

EFEITOS DE BORDA E MECANISMOS DE SUCESSÃO EM COMUNIDADES DO MEDIOLITORAL NO LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO

Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Marcel Okamoto Tanaka
Ke
e aprovada pela Comissão Julgadora.

10/07/97

Antônia Cecília Z. Amaral



MARCEL OKAMOTO TANAKA

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para
obtenção do grau de Mestre em Ciências
Biológicas, área de Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Antônia Cecília Zacagnini do Amaral, *A. Cecília Z.*

Programa de Pós-Graduação em Ecologia
Universidade Estadual de Campinas

1997

T158e

31698/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Ficha catalográfica elaborada pela
Biblioteca do Instituto de Biologia - UNICAMP

T158e Tanaka, Marcel Okamoto
Efeitos de borda e mecanismos de sucessão em comunidades do
mediolitoral no litoral norte do Estado de São Paulo/ Marcel Okamoto
Tanaka. -- Campinas, SP: s. n. , 1997.
57f: ilus.

Orientadora: Antônia Cecília Zacagnini Amaral
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de
Biologia.

1. Comunidades - sucessão. 2. Mexilhão. 3. São Paulo - litoral norte. I.
Amaral, Antônia Zacagnini. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto
de Biologia. III. Título.

Banca Examinadora



Profa. Dra. Antônia Cecília Zacaginini Amaral
Depto. de Zoologia - IB - UNICAMP



Profa. Dra. Rosana Moreira da Rocha
Depto. de Zoologia - UFPR



Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte
Depto. de Zoologia - IB - UNICAMP

Suplente

Prof. Dr. Ademir José Petenate
IMECC - UNICAMP

AGRADECIMENTOS

À amiga Cláudia Alves de Magalhães, por tudo que me ensinou, pela força, confiança e amizade constantes durante todo o tempo em que convivemos. Esta tese é dedicada à sua paixão pela Biologia e por tudo em que acreditamos!

À companheira inseparável, Andréa Lúcia Teixeira de Souza, por todo o apoio, compreensão, ajuda no campo, discussão de idéias, carinho e convivência durante este trabalho e em todos os outros momentos!

À Profa. Antônia Cecília Z. Amaral, pela dedicação na condução deste trabalho e pelo apoio em todas as fases do mestrado.

Ao grande Tiago Egger-Moellwald Duque Estrada, pela força, companhia e ajuda no campo, pelas risadas e por todos os mapas e figuras feitos no Corel, incluindo a figura 1...

Ao Prof. Ademir Petenate, pela paciência e bom humor constantes ao me introduzir aos métodos estatísticos e orientar a realização das análises deste trabalho.

Aos meus pais, Takudy e Fumy, meus irmãos André e Regina, à amiga Sônia, pela compreensão das ausências e por toda força e carinho. Em especial ao meu pai, pela casa na Lagoinha sem a qual este e vários outros trabalhos não poderiam ser realizados!

A todos os amigos da graduação, Fernando, Manga, Piti, Simone, Teresa, Fernanda, André Bacu, Luizão, Lima, Pedroni, Meire, Gordo, João, Nana, Endrigo, Isaac, Miltão, Jagger, Richard, Matão, Bello, Mayra, Nonaka e muitos outros pela amizade em diversas épocas.

Aos amigos da pós, principalmente Zeca, Danda, Tetê, Flávio, Adriani, Isabella, Adrianinha, Marcão, Renato, Leandro, Júlio, Bebel e vários outros pela amizade nestes anos.

A todas as bandas pela música, divertimento e amizade: Endrigo, Bella, Letícia, Isaac, Ana e os agregados Samuel e João (Camará ou Como as Flores Têm Cor), Paulo Roxo, Raquel, Thomas, André, Busnardo e Fernando (Zebu Trifásico), Isaac, Mauro, Flavinha, Endrigo, Chá, Lê, Marcos, Pan, Cibele e todos os outros de cada formação (Léio & UD).

Aos amigos de BH Dubinha, Elza e Adriana, pela força.

A todos os amigos que esqueci, companheiros de república e bares. À Cantina do Bello e ao Bar da Coxinha pelas cervejas geladas (nem sempre!).

Aos Profs. Luís Duarte e Rosana Rocha pelas críticas e sugestões na pré-banca, Luís, Fosca e Eloísa pela amizade e ao Benson, Brown, Thomas e Flávio por tudo que me ensinaram.

Ao Prof. Brown e Fundação MB pela bolsa de aperfeiçoamento, à CAPES e FAPESP pelas bolsas de mestrado e reserva técnica.

SUMÁRIO

ÍNDICE DE FIGURAS	1
ÍNDICE DE TABELAS.....	3
RESUMO	4
ABSTRACT.....	5
1 - INTRODUÇÃO	6
1.1 - JUSTIFICATIVAS.....	8
1.2 - OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
2 - MATERIAIS E MÉTODOS.....	9
2.1 - ÁREAS DE ESTUDO	9
2.1.1 - PRAIA DA BARRA	9
2.1.2 - PRAIA DO LÁZARO.....	10
2.1.3 - PRAIA DA LAGOINHA	10
2.2 - DESENHOS EXPERIMENTAIS	11
2.2.1 - EFEITOS DE BORDA.....	11
EFEITOS DO TAMANHO DE CLAREIRAS E POSIÇÃO DENTRO DA CLAREIRA.....	11
EFEITOS DE FORMATO DE CLAREIRAS.....	12
EFEITOS DA COMUNIDADE PREEXISTENTE.....	13
2.2.2 - EFEITOS DAS POPULAÇÕES RECRUTANTES	13
EFEITOS DA ESPÉCIE PIONEIRA	13
EFEITOS DOS HERBÍVOROS.....	13
2.3 - DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE BRACHIDONTES.....	14
2.3.1 - AS ESPÉCIES DE MEXILHÕES ESTUDADAS.....	14
2.3.2 - QUANTIFICAÇÃO DE PERTURBAÇÕES NATURAIS.....	15
2.3.3 - DISTRIBUIÇÃO DE TAMANHOS DOS MEXILHÕES.....	15
2.4 - ANÁLISE DOS DADOS	15
3 - RESULTADOS.....	16
3.1 - PRAIA DA BARRA.....	16
3.1.1 - PARCELAS NÃO MANIPULADAS	16
3.1.2 - EFEITOS DO TAMANHO DE CLAREIRAS.....	17

<i>DENSIDADE DE CHTHAMALUS</i>	18
<i>DENSIDADE DE BRACHIDONTES JOVENS</i>	19
<i>DENSIDADE DE HERBÍVOROS</i>	20
<i>COBERTURA DE BRACHIDONTES</i>	21
<i>COBERTURA DE ALGAS</i>	26
<i>3.1.3 - EFEITOS DE CHTHAMALUS NA SUCESSÃO</i>	27
<i>3.1.4 - EFEITOS DA POSIÇÃO DENTRO DA CLAREIRA</i>	30
3.2 - PRAIA DO LÁZARO	32
<i>3.2.1 - PARCELAS NÃO MANIPULADAS</i>	32
<i>3.2.2 - EFEITOS DE FORMATO DE CLAREIRAS</i>	33
<i>DENSIDADE DE CHTHAMALUS</i>	33
<i>DENSIDADE DE BRACHIDONTES JOVENS</i>	34
<i>DENSIDADE DE HERBÍVOROS</i>	35
<i>COBERTURA DE BIVALVES</i>	36
<i>COBERTURA DE ALGAS</i>	39
3.3 - COMPARAÇÃO ENTRE A SUCESSÃO NAS DUAS PRAIAS	40
<i>3.3.1 - PADRÕES DE SUCESSÃO</i>	40
<i>3.3.2 - EFEITO DOS HERBÍVOROS NA ESPÉCIE PIONEIRA</i>	43
3.4 - PRAIA DA LAGOINHA	44
<i>3.4.1 - EFEITOS DA COMUNIDADE PREEXISTENTE</i>	44
3.5 - DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE BRACHIDONTES	45
<i>3.5.1 - QUANTIFICAÇÃO DE PERTURBAÇÕES NATURAIS</i>	45
<i>3.5.2 - DISTRIBUIÇÃO DE TAMANHOS DOS MEXILHÕES</i>	46
<i>3.5.3 - COMPOSIÇÃO RELATIVA DA FAIXA DE BRACHIDONTES</i>	47
4 - DISCUSSÃO	48
EFEITOS DE TAMANHOS DE CLAREIRAS E POSIÇÃO DENTRO DA CLAREIRA	48
EFEITOS DE FORMATOS DE CLAREIRAS	49
DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE BRACHIDONTES	50
DINÂMICA DAS COMUNIDADES DE COSTÕES NA REGIÃO DE UBATUBA	52
5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	54

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Localização das áreas de estudo na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo.	10
Figura 2 - Formatos de clareiras utilizados na Praia do Lázaro	12
Figura 3 - Variação natural de <i>Brachidontes solisianus</i> e <i>B. darwinianus</i> na Praia da Barra.....	16
Figura 4- Variação natural de <i>Nodilittorina lineolata</i> e <i>Collisella subrugosa</i> na Praia da Barra.....	17
Figura 5 - Variação natural de <i>Chthamalus bisinuatus</i> na Praia da Barra.....	17
Figura 6 - Densidade de <i>C. bisinuatus</i> em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra	18
Figura 7 - Densidade de <i>Brachidontes</i> jovens em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra	19
Figura 8 - Densidade de <i>Collisella subrugosa</i> em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra.....	20
Figura 9 - Migração por espécies de <i>Brachidontes</i> em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra	21
Figura 10 - Área ocupada por migração de <i>Brachidontes</i> spp. em clareiras na Praia da Barra.....	22
Figura 11 - Comparação da área média registrada de setembro a dezembro de 1994, Praia da Barra	22
Figura 12 - Alteração da razão perímetro/área no decorrer da sucessão, Praia da Barra	23
Figura 13 - Cobertura de <i>Brachidontes</i> por migração lateral 2 meses após a raspagem em quadrados de 25cm ² , em função da densidade original de <i>Brachidontes</i> spp.	24
Figura 14 - Trajetória sucessional esperada em quadrados de 25cm ²	24
Figura 15 - Migração lateral por <i>B. solisianus</i> em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra	25
Figura 16 - Migração lateral por <i>B. darwinianus</i> em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra....	26
Figura 17 - Cobertura de algas em clareiras de diferentes tamanhos, Praia da Barra	27
Figura 18 - Densidade de diversos organismos em clareiras com e sem <i>Chthamalus</i> , na Praia da Barra..	27
Figura 19 - Cobertura de diversos organismos sésseis em clareiras com e sem <i>Chthamalus</i> , Praia da Barra	29
Figura 20 - Densidade de diversos organismos no centro e periferia de clareiras de 400 cm ² , Praia da Barra	30
Figura 21 - Variação natural de <i>B. solisianus</i> , <i>B. darwinianus</i> , <i>Pinctada imbricata</i> e <i>Perna perna</i> na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP	32
Figura 22 - Variação natural de algas e de <i>C. bisinuatus</i> na Praia do Lázaro	32
Figura 23 - Variação natural de <i>Collisella subrugosa</i> e <i>Nodilittorina lineolata</i> na Praia do Lázaro	33
Figura 24 - Densidades médias de <i>C. bisinuatus</i> em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro	33
Figura 25 - Densidade de <i>Brachidontes</i> jovens em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	34

Figura 26 - Densidade de <i>C. subrugosa</i> adultas e jovens em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	35
Figura 27 - Cobertura de <i>B. solisianus</i> em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	36
Figura 28 - Cobertura de <i>B. darwinianus</i> em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	37
Figura 29 - Cobertura de <i>Pinctada imbricata</i> em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	38
Figura 30 - Cobertura total de bivalves em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	39
Figura 31 - Cobertura de algas em parcelas de diferentes formatos, Praia do Lázaro.....	40
Figura 32 - Comparação da migração lateral de bivalves nas praias da Barra e do Lázaro.....	41
Figura 33 - Colonização por <i>Brachidontes</i> jovens e <i>C. subrugosa</i> nas praias da Barra e do Lázaro.....	42
Figura 34 - Densidades médias de <i>C. bisinuatus</i> nos meses de maior colonização nas praias da Barra e do Lázaro.....	43
Figura 35 - Correlação entre a densidade de <i>Chthamalus bisinuatus</i> em relação à densidade de <i>Collisella subrugosa</i> nas praias da Barra e do Lázaro.....	43
Figura 36 - Migração lateral por espécies de <i>Brachidontes</i> na Praia da Lagoinha.....	44
Figura 37 - Distribuição de tamanhos de clareiras naturais nas três áreas de estudo.....	45
Figura 38 - Proporção média de espaço aberto por clareiras naturais nas três áreas de estudo.....	46
Figura 39 - Distribuição de tamanhos de <i>B. darwinianus</i> e <i>B. solisianus</i> na Praia da Barra.....	46

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Medidas de área e perímetro de quadrados utilizados na Praia da Barra.....	11
Tabela 2 - Medidas de área e perímetro de parcelas raspadas na Praia do Lázaro.....	12
Tabela 3 - Comparação entre as densidades de <i>C. bisinuatus</i> em clareiras de diferentes tamanhos.....	18
Tabela 4 - Comparação entre as densidades de <i>Brachidontes</i> jovens em clareiras de diferentes tamanhos.....	19
Tabela 5 - Comparação entre as densidades de <i>Collisella subrugosa</i> em clareiras de diferentes tamanhos.....	20
Tabela 6 - Comparação entre a cobertura por mexilhões em clareiras de diferentes tamanhos.....	22
Tabela 7 - Equações de cada trajetória de sucessão em quadrados de 25 cm ² na Praia da Barra.....	25
Tabela 8 - Comparação entre a cobertura de <i>B. solisianus</i> em clareiras de diferentes tamanhos.....	25
Tabela 9 - Comparação entre a cobertura de <i>B. darwinianus</i> em clareiras de diferentes tamanhos.....	26
Tabela 10 - Comparação da densidade de diversos organismos em clareiras com e sem cracas.....	28
Tabela 11 - Comparação da cobertura de mexilhões em clareiras com e sem cracas.....	29
Tabela 12 - Comparação da densidade de diversos organismos na borda e no centro de clareiras.....	31
Tabela 13 - Comparação da densidade de <i>C. bisinuatus</i> em clareiras de diferentes formatos.....	34
Tabela 14 - Comparação da densidade de <i>Brachidontes</i> jovens em clareiras de diferentes formatos.....	35
Tabela 15- Comparação da densidade de <i>C. subrugosa</i> adultos em clareiras de diferentes formatos.....	36
Tabela 16 - Comparação da cobertura de <i>B. solisianus</i> em clareiras de diferentes formatos.....	37
Tabela 17 - Comparação da cobertura de <i>B. darwinianus</i> em clareiras de diferentes formatos.....	37
Tabela 18 - Comparação da cobertura de <i>P. imbricata</i> em clareiras de diferentes formatos.....	38
Tabela 19 - Comparação da cobertura total de bivalves em clareiras de diferentes formatos.....	39
Tabela 20 - Comparação da cobertura de algas em clareiras de diferentes formatos.....	40
Tabela 21 - Comparação da cobertura de organismos sésseis nas praias da Barra e do Lázaro.....	41
Tabela 22 - Comparação da migração lateral de <i>Brachidontes</i> em clareiras raspadas em meio a <i>B. darwinianus</i> e <i>B. solisianus</i>	44
Tabela 23 - Proporção relativa de <i>B. darwinianus</i> nas parcelas não manipuladas ao longo do período de estudo, nas praias da Barra e do Lázaro.....	47

RESUMO

Em comunidades de costões rochosos, a diversidade pode ser mantida através de perturbações que limitam a dominância por algumas espécies. Assim, estas comunidades se caracterizam por um mosaico de clareiras em diferentes estágios de sucessão, resultantes de diversos agentes de natureza biótica e abiótica. A dinâmica da sucessão pode ser influenciada por fatores como a frequência, intensidade e distribuição temporal das perturbações, além dos processos que ocorrem após a abertura das clareiras, como mortalidade diferencial pós-colonização e ação de herbívoros e predadores. O objetivo deste projeto foi analisar os principais fatores que influenciam a sucessão em comunidades de mediolitoral superior de costões rochosos no litoral norte do Estado de São Paulo. Para tanto, realizou-se uma série de experimentos e observações em costões localizados nas praias da Barra, Lázaro e Lagoinha, município de Ubatuba. Os principais aspectos investigados relacionam-se aos efeitos de borda, visando compreender a influência que diferentes formatos e tamanhos de clareiras exercem sobre a sucessão, usando-se clareiras experimentais raspadas em meio ao banco de mexilhões presente nos locais de coleta. Foram estudados também os mecanismos de fechamento de clareiras a partir da comunidade de mexilhões preexistente, assim como o papel desempenhado pela espécie pioneira e pelos herbívoros na taxa de sucessão.

Não foram verificadas diferenças na trajetória de sucessão em clareiras de diferentes formatos. A colonização pela espécie pioneira *Chthamalus bisinuatus* foi maior em clareiras grandes. O recrutamento de propágulos a partir da coluna d'água foi maior nas áreas centrais destas clareiras. Na região periférica, apenas o gastrópode herbívoro *Collisella subrugosa* apresentou maior taxa de ocupação. O processo de migração lateral foi mais importante no fechamento de clareiras com maior relação perímetro:área, sendo *B. darwinianus* mais eficiente que *B. solisianus*. Esta diferença pode ter implicações no padrão de distribuição destes mitilídeos. A maior influência da espécie pioneira esperada em clareiras grandes não foi observada, provavelmente devido à mortalidade massiva do cirripédio nas áreas de estudo. O recrutamento de *Brachidontes* é mais efetivo quando descontinuidades no substrato facilitam a ancoragem dos jovens.

Estes resultados indicam um menor efeito de interações de espécies nos mecanismos de sucessão de comunidades na região de Ubatuba, devido à grande resistência destas comunidades a perturbações. A abertura de clareiras nestas comunidades propicia o aumento da diversidade local de espécies, mas as interações das espécies colonizadoras não necessariamente alteram a velocidade da sucessão na região entremarés.

ABSTRACT

Disturbance is a process that maintains diversity in rocky shore communities, limiting dominance by a few species. As a consequence, such communities can be regarded as mosaics of patches in different successional states, established by several biotic and abiotic agents. The dynamics of succession can be influenced by the frequency, intensity and temporal distribution of disturbances, as well as by processes occurring after patch opening, like differential post-settlement mortality and predation/dislodgement pressure by mobile consumers. The purpose of this study was to analyse some factors influencing the succession in upper intertidal rocky coast communities. A series of experiments and observations was conducted in sites located at Praia da Barra, Praia do Lázaro and Praia da Lagoinha, Ubatuba district, northern coast of São Paulo state. The main aspects investigated were edge effects related to shape and size of clearings, mechanisms of patch closure by periferic mussels, and the influence of the pioneering species and herbivores on the succession rates of experimental clearings within the mussel-dominated belt.

Patch shape was not important in determining the outcome of succession. The colonization rates of the pioneering species *Chthamalus bisinuatus* were higher in large patches. Within these clearings, colonization by propagules from the water column was higher in central areas. At the borders, only the herbivorous archaeogastropod *Collisella subrugosa* exhibited greater colonization rate. Lateral encroachment was the most important process in clearings with higher perimeter:area ratio. *B. darwinianus* was faster in using this strategy of space occupation than *B. solisianus*, possibly resulting in differences in their distributional patterns. The expected enhanced effect of *Chthamalus* in large gaps was not observed. This was probably due to the massive cirriped mortality event that occurred in the studied areas. *Brachidontes* recruitment is most effective when crevices propiciate juvenile anchorage.

These results indicate that species interaction play a minor role in the succession mechanisms at Ubatuba. It seems that there is great resistance to disturbance in this region. Gap opening increases local diversity, but species interaction between settlers does not necessarily influence succession rates in the intertidal.

I - INTRODUÇÃO

Em comunidades limitadas por espaço, a manutenção da diversidade pode ocorrer através de perturbações que limitem a dominância de poucas espécies, resultando em um mosaico de clareiras em diferentes estágios de sucessão (Dayton, 1971, 1975; Connell & Slatyer, 1977; Lubchenco & Menge, 1978; Sousa, 1979a,b, 1984b; Paine & Levin, 1981; Abugov, 1982; Armesto & Pickett, 1985; Pickett & White, 1985; Menge & Farrell, 1989; Petraitis et. al., 1989; Farrell, 1991; Turner & Todd, 1993). As perturbações são aqui definidas de acordo com Sousa (1984b), como "eventos discretos de mortalidade, injúria ou deslocamento de um ou mais indivíduos (ou colônias) que direta ou indiretamente ofereçam a oportunidade para que novos indivíduos (ou colônias) se estabeleçam". Eventos de perturbação, portanto, podem envolver a retirada de um indivíduo ou de populações inteiras (Connell & Keough, 1985; Sousa, 1985); em costões rochosos contínuos, constituem eventos localizados que diminuem a quantidade de biomassa viva numa dada área, abrindo clareiras dentro de populações preestabelecidas (Denny, 1988; Farrell, 1989; Sousa, 1984a).

Uma clareira ou mancha é definida como uma unidade espacial relativamente discreta, sem qualquer restrição quanto ao seu tamanho ou homogeneidade interna (Pickett & White, 1985). Existem basicamente duas categorias de manchas, definidas de acordo com sua relação espacial com a comunidade circundante. As clareiras podem estar imersas em meio a uma comunidade sésil, ou seja, o espaço ocupado pela mancha é menor que o espaço total ocupado pela comunidade (Sousa, 1985). Neste caso, podem ser constituídas tanto por substrato primário como colonizadas por espécies diferentes da comunidade ao redor. O segundo tipo de mancha ocorre quando a área ocupada pela clareira constitui o espaço total disponível recoberto pela comunidade que anteriormente existia naquele local. Isso ocorre, por exemplo, quando uma rocha inteira é revirada, causando a morte de todos os indivíduos que a ocupavam (Sousa, 1985). Neste trabalho, serão consideradas apenas clareiras abertas em meio à comunidade preexistente.

Quando ocorre a ruptura de uma porção da comunidade sésil com a formação de uma clareira que expõe o substrato, este torna-se disponível para colonização por diferentes espécies durante o processo de sucessão. A sucessão ecológica após uma perturbação caracteriza-se pela seqüência de recolonização e substituição de espécies, podendo levar a mudanças na estrutura da comunidade (Odum, 1969; Connell & Slatyer, 1977). A colonização deste substrato pode ocorrer através de dois modos: a partir de larvas planctônicas ou por migração lateral de espécies semi-móveis, incluindo-se também neste caso os processos de propagação vegetativa por macroalgas e espécies coloniais (Dayton, 1971; Sutherland, 1974; Menge, 1976; Connell & Slatyer, 1977; Petersen, 1979; Dean & Hurd, 1980; Sousa, 1984a, 1985; Farrell, 1989).

A colonização de propágulos a partir da coluna d'água é influenciada por diversos fatores (Connell, 1985; Menge, 1991; Gaines & Roughgarden, 1985; Piñeda, 1994). Dentre estes, destacam-se a variação microhidrodinâmica próxima à superfície de colonização (Piñeda, 1994) e a complexidade estrutural dos microhabitats disponíveis (Caffey, 1982; Keough, 1984; Raimondi, 1988; Eckman, 1990;

Wahl & Banaigs, 1991). As descontinuidades no substrato disponível para colonização tais como ranhuras na rocha, clareiras em meio a organismos sésseis e variação topográfica em pequena escala podem causar maior turbilhonamento da corrente de água próxima a estas superfícies, aprisionando as larvas próximo ao substrato; o contato e posterior metamorfose dos organismos é então facilitado (Eckman, 1983; Piñeda, 1994). Por outro lado, a complexidade estrutural do substrato pode favorecer o estabelecimento de propágulos; em superfícies lisas, menos complexas, o recrutamento pode ser desfavorecido, enquanto o contrário pode ocorrer em substrato com maior rugosidade (Eckman, 1990). O aumento da complexidade espacial propiciado pela estrutura física de espécies pioneiras (substrato secundário) também pode facilitar a colonização de esporos e larvas a partir do plâncton (Keen & Neill, 1980; Dean, 1981; Farrell, 1991).

As taxas de colonização de clareiras dependem do conjunto de espécies disponível no local na época de sua formação. Portanto, é comum a presença de clareiras em diferentes estágios de sucessão, sendo sua composição determinada pela distribuição temporal (Sousa, 1980, 1984a; Abugov, 1982; Malanson, 1984; Armesto & Pickett, 1985) e localização das perturbações (Dayton, 1974; Paine, 1979; Sousa, 1985). A sazonalidade do recrutamento apresentada por diversos organismos da região entremarés é resultante de diferentes conjuntos de espécies disponíveis para colonização em períodos distintos do ano; portanto, clareiras abertas em épocas distintas, mas sujeitas ao mesmo intervalo de tempo para recolonização, podem apresentar composição específica diferente (Kim & DeWreede, 1996; Nandakumar, 1996). Do mesmo modo, clareiras localizadas em locais sujeitos a condições de salinidade distintas ou em diferentes níveis do costão estão sujeitas à colonização por espécies capazes de resistir às diferentes características destes gradientes ambientais (Denley & Underwood, 1979).

Além disso, as diferenças de tamanho entre clareiras podem influenciar a colonização por propágulos de modo complexo. Como consequência da maior área, as clareiras grandes devem amostrar uma maior proporção do conjunto de espécies disponível como fonte de propágulos, resultando em maior riqueza de espécies (Sousa, 1979b, 1984a). As larvas e esporos, ao se aproximarem do substrato, encontram regiões com diferentes características físicas, que podem variar em proporção direta com o tamanho da clareira. Fatores como umidade, insolação e condições microhidrodinâmicas diferenciais entre as bordas e a região central destas clareiras são mais diversas em áreas mais extensas (Sousa, 1985). Estas condições de microhabitat podem possibilitar a colonização ou a sobrevivência de apenas algumas espécies, influenciando o rumo da sucessão. Além disso, devido às condições microclimáticas mais amenas, a região periférica das clareiras podem constituir refúgio para gastrópodes herbívoros móveis contra estresses abióticos como temperatura, dessecação e choque de ondas; portanto, clareiras com maior relação perímetro: área devem abrigar também maiores densidades destes animais (Dayton, 1971; Sousa, 1984; Farrell, 1989; para exceção veja Underwood et al., 1983). Os padrões de forrageamento de gastrópodes herbívoros, raspando microalgas e esporos de macroalgas do substrato, podem resultar em clareiras com diferentes composições, dependendo da densidade de herbívoros (Underwood et al., 1983; Buschmann, 1990; Farrell, 1991). Durante as excursões de forrageamento, estes animais podem também deslocar mecanicamente indivíduos jovens de espécies sésseis (p. ex.

cracas), reduzindo sua densidade (Dayton, 1971; Safriel et al., 1994). Os resultados destas interações diretas e indiretas podem diferir entre espécies, indicando a grande complexidade que espécies consumidoras podem ter na colonização de clareiras em regiões entremarés (Underwood et al., 1983; Underwood & Denley, 1984).

O fechamento de clareiras abertas em meio a espécies dominantes no costão rochoso também pode ocorrer por migração lateral dos indivíduos, especialmente em bancos de mexilhões (Suchanek, 1978; Paine & Levin, 1981; Paine & Suchanek, 1983; Seed & Suchanek, 1992). A taxa de fechamento de clareiras por este processo depende da distribuição de tamanhos dos organismos, da densidade e da composição do banco de mexilhões (Suchanek, 1978; Paine & Levin, 1981). Em alguns sistemas, a persistência de uma espécie pode ser garantida por perturbações criadoras de espaço, constituindo forte pressão sobre as estratégias de história natural das espécies (Sousa, 1980; Suchanek, 1981).

A influência da comunidade circundante na sucessão deve ser tanto maior quanto maior for o perímetro em relação à área exposta (Sousa, 1979a, 1984b; Paine & Levin, 1981; Keough, 1984). Assim, clareiras com diferentes áreas mas relações de borda semelhantes devem apresentar taxas de fechamento por migração lateral similares (Paine & Levin, 1981), mas esta predição ainda não foi testada. Estas relações são mais visíveis em clareiras com o mesmo formato, mas com diferentes áreas: as clareiras pequenas são rapidamente fechadas por invasão das espécies dominantes, enquanto as clareiras grandes são predominantemente fechadas pela colonização por propágulos a partir do plâncton (Paine & Levin, 1981; Sousa, 1984a; Farrell, 1989; Kim & DeWreede, 1996).

Neste contexto, este trabalho pretendeu analisar como clareiras de diferentes formatos e tamanhos influenciam o processo de sucessão em comunidades do mediolitoral na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo. Foram também consideradas possíveis interferências devidas à influência de espécies pioneiras e de componentes da comunidade circundante na taxa de colonização e fechamento de clareiras.

1.1 - JUSTIFICATIVAS

As comunidades da região entremarés geraram diversas teorias e generalizações sobre o funcionamento e estruturação de comunidades naturais; entretanto, vários trabalhos foram realizados em regiões temperadas, enquanto sistemas de regiões tropicais e subtropicais podem apresentar outros padrões de estruturação das comunidades (Connell, 1985; Lewin, 1987; Menge & Farrell, 1989). O estudo de comunidades em diferentes localidades e composição distinta de espécies pode levantar hipóteses alternativas quanto às forças relativas no desenvolvimento de comunidades entremarés, contribuindo para um maior conhecimento destes sistemas (Underwood & Denley, 1984; Sgrott Sauer Machado et al., 1996).

Os estudos de dinâmica de bancos de mexilhões, por outro lado, são dominados por trabalhos feitos com poucas espécies de mitílídeos (Seed & Suchanek, 1992). De modo geral, as espécies estudadas são bem maiores que mexilhões do gênero *Brachidontes*, podendo formar múltiplas camadas

de organismos sobre o substrato rochoso, ao contrário de *Brachidontes*. Os mecanismos de fechamento de clareiras podem diferir entre estes sistemas, assim como a manutenção dos bancos de mexilhões (Petersen et al., 1986) e seu papel no funcionamento de comunidades entremarés. A maior compreensão destes padrões deve levar a um maior poder preditivo de estudos de monitoramento e impacto ambiental (Underwood & Peterson, 1988).

1.2 - OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Investigar a dinâmica de ocupação do substrato rochoso em comunidades de mediolitoral superior na região de Ubatuba, no litoral norte do Estado de São Paulo.
- Acompanhar o padrão de sucessão em clareiras com diferentes tamanhos e formatos, e sua possível influência no desenvolvimento das comunidades do mediolitoral.
- Acompanhar o padrão de colonização das clareiras associado aos diferentes mecanismos de recolonização, a partir de larvas planctônicas ou indivíduos derivados das populações preexistentes.
- Verificar se a composição da zona de dominância interfere na taxa de fechamento de clareiras.
- Verificar se a colonização por espécies pioneiras interfere na taxa de sucessão destas comunidades.

2 - MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 - ÁREAS DE ESTUDO

Este trabalho foi desenvolvido nas praias da Barra, do Lázaro e da Lagoinha, situadas no litoral norte do Estado de São Paulo, município de Ubatuba (Fig. 1). As comunidades estudadas situam-se na região de mediolitoral superior dos costões rochosos.

2.1.1 - PRAIA DA BARRA

Esta praia localiza-se ao lado esquerdo da Praia Dura, no município de Ubatuba, SP, tendo por coordenadas geográficas 23°29'50"S e 45°09'90"W. Uma descrição mais detalhada da área pode ser encontrada em Nalesso (1988), que considerou esta praia abrigada. O local de estudo localiza-se à beira do estuário do Rio Escuro, não estando diretamente exposto à água doce, mas certamente sujeito à sua influência em condições de maré alta, quando ocorre mistura das massas de água. O perfil rochoso não é contínuo, mas formado por grandes matacões graníticos circundados por areia. Esta região foi escolhida por apresentar uma grande faixa de *Brachidontes* nestes matacões, sendo observados indivíduos jovens e adultos deste gênero. Além disso, a existência de indivíduos de *Brachidontes* incrustados por cracas do gênero *Chthamalus* denota colonização de longa data por esses mitíldeos. Outro fator que levou à escolha desta região foi a composição da faixa de *Brachidontes*, que abriga duas espécies, *B. solisianus*

(D'Orbigny) e *B. darwinianus* (D'Orbigny), também presentes na Praia do Lázaro, garantindo maior similaridade faunística entre as comunidades em estudo.

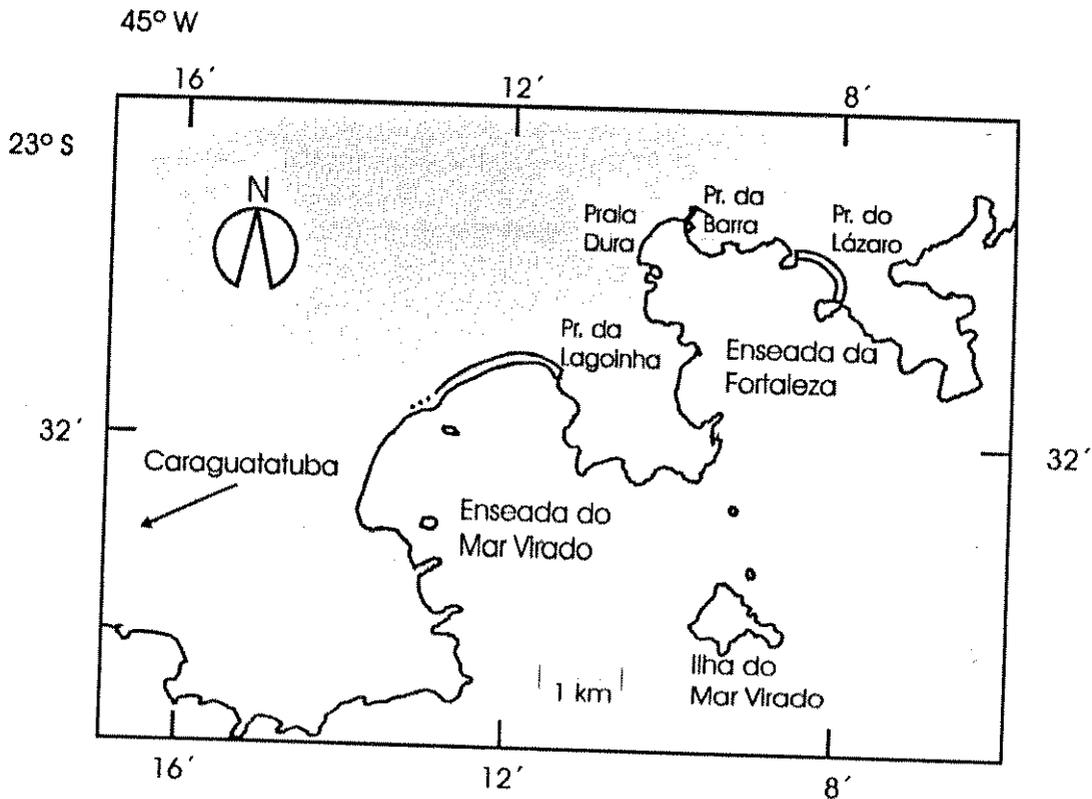


Figura 1 - Localização das áreas de estudo na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo.

2.1.2 - PRAIA DO LÁZARO

Esta praia também pertence ao município de Ubatuba, SP, tendo por coordenadas geográficas 23°31'50"S e 45°08'20"W; o costão estudado localiza-se em seu lado esquerdo. É uma praia considerada semi-abrigada em relação à exposição de ondas, devido à sua localização, dentro da Enseada da Fortaleza (Johnscher-Fornasaro et al., 1990).

Apresenta costão rochoso contínuo terminando na praia e ausência de aporte de água doce expressivo, exceto pelo escoamento de água originado na mata, acima da comunidade em estudo. A faixa de *Brachidontes* é bastante extensa, sendo ocupada por duas espécies: *B. solisianus* e *B. darwinianus*, outra espécie de bivalve bastante abundante é *Pinctada imbricata* Röding, que ocorre em meio ao banco de *Brachidontes*.

2.1.3 - PRAIA DA LAGOINHA

A Praia da Lagoinha localiza-se no município de Ubatuba, tendo por coordenadas geográficas 23°31'40"S e 45°11'40"W. Os bancos de *Brachidontes* estudados localizam-se no lado esquerdo da praia, na desembocadura do Ribeirão da Lagoinha. É uma praia com matações espalhados que abrigam comunidades em zonas conspícuas de algas, mexilhões e cracas no mediolitoral, não apresentando costão contínuo.

Foram utilizadas apenas rochas que continham ambas as espécies de *Brachidontes*, que ocorriam no mesmo padrão descrito por Nalesso (1988): *B. solísianus* na região superior do mediolitoral e *B. darwinianus* na região inferior e nas rochas posicionadas no interior do riacho.

2.2 - DESENHOS EXPERIMENTAIS

2.2.1 - EFEITOS DE BORDA

EFETOS DO TAMANHO DE CLAREIRAS E POSIÇÃO DENTRO DA CLAREIRA

Na Praia da Barra, foi feito um experimento de julho de 1994 a outubro de 1995, para se compreender a progressão dos seguintes padrões:

- a dinâmica da comunidade em estudo;
- o desenvolvimento da comunidade após perturbação;
- possíveis diferenças de desenvolvimento da comunidade com diferentes intensidades de perturbação, ou seja, em diferentes tamanhos de clareiras;
- possíveis diferenças na taxa de sucessão em posições dentro de cada clareira, ou seja, nas bordas e no centro.

Para tanto, foram raspadas parcelas em forma de quadrados de diversos tamanhos, para se investigar os efeitos de razões perímetro/área diferentes, como ilustra a Tabela 1.

Tabela 1 - Medidas de área, perímetro e a razão perímetro/área de quadrados de diversos tamanhos utilizados no experimento de efeitos do tamanho de clareiras e posição no interior da clareira, na Praia da Barra.

LADO (CM)	ÁREA (CM ²)	PERÍMETRO (CM)	PERÍMETRO/ÁREA (CM ⁻¹)
5	25	20	0.8
10	100	40	0.4
20	400	80	0.2

Foram acompanhadas 28 parcelas, sendo 7 quadrados de 5 x 5 cm, 14 quadrados de 10 x 10 cm e 7 quadrados de 20 x 20 cm, que tiveram seus cantos marcados com massa epoxi de secagem rápida (Durepoxi®). Estas parcelas foram arranjadas num desenho de blocos aleatorizados conforme Snedecor & Cochran (1989), com 7 réplicas de cada tratamento. Destas, 7 quadrados de 10 x 10 cm não foram manipulados após a marcação dos cantos; o restante foi raspado.

O acompanhamento da recolonização dos quadrados de 10 x 10 cm foi feito mensalmente através de contagens dos organismos presentes em 10 subamostras de 1 x 1 cm escolhidas aleatoriamente. A estimativa de cobertura da superfície rochosa foi feita utilizando-se quadrados de acrílico com 81 pontos distribuídos uniformemente, num arranjo 9 x 9, utilizando-se as marcações dos cantos como referência em cada amostragem. De acordo com Meese & Tomich (1992), este método

apresenta pouca variabilidade entre observações feitas repetidamente. Nos quadrados de 5 x 5 cm todos os indivíduos recrutantes foram contados, sendo a porcentagem de cobertura estimada através de um quadrado com 16 pontos distribuídos uniformemente, num arranjo 4 x 4.

Os quadrados de 20 x 20 cm foram subdivididos, sendo amostrados em duas áreas: 1) a borda, consistindo de uma faixa de 5 cm de largura ao longo do perímetro da parcela e 2) o centro, que é a área restante de 10 x 10 cm no interior da parcela, como proposto por Farrell (1989). Em ambas as áreas, os organismos foram contados e a estimativa de cobertura registrada.

EFEITOS DE FORMATO DE CLAREIRAS

Este experimento foi iniciado na Praia do Lázaro de julho de 1994 a novembro de 1995, visando compreender a progressão dos seguintes padrões:

- a dinâmica da comunidade em estudo;
- o desenvolvimento da comunidade após perturbação;
- possíveis diferenças no desenvolvimento da comunidade em diferentes formatos de clareiras.

O efeito das diferenças de formatos de clareiras foi controlado mantendo-se a mesma relação perímetro/área para todas as raspagens, igual a 0.40. Desta forma, pôde-se comparar o efeito de diferentes áreas e perímetros no decorrer da sucessão; o resultado esperado era que clareiras com diferentes formatos porém com a mesma relação de borda (perímetro/área) seguissem trajetórias sucessionais semelhantes.

Foram marcadas 30 parcelas, num desenho de blocos aleatorizados, com 6 réplicas de cada tratamento. Do total, 6 quadrados de 10 x 10 cm não sofreram manipulação no decorrer do experimento. As parcelas restantes foram raspadas em 4 formatos diferentes: 6 quadrados de 10 x 10 cm, 6 retângulos de 7,5 x 15 cm, 6 círculos com 5 cm de raio e 6 pares de setores de circunferência com 90° alinhados um de encontro ao outro, com raio de 11 cm (Fig. 2, Tab. 2).

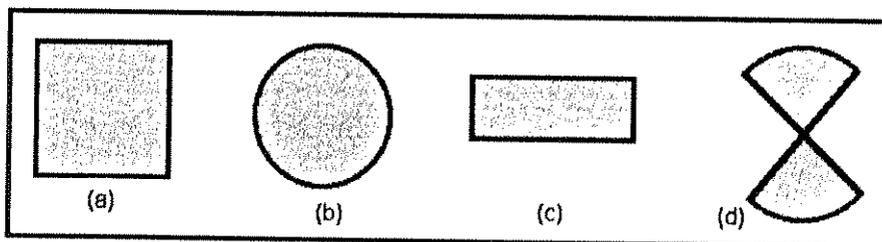


Figura 2 - Formatos de clareiras utilizados na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP: (a) quadrado, (b) círculo, (c) retângulo, (d) setor.

Tabela 2 - Medidas de área, perímetro e a razão perímetro/área de parcelas de diversos formatos raspadas na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP.

FORMATO	ÁREA (CM ²)	PERÍMETRO (CM)	PERÍMETRO:ÁREA (CM ⁻¹)
QUADRADO	100.0	40.0	0.4
CÍRCULO	78.5	31.4	0.4
RETÂNGULO	112.5	45.0	0.4
SETOR	190.1	78.6	0.4

O acompanhamento foi feito mensalmente através de contagens do número de organismos recrutantes em cada clareira e da estimativa da porcentagem de cobertura, utilizando-se placas com pontos distribuídos uniformemente, com um centímetro de distância entre si.

EFEITOS DA COMUNIDADE PREEXISTENTE

O recobrimento de clareiras abertas por perturbações no banco de mexilhões a partir da comunidade circundante não perturbada pode ocorrer através de três mecanismos aditivos propostos por Paine & Levin (1981): inclinação (acomodação) dos mexilhões da periferia logo após a raspagem, movimentos de migração lateral dos mexilhões circunvizinhos e recrutamento de jovens a partir da coluna d'água. Além disso, a maior fonte de variação destes processos seria a distribuição de tamanhos dos indivíduos. Entre diferentes espécies, diversos fatores ecológicos podem estar envolvidos na coexistência de espécies diferentes de mexilhões (Harger, 1972; Suchanek, 1981). Para se investigar alguns destes efeitos, foi conduzido um experimento na Praia da Lagoinha para se investigar como o efeito da composição específica da matriz de mexilhões interfere na velocidade de fechamento de clareiras.

O experimento foi realizado num desenho de blocos aleatorizados, consistindo em 4 réplicas. Em cada local, foram raspados 2 quadrados de 25 cm², sendo um na faixa composta exclusivamente por *B. darwinianus* e o outro na faixa de ocorrência exclusiva de *B. solisianus*. A localização dos experimentos foi restrita pela distribuição de tamanhos dos indivíduos, sendo utilizados apenas locais em que ambas as espécies apresentassem tamanhos semelhantes. Cada matacão, de dimensões aproximadas de 3 x 1.5 x 1m, foi considerado uma réplica, ao longo de uma faixa de aproximadamente 20 m de areia. As clareiras foram raspadas do modo convencional em junho/96 e foram acompanhadas mensalmente até novembro/96.

2.2.2 - EFEITOS DAS POPULAÇÕES RECRUTANTES

EFEITOS DA ESPÉCIE PIONEIRA

Foi feito um experimento na Praia da Barra, de julho de 1994 a outubro de 1995, com o objetivo de se investigar o efeito que *Chthamalus bisinuatus* teria na sucessão.

Foram utilizadas 21 parcelas em forma de quadrados de 100 cm², sendo que 7 não sofreram manipulação e o restante foi raspado. Em sete delas os indivíduos recrutantes de *Chthamalus* foram retirados mensalmente; as outras parcelas são as mesmas do experimento de efeito de tamanhos de clareiras, sendo que todas as raspagens foram feitas na mesma ocasião. O acompanhamento foi feito simultaneamente para ambos experimentos.

EFEITOS DOS HERBÍVOROS

Os herbívoros têm papel complexo no processo sucessional, influenciando sua dinâmica através dos mecanismos de facilitação, inibição e neutralidade propostos por Connell & Slatyer (1977),

dependendo do sistema em estudo, como apontam os trabalhos de Dayton (1971, 1975), Lubchenco (1978), Hawkins & Hartnoll (1983), Underwood (1980), Underwood et al. (1983), Buschmann (1990), Parker et al. (1993), Safriel et al. (1994) e Williams (1994). De fato, a influência dos consumidores sobre outras populações depende da fase sucessional destas outras espécies, podendo levar a diferentes velocidades de sucessão (Farrell, 1991).

Inicialmente, foi elaborado um experimento para se verificar a influência dos gastrópodes dominantes nas áreas de estudo - *Collisella subrugosa* (D'Orbigny) - mas não foi possível encontrar um número suficiente de rochas para se retirar todos os indivíduos desta espécie e conduzir o experimento adequadamente. Portanto, o efeito deste arqueogastrópode foi verificado através de correlação de sua abundância nas clareiras dos diversos experimentos com a colonização do cirripédio *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry. O efeito esperado das atividades de forrageamento de gastrópodes herbívoros é a retirada de indivíduos recrutantes de cirripédios do substrato, ou seja, um efeito inibidor dentre os mecanismos de sucessão (Dayton, 1971; Safriel et al., 1994).

2.3 - DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE *BRACHIDONTES*

2.3.1 - AS ESPÉCIES DE MEXILHÕES ESTUDADAS

Os mitilídeos estão representados no Brasil por 12 gêneros. Entre estes, o gênero *Brachidontes* é o mais diverso, com 4 espécies divididas em 3 subgêneros (Klappenbach, 1965). Os mexilhões pertencentes a este gênero são pequenos, (comprimento médio da concha = 2cm), apresentando estrias radiais sobre o perióstraco, com margens crenuladas e ligamento curto (Rios, 1995). Estes animais são habitantes comuns da zona entremarés de costões rochosos e mangues, formando faixas de dominância no mediolitoral inferior.

Duas espécies de *Brachidontes* foram consideradas neste trabalho: *B. (Hormomya) darwinianus* (d'Orbigny, 1846) e *B. (Mytilaster) solisianus* (d'Orbigny, 1846). Ambas estão adaptadas a se estabilizar em locais sujeitos a grandes forças de arrasto, apresentando formato triangular, achatamento ventral no plano antero-posterior e um modo de vida agregado (Morton, 1992). *B. darwinianus* ocorre do Rio de Janeiro até o norte da Patagônia (Avelar & Narchi, 1984a), sendo mais comum em estuários e fixos a rochas da região entremarés e na foz de rios (Nalesso, Duarte & Mendes, 1992). Suas valvas são triangulares, esculpidas com pequenos sulcos radiais e umbos terminais (Rios, 1995). A menor espécie é *B. solisianus*, que ocorre no Atlântico Norte e Sul, do México até o Uruguai (Rios, 1995). Suas conchas são retangulares na extremidade posterior, podendo apresentar pequenos sulcos radiais restritos à borda posterior, com umbos subterminais (Avelar & Narchi, 1984b; Rios, 1995). Internamente, ambas as espécies podem ser distintas pela posição da cicatriz do músculo retrator mediano do bisso, ao menos em exemplares acima de 2cm: em *B. darwinianus* esta cicatriz alcança ou ultrapassa o ligamento, enquanto

em *B. solisianus* nunca alcança o ligamento (Klappenbach, 1965; Tanaka & Magalhães, dados não publicados). No litoral do Estado de São Paulo, bancos mistos destes mexilhões são freqüentes.

Devido à influência ambiental, caracteres morfológicos são de pouca confiança para se separar mitílídeos, apresentando grande variância devido à plasticidade fenotípica encontrada nestes organismos (Seed, 1968). Os caracteres primários para a distinção de espécies em *Brachidontes* também varia de acordo com as condições ambientais. Os sulcos radiais associados com o perióstraco, por exemplo, podem ser perdidos por adultos de locais expostos à ação de ondas (Klappenbach, 1965). *B. darwinianus* pode apresentar grande variação em proporções da concha, de acordo com o ambiente encontrado (Nalesso et al., 1992), mas a relação altura:comprimento mantém-se constante entre diferentes praias, possibilitando sua distinção em relação à *B. solisianus* (Tanaka & Magalhães, dados não publicados).

2.3.2 - QUANTIFICAÇÃO DE PERTURBAÇÕES NATURAIS

Para se determinar o grau de perturbação e a distribuição de tamanhos de clareiras naturais nas três praias estudadas, foram amostrados entre 3 e 4 transectos horizontais de 3 a 5 metros de extensão na faixa de *Brachidontes*, como a largura da faixa era variável em cada local, esta foi também registrada em cada ocasião. Em cada transecto foram contadas todas as clareiras naturais, e sua dimensão estimada medindo-se a largura e altura com um metro de carpinteiro (precisão: 0.5cm). Foi anotado também o formato de cada clareira, para se estimar com maior fidelidade a área de rocha natural exposta. Não foram consideradas clareiras com cobertura de algas ou outros organismos sésseis.

2.3.3 - DISTRIBUIÇÃO DE TAMANHOS DOS MEXILHÕES

Para se determinar a distribuição de tamanhos dos mexilhões e verificar a variabilidade espacial de *Brachidontes*, os indivíduos retirados por raspagem nos experimentos descritos abaixo foram identificados e medidos.

2.4 - ANÁLISE DOS DADOS

Os experimentos foram analisados usando-se análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas, uma vez que a mesma unidade amostral (clareira) foi analisada ao longo do tempo (Gurevitch & Chester, 1986). Como nunca foi observada a condição de esfericidade, ou seja, as correlações entre pares de observações não eram semelhantes, as análises multivariadas de medidas repetidas são também apresentadas, conforme Winer (1971). Estas análises podem ser comparadas com os valores dos testes univariados corrigidos de acordo com Greenhouse & Geisser (1959), que é bastante conservativo, aumentando-se as chances de se aceitar a hipótese nula sendo testada quando na verdade ela é falsa (Winer, 1971).

O modelo ANOVA univariado adotado foi o seguinte:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + T_j + BT_{ij} + A_k + AT_{jk} + AB_{ik} + \text{erro},$$

sendo utilizada a interação B_{ij} como denominador de B_i e T_j nos testes F da análise de variância (Winer, 1971).

Para se reduzir a heterogeneidade de variâncias, os dados foram transformados de acordo com Underwood (1981), sendo as densidades transformadas para o logaritmo e as porcentagens de cobertura dos organismos sésseis convertidas para o arco seno da raiz quadrada do valor original.

3 - RESULTADOS

3.1 - PRAIA DA BARRA

3.1.1 - PARCELAS NÃO MANIPULADAS

Há uma alternância na composição da faixa de *Brachidontes* neste local, conforme indicado na Figura 3. Inicialmente, *B. solisianus* ocorria em maiores proporções, até o inverno de 1995, quando *B. darwinianus* tornou-se dominante na comunidade. A dominância relativa de cada espécie foi também bastante variável entre os diferentes blocos experimentais.

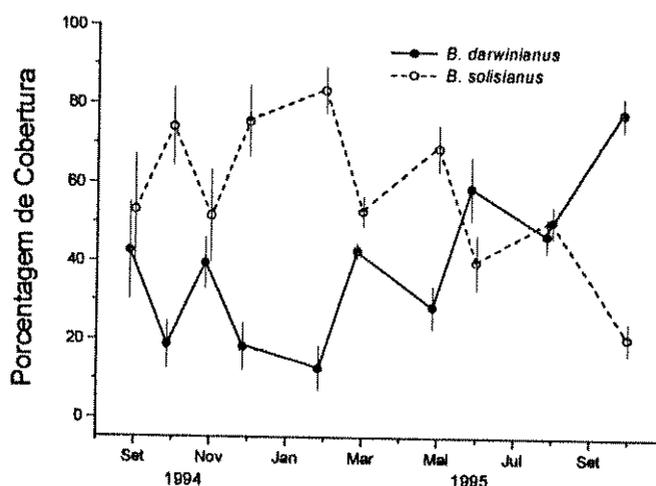


Figura 3 - Variação da cobertura de *Brachidontes solisianus* e *B. darwinianus* em parcelas não manipuladas na Praia da Barra, Ubatuba, SP; as barras indicam o erro padrão.

Quanto aos gastrópodes herbívoros como *Nodilittorina lineolata* (Orbigny) e *Collisella subrugosa*, percebe-se que as densidades sobre o banco de mexilhões são baixas, apresentando maiores valores a partir de maio/95 (Fig. 4). O aumento na densidade de *Collisella* deve-se, principalmente, a jovens recrutando sobre os mexilhões em algumas áreas do costão, enquanto *Nodilittorina* ocorreu em altas densidades principalmente nos blocos mais distantes da praia.

A cobertura de *Chthamalus bisinuatus* sobre *Brachidontes* também variou bastante (Fig. 5), ocorrendo nos blocos 1 e 2. No decorrer do estudo, a cobertura deste cirripédio decaiu, refletindo uma mortalidade deste cirripédio na área, sendo também observados muitos indivíduos mortos na faixa de *Chthamalus* adjacente.

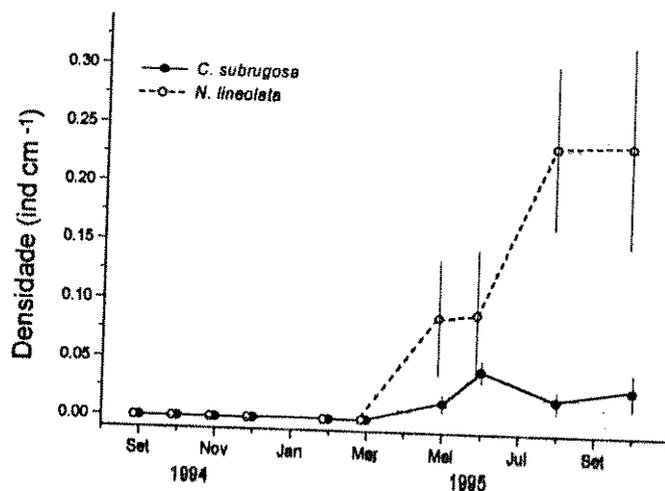


Figura 4- Variação da densidade de *Nodilittorina lineolata* e *Collisella subrugosa* sobre *Brachidontes* em parcelas não manipuladas da Praia da Barra, Ubatuba, SP; as barras indicam o erro padrão.

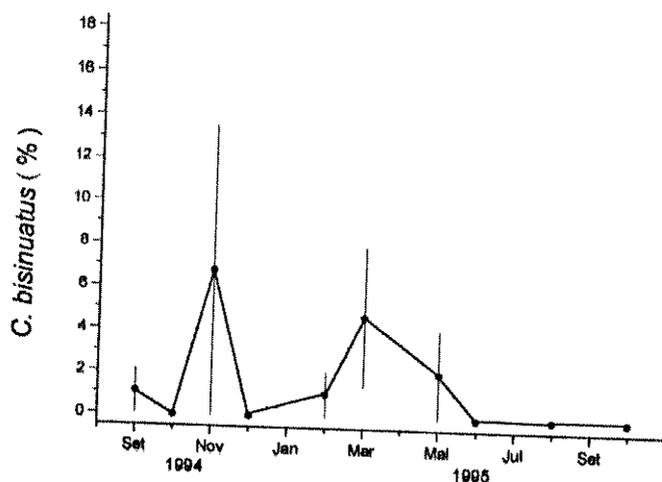


Figura 5 - Variação da cobertura de *Chthamalus bisinuatus* sobre *Brachidontes* em parcelas não manipuladas da Praia da Barra, Ubatuba, SP; as barras indicam o erro padrão.

3.1.2 - EFEITOS DO TAMANHO DE CLAREIRAS

Foram considerados nas análises e figuras apenas os blocos de 1 a 6, pois em algumas ocasiões não foi possível amostrar o bloco 7. Além disso, alguns meses em que a amostragem foi incompleta também foram desconsiderados, para se manter constante o número de réplicas por tratamento. A determinação dos graus de liberdade na ANOVA de medidas repetidas quando os dados não são balanceados é bastante complexa, sendo preferível descartar alguns dados para se obter maior precisão nos resultados.

DENSIDADE DE *CHTHAMALUS*

O recrutamento de *C. bisinuatus* foi observado a partir de outubro/94 com baixa densidade de colonização, ocorrendo um pico a partir de fevereiro/95, resultando em altas densidades deste organismo nas clareiras (Fig. 6). A comparação das densidades entre quadrados pequenos (25 cm²), médios (100 cm²) e grandes (400 cm²) mostrou que *Chthamalus* apresentou colonização significativamente maior nos quadrados grandes, durante o pico de recrutamento (interação Tempo*Tamanhos $p = 0.0001$; veja Tabela 3). Posteriormente, ocorreu uma grande mortalidade deste cirripédio em todas as clareiras. Foram registrados indivíduos mortos a partir de abril nas clareiras de 25 e 100 cm² e maio nas clareiras de 400 cm² (Fig. 6). De fato, a mortalidade iniciou-se em março/95, ou seja, durante o mês de maior recrutamento. Essa mortalidade não foi exclusiva às clareiras, ocorrendo concomitantemente em indivíduos adultos, a partir da região de transição da faixa de *Brachidontes* para a faixa de *Chthamalus*.

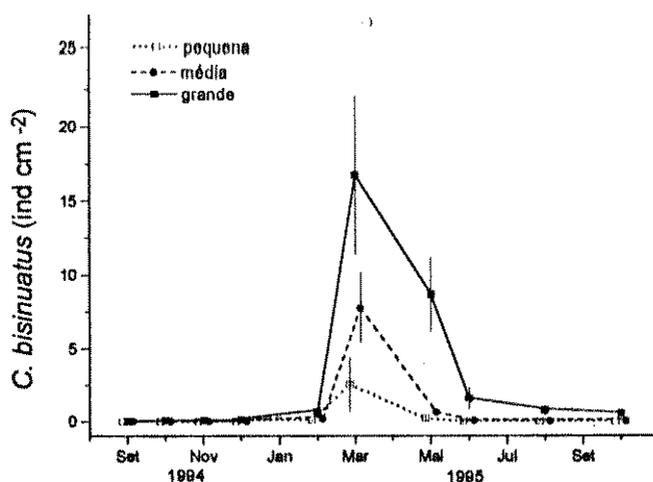


Figura 6 - Densidade média de *Chthamalus bisinuatus* em clareiras pequenas (25cm²), médias (100cm²) e grandes (400cm²) raspadas na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 3 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação entre as densidades de *C. bisinuatus* em clareiras de diferentes tamanhos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.3332). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.438e^{-15}$), foi de $\chi^2 = 232.2$, gl = 44, $p < 0.0001$. Para todas as tabelas, WZ = Lambda de Wilks, T^2 = traço de Hotelling-Lawley.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	5	1.18	3.76	<u>0.0356</u>
TAMANHO DE CLAREIRAS	2	4.97	15.78	<u>0.0008</u>
ERRO	10	0.31		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	4.75	49.88	<u>0.0001</u>
TEMPO*TAMANHOS	18	0.73	7.67	<u>0.0001</u>
TEMPO*BLOCOS	45	0.40	4.24	<u>0.0004</u>
ERRO (TEMPO)	90	0.095		

ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS

	WL	F	P	T^2	F	P
TEMPO	0.002	141.74	<u>0.007</u>	637.85	141.74	<u>0.007</u>
TEMPO*TAMANHOS	0.001	5.90	<u>0.489</u>	116.61	6.48	0.142
TEMPO*BLOCOS	0.00001	3.09	<u>0.019</u>	924.41	8.22	0.114

Mesmo levando-se em conta o espaço ocupado por outros organismos, pode-se perceber um gradiente na colonização de clareiras. Ao se analisar a densidade de *Chthamalus* em março/1995 apenas em relação à porcentagem de espaço disponível como substrato rochoso, houve diferenças entre clareiras grandes e pequenas (teste HSD de Tukey, $p = 0.004$); entre clareiras pequenas e médias não houve diferenças ($p > 0.23$) e entre clareiras médias e grandes a diferença foi marginal ($p = 0.07$). As densidades originais no mesmo período resultaram em padrões semelhantes, sendo a única diferença o valor do nível de significância da comparação entre clareiras médias e grandes ($p = 0.046$); ainda assim, esta diferença continua marginal.

DENSIDADE DE *BRACHIDONTES* JOVENS

Foram observados indivíduos recrutantes de *Brachidontes* apenas nos quadrados médios e grandes (Fig. 7). Estes indivíduos ocorreram preferencialmente em ranhuras e buracos na rocha, que ocorreram aleatoriamente entre as áreas experimentais, resultando em grande variação de densidade.

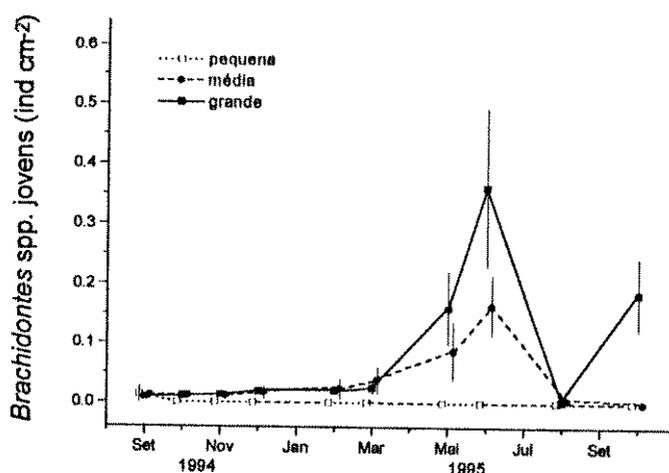


Figura 7 - Densidade média de *Brachidontes* jovens em clareiras pequenas, médias e grandes raspadas na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 4 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação entre as densidades de *Brachidontes* spp. jovens em clareiras de diferentes tamanhos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.1836). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.021e^{-15}$), foi de $\chi^2 = 234.6$, gl = 44, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	5	0.01	1.72	0.218
TAMANHO DE CLAREIRAS	2	0.07	9.41	<u>0.005</u>
ERRO	10	0.01		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.04	10.50	<u>0.0018</u>
TEMPO*TAMANHOS	18	0.02	4.55	<u>0.0148</u>
TEMPO*BLOCOS	45	0.003	0.96	<u>0.4971</u>
ERRO (TEMPO)	90	0.003		

ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS

	WL	F	P	T ²	F	P
TEMPO	0.061	3.38	0.25	15.22	3.38	0.25
TEMPO*TAMANHOS	0.006	2.54	0.19	43.00	2.39	0.34
TEMPO*BLOCOS	0.003	0.69	0.82	18.48	0.16	0.99

Devido ao pequeno tamanho, não foi possível distinguir as espécies; apenas com o crescimento dos indivíduos estes mexilhões foram separados taxonomicamente. A procedência de *Brachidontes* jovens também não foi estabelecida, sendo impossível verificar se os indivíduos recrutaram a partir da coluna d'água ou por migração da comunidade circundante de mexilhões. As clareiras pequenas apresentaram baixas densidades independentemente do tempo decorrido após a perturbação (Fig. 7); a dinâmica de ocupação foi mais dependente da invasão lateral de *Brachidontes* adultos, como veremos adiante.

DENSIDADE DE HERBÍVOROS

A densidade de *Collisella subrugosa* aumentou nas clareiras pequenas após as raspagens, diminuindo a partir de novembro/94 no decorrer da sucessão (Fig. 8). As densidades foram significativamente maiores nestes quadrados no início da sucessão até o verão de 1994, convergindo para densidades similares entre diferentes tipos de clareiras no período final da sucessão (interação Tempo*Tamanhos, $p = 0.0002$; veja Tabela 5).

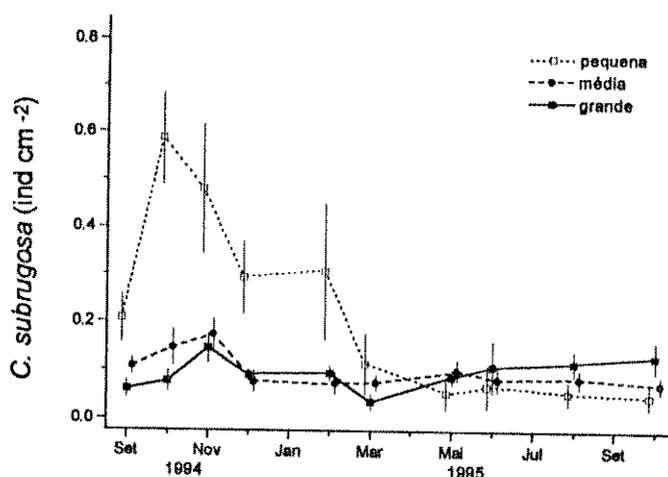


Figura 8 - Densidades média de *Collisella subrugosa* em clareiras de diferentes tamanhos raspados na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 5 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação entre as densidades de *Collisella subrugosa* em clareiras de diferentes tamanhos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.2536). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 2.899e^{-10}$), foi de $\chi^2 = 149.3$, $gl = 44$, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	5	0.06	1.99	0.167
TAMANHO DE CLAREIRAS	2	0.16	5.20	<u>0.028</u>
ERRO	10	0.03		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.06	12.71	<u>0.0001</u>
TEMPO*TAMANHOS	18	0.04	8.09	<u>0.0002</u>
TEMPO*BLOCOS	45	0.006	1.18	0.3523
ERRO (TEMPO)	90	0.005		

ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS

	WL	F	P	T²	F	P
TEMPO	0.003	74.06	<u>0.013</u>	333.26	74.06	<u>0.013</u>
TEMPO*TAMANHOS	0.0001	21.43	<u>0.005</u>	1585.44	88.08	<u>0.011</u>
TEMPO*BLOCOS	0.00002	2.65	<u>0.034</u>	183.63	1.63	0.454

Em relação à *N. lineolata*, houve uma maior colonização a partir do inverno e primavera de 1995, ocorrendo em baixas densidades independentemente do tratamento. Outra espécie da mesma família - *Littoraria flava* King & Broderip - apareceu ocasionalmente em algumas amostras, mas com valores extremamente baixos, sem apresentar nenhum padrão.

COBERTURA DE BRACHIDONTES

A invasão de *Brachidontes* adultos a partir das bordas foi sempre maior nos quadrados pequenos (Fig. 9, Tab. 6). Nestas clareiras, a migração foi constante desde os estágios iniciais da sucessão, enquanto em clareiras médias e grandes a invasão lateral foi detectada em maior número a partir de março.

Deste modo, as parcelas com maior relação perímetro/área tiveram rápida invasão lateral a partir da faixa circundante de mexilhões residentes, que não foi modificada. Por exemplo, as pequenas clareiras dos blocos 1 e 2 se fecharam 6 e 7 meses após as raspagens, respectivamente. Esta diferença, no entanto, pode ser um artefato resultante do menor tamanho da clareira, sendo necessária uma menor densidade original da matriz circundante de mexilhões, quando comparada com os quadrados grandes. Assim, para se preencher uma clareira pequena, seriam necessários menos indivíduos de *Brachidontes* que para se preencher uma clareira de 400 cm².

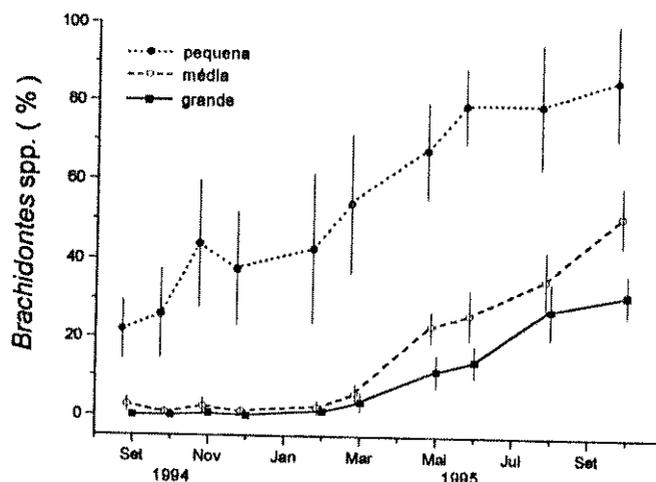


Figura 9 - Migração lateral por espécies de *Brachidontes* spp. em clareiras de diferentes tamanhos raspadas na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

A Figura 10 indica que nos estágios iniciais da sucessão a área ocupada por migração lateral é muito semelhante, mas as trajetórias de cada tratamento são diferentes. As clareiras pequenas não apresentam muita variação, enquanto clareiras maiores têm pouca área recoberta no início, aumentando rapidamente a partir de março de 1995, cerca de 6 meses após a raspagem. Se fosse considerada apenas a fase inicial da sucessão, o resultado esperado é que a área ocupada por *Brachidontes* em todos os tipos de clareiras fosse semelhante, já que as velocidades de ocupação do substrato por estes organismos devem ser similares entre as diferentes clareiras.

Tabela 6 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação entre a cobertura por mexilhões devido à migração lateral em clareiras de diferentes tamanhos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.2747). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly (= $7.616e^{-11}$), foi de $\chi^2 = 158.3$, gl = 44, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	5	1.14	2.65	0.089
TAMANHO DE CLAREIRAS	2	7.53	17.45	<u>0.0005</u>
ERRO	10	0.43		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	1.36	49.93	<u>0.0001</u>
TEMPO*TAMANHOS	18	0.03	1.23	0.3266
TEMPO*BLOCOS	45	0.04	1.60	0.1538
ERRO (TEMPO)	90	0.03		

ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS

	WL	F	P	λ^2	F	P
TEMPO	0.001	208.08	<u>0.0048</u>	936.37	208.08	<u>0.048</u>
TEMPO*TAMANHOS	0.0031	3.72	0.106	105.61	5.87	0.155
TEMPO*BLOCOS	0.0002	1.45	0.245	121.37	1.08	0.597

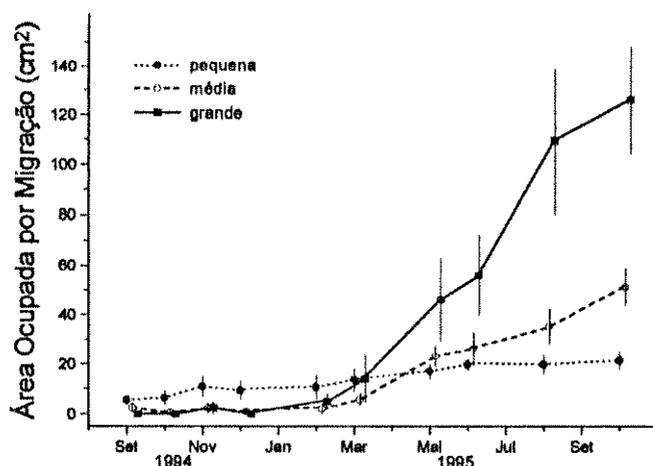


Figura 10 - Área média ocupada (\pm erro padrão) por migração lateral de *Brachidontes* spp. em clareiras de diferentes tamanhos ao longo do período de estudo na Praia da Barra, Ubatuba, SP.

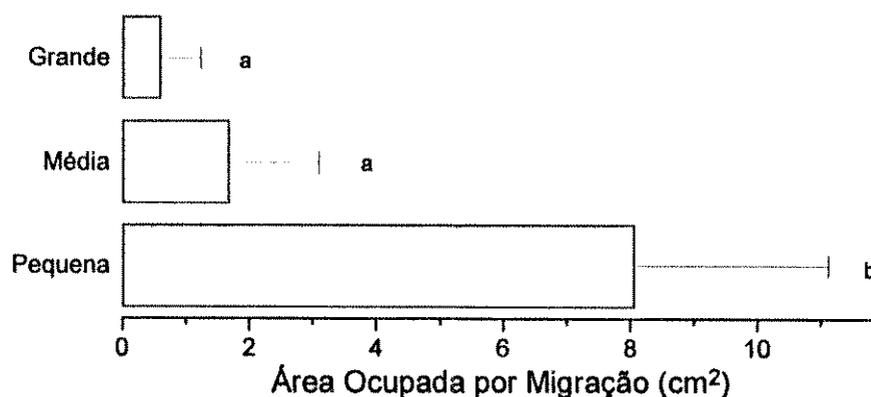


Figura 11 - Comparação da área média registrada de setembro a dezembro de 1994 em cada tratamento. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as clareiras de diferentes tamanhos, de acordo com o teste HSD de Tukey ($p < 0.05$). As barras indicam o erro padrão.

Na Figura 11 estão representados os valores médios da área ocupada por tratamento no início da sucessão. Para a análise, os valores utilizados em cada bloco representavam as médias de cada bloco relativas aos meses de setembro a dezembro de 1994. Os tratamentos diferiram significativamente entre si (ANOVA de 1 fator fixo, $F_{2,10} = 6.3$, $p = 0.017$). A área ocupada em clareiras pequenas no início da sucessão foi maior que em clareiras médias e grandes, indicando uma resposta mais rápida da comunidade circundante a pequenas perturbações.

Na Figura 9 percebe-se também que as clareiras médias são ocupadas mais rapidamente que as clareiras grandes. A velocidade de fechamento por migração pode ser analisada comparando-se a relação perímetro:área no decorrer da sucessão; conforme as clareiras vão se fechando, espera-se que esta relação aumente. Como as clareiras têm o mesmo formato, pode-se utilizar a premissa que o formato das clareiras não se altera ao longo do tempo e, assim, calcular a relação perímetro:área observada em cada clareira durante as amostragens.

Na Figura 12 pode-se observar que, em média, as clareiras médias e grandes mantêm a mesma relação perímetro/área durante a sucessão; portanto, não parece haver diferenças de recolonização, ao menos durante o período de estudo. As clareiras pequenas, por outro lado, aumentam esta relação em intervalos de tempo; quando uma clareira se fecha, ela é desconsiderada da análise (pois a relação perímetro:área deixa de existir), e a relação retorna a valores próximos ao original.

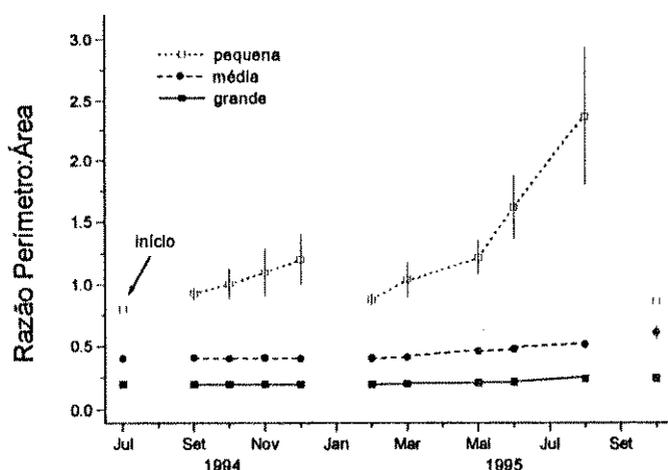


Figura 12 - Alteração da razão perímetro/área no decorrer da sucessão em clareiras de diferentes tamanhos raspados na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

A densidade de *Brachidontes* por ocasião das raspagens parece influenciar a taxa de recobrimento das clareiras por migração lateral. Na Praia da Barra foram contados todos os indivíduos presentes nos quadrados de 25cm² dos blocos de 1 a 5, sendo que nos blocos 1 e 2 a densidade foi maior (100 e 104 indivíduos, respectivamente), enquanto nos blocos restantes a densidade foi menor que 65 (Fig. 13). Dois meses após a raspagem, a cobertura por migração lateral foi superior a 40% nos blocos de maior densidade (1 e 2), enquanto nos outros blocos a cobertura não passou de 20%.

Outra análise também indica diferenças na velocidade de fechamento das clareiras em função da densidade. Na Tabela 7 estão indicadas as equações e comparações entre as tendências lineares das

trajetórias de sucessão destas mesmas clareiras, sendo que todos os modelos de regressão utilizados passavam pela origem dos eixos (ponto 0,0). De acordo com os modelos ajustados, as clareiras nos blocos 1 e 2 atingem 100% de cobertura cerca de 11 meses após a raspagem, enquanto nos outros blocos as clareira só se fecham após 13 meses ou mais (Fig. 14). Entretanto, o tempo real de fechamento das clareiras é menor; se um modelo logarítmico ($y = a + b \log x$) fosse utilizado, talvez o tempo predito para que as clareiras se fechassem fosse mais próximo do observado. Como esta análise teve por objetivo comparar as trajetórias de cada clareira entre si, e não modelar o processo de sucessão, optou-se por se apresentar o modelo mais simples. Parece haver um gradiente na velocidade de migração, sendo que nos blocos 1 e 2 a velocidade é maior, nos blocos 3 e 4 a velocidade é intermediária e no bloco 5 a taxa de invasão lateral é bem mais lenta.

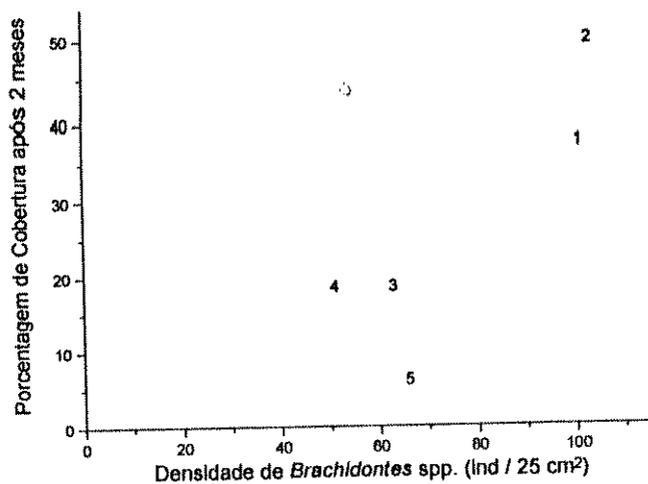


Figura 13 - Cobertura de *Brachidontes* por migração lateral 2 meses (setembro/94) após a raspagem em quadrados de 25cm², em função da densidade original de *Brachidontes* spp. presentes em cada parcela. Os valores no gráfico representam cada bloco experimental.

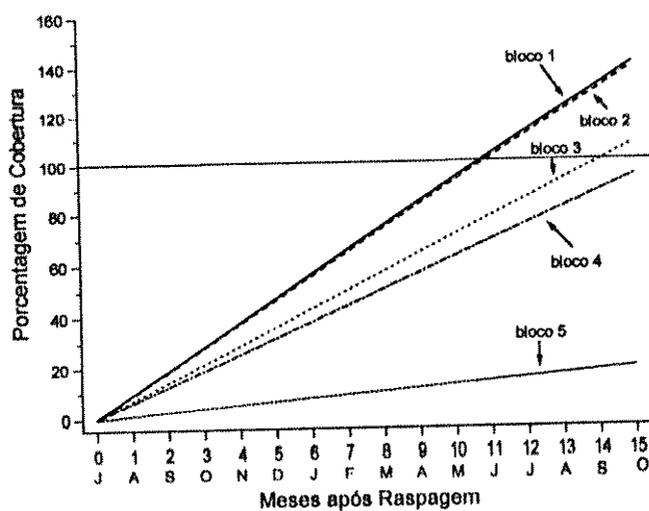


Figura 14 - Trajetória sucessional esperada em cada bloco experimental de quadrados de 25cm²: valores de cobertura através de migração lateral em função do tempo após a raspagem das clareiras.

Tabela 7 - Equações de cada trajetória de sucessão por migração lateral nos blocos de 1 a 5 em quadrados de 25 cm² raspados na Praia da Barra, Ubatuba, SP e análise de covariância comparando-se as inclinações de cada reta.

BLOCO	EQUAÇÃO	R ²	F	P
1	y = 9.35 x	0.90	89.93	< 0.001
2	y = 9.27 x	0.84	51.31	< 0.001
3	y = 7.15 x	0.98	384.12	< 0.001
4	y = 6.27 x	0.94	164.42	< 0.001
5	y = 1.26 x	0.51	10.25	0.009

FONTE DE VARIAÇÃO	ANCOVA			
	GL	QM	F	P
TEMPO	1	173666.8	445.9	< 0.001
BLOCO	4	1732.5	4.4	0.004
TEMPO * BLOCO	4	1364.1	3.5	0.014
ERRO	46	389.5		

Ao se considerar cada espécie isoladamente, o mesmo padrão se repete; *B. solisianus* apresentou maior porcentagem de cobertura nas clareiras pequenas (Fig. 15, Tab. 8), oscilando erratically durante a amostragem. No período final da sucessão há um aumento da área ocupada nas clareiras médias e grandes, não se verificando diferenças entre estes tratamentos.

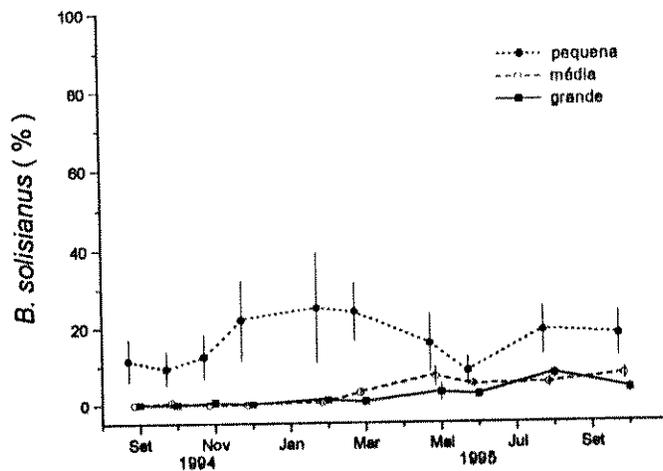


Figura 15 - Migração lateral por *Brachidontes solisianus* em clareiras de diferentes tamanhos raspados na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 8 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação entre a cobertura de *B. solisianus* devido à migração lateral em clareiras de diferentes tamanhos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.3534). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly (= 1.918e⁻⁸), foi de $\chi^2 = 120.8$, gl = 44, p < 0.0001.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	5	0.17	1.86	0.189
TAMANHO DE CLAREIRAS	2	1.21	13.37	0.002
ERRO	10	0.09		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.10	4.73	0.007
TEMPO*TAMANHOS	18	0.04	1.97	0.097
TEMPO*BLOCOS	45	0.03	1.65	0.112
ERRO (TEMPO)	90	0.03		

ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T ²	F	P
TEMPO	0.043	4.89	0.181	22.02	4.89	0.181
TEMPO*TAMANHOS	0.026	1.14	0.501	21.30	1.18	0.554
TEMPO*BLOCOS	0.0006	1.09	0.461	54.89	0.49	0.859

Do mesmo modo, *B. darwinianus* apresentou maior cobertura nas parcelas pequenas em relação às outras, como mostra a Figura 16 (ver também Tabela 9). Comparando-se com *B. solisianus*, esta espécie teve até 3 vezes maior cobertura do espaço disponível, nos meses finais da amostragem.

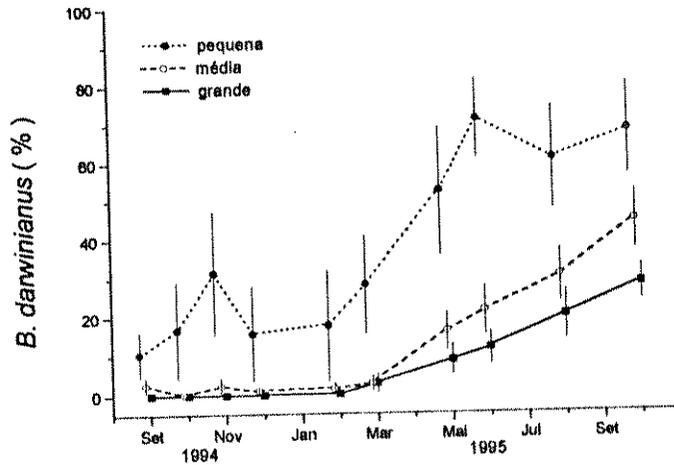


Figura 16 - Migração lateral por *Brachidontes darwinianus* em clareiras de diferentes tamanhos raspados na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 9 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação entre a cobertura de *B. darwinianus* devido à migração lateral em clareiras de diferentes tamanhos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.3534). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.918e^{-8}$), foi de $\chi^2 = 120.8$, gl = 44, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.92	3.42	<u>0.046</u>		
TAMANHO DE CLAREIRAS	2	2.91	10.84	<u>0.003</u>		
ERRO	10	0.27				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	9	1.21	49.61	<u>0.001</u>		
TEMPO*TAMANHOS	18	0.04	1.56	0.124		
TEMPO*BLOCOS	45	0.05	2.00	0.079		
ERRO (TEMPO)	90	0.02				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T^2	F	P
TEMPO	0.002	102.90	<u>0.01</u>	436.07	102.9	<u>0.01</u>
TEMPO*TAMANHOS	0.00009	1.89	0.12	70.83	0.63	0.79
TEMPO*BLOCOS	0.001	5.53	0.06	68.63	3.81	0.23

COBERTURA DE ALGAS

Outros organismos presentes nas clareiras foram diversas espécies de algas, embora com coberturas muito baixas (abaixo de 2% - Fig. 17). A espécie dominante foi a alga vermelha *Porphyra atropurpurea* Olivi (De Toni), que colonizou as clareiras de 400cm² nas fases iniciais da sucessão, no final do inverno.

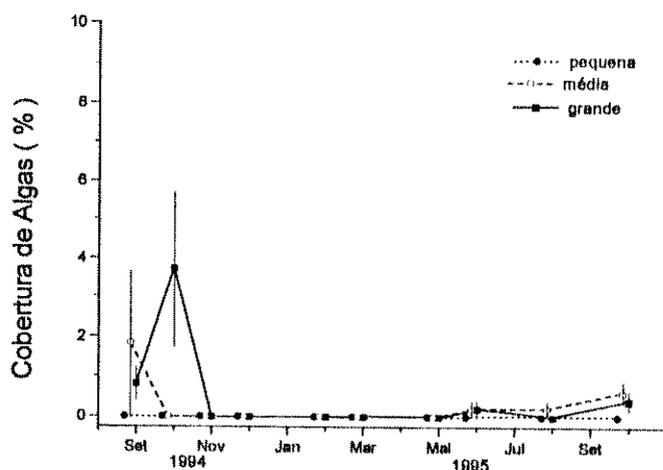


Figura 17 - Cobertura de algas em clareiras de diferentes tamanhos raspados na Praia da Barra, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

3.1.3 - EFEITOS DE *CHTHAMALUS* NA SUCESSÃO

Não houve interferência de *C. bisinuatus* nos processos de sucessão neste local, uma vez que não ocorreram diferenças significativas nas densidades dos organismos citados na seção anterior, entre clareiras de 100 cm² com e sem retirada de *Chthamalus* recrutantes (Fig. 18, Tab. 10). Entretanto, os resultados devem ser interpretados com cautela, devido à grande mortalidade deste cirripédio; as observações serão mais restritas ao período de permanência de *Chthamalus* nas clareiras, de fevereiro a junho de 1995.

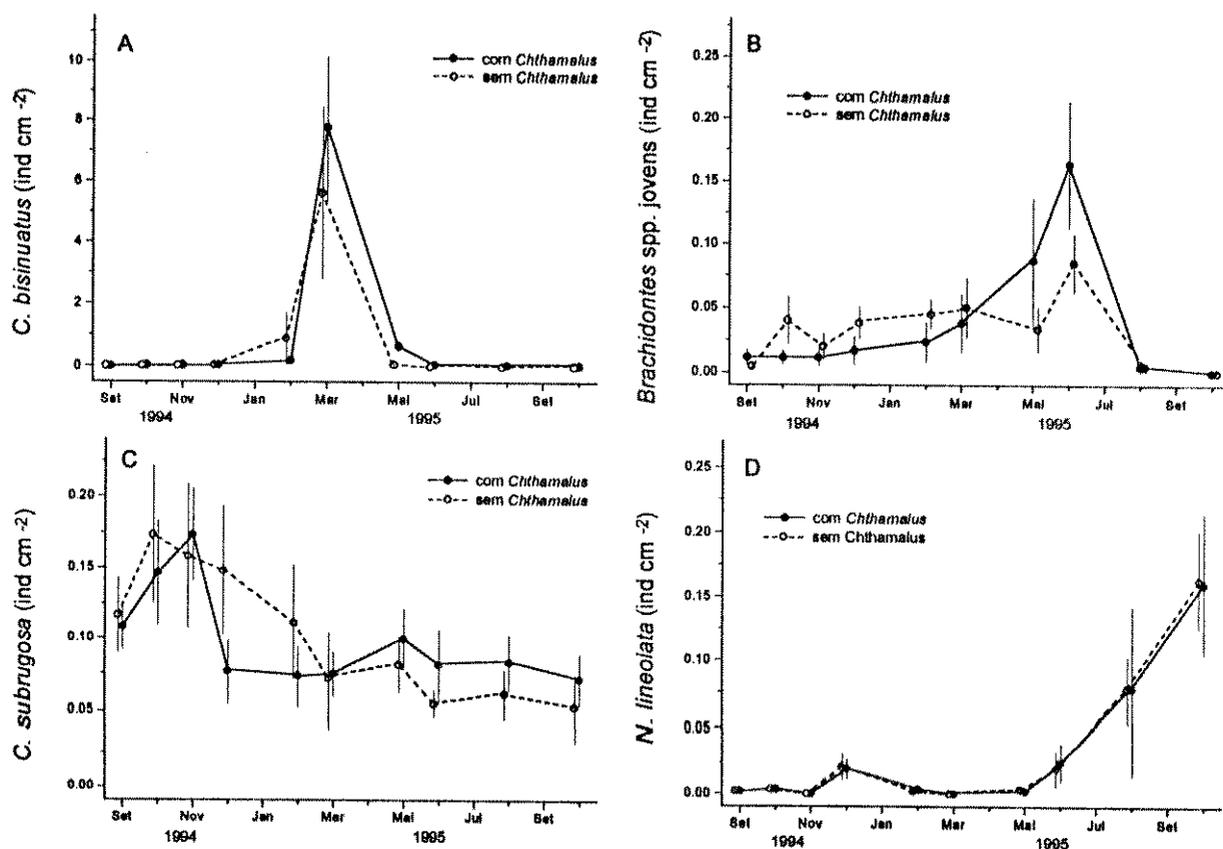


Figura 18 - Densidades médias de diversos organismos no decorrer da sucessão em clareiras de 100 cm² na presença (linhas contínuas) e ausência (linhas tracejadas) de *Chthamalus* na Praia da Barra, Ubatuba, SP. A: *C. bisinuatus*, B: *Brachidontes* jovens, C: *C. subrugosa* e D: *N. lineolata*. As barras indicam o erro padrão.

Alguns padrões puderam ser observados neste experimento. A colonização de *Chthamalus* foi episódica na Praia da Barra, sendo dependente de um único evento de recrutamento (Fig. 18A); ocupações posteriores deste cirripédio nas clareiras não foram significativas (Tab. 10). Aparentemente, este cirripédio não influencia a densidade de *Collisella* (Fig. 18C), possivelmente por colonizar a região mais central das clareiras, enquanto *Collisella* permanece junto às bordas das clareiras (ver abaixo - *Efeitos da posição dentro da clareira*). *Nodilittorina* não ocorreu durante a permanência de *Chthamalus* nas clareiras, aumentando em abundância de modo idêntico em ambos os tratamentos, enquanto *Brachidontes* jovens variaram erratically nas clareiras (Fig. 18B, D). Apesar das análises não indicarem diferenças significativas para *Brachidontes* jovens, entre fevereiro e junho de 1995 houve um pequeno aumento na densidade de indivíduos em clareiras com a presença de *Chthamalus*; esta tendência poderia ser resultante de uma facilitação do recrutamento do mexilhão por *C. bisinuatus*, o qual funcionaria como suporte para fixação dos mitilídeos.

Tabela 10 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da densidade de diversos organismos em clareiras com e sem cracas. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser, cujos valores estão indicados ao lado da espécie sendo testada. Não foi possível executar o teste para esfericidade, devido ao pequeno número de graus de liberdade.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
<i>CHTHAMALUS</i> (EPSILON = 0.2304)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.49	4.87	0.05
TRATAMENTO	5	0.20	1.94	0.22
ERRO	5	0.10		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	2.64	37.99	<u>0.0001</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.12	1.69	0.23
TEMPO*BLOCOS	45	0.28	4.04	0.02
ERRO (TEMPO)	45	0.07		
<i>BRACHIDONTES</i> JOVENS (EPSILON = 0.1895)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.008	1.73	0.28
TRATAMENTO	5	0.0003	0.06	0.81
ERRO	5	0.004		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.013	6.98	<u>0.02</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.003	1.45	0.28
TEMPO*BLOCOS	45	0.001	0.60	0.77
ERRO (TEMPO)	45	0.002		
<i>COLLISELLA</i> (EPSILON = 0.3257)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.040	5.48	<u>0.04</u>
TRATAMENTO	5	0.0001	0.02	0.89
ERRO	5	0.007		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.012	10.12	<u>0.0008</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.002	1.94	0.17
TEMPO*BLOCOS	45	0.003	2.08	0.09
ERRO (TEMPO)	45	0.001		
<i>NODILITTORINA</i> (EPSILON = 0.2304)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.005	1.53	0.33
TRATAMENTO	5	0.00002	0.01	0.94
ERRO	5	0.003		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.027	21.22	<u>0.003</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.00003	0.03	0.92
TEMPO*BLOCOS	45	0.003	2.17	0.18
ERRO (TEMPO)	45	0.001		

A colonização das clareiras por organismos sésseis foi independente da presença de *Chthamalus*, com padrões similares de migração lateral por mexilhões (Fig. 19, Tab. 11).

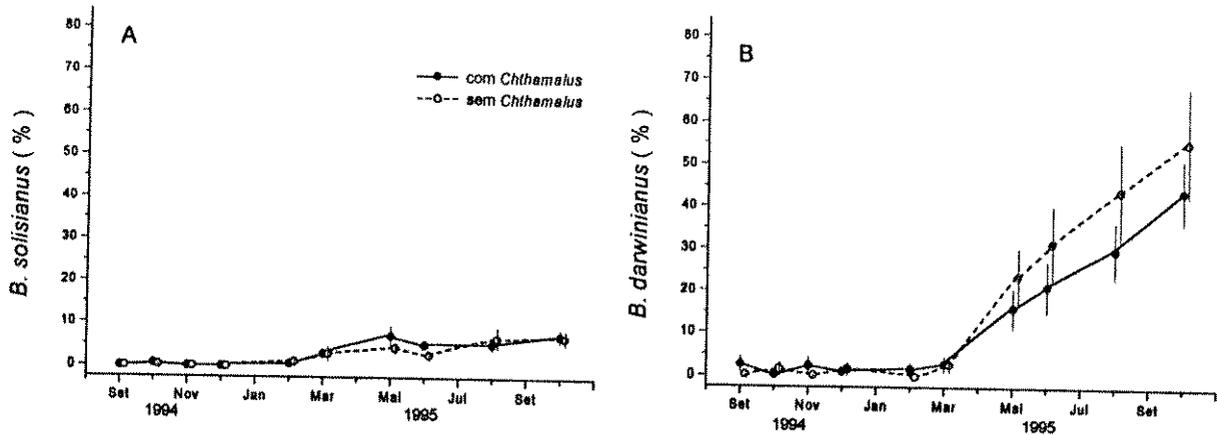


Figura 19 - Cobertura média de diversos organismos sésseis no decorrer da sucessão em clareiras de 100 cm² na presença (linhas contínuas) e ausência (linhas tracejadas) de *Chthamalus* na Praia da Barra, Ubatuba, SP. A: *B. solisianus*, B: *B. darwinianus*. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 11 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura de mexilhões em clareiras com e sem cracas. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser, cujos valores estão indicados ao lado da espécie sendo testada. Não foi possível executar o teste para esfericidade, devido ao pequeno número de graus de liberdade.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
<i>B. SOLISIANUS</i> (EPSILON = 0.5325)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.01	0.45	0.80
TRATAMENTO	5	0.01	0.49	0.52
ERRO	5	0.03		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.13	9.23	0.0001
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.003	0.19	0.96
TEMPO*BLOCOS	45	0.01	0.60	0.89
ERRO (TEMPO)	45	0.01		
<i>B. DARWINIANUS</i> (EPSILON = 0.1748)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.28	3.33	0.11
TRATAMENTO	5	0.04	0.49	0.52
ERRO	5	0.09		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	1.06	84.15	0.0001
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.02	1.90	0.21
TEMPO*BLOCOS	45	0.02	1.33	0.35
ERRO (TEMPO)	45	0.01		

3.1.4 - EFEITOS DA POSIÇÃO DENTRO DA CLAREIRA

A densidade de organismos nas regiões central e periférica de clareiras grandes foi semelhante às diferenças encontradas entre clareiras grandes e pequenas (Fig. 20, Tab. 12).

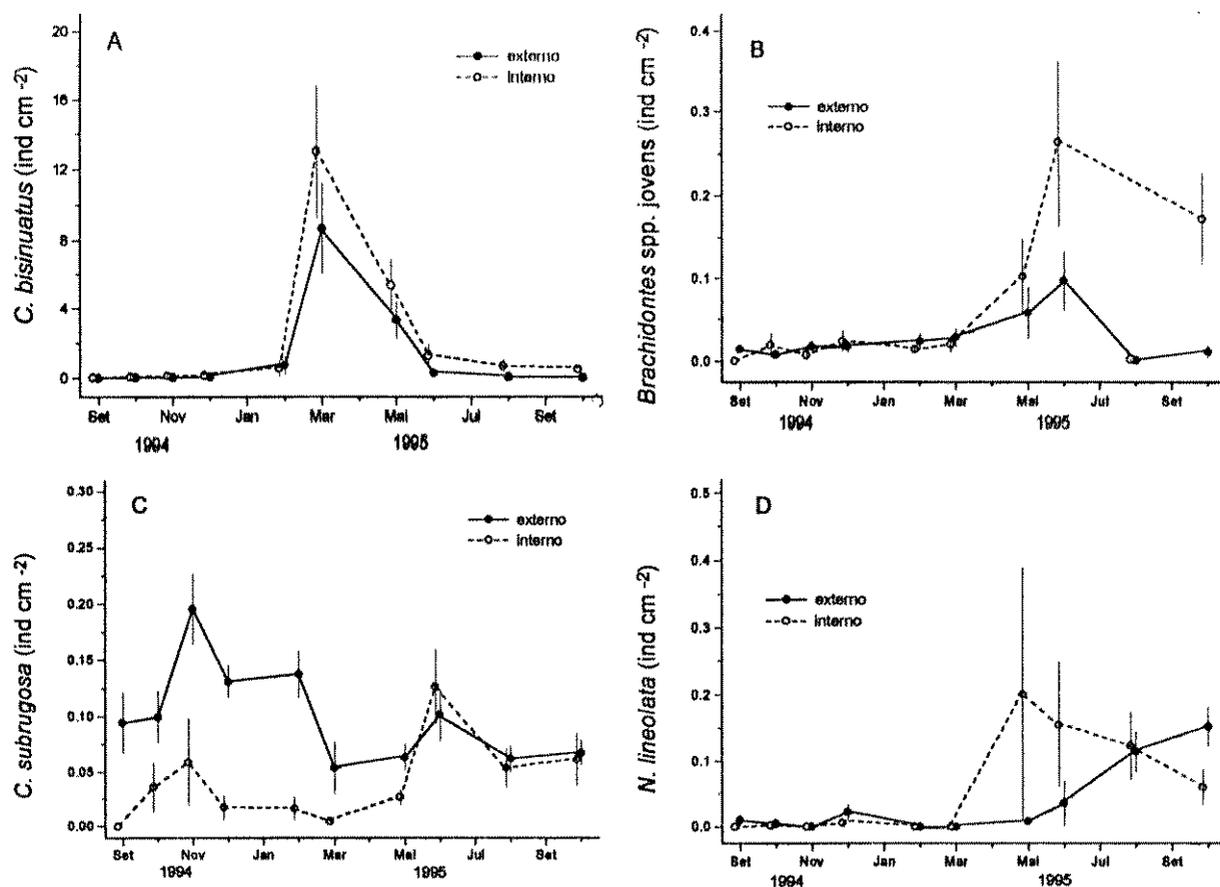


Figura 20 - Densidades médias de diversos organismos no decorrer da sucessão no centro (linhas contínuas) e periferia (linhas tracejadas) de clareiras de 400 cm² na Praia da Barra, Ubatuba, SP: **A:** *C. bisinuatus*, **B:** *Brachidontes* jovens, **C:** *C. subrugosa* e **D:** *N. lineolata*. As barras indicam o erro padrão.

O recrutamento de *Chthamalus* foi maior na região central das clareiras durante todo o período amostrado a partir da colonização (Fig. 20A, Tab. 12). Do mesmo modo, *Brachidontes* jovens também colonizaram o interior das clareiras da metade do período de estudo até o final (Fig. 20B). Um padrão oposto a este foi observado em relação ao gastrópode *C. subrugosa*, que apresentou maiores densidades nas bordas das clareiras no início da sucessão (Fig. 20C), atingindo densidades similares ao centro conforme as clareiras foram se fechando. Com o fechamento das clareiras, uma maior proporção de *Collisella* presentes nas bordas foram amostradas na região central das clareiras, durante o período final do estudo. A maior presença da comunidade preexistente de mexilhões na região periférica nos últimos meses analisados também pode ter influenciado o aumento da densidade de *N. lineolata* de março em diante, ainda que tais densidades tenham se mantido extremamente baixas (Fig. 20D).

Tabela 12 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da densidade de diversos organismos na borda e no centro de clareiras de 400 cm². Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser, cujos valores estão indicados ao lado da espécie sendo testada. Não foi possível executar o teste para esfericidade, devido ao pequeno número de graus de liberdade.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
<u>CHTHAMALUS</u> (EPSILON = 0.2349)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.30	8.22	0.066
TRATAMENTO	5	0.20	5.47	<u>0.019</u>
ERRO	5	0.04		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	1.06	125.68	<u>0.0001</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.02	2.18	0.160
TEMPO*BLOCOS	45	0.08	9.12	<u>0.001</u>
ERRO (TEMPO)	45	0.01		
<u>BRACHIDONTES JOVENS</u> (EPSILON = 0.2097)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.002	1.99	0.24
TRATAMENTO	5	0.005	4.51	0.09
ERRO	5	0.001		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.005	15.58	<u>0.001</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.002	5.68	<u>0.025</u>
TEMPO*BLOCOS	45	0.001	2.64	0.077
ERRO (TEMPO)	45	< 0.001		
<u>COLLISELLA</u> (EPSILON = 0.3257)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.004	22.05	<u>0.002</u>
TRATAMENTO	5	0.020	105.85	<u>< 0.001</u>
ERRO	5	< 0.001		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.001	7.33	<u>0.006</u>
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.001	6.98	<u>0.007</u>
TEMPO*BLOCOS	45	< 0.001	1.46	0.258
ERRO (TEMPO)	45	< 0.001		
<u>NODILITTORINA</u> (EPSILON = 0.2304)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.004	0.74	0.63
TRATAMENTO	5	0.001	0.15	0.71
ERRO	5	0.005		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	9	0.005	1.44	0.28
TEMPO*TRATAMENTO	9	0.002	0.60	0.57
TEMPO*BLOCOS	45	0.002	0.51	0.85
ERRO (TEMPO)	45	0.003		

3.2 - PRAIA DO LÁZARO

3.2.1 - PARCELAS NÃO MANIPULADAS

Foram observadas 4 espécies de bivalves na faixa de dominância de *Brachidontes*: *B. solisianus*, *B. darwinianus*, *Pinctada imbricata* e, ocasionalmente, *Perna perna*. A maior cobertura deve-se a *B. solisianus*, que se manteve em níveis estáveis (Fig. 21). *Brachidontes darwinianus* apresentou grande abundância inicialmente, decaindo no decorrer das observações e posteriormente aumentando no inverno. Por outro lado, *P. imbricata* aumentou gradualmente desde o início.

Houve também grande variação na cobertura de algas ocorrendo sobre os mexilhões, com maiores valores nos meses de fevereiro e abril, indicando a sazonalidade principalmente devido à rodofícea *Porphyra atropurpurea* (Fig. 22). Neste gráfico pode-se observar também que *C. bisinuatus* apresentou baixa cobertura até janeiro de 1995; em fevereiro, ocorreu grande mortalidade deste cirripédio tanto na faixa de *Brachidontes* quanto na de *Chthamalus*, sem apresentar nenhum padrão.

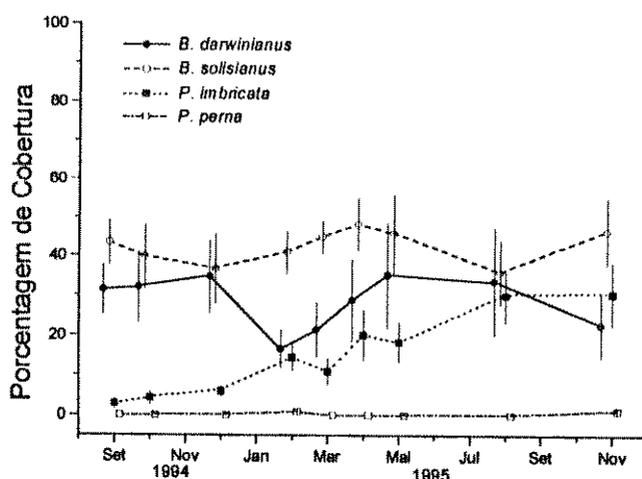


Figura 21 - Variação da cobertura de *Brachidontes solisianus*, *B. darwinianus*, *Pinctada imbricata* e *Perna perna* em parcelas não manipuladas na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

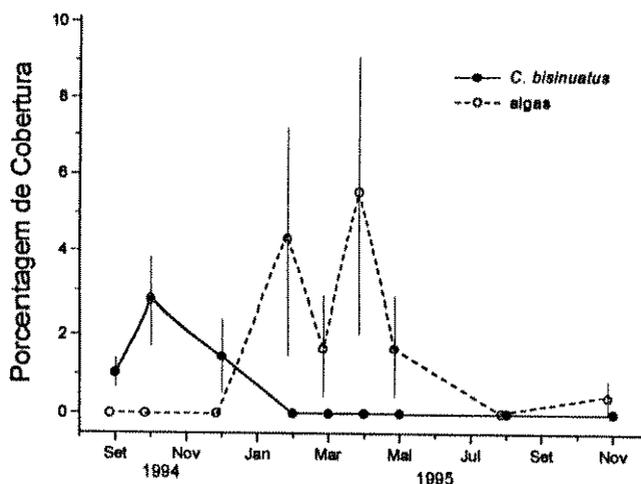


Figura 22 - Variação da cobertura de algas e do cirripédio *Chthamalus bisinuatus* sobre mexilhões em parcelas não manipuladas na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Foram observados gastrópodes herbívoros nas parcelas controle a partir de março, sobre a comunidade de bivalves, com grande variação entre diferentes blocos experimentais (Fig. 23). As espécies registradas foram *Nodilittorina lineolata* e *Collisella subrugosa*, sendo que esta manteve-se em níveis mais constantes, com cerca de 1 indivíduo/ 25cm². Outro gastrópode observado foi *Fissurella clenchi* Farfante, que ocorreu em pequena quantidade.

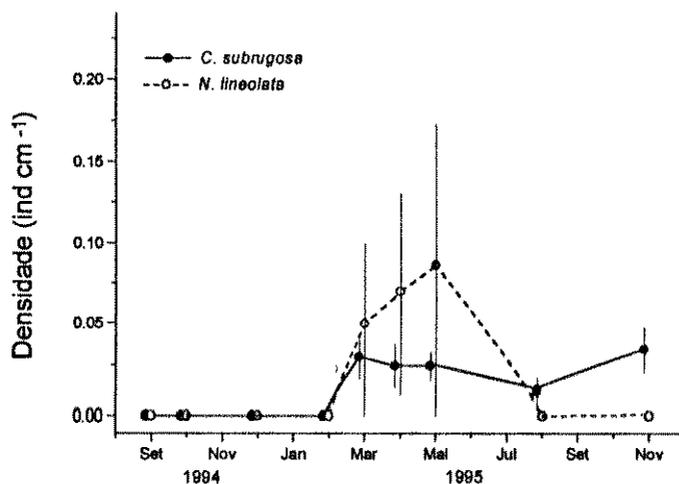


Figura 23 - Variação da densidade de *Collisella subrugosa* e *Nodilittorina lineolata* ocorrendo sobre mexilhões em parcelas não manipuladas na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

3.2.2 - EFEITOS DE FORMATO DE CLAREIRAS

DENSIDADE DE *CHITHAMALUS*

Não foram observadas diferenças significativas entre os diferentes formatos de clareiras (Fig. 24, Tab. 13). Em fevereiro, foi observada uma grande mortalidade, reduzindo o número de indivíduos a valores próximos de zero; estas quedas de densidade não diferiram entre os tratamentos, indicando ser um evento independente dos tratamentos.

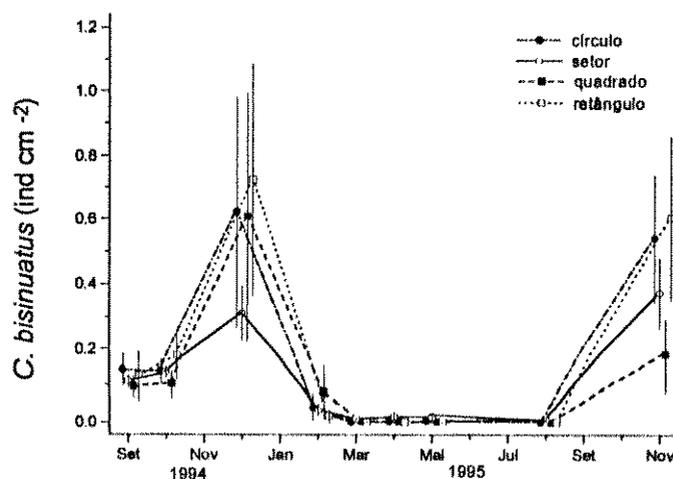


Figura 24 - Densidades médias (\pm erro padrão) de *C. bisinuatus* em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP.

Tabela 13 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da densidade de *C. bisinuatus* em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.3072). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.29e^{-14}$), foi de $\chi^2 = 387.8$, gl = 35, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.16	6.21	<u>0.003</u>		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.02	0.86	<u>0.484</u>		
ERRO	15	0.03				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.48	34.81	<u>0.0001</u>		
TEMPO*FORMATOS	24	0.01	1.04	<u>0.4208</u>		
TEMPO*BLOCOS	40	0.06	4.01	<u>0.0005</u>		
ERRO (TEMPO)	120	0.01				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T^2	F	P
TEMPO	0.090	10.15	<u>0.002</u>	10.15	10.15	<u>0.002</u>
TEMPO*FORMATOS	0.229	0.66	0.842	1.99	0.55	0.916
TEMPO*BLOCOS	0.026	1.23	0.262	7.11	1.14	0.356

DENSIDADE DE *BRACHIDONTES* JOVENS

Em relação a *Brachidontes* jovens, foi observada maior colonização em parcelas quadradas (Tab. 14); não houve um padrão determinado, sendo a maior parte dos mexilhões jovens constituída por *B. darwinianus* (Fig. 25). Após a colonização inicial por migração lateral, os indivíduos cresceram, sendo então determinados a nível específico. Apenas ocasionalmente foram observados indivíduos na região central das parcelas, mas não foi possível distinguir se sua origem foi da comunidade circundante ou a partir da coluna d'água.

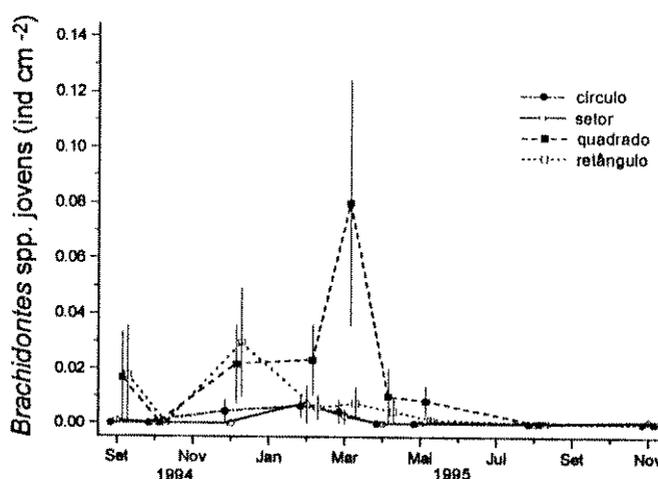


Figura 25 - Densidade de *Brachidontes* jovens em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 14 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da densidade de *Brachidontes* jovens em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.2451). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 8.895e^{-25}$), foi de $\chi^2 = 671.5$, gl = 35. $p < 0.0001$.

FONTES DE VARIÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.001	1.90	0.155		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.003	4.94	<u>0.014</u>		
ERRO	15	0.0006				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.001	2.67	0.087		
TEMPO*FORMATOS	24	0.0008	1.59	0.185		
TEMPO*BLOCOS	40	0.0004	0.83	0.598		
ERRO (TEMPO)	120	0.0005				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	η^2	F	P
TEMPO	0.270	3.47	0.043	2.70	3.47	0.043
TEMPO*FORMATOS	0.115	1.41	0.198	4.03	1.47	0.183
TEMPO*BLOCOS	0.070	1.01	0.481	3.96	0.84	0.700

DENSIDADE DE HERBÍVOROS

Foram observadas três espécies de gastrópodes herbívoros nas clareiras, com abundâncias decrescentes: *Collisella subrugosa*, *Nodilittorina lineolata* e *Fissurella clenchi*. Estas duas últimas espécies não foram analisadas, por apresentarem valores extremamente baixos.

Não foram constatadas diferenças de densidade entre os diferentes tipos de clareira para *C. subrugosa* adultas (Fig. 26A, Tab. 15). Entretanto, parece haver um padrão temporal de variação na abundância destes organismos, ocorrendo o recrutamento de indivíduos jovens a partir do outono, sem nenhuma tendência quanto ao tratamento (Fig. 26B).

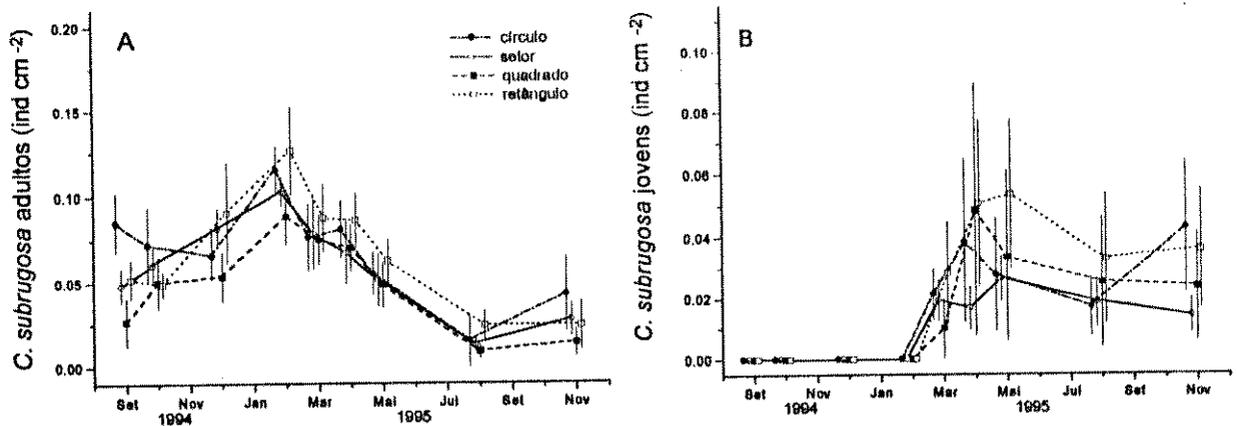


Figura 26 - Densidade de *Collisella subrugosa* adultas (A) e jovens (B) em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 15- Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da densidade de *C. subrugosa* adultos em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.5505). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 3.95e^{-5}$), foi de $\chi^2 = 122.9$, $gl = 35$, $p < 0.0001$.

FUNTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.006	1.83	0.167		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.004	1.21	0.339		
ERRO	15	0.003				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.0167	28.62	<u>0.0001</u>		
TEMPO*FORMATOS	24	0.0005	0.91	0.545		
TEMPO*BLOCOS	40	0.0018	3.13	<u>0.0002</u>		
ERRO (TEMPO)	120	0.0006				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T^2	F	P
TEMPO	0.05	18.90	<u>0.0002</u>	18.90	18.90	<u>0.0002</u>
TEMPO*FORMATOS	0.20	0.74	0.768	2.29	0.64	0.854
TEMPO*BLOCOS	0.01	1.82	<u>0.034</u>	13.95	2.23	<u>0.011</u>

COBERTURA DE BIVALVES

As quatro espécies de bivalves foram observadas participando nos processos de migração lateral por mexilhões adultos.

As análises foram feitas para cada espécie, exceto *Perna perna*, que apresentou abundâncias muito baixas. Para *B. solisianus*, a interação Tempo*Formatos foi significativa (Tab. 16), com maiores coberturas no setor em relação às outras figuras, em alguns estágios da sucessão (Fig. 27).

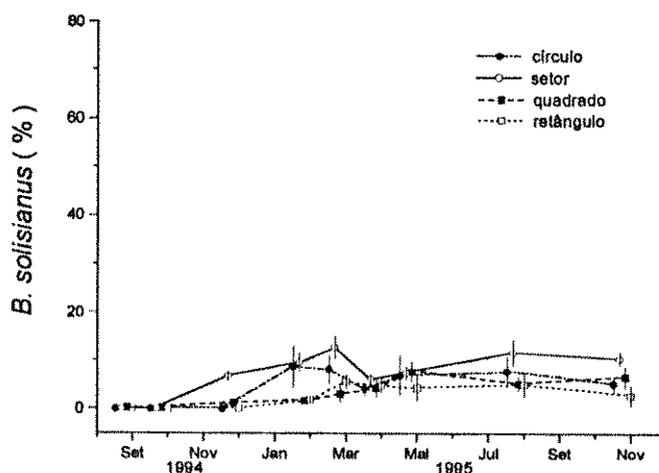


Figura 27 - Cobertura de *Brachidontes solisianus* a partir de migração lateral em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Com relação a *B. darwinianus* (Fig. 28) a interação Tempo*Formatos também foi significativa (Tab. 17), ocorrendo maiores diferenças de colonização nos estágios finais da sucessão. Entretanto, os testes univariado e multivariado apresentam resultados opostos, sendo o nível de significância marginal; ou seja, as diferenças entre os tratamentos são pequenas (Fig. 28).

Tabela 16 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura de *B. solisianus* em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.5025). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.0e^{-3}$), foi de $\chi^2 = 139.6$, gl = 35, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.098	4.44	<u>0.011</u>		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.157	7.11	<u>0.003</u>		
ERRO	15	0.022				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.236	44.30	<u>0.0001</u>		
TEMPO*FORMATOS	24	0.019	3.54	<u>0.0005</u>		
TEMPO*BLOCOS	40	0.009	1.75	<u>0.0499</u>		
ERRO (TEMPO)	120	0.005				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	η^2	F	P
TEMPO	0.012	82.45	<u>0.0001</u>	82.45	82.45	<u>0.0001</u>
TEMPO*FORMATOS	0.004	5.93	<u>0.0001</u>	45.42	12.62	<u>0.0001</u>
TEMPO*BLOCOS	0.016	1.48	0.1156	10.73	1.72	0.0591

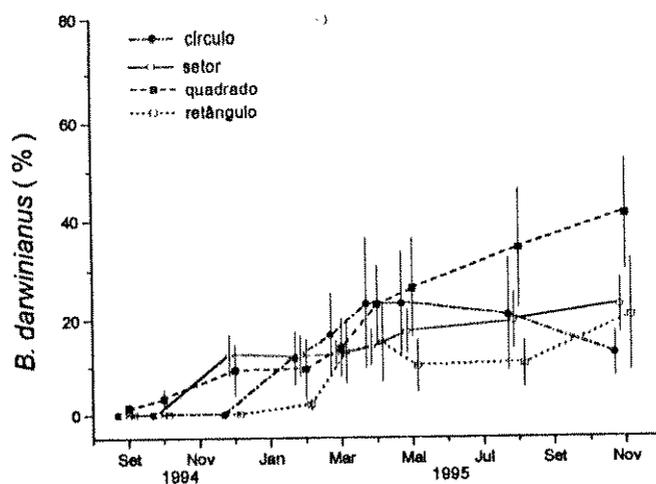


Figura 28 - Cobertura de *Brachidontes darwinianus* a partir de migração lateral em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 17 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura de *B. darwinianus* em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.3996). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.048e^{-7}$), foi de $\chi^2 = 194.9$, gl = 35, $p < 0.0001$.

Fonte de Variação	GL	Quadrado Médio	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.78	6.31	<u>0.002</u>		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.27	2.17	0.134		
ERRO	15	0.12				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.72	40.17	<u>0.0001</u>		
TEMPO*FORMATOS	24	0.03	1.86	<u>0.0781</u>		
TEMPO*BLOCOS	40	0.04	2.20	<u>0.0181</u>		
ERRO (TEMPO)	120	0.02				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	η^2	F	P
TEMPO	0.039	24.30	<u>0.0001</u>	24.30	24.30	<u>0.0001</u>
TEMPO*FORMATOS	0.028	2.40	<u>0.0187</u>	8.15	2.26	<u>0.0339</u>
TEMPO*BLOCOS	0.007	2.01	<u>0.0165</u>	13.51	2.16	<u>0.0134</u>

Por outro lado, o bivalve *Pinctada imbricata* ocorreu uniformemente em baixas densidades em todos os tratamentos (Fig. 29, Tab. 18). Este organismo parece apresentar baixa mobilidade, ocorrendo nas bordas com maior frequência ao se inclinar em direção à clareiras. Quando permanece ereto, em meio aos mexilhões, a chance de ser detectado pela estimativa de pontos parece ser menor.

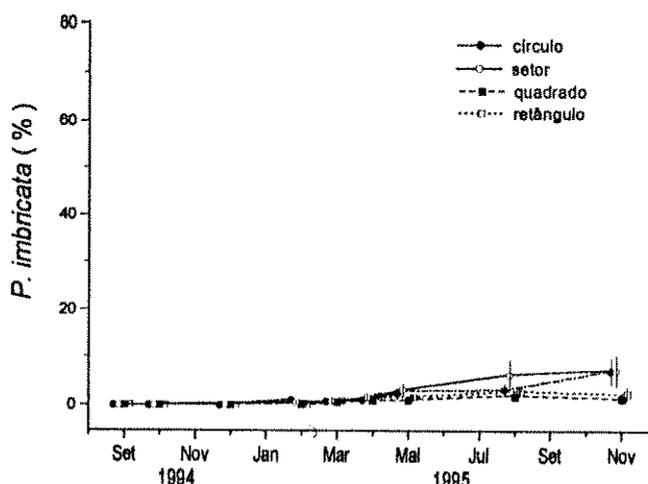


Figura 29 - Porcentagem de cobertura de *Pinctada imbricata* a partir de migração lateral em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 18 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura de *P. imbricata* em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser ($\epsilon = 0.3320$). O teste para esfericidade, não foi possível de ser executado, devido ao determinante da matriz ser menor que zero.

FONTES DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.022	1.03	0.434		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.024	1.16	0.356		
ERRO	15	0.021				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.098	21.86	<u>0.0001</u>		
TEMPO*FORMATOS	24	0.005	1.22	0.311		
TEMPO*BLOCOS	40	0.005	1.06	0.417		
ERRO (TEMPO)	120	0.004				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T ²	F	P
TEMPO	0.19	5.47	<u>0.011</u>	4.26	5.47	<u>0.011</u>
TEMPO*FORMATOS	0.20	0.96	0.534	2.45	0.90	0.598
TEMPO*BLOCOS	0.07	1.01	0.485	4.18	0.88	0.643

Quando todas as espécies foram consideradas juntas, não foram constatadas diferenças entre formatos de clareiras nos processos de migração lateral (Fig. 30); no entanto, a interação Tempo*Formatos foi significativa, sendo registradas, portanto, algumas diferenças no decorrer da sucessão (Tab. 19). Não parece haver um padrão detectável, sendo as maiores variações observadas nas clareiras em forma de círculos. As curvas de colonização parecem ter se estabilizado ao final do período de observação, não sendo detectadas diferenças significativas entre os formatos de clareiras em agosto/95 (ANOVA de 1 fator, $F_{3,15} = 1.6$, $p > 0.2$) nem em novembro/95 (ANOVA de 1 fator, $F_{3,15} = 3.2$, $p > 0.06$).

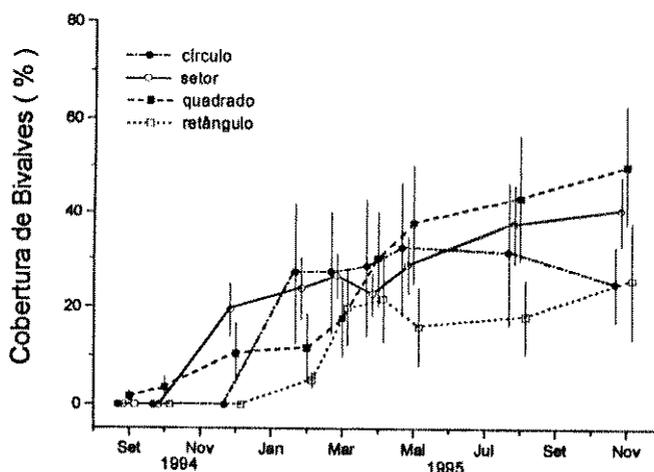


Figura 30 - Porcentagem de cobertura total de bivalves a partir de invasão lateral em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 19 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura total de bivalves em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser ($\epsilon = 0.3261$). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.143e^{-7}$), foi de $\chi^2 = 193.8$, $gl = 35$, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.99	5.10	0.006		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.34	1.76	0.199		
ERRO	15	0.19				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	1.29	57.26	0.0001		
TEMPO*FORMATOS	24	0.06	2.51	0.0269		
TEMPO*BLOCOS	40	0.05	2.34	0.0201		
ERRO (TEMPO)	120	0.02				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T^2	F	P
TEMPO	0.04	23.28	0.0001	23.28	23.28	0.0001
TEMPO*FORMATOS	0.01	3.59	0.0014	13.87	3.85	0.0016
TEMPO*BLOCOS	0.02	1.34	0.1835	7.81	1.25	0.2594

COBERTURA DE ALGAS

A cobertura de algas não influenciou o fechamento das clareiras, com baixa colonização (Fig. 31, Tab. 20). Foi observada grande variação espacial na cobertura de algas, sendo que clareiras posicionadas na região intermediária do costão foram mais colonizadas que aquelas posicionadas em direção ao mar ou mais próximas da praia. Na região intermediária era comum observar pequenos canais de água doce que escorriam da mata acima do costão, possivelmente influenciando a colonização local por espécies de algas.

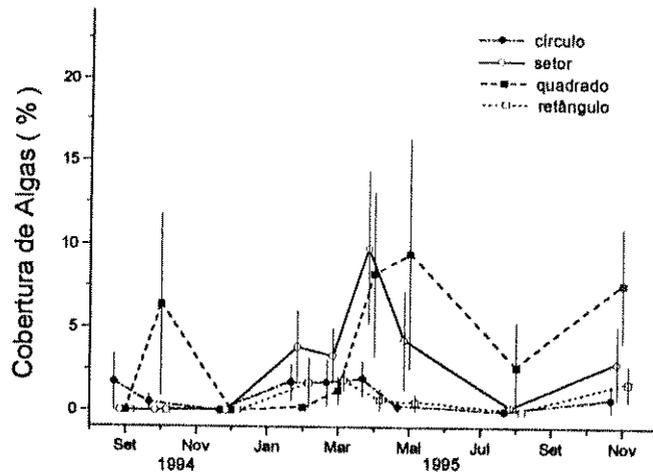


Figura 31 - Porcentagem de cobertura de algas em parcelas de diferentes formatos na Praia do Lázaro, Ubatuba, SP. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 20 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura de algas em clareiras de diferentes formatos. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.3963). O teste para esfericidade, de acordo com o Critério de Mauchly ($= 1.418e^{-4}$), foi de $\chi^2 = 107.4$, gl = 35, $p < 0.0001$.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P		
ENTRE OBJETOS						
BLOCOS	5	0.07	1.86	0.162		
FORMATO DE CLAREIRAS	3	0.05	1.42	0.276		
ERRO	15	0.04				
DENTRO DE OBJETOS						
TEMPO	8	0.06	6.05	0.001		
TEMPO*FORMATOS	24	0.02	1.79	0.091		
TEMPO*BLOCOS	40	0.02	2.19	0.019		
ERRO (TEMPO)	120	0.01				
ANÁLISE MULTIVARIADA DE MEDIDAS REPETIDAS						
	WL	F	P	T^2	F	P
TEMPO	0.16	5.27	0.015	5.27	5.27	0.015
TEMPO*FORMATOS	0.02	2.80	0.007	10.76	2.99	0.008
TEMPO*BLOCOS	0.002	3.17	0.003	25.83	4.13	0.0001

3.3 - COMPARAÇÃO ENTRE A SUCESSÃO NAS DUAS PRAIAS

3.3.1 - PADRÕES DE SUCESSÃO

Para se verificar se os processos de sucessão ocorridos nas praias do Lázaro e da Barra foram semelhantes, foram comparadas as coberturas de espécies sésseis presentes em quadrados de 100cm². Não ocorreram diferenças de colonização entre as duas espécies de *Brachidontes* (Fig. 32A, B), nem em relação à migração lateral por bivalves (Fig. 32C) ou à cobertura total de organismos sésseis (Fig. 32D), como mostra a Tabela 21.

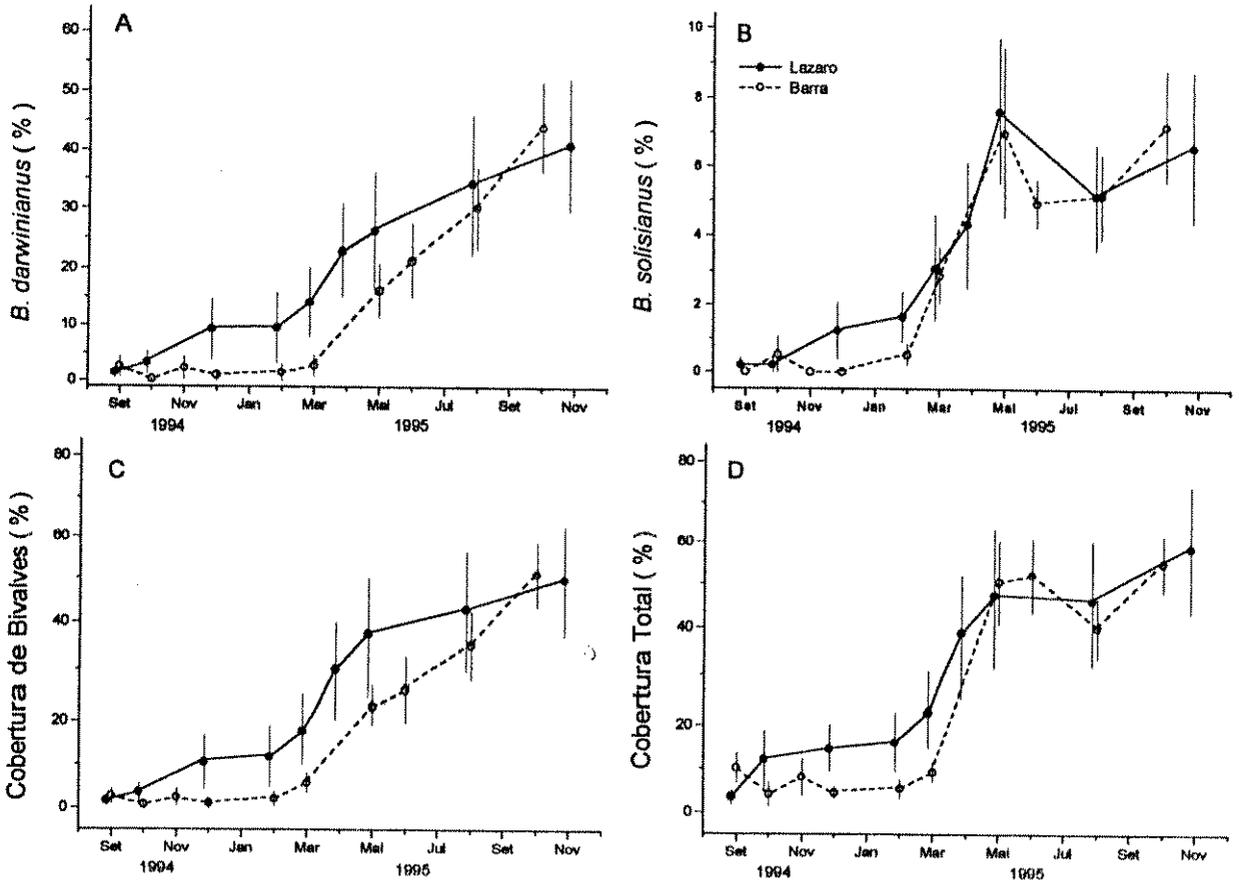


Figura 32 - Migração lateral por (A) *B. darwinianus*, (B) *B. solisianus*, (C) bivalves e (D) cobertura total de espécies sésseis em quadrados de 100 cm² raspados nas praias da Barra e do Lázaro, representados por porcentagem de cobertura do substrato; note as diferenças de escala. Os valores representados são as médias (\pm erro padrão).

Tabela 21 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura de organismos sésseis nas praias da Barra e do Lázaro em quadrados de 100 cm². Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser, cujos valores estão indicados ao lado da espécie sendo testada. Não foi possível executar o teste para esfericidade, devido ao pequeno número de graus de liberdade.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
<i>B. DARWINIANUS</i> (EPSILON = 0.3562)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.11	0.36	0.86
TRATAMENTO	5	0.20	0.64	0.46
ERRO	5	0.32		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	6	0.46	23.64	< 0.001
TEMPO*TRATAMENTO	6	0.02	0.42	0.42
TEMPO*BLOCOS	30	0.01	0.92	0.92
ERRO (TEMPO)	30	0.02		
<i>B. SOLISIANUS</i> (EPSILON = 0.5997)				
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	0.009	0.42	0.82
TRATAMENTO	5	0.006	0.30	0.61
ERRO	5	0.021		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	6	0.116	28.93	< 0.001
TEMPO*TRATAMENTO	6	0.003	0.86	0.50
TEMPO*BLOCOS	30	0.008	2.06	0.07
ERRO (TEMPO)	30	0.004		

Tabela 21 - continuação

MIGRAÇÃO LATERAL POR BIVALVES (EPSILON = 0.3295)**ENTRE OBJETOS**

BLOCOS	1	0.13	0.39	0.42
TRATAMENTO	5	0.26	0.79	0.84
ERRO	5	0.34		

DENTRO DE OBJETOS

TEMPO	6	0.68	34.58	< 0.001
TEMPO* TRATAMENTO	6	0.02	0.84	0.46
TEMPO*BLOCOS	30	0.02	0.75	0.67
ERRO (TEMPO)	30	0.02		

COBERTURA TOTAL (EPSILON = 0.3960)**ENTRE OBJETOS**

BLOCOS	1	0.21	1.07	0.47
TRATAMENTO	5	0.11	0.56	0.49
ERRO	5	0.20		

DENTRO DE OBJETOS

TEMPO	6	0.65	19.56	< 0.001
TEMPO* TRATAMENTO	6	0.04	1.32	0.31
TEMPO*BLOCOS	30	0.03	0.82	0.63
ERRO (TEMPO)	30	0.03		

A colonização por *Brachidontes* jovens (Fig. 33A) também foi semelhante entre as duas praias, enquanto a presença do principal gastrópode herbívoro - *C. subrugosa* - foi semelhante apenas no verão e outono de 1995, sendo maior na Praia da Barra nas outras estações (Fig. 33B).

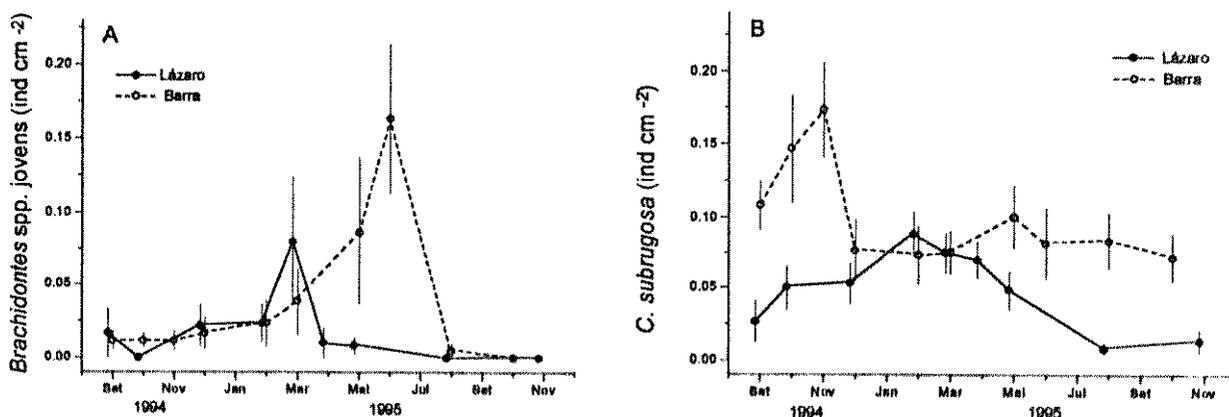


Figura 33 - Colonização por (A) *Brachidontes* spp. jovens e (B) *C. subrugosa* em quadrados de 100 cm² raspados nas praias da Barra e do Lázaro. Os valores representados são as médias (\pm erro padrão).

Em ambos os locais a colonização por cracas apresentou grande variabilidade espacial, como mostra a Figura 34: clareiras em locais mais distantes da praia apresentaram densidades maiores de recrutamento por *C. bisinuatus*. Outra escala espacial de grande variação foi observada entre praias; as maiores densidades de indivíduos jovens observadas na Praia da Barra foram cerca de 10 vezes maiores que aquelas observadas no Lázaro.

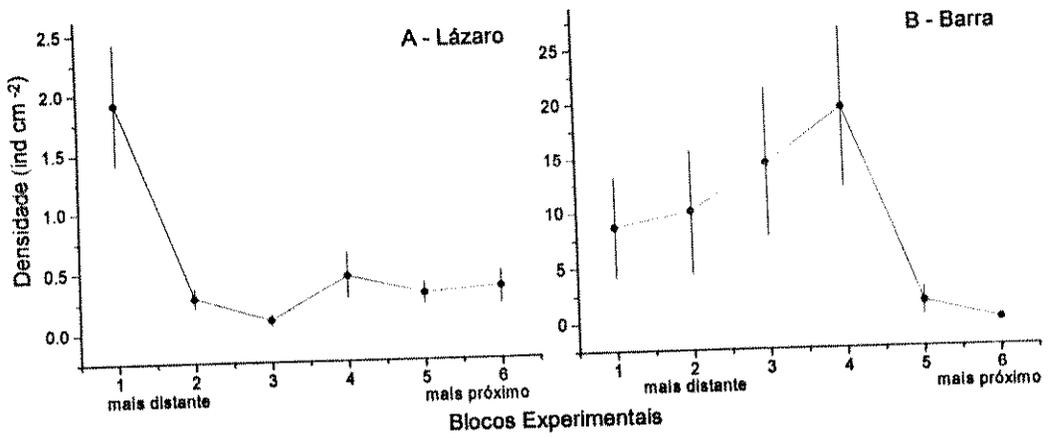


Figura 34 - Densidades médias (\pm EP) de *Chthamalus bisinuatus* nos meses de maior colonização deste cirripédio em duas praias da região de Ubatuba, SP: (A) Lázaro (dezembro/94, n=4), (B) Barra (março/95, n=3). Os valores representam as médias (\pm erro padrão) dos tratamentos em relação à localização das áreas experimentais (mais próximas ou distantes da praia).

3.3.2 - EFEITO DOS HERBÍVOROS NA ESPÉCIE PIONEIRA

Não foram verificadas correlações significativas entre a densidade do gastrópode *C. subrugosa* e do cirripédio *C. bisinuatus* nos meses de maior recrutamento de *Chthamalus*, nem 2 meses depois (Fig. 35). Apenas na Praia do Lázaro verificou-se uma baixa correlação negativa entre estes organismos ($p = 0.04$), mas que não se manteve com a mortalidade de *Chthamalus* (Fig. 35C, D).

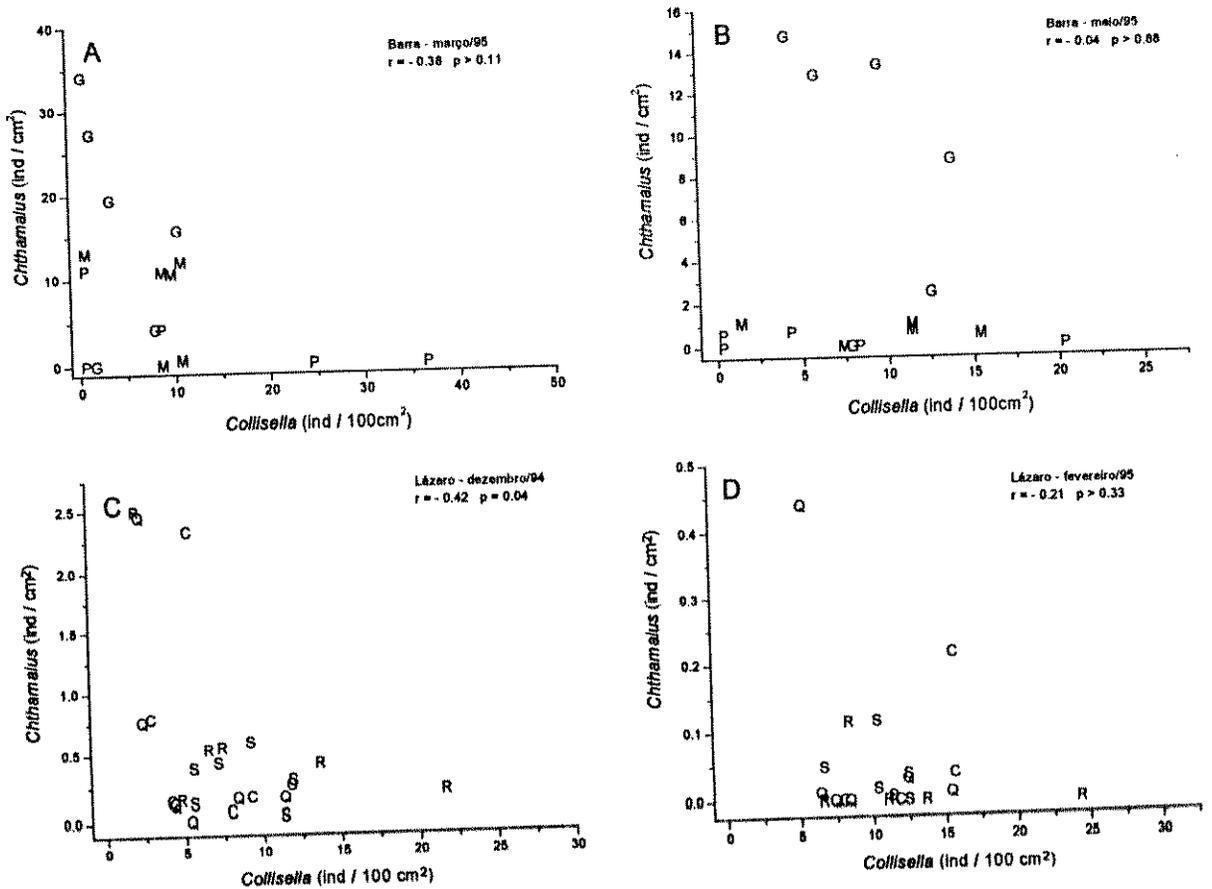


Figura 35 - Correlação entre a densidade de *Chthamalus bisinuatus* em relação à densidade de *Collisella subrugosa* no pico de colonização deste cirripédio e dois meses depois em duas praias da região de Ubatuba, SP: (A) Barra em março/95, (B) Barra em maio/95, (C) Lázaro em dezembro/94, (D) Lázaro em fevereiro/95. P = pequena, M = média, G = grande, C = círculo, S = setor, Q = quadrado, R = retângulo.

3.4 - PRAIA DA LAGOINHA

No decorrer do experimento a distribuição espacial das duas espécies de *Brachidontes* manteve-se estável, sendo observada cobertura de 100% de cada espécie em suas respectivas faixas durante o experimento. Em todas as rochas manteve-se o padrão *B. solisianus* - faixa de transição - *B. darwinianus* em direção descendente no costão. Não foi observada a colonização por cirripédios nem por algas nas clareiras experimentais.

3.4.1 - EFEITOS DA COMUNIDADE PREEXISTENTE

As diferentes espécies de *Brachidontes* apresentaram taxas distintas de migração lateral, sendo que *B. darwinianus* apresentou grande mobilidade. Quadrados de 25 cm² raspados em faixas dominadas por essa espécie fecharam em apenas dois meses, enquanto as clareiras abertas em faixas de *B. solisianus* apresentaram cobertura média de 25% ao término do experimento, cinco meses após a raspagem (Fig. 36). Houve grande variação na cobertura de *B. solisianus* entre os blocos experimentais, resultando em um baixo nível de significância detectado entre os tratamentos (Tab. 22).

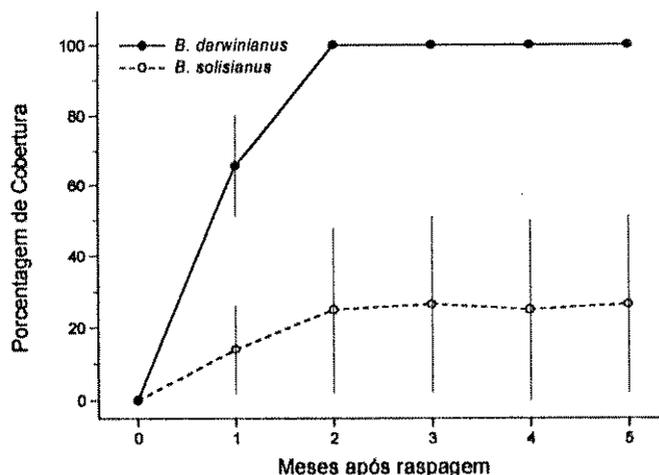


Figura 36 - Migração lateral por espécies de *Brachidontes* em quadrados de 25 cm² raspados na Praia da Lagoinha, Ubatuba, SP, em junho de 1996. As barras indicam o erro padrão.

Tabela 22 - Resultados da ANOVA de Medidas Repetidas para a comparação da cobertura por migração lateral de *Brachidontes* em clareiras raspadas em meio a *B. darwinianus* e *B. solisianus*. Os valores da análise univariada dentro de objetos foram corrigidos de acordo com o critério de Greenhouse-Geisser (epsilon = 0.2864). O teste para esfericidade não foi realizado devido a poucos graus de liberdade.

FONTE DE VARIAÇÃO	GL	QUADRADO MÉDIO	F	P
ENTRE OBJETOS				
BLOCOS	1	1.31	1.54	0.37
ESPÉCIE	3	11.41	13.46	<u>0.035</u>
ERRO	3	0.85		
DENTRO DE OBJETOS				
TEMPO	4	0.21	3.12	0.17
TEMPO*ESPÉCIE	4	0.06	0.94	0.41
TEMPO*BLOCOS	12	0.01	0.12	0.96
ERRO (TEMPO)	12	0.07		

3.5 - DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE *BRACHIDONTES*

3.5.1 - QUANTIFICAÇÃO DE PERTURBAÇÕES NATURAIS

As distribuições de tamanhos de clareiras foram amostradas de julho a novembro/96 nas três praias estudadas, na faixa de dominância de bivalves. Os resultados indicam a ocorrência de clareiras de tamanhos bastante desiguais, com maior frequência de clareiras de até 50 cm² de área, incluindo a faixa de tamanhos utilizada nos experimentos (Fig. 37).

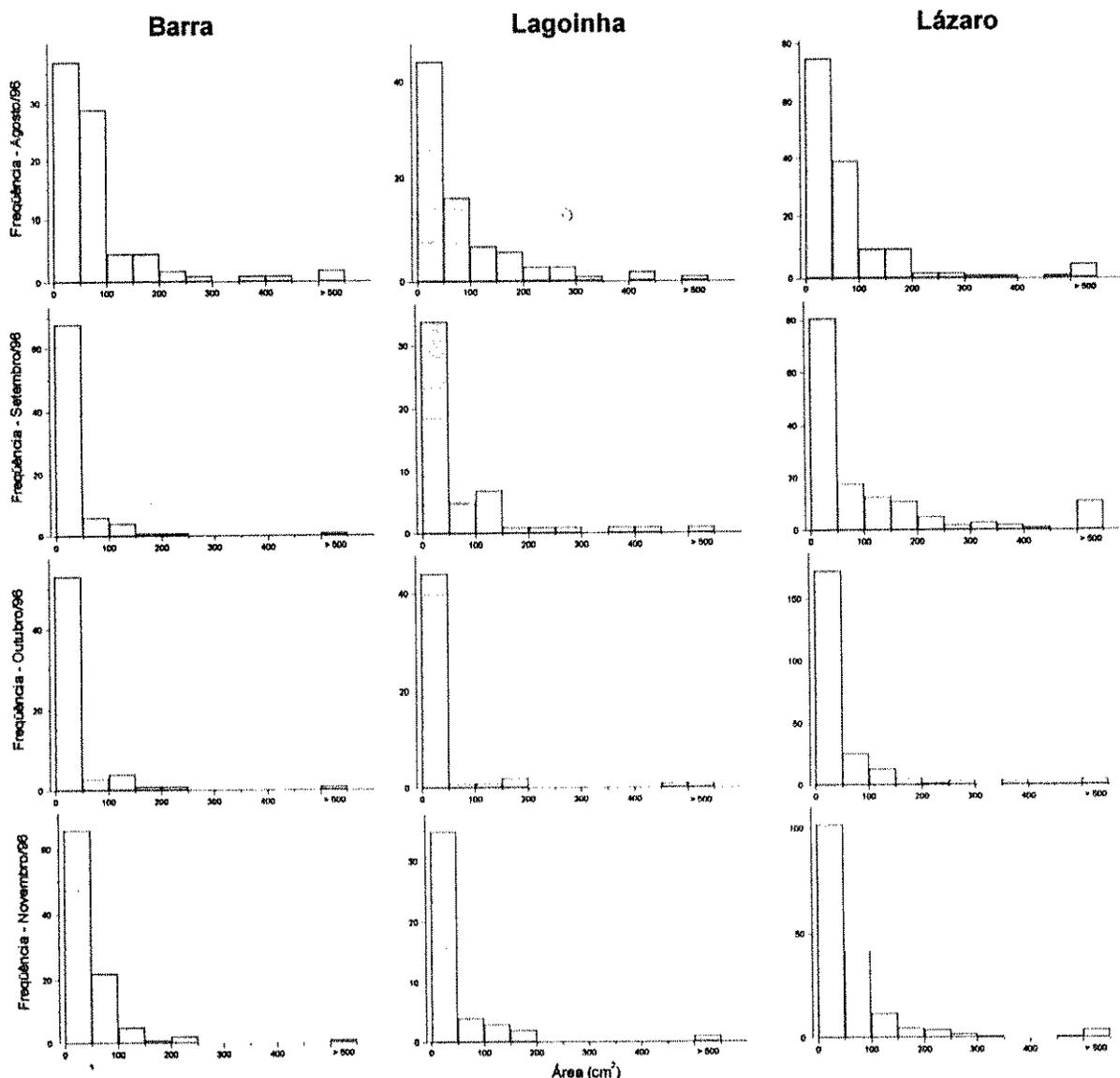


Figura 37 - Distribuição de tamanhos de clareiras naturais nas três áreas de estudo, de agosto a novembro de 1996, em Ubatuba, SP. Notar escalas diferentes.

Além disso, a proporção de espaço aberto na faixa de mexilhões manteve-se entre 5 e 10% nas praias da Barra e Lagoinha, enquanto no Lázaro houve uma maior variação, ocorrendo até 20% de espaço aberto em setembro/96, posteriormente reduzindo a 10% (Fig. 38).

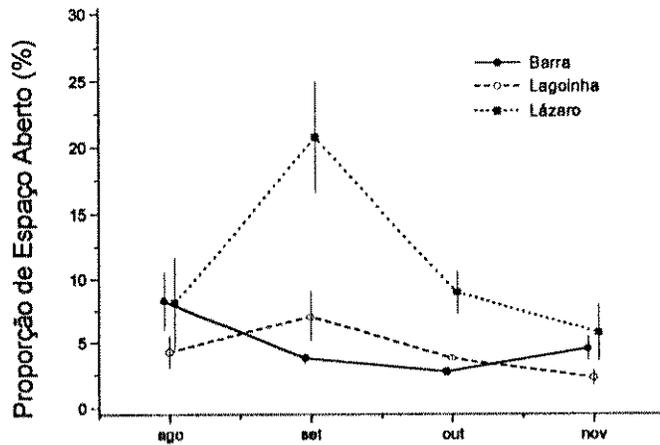


Figura 38 - Proporção média de espaço aberto (\pm erro padrão) por clareiras naturais nas três áreas de estudo, de agosto a novembro de 1996, em Ubatuba, SP.

3.5.2 - DISTRIBUIÇÃO DE TAMANHOS DOS MEXILHÕES

Foram medidos todos os mexilhões das clareiras de 25cm² raspadas na Praia da Barra, presentes nos blocos de 1 a 5. Apenas no bloco 1 verificou-se a presença de ambas as espécies de *Brachidontes*; nas demais a ocorrência foi exclusiva de *B. solisianus* (Fig. 39).

Em todos os blocos verificou-se a dominância de *B. solisianus* adultos, com os indivíduos variando entre 1 e 1.5 cm de comprimento, exceto no bloco 1, onde ocorreram também diversos indivíduos jovens. Neste local ocorreram também diversos indivíduos de *B. darwinianus* jovens e adultos.

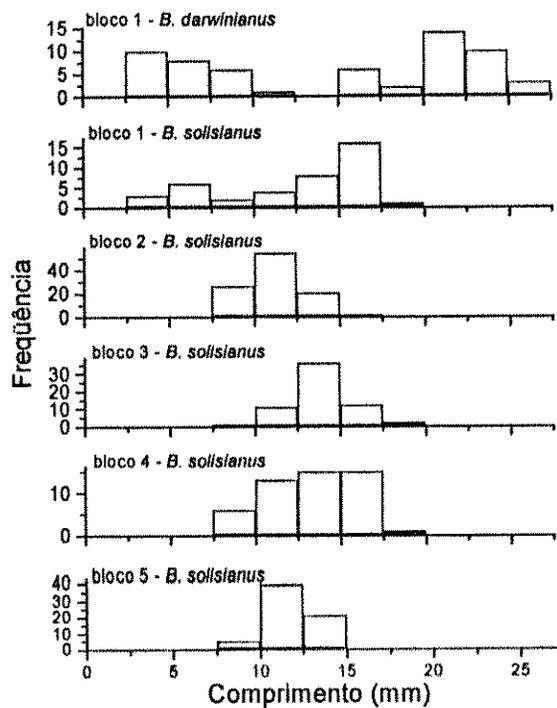


Figura 39 - Distribuição de tamanhos de *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em clareiras de 25 cm² raspadas na Praia da Barra, Ubatuba, SP.

3.5.3 - COMPOSIÇÃO RELATIVA DA FAIXA DE *BRACHIDONTES*

A composição relativa da faixa de *Brachidontes* variou bastante ao longo do tempo nas praias do Lázaro e da Barra, como indicam os valores observados em cada bloco experimental nas parcelas controle (Tab. 23). Mesmo levando-se em conta erros de amostragem, a magnitude de variação observada na trajetória de cada parcela indica que *B. darwinianus* pode ter grande influência na dinâmica de faixas naturais de bivalves, com grande potencial para rápida ocupação de substrato aberto em meio à faixa de organismos.

Tabela 23 - Proporção relativa de *B. darwinianus* em cada bloco experimental nas parcelas não manipuladas ao longo do período de estudo, nas praias da Barra e do Lázaro.

	BARRA						LÁZARO					
	BLOCOS											
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
SET/94	84	96	20	25	24	23	38	46	72	44	22	20
OUT	17	61	28	14	10	2	55	30	68		17	
NOV	44	100	33	55	37	14						
DEZ	30	52	17	6	18	0	47	84	71	31	22	13
JAN/95												
FEV	39	15	8	14	3	0	13	40	38	0	13	33
MAR	38	55	49	38	42	49	13	66	39	21	19	10
ABR							14	78	30	27	14	13
MAI	33	32	43	41	19	7	4	83	56	53	11	6
JUN	77	24	78	59	57	60						
JUL												
AGO	48	36	54	37	51	63	6	90	46	42	15	2
SET												
OUT	83	92	65	68	84	83						
NOV							14	16	51	47	7	2

4 - DISCUSSÃO

EFEITOS DE TAMANHOS DE CLAREIRAS E POSIÇÃO DENTRO DA CLAREIRA

A colonização de *Chthamalus bisinuatus* é dependente do tamanho da clareira, sendo registrado menor recrutamento nas clareiras de 25 cm², enquanto grandes clareiras apresentaram densidades maiores que clareiras de 100 cm². Portanto, com o aumento da área disponível, há um aumento do número de indivíduos recrutantes, conforme a predição de Sousa (1985); os dados aqui apresentados representam um gradiente neste sentido. O tamanho ótimo de clareiras para a colonização de propágulos planctônicos, entretanto, pode depender da presença e composição específica dos outros organismos previamente instalados (Kim & DeWreede, 1996). Como mostra a Figura 9, a densidade do herbívoro *Collisella subrugosa* foi bem maior em clareiras pequenas, ao menos até fevereiro/95. As atividades de forrageamento deste gastrópode podem deslocar indivíduos instalados no substrato rochoso, devido ao contato da borda das conchas com o cirripédio (Dayton, 1971; Underwood et al., 1983; Safriel et al., 1994). Deste modo, as menores densidades de *Chthamalus* observadas em clareiras pequenas e bordas de clareiras grandes (Fig. 22A) poderiam também resultar desta interação negativa (Farrell, 1989). Esta variação na colonização dentro de clareiras pode ocorrer também devido à seleção de substrato pelas larvas ao se fixarem, resultando em mortalidade diferencial (Piñeda, 1994), uma vez que as regiões centrais podem levar a uma maior sobrevivência deste cirripédio nas clareiras, devido à alta taxa de invasão lateral por mexilhões observada neste sistema (ver abaixo). Ainda que as condições microambientais sejam mais amenas na borda das clareiras, os indivíduos posicionados nesta região poderiam ser rapidamente encobertos por mexilhões.

A abundância de *C. subrugosa*, principal herbívoro encontrado na região de estudo, depende tanto do tamanho quanto da sua posição relativa no interior da clareira. *Collisella* mantém-se nas bordas das clareiras, comportamento que tem sido interpretado como proteção contra predadores visualmente orientados ao reduzir a conspicuidade (Mercurio et al., 1985) ou refúgio devido às menores taxas de dessecação e/ou fluxo de hidrodinamismo (Farrell, 1989). Assim, quanto maior a área da borda disponível em relação à área total, maior a densidade de herbívoros (Suchanek, 1978; Sousa, 1984a,b). De acordo com Farrell (1989), ocorre um aumento de fronteiras por unidade de tamanho de clareiras quando a área desta aumenta. Portanto, apesar de clareiras maiores abrigarem um maior número de indivíduos, a área disponível para a permanência de herbívoros aumenta muito mais, resultando em menores valores de densidade. A colonização de clareiras em bancos de mexilhões pode ser um evento importante na história natural de patelídeos e acmeídeos, propiciando maior superfície para raspagem de microalgas (Branch, 1981).

Indivíduos jovens de *Brachidontes* apresentaram maior colonização em clareiras grandes no final do período de observação. Nestas clareiras, foi observada maior heterogeneidade do substrato rochoso, apresentando desníveis, fissuras e buracos; os jovens de mexilhões foram observados ao longo

destas fissuras e nos buracos, oriundos do banco de *Brachidontes* ou da coluna d'água. Estas cavidades, de modo geral, propiciam melhor superfície de aderência para os filamentos do bisso, servindo como refúgio contra a ação de ondas (Suchanek, 1978). Foram observados também indivíduos jovens no perímetro de algumas clareiras, vindos da comunidade circundante. Deve haver uma forte pressão intraespecífica para competição por espaço na matriz de mexilhões, e indivíduos jovens ainda não estabelecidos na rede de bissos podem apresentar maior mobilidade. De fato, indivíduos fixos sobre valvas de adultos são comumente observados em bancos de *Brachidontes* e, ao menos ao redor da clareira, mexilhões jovens poderiam se deslocar em direção ao substrato disponível, fixando seus próprios filamentos à rede de bissos do restante da comunidade. Deste modo, a possibilidade de deslocamento devido à ação de ondas poderia ser menor. A viabilidade desta hipótese, entretanto, não pode ser avaliada, pois os padrões de recrutamento e dinâmica destes mexilhões ainda não estão estabelecidos.

A influência da comunidade não perturbada no fechamento das clareiras deve-se a processos de migração lateral das espécies componentes do banco de *Brachidontes*. Em clareiras com diferentes relações de fronteira com a comunidade houver diferenças significativas em todo o período de amostragem, mostrando um padrão consistente; quadrados de 25 cm² tiveram maior taxa de migração lateral que quadrados maiores, nos quais o efeito do perímetro na área total era menor. Além disso, o recrutamento de indivíduos a partir da coluna d'água não teve importância no fechamento dos quadrados. Padrões semelhantes foram encontrados por outros pesquisadores, como Paine & Levin (1981), Sousa (1984a) e Farrell (1989). A abertura de pequenas clareiras na matriz de mexilhões, com rápida recolonização por migração lateral, pode ser um mecanismo de manutenção das populações, dependente de densidade. De fato, clareiras pequenas abertas em regiões mais densas do banco de mexilhões apresentaram maiores taxas de invasão (Figs. 14, 15), indicando a importância da densidade na dinâmica destas populações. Quando a densidade de mexilhões é muito alta, pode haver perda de contato da rede de bissos com o substrato, ocorrendo neste local um dobramento da matriz de mexilhões, formando uma pequena elevação oca ou montículo (Denny, 1987). Estes montículos podem sofrer maiores forças de arrasto e suspensão devido ao hidrodinamismo, causando a ruptura do leito de mexilhões, com a formação de clareiras. A abertura de clareiras nestas populações pode desestabilizar o sistema numa escala local, tornando-o mais vulnerável a perturbações de menor intensidade e aumentando o tamanho da clareira original (Dayton, 1971). Portanto, pequenas perturbações que permitam a rápida colonização por migração lateral poderiam contribuir para a redução da densidade local de mexilhões e maior estabilidade do banco, através de maiores taxas de substituição de indivíduos (Denny, 1987).

EFETOS DE FORMATOS DE CLAREIRAS

As baixas densidades de *Chthamalus* observadas no Lázaro, mesmo no auge do recrutamento (Fig. 26), não diferiram entre clareiras com áreas distintas mas relações de borda semelhantes. Duas

hipóteses podem ser consideradas para se explicar este padrão. Em primeiro lugar, as diferenças entre as áreas das clareiras (variação: 75--190cm²) podem não ter sido suficientes para que ocorressem densidades distintas de colonização por este cirripédio. Outra hipótese é que o aumento proporcional do perímetro disponível para ocupação por *Collisella* pode ter equilibrado as diferenças entre áreas: apesar do aumento do substrato disponível nas clareiras em forma de setor, houve também um aumento na abundância absoluta do herbívoro. No pico de recrutamento de *Chthamalus*, as densidades destes organismos foram correlacionadas (Fig. 38). Portanto, a ausência de diferenças entre formatos pode ser resultante de uma interação indireta entre *Collisella* e o cirripédio, através do mesmo mecanismo discutido anteriormente em relação às diferenças entre tamanhos de clareiras.

As densidades similares de *Collisella* entre clareiras refletem a influência da borda das clareiras na distribuição deste organismo. A densidade de herbívoros em clareiras de costões rochosos é limitada pela quantidade de refúgios existente, medida em quantidade de fronteiras com a comunidade circundante (Farrell, 1989). Além disso, é necessária uma área mínima para o forrageio e manutenção dos indivíduos (Branch, 1981); portanto, há dois elementos importantes no estabelecimento de um número máximo de indivíduos em clareiras. Uma parte significativa da variação na densidade de herbívoros gastrópodes observada em clareiras naturais pode ser devida a estas pressões, que podem ainda influenciar o comportamento destes animais. Modificações no comportamento individual de patelídeos presentes em uma mesma população foram registradas em outros trabalhos (Iwasaki, 1994), sendo ainda necessários mais estudos para uma melhor compreensão dos padrões de distribuição destes organismos.

Em relação ao conjunto de bivalves existente no Lázaro, a interação significativa entre o tempo e o efeito dos tratamentos indica algumas diferenças na taxa de migração durante a sucessão, sendo verificadas oscilações aparentemente sem nenhum padrão ao longo do período de estudo. As relações de borda de clareiras podem alterar de modo previsível a ocupação do substrato quando diferentes relações são observadas (Sousa, 1985); quando a mesma relação é testada, o processo de sucessão está sujeito a variações aleatórias em torno de uma tendência geral observada no conjunto de clareiras (Fig. 32). Portanto, não há uma relação entre o formato por si na sucessão, sendo a relação entre o perímetro e a área da clareira mais importante neste processo.

DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE BRACHIDONTES

No litoral norte do Estado de São Paulo é comum a presença de zonas de dominância no mediolitoral, formadas por mitilídeos. A largura e composição destas faixas variam bastante entre diferentes praias e também entre anos (Oliveira-Filho & Mayal, 1976; Petersen et al., 1986; Nalesso, 1988; Johnscher-Fornasaro et al., 1990; Tanaka, obs. pess.), mas nem os padrões de variação nem a dinâmica das populações de mexilhões estão estabelecidos. Em uma amostragem preliminar realizada entre maio/junho de 1994, a maior parte de 30 praias amostradas apresentava faixas de *Brachidontes* descontínuas, formando mosaicos sobre a rocha (obs. pess.). Estes padrões podem ser resultantes de

baixas densidades de recrutamento de indivíduos jovens nestas populações. Em comunidades de regiões entremarés deve haver um patamar mínimo de recrutamento, abaixo do qual as populações não conseguem atingir as densidades necessárias para se manter (Connell, 1985). Neste estudo, as três praias apresentaram faixas contínuas de ambas as espécies de *Brachidontes*, com no máximo 20% de espaço aberto nas faixas de dominância; estes espaços devem ser rapidamente recolonizados, já que clareiras menores que 50 cm² foram observadas com maior frequência. A abertura de clareiras pode ter grande influência na distribuição das espécies de *Brachidontes*, como veremos adiante.

As populações de *Brachidontes solisianus* e *Brachidontes darwinianus* coexistem na mesma faixa, tanto na Praia da Barra quanto no Lázaro. Apesar da maior abundância de *B. solisianus* em ambos os locais, esta diferença nem sempre é significativa ao longo do ano. Nalesso (1988), encontrou evidências de competição interespecífica para estas espécies na Praia da Barra, sendo que *B. solisianus* ocupava regiões mais altas na faixa entremarés, em locais de maior salinidade; *B. darwinianus* ocupava regiões mais baixas e mais sujeitas a aporte de água doce. A ocorrência de ambas no mesmo local, com dominância de diferentes espécies entre blocos experimentais (variação em pequena escala), sugere padrões mais complexos de interações entre estas espécies, dependentes do estágio temporal da sucessão e dos mecanismos de dispersão dos organismos (Paine & Levín, 1981; Connell, 1987).

Em todos os experimentos realizados, tanto em faixas exclusivas quanto de ocorrência mista, *B. darwinianus* apresentou taxas mais rápidas de ocupação do substrato que *B. solisianus*. Diferentes respostas a perturbações podem influenciar a distribuição destas espécies em costões rochosos. A permanência de *B. darwinianus* em níveis inferiores da região entremarés pode ser determinada pela sua maior mobilidade, colonizando rapidamente espaços abertos na matriz de mexilhões (Fig. 39). Nestes níveis, a frequência e intensidade das perturbações pode ser maior, retirando grandes quantidades de indivíduos pré-instalados. Assim, *B. darwinianus* parece ter uma alta taxa de reposição nestas áreas, enquanto *B. solisianus* é continuamente retirado do banco de mexilhões, podendo ocorrer extinção local desta espécie temporariamente (Petersen et al., 1986). A dominância do costão por esta espécie poderia ser atingida novamente somente após um evento maciço de recrutamento, suficiente para a cobertura de grande parte do substrato.

Nos sistemas estudados, a colonização por larvas de *Brachidontes* spp. ocorre em meio aos indivíduos adultos, com os recrutas fixando-se sobre as conchas ou em meio aos filamentos do bisso. Deste modo, populações estabelecidas podem se manter, mas a colonização de superfícies recobertas por outras espécies de organismos é desconhecida. Na Praia da Barra, durante a raspagem das clareiras, foi observado que a comunidade de mexilhões estava instalada sobre uma placa de cirripédios (*Chthamalus bisinuatus*), que certamente dominava anteriormente o substrato. A presença de cracas pode facilitar a instalação de mexilhões recrutantes ao aumentar a complexidade topográfica do substrato, propiciando um refúgio contra dessecação e hidrodinamismo (Suchanek, 1978) ou uma superfície calcárea com textura favorável. No experimento de exclusão de cirripédios não foram verificadas diferenças na colonização das clareiras. Entretanto, se não houvesse ocorrido a mortalidade

de *Chthamalus*, a presença física destes organismos poderia facilitar a colonização de mexilhões, através do mesmo mecanismo observado nas fendas e buracos do substrato rochoso.

DINÂMICA DAS COMUNIDADES DE COSTÕES NA REGIÃO DE UBATUBA

Levando-se em consideração os padrões de colonização nas praias do Lázaro e da Barra, a sucessão em bancos de mexilhões parece ser governada por componentes intrínsecos à variação das populações das espécies componentes. Heterogeneidade do substrato, densidade das populações e diferenças de mobilidade entre as espécies podem influenciar a velocidade da resposta da comunidade a perturbações. Os experimentos de exclusão de *Chthamalus* na Praia da Barra não indicam um efeito detectável na seqüência de colonização de espécies, reduzindo a importância de interações interespecíficas durante este processo. O recrutamento episódico de *C. bisinuatus* durante o outono, levando a grandes densidades desta espécie nas clareiras, e a alta mortalidade observada após 3 meses incluindo indivíduos adultos, são evidências contra a influência desta craca nos sistemas estudados. Menores densidades de colonização associadas a recrutamento contínuo ao longo do ano e menores taxas de mortalidade levam a uma maior pressão na evolução destas comunidades que picos de colonização esparsos, aliados a grande mortalidade pós-recrutamento (Connell, 1985).

A variação na distribuição espacial das larvas de *C. bisinuatus* também ameniza os efeitos potenciais da colonização desta espécie nas comunidades estudadas. Tanto na Barra quanto no Lázaro houve maior colonização das clareiras mais distantes da praia, levando a uma maior variação na densidade de *C. bisinuatus* nestes locais. As clareiras mais próximas da praia praticamente não foram colonizadas, resultando num efeito ainda menor de *Chthamalus* sobre o processo de sucessão. Se não houvesse ocorrido a mortalidade observada, os resultados poderiam ser diferentes. Estes resultados indicam que nem sempre os modelos de sucessão geralmente propostos são corroborados na natureza, pois eventos históricos no decorrer do processo de sucessão podem determinar quais interações podem ou não ocorrer (Drake, 1990). Em outra praia da região de Ubatuba - Praia Grande do Bonete - Tanaka & Duarte (no prelo) observaram que clareiras de 400 cm² abertas na faixa de *B. solisianus* em março de 1993 foram fortemente colonizadas por *C. bisinuatus*, mantendo-se em altas densidades até um ano e meio depois (máxima: 4.4 ind cm⁻² ± 0.07 EP, n=3). Portanto, *Chthamalus* apresenta grande variação de recrutamento entre praias, tanto ao longo do tempo quanto em relação à densidade; em praias distintas, os resultados podem diferir, sendo necessário o estudo de maior número de praias para se compreender ao certo a influência deste cirrípedio no processo de sucessão.

A colonização de *Chthamalus* pode também ser influenciada pela ação de gastrópodes herbívoros, como discutido acima. Um padrão interessante apontado na Figura 41 é que não ocorrem situações em que ambas as espécies (*Chthamalus* e *Collisella*) ocorram em altas densidades. Esta tendência torna-se mais clara na Praia da Barra (Fig. 24A): onde densidades extremamente altas de *Chthamalus* ocorrem, as densidades de *Collisella* são baixas. Quando *Chthamalus* ocorre em alta densidade, o substrato disponível para o forrageio de *Collisella* torna-se bastante irregular,

possivelmente sendo inadequado para a utilização por esta espécie. O custo para o forrageamento de patélídeos pode determinar sua distribuição, tendo sido demonstrado experimentalmente por Underwood et al. (1983) que indivíduos do gênero *Cellana* presentes em faixas de cirripédios apresentavam menor biomassa que indivíduos em clareiras. *Collisella subrugosa* quase nunca ocorre em faixas de *Chthamalus*, exceto quando há clareiras em meio à distribuição da população (Duque-Estrada, dados não publicados).

A mortalidade de *Chthamalus* em ambas as praias não é decorrente da ação de herbívoros, já que os indivíduos já tinham alcançado refúgio de tamanho. Também não parece ser resultado de predação significativa por gastrópodes predadores (Thaididae), pois apenas dois indivíduos foram encontrados neste local, bem abaixo da zona de *Brachidontes*. Uma hipótese é que essa mortalidade seja dependente de densidade, uma vez que, durante o crescimento, poderia ocorrer quebra das placas e morte dos indivíduos (Connell, 1961). Em uma única ocasião foi observado um indivíduo sendo esmagado pelos vizinhos, bem antes de ocorrer a mortandade observada; além disso, foi verificada grande quantidade de indivíduos mortos em diversas densidades. Uma hipótese alternativa é que tal mortalidade esteja relacionada a componentes presentes na água do mar, ou a diferenças de fatores ambientais, pois indivíduos jovens e adultos presentes na faixa de ocorrência natural de *Chthamalus* também morreram; mesmo a possibilidade de parasitismo poderia ser considerada (Duarte, com. pess.). No entanto, mais observações e experimentos são necessários para se especular sobre por que morrem as cracas.

Estes resultados indicam que a influência relativa do recrutamento e da migração lateral na velocidade de fechamento de clareiras depende de uma série de fatores. Quando as clareiras são pequenas e a densidade local de organismos é alta, o fechamento ocorre principalmente devido à migração lateral; com o aumento do tamanho ou redução da densidade de organismos da comunidade circundante, espécies vindo do plâncton podem colonizar o substrato. Neste caso, quando o recrutamento é baixo, há pouca chance desta espécie interagir com outras espécies colonizadoras; apenas quando o recrutamento é alto e a espécie recrutante sobrevive por um longo período de tempo podem ocorrer interações interespecíficas. Neste estudo, o recrutamento de *Chthamalus* foi alto, mas esta espécie não se manteve por tempo suficiente para ter alguma influência no processo de sucessão e, assim, o fechamento das clareiras foi determinado principalmente por migração lateral dos bivalves. Portanto, é necessário maior conhecimento da dinâmica das populações das espécies envolvidas para se prever com maior certeza o processo de sucessão de comunidades da região entremarés.

5 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABUGOV, R. 1982. Species diversity and phasing of disturbance. *Ecology*, 63: 283-289.
- ARMESTO, J.J. & S.T.A. PICKETT. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: Impact on species richness and abundance. *Ecology*, 66: 230-240.
- BRANCH, G. M. 1981. The biology of limpets: physical factors, energy flow and ecological interactions. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 235-380.
- BUSCHMANN, A.H. 1990. The role of herbivory and desiccation on early successional patterns of intertidal macroalgae in southern Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 139: 221-230.
- CAFFEY, H. M. 1982. No effect of naturally-occurring rock types on settlement or survival in the intertidal barnacle, *Tessieropora rosea* (Krauss). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63:119-132.
- CONNELL, J.H. & M.J. KEOUGH. 1985. Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. *In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Academic Press, Orlando, pp. 125-151.
- CONNELL, J.H. & R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111: 1119-1144.
- CONNELL, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 11-45.
- CONNELL, J.H. 1987. Change and persistence in some marine communities. *In: A.J. Grey, M.J. Crawley & P.J. Edwards (eds.). Colonization, succession and stability.* Blackwell Scientific Publications, pp.339-352.
- DAYTON, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monog.*, 41: 351-389.
- DAYTON, P.K. 1974. Dispersion, dispersal and persistence of the annual intertidal alga, *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. *Ecology*, 54: 433-438.
- DAYTON, P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monog.*, 45: 137-159.
- DEAN, T.A. & L.E. HURD. 1980. Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia*, 46: 295-301.
- DEAN, T.A. 1981. Structural aspects of sessile invertebrates as organizing forces in an estuarine fouling community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53: 163-180.
- DENLEY, E.J. & A.J. UNDERWOOD. 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36:269-293.
- DENNY, M.W. 1987. Lift as a mechanism of patch initiation in mussel beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 113: 231-245.
- DENNY, M.W. 1988. Biology and the mechanics of the wave-swept environment. Princeton University Press, New Jersey.
- DRAKE, J. A. 1990. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Tr. Ecol. Evol.*, 5: 159-164.
- ECKMAN, J. E. 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 241-257.
- ECKMAN, J. E. 1990. A model of passive settlement by planktonic larvae onto bottoms of differing roughness. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 887-901.

- FARRELL, T.M. 1989. Sucession in a rocky intertidal community: the importance of disturbance size and position within a disturbed patch. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 128: 57-73.
- FARRELL, T.M. 1991. Models and mechanisms of sucession: an example from a rocky intertidal community. *Ecol. Monog.*, 61: 95-113.
- GAINES, S. & J. ROUGHGARDEN. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 82: 3707-3711.
- GREENHOUSE, S.W. & S. GEISSER. 1959. On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, 32: 95-112.
- GUREVITCH, J. & S.T. Jr, CHESTER. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology*, 67: 251-255.
- HARGER, J.R.E. 1972. Competitive coexistence: maintenance of interacting associations of the sea mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Veliger*, 14: 387-410.
- HAWKINS, S.J. & R.G. HARTNOLL. 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 21: 195-282.
- IWASAKI, K. 1994. Intra- and interspecific variation in activity patterns of intertidal limpets. *Venus*, 53: 85-104.
- JOHNSCHER-FORNASARO, G., C.F. LOPES & J.C. de MILANELLI. 1990. Similaridade faunística entre comunidades da zona entremarés de costões rochosos do litoral norte do Estado de São Paulo. In *II simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo*. Vol. 3, pp. 75-88.
- KEOUGH, M.J. 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology*, 65: 423-437.
- KIM, J. H. & R. E. DeWREEDE. 1996. Effects of size and season of disturbance on algal patch recovery in a rocky intertidal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133: 217-228.
- KLAPPENBACH, M.A. 1965. Lista preliminar de los Mytilidae brasileños con claves para su determinación y notas sobre su distribución. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 37 (supl.): 327-352.
- LEWIN, R. 1987. Supply-side ecology. *Science*, 234: 25-27.
- LUBCHENCO, J. & B.A. MENGE. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monog.*, 48: 67-94.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am Nat.*, 112: 23-39.
- MALANSON, G.P. 1984. Intensity as a third factor of disturbance regime and its effect on species diversity. *Oikos*, 43: 411-413.
- MEESE, R.J. & P.A. TOMICH. 1992. Dots on the rocks: a comparison of percent cover estimation methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 165: 59-73.
- MENGE B.A. & T.M. FARRELL. 1989. Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: tests of an environmental stress model. *Adv. Ecol. Res.*, 19: 189-262.
- MENGE, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: the role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monog.*, 46: 355-393.
- MENGE, B.A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in a rocky intertidal community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 146: 69-100.
- MERCURIO, K.S., A.R. PALMER & R.B. LOWELL. 1985. Predator-mediated microhabitat partitioning by two species of visually cryptic, intertidal limpets. *Ecology*, 66: 1417-1425.
- 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. Tese de Mestrado. Instituto de Biologia, UNICAMP. 165pp.

- NALESSO, R.C., DUARTE, L.F.L. & MENDES, E.G. 1992. Phenotypic plasticity in *Brachidontes darwinianus* (Bivalvia: Mytilidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 52: 245-249.
- NANDAKUMAR, K. 1996. Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and succession of sessile organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 131: 191-203.
- ODUM, E.P. 1969. The strategy of ecosystems development. *Science*, 164: 262-270.
- OLIVEIRA-FILHO, E.C. de & E.M. MAYAL. 1976. Seasonal distribution of intertidal organisms at Ubatuba, São Paulo (Brazil). *Rev. Bras. Biol.*, 36: 305-316.
- PAINE, R.T. 1979. Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science*, 205: 685-687.
- PAINE, R.T. & S.A. LEVIN. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monog.*, 51: 145-178.
- PAINE, R.T. & T.H. SUCHANEK. 1983. Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominance: a tunicate-mussel comparison. *Evolution*, 37: 821-831.
- PARKER, T., C. JOHNSON & A.R.O. CHAPMAN. 1993. Gammarid amphipods and littorinid snails have significant but different effects on algal succession in littoral fringe tidepools. *Ophelia*, 38: 69-88.
- PETERSEN, C.H. 1979. The importance of predation and competition in organizing the intertidal epifaunal communities of Barnaget Inlet, New Jersey. *Oecologia*, 39: 1-24.
- PETERSEN, J.A., J.P. SUTHERLAND & S.ORTEGA. 1986. Patch dynamics of mussel beds near São Sebastião (São Paulo), Brazil. *Mar. Biol.*, 92: 389-393.
- PETRAITIS, P.S., R.E. LATHAM & R.A. NIESEMBAUM. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quart. Rev. Biol.*, 64: 393-418.
- PICKETT, S.T.A. & P.S. WHITE. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- PINEDA, J. 1994. Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a Southern California rocky shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 125-138.
- RAIMONDI, P.T. 1988. Rock type affects settlement, recruitment and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbry. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 123: 253-267.
- SAFRIEL, U.N., N. EREZ & T. KEASAR. 1994. How do limpets maintain barnacle-free submerged artificial surfaces? *Bull. Mar. Sci.*, 54: 17-23.
- SEED, R. & T.H. SUCHANEK. 1992. Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (ed). *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier, Amsterdam. pp. 87-163.
- SGROTT SAUER MACHADO, K.R., A.R.O. CHAPMAN & R. COUTINHO. 1992. Patch structure in a tropical rocky shore community in Brazil: a mosaic of successional states? *Ophelia*, 35: 187-195.
- SNEDECOR, G.W. & W.G. COCHRAN. 1989. *Statistical methods*. 8a. ed., Iowa State University Press, Iowa.
- SOUSA, W.P. 1979a. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monog.*, 49: 227-254.
- SOUSA, W.P. 1979b. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance on species diversity. *Ecology*, 60: 1225-1239.
- SOUSA, W.P. 1980. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life histories. *Oecologia*, 45: 72-81.
- SOUSA, W.P. 1984a. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spacially variable patterns of succession. *Ecology*, 65: 1918-1935.

- SOUSA, W.P. 1984b. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 353-391.
- SOUSA, W.P. 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York. pp. 101-124.
- SUCHANEK, T.H. 1978. The ecology of *Mytilus edulis* L. in exposed rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31: 105-120.
- SUCHANEK, T.H. 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia*, 50: 143-152.
- SUTHERLAND, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.*, 108: 859-873.
- TANAKA, M.O. & L.F.L. DUARTE. *no prelo*. Recruitment variation of the barnacle *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry 1916 in an exposed rocky shore in southeast Brazil. *Bull. Mar. Sci.*
- TURNER, S.J. & C.D. TODD. 1993. The early development of epifaunal assemblages on artificial substrata at two intertidal sites on an exposed rocky shore in St. Andrews Bay, N.E. Scotland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 166: 251-272.
- UNDERWOOD, A.J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia*, 46: 201-213.
- UNDERWOOD, A.J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 513-605.
- UNDERWOOD, A.J. & C.H. PETERSON. 1988. Towards an ecological framework for investigating pollution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 46: 227-234.
- UNDERWOOD, A.J. & E.J. DENLEY. 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. & Thistle, A.B. (eds.). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton. pp. 151-180.
- UNDERWOOD, A.J., E.J. DENLEY & M.J. MORAN. 1983. Experimental analysis of the structure and dynamics of mid-shore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologia*, 56: 202-219.
- WAHL, M. & B. BANAIGS. 1991. Marine epibiosis III. Possible antifouling defense adaptations in *Polysyncrator lacazei* (Giard) (Didemnidae, Ascidiacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 145: 49-63.
- WILLIAMS, G.A. 1994. The relationship between shade and molluscan grazing in structuring communities on a moderately-exposed tropical rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 178: 79-95.
- WINER, B.J. 1971. *Statistical principles and experimental design*. 2a. ed. McGraw-Hill, New York.