveis e entre áreas pode garantir uma análise estatística mais rigorosa, paramétrica, a qual permite um aumento do poder dos testes. Buscar um método mais eficiente no estudo de populações de manguezal, dada a alta complexidade estrutural da vegetação é outro exemplo do que pode ser feito daqui para frente.

Como dito no começo deste trabalho, este é um primeiro passo para se compreender a distribuição desta família de gastrópodes na natureza. Mesmo assim, algo já se pode dizer diante das distribuições de cada uma das três espécies aqui estudadas. *Nodilittorina lineolata* parece ser um ótimo modelo ecológico para experimentos, dado a sua grande abundância e facilidade de manipulação. Algo que fica a se buscar é sobre o provável papel de *Littoraria flava* como bioindicador de poluição, devido à sua suposta tolerância a níveis baixos de poluição orgânica. Ou ainda sobre a importância de *Littoraria angulifera* na estruturação das comunidades de caules e raízes de mangue, visto que este é o principal herbívoro destes substratos duros.

E por fim, estudos macroecológicos, visando determinar tendências biogeográficas, podem esclarecer outros aspectos, como o sentido que a evolução de litorinídeos está seguindo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, R. T. 1974. *American seashells*. Second edition. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- Alongi, D. M. 1998. *Coastal ecosystems processes*. CRC Press.
- Andrade, S. C. S. 2001. **Variabilidade genética em litorinídeos (Gastropoda: Mollusca) da costa brasileira**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Antwi, D. A. & C. Ameway-Akumfi 1987. Migrational orientation in two species of littoral gastropods (*Littorina angulifera* and *Nerita senegalensis*). **Marine Biology 94**: 259-263.
- Apolinário, M.; R. Coutinho & M. H. Baeta-Neves 1999. Periwinkle (Gastropoda: Littorinidae) habitat selection and its impact upon microalgal populations. **Revista Brasileira de Biologia 59**: 211-218.
- Bandel, K. & D. Kadolsky 1982. Western atlantic species of *Nodilittorina* (Gastropoda: Prosobranchia): comparative morphology and its functional, ecological, phylogenetic and taxonomic implications. **Veliger 25**: 1-42.
- Barnes, M. 2000. The use of intertidal barnacle shells. **Oceanography and Marine Biology 38**: 157-187.
- Barnes, R. S. K. 2001. Interference competition in the intertidal mud snail *Hydrobia ulvae*: egestion rates revisited. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81**: 491-495.
- Begon, M.; J. L. Harper & C. R. Townsend 1996. **Ecology: individuals, populations and communities**. Third edition. Blackwell Science.
- Blanco, J. F. & J. R. Cantera 1999. The vertical distribution of mangrove gastropods and environmental factors relative to tide level at Buenaventura Bay, Pacific Coast of Colombia. **Bulletin of Marine Science 65**: 617-630.
- Borkowski, T. V. 1974. Growth, mortality, and productivity of South Floridan Littorinidae (Gastropoda: Prosobranchia). **Bulletin of Marine Science 24**: 409-438.

- Borkowski, T. V. & Borkowski, M. R. 1969. The *Littorina ziczac* species complex. **Veliger** **11**: 408-414.
- Bradshaw, G. A. & M. Bekoff 2001. Ecology and social responsibility: the re-embodiment of science. **Trends in Ecology and Evolution** **16**: 460-465.
- Branco, J. O. & J. R. Verani 1997. Dinâmica da alimentação natural de *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) na Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **14**: 1003-1018.
- Brower, J. E. & J. H. Zar 1984. **Field and laboratory methods for general ecology**. Second edition, Wm. C. Brown Publishers.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. **American Naturalist** **124**: 255-279.
- Brown, P. J. & R. B. Taylor 1999. Effects of trampling by humans on animals inhabiting coralline algal turf in the rocky intertidal. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **235**: 45-53.
- Burgett, J. M.; J. D. Cubit & R. C. Thompson 1987. Seasonal growth patterns in the tropical littorinid snails *Littorina angulifera* and *Tectarius muricatus*. **The Veliger** **30**: 11-23.
- Camargo, T. M. 1982. **Comunidades naturais de raízes de mangue-vermelho (*Rhizophora mangle* L.) e experimentos com substratos artificiais na região de Cananéia (25° Lat. S), Brasil**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Castro, J. 2001. **Homens e caranguejos**. Civilização Brasileira, Rio de Janeiro.
- CESP, 1992. Aproveitamento hidroelétrico do Rio Ribeira UHE Funil, Companhia Energética do Estado de São Paulo, **Estudos de Impacto Ambiental - EIA. Vol 2/5**.
- CETESB, 1999. **Mapeamento dos ecossistemas costeiros do Estado de São Paulo**. Lamparelli, C. C. & Moura, D. O. (coords.), São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente.
- Chapman, M. G. 1994a. Small- and broad-scale patterns of distribution of the upper-shore littorinid *Nodilittorina pyramidalis* in New South Wales. **Australian Journal of Ecology** **19**: 83-95.

- Chapman, M. G. 1994b. Small-scale patterns of distribution and size-structure of the intertidal littorinid *Littorina unifasciata* (Gastropoda: Littorinidae) in New South Wales. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research** **45**: 635-652.
- Chapman, M. G. 1995. Aggregation of the littorinid snail *Littorina unifasciata* in New South Wales, Australia. **Marine Ecology Progress Series** **126**: 191-202.
- Chapman, M. G. 1998. Variability in trail-following and aggregation in *Nodilittorina unifasciata* Gray. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **224**: 49-71.
- Chapman, M. G. 2000. A comparative study of differences among species and patches of habitat on movements of three species of intertidal gastropods. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **244**: 181-201.
- Chapman, M. G. & A. J. Underwood 1994. Dispersal of the intertidal snail, *Nodilittorina pyramidalis*, in response to the topographic complexity of the substratum. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **179**: 145-169.
- Chapman, M. G. & A. J. Underwood 1994. Influences of tidal conditions, temperature and desiccation patterns on patterns of aggregation of the high-shore periwinkle, *Littorina unifasciata*, in New South Wales, Australia. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **196**: 213-237.
- Chen, Y. S. & A. M. M. Richardson 1987. Factors affecting the size structure of two populations of the intertidal periwinkle, *Nodilittorina unifasciata* (Gray, 1839), in the Derwent River, Tasmania. **Journal of Molluscan Studies** **53**: 69-78.
- Christensen, J. T. 1998. Diet in *Littoraria*. **Hydrobiologia** **378**: 235-236.
- Connell, J. H. 1961a. The effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle, *Balanus balanoides*. **Ecological Monographs** **31**: 61-104.
- Connell, J. H. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. **Ecology** **42**: 710-723.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. **Annual Review of Ecology and Systematics** **3**: 169-192.
- Cook, L. M. 1992. The neutral assumption and maintenance of colour morph frequency in mangrove snails. **Heredity** **69**: 184-189.

- Cook, L. M. & J. Bridle 1995. Colour polymorphism in the mangrove snails *Littoraria intermedia* in Sinai. **Malacologia** 36: 91-95.
- Diegues, A. C. 1996. **O mito moderno da natureza intocada**. Editora Hucitec, São Paulo.
- Diggle, P. 1983. **Statistical analysis of spatial point patterns**. Oxford University Press.
- Duncan, R. S. & W. A. Szelistowski 1998. Influence of puffer predation on vertical distribution of mangrove littorinids in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. **Oecologia** 117: 433-442.
- Fawcett, M. 1984. Local and latitudinal variation in predation on an herbivorous marine snail. **Ecology** 65: 1214-1230.
- Fenchel, T. 1975a. Patterns determining the distribution patterns of mud snails (Hydrobiidae). **Oecologia** 20: 1-17.
- Fenchel, T. 1975b. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). **Oecologia** 20: 19-32.
- Forsman, A. & S. Appelqvist 1998. Visual predators impose correlational selection on prey color pattern and behaviour. **Behavioural Ecology** 9: 409-413.
- Gaines, M. S.; J. Caldwell & A. M. Vivas 1974. Genetic variation in the mangrove periwinkle *Littorina angulifera*. **Marine Biology** 27: 327-332.
- Gallagher, S. B. & G. K. Reid 1974. Reproductive behaviour and early development in *Littorina scabra angulifera* and *Littorina irrorata* (Gastropoda: Prosobranchia) in the Tampa Bay region of Florida. **Malacological Review** 7: 105-125.
- Gallagher, S. B. & G. K. Reid 1979. Population dynamics and zonation in the periwinkle snail *Littorina angulifera* of the Tampa Bay, Florida region. **Nautilus** 94: 162-178.
- Gaston, K. J. 1996. Species-range size distributions: patterns, mechanisms and implications. **Trends in Ecology and Evolution** 11: 197-201.
- Gaylord, B. 1999. Detailing agents of physical disturbance: wave-induced velocities and accelerations on a rocky shore. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 239: 85-124.
- Gorbushin, A. M. 1996. The enigma of mud snail shell growth: asymmetrical competition or character displacement? **Oikos** 77: 85-92.
- Gray, J. S. 1997. Marine biodiversity: patterns, threads and conservation needs. **Biodiversity and Conservation** 6: 153-175.

- Grudemo, J. & C. André 2001. Salinity dependence in the marine mud snails *Hydrobia ulvae* and *Hydrobia ventrosa*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 81: 651-654.
- Guerrazzi, M. C. 1991. **Influência de fatores abióticos na distribuição de duas espécies de gastrópodes herbívoros na região entremarés, na estação Ecológica de Juréia-Itatins, SP.** Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Gutierrez, P. C. 1988. The ecology and behaviour of the mangrove periwinkle, *Littorina angulifera*. **Biotropica** 20: 352-356.
- Helmuth, B. S. T. & G. E. Hofmann 2001. Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. **Biological Bulletin** 201: 374-384.
- Hiroki, K. 1987. Fisiocologia de animais de praias. Simpósio sobre ecossistemas da costa Sul e Sudeste brasileira - síntese dos conhecimentos. vol. 1. **Publicação ACIESP** 54: 300-312.
- Hogarth, P. J. 1999. **The biology of mangroves.** Oxford University Press, New York.
- Hughes, J. M. & M. P. Jones 1985. Shell colour polymorphism in a mangrove snail *Littorina* sp. (Prosobranchia: Littorinidae). **Biological Journal of the Linnean Society** 25: 365-378.
- Hughes, J. M. & P. B. Mather 1986. Evidence for predation as a factor in determining shell color frequencies in a mangrove snail *Littorina* sp. (Prosobranchia: Littorinidae). **Evolution** 40: 68-77.
- Janson, K. 1985a. Genetic and morphological variation within and between populations of *Littorina angulifera* from Florida. **Ophelia** 24: 125-134.
- Janson, K. 1985b. Genetic variation in three species of caribbean periwinkles, *Littorina angustior*, *L. lineolata*, and *L. ziczac* (Gastropoda: Prosobranchia). **Bulletin of Marine Science** 37: 871-879.
- Jerome, T. G. R. L. 1987. **Vertical distributions, shell morphologies, and predation of mangrove snails.** Associated Colleges of the Midwest, San Jose, Costa Rica.
- Kirkpatrick, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. **Ecology** 65: 1874-1884.

- Kohlmeyer, J. & B. Bebout 1986. On the occurrence of marine fungi in the diet of *Littorina angulifera* and observations on the behaviour of the periwinkle. **P. S. Z. N. I: Marine Ecology 7**: 333-343.
- Krebs, C. J. 1994. **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. Fourth edition, Harper Collins College Publishers.
- Krebs, C. J. 1998. **Ecological methodology**. Second edition. Benjamin/Cummings.
- Lana, P. C. & C. Guiss 1991. Influence of *Spartina alterniflora* on structure and temporal variability of macrobenthic associations in a tidal flat of Paranaguá Bay (southeastern Brazil). **Marine Ecology Progress Series 73**: 231-244.
- Lana, P. C. & C. Guiss 1992. Macrofauna - plant-biomass interactions in a euhaline salt marsh in Paranaguá Bay (SE Brazil). **Marine Ecology Progress Series 80**: 57-64.
- Lee, O. H. K.; G. A. Williams & K. D. Hyde 2001. The diets of *Littoraria ardouiana* and *L. melanostoma* in Hong Kong mangroves. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81**: 967-973.
- Levinton, J. S. 2001. **Marine Biology: function, biodiversity, ecology**. Second edition, Oxford University Press, New York.
- Lewis, J. R. 1964. **The ecology of rocky shores**. The English University Press, London.
- Little, C. 1990. **The terrestrial invasion: an ecophysiological approach to the origin of land animals**. Cambridge University Press.
- Mackenzie, F. T. 1998. **Our changing planet: an introduction to Earth system science and global environmental change**. Second edition, Prentice Hall.
- Magalhães, C. A. 1998. Density and shell-size variation of *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1840) in the intertidal region in southeastern Brazil. **Hydrobiologia 378**: 143-148.
- McKillup, S. C. & R. V. McKillup 2000. The effects of two parasitoids on the life story and metapopulation structure of the intertidal snail *Littoraria filosa* in different-sized patches of mangrove forest. **Oecologia 123**: 425-534.
- McQuaid, C. D. 1996a. Biology of the gastropod family Littorinidae. I. Evolutionary aspects. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 34**: 233-262.

- McQuaid, C. D. 1996b. Biology of the gastropod family Littorinidae. II. Role in the ecology of intertidal and shallow marine ecosystems. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review** **34**: 263-302.
- McQuaid, C. D. 1998. The role of experiments in ecology. **South African Journal of Science** **94**: 251-254.
- McQuaid, C. D. & G. M. Branch 1985. Trophic structure of rocky intertidal communities: response to wave action and implications for energy flow. **Marine Ecology Progress Series** **22**: 153-161.
- Melo Neto, J. C. 1976. **Morte e Vida Severina e outros poemas em voz alta**. Oitava edição, J. Olympio, Rio de Janeiro.
- Merkt, R. E. & A. M. Ellison 1998. Geographic and habitat-specific morphological variation of *Littoraria (Littorinopsis) angulifera* (Lamarck, 1822). **Malacologia** **40**: 279-295.
- Mileikovsky, S. A. 1975. Types of larval development in Littorinidae (Gastropoda: Prosobranchia) of the world ocean, and ecological patterns of their distribution. **Marine Biology** **30**: 129-135.
- Moutinho, P. R. & C. P. Alves-Costa 2000. Shell size variation and aggregation behaviour of *Littoraria flava* (Gastropoda: Littorinidae) on a southeastern brazilian shore. **Veliger** **43**: 277-281.
- Nalesso, R. C. 1988. **Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Neves, C. S. 2000. **Dimorfismo e razão sexual em *Littoraria flava* (King & Broderip, 1832) (Gastropoda: Littorinidae), da Ilha de São Sebastião, Litoral Norte do Estado de São Paulo**. Monografia, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Norton, T. A.; S. J. Hawkins; N. L. Manley; G. A. Williams & D. C. Watson 1990. Scraping a living: a review of littorinid grazing. **Hydrobiologia** **193**: 117-138.
- Ohgaki, S. 1988. Rain and the distribution of *Nodilittorina exigua* (Dunker) (Gastropoda: Littorinidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **122**: 213-223

- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist** **100**: 65-75.
- Parnell, P. Ed 2001. The distribution of estuarine and oceanic water masses on the southern shore of O'ahu Hawaii: ecological and coastal management implications, and novel methodology. **Limnology and Oceanography** **46**: 1468-1485.
- Parsonage, S. & J. Hughes 2002. Natural selection and the distribution of shell colour morphs in three species of *Littoraria* (Gastropoda : Littorinidae) in Moreton Bay, Queensland. **Biological Journal of the Linnean Society** **75**: 219-232.
- Paula, E. J. 1987. Zonação nos costões rochosos: região entremarés. Simpósio sobre ecossistemas da costa Sul e Sudeste brasileira - síntese dos conhecimentos. vol. 1. **Publicação ACIESP** **54**: 266-288.
- Peters, R. H. 1992. **A critique for ecology**. Cambridge University Press.
- Pianka, E. R. 2000. **Evolutionary ecology**, sixth edition. Benjamin/Cummings, San Francisco.
- Por, F. D. 1994. **Guia ilustrado do manguezal brasileiro**. Instituto de Biociências da USP, São Paulo.
- Princz, D. 1981. Notes on the status and distribution of *Littorina flava* King & Broderip, 1832. **Veliger** **23**: 373.
- Raffaelli, D. & S. Hawkins 1996. **Intertidal ecology**. Chapman & Hall, London.
- Raffaelli, D. G. & R. N. Hughes 1978. The effects of crevice size and availability on population of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. **Journal of Animal Ecology** **47**: 71-77.
- Reid, D. G. 1985. Habitat and zonation patterns of *Littoraria* species (Gastropoda: Littorinidae) in Indo-Pacific mangrove forests. **Biological Journal of the Linnean Society** **26**: 39-68.
- Reid, D. G. 1986. **The littorinid molluscs of mangrove forests in the Indo-Pacific region**. British Museum (Natural History), London.
- Reid, D. G. 1987. Natural selection for apostasy and crypsis acting on the shell colour polymorphism of a mangrove snail *Littoraria filosa* (Sowerby) (Gastropoda: Littorinidae). **Biological Journal of the Linnean Society** **30**: 1-24.

- Reid, D. G. 1989. The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B** 324: 1-110.
- Reid, D. G. 1990. Trans-arctic migration and speciation induced by climatic changes: the biogeography of *Littorina* (Mollusca: Gastropoda). **Bulletin of Marine Science** 47: 35-49.
- Reid, D. G. 1992. Predation by crabs on *Littoraria* species (Littorinidae) in a Queensland mangrove forest. **Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology**: 141-151.
- Reid, D. G. 1993. Barnacle-dwelling ecotypes of 3 british *Littorina* species and the status of *Littorina neglecta* Bean. **Journal of Molluscan Studies** 59: 51-62.
- Reid, D. G. 1999. The genus *Littoraria* Griffith & Pidgeon, 1834 (Gastropoda: Littorinidae) in the Tropical Eastern Pacific. **Veliger** 42: 21-53.
- Reid, D. G. 2001. New data on the taxonomy and distribution of the genus *Littoraria* Griffith and Pidgeon, 1834 (Gastropoda: Littorinidae) in Indo-West Pacific mangrove forests. **Nautilus** 115: 115-139.
- Reid, D. G. 2002. The genus *Nodilittorina* von Martens, 1897 (Gastropoda: Littorinidae) in the Eastern Pacific Ocean, with a discussion of biogeographic provinces of the rocky-shore fauna. **Veliger** 45: 85-170.
- Rilov, G.; Y. Benayahu & A. Gasith 2001. Low abundance and skewed population structure of the whelk *Stramonita haemastoma* along the Israeli Mediterranean Coast. **Marine Ecology Progress Series** 218: 189-202.
- Ricklefs, R. E. 1996. A economia da natureza. Terceira edição, Editora Guanabara/Koogan, Rio de Janeiro.
- Rios, E. 1994. **Seashells of Brazil**. Segunda edição, Editora da FURG, Rio Grande.
- Rosewater, J. & G. J. Vermeij 1972. The amphi-atlantic distribution of *Littorina meleagris*. **Nautilus** 86: 67-69.
- Sale, P. F. & N. Tolimieri 2000. Density dependence at some time and place? **Oecologia** 124: 166-171.

- Saloniemi, I. 1993. An environmental explanation for the character displacement pattern in *Hydrobia* snails. **Oikos** **67**: 75-80.
- Schaeffer-Novelli, Y. 1995. **Manguezal: ecossistema entre terra e mar**. Caribbean Ecological Research.
- Simone, L. R. L. 1998. Morphological study on *Littorina flava* (King & Broderip) from Brazil (Caenogastropoda, Littorinidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **15**: 875-887.
- SMA, 1989. **Ilhas do Litoral Paulista**. Divisão de Reservas e Parques Estaduais, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo/ Secretaria da Cultura, Conselho de Defesa do Patrimônio Histórico, Arqueológico, Artístico e Turístico do Estado de São Paulo/ Universidade de São Paulo - Departamento de Geografia, São Paulo.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf 1995. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. Third edition. W. H. Freeman and Company, New York.
- Stephenson, T. A. & A. Stephenson 1949. The universal features of zonation between the tidemarks on rocky coasts. **Journal of Ecology** **38**: 289-305.
- Tanaka, M. O. 1997. **Efeitos de borda e mecanismos de sucessão em comunidades do mediolitoral no Litoral Norte do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Tanaka, M. O.; T. E. M. Duque-Estrada & C. A. Magalhães 2002. Dynamics of the acmaeid limpet *Collisella subrugosa* and vertical distribution of size and abundance along a wave exposure gradient. **Journal of Molluscan Studies** **68**: 55-64.
- Thivakaran, G. A. & R. Kasinathan 1990. Salinity, temperature and desiccation tolerance of intertidal gastropods *Littorina quadricentis* and *Nodilittorina pyramidalis*. **Indian Journal of Marine Sciences** **19**: 57-60.
- Townsend, C. R.; J. L. Harper & M. Begon 2000. **Essentials of ecology**. Blackwell Science.
- Underwood, A. J. & P. S. Petraitis 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: how can Local processes be compared? *In*: R. E. Ricklefs & D. Schluter (eds.) **Species, Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. The University of Chicago Press.

- Vanucci, M. 1999. **Os manguezais e nós: uma síntese de percepções**. EDUSP, São Paulo.
- Vermeij, G. J. 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. **Ecology** **53**: 693-700.
- Vermeij, G. J. 1973. Morphological patterns in high-intertidal gastropods: adaptive strategies and their limitations. **Marine Biology** **20**: 319-346.
- Vermeij, G. J. 1974. Molluscs in mangrove swamps: physiognomy, diversity, and regional differences. **Systematic Zoology** **22**: 609-624.
- Vermeij, G. J. 1982. Phenotypic evolution in a poorly dispersing snail after arrival of a predator. **Nature** **299**: 349-350.
- Williams, G. A. 1990. The comparative ecology of the flat periwinkles, *Littorina obtusata* (L.) and *L. mariaae* Sacchi et Rastelli. **Field Studies** **7**: 469-482.
- Zar, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. Third edition. Prentice Hall, New Jersey.

Anexos

Anexo 1: tabelas

Capítulo 1

Tabela I: Densidade (ind/m²) de *Nodilittorina lineolata* em cada um dos sete níveis dos oito costões estudados. X - média; s - desvio padrão. O número de parcelas amostradas (n) dos níveis em cada um dos costões é igual a 5 e no total 35.

Nível		TAP	FOR	ITA	PUR	FLA	LÁZ	DUR	TAB
1	X	380	120	220	0	180	0	440	20
	s	739,6	268,3	258,8	-	402,5	-	983,9	44,7
2	X	12.600	12.700	3.140	3.920	5.120	0	0	2.640
	s	4.663,2	5.306,1	2.397,5	6.509,0	4.691,7	-	-	2.257,9
3	X	6.880	3700	6.920	2.520	10.080	160	20	4.240
	s	1.953,7	3.375,6	6.038,8	2.935,5	6.323,5	181,7	44,7	2.154,8
4	X	1.600	2.280	180	100	300	120	1.520	10.500
	s	1.324,8	1.444,6	130,4	173,2	339,1	164,3	2.795	4.843,0
5	X	380	1.180	40	200	640	60	2,500	160
	s	683,4	649,6	89,4	447,2	996,5	134,2	4.268,5	114,0
6	X	440	1.100	20	80	460	580	0	320
	s	873,5	447,2	44,7	83,7	384,7	1078,0	-	449,4
7	X	140	540	0	20	300	0	0	80
	s	114,0	415,9	-	44,7	282,8	-	-	83,7
Total	X	3.203	3.089	1.503	977	2.440	131	640	2.566
	s	4.860,3	4.701,6	3.340,2	2.871,5	4.501,3	428,9	2.010,6	4.130

Tabela II: Densidade (ind/m²) de *Littoraria flava* em cada um dos sete níveis dos quatro costões estudados. **X** - média; **s** - desvio padrão. O número de parcelas amostradas (**n**) dos níveis em cada um dos costões é igual a 5 e no total 35.

Nível		ITA	PUR	DUR	TAB
1	X	0	0	275	0
	s	-	-	614,9	-
2	X	0	35	0	0
	s	-	33,6	-	-
3	X	0	40	1.150	140
	s	-	65,0	1.099,4	210,4
4	X	5	20	1.240	5
	s	5,0	32,6	1.365,5	11,2
5	X	0	55	580	0
	s	-	123,0	378,9	-
6	X	0	0	275	265
	s	-	-	261,6	592,6
7	X	0	0	45	0
	s	-	-	75,8	-
Total	X	1	21	509	59
	s	4,2	54,6	810,7	237,1

Tabela III: Tamanho (mm) de *N. lineolata* em cada um dos sete níveis dos oito costões estudados. **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Nível		TAP	FOR	ITA	PUR	FLA	LÁZ	DUR	TAB
1	X	3,63	4,3	2,82	-	4,3	-	2,02	2,6
	s	0,549	0,510	0,574	-	0,474	-	0,554	-
	n	19	6	11	0	9	0	22	1
2	X	2,54	2,83	2,42	1,86	3,6	-	-	2,52
	s	0,594	0,447	0,921	0,692	0,636	-	-	0,507
	n	630	634	157	196	256	0	0	132
3	X	2,65	3,07	2,12	2,33	2,48	5,26	1,4	2,99
	s	0,781	0,966	0,827	1,484	0,981	0,959	-	0,557
	n	340	182	346	126	504	8	1	212
4	X	3,02	3,17	3,72	3,58	2,79	4,62	1,59	2,59
	s	0,882	0,595	1,429	1,899	1,470	1,525	0,468	0,805
	n	80	114	9	5	15	6	76	525
5	X	3,88	3,56	4,6	5,27	3,23	5,40	1,70	3,11
	s	0,892	0,813	0,424	1,273	0,664	0,866	0,535	0,704
	n	19	59	2	10	32	3	125	8
6	X	3,50	4,01	4,6	6,72	3,36	5,06	-	3,90
	s	1,170	1,106	-	1,078	0,515	0,770	-	0,816
	n	22	55	1	4	23	29	0	16
7	X	4,27	4,82	-	5,5	4,68	-	-	3,18
	s	1,363	0,869	-	-	0,989	-	-	0,881
	n	7	27	0	1	15	0	0	4
Total	X	2,68	3,07	2,26	2,23	2,93	5,06	1,69	2,70
	s	0,763	0,780	0,914	1,351	1,049	0,919	0,526	0,753
	n	1117	1077	526	342	854	46	224	898

Tabela IV: Tamanho (mm) em cada um dos sete níveis dos quatro costões onde *L. flava* ocorre. **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Nível		ITA	PUR	DUR	TAB
1	X	-	-	2,71	-
	s	-	-	0,826	-
	n	0	0	55	0 ⁰⁰
2	X	-	3,43	-	-
	s	-	1,250	-	-
	n	0	7	0	0
3	X	-	7,22	2,23	4,35
	s	-	2,959	0,578	1,115
	n	0	8	230	28
4	X	7,9	10,82	1,93	4,7
	s	-	1,106	0,507	-
	n	1	4	247	1
5	X	-	12,54	2,84	-
	s	-	1,495	1,551	-
	n	0	11	116	0
6	X	-	-	3,07	8,67
	s	-	-	1,226	2,250
	n	0	0	55	53
7	X	-	-	5,30	-
	s	-	-	1,955	-
	n	0	0	9	0
Total	X	7,9	8,77	2,37	7,14
	s	-	4,104	1,029	2,821
	n	1	30	712	82

Tabela V: Densidade (ind/m²) de *N. lineolata* em cada uma das três situações climáticas (estiagem, chuva e verão) da Praia Dura. X - média; s - desvio padrão. O número de parcelas amostradas (n) dos níveis em cada um dos costões é igual a 5 e no total 35.

Nível		Estiagem	Chuva	Verão
1	X	440	0	0
	s	983,9	-	-
2	X	0	0	0
	s	-	-	-
3	X	20	0	0
	s	44,7	-	-
4	X	1.520	840	0
	s	2.795,0	1.472,4	-
5	X	2.500	400	200
	s	4.268,5	543,1	158,1
6	X	0	2.060	420
	s	-	2.217,7	426,6
7	X	0	0	200
	s	-	-	339,1
Total	X	640	471	117
	s	2.010,6	1.179,4	247,9

Tabela VI: Densidade (ind/m²) de *L. flava* em cada uma das três situações climáticas (estiagem, chuva e verão) da Praia Dura. X - média; s - desvio padrão. O número de parcelas amostradas (n) dos níveis em cada um dos costões é igual a 5 e no total 35.

Nível		Estiagem	Chuva	Verão
1	X	275	0	0
	s	614,9	-	-
2	X	0	0	0
	s	-	-	-
3	X	1.150	385	210
	s	1099,4	471,2	273
4	X	1.240	910	475
	s	1.365,5	985,6	357,5
5	X	580	620	255
	s	378,9	468,8	312,95
6	X	275	415	35
	s	261,6	545,3	45
7	X	45	20	0
	s	75,8	44,72	-
Total	X	509	336	139
	s	856,2	557,6	254,8

Tabela VII: Densidade (ind/m²) de *N. lineolata* em cada uma das duas situações climáticas (estiagem e chuva) do Flamenguinho. **X** - média; **s** - desvio padrão. O número de parcelas amostradas (**n**) dos níveis em cada um dos costões é igual a 5.

Nível		Estiagem	Chuva
1	X	180	500
	s	402,5	1.010
2	X	5.120	2.300
	s	4.691,7	1.151,1
3	X	10.080	7.020
	s	6.323,5	11.385,4
4	X	300	1.260
	s	339,1	320,9
5	X	640	2.500
	s	996,5	2.140,1
6	X	460	320
	s	384,7	303,3
7	X	300	80
	s	282,8	109,5
Total	X	2.440	1.997,1
	s	4.501,3	4.605,8

Tabela VIII: Tamanho (mm) de *N. lineolata* em cada uma das três situações climáticas (estiagem, chuva e verão) da Praia Dura. **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Nível		Estiagem	Chuva	Verão
1	X	2,02	-	-
	s	0,554	-	-
	n	22	0	0
2	X	-	-	-
	s	-	-	-
	n	0	0	0
3	X	1,4	-	-
	s	-	-	-
	n	1	0	0
4	X	1,59	1,59	-
	s	0,468	0,372	-
	n	76	42	0
5	X	1,70	1,88	2,36
	s	0,535	1,117	1,289
	n	125	20	10
6	X	-	2,83	2,54
	s	-	1,083	0,934
	n	0	103	21
7	X	-	-	3,68
	s	-	-	0,940
	n	0	0	10
Total	X	1,69	2,40	2,78
	s	0,526	1,108	1,134
	n	224	165	41

Tabela IX: Tamanho (mm) de *L. flava* em cada uma das três situações climáticas (estiagem, chuva e verão) da Praia Dura. **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Nível		Estiagem	Chuva	Verão
1	X	2,71	-	-
	s	0,826	-	-
	n	55	0	0
2	X	-	-	-
	s	-	-	-
	n	0	0	0
3	X	2,23	2,30	2,41
	s	0,578	0,525	0,836
	n	230	76	42
4	X	1,93	2,07	2,91
	s	0,507	1,007	1,012
	n	247	180	94
5	X	2,84	3,36	3,62
	s	1,551	1,834	1,614
	n	116	124	51
6	X	3,07	3,93	3,97
	s	1,226	2,370	2,015
	n	55	82	7
7	X	5,30	4,52	-
	s	1,955	1,413	-
	n	9	4	0
Total	X	2,37	2,80	3,03
	s	1,029	1,702	1,288
	n	712	466	194

Tabela X: Tamanho (mm) de *N. lineolata* em cada uma das duas situações (estiagem e chuva) do Flamenguinho. **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Nível		Estiagem	Chuva
1	X	4,3	4,00
	s	0,474	0,445
	n	9	25
2	X	3,6	3,36
	s	0,636	0,897
	n	256	115
3	X	2,48	1,86
	s	0,981	0,852
	n	504	346
4	X	2,79	3,15
	s	1,470	0,925
	n	15	63
5	X	3,23	3,32
	s	0,664	0,661
	n	32	125
6	X	3,36	3,44
	s	0,515	1,034
	n	23	16
7	X	4,68	2,42
	s	0,989	0,450
	n	15	4
Total	X	2,93	2,60
	s	1,049	1,122
	n	854	694

Capítulo 2

Tabela XI: Abundância (ind/400 cm²) de *L. flava* e *N. lineolata* em cada um dos 11 pontos amostrais (distância em metros). **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Espécie		0	50	100	150	200	250	300	350	400	450	500
<i>L. flava</i>	X	16,4	4,6	12,0	21,2	22,8	5	0,3	1,4	20	0	0
	s	23,34	3,65	13,55	13,42	6,65	5,57	0,55	1,67	9,08	-	-
	n	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5
<i>N. lineolata</i>	X	0	0	0,6	2,6	1,4	14,8	27	10,8	11,4	13,8	21,6
	s	-	-	1,34	3,58	2,07	6,98	6,69	7,86	15,65	8,53	17,42
	n	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5

Tabela XII: Tamanho (mm) de *L. flava* e *N. lineolata* em cada um dos 11 pontos amostrais (distância em metros). **X** - média; **s** - desvio padrão; **n** - número amostral.

Espécie		0	50	100	150	200	250	300	350	400	450	500
<i>L. flava</i>	X	6,7	8,3	4,3	6,6	6,1	7,2	3,3	7,5	5,4	-	-
	s	2,93	3,14	1,89	2,03	2,22	1	-	1,72	1,39	-	-
	n	80	74	57	106	114	44	1	19	100	0	0
<i>N. lineolata</i>	X	-	-	2,4	3,5	3,2	4,7	3,0	2,8	3,5	4,6	5,0
	s	-	-	0,57	0,78	1,03	1,10	0,58	1	0,92	1,07	1,60
	n	0	0	3	13	7	104	108	53	57	69	108

Anexo 2: resultados adicionais

Capítulo 1

a) Impacto da coleta

Se for considerado que o Estado de São Paulo tem uma extensão de 437,1 km de costão (CETESB 1999) - dos seus 864 km de litoral - e que a região entremarés dos costões apresenta, uma média de 5,76 m de extensão vertical, pode-se estimar que o Estado apresenta 4.571.405.804 indivíduos de *N. lineolata*, no inverno. Isto significa que foi amostrado cerca de 0,0001 % de todos os indivíduos desta espécie presentes no estado naquele momento. Para saber o impacto da coleta nas áreas amostradas (10 m x 5,76 m x 8 costões), numa estimativa mais próxima da realidade, foram coletados cerca de 5.084 indivíduos num total de 836.679, ou seja, 0,6 % na estação seca.

Para *L. flava*, pode-se estimar que o Estado apresenta 191.250.763,4 indivíduos de *L. flava* no inverno (se for considerado neste cálculo os outros quatro costões amostrados onde esta espécie não ocorreu). Isto significa que foi amostrado cerca de 0,0004 % de todos os indivíduos de *L. flava* presentes no estado naquele momento. Para saber o impacto da coleta nas áreas amostradas (10 m x 5,54 m x 4 costões), numa estimativa muito mais próxima da realidade, foram coletados cerca de 825 indivíduos num total de 32.686,25 - 2,5 % na estação seca.

Esta são estimativas cruas, pontuais, já que houve escolha das áreas amostradas e dos pontos em cada uma das áreas. Entretanto, serve como uma primeira tentativa de estimar a população total do estado, bem como para avaliar o atual e futuro impacto de coletas deste tipo.

b) Efeito do número amostral na variância dos tamanhos

Entre número amostral e as variâncias do tamanho corpóreo de cada nível para *N. lineolata* houve uma relação de potência negativa, com uma brusca queda da curva até 50 indivíduos, ficando a curva assintótica a partir de 350 indivíduos amostrados (Figura I).

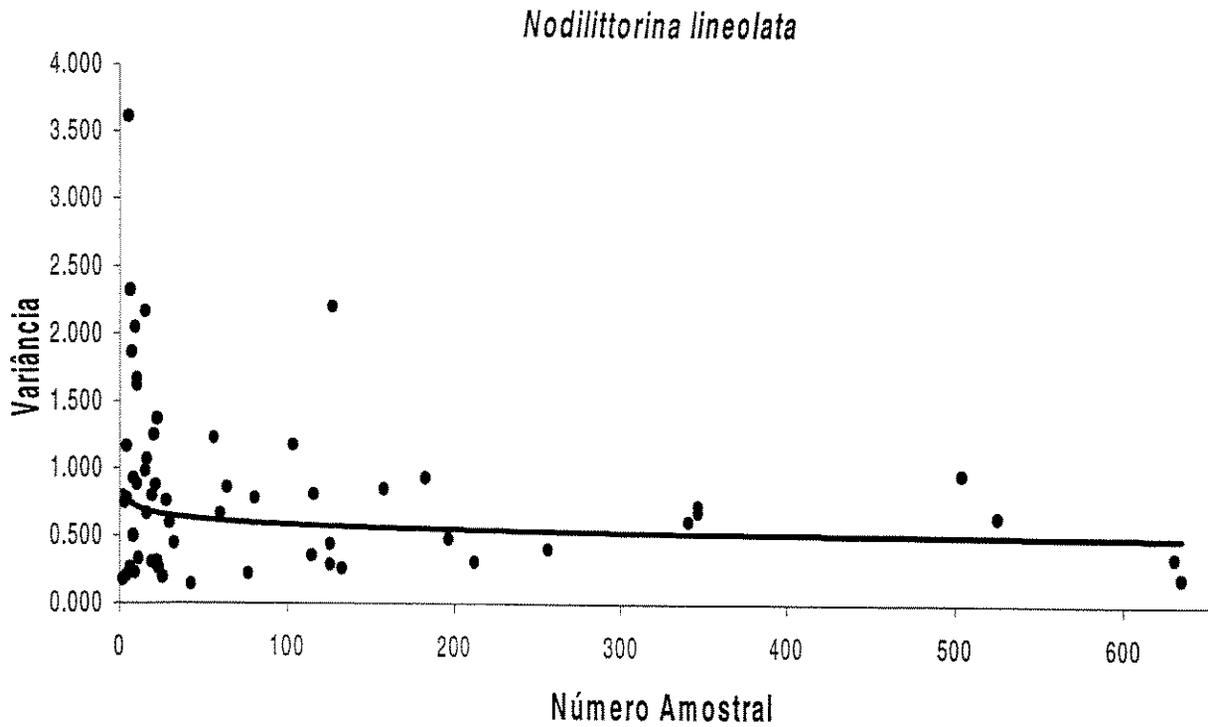


Figura I: Relação entre a variância dos tamanhos e o número amostral (n) de *N. lineolata*. Cada ponto no gráfico equivale a um nível de cada um dos oito costões estudados, incluindo os dados de estiagem, chuva e verão da Praia Dura e do Flamenguinho.

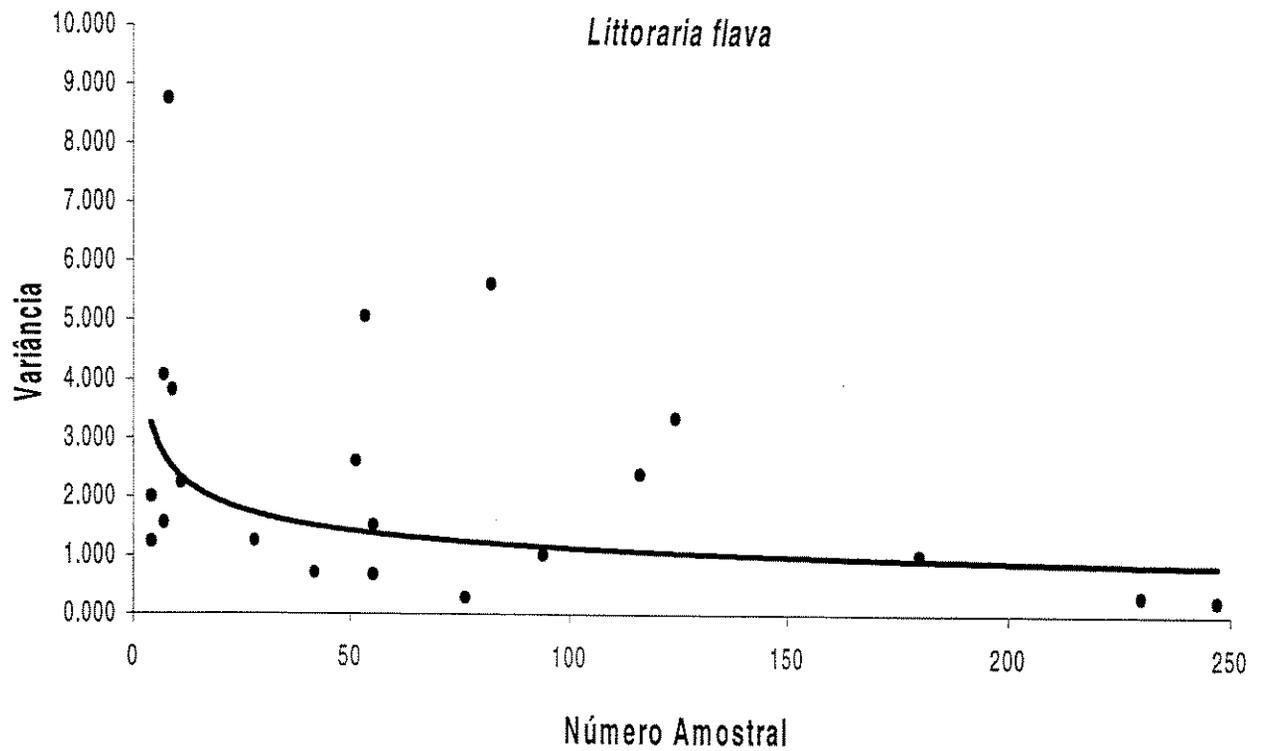


Figura II: Relação entre a variância dos tamanhos e o número amostral (n) de *L. flava*. Cada ponto no gráfico equivale a um nível de cada um dos quatro costões estudados, incluindo os dados de estiagem, chuva e verão da Praia Dura.

Para *L. flava* também houve uma relação negativa de potência também com uma brusca queda até 50 indivíduos (Figura II), tendendo a ficar assintótica depois de 250 indivíduos amostrados.

a+b)Efeito da coleta e número amostral

Sabemos que conforme aumentamos nosso esforço amostral, mais próximo da realidade estaremos. Para estudos populacionais, podemos pensar que quanto maior o número de indivíduos ou parcelas, ou ainda o tamanho das parcelas, menor será a incerteza dos dados. Entretanto, devido à grande demanda de tempo e dinheiro em esforços amostrais muito grandes, devemos buscar um equilíbrio entre estes custos e as questões que queremos responder. Determinar o número amostral mínimo necessário para responder nossas perguntas e discutir o impacto desta coleta são maneiras de estabelecer este equilíbrio. Um primeiro passo para isto é procurar saber o número a partir do qual a variação da variância é mínimo (Zar 1999).

Em razão da grande abundância de indivíduos de *N. lineolata* nos costões do sudeste do Brasil e o reduzido impacto causado por esta coleta (apenas 0,6% dos indivíduos amostrados nas áreas de estudos), podemos dizer que um número ideal para a medida de tamanhos está próximo de 150 por nível. As densidades de *L. flava* foram bem menores que *Nodilittorina*, e por isto, devemos ter mais cautela com esta espécie. Como também houve uma grande queda da curva entre 0 e 50 indivíduos, também podemos recomendar um número maior que 50, mas nunca acima de 250 por nível. Vimos que o impacto de coleta na área amostral para esta espécie foi de cerca de 2%, o que foi considerado aqui o limite máximo que devemos chegar. Além disto, por se tratar de uma espécie estuarina, *L. flava* pode ser considerada uma espécie ameaçada de extinção local em diversos lugares (inclusive Ubatuba), dada a sua restrição de habitat e à grande poluição de alguns rios (apesar de níveis pequenos de poluição por esgotos parecerem favorecer o seu crescimento). Em casos onde houvessem poucos indivíduos de ambas espécies, deveria haver uma preferência pela coleta dos dados *in situ*, com posterior devolução dos espécimes amostrados (como realizado com *L. angulifera* no Capítulo 3).