

INFLUÊNCIA DA SALINIDADE E EXPOSIÇÃO AO AR NA DISTRIBUIÇÃO
DOS MEXILHÕES *Brachidontes darwinianus* E *B. solisianus* EM
DOIS ESTUÁRIOS DO LITORAL DO ESTADO DE SÃO PAULO.

*Este exemplar corresponde à redação
final de tese defendida pela candidata
ROSEBEL CUNHA NALESSO, aprovada pela
Comissão Julgadora.*

Campinas, 29 de Janeiro de 1988 ROSEBEL CUNHA NALESSO


orientador: PROF.DR. PIERRE C.G. MONTOUCHET

Dissertação apresentada no I.B.-
UNICAMP, para obtenção do título
de Mestre em Ecologia.

UNICAMP -1988

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Luís Francisco L. Duarte, pela orientação, estímulo e amizade durante a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Pierre C.G. Montouchet pela orientação e apoio a esta tese.

Ao Prof. Dr. Erasmo Garcia Mendes, do Depto. de Fisiologia Animal, USP, pela orientação, incentivo e amizade ao longo da tese.

Ao Prof. Dr. Woodruff W. Benson, Profa. Dra. Antonia Cecília Z. Amaral e Prof. Dr. Luís Otávio Marcondes-Machado, do Depto. de Zoologia, UNICAMP, pelas críticas e sugestões durante o exame prévio.

A Dra. Lícia M.C. Pena, do Museu de Zoologia, USP, *in memoriam*, pela confirmação das espécies.

Ao Prof. Dr. José F. Carvalho, Eugênia M.M. Bastos e Profa. Rosane Nisembaun, do IMECC, UNICAMP, pela colaboração estatística nesta tese.

Ao Alvaro, Almê e Moisés do Centro de Biologia Marinha da USP, CEBIMAR, São Sebastião, SP, pelas sugestões, participação e amizade.

Ao Dr. Luís Carlos Salomão, do Depto. de Fisiologia, USP, pelo empréstimo do refratômetro.

Ao Rubens R. Mendonça e ao Carlinhos da E.E. Juréia, pela colaboração.

Ao José Roberto Trigo, Maria Cecília Guerrazzi, Jader S. Marinho e Paulo Cesar Motta pela valiosa ajuda no campo, sugestões e amizade.

Ao Prof. Dr. João Vasconcellos Neto, pelas fotografias.

A Maria Tereza de Paula, pelo auxílio na ampliação das fotos.

A Fundação MB - UNICAMP, CAPES e SEMA pelas bolsas concedidas.

Ao Marcelo, pela colaboração, paciência e carinho dedicados.

	página
Introdução	01
As espécies de Mytilidae estudadas.....	08
Caracterização dos locais estudados.....	12
Estuário do Rio Verde	12
Estuário do Rio Escuro.....	15
Materiais e Métodos	18
1- Caracterização dos ambientes	18
1.1- Distribuição da biota	18
1.2- Ciclos de marés, salinidades e temperaturas.....	18
2- Experimentos com salinidade	20
2.1- sem aclimação prévia	20
2.2- com aclimação prévia	21
2.3- respostas fisiológicas e comportamentais de indivíduos submetidos às variações de salinidade no meio	22
3- Experimentos de exposição ao ar	23
4- Experimentos de crescimento dos mexilhões	24
5- Aspectos biométricos e variações fenotípicas na concha dos Brachidontes	27
Resultados	29
1- Caracterização dos ambientes	29
1.1- Distribuição da biota	29
1.2- Ciclos de marés, salinidades e temperaturas	36
2- Experimentos com salinidade	41
2.1- sem aclimação prévia	41
2.2- com aclimação prévia	47

2.3- respostas fisiológicas e comportamentais de indivíduos submetidos às variações de salinidade no meio	56
3- Experimentos de exposição ao ar	67
4- Experimentos de crescimento dos mexilhões	72
5- Aspectos biométricos e variações fenotípicas na concha dos Brachidontes	88
Discussão	97
1- Caracterização dos ambientes	97
1.1- Distribuição da biota.....	97
1.2- Ciclos de marés, salinidades e temperaturas	100
2- Experimentos com salinidade	102
2.1- sem aclimação prévia	102
2.2- com aclimação prévia	107
2.3- respostas fisiológicas e comportamentais de indivíduos submetidos às variações de salinidade no meio	109
3- Experimentos de exposição ao ar	114
4- Experimentos de crescimento dos mexilhões	120
5- Aspectos biométricos e variações fenotípicas na concha dos Brachidontes	124
Conclusões.....	131
Resumo.....	133
Summary.....	135
Referências bibliográficas	137
Apêndice	152

INTRODUÇÃO

O fluxo e refluxo da água do mar resultam em imersão e emersão periódica da região entre marés, cuja extensão depende de uma série de fatores como amplitude das marés, declividade da praia, grau de arrebatamento de ondas (Newell, 1972). A variação no nível da água ocasiona, excepcionalmente, a exposição dos animais a condições extremas de temperatura e dessecação, tanto maiores quanto mais alto estiverem situados no costão rochoso (Wolcott 1973). As espécies mais sensíveis a esses fatores ocupam níveis inferiores, mais favoráveis porém com maior número de espécies aptas a ocupar esse habitat e mais sujeito à competição (Connell 1972).

Correlações entre o grau de exposição e o padrão de distribuição dos organismos em faixas horizontais bem definidas são reconhecidos há muito tempo (Aldouin & Milne Edwards 1832, apud Connell 1972). A maioria das hipóteses sobre as causas da zonação enfatizam as marés como fator primário (Connell 1972).

A região entre marés pode ser dividida em três categorias, de acordo com os organismos presentes (divisão segundo Lewis 1964): Franja do litoral, zona do eulitoral e infralitoral. A franja do litoral é definida como a região de ocorrência de líquens e organismos que nunca (ou quase nunca) ficam submersos como os isópodos do gênero *Lygia* e gastrópodos como *Littorina* spp. Logo abaixo desta faixa, na zona do eulitoral (ou médio litoral), encontram-se nas praias rochosas do litoral paulista, cracas *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry e mexilhões como *Brachidontes solisianus* (Orbigny) e *Perna perna* (L), além de algas resistentes à dessecação como *Ulva lactuca* (L), *Porphyra* sp, algas calcáreas etc.

A região de infralitoral raramente é exposta (somente por pouco tempo nas marés de sizígia) e os organismos que habitam esta faixa são pouco tolerantes à exposição ao ar, incluindo algas como *Sargassum*, esponjas, celenterados etc.

Em comunidades de praias rochosas, o espaço para fixação dos organismos é o recurso limitante primário e a competição em um determinado local tende a eliminar muitas espécies (Connell 1961, Paine 1966, Dayton 1971, Menge 1976, Peterson 1979). Frequentemente uma única espécie seria a sobrevivente, se não fosse a constante sucessão provocada pela perturbação e ação de predadores (Paine & Levin 1981). A competição é mais intensa em níveis inferiores das regiões entre marés, enquanto as regiões mais altas do litoral superior, são ocupadas pelas formas mais tolerantes, que estão aptas a crescer em qualquer nível, na ausência de outras espécies (Baker 1910 apud Connell 1972). Nesses locais, os fatores mais importantes que determinam a estrutura de comunidades são aparentemente a competição intraespecífica e vários estresses físicos. Nem a predação nem a competição interespecífica têm uma influência marcante nos padrões de utilização do espaço nesta região (Menge 1976).

Experimentos realizados por Connell (1961) com as cracas *Chthamalus stellatus* (Poli) e *Balanus balanoides* (L) mostraram que a primeira espécie, mais resistente a estresse, pode ser restrita à região mais alta do costão devido a sua superioridade competitiva, embora suas larvas se fixem na região mais baixa. A competição direta por espaço para fixação também foi verificada por Harger (1968, 1970a, b, c, 1972a, b, c) entre os mitilídeos *Mytilus californianus* (Conrad) e *M. edulis* (L). Quando coocorrem, *M. edulis* é encontrado em locais mais

protegidos enquanto *M. californianus* é encontrado em regiões mais expostas à arrebentação de ondas, apesar do primeiro ocupar ambos os ambientes, quando sozinho. Muitas espécies seriam aptas a coexistirem no equilíbrio se cada uma delas ocupasse um habitat onde fosse competitivamente superior (Connell 1980).

A competição por espaço entre os organismos sésseis de comunidades de rochas entre marés é frequentemente reduzida pela predação ou por fatores ambientais severos (Underwood 1978). A predação, sob certas condições, é um determinante mais importante que a competição na estruturação de comunidades (Paine 1971). As espécies predadoras podem contribuir para a manutenção da diversidade quando consomem preferencialmente as presas competitivamente dominantes, permitindo a coexistência das espécies limitadas por espaço (Paine 1977).

Os distúrbios causados por choques das ondas parecem atuar de maneira semelhante aos predadores, removendo mexilhões e outros organismos (Witman 1985). Porém, esse tipo de remoção tende a ser mais catastrófico, clareando grandes áreas e iniciando a sucessão secundária, especialmente nos locais mais expostos (Lubchenco & Menge 1978).

As interações competitivas parecem ser de menor importância em situações fisicamente difíceis, devido a baixa produtividade e, em situações fisicamente favoráveis, devido à predação. Ambas as circunstâncias servem para manter as densidades das populações de competidores potenciais abaixo do nível na qual a competição poderia ser importante (Connell 1975).

Os organismos que vivem próximos aos estuários, além das variações nos níveis de maré, estão sujeitos também a modificações diárias na salinidade. Ambientes com regimes de salinidade flutuantes, tais como

estuários, pântanos e lagoas costeiras, estão entre os mais exigentes biótopos aquáticos. A flutuação de salinidade é o principal desafio ecológico desses ambientes, porém outros fatores como turbidez, concentração de oxigênio, temperatura e tipo de sedimento também variam ao longo do estuário. A capacidade em dominar o estresse osmótico é um pré-requisito essencial ao estabelecimento de uma população (Gilles 1982).

O número de espécies euritópicas aptas a colonizar estuários é restrito e aquelas que o fazem, tornam-se muito abundantes, provavelmente devido ao rico suprimento alimentar e à falta de espécies competitivamente superiores (McLusky 1974).

Vários estudos têm sido feitos para avaliar a resistência de moluscos de região entre marés a diferentes salinidades (Davis 1958; Bouchet 1961; Wilson 1968; Chanley & Castagna 1973; Salomão et alii 1980; Zuim & Mendes 1980; Avelar & Narchi 1983; Leonel et alii 1983; Sundell 1985). Muitas das espécies examinadas são comuns em estuários, suportando grandes amplitudes de salinidade. A capacidade em fechar a concha e isolar os tecidos e os fluídos corporais quando os níveis de salinidade externa estão baixos (Davenport 1981) torna os moluscos especialmente bem adaptados a estuários.

Grande parte dos animais de região estuarina são osmoconformadores, isto é, podem variar a concentração osmótica de seus fluídos corporais de acordo com as variações do meio. Animais que mantêm a concentração osmótica interna estável, perante variações externas, são chamados osmoreguladores. Frequentemente os animais osmoreguladores são estenoalinos, isto é, conseguem controlar a salinidade interna somente em pequenas variações do meio, enquanto os osmoconformadores po-

dem ser eurialinos (embora muitos animais possam ser osmoreguladores numa faixa de salinidade e osmoconformadores em outra) (Prosser & Brown 1961).

Observações preliminares realizadas em estuários do sudeste brasileiro revelam que *Brachidontes darwinianus* (Orbigny) ocorre frequentemente fixos às pedras ou outros substratos e sua distribuição sugere que existem adaptações contra as variações diárias no nível de maré, ainda necessitam de mecanismos fisiológicos e comportamentais para resistir às flutuações de salinidade da água. Nesses estuários, *B. darwinianus* tipicamente ocupa uma extensa faixa vertical, ocorrendo praticamente em qualquer altura do substrato. Com o aumento da salinidade, em direção ao mar, a extensão ocupada por *B. darwinianus* parece diminuir, cedendo lugar a outras espécies tipicamente marinhas como *Brachidontes solisianus*, *Perna perna*, poliquetos como *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg. Nos locais de salinidade alta, *B. darwinianus* é encontrado somente em pequenas fontes de água doce, que eventualmente ocorrem no costão rochoso.

A distribuição das duas espécies de *Brachidontes* é determinada entre outros fatores pela salinidade: *B. darwinianus* ocorre preferencialmente em águas de salinidades baixas, desde o interior do rio até a foz, enquanto *B. solisianus* é encontrado em salinidades maiores, da foz do rio até o costão rochoso, no mar. Nos locais de coocorrência, *B. darwinianus* sempre ocupa o nível inferior na zonação e *B. solisianus* a região mais sujeita à dessecação.

A importância de estudos realizados com espécies pertencentes ao mesmo gênero (Fenchel 1975, Leviten 1978, Menge 1979) ou mesma família

(Peterson 1982) está em revelar como espécies que têm modos de vida semelhante, possuem diferenças comportamentais, fisiológicas ou estruturais entre elas que permitem a divisão do ambiente, possibilitando a coexistência.

O objetivo deste trabalho é investigar o papel de alguns fatores ecológicos na distribuição horizontal (ao longo do estuário) e vertical (na faixa entre marés) das duas espécies simpátricas de *Brachidontes* do estado de São Paulo. Para isso determinaram-se os limites de tolerância à salinidade dos animais em diferentes pontos do estuário, e também realizaram-se testes com animais aclimados a diferentes salinidades para se determinar se a variação na resistência a salinidade é fisiológica ou se demanda uma interpretação genética.

Foram determinadas as variações na salinidade, temperatura e nível da água ao longo da subida da maré, em três segmentos distintos de um dos estuários estudados. Examinou-se também a resposta comportamental dos animais frente às variações de salinidade do meio (simulando-se as oscilações naturais a que os animais de estuário estão sujeitos durante a subida e descida da maré). Desta forma, pode-se inferir o papel do comportamento em osmoregulações e o tempo disponível para alimentação devido às variações em salinidade.

Também foi medida em experimentos de laboratório as mudanças na salinidade do fluido perivisceral dos *Brachidontes* com a variação de salinidade no habitat.

O efeito do calor e da dessecação na sobrevivência das duas espécies quando expostas durante os períodos de maré baixa, foi avaliado em duas situações de insolações, para ver se a exposição ao ar potencialmente influi nas diferenças encontradas.

Finalizando, experimentos foram realizados no estuário do Rio Verde para obter dados sobre o efeito da salinidade, densidade, competição interespecífica e do nível de maré no crescimento dos indivíduos das duas espécies.

Foram procuradas especialmente diferenças entre as duas espécies que podem facilitar a coexistência reduzindo a competição entre elas quando coocorrem.

AS ESPÉCIES DE MYTILIDAE ESTUDADAS

A família Mytilidae está representada no Brasil por 12 gêneros e 22 espécies de moluscos bivalvos, popularmente designados mexilhões. O gênero *Brachidontes* ocorre com 3 sub-gêneros, 4 espécies e 1 sub-espécie, todas comumente encontradas na região entre marés (Klappenbach 1965).

Brachidontes (*Hormomya*) *exustus* (Linné, 1758), espécie tipicamente antilhana, ocorre do Golfo do México até a Bahia, *B. (Hormomya) darwinianus darwinianus* (d'Orbigny, 1846) e *B. (Hormomya) darwinianus mulleri* (Dunker, 1875) substituem *B. exustus* de Cabo Frio para o sul, sendo possivelmente formas geográficas da mesma espécie. A primeira sub-espécie ocorre do litoral do Rio de Janeiro até São Paulo enquanto a segunda de Santa Catarina até Montevidéu (Klappenbach 1965) ou até Río Negro na Argentina, segundo Rios (1975). As diferenças entre as duas formas não são facilmente reconhecidas (Dra. Lícia M.C. Penna, comunicação pessoal) portanto não será feita distinção entre elas neste trabalho.

Brachidontes (*Mytilaster*) *solisianus* (d'Orbigny, 1846) se distribui do México até as Antilhas, havendo uma interrupção na distribuição até o Rio Grande do Norte, quando então passa a ser encontrado até Torres, no Rio Grande do Sul (Klappenbach 1965). Avelar (1979) atribui este vazio na distribuição da espécie à interrupção da comunicação dos continentes americanos pela formação da bacia amazônica, depois do Pleistoceno. Entretanto essa aparente falha na distribuição da espécie poderia ser devida também à carência de coletas no litoral norte brasileiro.

Brachidontes (Brachidontes) rodriguezi (d'Orbigny, 1846) é uma espécie endêmica da província malacológica Argentina, ocorrendo do Rio Grande do Sul até o norte da Patagônia (Klappenbach 1965).

As espécies estudadas neste trabalho são *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus*. *B. darwinianus* é típica de estuários e outros locais de água salobra, onde crescem fixos às rochas de regiões entre marés, às vezes formando aglomerações com centenas de indivíduos. Em locais de salinidades mais altas, as densidades são muito menores. A concha normalmente tem um comprimento de 2 a 3 cm, porém existem indivíduos com até 4 cm. Os animais crescendo em locais mais abrigados geralmente apresentam perióstraco intacto, com coloração escura, variando do marrom ao preto, às vezes com tons azulados, com muitas estrias radiais, além das linhas de crescimento. Os animais provenientes de locais mais expostos ao batimento das ondas, especialmente os indivíduos mais velhos, apresentam perióstraco muito gasto, sem estrias e com uma coloração púrpura-violácea. Nestes locais, somente as regiões mais novas da concha apresentam perióstraco preto com estrias radiais.

Brachidontes solisianus é muito abundante em costões rochosos na região entre marés, geralmente ocupando o limite superior desta faixa, logo abaixo das cracas *Chthamalus bisinuatus*. Trata-se de espécie bem menor que *B. darwinianus*, geralmente entre 1 e 1,5 cm de comprimento, excepcionalmente chegando a 2 cm. Normalmente o perióstraco encontra-se gasto, tendo os indivíduos uma coloração púrpura-violácea. Às vezes, quando o animal encontra-se em fase de crescimento, a faixa mais jovem apresenta perióstraco intacto, preto com pequenas estrias radiais.

As duas espécies são distinguidas pelo ângulo formado entre a margem dorsal e a margem ventral da concha (região do bisso): em *B. solisianus* as duas margens são paralelas, conferindo ao animal um aspecto mais ou menos retangular, enquanto a margem dorsal de *B. darwinianus* forma um ângulo em relação à ventral que pode chegar até 50 graus ou mais (Fig. 1 e 2). As estrias radiais também ajudam a diferenciar as duas espécies, porém, isto pode não ser um caráter conclusivo. Indivíduos jovens são facilmente confundidos, pois a diferença entre as duas margens é pequena e ambos apresentam estrias, embora *B. darwinianus* apresente-as em maior quantidade. Internamente as duas espécies se diferenciam pela inserção do músculo retrator mediano do bisso que, em *B. darwinianus*, alcança ou ultrapassa o ligamento, enquanto em *B. solisianus* nunca chega a atingi-lo (Avelar, 1979). Porém, esta característica não pôde ser utilizada na identificação de indivíduos vivos.

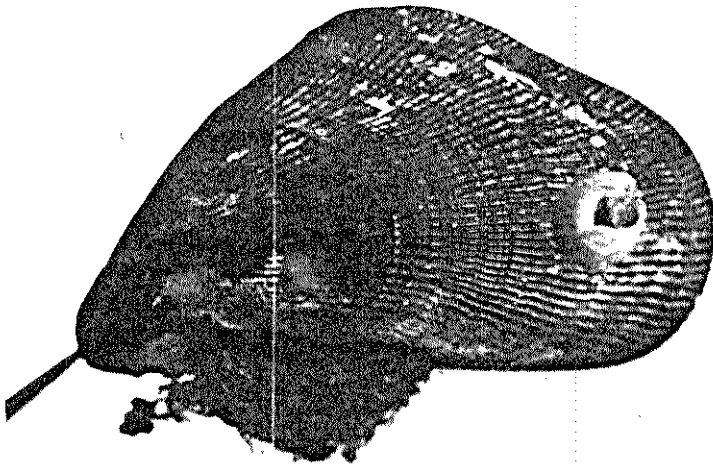


Figura 1: *Brachidontes darwinianus* coletado no leito do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

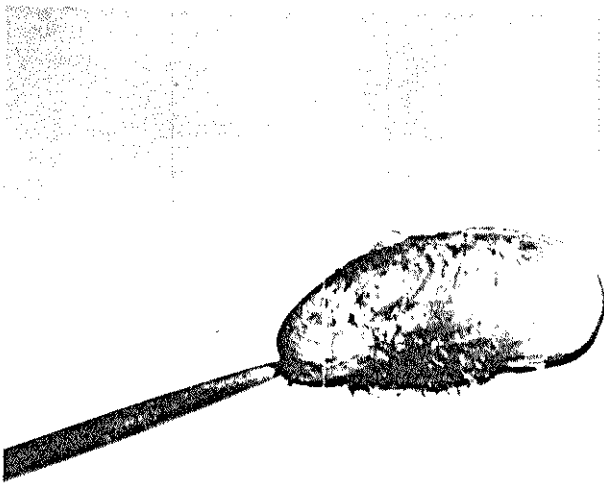


Figura 2: *Brachidontes solisianus* coletados na foz do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

CARACTERIZAÇÃO DOS LOCAIS ESTUDADOS

1- ESTUÁRIO DO RIO VERDE:

O estuário do Rio Verde está localizado na margem oeste da Praia do Rio Verde, na Estação Ecológica de Juréia, tendo por coordenadas geográficas Lat. 24° 30' a 24° 31' S e Long. 47° 14' a 47° 16' W, no município de Iguape, SP. A Praia do Rio Verde é uma praia aberta que recebe o impacto das ondas diretamente; a arrebentação é muito forte (principalmente nos meses de inverno), a areia é grossa e a declividade é abrupta. O acúmulo de matéria orgânica é pequeno, restrito a alguns pontos mais abrigados como por exemplo nas margens do rio, que não apresenta uma formação de mangue bem desenvolvida. Algumas espécies de árvores típicas de manguezais ocorrem somente em uma estreita faixa nas margens do rio, próximo à foz. O Rio Verde, de apenas algumas centenas de metros de comprimento na planície costeira, caracteriza-se por sua água clara e límpida, proveniente da serra adjacente e provavelmente pobre em nutrientes e pelos muitos meandros em seu percurso, cercado por floresta subtropical (segundo a classificação de Holdridge 1947) com pequena faixa de mangue nas margens. Nas marés mais altas, a faixa de mangue é invadida por água salobra. A fauna é muito pobre, composta principalmente por peixes marinhos que invadem o rio durante a maré alta, com exceção da região mais próxima ao mar, que apresenta uma fauna típica de estuários. Neste local existem algumas pedras grandes cobertas pela ostra *Crassostrea rhizophorae* (Guilding), recobertas por um hidrozoário atecado, cracas do gênero *Chthamalus* em pequena quantidade e o mexilhão *Brachidontes darwinia-*

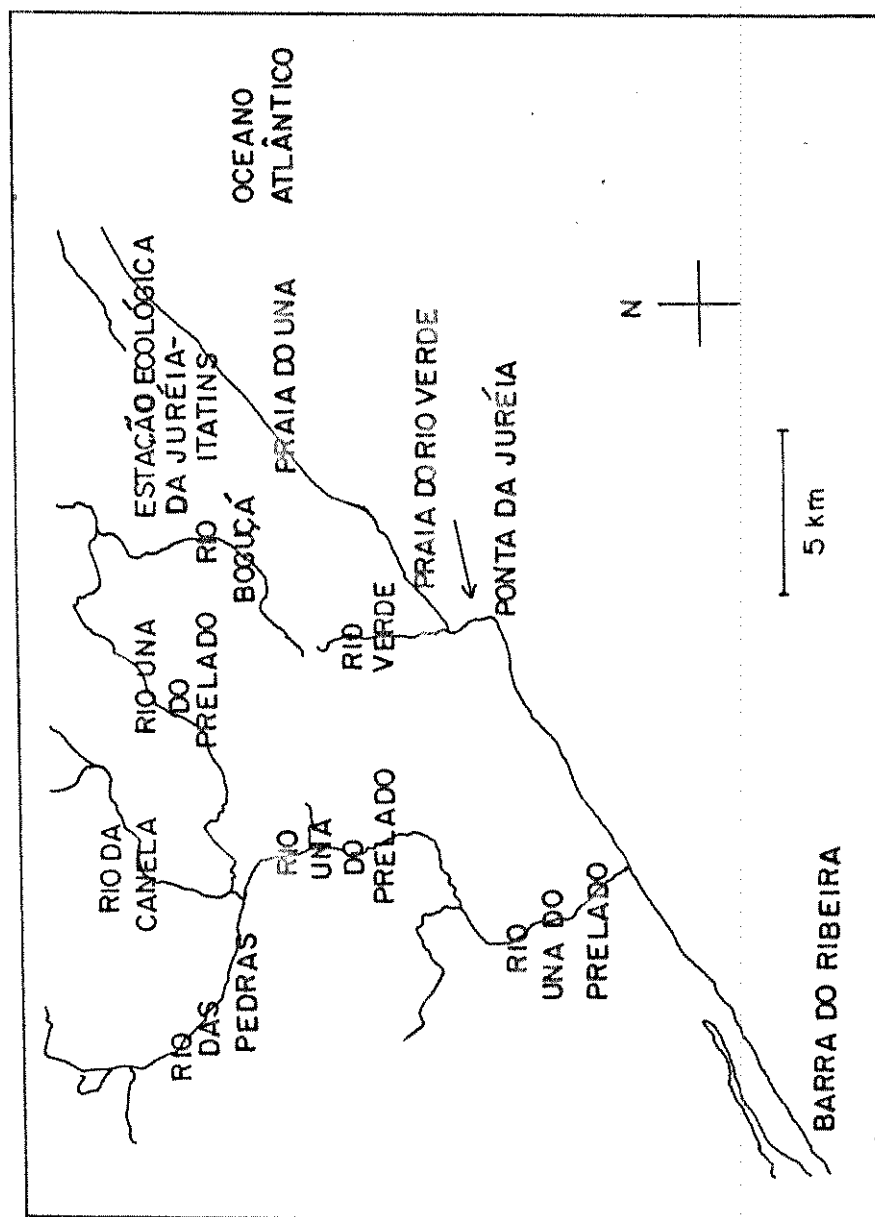


Figura 3: localização geográfica do estuário do Rio Verde, E.E. Ju-
réia, SP.

nus, geralmente abrigado entre as ostras ou, mais raramente, formando agrupamentos pequenos com algumas dezenas de indivíduos.

Em direção ao mar, o percurso do rio passa a ser variável, dependendo da época do ano. Neste local são frequentes os blocos de granito, cuja altura varia de 1 a 3 metros em relação ao solo, devido ao assoreamento, tendo fortes efeitos sobre a fauna. Em épocas secas, o fluxo de água doce é muito pequeno em relação à quantidade de água do mar que penetra no rio durante a maré alta. Esta água do mar carrega consigo areia, que fica acumulada na foz do rio, acabando por soterrar a comunidade sésil das pedras. Em épocas chuvosas, o fluxo de água doce retira a areia acumulada no leito do rio e ao redor das pedras, permitindo periodicamente a recolonização das pedras. Nestas épocas a profundidade e largura do rio se ampliam, atingindo respectivamente 1,5 e 20 metros ou mais, na maré baixa.

A foz do rio marca o encontro da água doce com a água salgada durante a maré baixa; neste local existe um costão rochoso típico, com blocos de granito de tamanhos variados. O forte batimento de ondas limita a biota àqueles organismos que possuem mecanismos de fixação muito eficientes, e assim conseguem sobreviver à arrebentação, sem serem arrancados das pedras.

2- ESTUÁRIO DO RIO ESCURO:

O estuário do Rio Escuro localiza-se na extremidade leste da Praia Dura, município de Ubatuba, SP, tendo por coordenadas geográficas Lat. 23º 30'S e Long. 45º 10'W. A Praia Dura é uma praia longa, localizada ao fundo da Enseada da Fortaleza. A praia é abrigada (e tem características de uma praia de baixa energia) com ondas fracas a moderadas, declividade suave e areia fina (Krumbein 1944/47 apud Newell 1972), o que favorece o acúmulo de matéria orgânica. O Rio Escuro tem como afluente, já próximo ao mar, o Rio Claro. Ambos apresentam formações de manguezal bem desenvolvidas, com alta produtividade. A areia fina depositada em suas margens, associada ao intrincado sistema radicular das árvores favorece o acúmulo de detritos, tornando esse ambiente provavelmente rico em matéria orgânica.

Os pilares da ponte da BR 101, um dos poucos substratos sólidos encontrados na área mais interna do estuário, encontram-se recobertos por uma fauna abundante. Além dos pilares existem alguns blocos de granito recobertos por algumas centenas de *B. darwinianus*.

Com exceção de algumas pedras, o fundo do rio é arenoso, com profundidade máxima de 1 m na maré baixa e largura de aproximadamente 10m. A água é escura, com muita matéria orgânica em suspensão, resultantes do acúmulo de nutrientes provenientes da água do mar e retida por algas e raízes das plantas do mangue.

O volume de água é bem maior do que no Rio Verde, assim como a disponibilidade de substratos (ao contrário do Rio Verde, a foz do Rio Escuro corre margeando o costão rochoso).

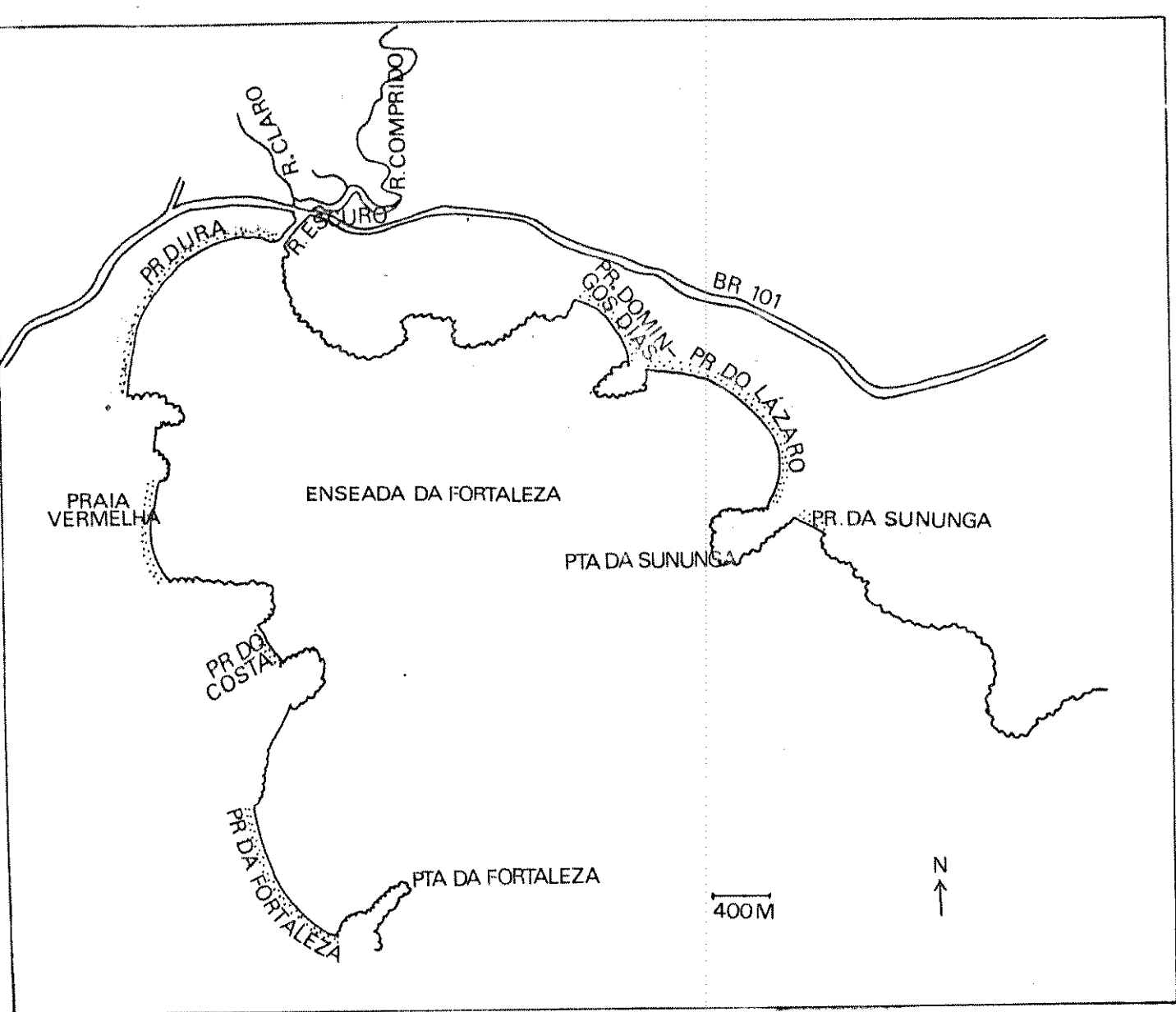


Figura 4: localização geográfica do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

Em direção ao mar, no local da foz do rio, existe um grande bloco de granito recoberto por *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus*, principalmente durante os meses mais quentes do ano. A altura deste bloco em relação à areia é variável, devido aos efeitos do assoreamento nos meses mais secos do ano. Com isso, muitos *B. darwinianus* são mortos pois ficam cobertos por uma camada de 30 cm ou mais de areia.

Afastando-se da desembocadura, o costão rochoso torna-se praticamente um único bloco, com declividade de 45° aproximadamente. Uma comunidade caracterizada por algas mais delicadas e uma fauna típica de locais mais abrigados se desenvolveu nestas pedras, com organismos menos resistentes ao embate das ondas do que na comunidade do costão da Praia do Rio Verde.

MATERIAIS E MÉTODOS

1- CARACTERIZAÇÃO DOS AMBIENTES

1.1- Distribuição da biota:

Utilizando-se um quadrado de arame de 0,01 m² (subdividido em 9 quadrados menores de aproximadamente 0,001 m²) fez-se uma amostragem quantitativa, da percentagem de cobertura, das espécies macroscópicas ao longo de transectos escolhidos em diferentes regiões dos dois estuários.

O levantamento iniciou-se do nível 0,0 de maré para cima, não incluindo organismos de infralitoral. O segundo quadrado foi contíguo ao primeiro e assim sucessivamente. Considerou-se o quadrado todo como 100% e cada sub-quadrado pouco mais de 10%, estimando-se assim a percentagem de cobertura de cada organismo. Este levantamento teve por objetivo caracterizar a flora e a fauna das diferentes regiões dos estuários estudados, bem como situar a faixa ocupada pelas duas espécies de Brachidontes.

1.2- Ciclos de marés, salinidade e temperatura

A variação da salinidade ao longo da subida da maré foi estimada em diferentes épocas do ano, recolhendo-se amostras de água superficial em frascos de tampa plástica (armazenados em geladeira até a leitura da salinidade), a cada meia hora, no rio, foz e mar do estuário do Rio Verde, durante 6 horas aproximadamente, desde o nível mais bai-

xo de maré daquele dia até o nível mais alto, obtidos através da Tábua de Marés editada pela Diretoria de Hidrografia e Navegação - DHN. As temperaturas foram medidas em cada ponto no momento da coleta de água, com um termômetro de mercúrio Incotherm, com precisão de 0,50 C. A salinidade das amostras foi medida através de um refratômetro AO/TD da American Optical, que permite leitura direta.

Nos dias escolhidos, a amplitude de variação do nível da maré foi máxima (períodos de lua nova ou cheia), com exceção das medidas de janeiro, onde a diferença entre a maré mínima e máxima não foi tão acentuada (lua crescente). Registrou-se a variação no nível da água, em relação aos organismos que estavam cobertos pela mesma, ou recebendo borrifos, a fim de se estimar o grau relativo de dessecação a que estes organismos podem ficar expostos e o tempo disponível para a alimentação dos mesmos.

Procurou-se tomar estas medidas no início de cada estação do ano. Nas amostragens de primavera (26/9) não foi possível obter os valores de temperatura.

No Rio Escuro, foram registrados os valores máximos e mínimos de temperatura e salinidade e, em alguns casos, oxigênio dissolvido. As salinidades desse local foram tituladas com nitrato de prata, utilizando-se o método de Harvey (Harvey 1955); o oxigênio dissolvido foi medido através do método de Winkler (ver Strickland & Parsons 1968).

2- EXPERIMENTOS COM SALINIDADE

2.1- Resistência dos animais a diferentes salinidades, sem aclimação prévia a dadas salinidades:

A fim de se determinar a gama de salinidade que os *Brachidontes* podem suportar quando transferidos diretamente para as salinidades experimentais, foram realizados testes em variadas concentrações osmóticas de água do mar. Os animais provenientes do estuário do Rio Escuro, foram coletados em três regiões distintas, ao longo de um gradiente de salinidade: no rio (próximos aos pilares da ponte), na foz, e no mar, no costão rochoso. Esses foram retirados das pedras com auxílio de espátula e trazidos ao laboratório do Centro de Biologia Marinha (CEBI-MAR), em São Sebastião, SP, onde foram mantidos até o dia seguinte nas salinidades aproximadas de seu local de coleta: os *B. darwinianus* do rio em água a 15 o/oo; os *B. darwinianus* e os *B. solisianus* da foz a 25 o/oo e os *B. solisianus* do mar a 30 o/oo.

Inicialmente foram mantidos lotes de 50 indivíduos de cada espécie e ponto de coleta, subdivididos em lotes de 10, em cubas de plástico com aproximadamente 0,5 l de águas de salinidades entre 0 o/oo a 50 o/oo, com intervalos de 5 o/oo, durante 30 dias. A diluição da água nas salinidades inferiores a 30 o/oo (salinidade da água do mar no Canal de São Sebastião, na época do trabalho) foi feita com o acréscimo de água doce de fonte natural, isenta de cloro, proveniente do Riacho de Pitangueiras. A água para concentrações superiores a 30 o/oo foi obtida através do congelamento parcial da água do mar. Para as medidas de salinidade foi utilizado um refratômetro. A água foi renovada dia-

riamente, em todas as cubas. Os animais foram observados diariamente em relação à sobrevivência, formação do bisso, presença de fezes na água, filtração de água (através da movimentação de partículas como fezes e pseudofezes), liberação de gametas e qualquer outro fenômeno que pudesse indicar as condições fisiológicas dos indivíduos. Uma salinidade foi considerada letal quando mais de 50% dos animais experimentais morreram ao final de 30 dias (LT50). As curvas de sobre vivência dos animais foram comparadas através do teste qui-quadrado e o teste de Kolmogorov-Smirnov, utilizando-se o pacote estatístico Microstat (1984). Os experimentos foram realizados à temperatura ambiente de 17-22°C.

2.2- sobrevivência de animais previamente aclimados

Para investigar a sobrevivência de animais previamente aclimados, *B. darwinianus* e *B. solisianus* foram mantidos em salinidades de 15, 25 e 35 o/oo, e após uma semana, foram transferidos para as salinidades experimentais de 0, 5, 10 e 15 o/oo, onde ficaram durante 30 dias. O objetivo deste teste foi determinar os efeitos da permanência em salinidades definidas sobre a sobrevivência durante a diminuição de salinidade. Utilizou-se o mesmo tratamento estatístico do experimento anterior. Esses experimentos foram realizados à temperatura ambiente de 20-27°C.

2.3- Respostas fisiológicas e comportamentais de indivíduos submetidos à variações na salinidade do meio

A fim de se avaliar o efeito imediato de mudanças na concentração osmótica do meio, sobre o isolamento através do fechamento da concha e concentrações de sais na cavidade do manto, simulou-se as variações em salinidades a que um indivíduo estaria sujeito durante as 12 horas de um ciclo de maré semidiurna.

Experimentos em separado foram realizados em lotes de 100 animais coletados em cada ponto do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, assim distribuídos: *B. darwinianus* coletados no rio, na foz e no mar; *B. solisianus* coletados na foz e no mar. Os animais foram trazidos ao laboratório, onde cada lote foi colocado em uma bandeja de plástico com aproximadamente 5 litros de água do mar, inicialmente ajustada para 34 o/oo. A cada meia hora diminuía-se a salinidade em 3 o/oo com água doce, até se chegar a cerca de 0 o/oo seis horas mais tarde. Em seguida foi-se aumentando a salinidade em 3 o/oo a cada meia hora, novamente até chegar a 34 o/oo. Após 20 minutos em cada salinidade, retirou-se uma amostra do fluido perivisceral (FPV) de 3 indivíduos de cada bandeja, utilizando-se uma seringa hipodérmica de agulha fina (para insulina), introduzida na região ventral do indivíduo, com cuidado para não danificar os tecidos. A salinidade do fluido perivisceral foi então medida no refratômetro. Foi anotado também para cada salinidade o número de indivíduos abertos e filtrando ou liberando gametas na água. Este conjunto de experimentos foi repetido em duas ocasiões.

Calculou-se também o quociente entre a salinidade do meio e a salinidade do fluido perivisceral dos indivíduos (denominado I). Quanto

mais próximo de 1 for o seu valor, maior a semelhança entre as duas salinidades. Neste caso, quando o valor de I for maior que 0,9, podemos considerar a salinidade do FPV próxima à do meio, pois neste caso a diferença entre elas será pouco maior ou igual a 10%.

A relação entre log (salinidade do FPV) e salinidade do meio foi realizada utilizando-se regressão linear através do pacote estatístico Microstat (1984). Com o mesmo pacote foram calculadas as equações das retas. Com esses dados, fez-se uma análise de variância para determinar a igualdade entre as inclinações das retas de regressão e um "Teste de Procedimento Simultâneo" (TPS) para detectar diferenças entre os coeficientes de regressão (Sokal & Rohlf 1969).

3- EXPERIMENTOS DE EXPOSIÇÃO AO AR:

Nos experimentos de exposição ao ar foram utilizados 4 conjuntos de animais do estuário do Rio Verde: *Brachidontes darwinianus* do rio, *B. darwinianus* da foz, *B. solisianus* da foz e *B. solisianus* do mar. Os animais foram coletados durante a noite, nos diferentes pontos de ocorrência, trazidos ao laboratório da Estação Ecológica de Juréia e mantidos imersos em água dos respectivos locais de coleta. Durante a coleta dos animais, teve-se o cuidado de inserir uma raspadeira entre a camada de areia acumulada entre estes e a pedra, retirando-se assim uma placa de mexilhões, a fim de se manter os animais agregados de uma maneira natural, o que contribui para a manutenção da umidade relativa durante os períodos de emersão. Desta forma foram aproximadas as condições naturais para estimar o tempo de exposição que os animais su-

portariam durante os períodos de baixa mar excepcionalmente longos que ocorrem na região entre marés.

Na manhã seguinte foram levados novamente até a praia onde cada conjunto foi dividido em dois lotes. Um lote foi colocado sobre a superfície horizontal de uma rocha, longe dos respingos de água do mar, recebendo sol diretamente, enquanto outro lote permaneceu em local totalmente protegido do sol. Experimentos foram realizados durante o verão (16/1/86), no período de 10:00 às 16:00 horas, utilizando-se 120 indivíduos em cada lote de animais, e no outono (dia 10/4/86), das 8:00 às 14:00 horas, com 260 indivíduos em cada lote.

A cada 30 minutos retirou-se uma amostra de indivíduos (10 no primeiro teste e 20 no segundo) de cada lote, que foi colocada novamente em água do mar; após 24 horas, os animais foram observados quanto à sobrevivência.

A cada 30 minutos também mediu-se a umidade relativa do ar (com auxílio de um psicrômetro), a temperatura desse ar e do substrato (inserindo-se o termômetro numa depressão na pedra) onde os animais se encontravam.

O déficit de saturação foi calculado a partir da temperatura e umidade relativa, segundo Buxton (1930 apud Schwerdtfeger 1963).

4- EXPERIMENTOS RELATIVOS AO CRESCIMENTO DOS MEXILHÕES:

Foram tomadas amostras dos indivíduos, nos vários pontos do estuário, a fim de se ter uma idéia da distribuição de tamanhos das duas espécies. Com estes dados, determinou-se que 10 mm seria um tamanho

ideal para se iniciar os experimentos, pois ambas as espécies se encontravam em fase de crescimento. Portanto, foram selecionados indivíduos na faixa de 7,5 a 12,5 mm (tendo como ponto médio 10 mm) e colocados em gaiolas de 12 centímetros de altura por 16 de perímetro, confeccionadas com tela de nylon e transpassadas com monofil para fechá-las. Estas foram então atadas a cordas de nylon e amarradas às raízes de *Rhizophora mangle* (L) no rio, enquanto na foz e no mar elas foram amarradas a pedras, em dois níveis de maré: nível superior de maré média, normalmente ocupado por *B. solisianus*, e nível médio de maré média, ocupado por *B. darwinianus*. O rio só possui um nível pois a variação da água decorrente das marés é pequena. Cada tratamento foi replicado duas vezes.

Para avaliar os efeitos do meio (local), do nível da maré, da densidade (alta, média ou baixa) e da competição interespecífica no crescimento dos *Brachidontes* de todos os pontos amostrados no Estuário do Rio Verde, foi montado um experimento baseando-se num fatorial completo (Snedecor & Cochran 1978) envolvendo os fatores relacionados na Tabela 1.

O crescimento dos indivíduos foi estimado através do comprimento total do indivíduo, desde o umbo até a região posterior, medido com paquímetro com precisão de 0,5 mm. As medidas foram feitas em três ocasiões (após a montagem da gaiola), aproximadamente a cada 4 meses. Não foi possível marcar os animais individualmente devido ao pequeno tamanho dos mesmos. Assim considerou-se a gaiola como uma unidade experimental e cada mexilhão uma sub-unidade. Como foram feitas observações repetidas nas mesmas gaiolas, considerou-se as quatro respostas no tempo como um vetor de respostas. Empregou-se então, um modelo li-

Tabela 1: Variáveis utilizadas nos experimentos de crescimento dos *Brachidontes* em gaiolas no Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

meio	rio	foz	mar
nível de maré	nível superior de maré média	nível médio de maré média	
densidade	baixa (20 indiv.)	média (40 indiv.)	alta (80 indiv.)
espécies	B. darwinianus do rio B. darwinianus da foz B. darwinianus do mar B. solisianus da foz B. solisianus do mar		
simpatria	presença de outra espécie na gaiola (em igual nº) ausência de outra espécie na gaiola		

near multivariado (análise de variância multivariada - Morrison 1976) para analisar os resultados e estimar os efeitos e interações dos fatores estudados no crescimento dos mexilhões.

Os cálculos foram feitos com o SAS (Statistical Analysis System - 1985) em computador IBM 4341 sob OS-MVS no Instituto de Pesquisas Energéticas e Nucleares da Universidade de São Paulo. A análise foi feita em várias etapas, buscando-se avaliar a adequação dos modelos usados através de extensa análise de resíduos. Os testes multivariados calculados são os de Wilks, baseado em determinantes, o traço de Pillai, traço de Hotelling-Lawley e a raiz característica máxima de Roy. Devido à estrutura do modelo, todos esses critérios estatísticos forneceram os mesmos valores para os níveis de significância, em todos os testes calculados.

A análise estatística dos dados foi realizada com a orientação do Prof. Dr. José Ferreira Carvalho, do Instituto de Matemática, Estatística e Ciências da Computação da UNICAMP.

5- ASPECTOS BIOMETRICOS E VARIAÇÕES FENOTÍPICAS NA CONCHA DOS *Brachidontes*.

Brachidontes darwinianus e *B. solisianus* de vários pontos do estuário do Rio Verde foram medidos com paquímetro com precisão de 0,5 mm. As dimensões analisadas foram: comprimento (do umbo até a região posterior da concha), altura (maior distância entre a margem dorsal e a margem ventral) e espessura (maior distância entre as duas valvas).

Através do pacote estatístico Microstat (1984) efetuou-se uma regressão linear entre os valores de comprimento e largura e entre o comprimento e espessura de cada espécie para cada ponto de coleta. As retas de regressão foram comparadas entre si utilizando-se uma análise de variância para determinação da igualdade entre as inclinações das linhas de regressão (Sokal & Rohlf 1969).

Observou-se também alguns aspectos da morfologia externa da concha, como a presença de estrias e o grau de desgaste do perióstraco, tanto de animais criados em gaiolas, quanto daqueles coletados nos vários pontos do estuário.

Paralelamente registraram-se eventuais alterações na distribuição vertical (entre os níveis de maré) nas populações da região entre marés do mesmo estuário.

RESULTADOS

1- CARACTERIZAÇÃO DOS AMBIENTES:

1.1- Distribuição da biota

No Rio Verde, onde não foi possível fazer um transecto devido à falta de pedras maiores, não existe uma zonation típica, havendo uma dominância acentuada da ostra *Crassostrea rhizophorae*, recobrindo praticamente todas as pedras. Somente nos espaços entre as ostras, encontram-se indivíduos isolados de *Brachidontes darwinianus*, geralmente menores que 3 cm. Nos substratos sólidos do Rio Escuro, os *B. darwinianus* ocorrem em maior densidade (Fig. 5) no nível inferior de maré baixa. A densidade de *Crassostrea rhizophorae* no Rio Escuro é bem menor do que no Rio Verde. Por outro lado, as cracas *Chthamalus bisinuatus* ocorrem em alta frequência no Rio Escuro, principalmente nos níveis mais altos de maré. Já no Rio Verde, como as pedras raramente ficam expostas, observam-se cracas somente nas pedras maiores da foz ou no costão rochoso. Os epibiontes como uma espécie de briozoário incrustante, a alga *Bostrichia radicans* (Montagne) Montagne e um hidrozoário atecado foi registrada nos dois locais.

Na foz dos dois estuários, *B. solisianus* ocupa o nível superior de maré média, situando-se pouco abaixo ou entremeado a cracas do gênero *Chthamalus* (Fig. 6 e 7). Logo abaixo encontra-se uma faixa horizontal onde coexistem indivíduos de *B. solisianus* e *B. darwinianus*, a maior

RIO VERDE - foz

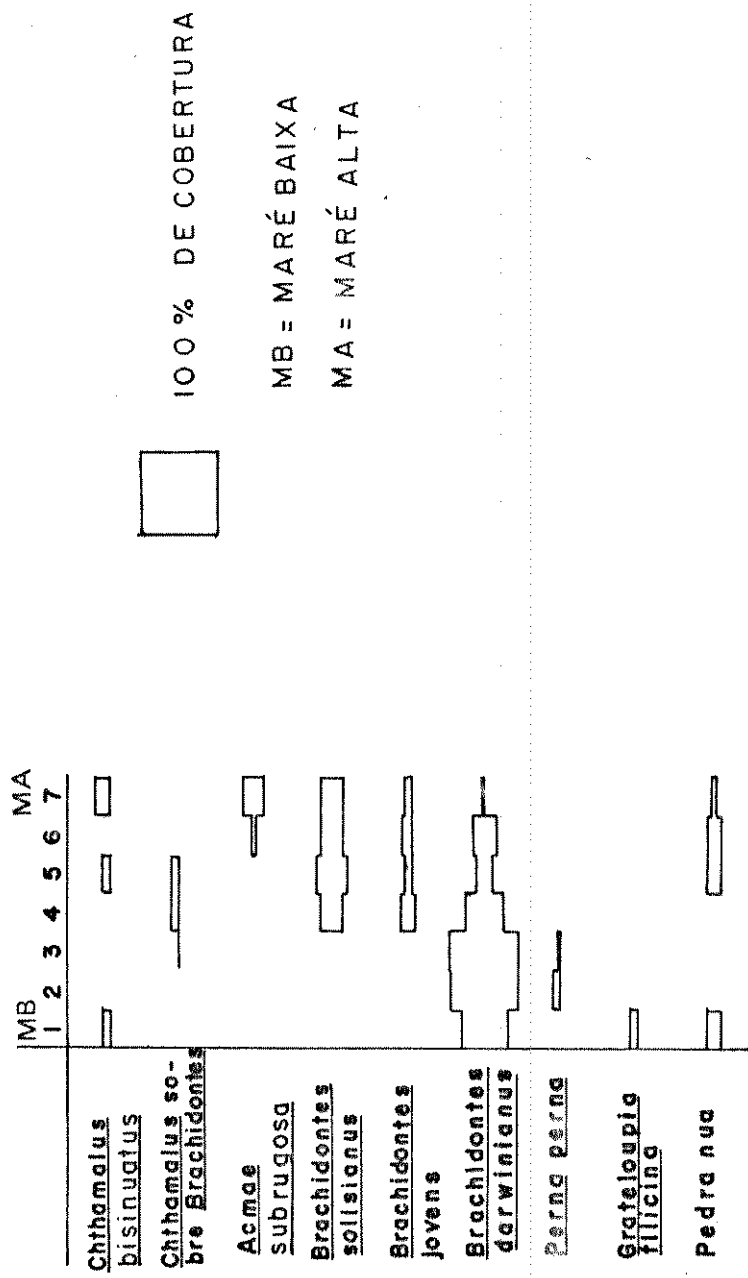


Figura 6: Levantamento das espécies características de rochas entre marés da foz do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia. Os diagramas referem-se às percentagens de cobertura de cada espécie nos 100 cm² amostrados, ao longo de uma faixa vertical entre marés.

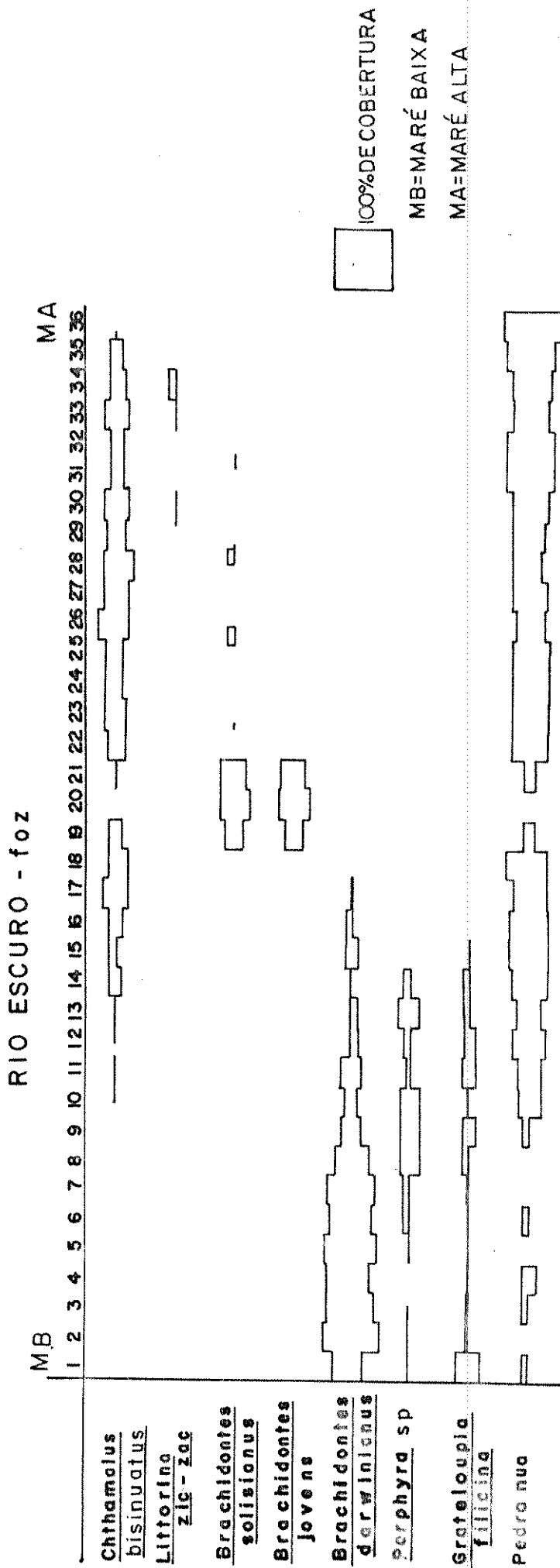


Figura 7: Levantamento das espécies características de rochas entre marés da foz do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP. Os diagramas referem-se às percentagens de cobertura de cada espécie nos 100 cm² amostrados, ao longo de uma faixa vertical entre marés.

parte indivíduos jovens e de difícil determinação. Do nível médio de maré até aproximadamente o nível 0,0, encontra-se uma extensa faixa de indivíduos predominantemente de *B. darwinianus* (maior no Rio Escuro devido à menor inclinação da pedra). Nesta mesma faixa de *B. darwinianus* ocorre a alga *Grateloupia filicina* (Wulfen) C. Agardh, que aparentemente é uma espécie pioneira, colonizando espaços recém abertos na pedra, e *Perna perna* em pequena densidade.

O nível superior de mare média dos costões rochosos dos dois estuários estudados caracteriza-se pela presença de *Chthamalus bisinuatus* e *B. solisianus*, que suportam longos períodos de exposição ao ar (Fig. 8 e 9). No nível médio de maré média do estuário do Rio Escuro novamente estas espécies dominam fisionalmente esta faixa. No estuário do Rio Verde, este nível é dominado pelas algas *Centroceras clavulatum* (C. Agardh) Montagne, *Chaetomorpha antenina* (Bory) Kutzing e pelos mexilhões *Perna perna* e *B. solisianus*. O poliqueto colonial *Phragmatopoma lapidosa* esteve presente no nível inferior de maré média dos dois estuários, sendo mais abundante no Rio Verde, juntamente com *P. perna*. No Rio Escuro, outras espécies dominantes no nível inferior foram as algas *Sargassum* sp, *Cladophora* sp, *Jania* sp, além de *B. solisianus* e *C. bisinuatus*.

O Rio Verde contém organismos extremamente resistentes ao embate das ondas, como as algas *Chaetomorpha antenina*, *Centroceras clavulatum* e a alga calcárea incrustante *Neogoniolithon solubile*. No Rio Escuro encontram-se espécies de algas mais frágeis como *Cladophora* sp e *Hypnea* sp. No costão, a ostra *Crassostrea rhizophorae* ocorre somente no Rio Escuro, com indivíduos esparsos distribuídos ao longo do transecto.

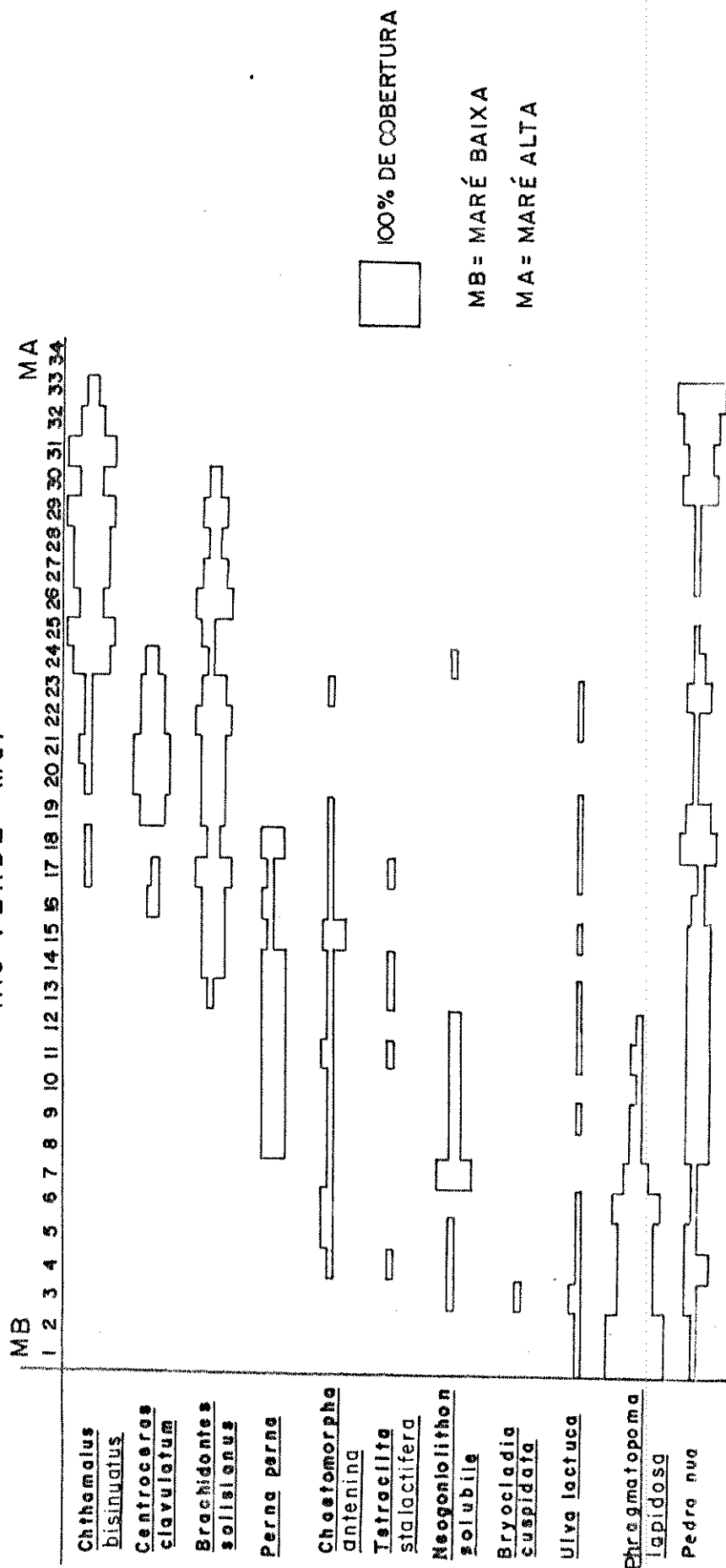


Figura 8: Levantamento das espécies características de rochas entre marés do mar do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia. Os diagramas referem-se às percentagens de cobertura de cada espécie nos 100 cm² amostrados, ao longo de uma faixa vertical entre marés (segundo Luís F.L. Duarte, comun. pessoal).

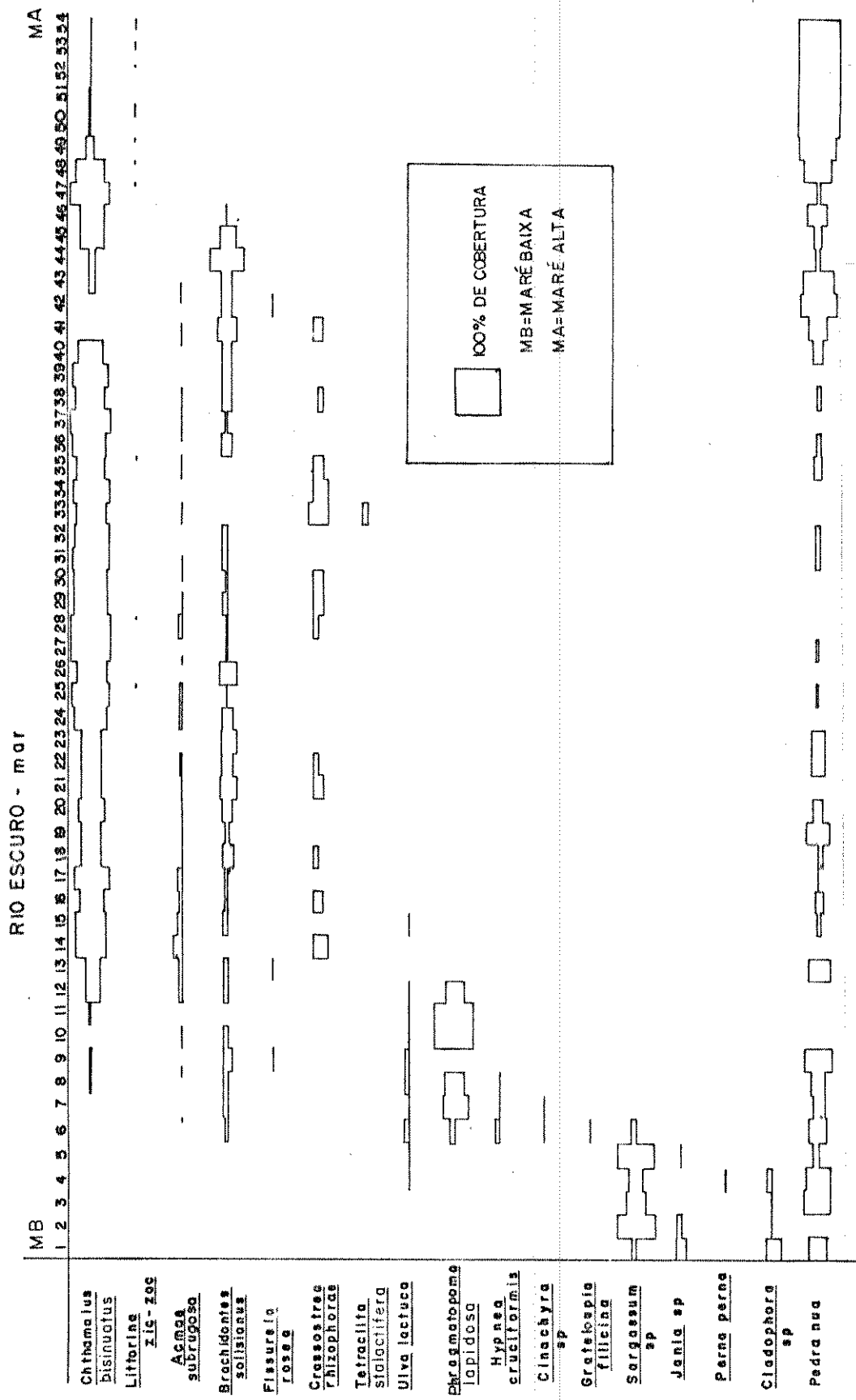


Figura 9: Levantamento das espécies características de rochas entre marés do mar do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP. Os diagramas referem-se às percentagens de cobertura de cada espécie nos 100 cm2 amostrados, ao longo de uma faixa vertical entre marés.

No mar, *B. darwinianus* é restrito a locais onde há uma fonte de água doce desaguando no costão. Nestes locais a espécie se distribui somente no caminho da água, ficando cercada por outras espécies que parecem não tolerar água doce, como *B. solisianus* e cracas.

1.2- Ciclos de marés, salinidade e temperatura

Nas marés de sizígia (de lua nova ou cheia) a variação na salinidade da água do rio foi grande (Fig. 10 e Tabela 2). Na maré baixa ficou ao redor de 10‰ da salinidade do mar, igualando-se a esta na maré alta, devido à entrada de água marinha no rio. Na foz a variação foi intermediária, em torno de 2/3 da salinidade do mar. Nas marés de quadratura (lua crescente ou minguante) de menor amplitude, a salinidade do rio permaneceu em torno de metade do valor do mar, enquanto na foz foi praticamente a mesma da água do mar. A água do mar variou entre 29,5 e 35 o/oo, principalmente devido à pluviosidade da época.

A temperatura da água no rio tende a ser mais baixa que a do mar, embora esta diferença seja pequena. Com a subida da maré, a temperatura da água do rio se iguala a do mar. No inverno as temperaturas foram mais baixas (em torno de 20º C) enquanto no verão variaram de 26 a 29º C.

Quanto ao nível da água, a variação ao longo da subida da maré, nas marés de quadratura, foi pequena. De um modo geral, a água cobria os níveis inferiores da faixa de médio litoral superior, ocupada por *B. solisianus* e *Chthamalus bisinuatus*, enquanto os indivíduos dessas espécies localizados mais acima, permaneceram descobertos durante o

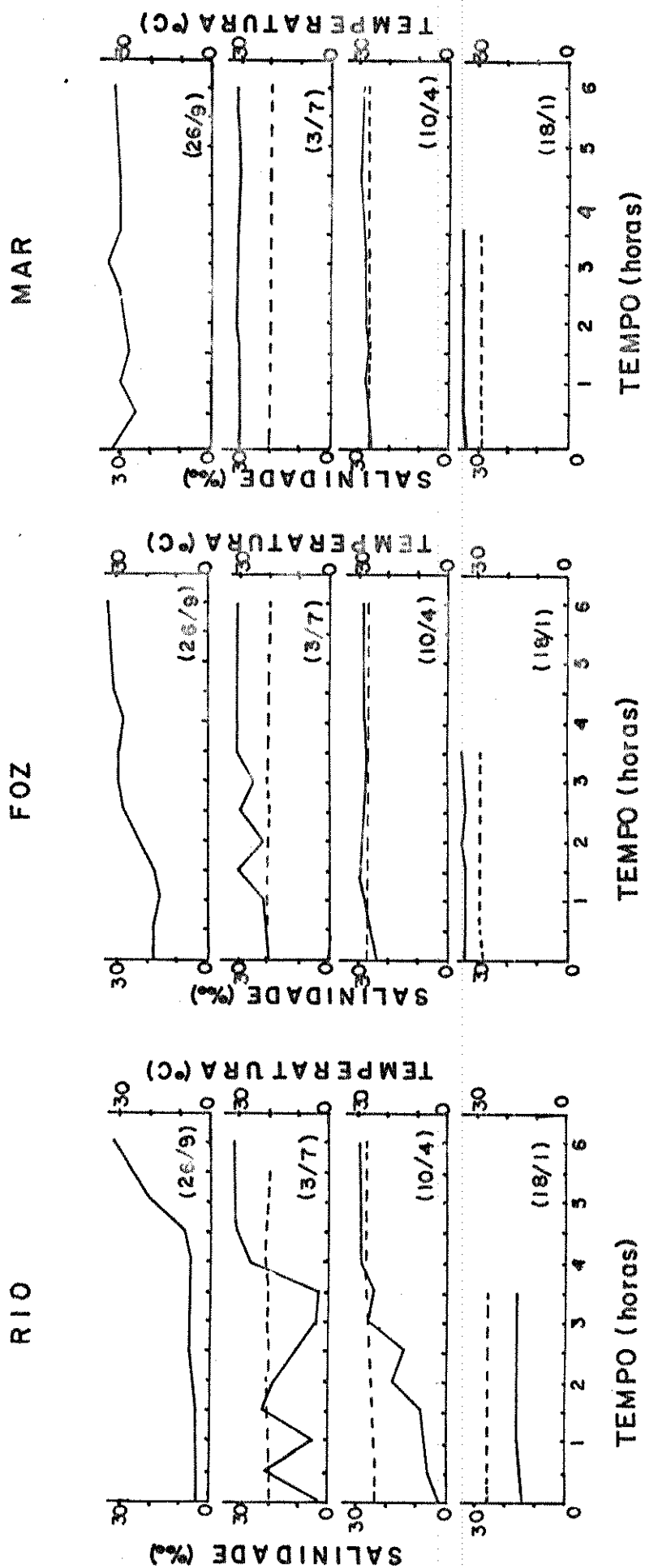


Figura 10: Valores de salinidade (traço contínuo) e temperatura (traço interrompido) durante metade de um ciclo de maré semi-diurna (6 horas aproximadamente), medidos em vários pontos do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP, nas quatro estações do ano.

Tabela 2: Variações de temperatura e salinidade durante metade de um ciclo de maré semidiurna para quatro épocas do ano, no estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

data	pluviosidade	tipo de maré	ponto	variação de temperatura (°C)	variação de salinidade (o/oo)
3/7/85 (inverno)	seca	sizí- gia	rio fz mar	19,5-21 20-21 20-20,5	2-31 20-31 30-31
26/9/85 (prima- vera)	pouco chuvosa	sizí- gia	rio fz mar	- - -	4-32 18-33 25-35
18/1/86 (verão)	muita seca	quadra- tura	rio fz mar	26°C 28-29°C 28,5-29°C	14-16 34-35 34-35
10/4/86 (outono)	muito chuvosa	sizí- gia	rio fz mar	24-27°C 27°C 27°C	2-28,5 24-29 26-29,5

período de observação (4 horas). Nas marés de sizígia, a variação no nível da água foi acentuada. Na maré baixa, toda a faixa de médio litoral inferior, ocupada pelas populações de *Phragmatopoma lapidosa*, *Perna perna* e algumas algas estava descoberta pela água.

Somente duas horas após a maré baixa, esta faixa começou a ser coberta pela água, ao mesmo tempo que as populações de *B. solisianus*, *B. darwinianus* e *C. bisinuatus* localizadas em níveis superiores recebiam borrifos de água. Três horas após a maré baixa, praticamente toda a comunidade entre marés estava coberta pela água, ou recebendo borrifos no caso das cracas de níveis mais altos. Ao mesmo tempo a água do mar começou a invadir o rio, invertendo o seu fluxo e inundando a faixa de vegetação de mangue próxima à margem. Esta situação se manteve nas três horas subsequentes, até que a maré atingisse seu ponto máximo.

Na tabela 3 encontram-se medidas de temperatura, salinidade e oxigênio dissolvido no rio, foz e mar do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

Tabela 3: Temperatura, salinidade e teor de oxigênio no rio, foz e mar, no estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

Data	maré	ponto	temperatura (°C)	salinidade (o/oo)	oxigênio dissolvido (ml/l)
12/5/ 1983	baixa	rio	-	2,2	2,6
		foz	-	4,2	-
		mar	-	34,0	-
	alta	rio	-	-	5,4
		foz	-	-	-
		mar	-	-	-
28/5 1983	baixa	rio	19,5	1,2	-
		foz	20,0	1,7	-
		mar	20,0	33,3	-
	alta	rio	-	33,0	-
		foz	-	31,3	-
		mar	-	32,2	-
24/6 1983	baixa	rio	18.0	2,0	-
		foz	18.0	2,3	-
		mar	20.5	28,3	-
	alta	rio	22.5	32,0	-
		foz	22.0	32,8	-
		mar	21.0	32,6	-
27/7 1983	baixa	rio	-	6,0	-
		foz	-	6,0	-
		mar	-	30,0	-
	alta	rio	-	28,0	-
		foz	-	28,0	-
		mar	-	30,0	-

Obs.: as amostras de salinidade do dia 27/7/83 foram medidas com refratômetro, enquanto as demais foram obtidas através da titulação com nitrato de prata.

2- EXPERIMENTOS COM SALINIDADE:

2.1- Resistência dos animais a diferentes salinidades, sem aclimação prévia:

Brachidontes darwinianus sobreviveu em salinidades entre 10 a 40 o/oo (Fig. 11 e Tabelas 4 e 5). Nestas condições, todos os animais permaneceram abertos e filtrando, fixos ao substrato pelo bisso. Em águas mais diluídas, como 5 o/oo, os animais do rio foram significativamente mais resistentes do que os da foz, que permaneceram fechados, sem sintetizar bisso. Ao contrário, em águas mais concentradas, como 45 e 50 o/oo, os animais da foz foram significativamente mais resistentes do que aqueles do rio, embora todos estivessem abertos e filtrando, porém sem formar fios de bisso.

Brachidontes solisianus mostrou um padrão semelhante, sobrevivendo em salinidades entre 15 a 45 o/oo, com os animais abertos e fixos ao substrato pelo bisso (Fig. 12 e Tabelas 6 e 7). Em condições extremas de hipo ou hipersalinidade, os animais da foz tendem a ser ligeiramente mais resistentes que os do mar. Em água doce, ambas as espécies tiveram comportamento semelhante, sobrevivendo longo tempo porque permaneceram fechadas, sem manter trocas com o meio.

Embora ocorram no mesmo habitat, *B. darwinianus* é mais tolerante a baixas salinidades do que *B. solisianus*, que por sua vez é mais resistente à elevação da salinidade (Figura 13).

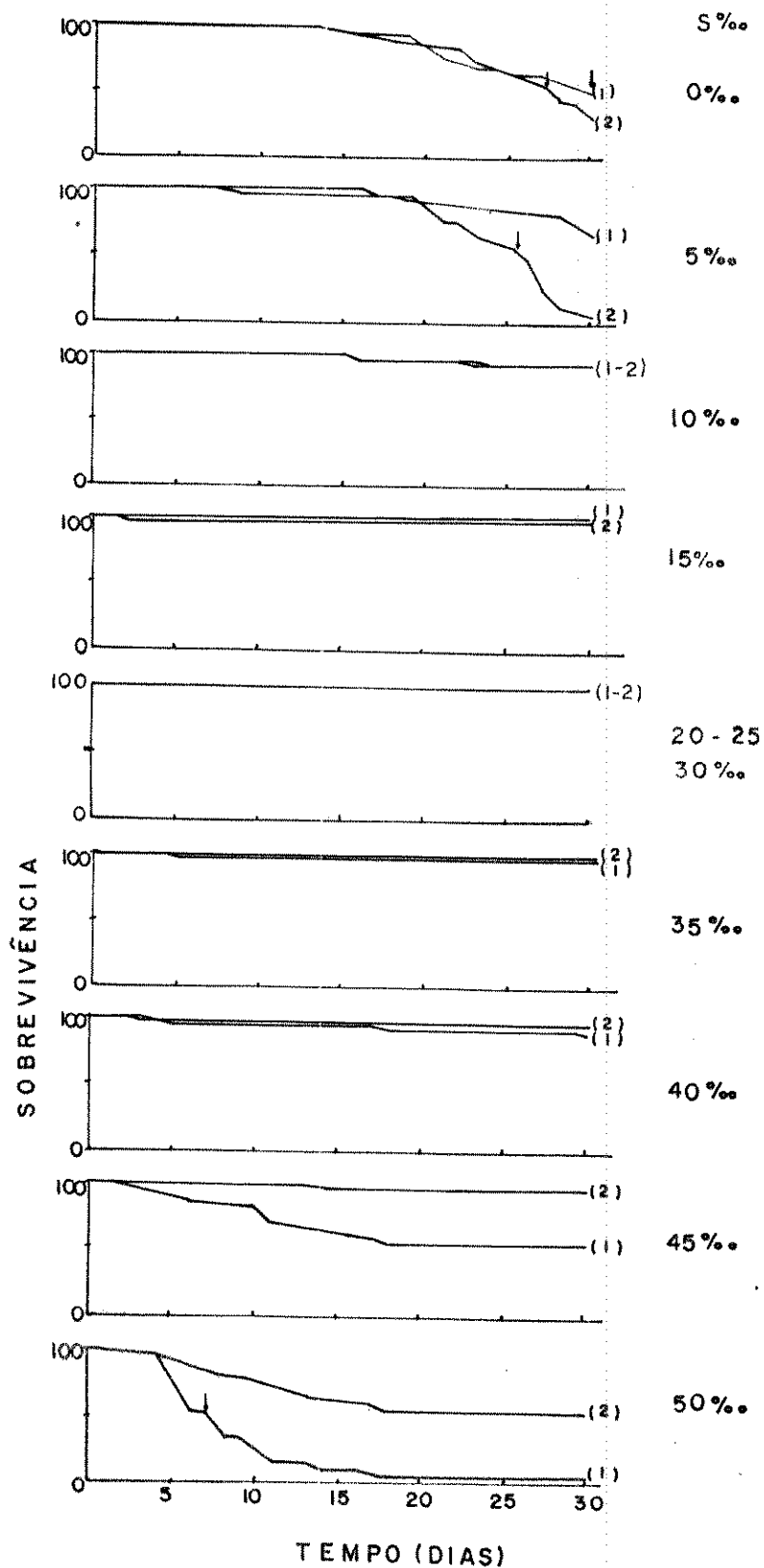


Figura 11: Percentagem de sobrevivência dos *Brachidontes darwinianus* coletados no rio (1) e na foz do Rio Escuro (2), Ubatuba, SP. Em cada tratamento, 50 animais foram mantidos durante 30 dias em laboratório, nas salinidades indicadas à direita. As setas indicam o dia em que a população atingiu 50% ou mais de mortalidade.

Tabela 4: Efeito de salinidade sem aclimação, em *Brachidontes darwinianus* do leito do Rio Escuro (n= 50 indivíduos por tratamento).

salinidade experimental (o/oo)	dia da primeira mortalidade	dia do LT 50	percentagem de sobreviventes após 30 dias
0	120	300	48%
5	80	-	64%
10	160	-	92%
15	-	-	100%
20	-	-	100%
25	-	-	100%
30	-	-	100%
35	50	-	98%
40	40	-	92%
45	20	-	54%
50	20	80	6%

Tabela 5: Efeito de salinidade sem aclimação em *Brachidontes darwinianus* da foz do Rio Escuro (n= 50 indivíduos por tratamento).

salinidade experimental (o/oo)	dia da primeira mortalidade	dia do LT 50	percentagem de sobreviventes após 30 dias
0	140	280	28%
5	170	260	6%
10	170	-	92%
15	20	-	98%
20	-	-	100%
25	-	-	100%
30	-	-	100%
35	20	-	98%
40	30	-	98%
45	140	-	98%
50	30	-	54%

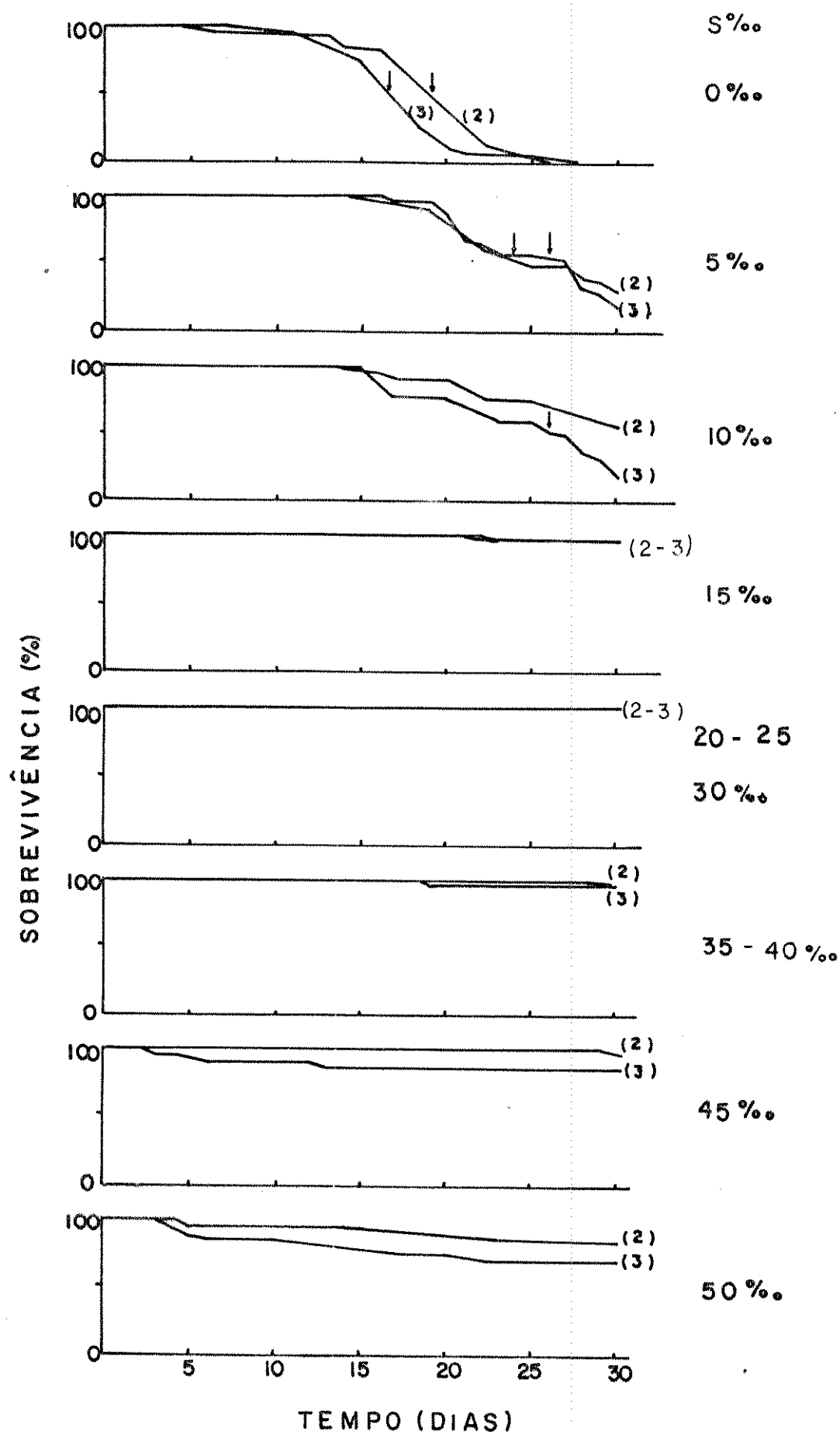


Figura 12: Percentagem de sobrevivência dos *Brachidontes solisianus* coletados na foz (2) e mar (2) do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP. Em cada tratamento, 50 animais foram mantidos durante 30 dias em laboratório, nas salinidades indicadas à direita. As setas indicam o dia em que a população atingiu 50% ou mais de mortalidade.

Tabela 6: Efeito de salinidade sem aclimação em *Brachidontes solisia-*
nus da foz do Rio Escuro.

salinidade experimental (o/oo)	dia da primeira mortalidade	dia do LT 50	percentagem de sobreviventes após 30 dias
0	80	200	0%
5	140	240	28%
10	140	-	58%
15	230	-	98%
20	-	-	100%
25	-	-	100%
30	-	-	100%
35	290	-	98%
40	-	-	100%
45	300	-	98%
50	50	-	84%

Tabela 7: Efeito de salinidade sem aclimação em *Brachidontes solisia-*
nus coletados no costão da Praia Dura (mar).

salinidade experimental (o/oo)	dia da primeira mortalidade	dia do LT 50	percentagem de sobreviventes após 30 dias
0	50	170	0%
5	170	260	12%
10	110	260	18%
15	210	-	94%
20	-	-	100%
25	-	-	100%
30	-	-	100%
35	-	-	100%
40	190	-	96%
45	30	-	88%
50	40	-	70%

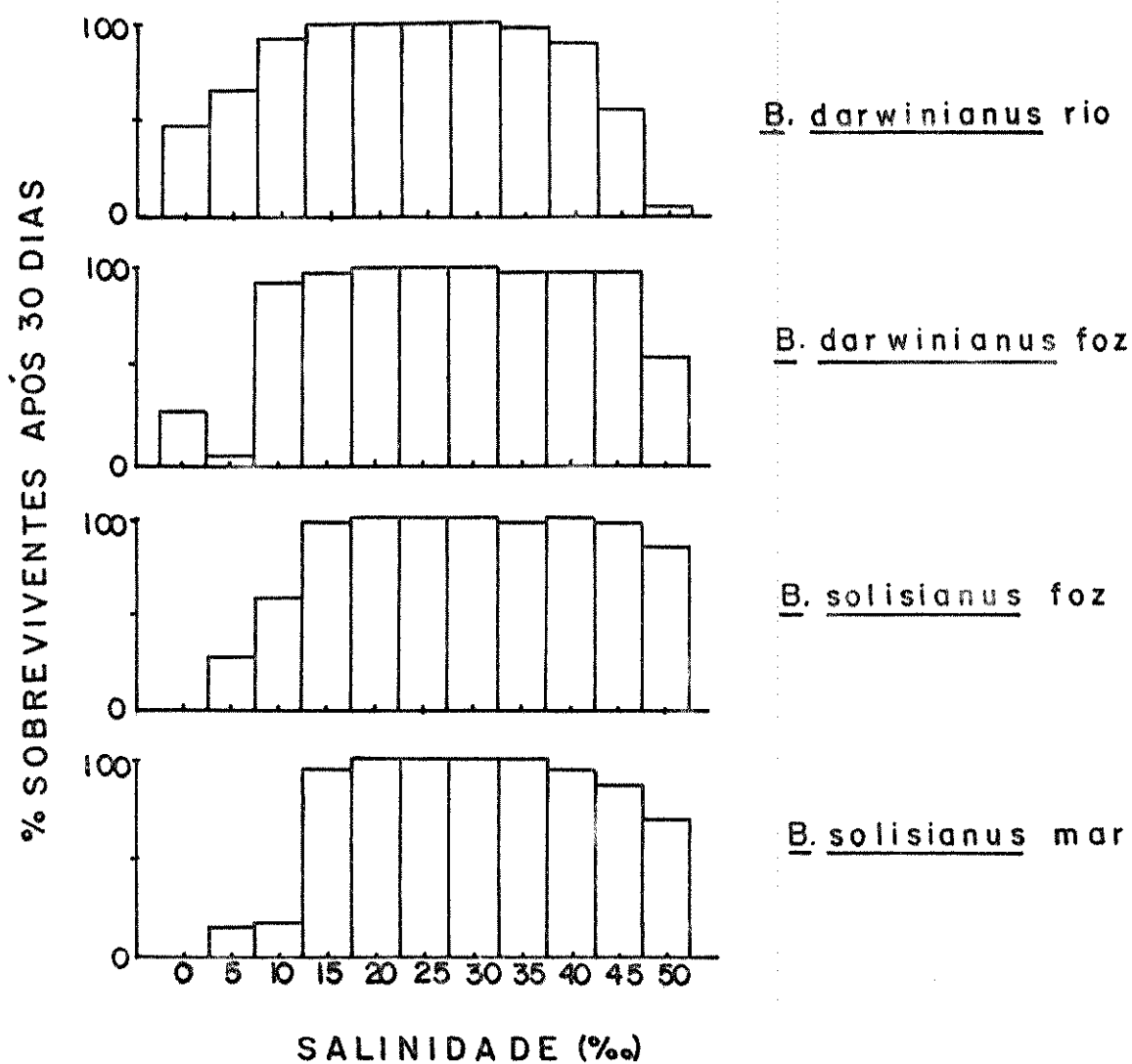


Figura 13: Percentagem dos animais coletados no estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, sobreviventes após 30 dias em laboratório, nas salinidades indicadas (n= 50 indivíduos).

2.2- sobrevivência de animais previamente aclimados:

A premissa formulada para os experimentos de aclimação era de que os animais de água mais salgada aclimados às águas menos salgadas, poderiam se tornar mais resistentes à água doce, enquanto os animais de água doce aclimados às águas salgadas se tornariam menos resistentes à água doce.

Brachidontes darwinianus novamente mostrou-se mais resistente às águas diluídas do que *B. solisianus* (Fig. 14 a 20 e Tabela 8). As formas da foz, tanto de *B. darwinianus* quanto de *B. solisianus* foram as que melhor se aclimaram, tanto às baixas (15 o/oo) quanto às altas salinidades (35 o/oo).

Nas salinidades toleráveis para cada uma das espécies, a mortalidade dos animais aclimados a 15 o/oo foi quase sempre menor do que nos aclimados a 35 o/oo.

Em *B. solisianus* do mar, as aclimações não produziram diferenças marcantes, embora em alguns casos, indivíduos aclimados a 35 o/oo apresentassem maior mortalidade.

O fato dos experimentos com e sem aclimação terem sido realizados em épocas diferentes (principalmente em temperaturas diferentes), não permite a comparação entre os resultados dos mesmos.

B. darwinianus rio

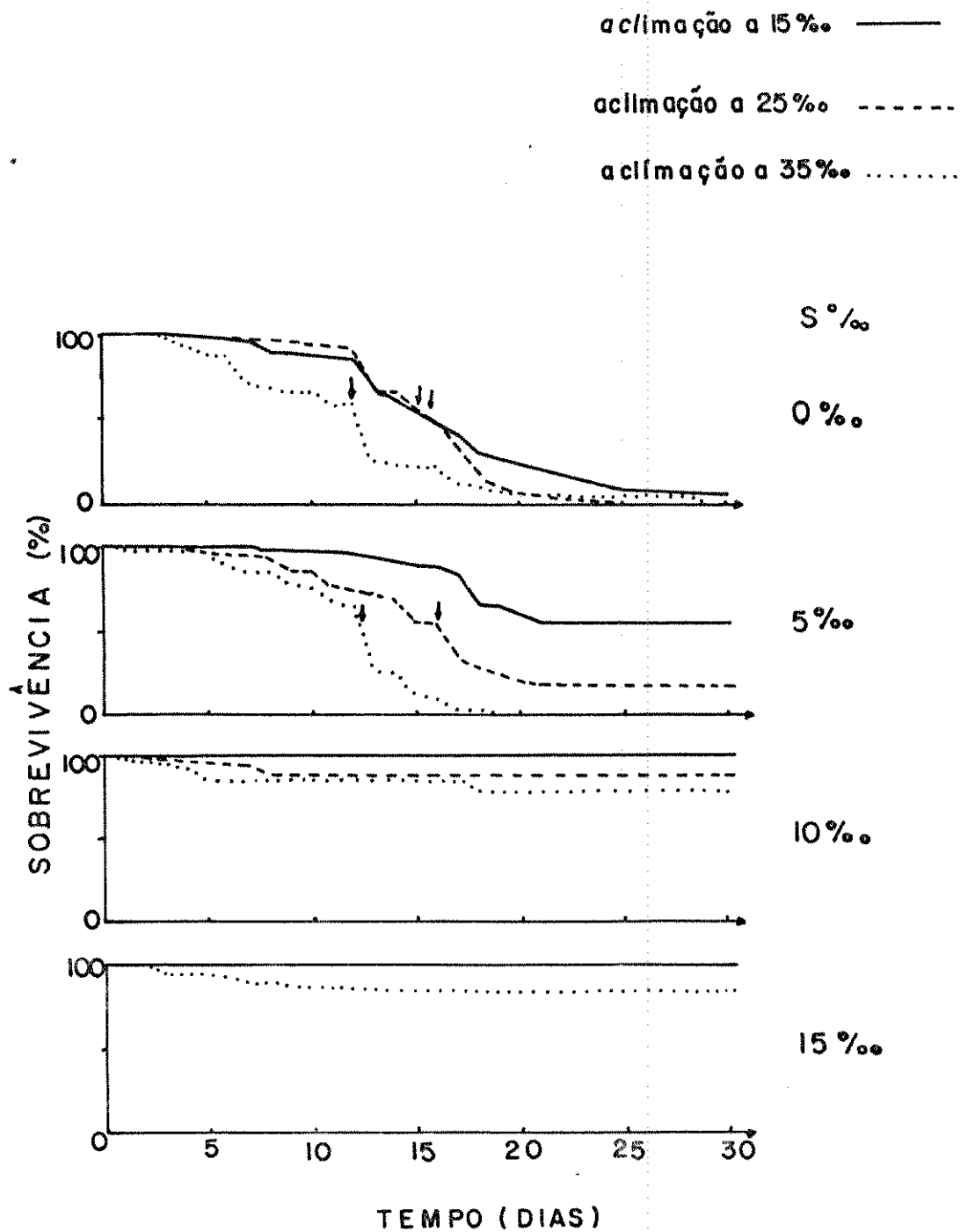


Figura 14: Percentagem de sobrevivência dos *Brachidontes darwinianus* coletados no Rio Escuro, Ubatuba, SP, aclimados por 7 dias a salinidades de 15, 25 e 35‰ e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. As setas indicam o dia em que a população atingiu 50% ou mais de mortalidade. (n= 50 indivíduos)

B. darwinianus foz

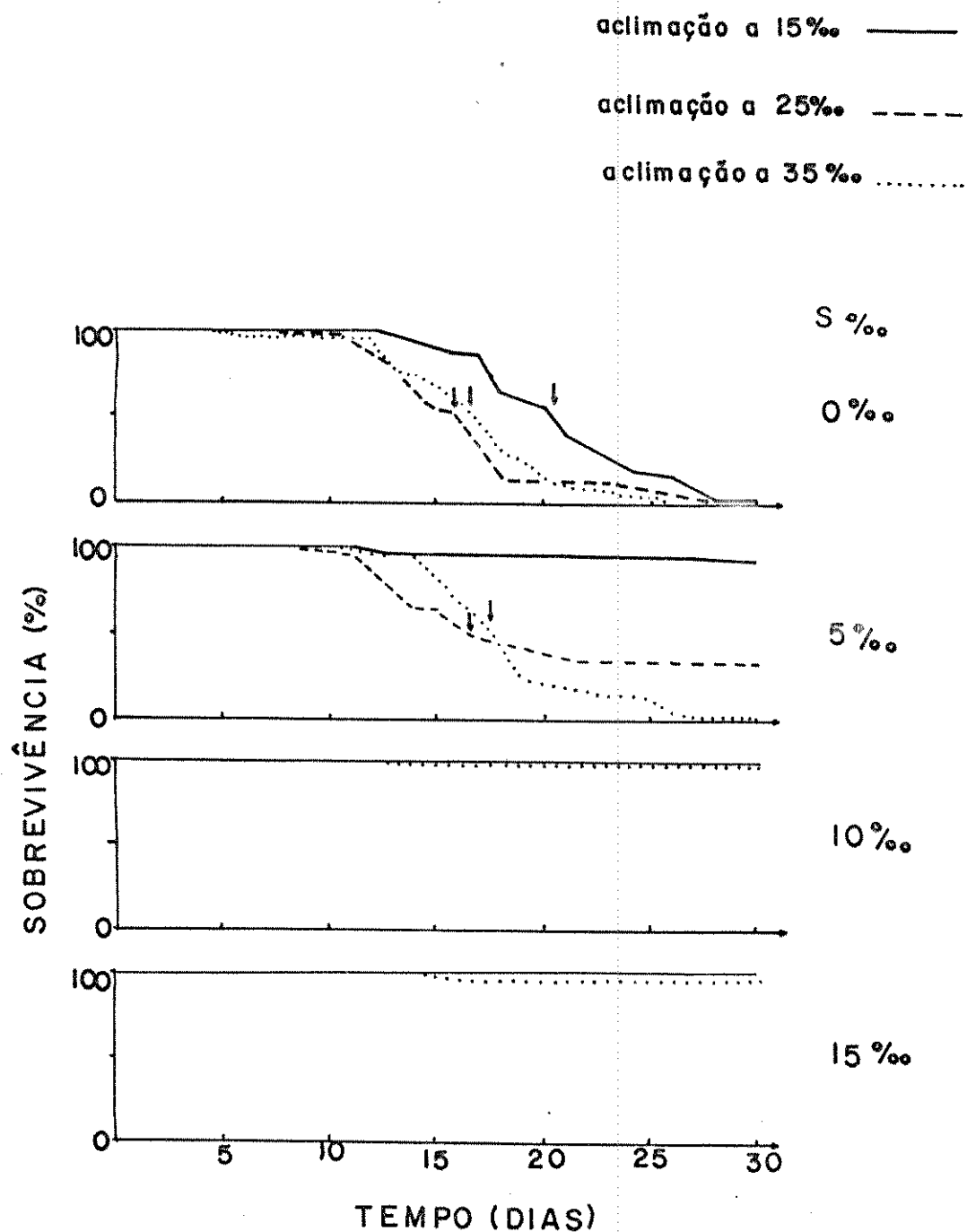


Figura 15: Percentagem de sobrevivência dos *Brachidontes darwinianus* coletados na foz do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, aclimados por 7 dias a salinidades de 15, 25 e 35 o/oo e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. As setas indicam o dia em que a população atingiu 50% ou mais de mortalidade. (n= 50 indivíduos)

B. solisianus foz

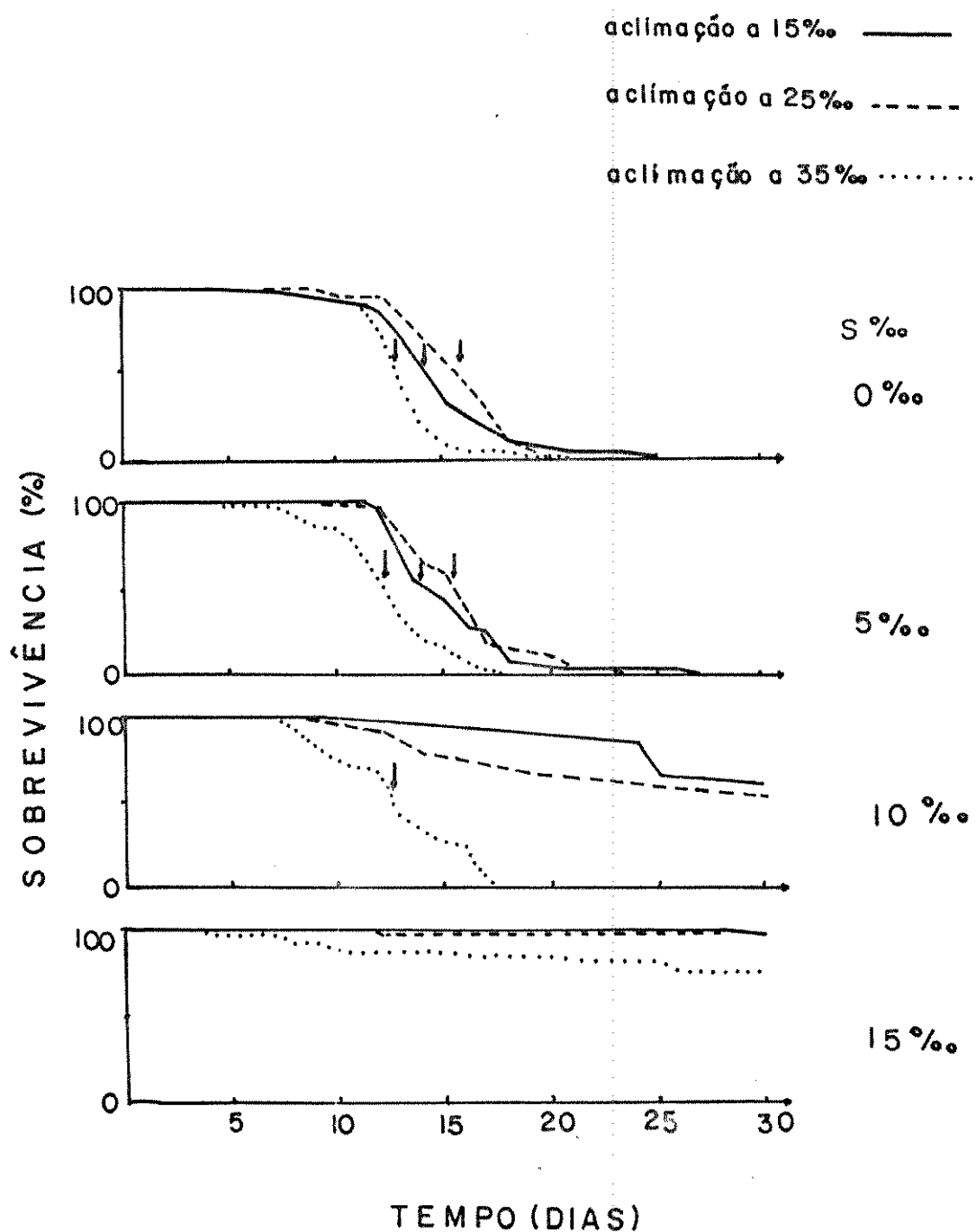


Figura 16: Percentagem de sobrevivência dos *Brachidontes solisianus* coletados na foz do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, aclimados por 7 dias a salinidades de 15, 25 e 35 o/oo e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. As setas indicam o dia em que a população atingiu 50% ou mais de mortalidade. (n= 50 indivíduos)

B. solisianus mar

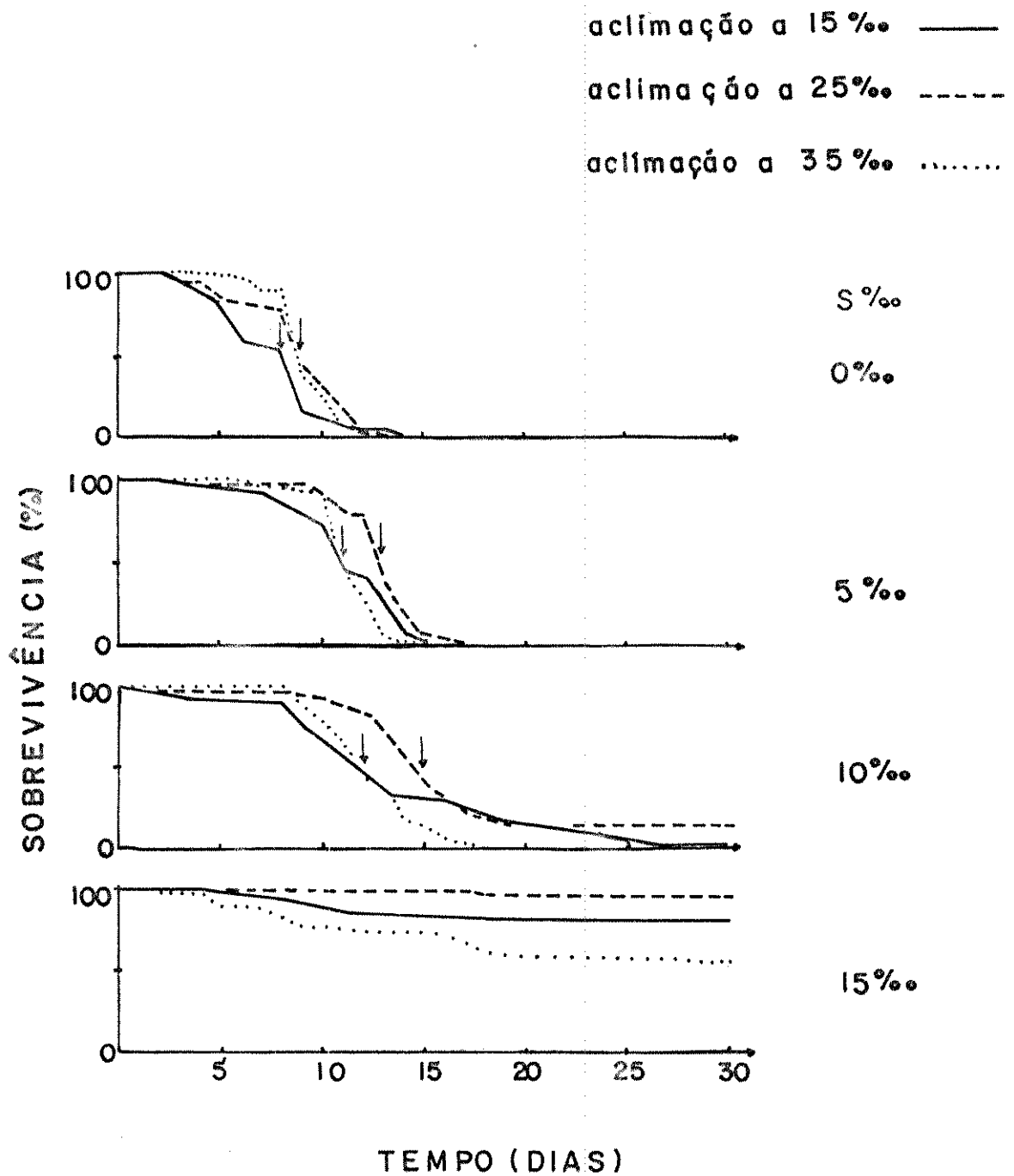


Figura 17: Percentagem de sobrevivência dos *Brachidontes solisianus* coletados no mar do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, aclimados durante 7 dias a salinidades de 15, 25 e 35 o/oo e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. As setas indicam o dia em que a população atingiu 50% ou mais de mortalidade. (n= 50 indivíduos).

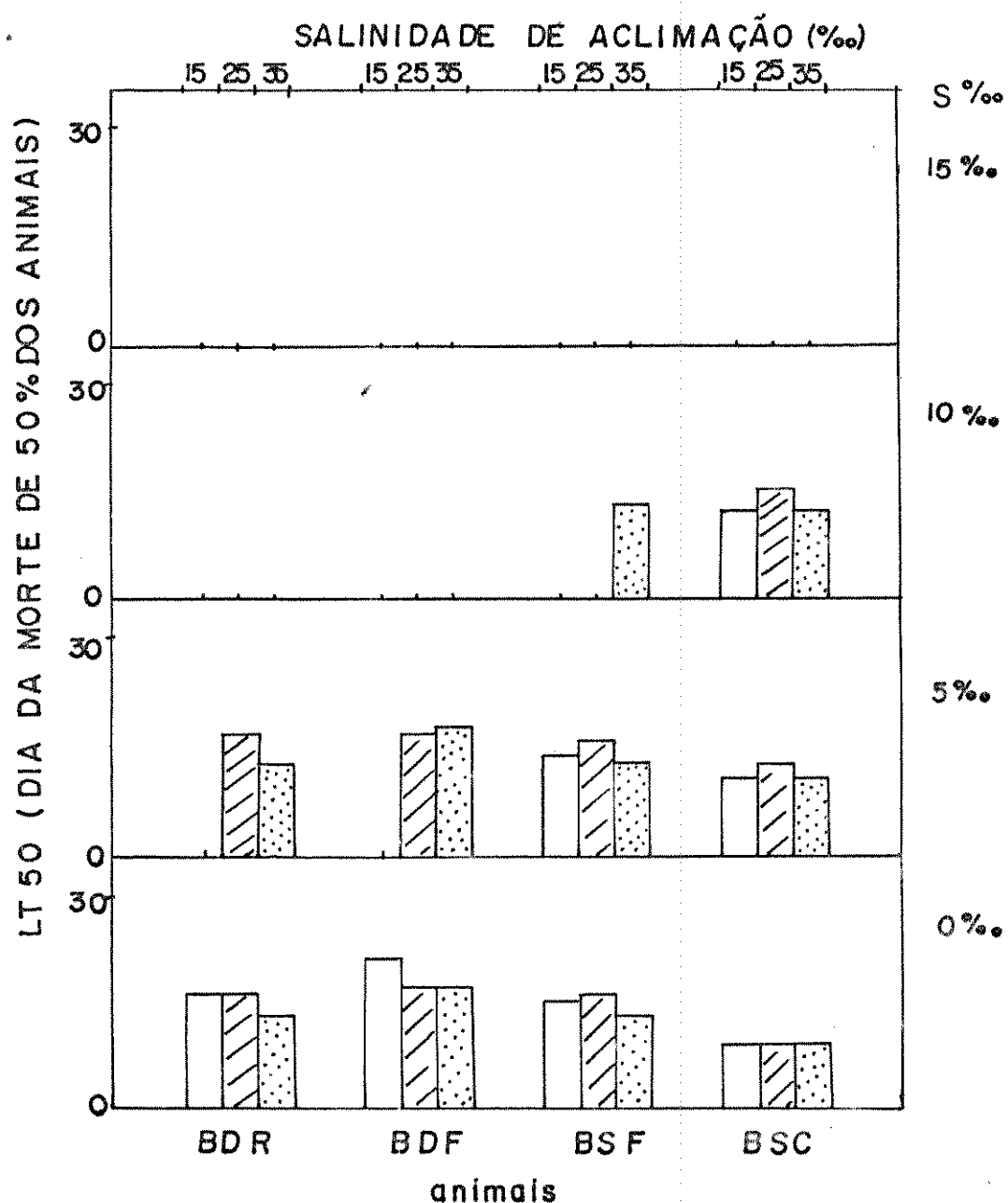


Figura 18: Dia do LT50 (dia da morte de 50% dos animais) aclimados nas salinidades de 15 o/oo (barra vazia), 25 o/oo (barra hachurada) e 35 o/oo (barra pontilhada), e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. (n= 50 indivíduos)

BDR= *B. darwinianus* coletados no rio

BDF= *B. darwinianus* coletados na foz

BSF= *B. solisianus* coletados na foz

BSC= *B. solisianus* coletados no costão

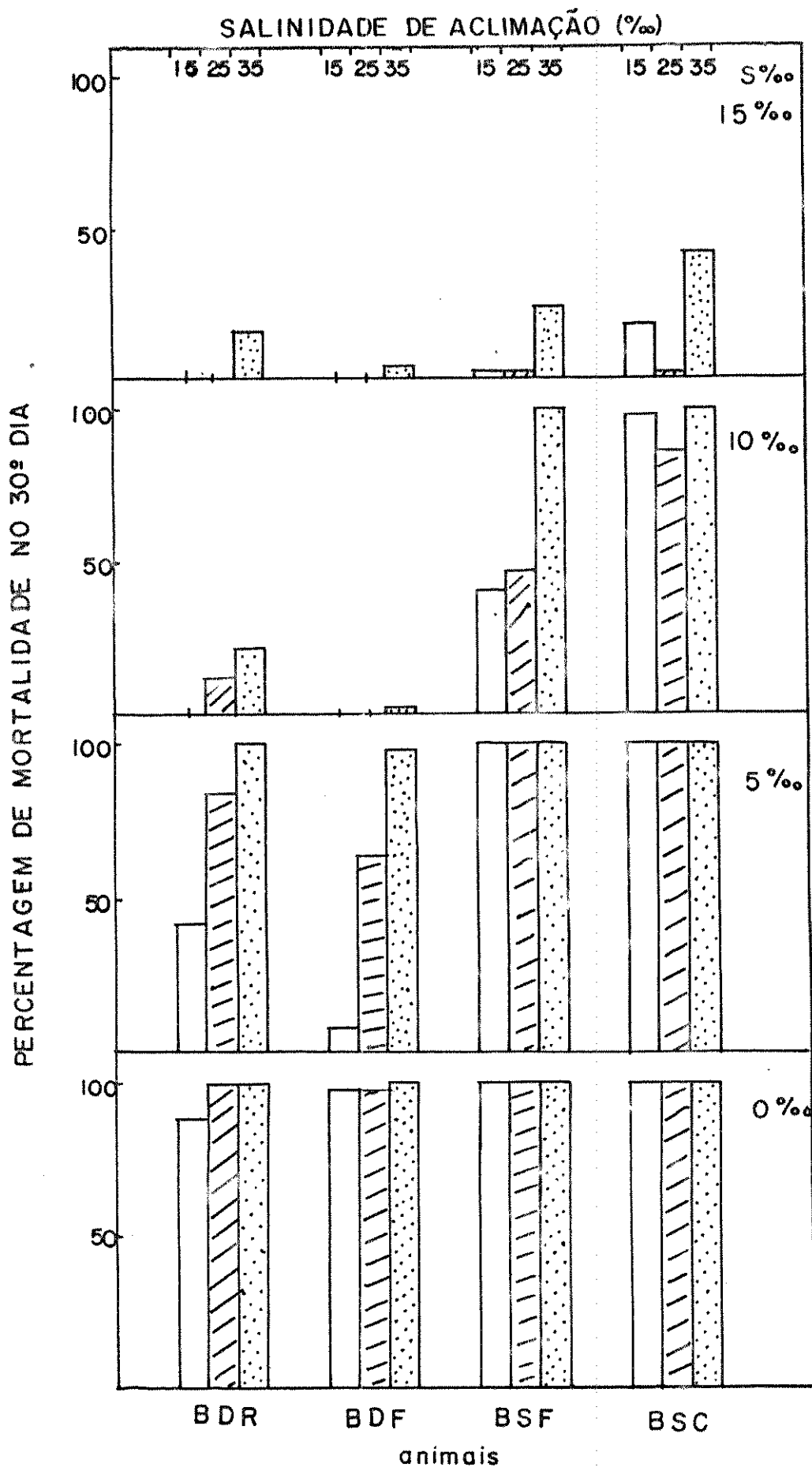


Figura 19: Percentagem de mortalidade no 30º dia dos animais aclimados nas salinidades de 15 o/oo (barra vazia), 25 o/oo (barra hachurada) e 35 o/oo (barra pontilhada) e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. (n= 50 indivíduos)

BDR= *B. darwinianus* coletados no rio
 BDF= *B. darwinianus* coletados na foz
 BSF= *B. solisianus* coletados na foz
 BSC= *B. solisianus* coletados no costão

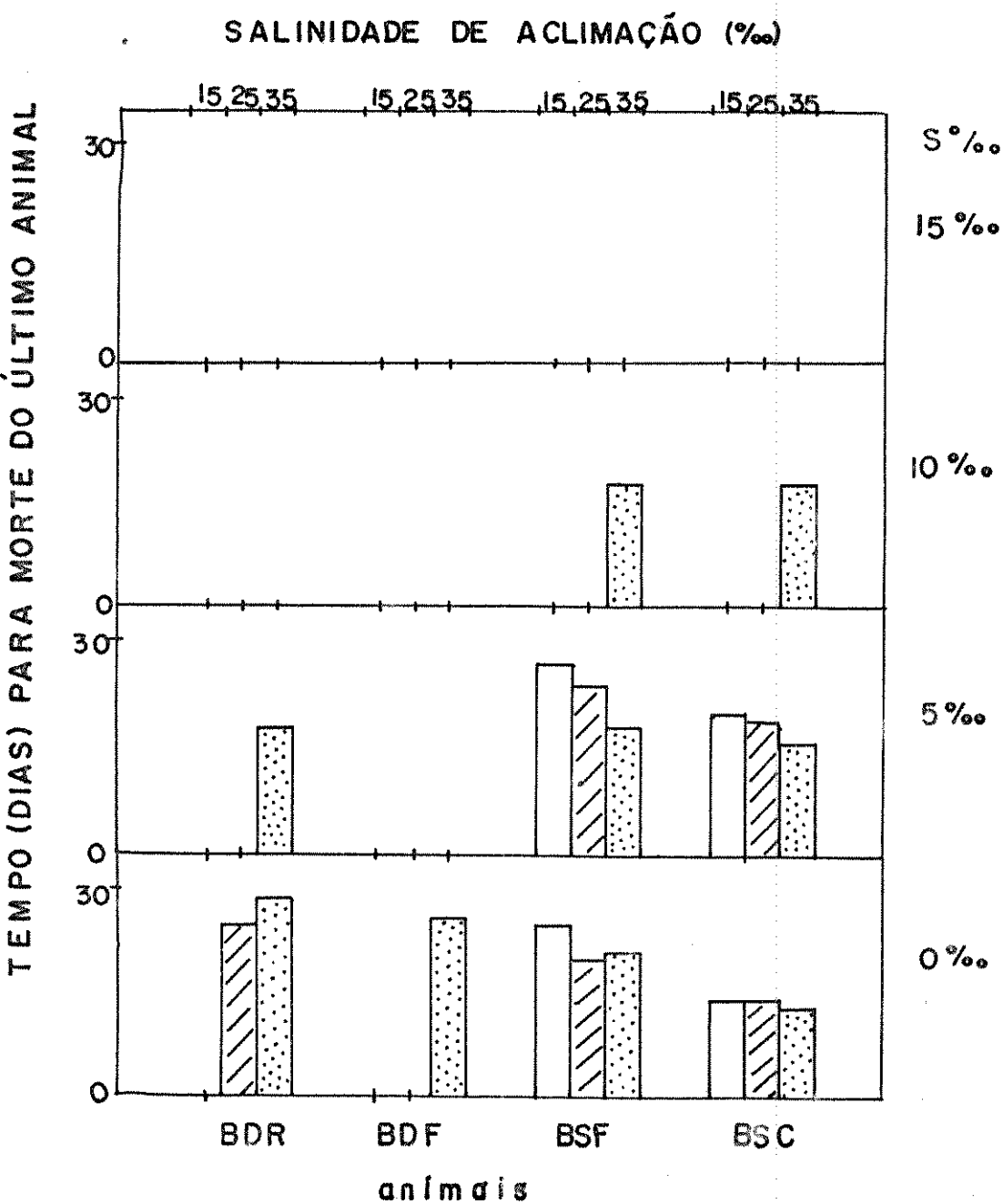


Figura 20: Dia da morte do último animal aclimado às salinidades de 15 o/oo (barra vazia), 25 o/oo (barra hachurada) e 35 o/oo (barra pontilhada) e mantidos durante 30 dias em laboratório nas salinidades indicadas à direita. (n= 50 indivíduos)

BDR= *B. darwinianus* coletados no rio

BDF= *B. darwinianus* coletados na foz

BSF= *B. solisianus* coletados na foz

BSC= *B. solisianus* coletados no costão

Tabela 8: Sobrevivência de *B. darwinianus* e *B. solisianus* aclimados por 7 dias às salinidades de 15, 25 e 35o/oo e expostos às salinidades experimentais de 0, 5, 10 e 15o/oo, durante 30 dias, à temperatura ambiente.

salinidade experimental (o/oo)	salinidade aclimação (o/oo)	animal	dia do Lt50	dia da morte do último animal	mortalidade aos 30 dias (%)
0	15	BDR	16	-	94
	15	BDF	21	-	98
	15	BSF	15	25	100
	15	BSM	9	14	100
0	25	BDR	16	25	100
	25	BDF	17	-	98
	25	BSF	16	20	100
	25	BSM	9	14	100
0	35	BDR	13	29	100
	35	BDF	17	26	100
	35	BSF	13	21	100
	35	BSM	9	13	100
5	15	BDR	-	-	46
	15	BDF	-	-	8
	15	BSF	14	27	100
	15	BSM	11	20	100
5	25	BDR	17	-	82
	25	BDF	17	-	64
	25	BSF	16	24	100
	25	BSM	13	19	100
5	35	BDR	13	19	100
	35	BDF	18	-	98
	35	BSF	13	18	100
	35	BSM	11	16	100
10	15	BDR	-	-	0
	15	BDF	-	-	0
	15	BSF	-	-	40
	15	BSM	12	-	98
10	25	BDR	-	-	12
	25	BDF	-	-	0
	25	BSF	-	-	46
	25	BSM	15	-	86
10	35	BDR	-	-	22
	35	BDF	-	-	2
	35	BSF	13	18	100
	35	BSM	12	18	100
15	15	BDR	-	-	0
	15	BDF	-	-	0
	15	BSF	-	-	2
	15	BSM	-	-	18
15	25	BDR	-	-	0
	25	BDF	-	-	0
	25	BSF	-	-	2
	25	BSM	-	-	2
15	35	BDR	-	-	16
	35	BDF	-	-	4
	35	BSF	-	-	24
	35	BSM	-	-	42

BDR= *B. darwinianus* do rio
BDF= *B. darwinianus* da foz
BSF= *B. solisianus* da foz
BSM= *B. solisianus* do mar

2.3- respostas fisiológicas e comportamentais dos indivíduos submetidos à variações crescentes na salinidade do meio:

Em relação aos *B. darwinianus* de um modo geral, nota-se que de 34 o/oo até 16 o/oo, o FPV dos indivíduos acompanhou as flutuações de salinidade do meio, mantendo-se ligeiramente hiperosmótico em relação a este (Fig. 21 e Tabelas 9 a 11). A partir de 13 o/oo a salinidade do FPV tende a ser variável e mais alta que o meio, e ao mesmo tempo os indivíduos começam a fechar as valvas (Fig. 23). As três formas de *B. darwinianus* se comportam de maneira distinta: as do rio e da foz se fecham, em média, antes dos animais do mar. Em todos os casos, após os indivíduos se fecharem, a concentração média do FPV se manteve alta, acima da salinidade do meio e nunca inferior a 12 o/oo.

Brachidontes solisianus manteve a salinidade interna igual ao meio na faixa de 34 a 25 o/oo (Fig. 22 e Tabelas 12 e 13), fechando a concha nas salinidades mais baixas, até que a água retornasse novamente a 19 o/oo (Fig. 24).

No decorrer do experimento, muitos indivíduos de *B. darwinianus* dos três pontos de coleta que estavam com as gônadas maduras, eliminaram gametas na água (Fig. 25). Este evento foi mais frequente nas salinidades mais baixas (durante a diluição da água), atingindo um pico a 10 o/oo. Outro pico de liberação de gametas, de menor intensidade, aconteceu a 16 o/oo (no retorno à água mais salgada). A frequência de animais do mar eliminando gametas foi maior (15% dos indivíduos) do que os animais do rio (3%) e da desembocadura (6%).

Através do Teste de Procedimento Simultâneo (STP) para diferenças entre os coeficientes de regressão, verificou-se que houve uma dife-

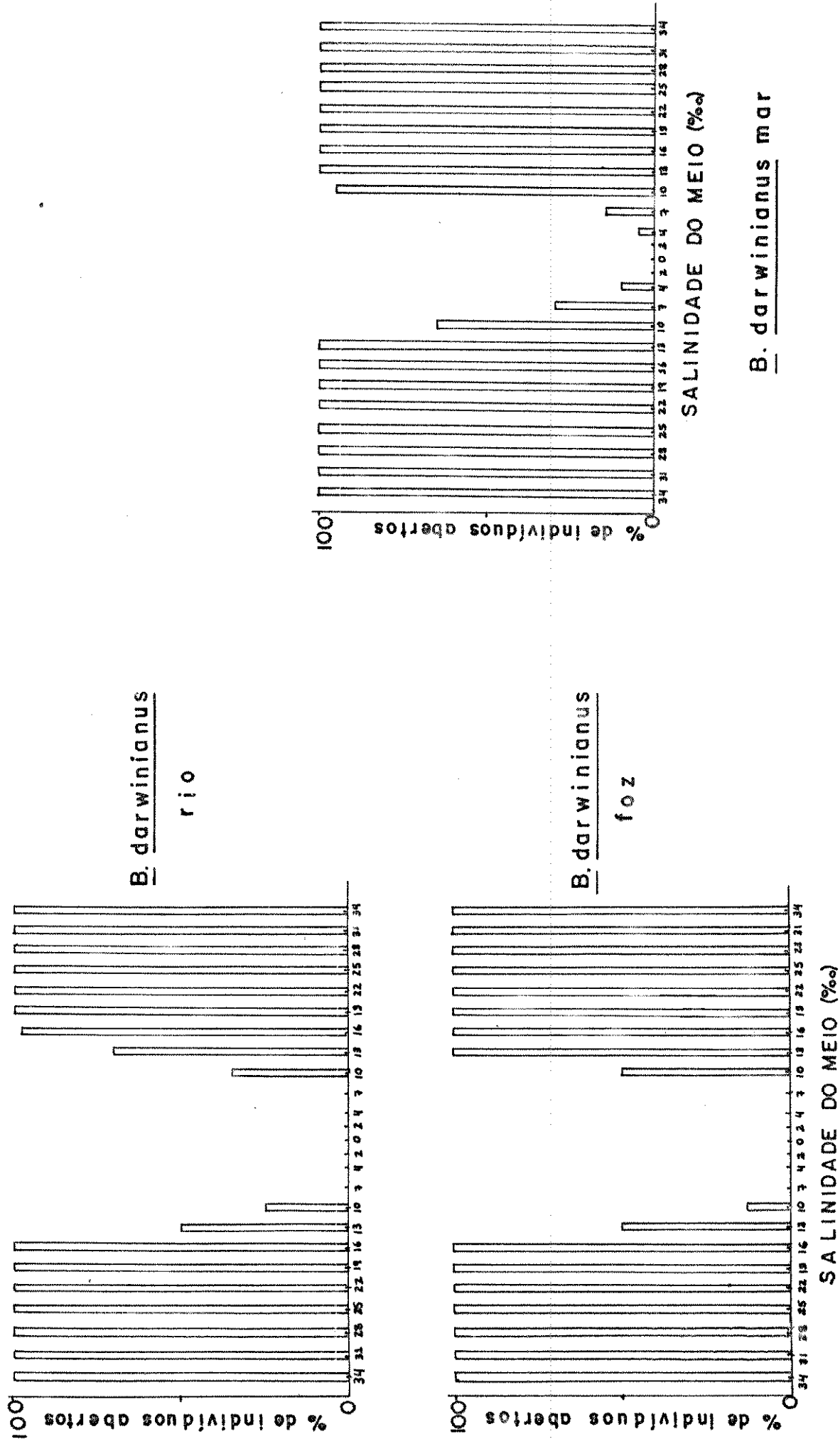
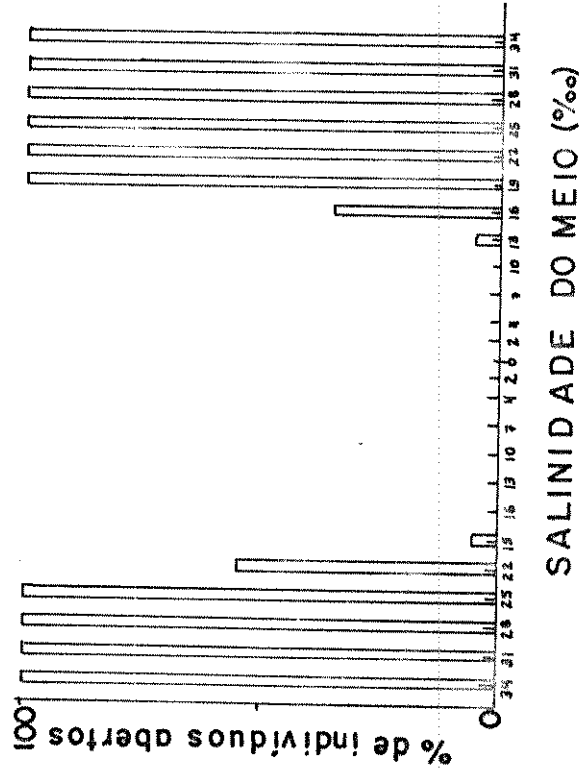


Figura 21: Percentagem média de indivíduos de Brachidontes darwinianus coletados no rio, foz e mar do Estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, que se mantiveram abertos nos experimentos de variações de salinidade da água em laboratório.

B. solisianus foz



B. solisianus mar

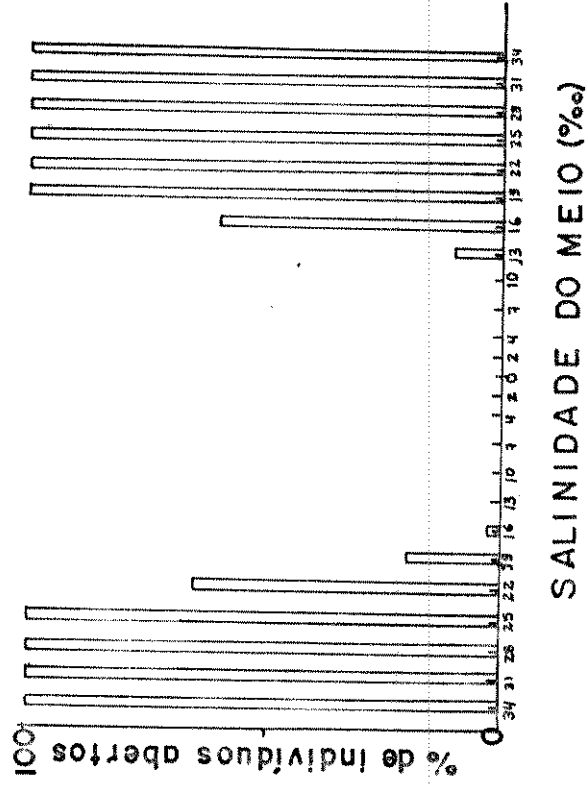


Figura 22: Percentagem média de indivíduos de *Brachidontes solisianus* coletados na foz e mar do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, que se mantiveram abertos nos experimentos de variações de salinidade da água em laboratório.

TABELA 9: Salinidade interna de indivíduos de *Brachidontes darwinianus* do Rio Escuro em função da alteração experimental da salinidade do meio.

salinidade do meio (o/oo)	salinidade média dos indivíduos (o/oo)	$I = \frac{\text{So/oo do meio}}{\text{So/oo do indiv.}}$	comportamento dos animais
34	34,0 ± 0,32	1,00	abertos e filtrando
31	31,5 ± 0,77	0,98	abertos e filtrando
28	28,8 ± 0,27	0,97	" " "
25	25,9 ± 0,25	0,97	" " "
22	22,3 ± 0,42	0,99	" " "
19	19,5 ± 0,63	0,97	" " "
16	17,1 ± 0,58	0,94	" " "
13	15,3 ± 1,81	0,85	50% abertos e filtrando
10	14,6 ± 1,36	0,68	25% " " " *
7	13,7 ± 2,94	0,51	Todos fechados
4	14,2 ± 2,04	0,28	"
2	14,2 ± 2,58	0,14	"
0	12,0 ± 4,69	0,00	"
2	12,5 ± 2,07	0,16	"
4	15,1 ± 1,00	0,27	"
7	14,9 ± 2,30	0,47	"
10	14,7 ± 2,10	0,68	35% abertos e filtrando
13	14,0 ± 0,30	0,93	70% " " "
16	16,2 ± 0,40	0,99	98% " " " **
19	19,3 ± 0,50	0,99	" " "
22	22,0 ± 0,00	1,00	" " "
25	24,4 ± 0,50	1,02	" " "
28	28,0 ± 0,00	1,00	" " "
31	31,0 ± 0,00	1,00	" " "
34	33,6 ± 0,50	1,01	" " "

* dois indivíduos eliminando gametas na água

** um indivíduo eliminando gametas na água

TABELA 10: Salinidade interna de indivíduos de *Brachidontes darwinianus* da foz do Rio Escuro, em função da alteração experimental da salinidade do meio.

salinidade do meio (o/oo)	salinidade média dos indivíduos (o/oo)	$I = \frac{So/oo \text{ meio}}{So/oo \text{ ind.}}$	comportamento dos animais			
34	34,3 ± 0,82	0,99	100%	abertos e filtrando		
31	31,4 ± 0,58	0,99	"	"	"	"
28	28,5 ± 0,55	0,98	"	"	"	"
25	25,6 ± 0,48	0,98	"	"	"	"
22	22,6 ± 0,80	0,97	"	"	"	"
19	19,7 ± 0,52	0,96	"	"	"	"
16	16,8 ± 0,75	0,95	"	"	"	"
13	15,8 ± 1,21	0,82	50%	"	"	"
10	16,5 ± 2,86	0,61	12.5%	"	"	"
7	16,1 ± 1,28	0,44	Todos fechados			
4	13,1 ± 2,38	0,31	"	"		
2	14,7 ± 1,75	0,14	"	"		
0	13,4 ± 2,42	0,00	"	"		
2	13,8 ± 1,30	0,15	"	"		
4	17,2 ± 1,40	0,23	"	"		
7	14,1 ± 1,70	0,50	"	"		
10	14,0 ± 1,70	0,71	50%	abertos e filtrando		
13	14,8 ± 1,00	0,88	Todos	"	"	"
16	16,1 ± 0,20	0,99	"	"	"	"
19	19,7 ± 0,50	0,97	"	"	"	"
22	22,0 ± 0,00	1,00	"	"	"	"
25	24,7 ± 0,40	1,01	"	"	"	"
28	28,0 ± 0,00	1,00	"	"	"	"
31	30,8 ± 0,30	1,01	"	"	"	"
34	33,7 ± 0,80	1,01	"	"	"	"

* um indivíduo eliminando gametas na água
** dois indivíduos eliminando gametas na água
*** três indivíduos eliminando gametas na água

Tabela 11: Salinidade interna de indivíduos de *Brachidontes darwinianus* do mar do estuário do Rio Escuro em função da alteração experimental da salinidade do meio.

salinidade do meio (o/oo)	salinidade média dos indivíduos (o/oo)	$I = \frac{S_o}{S_i}$ So/oo meio So/oo indiv.	comportamento dos animais			
34	33,91 ± 0,20	1,00	100%	abertos e filtrando		
31	31,0 ± 0,89	1,00	"	"	"	"
28	28,2 ± 0,41	0,99	"	"	"	"
25	26,4 ± 1,11	0,95	"	"	"	"
22	22,8 ± 0,52	0,97	"	"	"	"
19	19,8 ± 0,41	0,96	"	"	"	"
16	17,6 ± 1,32	0,91	"	"	"	"
13	16,1 ± 0,49	0,81	"	"	"	"
10	15,8 ± 1,72	0,63	65%	"	"	"
7	15,7 ± 1,03	0,45	30%	"	"	"
4	13,5 ± 2,81	0,30	10%	"	"	"
2	14,7 ± 2,94	0,14	Todos fechados			
0	15,0 ± 2,10	0,00	"	"		
2	12,2 ± 3,30	0,16	"	"		
4	15,8 ± 2,10	0,25	5%	abertos e filtrando		
7	13,5 ± 1,20	0,52	15%	"	"	"
10	13,7 ± 1,00	0,73	95%	"	"	"
13	15,3 ± 1,70	0,85	Todos	"	"	"
16	17,8 ± 1,70	0,90	"	"	"	"
19	19,7 ± 0,40	0,97	"	"	"	"
22	22,5 ± 0,80	0,98	"	"	"	"
25	25,2 ± 0,60	0,99	"	"	"	"
28	27,8 ± 0,41	1,01	"	"	"	"
31	31,2 ± 0,70	0,99	"	"	"	"
34	34,0 ± 0,00	1,00	"	"	"	"

* um indivíduo eliminando gametas na água

** oito indivíduos eliminando gametas na água

Tabela 12: Salinidade interna de indivíduos de *Brachidontes solisianus* da foz do Rio Escuro em função da alteração experimental da salinidade do meio.

salinidade do meio (o/oo)	salinidade média dos indivíduos (o/oo)	$I = \frac{\text{So/oo meio}}{\text{So/oo indiv.}}$	Comportamento dos animais
34	34,15 ± 0,41	1,00	100% abertos e filtrando
31	31,4 ± 0,38	0,99	" " " "
28	28,9 ± 0,63	0,97	" " " "
25	25,9 ± 0,25	0,97	" " " "
22	23,8 ± 1,21	0,92	55% " " "
19	21,7 ± 1,03	0,88	5% " " "
16	22,3 ± 3,28	0,72	Todos fechados
13	22,5 ± 3,27	0,58	" "
10	22,8 ± 2,56	0,44	" "
7	19,3 ± 5,88	0,36	" "
4	21,2 ± 1,60	0,19	" "
2	19,2 ± 2,56	0,10	" "
0	19,6 ± 1,74	0,00	" "
2	14,4 ± 3,70	0,14	" "
4	19,2 ± 3,80	0,21	" "
7	19,3 ± 2,10	0,36	" "
10	19,3 ± 1,20	0,52	" "
13	20,2 ± 2,30	0,64	5% abertos e filtrando
16	20,7 ± 3,80	0,77	35% " " "
19	21,2 ± 1,60	0,90	Todos " " "
22	22,8 ± 0,80	0,97	" " " "
25	25,6 ± 0,70	0,98	" " " "
28	28,0 ± 0,00	1,00	" " " "
31	31,3 ± 0,50	0,99	" " " "
34	34,1 ± 0,20	1,00	" " " "

Tabela 13: Salinidade interna de indivíduos de *Brachidontes solisianus* do mar do estuário do Rio Escuro, em função da alteração experimental da salinidade do meio.

salinidade do meio (o/oo)	salinidade média dos indivíduos (o/oo)	$I = \frac{So}{oo} \frac{\text{meio}}{\text{indiv.}}$	Comportamento dos animais
34	34,0 ± 0,00	1,00	100% abertos e filtrando
31	31,6 ± 0,66	0,98	" " " "
28	29,6 ± 0,75	0,95	" " " "
25	26,0 ± 0,00	0,96	" " " "
22	24,4 ± 1,02	0,90	65% " " "
19	21,8 ± 1,47	0,87	20% " " "
16	21,6 ± 1,74	0,74	2.5% " " "
13	20,4 ± 2,15	0,64	Todos fechados
10	19,8 ± 2,38	0,51	" "
7	17,8 ± 3,31	0,39	" "
4	19,4 ± 2,33	0,21	" "
2	18,9 ± 2,90	0,11	" "
0	15,5 + 2,43	0,00	" "
2	13,1 ± 2,50	0,15	" "
4	18,0 ± 3,00	0,22	" "
7	17,3 ± 1,70	0,41	" "
10	17,2 ± 2,70	0,58	" "
13	20,1 ± 1,60	0,65	10% abertos e filtrando
16	19,8 ± 1,20	0,81	60% abertos e filtrando
19	20,6 ± 0,50	0,92	Todos " " "
22	22,8 ± 0,80	0,97	" " " "
25	25,6 ± 0,70	0,98	" " " "
28	28,0 ± 0,00	1,00	" " " "
31	31,3 ± 0,80	0,99	" " " "
34	34,0 ± 0,00	1,00	" " " "

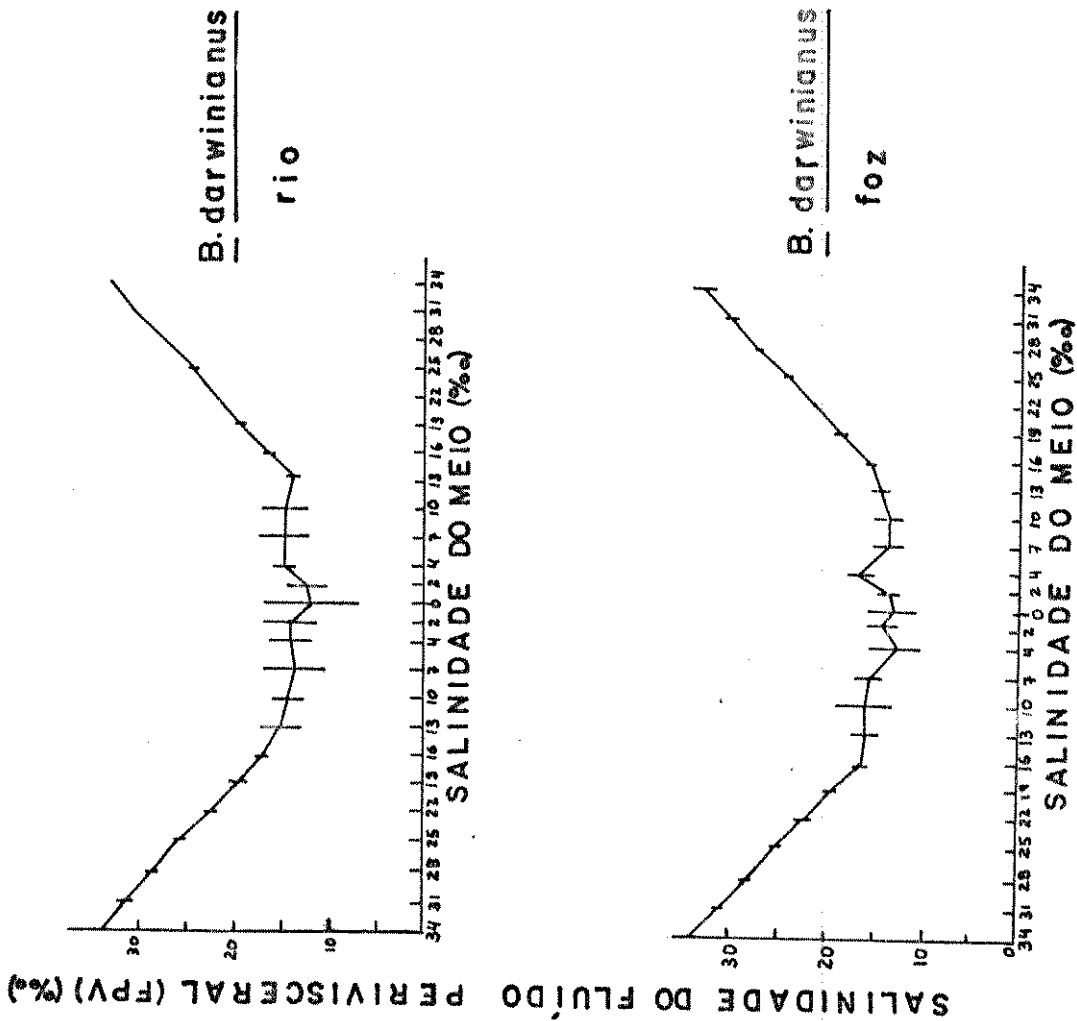
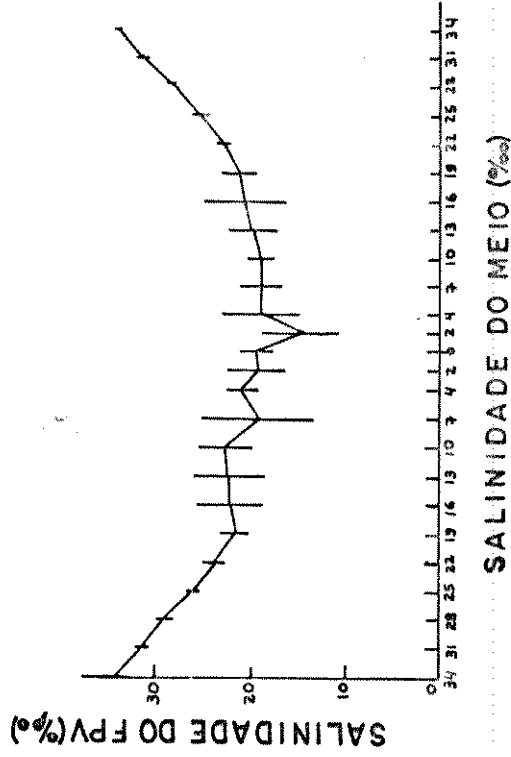


Figura 23: Valores médios de salinidade do fluido perivisceral (FPV) dos indivíduos de Brachidontes darwinianus coletados no rio, foz e mar do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, segundo as variações de salinidade da água em laboratório. A barra representa um desvio-padrão acima e um abaixo da média.

B. solisianus foz



B. solisianus mar

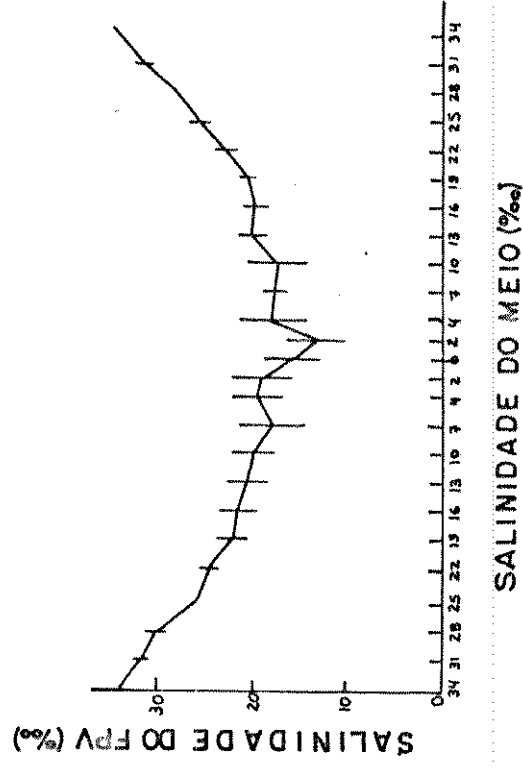


Figura 24: Valores médios de salinidade do fluído perivisceral (FPV) dos indivíduos de *Brachidontes solisianus* coletados na foz e mar do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, segundo as variações de salinidade da água em laboratório. A barra representa um desvio-padrão acima e um abaixo da média.

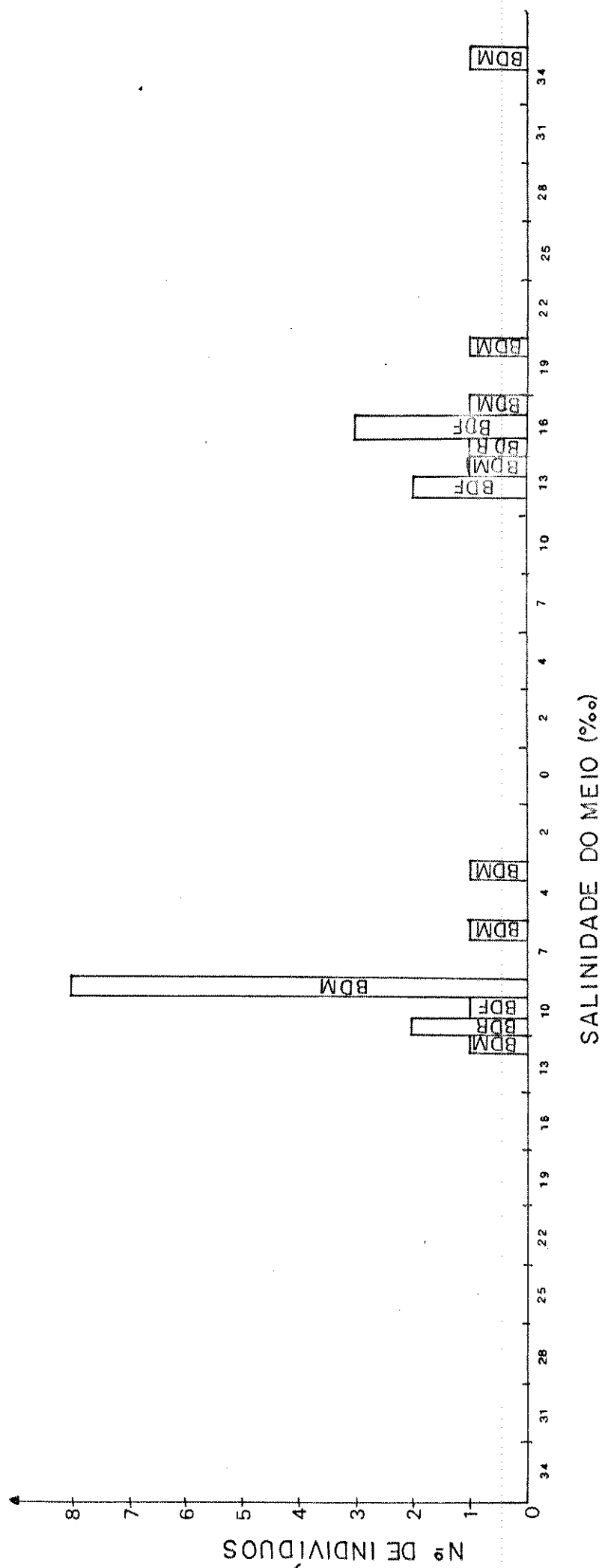


Figura 25: Número de indivíduos de *Brachidontes darwinianus* do estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP, eliminando gametas na água, em função da alteração experimental da salinidade do meio.

BDR = *B. darwinianus* do rio

BDF = *B. darwinianus* da foz

BDM = *B. darwinianus* do mar

rença significativa entre as retas descendentes das três populações de *B. darwinianus* e as retas descendentes das duas populações de *B. solisianus*, o mesmo acontecendo em relação às retas ascendentes, significativamente diferentes entre as duas espécies, sem porém apresentar diferenças entre populações da mesma espécie (Tabelas 14-16).

3- EXPERIMENTOS DE EXPOSIÇÃO AO AR:

A sobrevivência no sol, nos experimentos realizados em janeiro (Fig. 26) foi menor do que nos experimentos de abril (Fig. 27). Nos dois experimentos, *B. darwinianus* foi mais sensível à exposição ao ar do que *B. solisianus*. Essa maior sensibilidade dos *B. darwinianus* fica mais evidente no experimento feito em janeiro, quando os déficits de saturação foram maiores. Nos experimentos realizados à sombra, em paralelo com os anteriores, não se registraram mortes em qualquer população de *B. darwinianus* e *B. solisianus*.

A gama de temperatura do ar praticamente não variou nos dois testes, porém a umidade relativa foi mais baixa em janeiro (55 a 68%) quando comparada com a umidade registrada em abril (72 a 84%), o que causou uma elevação acentuada no déficit de saturação no primeiro experimento (12 a 16 mm/Hg) em relação ao segundo (6 a 10 mm/Hg).

Tabela 14: Equações das retas relacionando o log da salinidade média dos fluídos periviscerais (FPV) (Y) e salinidade do meio (X) de duas espécies de Brachidontes coletadas no estuário do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

Retas descendentes (salinidade do meio: 34 a 0o/oo)

espécie:	equação de regressão
B.darwinianus do rio	y= 1,05 + 0,0137 x
B.darwinianus da foz	y= 1,09 + 0,0124 x
B.darwinianus do mar	y= 1,10 + 0,0179 x
B.solisianus da foz	y= 1,27 + 0,0064 x
B.solisianus do mar	y= 1,21 + 0,0089 x

Retas ascendentes (salinidade do meio: 0 a 34o/oo)

espécie:	equação de regressão
B.darwinianus do rio	y= 1,05 + 0,0140 x
B.darwinianus da foz	y= 1,08 + 0,0120 x
B.darwinianus do mar	y= 1,08 + 0,0127 x
B.solisianus da foz	y= 1,21 + 0,0084 x
B.solisianus do mar	y= 1,15 + 0,0106 x

Tabela 15: análise de variância para determinação de igualdade entre as inclinações das linhas de regressão.

retas descendentes:

Fonte de variância	SQ	GL	QM	F	PROBABIL.
entre regressões	0,30483	4	0,07621	23,14227	P < 0,01
Dentro das regressões	1,1986	364	0,003293		

retas ascendentes:

Fonte de variância	SQ	GL	QM	F	PROBABIL.
entre regressões	0,1501	4	0,037525	9,52	P < 0,01
dentro das regressões	1,5028	381	0,00394		

Tabela 16: Teste de procedimento simultâneo (STP) para diferenças entre os coeficientes de regressão das retas de salinidade do fluido perivisceral (FPV) dos *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* do estuário do Rio Escuro.

retas descendentes:	NÍVEL DE	
	SQ	SIGNIFICANCIA
entre as 3 formas de <i>B. darwinianus</i> + <i>B. solisianus</i> da foz	0,2691	P < 0,01
entre as 3 formas de <i>B. darwinianus</i>	0,0177	N.S.
entre as 2 formas de <i>B. solisianus</i>	0,02697	N.S.
retas ascendentes:	NÍVEL DE	
	SQ	SIGNIFICANCIA
entre as 3 formas de <i>B. darwinianus</i> + <i>B. solisianus</i> da foz	0,1425	P < 0,01
entre as 3 formas de <i>B. darwinianus</i>	0,01166	N.S.
entre as 2 formas de <i>B. solisianus</i>	0,02235	N.S.
SQ crítica 0,01= 0,043731		



UR (%)	66	60	55	55	60	63	63	65	65	68	68	68	(55 - 68)
T (°C) AR	29,5	30,0	31,0	31,0	30,5	30,0	30,0	29,0	29,0	28,5	28,5	28,5	(28,5 - 31,0)
T (°C) PEDRA	35,5	36,0	38,0	41,5	42,0	44,0	41,5	40,5	39,5	38,5	37,5	38,0	(35,5 - 44,0)
D.S. mm/Hg	13	15	16	16	15	14	14	14	14	12	12	12	(12-16)

Figura 26: Sobrevivência dos *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* do estuário do Rio Verde expostos ao ar durante 6 horas na Praia do Rio Verde no dia 16/1/86, com dados microclimáticos. Cada amostra tinha 10 indivíduos.

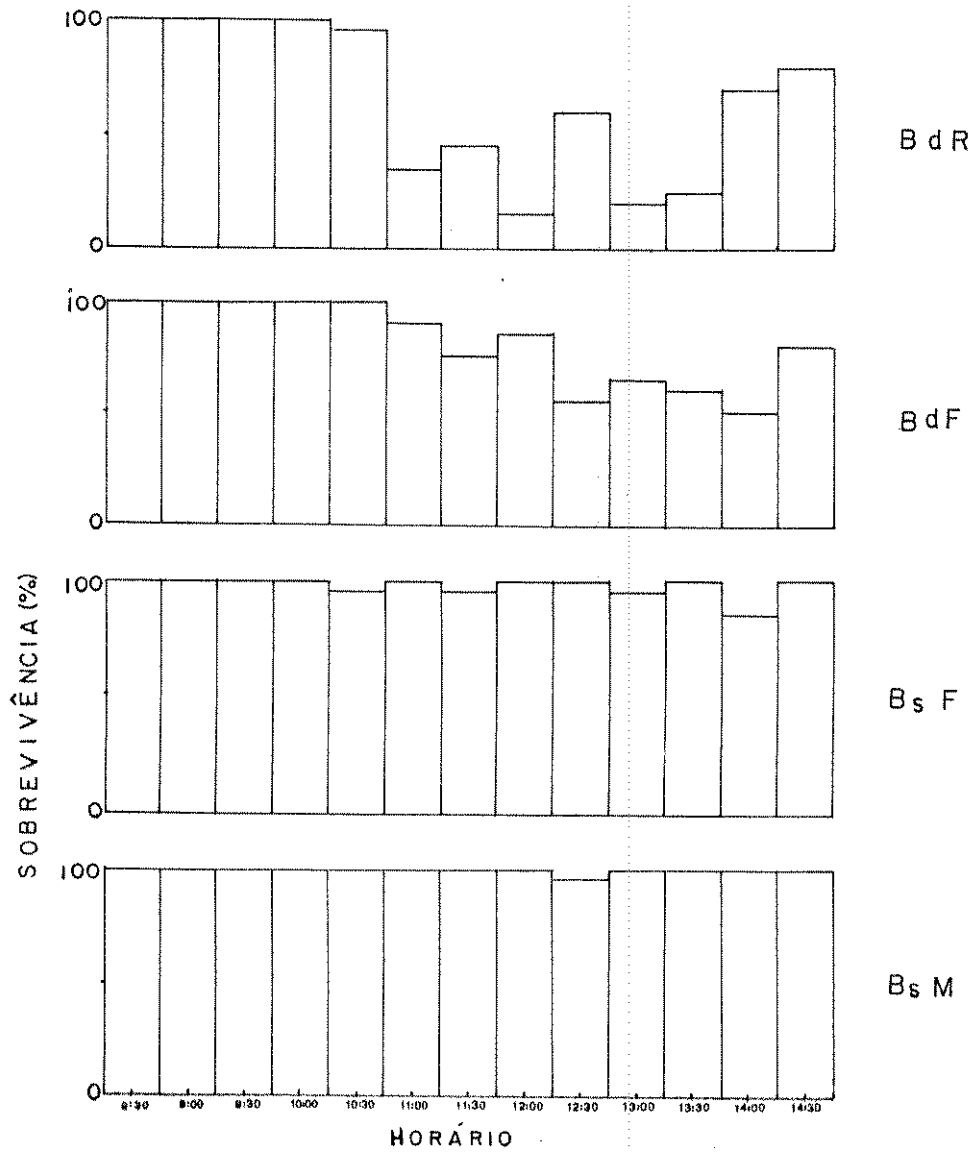
UR= umidade relativa; t(°C)ar= temperatura do ar; t(°C) pedra= temperatura da pedra onde os animais foram colocados; DS (mm/Hg)= déficit de saturação do ar. Os valores entre parênteses à direita referem-se aos intervalos de variação desses parâmetros.

Bdr= *B. darwinianus* coletados no rio

Bdf= *B. darwinianus* coletados na foz

Bsf= *B. solisianus* coletados na foz

Bsm= *B. solisianus* coletados no mar



UR(%)	74	73	72	74	74	74	74	76	76	78	82	84	82	(72-84)
T(°C) AR	29,5	30,5	31,5	31,5	31,0	31,0	32,0	31,0	30,5	29,0	28,5	28,5	29,0	(28,5- 32,0)
T(°C) PEDRA	32,0	36,5	36,5	38,5	41,5	41,0	43,0	41,0	40,0	40,5	40,0	36,5	36,0	(32,0- 43,0)
D.S. (mm/Hg)	9	10	10	10	10	10	10	9	8	7	6	6	6	(6-10)

Figura 27: Sobrevivência dos Brachidontes darwinianus e B. solisianus do estuário do Rio Verde expostos ao ar durante 6 horas e meia na Praia do Rio Verde no dia 10/4/86, com dados microclimáticos. Cada amostra tinha 20 indivíduos.

UR= umidade relativa; t(°C)ar= temperatura do ar; t(°C) pedra= temperatura da pedra onde os animais foram colocados; DS(mm/Hg)= déficit de saturação do ar. Os valores entre parênteses à direita referem-se aos intervalos de variação desses parâmetros.

BdR= B. darwinianus coletados no rio

BdF= B. darwinianus coletados na foz

BsF= B. solisianus coletados na foz

BsM= B. solisianus coletados no mar

4.-EXPERIMENTOS RELATIVOS AO CRESCIMENTO DOS MEXILHÕES:

Nos experimentos de crescimento dos *Brachidontes*, houve um crescimento maior em *B. darwinianus* e um efeito forte negativo de densidade sobre crescimento. As duas espécies respondem de maneira diferente ao aumento da densidade (Tabela 17 e Apêndice).

Esta análise precisa ser interpretada com cautela devido à perda de vários mexilhões, pois o número de indivíduos em cada observação variou consideravelmente. Isto leva a variações nos desvio-padrões das médias, que, em última análise, são as observações do experimento. O efeito deletério que a heterocedasticidade poderia apresentar no modelo utilizado foi contornado; as várias análises mostraram que a variação nos desvio-padrões não foi excessiva, e portanto, este não é um problema para os dados.

Algumas cordas perderam-se devido às fortes ondas. Isto causa um problema para a análise, pois os resultados não têm mais uma estrutura balanceada, principalmente devido à perda integral de uma combinação de fatores, impedindo a estimação de alguns efeitos e interações. Como na análise multivariada só é possível levar em conta observações completas, com os quatro tempos, muitas observações foram abandonadas porque tinham um ou mais tempos perdidos. Com isto, apenas 153 observações puderam ser usadas (com os quatro tempos no modelo) e, algumas interações como por exemplo aquelas envolvendo o fator nível, não puderam ser estimadas. Para dar informação, ainda que parcial, dessas interações, realizou-se também uma análise embasada em um modelo com apenas os dois tempos iniciais.

Tabela 17: Níveis de significância para testes no tempo, modelo com quatro tempos, excluindo o fator nível de maré.

Teste	Probabilidade
tempo	0,0001
tempoXmeio	0,9860
tempoXnível	NE
tempoXdensidade	0,0005
tempoXespécie	0,0001
tempoXsimpatria	0,6017
tempoXmeioXnível	NE
tempoXmeioXdensidade	0,7420
tempoXmeioXespécie	0,8942
tempoXmeioXsimpatria	0,8198
tempoXnívelXdensidade	NE
tempoXnívelXespécie	NE
tempoXnívelXsimpatria	NE
tempoXdensidadeXespécie	0,0468
tempoXdensidadeXsimpatria	0,9850

NE : não-estimável

4.1- Análise com todos os tempos:

Na análise, nota-se que os fatores meio e simpatria (competição interespecífica) não são importantes na determinação do crescimento dos mexilhões no tempo (Tabela 17). São altamente significantes os efeitos de densidade e espécie ($p < 0,005$). O valor de $p = 0.047$ para a interação tempoXdensidadeXespécie não é evidência muito forte da existência dessa interação. Esse resultado permite simplificar a discussão subsequente e a análise do experimento.

Como foi dito anteriormente, o efeito de nível de maré não pode ser medido por causa da perda de tratamentos. No meio "mar", foram perdidas todas as observações no nível de maré ocupado por *B.darwinianus*; no meio "foz", perderam-se as observações no nível de *B.darwinianus* nos tempos 3 e 4.

4.2- Análise dos resultados nos dois primeiros tempos:

Para poder estimar o efeito do parâmetro nível de maré, realizou-se uma análise em separado para os dois primeiros tempos. Aqui o efeito do "nível" pode ser estimado, bem como as suas interações, utilizando-se os mesmos testes empregados nas análises de quatro tempos (Tabela 18).

Tabela 18: Níveis de significância para testes no tempo, modelo com dois tempos.

teste	Probabilidade
tempo	0,0001
tempoxmeio	0,0904
tempoxnível	0,0116
tempoxdensidade.....	0,8260
tempoxespécie	0,0001
tempoxsimpatria	0,8762
tempoxmeioxnível	0,3417
tempoxmeioxdensidade	0,5340
tempoxmeioxespécie	0,0307
tempoxmeioxsimpatria	0,2357
tempoxnívelxdensidade	0,7007
tempoxnívelxespécie	0,0001
tempoxnívelxsimpatria	0,4299
tempoxdensidadexespécie	0,3722
tempoxdensidadexsimpatria ...	0,8686

Vê-se que são significantes tempo, tempoxnível, tempoxespécie, tempoxmeioxespécie e tempoxnívelxespécie. Esses resultados mostram que o nível de maré tem um importante efeito em aumentar o crescimento de *B. darwinianus* no nível inferior de maré, enquanto o efeito em *B. solisianus* é diferente. Em cada tempo são relevantes espécie e nível em suas combinações. Diferentemente do resultado da análise com quatro tempos, densidade não teve efeito, provavelmente devido ao tamanho reduzido dos indivíduos na fase inicial do experimento.

4.3- Análise dos efeitos de espécie e densidade no tempo:

Para avaliar a expressão dos efeitos de densidade nas duas espécies através do tempo, fez-se uma regressão para cada combinação de espécie e densidade (ignorando nível, meio e simpatria) em função de um polinômio quadrático no tempo:

$$c = a + b_1T + b_2T^2, \text{ onde:}$$

"c" é o comprimento (em mm), "T" é o tempo (dias) e as letras minúsculas coeficientes.

O modelo foi ajustado através de procedimentos apropriados, que levam em conta a auto-correlação das séries de dados. Empregou-se o procedimento "Autoreg" do SAS para os cálculos. Note-se que os ajustes não deixaram grau de liberdade para estimativas do erro. Assim, eles só podem ser interpretados de uma maneira aproximada e informal.

O intercepto das regressões pouco variou entre espécies ou densidades, devido ao controle dos tamanhos no tempo zero (Tabela 19).

Tabela 19: Coeficientes das regressões polinomiais quadráticas entre comprimento (Y) e tempo (X) para diferentes densidades de *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus*. $Y = a + b_1X + b_2X^2$

espécie	densidade (nº ind.na gaiola)	a	b1	b2
<i>Brachidontes darwinianus</i> da foz	10	8,617	1,271	0,003
	20	9,349	0,943	0,058
	40	9,756	0,620	0,054
	80	9,218	0,963	-0,002
<i>Brachidontes darwinianus</i> do mar	10	8,922	0,382	0,313
	20	9,218	0,007	0,299
	40	8,202	1,960	-0,156
	80	9,221	0,388	0,082
<i>Brachidontes darwinianus</i> do rio	10	10,274	-0,909	0,585
	20	9,140	0,602	0,080
	40	8,574	1,416	-0,147
	80	8,143	1,923	-0,273
<i>Brachidontes solisianus</i> da foz	10	10,416	-0,238	0,084
	20	10,609	-0,083	0,041
	40	10,199	0,437	-0,078
	80	10,369	0,117	0,014
<i>Brachidontes solisianus</i> do mar	10	9,990	0,567	-0,080
	20	10,455	0,415	-0,092
	40	10,547	0,383	-0,067
	80	10,603	0,109	0,003

Gráficos elaborados das regressões são apresentados nas Figuras 28 a 34. Para analisar o padrão de crescimento foi eliminado o efeito atribuído ao comprimento médio inicial, usando um modelo de covariância com o comprimento médio inicial dos animais na gaiola como covariável, para medir os efeitos do meio, nível, densidade, espécie e simpatria no comprimento médio final. Os resultados desta análise estão nas Tabelas 20 e 21.

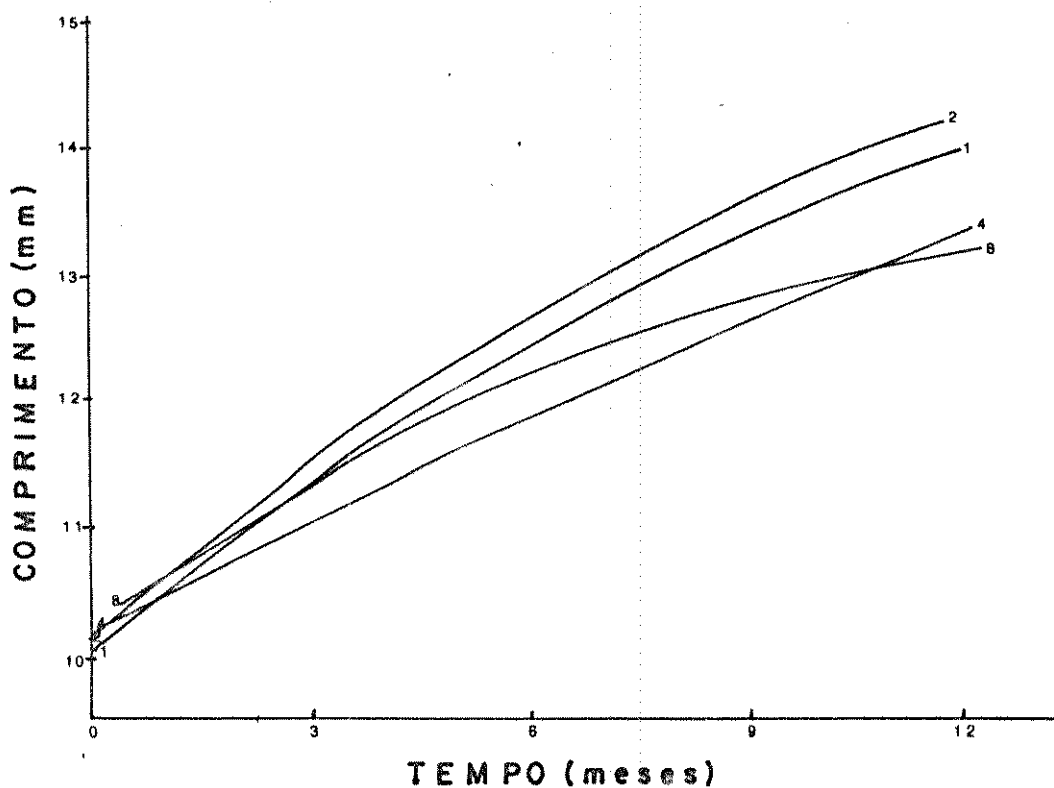


Figura 28: Crescimento médio (em milímetros) de 4 densidades de *Brachidontes darwinianus* coletados na foz do Rio Verde, E.E.Juréia, SP, em gaiolas, mantidos sob diferentes condições.

- 1- gaiolas com 10 indivíduos
- 2- gaiolas com 20 indivíduos
- 4- gaiolas com 40 indivíduos
- 8- gaiolas com 80 indivíduos

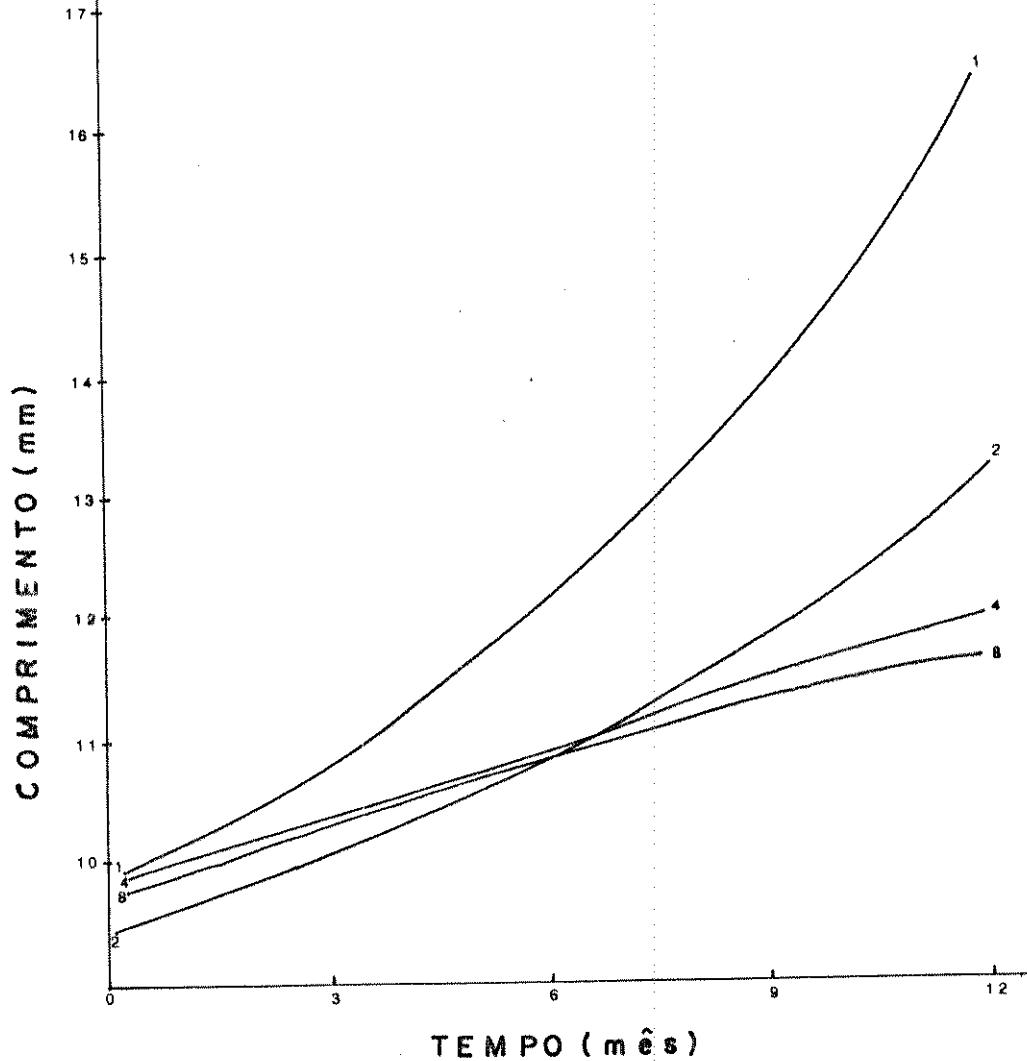


Figura 29: Crescimento médio (em milímetros) de 4 densidades de *Brachidontes darwinianus* coletados no Rio Verde, E.E.Juréia, SP, em gaiolas, mantidos sob diferentes condições.

- 1- gaiolas com 10 indivíduos
- 2- gaiolas com 20 indivíduos
- 4- gaiolas com 40 indivíduos
- 8- gaiolas com 80 indivíduos

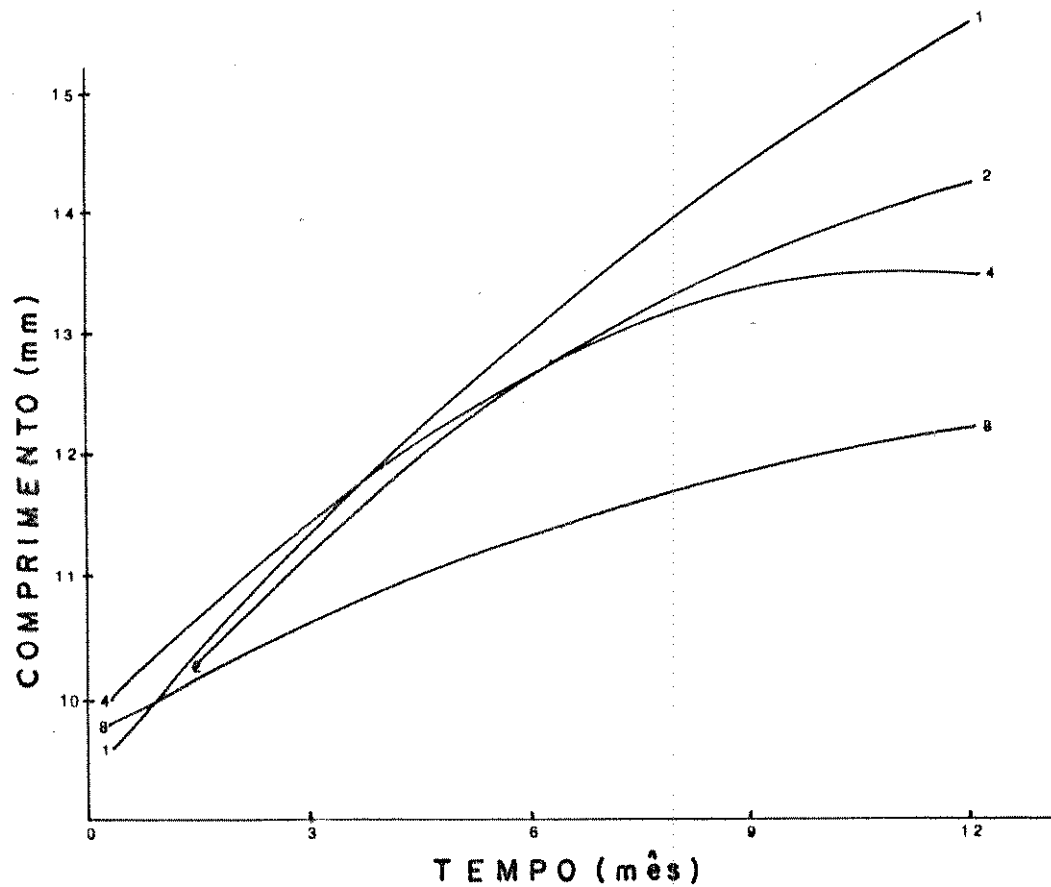


Figura 30: Crescimento médio (em milímetros) de 4 densidades dos *Brachidontes darwinianus* coletados no mar do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP, em gaiolas, mantidos sob diferentes condições.

- 1- gaiolas com 10 indivíduos
- 2- gaiolas com 20 indivíduos
- 4- gaiolas com 40 indivíduos
- 8- gaiolas com 80 indivíduos

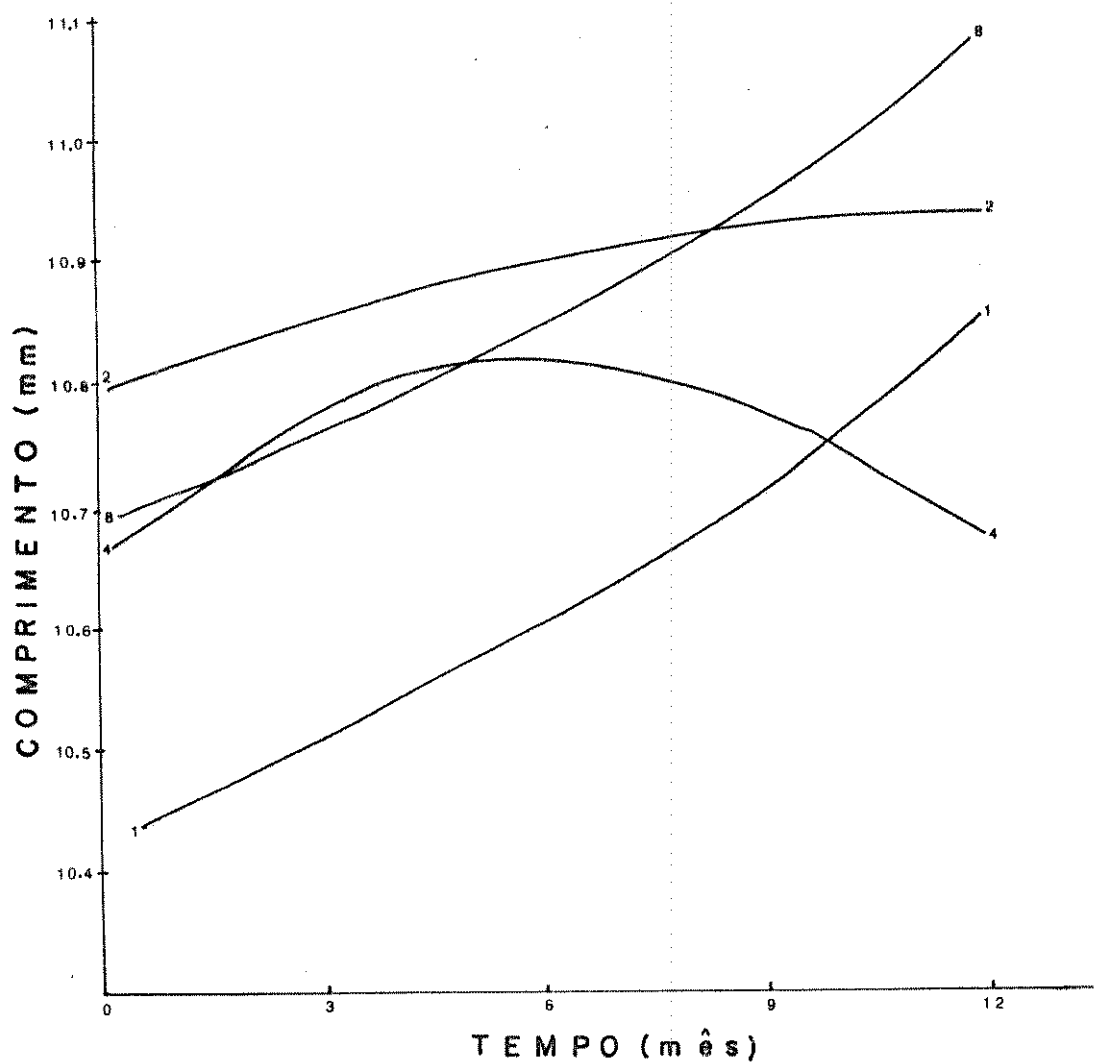


Figura 31: Crescimento médio (em milímetros) de 4 densidades dos *Brachidontes solisianus* coletados na foz do Rio Verde, E.E. Juréia, SP, em gaiolas, mantidos sob diferentes condições.

- 1- gaiolas com 10 indivíduos
- 2- gaiolas com 20 indivíduos
- 4- gaiolas com 40 indivíduos
- 8- gaiolas com 80 indivíduos

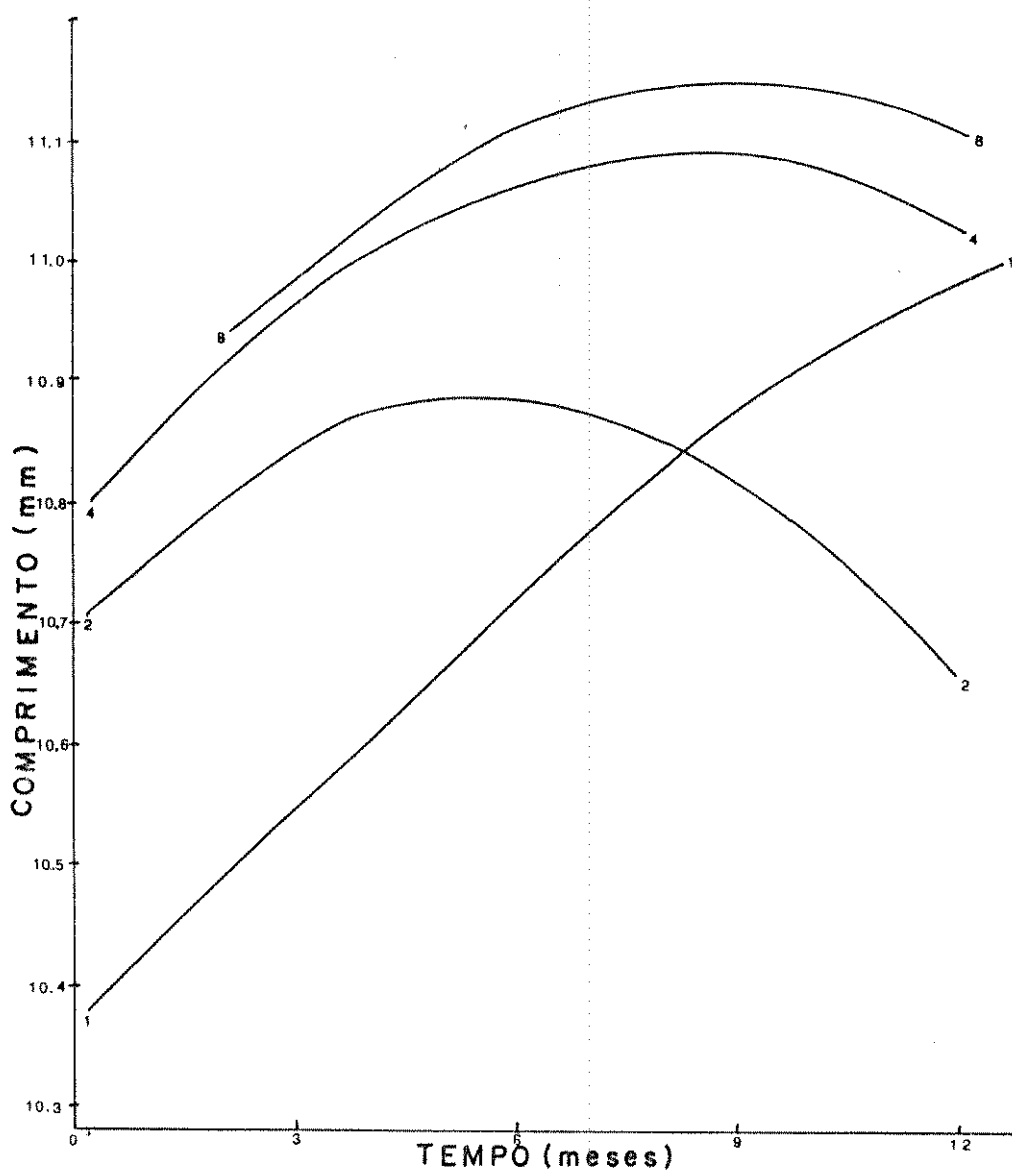


Figura 32: Crescimento médio (em milímetros) de 4 densidades dos *Brachidontes solisianus* coletados no mar do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP, em gaiolas, mantidos sob diferentes condições.

- 1- gaiolas com 10 indivíduos
- 2- gaiolas com 20 indivíduos
- 4- gaiolas com 40 indivíduos
- 8- gaiolas com 80 indivíduos

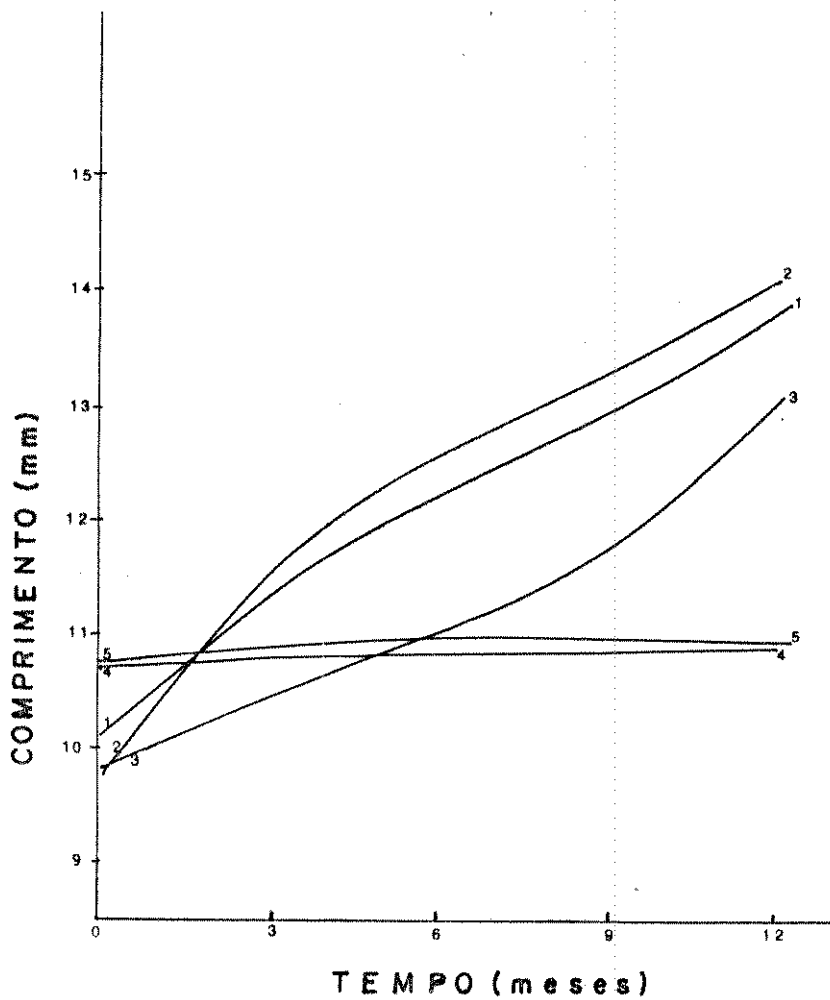


Figura 33: Comprimento médio (em milímetros) dos *Brachidontes darwianus* coletados na foz (1), no mar (2) e rio (3) e *B. solisianus* coletados na foz (4) e mar (5) do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP, em gaiolas nas várias combinações de densidade, nível de maré, meio, e presença de outra espécie.

Tabela 20: Comparação Múltipla (Método de Ryan-Einot-Gabriel-Welsch) de médias de comprimento final ajustadas para as médias de comprimento inicial.

grupo	média	N	espécie
A	14.0873	15	B. darwinianus do mar
A	13.8030	37	B. darwinianus da foz
A	12.9768	22	B. darwinianus do rio
B	10.9038	40	B. solisianus do mar
B	10.8756	39	B. solisianus da foz

(Médias com letras diferentes são significativamente diferentes ao nível de 5%).

Tabela 21: Comparação Múltipla (Método de Ryan-Einot-Gabriel-Welsch) de médias de comprimento final de *Brachidontes* spp ajustadas para as médias de comprimento inicial em todos os experimentos. As médias não são significativamente diferentes ao nível de 5%.

densidade (nº de indiv. na gaiola)	média (mm)	N
10	12,8427	30
20	12,2583	52
40	11.9343	53
80	11.8100	18

5- ASPECTOS BIOMETRICOS E VARIAÇÕES FENOTÍPICAS NA CONCHA DE *Brachiodontes*

Num estudo preliminar entre as proporções de *B. darwinianus*, foi registrada uma diferença na relação comprimento X altura dos animais coletados no Rio Escuro e na foz do mesmo estuário: os animais do rio foram significativamente mais largos que os animais da foz (Tabela 22). Entre os animais coletados no Rio Verde, não existem diferenças significativas entre as alturas dos indivíduos de vários pontos. Em relação à espessura, não houve diferença significativa entre os animais dos vários pontos (Tabela 23). Os *B. solisianus* não apresentaram diferenças entre as proporções de comprimento, altura e espessura (Tabelas 22 e 23 e Apêndice).

Foram observadas ainda diferenças na morfologia externa da concha nos *B. darwinianus* coletados no mar e colocados em gaiolas no rio. As conchas destes animais, no momento da coleta, apresentavam perióstraco gasto, sem estrias, e relativamente grossas. Após o período de crescimento no rio, a parte nova da concha apresentava perióstraco preto ou marrom, com muitas estrias, além da espessura da concha ser bem mais fina, quando comparada com a parte mais velha (Figura 35). Esta diferença entre a parte velha e a parte nova da concha foi relativamente comum e tanto mais visível quanto mais estressada fosse a concha antiga. A parte nova também foi muito semelhante àquela de animais que sempre estiveram no rio.

Os *B. darwinianus* do rio, colocados em gaiolas no nível superior de maré média, não apresentaram mudanças na concha, como o desgaste do perióstraco por exemplo. Observou-se também entre os *B. darwinianus*

Tabela 22: Análise de variância para determinação da igualdade entre as inclinações das linhas de regressão do comprimento e largura dos indivíduos de *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* do estuário do Rio Escuro e Estuário do Rio Verde.

Estuário do Rio Escuro - Ubatuba

B. darwinianus do rio X *B. darwinianus* da foz

Fonte de variância	gl	SQ	QM	F
entre regressões	1	3,74	3,74	11,29 (p<0.001)
dentro das regressões	62	20,54	0,33	

Estuário do Rio Verde - E.E. Juréia

B. darwinianus rio X foz X mar

Fonte de variância	gl	SQ	QM	F
entre regressões	2	5,54	2,73	3,02 N.S.
dentro das regressões	65	58,70	0,90	

B. solisianus foz e mar dos dois estuários:

Fonte de variância	gl	SQ	QM	F
entre regressões	3	0,3	0,1	0,75 N.S.
dentro das regressões	74	9,83	0,13	

N.S.= Não Significativo.

Tabela 23: Análise de variância para determinação da igualdade entre as inclinações das linhas de regressão de comprimento e espessura dos indivíduos de *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* coletados no estuário do Rio Escuro e Estuário do Rio Verde.

B. darwinianus rio e foz estuário do rio Escuro X
B. darwinianus rio, foz e mar do estuário do Rio Verde.

Fonte de variância	ql	SQ	QM	F	
entre regressões	4	6,33	1,58	2,14	N.S.
dentro regressões	127	94,03	0,74		

B. solisianus foz estuário rio Escuro X
B. solisianus foz e mar estuário do Rio Verde

Fonte de variância	ql	SQ	QM	F	
entre regressões	2	2,04	1,02	2,39	N.S.
dentro regressões	44	18,81	0,43		

N.S.=Não Significativo.

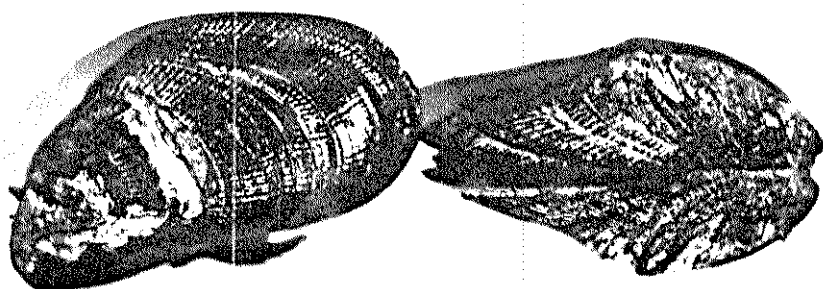


Figura 35: *Brachidontes darwinianus* coletados no costão rochoso do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, e colocados em gaiolas no Rio Verde por cerca de 1 ano. A parte mais nova da concha (após a colocação no rio) apresenta perióstraco intacto e muitas estrias, ao contrário da parte mais velha, que cresceu no mar.

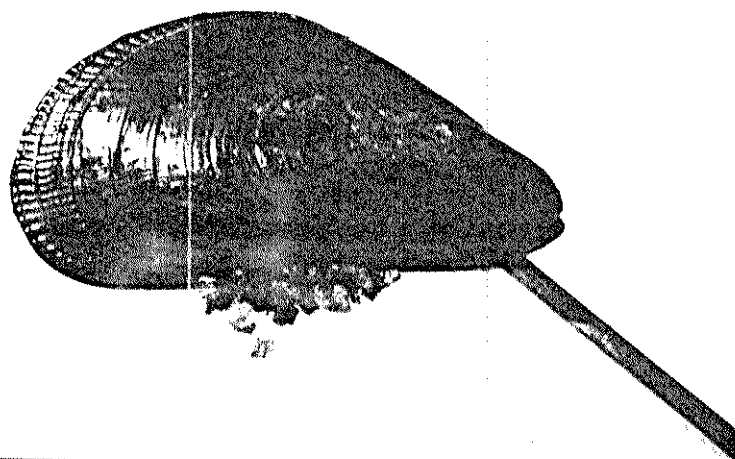


Figura 36: *Brachidontes darwinianus* jovem, recém coletado na foz do Rio Verde, E.E. Juréia,, apresentando concha com perióstraco sem estrias.

jovens recém-coletados na foz, a escassez de estrias radiais, mesmo entre os indivíduos com o perióstraco intacto (Figura 36).

Os *B. solisianus* colocados em gaiolas no rio apresentaram concha muito frágil e quebradiça, com perióstraco muito gasto (Figura 37).

Chthamalus bisinuatus do costão rochoso também apresentou modificações na concha, quando crescendo em altas densidades. Nestas condições, os indivíduos têm a concha alta, alongada, enquanto aqueles crescendo não compactados foram mais achatados e triangulares (Figura 38).

Em julho de 1985, observou-se que os níveis inferiores das rochas entre marés da foz e mar do estuário do Rio Verde, encontravam-se desprovidos da comunidade de algas e animais sésseis que normalmente as recobrem (Figura 39). As populações mais atingidas foram as de *B. darwinianus* na foz e *Perna perna* no mar. Os poucos indivíduos destas espécies que restavam, abrigavam-se em fendas ou nos níveis superiores de maré, na faixa de *B. solisianus* (Figura 40).

A população de *B. solisianus* e *C. bisinuatus* foi pouco atingida pelas ondas. Estes ainda permaneciam em altas densidades na rocha, entremeados com alguns indivíduos de *Perna perna* e *B. darwinianus*, que se deslocaram para níveis superiores, menos expostos à arrebentação de ondas, que no inverno chegam a ser muito fortes. A faixa de médio litoral superior, caracterizada por espécies resistentes à dessecação, como *B. solisianus* e *C. bisinuatus*, foi invadida por alguns indivíduos de *P. perna* e *B. darwinianus* que normalmente ocupam níveis inferiores de maré (Figura 41).

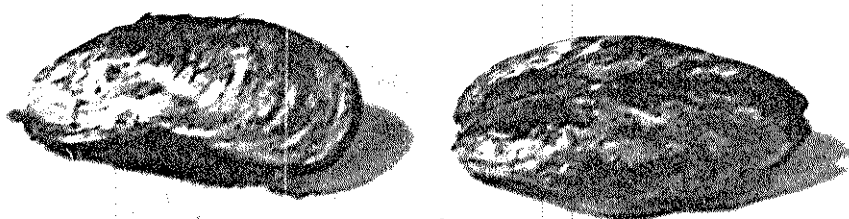


Figura 37: *Brachidontes solisianus* coletados no costão rochoso do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, e colocados em gaiolas no Rio Verde, por cerca de 1 ano. A concha apresenta-se frágil e quebradiça, com perióstraco bastante gasto.

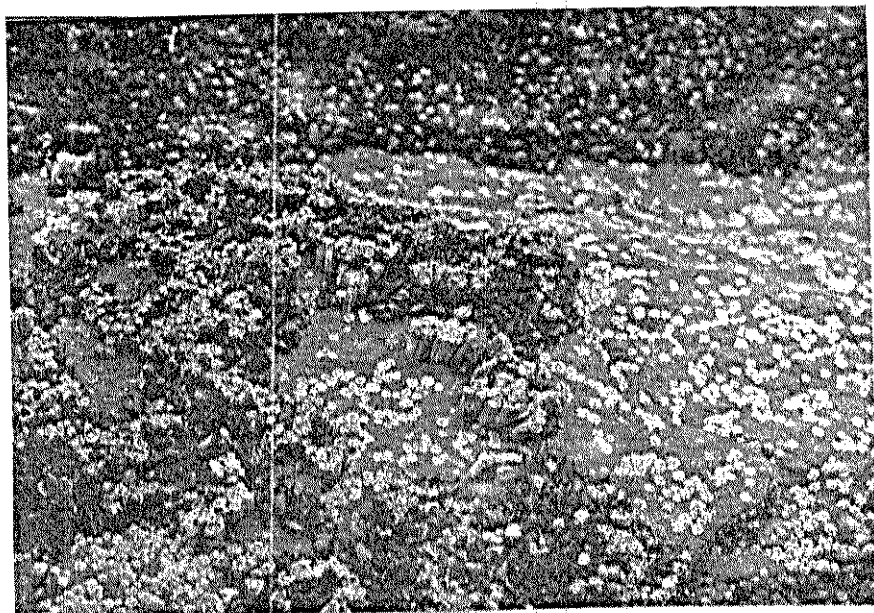


Figura 38: *Chthamalus bisinuatus* numa rocha da foz do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia. Os indivíduos mais velhos, crescendo em altas densidades, são altos e alongados, enquanto os indivíduos jovens, recém colonizados, têm forma triangular.

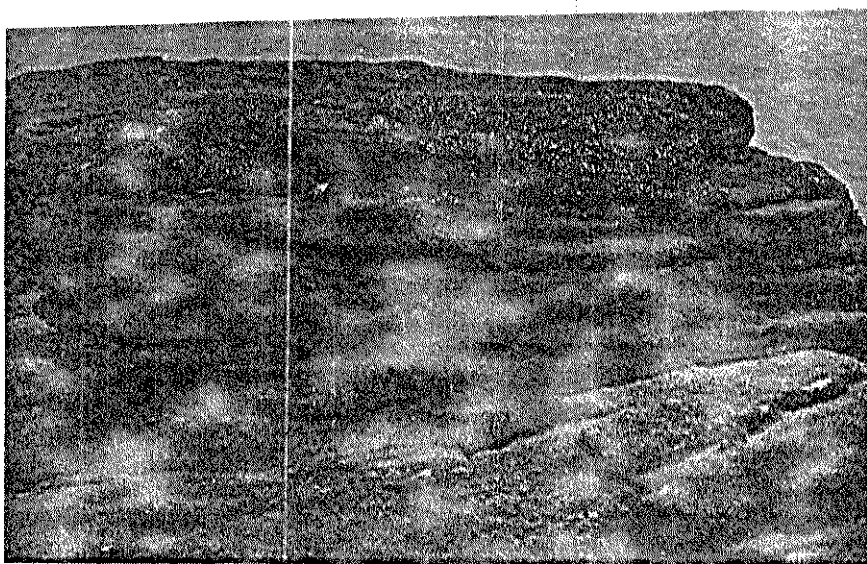


Figura 39: rocha de região entre marés da desembocadura do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, após um período de fortes ondas. As espécies que ocupavam os níveis inferiores de maré (*Perna perna* e *Brachidontes solisianus*) foram arrancadas, restando apenas as de níveis superiores (*B. solisianus* e *Chthamalus bisinuatus*)

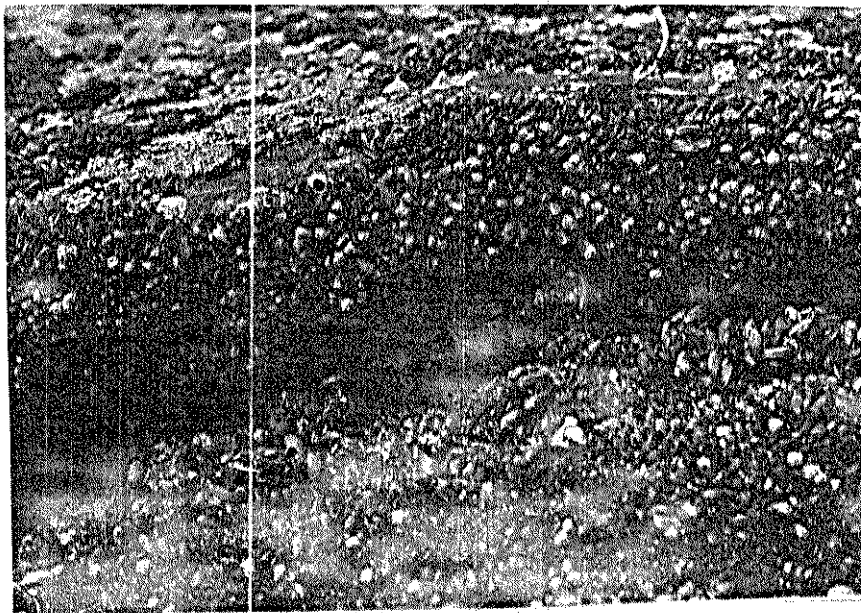


Figura 40: rocha de região entre marés da foz do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, após um período de fortes ondas. Alguns indivíduos de espécies que ocupavam os níveis inferiores de maré abrigaram-se em fendas no nível superior de maré, entre os *Brachidontes solisianus*. (os mexilhões maiores, indicados pelas setas, são indivíduos de *Perna perna*).

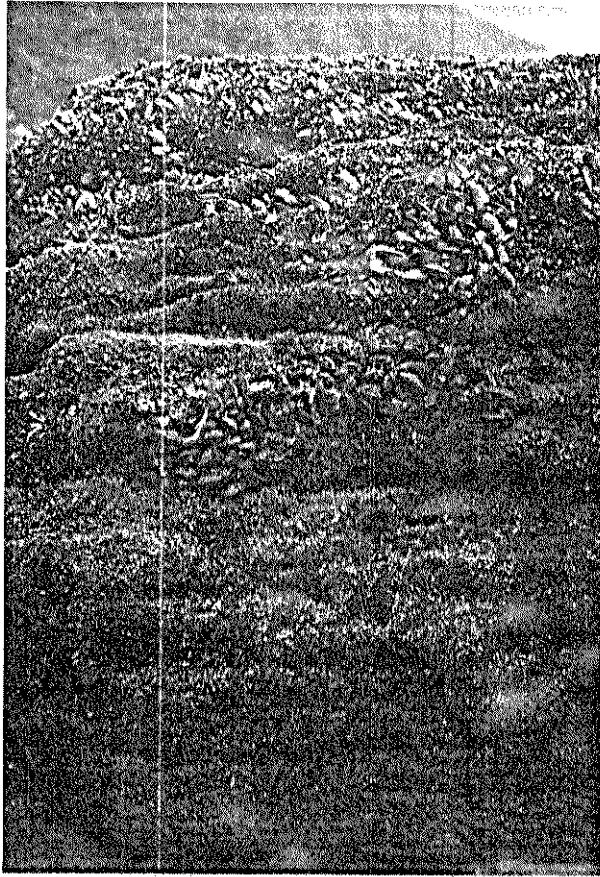


Figura 41: rocha de região entre marés da foz do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, após um período de fortes ondas. A faixa de médio litoral superior, normalmente ocupada por espécies resistentes à dessecação como *Brachidontes solisianus* e *Chthamalus bisinuatus*, foi invadida por alguns indivíduos de *Perna perna* e *B. darwinianus*, que normalmente ocupavam os níveis inferiores na zonação.

1- CARACTERIZAÇÃO DOS AMBIENTES:

1.1- Distribuição da biota:

O estuário do Rio Verde e o estuário do Rio Escuro possuem características próprias que vão determinar a composição de suas comunidades. Tanto a flora quanto a fauna são afetadas diretamente por fatores físico-químicos do meio como pH, salinidade, concentração de oxigênio, temperatura, quantidade de matéria orgânica, grau de exposição a ondas, dessecação e disponibilidade de substratos para fixação. Além desses, os fatores bióticos como competição, predação, comportamento afetando o recrutamento larval e outros também vão influir na distribuição dos organismos.

Os dois estuários possuem em comum a flutuação diária de salinidade com a maré. Num estuário, a salinidade é geralmente o fator ambiental mais óbvio. Muitas espécies têm um padrão de distribuição diretamente relacionado com a salinidade e podem até ser caracterizadas de acordo com esta; elas são encontradas ou identificadas com certas associações que são típicas de uma determinada faixa de salinidade (Chanley & Castagna, 1973).

Os dois estuários estudados têm em comum muitas espécies de animais e algas, basicamente porque a salinidade é o principal fator que determina a distribuição destes organismos; porém a sua ocorrência está condicionada a outros fatores. Por exemplo: *Crassostrea rhizophorae*

no Rio Verde recobre praticamente todas as superfícies disponíveis, algumas vezes entremeadas por muitas conchas de animais mortos. As outras espécies de animais e as algas, ou são epibiontes ou crescem entre as valvas da ostra (como *B. darwinianus*). Nestes casos, o crescimento dos indivíduos fica extremamente limitado pelo espaço deixado pela ostra, que às vezes chega a recobrir a concha do mexilhão, matando-o.

No Rio Escuro *Crassostrea rhizophorae* ocorre isoladamente ou em agrupamentos de poucos indivíduos, enquanto *B. darwinianus* ocorre em agrupamentos com algumas centenas de indivíduos. O Rio Verde tem águas límpidas, e provavelmente pobre em nutrientes; já o Rio Escuro, como o próprio nome diz, tem muita matéria orgânica em suspensão na água. Segundo Newell (1972), matéria em suspensão pode exercer uma influência sobre a taxa de filtração da ostra e quantidades excessivas de silte ou alimento podem obstruir os órgãos de filtração e portanto reduzir a água transportada. Lund (1957 apud Newell 1972) observou que *Crassostrea virginica*, em altas concentrações de materiais em suspensão diminui a taxa de filtração, com prejuízo para o seu crescimento. Outros filtradores, como os mexilhões *Mytilus edulis* e aparentemente *B. darwinianus*, são mais tolerantes a altas concentrações de matéria orgânica em suspensão (Chiba & Oshima 1957 apud Newell 1972).

A diversidade de espécies sésseis ao longo do leito do Rio Verde e do Rio Escuro é muito baixa quando comparada a outros ambientes marinhos. É bem documentado que, em estuários, o número de espécies diminui conforme a redução em salinidade, mas não necessariamente a biomassa (Newell, 1972). Na foz dos dois estuários a diversidade aumenta com o aparecimento de espécies tipicamente marinhas como *Perna perna* e

B. solisianus. *P. perna*, no Rio Verde, ocupa o nível de maré inferior na zonação, permanecendo imerso em águas mais diluídas durante a maré baixa, o que é possível devido ao fato desta espécie ser eurialina (Salomão et alii 1980) e também à eficiência da concha como barreira em salinidades desfavoráveis. *B. solisianus*, entra menos em contato com águas diluídas por ocupar o nível superior na zonação, estando coberto somente na maré alta, quando a salinidade da água atinge valores próximos à salinidade da água do mar. A distribuição e abundância das espécies na foz dos dois estuários é semelhante.

As comunidades de costão rochoso dos dois estuários também apresentam diferenças qualitativas e quantitativas. O estuário do Rio Verde caracteriza-se pela abundância de organismos resistentes ao choque das ondas, como o poliqueto *Phragmatopoma lapidosa* no litoral inferior, que constrói tubos com grãos de areia, formando "corais de areia". O mexilhão *P. perna* também ocupa extensas áreas no eulitoral inferior e médio, devido a seus fios de bisso extremamente resistentes. Encontram-se também algas resistentes como *Chaetomorpha antennina*, *Ulva lactuca* e *Neogoniolithon solubile*.

O costão rochoso mais abrigado do Rio Escuro apresenta uma diversidade de algas maior e *P. perna* e *P. lapidosa* ocorrem em baixas densidades. *Crassostrea rhizophorae* possivelmente ocorre por se tratar de uma área abrigada. Ortega (1981) relata a presença de *Crassostrea virginica* somente em áreas protegidas da ação das ondas.

A reduzida diversidade de espécies na foz e no rio poderia ser devida a fatores como a variação diária das marés (e consequentemente salinidade, oxigênio, pH, turbidez, e em menor grau, a temperatura), que exigiria das espécies mecanismos de adaptação muito eficientes pa-

ra suportarem tal estresse. De acordo com essa idéia, os locais podem ser considerados como comunidades fisicamente controladas, onde as espécies estariam expostas a estresses fisiológicos severos. Segundo Sanders (1968), locais onde as condições físicas flutuam amplamente, são caracterizados por um pequeno número de espécies euritópicas.

Um outro fator que explicaria a baixa diversidade nos estuários seria sua origem recente, após a última Era Glacial (Gorsline 1967 apud McLusky 1974). Sanders (1968) também coloca que é necessário um tempo considerável para se desenvolver uma fauna altamente diversificada e nota que a fauna aquática das regiões recentemente glaciadas tem uma diversidade limitada. Gunter (1961) porém não admite a hipótese de que os estuários sejam áreas recentes, em termos de história da Terra.

1.2- Ciclos de marés, salinidade e temperatura:

A variação de salinidade nos estuários do Rio Verde e do Rio Escuro é maior na parte interna dos rios, onde a salinidade da água, na maré baixa, pode ser próxima à da água doce e, na maré alta atingir valores próximos à da água do mar. Na foz do estuário do Rio Escuro, a variação de salinidade também foi acentuada, enquanto o estuário do Rio Verde, a foz apresentou valores mínimos de salinidade intermediários devido a sua menor vazão de água. No mar, a amplitude de salinidade no Rio Verde foi pequena, porém ela esteve diretamente ligada à pluviosidade. Em épocas chuvosas, a variação de salinidade entre a maré baixa e alta atingiu 10 o/oo. No estuário do Rio Escuro, a água do

mar também sofreu grandes diluições em épocas de chuvas intensas. Durante o mês de setembro de 1983, as fortes chuvas diluíram a água do mar para 28 o/oo (observação pessoal).

Estas flutuações de salinidade, no mar, sugerem que mesmo os organismos tipicamente marinhos, como aqueles encontrados nos costões rochosos dos dois estuários, devem estar aptos a suportar variações na salinidade da água e baixas salinidades durante curtos intervalos.

A variação de temperatura entre os pontos amostrados num mesmo dia, não foi superior a 3°C nos dois estuários. A temperatura da água doce no rio, geralmente foi mais baixa do que a da água no mar. A variação de temperatura durante o ano no estuário do Rio Verde foi da ordem de 10°C.

Parece que a quantidade de oxigênio dissolvido na água, no rio, também aumentou com a subida da maré.

As observações sobre o nível da água ao longo da subida da maré mostraram que as espécies localizadas nos níveis mais altos de maré permanecem longo tempo descobertas pela água: *Brachidontes solisianus* e *Chthamalus bisinuatus* devem passar metade do tempo emersas, recebendo somente borrifos das ondas, tendo importantes consequências sobre o tempo disponível para alimentação, exposições a dessecação e possivelmente problemas com a respiração.

2- EXPERIMENTOS COM SALINIDADE:

2.1- resistência dos animais a diferentes salinidades, sem aclimação prévia:

Os *Brachidontes darwinianus*, coletados no rio, sobreviveram por 30 dias em salinidades na faixa de 5 a 40 o/oo, enquanto a mesma espécie, coletada na foz sobreviveu bem em concentrações de 10 a 45 o/oo. Assim, os animais do rio são mais resistentes às águas mais diluídas, quando comparados com os animais da desembocadura, que, por sua vez, toleram salinidades mais altas que as formas do rio. *Brachidontes darwinianus* no rio está diariamente exposto a baixas salinidades em seu habitat natural. Durante o período de maré baixa, a salinidade do rio fica muito reduzida e grande parte da população que ainda permanece imersa está exposta a água doce. No caso de *B. darwinianus* da foz, durante a maré baixa toda a população encontra-se emersa, tornando-se coberta pela água somente com a subida da maré, quando a salinidade fica mais alta.

Em águas diluídas, os animais se fecharam, isolando-se do meio. Sabe-se que *Perna perna* e outros mitilídeos possuem osmorreceptores periféricamente (na borda do manto ou nos sifões) cuja sensibilidade seria maior às salinidades reduzidas e, relativamente pouco discriminativos, à medida que a salinidade vai-se aproximando de valores toleráveis (Salomão et alii 1980). A evolução de osmoreceptores a altas salinidades talvez não foi favorecida, uma vez que, na natureza, situações hipersalinas não são usuais. Poças de água do mar, onde a evaporação poderia criar condições hipersalinas foram observadas na foz do

Rio Escuro, no nível superior de maré, na faixa ocupada por *B. solisianus*, porém o número de indivíduos de *B. darwinianus* nestas poças é grande. Este fato sugere que *B. darwinianus* está apto a suportar temperaturas e salinidades mais altas do que aquelas onde normalmente ocorre e, ocupar este habitat de maneira mais eficiente que os *B. solisianus*.

A hipertonicidade destas poças é apenas temporária; isto só ocorreria nos dias mais quentes, com alta evaporação e mesmo assim, com a subida da maré, a salinidade retornaria aos valores normais da água do mar (em torno de 35 o/oo).

Brachidontes solisianus também apresentou resistência às salinidades baixas: os animais da foz foram significativamente mais resistentes que os animais do mar, como pôde ser verificado na água doce e a 10 o/oo. Em altas concentrações (45 e 50 o/oo), tanto a forma da foz quanto a forma do mar sobreviveram em mais de 50% dos animais ao término dos 30 dias.

Nas duas espécies, o aumento da salinidade em apenas 5 o/oo pode aumentar ou diminuir marcadamente a sobrevivência dos indivíduos. *B. darwinianus* apresentou-se mais resistente às águas mais diluídas do que *B. solisianus*, que é mais resistente às águas mais concentradas, porém ambas as espécies toleram uma ampla faixa de salinidade, havendo uma grande sobreposição. De acordo com a classificação proposta por Kinne (1971) ambas as espécies seriam eurihalinas, pois suportam uma variação de salinidade de 10 a 30 o/oo ou mais (ao contrário das espécies estenohalinas, que resistem a mudanças em até 10 o/oo ou menos).

Zuim & Mendes (1980) assinalaram que *B. solisianus*, na água doce e nas salinidades de 3,5, 7,0 e 10,6 o/oo sobreviveu com uma taxa menor

que 50% aos 10 dias do teste, enquanto em águas de 14,1 até 35.2 o/oo, todos os animais experimentados sobreviveram.

Entretanto, Avelar & Narchi (1983) nos seus estudos sobre mexilhões da Praia do Lamberto, Ubatuba, SP, mostraram que *B. darwinianus* sobrevivera por 30 dias em águas a 6 o/oo, mas não sobrevivera na água doce, nem a 22, 32 e 50 o/oo. Os *B. solisianus* sobreviveram a salinidades de 22 e 32 o/oo, porém não sobreviveram na água doce, nem a 6 e 50 o/oo. Os resultados anômalos referentes a *B. darwinianus* obtidos por estes últimos autores precisam ser verificados através de estudos adicionais.

Valores diferentes para salinidade letal são frequentemente obtidos para a mesma espécie. Chanley (1958) observou *Brachidontes recurvus* sobrevivendo em salinidades de 2.5 o/oo, inclusive eliminando gametas após 50 dias nessa diluição. Allen (1960), entretanto, obteve 95% de mortalidade em todos os *B. recurvus* mantidos abaixo de 4,5 o/oo por 19 dias. Chanley & Castagna (1973) encontraram limites de tolerância à salinidade diferentes até para a mesma espécie coletada no mesmo local, porém em épocas diferentes, indicando uma variabilidade sazonal na tolerância à salinidade. A salinidade no momento de coleta também pareceu influenciar a amplitude de salinidade na qual os bivalves podem sobreviver. Animais coletados quando a salinidade estava baixa, tiveram, às vezes, maior tolerância às salinidades mínimas do que aqueles de mesma espécie, coletados em águas de alta salinidade. Ainda segundo esses autores, diferenças nos limites de tolerância da mesma espécie coletada em diferentes locais refletem diferenças sazonais em temperatura, salinidade e outros fatores ambientais; provavelmente não são devido à ocorrência de raças fisiológicas diferentes.

As diferenças encontradas entre *B. darwinianus* coletado no rio e coletado na foz e os *B. solisianus* da foz e do mar, indicam que estes mitilídeos se adaptam às variações de salinidade no seu local de ocorrência. Ficou comprovado mais tarde nos experimentos com animais previamente aclimados que a aclimação está envolvida nestes fenômenos.

Em baixas salinidades, os *B. darwinianus* do rio se fixam com o bisso muito antes do que os animais da foz, enquanto os *B. solisianus* dos dois pontos não se fixam. Em salinidades favoráveis, a formação do bisso ocorre no primeiro dia, enquanto em águas hipertônicas, em todos os casos, foram necessários alguns dias até que o animal se fixasse, sendo que os *B. darwinianus* do rio formaram apenas alguns poucos fios, insuficientes para prende-los ao substrato. Situações análogas foram observadas por Zuim & Mendes (1980) em *B. solisianus* e por Van Winkle (1970) em *Mytilus edulis* e *Modiolus demissus*. Chanley & Castagna (1973) afirmam que para a formação do bisso há necessidade de salinidades mais altas do que para outras atividades, embora em situações hipersalinas os mitilídeos também deixem de produzir bisso.

As duas espécies de *Brachidontes* estudadas, de um modo geral, podem sobreviver por vários dias ou até semanas nas salinidades letais devido ao fechamento das valvas que, aparentemente as protegem do contato com o meio externo. Esta estratégia é amplamente utilizada em animais de estuário e também nos de região entre marés. Outros exemplos incluem os gastrópodos (que fecham o opérculo) e políquetos (que cavam na areia), que se isolam até o retorno de condições favoráveis (Newell 1972).

Na natureza, este isolamento pode ser temporário, dando tempo ao animal de acionar mecanismos fisiológicos adaptativos (Zuim & Mendes,

1980) ou, como no caso dos animais em laboratório, onde as salinidades letais foram constantes, o isolamento pode durar muitos dias, até que sobrevenha a morte do animal.

Em laboratório, *B. darwinianus* sobreviveu por mais de 30 dias em salinidades muito mais altas do que aquelas às quais normalmente se expõe na natureza. Da mesma forma, *B. solisianus* sobreviveu em salinidades muito mais baixas do que onde é encontrado. Segundo Gilles (1982), uma espécie em laboratório pode facilmente suportar grandes flutuações na salinidade do meio e não sobreviver mesmo em mudanças muito menores no campo se essas mudanças estão associadas com outros fatores, os quais podem por si próprios constituir um estresse. Exemplos de tais fatores seriam a disponibilidade de oxigênio, temperatura, presença de poluentes e mudanças nas características físicas e químicas do substrato.

Ambas as espécies de *Brachidontes* ocupam habitats sujeitos a um estresse muito grande (a oscilação diária de salinidade no caso de *B. darwinianus* e o alto grau de exposição ao ar e sol no caso de *B. solisianus*). Estes ambientes são colonizados por poucas espécies potencialmente competidoras por espaço e alimento: *B. darwinianus* só encontra um competidor direto no Rio Verde, quando ocupa os espaços entre as valvas de *Crassostrea rhizophorae*; no Rio Escuro ele domina o espaço. Da mesma forma, os *B. solisianus* na faixa superior de maré média, só competem por espaço com as cracas *Chthamalus bisinuatus*. Em habitats menos sujeitos ao estresse ambiental (onde as flutuações de salinidade ou no nível da água são mínimas) existe uma diversidade muito grande de outros organismos como algas, o mitilídeo *Perna perna* e o poliqueto *Phragmatopoma lapidosa* que frequentemente ocupam o espaço

antes que este seja colonizado por *Brachidontes* e os impedem de ocupar este habitat. Assim, parece que os nichos fundamentais de *B. darwinianus* e *B. solisianus* são muito maiores do que os nichos realizados devido à interferência de outras espécies que ocupam os habitats mais amenos com maior eficiência. *Brachidontes* se estabelece principalmente em ambientes marginais, onde poucas espécies conseguem sobreviver. Lewis (s/data) coloca que as espécies frequentemente não realizam todo o potencial de suas tolerâncias físicas devido a interações biológicas.

Vale ressaltar ainda que, as formas jovens (ovos e larvas) têm uma amplitude de tolerância diferente dos adultos. Em *Mytilus californianus*, Kinne (1971) observou que os gametas e larvas morrem em águas diluídas, onde os adultos podem viver indefinidamente, pois segundo ele, quanto menos diferenciado o tecido, menor a tolerância à variação ou condições sub-ótimas.

2.2- sobrevivência de animais previamente aclimados:

A hipótese de que *Brachidontes* se adaptam às águas hiposalinas através de aclimação não se confirmou inteiramente. De um modo geral, quando aclimados a altas salinidades, os animais de todos os pontos não resistiram às baixas salinidades, demonstrando uma aclimação às águas mais salgadas. Em salinidades mais baixas, *B. solisianus* do mar, não melhorou a sua resistência com o abaixamento da salinidade de aclimação. Já *B. solisianus* da foz quando aclimado a salinidades baixas, tornou-se mais resistente às águas diluídas. *B. darwinianus* aumentou a sua resistência com o abaixamento da salinidade de aclimação.

Esta adaptação parece especialmente relevante, considerando que esta espécie normalmente ocupa locais onde as variações de salinidade durante o fluxo e refluxo da maré são intensas. Ao contrário, *B. solisianus* está provavelmente poucas vezes exposto a baixas salinidades, tanto no costão como na foz, não demonstrando uma aclimação efetiva.

Nas baixas salinidades, a sobrevivência dos animais aclimados foi menor do que nos não aclimados. Uma vez que as duas séries de experimentos foram realizadas em épocas diferentes, não se pode atribuir estas diferenças aos procedimentos planejados dos experimentos.

Temperaturas altas e o uso dos animais pequenos, podem acelerar as respostas às salinidades experimentais, sem alterar os limites de tolerância às mesmas. A mortalidade ocorre mais rapidamente em animais pequenos e em altas temperaturas (Chanley & Castagna 1973). Estes mesmos autores observaram que a aclimação a salinidades intermediárias, em geral, aumentou os limites de tolerância às baixas salinidades. Das 22 espécies por eles aclimadas, 20 tiveram seu limite ampliado em até 12.5 o/oo, em relação a sua salinidade sem aclimação.

Pierce (1971) aclimou *Modiolus demissus granosissimus* durante 3 semanas em águas a 3 o/oo; quando recolocou os animais a 36 o/oo, todos morreram em 12 dias, devido à perda de solutos anteriormente para o meio externo. Porém a regulação de volume por perda de solutos é a última resposta do animal frente às baixas salinidades, quando, depois de um período com as valvas fechadas, o animal é forçado a entrar em contato com o meio por alimento, oxigênio e eliminação de excretas, ou morrer.

Os *B. solisianus* da foz suportam flutuações de salinidade maiores do que os animais do costão. Nos experimentos com aclimação prévia, a

sobrevivência dos animais da foz foi sempre superior em relação a dos outros. Isto sugere que os animais da foz são mais flexíveis em suas respostas às variações de salinidade do meio; a aclimação é mais eficiente nestes indivíduos.

As diferenças em sobrevivência entre indivíduos da mesma população, aclimados a salinidades diferentes, indicam que as diferenças intraespecíficas obtidas no experimento sem aclimação, podem ser atribuídas em parte à plasticidade fenotípica, porém a flexibilidade fenotípica é potencialmente um caráter genético.

De uma maneira geral, os resultados sugerem que as diferenças encontradas nas curvas de sobrevivência entre populações são adaptações fisiológicas reversíveis, pois indivíduos de uma mesma espécie, coletados no mesmo ponto, mas aclimados a salinidades diferentes, respondem de maneira diferente. Segundo Prosser & Brown (1961), as diferenças osmóticas entre populações de regiões diferentes são induzidas pelo ambiente, isto é, uma população aclimada a uma nova salinidade, pode tornar-se como uma população nativa daquele habitat.

2.3- respostas fisiológicas e comportamentais dos indivíduos submetidos a variações na salinidade do meio:

Os experimentos de flutuação da salinidade mostram que as duas espécies de *Brachidontes* estudadas possuem uma capacidade muito grande de alterar a salinidade do fluido perivisceral (FPV) em função de modificações na salinidade do meio.

Nos animais osmoreguladores, a salinidade interna dos indivíduos é mantida constante quando a salinidade externa se torna baixa, pela

extração de solutos do meio circundante e excreção do excesso de água (Florkin & Schoffenies 1969). Nos osmoconformadores, a pressão osmótica dos fluídos internos do animal varia conforme a salinidade do meio; a tarefa de manter o volume celular é deixada para a célula, que só pode variar pouco seu volume, pois o inchamento excessivo da mesma impede funções como locomoção e alimentação (Pierce 1971).

B. solisianus manteve-se isosmótico com o meio nas salinidades de 34 a 22 o/oo, e *B. darwinianus*, nas salinidades de 34 a 16 o/oo, e portanto são osmoconformadores. Em muitas espécies de moluscos, o sangue sempre permanece próximo do equilíbrio osmótico com a água banhando o corpo, embora muitos deles sejam capazes de manter, pelo menos temporariamente, um estado hiperosmótico por isolamento mecânico, quando ocorre uma súbita mudança na salinidade do meio (Hoyaux et alii 1976). Isolamento mecânico foi verificado para as duas espécies de *Brachidontes* nesse trabalho e por Wilson (1968) em *Modiolus demissus*, *Xenostrobus securis* e outras espécies, que mesmo sendo osmoconformadoras, quando colocadas em salinidades muito baixas, se mantêm hiperosmóticas em relação ao meio.

O isolamento mecânico através do fechamento da concha parece ser importante na sobrevivência destas espécies sob condições temporárias adversas, que frequentemente ocorrem nos estuários (Davenport 1981). O comportamento de fechamento da concha é comum em bivalves, o que causa um estado hiperosmótico em presença de estresse hiposmótico. Tal mecanismo permite ao animal diminuir temporariamente a importância do choque osmótico que a célula teria que suportar durante as mudanças de salinidade do meio (Hoyaux et alii 1976). Davenport (1981) assinala que mesmo quando firmemente fechadas, as valvas não podem isolar-se

completamente e finos canais de passagem permanecem entre as duas valvas, pelos quais pode haver difusão de sais muito lentamente; os íons responsáveis pela abertura da concha seriam Na^+ , Mg^{+2} e talvez Cl^- .

As duas espécies de *Brachidontes* fecham as valvas da concha quando em salinidades muito baixas, sendo que *B. darwinianus* permanece aberto em águas mais diluídas do que *B. solisianus*. As três formas de *B. darwinianus* também apresentam diferenças entre si: os *B. darwinianus* do mar permanecem abertos em salinidades onde *B. darwinianus* do rio e da foz já estão fechados. Isto pode ser devido ao fato destes animais serem originários de pequenos cursos de água doce, no costão rochoso. Nestes locais, a declividade é maior do que no rio, pois a água escorre diretamente da pedra, não havendo acúmulo de água do mar, como acontece no rio. Assim, somente com a maré alta, eles ficam submersos pela água salgada, ficando a maior parte do tempo imersos em água doce, recebendo somente respingos de água do mar. Os *B. darwinianus* do rio também permanecem todo o tempo submersos, porém em águas de salinidades maiores. A quantidade de água salgada que penetra no rio é muito grande e, até que toda esta água do mar, que se acumulou no rio, flua de novo para o mar, leva um certo tempo. A mudança de salinidade não é tão brusca quanto no costão, onde assim que a maré desce, a água que escorre da pedra é doce (a vazão de água doce em relação ao volume acumulado no meio é maior no costão do que no rio).

Gilles (1982) observou que a regulação do volume celular como uma adaptação às baixas salinidades, tem duas fases: a primeira, muito rápida, relacionada com a limitação do inchamento, onde estão envolvidos efetadores orgânicos e inorgânicos, com consequente diminuição no teor de proteínas da célula. A segunda fase, e mais lenta, é a do rea-

juste do volume celular, quando não há participação dos íons inorgânicos mas sim um decréscimo nos peptídeos, responsáveis pelo movimento da água para fora. Os amino-ácidos têm um papel importante na regulação osmótica pois são moléculas osmoticamente ativas, principalmente os amino-ácidos não essenciais, como a amino-aurina, que podem ser considerados, juntamente com outros amino-ácidos, os efetores osmóticos gerais dos moluscos (Hoyaux et alii 1976). Em vários moluscos eurihalinos a aclimação é seguida por modificações no consumo de oxigênio e excreção de amônia, o que pode ser interpretado como uma indicação de modificações no metabolismo de amino-ácidos (Hoyaux et alii 1976).

O abaixamento da salinidade parece funcionar também como um estímulo para a eliminação de gametas (em animais com as gônadas desenvolvidas) entre os *B. darwinianus*, principalmente entre os animais coletados no mar; os animais do rio aparentemente são pouco estimulados pela redução de salinidade.

Lubet (1959) trabalhando com *Mytilus edulis* verificou que a variação da salinidade influi na eliminação de gametas em animais sexualmente maduros. Esta interpretação reforça a argumentação de que fatores exógenos podem ser importantes na sincronização reprodutiva.

A salinidade parece agir também em outras funções como no metabolismo respiratório dos animais. Zuim & Mendes (1981) assinalam que a pressão osmótica do meio afeta a taxa respiratória de moluscos aquáticos. As respostas a mudanças na salinidade não são uniformes: muitos osmoreguladores respondem a uma diminuição na salinidade com um aumento na taxa respiratória mas muitos osmoconformadores reduzem a taxa respiratória sob as mesmas condições. Provavelmente, nos não regulado-

res, a hidratação celular seja responsável pela diminuição do consumo de oxigênio e, nos osmoreguladores, o aumento se deva ao trabalho de eliminação do excesso de água (Ghiretti 1966).

Nagabhushanam & Sarojini (1965a, b, apud Kinne 1971), demonstraram que, com a diminuição da salinidade a taxa de filtração de água diminui em *Brachidontes recurvus* e *Mulinia lateralis*. A salinidade influi ainda na calcificação da concha de moluscos e no exoesqueleto de outros invertebrados; *Mya arenaria* e *Macoma baltica* produzem concha mais fina em salinidades reduzidas (Kinne 1971).

3- EXPERIMENTOS DE EXPOSIÇÃO AO AR:

Nos experimentos a sobrevivência foi menor em janeiro, quando o déficit de saturação foi maior. *B. darwinianus* mostrou-se menos resistente que *B. solisianus* nos dois testes. A sobrevivência dos *Brachidontes* foi inversamente proporcional ao déficit de saturação, mais evidenciada no caso dos *B. darwinianus*.

Zuim (1976) trabalhando com *Perna perna* e *B. solisianus* expostos ao ar em laboratório, à temperatura de 21,5-23º C, não obteve sobreviventes no 5º dia para *P. perna*, enquanto em *B. solisianus*, muito mais resistentes, 50% dos indivíduos ainda estavam vivos no 10º dia.

Entretanto, em condições excepcionais, como por exemplo, a ocorrência de marés baixas durante as horas mais quentes do dia, poderiam causar a morte de animais sésseis. Em janeiro de 1986, durante um período de seca intensa, algumas centenas de mexilhões *Perna perna*, durante a baixa mar por volta das 12:00 horas, morreram possivelmente devido a exposição ao ar e ao calor. Eventos estressantes podem ser pouco frequentes e, como assinala Connell (1974), o efeito da dessecação pode ser mais rigoroso em apenas alguns dias, quando as condições estão excepcionalmente severas para os animais. Ele verificou que, durante dois dias e meio a população de *Chthamalus stellatus* na Escócia, foi coberta apenas seis vezes pelas ondas, ocasionando grande mortalidade, enquanto nos períodos restantes, a taxa de mortalidade foi muito baixa. Suchanek (1978) registrou a morte de centenas de milhares de indivíduos de *Mytilus edulis* localizados na margem superior da faixa de distribuição desta espécie, durante três verões consecutivos, resultando num declínio temporário da posição da margem superior da faixa entre marés.

Mortalidade em massa é relativamente rara pois os organismos da região entre marés tendem a se distribuir em faixas mais ou menos conspícuas (padrões de zonação) de acordo com as suas respostas tanto aos fatores abióticos quanto aos fatores bióticos.

Baker (1909, 1910; apud Broekuyzen 1940) chegou a conclusão de que o limite inferior da distribuição das algas estudadas por ela, é provavelmente determinado pela taxa de crescimento, enquanto que para os limites superiores o fator determinante é a tolerância à dessecação. Mais tarde, Connell (1961), trabalhando com as cracas *Chthamalus stellatus* e *Balanus balanoides*, afirmou que o limite superior de distribuição de uma espécie tende a ser controlado por fatores abióticos enquanto o limite inferior por fatores bióticos. Porém, o limite superior de uma zona de espécies, pode aumentar em situações mais úmidas ou mais frias. Por exemplo, o limite superior é maior em locais onde as ondas mantêm a superfície úmida nos níveis mais altos, ou em poças de maré (Connell, 1972). Também existem alguns experimentos mostrando que as espécies de médio litoral, quando protegidas da dessecação, conseguem ocupar níveis superiores. Isso parece válido para todas as espécies que vivem na faixa entre marés e que periodicamente ficam expostas ao ar. *Semibalanus* (*Balanus*) *balanoides* conseguiu sobreviver no litoral superior da Nova Inglaterra, quando colocado na sombra, sob uma placa opaca; no sol, sob uma placa transparente, os animais não sobreviveram (Wetthey 1984).

No caso de animais filtradores como mexilhões, além da dessecação, o tempo disponível para alimentação constitui um outro fator limitando a distribuição superior (Newell 1972). Nas cracas do gênero *Chthamalus*, existem animais situados no limite máximo das marés de sizígia

que raramente são cobertos pela água e têm crescimento muito lento e provavelmente nunca se reproduzem (Newell 1972). Avelar (1984) afirma que os cílios especialmente bem desenvolvidos nas brânquias de *B. solisianus* são críticos na alimentação, pois o animal tem que aproveitar partículas alimentares em suspensão "ao extremo" nos curtos intervalos disponíveis durante a maré alta.

As espécies que vivem na faixa superior da região entre marés, além de serem resistentes a exposição ao ar, devem ter outras adaptações para suportar o estresse associado a esses habitats. A obtenção de oxigênio do ar pode apresentar dificuldades a um animal protegido por uma concha. Barnes & Barnes (1957), conseguiram evidência de cracas dos gêneros *Chthamalus* e *Balanus* da região entre marés, que respiram com oxigênio atmosférico. Nestas cracas, mesmo após muito tempo de exposição ao ar, não houve um acúmulo significativo de ácido láctico e nenhum débito de oxigênio, como seria esperado se processos anaeróbicos estivessem envolvidos. Barnes et alii (1963) demonstraram que, em condições de anaerobiose, a taxa metabólica diminuiu. Além disso, espécies de infralitoral como *Balanus crenatus* não conseguem utilizar oxigênio do ar.

Zuim & Mendes (1981) postularam que muitos moluscos, quando expostos ao ar, não fecham completamente as valvas e os bordos livres do manto que se salientam para fora, propiciando uma respiração aérea, cutânea. Além da possibilidade de respiração cutânea, os bivalvos quando expostos ao ar, podem recorrer à anaerobiose. Segundo Gabbott (1982) o metabolismo anaeróbico dos bivalves, submetidos ao estresse fisiológico da exposição ao ar, possui uma via alternativa do succinato-propionato, que leva à formação de múltiplos produtos finais e ao

elevado rendimento de ATP. Durante a anóxia, alanina é produzida nos estágios iniciais, succinato durante todo o período e propionato após um longo período sem oxigênio. O elevado rendimento de ATP está em que, nesta via mais complexa, há vários sítios onde ocorrem a fosforilação (enquanto o lactato é formado somente no citoplasma, o succinato é formado do fumarato na mitocôndria e o balanço redox deve ser mantido em ambos os compartimentos).

O metabolismo anaeróbico constante, mesmo se intercalado com breves períodos aeróbicos, tende rapidamente a esgotar as reservas metabólicas (Barnes et alii 1963). A utilização contínua de reservas de glicogênio durante a anaerobiose, poderia indiretamente influenciar a taxa de reprodução, pois a gametogênese ocorre às custas de reservas de glicogênio (Lunetta & Grotta 1982).

A mortalidade durante a exposição ao ar pode ocorrer devido ao aumento na concentração dos fluídos internos, resultado da perda de água por evaporação. A alta tolerância à dessecação depende da adaptação a altas concentrações de eletrólitos a nível celular (Wolcott, 1973). Em outras palavras, quanto mais resistente a altas salinidades, maior deve ser a resistência à dessecação de um animal. Este seria um dos fatores que pode ter levado *B. solisianus* a sobreviver melhor do que *B. darwinianus*.

Parece que espécies menos competitivas sobreviveriam nos níveis mais altos graças a sua capacidade em extrair oxigênio do ar, modificações no metabolismo anaeróbico, redução na taxa metabólica e também a eurialinidade dos tecidos; porém a reprodução das mesmas estaria comprometida. A aptidão dessas espécies estaria modificada em função de adaptações à sobrevivência do indivíduo. Suchanek (1981) verificou

que os indivíduos de *Mytilus edulis* que colonizam as regiões inferiores contribuem em média, 43 vezes mais para a aptidão da espécie do que indivíduos de níveis mais altos.

É de se supor que *B. solisianus* teria a sua reprodução comprometida devido à reduzida disponibilidade de alimento, ao alto estresse ambiental e às adaptações necessárias para superar condições estessantes que diminuiriam as reservas de glicogênio, dificultando o crescimento e reprodução. Grime (1979) propôs para as espécies de vegetais, o termo seleção - S (de "stress"), para espécies que vivem em locais onde os fatores estressantes podem ser limitantes ao desenvolvimento e reprodução. Neste sentido, poderia-se dizer que *B. solisianus* e *Chthamalus bisinuatus* também são S - selecionados.

Muitos estudos foram feitos a fim de se determinar a tolerância de animais entre marés à temperatura da água (Broekhuysen 1940; Read & Cumming 1967; Kennedy & Mihursky 1971; Kennedy 1976 e Zuim 1976), porém a temperatura da água no mar é de importância secundária como controladora da distribuição vertical dos organismos, pois raramente a temperatura da água se torna letal (Broekhuysen, 1940), exceto em situações muito especiais como no caso das poças de maré.

Kennedy (1976) coloca ainda que durante a emersão prolongada, um animal pode sobreviver a temperaturas que seriam letais a um animal imerso. O vento também causa uma dramática redução no tempo de sobrevivência devido a seu efeito sobre a evaporação. A exposição ao ar parado pode não ser letal, mas com o vento a morte pode ocorrer rapidamente (Coleman 1973). Bavay (1920) apud Broekhuysen (1940) diz que o gastrópodo *Littorina muricata* pode sobreviver fora da água por mais de um ano. Davies (1969) mostrou que outro gastrópodo, *Patella vulgata*, con-

segue sobreviver com até 60-65% de perda de água, o que segundo ele, estaria bem abaixo da perda natural, mesmo nos dias mais quentes de verão.

No litoral do estado de São Paulo, espécies de *Littorina* spp e *Acmaea subrugosa* (que pertencem à mesma superfamília de *Patella*, a *Patellacea*) são abundantes na franja do supralitoral, acima da faixa ocupada por *B. solisianus*. Além das adaptações fisiológicas à dessecação, *Littorina* possui o comportamento gregário, e *Acmaea* a formação de "cicatriz" na pedra, que favorecem em ambos os casos, a retenção de água.

Davies (1969) argumenta que o limite superior de distribuição pode ser dado pela interação entre a perda de água e o tempo requerido para reobtê-la, quando o animal é recoberto pela água. Porém, Coleman (1973) alerta que a distribuição de animais no litoral raras vezes é determinada por um único fator, e várias outras causas têm de ser levadas em consideração nas diferentes distribuições. Thais dubia, por exemplo, se localiza num nível inferior àquele permitido pela dessecação devido à posição entre-marés de sua presa principal (Broekhuysen, 1940).

Parece lógico que animais que vivem em ambientes marginais e são frequentemente pressionados ao limite de suas resistências fisiológicas, devem dispende uma grande parte de sua energia para dominar o ambiente. Por outro lado estes não são aptos a competir eficazmente com animais sem estas adaptações e portanto restritos a ambientes abioticamente mais favoráveis. Estresse resulta num decréscimo da energia disponível para reprodução. Animais que são pressionados além de seus limites fisiológicos morrem, perdendo todo o seu potencial reprodutivo (Wolcott, 1973).

4- EXPERIMENTOS RELATIVOS AO CRESCIMENTO DOS MEXILHÕES:

Dos experimentos sobre crescimento dos mexilhões, foi constatado que *Brachidontes darwinianus* tem taxa de crescimento maior que *B. solisianus*; ela cresce mais rapidamente, ocupando um espaço maior no substrato, individual e coletivamente. O crescimento dos indivíduos levaria a população a uma expansão relativa ao espaço ocupado na rocha. Esta expansão porém, se defrontaria com os fatores abióticos limitantes como a dessecação, durante os períodos de emersão, no nível superior de maré. Nos níveis inferiores, a população de *B. darwinianus* se defronta com animais e algas que também possuem uma taxa de crescimento alta e também estão aptos a ocupar esta faixa de maré.

O mecanismo exato de como ocorre este deslocamento de habitat dos *B. solisianus* ainda não foi bem estabelecido, mas sabe-se que, em certas épocas do ano, quando os indivíduos jovens estão crescendo, muitos mexilhões se fixam sobre outros da mesma espécie, o que os tornariam mais vulneráveis, tanto a predadores quanto a ondas excepcionalmente fortes.

Em relação ao fator nível, apesar dos poucos dados devido às perdas de materiais experimentais, ficou constatado que este fator têm uma influência significativa no crescimento dos indivíduos. *B. darwinianus* tem taxa de crescimento maior quando se encontra no nível habitualmente ocupado, abaixo de *B. solisianus*, do que quando crescendo no nível de deste. O crescimento dos mexilhões *Mytilus edulis* (Seed 1969; Harger 1970a, 1972b) e *Mytilus californianus* (Harger 1970a, 1972b) e cracas (Connell 1961, 1970) é também mais rápido nos níveis inferiores de maré, provavelmente devido ao maior tempo para alimenta-

ção. Penchaszadeh (1973) determinou que *Brachidontes rodriguezii* no médio litoral superior de rochas de entre marés em Mar del Plata, Argentina, consiste de indivíduos de não mais de 30mm de comprimento, enquanto nos limites inferiores do médio litoral podem ser encontrados indivíduos com até 55 mm, mas que não formam densos agrupamentos.

Os *B. solisianus* dos dois estuários estudados, nas marés de sizígia ficaram metade do ciclo de marés descobertos pela água, recebendo apenas borrifos de água. Isto representa metade do tempo para alimentação em relação a uma espécie de infralitoral. Assim, um fator importante na determinação do tamanho dos mexilhões seria o tempo total de imersão, que é função direta da altura de maré (Suchanek 1981).

Nos experimentos de crescimento dos animais em gaiolas, o fator simpatria, que media o efeito da presença de uma espécie no crescimento da outra, não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos. A presença de *B. darwinianus* nas gaiolas com *B. solisianus* e vice-versa, não afeta o crescimento da outra espécie, provavelmente porque a competição por alimento não ocorre: o plâncton em abundância não foi um recurso limitante para os mexilhões nas gaiolas.

O fator densidade, que seria uma medida da competição intraespecífica, foi significativo apenas quando não se levou em conta as diferenças iniciais no comprimento dos indivíduos. Entretanto, quando se utilizou esta medida de tamanho inicial no modelo de covariância utilizado, usando a mesma densidade de animais por gaiola, os resultados não foram significativos.

Entretanto, numa inspeção visual das curvas de crescimento dos *B. darwinianus* provenientes do rio e do mar, observa-se que a diferença entre a taxa de crescimento dos animais crescendo em baixa densidade

contra aqueles crescendo em altas densidades é bastante sugestiva. Nos dois casos, o crescimento foi tanto maior quanto menor o número de indivíduos nas gaiolas, provavelmente porque o grande número de indivíduos na gaiola pode limitar a obtenção de alimentos daqueles localizados no centro das gaiolas, diminuindo o comprimento médio dos indivíduos. Entre os *B. darwinianus* da foz esta diferença não foi muito evidente.

Os resultados mais prejudicados foram nas gaiolas com *B. solisianus*, onde a perda de muitos indivíduos, seja por morte ou danos às gaiolas resultou em curvas de crescimento, em alguns casos, descendentes, o que obviamente não significa uma redução no tamanho dos animais. Esta diminuição no comprimento dos indivíduos foi provocada pela perda principalmente dos animais maiores, o que acarretou numa diminuição da média dos indivíduos, prejudicando a análise.

Apesar do efeito da competição intraespecífica ser apenas "sugerido" em alguns casos experimentais, outras evidências surgidas através de observações diretas no campo, indicam que a competição por espaço para fixação é frequente em algumas épocas do ano. Nas estações de maior crescimento, como observado no verão de 1985, os *B. darwinianus* da foz chegaram a recobrir a corda que amarrava as gaiolas, amarrada na pedra, de forma a "incorporar" a corda no campo de mexilhões, durante os quatro meses de intervalo entre uma medida e outra (a cada medida a corda era retirada do costão e levada ao laboratório). Nesse intervalo a população se expandiu, ocupando todos os substratos disponíveis e talvez deslocando a população de *B. solisianus* para os níveis superiores de maré, que os *B. darwinianus* não ocupariam devido a menor

resistência à dessecação.

É comum encontrar-se nessas épocas de maior crescimento, indivíduos de *B. solisianus* fixados uns sobre os outros, o que não foi observado entre os *B. darwinianus*. Esses indivíduos precariamente fixados seriam facilmente arrancados pelas ondas, como foi observado em *M. edulis* por Connell (1972).

A competição intraespecífica na natureza, torna-se mais acentuada também, devido à tendência dos indivíduos jovens de algumas espécies se fixarem próximos aos indivíduos fixos de sua própria espécie (Knight-Jones 1953). Apesar da sobrevivência dos indivíduos, após a fixação, pode aumentar com o aumento da densidade de indivíduos fixados (até 90 indivíduos/400 cm²) devido ao aumento de retenção de água intersticial durante a maré baixa (Caffey 1985), esta vantagem inicial pode ser revertida quando os animais tornam-se maiores. Segundo esse autor, esse comportamento gregário deve produzir os padrões de distribuição agrupados conhecidos entre cracas, mexilhões, ostras etc.

A disponibilidade de substratos para fixação pode ser variável, dependendo de alguns fatores extrínsecos. A ação de ondas durante algumas épocas do ano é responsável pela perda de milhares de indivíduos, arrancados das pedras.

5- ASPECTOS BIOMETRICOS DE *Brachidontes* E VARIAÇÕES FENOTÍPICAS NA CONCHA

As diferenças encontradas na morfologia externa da concha de *B. darwinianus* são provavelmente devidas à salinidade do meio onde o animal está crescendo. Quando transferidos de um local de maior salinidade para outro de baixa salinidade, os animais têm sua concha modificada.

No caso inverso, de animais do rio colocados no mar, no nível de *B. solisianus*, esperar-se-ia que estes indivíduos tivessem a concha semelhante aos *B. darwinianus* do mar (concha espessa e perióstraco gasto). Mas o fato dos animais terem ficado abrigados na gaiola deve ter diminuído o impacto das ondas e os animais não apresentaram mudanças no padrão de conchas.

Algumas variações na morfologia da concha podem ser atribuídas mais ao impacto das ondas do que à salinidade, pois os *B. darwinianus* do mar também ficam imersos em água doce durante a baixa-mar, como acontece no rio. Porém, somente os animais do mar estão expostos a ondas e este parece ser o fator ambiental responsável pelo desgaste do perióstraco.

Porém, a salinidade também induz a modificações estruturais na concha. Em *B. darwinianus*, as salinidades baixas parecem induzir um aumento no número de estrias: os animais do rio sempre apresentam muitas estrias radiais na concha. Os *B. darwinianus* da foz, mesmo entre os indivíduos jovens que ainda têm o perióstraco intacto, não se observaram estrias radiais.

Eisma (1965) apud Kinne (1971) encontrou uma relação direta entre a clorinidade média da água e o número médio de estrias por valva, no bivalve *Cardium edule* coletados em vários habitats na Holanda. Do número médio de estrias, Eisma foi capaz de determinar a clorinidade média do habitat, com uma precisão de 1.3%. (a clorinidade é proporcional à salinidade: $\text{salinidade} = 0,03 + 1,805 \times \text{clorinidade}$).

Outra modificação provavelmente induzida pela salinidade foi a concha muito frágil e quebradiça, com perióstraco muito gasto encontrada nos *B. solisianus* colocados em gaiolas no rio. Newcombe & Kessler (1936 apud Kinne 1971) atribuem o grau de calcificação do exoesqueleto em moluscos à salinidade: indivíduos de *Mya arenaria* produzem concha mais fina em salinidades reduzidas. Assim, parece que o rio não apresenta condições para o desenvolvimento adequado de *B. solisianus*.

Modificações estruturais na concha têm sido atribuídas ao efeito do estresse devido à competição intra e interespecífica. Harger (1970 a; 1972a, b) afirma que a presença de anéis ("check rings") entre *Mytilus edulis* e *M. californianus* é proporcional ao estresse ao qual o animal se expôs. O número de anéis por unidade de comprimento da concha pode ser usado como uma indicação do total de estresse que um mexilhão esteve sujeito durante o seu crescimento. Os indivíduos localizados no interior dos campos de mexilhões têm mais anéis por centímetro de comprimento, com concha mais grossa e pesada, muitas vezes com anéis deformados (Harger 1970a).

Harger (1972a) também assinala outras diferenças na relação comprimento X altura de animais crescendo em locais calmos e expostos. Os indivíduos de locais calmos são mais largos que os de locais batidos. Segundo ele, a concha estreita é uma adaptação às áreas batidas.

Em *B. darwinianus* também se verificou concha mais larga nos indivíduos crescendo em locais calmos. Os animais do Rio Escuro foram significativamente mais largos que os animais da foz e do mar. O mesmo não ocorreu entre os animais do Rio Verde, possivelmente porque estes crescem entre as conchas de *Crassostrea rizophorae*.

Os *B. solisianus* não apresentaram diferenças entre as proporções de comprimento, altura e espessura da concha, talvez devido ao fato dos animais do mesmo estuário serem igualmente expostos ao choque das ondas.

Seed (1968) observou que *Mytilus edulis*, quando crescendo em altas densidades, tem a concha mais alongada. Em áreas com baixas densidades, os animais são mais altos e triangulares. Esta afirmação acrescenta mais uma hipótese para explicar as diferenças encontradas entre os *B. darwinianus* do rio Escuro e os animais de outros pontos: esses animais seriam mais largos devido à ausência de ondas e também à menor densidade e compressão dos indivíduos verificada no Rio Escuro. Outras espécies, como *Chthamalus bisinuatus* também apresentam grande plasticidade fenotípica, quando crescendo em altas densidades.

Estas diferenças não devem ser geneticamente determinadas, pois os indivíduos transplantados do mar para o rio também apresentaram concha relativamente mais alta. O mesmo tipo de resposta foi observado por Seed (1968) entre os *Mytilus edulis*, a ponto deste autor afirmar que a plasticidade de *M. edulis* torna a morfologia da concha um critério duvidoso para os estudos taxonômicos.

Outras variações na morfologia foram encontradas em várias outras espécies como *Brachidontes exustus*, *Modiolus demissus*, *Modiolus modiolus* e *Cerastoderma edule* (Seed 1980), inclusive diferenças na cor da

concha em *Mytilus edulis* (Newkirk 1980), dependendo do local onde o animal estava crescendo.

Além das variações determinadas pelo meio existem ainda registros de modificações na concha devido a outras pressões seletivas como predação: *Thais lapillus* tem concha mais grossa e pesada em águas calmas, onde são predadas por caranguejos, do que em águas moderadamente turbulentas (Ebling et alii, 1964). Segundo esses autores, as diferenças encontradas em *Thais* são geneticamente determinadas. Nesta espécie os ovos são colocados fixos às pedras e os jovens crescem nos mesmos locais que os pais, o que permite a formação de populações geneticamente diferenciadas. No caso dos mexilhões, a larva é planctônica e pode ser carregada por longas distâncias e fixar-se em qualquer ambiente. A seleção natural não atuaria de forma a produzir uma forma de concha específica. Neste caso, um genótipo capaz de expressar muitos fenótipos, cada um apropriado às condições ambientais do local de fixação, teria grande valor de sobrevivência (Seed 1968).

Abbott (1974) coloca metaforicamente que a concha é esculpida pela história fisiológica do molusco. Ela não somente expressa o genótipo do indivíduo mas também nos informa se o alimento foi abundante ou não, se a salinidade e temperatura da água foi ideal ou se as condições foram de superpopulação ou não.

As populações de *B. darwinianus* e *Perna perna* na foz do estuário do Rio Verde sofrem os efeitos das fortes arrebentações de inverno. Somente poucos indivíduos conseguem sobreviver a esta perturbação, deslocando-se para os níveis mais altos de maré, normalmente ocupados por *B. solisianus*.

As populações de *B. solisianus* e *C. bisinuatus* parecem escapar do efeito das fortes ondas por ocuparem os níveis superiores de maré, porém mais expostos à dessecação. A vantagem inicial obtida pelas populações de *P. perna* e *B. darwinianus*, que crescem rapidamente e ocupam os níveis inferiores de maré, é revertida no inverno, quando a maior parte dos indivíduos pode ser arrancada das rochas. As populações de *B. solisianus* e *C. bisinuatus* ocupam um refúgio espacial, embora para isso elas tivessem que desenvolver adaptações às condições extremas que enfrentam. Isto parece levar as duas espécies a investirem muita energia em características de resistência, restando pouca energia para o crescimento e reprodução.

O deslocamento de *Mytilus edulis* durante o inverno para os níveis superiores de maré foi registrado por Suchanek (1978) em Washington, EUA. Em *Acmaea*, Frank (1965) documentou um deslocamento dos indivíduos para níveis inferiores de maré no verão, no litoral de Oregon.

Oliveira Filho & Mayal (1976) verificaram um deslocamento na direção oposta: os mexilhões da Praia Grande, Ubatuba, SP, no verão passaram para um nível mais alto do que aquele ocupado no inverno, junto à alga *Sargassum*. Eles explicaram esta migração pelo fato de, no inverno, as marés mais baixas ocorrerem durante o dia, e portanto os organismos ficariam expostos a altas temperaturas e dessecação.

Witman (1985) ressaltou o papel dos distúrbios ambientais na prevenção do monopólio por uma espécie competidora dominante, permitindo o aparecimento de outras espécies menos competitivas e aumentando a diversidade do sistema.

Paine (1977) ressalta o papel dos predadores, que atacam preferencialmente as espécies competidoras dominantes. Segundo ele, isto per-

mitiria a coexistência de muitas espécies perdedoras competitivamente, que contariam com desastres locais previsíveis aos competidores dominantes.

A predação também é responsável pela abertura de manchas no campo de mexilhões e cracas, que possibilitam a recolonização por novos indivíduos e diminuem a competição por espaço. No costão próximo ao Rio Verde, a densidade populacional de *Thais haemastoma* (um importante predador de *P. perna*, *B. solisianus*, *C. bisinuatus* e, em menor grau, *B. darwinianus*) é grande. Duarte & Holler (1987) observaram que os indivíduos maiores de *T. haemastoma* predam *P. perna*, enquanto os menores predam *B. solisianus* e *C. bisinuatus*.

Manchas causadas por predação com aspecto de "clareiras" na comunidade sésil são comuns. Esses predadores podem não ser responsáveis pela limitação das faixas ocupadas pelas espécies, como observado em *Balanus glandula* (Connell 1970) e *Mytilus californianus* (Paine 1966; Dayton 1971), porém a abertura de manchas libera novos espaços para outras espécies, menos competitivas, se instalarem, aumentando a diversidade do sistema. Assim, os predadores reduzem a intensidade da competição, rarefazendo a população, de forma que eles não competem tão fortemente pelo recurso limitante, espaço (Connell 1972). A predação preferencial do competidor dominante pode impedir a exclusão competitiva e permite a coexistência de competidores inferiores, determinando também os padrões de estrutura da comunidade (Menge 1976).

A perturbação devida a fatores biológicos como predação, no costão da Praia do Rio Verde, parece atingir um número menor de indivíduos do que as perturbações causadas pelo impacto das ondas. Porém, a facilidade com que os dois tipos de manchas são novamente recolonizadas pe-

los mexilhões, talvez seja maior nos espaços abertos por ondas, onde frequentemente restam fios de bisso onde os indivíduos jovens podem se fixar. Nas manchas causadas por predação, a remoção dos indivíduos é praticamente total, restando a rocha lisa. As larvas de *Mytilus edulis* preferem se fixar em superfícies ásperas ou em filamentos, tais como fios de bisso, algas (Bayne 1976), tunicados e hidrozoários (Dean & Hurd 1980) ou ainda cracas (Caffey 1985 e Menge 1976); entretanto elas não são essenciais à fixação (Seed 1969). No caso de *Brachidontes rodriguezii*, Penchaszadeh (1973) afirma que a recolonização do substrato só ocorreu após a instalação prévia de algas dos gêneros *Chaetomorpha*, *Porphyra* e *Ulva*, que preparam o substrato para a instalação das espécies posteriores, assim confirmando o modelo de recolonização do tipo facilitação, proposto por Connell & Slatyer (1977).

Os *B. darwinianus* e *Crassostrea rhizophorae* no Rio Verde estão também sujeitos à instabilidade ambiental. O fluxo no rio é extremamente variável e dependente da pluviosidade, e seu leito muda de local, deixando as rochas cobertas pela areia, matando toda a comunidade e abrindo um espaço para novos organismos recolonizarem, quando o percurso do rio mudar novamente.

CONCLUSÃO

Brachidontes darwinianus e *Brachidontes solisianus* toleram uma ampla gama de salinidade, sendo os extremos dependentes da origem dos animais: os provenientes de locais onde a flutuação de salinidade é grande, suportam melhor as diluições, enquanto aqueles provenientes de locais com salinidades mais altas, sobrevivem melhor em águas mais salgadas.

As diferenças intraespecíficas encontradas nas respostas à salinidade incluem adaptações fisiológicas reversíveis, pois os indivíduos de mesma espécie, coletados da mesma população mas aclimados a salinidades diferentes, se tornam mais resistentes a condições extremas.

As duas espécies de *Brachidontes* são osmoconformadoras, variando a salinidade interna de acordo com as mudanças no meio, até valores próximos de seus limites de tolerância, quando então fecham a concha. Apesar de serem eurialinas, na flutuação da salinidade, as espécies se isolam do meio aquém dos seus limites às baixas salinidades, provavelmente por estarem adaptadas à essas flutuações. Isto parece reduzir o tempo disponível para alimentação, especialmente entre os *B. darwinianus* do rio, que devem se manter fechados durante a maré baixa, quando a água se encontra mais diluída.

Nos dois estuários estudados, as baixas salinidades são temporárias, pois com a subida da maré a água torna-se mais concentrada. *B. darwinianus*, por ser mais eurialino às baixas salinidades, consegue sobreviver no rio, onde as flutuações são maiores enquanto *B. solisianus* não. Na ausência de outros possíveis competidores como *Crassostrea rhizophorae*, pode desenvolver altas densidades.

Na foz dos dois estuários, além da flutuação de salinidade, existe o estresse da exposição ao ar. Nestes locais, *B. darwinianus* ocupa os níveis inferiores de maré (mais sujeitos à água salobra diluída). O espaço é ocupado primeiro por esta espécie que cresce mais rápido e parece deslocar *B. solisianus* para níveis superiores na zonação.

B. solisianus consegue sobreviver no nível superior de maré por ser mais resistente à dessecação e provavelmente por ser mais resistente às altas salinidades além de possíveis modificações no metabolismo anaeróbico, a capacidade em extrair oxigênio do ar e redução na taxa metabólica.

No mar, *B. darwinianus* só ocorre onde existem pequenas fontes de água doce que escorrem do costão, possivelmente devido a sua tolerância à água salobra e à competição com outras espécies, tipicamente marinhas, que tem uma taxa de crescimento maior. Nos "refúgios" tipicamente ocupados por *B. darwinianus*, a população monopoliza o espaço, escapando tanto à predação como dos distúrbios físicos causados por choque de ondas, além da competição com outras espécies.

B. solisianus tem uma taxa de crescimento baixa e parece alocar suas energias na aquisição de características de resistência, que permitem a esta espécie suportar grande estresse, em particular salinidades altas e calor. Por outro lado, ocupando o nível superior de maré, sua população escapa dos muitos distúrbios físicos, principalmente tempestades de inverno, que atingem as populações dos níveis inferiores.

Diferenças nas duas espécies em suas amplitudes de tolerância a fatores como salinidade e dessecação, podem facilitar a coexistência, reduzindo a competição entre elas, mesmo que quando coocorram, uma delas tenha que se deslocar de suas condições ótimas.

RESUMO

Brachidontes darwinianus e *B. solisianus* são frequentes em substratos rochosos de estuários do litoral do estado de São Paulo. A distribuição horizontal das duas espécies segue um gradiente de salinidade: *B. darwinianus* ocorre nos locais de salinidades mais baixas enquanto *B. solisianus* prefere salinidades mais altas. Nos locais de ocorrência, *B. darwinianus* ocupa os níveis inferiores de maré e *B. solisianus* o nível superior.

Nos experimentos com salinidade ambas as espécies mostraram-se eurihalinas, sendo que *B. darwinianus* tolerou diluições maiores que *B. solisianus*, que foi mais tolerante às altas salinidades. Foram observadas diferenças intraespecíficas nos limites extremos de salinidade, dependendo da procedência dos animais. Posteriormente, verificou-se serem essas variações intraespecíficas devidas ao meio onde o animal estava habituado, pois indivíduos de mesma espécie, aclimados a diferentes salinidades, tiveram respostas à salinidade diferentes.

Na flutuação de salinidade em laboratório, ambas as espécies mostraram-se osmoconformadoras, variando a salinidade do fluido perivisceral segundo as variações do meio e fechando a concha nas salinidades mais baixas, de acordo com as suas tolerâncias.

B. solisianus é mais resistente à exposição ao ar do que *B. darwinianus*, provavelmente devido à maior eurihalinidade dos tecidos e também às adaptações ao metabolismo anaeróbico. Tais características permitem que essa espécie ocupe o nível superior na zonação, resultando porém numa limitação do crescimento devido ao menor tempo disponível

para alimentação. Por outro lado, nesta faixa de maré, a espécie encontra um refúgio espacial contra os distúrbios físicos causados por choques de ondas, que periodicamente abrem grandes manchas no campo de mexilhões.

B. darwinianus têm taxa de crescimento maior que *B. solisianus*, ocupando primeiro o espaço nos locais de coocorrência e deslocando esta última dos níveis inferiores. Nos locais mais expostos a população de *B. darwinianus* é constantemente renovada devido à instabilidade ambiental, enquanto em locais mais abrigados, a espécie pode desenvolver grande população, na ausência de outros competidores por espaço para fixação, como *Crassostrea rhizophorae*.

SUMMARY

Brachidontes darwinianus and *B. solisianus* are common on rocky shores in São Paulo State estuaries. The horizontal distribution of these two species follows a salinity gradient: *B. darwinianus* occurs in low salinities whereas *B. solisianus* prefers high salinities. When the two species occur together, *B. darwinianus* is found near the low tide level and *B. solisianus* near the high tide level.

In salinity experiments, both species proved to be eurihaline, *B. darwinianus* supporting the greatest dilutions, whereas *B. solisianus* was more tolerant of high salinities. Intraspecific variations were observed in tolerance of extreme salinity levels depending on where the animals were growing.

Experiments showed that intraspecific variations in salt tolerance were environmentally induced when individuals of the same species were climatized to different salinities.

Laboratory studies using salinity fluctuations showed that both species are osmoconformers and that salinity of perivisceral closely follow environmental variation. Mussels protect themselves by closing their shells when exposed to salinities lower than those which permit survival.

B. solisianus is more resistant to exposure to air than *B. darwinianus*, probably due to greater tissue eurihalinity and adaptations for anaerobic metabolism. These characteristics allow this species to occupy the upper intertidal zone, which results in reduced growth due to less time being available for feeding. On the other hand, at this tide level, the specie finds shelter against physical disturbances

caused by heavy storms that periodically open gaps in the mussel community.

Brachidontes darwinianus growth rate is greater than in *B. solisianus*. *B. darwinianus* is the first to occupy space where both species occur together and displaces *B. solisianus* from low tide levels. In more exposed sites, *B. darwinianus* populations are constantly renewed due environmental instability, while in sheltered places populations can be large, particularly in the absence of competitors like *Crassostrea rhizophorae*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Abbott, R.T. 1974. American seashells, 2nd. ed. Van Nostrand Reinhold Company. New York, Cincinnati, Toronto, London & Melbourne. 663 pp + 24 pls.
- Allen, J.F. 1960. Effect of low salinity on survival of the curved mussel *Brachidontes recurvus*. *Nautilus* 74: 1-8.
- Avelar, W.E.P. 1979. Estudo comparativo da anatomia funcional de *Brachidontes darwinianus darwinianus* (Orbigny, 1846) e *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) Bivalvia: Mytilidae. (Tese de doutoramento). Instituto de Biociências Univ. S. Paulo. 107pp.
- _____ & W. Narchi. 1983. Behavioral aspects of *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in response to a salinity gradient. *Iheringia Sér. Zool.* (63): 125-132.
- _____ & W. Narchi. 1984. Functional anatomy of *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846). *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo* 8: 215-237.
- Barnes, H. & M. Barnes. 1957. Resistance to desiccation in intertidal barnacles. *Science* 126: 358.
- _____, D.M. Finlayson & J. Piatigorsky. 1963. The effect of desiccation and anaerobic conditions on the behaviour, survival and

general metabolism of three common cirripedes. J. Anim. Ecol. 32(2): 233-252.

Bayne, B.L. 1976. Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge. 506pp.

Bouchet, J.M. 1961. Contribution à l'ecologie et la biologie de *Brachydontes minimus* (P). Rech. Trav. Stn. mar. Endoume 21(34): 65-97.

Brasil. DIRETORIA DE HIDROGRAFIA E NAVEGAÇÃO. 1985-1986. Tábuas de marés para os anos de 1985-1986. Costa do Brasil e portos estrangeiros.

Broekhuysen, G.H. 1940. A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa. Trans. R. Soc. S. Afr. 28:255-292.

Caffey, H.M. 1985. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. Ecol. Monogr. 55(3): 313-332.

Chanley, P.E. 1958. Survival of some juvenile bivalves in water of low salinity. Proc. natun. Shellfish. Assoc. 48: 52-65.

Chanley, P. & M. Castagna. 1973. Salinity tolerance of some marine bivalves from inshore and estuarine environments in Virginia waters

on the western mid-Atlantic coast. *Malacologia* 12(1): 47-96.

Coleman, N. 1973. Water loss from aerially exposed mussels. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 12: 145-155.

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

_____ 1970. A predator-prey system in the rocky intertidal region. I- *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol. Monogr.* 40: 49-78.

_____ 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169-192.

_____ 1974. Field experiments in marine ecology. In: R. Mariscal editor. *Experimental Marine Ecology*. Academic Press, New York, USA. pp.21-54.

_____ 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: M. Cody and J. Diamond, eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. pp.460-490.

_____ 1980. Diversity and the coevolution of competitors or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.

- _____ and R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Natur.* 111: 1119-1144.
- Davenport, J. 1981. The opening response of mussels (*Mytilus edulis*) exposed to rising sea-water concentrations. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 61: 667-678.
- Davies, P.S. 1969. Physiological ecology of *Patella*. III- Desiccation effects. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 49: 291-304.
- Davis, H.C. 1958. Survival and growth of clam and oyster larvae at different salinities. *Biol. Bull.* 114: 296-307.
- Dayton P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- Dean, T.A. & L.E. Hurd. 1980. Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia (Berl)* 46: 295-301.
- Duarte, L.F.L. & Holler, M.T. 1987. Estudos preliminares sobre a preferência de *Thais haemastoma* (L) (Gastropoda-Prosobranchia) por diferentes espécies de presas. *Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira. An. Acad. Cienc. Est. S. Paulo* 54-II: 192-200.

- Ebling, F.J., Kitching, J.A., Muntz, L. & Taylor, C.M. 1964. The ecology of Lough Ine. XIII. Experimental observations of the destruction of *Mytilus edulis* and *Nucella lapillus* by crabs. J. Anim. Ecol. 33: 73-82.
- Fenchel, T. 1975. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). Oecologia (Berl) 20: 19-32.
- Florkin, M. & Schoffeniels, E. 1969. Molecular Approaches to Ecology. Academic Press, N.Y.
- Frank, P.W. 1965. The biodemography of an intertidal snail population. Ecology 46: 831-844.
- Gabbott, P.A. 1982. Physiological and biochemical adaptation of marine organisms. Bolm. Fisiol. Animal. Univ. S. Paulo, 6: 37-56.
- Ghiretti, F. 1966. Respiration, In Physiology of Mollusca. Ed. K.M. Wilbur & C.M. Yonge. N.Y. Acad.Press. vol.II: 175-208.
- Gilles, R. 1982. Osmoregulatory process in molluscs and crustaceans from media with fluctuating salinity regime. Bolm. Fisiol. Animal Univ. S.Paulo, 6: 1-36.
- Grime, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons, N.Y. 222pp.

Gunter, G. 1961. Some relations of estuarine organisms to salinity.
Limnol. Oceanogr. 6(2): 182-190.

Harger, J.R.E. 1968. The role of behavioral traits in influencing the
distribution of two species of sea mussel, *Mytilus edulis* and *Myti*
lus californianus. Veliger 11(1): 45-49.

_____ 1970a. The effect of wave impact on some aspects of the
biology of sea mussels. Veliger 12(4): 401-414.

_____ 1970b. Comparisons among growth characteristics of two
species of sea mussel, *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*.
Veliger 13(1):44-56.

_____ 1970c. The effect on species composition on the
survival of mixed populations of the sea mussels *Mytilus califor*
nianus and *M. edulis*. Veliger 13(2): 147-152.

_____ 1972a. Variation and relative "niche" size in the sea
mussel *Mytilus edulis* in association with *M. californianus*.
Veliger 14(3): 275-282.

_____ 1972b. Competitive coexistence: maintenance of
interacting associations of the sea mussel *Mytilus edulis* and
M. californianus. Veliger 14(4): 387-410.

- _____ 1972c. Competitive coexistence among intertidal invertebrates. *Amer. Scient.* 60: 600-607.
- Harvey, H.W. 1955. *The Chemistry and Fertility of Sea-Waters.* Cambridge, Univ. Press., vii + 224pp.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- Holland, A.F. and Polgar. 1976. Seasonal changes in the structure of an intertidal community. *Mar. Biol.* 37: 341-348.
- Hoyaux, J.; R. Gilles & C. Jeuniaux. 1976. Osmoregulation in molluscs of the intertidal zone. *Comp. Biochem. Physiol.* 53A:361-365.
- Kennedy, V.S. & J.A. Mihursky. 1971. Upper temperature tolerances of some estuarine bivalves. *Chesapeake Sci.* 12(4): 193-204.
- Kennedy, V.S. 1976. Desiccation, higher temperatures and upper intertidal limits of three species of sea mussels (Mollusca:Bivalvia) in New Zealand. *Mar. Biol.* 35: 127-137.
- Kinne, O. 1971. Salinity. In: *Marine Ecology.* Wiley-Interscience, London. v.1 part 2, pp. 821-895.
- Klappenbach, M.A. 1965. Lista preliminar de los Mytilidae brasileños con claves para su determinación y notas sobre su distribución.

An. Acad. bras. Ciênc. 37 (suplemento): 327-352.

Knight-Jones, E.W. 1953. Laboratory experiments on gregariousness during settling in *Balanus balanoides* and other barnacles. J. exp. biol. 30: 584-98.

Leonel, R.M.; A.R.M. Magalhães & J.E.Lunetta. 1983. Sobrevivência de *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Mollusca: Bivalvia) em diferentes salinidades. Bolm. Fisiol. Animal, Univ. S.Paulo, 7: 63-72.

Leviten, P.J. 1978. Resource partitioning by predatory gastropods of the genus *Conus* on subtidal Indo-Pacific coral reefs: The significance of prey size. Ecology 59(3): 614-631.

Lewis, J.R. 1964. The Ecology of Rocky Shores. The English Universities Press Ltd., London. 323 pp.

_____ s/data. The role of physical and biological factors in the distribution and stability of rocky shore communities. manuscript.

Lubchenco, J. & B.A. Menge. 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. Ecol. Monogr. 59:67-94.

Lubet, P. 1959. Recherches sur le cycle de l'émission des gamètes chez les mytilidés et les pectinidés. Thèse, Facultés des Sciences,

Université Paris. Paris, Institut Scientifique et Technique des Pêchés maritimes. 162pp.

Lund, E.J. 1957. A quantitative study of clearance of a turbid medium and feeding by the oyster. *Inst. mar. Sci.* 4: 296-312.

Lunetta, J.E. & M. Grotta. 1982. Influência de fatores exógenos e endógenos sobre a reprodução de moluscos marinhos. *Bol. Fisiol. Animal, Univ. S.Paulo*, 6: 191-209.

McLusky, D.S. 1974. *Ecology of Estuaries*. Heinemann Educational Books Ltd, London. 144pp.

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

_____ 1979. Coexistence between the seastars *Asterias vulgaris* and *A. forbesi* in a heterogeneous environment: a non-equilibrium explanation. *Oecologia (Berl)* 41: 245-272.

Microstat 1984. An Interactive General-Purpose Statistics Package. Copyright (c) Ecosoft, Inc.

Morrison, D.F. 1976. *Multivariate Statistical Methods* 2nd ed. McGraw-Hill, New York.

Newell, R.C. 1972. Biology of Intertidal Animals. Paul Elek

(Scientific Book) Limited, London. 555pp.

Newkirk, G.F. 1980. Genetics of shell color in *Mytilus edulis* L. and the association of growth rate with shell color. J. Exp. mar. biol. ecol. 47: 89-94.

Oliveira Filho, E.C. & E.M. Mayal. 1976. Seasonal distribution of intertidal organisms at Ubatuba, São Paulo. Revta bras. Biol. 36: 305-316.

Ortega, S. 1981. Environmental stress, competition and dominance of *Crassostrea virginica* near Beaufort, North Carolina, USA. Mar. Biol. 62: 47-56.

Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. Am. Nat. 100(910): 65-75.

_____ 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. Ecology 52 (6): 1096-1106.

_____ 1977. Controlled manipulations in the marine intertidal zone and their contributions to ecological theory. In: The changing scenes in natural sciences, 1776-1976. Special Publication Academy of Natural Sciences Philadelphia 12: 245-270.

- _____ & S.A. Levin. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51(2): 145-178.
- Penchaszadeh, P.E. 1973. Ecologia de la comunidad del mejillín (*Brachidontes rodriguezii* D'Orb.) en el medio litoral rocoso de Mar del Plata (Argentina): el proceso de recolonización. *Physis* (B.Aires) 32(84): 51-84.
- Peterson, C.H. 1979. The importance of predation and competition in organizing the intertidal epifaunal communities of Barnegat Inlet, New Jersey. *Oecologia* (Berl) 39: 1-24.
- _____ 1982. The importance of predation and intra- and interspecific competition in the population biology of two infaunal suspension-feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*. *Ecol. Monogr.* 52(4): 437-475.
- Pierce Jr, S.K. 1970. The water balance of *Modiolus*: osmotic concentrations in changing salinities. *Comp. Biochem. Physiol.* 36: 521-533.
- _____ 1971. Volume regulation and valve movements by marine mussels. *Comp. Biochem. Physiol.* 39A: 103-117.
- Prosser, C.L. & Brown Jr., F.A. 1961. *Comparative Animal Physiology*. 2nd. ed. W.B. Saunders Company, Philadelphia-London. 688pp.

- Read, K.R.H. & K.B. Cumming 1967. Thermal tolerances of the bivalve molluscs *Modiolus modiolus* L., *Mytilus edulis* L. and *Brachidontes demissus* Dillwyn. *Comp. Biochem. Physiol.* 22: 149-155.
- Rios, E.C. 1975. Brazilian Marine Molluscs Iconography. Fundação Universidade do Rio Grande, Centro de Ciências do Mar e Museu Oceanográfico, Rio Grande, RS. 331 pp. + 91 pls.
- SAS 1985. SAS User's Guide, Version 50 Edition. Cary, NC: SAS Institute. 956pp.
- Salomão, L.C.; A.R.M. Magalhães & J.E. Lunetta. 1980. Influência da salinidade na sobrevivência de *Perna perna* (Mollusca: Bivalvia). *Bol. Fisiol. Animal, Univ. S.Paulo*, 4: 143-152.
- Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102: 243-282.
- Schwerdtfeger, F. 1963. *Ökologie der Tiere*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. 461pp.
- Seed, 1968. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 561-584.
- _____ 1969. The ecology of *Mytilus edulis* on exposed rocky shores. I- Breeding and settlement. *Oecologia* 3: 277-316.

- _____ 1980. A note on the relationship between shell shape and life habitats in *Geukensia demissa* and *Brachidontes exustus* (Mollusca-Bivalvia). *J. moll. Stud.* 46: 293-299.
- Snedecor, G.W. & W.G. Cochran. 1978. *Statistical Methods*. 6th.Ed. Iowa State University Press, Iowa. 593pp.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1969. *Biometry*. Freeman, San Francisco. 776 pp.
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R. 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, (167): 1-311.
- Suchanek, T.H. 1978. The ecology of *Mytilus edulis* in exposed rocky intertidal communities. *J. Exp. mar. biol. ecol.* 31: 105-120.
- _____ 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia (Berl)* 50: 143-152.
- Sundell, K. 1985. Adaptability of two phenotypes of *Littorina saxatilis* (Olivi) to different salinities. *J. Exp. mar. biol. ecol.* 92: 115-123.
- Underwood, A.J. 1978. An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia (Berl)* 33: 185-202.

- Wethey, D.S. 1984. Sun and shade mediate competition in the barnacles *Chthamalus* and *Semibalanus*: a field experiment. *Biol. Bull.* 167: 176-185.
- Wilson, B.R. 1968. Survival and reproduction of the mussel *Xenostrobus securis* (Lam.) (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in a western Australian estuary. Part I: salinity tolerance. *J. nat. Hist.* 2: 307-328.
- Winkle, W. van, Jr. 1970. Effect of environmental factors on byssal thread formation. *Mar. Biol.* 7: 143-148.
- Witman, J.D. 1985. Refuges, biological disturbance and rocky subtidal community structure in New England. *Ecol. Monogr.* 55(4): 421-445.
- Wolcott, T.G. 1973. Physiological ecology and intertidal zonation in limpets (*Acmaea*): a critical look at "limiting factors". *Biol. Bull.* 145: 389-422.
- Zuim, S.M.F. 1976. Metabolismo respiratório e tolerância de *Brachidontes solisianus* (d'Orbigny, 1846) e *Perna perna* (Linné, 1758) - Mollusca: Bivalvia: Mytilidae. Influências de temperatura, tensão de oxigênio e exposição ao ar. (Tese de doutoramento) Instituto de Biociências Universidade de São Paulo. 123pp.
- _____ & E.G. Mendes. 1980. Tolerância de *Perna perna* e *Brachidontes solisianus* a diferentes salinidades. *Revta bras. Biol.* 40

(1): 137-141.

_____ & E.G. Mendes. 1981. A influência da salinidade na taxa respiratória de dois mexilhões, *Perna perna* e *Brachidontes solisianus*. *Revta bras. Biol.* 41(1): 57-61.

pesquisa(s) mantida(s) diante exp- gaiola		média		N1		média2		S2		N2		média3		S3		N3		média4		S4		N4	
20	dr	n	10.27	1.28	20	12.71	1.61	1.61	20	14.69	1.72	1.72	20	17.58	2.96	19							
40	dr	n	9.48	1.35	40	11.69	1.95	1.95	34	14.66	2.25	2.25	32	17.19	2.20	27							
80	dr	n	9.91	1.57	80	11.91	1.61	1.61	55	13.77	1.72	1.72	55	16.72	2.57	53							
20	dd	n	10.07	1.73	20	13.42	2.30	2.30	18	15.23	2.27	2.27	19	18.99	3.20	18							
80	dd	n	10.32	1.46	80	12.92	1.72	1.72	78	14.69	1.88	1.88	74	16.36	2.32	63							
20	sd	n	11.00	1.31	20	10.94	0.90	0.90	9	11.30	0.70	0.70	2	11.20	0.00	1							
40	sd	n	10.54	1.38	40	10.66	1.40	1.40	35	11.06	1.37	1.37	30	11.53	1.40	25							
80	sd	n	10.81	1.38	80	11.03	1.32	1.32	71	11.27	1.26	1.26	63	11.50	1.26	44							
20	sm	n	10.87	1.39	20	11.30	1.23	1.23	19	11.56	1.17	1.17	18	11.41	1.12	13							
40	sm	n	10.60	1.09	40	10.96	1.00	1.00	37	11.19	1.02	1.02	31	11.47	0.95	26							
80	sm	n	10.86	1.10	80	11.16	1.07	1.07	69	11.34	0.98	0.98	62	11.31	0.96	53							
10	dr	s	9.53	1.34	10	11.88	2.01	2.01	12	12.93	1.67	1.67	9	18.29	2.75	8							
10	sd	s	9.95	1.24	10	10.29	1.32	1.32	10	10.46	1.53	1.53	8	10.95	1.56	6							
20	dr	s	9.96	1.30	20	11.34	1.96	1.96	16	13.96	1.94	1.94	14	17.32	2.34	14							
20	sd	s	11.04	0.97	20	10.90	1.14	1.14	10	11.38	1.11	1.11	9	11.75	1.09	8							
40	dr	s	10.08	1.49	40	11.46	1.69	1.69	33	13.69	1.46	1.46	32	15.73	1.63	31							
40	sd	s	10.95	1.06	40	11.04	1.17	1.17	28	11.34	1.03	1.03	27	11.14	1.08	13							
10	dr	s	10.33	1.23	10	11.96	1.51	1.51	9	15.09	1.44	1.44	8	20.66	1.86	8							
10	sm	s	10.41	1.19	10	10.24	1.02	1.02	7	10.59	1.00	1.00	7	10.93	0.97	7							
20	dr	s	9.42	1.54	20	11.10	1.60	1.60	16	13.81	1.84	1.84	15	17.84	1.96	15							
20	sm	s	10.88	1.13	20	11.04	1.19	1.19	12	11.36	1.05	1.05	8	11.39	1.04	7							
40	dr	s	10.26	1.48	42	12.13	1.75	1.75	40	13.78	1.59	1.59	39	15.69	2.01	40							
40	sm	s	10.71	1.02	41	10.86	1.08	1.08	36	11.10	1.15	1.15	34	11.58	0.91	22							
10	dd	s	11.06	1.11	10	13.90	1.51	1.51	10	16.67	2.38	2.38	10	20.13	3.90	8							
10	sd	s	9.18	1.26	10	9.17	0.50	0.50	9	9.50	0.51	0.51	8	9.58	0.64	4							
20	dd	s	10.24	1.69	20	14.08	2.36	2.36	18	16.89	2.53	2.53	19	18.88	3.27	19							
20	sd	s	9.32	1.00	20	9.81	1.18	1.18	13	9.73	0.90	0.90	9	10.06	0.75	8							
40	dd	s	10.41	1.24	40	11.62	1.21	1.21	40	13.43	1.42	1.42	38	16.15	1.91	37							
40	sd	s	10.77	1.10	40	10.84	1.09	1.09	34	11.32	1.01	1.01	26	11.21	0.89	17							
10	dd	s	9.99	1.66	10	13.15	2.13	2.13	10	14.62	1.91	1.91	9	17.98	2.79	9							
10	sm	s	11.02	0.71	10	11.06	0.46	0.46	7	11.30	0.69	0.69	6	12.03	0.46	3							
20	dd	s	11.11	1.27	20	13.68	1.47	1.47	17	16.57	1.43	1.43	17	19.51	2.17	16							
20	sm	s	11.04	0.92	20	11.03	0.96	0.96	18	11.24	0.84	0.84	17	11.26	0.84	14							
40	dd	s	10.40	1.35	40	12.63	1.46	1.46	31	14.81	1.47	1.47	24	18.25	2.31	23							
40	sm	s	10.85	1.14	40	10.63	1.19	1.19	12	11.95	1.63	1.63	4	11.50	2.26	2							
160	dr	n	9.75	1.54	163	11.43	1.89	1.89	142	12.84	2.09	2.09	136	14.00	2.26	130							

Tabela 1: médias, desvios e número de indivíduos nas 4 medidas efetuadas em cada gaiola, colocadas no Rio Verde. Os números na primeira coluna referem-se ao número de indivíduos iniciais na gaiola.

DD= Brachidontes darwinianus coletados na foz
DR= Brachidontes darwinianus coletados no rio
SD= Brachidontes solisianus coletados na foz
SM= Brachidontes solisianus coletados no mar

de anisônia (w)
de outra espécie
de raposa

gaiola

		N1	N2	N3	N4
		media	media	media	media
		54	52	53	54
		10.42	14.98	16.87	18.98
dm	n	1.54	2.13	2.53	1.97
dm	n	9.79	1.74	1.79	1.88
dm	n	9.84	1.55	1.79	1.75
dd	n	10.19	2.06	2.21	3.10
dd	n	10.70	1.49	2.13	2.26
dd	n	9.70	1.78	2.08	2.04
sd	n	10.94	1.27	1.49	1.35
sd	n	11.23	1.19	0.93	0.89
sd	n	10.82	1.19	1.12	1.05
sm	n	11.25	1.03	1.07	1.09
sm	n	10.80	1.09	0.95	0.99
sm	n	11.01	1.14	1.10	1.10
dm	s	9.92	1.57	1.29	1.11
sd	s	11.00	1.78	1.59	0.06
dm	s	9.01	1.55	1.42	1.41
sd	s	11.22	0.80	1.20	1.26
dm	s	10.12	1.73	1.94	2.18
sd	s	10.85	1.05	0.72	0.00
dm	s	10.20	1.28	1.38	0.00
sm	s	10.92	1.05	0.83	0.00
dm	s	9.62	1.90	1.72	2.41
sm	s	10.93	1.31	1.35	1.32
dm	s	10.21	2.24	2.57	2.99
sm	s	11.08	1.07	1.00	1.20
dd	s	10.68	1.83	1.31	1.96
sd	s	11.18	0.94	1.01	0.35
dd	s	10.50	1.36	1.90	1.94
sd	s	10.82	0.88	0.92	1.88
dd	s	10.64	1.65	1.43	1.34
sd	s	11.08	0.93	0.81	1.73
dd	s	9.91	1.76	1.58	0.00
sm	s	10.38	1.43	1.36	2.32
dd	s	10.09	2.71	2.82	1.26
sm	s	10.46	1.31	1.22	2.73
dd	s	10.30	1.69	0.90	0.28
sm	s	10.64	1.16	1.50	1.97
				1.02	1.14
				1.20	0.57

Tabela 2: médias, desvios e número de indivíduos nas 4 medidas efetuadas em cada gaiola, colocadas no Rio Verde. Os números na primeira coluna referem-se ao número de indivíduos iniciais na gaiola.

DM= Brachidontes darwinianus coletados no mar

DD= Brachidontes darwinianus coletados na foz

SD= Brachidontes solisianus coletados na foz

SM= Brachidontes solisianus coletados no mar

parâmetro(s) da antena (w) de onde se originou na gaiola		média		s1		N1		média2		s2		N2	
gelo	lar	↑											
20	dr	n		9.82	1.41	22		12.94		0.86		10	
40	dr	n		8.92	1.46	40		12.53		2.39		37	
80	dr	n		9.42	1.36	83		11.86		1.56		76	
20	dd	n		9.81	1.48	21		12.94		1.63		12	
40	dd	n		9.64	1.24	41		10.85		1.89		27	
80	sd	n		9.76	1.14	85		9.66		1.07		64	
20	sd	n		9.24	0.95	20		9.25		0.92		19	
40	sd	n		9.26	1.12	41		9.23		1.11		34	
80	dd	n		9.78	1.37	82		11.66		1.55		45	
20	sm	n		10.70	1.21	20		10.51		1.23		11	
40	sm	n		11.02	1.06	39		11.17		0.96		29	
80	sm	n		10.87	1.09	80		10.96		1.10		69	
10	dr	s		8.86	0.97	10		10.85		1.77		11	
10	sd	s		9.20	0.52	10		9.39		0.68		11	
20	dr	s		9.37	1.44	21		11.55		1.60		21	
20	sd	s		9.69	1.01	22		9.76		1.01		19	
40	dr	s		9.26	1.17	41		11.46		1.46		36	
40	sd	s		10.36	0.94	41		10.29		0.88		34	
10	dr	s		8.44	0.55	11		13.24		1.09		10	
10	sm	s		10.30	1.13	10		10.22		1.31		10	
20	dr	s		9.43	1.19	21		11.89		1.49		19	
40	dr	s		8.11	0.81	42		10.37		1.13		42	
40	sm	s		10.88	1.11	40		11.02		1.03		40	
10	dd	s		9.27	1.12	11		11.20		1.75		9	
10	sd	s		10.01	0.62	10		10.14		0.72		12	
20	dd	s		11.12	1.14	20		12.98		1.00		19	
20	sd	s		10.22	0.86	21		10.11		0.91		21	

Tabela 3: médias, desvios e número de indivíduos nas 4 medidas efetuadas em cada gaiola, colocadas na foz do Rio Verde, nível de maré ocupado por *Brachidontes darwinianus*. Os números na primeira coluna referem-se ao número de indivíduos iniciais na gaiola.
 DD= *Brachidontes darwinianus* coletados na foz
 DR= *Brachidontes darwinianus* coletados no rio
 SD= *Brachidontes solisianus* coletados na foz
 SM= *Brachidontes solisianus* coletados no mar

presença (s)
ou ausência (n)
de outra espécie
gaiola

			média	SI	N1	média	SI	N2
20	dr	n	9.15	1.67	20	11.46	1.77	18
40	dr	n	9.30	1.53	40	11.56	1.90	36
80	dr	n	9.14	1.76	79	12.63	1.90	70
20	dd	n	10.41	1.17	20	13.60	1.50	20
40	dd	n	10.20	2.02	40	14.99	2.05	36
20	sd	n	11.14	1.06	20	11.77	1.01	17
40	sd	n	10.69	1.54	41	10.89	1.48	35
80	sd	n	10.23	1.26	81	10.83	1.17	72
20	sm	n	11.49	1.27	20	11.75	1.15	20
40	sm	n	10.85	1.00	40	11.52	1.03	39
10	dr	s	8.19	1.02	11	11.10	1.49	10
10	sd	s	10.61	0.99	10	11.00	0.80	8
20	dr	s	9.79	1.72	20	13.12	1.84	18
20	sd	s	10.19	1.29	20	10.85	1.29	20
40	dr	s	10.47	1.39	39	12.15	1.69	36
40	sd	s	10.30	1.31	40	10.73	1.20	35
10	dr	s	9.77	1.39	10	14.30	1.15	10
10	sm	s	10.55	1.30	11	10.96	1.53	11
20	dr	s	9.30	1.76	19	12.76	1.73	15
20	sm	s	11.18	1.06	20	11.72	0.94	22
40	dr	s	9.64	1.52	41	12.63	1.59	37
40	sm	s	10.86	1.27	40	11.30	1.21	39
40	dd	s	9.96	1.50	40	13.39	1.53	34
40	sd	s	10.36	1.29	40	10.80	1.15	38
10	dd	s	9.09	1.26	10	12.54	2.08	9
10	sm	s	10.68	1.63	12	11.40	1.46	10
20	dd	s	10.57	1.16	20	13.77	1.82	20
20	sm	s	10.50	1.15	20	11.06	0.84	20
40	dd	s	11.08	1.25	40	15.58	1.51	40
40	sm	s	11.14	1.03	40	12.00	1.20	35

Tabela 4: médias, desvios e número de indivíduos nas 4 medidas efetuadas em cada gaiola, colocadas na foz do Rio Verde, nível de maré ocupado por Brachidontes darwinianus. Os números na primeira coluna referem-se ao número de indivíduos iniciais na gaiola.
DD= Brachidontes darwinianus coletados na foz
DR= Brachidontes darwinianus coletados no rio
SD= Brachidontes solisianus coletados na foz
SM= Brachidontes solisianus coletados no mar

presença (s)
ou ausência (n)
de outa espécie
na gaiola

gaiola	n	s1	média 2		N2	média 3		N3	média 4		N4
			med	sd		med	sd		med	sd	
20 dm n	21	1.47	9.51	1.53	15	9.30	1.38	9	9.13	1.40	7
80 dm n	62	1.17	9.52	1.12	32	9.41	1.10	24	9.96	1.19	8
20 dd n	20	1.21	9.79	1.26	15	9.56	1.38	9	8.97	0.67	3
40 dd n	41	1.95	9.89	1.34	31	9.45	1.77	2	0.00	0.00	0
80 dd n	83	1.55	9.93	1.29	81	9.39	1.28	9	0.00	0.00	0
20 sd n	20	0.85	10.47	0.88	18	10.77	0.31	3	0.00	0.00	0
40 sd n	40	1.37	10.71	1.42	39	10.48	1.48	32	10.61	1.36	18
80 sd n	82	1.33	10.75	1.33	79	10.58	1.36	62	10.88	1.30	49
20 sm n	20	1.02	11.29	1.40	19	11.33	0.95	15	11.37	0.99	9
40 sm n	41	1.02	11.53	1.01	41	11.30	0.95	36	11.12	0.97	19
80 sm n	82	0.89	11.41	0.86	78	11.17	1.08	48	11.38	0.87	29
10 dm s	11	1.05	9.06	1.17	11	11.30	0.88	7	11.48	0.59	4
10 sd s	11	0.82	11.00	0.90	9	10.85	0.90	12	10.67	1.13	6
20 dm s	24	1.34	9.51	1.00	20	8.88	0.87	16	8.86	0.68	5
20 sd s	20	1.06	10.46	1.09	21	10.25	1.16	20	10.15	0.96	12
40 dm s	44	1.30	10.09	1.36	34	9.72	1.28	11	10.15	1.20	2
40 sd s	43	0.96	11.00	0.89	39	10.83	0.84	26	10.50	0.55	4
10 dm s	10	1.34	10.54	1.52	10	9.27	0.91	7	0.00	0.00	0
10 sm s	10	1.22	11.84	1.18	9	11.63	1.48	6	0.00	0.00	0
20 dm s	20	1.34	8.50	0.75	13	9.08	0.99	8	0.00	0.00	0
20 sm s	20	1.02	11.68	0.99	22	11.28	1.43	11	11.48	1.11	4
40 dm s	42	1.61	10.25	2.15	6	7.90	0.42	2	8.60	0.00	1
40 sm s	42	0.94	11.55	1.01	13	11.28	0.50	6	11.17	0.21	3
10 dd s	10	2.07	9.47	2.29	6	12.15	1.53	4	9.55	1.06	2
10 sd s	12	1.32	9.91	1.19	14	9.74	1.09	11	9.55	0.86	6
20 dd s	20	1.33	9.48	1.11	18	9.91	1.37	9	9.04	0.87	9
20 sd s	20	0.90	10.72	1.46	19	9.94	1.25	24	10.31	1.07	13
40 dd s	40	1.54	9.82	1.66	23	9.53	1.81	9	10.44	1.66	5
40 sd s	40	1.31	11.01	1.28	30	10.29	1.50	33	10.08	1.51	23
10 dd s	10	0.71	8.87	0.72	9	9.10	1.27	2	10.90	0.00	1
10 sm s	11	1.03	11.21	1.21	11	11.34	1.44	5	11.23	1.71	3
20 dd s	21	1.16	10.01	1.06	17	9.90	1.28	3	0.00	0.00	0
20 sm s	20	0.90	11.45	0.93	19	11.54	0.74	14	11.23	0.89	3
40 dd s	48	1.46	10.06	1.52	46	9.71	1.30	22	9.84	1.46	10
40 sm s	41	0.95	11.54	1.13	42	11.46	1.04	31	11.50	1.35	8

Tabela 6: médias, desvios e número de indivíduos nas 4 medidas efetuadas em cada gaiola, colocadas na foz do Rio Verde, nível de maré ocupado por Brachidontes solisianus. Os números na primeira coluna referem-se ao número de indivíduos iniciais na gaiola.

DM= Brachidontes darwinianus coletados no mar

DD= Brachidontes darwinianus coletados na foz

SD= Brachidontes solisianus coletados na foz

SM= Brachidontes solisianus coletados no mar

pré-emprego (s) ou anexo (s) (s) de outro sistema na gaiola			S1	N1	média2	S2	N2	média3	S3	N3	média4	S4	N4
20	dr	n	8.66	21	8.93	1.06	21	8.60	0.72	12	8.95	0.72	4
40	dr	n	9.71	40	10.01	1.64	34	9.79	1.44	19	10.09	1.47	7
80	dr	n	9.62	81	9.79	1.59	72	9.76	1.58	58	8.33	0.60	3
20	dd	n	9.78	20	10.18	2.02	19	10.18	1.80	14	0.00	0.00	0
40	dd	n	8.85	40	9.20	1.45	36	8.90	1.34	35	9.74	1.88	9
80	dd	n	10.05	81	10.45	1.53	76	10.56	1.62	60	10.76	1.38	28
20	sd	n	11.02	20	11.09	1.11	19	11.09	1.15	13	11.43	0.98	6
40	sd	n	10.51	42	10.84	1.38	40	10.56	1.38	36	10.57	1.44	15
80	sd	n	10.63	80	10.85	1.27	73	10.53	1.31	52	10.71	1.35	22
20	sm	n	9.14	20	9.42	1.10	19	9.16	0.87	14	9.56	0.78	8
40	sm	n	10.11	42	10.36	1.34	39	10.29	1.34	26	9.85	1.09	11
80	sm	n	10.26	79	10.47	1.34	75	10.44	1.32	70	0.00	0.00	0
10	dr	s	10.21	10	10.59	1.80	7	11.30	1.93	4	0.00	0.00	0
10	sd	s	9.92	10	10.06	1.64	10	9.89	1.62	9	10.08	1.50	6
20	dr	s	8.58	20	8.94	1.01	19	9.09	1.01	16	9.28	1.13	6
20	sd	s	10.81	20	11.10	0.98	20	10.63	1.42	11	9.85	1.28	6
40	dr	s	10.20	40	10.40	2.00	36	10.09	1.98	31	10.75	1.89	17
40	sd	s	10.18	40	10.39	1.48	38	9.98	1.52	31	10.07	1.71	15
10	dr	s	9.44	10	9.72	1.43	9	9.70	1.45	9	0.00	0.00	0
10	sm	s	9.89	10	10.26	1.22	7	10.20	1.13	7	9.70	0.00	1
20	dr	s	9.68	20	10.08	2.10	18	10.13	2.26	15	10.87	2.37	6
20	sm	s	10.43	20	10.74	1.37	17	9.99	1.30	11	9.18	0.95	4
40	dr	s	10.03	40	9.99	1.40	31	9.93	1.33	29	10.28	0.93	14
40	sm	s	10.33	40	10.65	1.16	39	10.53	1.24	22	10.46	1.47	9
10	dd	s	9.00	10	10.19	1.31	10	9.54	1.75	9	0.00	0.00	0
10	sd	s	9.20	12	9.19	1.32	8	8.87	0.84	7	0.00	0.00	0
20	dd	s	10.62	20	10.92	1.22	20	11.16	1.15	18	0.00	0.00	0
20	sd	s	10.64	20	10.77	1.17	18	10.75	1.19	15	10.32	1.40	9
40	dd	s	9.62	40	9.96	1.74	36	10.51	1.66	14	11.01	1.79	9
40	sd	s	10.68	40	10.96	1.37	25	9.94	1.85	33	9.59	1.38	15
10	dd	s	9.84	10	10.26	1.52	9	10.27	0.31	3	9.73	1.25	3
10	sm	s	9.83	10	10.34	0.58	9	10.10	0.70	5	10.85	0.07	2
20	dd	s	9.53	21	9.86	1.10	18	9.95	1.35	16	10.68	1.75	4
20	sm	s	10.22	21	10.66	1.40	17	10.74	1.44	13	10.03	1.27	7
40	dd	s	10.35	40	10.89	1.30	38	11.14	1.24	30	11.29	0.94	10
40	sm	s	10.36	40	10.66	1.10	33	10.34	1.19	29	9.87	1.05	6

Tabela 7: médias, desvios e número de indivíduos nas 4 medidas efetuadas em cada gaiola, colocadas no mar do estuário do Rio Verde, nível de Brachidontes solisianus. Os números na primeira coluna referem-se ao número de indivíduos iniciais na gaiola.

DR= Brachidontes darwinianus coletados no rio
DD= Brachidontes darwinianus coletados na foz
SD= Brachidontes solisianus coletados na foz

Tabela 9: Comprimento, largura e espessura (em milímetros) dos indivíduos de *B. darwinianus* coletados no Rio Escuro, Ubatuba, SP.

comprimento	altura	espessura
20.8	12.2	8.3
18.7	12.0	6.8
24.1	13.5	8.7
21.1	12.1	8.6
33.0	17.0	10.7
20.8	12.0	11.4
24.7	15.4	8.6
19.6	11.7	7.4
22.1	13.4	8.1
20.1	13.0	8.0
28.2	15.7	11.9
20.5	11.8	8.3
26.5	14.6	9.2
22.6	14.2	8.3
19.9	11.9	8.7
21.9	13.7	8.4
14.2	9.8	5.5
20.0	11.9	7.5
23.9	14.8	8.3
19.9	11.8	7.5
20.0	13.3	7.6
19.5	11.6	11.2
20.6	12.7	8.3
21.2	13.3	7.6
18.3	12.6	7.3
27.0	14.8	10.5
24.3	12.8	7.7
23.1	13.5	9.2
29.3	15.3	9.7
26.0	15.4	8.9
27.6	14.4	11.2
20.6	12.7	7.5
32.6	15.6	13.4

Tabela 10: Comprimento, largura e espessura (em milímetros) dos *B. darwinianus* coletados na foz do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

comprimento	largura	espessura
17.0	7.9	6.3
17.6	8.0	10.6
22.7	10.8	8.6
18.8	9.0	7.8
19.3	9.4	6.6
17.2	8.8	6.5
17.6	8.8	6.1
21.1	11.1	7.6
21.7	10.7	7.1
18.2	8.7	7.1
16.1	7.5	6.5
20.3	9.4	8.4
17.1	8.4	5.2
20.4	10.5	7.0
20.3	10.2	7.8
17.6	9.4	6.5
18.0	8.2	6.5
24.1	11.8	9.4
23.7	11.3	9.0
20.5	10.1	8.3
17.8	8.9	6.2
19.6	9.9	7.5
16.3	8.0	5.3
18.5	9.8	7.5
19.8	9.7	7.2
14.9	7.4	5.8
15.4	7.4	6.0
19.0	9.7	7.0
15.7	8.4	6.1
16.2	8.5	6.0
17.7	9.2	6.6
24.3	13.2	8.8
18.3	9.2	7.5

Tabela 11: -comprimento, altura e espessura (em milímetros) dos B. *solisianus* coletados na foz do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

comprimento	largura	espessura
20.1	7.8	7.9
13.6	6.3	6.1
14.0	6.3	7.5
15.0	6.5	7.1
15.6	6.5	6.8
12.2	5.4	5.1
15.6	6.5	6.5
12.0	5.8	5.3
13.6	6.8	8.2
14.9	6.4	6.6
12.0	6.0	5.2
12.2	5.1	5.4
13.1	6.2	5.6
11.4	5.8	4.9
10.5	5.2	4.5
11.8	5.4	5.0

Tabela 12: Comprimento, altura e espessura (em milímetros) dos B. *solisianus* coletados no mar do Rio Escuro, Ubatuba, SP.

comprimento	largura	espessura
16.0	7.1	7.6
12.2	5.4	6.0
15.8	6.8	7.3
14.8	6.6	6.6
15.6	6.1	7.2
14.5	5.8	7.1
14.4	6.1	7.5
15.3	6.6	7.9
16.4	6.2	8.4
13.8	6.1	6.7
15.5	7.2	6.1
14.2	6.6	7.3
13.3	5.2	6.1
15.8	6.2	7.2
13.6	6.0	7.7
15.8	6.4	7.4
14.5	6.2	6.0
15.2	6.3	6.3
13.3	6.6	10.0
15.6	6.8	6.4
14.0	6.6	6.9
13.8	6.5	6.6
14.0	6.6	6.4
14.5	6.4	6.2
13.0	5.8	6.3
10.7	5.4	5.6
13.3	6.0	6.7
14.7	6.6	6.9
13.0	5.7	6.3
13.6	5.9	6.7
13.7	5.8	7.1
15.0	6.5	7.3

Tabela 13: Comprimento, largura e espessura (em milímetros) dos *B. darwinianus* coletados no Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

comprimento	largura	espessura
28.7	17.0	10.9
29.5	13.6	13.3
23.7	14.8	8.6
31.0	15.8	10.6
17.7	8.5	6.6
9.3	6.5	4.1
16.2	9.7	6.8
24.4	15.8	9.3
19.8	10.1	7.2
20.8	13.3	8.3
13.2	8.2	6.1
18.3	11.4	7.9
14.4	8.5	5.7
25.4	14.7	10.2
22.0	15.4	8.2
15.5	9.7	5.6
12.1	7.1	5.3
13.2	8.4	5.3
12.1	8.2	5.4

Tabela 14: Comprimento, altura e espessura (em milímetros) dos *B. darwinianus* coletados na foz do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

comprimento	altura	espessura
31.4	15.2	12.0
29.9	15.0	11.3
30.4	13.5	10.9
27.7	12.9	13.1
25.6	13.0	10.2
27.0	13.3	12.0
25.4	11.8	9.3
29.4	14.2	10.7
21.9	9.5	8.9
18.9	10.1	6.6
119.0	9.8	7.4
17.2	9.4	5.8
20.5	10.4	7.4
19.0	10.6	7.0
21.3	11.1	6.9
18.1	9.1	6.5
18.0	9.5	6.6
20.1	10.5	7.6
18.2	9.6	7.4
16.7	8.5	6.1
18.8	10.3	6.7
16.1	8.3	5.6
17.8	9.6	6.3
18.6	9.5	6.6

Tabela 15: Comprimento, altura e espessura (em milímetros) dos *B. darwinianus* coletados no mar do Estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

comprimento	altura	espessura
23.3	11.3	9.0
22.5	10.8	9.8
23.7	10.2	10.4
31.8	14.3	10.8
20.1	9.7	8.7
21.7	21.5	7.9
27.7	12.2	9.8
23.5	12.1	9.2
23.9	12.2	9.8
25.4	13.3	9.6
19.6	11.3	8.4
23.5	13.3	8.7
20.6	10.7	7.9
25.4	13.5	8.8
18.9	10.7	7.5
21.9	11.3	8.2
17.1	9.2	6.4
18.1	10.5	7.0
13.7	7.4	6.2
16.0	9.2	6.7
21.2	12.5	9.2
17.8	8.8	7.5
14.5	8.3	6.0
15.7	10.0	6.1
16.6	8.0	6.9
13.2	7.7	4.6
17.7	10.1	7.1
17.3	10.6	7.2

Tabela 16: Comprimento, altura e espessura (em milímetros) dos *B. solisianus* coletados na foz do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

comprimento	altura	espessura
17.0	7.4	7.9
16.8	6.6	7.5
16.8	6.6	7.0
11.8	5.0	5.3
12.5	5.2	5.1
11.4	5.6	5.2
11.0	5.0	4.8
10.1	5.1	4.9
12.3	6.4	5.8
10.3	5.0	5.4
11.1	4.9	5.2

Tabela 17: Comprimento, altura e espessura (em milímetros) dos B. solisianus coletados no mar do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia, SP.

comprimento	altura	espessura
12.7	6.3	5.2
17.0	7.0	8.5
13.5	6.0	5.8
15.7	6.6	6.4
16.3	6.8	7.0
14.6	6.6	6.2
15.4	6.5	7.1
14.5	5.8	7.2
13.3	6.3	5.5
13.0	6.4	5.4
15.6	6.4	8.3
14.2	5.9	8.7
13.3	6.6	5.8
12.5	6.1	5.8
14.4	5.7	7.2
12.5	6.1	5.6
12.1	6.0	5.0
11.8	5.2	4.9
14.0	6.1	6.7
11.5	5.4	4.6
12.6	6.6	5.4
11.7	5.8	5.7
13.0	5.6	5.5