



Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Biologia

POLIQUETAS DA REGIÃO ENTREMARÉS DE PRAIAS DO LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO

Distribuição ao longo de um gradiente
hidrodinâmico
Dinâmica populacional e produção
secundária de *Laonereis acuta*
(Treadwell, 1923)

Elianne Pessoa Omena

5822294

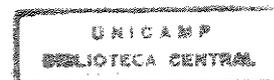
| |
|---|
| Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a) <i>Elianne Pessoa Omena</i> e aprovada pela Comissão Julgadora. |
|---|

04/06/98
A. Cecília Z. Amaral

Tese submetida ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ciências, Área de Ecologia.

Orientadora: A. Cecília Z. Amaral

Campinas (SP)
1998



| | |
|--------------|---------------------------------------|
| UNIDADE | BC |
| N.º CHAMADA: | UNICAMP |
| | Om 2 p |
| V. | Es. |
| TOMADO | BC/35532 |
| PROCC. | 395/98 |
| C | D <input checked="" type="checkbox"/> |
| PREÇO | R\$ 11,00 |
| DATA | 23/10/98 |
| N.º CPD | |

CM-00117534-1

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

Omena, Elianne Pessoa

Om2p Poliquetas da região entremarés de praias do litoral norte do Estado de São Paulo: distribuição ao longo de um gradiente hidrodinâmico; dinâmico populacional de *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) / Elianne Pessoa
Omena. -- Campinas, SP: [s.n.], 1998.
101f.: ilus.

Orientadora: A. Cecília Z. Amaral
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

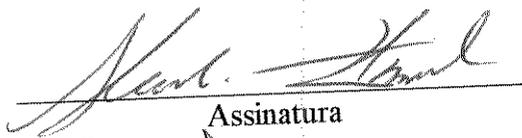
1. Poliquetas (Zoologia). 2. Praias. 3. População. I. Amaral, A. Cecília Z. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 04 de junho de 1998

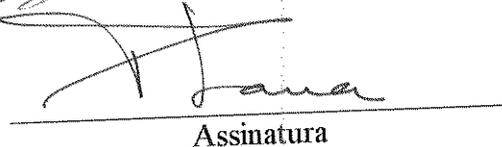
Banca Examinadora:

Titulares

Profa. Dra. Antônia Cecília Zacagnini Amaral


Assinatura

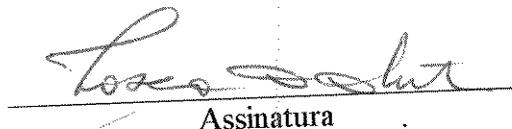
Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana


Assinatura

Prof. Dr. Paulo Cesar de Paiva


Assinatura

Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite


Assinatura

Profa. Dra. Eloísa Helena Morgado do Amaral

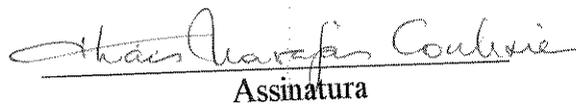
Assinatura

Suplentes

Prof. Dr. Roberto M. Shimizu

Assinatura

Prof. Dr. Thais Navajas Corbisier


Assinatura

Agradecimentos

Gostaria de expressar meus sinceros agradecimentos aos colegas que participaram deste trabalho, à Cecília, Tatiana, Lara, Erica, Marcia, Margarete, Alexandra, Silvana, Paulo, Lili, Estevão e Johnny. Este e vários outros subprojetos que compõem o Subprograma Monitoramento de Praias do Canal de São Sebastião, não poderiam ser realizados, se não fosse o espírito de grupo e companheirismo da equipe.

Agradeço à Cecília por saber conduzir tão bem o projeto com cuidadosa dedicação em todas as etapas. Seu envolvimento apaixonado e sua capacidade de concretizar foram fundamentais para o sucesso deste projeto. Agradeço sua ajuda nos “ primeiros passos de Van Gogh” na sistemática de poliquetas, pela orientação dedicada durante a discussão e redação, e pela acolhida carinhosa em sua casa nos duros momentos finais. Ao Nelson e Arthur pela compreensão.

À Tatiana, pela ajuda atenciosa, nos procedimentos burocráticos da Unicamp e em outros nem tão formais. Pelos momentos compartilhados na empolgação pela sistemática.

À Lara pela outra dimensão que as coisas do mundo prático podem ter. Pelas conversas sérias e papos relachantes.

Ao Paulinho pela ajuda no início e no final deste trabalho. Pelo auxílio inicial na sistemática, pela força com a bibliografia e pelas discussões em todas as etapas (por esta e pelas próximas).

Ao Sergio por permitir prosseguir a minha vida acadêmica no Laboratório de Bentos, minha segunda casa.

Ao pessoal do Laboratório de Bentos, Andrea e Helena, pelas saudáveis trocas diárias de coisas bentônicas e outras nem tão associadas assim. À Helena pela ajuda no cálculo de produção. À Simone pela ajuda com a Laeozinha, na organização do material e pela força em vários momentos.

À Monica, Cris e Terê pelo convívio sob a lupa, tornando aqueles dias mais leves e menos estressantes.

Ao Renato, pelas valiosas contribuições na discussão da dinâmica populacional e pelos momentos informais sempre super legais. Quando será inaugurado o Lab. de Equinoqueta?

Ao Varotto pela atenção e capricho com as figuras, pela sua disponibilidade e alegre companhia.

À Claudia, pela carinhosa acolhida durante a entrada na Unicamp.

Aos Professores Fosca P.Leite, Eloísa M. do Amaral, Paulo Paiva e Paulo Lana pelas contribuições sugeridas durante a análise prévia.

Ao CEBIMar pelo suporte logístico (a sonhada base marinha durante o mestrado), Joséilton e Adriano pela ajuda durante as coletas e principalmente ao Elso pelas inúmeras idas a Barra Velha.

Ao Sr.Toninho e Élcio, pelas coletas e por saberem enfrentar as inúmeras lombadas de São Sebastião.

A Unicamp pelo suporte técnico e financeiro

A CAPES, CNPq e FAEP/Unicamp pelo auxílio e bolsa concedida.

Aos meus pais pela compreensão e apoio incondicional durante toda essa longa caminhada.

Ao Micael por ser tão presente e cúmplice nesta viagem.

Álbum de Lembranças

Inesquecíveis borrachudos, dias de sol no CEBIMar, dias de coleta sob chuva, lama da Barra Velha, calças queimadas, cara de sono de todos as 4hs da manhã, outubro vermelho ou negro, viação Cometa, falta de ônibus leito à Campinas, terrível imagem da Rodox a noite, Coca-Cola na Enseada com "podreira", Mendorato no chá das cinco, pipocas da Erica a noite, apostas sobre o que será o almoço no CEBIMar, massagens nos dias de coleta pesada, os papos na peneiras de todos os tipos, os indefectíveis sacos (sujos, limpos, secos, rasgados ou ...), cilindrinho ou cilindrão, brincadeiras, sons, imagens e cheiros, coisas que não vão se apagar...

Sumário

Apresentação / 1

Capítulo I

Influência do hidrodinamismo na composição e distribuição dos poliquetas em ambientes entremarés

Resumo / 4

Abstract / 5

I. Introdução / 5

II. Matériel e métodos

II.1 - Área de estudo / 9

II.2 - Procedimento de amostragem / 11

II.3 - Tratamento dos dados / 12

III. Resultados

III.1 - Variáveis ambientais

III.1.1 – Granulometria / 14

III.1.2 - Matéria orgânica / 18

III.1.3 – Salinidade / 18

III.1.5 – Perfil / 18

III.1.4 – Umidade / 19

III. 2 - Estrutura das taxocenoses

III.2.1 - Composição específica / 23

III.2.2 - Padrões de densidade / 24

III.2.3 - Padrões de riqueza e diversidade de espécies / 27

III.2. 4 - Relação das associações de espécies e os parâmetros / 32

IV. Discussão

IV.1 - Distribuição das espécies ao longo do gradiente morfodinâmico / 36

IV.2 - Distribuição das espécies ao longo do gradiente vertical / 40

IV.3 - Variação temporal na estrutura das taxocenoses / 42

V. Referências bibliográficas / 45

VI. Anexos / 53

Capítulo II

Estudo morfométrico do Nereididae *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) (Polychaeta:Nereididae): uma abordagem metodológica

- Resumo / 58
Abstract / 58
I. Introdução / 59
II. Metodologia / 61
III. Resultados / 62
IV. Discussão / 64
V. Referências bibliográficas / 68
-

Capítulo III

Dinâmica populacional de *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) (Polychaeta, Nereididae) da Praia da Enseada (São Sebastião, SP)

- Resumo / 72
Abstract / 72
I. Introdução / 73
II. Material e métodos
 II.1 - Área de estudo / 76
 II.2 - Procedimento de amostragem / 76
 II.3 - Análise de dados
 II.3.1 - Densidade / 78
 II.3.2 - Estimativa dos parâmetros de crescimento / 79
 II.3.3 - Frequência de indivíduos maduros / 81
 II.3.4 - Produção secundária / 81
III. Resultados
 III.1 - Características ambientais / 82
 III.2 - Densidade / 82
 III.3 - Crescimento / 85
 III.4 - Ciclo reprodutivo / 88
 III.5 - Produção secundária / 88
IV. Discussão
 IV.1 - Densidade / 91
 IV.2 - Crescimento / 91
 IV.3 - Produção secundária / 94
V. Referências bibliográficas / 96
-

Considerações finais / 101

Apresentação

O interesse despertado pelo estudo de praias arenosas vem de longa data, já que constituem ambientes de interface entre o meio terrestre e marinho, onde ocorrem muitas espécies de interesse comercial. Os organismos da macrofauna constituem os componentes mais conspícuos da biota marinha de praias, reunindo formas que se movem discretamente entre os grãos de areia, podendo construir tubos e galerias no interior do substrato, até aqueles com ampla capacidade de locomoção. Embora a maioria dos grupos taxonômicos possam ocorrer em praias arenosas, os poliquetas, moluscos e crustáceos constituem os grupos dominantes.

O termo “praia” é utilizado na literatura para representar desde ambientes de mar aberto, sujeitos à alta energia de ondas até regiões estuarinas e planícies de marés, ambientes mais protegidos de baixa energia. O grau de exposição, bem como a morfodinâmica das praias, muitas vezes determinam o tipo de sedimento e interferem diretamente nas comunidades bentônicas.

Embora as praias arenosas constituam os ecossistemas predominantes do litoral brasileiro, são ainda escassas as informações sobre a composição e diversidade, bem como sobre a biologia populacional das principais espécies.

Apesar do razoável número de trabalhos realizados na região de São Sebastião, as informações são localizadas não havendo ainda estudos de caráter temporal, em que as amostragens sejam realizadas durante longo período nas diferentes praias. Esta foi a proposta principal do Programa Integrado Fauna de Praia, desenvolvido no Departamento de Zoologia, IB/Unicamp. O presente trabalho faz parte do subprograma Monitoramento da Macrofauna de Praias do Canal de São Sebastião (SP), e teve como objetivos gerais analisar a distribuição dos anelídeos poliquetas ao longo do gradiente morfodinâmico, representado por diferentes ambientes entremarés (Enseada, Barra Velha, Siriuba e Garapocaia), com especial ênfase na estrutura populacional de uma espécie de nereidídeo (*Laeonereis acuta*).

No Capítulo I, a influência do hidrodinamismo sobre a distribuição dos poliquetas nos quatro ambientes entremarés é analisada considerando aspectos da densidade, composição e diversidade específicas. São correlacionados parâmetros abióticos, tais como granulometria, declividade, porcentagem de matéria orgânica e salinidade, com as características estruturais das taxocenoses de poliquetas. Um esquema de zonação é proposto para os ambientes estudados, considerando aspectos da composição específica. É ainda discutida, a relação da dinâmica de espécies dominantes com as variações temporais da comunidade. A elevada frequência e abundância do nereidídeo *Laeonereis acuta* comprovada nestas praias levou ao interesse no estudo mais específico sobre sua biologia populacional.

O Capítulo II visa exclusivamente a análise morfométrica de *Laeonereis acuta*, a fim de se determinar o parâmetro corporal mais adequado para estimar seu crescimento individual. Parâmetros relacionados à largura e comprimento dos segmentos são testados, assim como comentadas as técnicas e parâmetros que têm sido utilizados para outras espécies de poliquetas.

No Capítulo III é analisada a dinâmica populacional e produção secundária de *Laeonereis acuta* espécie comum no litoral paulista. As diferenças observadas com relação ao crescimento, ciclo de vida e tamanho máximo são discutidas, considerando-se a dinâmica populacional de outras espécies de poliquetas. São apresentadas estimativas da produção e da relação produção/biomassa (P/B).

Capítulo I

Influência do hidrodinamismo na
composição e distribuição dos poliquetas
em ambientes entremarés.

Resumo

A distribuição espacial dos poliquetas ao longo de um gradiente crescente de hidrodinamismo, representado por quatro ambientes entremarés (Enseada, Barra Velha, Siriúba e Garapocaia) localizados na região de São Sebastião (SP, Brasil) foi analisada, considerando-se aspectos da composição, densidade e diversidade. A amostragem foi realizada mensalmente de agosto/95 a dezembro/96, utilizando-se um amostrador cilíndrico de 0,01 m². Coletou-se 5 amostras aleatórias em cada um dos níveis da zona entremarés (superior, intermediário e inferior) localizados em um setor de 10 m de largura perpendicular à linha d'água. Os padrões de densidade observados refletiram o gradiente morfodinâmico das praias, evidenciado pelas características granulométricas e declividade da zona entremarés, já que os setores de areia fina e muito fina apresentaram valores significativamente superiores aos de areia grossa e muito grossa. Os valores mais altos de diversidade foram registrados em setores de maior complexidade estrutural e que apresentaram maior porcentagem de silte e argila. Apenas quatro espécies foram comuns aos setores, *Laeonereis acuta*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis* e *Marphysa* sp.B. A ocorrência de depositívoros de subsuperfície diminuiu ao longo do gradiente crescente de hidrodinamismo, enquanto que a de suspensívoros aumentou. A distribuição dos organismos ao longo da região entremarés revelou a existência de duas zonas bióticas: o nível superior, representado por espécies que atingem elevadas densidades populacionais, (*L. acuta*, *C. capitata* e *Scolelepis squamata*), e o nível inferior, de maior riqueza e diversidade de espécies que estão presentes em baixa densidade. Em um dos setores, verificou-se a existência de um padrão sazonal, relacionado à dinâmica populacional de *L. acuta*, que afetou de forma determinante a diversidade e equitatividade. Os resultados deste estudo permitiram confirmar a hipótese do gradiente morfodinâmico, demonstrando sua importância na estruturação de comunidade de poliquetas.

Abstract

Polychaeta spatial distribution was studied along a hydrodynamic gradient covering a range of very fine to coarse sand beaches (Enseada, Barra Velha, Siriúba and Garapocaia) of São Paulo, Brazil. Species composition, density and diversity patterns of the intertidal polychaeta community were evaluated in response to changes in mean grain size, beach face slope, and beach type. Mensal samples were collected from August/95 to December/96. Five random samples (0.01 m²) in low, mean and high tidal levels along a 10 m width transect were established. Higher densities were observed on very fine and fine sand transects which were also the most flat beaches. Higher diversity values were recorded on poorly sorted sands with rich silt and clay content. Four species were common to all transects, *Laeonereis acuta*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis* and *Marphysa* sp.B. A relation between trophic group and morphodynamic gradient was observed. The dominance of subsurface deposit-feeders was reduced along the hydrodynamic gradient, while the number of suspension feeders increased. The vertical distribution on the intertidal region showed a two zone pattern: a superior level with high density and dominance of opportunistic species like *L. acuta*, *C. capitata* and *S. squamata*, and a inferior level with a lower density but higher species richness and diversity. This study also showed that the seasonal variation of dominant species (*L. acuta*) can affect the temporal variation of the intertidal community structure.

I. Introdução

Em termos gerais, as praias são consideradas ambientes instáveis, onde o estresse físico, causado pela energia de ondas e pela variação das marés, representa um fator limitante para o estabelecimento de várias espécies bentônicas. O hidrodinamismo tem sido considerado um dos parâmetros mais importantes para a distribuição espacial de organismos bentônicos, pois atua diretamente sobre a dispersão de larvas e juvenis, controlando o recrutamento e estabelecimento das populações (Butman, 1987; Desrosiers *et al.*, 1991).

Estudos realizados em praias expostas têm revelado que a estrutura da comunidade é bastante afetada pelo estado morfodinâmico da praia. Em praias protegidas, a densidade e riqueza de espécies são bastante superiores às encontradas em praias expostas (Brown & McLachlan, 1990). Vários autores têm demonstrado que a abundância e a riqueza de espécies de poliquetas em praias arenosas diminuem ao longo de um gradiente crescente de exposição (Dexter, 1983; McLachlan, 1983; Jaramillo & Gonzales, 1991).

A distribuição e abundância das espécies da macrofauna em praias arenosas têm sido relacionadas a muitos fatores tais como: diâmetro do grão e/ou conteúdo de matéria orgânica (Jones, 1970; Longbottom, 1970; Lopez-Cotelo *et al.*, 1982; Jaramillo & Gonzales, 1991), inclinação da praia (Jaramillo & McLachlan, 1993), ação de ondas (Dexter, 1983), teor de umidade do sedimento (Whiters, 1977; Wendt & McLachlan, 1985), temperatura (Jones, 1970) e presença de alimento (Ansell *et al.*, 1972). Embora seja difícil analisar a influência destes fatores isoladamente, acredita-se que a estrutura da comunidade é frequentemente determinada pelo estado morfodinâmico, sendo os fatores físicos, na maioria das vezes, predominantes sobre os biológicos.

Embora o sedimento seja considerado, por diversos autores, o parâmetro mais importante na distribuição dos organismos bentônicos, é o regime hidrodinâmico que determina, em grande parte, as características sedimentares de uma área (Warwick & Uncles, 1980). Os padrões de distribuição das comunidades, antes interpretados à luz da relação animal-sedimento, são agora explicados por uma abordagem que considera: a relação entre a distribuição dos organismos, a dinâmica sedimentar e o ambiente hidrodinâmico (Snelgrove & Butman, 1994; Hall, 1994).

McLachlan (1980) desenvolveu um critério de classificação das praias baseando-se em características estruturais, ação de ondas e mobilidade da fauna. Segundo esta classificação, as praias são consideradas expostas quando sujeitas à contínua e intensa ação de ondas com ausência de sedimentos finos como silte e argila, presença de fauna móvel e alto teor de oxigenação do sedimento. Praias protegidas são sujeitas à fraca ação de ondas, a fauna presente é construtora de galerias ou tubos semipermanentes

e o sedimento apresenta uma camada redutora ou anóxica, próxima à superfície.

Considerando a morfodinâmica, Short & Wright (1984) classificaram as praias expostas como dissipativas, refletivas e intermediárias. O estado dissipativo é caracterizado por um suave gradiente da face da praia, onde predominam areias finas. No estado refletivo a face da praia apresenta declividade acentuada, zona de surfe estreita e predominância de areia grossa. Em relação às praias protegidas, Dexter (1983) propôs uma classificação sugerindo 5 escalas de diferentes condições hidrodinâmicas, determinadas pela profundidade e localização da camada anóxica na região entremarés.

Bally (1983), em uma extensa revisão da literatura sobre a macrofauna de praias arenosas, constatou a existência de correlação negativa entre o número de espécies e o grau de exposição, mas por outro lado, o tamanho individual e a biomassa foram maiores em ambientes expostos. Jaramillo & McLachlan (1993) analisaram 10 tipos de praias, do Centro-Sul do Chile, com diferentes graus de exposição, considerando desde praias refletivas até praias dissipativas. Os autores verificaram que o número de espécies, abundância e biomassa total aumentavam de acordo com o gradiente decrescente de exposição e diminuíam de acordo com o aumento da partícula sedimentar e da inclinação da praia. Algumas espécies de crustáceos aumentaram em abundância e biomassa em condições dissipativas, porém outras demonstraram tendência oposta, apresentando maior biomassa em ambientes expostos.

O hidrodinamismo e tipo de sedimento podem também determinar o modo de alimentação e locomoção dos organismos bentônicos, especialmente de anelídeos poliquetas. O predomínio de espécies carnívoras, altamente móveis ou detritívoras de superfície é verificado em ambientes sujeitos a um hidrodinamismo mais intenso. Em ambientes deposicionais, de baixa energia, geralmente ocorre o domínio de comedores de detrito de superfície ou subsuperfície, sésseis ou discretamente móveis (Lana, 1981; Corbisier, 1991; Morgado *et al.*, 1994).

A maioria dos estudos sobre os efeitos do gradiente morfodinâmico nas comunidades bentônicas da região entremarés tem focalizado principalmente as praias expostas (McLachlan, 1996; McLachlan *et al.*, 1995). Os estudos realizados em praias protegidas, frequentemente encontradas em baías e estuários, têm abordado aspectos relacionados à variação temporal (Vargas, 1987,1988; Chakraborty & Choudhury, 1994; Hernández-Acántara & Sólis-Weiss, 1995), ao papel da salinidade (McLusky *et al.*, 1993) e à influência de fatores biológicos sobre a comunidade (Vargas, 1988; 1992; Dittmann, 1996).

No Brasil, destacam-se os estudos realizados em praias expostas do Rio Grande do Sul (Gianuca, 1983; Borzone & Gianuca, 1990; Santos,1994), do Paraná (Paes, 1989; Pezzuto, 1993; Souza & Gianuca, 1995; Borzone & Souza, 1997) e do Rio de Janeiro (Veloso *et al.*, 1995; Cardoso & Veloso,1997). Em relação as praias abrigadas, merecem atenção os estudos realizados em São Sebastião e Ubatuba (SP) (Amaral,1979; Amaral *et al.*, 1990,1995; Amaral & Morgado, 1994), em Cananéia (Varoli, 1988) e em Santos (Corbisier, 1991).

Na região da Canal de São Sebastião (SP) são encontradas praias de diferentes declividades e características texturais. Embora seja considerada uma região de baixa energia (Souza & Furtado,1987), devido à proteção da Ilha de São Sebastião, podem ocorrer desde ambientes compostos por areia fina até aqueles formados por areia grossa e pedras.

Este estudo tem o objetivo de analisar a composição, diversidade, densidade, distribuição espacial e temporal de anelídeos poliquetas em quatro ambientes entremarés de praias com diferentes declividades e características texturais, localizados na região de São Sebastião (SP). Neste estudo pretende-se verificar as relações entre os padrões de ocorrência e distribuição de espécies em um presumido gradiente de energia ambiental, considerando-se a hipótese de que ambientes de maior hidrodinamismo possuem uma fauna de poliquetas menos densa e diversa.

II. Material e métodos

II.1 - Área de estudo

As praias estudadas estão localizadas na costa norte do Estado de São Paulo, no Canal de São Sebastião e na Enseada de Caraguatatuba (Fig.1). O Canal de São Sebastião, com cerca de 25 km e com largura de 6 km ao norte, 7 km ao sul, e com apenas 2 km na região central, é margeado a leste pela Ilha de São Sebastião e a oeste pelo continente. De acordo com Furtado (1978) as características granulométricas dessa área indicam um ambiente de baixa energia. A Enseada de Caraguatatuba com cerca de 16 km de extensão, é protegida da ação de ondas, as quais são atenuadas pela presença da Ilha de São Sebastião (Souza & Furtado, 1987).

Das quatro praias selecionadas, uma está localizada no continente, Enseada (EN) (Enseada de Caraguatatuba), e três na Ilha de São Sebastião, Barra Velha (BV), Siriúba (SI) e Garapocaia (GA) (Fig.1). A Praia da Enseada, situada na porção sul da Enseada de Caraguatatuba, caracteriza-se por uma extensa planície de maré que pode atingir até 700 m de amplitude. A presença da Ilha de São Sebastião e de uma barra arenosa, formada pelas correntes oriundas do canal, protegem este ambiente do impacto direto das correntes. A granulometria, o grau de seleção, a pouca maturidade textural dos sedimentos e a presença de altas porcentagens de mica, contribuem para caracterizar as condições de baixa energia. Apesar disso, a movimentação de água junto ao fundo impede a deposição de pelitos. A predominância da ação de marés e de mecanismos de deposição, que geram perfis de declividade suave, permitem classificar este ambiente como uma planície de maré do tipo "sand flat" (Souza & Furtado, 1978).

A Praia da Barra Velha, que ocupa a parte mais central do canal, junto ao Terminal da Balsa, constitui também um ambiente característico de baixa energia (Morgado *et al.*, 1994). Junto ao extremo sul, sob influência de um pequeno riacho, estabeleceu-se uma vegetação característica de região estuarina, onde pode ser observada a presença de *Avicenia* e *Spartina*. Devido à proximidade de centros urbanos, este ambiente está sujeito a um maior



Fig.1: Localização da área de estudo e das praias Enseada, Barra Velha, Siriúba e Garapocaia.

impacto antrópico que os demais.

As praias de Garapocaia e Siriúba, localizadas próxima à entrada norte do canal, sofrem maior ação hidrodinâmica, possuindo menor amplitude entremarés e declividade mais acentuada. Ao contrário das demais praias, Garapocaia e Siriúba são de pequena extensão e maior interesse turístico.

II. 2 - Procedimento de amostragem

Em cada uma das praias foi estabelecido um setor de 10 m de largura, perpendicular à linha d'água, no qual foram estabelecidos 3 níveis, dispostos paralelos à linha d'água, na zona entremarés: superior (próximo da preamar), nível inferior (próximo a baixamar) e intermediário (na região compreendida entre os dois). A localização destes níveis na região entremarés foi determinada segundo o teor de umidade do sedimento. Em cada nível foram estabelecidas aleatoriamente áreas de 10 X 10 m onde foram efetuadas as amostragens. Mensalmente, de agosto de 1995 a dezembro de 1997, foram coletadas 5 amostras aleatórias utilizando-se um cilindro de PVC de 0,01 m² de base e 20 cm de altura.

O material obtido foi triado em um sistema de peneiras com malhas de 0,5 mm e 1,0 mm. Todos os organismos encontrados foram fixados em formol a 4% e transferidos posteriormente para álcool a 70 %.

A salinidade da água intersticial foi determinada mensalmente, com auxílio de um refratômetro, obtendo-se 3 medidas por nível para cada setor. A granulometria e matéria orgânica foram analisadas em 6 períodos, em diferentes estações do ano, coletando-se 3 amostras para cada setor. A matéria orgânica das amostras de sedimento foi determinada segundo método proposto por Amoureux (1966), através de calcinação a 600 ° C; para análise granulométrica foi utilizado o método sugerido por Suguio (1973). Os cálculos dos parâmetros estatísticos foram realizados com o auxílio do programa desenvolvido no laboratório de sedimentologia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo, que efetua o cálculo dos parâmetros de Folk & Ward (1957). Para avaliação do grau de umidade ao longo da região

entremarés, foram coletadas 3 amostras por nível para cada setor. O conteúdo de água retido no sedimento foi determinado através da diferença do peso úmido e seco das amostras. A medição do desnível dos setores, para obtenção do perfil topográfico e o grau de inclinação, foram efetuados em intervalos de 10m ou 20m (dependendo da extensão da região entremarés) e durante 3 épocas do ano (exceto para Garapocaia).

II. 3 - Tratamento dos dados

A estrutura da comunidade foi avaliada com base na densidade ($\text{ind}/0,01\text{m}^2$), composição específica, categoria trófica, diversidade e equitatividade. Para cálculo da diversidade (H') e da equitatividade (J) foi utilizado o índice de Shannon-Wiener (logaritmo na base 2) e de Pielou (1975), respectivamente. Para estas análises, foram considerados os valores médios mensais por níveis e por setores.

Para analisar a significância das diferenças dos parâmetros biológicos, físicos e químicos entre níveis de uma mesma praia, foi aplicada a análise de variância por postos de Kruskal-Wallis com um nível de significância de 0,05. Quando detectadas diferenças, foi utilizado o teste de comparação múltipla não paramétrica do tipo Tukey, a fim de se verificar a menor diferença significativa entre setores e níveis (Zar, 1974).

As espécies foram classificadas de acordo com categorias tróficas propostas por Fauchald & Jumars (1979). O índice de importância trófica foi calculado segundo Paiva (1993).

As correlações entre as variáveis ambientais e parâmetros estruturais da comunidade foram baseadas no coeficiente de correlação de Spearman (Zar, 1974).

Métodos de análise multivariada de classificação foram empregados para avaliar a similaridade entre os níveis entremarés das diferentes praias (Modo Q) e delimitar as associações de espécies (Modo R), utilizando-se coeficiente de dissimilaridade de Bray Curtis. Para a matriz de dados biológicos, considerou-se espécies cuja densidade média por nível foi maior

que 0,02 ind/0,01 m² e para a de parâmetros físico-químicos utilizou-se porcentagem de silte-argila, diâmetro da areia, teor de matéria orgânica e umidade do substrato, sendo que os dados foram anteriormente transformados em log (x+1). A análise de agrupamento (UPGMA, unweighted pair-group method using arithmetic averages) foi aplicada posteriormente (Ludwig & Reynolds, 1988). Para melhor visualização dos agrupamentos foi realizada uma análise nodal, que consiste na expressão gráfica da matriz original reordenada pelos grupos de níveis entremarés e de espécies obtidos na classificação.

Para comparação estatística das matrizes de similaridades originadas dos parâmetros granulométricos e biológicos, foi utilizado o teste de Mantel. Esta técnica permite, através de um processo de aleatorização de matrizes, verificar o quanto a matriz original é significativamente diferente das permutadas aleatoriamente e, portanto, permite saber se os grupos foram formados ao acaso ou não.

Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se os aplicativos Microsoft Excel 5.0 (Microsoft Corp.), FITOPAC, Statistica 4.2 (Stat Soft Inc.) e Resampling Stats (Julian Simon, Inc).

III. Resultados

III.1 Variáveis ambientais

III.1.1 - Granulometria

Os ambientes entremarés estudados são dominados pela fração arenosa que correspondeu em média a 98,1% dos sedimentos na Enseada, 71,7% na Barra Velha, 85,5% em Siriúba e 84,4% em Garapocaia. A fração silte-argila esteve representada basicamente em Siriúba (5,3%) e Barra Velha (21,8%), apresentando valores bem menores nos demais setores. Na Enseada ocorreu predominância de areia muito fina, enquanto que em Garapocaia constatou-se o predomínio de areia grossa. Embora os setores Barra Velha e Siriúba possuam características mais heterogêneas com relação aos parâmetros granulométricos, verificou-se maior contribuição da fração areia fina em Barra Velha e da fração areia média em Siriúba (Fig.2).

A avaliação da composição granulométrica assim como do diâmetro médio dos sedimentos dos quatro setores estudados demonstrou um nítido gradiente granulométrico, desde areia muito fina, predominante na Enseada, passando por areia fina e muíro fina na Barra Velha, até setores de areia média e grossa, representados por Siriúba e Garapocaia, respectivamente (Fig.3). A relação entre o diâmetro do grão e o desvio padrão das diversas amostras permitiu visualizar que os setores representativos dos dois extremos deste gradiente, Enseada e Garapocaia, possuem granulometria mais homogênea, com maior grau de seleção (menor desvio padrão) do que Barra Velha e Siriúba, que possuem areia fina e média, mas com maior grau de heterogeneidade (Fig.4).

As diferenças registradas na porcentagem de grânulos, silte-argila, diâmetro do grão e grau de seleção entre os quatro setores foram estatisticamente significativas, o que evidencia a existência de um gradiente granulométrico (Tabela I). Considerando a distribuição granulométrica ao longo da região entremarés, os resultados confirmam que a variação observada não foi significativa, exceto para a porcentagem de grânulos na Enseada (Tabela I).

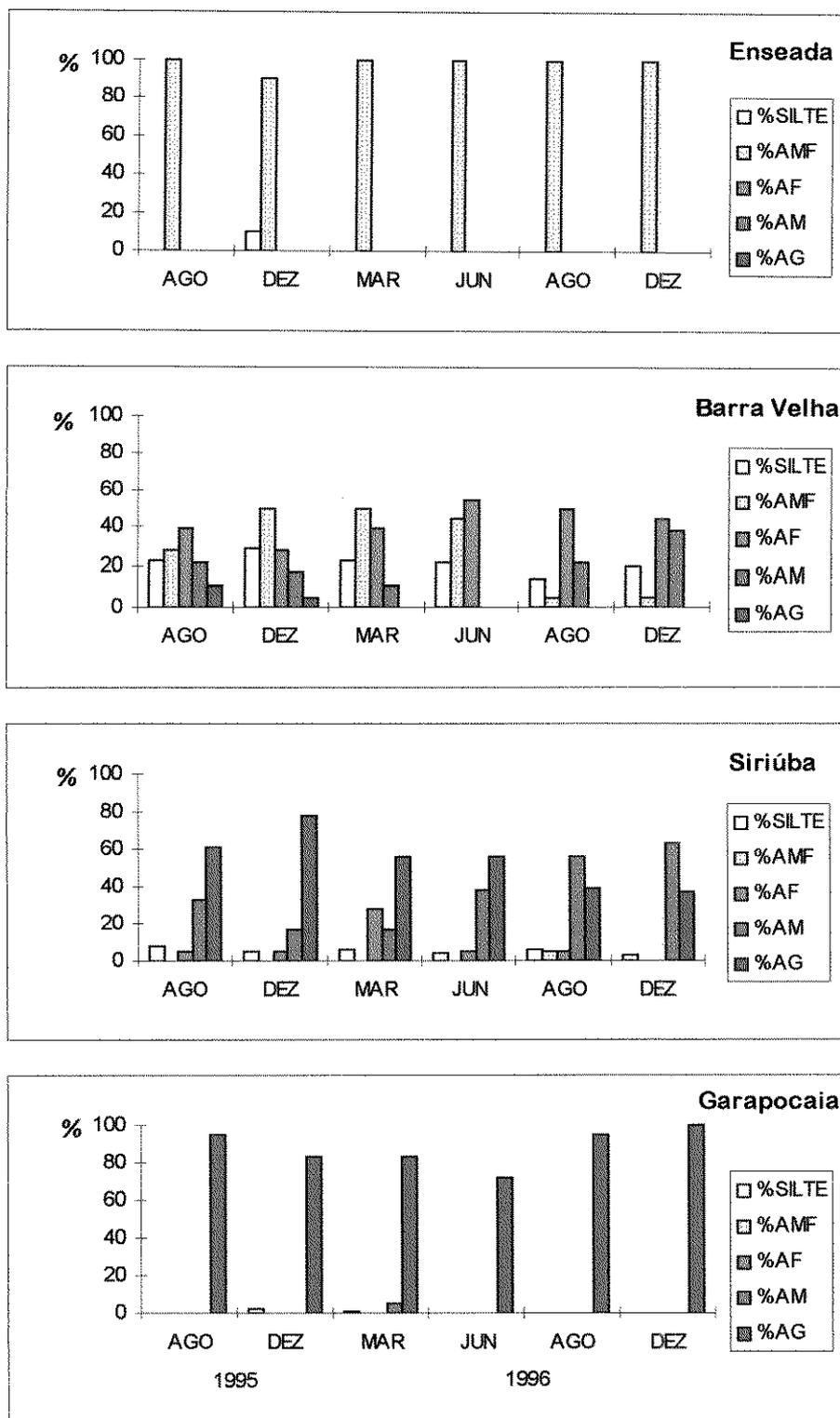


Fig.2: Composição granulométrica dos quatro setores durante o período de agosto/95 a dezembro/96.

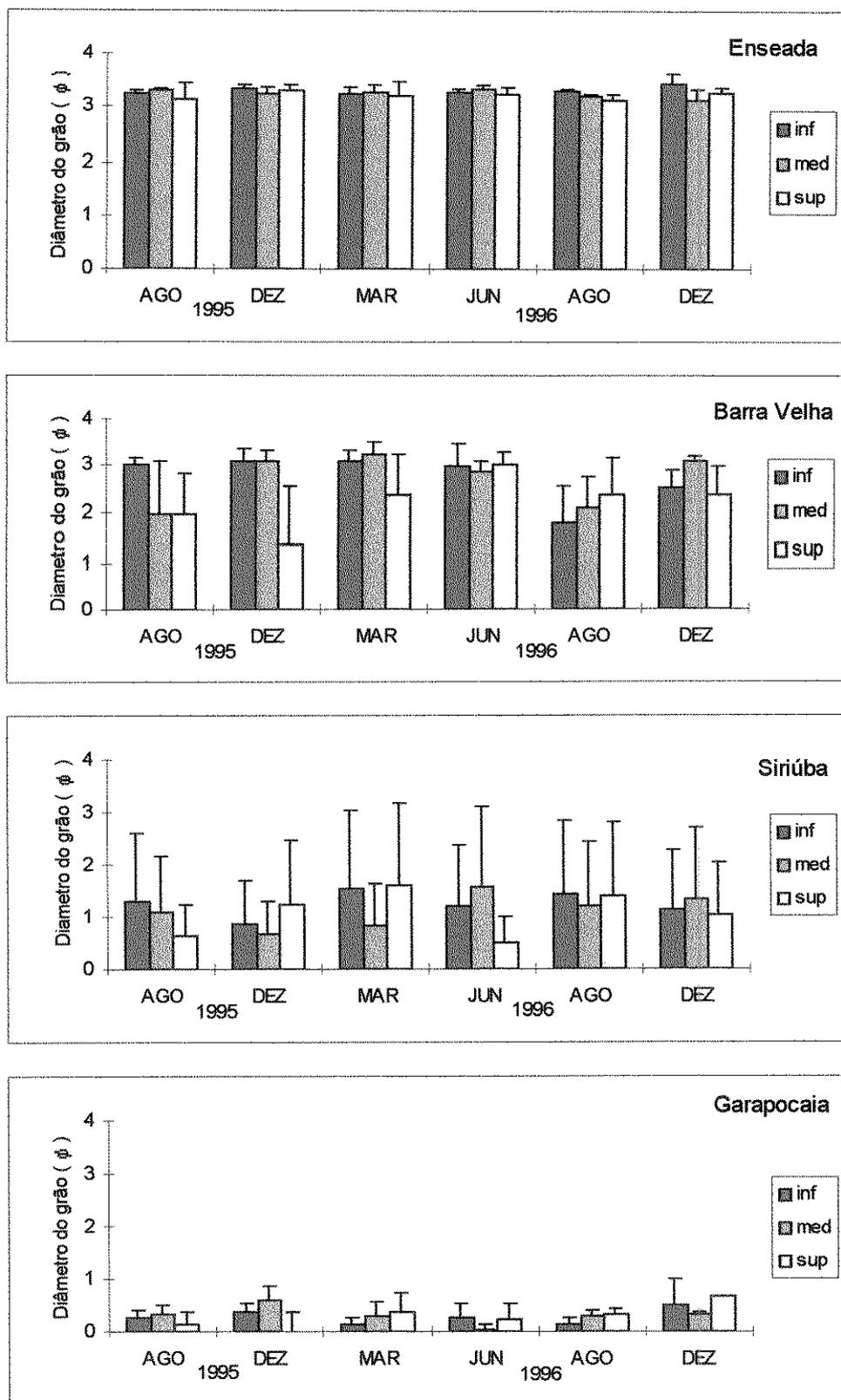


Fig.3: Diâmetro médio do grão (φ) referente aos três níveis entremarés dos quatro setores durante o período de agosto/95 a dezembro/96 (média e desvio-padrão).

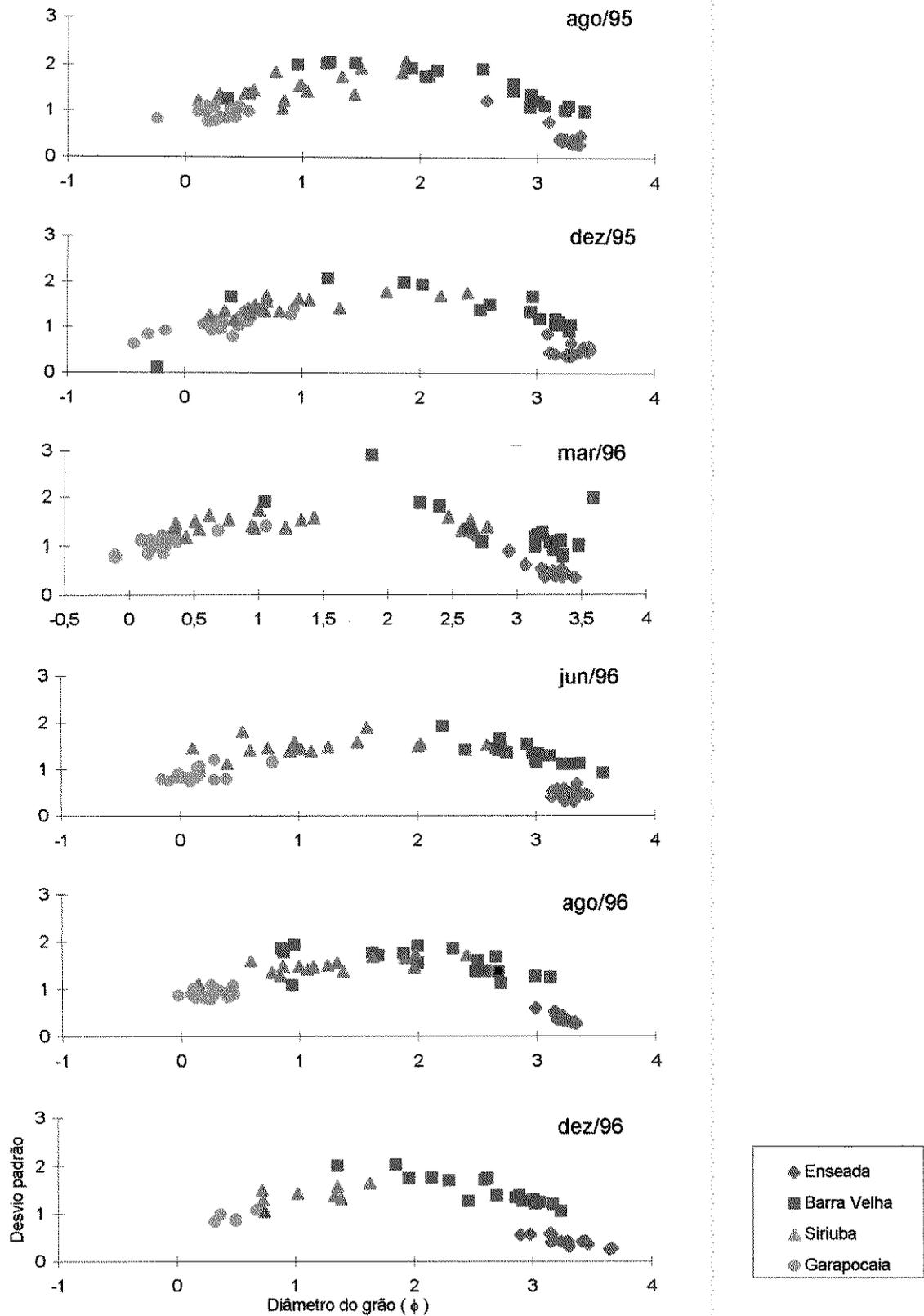


Fig.4: Relação entre diâmetro do grão (ϕ) e desvio padrão obtidos para cada setor durante o período de agosto/95 a dezembro/96.

III.1.2 - Matéria orgânica

Os valores registrados para a porcentagem média de matéria orgânica dos quatro setores refletiram também um gradiente de variação significativa (Fig.5, Tabela I). As maiores porcentagens médias referem-se à Barra Velha (8,8%), seguida por Siriúba (3,1%), Enseada (2,8%) e Garapocaia (0,6%).

A porcentagem de matéria orgânica da Enseada variou de 1,2 (junho/96) a 1,7 % (março/96). Na Barra Velha, registrou-se o menor valor em agosto/95 (6,7%) e o maior em junho/96 (12,6%). Em relação aos setores de granulometria mais grossa, verificou-se uma alta variabilidade deste parâmetro entre as amostras. Não foram detectadas diferenças significativas na porcentagem de matéria orgânica entre os níveis entremarés em cada setor estudado(Tabela I).

III.1.3 - Salinidade

A salinidade da água intersticial foi bastante variável, registrando-se valores médios próximos a 1 ‰ até 34,3 ‰. Na Barra Velha foram registrados valores de salinidade significativamente mais altos do que nos demais setores (Tabela I). Flutuações bastante acentuadas da salinidade ocorreram nos setores de Garapocaia e Siriúba. Excetuando-se a Enseada, onde registrou-se salinidades mais baixas no superior, não foram observadas diferenças significativas entre os níveis nos demais setores (Fig.6).

III.1.4 - Perfil

Os perfis de declividade dos quatro setores foram distintos. As praias da Enseada e Barra Velha têm um traçado menos côncavo, o que indica a predominância de processos deposicionais. Siriúba e Garapocaia têm uma declividade bastante acentuada, principalmente nos primeiros 20 m de distância do início da região entremarés (Fig.7).

Quanto à variação temporal da declividade, os resultados indicam que processos deposicionais predominaram a partir de dezembro/95 gerando perfis de traçado menos côncavo. Este padrão não ocorreu em Barra Velha, onde verificou-se processos erosivos a partir de dezembro/95 (Fig.7).

Tabela I: Resumo dos resultados obtidos a partir da análise de Kruskal-Wallis (H) e respectivos níveis de significância (* p < 0,05; ** p < 0,001, p *** < 0,0001). As barras horizontais sumarizam os resultados do teste Tukey, ligando setores ou níveis semelhantes entre si.

| Parâmetros | Entre Setores | Entre Níveis | | | |
|--------------------------------|---|--------------------------------|------------------------------|---------|-------------------------------|
| | | Enseada | Barra Velha | Siriúba | Garapocaia |
| % Grânulos | *** <u>GA</u> <u>SI</u> <u>BV</u> <u>EN</u> | ** <u>s</u> <u>m</u> <u>i</u> | | | |
| % Silte-Argila | *** <u>BV</u> <u>SI</u> <u>EN</u> <u>GA</u> | | | | |
| Grau de Seleção | *** <u>EN</u> <u>GA</u> <u>BV</u> <u>SI</u> | | | | |
| Diâmetro do grão (ϕ) | *** <u>EN</u> <u>BV</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | | | | |
| % Mat.Orgânica | *** <u>BV</u> <u>SI</u> <u>EN</u> <u>GA</u> | | | | |
| Salinidade | *** <u>BV</u> <u>EN</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | *** <u>s</u> <u>m</u> <u>i</u> | * | | |
| Umidade | ** <u>BV</u> <u>EN</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | | * <u>s</u> <u>m</u> <u>i</u> | | |
| Densidade | *** <u>BV</u> <u>EN</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | ** <u>s</u> <u>m</u> <u>i</u> | * | | * |
| Riqueza | *** <u>BV</u> <u>EN</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | | * | | ** <u>m</u> <u>s</u> <u>i</u> |
| Equitatividade | ** <u>BV</u> <u>EN</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | | * <u>s</u> <u>m</u> <u>i</u> | | |
| Diversidade | *** <u>BV</u> <u>EN</u> <u>SI</u> <u>GA</u> | | * <u>s</u> <u>m</u> <u>i</u> | | |

EN= Enseada, BV = Barra Velha, SI= Siriúba, GA= Garapocaia,
s=superior, m=intermediário, i= inferior.

III.1.5 - Umidade

O teor de umidade do sedimento foi em média 15 % na Enseada, Siriúba e Garapocaia, enquanto que valores acima de 30 % ocorreram na Barra Velha (Fig.8). Esta diferença no teor de umidade entre setores foi estaticamente significativa. Os altos valores de umidade na Barra Velha foram registrados nos níveis intermediários e inferior, sendo estes significativamente maiores aos obtidos no superior (Tabela I).

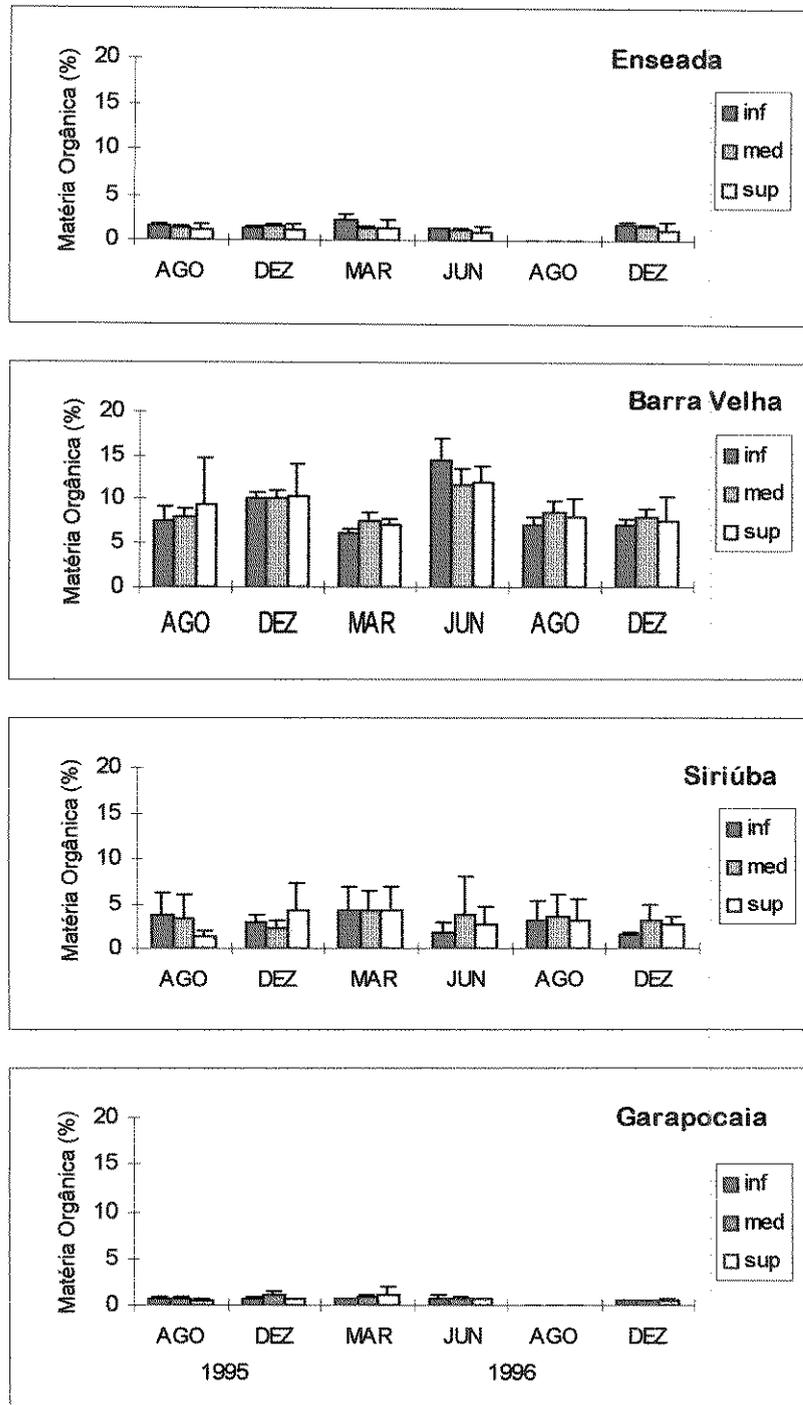


Fig. 5: Porcentagem de matéria orgânica referente aos três níveis entremarés dos quatro setores durante o período de agosto /95 a dezembro/96 (média e desvio padrão).

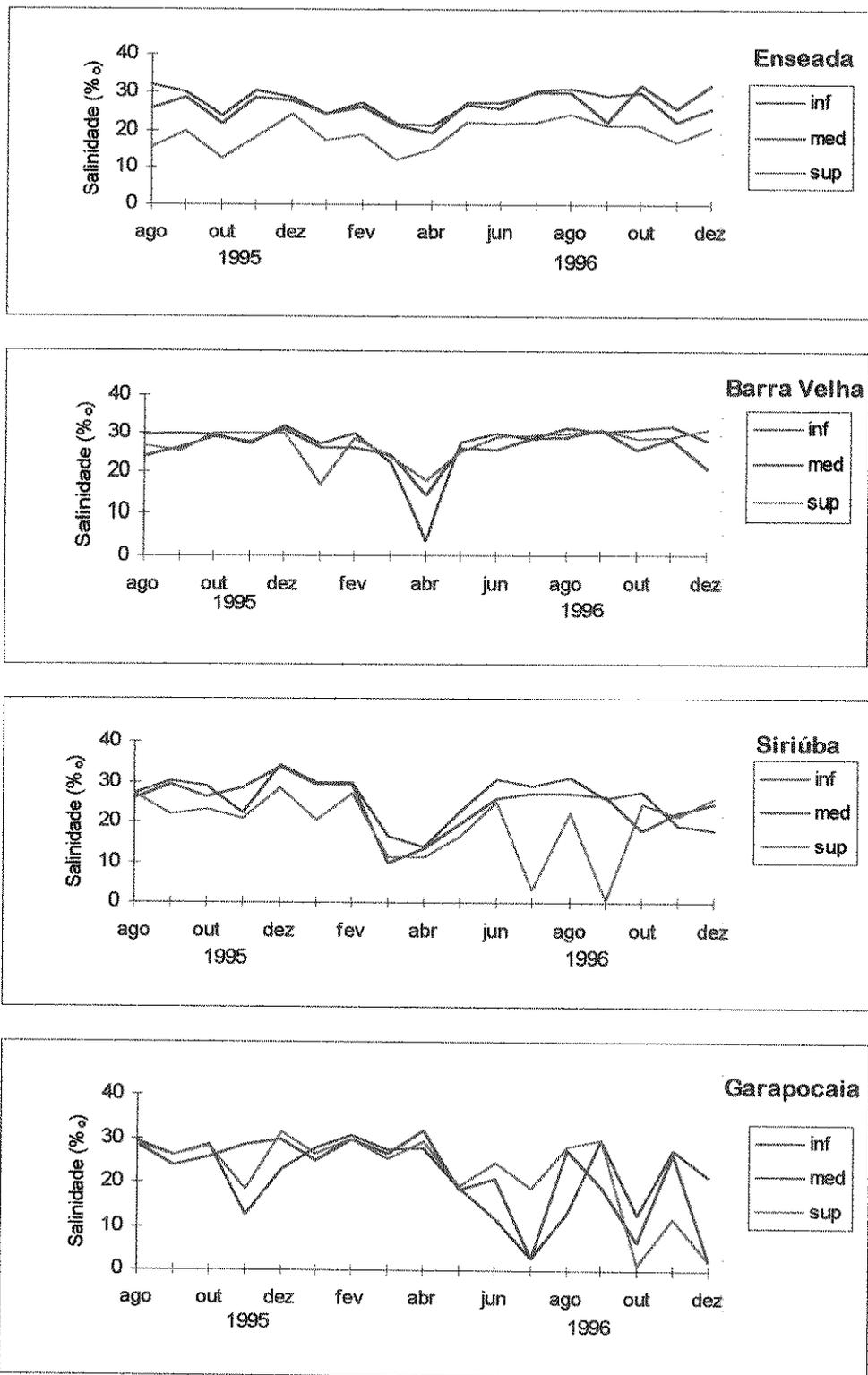


Fig.6: Valores médios de salinidade (%o) da água intersticial referente aos três níveis da região entremarés dos quatro setores.

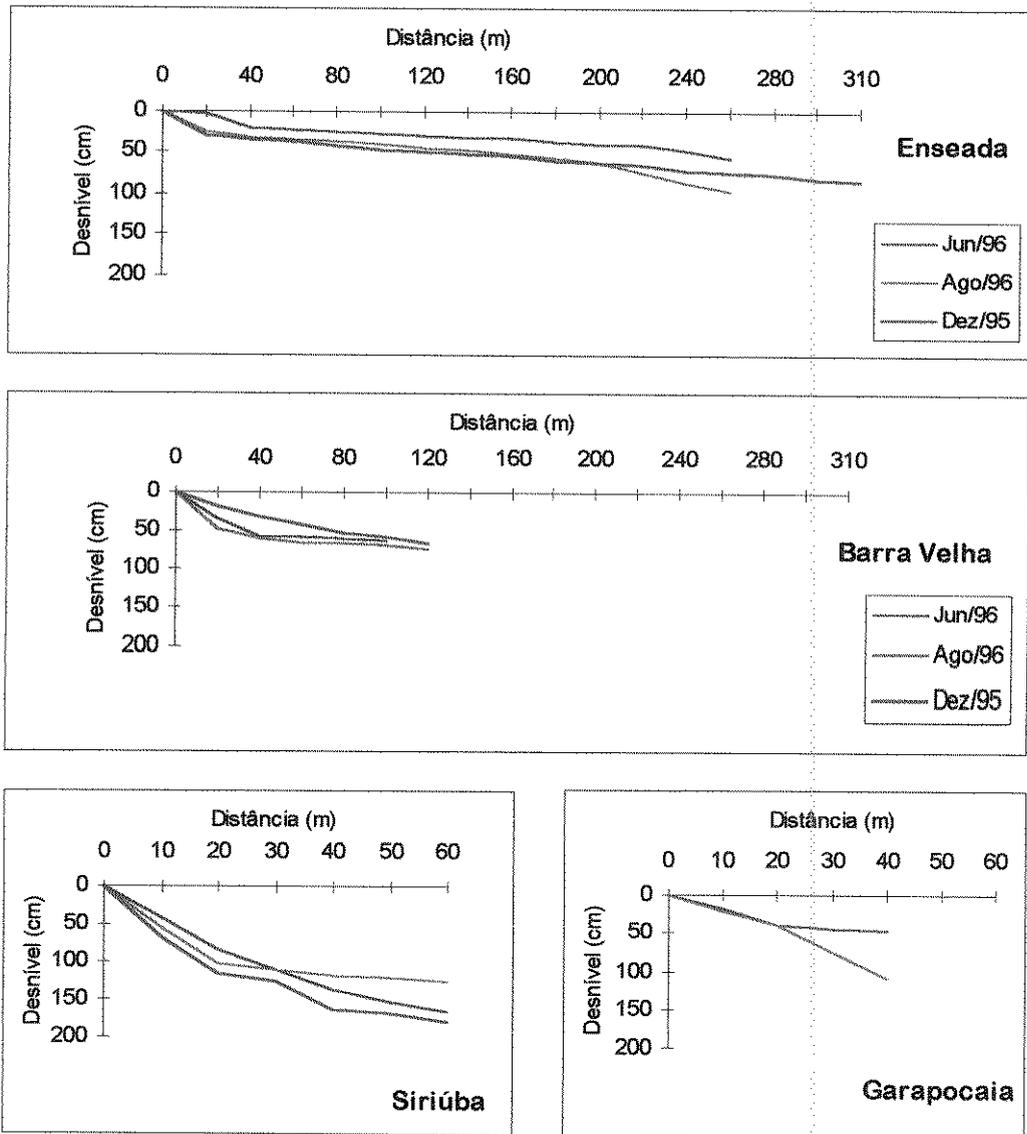


Fig.7: Perfil de declividade dos quatro setores obtidos em dezembro/95, junho/96 e agosto/96.

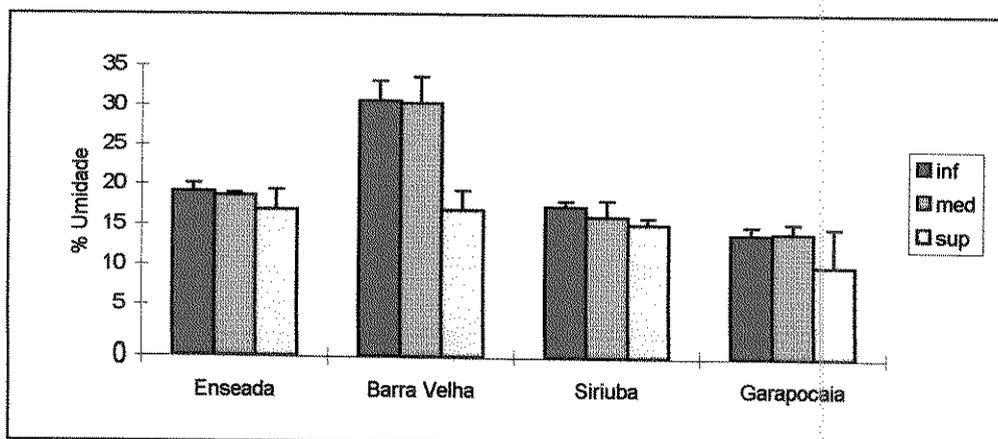


Fig.8: Teor de umidade do sedimento referente aos três níveis entremarés dos quatro setores (média e desvio-padrão).

III.2 - Estrutura das taxocenoses

III.2.1 - Composição específica

Foram identificadas 33 espécies de poliquetas pertencentes a 20 famílias e 29 gêneros.

NEREIDIDAE

Laeonereis acuta (Treadwell, 1923)

Perinereis anderssoni Kinberg, 1866

CAPITELLIDAE

Capitella capitata (Fabricius, 1780)

Heteromastus filiformis (Claparède, 1864)

Notomastus hemipodus Hartman, 1947

ORBINIIDAE

Scoloplos (Leodamas) johnstonei Day, 1934

Naineris setosa (Verrill, 1900)

Naineris sp.

GONIADIDAE

Glycinde multidentis (Müller, 1858)

GLYCERIDAE

Hemipodus olivieri Orensanz & Gianuca, 1974

Goniada littorea Hartman, 1950

Goniada maculata Oersted, 1843

SPIONIDAE

Scolecopsis squamata (Müller, 1806)

Prionospio heterobranchia Moore, 1907

PILARGIDAE

Parandalia tricuspis (Müller, 1856)

EUNICIDAE

Marphysa sp. B

Lysibranhia sp.

ONUPHIDAE

Diopatra cuprea (Bosc, 1802)

SABELLIDAE

Megalomma sp.

Branchiomma sp.

OPHELIDAE

Armandia agilis (Andrews, 1891)

OWENIIDAE

Owenia fusiformis delle Chiaje, 1844

LUMBRINERIDAE

Lumbrineris tetraura (Schmarda, 1861)

MAGELONIDAE

Magelona nonatoi Bolivar & Lana, 1986

PARAONIDAE

Aricidea suecica Eliason, 1920

POLYNOIDAE

Harmothoe aculeata Andrews, 1891

AMPHARETIDAE

Isolda pulchella Müller, 1856

STERNASPIDAE

Sternaspis capillata Nonato, 1966

CIRRATULIDAE

Tharyx sp.

HESIONIDAE

Sigambra grubei Müller, 1858

Sigambra constricta (Southern, 1921)

Sigambra bassi (Hartman, 1945)

Podarke obscura Verrill, 1873

Excetuando-se as famílias Capitellidae, Glyceridae, Hesionidae e Orbiniidae, a maioria esteve representada por apenas 1 ou 2 espécies. Todas as espécies encontradas já tiveram sua ocorrência registrada para o litoral de São Paulo, com exceção de *Lysibranhia* sp. e *Marphysa* sp.B, consideradas como espécies novas.

Entre as 33 espécies identificadas, apenas quatro foram comuns aos setores: *Laeonereis acuta*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis* e *Marphysa* sp.B. Dentre estas, apenas *L. acuta* foi bem representada nos 4 setores, sendo a espécie dominante na Enseada e codominante em Siriúba, Garapocaia e Barra Velha.

As espécies dominantes, como *Laeonereis acuta*, *Capitella capitata* e *Scoelelepis squamata*, ocorreram com elevada abundância no nível superior (Fig.9). No intermediário, a abundância destas espécies diminuiu, dando lugar à ocorrência de outras espécies menos numerosas como *Hemipodus olivieri*, na Enseada, *Sternaspis capillata*, *Heteromastus filiformis* na Barra Velha, e *Marphysa* sp.B em Siriúba. No inferior, esta tendência é reforçada, pelo aumento da dominância destas espécies características para cada setor e ocorrência de outras exclusivas para este nível (Fig.9).

A composição específica na Enseada, basicamente não sofreu variação, verificando-se a dominância de *L. acuta* em quase todo o período estudado. Nos meses de novembro a dezembro/96 ocorreu uma drástica redução na densidade de *L. acuta* e a dominância de *Capitella capitata* neste período (Anexo 1). Em relação à Barra Velha três espécies alternaram a dominância: *Sternaspis capillata*, *Capitella capitata* e *Heteromastus filiformis*. Em Siriúba, destacaram-se *Scoelelepis squamata* e *Laeonereis acuta* e, em Garapocaia, *S. squamata* foi dominante durante o período (Anexos 1-4).

A maioria das espécies encontradas têm hábito alimentar depositívoro e carnívoro. Considerando-se a distribuição dos grupos tróficos ao longo do gradiente morfodinâmico notou-se que os depositívoros de subsuperfície e carnívoros estão bem representados em todos os setores, com exceção de Garapocaia. Os suspensívoros ocorreram predominantemente em Siriúba e Garapocaia, e estiveram praticamente ausentes em Barra Velha. (Fig.10).

III.2.2 - Padrões de densidade

Considerando todo o período de estudo, de agosto/95 a dezembro/96, foram obtidos 6090 exemplares de poliquetas nas 1065 amostras coletadas nos setores analisados.

Nos setores da Enseada e Barra Velha os valores de densidade foram mais altos do que os de Siriúba e Garapocaia (Fig.11A). Enquanto a densidade média na Enseada e Barra Velha foi superior a 8 ind/0,01 m², em Garapocaia e Siriúba não passou de 2 ind/0,01 m². As diferenças são ainda mais contrastantes quando se considera o número de amostras em que não foi

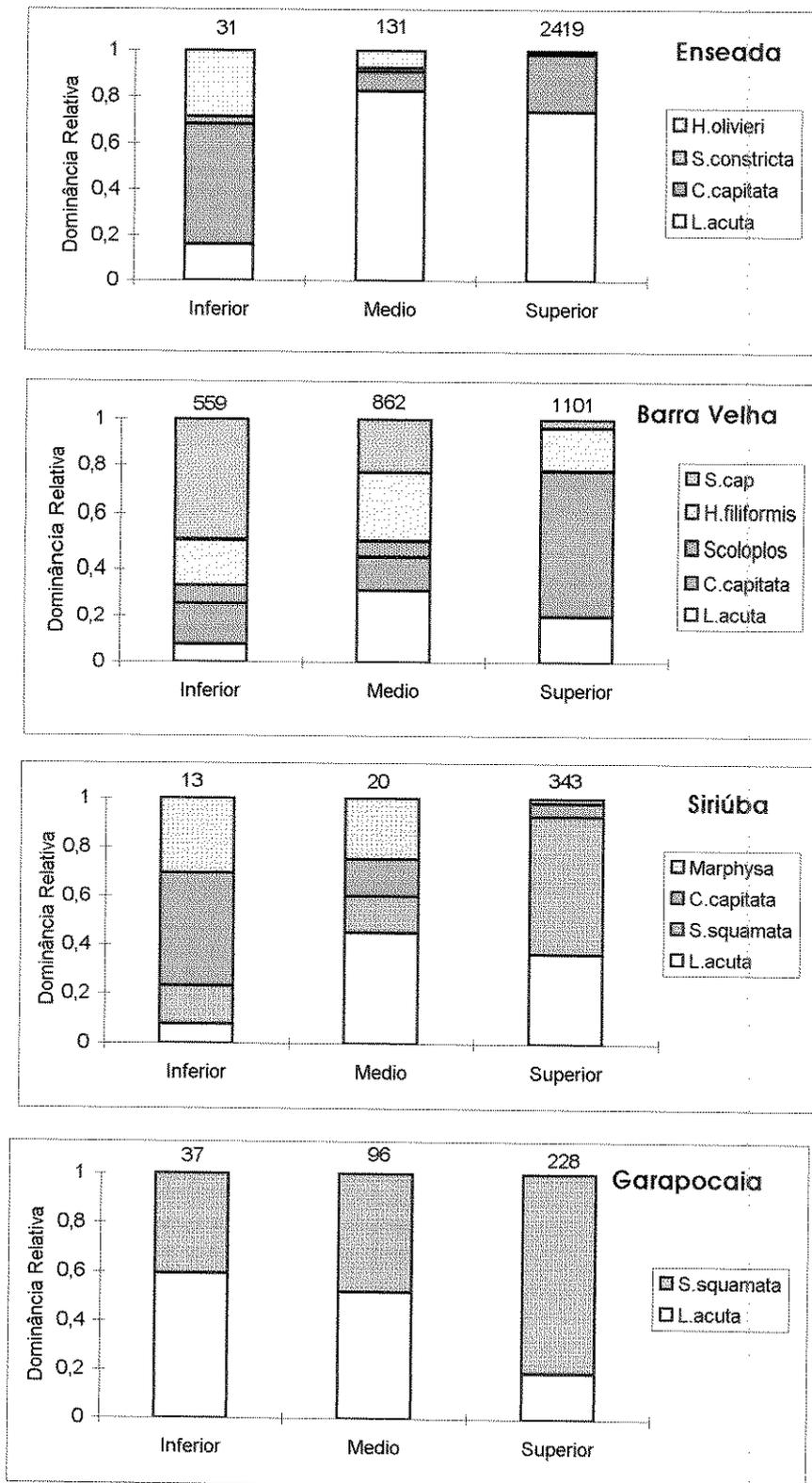


Fig.9: Dominância relativa das principais espécies presente nos três níveis entremarés dos quatro setores (número acima das barras = total de indivíduos no setor)

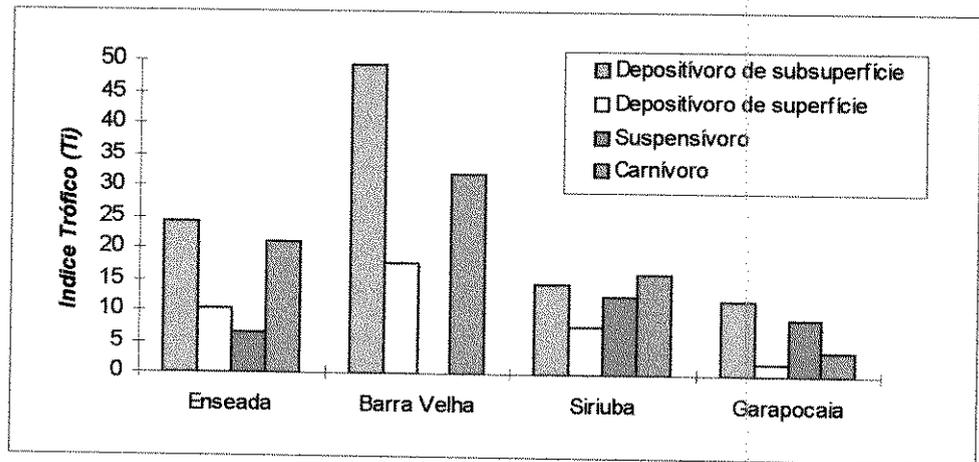


Fig.10: Índice de importância trófica (TI) para cada categoria nos quatro setores.

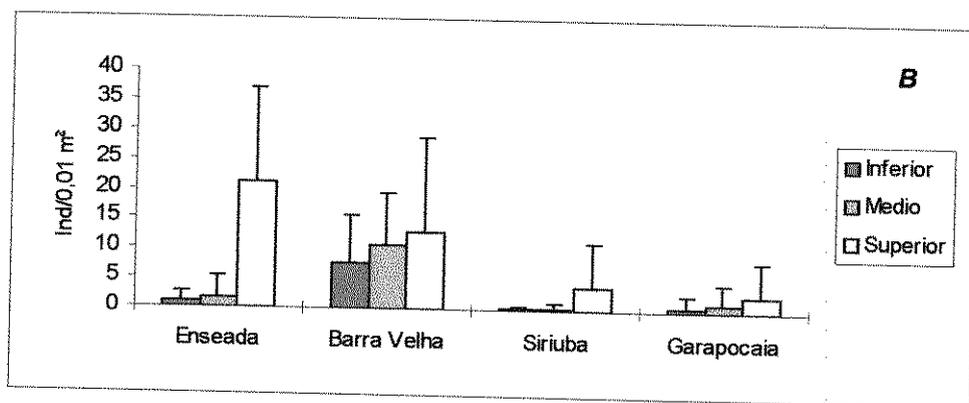
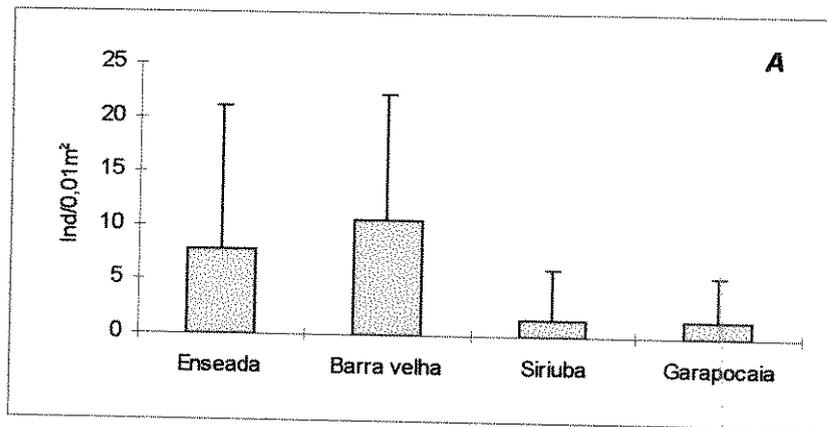


Fig.11: Densidade (ind/0,01m²) por setor (A) e referente aos três níveis entremarés (B), durante o período de agosto/95 a dezembro/96 (média e desvio padrão).

encontrado nenhum indivíduo. Em Siriúba e Garapocaia, 70 % das amostras coletadas não continham poliquetas. Por outro lado, na Enseada e Barra Velha apenas 30 e 10 % das amostras estavam nestas condições. As diferenças na densidade entre os setores estudados foram significativas (Tabela I).

A distribuição dos poliquetas na região entremarés foi bastante heterogênea, registrando-se densidades mais altas geralmente nos níveis superiores (Fig.11B). Este padrão foi evidente na Enseada, onde o número de indivíduos no nível superior representou 92 % do total coletado. O mesmo foi observado em Siriúba e Garapocaia, onde 88% e 60 % dos indivíduos ocorreram no nível superior. Uma distribuição espacial mais homogênea foi observada na Barra Velha, registrando-se 42 % dos indivíduos no nível superior, 34 % no intermediário e 24 % no inferior. As diferenças na densidade foram significativas entre os níveis de todos os setores, exceto para Siriúba (Fig.11 B e Tabela I)

A distribuição da densidade dos poliquetas ao longo do tempo foi também bastante heterogênea (Fig.12). Na Enseada, os mais altos valores foram registrados em agosto/95 e março/96 (39,6 ind/0,01m²). Na Barra Velha, densidades altas ocorreram em maio/96 (45 ind/0,01 m²), julho/96 (26,6 ind/0,01 m²) e agosto/96 (28,2 ind/0,01 m²). Nos demais setores, a densidade raramente atingiu o valor de 10 ind/0,01 m², exceções ocorreram nos meses de agosto/96 e setembro/96 em Siriúba, e em outubro/96, em Garapocaia.

III.2.3 - Padrões de riqueza e diversidade de espécies

O setor Barra Velha foi o de maior riqueza, apresentando quase o dobro de espécies da Enseada e de Siriúba. Em Garapocaia ocorreram apenas 10 espécies. Algumas espécies tiveram sua ocorrência restrita a determinados setores. A Barra Velha foi a que apresentou o maior número de espécies exclusivas (12), enquanto que as demais contribuíram com um baixo número (Anexo 5).

A diversidade e equitatividade calculadas, agrupando-se todas as amostras coletadas por setor, revelaram um resultado menos contrastante do

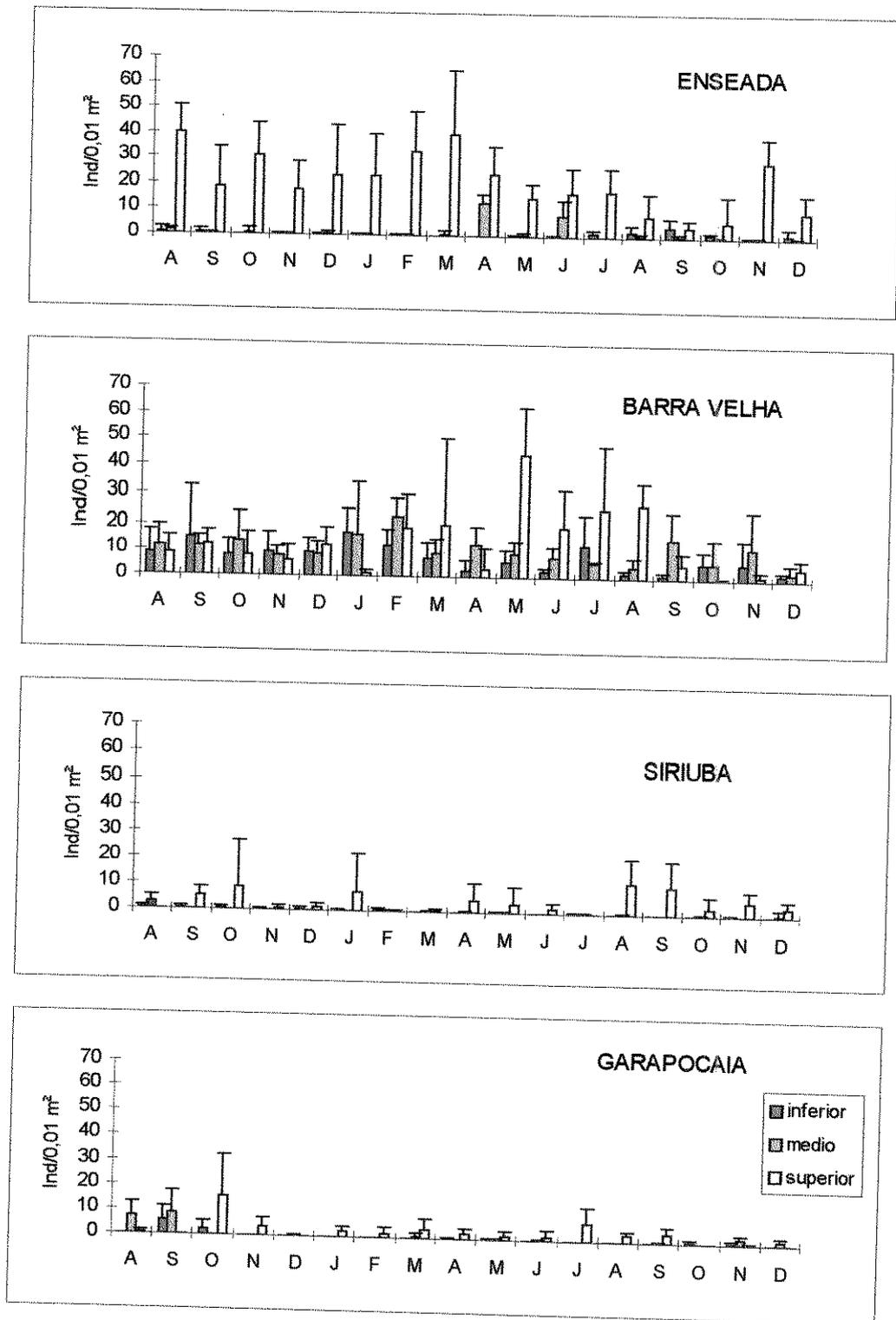


Fig.12: Densidade (ind/0,01m²) nos três níveis entremarés dos quatro setores em cada período analisado (média e desvio padrão).

que a riqueza. Apesar da Enseada ser mais rica em espécies do que Garapocaia, a diversidade foi bastante semelhante, provavelmente devido à sua baixa equitatividade (Fig.13). Por outro lado, Siriúba e Garapocaia apresentaram uma alta equitatividade. A maior diversidade da Barra Velha é conferida não somente por um alto número de espécies, como pela equitatividade.

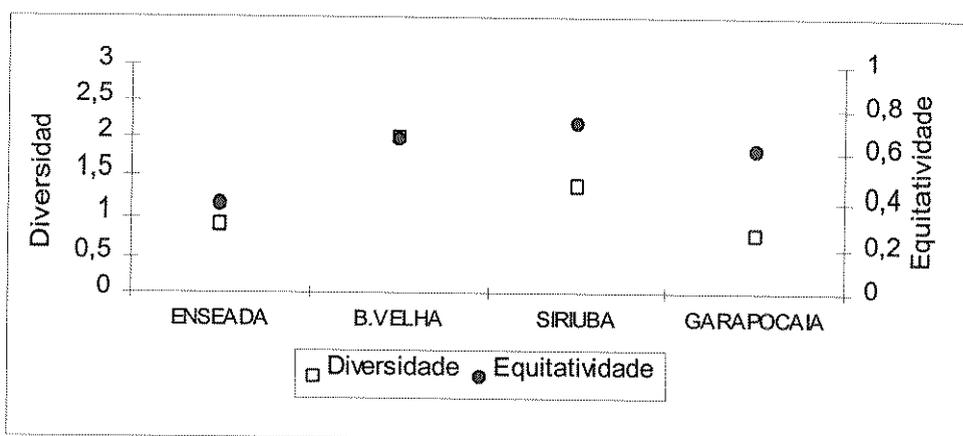


Fig. 13: Diversidade (Bits/ind) e equitatividade para cada setor.

Em termos gerais, observa-se um decréscimo da diversidade e equitatividade ao longo da região entremarés, partindo do nível inferior de maior diversidade, para o superior, de menor diversidade (Fig.14). O intermediário pode assumir tanto características do superior. (Enseada), como do inferior (Barra Velha e Siriúba e Garapocaia).

Considerando a variação temporal da diversidade e equitatividade, verificou-se que Enseada e Barra Velha apresentaram um padrão menos variável do que Siriúba e Garapocaia (Fig.15) . Na Enseada os valores de diversidade, que flutuaram em torno de 0,5 a 1,0, sofreram um aumento expressivo nos meses de agosto, setembro e outubro/96. A equitatividade acompanhou as variações na diversidade em todos os casos, exceto em novembro/95 (Fig. 15 A). Na Barra Velha, os menores valores de diversidade foram observados em outubro /95 e abril, maio e outubro/96. Nos demais meses registraram-se valores em torno de 2,0. A equitatividade apresentou

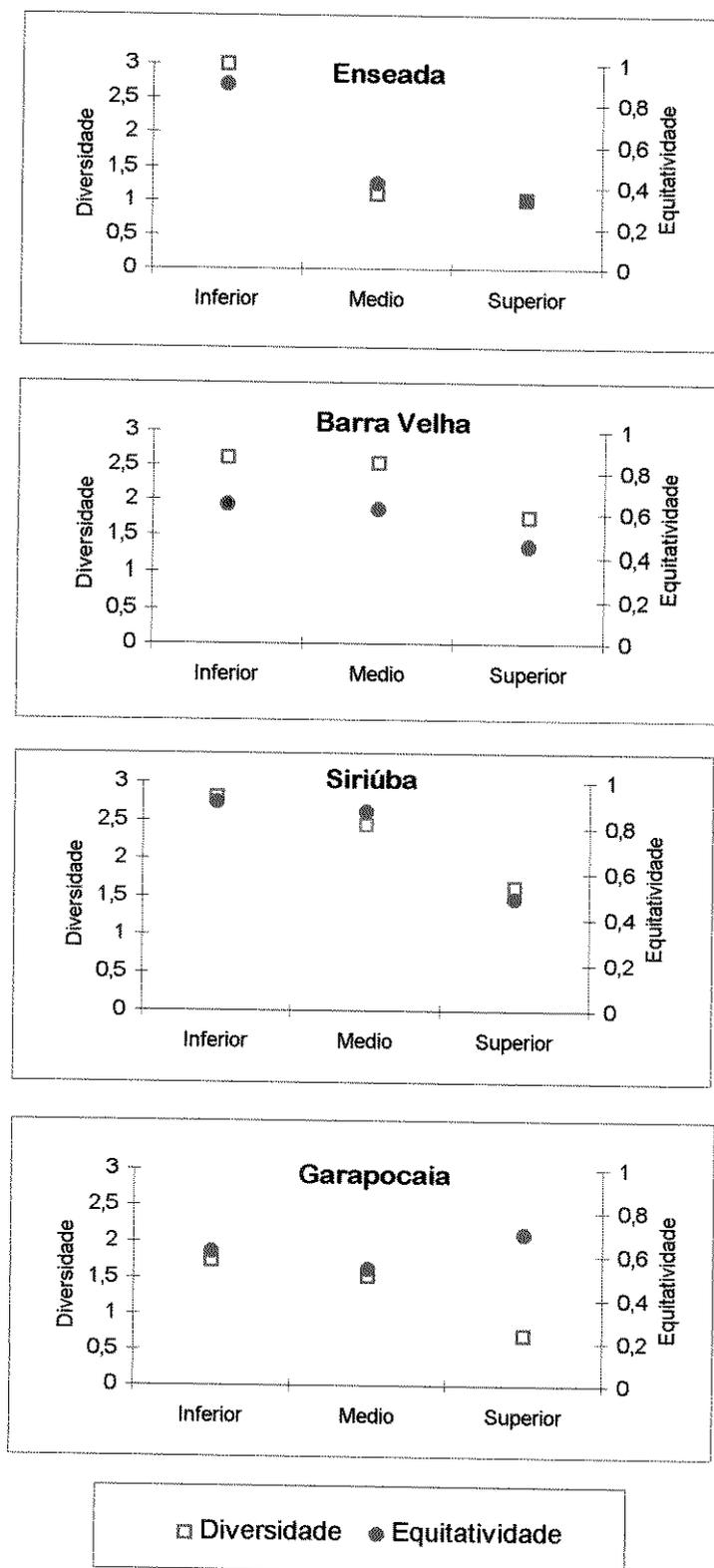
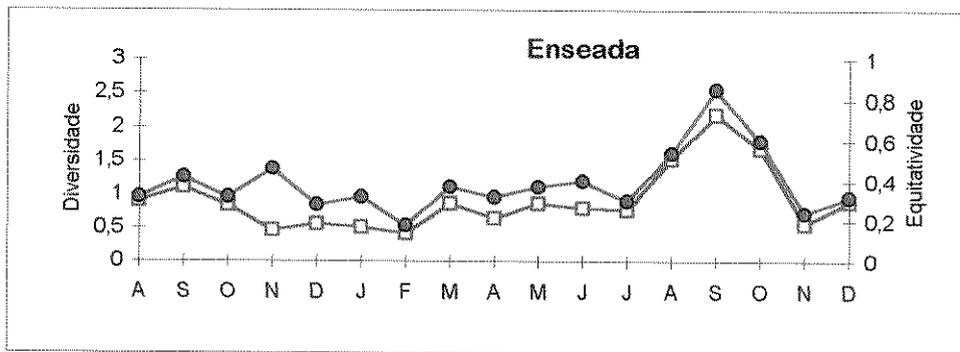
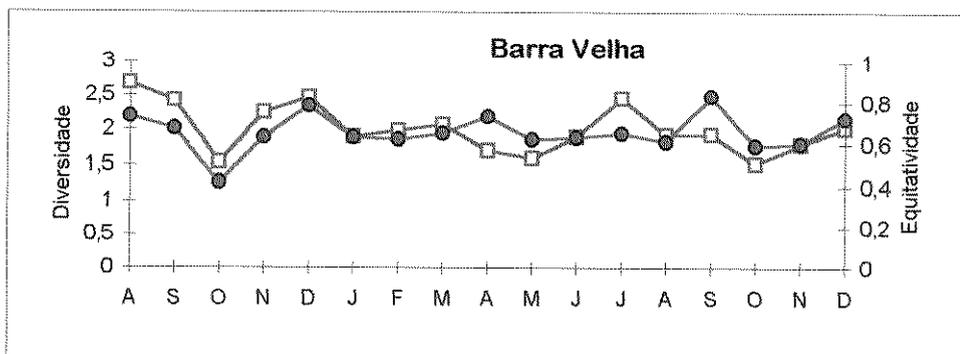


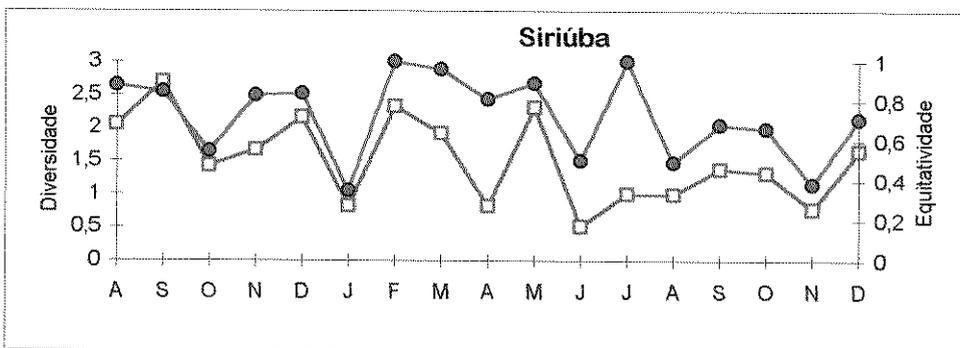
Fig.14: Diversidade (bits/indivíduos) e equitatividade em cada nível entremarés nos quatro setores.



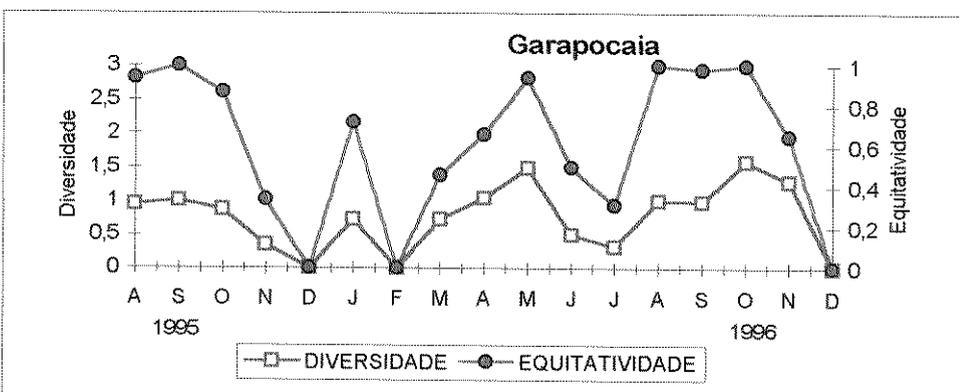
A



B



C



D

Fig.15: Diversidade (bits/indivíduos) e Equitatividade em cada mês de coleta para os quatro setores.

valores próximos a 0,7, ocorrendo decréscimos em outubro/95 e outubro/96 (Fig.15 B). Em Siriúba, os valores de diversidade atingiram o máximo de 2,69 em setembro/95 e o mínimo de 0,5 em junho/96. A equitatividade também variou bastante, de 0,35 (janeiro/96) a 1 (fevereiro/96) (Fig. 15 C). Em Garapocaia, a diversidade variou de 1,58 (outubro/96) a 0 (dezembro/95, fevereiro/96 e dezembro/96). Os valores de equitatividade atingem extremos (1 e 0), em vários meses de coleta (Fig. 15 D).

III.2. 4 - Relação das associações de espécies e os parâmetros ambientais

O dendrograma resultante da análise de similaridade, considerando variáveis ambientais, distinguiu quatro grupos, com 0,30 de dissimilaridade, separando claramente as amostras referentes aos quatro setores estudados (Fig.16).O primeiro grupo reuniu amostras da Enseada, caracterizadas por **areia muito fina**, com baixo teor de silte-argila e matéria orgânica. O segundo engloba amostras da Barra Velha, compostas por **areia fina**, com maior teor de silte-argila e matéria orgânica. O de **areia média** inclui Siriúba e o de **areia grossa**, Garapocaia. Considerando o nível de 0,20 de dissimilaridade, verificou-se que o nível superior separa-se dos demais em Enseada, Siriúba e Garapocaia. Na Barra Velha, a região entremarés apresentou características mais homogêneas atingindo um nível de similaridade de aproximadamente 90 %.

O dendrograma resultante da análise de agrupamento, considerando as associações de espécies, permitiu a visualização de 3 grupos principais com um nível de dissimilaridade de 0,60 (Fig.17). Os grupos reúnem basicamente os níveis e/ou setores: Garapocaia e superior de Siriúba (**Grupo Areia Grossa e Média**), onde dominaram as espécies *Scolecopsis squamata* e *Laeonereis acuta* ; Barra Velha e superior da Enseada (**Grupo Areia Fina e Muito Fina**), com a dominância de *Sternaspis capillata*, *L. acuta*, *Capitella capitata* e *Heteromastus filiformis* ; e inferior e médio de Siriúba (**Grupo Areia Média**), com *C. capitata*, *Marphysa* sp.B, *L. acuta*, *S. squamata* e *Owenia fusiformis*. Os níveis da Enseada apresentaram características tão distintas entre si, com relação às associações de espécies, que ficaram isolados.

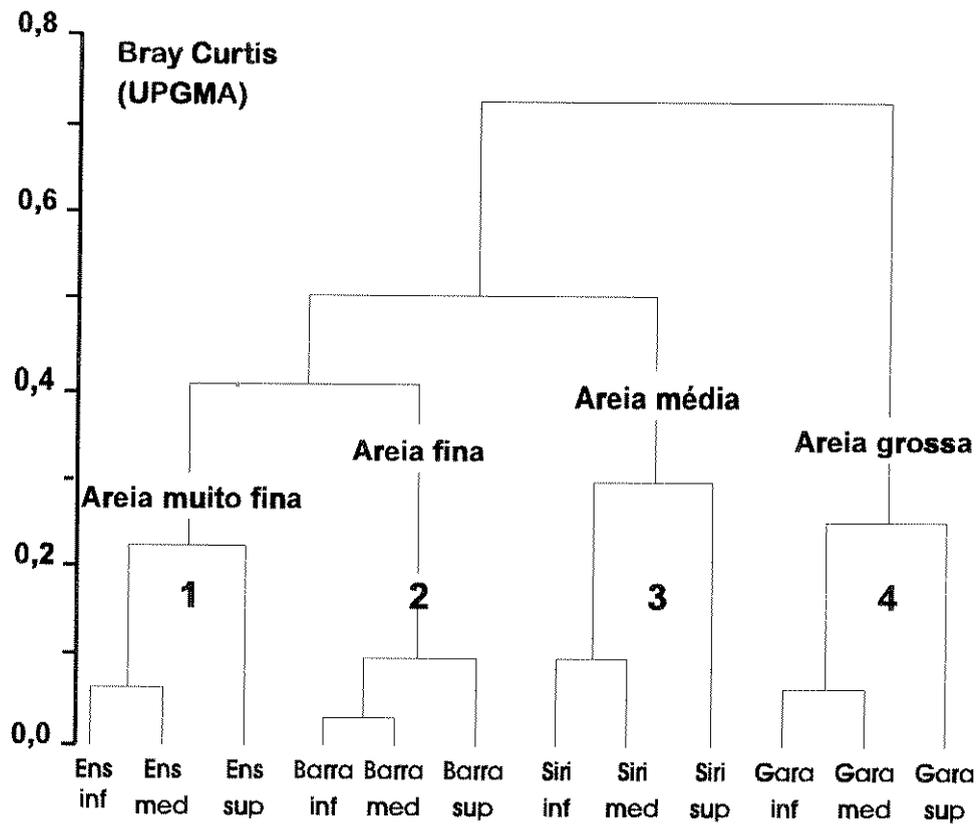


Fig. 16 - Análise de grupamento considerando parâmetros granulométricos referentes aos três níveis de maré dos quatro setores.

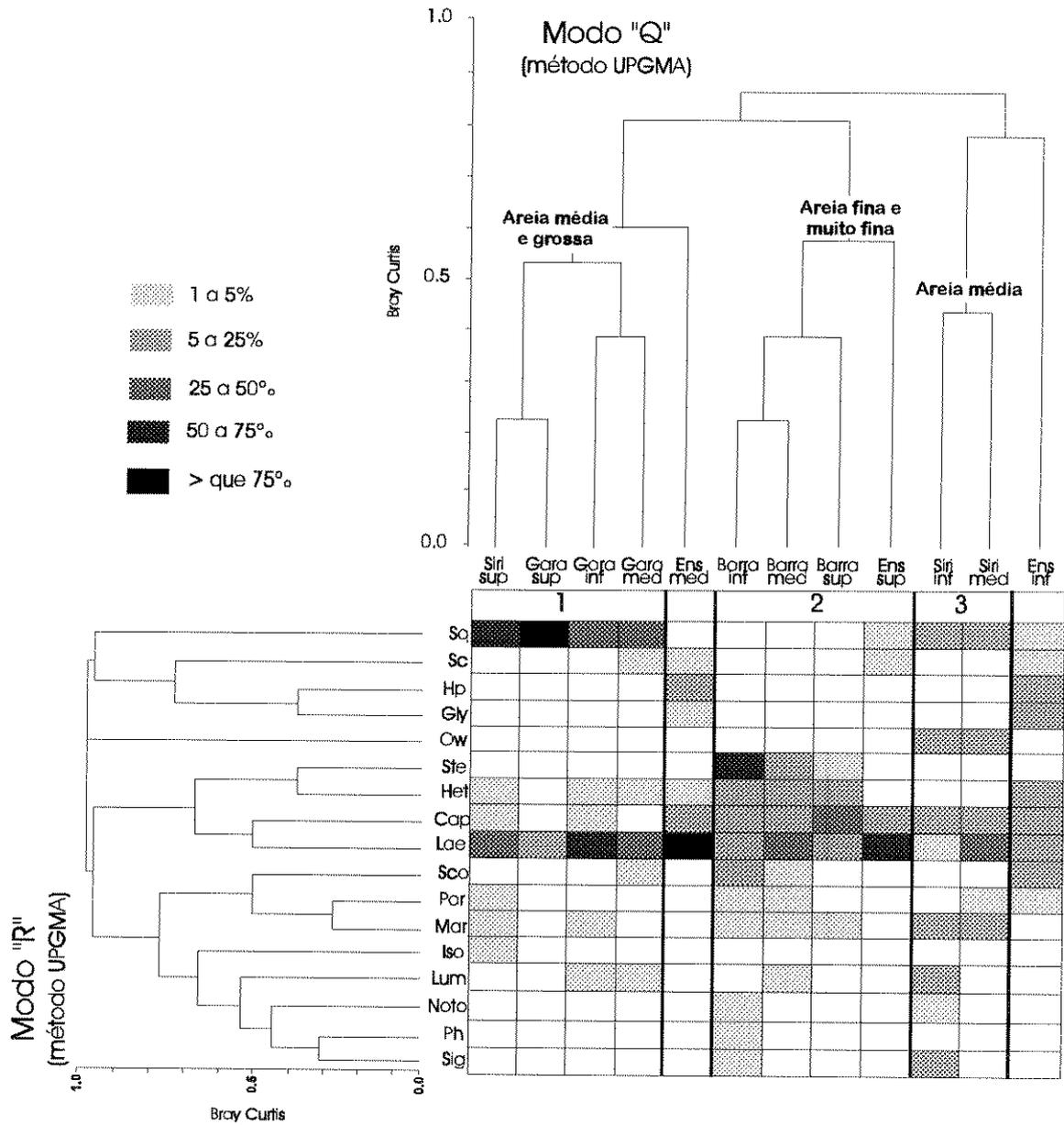


Fig. 17 - Análise nodal relacionando o agrupamento de espécies (modo "R") e de níveis de maré (modo"Q") das diferentes praias estudadas. Os símbolos dos diagramas representam as porcentagens das espécies em cada nível.

Considerando-se o nível de dissimilaridade abaixo de 0,30, dois pequenos grupos são formados: níveis superiores de Garapocaia e Siriúba, e os níveis intermediário e inferior de Barra Velha. No primeiro destacou-se a dominância de *S. squamata* (maior que 60 %), e no segundo de *S. capillata*, *H. filiformis*, *L. acuta* e *C. capitata*.

Excetuando-se os níveis referentes a Enseada, que não formaram um grupo, os demais níveis estiveram basicamente reunidos de acordo com as características granulométricas já descritas.

A comparação das matrizes de similaridade formadas pelos parâmetros ambientais e pela associação de espécies, realizada através do Teste de Mantel, demonstrou que existe forte relação entre as duas, isto é, as diferenças observadas entre as associações de espécies nos diversos níveis das áreas estudadas podem ser explicadas pelas diferenças verificadas nos parâmetros granulométricos ($Z=29,98$, $P < 0,01$).

A análise de agrupamento permitiu visualizar os dois gradientes de distribuição: o gradiente morfodinâmico (no nível de 0,6 de dissimilaridade) no qual três grupos referentes aos setores de Barra Velha, Siriúba e Garapocaia são visualizados; e o gradiente entremarés (observado no nível de 0,3 de dissimilaridade) em que as amostras referentes ao nível superior se separaram das demais.

A correlação entre os diversos parâmetros ambientais e as espécies estudadas permitiu verificar que a maioria das espécies apresentou correlação positiva com a porcentagem de silte-argila e com o teor de umidade do substrato (Tabela II). As espécies mais abundantes deste estudo, *L. acuta* e *C. capitata* apresentaram correlação positiva com o diâmetro da areia (ϕ) e correlação negativa com a porcentagem de grânulos. *Heteromastus filiformis* e *Marphysa* sp.B, foram as espécies de maior correlação com a porcentagem de matéria orgânica. O grau de seleção e a salinidade foram parâmetros de fraca correlação com as espécies.

Em relação aos parâmetros estruturais da comunidade, verificou-se que a densidade, diversidade, riqueza e equitatividade apresentaram correlação positiva com a umidade, porcentagem de silte-argila e diâmetro da areia

(Tabela II). Excetuando-se a correlação entre diversidade e matéria orgânica, os outros parâmetros analisados foram de menor importância.

Tabela II: Correlação entre parâmetros ambientais com os estruturais da comunidade e com as espécies mais abundantes, baseada no coeficiente de correlação de Spearman. (* = nível de significância de $p < 0,05$).

| | Grânulo | Silte-Argila | Diâmetro | Seleção | MO | Umidade | Salinidade |
|--------------------------|---------|--------------|----------|---------|-----|---------|------------|
| Diversidade | | ++* | + | | ++* | +++* | + |
| Riqueza | -* | ++* | ++* | | + | ++* | + |
| Equitatividade | -* | ++* | ++* | | + | ++* | |
| Densidade | -* | ++* | ++* | | + | ++* | |
| <i>L. acuta</i> | -* | + | ++* | | | ++* | |
| <i>C. capitata</i> | -* | + | ++* | | + | + | |
| <i>S. squamata</i> | | | | | | | |
| <i>S. (Leodamas) sp.</i> | | ++* | + | | + | +++* | |
| <i>H. filiformis</i> | | ++* | | + | ++* | + | |
| <i>S. capillata</i> | | ++* | | | + | ++* | + |
| <i>Marphysa</i> sp.B | | ++* | | + | ++* | ++* | + |
| <i>P. americana</i> | -* | ++* | + | | + | ++* | |

- = correlação negativa

+ = correlação positiva entre 20- 40 %

++ = correlação positiva entre 40 - 60%

+++ = correlação positiva entre 60 - 80 %

IV. Discussão

IV.1 - Distribuição das espécies ao longo do gradiente morfodinâmico

A variabilidade morfológica e estrutural das praias da região de São Sebastião, evidenciada pelas diferenças detectadas com relação aos parâmetros granulométricos e físico-químicos, está provavelmente relacionada às condições hidrodinâmicas prevalentes em cada ambiente estudado. Nas praias arenosas, o hidrodinamismo é função dos efeitos combinados de ondas provocadas pelos ventos e de correntes geradas pelas marés. As praias do Canal de São Sebastião estão sujeitas à um sistema de correntes variáveis no tempo e no espaço, principalmente no inverno, que controlam as condições hidrodinâmicas (Castro-Filho, 1990).

A Praia da Barra Velha, localizada na parte mediana do canal, pode ser considerada a mais protegida com relação ao hidrodinamismo. O predomínio de areia fina, além da maior porcentagem de silte-argila e matéria orgânica no setor de estudo são indícios de uma fraca ação de ondas e correntes que favorecem a deposição de partículas leves. O perfil de declividade suave e a presença de partículas finas permitem uma alta retenção de água durante as marés baixas, principalmente nos níveis inferior e intermediário.

A Praia da Enseada é protegida do impacto direto de ondas e se caracteriza também como um ambiente deposicional. Entretanto, a movimentação de água junto ao fundo impede a deposição de partículas mais finas como silte-argila (Souza & Furtado, 1987).

As praias de Garapocaia e Siriúba, localizadas na entrada do canal, estão mais expostas à ação de ondas e correntes. Além de possuírem um perfil de declividade acentuado, possuem o sedimento mais grosso que as demais praias, o que indica maior influência do hidrodinamismo nesta área.

Vários autores têm demonstrado que a abundância e riqueza de poliquetas em praias arenosas diminuem ao longo de um gradiente crescente de exposição (Dexter, 1983; McLachlan, 1983; Jaramillo & Gonzales, 1991). Nos ambientes de alta energia, a sobrevivência destes organismos é comprometida pela ausência de proteções como exoesqueletos e impossibilidade de manter galerias e tubos nestes substratos de menor estabilidade (Brown & McLachlan, 1990). Em praias do sul do Brasil, onde o grau de exposição é mais intenso, um grande número de crustáceos e bivalvos caracterizam a zona entremarés (Gianuca, 1983; 1987; Souza & Gianuca, 1995; Borzone & Souza, 1997). Em constraste, as praias da costa nordeste de São Paulo são mais protegidas, havendo a dominância numérica e específica de poliquetas e, por vezes de moluscos (Amaral, 1979; Amaral *et al.*, 1990, 1995; Corbisier, 1991).

Os padrões de abundância e densidade de poliquetas observados ao longo dos quatro setores analisados refletiram o gradiente morfodinâmico evidenciado pelas análises granulométricas e declividade da zona entremarés. Valores de densidade significativamente mais altos foram registrados nos

setores de menor hidrodinamismo e de areia fina e muito fina, Barra Velha e Enseada. Por outro lado, os setores compostos por areia média e grossa, Siriúba e Garapocaia apresentaram valores de densidade muito baixos.

A composição específica dos setores foi bastante diferente. Das 33 espécies encontradas, apenas quatro foram comuns e, dentre estas, somente *Laeonereis acuta* esteve bem representada (Fig.13).

As espécies mais abundantes dos setores Enseada e Barra Velha, *L. acuta* e *Capitella capitata*, são regularmente encontradas em praias abrigadas da costa sudeste brasileira (Amaral, 1979; Corbisier, 1991; Varoli, 1988; Amaral *et al.*, 1990; Irving, 1991). Amaral *et al.*, (1995) e Reis (1995), em estudos realizados na mesma região da Barra Velha, obtiveram uma relação de espécies muito próxima à obtida neste estudo, com o grupo numericamente dominante também formado por *L. acuta*, *C. capitata* e *H. filiformis*.

A capacidade de *L. acuta* em ocupar diversos habitats está relacionada à sua ampla tolerância às variações de salinidade e temperatura (Pettibone, 1971; Mazurkiewicz, 1975), o que possibilita sucesso na ocupação dos níveis superiores de regiões entremarés, onde a espécie estabelece numerosas populações. Por outro lado, a dominância de *C. capitata* nestas praias deve-se provavelmente à sua eficiente estratégia de exploração de substratos disponíveis. Esta espécie tende a atingir altas densidades em áreas sujeitas a recolonização após distúrbios, principalmente associadas com enriquecimento orgânico (Gray, 1981; Amaral & Morgado, 1994)

Nos setores compostos por areia média e grossa, destacou-se a presença do espionídeo *Scolecopsis squamata*, espécie capaz de alternar dois modos de alimentação, depositívoro e suspensívoro, podendo explorar tanto a matéria orgânica associada aos sedimentos, como a que está em suspensão (Morgado *et al.*, 1994). Embora registros anteriores tenham associado sua presença a praias de areia fina (Morgado *et al.*, 1994; Shimizu, 1997), nenhum exemplar de *S. squamata* foi encontrado na Barra Velha, o que sugere que o baixo hidrodinamismo desta praia seja um fator limitante à sua presença. Da mesma forma, apenas um exemplar de *C. capitata* foi encontrado em Garapocaia, mostrando que o maior hidrodinamismo, para outras espécies,

pode também ser limitante.

Em termos gerais, espécies depositívoras de subsuperfície estiveram bem representadas nos quatro ambientes estudados, compreendendo 31 % do total de espécies. A ocorrência deste grupo trófico diminuiu ao longo do gradiente morfodinâmico, de áreas mais protegidas as mais expostas. Este padrão se repete, porém de forma mais suave, em relação aos depositívoros de superfície e carnívoros. Por outro lado, a ocorrência de suspensívoros (*S. squamata* e *O. fusiformis*) aumentou ao longo do gradiente crescente de hidrodinamismo. Os espionídeos tem a capacidade de colonizar sedimentos com alta mobilidade, e sujeitos à maior ação de ondas (Maurer & Leathem, 1980, apud Paiva, 1993). Ao contrário de outros espionídeos, *S. squamata* possui palpos permanentes, o que representa uma vantagem maior, na exploração de ambientes de maior hidrodinamismo (Dauer, 1983).

Quanto à riqueza e diversidade de espécies nos quatro setores, verificou-se uma relação não linear com o gradiente morfodinâmico. Os valores de diversidade mais elevados foram obtidos nos setores Siriúba e Barra Velha.

As correlações entre a diversidade, riqueza e equitatividade com as variáveis ambientais, demonstraram uma associação positiva entre a porcentagem de silte-argila, matéria orgânica e umidade. Os mais altos teores de matéria orgânica e silte-argila foram registrados na Barra Velha, e em menor proporção em Siriúba. A relação entre a diversidade e a porcentagem de silte-argila em praias arenosas já foi sugerida por Read *et al.* (1978) e verificada por Irving (1991) e Corbisier (1991). A complexidade estrutural do sedimento também tem sido considerada como um fator importante para a diversidade de espécies na região entremarés, já que sedimentos mal selecionados podem promover uma maior variedade de microhabitats (Gray, 1974). Esta relação também é verificada no presente estudo, onde as praias de maior complexidade estrutural, Barra Velha e Siriúba, foram as de maior diversidade de espécies.

A menor diversidade nos demais setores pode ser atribuída à dominância acentuada de *L. acuta*, na Enseada e *S. squamata* em Garapocaia. Estes setores foram também os de menor complexidade

estrutural, apresentando sedimentos moderadamente selecionados a bem selecionados.

A salinidade também pode ser um fator importante para a ocorrência do maior número de espécies na Barra Velha, onde os valores são muito próximos ao da água do mar. Estes resultados são semelhantes aos observados por Lana et al. (1997), que verificaram maior abundância e diversidade de espécies de poliquetas em setores de característica euhalina.

IV.2 - Distribuição das espécies ao longo do gradiente vertical

A distribuição das espécies ao longo da região entremarés, não é homogênea ou aleatória e, frequentemente, apresenta-se na forma de uma zonação. Embora este padrão de distribuição das espécies em faixas ao longo da região entremarés seja bem descrito em costões rochosos, a aplicação de um esquema universal de zonação para as praias tem sido ainda objeto de estudos (Trevallion et al., 1970; Whitters, 1977; Bally, 1983; Wendt & McLachlan, 1985; Rafaelli et al., 1991; McLachlan, 1996). Nestes ambientes, além da ação do hidrodinamismo sobre os organismos, a zonação pode estar relacionada a outros gradientes ambientais como granulometria, umidade, temperatura, salinidade e disponibilidade de alimento (Brown & McLachlan, 1990; Rafaelli et al., 1991; Rakocinski et al., 1993; Brazeiro & Defeo, 1996).

A distribuição espacial dos poliquetas na região entremarés foi bastante distinta. A maior densidade média de poliquetas no nível superior esteve associada basicamente à ocorrência de três espécies: *L. acuta*, *C. capitata* e *S. squamata*. Na Enseada e Barra Velha, o nível superior é dominado por densas populações de *L. acuta* e *C. capitata*. Em Siriúba e Garapocaia, este mesmo nível é ocupado por *S. squamata* e *L. acuta*, embora presentes em densidades muito menores. Estas espécies têm como característica comum a ampla tolerância a variações de salinidade (Amaral et al., 1990), o que lhes permite explorar um ambiente tão desfavorável de forma vantajosa. Estudando as praias do litoral de Santos, em que a dominância destas mesmas espécies

foi verificada, Corbisier (1991) também registrou densidades significativamente mais elevadas no nível superior. Embora não tenha avaliado a variação da salinidade entre diferentes níveis, a autora sugere que a maior densidade destas espécies seja devido à baixa salinidade da água intersticial. No presente estudo, esta hipótese pode ser confirmada já que foram verificados valores de salinidade mais baixos no nível superior dos setores, sendo estes significativos para Enseada e Barra Velha.

Outro fator que merece ser considerado é a ação de correntes de maré sobre a praia (Reise, 1985). A fraca capacidade de transporte das correntes de vazante faz com que sejam depositadas partículas finas na região superior da praia, o que poderia promover também o assentamento de larvas de espécies bentônicas. O recrutamento de *Nereis virens* está fortemente associado às áreas de baixo hidrodinamismo, o que determina uma diferença na distribuição espacial das formas jovens e adultas ao longo da região entremarés (Miron & Desrosiers, 1990; Desrosiers *et al.*, 1991; Caron *et al.*, 1993). Na Enseada, é possível que a constante ação de correntes de maré (Souza & Furtado, 1987) sobre as regiões intermediária e inferior tenham afetado o estabelecimento de larvas e desenvolvimento das populações de poliquetas. Por outro lado, a menor influência deste fator no nível superior, pode ter sido favorável para o desenvolvimento de uma densa população de *Laeonereis acuta*. Outras espécies exibem mecanismos migratórios para alcançar o habitat mais adequado. No caso de *Scolelepis squamata*, o recrutamento geralmente ocorre no nível abaixo da faixa de distribuição dos adultos, e na medida que os indivíduos crescem, deslocam-se para a porção mais alta da região entremarés (Shimizu, 1997).

Devido ao menor hidrodinamismo e/ou proximidade com o continente, a região superior das praias provavelmente recebe um maior aporte de material orgânico do que os níveis intermediário e inferior. A matéria orgânica constitui fonte primária de alimento para a maioria das espécies encontradas neste estudo. A associação de fatores relacionados à salinidade, hidrodinamismo e disponibilidade de alimento são provavelmente determinantes para o estabelecimento de *L. acuta*, *C. capitata* e *S. squamata* na região superior.

Os níveis intermediário e inferior oferecem condições menos estressantes para a maioria dos organismos marinhos que não dispõem de mecanismos adaptativos para tolerar um maior período de exposição. Um aumento da complexidade estrutural da comunidade está geralmente associado ao nível inferior da região entremarés (Gray, 1974; Dexter, 1983; McLachlan, 1983). No presente estudo, constatou-se maior riqueza e diversidade de espécies nos níveis inferiores do que nos superiores. Além de poucas espécies, os níveis superiores possuem elevada dominância, o que reduz a equitatividade e a diversidade. Este padrão, oposto ao observado para a densidade, é bastante nítido na Enseada, Barra Velha e Siriúba.

Alguns esquemas de zonação são tradicionalmente utilizados na tentativa de se obter padrões de distribuição da fauna bêntica nas praias arenosas (Dahl, 1952; Salvat, 1964; Fleischack & Freitas, 1989; McLachlan & Jaramillo, 1995). O esquema de Salvat (1964) tem sido considerado o mais adequado para descrever a zonação em praias expostas da região sul da costa brasileira (Souza & Gianuca, 1995; Borzone *et al.*, 1997; Barros Jr. , 1997). Embora este estudo tenha focalizado apenas a fauna de poliquetas, foi possível constatar a existência de duas zonas biológicas ao longo da região entremarés (que corresponde ao mediolitoral de Dahl e às de retenção e de ressurgência de Salvat): uma superior, representada por *Laeonereis acuta*, *Capitella capitata*, *Scolelepis squamata* e uma inferior, colonizada por várias espécies de poliquetas. A primeira caracteriza-se por alta densidade e baixa diversidade de espécies, enquanto que a segunda, por uma alta diversidade, mas baixa densidade de indivíduos. Em alguns dos setores, o nível intermediário constituiu uma extensão do nível inferior, considerando-se tanto a composição da fauna quanto as características granulométricas.

IV.3 - Variação temporal na estrutura das taxocenoses

O padrão estrutural das comunidades bentônicas da zona entremarés é considerado produto das propriedades dos sedimentos e da dinâmica populacional de espécies numericamente dominantes (Holland & Polgar,

1976; Read *et al.*, 1978; Dexter, 1979; Haynes & Quinn, 1995). Muitos organismos que habitam a região entremarés em zonas temperadas reproduzem-se sazonalmente (Holland & Polgar, 1976; Dexter, 1984) e como consequência a estrutura dessas comunidades é diretamente afetada pelo recrutamento e mortalidade de espécies dominantes (Underwood, 1981). A sazonalidade também tem sido verificada em ambientes entremarés de zonas tropicais (Ansel *et al.*, 1972; Dexter, 1984). Diferenças entre estação seca e chuvosa e efeitos relacionados à ressurgência foram fatores que determinaram as variações na densidade em praias do Panamá (Dexter, 1984). Em zonas temperadas, as diferenças na temperatura são maiores e provavelmente responsáveis pelas variações sazonais observadas. Embora tenham sido verificadas variações na densidade e diversidade ao longo de dois anos de estudo, somente quatro espécies demonstraram um padrão sazonal nítido em uma praia arenosa da Austrália (Haynes & Quinn, 1995). A sazonalidade no padrão de zonação também tem sido evidenciada, através da migração de algumas espécies para os níveis inferiores da praia durante os meses de inverno (Brazeiro & Defeo, 1996).

Alguns autores sugerem que as variações temporais que ocorrem durante um ciclo sazonal (flutuações na temperatura, dessecação e teor de oxigênio) sejam menos estressantes para as espécies, do que as flutuações diárias que ocorrem ao longo da zona entremarés. Poucas espécies possuem estratégias adaptativas e tolerâncias fisiológicas necessárias para habitar essa região e as que conseguem explorar com sucesso estes ambientes não sofreriam variações sazonais marcantes. Em relação aos anfípodos presentes em praias arenosas da costa Atlântica dos EUA, a ausência de sazonalidade é explicada pela estratégia reprodutiva, na qual o desenvolvimento larval é interno, as espécies são pequenas e têm um ciclo de vida curto (Holland & Polgar, 1976).

No presente estudo, verificou-se que as variações temporais na densidade e diversidade específica foram decorrentes de variações das espécies dominantes.

Na Enseada, a variação temporal na densidade de poliquetas foi um reflexo da dinâmica populacional de *Laeonereis acuta*, que demonstrou um padrão sazonal marcado por picos nos meses de verão. A análise da dinâmica populacional desta espécie permitiu verificar a existência de duas coortes (de outono e de verão) que se sobrepõem durante os meses de verão, resultando em altos valores de densidade nesta época do ano (Capítulo III). A elevada dominância de *L. acuta* durante grande parte do estudo foi também responsável pelos baixos valores de diversidade e equitatividade. Esta tendência só é revertida nos meses em que a densidade desta espécie é reduzida, ocorrendo um aumento expressivo da diversidade e equitatividade.

Na Barra Velha, nenhum padrão sazonal foi verificado, embora as densidades mais altas tenham sido registradas nos períodos de verão e outono. Dentre as espécies dominantes, pelo menos duas (*Capitella capitata* e *Heteromastus filiformis*) são conhecidas pelo curto ciclo de vida e eficiência na exploração de habitats recém-perturbados. Estudos de laboratório têm constatado que o ciclo de vida de *C. capitata* é determinado pela disponibilidade de recursos alimentares. Em culturas experimentais, o crescimento e declínio da população ocorre em apenas 10 semanas (Gremare *et al.*, 1989).

Os valores de diversidade observados para a Barra Velha se mantiveram elevados e constantes durante todo o período de estudo. A alta diversidade de espécies e a baixa dominância numérica são características de ambientes mais estáveis e sujeitos a menor estresse ambiental.

Segundo a concepção de Sanders (1968), fatores biológicos seriam mais importantes do que físicos em ambientes estáveis. Por suas características estruturais, representadas por poucas espécies numericamente dominantes, as comunidades das praias arenosas têm sido consideradas um exemplo de comunidades fisicamente controladas. Nestes ambientes instáveis os fatores físicos são de maior importância para a estruturação da comunidade do que os fatores biológicos. As mesmas relações recíprocas têm sido verificadas em praias, onde fatores físicos predominam no mediolitoral e biológicos no infralitoral (McLachlan *et al.*, 1984; Fleischack & de Freitas,

1989; Rakocinski *et al.*, 1993).

Considerando o gradiente morfodinâmico observado neste estudo, a praia de Garapocaia estaria sob pressões mais fortes de fatores físicos causados pelo maior hidrodinamismo do que fatores biológicos, determinados por processos de recrutamento, competição e predação. O inverso seria verificado na Barra Velha, uma área com condições ambientais mais estáveis, e que estaria sob maior pressão de fatores biológicos. Os parâmetros estruturais e funcionais analisados neste estudo, como densidade total, diversidade e complexidade trófica, apresentaram uma diminuição ao longo do gradiente crescente de hidrodinamismo. Estes resultados vêm confirmar a hipótese estabelecida no início deste estudo, demonstrando que o hidrodinamismo e os fatores físico-químicos associados a ação hidrodinâmica, tais como a granulometria, perfil da praia e teor de matéria orgânica constituem fatores determinantes na estruturação de comunidades de poliquetas.

V. Referências bibliográficas

- AMARAL, A.C.Z. 1979. Ecologia e contribuição dos anelídeos poliquetos para a biomassa bêntica da zona das marés, no litoral norte do Estado de São Paulo. Bolm. Inst. oceanogr. S.Paulo, 28(1): 1-52.
- AMARAL, A.C.Z. ; MORGADO, E.H.; LOPES, P.P.; BELÚCIO, L.F.; LEITE, F.P.P. & FERREIRA, C.P. 1990. Composition and distribution of the intertidal macrofauna of sandy beaches on São Paulo coast. Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo, ACIESP, 71(3): 258-279.
- AMARAL, A.C.Z. & MORGADO, E.H. 1994. Alteraciones en la fauna de anelidos poliquetos de Araçá, São Sebastião (SP-Brasil). Rev.Acad.Colomb.Cien.19(72): 147-152.
- AMARAL, A.C.Z.; MORGADO, E.H.; PARDO, E.V. & REIS, M.O., 1995. Estrutura da comunidade de poliquetos da zona entremarés em praias da Ilha de São Sebastião (SP). Pubçãõ esp.Inst.oceanogr., S.Paulo, 11: 229-237.
- AMOUREUX, L. , 1966. Étude bionomieque et écologique de quelques annélides polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. Archs.Zool.exp.gén. 107: 1-218.

- ANSELL,A.D. ; SIVADAS,P. ; NARAYANAN,B. ; SANKARANARAYANAM,V.N. & TREVALLION,A. 1972. The ecology of two sandy beaches in South West India I. Seasonal changes in physical and chemical factors and in the macrofauna. *Mar.Biol.*17: 38-62.
- BALLY, R.1983. Factors affecting the distribution of organisms in the intertidal zones of sandy beaches.In: McLachlan,A. & Erasmus,T. (eds.) *Sandy beaches as ecosystems*. Junk ,The Hague, p: 391-380
- BARROS Jr., F.C.R. 1997. A macrofauna bentônica nas praias arenosas dos arredores da Baía de Guaratuba -PR, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências. São Paulo, 100p.
- BORZONE, C.A. & GIANUCA,N.M. 1990. A zonação infralitoral em praias arenosas expostas. *Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo*, ACIESP, 71(3): 280-296.
- BORZONE, C.A. & SOUZA, J.R.B.1997. Estrutura da macrofauna bentônica no supra, meso e infralitoral de uma praia arenosa do Sul do Brasil. In: Absalão, R.S. & Esteves, A.M. (eds.) *Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro, Oecologia Brasiliensis*, III: 197-212.
- BRAZEIRO,A. & DEFEO, O. 1996. Macroinfaunal zonation in microtidal sandy beaches: it's possible to identify patterns in such variable environments? *Estuar.coast. shelf Sci.* 42: 523-536.
- BROWN, A.C. & McLACHLAN, A. 1990. *Ecology of sandy shores*. Elsevier Science, 328 p.
- BUTMAN, C.A.1987. Larval settlement of soft sediment invertebrates: the spatial scales of patterns explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr.mar.Biol. A. Rev.*25: 113-165.
- CARDOSO, R. & VELOSO,V.G.1997. Estratégia amostral para caracterização da macrofauna da região entremarés em 3 praias expostas do Rio de Janeiro, Brasil. In: Absalão, R.S. & Esteves, A.M. (eds.) *Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro, Oecologia Brasiliensis*, III: 171-182.
- CASTRO-FILHO,B.M. 1990. Wind driven currents in the Channel of São Sebastião: winter, 1979. *Bolm.Inst.oceanogr.S.Paulo*, 38(2):111-132.
- CARON,A.; OLIVIER,M.; DESROSIERS,G.; HUDIER,E. ; COTE,S.; KOUTITONSKY, U.K.;MIRON,G.& RETIERE,C. 1993. Spatial distribution of an epibenthic estuarine species in a tidal flat: the role of hydrodynamic processes. *Vie Milieu* 43 (2-3):85-93.

- CASTRO-FILHO, B.M. 1990. Wind driven currents in the Channel of São Sebastião: winter, 1979. Bolm.Inst.oceanogr., S.Paulo, 38(2): 111-132.
- CHAKRABORTY, S.K. & CHOUDHURY, A. 1994. Community structure of macrobenthic polychaetes of intertidal region of Sagar Island, Hooghly Estuary, Sundarbans, India. Trop. Ecol. 35 (1): 97-104.
- CORBISIER, T.N. 1991. Benthic macrofauna of sandy intertidal zone at Santos estuarine system, São Paulo, Brazil. Bolm.Inst.oceanogr.S.Paulo, 39(1): 1-13.
- DAHL, E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. Oikos, 4: 1-27.
- DAUER, D.M. 1983. Functional morphology and feeding behaviour of *Scolecipis squamata* (Polychaeta: Spionidae). Mar.Biol. 77: 279-285.
- DAUER, D.M. & CONNER, W.G. 1980. Effects of the moderate sewage input on benthic polychaeta population. Estuar.cstl.mar.Sci. 10 (3): 335-346.
- DEXTER, D.M. 1979. Community structure and seasonal variation in intertidal Panamanian sandy beaches. Estuar.cstl.mar.Sci., 9(5): 543-558.
- DEXTER, D.M. 1983. Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.) Sandy beaches as Ecosystems. Junk, The Hague, p.461-471.
- DEXTER, D.M. 1984. Temporal and spatial variability in the community structure of the fauna of sandy beaches in the South-Eastern New South Wales. Aust.J.Mar.Freshwat.Res. 35(6):663-672.
- DITTMANN, S. 1996. Effects of macrobenthic burrows on the infaunal communities in tropical tidal flats. Mar.Ecol.Prog.Ser. 134: 119-130.
- DESROSIERS, G.; OLIVER, M.; VINCENT, B. 1991. Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars) en zone intertidale. Can. J. Zool. 69: 560-566.
- FAUCHALD, K. & JUMARS, P.A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanog. mar. Biol. A. Rev. 17: 193-284.
- FLEISCHACK, P.C. & FREITAS, A.J.de, 1989. Physical parameters influencing the zonation of surf zone benthos. Estuar. coast. shelf Sci. 28:517-530.
- FOLK, R.L. & WARD, W.C. 1957. Brazos River bar, a study in significance of grain size parameters. J. Sed. Petr. 27:3-26.

- FURTADO, V.V. 1978. Contribuição ao estudo da sedimentação atual do Canal de São Sebastião, Estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências. São Paulo, 110 p.
- GIANUCA, N., 1983. A preliminary account of the ecology of sandy beaches in the southern Brazil. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.) Sandy beaches as ecosystems. Junk, The Hague, p:413-420.
- GIANUCA, N.M. 1987. Zonação e produção nas praias arenosas do litoral sul e sudeste do Brasil: síntese dos conhecimentos. Anais do I Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, ACIESP, 54(1): 313-332.
- GRAY, J.S. 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanogr.mar.Biol.A.Rev.* 12: 223-261.
- GRAY, J.S. 1981. The ecology of marine sediments. Cambridge, University Press. 185 p.
- GREMARE, A.; MARSH, A.G. & TENORE, K.R. 1989. Secondary production and reproduction of *Capitella capitata* type I (Annelida: Polychaeta) during a population cycle. *Mar.Ecol.Prog.Ser.*51: 99-105.
- HALL, S.J. 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. *Oceanogr.mar.Biol.A.Rev.* 32:179-239.
- HAYNES, D. & QUINN, G.P. 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Peterson, Victoria, Australia. *Mar.Freshwater.Res.* 46: 931-942.
- HERNANDEZ-ALCÁNTARA, P. & SOLÍS-WEISS, V. 1995. Algumas comunidades macrobênticas associadas al manglar (rhizophora mangle) en laguna de Términos, Golfo do Mexico. *Rev.Biol.Trop.*43 (1-3): 117-129.
- IRVING, M. 1991. Estrutura da macroinfauna bêntica da zona entremarés de Sepetiba (Rio de Janeiro, Brasil): Aspectos descritivos e metodológicos. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, São Paulo, 179 p.
- HOLLAND, A.F. & POLGAR, T.T. 1976. Seasonal changes in the structure of an intertidal community. *Mar.Biol.* 37(4): 341-348.
- JARAMILLO, E & GONZALEZ, M. 1991. Community structure and zonation of the macroinfauna along a dissipative-reflective range of beach category in southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26: 193-212.
- JARAMILLO E. & McLACHLAN, A. 1993. Community and population responses of macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches

- in south-central Chile. Estuar. coast. Shelf Sci. 37: 615-624.
- JONES, D.A. 1970. Factors affecting the distribution of the intertidal isopods *Eurydice pulchra* Leach and *Eurydice affinis* Hansen in Britain. J. Animal Ecol. 39: 455-472.
- LANA, P.C.; COUTO, E.C.G. & ALMEIDA, M.V.O. 1997. Polychaete distribution and abundance in intertidal flats of Paranaguá Bay (SE, Brazil). Bull. Mar. Sci. 60(2): 433-442.
- LONGBOTTOM, M.R. 1970. The distribution of *Arenicola marina* (L.) with particular reference to the effects of particle size and organic matter of sediments. J. exp. mar. Biol. Ecol. 5: 138-157.
- LOPEZ-COTELO, J.; VIEITEZ, J.M. & DIAZ-PINEDA, F. 1982. Tipos de comunidades bentónicas de la Playa de Puntal (Bahía de Santander). Cah. Biol. mar. 23: 53-69.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. Statistical Ecology: A primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York, 337 p.
- MAZURKIEWICZ, M. 1975. Larval development and habitats of *Laeonereis culveri* (Webster) (Polychaeta: Nereidae). Biol. Bull. 149: 186-204.
- McLACHLAN, A. 1980. The definition of sandy beaches in relation a exposure: a simple rating system. S. Afr. J. Sci. 44: 213-222.
- McLACHLAN, A. 1983. Sandy beach ecology: a review. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.) Sandy beaches as ecosystems. Junk, The Hague, p. 321-380.
- McLACHLAN, A. 1996. Physical factors in benthic ecology: the effects of changing sand particle size on beach fauna. Mar. Ecol. Prog. Ser. 131: 205-217.
- McLACHLAN, A.; COCKCROFT, A.C.; MALAN, D.E. 1984. Benthic faunal response to a high energy gradient. Mar. Ecol. Prog. Ser. 16: 51-63.
- McLACHLAN, A. & JARAMILLO, E. 1995. Zonation on sandy beaches. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. 33: 305-335.
- McLACHLAN, A.; JARAMILLO, E.; DEFEO, O.; DUNGAN, J.; RUCKY, A. & COETZEE, P. 1995. Adaptations of bivalves to different beach types. J. exp. mar. Biol. Ecol. 187: 147-160.
- McLUSKY, D.S.; HULL, S.C. & ELLIOTT, M. 1993. Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper forth estuary. Neth. J. Aquat. Ecol. 27(2-4): 101-109.

- MESQUITA, A.R. & HARARI, J. 1993. Tábua de marés de Ubatuba e Cananéia para os anos de 1994 e 1995. Rel.int.Inst.oceanogr.Univ. S Paulo, 35: 1-20
- MIRON, G.Y. & DESROSIERS, G.L. 1990. Distributions and population structure of two intertidal estuarine polychaetes in the Lower St. Lawrence Estuary, with special reference to environmental factors. Mar.Biol. 105: 297-306.
- MORGADO, E.H.; AMARAL, A.C.Z.; NONATO, E.F.; SALVADOR, L.B. 1994. Intertidal sandy beaches polychaetes of São Sebastião Island, southern Brazil. Mém.Mus.natn.Hist.nat., Paris 162:485-492.
- PAES, E.T. 1989. Aspectos da bioecologia de *Donax gemmula* Morrison (Bivalvia, Tellinacea, Donacidae) na zona de arrebentação da praia do Cassino, Rio Grande, RS. Tese de Mestrado, FURG, Rio Grande, 181 p.
- PAIVA, P.C. 1993. Trophic structure of a shelf polychaete taxocenosis in southern Brazil. Cah.Biol.mar.35: 39-55.
- PEZZUTO, P.R. 1993. Ecologia populacional de *Neocallichirus mirim* (Rodrigues, 1971) (Decapoda: Callinassidae) na Praia do Cassino, RS, Brasil. Dissertação de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande. Rio Grande do Sul, 124 p.
- PETTIBONE, M.H. 1971. Revision of some species referred to *Leptonereis*, *Nicon*, and *Leptonereis*. Smith. Contr. Zool. 14:53 p.
- PIELOU, E.C. 1975. Ecological diversity. New York, John Wiley, 165 p.
- RAFAELLI, D.; KARAKASSIS, I.; GALLOWAY, A. 1991. Zonation schemes on sandy shores: a multivariate approach. J.exp.mar.Biol.Ecol. 148: 241-253.
- RAKOCINSKI, C.F.; HEARD, R.W.; LeCROY, S.E.; McLELLAND, J.A. & SIMONS, T. 1993. Seaward change and zonation of the sandy shore macrofauna at Perdido Key, Florida, USA. Estuar.coast.shelf Sci. 36:81-104.
- READ, P.A.; RENSHAW, T. & ANDERSON, K.L. 1978. Pollution effects on intertidal macrobenthic communities. J.appl.Ecol. 15(1): 15-31.
- REIS, M.O. 1995. Estrutura e dinâmica da macrofauna bêntica de poliquetos da região entremarés de praias da Ilha de São Sebastião (SP). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista de Rio Claro, São Paulo, 80 p.
- REISE, K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Berlin, Springer Verlag, 191 p.
- SALVAT, H.L. 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meublés intertidaux et la repartition verticale de la faune

- endógenee. C.R. Acad. Sci. Paris 259: 1576-1579.
- SANDERS, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am.Nat.* 102(925): 243-282.
- SANTOS, P.J.P. 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 110: 159-165.
- SHIMIZU, R.M. 1997. Ecologia populacional de *Scolelepis squamata* (Müller, 1806) (Polychaeta: Spionidae) e *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) da Praia de Barequeçaba (São Sebastião). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 46 p.
- SHORT, A.D. & WRIGHT, L.D. 1983. Physical variability of sandy beaches. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.) *Sandy beaches as ecosystems*. Junk, The Hague, p. 145-156.
- SNELGROVE, P.V.C. & BUTMAN, C.A. 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanogr. mar.Biol.A.Rev.* 32: 111-177.
- SOUZA, C.R.G. & FURTADO, V.V. 1987. Exemplo de desenvolvimento de planície de maré na região da Enseada de Caraguatatuba. *Anais do I Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, ACIESP*, 54(2): 337-352.
- SOUZA, J.R.B. & GIANUCA, N.M. 1995. Zonation and seasonal variation of the intertidal macrofauna on a sandy beach of Paraná State, Brazil. *Scientia Marina*, 59(2): 103-111.
- SUGUIO, K. 1973. *Introdução à sedimentologia*. São Paulo, Blucher/Edusp. 312 p.
- TREBALLION, A. ; ANSELL, A.D.; SIVADAS, P.; NARAYANAN, B. 1970. A preliminary account of two sandy beaches in south west India. *Mar.Biol.* 6: 268-279.
- WARWIK, R.M. & UNCLES, S. 1980. Distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 3: 97-103.
- WENDT, G. & McLACHLAN, A. 1985. Zonation and biomass of the intertidal macrofauna along a South African sandy beach. *Cah. Biol. mar.* 26:1-14.
- WHITERS, R.G. 1977. Soft shore macrobenthos along the south-west coast of whales. *Estuar.cstl.mar.Sci.* 5: 467-484.
- VARGAS, A.J. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf

- of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Rev.Biol.Trop.*35(2):299-316.
- VARGAS,A.J. 1988. Community structure of macrobenthos and the results of a macropredator exclusion on a tropical intertidal mudflat. *Rev.Biol.Trop.*36(2a):287-308.
- VAROLI, F.M.F.1988. Associações bêmicas da zona entremarés do sistema estuarino-lagunar de Iguape-Cananéia,São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, São Paulo,205 p.
- VELOSO,V. G.; CARDOSO, R.S.; FONSECA,D.B. 1995. Spatio-temporal characterization of the intertidal macrofauna community at Prainha Beach, State of Rio de Janeiro. *Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro, Oecologia Brasiliensis*, III: 213-225.
- UNDERWOOD, J.H. 1981. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *J.exp.mar.Biol.Ecol.*51: 57-85.
- ZAR, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. New Jersey, Prentice Hall, 662 p.

Anexo 1: Numero total de individuos por espécie que ocorreram durante agosto/95 a dezembro/96 no setor Enseada

| ENSEADA | 1995 | | | | | | | | | | | | 1996 | | | | | | | | | | | | Total |
|----------------------------------|------------|-----------|------------|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|---|---|---|---|---|---|--|-------------|
| | A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | J | J | A | M | J | J | | |
| <i>Laeonereis acuta</i> | 176 | 78 | 138 | 85 | 109 | 108 | 157 | 149 | 276 | 121 | 169 | 149 | 64 | 14 | 40 | 18 | 38 | | | | | | | | 1889 |
| <i>Capitella capitata</i> | 19 | 11 | 3 | 3 | 7 | 11 | 7 | 52 | 39 | 9 | 34 | 21 | 13 | 15 | 24 | 217 | 140 | | | | | | | | 625 |
| <i>Glycide multidentis</i> | 1 | | 1 | | | | | | | | | | 4 | 3 | 3 | | 2 | | | | | | | | 14 |
| <i>Scoletopis squamata</i> | 6 | 2 | 9 | | | | | | | | | 1 | | | | 1 | | | | | | | | | 21 |
| <i>Sigambra constricta</i> | 5 | 2 | 0 | | | 1 | 1 | | 3 | 8 | 2 | 2 | 5 | | 3 | 2 | 2 | | | | | | | | 36 |
| <i>Hemipodus olivieri</i> | 1 | 3 | 8 | 4 | 3 | | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | | | | 2 | 1 | | | | | | | | 31 |
| <i>Branchioma</i> sp. | 1 | | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Armandia fragilis</i> | | | 1 | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Scoloplos (L.) johnstonei</i> | | | 2 | | | | | | 1 | | | | 1 | 4 | 1 | | 1 | | | | | | | | 9 |
| <i>Perinereis anderssoni</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Parandalia tricuspis</i> | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Goniada litorea</i> | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | | | | | | | | | | 2 | | 1 | 4 | 13 | | | | | | | | | | | 19 |
| <i>Marphysa</i> sp.B | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 |
| Total | 209 | 99 | 160 | 92 | 120 | 120 | 167 | 202 | 319 | 142 | 207 | 175 | 92 | 50 | 74 | 240 | 147 | | | | | | | | 2652 |

Anexo 2: Número total de indivíduos por espécie que ocorreram durante agosto/95 a dezembro/96 no setor Bara Velha

| BARRA VELHA | 1995 | | | | | | | | | | | | 1996 | | | | | | | | | | | | Total |
|----------------------------------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|----|----|------|-----|--|--|--|--|--|--|-------|
| | A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | | | | | | | | |
| | 28 | 24 | 1 | 2 | 33 | 48 | 39 | 19 | 45 | 114 | 42 | 29 | 17 | 35 | 16 | 21 | 10 | 523 | | | | | | | |
| <i>Laonereis acuta</i> | 25 | 19 | 2 | 16 | 33 | 74 | 92 | 27 | 145 | 70 | 93 | 92 | 33 | 4 | 19 | 12 | 855 | | | | | | | | |
| <i>Capitella capitata</i> | 27 | 26 | 0 | 20 | 30 | 43 | 16 | 35 | 33 | 32 | 45 | 49 | 37 | 40 | 49 | 28 | 532 | | | | | | | | |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | 12 | 18 | 14 | 7 | 8 | 6 | 3 | 10 | 10 | 3 | 4 | | 1 | | | 1 | 97 | | | | | | | | |
| <i>Scoloplos (L.) johnstonei</i> | 41 | 92 | 111 | 61 | 39 | | 112 | 19 | | 1 | 34 | | 1 | | 1 | 3 | 515 | | | | | | | | |
| <i>Sternaspis capillata</i> | 1 | | 1 | | | | | | | | 1 | | | | | | 3 | | | | | | | | |
| <i>Glycinde multidentis</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | | | 1 | 1 | | | 5 | | 15 | | | | | | | | |
| <i>Sigambra grubei</i> | 4 | 3 | 2 | 1 | 4 | 1 | 3 | 1 | 4 | 1 | 3 | 5 | 5 | 1 | 1 | 2 | 41 | | | | | | | | |
| <i>Marphysa</i> sp. B | 1 | | 1 | | | 1 | | 1 | | | | | | | | | 6 | | | | | | | | |
| <i>Isolda pulchella</i> | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Diopatra cuprea</i> | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Lumbrineris tetraura</i> | 2 | 1 | 0 | 3 | 1 | | | | | | 1 | 1 | | | 1 | | 10 | | | | | | | | |
| <i>Parandala tricuspis</i> | 1 | 8 | 9 | 4 | 2 | 2 | 3 | 3 | | 2 | 3 | 4 | 3 | 2 | 2 | 1 | 49 | | | | | | | | |
| <i>Notomastus hemipodus</i> | 1 | | 2 | 1 | | | | | | | 1 | | | | | | 5 | | | | | | | | |
| <i>Armandia agilis</i> | | | 2 | 1 | | | | | | | | | | | | | 3 | | | | | | | | |
| <i>Magelona nonatoi</i> | | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | 3 | | | | | | | | |
| <i>Tharyx</i> sp. | | 1 | 2 | | | | | | | | | | | | | | 3 | | | | | | | | |
| <i>Goniada maculata</i> | | | 2 | | | | | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | |
| <i>Megalomma</i> sp. | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Aricidea suecica</i> | | | | | | 1 | | | | | 1 | | | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Prionospio heterobranchia</i> | | | | | | | | | | 1 | 8 | 4 | | | | | 13 | | | | | | | | |
| <i>Lysibranchia</i> sp. | | | | | | | | | | | | 4 | | | | | 4 | | | | | | | | |
| <i>Naineris</i> sp. | | | | | | | | | | | | | | 2 | | | 2 | | | | | | | | |
| <i>Hermothoe aculeata</i> | 145 | 196 | 149 | 118 | 151 | 176 | 270 | 189 | 98 | 304 | 154 | 226 | 177 | 112 | 64 | 99 | 2685 | | | | | | | | |

Anexo 3: Número total de indivíduos por espécie que ocorreram durante agosto/95 a dezembro/96 no setor Siriúba.

| SIRIÚBA | 1995 | | | | | 1996 | | | | | Total | | | | | | | |
|--------------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|----------|----------|-----------|-----------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
| | A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | | J | J | A | S | O | N | D |
| <i>Laonereis acuta</i> | 7 | 7 | 9 | 4 | 5 | 1 | 1 | 1 | 18 | 6 | 1 | 13 | 25 | 11 | 11 | 9 | 129 | |
| <i>Scolecopsis squamata</i> | 3 | 9 | 33 | 1 | 33 | | | | 6 | 3 | 8 | 45 | 25 | 3 | 16 | 10 | 195 | |
| <i>Marphysa</i> sp.B | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | | 3 | | 1 | | | | 1 | 16 | |
| <i>Owenia fusiformis</i> | 2 | 1 | 1 | | | | 1 | | | | | | | | 1 | | 7 | |
| <i>Capitella capitata</i> | 3 | 4 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 6 | | 1 | 1 | 1 | | | | 22 | |
| <i>Notomastus hemipodus</i> | 0 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | |
| <i>Parandalia tricuspidis</i> | | 2 | | | | 1 | 1 | | | | | | | 1 | | 1 | 6 | |
| <i>Armandia agilis</i> | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | |
| <i>Sigambra bassi</i> | | 1 | | | | 1 | | | | | | | | | 1 | 1 | 4 | |
| <i>Lumbrineris tetraura</i> | | | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | 3 | |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | | | | 1 | 1 | | | | | | | | 3 | | | | 5 | |
| <i>Isolda pufchella</i> | | | | | | 2 | | | | | | | | | | | 2 | |
| <i>Goniada fittorea</i> | | | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | 2 | |
| <i>Naineris</i> sp. | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | 1 | |
| Total | 16 | 29 | 48 | 7 | 10 | 38 | 5 | 5 | 24 | 20 | 9 | 2 | 60 | 54 | 16 | 29 | 22 | 394 |

Anexo 4: Número total de indivíduos por espécie que ocorreram durante agosto/95 a dezembro/96 no setor Garapocaia

| PRAIA DA GARAPOCAIA | 1995 | | | | | | | | | | | | 1996 | | | | | | | | | | | | Total |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|----------|------------|--|--|--|--|--|--|-------|
| | A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | | | | | | | | |
| <i>Laonereis acuta</i> | 13 | 34 | 26 | 1 | | 2 | 0 | 0 | 2 | 3 | 1 | 2 | 7 | 7 | | 10 | 7 | 115 | | | | | | | |
| <i>Scolecipis squamata</i> | 24 | 38 | 63 | 15 | | 8 | 7 | 18 | 9 | 5 | 8 | 34 | 7 | 10 | | | | 246 | | | | | | | |
| <i>Marphysa</i> sp. B | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Capifella capitata</i> | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | 1 | | | | | | | |
| <i>Sigambra constricta</i> | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Lumbrineris tetraura</i> | | | | | 1 | | | | | 2 | | | | | | 2 | | 6 | | | | | | | |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | | | | | | | | 2 | | | | | | | 1 | 1 | | 4 | | | | | | | |
| <i>Magelona noronhai</i> | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Scoloplos (L.) johnstonei</i> | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Podarke obscura</i> | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | 1 | | | | | | | |
| Total | 37 | 72 | 90 | 16 | 1 | 10 | 7 | 21 | 12 | 10 | 9 | 37 | 14 | 17 | 3 | 14 | 7 | 376 | | | | | | | |

Anexo 5: Número total de indivíduos de cada espécie nos níveis entremarés do quatro setores.

| | ENSEADA | | | BARRA VELHA | | | SIRIUBA | | | GARAPOCAIA | | |
|----------------------------------|-----------|------------|-------------|-------------|------------|-------------|-----------|-----------|------------|------------|------------|------------|
| | inf | med | sup | inf | med | sup | inf | med | sup | inf | med | sup |
| <i>Laeonereis acuta</i> | 5 | 108 | 1776 | 42 | 265 | 216 | 1 | 9 | 119 | 22 | 50 | 43 |
| <i>Capitella capitata</i> | 16 | 11 | 598 | 98 | 117 | 640 | 6 | 3 | 13 | 1 | | |
| <i>Glycinde multidentis</i> | 12 | 2 | | | 2 | 1 | | | | | | |
| <i>Scolecopsis squamata</i> | 4 | | 17 | | | | 2 | 3 | 190 | 15 | 46 | 185 |
| <i>Sigambra constricta</i> | 1 | 2 | 33 | | | | | | | | | 1 |
| <i>Hemipodus olivieri</i> | 9 | 10 | 12 | | | | | | | | | |
| <i>Scoloplos(L.) johnstonei</i> | 9 | | | 44 | 50 | 3 | | | | 1 | | |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | 17 | 2 | | 97 | 232 | 203 | | | 5 | 1 | 3 | |
| <i>Sternaspis capillata</i> | | | | 278 | 198 | 39 | | | | | | |
| <i>Sigambra grubei</i> | | | | 7 | 6 | 2 | | | | | | |
| <i>Marphysa sp.B</i> | | | 1 | 20 | 10 | 11 | 4 | 5 | 7 | 1 | | |
| <i>Isolda pulchella</i> | | | | 1 | 2 | 3 | | | 2 | | | |
| <i>Lumbrineris tetraura</i> | | | | 3 | 6 | 1 | 2 | | 1 | 2 | 3 | |
| <i>Parandalia tricuspis</i> | 2 | | | 22 | 24 | 3 | | 1 | 5 | | | |
| <i>Notomastus hemipodus</i> | | | | 4 | 1 | | 1 | | | | | |
| <i>Prionospio heterobranchia</i> | | | | 11 | 2 | | | | | | | |
| <i>Owenia fusiformis</i> | | | | | | | 5 | 2 | | | | |
| <i>Branchiomma sp.</i> | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Armandia agilis</i> | 2 | | | 2 | | 1 | | | 1 | | | |
| <i>Perinereis anderssoni</i> | | | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Goniada littorea</i> | 1 | | | | | | | 1 | 1 | | | |
| <i>Diopatra cuprea</i> | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Magelona nonatoi</i> | | | | | | 3 | | | | | 1 | |
| <i>Tharyx sp.</i> | | | | | 2 | 1 | | | | | | |
| <i>Goniada maculata</i> | | | | | 2 | | | | | | | |
| <i>Megalomma sp</i> | | | | | | 1 | | | | | | |
| <i>Aricidea suecica</i> | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Lysibanchia sp.</i> | | | | 4 | | | | | | | | |
| <i>Naineris sp.</i> | | | | 2 | | | 1 | | | | | |
| <i>Harmothoe aculeata</i> | | | | 1 | | | | | | | | |
| <i>Sigambra bassi</i> | | | | | | | 4 | | | | | |
| <i>Podarke obscura</i> | | | | | | | | | | | 1 | |
| Total | 78 | 135 | 2439 | 637 | 920 | 1128 | 26 | 24 | 344 | 43 | 105 | 228 |

Capítulo II

Estudo morfométrico de *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) (Polychaeta, Nereididae): uma abordagem metodológica.

Resumo

Uma das questões preliminares em estudos sobre a estrutura populacional de poliquetas é o estabelecimento de uma metodologia adequada para mensurar os organismos. Um grande número de indivíduos tem seu corpo rompido durante a coleta, inviabilizando estimativas do comprimento total. Dessa forma, para estabelecer o parâmetro morfométrico mais preciso para estimar o tamanho corporal do nereidídeo *Laonereis acuta*, foram realizadas correlações entre o comprimento total do corpo e parâmetros como: a largura do prostômio e dos segmentos 3^o, 7^o, 14^o e 20^o, além do comprimento do prostômio e da parte da região anterior (do prostômio até o 7^o e 14^o segmento). Os parâmetros relacionados à largura dos segmentos foram os melhores descritores do tamanho, apresentando os maiores valores de correlação com o comprimento total. Resultados semelhantes foram obtidos na relação entre o peso do corpo e os demais parâmetros morfométricos, que também evidenciou uma alometria negativa no crescimento.

Abstract

Size estimation of worms is a basic question on studies of population ecology and secondary production. It is difficult to measure the true length of worms since they often become distorted and shrink during preservation. In order to find the most suitable way of measuring the Nereididae *Laonereis acuta*, correlations between total length or weight and 8 morphological measurements: width of prostomium and 3, 7, 14 and 20 segments; length of the prostomium, length through segment 7 and length through segment 14, were established. The width measurements showed the highest values of r^2 , and were the most reliable indicators of size. Comparisons between weight and morphological measurements showed a similar pattern as well as negative allometric growth.

I. Introdução

Durante esta década tem havido um crescente interesse no estudo da ecologia populacional dos anelídeos poliquetas. Este interesse deve-se à grande relevância ecológica do grupo, que constitui a principal fonte de alimento para muitos organismos marinhos, inclusive aves e peixes de importância comercial (Amaral *et al.*, 1994). Apesar desta importância, o conhecimento sobre o ciclo de vida e dinâmica populacional dos poliquetas é ainda limitado e restrito a poucas espécies, principalmente de zonas temperadas.

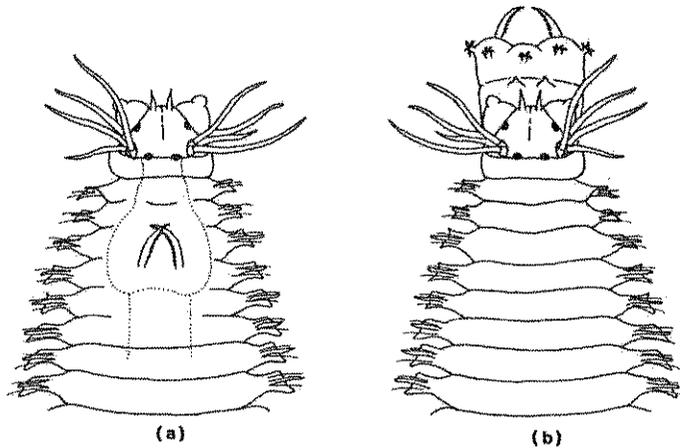
Entre os poliquetas abundantes e comuns em praias abrigadas e regiões estuarinas da costa brasileira, estão os nereidídeos da espécie *Laeonereis acuta* (Amaral, 1979; Bemvenuti, 1992). A distribuição de *L. acuta*, que vai desde Pernambuco (Brasil) (Florêncio *et al.*, 1998) até a Península de Valdéz (Argentina) (Orensanz & Gianuca, 1974), está associada às áreas de baixa salinidade e geralmente aos níveis superiores de regiões entremarés (Omena & Amaral, 1997).

Laeonereis acuta é dotada de prostômio bem desenvolvido, com palpos robustos, um par de antenas curtas subuladas e dois pares de olhos. Possui faringe eversível com um par de maxilas e superfície provida apenas de papilas moles, agrupadas em tufos. Apresenta ainda, quatro pares de cirros tentaculares (Fig.1). A maioria dos nereidídeos sofre modificações estruturais durante sua fase reprodutiva transformando-se em indivíduos epítocos, geralmente com olhos hipertrofiados e parte do corpo diferenciada, que se deslocam do fundo para a superfície da água, através de movimentos natatórios. Entretanto, o ciclo de vida de nereidídeos de água salobra ou doce é modificado, a reprodução ocorre em estado átoco com desenvolvimento larval bentônico. Em relação à *Laeonereis culveri*, espécie muito semelhante à *L. acuta*, a embriogênese e a formação de larva com 3 setígeros, pode durar de 4 a 7 dias, e a maturidade é atingida após 6 meses de vida (Mazurkiewicz, 1975).

O ciclo de vida dos anelídeos poliquetas é marcado por numerosas etapas. Para cada espécie os estados sucessivos de desenvolvimento apresentam um tipo de crescimento particular, com descontinuidades de um estado à outro. Além disso, as diferentes estruturas do corpo nem sempre crescem proporcionalmente entre si, sendo comum a ocorrência de alometrias no crescimento. Para análise da estrutura demográfica deve ser empregado um parâmetro biológico capaz de diferenciar as diversas classes de idade que compõem a população de interesse (Desrosiers *et al.*, 1988)

Entre os procedimentos normalmente utilizados para definir as coortes e classes etárias de uma população de invertebrados são utilizadas linhas de crescimento de peças anatômicas rígidas ou outras medidas relacionadas ao crescimento, como a biomassa (peso úmido ou seco) e o comprimento do corpo. Para a estimativa de tamanho ou da classe etária de poliquetas a determinação do comprimento do corpo é considerada, por diversos autores, pouco precisa ou inviabilizada devido à elasticidade e rompimento durante os procedimentos de coleta e fixação (Warwick & Price, 1975; Seitz & Schaffner, 1995). A autotomia, assim como a ausência de partes rígidas na maioria das espécies, são considerados os principais problemas metodológicos no estudo do crescimento de anelídeos poliquetas (Desrosiers *et al.*, 1988). Os parâmetros de crescimento tradicionalmente utilizados nestes estudos são estruturas corporais como: largura ou comprimento de segmentos e/ou setíferos, largura do prostômio, comprimento do prostômio e da região anterior (do prostômio até determinado segmento), ou mesmo de apêndices bucais como tamanho ou número de anéis da mandíbula (Chambers & Milne, 1975; Gentil & Dauvin, 1989; Fauchald, 1991; Sardá *et al.*, 1995; Caron *et al.*, 1995).

Após estas constatações, elaborou-se este estudo com o objetivo de avaliar, dentre vários parâmetros morfométricos, quais os mais precisos para a estimativa do tamanho do poliqueta *Laeonereis acuta*. Os resultados desta análise são fundamentais não somente para a caracterização da estrutura populacional da espécie, como também para estimativas a cerca de sua produção secundária.



0,2 mm

Fig.1:*Laeonereis acuta*. Vista dorsal, com a extremidade anterior da faringe (probóscide): a - revertida; b - evertida.

II. Metodologia

Os indivíduos foram coletados na zona superior da região entremarés da Praia da Enseada, localizada na porção sul da Enseada de Caraguatatuba, município de São Sebastião (SP). Esta região caracteriza-se por uma extensa planície de maré que pode atingir até 700 m de amplitude.

Para coleta dos organismos foram utilizados dois amostradores de 0,01 m² de área: um com 20 cm e outro com 2 cm de altura, para facilitar a captura de exemplares pequenos, pois as pós-larvas distribuem-se preferencialmente na superfície do sedimento (Mazurkiewicz,1975). O material obtido foi triado em um sistema de peneiras com malhas de 0,25, 0,5 e 1,0 mm. Os organismos encontrados foram anestesiados com cloreto de magnésio, fixados em formol a 4 % e transferidos posteriormente para álcool a 70 %.

No laboratório foram separados 78 espécimes para análise morfométrica. Sob microscópio estereoscópico, com auxílio de uma ocular micrométrica, foram medidos os seguintes parâmetros: comprimento total, largura do prostômio e do 3^o, 7^o, 14^o e 20^o segmentos; comprimento do prostômio e do prostômio até o 7^o e 14^o segmento.

Entre os diversos parâmetros morfométricos, foi aplicada uma análise de regressão não linear, segundo a função potencial $y = ax^b$, a fim de se

verificar quais os mais adequados para expressar o tamanho do organismo. Nesta equação o valor de **b** (coeficiente angular; em estudos morfométricos denominado de coeficiente alométrico) é a taxa de desproporcionalidade ao longo do crescimento de **y** em função de **x**; e **a** é o coeficiente linear. O valor de **b** permite determinar se a alometria é positiva, negativa ou se ocorre isometria, isto é, a proporção de **x** e **y** não se altera ao longo do crescimento.

Os valores de correlação obtidos entre os parâmetros morfométricos foram comparados estatisticamente (Teste X^2), a fim de se verificar possíveis diferenças significativas entre estes (Zar, 1974). Calculou-se também o erro padrão e nível de significância (teste T) para os coeficientes da regressão.

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio dos aplicativos Microsoft Excel 5.0 (Microsoft Corp.) e Statistica 4.2 (Stat Soft Inc.)

III. Resultados

De um total de 78 espécimes analisados, foi possível determinar o comprimento total de apenas 49 devido às condições de fragilidade e rompimento do corpo. Os maiores valores de correlação entre o comprimento do corpo e os demais parâmetros morfométricos, foram os referentes à largura dos segmentos 7^o, 14^o e 20^o, os quais não apresentaram diferenças significativas ($X^2 = 0,5881$). Para estes parâmetros, o coeficiente de alometria foi próximo a 1, o que indica uma correlação quase linear (Fig.2).

Os parâmetros relativos ao prostômio (largura e comprimento) e largura do 3^o segmento, bem como os referentes ao comprimento da região anterior, do prostômio até o 7^o e 14^o segmento, tiveram menor correlação com o comprimento total (Tabela I).

Considerando os coeficientes determinados entre o peso úmido e as demais variáveis alométricas, verificou-se que os mais altos valores foram com relação ao comprimento total, largura dos segmentos (7^o, 14^o e 20^o) e largura do prostômio, não havendo diferenças significativas entre estes ($X^2 = 9,488$) (Tabela II). De uma forma geral, os valores do coeficiente de alometria **b** foram significativamente inferiores a 3 ($T = -2,4206; p < 0,05$), indicando um

crescimento alométrico negativo. Por outro lado, para o parâmetro referente ao comprimento do prostômio até o 14^o segmento, o valor de **b** foi próximo a 3, que caracteriza uma isometria no crescimento.

Tabela I: Relações entre o comprimento total (mm) e demais parâmetros alométricos (mm) de *Laeonereis acuta*. **N**: número de indivíduos analisados; **r**: coeficiente de correlação não linear; **a**: coeficiente linear; **b**: coeficiente angular. Entre parênteses erro padrão, * = nível de significância $P < 0,05$.

| PARÂMETROS | N | r | a | b |
|---|----|--------|----------------|---------------|
| Comp. X Larg.Segmento 3 ^o | 49 | 0,1158 | 21,82 (2,77) * | 0,03 (0,04) |
| Comp. X Larg.Segmento 7 ^o | 49 | 0,7094 | 31,33 (2,01) * | 1,14 (0,17) * |
| Comp. X Larg.Segmento 14 ^o | 48 | 0,6220 | 33,38 (2,94) | 0,90 (0,16) * |
| Comp. X Larg.Segmento 20 ^o | 49 | 0,7203 | 33,45 (2,21) * | 1,07 (0,15) * |
| Comp. X Larg.Prostômio | 49 | 0,5358 | 33,75 (7,54) * | 0,81 (0,29) * |
| Comp. X Comp.Prostômio | 49 | 0,2576 | 28,47 (5,50) * | 0,33 (0,18) * |
| Comp. X Comp.-Segmento 7 ^o | 48 | 0,3942 | 18,82 (1,52) * | 0,77 (0,26) * |
| Comp. X Comp.- Segmento 14 ^o | 48 | 0,4406 | 9,19 (3,04) * | 0,97 (0,35) * |

Tabela II: Relações entre o peso (mg) e os demais parâmetros alométricos (mm) de *Laeonereis acuta*. **N**: número de indivíduos analisados; **r**: coeficiente de correlação não linear; **a**: coeficiente linear; **b**: coeficiente angular. Entre parênteses erro padrão, * = nível de significância $P < 0,05$.

| PARÂMETROS | N | r | a | b |
|---------------------------------------|----|--------|----------------|---------------|
| Peso X Comprimento | 48 | 0,6521 | 0,46 (0,58) | 1,1 (0,36) * |
| Peso X Larg. Segmento 3 ^o | 71 | 0,2623 | 20,87 (3,74) * | 0,14 (0,06) * |
| Peso X Larg.Segmento 7 ^o | 75 | 0,5983 | 22,14 (0,11) * | 1,66 (0,02) * |
| Peso X Larg.Segmento 14 ^o | 75 | 0,5666 | 25,56 (2,32) * | 1,42 (0,26) * |
| Peso X Larg.Segmento 20 ^o | 72 | 0,6423 | 23,94 (1,77) * | 1,59 (0,23) * |
| Peso X Larg.Prostômio | 74 | 0,5566 | 38,64 (6,80) * | 1,72 (0,44) * |
| Peso X Comp.Prostômio | 75 | 0,3390 | 30,42 (7,19) * | 0,88 (0,32) * |
| Peso X Comp.-Segmento 7 ^o | 73 | 0,4959 | 12,49 (1,48) * | 1,66 (0,33) * |
| Peso X Comp.-Segmento 14 ^o | 73 | 0,5455 | 1,94 (0,91) * | 2,33 (0,46) * |

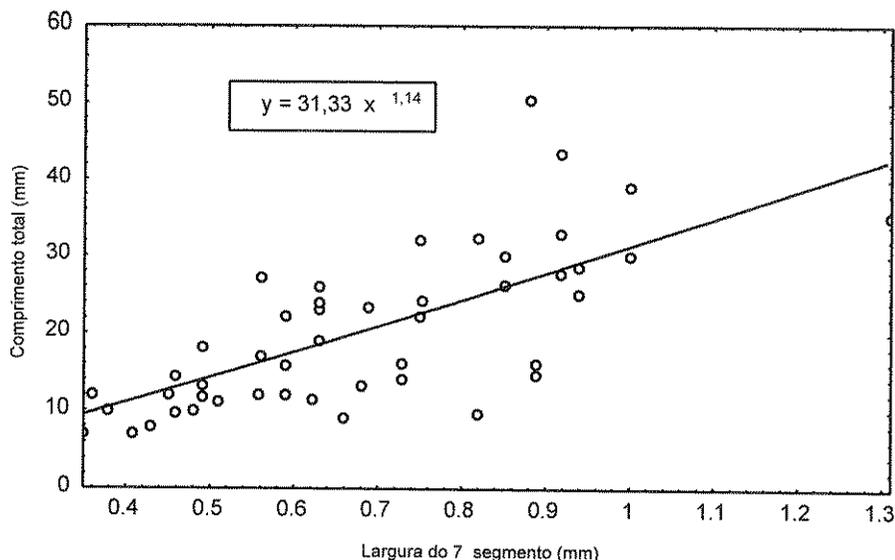


Fig.2:*Laeonereis acuta*. Regressão não linear ($y = ax^b$) entre o comprimento total e a largura do 7º segmento. N=49, $r=0,71$.

IV. Discussão

Embora os resultados do presente estudo indiquem que o comprimento total seja o parâmetro mais adequado para estimar a biomassa, este geralmente é de difícil determinação, uma vez que muitos indivíduos rompem-se durante a coleta e/ou fixação. A dificuldade em se obter poliquetas inteiros, constatada também em outros estudos, está relacionada ao processo de autotomia, muito comum em Nereididae (Desrosiers *et al.*, 1988; Gillet, 1990). Entre os exemplares coletados, foi possível separar cerca de 50 % completos para análise do comprimento total. Dificuldade semelhante foi encontrada por Desrosiers *et al.* (1988) para *Nereis virens*, que obtiveram apenas 30 % dos indivíduos completos.

Vários autores têm sugerido o uso de estruturas corporais rígidas, como mandíbula e dentes, que geralmente têm alta correlação com o comprimento total. A adoção destes parâmetros permite também avaliar a importância de determinadas espécies de poliquetas em cadeias tróficas marinhas, pois as mandíbulas são frequentemente encontradas no conteúdo estomacal de predadores, possibilitando a estimativa do tamanho da presa consumida e do fluxo de energia ao longo da cadeia alimentar (Chambers & Milne, 1975). As desvantagens no uso destas estruturas como critério morfométrico devem-se

basicamente, ao maior tempo exigido para o preparo do material para aferição, dificultado ainda mais, em indivíduos jovens.

Desrosiers *et al.* (1988) desenvolveram um método baseado na estimativa do peso parcial, obtido a partir de exemplares cortados na altura do 25^o segmento. O rompimento do corpo raramente acontece nos segmentos mais anteriores, pois são mais rígidos do que os posteriores. Este método permite a manipulação de um grande número de organismos sendo sua estimativa mais rápida e simples do que a obtida pelo uso da mandíbula.

Embora seja um parâmetro bastante preciso do tamanho, a estimativa do peso em organismos de pequeno porte é uma tarefa dispendiosa que pode sofrer interferência de variáveis difíceis de serem controladas, tais como diferenças no tempo ou na temperatura de secagem, grau de repleção do tubo digestivo e estágio de maturação gonadal. Por outro lado, as medidas de comprimento e largura podem ser realizadas diretamente sob microscópio durante a análise e identificação dos organismos.

As primeiras dificuldades para análise morfométrica de poliquetas concentram-se nas deformações que o corpo sofre após a fixação. Outro aspecto que merece atenção, é a manutenção do poliqueta na lâmina para que sejam efetuadas as medidas de forma adequada. Neste estudo, foi testado o uso de um meio gelatinoso, para auxiliar na manutenção da posição durante a medição. Esta técnica atenua a distorção de postura do animal, possibilitando a obtenção de medidas com maior precisão.

Em estudo morfométrico de poliquetas eunicídeos, Fauchald (1991), comparou diversos parâmetros como: número total de setígeros, comprimento total, comprimento até o 10^o setígero, volume total, além de variáveis morfológicas (segmentos com ocorrência de brânquias, ganchos e outras estruturas). Para a maioria das espécies, o comprimento e o número total de setígeros foram os melhores descritores do tamanho, para outras, o volume foi considerado a medida mais apropriada.

Em estudo sobre a dinâmica populacional de *Nereis diversicolor*, Gillet (1990) sugeriu o uso do comprimento dos 3 primeiros segmentos (prostômio, peristômio e primeiro setígero), pois foram os que tiveram maior correlação

com o peso seco e comprimento total.

Fauchald (1991) verificou que a largura de vários segmentos anteriores apresenta forte correlação com o comprimento total, sugerindo o uso destas medidas para estimar o tamanho. Em uma breve revisão sobre as estruturas morfométricas usadas para estimativa de crescimento de poliquetas (Tabela III), verifica-se que a maioria dos autores vêm frequentemente adotando medidas de segmentos próximos do prostômio. A largura do setígero proventricular foi indicada por Sardá & Martin (1992) como o descritor mais adequado do crescimento de *Streptosyllis verrilli*, pois foi o de maior correlação com o número total de setígeros ($r^2 = 0,97$). Caron *et al.* (1993) determinaram uma maior correlação entre o peso e a largura do 3º setígero para a espécie *Nereis virens* ($r^2 = 0,98$) e largura do 7º para *Nephtys caeca* ($r^2 = 0,95$). O número total de setígeros foi a medida utilizada para expressar o crescimento em *Streblospio benedicti* (Bridges *et al.*, 1994). Em *Capitella* sp. I foi utilizado o volume calculado a partir da largura do 5º setígero e comprimento total (Bridges *et al.*, 1994). A largura do 5º setígero foi adotada para *Scolelepis gaucha* por Santos (1994) e para *Marenzelleria viridis* por Sardá *et al.* (1995). Seitz & Schaffner (1995) concluíram, através de correlações de parâmetros morfométricos com o peso, que a largura máxima do prostômio foi o melhor descritor do tamanho para *Loimia medusa*. No único estudo encontrado sobre *Laeonereis* (*L. culveri*), Bloom (1983) adotou a largura do 1º setígero, sem apresentar justificativas. No presente estudo, constatou-se que para esta espécie a largura do 3º segmento, em função da fraca correlação com o peso e comprimento total, não é um bom descritor do crescimento. Uma das possíveis explicações poderia estar relacionada com a presença da probóscide que ao retrair-se aloja-se no espaço referente aos primeiros segmentos. Este fato compromete a utilização de medidas destes segmentos, que podem sofrer alterações decorrentes da posição da probóscide durante a fixação (Fig. 1)

Os menores valores de correlação entre os parâmetros relativos ao comprimento da região anterior e o comprimento total (Tabela I), podem estar relacionados com a contração longitudinal do corpo. Em nereídeos os músculos circulares são pouco desenvolvidos e estão restritos basicamente

aos intersegmentos, e portanto, não devem provocar deformações tão acentuadas quanto os músculos longitudinais.

A maioria dos parâmetros analisados teve correlação alométrica com o peso, o que revelou um padrão esperado para organismos que crescem por acréscimo de segmentos ou que possuem forma do corpo alongada, os quais, durante seu crescimento, adquirem proporcionalmente mais comprimento do que peso. Por outro lado, o coeficiente alométrico observado entre o comprimento da região anterior e o peso (Tabela II), valor próximo à isometria, sugere que a porção anterior do corpo seja responsável pela maior contribuição para o peso total do que os demais segmentos. Estes resultados indicam que embora o comprimento da região anterior não seja um bom descritor do comprimento total, este parâmetro cresce proporcionalmente com o peso do organismo.

Apesar de grande parte dos autores justificarem a escolha do parâmetro morfométrico baseado em análises de correlação (Caron *et al.*, 1993; Seitz & Schaffner, 1995), poucos apresentam resultados referentes à correlação do comprimento total com outros parâmetros possíveis. O presente estudo, realizado a partir da avaliação de 8 parâmetros morfométricos, permitiu verificar que a largura do segmento, excetuando-se os segmentos muito próximos ao prostômio, constitui medida adequada para estimativa de crescimento do nereidídeo *Laeonereis acuta*. Entre os segmentos analisados o 7º é recomendado por estar localizado na parte anterior do corpo (a mais rígida) e não sofrer a influência dos efeitos provocados pela movimentação da probóscide.

Tabela III: Lista de artigos com referências sobre o uso de estruturas morfométricas para estimativa do crescimento.

| Referências | Espécies | Parâmetros |
|------------------------------|-------------------------------|--|
| Bloom (1983) | <i>Laeonereis culveri</i> | largura do 1 ^o setígero |
| | <i>Onuphis simoni</i> | largura do 1 ^o setígero |
| Gentil & Dauvin (1989) | <i>Owenia fusiformis</i> | comprimento do 4 ^o segmento |
| Sardá & Martin (1992) | <i>Streptosyllis verrilli</i> | largura do setígero proventricular |
| Gillet (1990) | <i>Nereis diversicolor</i> | comprimento dos primeiros segmentos |
| Moore & Dillon (1993) | <i>Nereis arenaceodentata</i> | peso úmido |
| Vedel & Riisgard (1993) | <i>Nereis diversicolor</i> | peso úmido |
| Caron <u>et al.</u> (1993) | <i>Nereis virens</i> | largura do 3 ^o setígero |
| Caron <u>et al.</u> (1993) | <i>Nephtys caeca</i> | largura do 7 ^o setígero |
| Santos (1994) | <i>Scolelepis gaucha</i> | largura do 5 ^o setígero |
| Bridges <u>et al.</u> (1994) | <i>Streblospio benedicti</i> | número total de setígeros |
| | <i>Capitella sp. I</i> | volume |
| Shimizu (1995) | <i>Scolelepis squamata</i> | largura do 3 ^o setígero |
| Sarda <u>et al.</u> (1995) | <i>Marenzelleria viridis</i> | largura do 5 ^o setígero |
| Seitz & Schaffner (1995) | <i>Loimia medusa</i> | largura máxima do prostômio |
| Arrias & Drake (1995) | <i>Nereis diversicolor</i> | largura do 10 ^o segmento |
| Olivier <u>et al.</u> (1996) | <i>Nereis diversicolor</i> | peso úmido |

V.Referências bibliográficas

- AMARAL,A.C.Z. 1979. Ecologia e contribuição dos anelídeos poliquetos para a biomassa bêntica da zona das marés, no litoral norte do Estado de São Paulo. Bolm. Inst. oceanogr. S.Paulo, 28(1): 1-52.
- AMARAL, A.C.Z.; NONATO, E.F. & PETTI, M.A.V. 1994. Contribution of the polychaetous annelids to the diet of some brazilian fishes. Mém. Mus. natn. Hist.nat.,162: 331-337.
- ARIAS, A.M. & DRAKE, P. 1995. Distribution and production of the polychaete *Nereis diversicolor* in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz (SW Spain). Cah.Biol.Mar. 36: 201-210.
- BEMVENUTI,C.E.; CATTANEO,S.A. & NETTO, S.A. 1992. Características estruturais da fauna bentônica em dois pontos da região estuarial da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. Atlantica, 4: 5-28.

- BLOOM, S.A. 1983. Seasonality and structure of a macrobenthic seagrass community on the Florida Gulf Coast. *Int.Revue.ges.Hydrobiol.* 68(4): 539-564.
- BRIDGES, T.S.; LEVIN,L.A. ; CABRERA, D.; PLAIA, G. 1994. Effects of sediment amended with sewage, algae or hydrocarbons on growth and reproduction in two opportunistic polychaetes. *J.exp.mar.Biol.Ecol.* 177: 99-119.
- CARON,A.;OLIVIER,M.;DESROSIERS,G.;HUDIER,E.;COTE,S.;KOUTITONSKY,U.K.; MIRON,G. & RETIERE,C. 1993. Spatial distribution of an epitokous estuarine species in a tidal flat: the role of hydrodynamic processes. *Vie et Milieu* 43 (2-3):85-93.
- CARON,A.;BOUCHER,L.;DESROSIERS,G. & RETIERE,C. 1995. Population dynamics of the polychaete *Nephtys caeca* in an intertidal estuarine environment (Quebec, Canada). *J.mar.biol.Ass.U.K.* 75: 871-884.
- CHAMBERS, M.R. & MILNE,H. 1975. Life cycle and production of *Nereis diversicolor* O.F.Müller in the Ythan Estuary, Scotland. *Est.cstl.mar.Sci.* 3: 133-144.
- DESROSIERS,G.; VINCENT,B.;RETIÈRE,C.;BOUCHER,L. 1988. Comparaison de critères utilisables pour l'étude de la structure des populations du polychète *Nereis virens* (Sars).*Can.J.Zool.*66:1454-1459.
- FAUCHALD, K.1991. A morphometric study of eunicid polychaetes from Belize, Western Caribbean Sea. *Ophelia Suppl.* 5: 47-53.
- FLORENCIO,M.S.; SANTOS,P.J.P.; MOTAL,D.L. & FLORENCIO,M.A.P. 1998. Morfologia e histoquímica do tubo digestivo de *Laeonereis acuta*. Resumos do XXII Congresso Brasileiro de Zoologia, Recife, p.32.
- GENTIL , F. & DAUVIN, J.C. 1989. Étude allométrique de la polychète *Owenia fusiformis* delle Chiaje. *J.Rech.Oceanogr.* 1 e 2: 58-60.
- GILLET, P. 1990. Biomasse, production et dynamique des populations de *Nereis diversicolor* (Annélide polychète) de l'estuaire de la Loire. *Oceanologica Acta* 13(3):361-371.
- MAZURKIEWICZ,M. 1975. Larval development and habitats of *Laeonereis culveri* (Webster) (Polychaeta: Nereidae). *Biol. Bull.* 149: 186-204.
- MOORE,D.W. & DILLON,T.N. 1993. The relationship between growth and reproduction in the marine polychaete *Nereis (Neanthes) arenaceodentata* (Moore): implications for chronic sublethal sediment bioassays. *J.exp.mar.Biol.Ecol.*173: 231-246.

- OMENA, E.P. & AMARAL, A.C.Z. 1997. Distribuição espacial de *Polychaeta* (Annelida) em diferentes ambientes entremarés de praias de São Sebastião (SP). In: Absalão, R. & Esteves, A.M. (eds.) *Oecologia Braziliensis, Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro*, III:183-196.
- OLIVIER, M. ; DESROSIERS, G. ; CARON, A. ; RETIERE, C. & CAILLOU, A. 1996. Juvenile growth of *Nereis diversicolor* (O.F. Muller) feeding on a range of marine vascular and macroalgal plant sources under experimental conditions. *J.exp.mar.Biol.Ecol.* 208: 1-12.
- ORENSANZ, J.M. & GIANUCA, N.M. 1974. Contribuição ao conhecimento dos anelídeos poliquetas do Rio Grande do Sul Brasil. I. Lista sistemática preliminar e descrição de três novas espécies. *Comun.Mus.Ci.PUCRGS, P.Alegre*, 4: 1-37.
- SANTOS, P.J.P. 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 110: 159-165.
- SARDÁ, R. & MARTÍN, G.S. 1992. *Streptosyllis verrilli* (Moore, 1907) new combination, life cycle, population dynamics and production from a salt marsh in Southern New England. *Bull.Mar.Sci.* 31(3): 409-417.
- SARDÁ, R.; VALIELA, I. & FOREMAN, K. 1995. Life cycle, demography, and production of *Marenzelleria viridis* in a salt marsh of southern New England. *J.mar.biol.Ass.U.K.* 75: 725-738.
- SEITZ, R.D. & SCHAFFNER, L.C. 1995. Population ecology and secondary production of the polychaete *Loimia medusa* (Terebellidae). *Mar.Biol.* 121: 701-711.
- SHIMIZU, R.M. 1997. *Ecologia populacional de Scolelepis squamata* (Müller, 1806) (Polychaeta: Spionidae) e *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) da Praia de Barequeçaba (São Sebastião). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 205 p.
- WARWICK, R.M. & PRICE, R. 1975. Macrofauna production in an estuarine mud flat. *J.mar.biol.Ass.U.K.* 55: 1-18.
- VEDEL, A. & RIISGARD, H.V. 1993. Filter feeding in polychaeta *Nereis diversicolor*: growth and bioenergetics. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 100: 145-152.
- ZAR, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. New Jersey, Prentice Hall, 662 p.

Capitulo III

Dinâmica populacional de *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) (Polychaeta, Nereididae) da Praia da Enseada (São Sebastião, SP).

Resumo

A dinâmica populacional e a produção secundária do poliqueta Nereididae *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) da região entremarés da Praia da Enseada, São Sebastião (SP, Brasil) foram estudadas de agosto de 1995 a março de 1997. *Laenereis acuta* é a principal espécie de poliqueta nesta região, podendo alcançar densidades de até 35 ind/ 0,01m². As maiores densidades foram registradas nos meses de verão, principalmente em janeiro, fevereiro e março, nos dois anos consecutivos. Um decréscimo acentuado ocorreu nos meses de agosto, setembro e outubro/96, quando foram também registradas marés diurnas extremamente baixas. Baseado no modelo de crescimento de Von Bertalanffy, evidenciou-se o desenvolvimento de duas coortes anuais que diferem quanto à taxa de crescimento, ao tamanho máximo atingido e à longevidade, que foi de aproximadamente 9 para a coorte de verão e de 14 meses para a coorte de outono. Fatores como temperatura e disponibilidade de alimento podem ter influenciado estas diferentes estratégias de vida. Uma redução na taxa de crescimento foi constatada para as duas coortes nos meses que precederam a reprodução, sugerindo que, neste período, ocorreu um maior investimento energético na produção de gametas do que no crescimento somático. A produtividade anual estimada foi de 5,5 g PSSC/m² e a relação produção/biomassa (P/B) igual a 2. A variação da produtividade entre os dois anos de estudo e entre as coortes analisadas é também discutida.

Abstract

Population dynamics and production of the polychaete *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) were investigated in a tidal flat in the southeastern Brazilian Coast (Enseada Beach, São Sebastião, SP, Brazil) between August/1995 and March 1997. Higher densities (3,5 ind/0,01m²) were observed during Summer months, mainly during March/96 and February-March/97. A sharp decrease of population density in Spring/96 was observed. Probably, such a population density was affected by the high temperatures and the desiccation caused by

the extremely low diurnal tides which occurred during that period. The growth analyses was performed using computer based methods of length -frequency data (Elefan), which estimates growth parameters of the Von Bertalanffy formula (VBGF). Two cohorts could be distinguished, one in December/1995 (with an equivalent cohort in December/1996) and another one in March/1996. The Summer cohorts (December/1995-1996) showed higher growth rates and shorter life span than the Autumn cohorts (March/1996). *L.acuta* life cycle could be greatly influenced by temperature regimes and food resources availability. The decrease of growth ratio which was observed before the reproduction period, could be due to a higher energy allocation on gametogenesis than on somatic growth during such a period. The annual production of *L.acuta* on this tidal flat was 5.5 g AFDW/m² and the production/biomass (P/B) ratio was 2.0. The results of the present work were discussed in comparison with data collected during the preceding year as well as with the two cohorts.

I. Introdução

Os anelídeos poliquetas estão entre os organismos de maior importância nos ecossistemas marinhos. Em ambientes protegidos da ação de ondas, como praias abrigadas e planícies de maré, os poliquetas podem ser mais frequentes do que moluscos e crustáceos (Dexter, 1983; McLachlan, 1983). A importância destes animais está relacionada não somente com a alta densidade, mas também com sua grande variedade de espécies. Vários estudos destacam o seu alto valor energético, constituindo fonte de alimento para muitos organismos marinhos, como crustáceos (Petti *et al.*, 1996) e peixes, inclusive espécies de interesse econômico (Amaral & Migotto, 1990; Amaral *et al.*, 1994) e aves (Schneider & Harrington, 1981).

Apesar da grande relevância ecológica dos poliquetas, é ainda recente o interesse sobre sua dinâmica populacional e produção secundária (Price & Warwick, 1980; Sardá *et al.*, 1995). Entre os nereidídeos, *Nereis diversicolor* é a espécie mais estudada, tendo sido analisadas características do seu ciclo de vida, estrutura populacional e taxas de produção em diversos locais (Chambers

& Milne, 1975; Kristensen, 1984; Gillet, 1990; Arias & Drake, 1995).

Laeonereis acuta é um nereidídeo de regiões estuarinas abundante em praias arenosas abrigadas, pradarias e manguezais (Pettibone, 1971). O gênero *Laeonereis* foi considerado monotípico por Pettibone (1971) que incluiu *Nereis (Leptonereis) acuta* Treadwell, 1923 proveniente de Santos (SP, Brasil), como sinônimo de *Laeonereis culveri* (Webster, 1880) da costa leste norte americana. Devido às diferenças morfológicas existentes entre as formas descritas para o Atlântico Norte e Sul, Orensanz & Gianuca (1974) propuseram uma nova combinação, *Laeonereis acuta*, para diferenciar as populações comumente abundantes de Santos a Península de Valdés (Argentina). Neste estudo, adotou-se a classificação *Laeonereis acuta* (Treadwell, 1923) segundo a concepção de Orensanz & Gianuca (1974).

A maioria dos nereidídeos sofre transformações morfológicas durante sua fase reprodutiva, tornando-se indivíduos epícticos que se deslocam do fundo para a superfície da água onde liberam os gametas. No caso de nereidídeos de águas estuarinas, a reprodução ocorre em estado átoco e a fase trocófora é suprimida (Pettibone, 1971). As fêmeas de *Laeonereis culveri* depositam os óvulos em galerias mucosas e os mantêm irrigados por movimentos ondulatórios do corpo, produzindo uma corrente que induz também a entrada de espermatozóides. O desenvolvimento larval é inteiramente bentônico e ocorre dentro das galerias mucosas. Após certo período (de 4 a 7 dias), as larvas migram para a superfície do sedimento, onde constroem suas próprias galerias. A maturação sexual pode ocorrer a partir dos 6 meses de vida. Reproduzem-se apenas uma vez durante seu ciclo de vida (semélparos) e a morte dos adultos ocorre de 10 a 16 dias após a reprodução (Klesch, 1970; Mazurkiewicz, 1975).

O ciclo de vida e o número de eventos reprodutivos anuais de *L. culveri* parecem ter uma forte relação com a temperatura. No Texas (15 a 39 °C), constatou-se que a reprodução era bianual (agosto-setembro e janeiro-fevereiro) e em Connecticut (20 a 27 °C) ocorreu apenas um pico reprodutivo (junho-setembro) (Mazurkiewicz, 1975). Na Flórida, entretanto, o ciclo anual não apresentou correlação com a temperatura, mas sim com recursos alimentares

(Bloom, 1983).

Embora *L. acuta* seja comumente encontrada no litoral brasileiro, em praias paulistas de Ubatuba (Amaral, 1979), de São Sebastião (Amaral & Morgado, 1994; Morgado *et al.*, 1994; Omena & Amaral, 1997), de Santos (Monteiro, 1980; Corbisier, 1991), de Cananéia (Varoli, 1988), em gamboas e manguezais no Paraná (Lana, 1984) na região estuarina da Lagoa dos Patos (RS) (Bemvenuti, 1987), nos manguezais de Coroa Grande e Sepetiba (RJ) (Rebelo, 1987; Irving, 1991), pouco se conhece sobre sua dinâmica populacional. Atualmente as únicas informações sobre a ecologia populacional de poliquetas para o Brasil, constituem os estudos sobre *Scoelepis gaucha* (Santos, 1994) e *Scoelepis squamata* (Shimizu, 1997). Dados sobre a produtividade secundária são ainda mais escassos, estando restritos a *S. gaucha*, para praias do Rio Grande do Sul (Santos, 1994).

Estudos sobre a dinâmica populacional de espécies dominantes em praias arenosas podem fornecer resultados importantes não só para a compreensão da estrutura das comunidades associadas a estes ecossistemas (Holland & Polgar, 1976), como também por constituírem uma ferramenta valiosa para o manejo de ambientes marinhos costeiros (Arias & Drake, 1995). Além disso, a avaliação da produção secundária de espécies comuns à costa brasileira geram informações importantes para compreensão do fluxo de energia em cadeias tróficas marinhas e estimativas da produtividade dos ecossistemas marinhos.

Laeonereis acuta é uma das espécies mais frequentes e abundantes em praias do litoral norte do Estado de São Paulo, ocorrendo em densidades bastante altas na Praia da Enseada (São Sebastião, SP) (Omena & Amaral, 1997). Da mesma forma que *L. culveri* no Atlântico Norte, possivelmente *L. acuta* constitui um importante alimento para vários peixes, crustáceos, e aves que são comumente observadas alimentando-se na região.

O presente estudo tem o objetivo de descrever o ciclo de vida e aspectos da dinâmica populacional de *Laeonereis acuta* como recrutamento e crescimento, e estimar sua produtividade secundária na Praia da Enseada.

II. Material e métodos

II. 1 - Área de Estudo

Este estudo foi desenvolvido na região entremarés da Praia da Enseada localizada na porção sul da Enseada de Caraguatatuba, Município de São Sebastião, SP (45°26'W - 23°49'S), junto à entrada norte do Canal de São Sebastião (Fig.1).

A morfologia geral da área e suas características sedimentares e hidrodinâmicas denotam um ambiente dominado pela ação de marés. A presença da Ilha de São Sebastião e de uma barra arenosa submersa na porção sul da enseada tornam esta área abrigada da ação direta de ondas, constituindo uma área rasa e pouco inclinada (1 a 2°). Embora a variação da maré não seja superior a 1,0 m, a região entremarés tem grande amplitude, podendo alcançar cerca de 700 m. A combinação da ação hidrodinâmica com o suprimento sedimentar propicia a deposição de areia fina e muito fina, levando à formação de estruturas sedimentares como marcas onduladas de corrente (current ripple marks). Estas características refletem um ambiente de baixa energia, no qual os mecanismos de deposição são predominantes e que pode ser classificado como planície de maré (Souza & Furtado, 1987).

II. 2 - Procedimento de amostragem

Na região entremarés, da parte localizada mais ao sul da Praia da Enseada, próximo a um riacho de médio porte, foi estabelecido um setor de 10 m de largura e 300 m de comprimento, perpendicular à linha d'água. No nível superior deste setor, a uma distância de 20 m da preamar, estabeleceu-se uma área de 100 m² onde foram efetuadas as amostragens.

Nesta área foram coletadas 5 amostras aleatórias utilizando-se um cilindro de PVC, de 0,01 m² de base e 20 cm de altura. Estas amostras foram tomadas de forma estratificada, uma a 10 cm (estrato A) e outra de 10 a 20 cm de profundidade (estrato B).

As coletas foram realizadas mensalmente de agosto de 1995 a março de 1997. A partir de abril de 1996, intensificou-se o esforço de amostragem



Fig.1: Localização da área de estudo e da Praia da Enseada

nesta região, duplicando-se o número de amostras. Todo material obtido com este cilindro de $0,01 \text{ m}^2 / 20 \text{ cm}$ de altura foi triado em um sistema de peneiras com malhas de 0,5 e 1,0 mm.

Para obtenção de recrutas e jovens foram coletadas mais 5 amostras, também no nível superior, com amostrador cilíndrico de mesma área com apenas 2 cm de altura, pois as larvas recém-assentadas distribuem-se principalmente nas camadas superficiais do sedimento (Mazurkiewicz, 1975). Este material foi triado em peneiras com malhas de 0,25 mm.

Os organismos encontrados foram anestesiados com cloreto de magnésio, fixados em formol a 4 % e transferidos posteriormente para álcool a 70 %.

Para o cálculo de produção secundária, foi realizada a pesagem dos indivíduos em grupos separados por classes de tamanho, devido ao reduzido peso dos animais menores. Inicialmente os organismos foram secos em estufa a 80° C durante 24 horas, pesados em balança de precisão (0,0001 g), posteriormente incinerados em forno mufla a 500° C por 6 horas, e pesados novamente para obter o peso em cinzas.

Simultaneamente à coleta das amostras biológicas, foi medida a temperatura ($^\circ \text{ C}$) do sedimento e a salinidade (‰) da água intersticial (3 amostras/mês) no nível superior do setor de estudo (Capítulo 1).

II. 3 - Análise de dados

II.3.1- Densidade

A comparação das densidades médias entre as amostras estratificadas A e B (Teste T, Zar, 1974), revelou que a ocorrência de *Laeonereis acuta* está associada principalmente aos primeiros 10 cm, portanto para o cálculo da densidade o número de indivíduos obtidos nos dois estratos foi somado e expresso em $\text{ind}/0,01\text{m}^2$. Utilizou-se o erro padrão da média como medida de variabilidade dos dados, uma vez que o número de amostras foi diferente durante o estudo. As diferenças observadas na densidade ao longo do tempo foram comparadas utilizando-se o teste U de Mann-Whitney (Siegel, 1975).

II.3.2 - Estimativa dos parâmetros de crescimento

A determinação da idade ou das classes de tamanho de poliquetas é um dos problemas básicos em estudos sobre sua estrutura populacional. A ausência de peças anatômicas rígidas, presentes em apenas alguns gêneros, a elasticidade e frequente rompimento do corpo durante a coleta e fixação, inviabilizam ou dificultam estes estudos. Após uma série de correlações entre o comprimento do corpo e diferentes estruturas corporais (Capítulo II), verificou-se que a largura do 7^o setígero (LS7) é o parâmetro mais adequado para avaliar o tamanho desta espécie expresso pelo comprimento total ($L_t = LS7^{1,14} * 31,38$; $r = 0,71$).

Todos os exemplares coletados com auxílio dos 2 amostradores foram medidos utilizando-se a LS7. As medições foram efetuadas sob microscópio estereoscópico com ocular micrométrica. Os dados obtidos foram agrupados por mês, com intervalos de classes de 0,12 mm .

Os parâmetros de crescimento foram estimados com base na análise das distribuições de frequências de comprimento, através das rotinas implementadas contidas no programa "The compleat ELEFAN (Eletronic Length Frequency Analysis) ", conforme a versão de Gayanilo *et al.*(1989). Os métodos aplicados assumem que o crescimento é assintótico, podendo ser descrito pela equação geral de crescimento de von Bertalanffy (VBGF):

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

onde :

L_t = comprimento na idade t

L_{∞} = comprimento assintótico máximo

k = constante de crescimento

t_0 = "idade" com o comprimento zero ($L_t = 0$)

Esta equação foi modificada por Pauly (1986) para expressar o crescimento sazonal:

$$L_t = L_\infty [1 - \exp (-k(t-t_0)+(CK/2\pi) \text{sen} (2\pi (t-t_s)))] ;$$

que corresponde à equação geral de crescimento de von Bertalanffy (VBGF), com a inclusão de um parâmetro extra $(CK/2\pi) \text{sen} (2\pi (t-t_s))$, que produz a oscilação decorrente do crescimento sazonal. O parâmetro C indica a intensidade na oscilação sazonal do crescimento, t_s refere-se à idade em que se inicia a oscilação ($t_s = Wp - 0,5$). WP (winter-point) é o mês, expresso em base decimal, em que o crescimento é mínimo.

Esta análise permite identificar, de forma objetiva, as classes modais com base em critérios estatísticos, além de ter a vantagem de não exigir a normalidade nas distribuições de frequência (Pauly & David, 1980).

O princípio fundamental do método consiste em, depois de fornecidas as estimativas iniciais dos parâmetros de crescimento (sementes), reconstruir as distribuições de frequências de comprimento, identificando as modas principais e fazendo passar diferentes combinações de valores de K e L_∞ . Os resultados destas combinações geram também um índice de ajuste, denominado R_n , que representa uma forma exponencial da relação ESP/ASP.

$$R_n = 10^{(ESP/ASP)/10};$$

onde, ESP= soma de pontos explicáveis pelo modelo e ASP= soma de pontos disponíveis. Este índice fornece um valor similar ao coeficiente de determinação (r), pois varia de 0 a 1. O objetivo portanto, é variar o valor das sementes o máximo possível até se obter a combinação de parâmetros que proporcione o melhor ajuste.

Os dados de entrada, ou as sementes iniciais de L e K , foram obtidos através do método de Wetherall modificado por Pauly (1986).

A expectativa de vida foi estimada considerando o tempo de vida máximo (T_{max}) como o comprimento no qual 99% da população foi representada.

II.3.3 - Frequência de indivíduos maduros

De forma a estimar a frequência de ocorrência de indivíduos maduros na população, foram analisados 30 indivíduos por mês. Os gametas, principalmente os ovócitos, são facilmente observados sob a epiderme, espalhados na cavidade corporal, muitas vezes podendo até mesmo ocupar a base dos parapódios. Embora os ovócitos sejam bastante nítidos, quando maduros, não é possível distingui-los dos espermatozóides na fase imatura. Notou-se também que alguns exemplares apresentavam aparência fragilizada, com tecidos musculares rompidos, provavelmente como resultado do processo de histólise pelo qual passam os nereidídeos após a reprodução. Foram registradas portanto, a porcentagem de fêmeas maduras na população, a LS7 destes exemplares e a porcentagem de indivíduos em histólise.

II.3.4 - Produção secundária

As diferentes coortes foram identificadas nas distribuições de frequência de tamanho segundo método de Bhattacharya (1967), que permite separar os componentes modais assumindo-se que são representativos das coortes individuais. Para cada componente da distribuição são fornecidos o número de indivíduos da coorte, a largura média (LS7) e o desvio padrão. Para estimativa da produtividade secundária de cada coorte isoladamente, para os períodos de agosto/95 a julho/96 e maio/96 a março/97, foi utilizado o método proposto por Crisp (1971).

A produção total foi dada pela soma dos valores obtidos para cada mês e para cada coorte, de acordo com a fórmula:

$$\text{Produção anual} = \sum 1/2(N_t + N_{t+\Delta t}) \Delta w$$

N_t = número de indivíduos da coorte no período t

$N_{t+\Delta t}$ = número de indivíduos da coorte no período seguinte

Δw = diferença de peso entre os períodos t_1 e t_2 .

A relação entre a largura do 7^o segmento (LS7) e o peso seco livre de cinzas foi estimada por uma regressão linear simples, pela equação $W = a + bL$, onde W é o peso médio mensal por indivíduo e L é a largura do 7^o segmento da classe de tamanho (LS7); a e b são constantes. O teste F foi usado para testar a significância do coeficiente de correlação.

III. Resultados

III.1 - Características Ambientais

Durante as marés baixas, grande parte da planície torna-se descoberta e passa a sofrer influência direta dos fatores relacionados a exposição ao ar, estando sujeita às variações ambientais. Nos períodos de coleta, a média das marés baixas atingiu valores negativos, principalmente nos meses de janeiro a março e julho a setembro/96. Entre os parâmetros abióticos analisados, a salinidade da água intersticial foi o que mais variou, ocorrendo desde valores de 9 até 29 ‰. A temperatura do sedimento flutuou de 18 a 36 °C (Fig.2).

III. 2 - Densidade

Ao longo do período de estudo (ago/95 a mar/97) observou-se uma grande variação temporal na densidade de *L. acuta*. Altos valores de densidade (superiores a 10 ind/0,01m²) foram registrados nos meses de agosto/95, fevereiro a abril/96 e fevereiro a março/97 (Fig.3). O período de maio a dezembro/96 foi marcado por baixas densidades, especialmente entre setembro e dezembro/96. Diferenças significativas na densidade foram detectadas entre os meses de janeiro e fevereiro/96; abril e maio/96; julho e agosto/96; novembro e dezembro/96; dezembro/96 e janeiro/97 (Teste Mann-Whitney, $p < 0,05$). Esta análise permitiu constatar que a densidade da população aumentou significativamente na mesma época do ano, entre janeiro, fevereiro e março, nos dois anos consecutivos, e por outro lado, sofreu um decréscimo acentuado de julho a setembro (Fig.3).

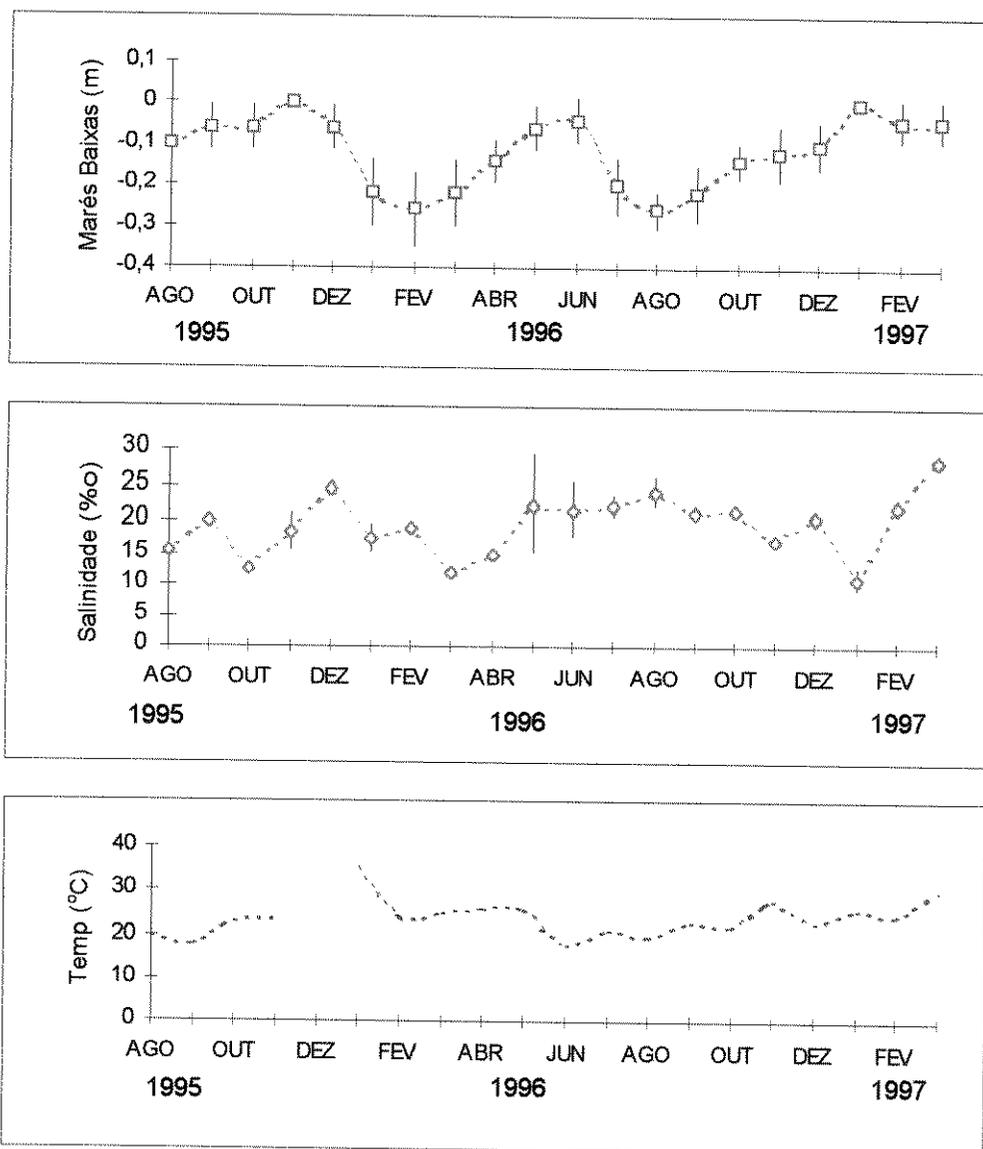


Fig.2: Variação temporal do nível médio das marés baixas de sizígia (conforme Tábua de Marés - DHN,1995/96), da salinidade da água intersticial e da temperatura do sedimento na região superior do setor Enseada (São Sebastião, SP).

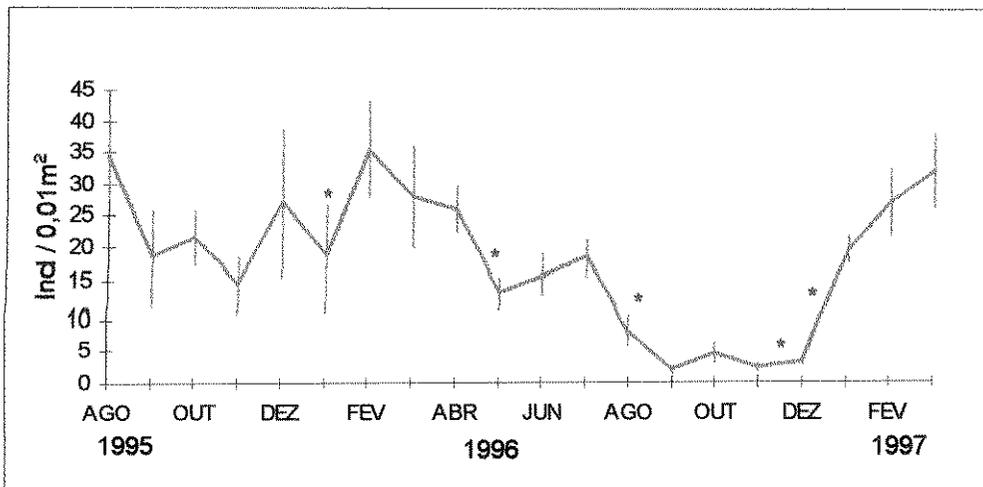


Fig.3: *Laeonereis acuta*. Variação temporal da densidade (Ind/0,01m²) na região superior do setor Enseada (São Sebastião, SP). Médias (± erro padrão) calculadas mensalmente a partir de dados obtidos no nível superior da região entremarés (* = dif.significativa, P < 0,05).

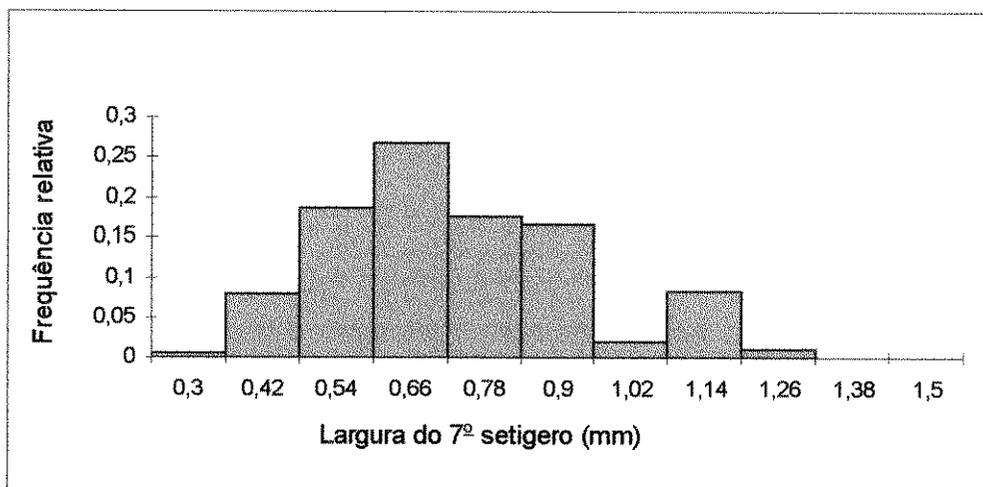


Fig.4: *Laeonereis acuta*. Distribuição de frequências de classes de largura do 7º segmento (LS7) dos indivíduos (N=2703) coletados no nível superior do setor Enseada (São Sebastião, SP).

III. 3 Crescimento

Foram medidos 2703 indivíduos de *Laeonereis acuta*. O menor exemplar encontrado mediu 0,3 mm e o maior 1,48 mm (LS7), os quais, pela regressão exponencial do comprimento e largura ($\text{comprimento total} = \text{LS7}^{1,14} * 31,38$), correspondem a aproximadamente 8 e 49 mm de comprimento total, respectivamente.

A distribuição de frequência por classes de tamanho da população de *L. acuta* é bimodal, sendo as mais representativas as de 0,66 e 1,14 mm (Fig.4). Foram considerados adultos, os indivíduos maiores do que 0,60 mm (LS7), uma vez que não foram encontradas fêmeas de menor tamanho com ovócitos.

No início do estudo, agosto/95, a distribuição de frequência foi bimodal, padrão que, com exceção de setembro, manteve-se até novembro/95 (Fig.5). A classe modal melhor representada, coorte 1, supostamente recrutou no verão de 95. Uma segunda coorte composta por organismos de pequeno tamanho foi observada em dezembro/95. É bastante provável que esta coorte tenha se originado dos indivíduos de maior tamanho presentes em novembro/95. As duas coortes estiveram bem representadas durante os meses de verão, a primeira por ter recrutado no final do verão, será agora classificada como coorte de outono, e a segunda por ter recrutado logo no início do verão, será denominada coorte de verão. Em abril/96 um novo recrutamento foi registrado, provavelmente originado pelos indivíduos maduros da coorte de outono. No entanto, a análise de crescimento desta coorte é prejudicada por uma redução na densidade de indivíduos durante os meses de setembro, outubro e novembro/96. Em dezembro/96 notou-se o aparecimento de mais uma coorte, supostamente originada pelos indivíduos maduros da coorte de verão, que se estabeleceu densamente na região durante os meses subsequentes.

Os parâmetros de crescimento para *L. acuta* foram selecionados com base nos melhores ajustes (R_n) obtidos nas análises. Através do método de Wetheral foi obtido um valor de largura máxima (L_∞) de 1,49mm. Este valor foi utilizado como semente inicial para estimativa de L_∞ pela rotina Elefan. A

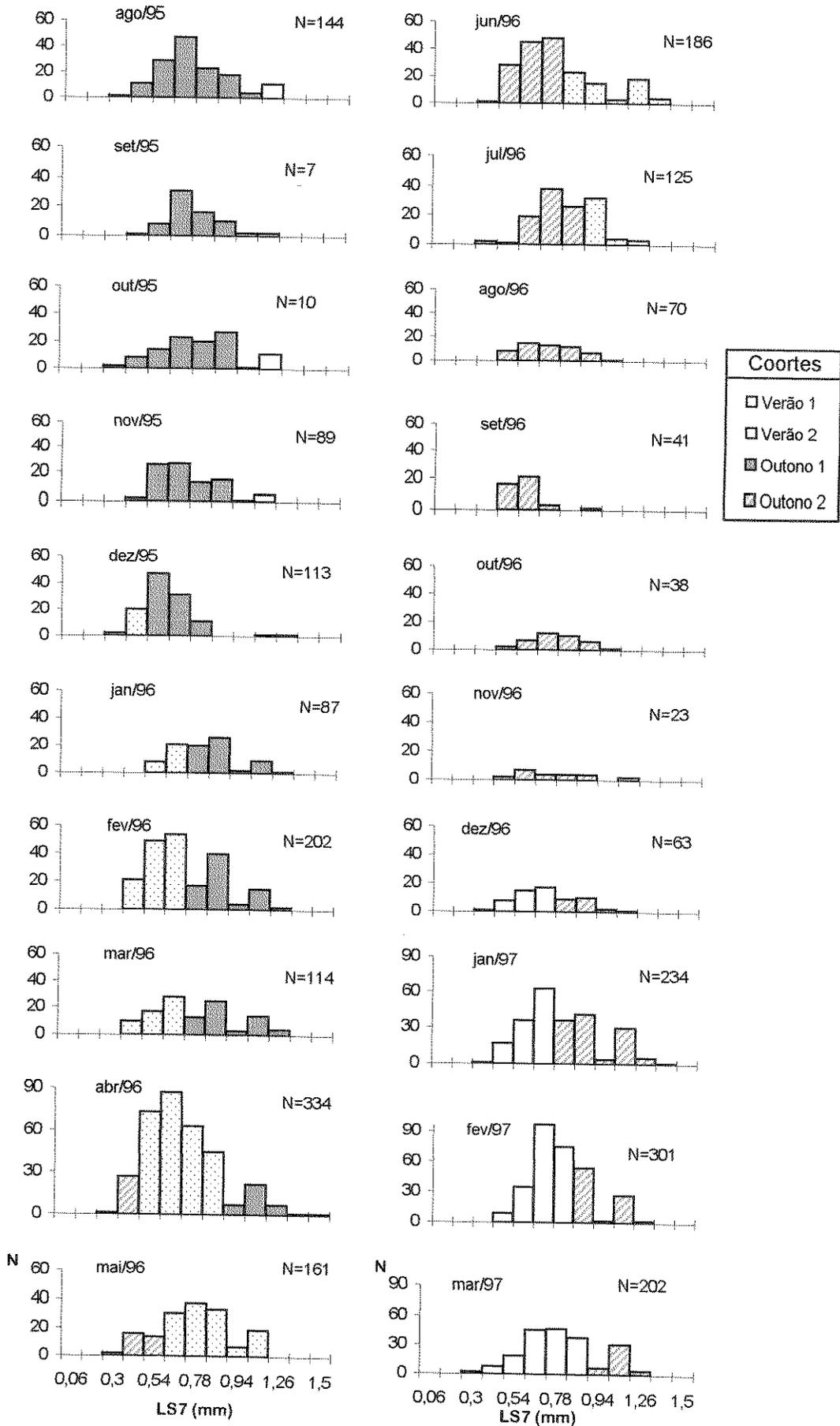


Fig.5: *Laonereis acuta*. Histogramas de frequência de classes de LS7 de indivíduos coletados na Enseada (São Sebastião, SP).

análise das distribuições de frequências de comprimento permitiu a identificação de pelo menos duas coortes anuais (Fig.6). A primeira coorte apareceu, inicialmente, no final do verão (março), e seu crescimento ocorreu durante um ano (coorte de outono). A coorte seguinte provavelmente recrutou no final da primavera (novembro) e seu crescimento ocorreu nos meses referentes ao verão e outono (coorte de verão). Além de recrutarem em diferentes épocas do ano, as duas coortes diferem na sua taxa de crescimento. A constante de crescimento (K) da coorte de outono é menor do que a registrada para a coorte do verão.

A oscilação na taxa de crescimento (C) de ambas as coortes é máxima, embora ocorram em momentos distintos. A coorte de outono tem seu crescimento reduzido no mês de julho, enquanto que a coorte de verão sofre uma redução nesta taxa no mês de fevereiro (Tabela I).

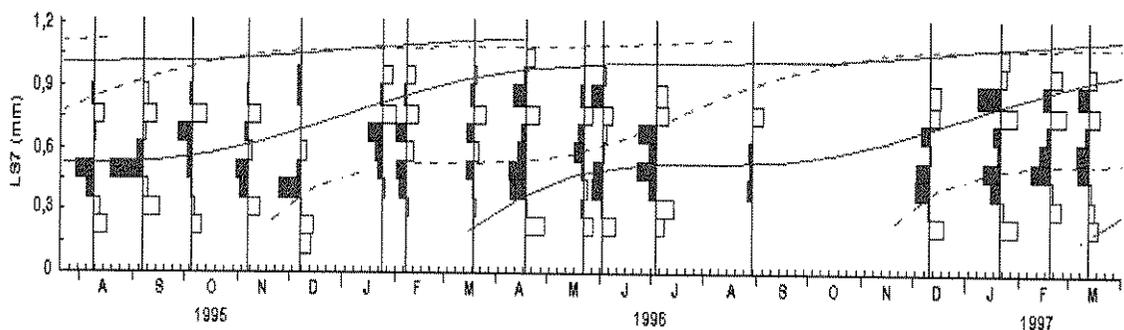


Fig.6: *Laeonereis acuta*. Distribuição de frequência reestruturada da largura do 7º segmento e as diferentes curvas de crescimento estimadas. Coorte de outono = linha contínua, coorte de verão = linha tracejada.

Tabela I: *Laeonereis acuta*. Parâmetros da curva de crescimento de Von Bertalanffy (VBGF): L_{∞} = largura máxima assintótica do 7º seg. (mm); K = constante de crescimento de Von Bertalanffy; C = constante de amplitude da oscilação sazonal do crescimento; WP = ponto de menor taxa de crescimento no ano; Rn = índice de ajuste da curva de crescimento estimada.

| Coorte | L_{∞} | K | C | WP | Rn | Tempo de vida (meses) |
|---------------|--------------|-----|---|-----|-------|-----------------------|
| Coorte outono | 1,56 | 1,4 | 1 | 0,6 | 0,231 | 14,4 |
| Coorte verão | 1,54 | 2,2 | 1 | 0,2 | 0,251 | 9,6 |

Os parâmetros de crescimento estimados permitiram traçar, para as duas coortes, a curva de crescimento sazonal baseada na equação de Von Bertalanffy modificada. A longevidade foi de aproximadamente 9 meses para a coorte de verão e 14 meses para a coorte de outono (Fig.7).

III. 4 - Ciclo reprodutivo

Foram observadas fêmeas com ovócitos em praticamente todos os meses durante o período de estudo (Fig.8). Embora a porcentagem de fêmeas maduras na população não tenha revelado um padrão nítido, em setembro e outubro/95 e de junho a agosto/96 foram registradas as porcentagens mais altas. Por outro lado, nos meses de verão registrou-se alta frequência de indivíduos com tecido muscular em histólise. Estes resultados indicam que provavelmente o período reprodutivo ou gametogênico ocorreu durante os meses menos quentes do ano (junho a outubro) e que a desova esteja associada aos meses de verão. Considerando que as coortes tenham recrutado durante o início e final de verão, é de se esperar maior frequência de indivíduos em histólise nesta época.

O tamanho médio das fêmeas maduras não apresentou variação durante o ano, oscilando entre 0,8 a 1,3 mm (LS7).

III. 5 - Produção secundária

Para avaliar a contribuição de cada coorte para a produção secundária da zona superior da região entremarés do setor Enseada, as duas coortes foram analisadas separadamente nos períodos de agosto/95 a julho/96 e de maio/96 a março/97 (Tabela II). A produção estimada para os dois períodos estudados teve valores entre 3,7 g/m² e 2,6 g/m². No primeiro período estudado, a contribuição das duas coortes foi bastante semelhante, aproximadamente 1,9 g/m². No período seguinte, de apenas 8 meses, a contribuição das duas coortes foi menor, resultando em um valor de produtividade mais baixo.

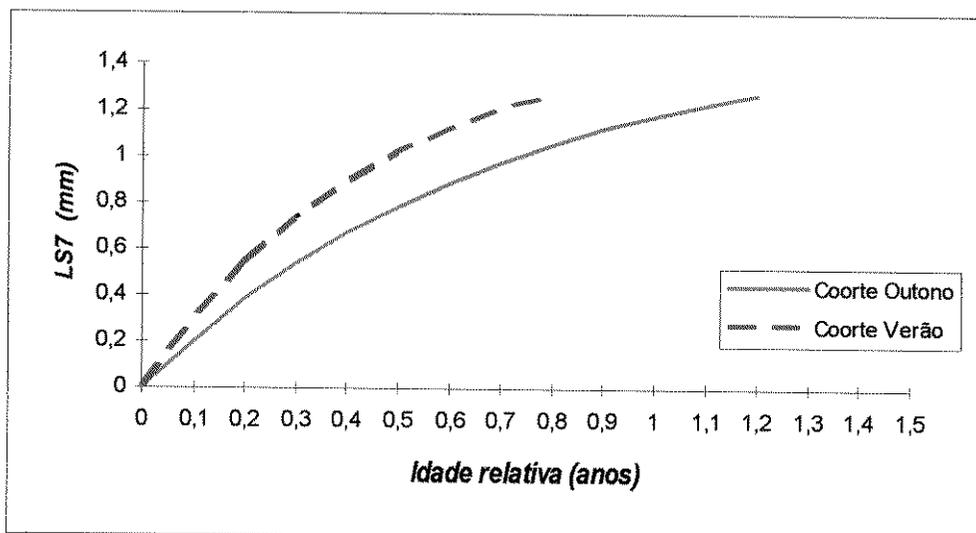


Fig.7: *Laeonereis acuta*. Curva de crescimento sazonal das coortes segundo o modelo de Von Bertalanffy modificado por Pauly (1986).

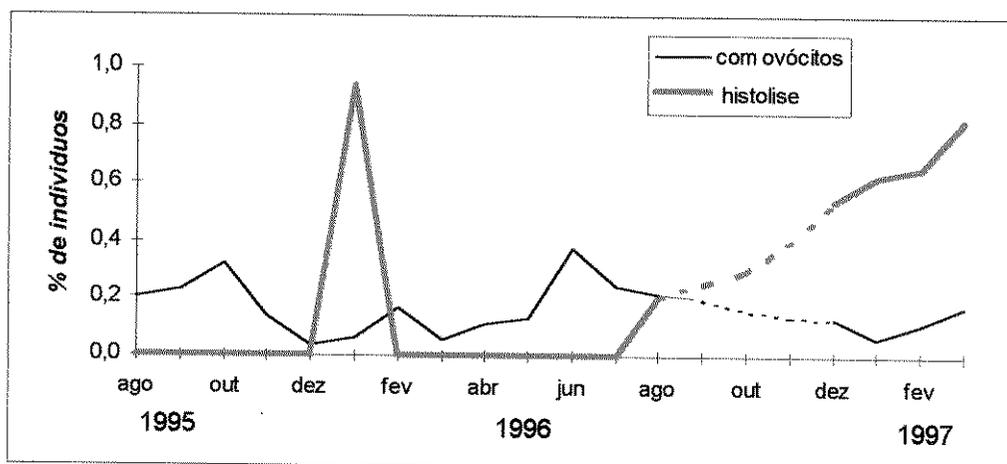


Fig.8: *Laeonereis acuta*. Variação temporal da proporção de fêmeas com ovócitos no celoma e de indivíduos em histólise na população do setor Enseada (São Sebastião, SP).

Os mais altos valores de produção estiveram associados aos meses de verão tanto para coorte de outono como para coorte de verão.

A relação P/B (produção/biomassa média) para o primeiro período 95/96 foi de 1,94; e para 96/97 de 1,57. Valores mais altos de biomassa, de um modo geral, também estiveram associados aos meses de verão, para ambas as coortes estudadas (Tabela II).

Tabela II: *Laeonereis acuta*. Sumário dos dados usados para cálculo da biomassa e produção anual segundo o método de Crisp (1971) de agosto/95 a julho/96 e de maio/96 a março/97.

| Coorte datas | Den.média N/m ² | LS7 média (mm) | Peso medio (mg) | Aumento peso (mg) | N + N ¹ /2 (m ²) | Produção (g/m ²) | Biomassa (g/m ²) |
|--|-------------------------------|-------------------|--------------------|----------------------|--|---------------------------------|---------------------------------|
| Outono | | | | | | | |
| 1995 ago | 1760 | 0,64 | 1,27 | | | | 2,23 |
| set | 1120 | 0,68 | 1,47 | 0,20 | 1440 | 0,29 | 1,65 |
| out | 940 | 0,70 | 1,57 | 0,10 | 1030 | 0,10 | 1,48 |
| nov | 1660 | 0,74 | 1,75 | 0,18 | 1300 | 0,24 | 2,90 |
| 1996 jan | 400 | 0,84 | 2,28 | 0,53 | 1030 | 0,54 | 0,91 |
| fev | 400 | 1,13 | 3,75 | 1,47 | 400 | 0,60 | 1,50 |
| mar | 420 | 1,14 | 3,81 | 0,06 | 410 | 0,02 | 1,60 |
| abr | 330 | 1,18 | 3,97 | 0,16 | 375 | 0,06 | 1,31 |
| Produção da Coorte de Outono (95/96) | | | | | | 1,85 | 13,59 |
| Verão | | | | | | | |
| 1995 dez | 2200 | 0,60 | 1,05 | | | | 2,30 |
| 1996 jan | 980 | 0,72 | 1,65 | 0,61 | 1590 | 0,96 | 1,61 |
| fev | 2480 | 0,62 | 1,15 | -0,51 | 1730 | -0,87 | 2,84 |
| mar | 1160 | 0,67 | 1,43 | 0,28 | 1820 | 0,51 | 1,66 |
| abr | 3030 | 0,70 | 1,59 | 0,16 | 2095 | 0,34 | 4,82 |
| mai | 1090 | 0,78 | 1,95 | 0,36 | 2060 | 0,75 | 2,13 |
| jun | 250 | 0,80 | 2,06 | 0,12 | 670 | 0,08 | 0,95 |
| jul | 540 | 0,86 | 2,40 | 0,32 | 395 | 0,13 | 1,30 |
| Produção da Coorte de Verão (95/96) | | | | | | 1,90 | 17,18 |
| Produção Total no período 95/96 | | | | | | 3,75 | 31,20 |
| Outono | | | | | | | |
| 1996 mai | 320 | 0,47 | 0,42 | | | | 0,13 |
| jun | 1220 | 0,58 | 0,94 | 0,53 | 770 | 0,40 | 1,15 |
| jul | 580 | 0,64 | 1,25 | 0,30 | 900 | 0,27 | 0,72 |
| ago | 560 | 0,63 | 1,23 | -0,02 | 570 | -0,01 | 0,69 |
| dez | 1490 | 0,91 | 2,64 | | | | 3,93 |
| 1997 jan | 380 | 1,14 | 3,81 | 1,17 | 935 | 1,10 | 1,44 |
| fev | 260 | 1,08 | 3,50 | -0,32 | 320 | -0,10 | 0,90 |
| mar | 330 | 1,08 | 3,50 | 0,00 | | | 1,15 |
| Produção da Coorte de Outono (96/97) | | | | | | 1,66 | 10,14 |
| Verão | | | | | | | |
| 1996 dez | 500 | 0,59 | 1,02 | | | | 0,51 |
| 1997 jan | 1560 | 0,64 | 1,27 | 0,24 | 1030 | 0,25 | 1,97 |
| fev | 2700 | 0,72 | 1,67 | 0,40 | 2130 | 0,86 | 4,51 |
| mar | 1670 | 0,70 | 1,59 | -0,08 | 2185 | -0,18 | 2,66 |
| Produção da Coorte de Verão (96/97) | | | | | | 0,93 | 9,66 |
| Produção Total no período 96/97 | | | | | | 2,59 | 19,80 |

IV. Discussão

IV.1. Densidade

Embora a densidade de *Laeonereis acuta* tenha sofrido grandes flutuações ao longo do período estudado, verificou-se um padrão sazonal com picos na densidade nos meses relativos ao verão. O aumento da densidade verificado nos meses de janeiro e fevereiro foi significativo nos dois anos de estudo. Por outro lado, a redução na densidade foi verificada em dois períodos consecutivos, o primeiro de abril a maio e o segundo de julho a setembro, levando a drástica redução da população. Uma possível explicação para a queda acentuada na densidade poderia estar relacionada à ocorrência de marés diurnas negativas durante o período de julho a setembro. Devido às condições morfodinâmicas, a zona entremarés pode ficar em exposição ao ar por períodos superiores ao previsto para marés semidiurnas típicas da região (Mesquita & Harari, 1991). Em mais de uma ocasião foi possível observar que a região superior ficou descoberta por mais de 12 horas consecutivas, sofrendo inundação apenas nos períodos de marés cheias noturnas. A dessecação associada ao aumento da temperatura durante o dia, poderia ter causado a elevada mortalidade de *L.acuta* nesta época do ano. Embora muitas espécies utilizem o substrato como proteção, onde constroem galerias ou tubos em seu interior retendo considerável quantidade de água, os efeitos dessas alterações podem ser prejudiciais.

IV.2. Crescimento

O modelo de Von Bertalanffy demonstrou o crescimento de *Laeonereis acuta* evidenciando o desenvolvimento de duas coortes anuais. A produção de mais de uma coorte durante o ano já foi registrada para outra espécie de nereidídeo, *Nereis diversicolor* (Chambers & Milne, 1975; Gillet, 1990; Arias & Drake, 1995). Embora a maioria dos estudos tenha registrado a existência de dois períodos reprodutivos, um no verão e outro no inverno, acredita-se que a localização geográfica seja um fator determinante sobre o ciclo de vida da espécie, uma vez que a reprodução de *N.diversicolor* pode ocorrer em duas,

em apenas uma época do ano e até mesmo em todos os meses (Chambers & Milne, 1975). O aumento da temperatura associado ao início do verão, constitui um estímulo para desova em nereidídeos (Dales, 1950). Outros autores sugerem, entretanto, que a redução da temperatura pode também estimular a desova (Arias & Drake, 1995). No presente estudo, foram registrados dois picos de recrutamento, durante o início e o final do período mais quente do ano (dezembro e abril), dando origem à duas coortes (de outono e de verão). A variação da temperatura associada com o início e o final do verão poderia explicar a ocorrência destes dois picos de recrutamento.

O padrão de recrutamento associado aos meses de verão foi também verificado para *Ceratonereis limnetica* em New South Wales (Austrália). Embora esta apresente apenas uma coorte anual, exibe um longo período reprodutivo durante os meses de inverno e primavera (Glasby, 1986). Shimizu (1997), em um estudo realizado sobre a dinâmica populacional do Spionidae *Scolelepis squamata*, na Praia de Barequeçaba em São Sebastião, obteve resultados bastante semelhantes aos encontrados neste estudo, com a ocorrência de duas coortes anuais (março e novembro) e um longo período reprodutivo (gametogênico) associado aos meses mais frios. Esta semelhança no padrão reprodutivo, observada em famílias tão distintas, pode constituir evidência de que a localização geográfica tenha um papel determinante sobre a dinâmica populacional, influenciando o período reprodutivo, os eventos de desova e a época de recrutamento de poliquetas em praias arenosas.

Embora as variações de temperatura registradas no período, em São Sebastião (SP) região subtropical, não sejam tão amplas quanto aquelas de zonas temperadas, onde os processos sazonais são bem descritos, detectou-se neste estudo um padrão sazonal, refletido por densidades mais altas nos meses de verão, devido à sobreposição de duas coortes bem representadas nesta época do ano.

As flutuações sazonais dos fatores abióticos e bióticos podem também ser as responsáveis pelas diferenças observadas nos parâmetros demográficos das coortes de outono e verão, como a taxa de crescimento, o tamanho máximo atingido e o tempo de vida.

A temperatura tem sido considerada como sendo um dos fatores mais importantes para a produção de taxas mais elevadas de crescimento no verão (Menard *et al.*, 1989; Sardá & Martin, 1992; Seitz & Schaffner, 1995). No caso de *Polydora ligni*, fatores relacionados à baixa competição e maior disponibilidade de recursos alimentares gerados por “blooms” de algas planctônicas, durante o início do verão, explicariam as diferenças encontradas nas taxas de crescimento das três coortes anuais (Zajac, 1991). As variações sazonais no perfil das praias, alterando seu estado morfodinâmico, constituem os principais fatores determinantes dos padrões de crescimento e mortalidade de *Scolelepis gaucha* (Santos, 1994).

A sazonalidade interfere em diversas características do habitat, causando gradientes temporais no grau de sobrevivência de jovens e adultos, exercendo importante papel sobre a flexibilidade da história de vida das espécies (Grassle & Grassle, 1974; Whittaker & Goodman, 1979; Caswell, 1983). A pressão seletiva gerada pela variação temporal do habitat favoreceria diferentes histórias de vida em diferentes épocas do ano.

Entre as espécies tipicamente oportunistas, encontra-se uma ampla diversidade de histórias de vida, desenvolvidas pela mesma população em diferentes gerações, na mesma localidade. Encontram-se variações significativas no tamanho dos indivíduos, na fecundidade, e no tipo de larva produzida (planctotrófica ou lecitotrófica) pela mesma espécie ao longo de diferentes gerações (*Capitella capitata*, *Polydora ligni*, *Streblospio benedicti*). Estas diferenças intraespecíficas do ciclo de vida de espécies oportunistas podem evoluir como resposta à pressão seletiva local e em parte explicam seu sucesso na colonização de habitats após uma perturbação ambiental (Doyle & Hunte, 1991; Levin & Hugget, 1990).

As temperaturas mais elevadas, a maior disponibilidade de recursos alimentares nos meses de verão e enriquecimento orgânico proveniente do aumento de despejo de esgotos de origem doméstica nesta época, podem constituir fatores determinantes para as diferentes estratégias de *Laeonereis acuta*; interferindo nas taxas de crescimento, tamanho dos indivíduos e longevidade das duas coortes observadas.

Embora a temperatura possa ter efeito positivo sobre a taxa de crescimento da coorte de verão, uma redução nesta taxa não esteve associada a temperaturas mais baixas. O “winter-point”, que representa o mês no qual o crescimento é mínimo, ocorreu em fevereiro para a coorte de verão e em junho para a coorte de outono. Esta redução na taxa de crescimento aconteceu logo após o período de recrutamento para ambas as coortes e, possivelmente, corresponde ao período em que os indivíduos estão investindo na produção de gametas para atingir a maturidade sexual. Para isso, deixam de investir em crescimento somático, estabilizando seu crescimento durante aproximadamente 3 meses. Populações da espécie *Nereis diversicolor* apresentaram uma redução no crescimento associada ao investimento reprodutivo (Gillet, 1990). Esta estratégia foi também registrada para *Streptosyllis verrilli*, que apresentou crescimento em biomassa relacionado a dois tipos de contribuição: produção somática e produção gametogênica (Sardá & Martin, 1992).

A longevidade estimada para as duas coortes de *L. acuta* foi de aproximadamente um ano, o que não difere dos resultados obtidos para outros nereidídeos de águas estuarinas como *Ceratonereis limnetica* e *C. aequisetis* (Glasby, 1986). De uma forma geral, os espionídeos *Scolecopsis gaucha* e *S. squamata* comuns em praias arenosas, também possuem ciclo de vida de aproximadamente 12 meses, como demonstrado por Santos (1994) e Shimizu (1997).

IV. 3. Produção secundária

A produtividade secundária estimada para *Laeonereis acuta*, no setor Enseada, esteve abaixo dos valores observados para *Nereis diversicolor*, uma das espécies mais estudadas da família Nereididae (Tab III). Os valores de produtividade calculados para esta espécie variam bastante, registrando-se desde 66,1 g/m² até 12,8 g/m² (Sardá *et al.*, 1995). A existência de um gradiente crescente de produção norte-sul ao longo da costa Atlântica, com

valores elevados em locais de temperatura mais alta, é evidência do papel deste fator sobre a produtividade secundária (Gillet, 1990).

Embora as espécies *L. acuta* e *Nereis diversicolor* sejam membros de uma mesma família e ocupem o mesmo habitat (zonas entremarés de praias arenosas e lagoas costeiras rasas), diferem quanto ao seu ciclo de vida e biomassa. *Nereis diversicolor* pode viver até 3 anos (Chambers & Milne, 1975; Kristensen, 1984) e atingir uma biomassa média anual de até 24,4 g/m² (Heip & Herman, 1979). *Laeonereis acuta* tem ciclo de vida mais curto (9 a 14 meses) e uma biomassa média anual de 1,92 g/m². A variação nos valores de produção pode ser explicada pelos fatores abióticos e bióticos das áreas estudadas, pelos diferentes tamanhos e ciclos de vida das espécies de poliquetas, ou mesmo pelos diferentes métodos de cálculo da produção (Chambers & Milne, 1975)

A relação P/B, por outro lado, não varia muito entre os grupos de nereidídeos estudados, pois relativiza o valor de biomassa da espécie (Tabela III). Considerando o nereidídeo de águas estuarinas *Ceratonereis keiskama*, que também vive de 1 a 2 anos, a relação P/B foi a mais próxima dos valores obtidos para *L. acuta*.

Diferenças na produção entre anos são frequentes em diversos ambientes já estudados e podem ser decorrentes da variabilidade na taxa de recrutamento, na temperatura e na disponibilidade de oxigênio dissolvido (Ambrogi *et al.*, 1993; Sardá *et al.*, 1995). As variações observadas na produção estimada entre os dois períodos avaliados (95/96 e 96/97), podem ser explicadas pelo estresse ambiental que afetou drasticamente a população durante os meses de setembro, outubro e novembro/96. Neste período, marés extremamente baixas ocorreram durante o dia, acarretando a exposição acentuada dos organismos à dessecação e a altas temperaturas. Conseqüentemente, a produtividade no período 96/97 foi bastante afetada, apresentando uma redução de 30 % em relação ao valor estimado para o período 95/96.

A produtividade de *L. acuta* apresentou valores semelhantes àquela de poliquetas de ciclo de vida anual, como *Streblospio benedicti* (Spionidae),

Heteromastus filiformis (Capitellidae), *Neanthes arenaceodonta* (Nereididae) e *Ampharete acutifrons* (Ampharetidae) (Sardá *et al.*, 1995). A escassez de dados sobre um maior número de espécies, principalmente de nereidídeos, prejudica avaliações mais precisas sobre sua produção. Devido à alta densidade em que é encontrada e por constituir um valioso ítem da dieta de crustáceos, peixes e aves, supõe-se que *L. acuta* tenha um papel fundamental no o fluxo de energia da Praia da Enseada. Sua produção e relação P/B estimadas neste estudo sugerem que estes poliquetas contribuem com uma parte importante da produtividade total deste importante ecossistema marinho.

Tabela III. Produção, relação P/B, e duração do ciclo de vida (anos) de várias espécies de poliquetas nereidídeos. Resultados expressos em g de peso seco, de acordo com a seguinte premissa: 1 g de peso seco livre de cinzas/ 1g de peso seco = 0,689. E=entremarés, S=sublitoral. Retirado de Sardá *et al.* (1995).

| Espécies de nereídeos | Produção g PS/m ² | P/B | Ciclo de Vida | | | Referência | Habitat |
|-----------------------------------|---------------------------------|-----|---------------|-----|-----|-------------------------|---------|
| | | | 0-1 | 1-2 | 2-3 | | |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 66,1 | 4,6 | X | | | Gillet (1990) | E |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 61,0 | 2,5 | | X | | Heip & Herman (1979) | E |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 46,0 | 3,3 | X | | | Sprung (1994) | E |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 39,4 | 2,6 | | X | | Kristensen (1984) | E |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 35,5 | 2,2 | X | | | Gillet (1990) | E |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 32,8 | 4,9 | | | | Arias & Drake, 1995 | E |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 29,5 | — | | | | Jackson et al. (1985) | E |
| <i>Ceratonereis erythraeensis</i> | 14,4 | 1,9 | | | | Kaletja (1992) | S |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 12,8 | 3,0 | | X | | Chambers & Milne (1975) | E |
| <i>Ceratonereis keiskama</i> | 7,6 | 1,8 | | | | Kaletja (1992) | S |
| <i>Laeonereis acuta</i> | 7,9 | 2 | X | | | este estudo | E |

V. Referências bibliográficas

- AMARAL, A.C.Z. 1979. Ecologia e contribuição dos anelídeos poliquetos para a biomassa bêntica da zona das marés, no litoral norte do Estado de São Paulo. Bolm.Inst.oceanogr. S.Paulo, 28(1): 1-52.
- AMARAL, A.C.Z. & MIGOTTO, A. E.1990. Importância dos anelídeos poliquetas na alimentação da macrofauna demersal e epibentônica da região de Ubatuba. Bolm.Inst.oceanogr., S.Paulo, 29(2): 31-35.

- AMARAL, A.C.Z.; NONATO, E.F. & PETTI, M.A.V. 1994. Contribution of the polychaetous annelids to the diet of some brazilian fishes. Mém. Mus. natn. Hist.nat.,162: 331-337.
- AMBROGI, R. FONTANA,P. & RICOBENE, P. 1993. Population dynamics and secondary production of the spionid polychaete *Prionospio casperi* in front of the Po River Delta. Vie Milieu 43 (2-3): 165-172.
- ARIAS, A.M. & DRAKE, P. 1995. Structure and production of the benthic macroinvertebrate community in a shallow lagoon in the Bay of Cadiz. Mar.Ecol.Prog.Ser.115: 151-167.
- BHATTACHARYA,C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. Biometrics 23(1): 115-135.
- BEMVENUTI,C.E.1987. Predation effects on a benthic community in estuarine soft sediments. Atlântica, 9(1): 5-32.
- BLOOM, S.A. 1983. Seasonality and structure of a macrobenthic seagrass community on the Florida Gulf Coast. Int. Revue ges. Hydrobiol. 68 (4) : 539-564.
- CASWELL,H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. Ecology 63: 1223-1231.
- CHAMBERS, M.R. & MILNE,H. 1975. Life cycle and production of *Nereis diversicolor* O.F.Muler in the Ythan Estuary, Scotland. Estuar.cstl.mar.Sci. 3: 133-144.
- CORBISIER,T.N. 1991. Benthic macrofauna of sandy intertidal zone at Santos estuarine system, São Paulo, Brazil. Bolm.Inst.oceanogr.S.Paulo 39(1):1-13.
- CRISP, D.J. 1971. Energy flow measurements. In:Holme, N.A. & McIntyre, A.D. (eds.) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientifics Pub, 197-279 p.
- DALES, R.P. 1950. The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O.F. Müller. J.mar.biol.Ass.U.K.29: 321-360.
- DEXTER, D.M. 1983. Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. In: McLachlan,A. & Erasmus, T.(eds.) Sandy beaches as Ecosystems.Junk , The Hague. 461-471 p.
- DOYLE, R.W. & HUNTE, W. 1981. Demography of an estuarine amphipod (*Gammarus lawrencianus*) experimentally selected for high 'r': a model for genetic effects of environmental change. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 1120-1127.

- GAYANILO, F.C. Jr.; SORIANO, M., & PAULY, D. 1989. A draft guide to complete ELEFAN. ICLARM Software 2. 67p.
- GILLET, P. 1990. Biomasse, production et dynamique des populations de *Nereis diversicolor* (Annélide polychète) de l'estuaire de la Loire. *Oceanologica Acta* 13(3):361-371.
- GLASBY, C.J. 1986. Population structure and reproductive biology of *Ceratonereis limnetica* (Polychaeta: Nereididae) at Lower Portland Hawkesbury River, Australia. *Mar. Biol.* 90(4): 589-596.
- GRASSLE, J.F. & GRASSLE, J.P. 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. mar. Res.* 32(2): 253-284.
- HEIP, C. & HERMAN, R. 1979. Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (polychaeta) in a shallow brackish water pond. *Estuar. coast. Shelf Sci.* 8: 297-305.
- HOLLAND, A.F. & POLGAR, T.T. 1976. Seasonal changes in the structure of an intertidal community. *Mar. Biol.* 37(4): 341-348.
- IRVING, M. 1991. Estrutura da macrofauna benthica da zona entremarés de Sepetiba (Rio de Janeiro, Brasil): Aspectos descritivos e metodológicos. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, 179 p.
- KLESCH, W.L. 1970. The reproductive biology and larval development of *Laeonereis culveri* Webster (Polychaeta: Nereidae). *Contrib. Mar. Sci.* 15: 71-85.
- KRISTENSEN, E. 1984. Life cycle, growth and production in estuarine populations of the polychaetes *Nereis virens* and *Nereis diversicolor*. *Holarctic. Ecol.* 7: 249-256.
- LANA, P.C. 1984. Anelídeos poliquetas errantes do litoral do Estado do Paraná. Tese de Doutorado, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná. 275 p.
- LEVIN, L.A. & HUGGET, D.V. 1990. Implications of alternative reproductive modes for seasonality and demography in an estuarine polychaete. *Ecology* 71 (6): 2191-2208.
- MAZURKIEWICZ, M. 1975. Larval development and habitats of *Laeonereis culveri* (Webster) (Polychaeta: Nereidae). *Biol. Bull.* 149: 186-204.
- MENARD, F.; GENTIL, F. & DAUVIN, J.C. 1989. Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* de Chiaje (Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 133: 151-167.

- McLACHLAN, A. 1983. Sandy Beach Ecology: a review. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.) Sandy beaches as Ecosystems. Junk, The Hague, 321-380 p.
- MONTEIRO, A.M.G. 1980. A macrofauna do infralitoral superior das praias de Santos e São Vicente. Dissertação de Mestrado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 127 p.
- MORGADO, E.H., AMARAL, A.C.Z., NONATO, E.F., SALVADOR, L.B. 1994. Intertidal sandy beaches polychaetes of São Sebastião island, southern Brazil. *Mém.Mus.natn.Hist.nat.*, 162:485-492.
- OMENA, E.P. & AMARAL, A.C.Z. 1997. Distribuição espacial de Polychaeta (Annelida) em diferentes ambientes entremarés de praias de São Sebastião (SP). In: Absalão, R. & Esteves, A.M. (eds.) *Oecologia Braziliensis, Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro, Vol.III*:183-196 p.
- ORENSANZ, J.M. & GIANUCA, N.M. 1974. Contribuição ao conhecimento dos anelídeos poliquetas do Rio Grande do Sul Brasil. I. Lista sistemática preliminar e descrição de três novas espécies. *Comun.Mus.CI.PUCRGS*, P. Alegre, 4: 1-37.
- PAULY, D. & DAVID, N. 1980. An objective method for determining growth from length frequency data. *ICLARM News Letter*, 3(3): 13-15.
- PAULY, D. 1986. On improving operation and use of the ELEFAN programs. Part II: Improving the estimation of L. *Fishbyte* 4(1); 18-20.
- PETTI, M.A.V.; NONATO, E.F. & PAIVA, P.C. 1996. Trophic relationships between polychaetes and brachyuran crabs on the southeastern Brazilian coast. *Rev.bras.oceanogr.* 44(1):9-21.
- PETTIBONE, M.H. 1971. Revision of some species referred to *Leptonereis*, *Nicon* and *Laeonereis* (Polychaeta: Nereidae). *Smith.Contr. Zool.* 104: 14-19.
- PRICE, R. & WARWICK, R.M. 1980. Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes, *Nephtys hombergi* and *Ampharete acutifrons*. *J. mar.biol.Ass.U.K.* 60: 481-487.
- REBELO, F. 1987. Endofauna do manguezal de Coroa Grande. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, 115 p.
- SANTOS, P.J.P. 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 110: 159-165.

- SARDÁ,R. & MARTÍN,G.S. 1992. *Streptosyllis verrilli* (Moore,1907) new combination, lyfe cycle, population dynamics and production from a salt marsh in southern New England. Bull.Mar.Sci.51(3):407-419.
- SARDÁ,R.;VALIELA,I.& FOREMAN,K. 1995. Lyfe cycle, demography, and production of *Marenzelleria viridis* in a salt marsh of southern New England. J.mar.biol.Ass.U.K. 75: 725-738.
- SCHNEIDER,D.C. & HARRINGTON,B.A. 1981. Timing and shore bird migration in relation to prey depletion. Auk, 98: 801-811.
- SEITZ, R.D. & SCHAFFNER,L.C. 1995. Population ecology and secondary production of the polychaete *Loimia medusa* (Terebellidae). Mar.Biol.121: 701-711.
- SHIMIZU, R.M. 1997.Ecologia populacional de *Scolelepis squamata* (Müller,1806) (Polychaeta:Spionidae) e *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea: Decapoda:Thalassinidea) da Praia de Barequeçaba (São Sebastião). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 46 p.
- SIEGEL, S. 1975. Estatística não paramétrica. McGraw-Hill, 350p.
- SOUZA, C.R.G. & V.V. FURTADO, 1987. Exemplo de desenvolvimento de planície de maré na região da Enseada de Caraguatatuba. Anais do Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira,ACIESP, 54 (2): 337-352.
- VAROLI, F.M.F.1988. Associações bênticas da zona entremarés do sistema estuarino-lagunar de Iguape-Cananéia, São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, 205p.
- WHITTAKER, R.H. & GOODMAN, D. 1979. Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. Am. Nat. 113(2): 185-200
- ZAJAC, R. 1991 Population ecology of *Polydora ligni* (Polychaeta:Spionidae). II. Seasonal demographic variation in population characteristics and reproductive activity. Mar.Ecol.Prog.Ser.77 (2): 207-220.
- ZAR, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. New Jersey, Prentice Hall, 662 p.

Considerações finais

Embora constituam ambientes protegidos, principalmente devido à presença da Ilha de São Sebastião, existem variações marcantes entre as regiões entremarés das praias da Enseada, Barra Velha, Siriuba e Garapocaia. Os efeitos provocados pelas diferentes condições hidrodinâmicas refletiram diretamente sobre as características granulométricas, declividade e teor de matéria orgânica, e indiretamente sobre a estrutura da comunidade. Foram identificados dois gradientes de distribuição: **morfodinâmico**, no qual 3 grupamentos são visualizados, envolvendo Barra Velha, Siriuba e Garapocaia e o **entremarés**, destacando o nível superior dos demais. De acordo com estes gradientes, foram reconhecidos os seguintes ambientes: **extensos e planos de areia fina** com alta densidade e dominância de *Sternaspis capillata*, *Capitella capitata*, *Laeonereis acuta* (Barra Velha), e **de areia muito fina** com *L. acuta* (Enseada); **estreitos e inclinados de areia média e grossa** (Siriuba e Garapocaia) com baixo número de indivíduos e dominância de *Scolecipis squamata* e *Laeonereis acuta*. Fatores como a porcentagem de silte-argila, matéria orgânica e complexidade estrutural do sedimento foram determinantes para maior diversidade dos setores de Barra Velha e Siriuba.

As espécies mais abundantes e frequentes nestes ambientes evidenciaram um padrão de distribuição espacial, com a formação de duas zonas distintas: **nível superior**, dominado por *L. acuta*, *S. squamata* e *C. capitata* e **nível inferior** caracterizado por uma maior diversidade.

Entre estas espécies, *L. acuta* ocorreu nos 4 ambientes entremarés estudados, e apresentou uma dominância expressiva na região superior da Enseada, o que justificou o estudo da dinâmica populacional desta espécie. Os resultados das análises evidenciaram um padrão bimodal, com a presença de 2 coortes anuais (verão e outono), com longevidade estimada em 9 a 14 meses, respectivamente e produção secundária de 5,5 g PSSC/m².