



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

**PARTILHA DE RECURSOS EM GUILDA DE GASTRÓPODES
PREDADORES EM COSTÕES DE SÃO SEBASTIÃO, SP**

CLÁUDIA ALVES DE MAGALHÃES
ORIENTADOR: PROF. DR. LUIZ FRANCISCO LEMBO DUARTE

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato a Claudia Alves de Magalhães e aprovada pela Comissão Julgadora.

Luiz Francisco Lembo Duarte

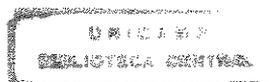
14/02/00

Tese apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do título de Doutor em Ecologia

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

Campinas, SP

2000



2000.16/15

DATA	BC
CHAMADA	UNICAMP
	M27p
	41555
	278/00
	Y
CO	RB 11,00
	13-07-00
CPD	

CM-00142744-8

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

M27p Magalhães, Cláudia Alves de
Partilha de recursos em guilda de gastrópodes predadores em Costões de São Sebastião, SP/Cláudia Alves de Magalhães. - - Campinas, SP[s.n.], 1999.
142f:ilus.

Orientador: Luiz Francisco Lembo Duarte
Tese(Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

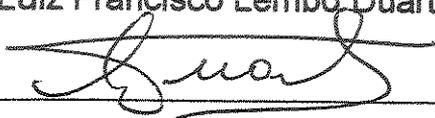
1. Molusco. 2. Predação. 3. Gastrópodo. I. Duarte, Luiz Francisco Lembo. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da Defesa: 14 / 02 / 2000

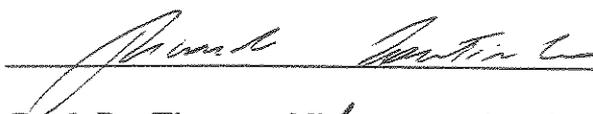
Banca Examinadora

Titulares:

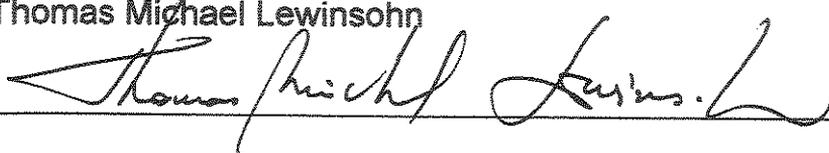
Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte (Orientador)



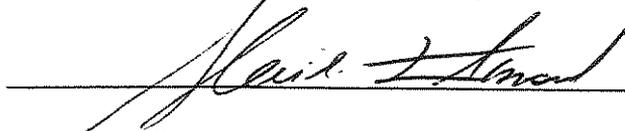
Prof. Dr. Ricardo Coutinho



Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn



Prof.^a Dr.^a A. Cecília Z. Amaral



Prof.^a Dr.^a Eloísa Helena Morgado do Amaral



Suplentes:

Prof.^a Dr.^a Fosca Pedini Pereira Leite

Prof. Dr. José Roberto Trigo

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

Dedico esta tese a meu irmão Júlio César
com saudade
por tudo o que ele me ensinou sobre o sentido da vida e de amar

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Luiz Francisco Lembo Duarte, pela confiança, amizade e paciência em todas as fases da tese.

À Profa. Cecília Amaral, grande amiga e chefe do Departamento de Zoologia, pelo apoio nos momentos difíceis, compreensão e tolerância, sem os quais este trabalho seria apenas um projeto inacabado.

Aos membros do exame prévio, Profa. Eloísa Helena Morgado do Amaral, Profa. Fosca Pedini Pereira Leite, Prof. Ricardo Coutinho e Prof. José Roberto Trigo, pela cooperação e por sugestões importantes sobre o trabalho.

Ao Prof. Thomas Michael Lewinsohn, por aguardar pacientemente versões prévias dessa tese, e por estar disponível para a defesa.

À Profa. Helena Matthews-Cascon e colaboradores, que com seu trabalho me inspiraram a examinar as rádulas dos predadores aqui estudados.

Ao Prof. Osmar Domaneschi, por gentilmente ensinar os procedimentos de extração e montagem das rádulas dos moluscos, e encorajar o seu estudo.

Ao Prof. Paulo Pereira Leite, que tornou possível a realização de uma parte significativa dessa tese ao disponibilizar a utilização do microscópio eletrônico de varredura para estudo das rádulas.

Ao Conselho Científico e aos diretores do CEBIMar-USP, por aprovarem esse projeto e pela infraestrutura proporcionada para a coleta dos dados.

Ao FAEP-FUNCAMP, pelo apoio financeiro às atividades de campo da tese.

Aos queridíssimos amigos Marcel, Andréia, Tiago, Mayra, Nancy e Silvana pela ajuda na confecção das figuras da tese, em diversos momentos.

Ao Prof. João Vasconcellos Neto, pelas maravilhosas fotos dos predadores em ação.

Ao Prof. Celso dal Re Carneiro, pela correção "geológica" da descrição da área de estudo.

Ao Prof. Sigisfredo Brenelli, pela confecção de slides para a apresentação.

Às amigas Nancy e Eloísa, e aos meus "filhos" Mayra, Pedro Paulo, André e Mônica pelo auxílio com a lista de referências.

Aos muitos amigos anônimos que leram partes desse trabalho em momentos cruciais, contribuindo com sugestões valiosas e oportunas.

Aos docentes e funcionários do Departamento de Zoologia, sem exceção, pelo apoio diário ao meu trabalho e pela amizade.

Aos meus filhotes biólogos Bárbara, Renato, Hélia, Marcel, Mayra, Pedro Paulo, Tiago, André, Sônia, Mônica e Ana, por me ensinarem tanto, pelo prazer de vê-los andando com as próprias pernas, por serem motivo de grande orgulho e acima de tudo, por não desistirem da "mãe" nas horas difíceis.

Aos meus colegas de pós-graduação e meus alunos de graduação, antigos e novos, pela amizade ao longo dessa jornada.

Aos meus filhos e minhas sobrinhas, Nika, Luli, So e Vic, pela alegria infinita que me proporcionam.

À minha querida e grande família (particularmente minha mãe, meu pai e Rosa), pela ajuda e força constantes (mesmo sob protestos).

A minhas sisters Mille e Tuia, por virem me raptar para algumas escapadas à cantina durante a fase “dark” da redação e por segurarem muitas barras dos sobrinhos na ausência da mãe.

Ao Walter, por ser um excelente doublé de mãe nas tantas ausências ao longo desse trabalho.

Aos meus irmãos do coração Maria Alice, José Eugênio, Teresa, Marcel e Andréia, Cristiana, Cris, Isabela e Renato, Cláudias (Jacobi e Haddad), Silvita, Alex e Marcinha, Ana Beatriz, Patto e Gabi, Bella e Paulo Inácio, por me apoiarem e acreditarem em mim, mesmo quando eu me perdi.

Ao Dr. Wolgram, que me resgatou das “profundezas de um mar sem fim”, apostando o seu diploma de que seria capaz de voltar à superfície e que recuperaria o interesse pelo mar e pelo ensinar.

E last, but not least, ao meu muito querido e perfeccionista filhote Tiago, pela maravilhosa apresentação montada no datashow e pela edição final dessa tese.

ÍNDICE

RESUMO	11
ABSTRACT	11
ASPECTOS GERAIS	
Introdução Geral	15
História Natural dos Predadores	20
Área de Estudo	21
CAPÍTULO 1 - Padrões de Distribuição e Abundância dos Predadores	
Introdução	39
Material e Métodos	40
Resultados	41
Discussão	57
CAPÍTULO 2 - Padrões de Distribuição e Abundância dos Recursos e Partilha entre os Predadores.	
Introdução	65
Material e Métodos	66
Resultados	67
Discussão	89
CAPÍTULO 3 - Comparação da Morfologia Radular e Correlação com a Dieta dos Predadores.	
Introdução	99
Material e Métodos	100
Resultados	101
Discussão	114
CONSIDERAÇÕES FINAIS	119
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	123

RESUMO

Os gastrópodes *Stramonita haemastoma* (Muricidae), *Morula nodulosa* (Muricidae), *Leucozonia nassa* (Fascioliidae), e *Pisania auritula* (Buccinidae), coexistem na região entremarés de costões rochosos brasileiros, constituindo uma guilda que explora presas sésseis ou de pouca mobilidade. As dietas das 4 espécies foram quantitativamente analisadas e comparadas com a abundância de presas em 3 locais diferentes do Canal de São Sebastião, SP, Brasil. A distribuição dos predadores também foi estudada. Índices de sobreposição de Schoener para dieta e uso do habitat tornaram evidente que existe uma forte partilha de recursos entre esses gastrópodes na região entremarés. *S. haemastoma* e *M. nodulosa* exploraram principalmente as zonas do mediolitoral inferior e superior respectivamente, enquanto *L.nassa* e *P. auritula* ocuparam preferencialmente a franja do sublitoral. A análise da dieta indicou um acentuado grau de sobreposição de nicho entre o primeiro par de espécies, embora elas se alimentem em habitats distintos e comam presas de tamanhos diferentes. As 4 espécies exibiram dietas amplas. *S. haemastoma* consumiu principalmente bivalves, *M. nodulosa* explorou pequenas cracas e bivalves, ao passo que *L.nassa*, e *P. auritula* ingeriram preferencialmente cracas grandes e poliquetos. Os muricídeos apresentaram baixa seletividade de presas explorando a maioria dos itens alimentares de acordo com a sua disponibilidade no ambiente. A partilha de habitat é tão importante quanto a partilha de alimento na estruturação dessa guilda de gastrópodes predadores. Flexibilidade na dieta é uma estratégia adaptativa em condições de incerteza quanto ao sítio de recrutamento das presas e dos predadores, associada a ciclos de dispersão larval a longa distância. A análise de correlação entre morfologia radular e dieta não apresentou resultado significativo, indicando que a rádula é uma estrutura conservativa, permanecendo como uma ferramenta útil para determinação sistemática de parentesco entre espécies, gêneros e famílias.

ABSTRACT

The gastropods *Stramonita haemastoma* (Muricidae), *Morula nodulosa* (Muricidae), *Leucozonia nassa* (Fascioliidae), and *Pisania auritula* (Buccinidae), coexist in Brazilian intertidal rocky shores, constituting a guild which exploits sessile or slow mobile prey. Diets of the 4 species were quantitatively analyzed and compared with prey abundance in 3 different sites of São Sebastião Channel, SP, Brazil. Predator distribution was also studied. Schoener's overlap indices for diet and habitat usage showed that there was strong resource partitioning among those gastropods in the intertidal. *S. haemastoma* and *M. nodulosa* mainly exploited the lower and upper midlittoral zones respectively, while *L.nassa*, and *P. auritula* preferentially exploited the sublittoral fringe. Diet analysis indicated a marked niche overlap between the first pair of species, although they fed in distinct habitats and ate prey of different sizes. The 4 species exhibited a broad diet. *S. haemastoma* consumed mainly bivalves, *M. nodulosa* exploited small barnacles and bivalves, whereas *L.nassa*, and *P. auritula* ingested preferentially large barnacles and polychaetes. The muricids showed low prey selectivity exploiting the majority of prey according to their availability in the environment. Habitat partitioning is as important as food partitioning in structuring this predatory gastropod guild. Diet flexibility is an adaptive strategy in conditions of recruitment site uncertainty for predators and prey, associated to long distance larval dispersal cycles. The correlation analysis between radular morphology and diet presented a non significant result, indicating that the radula is a conservative structure, remaining as a useful tool for the systematic assessment of relationship among species, genera, and families.

ASPECTOS GERAIS

INTRODUÇÃO GERAL

O conceito ecológico de guilda foi proposto por Root (1967) para designar "um grupo de espécies que explora a mesma classe de recursos ambientais de maneira similar. Este termo agrupa espécies, sem considerar sua posição taxonômica, que se sobrepõem significativamente em seus requerimentos de nicho...". Desde sua criação a idéia de guilda obteve grande popularidade entre os ecologistas (Hawkins e MacMahon, 1989), mas embora a definição de Root seja bastante precisa, muitos pesquisadores adaptaram o termo a suas necessidades ou limitações. Desta forma, para diferentes autores, guildas podem significar agrupamentos de espécies com conotações muito distintas (Simberloff e Dayan, 1991). As discrepâncias no emprego do conceito estão relacionadas principalmente à ênfase no estudo de espécies simpátricas taxonomicamente relacionadas, sem considerar similaridade na exploração ou até mesmo no tipo de recurso utilizado (Jaksic, 1981; Jaksic e Medel, 1990).

A coexistência e a exploração de recursos semelhantes, implícitas na definição de guildas, envolvem frequentemente partilha e competição interespecífica por estes recursos (Terborgh e Robinson, 1986). O termo partilha de recursos (MacArthur, 1958; Hutchinson, 1959), foi empregado formalmente por Schoener (1965) para definir as diferenças na utilização de recursos que evoluíram em espécies competidoras com o propósito de

reduzir a sobreposição de seus requerimentos. Sendo assim, a partilha é nitidamente uma resposta evolutiva a pressões seletivas oriundas de competição interespecífica (Schoener, 1974; Walter, 1991). Mais recentemente, a definição foi ampliada para se referir simplesmente a maneiras como as espécies diferem no uso dos recursos independentemente do fator ou fatores que moldaram essas diferenças (Schoener, 1986). A mudança em abrangência do conceito de partilha pode estar relacionada a críticas severas à teoria competitiva de estruturação de comunidades e a dificuldades em se testar convenientemente os efeitos da competição interespecífica sobre diferentes conjuntos de espécies (Simberloff e Dayan, 1991; Walter, 1991).

Ao estudarem guildas, portanto, os pesquisadores levantam duas questões básicas - como as espécies dividem os recursos e se existem evidências de competição pelos mesmos (Terborgh e Robinson, 1986). Habitat, alimento e tempo são os recursos partilhados mais significativos ou dimensões mais estudadas do nicho das espécies. Os componentes de uma guilda, listados em ordem decrescente de importância (Schoener, 1974, 1986).

O conceito de guilda tem a vantagem de focalizar atenção em todas as espécies que partilham recursos em uma determinada área, independentemente

de suas relações filogenéticas (Root, 1967). Apesar disso, a maioria dos estudos de guildas inclui espécies filogeneticamente próximas. Esse paralelo entre guildas e proximidade taxonômica decorre em parte da premissa darwiniana de que espécies aparentadas apresentam frequentemente similaridades de hábitos e constituição, e necessariamente de estruturas, que podem implicar em competição significativa em situações de simpatria. As restrições taxonômicas também foram atribuídas ao fato de que a maioria dos ecólogos tem domínio e conhecimento aprofundado circunscritos a poucos grupos taxonômicos (Simberloff e Dayan, 1986; Putman, 1994). Outra polêmica relacionada a guildas envolve os pontos de vista de que elas seriam “arenas de intensa competição interespecífica” (Pianka, 1980) por um recurso limitado (Roughgarden, 1983; Grant e Schluter, 1984) ou, alternativamente, resultariam do uso convergente de recursos abundantes, sem competição expressiva entre as espécies componentes (Connell, 1980; Jaksic, 1981; Hairston, 1981, 1984).

No ambiente marinho várias guildas envolvendo moluscos gastrópodes foram estudadas quanto à partilha de recursos, abrangendo dietas diversas. Paine (1962, 1963, 1966) foi um dos pioneiros nesse campo de investigação, estudando os hábitos alimentares, a estrutura de tamanhos e as relações tróficas entre caramujos predadores das famílias Melongenidae e Fasciolariidae. No Indo-

Pacífico, Kohn e Nybakken (1975), e posteriormente Leviten (1978), estudaram guildas de espécies do gênero *Conus* que utilizam poliquetos errantes como presa principal em recifes de corais, verificando que em ambientes com limitação deste recurso, os componentes das guildas diferem principalmente quanto à espécie ou tamanho de presa explorado e, em menor grau, quanto ao microhabitat ocupado. Ingham e Zischke (1977) compararam as dietas de predadores na Flórida e observaram que, em situações de superabundância de um único recurso (gastrópode vermetídeo), cinco espécies de caramujos predadores podem explorá-lo concomitantemente. Por outro lado, em áreas com ocupação mais equitativa do espaço por diferentes presas, ocorreu preferência por itens distintos entre três predadores congenéricos. Taylor realizou uma série de estudos sobre dieta, distribuição e abundância em guildas de gastrópodes predadores (1976, 1978, 1984, 1987, 1989; Taylor e Lewis, 1995) estabelecendo a existência ampla de partilha de recursos quanto à espécie predada, microhabitat preferencial, contribuição proporcional de cada item na dieta, tamanho do recurso explorado ou combinações desses fatores, resultando em pouca sobreposição na exploração do alimento pelos componentes das guildas. Bertness (1977) e Butler (1979) determinaram a existência de gradientes de tamanho crescentes em direção descendente no costão em muricídeos, constatando sua correlação com o

tamanho das presas exploradas pelas diferentes espécies, e interpretando os padrões de distribuição observados como estratégias para reduzir as pressões competitivas intra e interespecíficas. Em duas espécies simpátricas de gastrópodes melongenídeos, a coexistência em ambientes com escassez de recursos é possibilitada por diferenças na escolha dos itens predados, apesar de ocorrer total sobreposição em microhabitat e padrões de atividade. Esta divergência na dieta foi atribuída a diferenças morfológicas e comportamentais entre as espécies, selecionadas por pressões competitivas e de predação (Kent, 1983).

Exemplos de partilha de recursos também são frequentes entre caramujos herbívoros. Underwood (1978) manipulou as densidades de três espécies raspadoras de algas no costão, verificando a importância de competição interespecífica na determinação dos padrões de distribuição e abundância dos integrantes da guilda, e explicando sua coexistência pela renovação e sazonalidade dos recursos alimentares. A coocorrência do prosobrânquio *Cellana* com 2 espécies de pulmonados do gênero *Siphonaria* foi estudada experimentalmente por Creese e Underwood (1982), tendo como fatores determinantes diferenças na maneira de explorar as algas do costão (consumo total X corte parcial), e os efeitos de competição intraespecífica acentuada, promovendo relaxamento das pressões interespecíficas e permitindo assim a coexistência das 3 espécies. Em arqueogastrópodes que

exibem comportamento de fidelidade a territórios específicos foi constatada partilha de recursos por segregação espacial (Fletcher e Creese, 1985; Ortega 1985) e preferência alimentar (Franz 1990), moldadas por competição intra e interespecífica. Hawkins *et al.* (1989) compararam mecanismos de alimentação em cinco espécies de gastrópodes herbívoros que coabitam na costa britânica constatando a existência de diferenças nos componentes macroscópicos da dieta e sobreposição na exploração de elementos da microflora. Condições ambientais flutuantes e taxas de recrutamento variáveis em escalas microgeográfica e temporal permitem a coexistência continuada destes raspadores, sem que haja exclusão competitiva.

Três espécies simpátricas de ceritídeos detritívoros têm seus padrões de distribuição e abundância e suas taxas de crescimento influenciados de modo variável por competição por alimento e espaço, devido à atuação de fatores abióticos como granulometria do substrato (Skilleter, 1991; Skilleter e Underwood, 1993).

Verifica-se, portanto, que a competição interespecífica parece ser um fator importante na determinação de partilha de recursos em guildas de caramujos marinhos independentemente do hábito alimentar considerado. Especificamente em guildas de predadores, a importância desse nível de competição torna-se maior porque os recursos tendem a ser mais limitados nos níveis tróficos superiores (Menge e Sutherland, 1976)

Taylor *et al.* (1980) propõem, inclusive, que as divisões de alimento e habitat verificadas em guildas de gastrópodes predadores congêneros podem ser estendidas para o nível de famílias, e interpretadas como sendo o resultado da somatória de pressões competitivas que levaram a especializações ao longo do tempo evolutivo.

Evidências da importância de competição na partilha de recursos são frequentemente circunstanciais ou inferidas (Connell, 1980, 1983; Schoener, 1983; Underwood, 1986). Entretanto, uma maneira indireta de se verificar seus efeitos em situações naturais consiste no estudo comparativo do espectro alimentar e densidades populacionais de um conjunto de espécies, em condições de simpatria e alopatria, em ambientes com parâmetros abióticos variados (Levinton, 1982; Underwood, 1985; Underwood e Petraits, 1993). Quando isoladas de seus competidores, muitas espécies ampliam a gama de uso dos recursos, um fenômeno conhecido como relaxamento ecológico ou competitivo (Begon *et al.*, 1996). Em gastrópodes marinhos, Kohn (1978), Taylor (1980) e Kent (1983) demonstraram a ocorrência de relaxamento ecológico, mediante expansão na dieta e zonação, em *Conus miliaris*, *Cronia margariticola* e *Busycon contrarium* respectivamente, quando estas espécies se encontravam naturalmente isoladas de seus competidores. Além disso, no caso descrito por Kohn (1978), as populações isoladas de *C. miliaris* apresentaram densidades elevadas, o que pode ter contribuído ainda mais na ampliação de sua dieta, devido à atuação de forças competitivas intraespecíficas.

As guildas são subconjuntos de espécies com papéis bem definidos. Portanto, os efeitos exercidos por seus componentes em conjunto podem ser expressivos e mesmo determinantes na estrutura e composição de uma comunidade. No caso particular de predadores, existe um vasto campo teórico em ecologia que defende a importância de predação na estruturação de comunidades, principalmente quando as condições ambientais abióticas são amenas (Bayne, 1981; Dayton, 1984; Hughes, 1985; Kitching, 1986; Menge e Sutherland, 1987; Navarrete, 1996; Navarrete e Menge, 1996). Um predador-chave pode modificar interações competitivas ao explorar preferencialmente competidores superiores, mantendo a diversidade e a estrutura geral da comunidade, por impedir a exclusão de competidores inferiores, ao regular a densidade do dominante (Connell, 1961, 1985; Paine, 1966, 1969).

Em costões do litoral fluminense três espécies de gastrópodes predadores coexistem na região entremarés, apresentando algumas diferenças em distribuição e abundância: *Stramonita haemastoma* (L.), *Leucozonia nassa* (Gmelin) e *Pisania auritula* (Link). Em ambientes com forte exposição ao impacto por ondas somente *Stramonita* ocorre, apresentando densidades elevadas e padrões expandidos de zonação (Magalhães e Coutinho, 1995). Embora a dieta dessa espécie seja bem conhecida e quantificada (Duarte, 1990; Lavrado, 1992), o mesmo não acontece para as outras duas espécies, apesar de existirem registros mais generalizados de que estas se alimentam de presas sésseis ou pouco móveis, assim como *Stramonita* (Rios, 1994).

As três espécies, e mais uma quarta, *Morula nodulosa* (Adams), são componentes abundantes em substratos consolidados ao longo de toda a costa brasileira (Rios, 1994), e como ocorrem em outras comunidades de costão, são os principais predadores móveis mais restritos à região entremarés, diferentemente de caranguejos e peixes (Dayton, 1973; Edwards *et al.*, 1982). Logo, têm potencial para exercer influências significativas sobre a comunidade de organismos sésseis, seja por via direta ao utilizá-los como recurso alimentar, seja por liberar espaço para o estabelecimento de competidores inferiores, caso se alimentem das espécies formadoras de faixas de dominância. Diante do exposto, o principal objetivo deste trabalho é entender como os recursos são utilizados e partilhados pelas quatro espécies de caramujos predadores que compõem essa guilda.

Mais especificamente serão abordadas as seguintes questões:

- como se distribuem vertical e horizontalmente as espécies de predadores no costão?

- seus tamanhos e densidades diferem ao longo de sua distribuição?

- de que se alimenta cada espécie de gastrópode?

- qual é a disponibilidade do recurso ao longo do ano?

- qual é a extensão de sobreposição de exploração dos itens alimentares entre os predadores?

- os recursos partilhados são escassos?

- em que períodos do dia e da mar forrageiam?

- que efeito os predadores exercem na estrutura da comunidade?

- ocorre expansão da dieta ou do tipo de ocupação do costão quando uma espécie se encontra isolada das outras?

- coincidências ou diferenças em dietas podem ser correlacionadas à morfologia radular nesses gastrópodes?

Em conjunto, as respostas a essas questões devem fornecer um conhecimento básico da estruturação de guilda de gastrópodes predadores na região entremarés dos costões subtropicais estudados.

Os caramujos da ordem Neogastropoda aqui estudados pertencem à superfamília Muricoidea, antiga subordem Stenoglossa (Kantor, 1996), constituída exclusivamente por predadores que atacam ativamente suas presas utilizando uma probóscide altamente especializada. Essa especialização se traduz na capacidade de perfurar a carapaça das presas, ou de alcançar o alimento a longa distância em fendas e frestas no costão (Fretter e Graham, 1994). As quatro espécies estão divididas em três famílias: Muricidae, que agrupa *Stramonita haemastoma* e *Morula nodulosa*, Buccinidae à qual pertence *Pisania auritula*, e Fasciolariidae que inclui *Leucozonia nassa* (Vaught, 1989). Todas apresentam ampla distribuição geográfica na região entremarés da costa atlântica americana, estendendo-se da Flórida e Golfo do México ao Caribe, e por praticamente todo o litoral brasileiro (Ceará a Santa Catarina) (Rios, 1994).

Os itens que compõem a dieta de *Stramonita* incluem bivalves dos gêneros *Perna*, *Brachidontes*, *Modiolus* e *Crassostrea*, cirripédios *Chthamalus*, *Tetraclita* e *Megabalanus*, e poliquetos da espécie *Phragmatopoma lapidosa* (Pereira et al., 1988; Duarte, 1990; Lavrado, 1992). *Leucozonia* alimenta-se principalmente de poliquetos, sendo cracas, mexilhões, ostras, e o

gastrópode *Cerithium atratum* consumidos em menor proporção (Marcus e Marcus, 1962; Rios, 1994). As dietas de *Pisania* e *Morula* são menos conhecidas sabendo-se, entretanto, que na Flórida e Caribe incluem gastrópodes vermetídeos e patelídeos, o bivalve *Isognomon* e cracas dos gêneros *Tetraclita* e *Chthamalus* (Ingham e Zischke, 1977; Bandel, 1984; Kantor e Harasewych, 1994) e, no caso de *Morula*, o pulmonado *Siphonaria hispida* (Marcus e Marcus, 1962).

Nesses moluscos os sexos são separados e a fertilização interna, sendo o desenvolvimento direto com metamorfose intracapsular em *Leucozonia* (Leal, 1991), e através de um estágio larval planctotrófico de longa duração ou teleplânico em *Stramonita* (Giese e Pearse, 1977) e *Morula* (Leal, 1991). Quanto a *Pisania* há controvérsia acerca do modo de desenvolvimento ser direto ou planctotrófico (Giese e Pearse, 1977; Leal, 1991).

O tamanho da concha é variado. *Stramonita* e *Leucozonia* são as maiores espécies, alcançando comprimentos de até 7 e 6 cm, respectivamente. *Pisania* apresenta comprimento máximo de 3 cm, enquanto *Morula* é a menor, com comprimento total da concha do adulto ao redor de 1,8 cm (Rios, 1994).

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado em três costões localizados na porção continental do Canal de São Sebastião, litoral Norte do Estado de São Paulo (Figura 1). As áreas de coleta de dados corresponderam aos perfis rochosos do costão sul da praia de Cigarras ($23^{\circ} 43' 54$ S e $45^{\circ} 23' 52$ W) e da praia de Barequeçaba ($23^{\circ} 49' 20$ S e $45^{\circ} 26' 04$ W) e ao costão norte da praia Preta ($23^{\circ} 49' 17$ S e $45^{\circ} 24' 33$ W).

O Canal de São Sebastião situa-se entre o município homônimo e a Ilha de São Sebastião. Tem comprimento aproximado de 25 km, com largura média de 6 km nas extremidades e 2 km na parte central. As profundidades ao longo de sua extensão são inferiores a 20 m, com exceção do canal de navegação, próximo à ilha, com profundidade máxima de 50 m (Soares, 1994; Silva, 1995). Apresenta terrenos altos nas suas duas laterais, representados pela Serra do Juqueriquerê acompanhando a linha de costa, e a Ilha de São Sebastião (Furtado, 1978). Por isso, apesar de ser abrigado do Oceano Atlântico, constitui-se em um funil para os ventos. As correntes de maré são desprezíveis em relação àquelas geradas por vento, ficando os níveis de água e a circulação do canal diretamente associados aos sistemas frontais atmosféricos e ao regime eólico (Soares, 1994; Fontes, 1995). A margem costeira do Canal é caracterizada por pequenas faixas de praia delimitadas por costões com elevada inclinação e faces com graus distintos de exposição ao impacto por ondas (Giordano, 1986). O substrato rochoso é gnáissico, de

composição granítica de idade pré-cambriana, penetrado por diques máficos de idade mesozóica (Freitas, 1947; Fontes, 1995). A região foi afetada por falhamentos normais no Terciário, sincrônicos ao início da formação da Serra do Mar (Furtado, 1978). O modelado do relevo ocorreu durante os últimos estádios glaciais do Pleistoceno (Furtado, 1995). O regime de marés é do tipo de desigualdades diurnas (Amaral *et al.*, 1995), com amplitudes extremas de cerca de 1 m, em sizígias (DHN, 1992 a 1994). As temperaturas da água oscilam geralmente entre 20 e 29° C no inverno e verão respectivamente (Petersen *et al.*, 1986).

A região entremarés ou litorânea (Paula, 1987) dos costões estudados compreende desde o limite superior da faixa de dominância do cirripédio *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry até o limite superior da distribuição da alga parda *Sargassum* sp., nos casos de Cigarras e Preta. Em Barequeçaba o paredão rochoso encontra-se com o sedimento arenoso da praia à cerca de 30 cm abaixo do nível 0.0 de marés. Não existe, portanto, a região sublitorânea, coberta por macroalgas, que caracteriza os outros dois pontos de amostragem.

Nos três locais, em direção descendente do perfil rochoso, *C. bisinuatus*, o mexilhão *Brachidontes solisianus* (Orbigny) e a craca *Tetraclita stalactifera* Lamarck compõem a zonação. Abaixo de *T. stalactifera* existe uma zona de transição, dita orla infralitorânea (Paula, 1987), ocupada por organismos distintos nas três áreas estudadas. Em

Cigarras ocorrem algas verdes dos gêneros *Ulva* e *Enteromorpha*, vermelhas como *Jania* e calcárias incrustantes, além de ouriços *Echinometra lucunter* (L.) em locais escavadas por eles (Figuras 1A e 2). Preta apresenta o zoantídeo *Palythoa caribaeorum* Duchassaing e Michelotti e a alga verde *Codium intertextum* Collins e Hervey colonizando espaço significativo (Figuras 2A e 3). Em Barequeçaba esta faixa inferior e parte da faixa de *Tetraclita* são dominadas pela ostra *Crassostrea rhizophorae* (Guilding), aparecendo galerias do poliqueto *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg e também anêmonas na parte limítrofe com a areia (Figuras 3A e 4).

Os perfis de Preta e Barequeçaba são quase verticais em relação à linha d'água, com inclinação acentuada (60 a 80°). Já o costão de Cigarras apresenta inclinação mais suave (30 a 40°). Quanto ao grau de exposição às ondas a praia Preta, devido a sua localização central no Canal de São Sebastião, é a mais abrigada pela barreira representada pela Ilha. Cigarras é uma praia moderadamente exposta por situar-se na desembocadura norte do Canal. Finalmente, o costão de Barequeçaba, localizado na extremidade sul do Canal, é o mais exposto ao impacto por ondas em consequência da predominância de correntes e ventos de sentido Sudoeste-Nordeste nessa região (Furtado, 1987; Fontes, 1995).

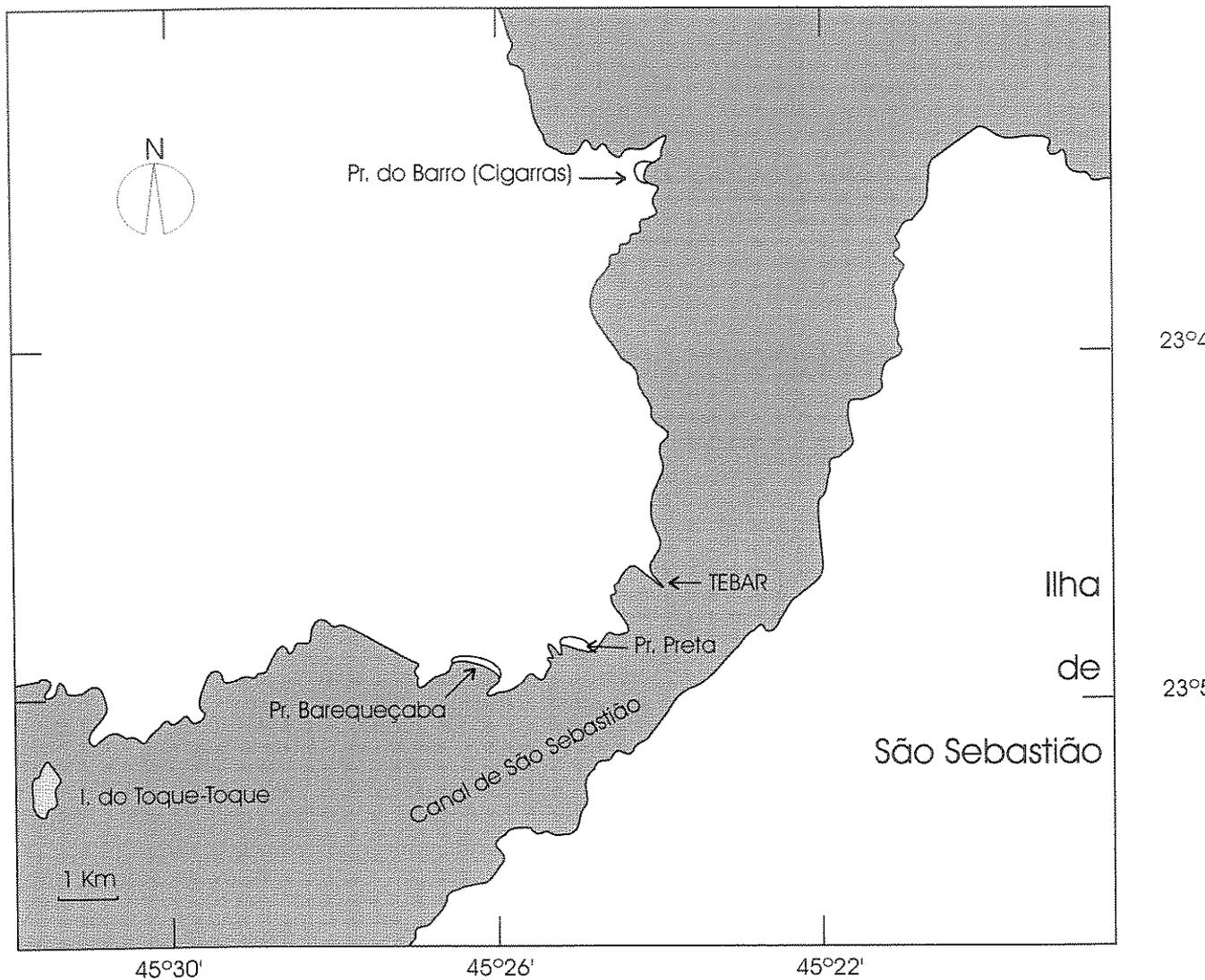


Figura 1 - Região do Canal de São Sebastião com a localização dos pontos de amostragem



Figura 1A - Vista geral do costão da praia de Cigarros, São Sebastião, SP

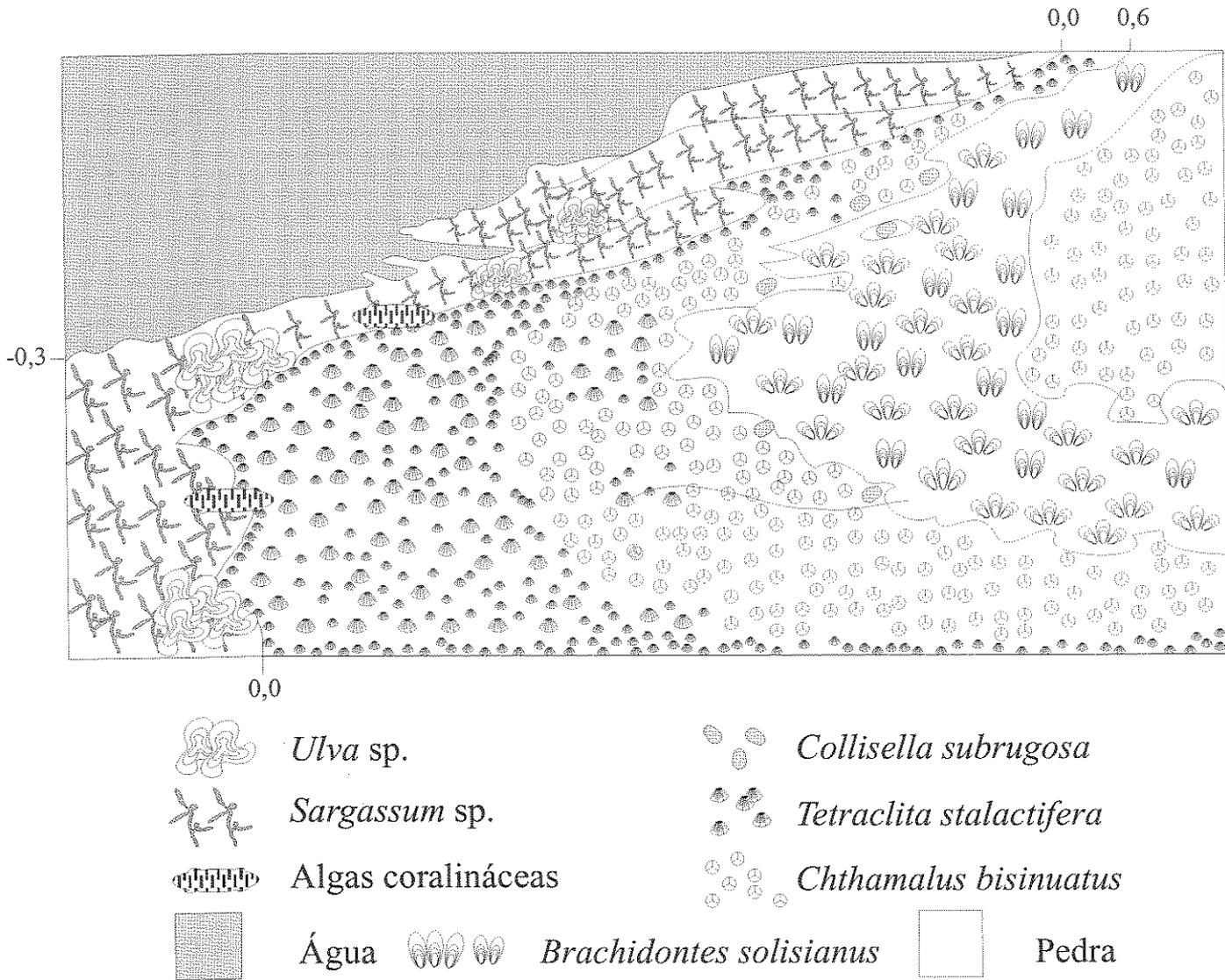


Figura 2 - Costão Sul da praia de Cigarras, São Sebastião, SP. Distribuição dos elementos sésseis ou semi-móveis mais representativos da área.

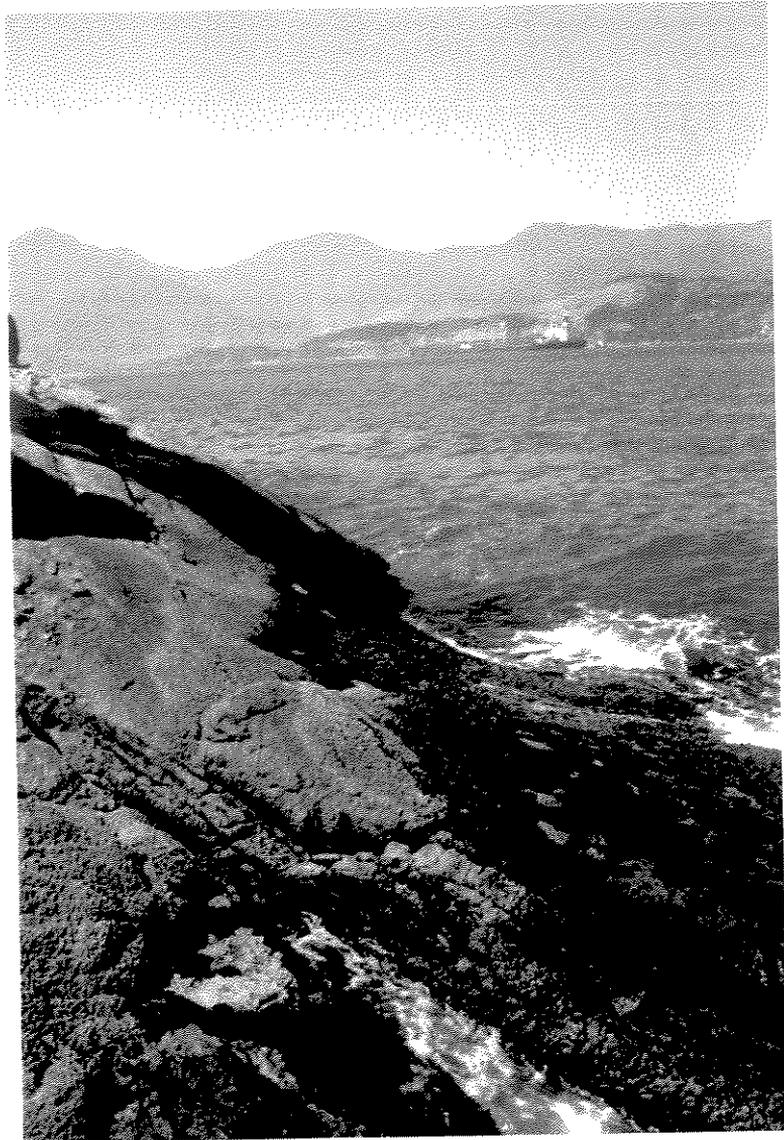


Figura 2A - Vista geral do costão da praia Preta, São Sebastião, SP

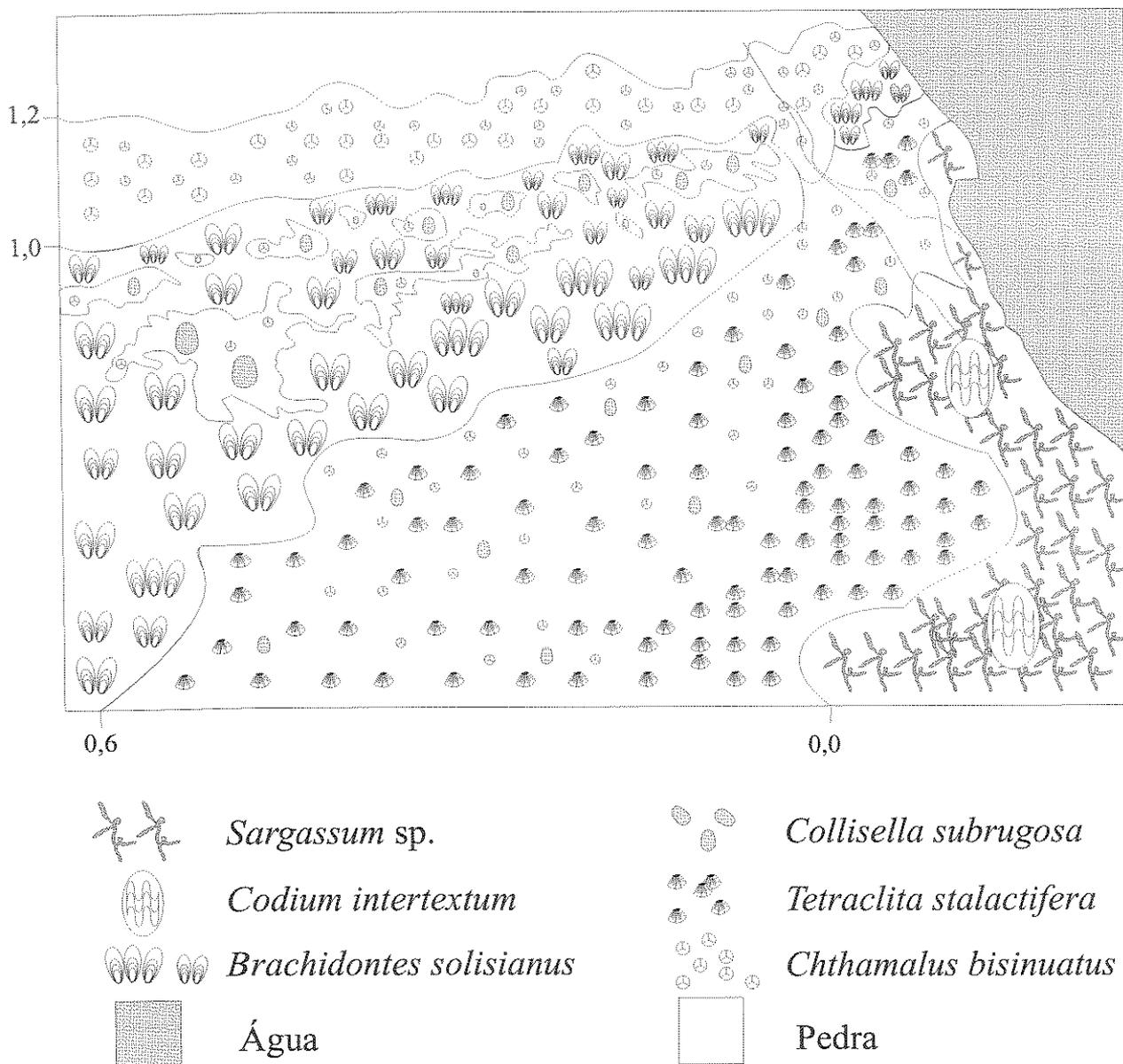


Figura 3 - Costão Norte da praia de Preta, São Sebastião, SP. Distribuição dos elementos sésseis ou semi-móveis mais representativos da área.

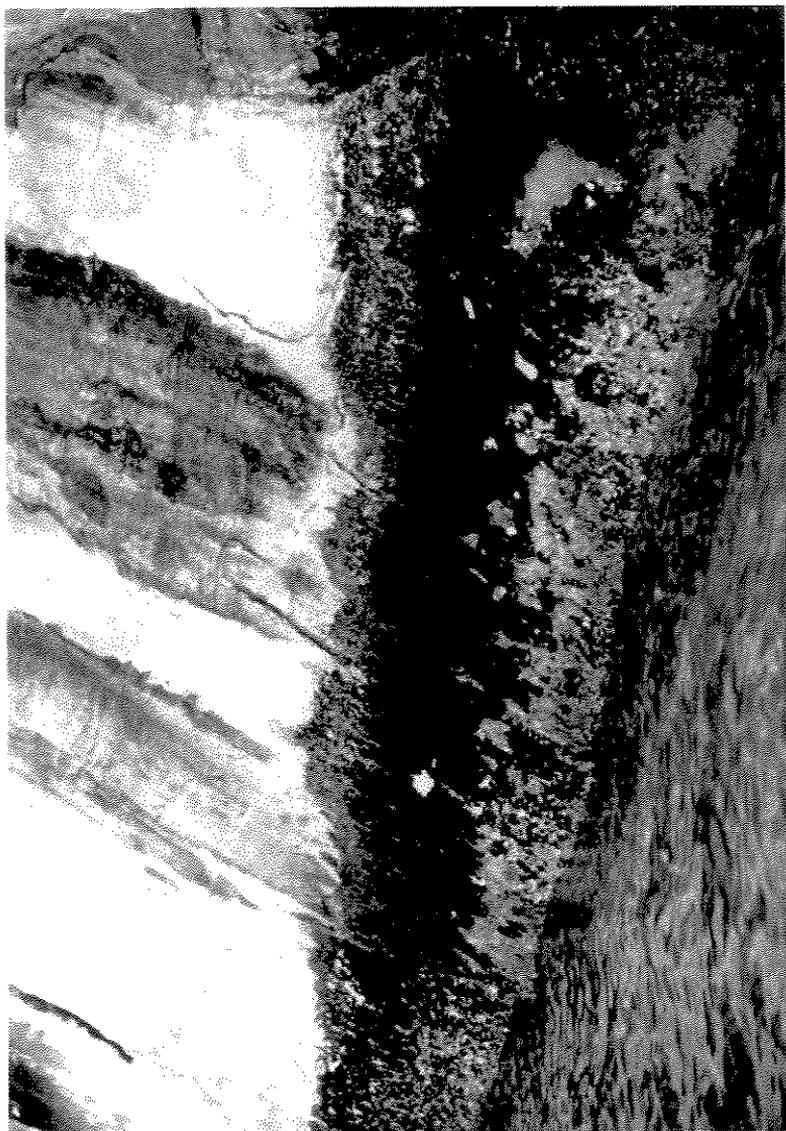


Figura 3A - Vista geral do costão da praia de Barequeçaba, São Sebastião, SP

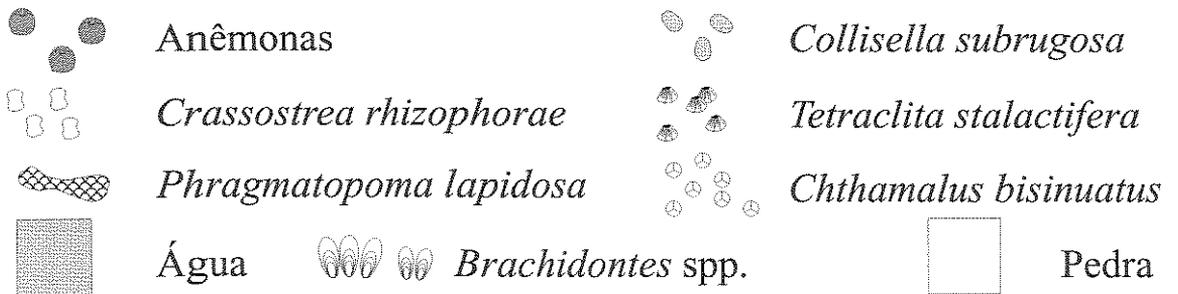
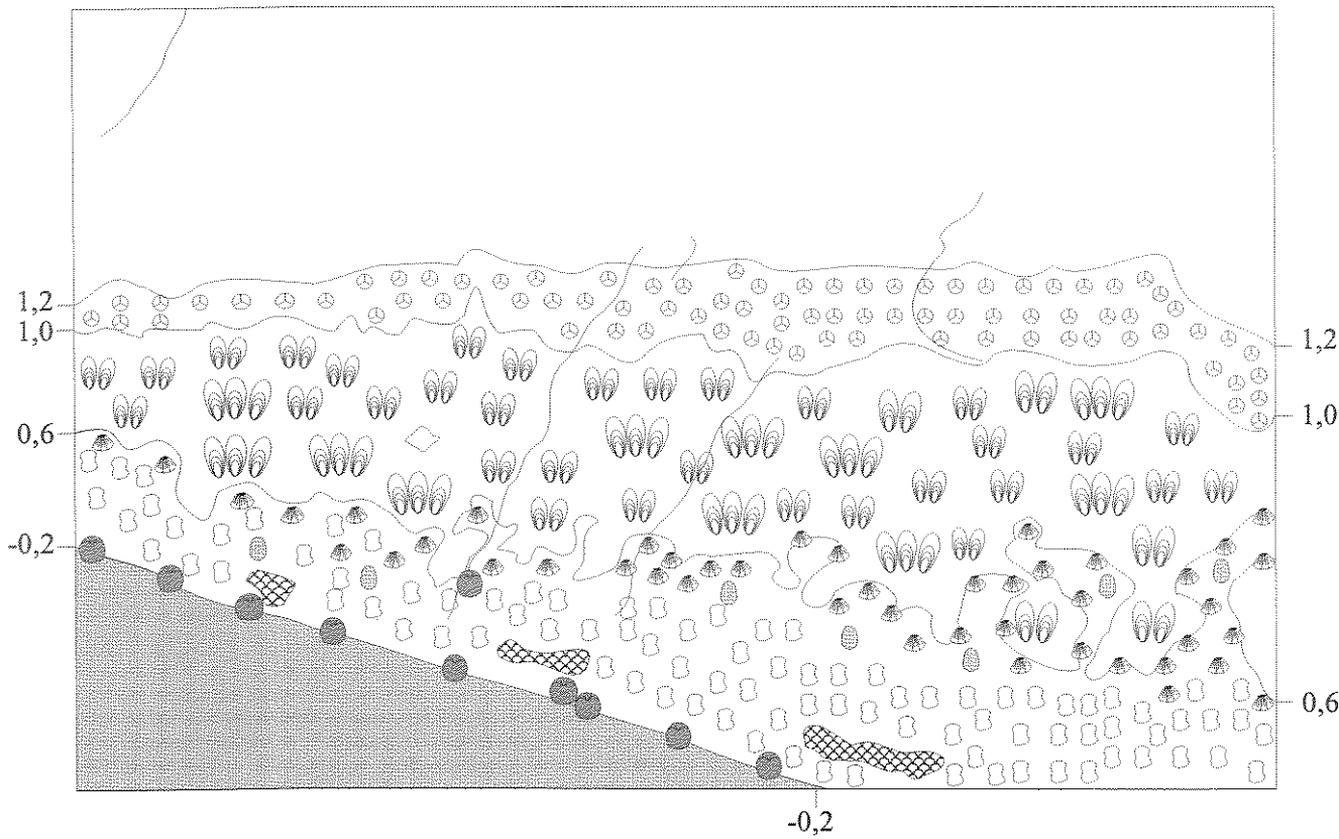


Figura 4 - Costão Sul da praia de Barequeçaba, São Sebastião, SP. Distribuição dos elementos sésseis ou semi-móveis mais representativos da área.

CAPÍTULO 1
PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E
ABUNDÂNCIA DOS PREDADORES

INTRODUÇÃO

Os padrões de distribuição e zonação de gastrópodes predadores habitantes da região entremarés de costões têm sido amplamente investigados e correlacionados a componentes físicos e biológicos do ambiente (Underwood, 1979; Garrity, 1984; Butler, 1985; Moran, 1985). Os principais fatores abióticos que influenciam na distribuição desses caramujos são extremos de temperatura e dessecação nos níveis superiores do costão (Uma Devi *et al.*, 1985b; McMahan, 1992) e risco de desalojamento por ondas e correntes no nível médio de marés, associado às condições de vento e à topografia de uma dada área (Burrows e Hughes, 1989; Duarte, 1990). Maior complexidade estrutural do substrato, proporcionando refúgios contra fatores adversos do meio, também é um elemento importante para permitir a ocorrência de diferentes espécies de gastrópodes em uma determinada região (Kohn e Leviten, 1978). Dentre os fatores bióticos, competição por alimento, disponibilidade e tamanho diferencial das presas, e pressão de predação por caranguejos são forças seletivas atuantes na distribuição de caramujos predadores (Taylor, 1976; Butler, 1979; Broom, 1983; Kent, 1983; Lavrado, 1992; Underwood e Chapman, 1996).

As densidades de gastrópodes no costão tendem a ser tipicamente oscilantes no tempo e muito variáveis numa escala microgeográfica, evidenciando a ocorrência de migrações verticais e padrões agregados de distribuição (Moran, 1985; Chapman,

1995; Underwood e Chapman, 1996). Há que se considerar, ainda, a influência das taxas de recrutamento e assentamento das larvas planctônicas, que é exercida sobre as populações de adultos, de modo imprevisível e independente das condições ecológicas do próprio costão (Underwood, 1979; Connell, 1985; Underwood e Petraits, 1993).

Os gastrópodes são componente abundantes da região entremarés em costões de todo o mundo. Como são móveis, podem selecionar e utilizar diferentes microhabitats que sejam mais favoráveis à sua sobrevivência (Chapman, 1994a). Muitas espécies desses moluscos apresentam gradientes verticais de tamanho da concha associados ao nível preferencial que ocupam no costão. Vermeij (1972) revisou os dados sobre esses gradientes, propondo que os mesmos obedecem a dois padrões distintos - um de aumento da concha em direção ao supralitoral em espécies características da orla oceânica, e outro de diminuição do tamanho em sentido ascendente do costão para espécies típicas dos níveis inferiores da região entremarés. Os dois tipos são resultantes de mortalidade diferencial dos juvenis. Em gastrópodes cujo gradiente é do primeiro tipo a mortalidade geralmente decorre dos extremos físicos como temperatura elevada e dessecação, preponderantes nas regiões mais altas do costão. Já entre caramujos com gradientes de tamanho do segundo tipo, a mortalidade, geralmente

na forma de predação ou outra interação biológica, é mais intensa nos níveis mais baixos do perfil rochoso. Indivíduos jovens (pré-reprodutivos) habitariam a zona de mortalidade mínima dentro da amplitude vertical de distribuição da espécie. Outros pesquisadores estudaram os padrões de distribuição vertical em gastrópodes (McQuaid, 1981a; McCormack, 1982; Chapman 1994 a e b, 1995; Chapman e Underwood, 1994), verificando que embora existam gradientes consistentes com a proposição de Vermeij (1972), ocorrem variações intra e interespecíficas na magnitude das diferenças entre níveis do costão, e múltiplos fatores ambientais atuam conjuntamente determinando a

distribuição desses caramujos (Bertness, 1977; Butler, 1979). Em circunstâncias particulares como exposição extrema ao impacto por ondas, pode ocorrer inclusive inversão no gradiente de tamanho esperado (McQuaid, 1981b, 1992; Chen e Richardson, 1987).

Neste capítulo foram investigados os padrões de distribuição e abundância das quatro espécies de caramujos predadores estudadas, bem como sua estrutura de tamanhos ao longo do perfil vertical de zonação no costão. Os objetivos foram verificar como essas espécies repartiam o espaço da região entremarés e testar a existência de gradientes de tamanho relacionados ao nível ocupado.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Padrões de distribuição e abundância dos predadores:

Para determinar as densidades dos predadores nos costões estudados foi utilizada amostragem estratificada, com parcelas quadradas aleatoriamente posicionadas em três faixas de dominância de organismos sésseis - a do mexilhão *Brachidontes solisianus*, a da craca *Tetraclita stalactifera*, e a recoberta pela ostra *Crassostrea rhizophorae* em Barequeçaba, ou por algas nos costões de Preta e Cigarras. Estas faixas se substituem em sentido descendente no costão, e sua largura varia com o hidrodinamismo e a inclinação do substrato. Em cada faixa uma moldura de ferro com 0,25 m² de área foi lançada quinze vezes, utilizando-se uma trena como guia para posicionamento a partir de distâncias sequenciadas segundo uma tabela

de números ao acaso. Em cada posição do quadrado foi feita inspeção cuidadosa da área delimitada e contagem dos indivíduos das quatro espécies de caramujo predador. A escolha do tamanho do amostrador foi baseada em Krebs (1989), que aponta parcelas de 50 X 50 cm como sendo de dimensões ótimas para amostragens bentônicas. O número de repetições por faixa do costão foi determinado por estabilização dos erros-padrão (Bros & Cowell, 1987) estimados em coletas-piloto para ajuste de metodologia. A periodicidade de amostragem foi mensal, durante um ano.

A distribuição vertical dos predadores foi determinada pela contagem total do número de indivíduos encontrados em cada faixa da região entremarés ao longo do período de amostragem (maio/92-abr/93).

2. Estrutura de tamanhos dos predadores:

A frequência de tamanhos das espécies de predadores foi determinada para cada faixa de dominância da região entremarés. Para isso, foi medido o comprimento total da concha dos caramujos encontrados dentro das áreas delimitadas pela moldura quadrada usada na quantificação das densidades. O instrumento utilizado para determinação desta medida foi um paquímetro plástico marca General, com precisão de 0,1 mm. A medida tomada correspondeu à distância do ápice da concha à reentrância do canal sifonal.

3. Análise estatística dos dados:

As densidades médias dos caramujos de cada espécie foram comparadas entre áreas, meses e níveis do costão por ANOVA multifatorial. Os pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias foram testados por inspeção visual da distribuição dos resíduos e teste de Bartlett para verificação de homocedasticidade. Em todos os casos, a de indivíduos, e quando algumas das

observações são zero (Zar, 1996). Havendo diferença significativa na ANOVA, testes de Tukey a posteriori foram empregados para identificação do grupo ou grupos com médias distintas (Sokal e Rohlf, 1995).

Os tamanhos médios da concha dos predadores foram comparados de forma semelhante, sem necessidade de transformação dos dados. Quando foram contrastadas somente duas médias utilizou-se o teste "t" independente de Student, com variância agrupada.

O grau de similaridade de zonation nos três costões foi avaliado para pares das espécies de gastrópodes predadores utilizando-se o índice de sobreposição de nicho de Schoener (Sala & Ballesteros, 1997). Este índice pode variar de 0 para nenhuma sobreposição a 1 para sobreposição completa, com valores $\geq 0,6$ sendo geralmente considerados elevados, e portanto biologicamente significativos, indicando alto grau de sobreposição no uso de um dado recurso ou dimensão do nicho (Hyndes *et al.*, 1997). O programa SIMILAR de Krebs (1989) foi utilizado para cálculo do índice de Schoener.

RESULTADOS

1. Padrões de distribuição e abundância dos predadores:

As densidades das quatro espécies de predadores flutuaram ao longo do ano, sem um padrão aparente, ou diferenças mensais expressivas (Figuras 1.1 a 1.4). A variabilidade em torno das médias foi elevada, evidenciada pela grande amplitude de variação dos erros-padrão, indicando uma

distribuição espacial agregada das populações desses gastrópodes (Fowler & Cohen, 1990). A distribuição de frequências das densidades dos predadores foi testada, se ajustando bem a um modelo de curva binomial negativa ($U_{1245} = 1,33$; $EP_U = 0,99$; $U = 1,3 EP_U$; NS), com parâmetros $x = 2,63$ e $k = 0,52$. O baixo valor de "k", mais o índice de dispersão $S^2/x = 6,61$ e o coeficiente

padronizado de Morisita $I_p = 0,51$, caracterizaram a distribuição espacial como muito agregada (Krebs, 1989).

Para as densidades de *Stramonita* (Figura 1.1 e Tabela I.1), ficou demonstrado pelos resultados da ANOVA multifatorial, que ocorreram diferenças nas médias entre praias e faixas, com interação significativa entre estes dois fatores. Não houve diferença temporal nas densidades, mas as interações entre (praia X mês) e (praia X mês X faixa) foram significativas. A praia de Barequeçaba apresentou maior densidade média de *Stramonita* do que as demais. A média tam-

bém foi maior na faixa intermediária do costão (faixa II na Figura 1.1), dominada por *Tetraclita*, do que nos extremos inferior e superior da região entremarés. Ao longo do ano, somente em Barequeçaba ocorreu um aumento significativo das densidades de dezembro a abril, correspondente a um surto de recrutamento na primavera e início do verão. A faixa inferior dos três costões (faixa III na Figura 1.1) apresentou uma maior oscilação temporal das densidades. As interações entre os fatores podem ser explicadas por magnitudes diferentes dos contrastes entre as médias das densidades para cada fator.

Tabela I.1. Análise de variância multifatorial da densidade de *Stramonita haemastoma*. Os dados foram transformados para $\sqrt{\text{(densidade+0,5)}}$. Resultados significativos sublinhados.

Fonte de variação	Somatório dos Quadrados	GL	F	p
Praia	3,519	2	6,982	<u>0,001</u>
Mês	4,909	10	1,948	0,036
Faixa	11,650	1	46,224	<u><0,001</u>
Interação:				
(Praia X Mês)	11,467	20	2,275	<u>0,001</u>
(Praia X Faixa)	12,164	2	24,131	<u><0,001</u>
(Mês X Faixa)	4,297	10	1,705	0,075
(Praia X Mês X Faixa)	11,583	20	2,298	<u>0,001</u>
Resíduo	232,878	924		
Total	292,467	989		

Morula apresentou ampla flutuação nas densidades, com valores significativamente mais elevados na Praia Preta do que em Cigarras (Figura 1.2, Student $t_{495,165} = 6,717$, $P < 0,001$). Nesta última, a espécie ficou restrita à franja do infralitoral (faixa III da Figura 1.2), em baixas densidades durante todo o ano. Já na praia Preta (Tabela I.2), frequentemente os aumentos de densidade em uma dada faixa equivaleram a diminuições nas faixas adjacentes durante

um mês determinado, de tal modo que as densidades médias totais do costão foram constantes, apesar das diferenças encontradas nas médias mensais e por faixa. Esse padrão "espelhado" das densidades entre os níveis do costão pode ter sido decorrente de deslocamentos verticais periódicos dos caramujos ao longo da região entremarés. Como consequência disso, houveram diferenças significativas entre meses e faixas, e na interação (mês X faixa).

Tabela I.2. Análise de variância multifatorial da densidade de *Morula nodulosa* na Praia Preta. Os dados foram transformados para $\sqrt{(densidade+0,5)}$. Resultados significativos sublinhados.

Fonte de variação	Somatório dos quadrados	GL	F	p
Mês	24,914	10	4,035	<0,001
Faixa	55,277	2	44,765	<0,001
Interação:				
(Mês X Faixa)	51,375	20	4,160	<0,001
Resíduo	285,244	462		
Total	416,81	494		

As densidades de *Leucozonia* em Cigarras foram significativamente mais altas e mais oscilantes do que nas outras duas praias (Figura 1.3 e Tabela I.3). Houve ainda diferença significativa nas médias entre meses e faixas. No referido costão, o pico de densidade na faixa II, ocorrido em janeiro/93, correspondeu a um decréscimo da densidade na faixa III, não havendo portanto aumento líquido da densidade na região entremarés como

um todo. No costão de Barequeçaba as densidades foram muito baixas, com pequeno acréscimo no verão (jan. a abr.) por recrutamento de jovens, e com os indivíduos ficando restritos ao nível inferior do perfil, na interface rocha/areia. A única interação significativa da ANOVA foi a de (praia X faixa), por que houveram diferenças significativas de densidade entre as faixas II e III de Cigarras, mas não na praia Preta.

Tabela I.3. Análise de variância multifatorial da densidade de *Leucozonia nassa*. Os dados foram transformados para $\sqrt{(densidade+0,5)}$. Resultados significativos sublinhados.

Fonte de variação	Somatório dos quadrados	GL	F	p
Praia	49,668	1	254,033	<0,001
Mês	5,399	10	2,762	0,002
Faixa	5,176	1	26,474	<0,001
Interação:				
(Praia X Mês)	2,912	10	1,490	0,139
(Praia X Faixa)	3,524	1	18,024	<0,001
(Mês X Faixa)	2,098	10	1,073	0,381
(Praia X Mês X Faixa)	3,843	10	1,965	0,035
Resíduo	120,438	616		
Total	193,058	659		

Para *Stramonita* e *Morula* o principal efeito causador das diferenças em densidade foi o nível de altura no costão ou a faixa de ocorrência dos indivíduos, enquanto para *Leucozonia* o fator de maior

peso para determinação de diferenças em abundância foi a praia, devido ao grande contraste das densidades observado entre Cigarras e os outros costões.

Para *Stramonita* e *Morula* o principal efeito causador das diferenças em densidade foi o nível de altura no costão ou a faixa de ocorrência dos indivíduos, enquanto para *Leucozonia* o fator de maior peso para determinação de diferenças em abundância foi a praia, devido ao grande contraste das densidades observado entre Cigarras e os outros costões.

Em *Pisania* as densidades foram relativamente baixas durante todo o ano, particularmente na Praia Preta (Figura 1.4), sem variação temporal significativa (ANOVA $F_{329} = 1,139$, $p = 0,332$) porém com diferença significativa entre os costões de Cigarras e Preta (Student $t_{165,165} = 4,642$, $p < 0,001$), sendo a densidade mais elevada na última. Além disso, os caramujos ficaram limitados à faixa inferior da região entremarés.

Ao se comparar as densidades médias anuais dos predadores por faixa de ocorrência nos costões (Figura 1.5) verificou-se que a faixa superior (faixa 1), dominada pelo mexilhão pequeno *Brachidontes*, foi a que apresentou a ocupação mais rarefeita e restrita a uma única espécie (*Stramonita* em Cigarras e *Morula* em Preta). A faixa intermediária (faixa 2 ou mediolitoral inferior) foi explorada com exclusividade por *Stramonita* em Barequeçaba, e compartilhada por duas a três espécies nos outros costões. A franja do infralitoral (faixa 3) foi a que abrigou o maior número de espécies predadoras, nas três áreas de estudo, com aumento marcante da densidade para *Leucozonia* e aparecimento

de *Pisania*, talvez deslocando *Stramonita* para os níveis mais superiores do costão.

Com exceção de Barequeçaba, as densidades dos predadores independentemente da espécie foram maiores na faixa inferior dos costões (Figura 1.6). A densidade média total por faixa de dominância em São Sebastião foi significativamente menor na faixa superior (ANOVA $F_{1254} = 66,933$; $p < 0,001$), dominada por *Brachidontes* ($x = 0,996 \pm 0,051$ indivíduos/ $0,25 \text{ m}^2$, $n = 285$) do que na faixa de *Tetraclita* ($x = 1,637 \pm 0,04$ indivíduos/ $0,25 \text{ m}^2$, $n = 480$) e franja do infralitoral ($x = 1,701 \pm 0,04$ indivíduos/ $0,25 \text{ m}^2$, $n = 480$). As duas últimas faixas não diferiram estatisticamente uma da outra.

A densidade total anual dos predadores variou de 9,8 a 38 indivíduos/ m^2 (Figura 1.7). Em Barequeçaba só ocorreram duas espécies de predadores. Por outro lado, as quatro espécies dividiram o espaço em Cigarras e Preta, porém de modo mais equitativo na primeira. *Morula* foi o predador expressivamente mais abundante na praia Preta, alcançando a densidade de 30 indivíduos/ m^2 , sendo portanto a espécie com densidade significativamente maior na região de São Sebastião (ANOVA $F_{2970} = 78,876$; $p < 0,001$). A densidade de *Stramonita* em Barequeçaba, onde ela só divide o espaço com poucos indivíduos de *Leucozonia*, foi maior que nas outras duas praias. *Leucozonia* foi mais abundante na praia de Cigarras. Dentre os predadores

estudados, *Pisania* foi a espécie mais rara e com distribuição mais restrita quanto à zonação.

Durante o primeiro ano do estudo foram amostrados nas três áreas 3277 caramujos predadores, dos quais 900 indivíduos corresponderam a *Stramonita* (27%), 661 a *Leucozonia* (20%), 1461 a *Morula* (44%) e 255 a *Pisania* (7 %).

2. Estrutura de tamanhos dos predadores:

Os tamanhos dos predadores diferiram na faixa intermediária da região entremarés (Figura 1.8) (ANOVA $F_{1480} = 480,352$; $p < 0,001$) nas praias de Cigarras e Preta. Considerando as duas espécies com maior sobreposição de tamanho, verificou-se que o tamanho médio de *Stramonita* foi de $2,63 \pm 0,83$ cm, e o de *Leucozonia* de $2,21 \pm 0,34$ cm, diferindo significativamente (Student $t_{621,230} = 7,399$, $p < 0,001$). Nessa faixa os indivíduos de *Leucozonia* são, em média, maiores na Praia Preta do que em Cigarras (Student $t_{27,200} = 2,773$, $p < 0,006$). Para *Stramonita* o tamanho médio também diferiu entre as praias (ANOVA $F_{620} = 29,645$; $p < 0,001$), devido ao fato dos caramujos de Barequeçaba serem significativamente menores que os dos outros dois costões.

Na orla do infralitoral (Figura 1.9) os tamanhos médios das quatro espécies também diferiram nas três praias (ANOVA $F_{1538} = 1288,980$; $p < 0,001$), sendo *Morula* menor que *Leucozonia* e *Pisania*, e *Stramonita* a maior delas. Em Barequeçaba os tamanhos de *Stramonita* e *Leucozonia*

não diferiram significativamente (Student $t_{43,54} = 0,278$; $p = 0,782$). *Leucozonia* apresentou tamanho maior em Barequeçaba do que nos outros dois costões (ANOVA $F_{446} = 163,915$ $p < 0,001$), enquanto os tamanhos médios de *Stramonita* e *Pisania* não diferiram entre as praias (ANOVA $F_{238} = 1,815$; $p = 0,165$ NS; Student $t_{169,66} = 1,863$; $p = 0,064$, respectivamente), Em *Morula* os indivíduos foram menores em Preta do que em Cigarras (ANOVA $F_{619} = 179,623$, $p < 0,001$).

Em *Leucozonia* houve um gradiente decrescente de tamanho em sentido descendente no costão, ou seja, da faixa de *Tetraclita* em direção ao infralitoral, que foi contrastante com o gradiente inverso observado para *Stramonita* (Figura 1.10). Essa diferença implicou em coocorrência de tamanhos significativamente distintos das duas espécies em cada faixa de dominância do costão. O tamanho médio diferiu entre praias e faixas para ambas as espécies ($p < 0,05$; Tabela I.4), sem interação significativa no caso de *Leucozonia*. Em *Stramonita* os indivíduos foram significativamente menores na faixa intermediária de Barequeçaba, devido a um recrutamento de jovens ocorrido na primavera e verão. Não houve diferença significativa entre níveis na praia Preta, evidenciando inexistência de gradiente de tamanho nesse costão. Essas diferenças na magnitude dos contrastes explicam o valor significativo encontrado para a interação (praia X faixa).

Tabela I.4. Análises de variância multifatoriais do tamanho da concha de *Leucozonia nassa* e *Stramonita haemastoma*. Resultados significativos sublinhados.

Fonte de variação	Somatório dos quadrados	GL	F	p
<i>Leucozonia</i>				
Praia	0,708	1	5,327	<u>0,022</u>
Faixa	0,572	1	4,303	<u>0,040</u>
Interação praia X faixa	0,005	1	0,036	0,850
Resíduo	18,995	143		
<i>Stramonita</i>				
Praia	6,086	2	4,476	<u>0,012</u>
Faixa	15,705	1	23,099	<u><0,001</u>
Interação praia X faixa	5,131	2	3,774	<u>0,024</u>
Resíduo	199,886	294		

Os tamanhos médios de *Morula* e *Pisania* não diferiram entre faixas (Figura 1.11). Para a primeira foram comparadas as três faixas da praia Preta (ANOVA $F_{120} = 0,161$; $p = 0,852$ NS) enquanto em *Pisania* a comparação se referiu às faixas 2 e 3 de Cigarras (Student $t_{15,40} = 0,651$; $p = 0,518$ NS).

Leucozonia e *Pisania* foram as espécies com maior grau de sobreposição de zonação nos costões, ocupando principalmente a orla do infralitoral (Tabela I.5). Das quatro espécies de predadores, *Stramonita* foi a que apresentou os padrões de zonação e distribuição mais amplos.

Tabela I.5. Índices de sobreposição de Schoener para zonação das espécies de gastrópodes predadores de São Sebastião, SP. Valores significativos em negrito.

PARES DE ESPÉCIES	ZONAÇÃO
<i>Stramonita</i> x <i>Morula</i>	0,30
<i>Stramonita</i> x <i>Leucozonia</i>	0,50
<i>Stramonita</i> x <i>Pisania</i>	0,27
<i>Leucozonia</i> x <i>Morula</i>	0,19
<i>Leucozonia</i> x <i>Pisania</i>	0,64
<i>Morula</i> x <i>Pisania</i>	0,36

Stramonita haemastoma

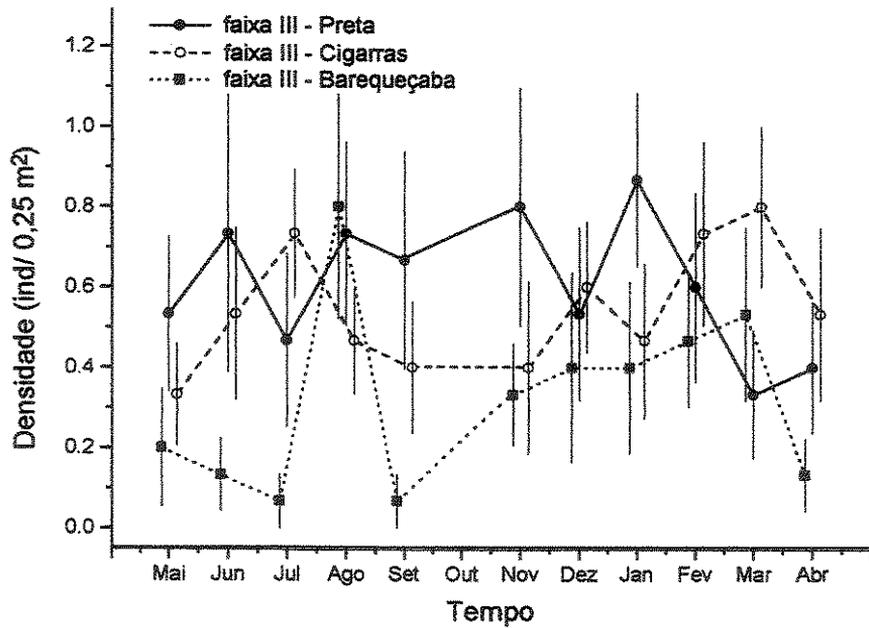
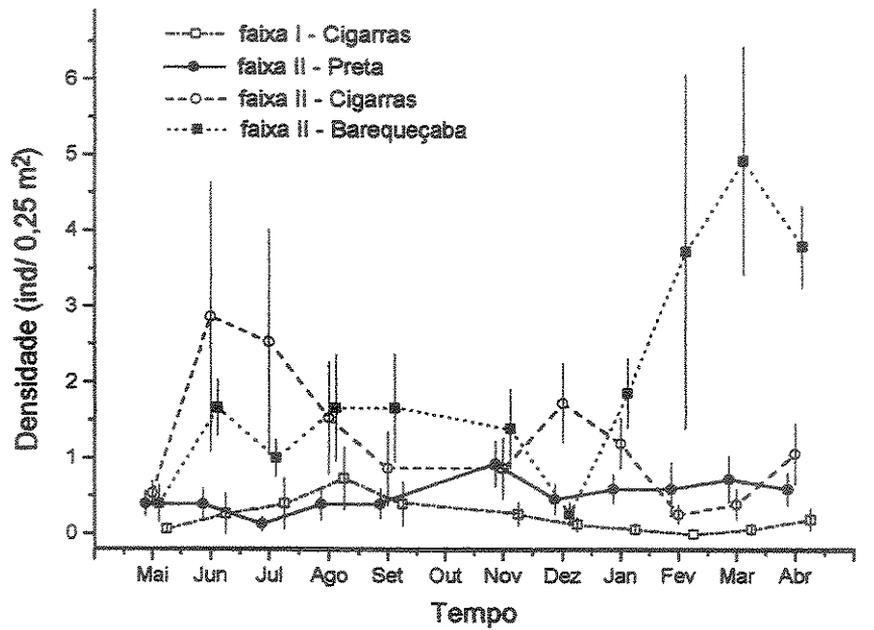


Fig. 1. 1. Variação mensal da densidade (média \pm erro-padrão) de *S. haemastoma* por faixa de dominância e praia.

Morula nodulosa

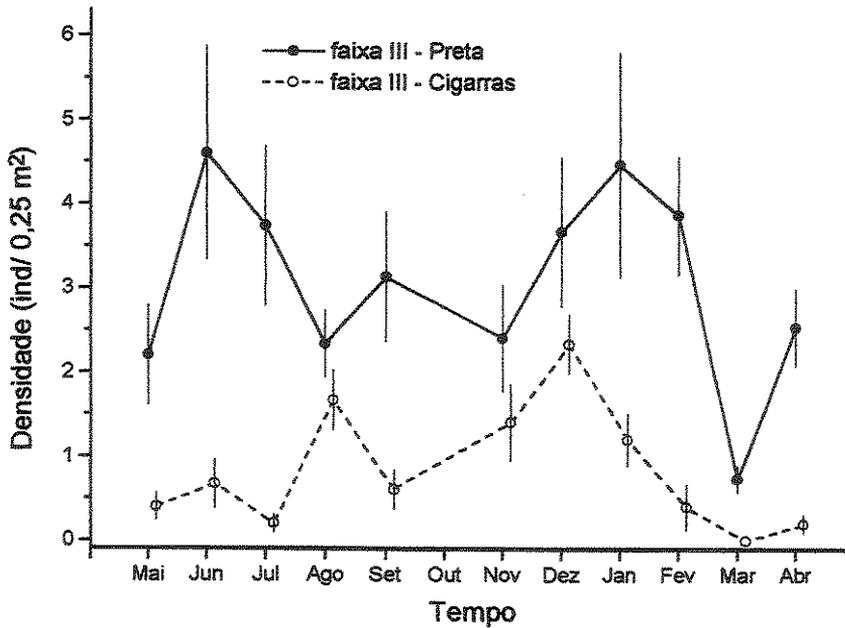
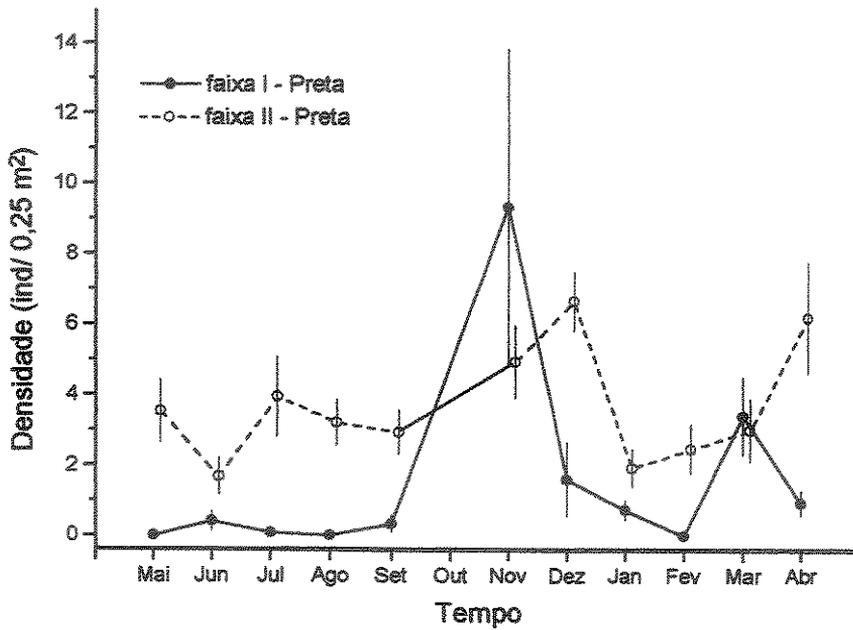


Fig. 1. 2. Variação mensal da densidade (média \pm erro-padrão) de *M. nodulosa* por faixa de dominância e praia.

Leucozonia nassa

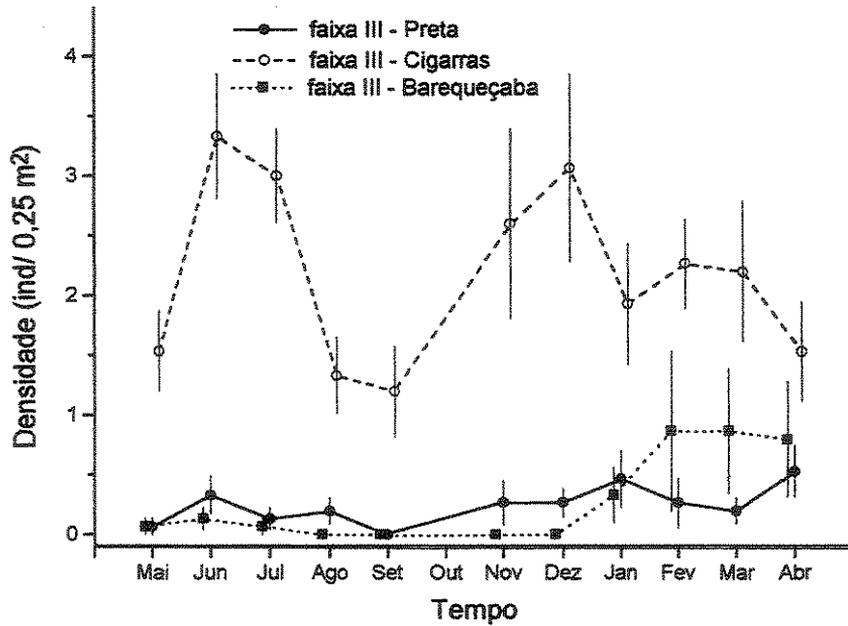
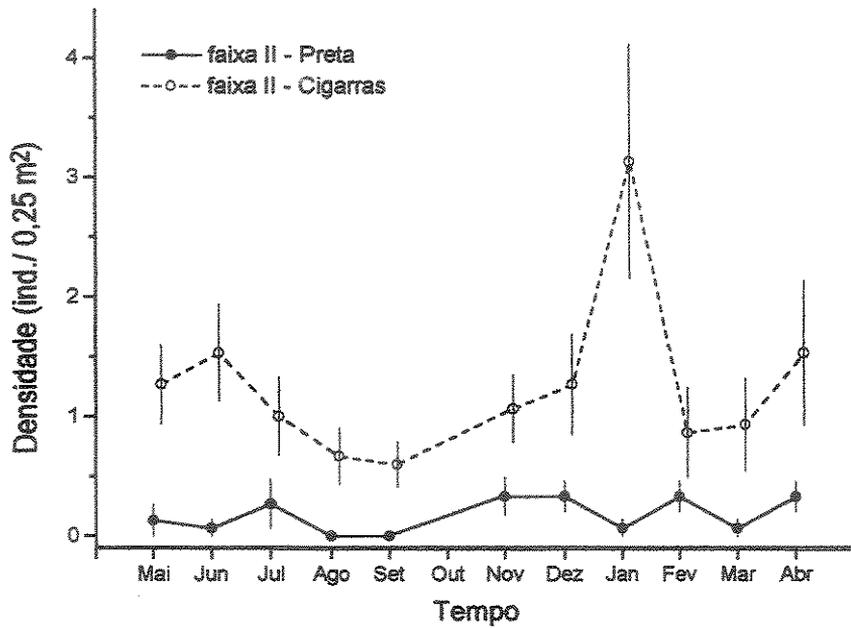


Fig. 1. 3. Variação mensal da densidade (média \pm erro-padrão) de *L. nassa* por faixa de dominância e praia.

Pisania auritula

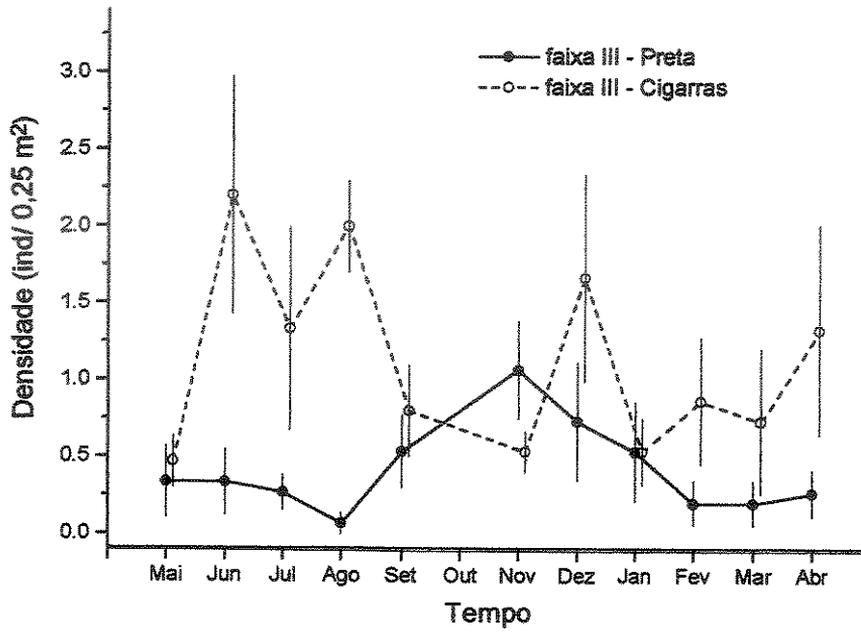


Fig. 1. 4. Variação mensal da densidade (média \pm erro-padrão) de *P. auritula* por praia, na orla infralitorânea.

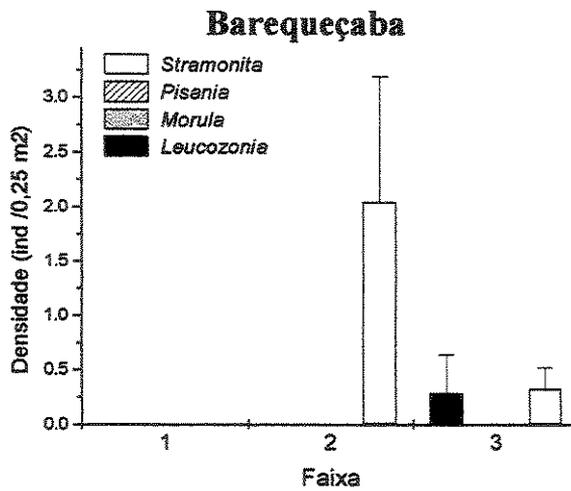
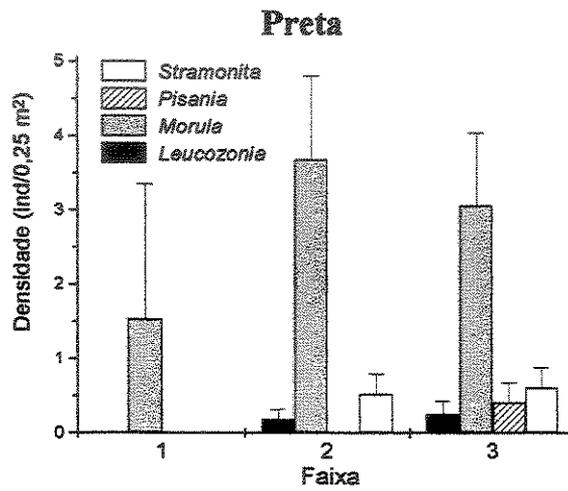
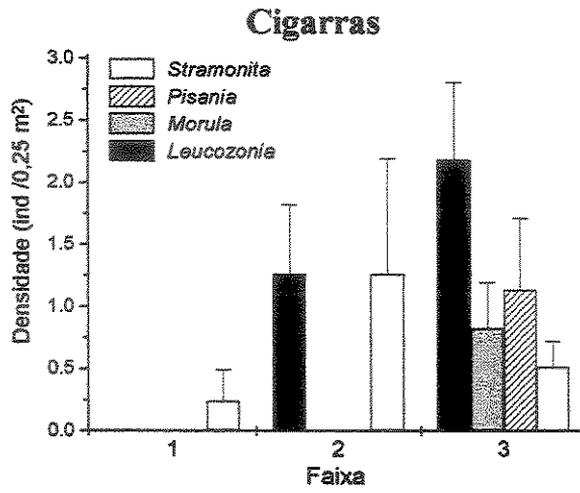


Fig. 1. 5. Densidade média anual (\pm erro padrão) dos predadores por faixa de ocorrência na região entremarés dos costões estudados.

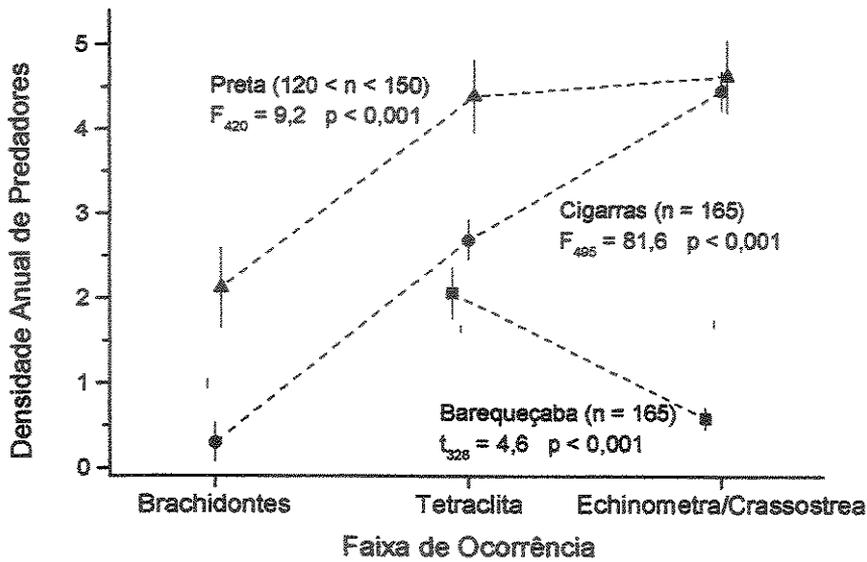


Fig. 1. 6. Densidade média anual \pm erro-padrão dos predadores, por faixa de ocorrência, nos 3 costões estudados.

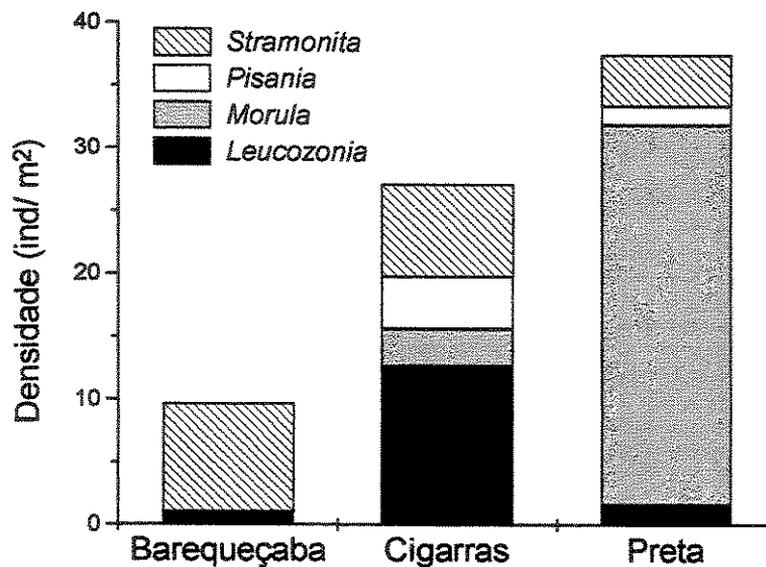


Fig. 1. 7. Densidade total anual de predadores nos 3 costões estudados.

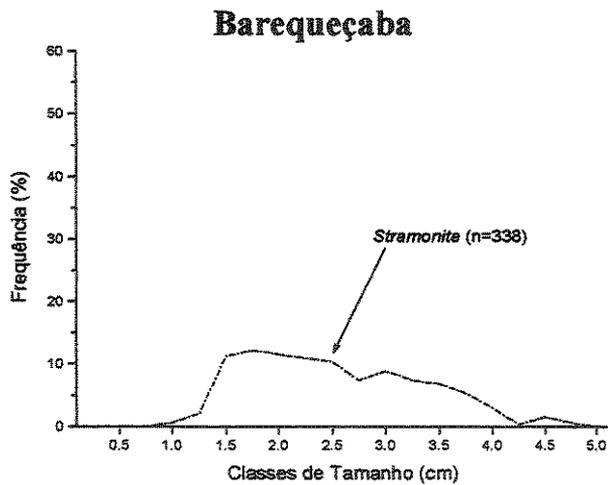
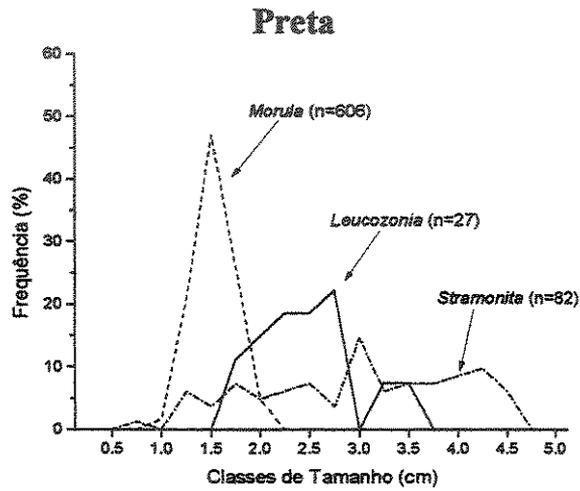
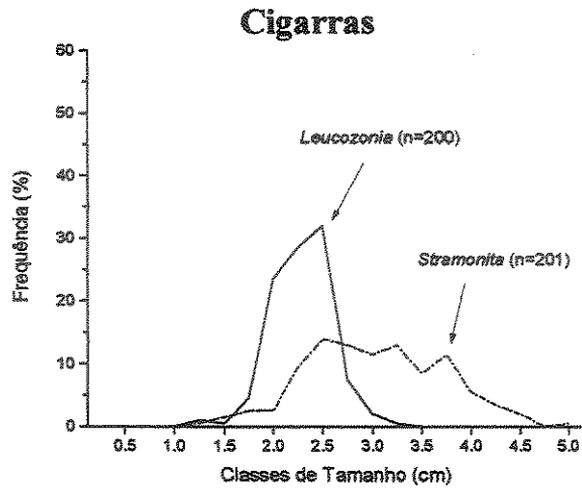
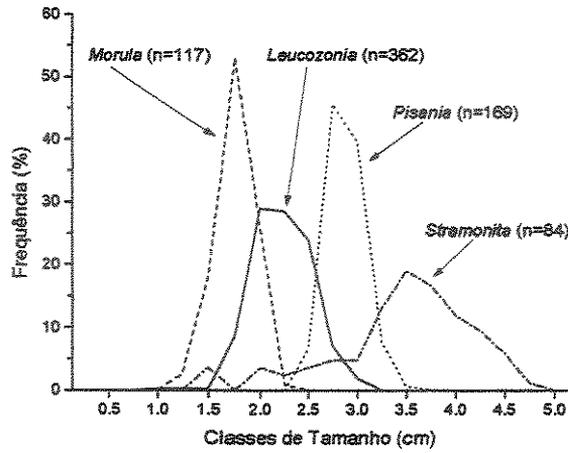
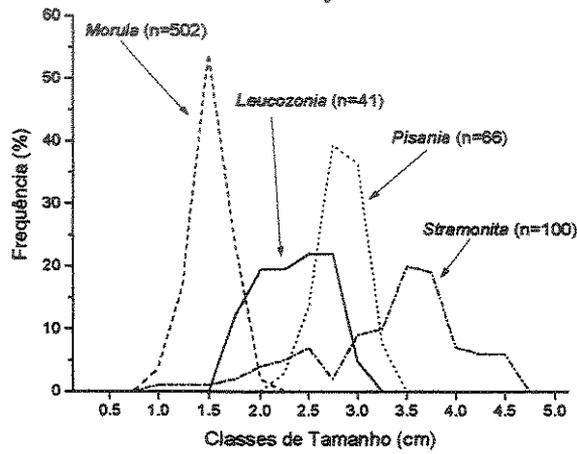


Fig. 1. 8. Distribuição de frequências de tamanhos dos predadores na faixa de dominância do cirripédio *Tetraclita stalactifera*, por praia.

Cigarras - *Sargassum/Jania*



Preta- *Palythoa*



Barequeçaba - *Crassostrea*

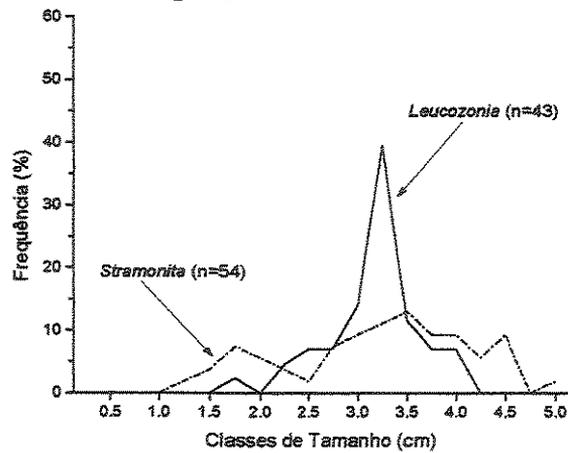
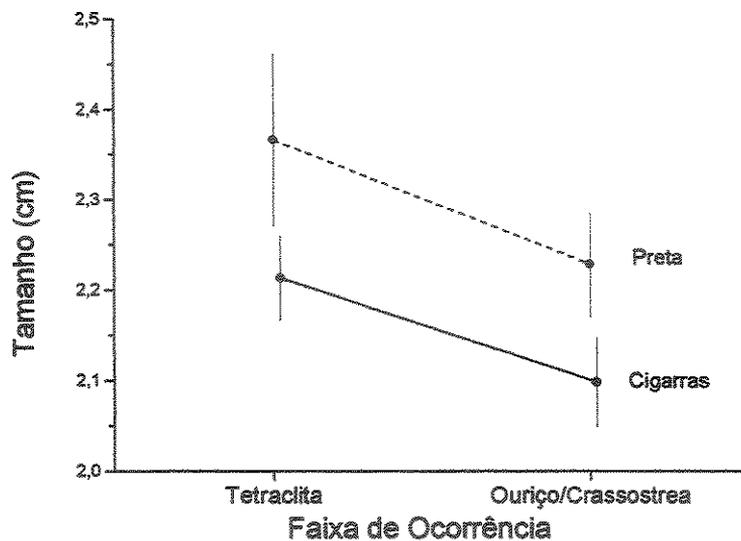


Fig. 1. 9. Distribuição de frequências de tamanhos dos predadores na orla infralitorânea, por praia.

Leucozonia



Stramonita

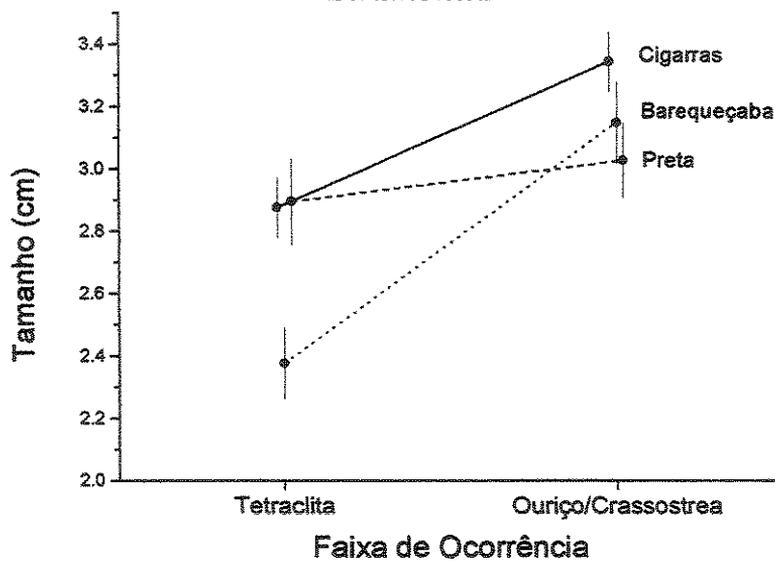


Fig. 1. 10. Tamanho médio anual (\pm erro padrão) de *L. nassa* e *S. haemastoma* por faixa em cada praia. Apenas amostras com mais de 15 indivíduos foram consideradas.

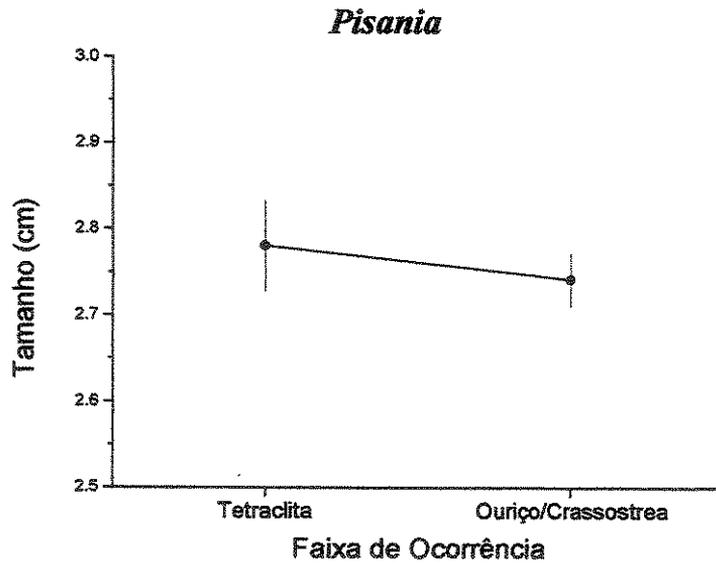
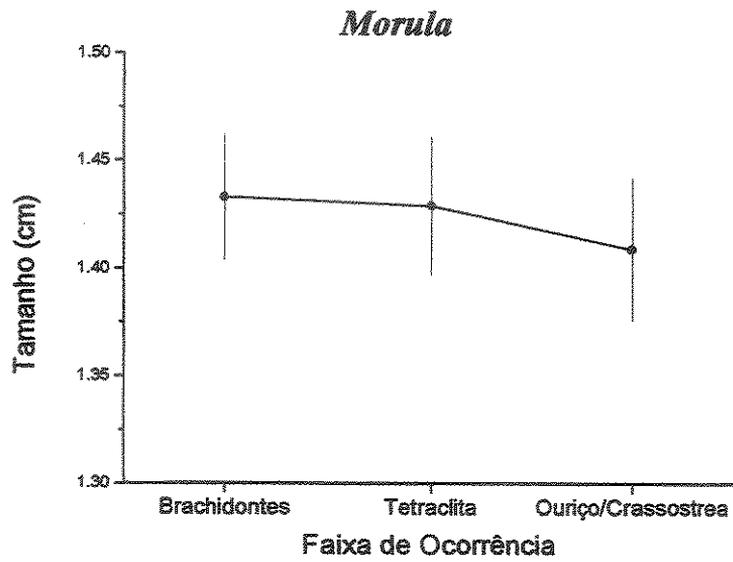


Fig. 1. 11 Tamanho médio anual (\pm erro padrão) de *M. nodulosa* e *P. auritula* por faixa de dominância no costão. Apenas amostras com mais de 15 indivíduos foram consideradas.

DISCUSSÃO

O padrão de distribuição agregado e as grandes oscilações das densidades dos predadores encontrados neste trabalho são característicos para gastrópodes de costão. Underwood (1979) atribuiu essa variabilidade na abundância ao modo de reprodução envolvendo um período de dispersão e recrutamento larval, o qual não implica necessariamente em ocupação bem sucedida e continuada pelos recrutas. Já a distribuição agregada pode estar relacionada a fatores tais como época reprodutiva, distribuição de abrigos ou de presas e proteção contra dessecação ou desalojamento por ondas (Moran, 1985a; Chapman, 1995), além da própria limitação de espalhamento a partir de centros de assentamento que os adultos exibem (Underwood e Chapman, 1996). Portanto, a instabilidade observada em São Sebastião pode estar vinculada ao desenvolvimento planctônico de longa duração apresentado pelos muricídeos *Stramonita* e *Morula* (Leal, 1991), e à grande heterogeneidade espacial do substrato rochoso influenciando diretamente no comportamento dos gastrópodes, que buscam ocupar as áreas com melhores condições em termos de refúgio e acesso ao alimento.

Stramonita haemastoma foi a espécie mais comum, ocupando os três costões e faixas estudados. Suas densidades foram mais elevadas na faixa intermediária da região entremarés, sujeita a um regime de 2 períodos de submersão completa por ciclo

diário de maré. Em estudo anterior, Magalhães e Coutinho (1995) também verificaram uma maior capacidade de dispersão e ocupação por *Stramonita* quando comparada aos outros predadores, podendo colonizar desde ambientes muito abrigados, até os extremamente expostos às ondas, onde costuma ser a única espécie de gastrópode predador presente. Oscilações acentuadas de densidade foram encontradas nessa espécie e correlacionadas à época do ano ou à reprodução (Brown e Richardson, 1987; Duarte, 1990; Richardson e Brown, 1990; Lavrado, 1992), com decréscimos ocasionados por migração descendente no costão ou enterramento na interface rocha/areia quando sob condições adversas (inverno em regiões temperadas ou subtropicais, ou verão com temperaturas extremas). O recrutamento sazonal de jovens também produziu aumentos pontuais de densidade em determinadas faixas que não foram, entretanto, seguidos por um acréscimo significativo ou continuado na abundância de *Stramonita* em nenhum dos sistemas referidos. Em ambientes abrigados ou moderadamente expostos às ondas essa espécie tende a ocupar a faixa dominada pela craca *Tetraclita*, que corresponde ao mediolitoral inferior, enquanto em áreas mais expostas às ondas estende sua distribuição para maiores profundidades (Butler, 1985; Lavrado, 1992; McMahan, 1992; Magalhães e Coutinho, 1995).

Morula nodulosa apresentou dominância numérica na área mais abrigada da Praia Preta, ocupando toda a região entremarés e exibindo migração vertical entre as faixas do costão. Já em Cigarras, que sofre ação moderada de ondas, ficou restrita à franja do infralitoral, em baixa densidade. Essa espécie não foi encontrada no costão mais exposto de Barequeçaba. Moran (1985b) comprovou experimentalmente vulnerabilidade ao impacto por ondas em *M. marginalba*, a qual limita sua distribuição a ambientes mais protegidos do batimento direto. Também constatou a ocorrência de migrações verticais relacionadas à procura de presas, efetuadas principalmente por indivíduos adultos, mais tolerantes a fatores físicos estressantes como dessecação. Esse padrão de dispersão em escala microgeográfica, associado a forrageamento, foi também proposto por Butler (1979) para espécies de *Thais* e por Underwood (1972 a, b) para gastrópodes herbívoros. Segundo Fairweather (1988 a, b), o estímulo para *M. marginalba* permanecer em uma área mais restrita é a presença de abrigo e presas abundantes. Já para *M. musiva*, Abe (1989) correlacionou a distância e duração das excursões de forrageamento a condições amenas de temperatura e umidade, particularmente freqüentes em marés de quadratura ou em horários menos quentes do dia. Fazendo um paralelo, as distribuições e deslocamentos de *M. nodulosa* verificados neste estudo podem ser explicados em termos do hidrodinamismo das áreas e da disponibi-

lidade de presas e abrigos, associada ao risco de dessecação ou desalojamento por ondas. Assim, *Morula* se espalhou mais no ambiente com menor energia de ondas e com distribuição mais esparsa de presas, com predomínio da craca de tamanho pequeno *Chthamalus*.

A densidade de *Leucozonia* foi maior no costão de Cigarras, o qual apresentou cobertura mais abundante e uniforme de sua principal presa, o cirripédio de tamanho médio *Tetraclita*, e grande quantidade de refúgios representados por locas desocupadas de ouriços. O maior impacto por ondas em Barequeçaba, associado ao perfil vertical e liso, restringiu a distribuição dessa espécie à área limítrofe entre o costão e a areia, em meio a bancos do poliqueto *Phragmatopoma*, sempre em baixas densidades. De fato, *Leucozonia* apresenta cefalopé reduzido, com pouca resistência a desalojamento por ondas e correntes, e resposta de fixação lenta após ser deslocada (Marcus e Marcus, 1962; Magalhães e Coutinho, 1995). Essas características interferem na sua distribuição, limitando-a a ambientes mais abrigados ou às zonas inferiores de áreas semi-expostas às ondas.

A baixa densidade e a ocorrência de *Pisania* apenas na franja infralitorânea, sempre em habitats crípticos tais como em fendas no costão e locas vazias de ouriços, sob as bordas de cnidários zoantídeos ou recobertos por macroalgas, permitem supor que os indivíduos encontrados neste estudo estejam ocupando o limite superior da distribuição de suas populações, e que

essa espécie seria um componente da comunidade mais característico do sublitoral, e não da região entremarés aqui abordada. Reforçando essa hipótese foi verificada neste estudo sua ausência no costão de Barequeçaba, que apresenta pequena profundidade, terminando abruptamente em substrato arenoso logo abaixo do mediolitoral inferior da região entremarés. Outros autores já caracterizaram esse gênero como composto por predadores que habitam campos de gramíneas, costões, plataformas de arenito e fundos de conchas do sublitoral e orla infralitoral (Ingham e Ziscke, 1977; Britton e Morton, 1989; Magalhães e Coutinho, 1995).

A região entremarés de costões é uma área limítrofe entre o ambiente terrestre e o marinho, habitada por organismos tipicamente marinhos e freqüentemente sésseis ou de mobilidade reduzida (Levinton, 1995). Representa para esses organismos um gradiente ou ecótono marcante, equivalente ao encontrado nas montanhas em ecossistemas terrestres (Nybakken, 1994). Uma generalização teórica e polêmica acerca desse ambiente é a de que fatores abióticos como extremos de temperatura e dessecação, fixariam os limites de distribuição e abundância no supralitoral, enquanto interações bióticas como competição por espaço e alimento, predação e herbivoria seriam os processos determinantes da estruturação da comunidade nas faixas inferiores do costão (Coutinho, 1995; Little e Kitching, 1996). O aumento progressivo da densidade e

diversidade dos predadores em sentido descendente no costão verificado neste estudo refletiu, de fato, as limitações impostas pelo ambiente físico nas zonas mais elevadas da região entremarés. Os principais fatores abióticos seriam dessecação para *Stramonita* (McMahon, 1992), extremos de temperatura para *Morula* (Uma Devi *et al.*, 1985) e impacto por ondas sobre *Morula* e *Leucozonia* (Moran, 1985a e b; Magalhães e Coutinho, 1995). Já a coexistência das quatro espécies na orla infralitoral gera a possibilidade de ocorrência de competição entre elas, embora existam mecanismos comportamentais tais como deslocamentos verticais para forrageamento, induzidos por pressões abióticas como correntes e ondas, que podem amenizar a competição (Fairweather, 1988 a,b; Abe, 1989; Coutinho, 1995), de tal modo que esta se torne menos relevante para a estruturação das populações nas comunidades da região entremarés.

Em Barequeçaba só foram encontradas duas espécies de predadores, provavelmente devido à combinação dos seguintes fatores - pequena complexidade estrutural do substrato limitando a quantidade de refúgios, alto impacto por ondas selecionando as espécies adaptadas, e perfil vertical e raso do costão estreitando a amplitude das faixas de presas sésseis. Por outro lado, a densidade de *Stramonita* foi significativamente maior nesse costão, devendo ser a resultante de características favoráveis a esta espécie como a predominância de bivalves recobrando o costão, particularmente ostras, e a escassez

de outros competidores, visto que *Leucozonia* apresentou densidade e distribuição severamente limitadas nesse ambiente, propiciando um relaxamento competitivo para *Stramonita*. Populações com densidades muito elevadas e zonação expandida desse gastrópode sempre foram registradas em ambientes expostos, quando se encontram liberadas da presença de outros caramujos predadores (Magalhães, 1988; Duarte, 1990; Lavrado, 1992; Magalhães e Coutinho, 1995).

A abundância mais equilibrada das quatro espécies de predadores em Cigarras, assim como a de suas presas, podem indicar uma maior estabilidade da comunidade, que estaria em um estágio de clímax em comparação com as outras.

Finalmente, o predomínio da menor espécie de predador na praia Preta e a baixa densidade das espécies de maior tamanho, devem estar associados à escassez de presas grandes nesse costão, particularmente na faixa inferior do perfil rochoso.

Considerando uma mesma faixa de cada costão, foi constatada pequena sobreposição de tamanhos entre as quatro espécies de caramujos, o que pode implicar em diferenças nos tamanhos dos recursos consumidos. Taylor (1976) e Leviten (1978) verificaram a existência de uma estreita relação entre o tamanho do predador e a amplitude de tamanhos das presas consumidas, em gastrópodes muricídeos e conídeos. A diferenciação dos tamanhos, assim como a especialização da dieta devem ser maiores quando as pressões competitivas forem mais intensas. Entretanto, para *Stramonita* estudos

anteriores (Duarte, 1990; Lavrado, 1992) revelaram correlações baixas ou mesmo não significativas entre o tamanho da presa e o do predador, dependendo da espécie consumida. Esta questão será novamente abordada no próximo capítulo, referente à seleção de presas pelas espécies aqui estudadas.

Das quatro espécies de gastrópodes somente duas apresentaram gradientes verticais de tamanho, sendo o de *Stramonita* do tipo 2 de Vermeij (1972) e o de *Leucozonia* do tipo 1. A inversão dos gradientes observada entre as duas pode reduzir competição na exploração de recursos caso exista uma relação direta entre o tamanho do predador e o de suas presas, assim como sobreposição no uso de itens alimentares escassos. Entretanto, outras pressões podem ser apontadas como importantes para a existência desses gradientes em gastrópodes. No caso de *Leucozonia*, que possui um cefalopé relativamente reduzido (Magalhães e Coutinho, 1995), os indivíduos menores que são mais vulneráveis ao desalojamento por ondas, se distribuiriam preferencialmente nos níveis inferiores do costão, onde o impacto é menos intenso. Para *Stramonita* é possível supor que os indivíduos maiores estariam sendo deslocados para as faixas superiores em resposta a competição intra e interespecífica na franja do infralitoral, mas também poderiam estar fugindo da predação por caranguejos, aos quais seriam mais susceptíveis por apresentarem uma abertura ampla da concha (Brown e

Haight, 1992), que é menos espessa que as de *Leucozonia* e *Pisania*.

Muitas espécies de gastrópodes marinhos apresentam crescimento determinado, que é um padrão ontogenético no qual os indivíduos adultos cessam de crescer em tamanho corporal e mudam de forma (Vermeij e Signor, 1992). Estes autores propõem quatro critérios relacionados à morfologia da abertura da concha que permitem o reconhecimento da ocorrência de crescimento determinado em prosobrânquios, que são: variz terminal única ou lábio refletido, lábio espessado internamente, presença de calo no lábio interno e sutura ascendente. Das 4 espécies estudadas, *Morula* possui a primeira característica, enquanto *Pisania* só não apresenta a última delas. Além disso, essas duas espécies foram as que tiveram as amplitudes de variação no tamanho da concha mais estreitas, e não exibiram gradientes de tamanho relacionados à zonação. Portanto, devem apresentar tal padrão de crescimento, o qual pode estar relacionado a resistência ao ataque de predadores como caranguejos. Um lábio da concha espesso aumenta a resistência mecânica à quebra e também estreita a abertura, tornando os tecidos moles e retráteis dos moluscos menos acessíveis (Vermeij e Signor, 1992). Nas

áreas de Cigarras e Preta os caranguejos xantídeos *Menippe nodifrons* e *Eriphia gonagra* são componentes abundantes da fauna móvel e podem ser importantes predadores de gastrópodes. Como esses predadores muito móveis usualmente estão ativos em maré alta ou à noite, sua influência sobre os organismos sésseis ou de mobilidade reduzida do costão é frequentemente subestimada (Edwards *et al.*, 1982; Behrens-Yamada e Boulding, 1996).

Excetuando-se o par *Leucozonia* x *Pisania*, que apresentou índice de sobreposição de habitat significativo, os demais pares de espécies de gastrópodes predadores apresentaram padrões de distribuição e zonação bastante distintos. Considerando a natureza sésseis de suas presas e a baixa mobilidade desses predadores, o espaço deve ser uma dimensão importante do nicho, cuja partilha pode levar a uma redução de competição interespecífica por recursos alimentares na guilda aqui estudada. De modo semelhante, Taylor (1978) estudou a dieta e a distribuição de gastrópodes predadores no atol de Addu verificando que embora houvesse ampla sobreposição aparente na dieta das espécies, estas se encontravam segregadas por diferenças em microhabitat, reduzindo assim a competição interespecífica.

CAPÍTULO 2
PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E
ABUNDÂNCIA DOS RECURSOS E
PARTILHA ENTRE OS PREDADORES

INTRODUÇÃO

Para se avaliar a importância de um predador em uma comunidade ecológica informações acerca da distribuição de suas presas, da distribuição espacial dos predadores sobre as presas e das mudanças nas distribuições dos predadores ao longo do tempo, e seu efeito na sobrevivência das presas são fundamentais (Hayes, 1990). O impacto da predação sobre uma comunidade é o resultado integrado da atividade de forrageamento de predadores individuais, de tal modo que previsões acerca da influência de uma guilda de predadores sobre a estrutura da comunidade podem ser derivadas do conhecimento do comportamento dos indivíduos, e de como eles são afetados por fatores físicos e bióticos (Micheli, 1997). Nesse contexto, gastrópodes predadores de costões apresentam um conjunto de características que os tornam objetos ideais para estudos de forrageamento no campo. Consomem presas sésseis ou de mobilidade reduzida, estão em uma região de fácil acesso para observação, movem-se por curtas distâncias entre as refeições, e sua atividade de forragear sobre uma determinada presa pode levar de horas a dias (Palmer, 1984; Hughes e Burrows, 1994).

A teoria de forrageamento ótimo se baseia em uma visão econômica da predação, e procura explicar o modo pelo qual os animais selecionam sua dieta, escolhem a melhor técnica de acesso à presa, localizam um sítio favorável para forragear e alteram seu comportamento eficientemente conforme mudanças nas circunstâncias

ambientais (Hughes, 1980). Todos esses padrões comportamentais levam em conta a razão benefício/custo da atividade predatória, que tende a ser maximizada (Hughes, 1985). Vários estudos foram realizados avaliando aspectos do comportamento de caramujos predadores à luz da teoria de forrageamento ótimo, demonstrando a ocorrência de aprendizagem no ataque às presas (Hughes e Dunkin, 1984a), condicionamento ingestivo associado a experiência prévia com uma determinada presa (Hughes e Dunkin, 1984b; Duarte, 1990) seleção de tamanhos de presas que fornecem ganho máximo líquido (Hughes e Drewett, 1985; Hughes *et al.*, 1992; Brown, 1997), escolha de habitats e condições de marés favoráveis às excursões de alimentação (McQuaid, 1985; Abe, 1989) e desvios das previsões de maximização energética decorrentes dos efeitos de fatores físicos e biológicos adversos, tais como impacto por ondas (Menge, 1978; Burrows e Hughes, 1989; Richardson e Brown, 1990; Lavrado, 1992; Etter, 1996) e pressão de predação por caranguejos (Palmer, 1990; Richardson e Brown, 1992, Hughes e Burrows, 1994).

Neste estudo, procurou-se caracterizar a dieta dos componentes dessa guilda de caramujos, avaliando também a disponibilidade dos diferentes tipos de presas nos costões, as relações de tamanho predador/presa, as frequências de tamanhos das presas consumidas e disponíveis, assim como determinar o padrão comportamental relacionado às

excursões de forrageamento. Com essas informações se pretende estabelecer o modo pelo qual esse conjunto de caramujos repartem o recurso alimentar sob diferentes condições. Também se buscou determinar como se dá a escolha

das presas, verificando se estas são escassas, e portanto passíveis de levarem a competição intra e interespecífica pelos elementos da guilda e, finalmente, se os moluscos estudados otimizam em algum aspecto a seleção de suas presas.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Utilização de presas pelos predadores:

A utilização de presas pelas quatro espécies de caramujos foi acompanhada mensalmente por dois anos em marés baixas diurnas de sizígia. Extensões de 10 metros de costão foram percorridas, examinando-se cada predador encontrado, em toda a amplitude da região entremarés. A atividade de predação só foi registrada quando foram percebidos sinais inequívocos de ataque à presa, ao se erguer lentamente o animal do substrato ao qual estava aderido, observando-se firmeza na fixação, com recolhimento da probóscide e/ou marcas de penetração (Ingham & Kischke, 1977). Para cada par de predador/presa, foi medido o tamanho de ambos com auxílio de paquímetro.

Durante seis meses o procedimento anterior foi realizado também em marés baixas noturnas e marés altas diurnas de sizígia, registrando-se ainda o número de indivíduos sem predar ou inativos.

As condições do mar e atmosféricas foram registradas a cada visita.

2. Disponibilidade de presas:

Para as presas mais abundantes na dieta dos predadores foi feita uma avaliação mensal da disponibilidade

durante o segundo ano de acompanhamento da atividade predatória, mediante determinação da porcentagem de cobertura do substrato rochoso correspondente aos elementos sésseis do costão. Utilizou-se o método de transectos verticais aleatoriamente posicionados em três pontos do costão. Após ser estendida uma trena verticalmente à linha d'água no ponto sorteado, procedia-se à colocação contígua de uma moldura reticulada de $0,04 \text{ m}^2$, desde o limite superior da franja do sublitoral (extremo superior de distribuição da alga parda *Sargassum*) até o mediolitoral superior (extremo superior da faixa do cirripédio *Chthamalus bisinuatus*). Esta moldura é dividida por 10 linhas horizontais e 10 linhas verticais formando 100 interseções (Duarte, 1990). A porcentagem de cobertura é avaliada diretamente, contando-se o número de interseções correspondentes a cada organismo sésseil sob a malha reticulada. Além destes organismos foi anotada a porcentagem referente a rocha descoberta e a ocupada por algas.

3. Tamanho das presas disponíveis:

O tamanho das presas disponíveis mais comuns na dieta dos predadores foi determinado pela medida de 30

indivíduos aleatoriamente selecionados, mensalmente durante um ano. A maior dimensão da carapaça das presas foi registrada com auxílio de um paquímetro.

4. Análise do conteúdo do trato digestivo:

Embora a observação direta da atividade alimentar seja um modo mais preciso de se determinar a dieta de um organismo, alguns animais se alimentam em condições desfavoráveis à observação, tais como quando submersos, em refúgios ou no período noturno. Nessas circunstâncias a análise do conteúdo estomacal pode ser empregada para determinar quais itens são consumidos (Franz, 1990). Devido ao pequeno número de observações de campo de eventos de predação por *Leucozonia*, e à ausência de dados de predação por *Pisania*, foram feitos estudos complementares do conteúdo do trato digestivo nessas 2 espécies.

Foram coletadas amostras de 30 e 60 indivíduos de *Leucozonia* e *Pisania*, respectivamente. Os caramujos foram fixados em álcool a 70% imediatamente após a coleta e removidos da concha 6 horas após a fixação.

Foi feita dissecação das partes moles,

A dieta dos predadores foi ampla, incluindo de 8 a 13 itens distintos nas três praias (Figuras 2.1 a 2.3, Tabelas II.1 e II.2).

Stramonita foi o predador mais ativo, totalizando 670 observações de eventos de predação (Figura 2.1). Os bivalves *Brachidontes* e *Crassostrea*, e o cirripédio *Chthamalus* foram os principais componentes da dieta, correspondendo em conjunto a cerca de 80% das presas consumidas. A composição e a con-

seccionando-se longitudinalmente o trato digestivo, da bôca à glândula digestiva e na região retal. O material foi dissecado ao microscópio estereoscópico e os conteúdos recolhidos foram montados a fresco em lâminas recobertas por lamínulas e observados ao microscópio ótico. A identificação das presas foi feita a partir de resíduos não digeridos como mandíbulas e cerdas de poliquetos, cirros filtradores de cracas e rádulas de gastrópodes.

Análise estatística dos dados:

O teste G foi empregado para comparar as frequências de presas disponíveis no costão e efetivamente consumidas pelos predadores, assim como para comparar as distribuições de frequência dos tamanhos das presas consumidas e disponíveis para predação. Para testar a relação de tamanho predador X presa foi utilizada análise de regressão, com os dados logaritmizados. Os percentuais de indivíduos ativos em diferentes condições de maré e luminosidade foram comparados por teste t de Student, com transformação dos dados para arco seno raiz quadrada da proporção buscando normalidade de distribuição.

RESULTADOS

tribuição relativa dos itens alimentares variou entre os costões, em função de disponibilidade diferencial das presas. O bivalve *Pinctada imbricata*, apesar de raro, foi utilizado com frequência de 4 a 8% nas três áreas.

Para *Leucozonia* (Figura 2.2), o cirripédio *Tetraclita* foi o principal componente da dieta. Também consumiu organismos sésseis tubícolas tais como os poliquetos *Phragmatopoma*, e da família Serpulidae, além do gastrópode

vermetídeo *Petalococonchus varians*. Bivalves foram um recurso alimentar de menor importância, não correspondendo a mais que 14% dos itens predados, provavelmente pelo fato de *Leucozonia* não empregar o mecanismo de perfuração da concha para acesso a presas, o que pode dificultar a exploração desta categoria de moluscos na alimentação.

As observações referentes a *Morula* se restringem à praia Preta (Figura 2.3). Sua dieta foi composta basicamente por *Chthamalus* e *Brachidontes*, sendo muito semelhante à de *Stramonita* no mesmo costão. Entretanto, a importância de cirripédios e bivalves na composição geral da dieta dos 2 muricídeos

foi diferente (tabela II.2).

Para *Pisania* não foi observado nenhum evento de predação no campo.

Analisando os coeficientes de similaridade entre as dietas dos predadores (Tabela II.3) e a composição alimentar geral dos predadores em São Sebastião (Figura 2.4) observa-se que apenas os muricídeos *Stramonita* e *Morula* apresentaram índice de sobreposição de dieta significativo, principalmente devido à exploração de *Brachidontes* e *Chthamalus*. Como *Stramonita* utilizou uma gama muito ampla de recursos, houve ainda uma coincidência de cerca de 30% no uso dos itens alimentares com *Leucozonia*.

Tabela II. 1. Itens consumidos por *Stramonita haemastoma*, *Leucozonia nassa* e *Morula nodulosa*, nas três praias estudadas.

PRESAS CONSUMIDAS	ESPÉCIES DE PREDADORES POR PRAIA						
	Cigarras		Preta			Barequeçaba	
	<i>Stramonita</i>	<i>Leucozonia</i>	<i>Stramonita</i>	<i>Leucozonia</i>	<i>Morula</i>	<i>Stramonita</i>	<i>Leucozonia</i>
BIVALVES							
<i>Brachidontes solisianus</i>	115	4	53	—	105	61	—
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	—	—	13	—	8	179	4
<i>Pinctada imbricata</i>	9	—	4	—	2	28	—
<i>Modiolus carvalhoi</i>	—	—	—	—	—	4	1
<i>Perna perna</i>	1	—	—	—	—	—	—
Subtotal	125	4	70	0	115	272	5
%	59,5	14,3	57,9	0	42	80,2	29,4
GASTROPODES							
<i>Collisella subrugosa</i>	12	2	1	—	2	8	—
<i>Fissurella clenchi</i>	4	1	—	—	—	2	—
<i>Siphonaria hispida</i>	—	—	1	—	3	—	—
<i>Nodilittorina lineolata</i>	1	—	—	—	12	—	—
<i>Petalococonchus varians</i>	3	1	—	—	—	1	3
<i>Anachis sertulariarum</i>	—	—	—	—	—	—	1
Subtotal	20	4	2	0	17	11	4
%	9,5	14,3	1,6	0	6,2	3,2	23,5
CIRRIPIDIOS							
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	50	1	46	3	139	34	—
<i>Tetraclita stalactifera</i>	12	10	3	15	3	5	2
<i>Megabalanus sp.</i>	—	1	—	—	—	—	—
Subtotal	62	12	49	18	142	39	2
%	29,5	42,9	40,5	94,7	51,8	11,6	11,8
POLIQUETOS							
<i>Phragmatopoma lapidosa</i>	3	8	—	—	—	17	5
Serpulidae	—	—	—	1	—	—	1
Subtotal	3	8	0	1	0	17	6
%	1,5	28,5	0	5,3	0	5	35,3
TOTAL	210	28	121	19	274	339	17

A composição da dieta tanto de *Stramonita* como de *Leucozonia* foi muito variável entre costões distintos (Tabela II.4), estando relacionada diretamente com a disponibilidade de

presas de cada área específica, chegando a apresentar índices de sobreposição tão baixos quanto os observados entre as diferentes espécies de predadores numa dada praia.

Tabela II.2. Número (%) de itens predados por *S. haemastoma*, *M. nodulosa* e *L. nassa* por categoria taxonômica.

PRESAS	<i>Stramonita</i>	<i>Morula</i>	<i>Leucozonia</i>
BIVALVES			
<i>Brachidontes solisianus</i>	231 (34,5)	105 (38,2)	4 (6,2)
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	191 (28,5)	8 (2,9)	4 (6,2)
<i>Pinctada imbricata</i>	42 (6,3)	2 (0,7)	—
<i>Modiolus carvalhoi</i>	4 (0,6)	—	1 (1,6)
<i>Perna perna</i>	1 (0,1)	—	—
SUBTOTAL	469 (70)	115 (42)	9 (14,1)
GASTRÓPODES			
<i>Collisella subrugosa</i>	21 (3,1)	2 (0,7)	2 (3,1)
<i>Fissurella clenchi</i>	6 (0,9)	—	1 (1,6)
<i>Siphonaria hispida</i>	1 (0,1)	3 (1,1)	—
<i>Nodilittorina lineolata</i>	1 (0,1)	12 (4,4)	—
<i>Petalococonchus varians</i>	4 (0,6)	—	4 (6,2)
<i>Anachis sertulariarum</i>	—	—	1 (1,6)
SUBTOTAL	33 (4,9)	17 (6,2)	8 (12,5)
CIRRIPIÉDIOS			
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	128 (19,1)	139 (50,4)	4 (6,2)
<i>Tetraclita stalactifera</i>	20 (3,0)	3 (1,1)	27 (42,2)
<i>Megabalanus</i> sp.	—	—	1 (1,6)
SUBTOTAL	148 (22,1)	142 (51,8)	32 (50)
POLYCHAETA			
<i>Phragmatopoma lapidosa</i>	20 (3,0)	—	13 (20,3)
Serpulidae	—	—	2 (3,1)
SUBTOTAL	20 (3)	0	15 (23,4)
TOTAL GERAL	670	274	64

Tabela II.3. Índices de sobreposição de Schoener da dieta para três espécies de gastrópodes predadores de São Sebastião, SP. Valores significativos em negrito.

PARES DE ESPÉCIES	PRAIAS		
	Cigarras	Preta	Barequeçaba
<i>Stramonita</i> x <i>Morula</i>	—	0,82	—
<i>Stramonita</i> x <i>Leucozonia</i>	0,34	0,18	0,32
<i>Leucozonia</i> x <i>Morula</i>	—	0,17	—

Tabela II.4. Índices de sobreposição de Schoener da dieta entre praias para duas espécies de gastrópodes predadores de São Sebastião, SP. Valores significativos em negrito.

PARES DE PRAIAS	ESPÉCIES	
	<i>Stramonita</i>	<i>Leucozonia</i>
Cigarras x Preta	0,74	0,41
Cigarras x Barequeçaba	0,39	0,44
Preta x Barequeçaba	0,44	0,17

A composição biológica dos organismos sésseis foi semelhante nas três áreas de estudo (Figuras 2.5 a 2.7), mas a abundância das espécies variou, assim como a amplitude da região entremarés. Cigarras apresentou as faixas de dominância mais largas, com amplitude total da região entremarés de 3,6 m. A extensão dessa região nas praias Preta e de Barequeçaba foi de 2,4 e 1,8 m, respectivamente. A largura das faixas está diretamente relacionada à inclinação do perfil rochoso dos costões, que é mais horizontal em Cigarras e quase vertical nas outras duas áreas (Figuras 2 a 4 da área de estudo). A diferença em amplitude entre Preta e Barequeçaba pode ser resultante dos efeitos de represamento da água do mar no interior do Canal de São Sebastião, levando à expansão das faixas na praia Preta, situada na parte central do canal.

A zonação em Cigarras (Figura 2.5) foi constante ao longo do ano. *Chthamalus* recobriu o mediolitoral superior, sendo progressivamente substituído por *Brachidontes* na faixa intermediária do mediolitoral. Este mexilhão cobriu uniformemente o substrato nessa faixa, chegando a ocupar 70% da superfície rochosa. *Tetraclita* se estabeleceu no mediolitoral inferior, com porcentagem de recobrimento de cerca de

30%. A franja do infralitoral foi forrada por macroalgas, particularmente *Sargassum* sp., com aumento de cobertura na primavera devido ao aparecimento de *Ulva* sp.

Na praia Preta (Figura 2.6) *Chthamalus* se distribuiu abundantemente por todo o mediolitoral, enquanto *Brachidontes* apresentou cobertura esparsa e irregular durante o ano, não chegando a formar uma faixa de dominância conspícua, ocorrendo em manchas. O mediolitoral inferior persistiu com 50 a 90% de área desocupada ao longo de todo o período de acompanhamento. O zoantídeo *Palythoa caribaeorum* e a clorofíceia *Codium intertextum* ocuparam a franja do infralitoral na primavera e verão.

O paredão rochoso de Barequeçaba (Figura 2.7) apresentou uma faixa estreita de *Chthamalus*, e presença abundante do mexilhão *Brachidontes* e da ostra *Crassostrea* nos níveis médio e inferior do mediolitoral. O poliqueto *Phragmatopoma* ocupou 20% do mediolitoral inferior na primavera e verão. Macroalgas foram muito escassas, com ocupação esporádica por *Enteromorpha* sp. e *Bostrichia* sp.

A ocupação do espaço pelos diversos grupos de organismos sésseis variou muito entre os costões (Figura 2.8). Em Cigarras as porcentagens de cobertura de bivalves e

cirripédios foram equivalentes e constantes ao longo do ano, recobrando conjuntamente cerca de 50% da região entremarés. Cirripédios, representados principalmente pela craca menor *Chthamalus*, foram o elemento mais abundante no costão da praia Preta, recobrando 40% da rocha. A cobertura por bivalves foi pequena, alcançando 20% no verão e outono. Este foi o costão com maior percentual de espaço desocupado. Barequeçaba apresentou de 60 a 70% da região entremarés recoberta por presas potenciais. Entre elas, os bivalves foram o grupo dominante. Poliquetos apareceram como uma fonte adicional de alimento, colonizando as faixas ocupadas por macroalgas nas outras duas áreas de estudo.

A seleção de presas por *Stramonita* nos três costões foi pequena, apesar dos valores globais significativos do teste G (Figuras 2.9 a 2.11). Ocorreu preferência pelo mexilhão *Brachidontes* em Cigarras e Preta, e pela ostra *Crassostrea* em Barequeçaba. Contrastantemente, a craca pequena *Chthamalus* foi explorada em menor quantidade do que a potencialmente permitida pela sua abundância na área. As demais presas foram consumidas de acordo com sua disponibilidade, sem escolha. Comportamento de exploração de presas semelhante foi observado em *Morula* (Figura 2.10), a qual utilizou itens em sua dieta em proporção direta com a sua frequência no costão. Portanto, os dois muricídeos exibiram uma estratégia oportunista de utilização de recursos alimentares, explorando um vasto espectro de presas de acordo com sua taxa de

encontro no ambiente. Já *Leucozonia* selecionou ativamente seus itens alimentares (Figuras 2.9 a 2.11), consumindo preferencialmente *Tetraclita* e organismos tubícolas, e rejeitando *Chthamalus* e *Brachidontes*.

Não existe uma relação ótima de tamanho predador X presa para nenhum dos predadores, como pode ser verificado pela dispersão dos pontos nos gráficos e pelos baixos valores dos coeficientes de determinação apresentados na Figura 2.12. As escalas estão corrigidas para tamanho real dos organismos. Mesmo com transformação logarítmica dos dados ficou evidente que os predadores exploraram presas de dimensões muito variadas, independentemente de seu próprio tamanho. A relação foi significativamente positiva para *Stramonita* devido ao grande número de observações plotado no gráfico.

Morula selecionou os menores *Brachidontes*, enquanto *Stramonita* selecionou apenas os indivíduos da ostra *Crassostrea* de tamanho maior do que a frequência disponível no costão, se alimentando dos outros itens sem seleção de tamanho. *Leucozonia* não foi seletiva quanto ao tamanho da craca *Tetraclita* em sua dieta (Figuras 2.13 e 2.14).

Quanto ao padrão de atividade de forrageamento sob diferentes condições de marés verificou-se que apenas *Stramonita* apresentou diferenças significativas em atividade, a qual foi maior em marés baixas de sizígia e no período da noite (Figura 2.15). Para *Morula* foi observada a mesma tendência, mas as diferenças não foram significativas. Já *Leucozonia* pareceu ser

mais ativa em marés altas, mas aqui também as diferenças em atividade não foram significativas. Pelo fato de existir grande variabilidade no percentual de indivíduos ativos é possível que com aumento do esforço amostral as tendências apontadas venham a ser confirmadas. Os percentuais mais elevados de indivíduos ativos (até 67%) foram observados em condições de mar calmo e tempo nublado ou logo após períodos prolongados de mar agitado. Por outro lado, atividade quase nula foi registrada em marés baixas de sizígia que ocorreram próximo ao meio dia, com temperatura elevada do ar, que foram registradas de março a junho.

A análise dos conteúdos estomacais de *Leucozonia* e *Pisania* (Tabela II.5) trouxe pouca informação adicional sobre a dieta da primeira e escassos porém importantes dados para a última. O material analisado se encontrava em alto grau de fragmentação e diges-

tão, de tal modo que apenas as partes rígidas e quitinosas como cerdas, mandíbulas, rádulas e cirros, estavam suficientemente íntegros para permitir uma identificação mais precisa. O aparecimento de gastrópodes na dieta das duas espécies foi muito relevante porque em condições de campo a sua predação raramente é observada pois estas presas costumam abrigar-se em fendas e ranhuras no costão, ou em outros abrigos crípticos.

Quando reunimos as diferentes dimensões do nicho dos predadores, tais como, itens da dieta, distribuição vertical no costão e frequência de tamanhos, padrões claros de sobreposição de uso desses recursos apareceram (Figura 2.16). *Stramonita* e *Morula* tiveram maior superposição em dieta, diferenciando-se no tamanho corporal e na zonação. *Leucozonia* e *Pisania* se distinguiram bem das primeiras mas foram similares entre si quanto a dieta e zonação.

Tabela II.5. Itens consumidos por *L. nassa* e *P. auritula* identificados por análise do conteúdo estomacal.

ITENS	MATERIAL IDENTIFICADO	<i>Leucozonia</i>	<i>Pisania</i>
POLYCHAETA			
Nereididae	mandíbulas, cerdas	—	03
<i>Phragmatopoma</i> sp.	opérculo, cerdas	02	—
CIRRIPEDIA			
<i>Tetraclita</i> sp.	cirros	08	07
GASTROPODA			
<i>Petalococonchus</i> sp.	rádula, opérculo	01	01
<i>Anachis</i> sp.	rádula	02	—
ESTÔMAGOS VAZIOS		18 (60%)	49 (82%)
ESTÔMAGOS EXAMINADOS		30	60

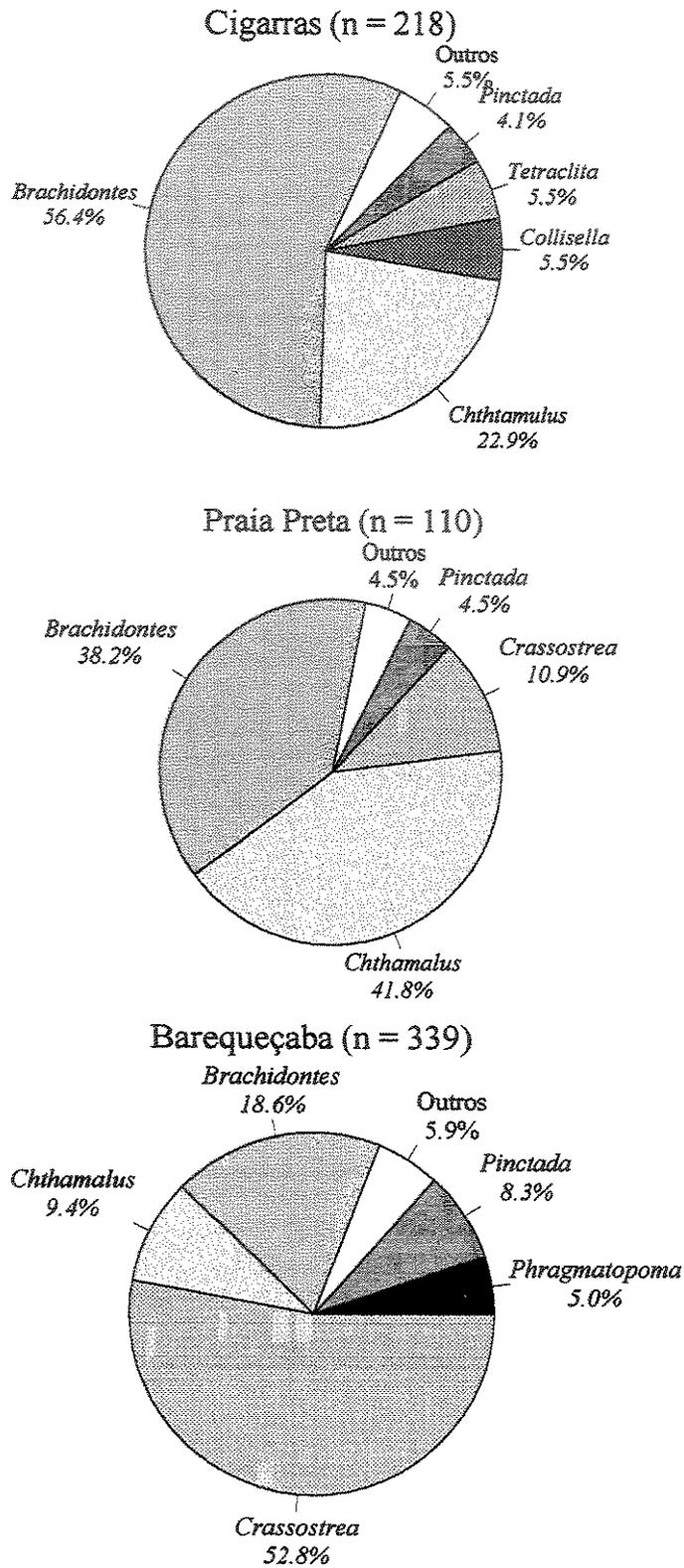
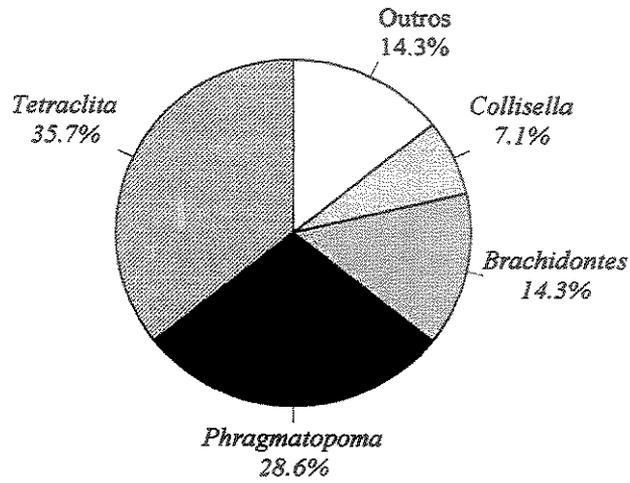
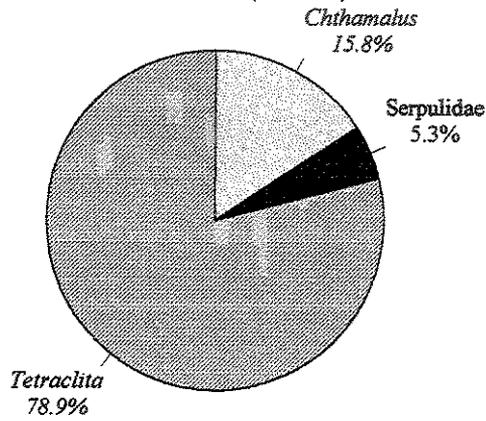


Figura. 2.1. *Stramonita haemastoma*. Utilização de presas na dieta, por praia estudada.

Cigarras (n = 28)



Praia Preta (n = 19)



Barequeçaba (n = 17)

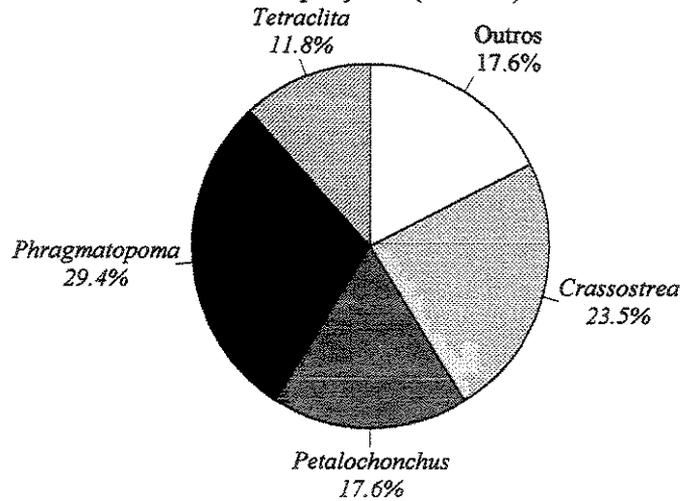


Figura. 2.2. *Leucozonia nassa*. Utilização de presas na dieta, por praia estudada.

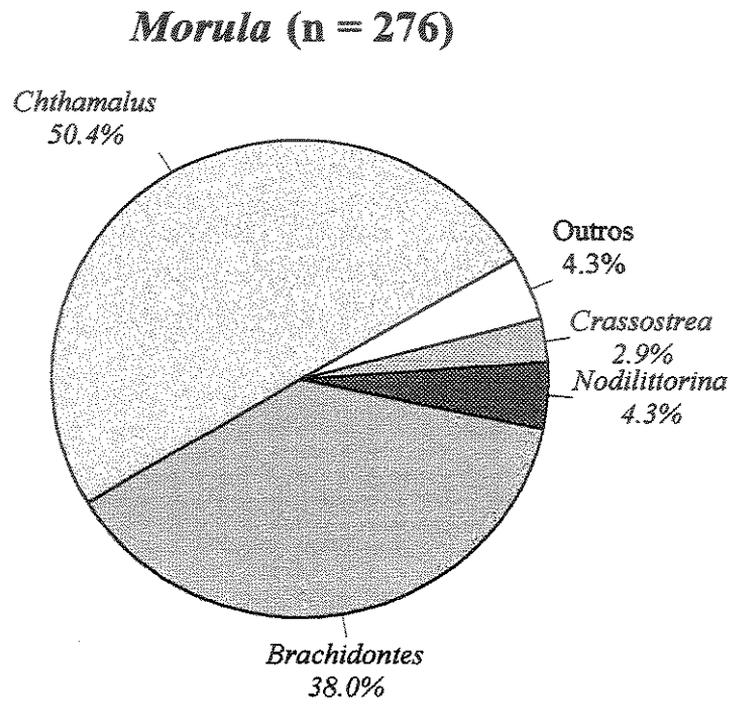


Figura 2.3. *Morula nodulosa*. Utilização de presas na dieta, na Praia Preta.

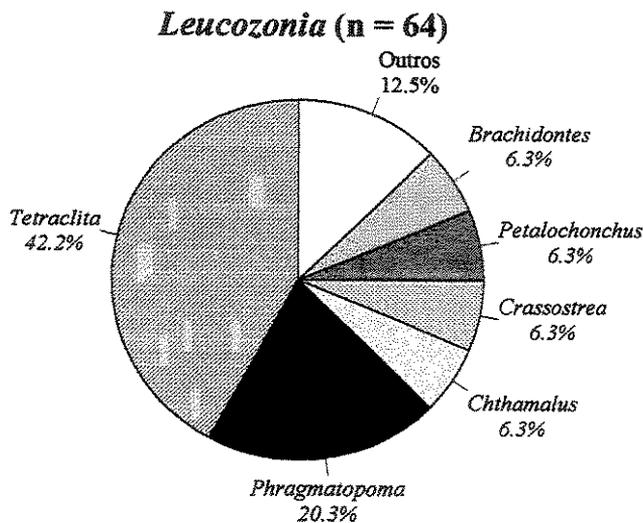
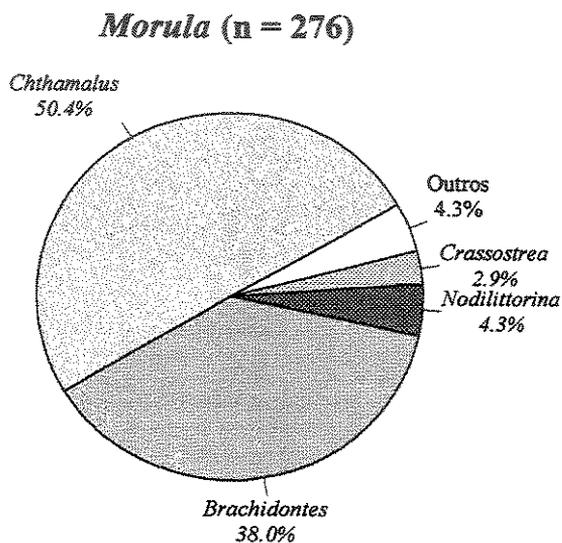
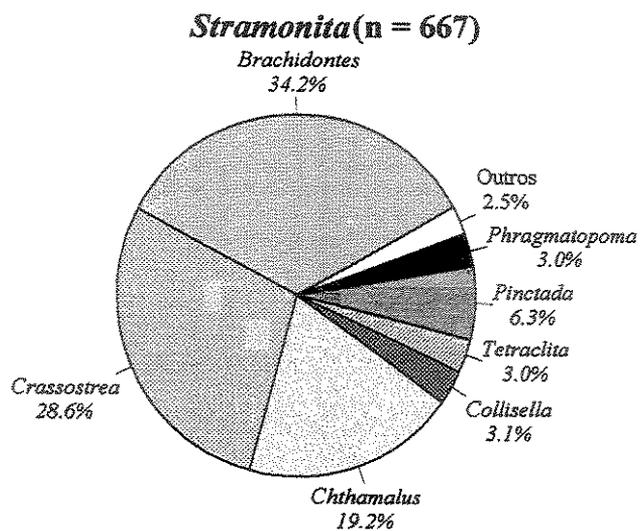


Figura 2.4. Componentes na dieta dos predadores na região do Canal de São Sebastião, SP.

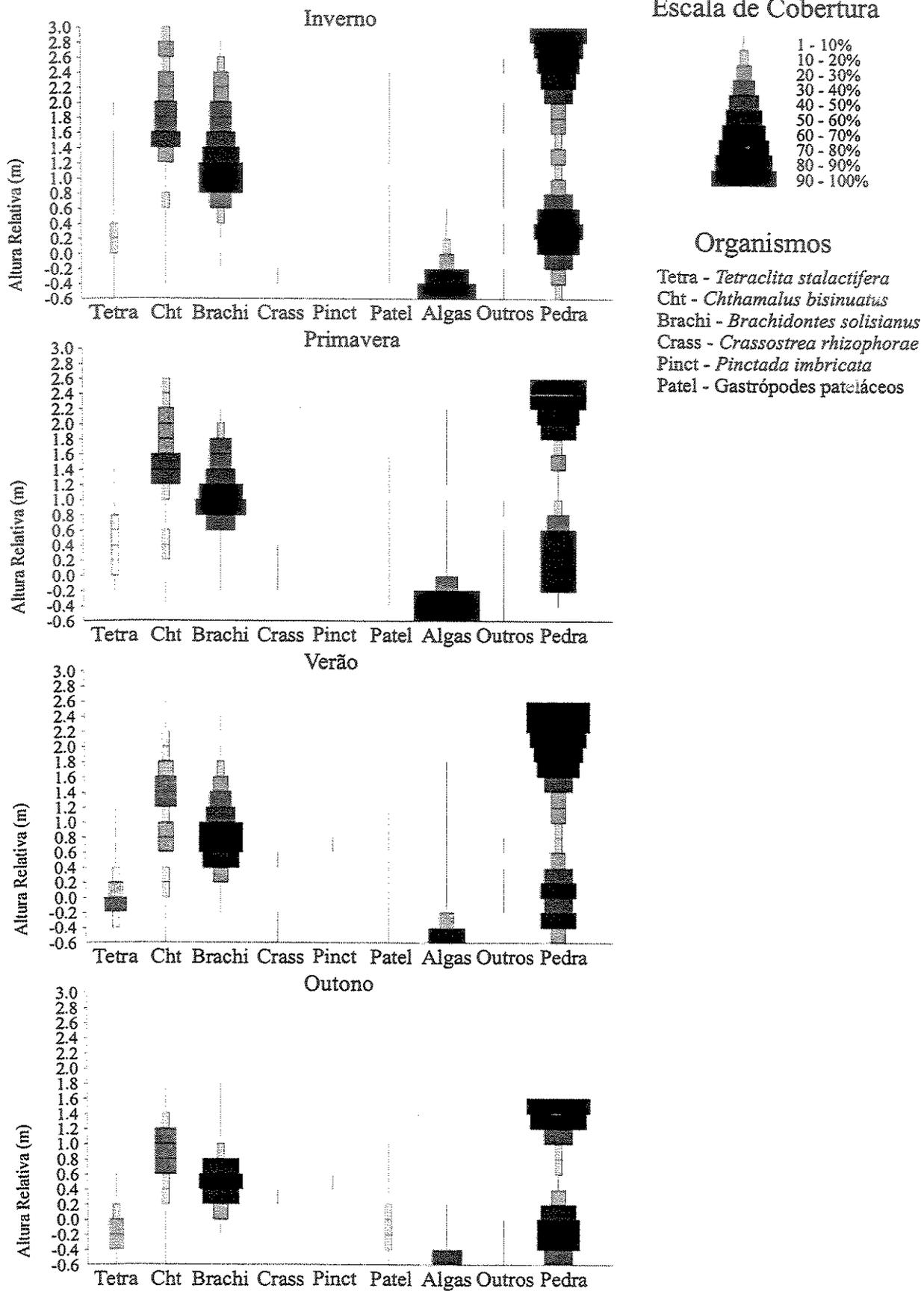


Figura 2.5. Padrões sazonais de zonação dos organismos e substrato desocupado no costão Sul da praia de Cigarras, São Sebastião, SP, durante o período de jun/93 - abr/94. A altura do eixo vertical corresponde ao nível médio de marés.

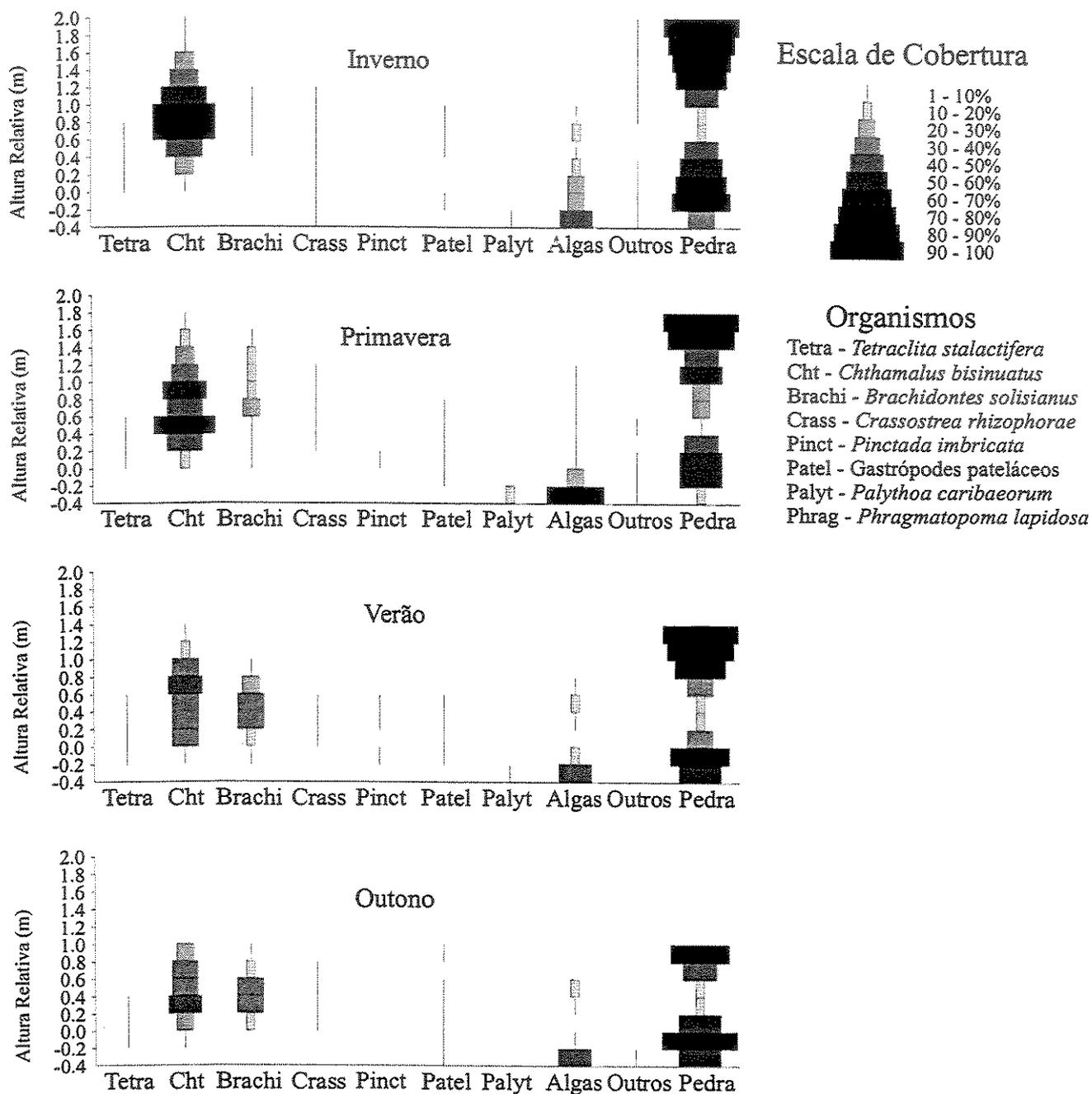


Figura 2.6. Padrões sazonais de zonação dos organismos e substrato desocupado no costão Sul da praia de Preta, São Sebastião, SP, durante o período de jun/93 - abr/94. A altura do eixo vertical corresponde ao nível médio de marés.

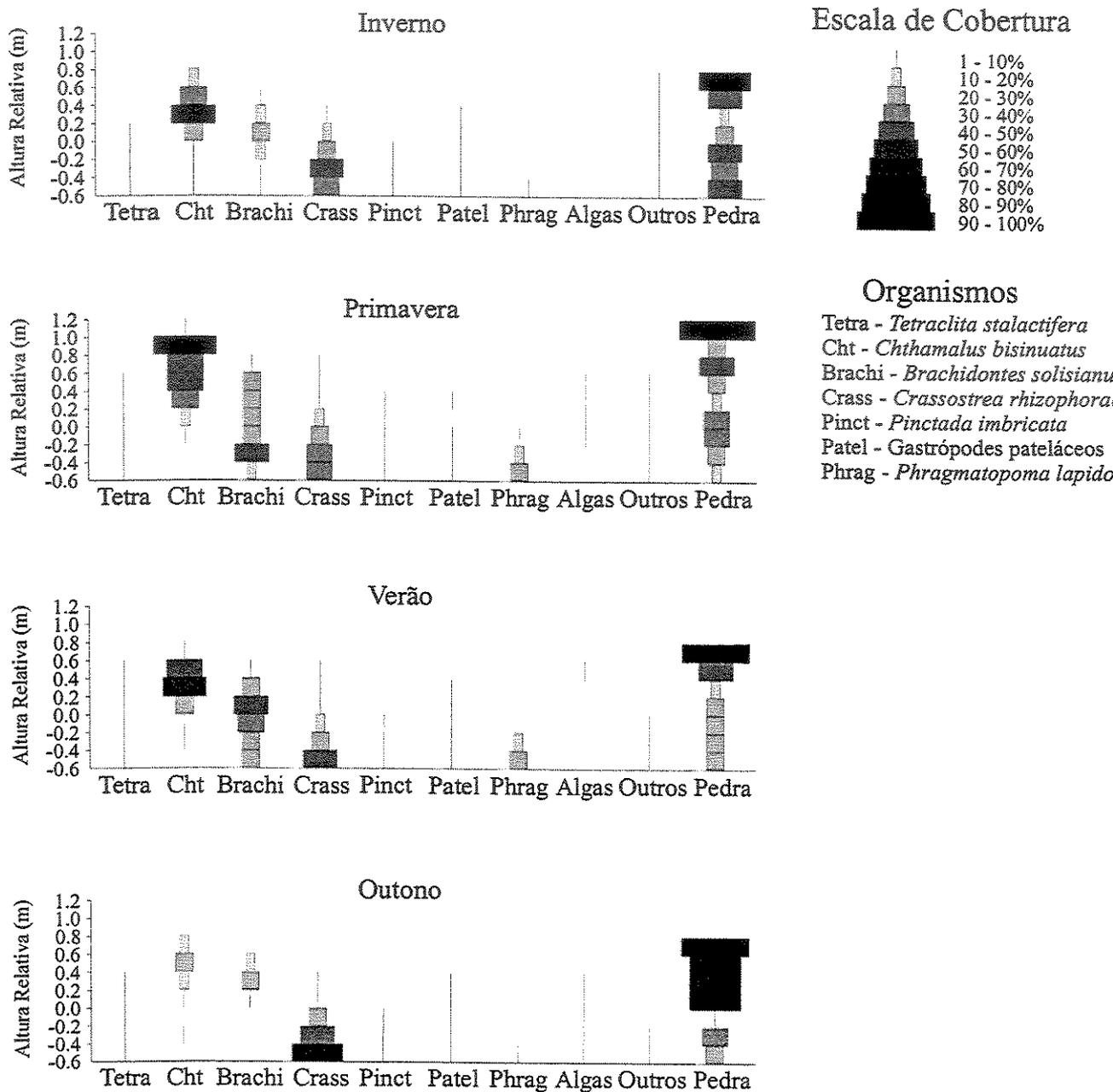
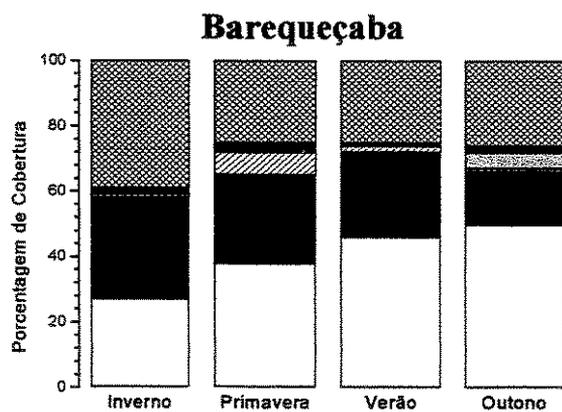
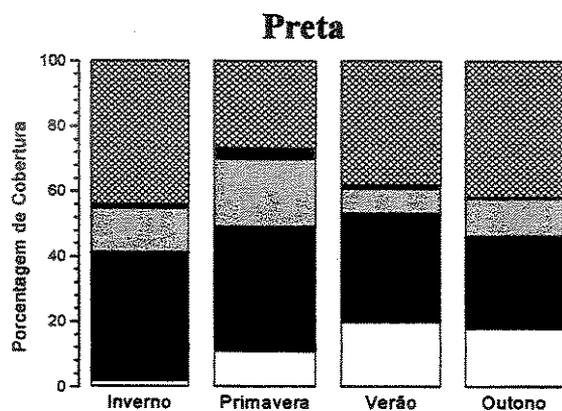
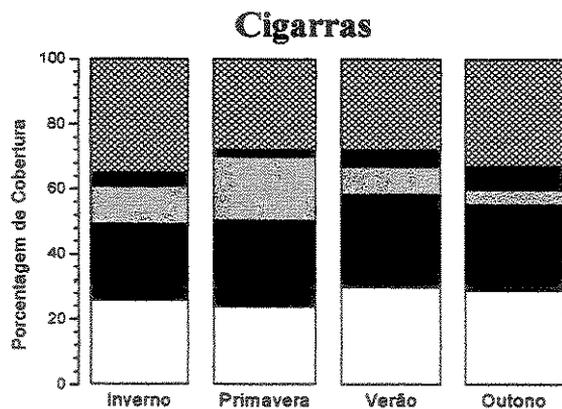


Figura 2. 7. Padrões sazonais de zonação dos organismos e substrato desocupado no costão Sul da praia de Barequeçaba, São Sebastião, SP, durante o período de jun/93 - abr/94. A altura do eixo vertical corresponde ao nível médio de marés.

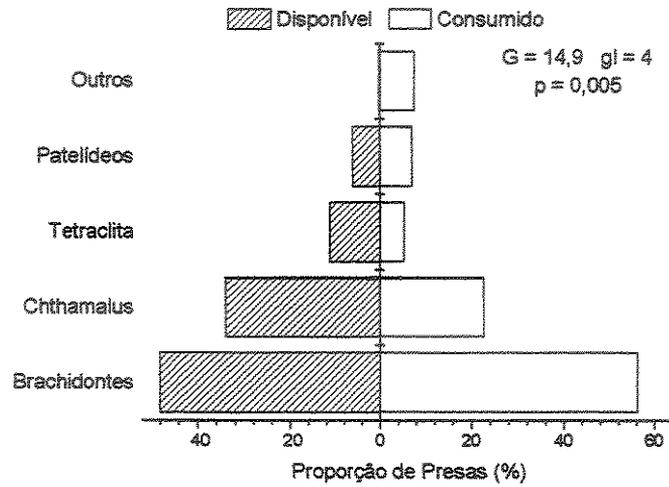


Bivalves
 Cirripédios
 Poliquetos
 Algas
 outros
 rocha

Fig. 2.8 Valores percentuais de cobertura total na região entremarés, por estação do ano, nas três praias estudadas.

Cigarras

Stramonita haemastoma



Leucozonia nassa

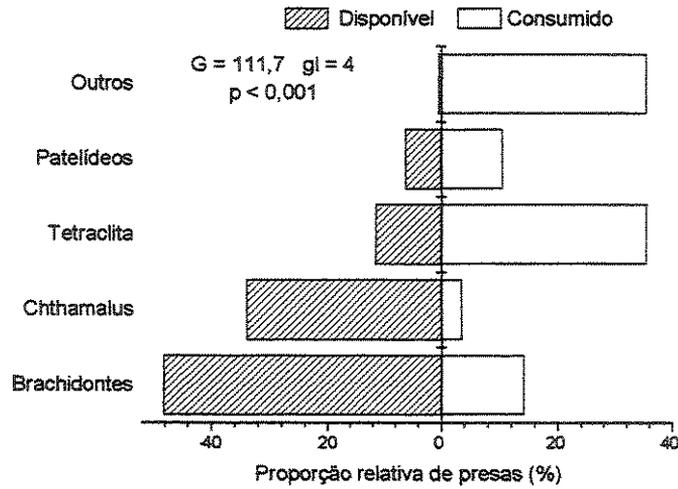
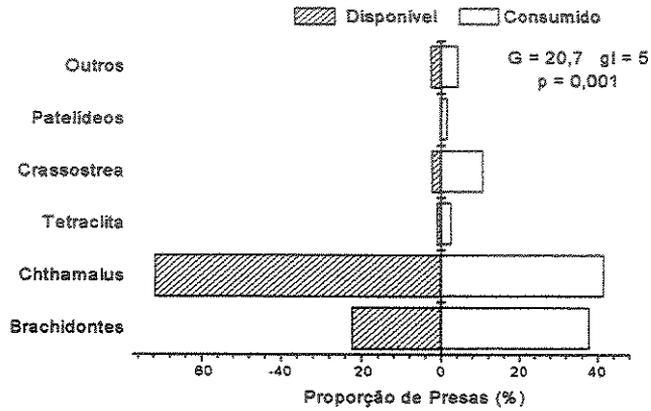


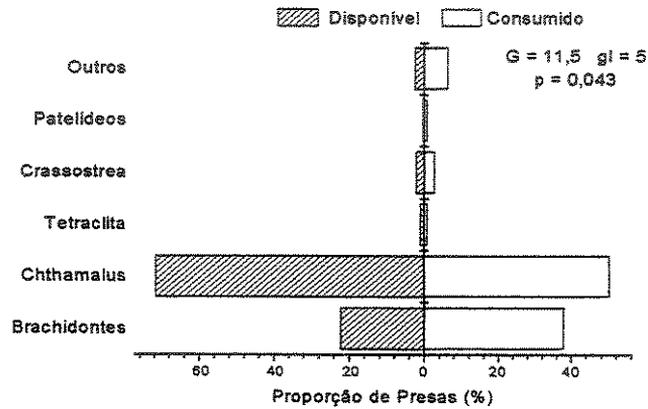
Fig. 2.9. Comparação entre proporção de presas disponíveis no costão e utilizadas pelos predadores na praia de Cigarras.

Praia Preta

Stramonita haemastoma



Morula nodulosa



Leucozonia nassa

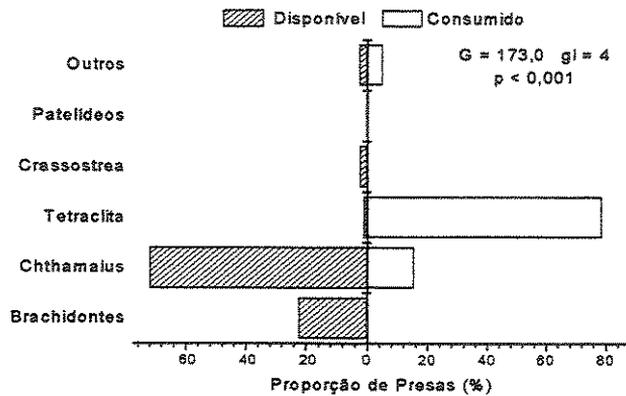
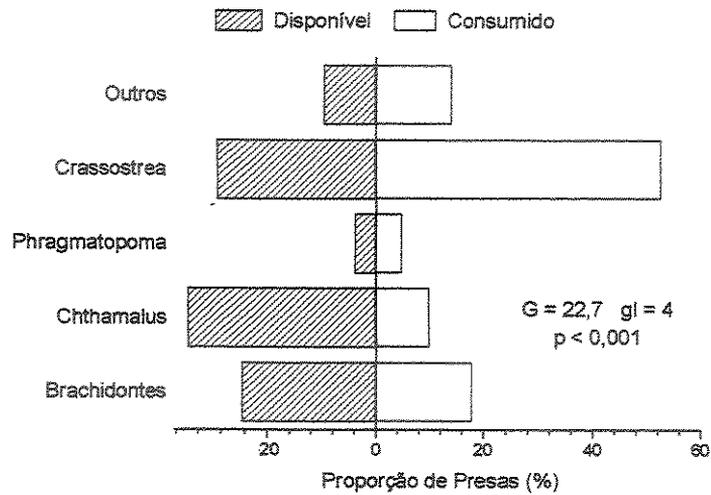


Figura 2. 10. Comparação entre proporção de presas disponíveis no costão e utilizadas pelos predadores na Praia Preta.

Barequeçaba

Stramonita haemastoma



Leucozonia nassa

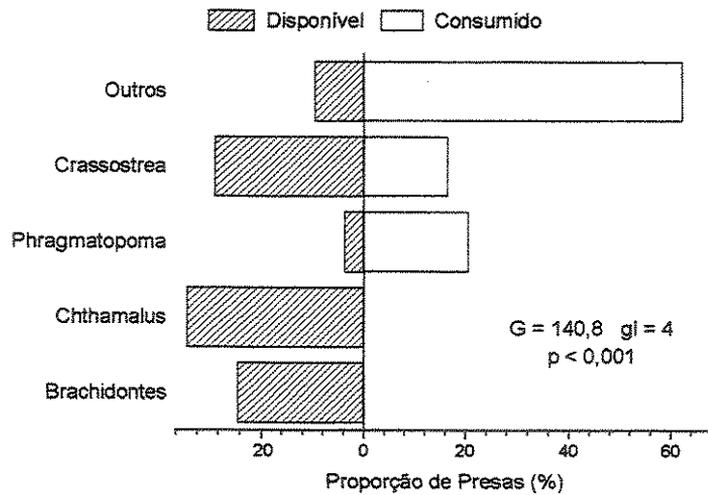


Figura 2. 11. Comparação entre proporção de presas disponíveis no costão e utilizadas pelos predadores na praia de Barequeçaba.

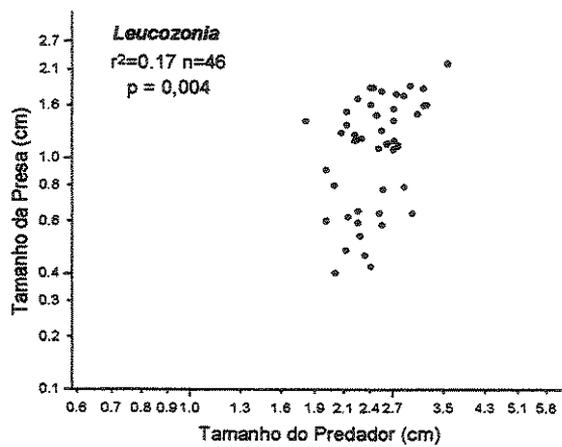
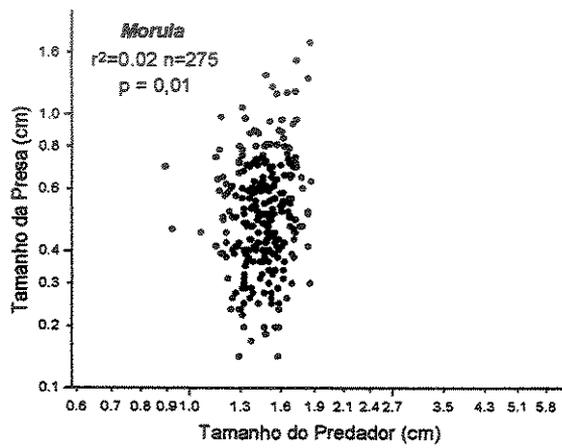
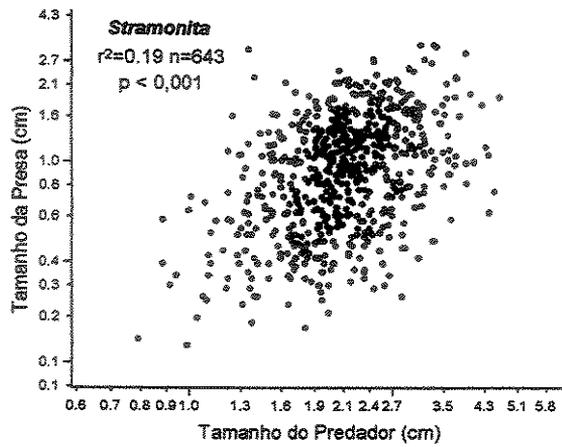


Figura 2. 12. Relação entre o tamanho geral das presas e o tamanho dos predadores, *S. haemastoma*, *M. nodulosa* e *L. nassa*, em escala logarítmica.

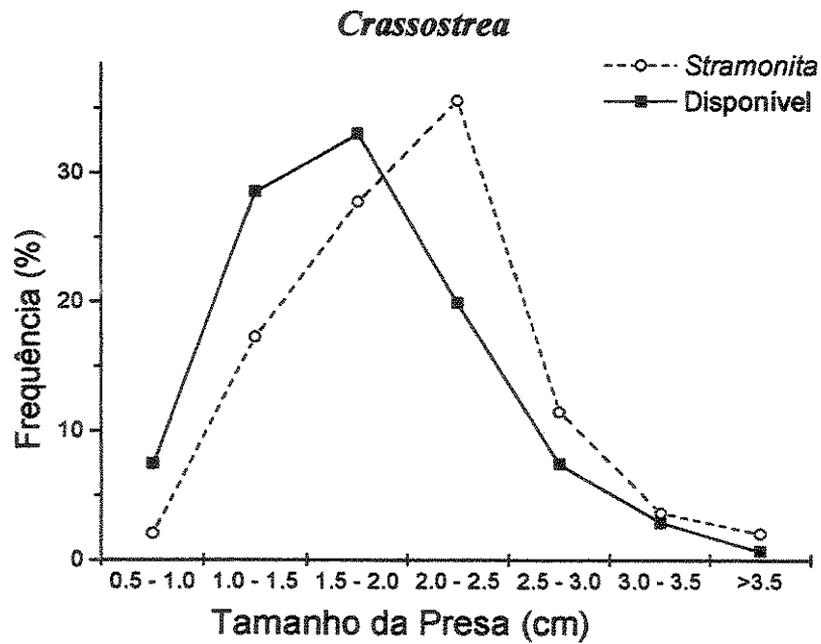
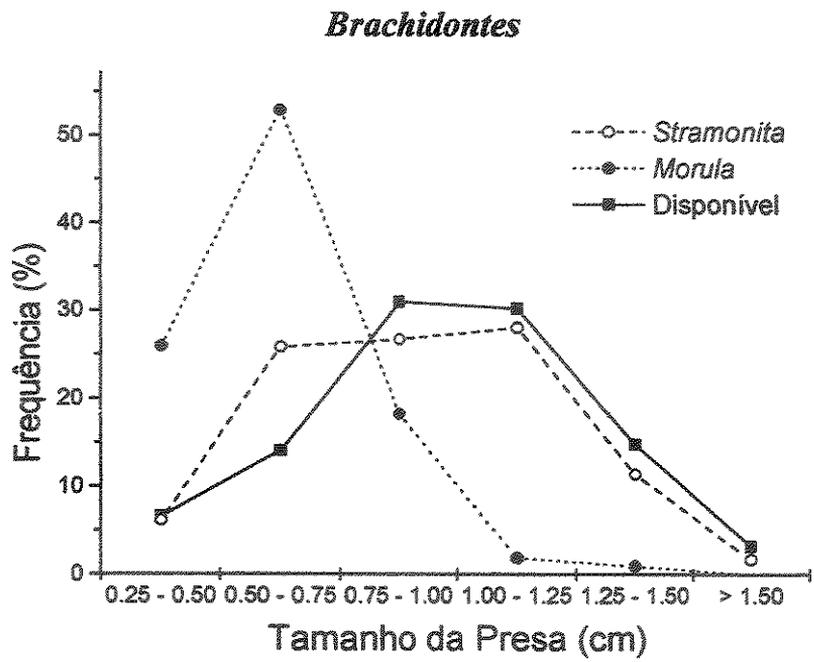


Figura 2. 13. Distribuição de frequências do tamanho da presa disponível e utilizado pelos predadores, por espécie de bivalve e predador.

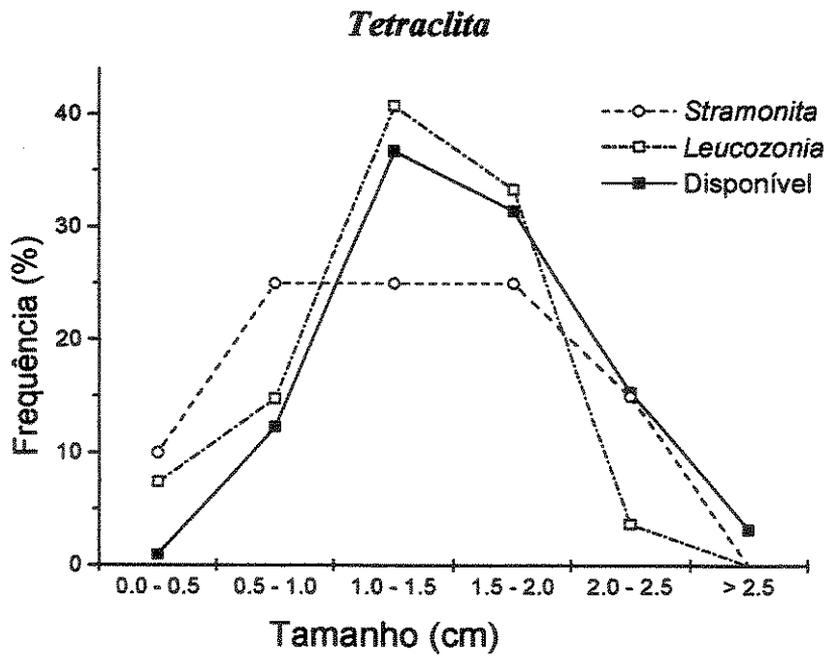
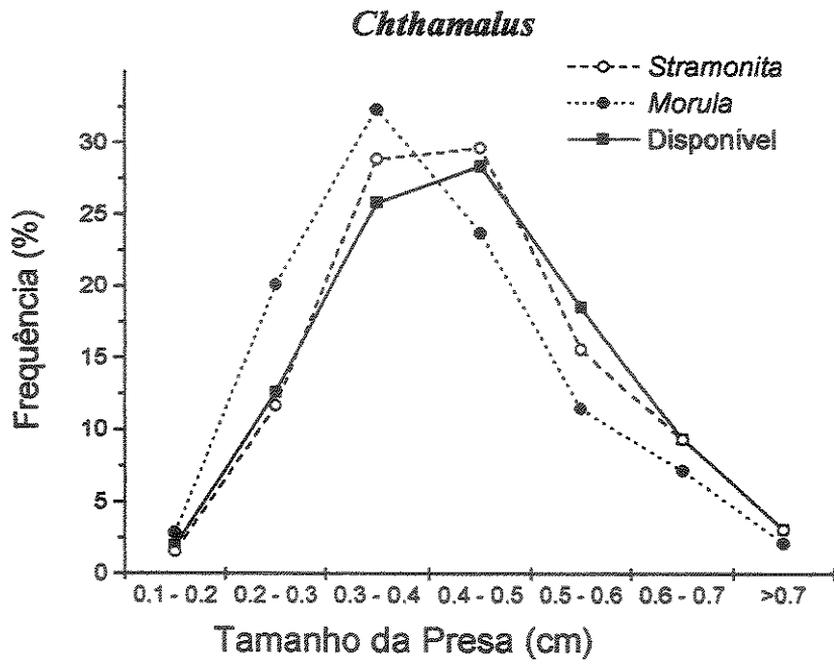
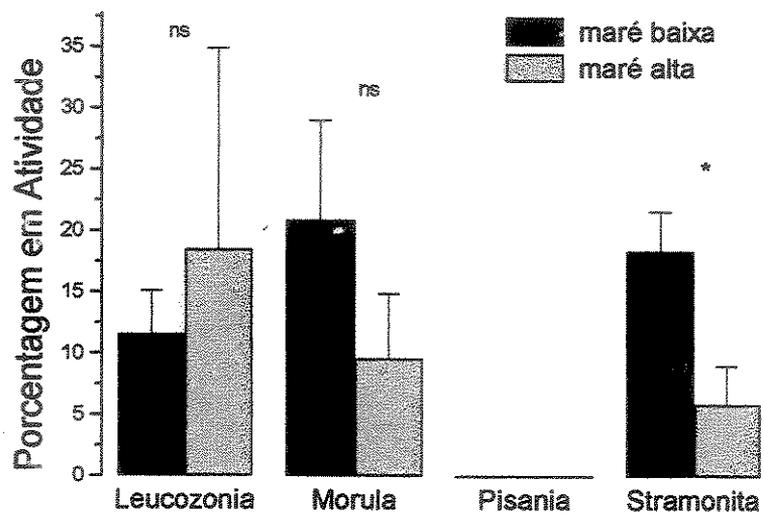


Figura 2.14. Distribuição de frequências do tamanho da presa disponível e utilizado pelos predadores, por espécie de cirripédio e predador.

(A)



(B)

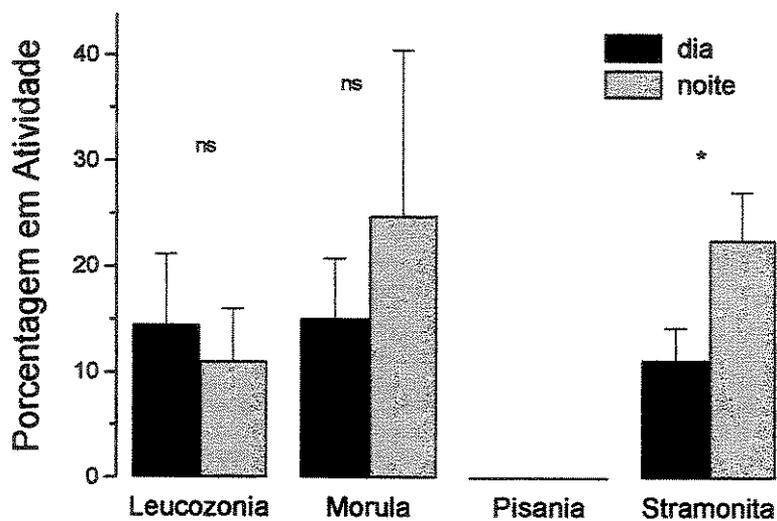


Figura 2.15. Proporção de indivíduos ativamente predando em (A) extremos de maré de sizígia e (B) período do dia em marés baixas de sizígia, para as 4 espécies de predadores.

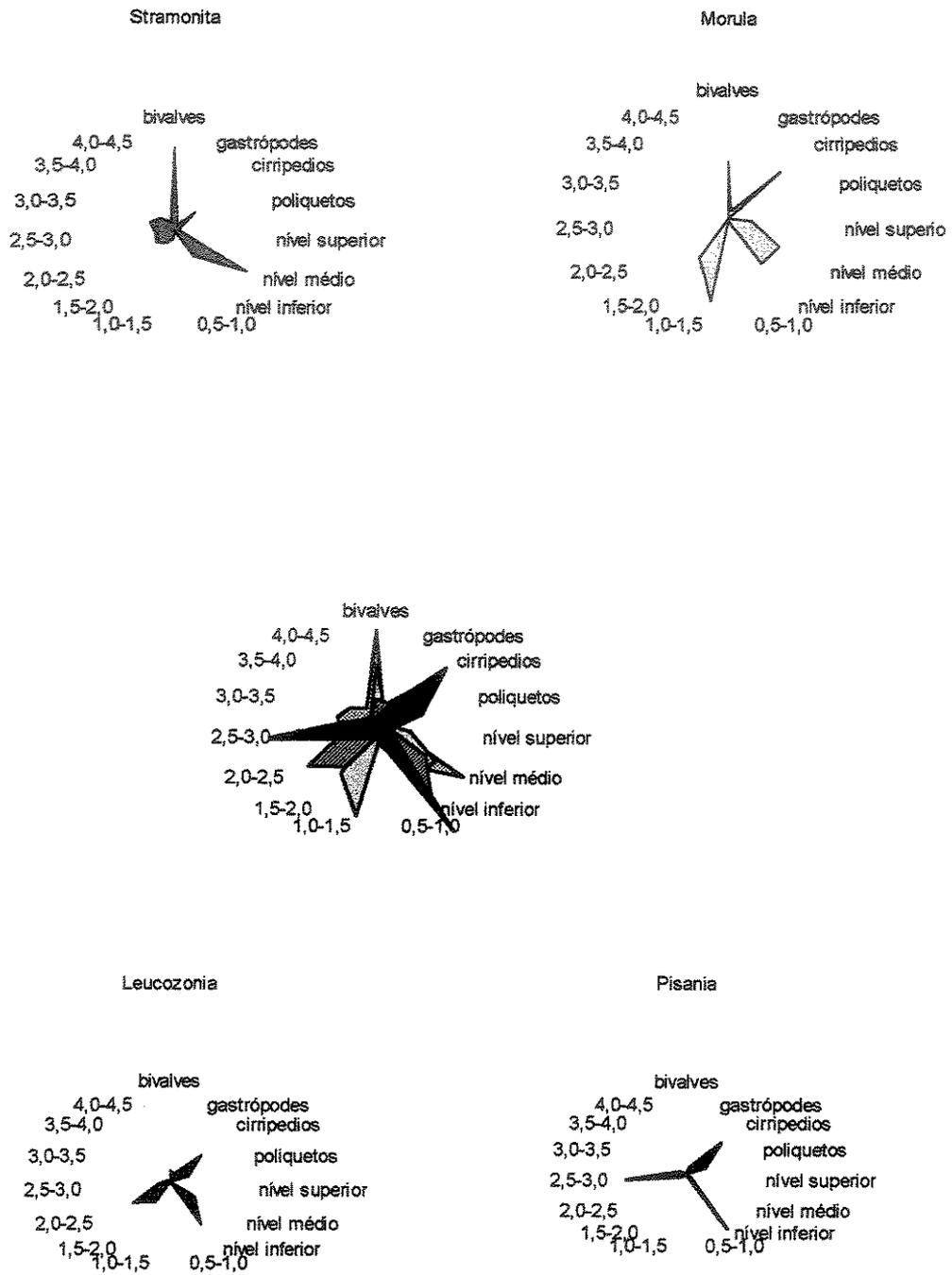


Figura 2.16. Sobreposição de nicho dos predadores quanto às dimensões: itens alimentares consumidos, zonação e distribuição de tamanhos das presas. A figura central foi montada por justaposição das figuras periféricas relativas a cada uma das 4 espécies de gastrópodes predadores estudadas. As áreas foram construídas a partir das frequências percentuais de uso do recurso.

DISCUSSÃO

A dieta de *Stramonita* já havia sido estudada por outros pesquisadores (Ingham e Zischke, 1977; Butler, 1985; Duarte, 1990; Lavrado, 1992), que indicaram a inclusão de vários componentes alimentares distintos e também a utilização preponderante dos recursos mais abundantes em cada ecossistema, embora nem sempre a disponibilidade das presas tenha sido realmente avaliada. Assim, dependendo da oferta nos diferentes ambientes estudados, essa espécie explorou principalmente cirripédios de médio e grande porte, o bivalve *Isognomon bicolor*, ostras pequenas, os mexilhões *Brachidontes solisianus* e *Perna perna*, ou o poliqueto *Phragmatopoma lapidosa*.

Neste estudo procurou-se quantificar e comparar a disponibilidade das presas potenciais em cada área estudada e o seu consumo, com o objetivo de comprovar efetivamente a exploração dos itens mais frequentes. Pelos resultados obtidos verificou-se que a composição da dieta foi muito diferente nos três costões, e que de fato a mesma variou em proporção direta com a oferta das presas. Entretanto, ocorreu seleção de itens com maior retorno energético como as ostras *Crassostrea* e *Pinctada*, as quais são de fácil acesso por apresentarem concha pouco espessa e borda livre do manto, abreviando o tempo gasto na sua manipulação, sendo ainda vantajosas em termos de conteúdo calórico em relação a *Stramonita*, independentemente do tamanho (Butler, 1985; Richardson e Brown,

1990). Por outro lado, conforme Duarte (1990) já havia observado na Juréia, a craca pequena *Chthamalus* foi consumida em menor proporção apesar de ser muito abundante nos costões, embora tenha representado até cerca de 40% da dieta no costão da Praia Preta, devido à escassez de recursos mais proveitosos em termos energéticos nesse ecossistema específico. É importante destacar que o mexilhão pequeno *Brachidontes* foi prontamente consumido ao recrutar nesta área a partir da primavera, formando uma faixa esparsa. Já em Barequeçaba, dada a abundância de recursos mais proveitosos do que *Brachidontes*, como *Crassostrea* e *Pinctada*, observou-se que o mesmo foi consumido em quantidade menor do que a sua abundância no costão. Conclui-se, assim, que apesar do grau de seleção entre os itens predados ter sido pequeno, com a inclusão de presas menos proveitosas, *Stramonita* exibiu capacidade de explorar preferencialmente as presas com maior retorno energético quando estas estavam presentes, e de ajustar sua dieta a condições menos favoráveis, explorando presas menos recompensadoras quando as mais vantajosas foram escassas ou ausentes. Essa flexibilidade comportamental indica uma estratégia ótima de sobrevivência em ambientes sujeitos a flutuações na qualidade e quantidade dos recursos. Quando houve abundância de um recurso com alto valor energético, como foi o caso de *Crassostrea* em Barequeçaba, *Stramonita*

consumiu preferencialmente os maiores indivíduos disponíveis, apesar de sua menor frequência no costão.

A semelhança em dieta entre *Stramonita* e *Morula* é na verdade muito atenuada pelo fato das duas espécies ocuparem níveis distintos do costão e porque a importância dos itens mais consumidos, bivalves e cracas, foi diferente em suas dietas. Além disso, em relação a *Brachidontes*, o tamanho selecionado também diferiu. Estudos anteriores, em ecossistemas os mais variados, já apontaram para a necessidade de se considerar outros aspectos além da simples composição alimentar na análise de sobreposição de uso dos recursos por espécies de uma guilda, destacando-se as diferenças em distribuição espacial quando ocorre a exploração dos mesmos itens na dieta (Johnson, 1980; Toft, 1985; Bouchon-Navaro, 1986; Navarrete e Castilla, 1990; Sano, 1990; Klein e Bay, 1994; Labropoulou e Machias, 1998). Espécies de uma guilda com grande sobreposição na composição alimentar podem estar separadas quanto aos microhabitats que ocupam, de tal modo que não competem de fato pelos recursos. Conforme apontado por Bouchon-Navaro (1986) e Tavares-Cromar e Williams (1997), a sobreposição de nicho entre espécies não envolve necessariamente competição porque as atividades tróficas dessas espécies podem estar separadas espacial ou temporalmente, ou o alimento pode não ser escasso. Além disso, como Dye (1991) verificou para *Nucella crassilabrum* e *Concholepas concholepas*, uma considerável

sobreposição qualitativa de recursos pode ser amenizada por diferenças no uso proporcional e no tamanho preferido dos mesmos pelas espécies competidoras.

Os predadores muricídeos dessa guilda, além de explorarem vários itens diferentes na dieta, alteraram a mesma de acordo com a frequência das presas em cada local específico, apresentando estratégia generalista e oportunista de uso dos recursos alimentares. Considerando que estes predadores e suas presas possuem uma fase de dispersão planctônica, existe uma grande imprevisibilidade quanto ao sítio de recrutamento para ambos, o que torna essa estratégia vantajosa para os gastrópodes. Ela permite a sobrevivência de seus recrutas em ambientes com composição variada de presas e garante que, uma vez ocupando um determinado costão, os predadores tenham flexibilidade para ajustar a sua dieta conforme a disponibilidade das presas, que pode ser muito variável no tempo, devido a surtos de recrutamento de larvas, e à competição por espaço entre os organismos sésseis. Flexibilidade na exploração dos recursos já havia sido apontada por Turner (1994) como uma estratégia vantajosa mesmo para gastrópodes muricídeos coralívoros, que possuem dieta mais especializada que os representantes dessa família nos costões. Vermeij *et al* (1994) concluíram que poucos gastrópodes predadores apresentam dieta especializada. Muitos podem estar restritos a uma categoria funcional de presas como suspensívoros sedentários ou presas móveis, mas dentro dessas categorias se

alimentam de uma variedade de espécies de presas. Os elos ecológicos envolvendo gastrópodes predadores ocorrem entre grupos de espécies, não existindo nenhuma espécie estritamente dependente de outra na teia alimentar. Isto implica em uma grande flexibilidade no modo como as teias se organizam.

Por outro lado, essa variabilidade quanto aos itens consumidos e as oscilações das densidades dos predadores e de suas presas devidas a fatores outros que os decorrentes de suas interações, se contrapõem ao paradigma da predação (Sih *et al.*, 1985), que estabeleceu e generalizou a ocorrência de uma influência significativa dos predadores na estrutura de comunidades de costões de forma muito prematura, conforme discutido por outros autores (Fairweather *et al.*, 1984; Fairweather, 1985, 1988 a e b; Fairweather e Underwood, 1991; Navarrete, 1996; Navarrete e Menge, 1996). Esses estudos experimentais demonstraram que os efeitos que uma dada espécie de predador podem ter sobre as populações de suas presas, tais como redução em abundância, alteração da estrutura de tamanhos ou da biomassa das presas ou, indiretamente, mediação de interações competitivas entre as presas, são habitat-específicos, sendo necessários mais estudos com réplicas em ambientes variados para avaliar corretamente o papel desses predadores na estruturação dessas comunidades. Os experimentos de exclusão clássicos que demonstraram a importância e preponderância da predação como força determinante na estrutura das comunidades

da região entremarés de costões foram feitos principalmente em regiões temperadas no Hemisfério Norte, caracterizadas por marcante sazonalidade no recrutamento de larvas. Em regiões tropicais o recrutamento pode ocorrer ao longo de todo o ano, alterando imprevisivelmente a composição específica de uma dada área e a direção das interações entre os elementos sésseis do costão, mediadas pelos seus predadores. Menge *et al.* (1999), após estudos comparativos no Oregon e na Nova Zelândia, concluíram que condições oceanográficas costeiras têm grande influência na estrutura e dinâmica das comunidades da região entremarés de costões. Taxas variáveis de recrutamento dependentes de correntes costeiras afetam os processos de regulação ascendentes ("bottom-up") e descendentes ("top-down") em costões rochosos adjacentes. Connolly e Roughgarden (1999) desenvolveram um modelo incorporando aos processos operando nas comunidades de costão os efeitos do aporte variável de larvas a partir da coluna d'água, demonstrando que gradientes geográficos nos processos de transporte de larvas produzem gradientes na força das interações em costões. Em áreas de ressurgência, ocorre um enfraquecimento das interações predador-presa e conseqüentemente dos efeitos de competição na comunidade sésil, devido à entrada contínua de recrutas nesses ecossistemas. Portanto, os efeitos que uma espécie de predador ou mesmo uma guilda de predadores podem ter na estrutura de uma dada comunidade de costão dependem não

somente da especificidade e força das interações predador-presa, mas também da possibilidade ou não de continuidade desses processos face ao ingresso estocástico de larvas alterando ou não o sentido dessas interações.

No caso específico desse estudo verificou-se na Praia Preta a existência de uma ampla faixa de rocha muito pouco colonizada por organismos sésseis no habitat fisicamente benigno do mediolitoral inferior, que pode ser decorrente do efeito de predação sobre as populações previamente estabelecidas da craca *Tetraclita*, visto existirem carapaças vazias das mesmas em abundância, combinado com uma baixa frequência de recrutamento posterior desses cirripédios devido à localização dessa praia na porção central do canal de São Sebastião. Barequeçaba e Cigarras, diferentemente, apresentaram ocupação elevada dessa mesma faixa da região entremarés, inclusive com mudanças de dominância das espécies ocupantes por recrutamentos massivos de larvas de ostras, mexilhões e cracas ou esporos de algas, pelo fato de estarem localizadas nas extremidades do canal, em mar aberto, com ampla circulação costeira e possibilidade de ingresso abundante de recrutas. O número de espécies de gastrópodes predadores que pode ser suportado em qualquer costão é influenciado pela previsibilidade no recrutamento das presas, mas o impacto da predação na comunidade pode depender do efeito de outros fatores atuando sobre os predadores, como ação de ondas ou riscos

de dessecação, limitando suas atividades de forrageamento (McQuaid, 1985).

Leucozonia pode ser considerada uma espécie menos oportunista no uso dos recursos, porque consumiu preferencialmente componentes pouco abundantes no costão. O fato de não empregar a técnica de perfuração da carapaça das presas talvez limite o espectro de recursos utilizável por essa espécie, assim como por *Pisania*. Suas densidades poderiam, inclusive, ser diretamente dependentes da frequência de suas presas, tornando-as raras nos costões. De fato, *Leucozonia* foi expressivamente mais frequente em Cigarras, onde a cobertura de sua presa preferida, o cirripédio *Tetraclita*, foi mais uniforme, e também na orla sublitorânea de Barequeçaba, densamente recoberta por galerias do poliqueto *Phragmatopoma*. Entretanto, outros fatores tais como menor resistência ao impacto por ondas (Magalhães e Coutinho, 1995) podem limitar a distribuição e abundância dos predadores bem como as de alguns de seus itens alimentares, tornando difícil distinguir entre os componentes primários ou determinantes e secundários ou fortuitos dessa correlação entre as densidades dos predadores e as de suas presas. Em ambientes com condições menos benignas os dois componentes dessa relação podem estar respondendo ao fator ambiental estressante, e não um ao outro, embora apresentem densidades correlacionadas (Lancaster, 1996).

A dificuldade de se observar ataques a presas por *Pisania* já havia sido

documentada para outros gastrópodes da família Buccinidae por Himmelman e Hamel (1993) e para outras famílias conhecidas por explorarem alternativamente restos animais por Britton e Morton (1994 a e b). Nesses casos, os gastrópodes ocorrem habitam preferencialmente em microhabitats de difícil acesso e frequentemente associados a outras espécies para suplementação da sua dieta. De fato, das 4 espécies de predadores aqui estudadas, *Pisania* foi a que apresentou a distribuição vertical mais restrita à franja do infralitoral, estando geralmente associada às bordas de colônias do zooantídeo *Palythoa caribaeorum* ou a locas do ouriço *Echinometra lucunter*. Da mesma forma que foi verificado para *Pisania* neste estudo, em *Buccinum undatum* Himmelman e Hamel (1993) encontraram um grande número de estômagos vazios e a presença de restos como cerdas e rádulas como indicativos de uma dieta mista composta por hábitos detritívoros e predadores. O longo comprimento da rádula (70% do comprimento total da concha de *Pisania*) corrobora o emprego desse tipo de dieta mista e/ou a captura de presas móveis em habitats caracteristicamente crípticos.

Não foram encontradas relações lineares positivas significativamente consistentes entre o tamanho dos predadores e o de suas presas, mesmo após transformação logarítmica dos dados. Duarte (1990) e Lavrado (1992) já haviam constatado coeficientes de correlação linear baixos ou não significativos entre o tamanho de *Stramonita* e os de diferentes tipos de presas. Brown e Richardson (1987)

realizaram uma série de experimentos com *Stramonita* observando que apesar desses caramujos selecionarem itens alimentares segundo as premissas ótimas de forrageamento, seu tamanho e densidade populacional podem impor restrições severas à seletividade das presas. Em contraste com esses resultados, para *Nucella lapillus* foi verificada uma relação linear positiva e significativa entre o tamanho desse predador e o de suas presas, a qual se torna menos intensa sob condições ambientais desfavoráveis (revisão em Hughes e Burrows, 1994). A diferença mais marcante entre *Nucella* e as espécies de predadores aqui estudadas se refere ao modo de desenvolvimento, que é direto na primeira e indireto em *Stramonita*, *Morula* e *Leucozonia*. As populações de *Nucella*, portanto, sobrevivem como unidades semi-isoladas, onde as gerações que se seguem provêm de um estoque gênico restrito (Crothers, 1985). Já para as espécies com desenvolvimento indireto de longa duração ocorre mistura entre genótipos de populações muito distantes entre si e um alto grau de imprevisibilidade quanto ao sítio de recrutamento das larvas (Liu *et al.*, 1990). A utilização seletiva quanto ao tipo ou tamanho da presa pode ser uma estratégia eficiente no primeiro caso e de grande risco no segundo. É possível afirmar que, do mesmo modo que *Nucella* não se comporta como um predador seletivo sob condições ambientais estressantes, flexibilizando sua dieta quanto ao tipo ou tamanho do item predado (Burrows e Hughes, 1990, 1991; Hughes e Burrows,

1991), as espécies com desenvolvimento indireto, por estarem sujeitas a uma variabilidade tão intensa quanto a condições para forrageamento, não podem adotar uma estratégia muito seletiva de exploração dos recursos.

De modo geral os itens selecionados pelos predadores foram consumidos conforme sua taxa de encontro no ambiente, sem escolha do tamanho da presa. Apenas no caso de presas mais proveitosas ou mais onerosas em termos de manipulação, como *Crassostrea* para *Stramonita* e *Brachidontes* para *Morula*, ocorreu seleção do tamanho de presas respectivamente maiores ou menores que as suas frequências no costão. Brown (1997) estudou o comportamento de predação de *Stramonita* sobre a ostra *Crassostrea virginica*, verificando seleção das ostras menores, independentemente do tamanho do predador. A espécie de ostra utilizada por *Stramonita* neste estudo, *Crassostrea rhizophorae* é menor que *C. virginica*, de tal modo que os indivíduos grandes da primeira correspondem, na verdade, aos médios e pequenos da última. Assim, independentemente da espécie de ostra explorada, existe um tamanho ótimo semelhante para consumo por *Stramonita*. Garton (1986) observou experimentalmente a incapacidade de indivíduos pequenos de *Stramonita* se alimentarem de ostras grandes. No caso de bivalves de tamanho grande como *C. virginica* e *Perna perna*, Brown e Alexander (1994) e Duarte (1990), respectivamente, verificaram a ocorrência de ataque grupal às presas por conjuntos de 4 ou mais indivíduos de *Stramonita*, levando

ao consumo total dos mesmos em um intervalo de tempo relativamente breve.

O ataque aos bivalves pelos muricídeos pode se dar por perfuração, quebra da concha ou penetração pelo espaço intervalvar (Pereira *et al*, 1988). No caso de *Brachidontes*, *Stramonita* empregou o envolvimento total da presa com quebra da concha ou penetração intervalvar em 78% dos ataques e *Morula* invariavelmente utilizou a perfuração. Por isso, o tempo de manipulação desse mexilhão é bastante reduzido para *Stramonita* (40 a 130 minutos) e bem mais longo para *Morula* (8 a 15 horas), tornando a predação sobre *Brachidontes* mais onerosa para esta última, podendo levar ao consumo de presas menores, com concha menos espessa e retorno energético suficiente, uma vez que este predador e sua presa possuem tamanhos equivalentes. A mesma relação entre tempo de manipulação e grau de seleção da presa foi encontrada por Abe (1989) ao comparar as dietas de *Morula musiva* e duas formas de *Thais clavigera*. Esse autor concluiu que ocorre desvalorização de presas maiores quando estas não podem ser inteiramente consumidas, porque o tempo de manipulação é maior do que o permitido em uma única excursão de forrageamento. Para *Stramonita* foi verificado que o grau de seleção de tamanho da presa é inversamente proporcional ao tamanho do predador (Garton, 1986). Assim, os indivíduos pequenos dessa espécie são mais seletivos quanto ao tamanho das ostras predadas, por apresentarem tempos de manipulação

mais prolongados, o que implica em escolha dos menores itens como presas energeticamente compensadoras. À medida que crescem, o abreviamento do tempo de manipulação leva a um menor grau de correlação entre o tamanho do predador e o de sua presa. Também Broom (1982) não encontrou uma relação entre os tamanhos de presa e predador para *Thais carinifera* explorando o bivalve *Anadara granosa*, mas obteve uma relação clara para *Natica maculosa* alimentando-se da mesma espécie. Este autor atribuiu as diferenças em seleção aos modos distintos de ataque empregados pelas duas espécies de predadores. *Thais* frequentemente empregou o acesso intervalvar associado a anestesia da presa, que é mais rápido, enquanto *Natica* necessitou empregar a técnica de perfuração para alcançar os tecidos moles do bivalve.

Os padrões de atividade de forrageamento em gastrópodes são muito variados e relacionados aos ciclos de marés, ao período do dia e a outros fatores menos previsíveis como ação de ondas e chuvas (Ruwa e Jaccarini, 1988; Little, 1989). Além disso, o elevado risco de ataque por predadores como caranguejos e peixes pode ser decisivo no estabelecimento de estratégias de forrageamento que o minimizem (Palmer, 1990; Vadas *et al.*, 1994). Apesar da grande variabilidade comportamental, *Stramonita* e *Morula* apresentaram maior atividade de

forrageamento durante períodos de marés baixas noturnas. Esse comportamento pode diminuir os riscos de ataque por predadores móveis, de desalojamento por ondas durante a manipulação das presas ou de dessecação. Além disso, outras variáveis podem influenciar na decisão de quando forragear, independentemente do risco e do retorno energético (Vadas *et al.*, 1994). Assim, o status das reservas energéticas de um organismo pode influir nas decisões tomadas, principalmente quando o grau de privação alimentar é elevado. De fato, foi observado que as frequências de atividade alimentar foram significativamente mais altas após períodos prolongados de mar agitado que impediam o forrageamento. Também houve maior atividade alimentar em dias nublados e chuvosos, que envolviam risco menor de dessecação, conforme havia sido observado por Spight (1982) para *Thais lamellosa*. Concluiu-se, portanto, que os predadores dessa guilda ajustam seus padrões de atividade alimentar superpondo a ciclos previsíveis relacionados a maré ou período do dia, outras informações relevantes sobre quando forragear, tais como, condições atmosféricas amenas e favoráveis à procura ativa de presa (Burrows e Hughes, 1989, 1991 b), principalmente após intervalos adversos longos, que diminuem as reservas alimentares desses predadores aumentando conseqüentemente o estímulo para forragear.

CAPÍTULO 3
COMPARAÇÃO DA MORFOLOGIA
RADULAR E CORRELAÇÃO COM A
DIETA DOS PREDADORES

INTRODUÇÃO

A rádula é uma extensa fita quitinosa, composta por grande número de fileiras transversais de pequenos dentes, empregada na captura de alimento pela maioria dos representantes do filo Mollusca (Ruppert e Barnes, 1994). A morfologia dos dentes radulares é utilizada para identificação genérica e determinação de relações filogenéticas, especialmente em gastrópodes prosobrânquios (Calvo, 1987). Inferências de homologia basearam-se na forma, número e posição dos dentes radulares e, mais recentemente, no modo de formação da rádula (Guralnick e Maintenon, 1997). Troschel (1856-1893, *apud* Guralnik e Maintenon, 1997) propôs a utilização de caracteres radulares para estabelecimento de relações entre gastrópodes há mais de um século e desde então a rádula passou a ser considerada o critério mais importante para determinação de parentesco nessa classe de moluscos (Bandel, 1984).

Em caramujos predadores (ordem Neogastropoda) a rádula geralmente é do tipo raquiglossa (Fretter e Graham, 1994). Neste tipo, a fórmula de uma fileira é representada por $(1+R+1)$, correspondendo a um dente raquidiano ou central (R) e um par de dentes laterais (Finet et al., 1992).

Alguns autores associaram diferenças na morfologia radular entre espécies próximas com a exploração de itens alimentares variados (Wu, 1965; Nybakken, 1970; Taylor, 1976; Fretter e Graham, 1994), enquanto outros propuseram semelhanças entre espécies filogeneticamente distantes

devidas a coincidências em dieta (Powell, 1964; Solem, 1973; Houbbrick, 1978; Harasewych, 1984). Em ambos os casos, ficaria estabelecida a influência marcante da dieta na determinação da morfologia radular em moluscos. Já outros pesquisadores consideram que a rádula é uma estrutura morfolologicamente conservativa em termos evolutivos, não sendo grandemente influenciada por fatores ambientais tais como tipo de recurso alimentar e, portanto, constituindo-se numa valiosa ferramenta para estudos filogenéticos de determinação de parentesco nos níveis de espécies, gêneros e famílias (Clench, 1947; Radwin e Wells, 1968; Wu, 1985; Bandel, 1984; Kool, 1987).

O estudo morfológico das rádulas de gastrópodes se desenvolveu muito a partir da introdução do uso de microscopia de varredura (SEM) para observação detalhada do material (Solem, 1972). Nas investigações de morfologia funcional esta técnica se tornou uma ferramenta indispensável, não somente por sua habilidade em explorar a microtopografia de vários ângulos, mas também pela capacidade inerente à incidência do feixe de elétrons, de penetrar e explorar fissuras estreitas e cavidades profundas inacessíveis à luz (Hickman, 1977). Por outro lado, o uso da microscopia óptica (OM) com pequenas ampliações permite uma comparação de espécies congêneres ou aproximadamente aparentadas e a investigação de padrões de variação em populações, espécies ou ao longo de uma única fita radular.

Neste capítulo o objetivo principal foi comparar a morfologia da rádula de *Stramonita haemastoma* (Muricidae), *Morula nodulosa* (Muricidae), *Pisania auritula* (Buccinidae) e *Leucozonia nassa* (Fascioliidae). As técnicas de SEM e OM foram empregadas concomitantemente

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Extração das rádulas dos predadores:

Para estudar a morfologia dos dentes dos gastrópodes predadores procedeu-se à extração de suas rádulas. Amostras de trinta indivíduos das 4 espécies foram recolhidas. Após relaxamento dos animais em uma solução de $MgCl_2$ a 7,0% em mistura de água marinha e destilada na proporção de 1:1 durante 12 horas, estes foram fixados em álcool a 70% glicerinado. As conchas foram medidas e marcadas e as partes moles foram então acondicionadas em frascos individuais contendo uma solução de KOH a 15% para dissolução dos tecidos. Os frascos foram colocados em estufa regulada a 70°C durante 6 horas e posteriormente a temperatura ambiente por 12 horas. Sob lupa procedeu-se à limpeza da fita radular, lavagem em água destilada e conservação em álcool a 70% glicerinado.

Vinte fitas de cada espécie foram estudadas e desenhadas com auxílio de um microscópio estereoscópico e de um microscópio ótico com câmara clara. Para as quatro espécies, cinco fitas radulares foram medidas em toda sua extensão, e tiveram o número de fileiras de dentes contado e as dimensões dos dentes raquidiano e laterais tomadas.

Dez fitas de cada espécie foram prepa-

porque respondem a questões distintas acerca da forma dessa estrutura alimentar. Também foi feita uma avaliação da relação entre a dieta desses predadores e a morfologia radular, visando testar a congruência entre a dieta e a forma dos dentes nesses moluscos.

radas para observação ao microscópio eletrônico de varredura. Primeiro passaram individualmente por uma série alcoólica de 50% a 100% para total desidratação. Foram então montadas sob microscópio estereoscópico em suportes cilíndricos recobertos por uma camada delgada de esmalte adesivo. Após metalização, as fitas radulares foram observadas sob um feixe de 10 KV de um microscópio de varredura Jeol modelo 6100, com aumentos variando de 150 a 2000 vezes. Três micrografias foram tomadas de cada fita. A primeira correspondeu a uma visão geral de uma sequência completa de fileiras de dentes radulares. A segunda e terceira fotografias focalizaram, respectivamente, o dente central ou raquidiano e o dente lateral de uma fileira. Em todas as micrografias o feixe de elétrons incidiu perpendicularmente à fita radular, com pequenos ajustes de rotação para melhor visualização das cúspides.

2. Comparação da morfologia radular e da dieta dos predadores:

O coeficiente de similaridade de Jaccard (Krebs, 1989) foi empregado para avaliar as semelhanças na morfologia radular e também na dieta das 4 espécies de predadores.

Cinco caracteres radulares com 11

estados derivados da análise das micrografias foram estudados nas 4 espécies de predadores, servindo para determinar os

coeficientes de similaridade entre suas rádulas. Os caracteres e seus estados estão listados na Tabela III.1.

Tabela III.1. Caracteres radulares usados na comparação das quatro espécies de gastrópodes predadores estudadas.

<i>Stramonita haemastoma</i> = Sh;	cc = cúspide central
<i>Morula nodulosa</i> = Mn;	cl = cúspide lateral
<i>Pisania auritula</i> = Pa;	cm = cúspide marginal
<i>Leucozonia nassa</i> = Ln.	dm = denticulo marginal

DENTE	CARÁTER	ESTADO
R A Q U I D I A N O	Morfologia da cúspide central (cc):	Retangular, mais larga que longa (Sh, Mn). Quadrada (Ln, Pa)
	Tamanho das cúspides principais (cc, cl):	Central maior do que laterais (Sh, Mn, Ln) Três cúspides iguais (Pa)
	Número de cúspides secundárias (cm, dm):	Duas (Mn) Várias (Sh) Nenhuma (Ln, Pa)
L A T E R A L	Morfologia	Foice (Mn, Sh) Multicuspidado (Ln, Pa)
	Tamanho	Igual ao raquidiano (Mn, Sh) Muito maior do que raquidiano (Ln, Pa)

Os coeficientes de similaridade na dieta foram obtidos a partir dos dados de campo apresentados para as 3 espécies no capítulo anterior, acrescidos das informações fornecidas pela inspeção do

conteúdo estomacal de *Leucozonia* e *Pisania*.

A comparação entre os coeficientes de similaridade de rádula e dieta foi feita graficamente e por análise de correlação de Pearson (Kool, 1987).

RESULTADOS

Os contornos dos dentes de uma fileira da rádula, esboçados com auxílio de microscópio ótico com câmara clara, estão apresentados na Figura 3.1. Detalhes da fita radular, dente raquidiano e do dente lateral das 4 espécies aparecem nas Figuras 3.2 a

3.4, tomadas ao microscópio de varredura.

Nas 4 espécies estudadas o dente raquidiano é composto por 3 cúspides principais e número variável de cúspides ou denticulos secundários. As fileiras de dentes da extremidade radular ativa na

raspagem de alimento estavam uniformemente gastas em *Leucozonia* e *Pisania*, sem distinção de grau de desgaste entre os dentes raquidianos e os laterais. Nos muricídeos os dentes raquidianos se apresentaram muito mais desgastados que os laterais.

Os muricídeos diferem marcadamente das outras duas famílias de gastrópodes quanto à morfologia radular. Existe um par de cúspides laterais nas duas espécies. Em ambas o dente raquidiano é constituído por uma cúspide central maior, lisa e pontiaguda, convexamente recurvada em *Morula*. Em *Stramonita* as cúspides laterais são triangulares, voltadas para o exterior, e apresentam um dentículo interno e outro externo, medianamente posicionados. Externamente a cada cúspide lateral, *Stramonita* apresenta 3 dentículos marginais e uma cúspide marginal um pouco maior que os dentículos. *Morula* apresenta cúspides laterais afiladas e perpendiculares à base da fileira, com um dentículo interno destacado, basal e pontiagudo. Além disso possui apenas um par de cúspides marginais voltadas para a lateral externa da fita radular. Nas duas espécies o par de dentes laterais é em forma de foice, com borda lisa e tamanho correspondendo a cerca de 80% do tamanho do dente raquidiano. Os dentes laterais de uma fileira sobrepõem parcialmente os da fileira precedente.

O dente raquidiano de *Pisania* é subquadrangular e apresenta 3 cúspides centrais de tamanhos equivalentes e duas cúspides marginais menores, externamente

serrilhadas. O dente lateral é mais largo que o raquidiano e apresenta 3 cúspides lisas e recurvadas para o interior, sendo a mediana de tamanho relativamente menor.

Leucozonia possui dente raquidiano proporcionalmente pequeno e tricúspide, de formato quadrangular e com flancos afilados. O par de dentes laterais é multicuspido, variando o número de cúspides entre 5 e 7. O tamanho das cúspides decresce do centro para as margens da fileira, sendo todas recurvadas para o interior e de borda lisa. Existe um pequeno dentículo interno na primeira cúspide lateral.

O tamanho absoluto da rádula foi muito distinto entre as 4 espécies, assim como seu tamanho relativo ao comprimento total da concha do caramujo (Tab.III.2). *Pisania* apresentou a maior rádula, correspondendo a quase 70% do comprimento total de sua concha. O número médio de fileiras por fita radular foi um caráter bastante constante intraespecificamente e também variou pouco entre as espécies, com exceção de *Leucozonia*, que apresentou maior número de fileiras.

O comprimento e largura médios dos dentes raquidiano e lateral foram diferentes para as 4 espécies (Tabela III.3), com raquidiano de base relativamente mais larga nos muricídeos e em *Leucozonia*. Os dentes laterais e o raquidiano foram de tamanhos equivalentes em *Stramonita* e *Morula*, enquanto *Leucozonia* e *Pisania* apresentaram dentes laterais maiores que o raquidiano.

Tabela III.2.- Dados biométricos de concha e rádula das quatro espécies de gastrópodes predadores estudadas (n= 5).

Comprimento da concha = CT
 Comprimento da rádula = CR
 Número de fileiras de dentes = N

Espécie	CT (mm)	CR (mm)	CR/ CT (%)	N
<i>Stramonita haemastoma</i>	46,8	15,6	33,3	180
	39,7	12,6	31,7	185
	34,9	10,8	30,9	191
	15,3	6,1	39,9	180
	13,3	5,7	42,8	183
média	30,0	10,2	34,0	184
<i>Morula nodulosa</i>	16,7	3,9	23,3	158
	17,5	4,1	23,4	160
	15,8	3,5	22,2	163
	17,1	4,0	23,4	154
	16,3	3,8	23,3	150
média	16,7	3,9	23,1	157
<i>Pisania auritula</i>	27,0	18,2	67,4	130
	27,2	20,6	75,7	122
	28,9	18,7	64,7	135
	28,0	19,2	68,6	128
	30,5	20,4	66,9	135
média	28,3	19,4	68,7	130
<i>Leucozonia nassa</i>	28,9	9,9	34,2	250
	23,6	6,8	28,8	245
	22,5	7,0	31,1	250
	23,8	7,9	33,2	250
	25,4	8,4	33,1	241
média	24,8	8,0	32,0	247

Tabela III. 3.- Tamanho médio dos dentes radulares raquidiano e lateral das quatro espécies de gastrópodes predadores estudados (n = 5).

Comprimento = C
 Largura = L

Espécie	RAQUIDIANO (mm)			LATERAL (mm)		
	C	L	C/L	C	L	C/L
<i>Stramonita haemastoma</i>	265	452	0,59	295	112	2,63
<i>Morula nodulosa</i>	100	220	0,45	125	72	1,74
<i>Pisania auritula</i>	256	182	1,94	606	468	1,29
<i>Leucozonia nassa</i>	67	102	0,66	225	110	2,05

Os coeficientes de similaridade entre as rádulas e dietas estão resumidos na Tabela III.4. Os dentes e a dieta de *Morula* e *Stramonita* são os mais semelhantes,

aparecendo em segundo lugar o par *Pisania/Leucozonia* quanto a morfologia da rádula e o par *Stramonita/Leucozonia* em relação a dieta.

Tabela III.4. Coeficientes de similaridade de Jaccard para dieta e rádula entre pares de espécies dos predadores estudados. Resultados elevados em negrito.

PARES DE ESPÉCIES	DIETA	RÁDULA
<i>Stramonita</i> x <i>Morula</i>	0,57	0,67
<i>Stramonita</i> x <i>Leucozonia</i>	0,53	0,11
<i>Stramonita</i> x <i>Pisania</i>	0,14	0,00
<i>Leucozonia</i> x <i>Morula</i>	0,31	0,11
<i>Leucozonia</i> x <i>Pisania</i>	0,18	0,43
<i>Morula</i> x <i>Pisania</i>	0,10	0,11

O coeficiente de correlação linear de Pearson (r) entre as similaridades de dieta e rádula não foi significativo (Figura 3.5),

indicando não existir relação entre dieta e morfologia radular para as 4 espécies de gastrópodes estudadas.

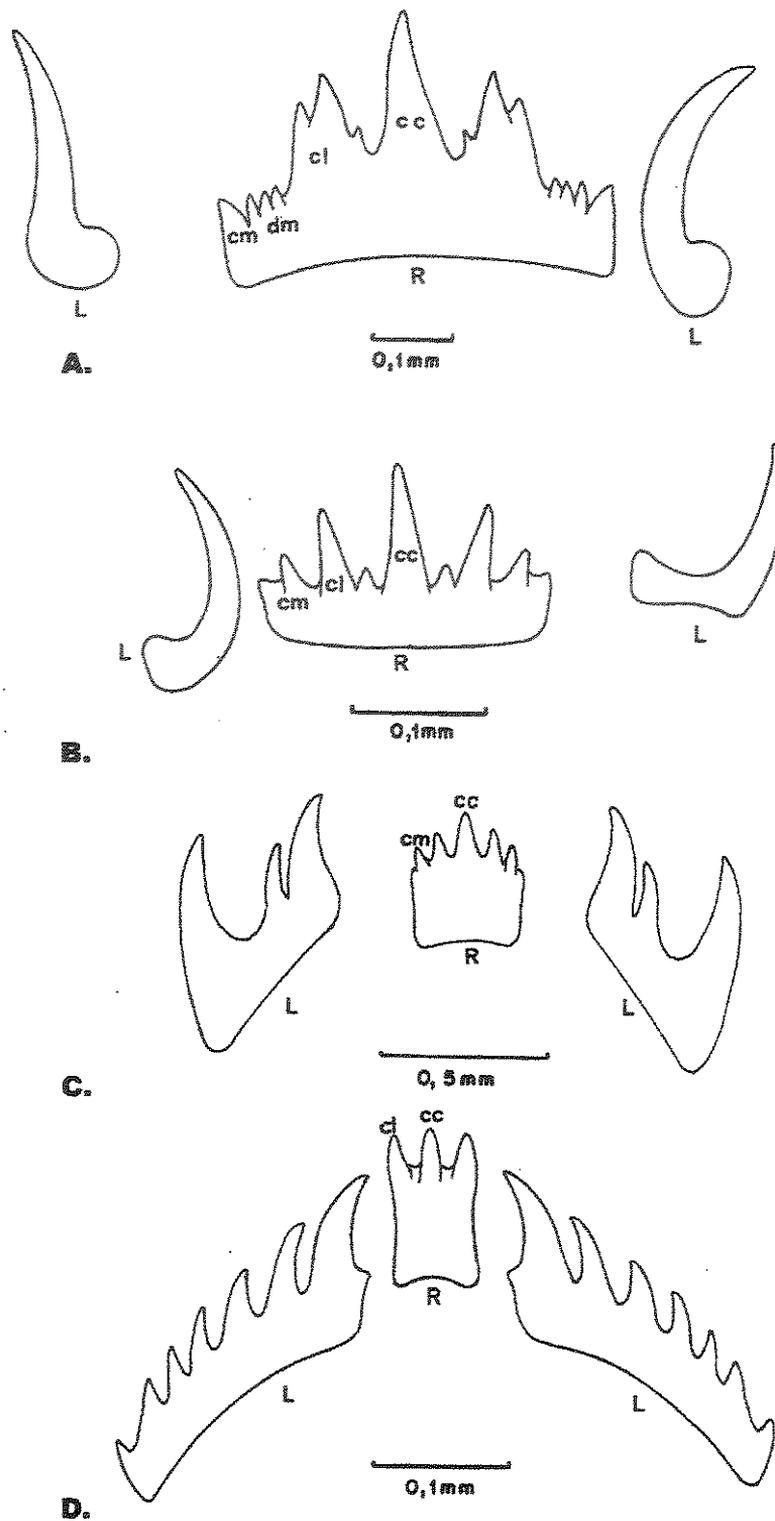
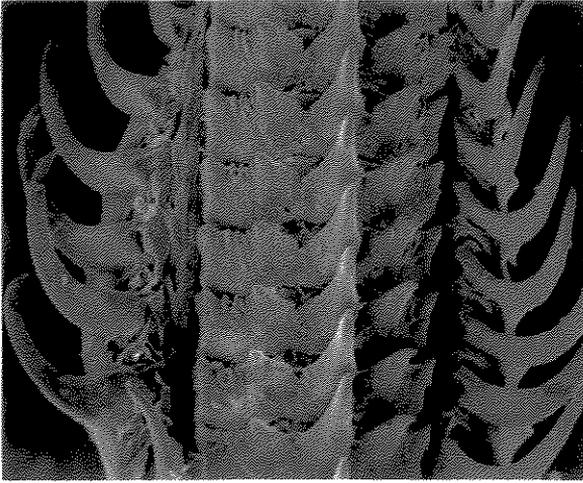
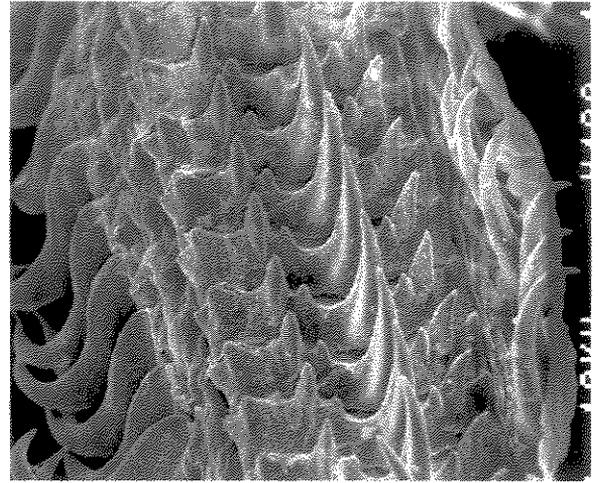


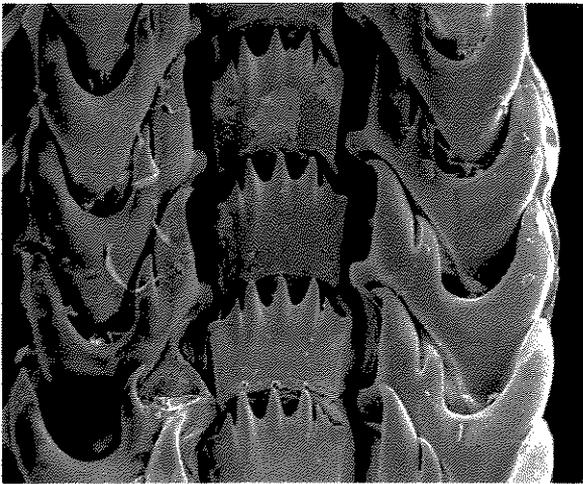
Figura 3.1. Representação de uma fileira de dentes da rádula de **A.** *Stramonita haemastoma*, **B.** *Morula nodulosa*, **C.** *Pisania auritula* e **D.** *Leucozonia nassa*. **R** – dente raquidiano, **L** – dente lateral, **cc** – cúspide central, **cl** – cúspide lateral, **cm** – cúspide marginal, **dm** – denticulo marginal.



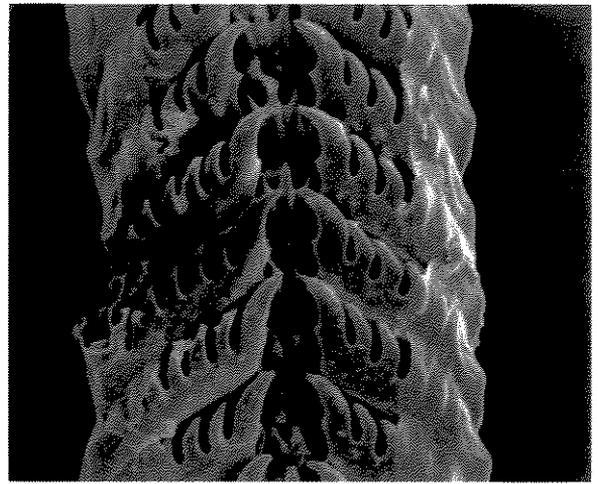
A



B

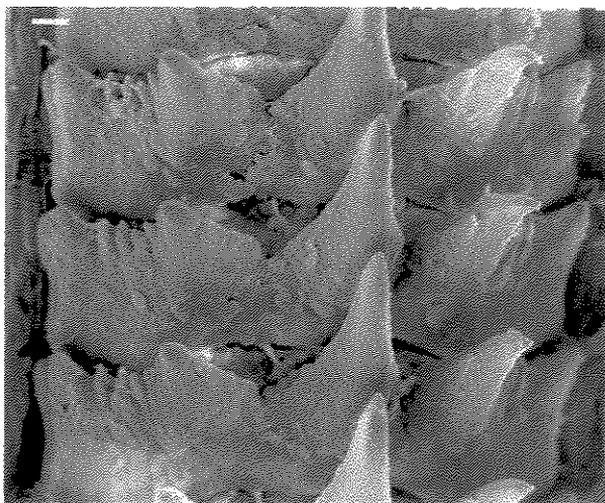


C

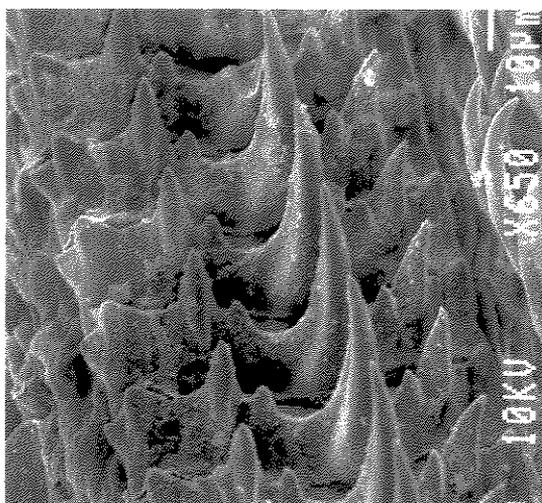


D

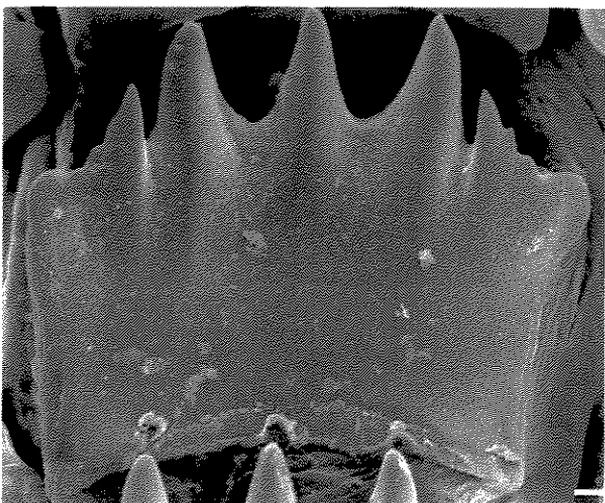
Figura 3.2. Visão geral das fitas radulares de A. *Stramonita haemastoma*. B. *Morula nodulosa*, C. *Pisania auritula*, D. *Leucozonia nassa*, tomadas ao microscópio de varredura.



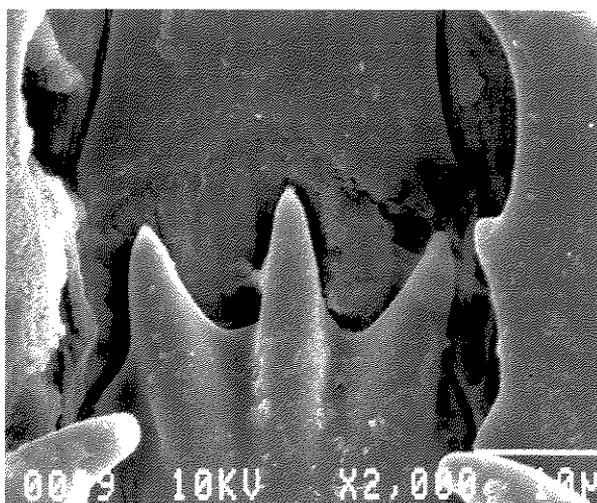
A



B

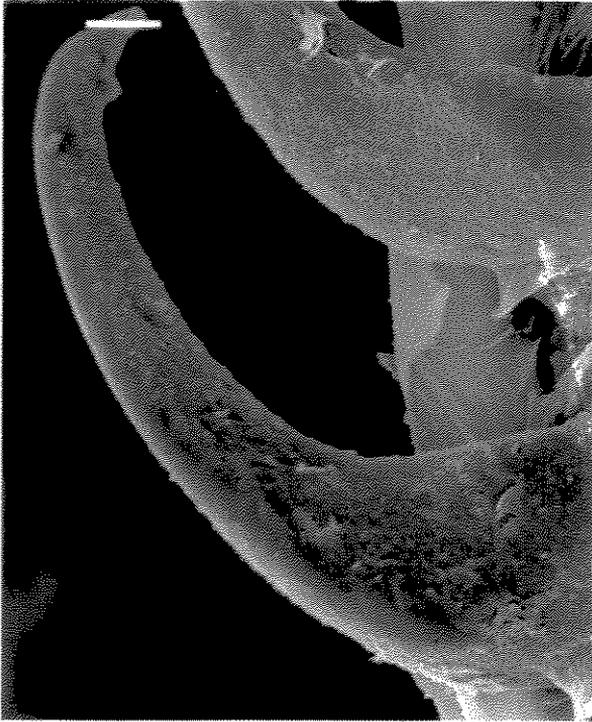


C

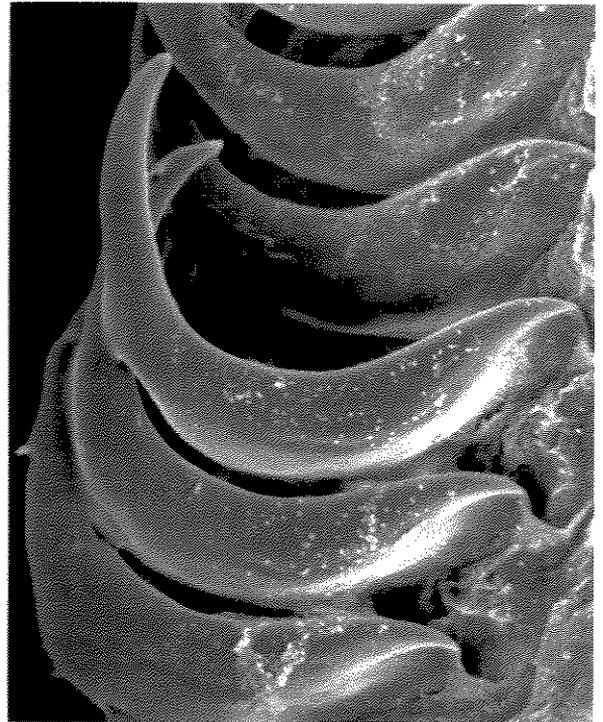


D

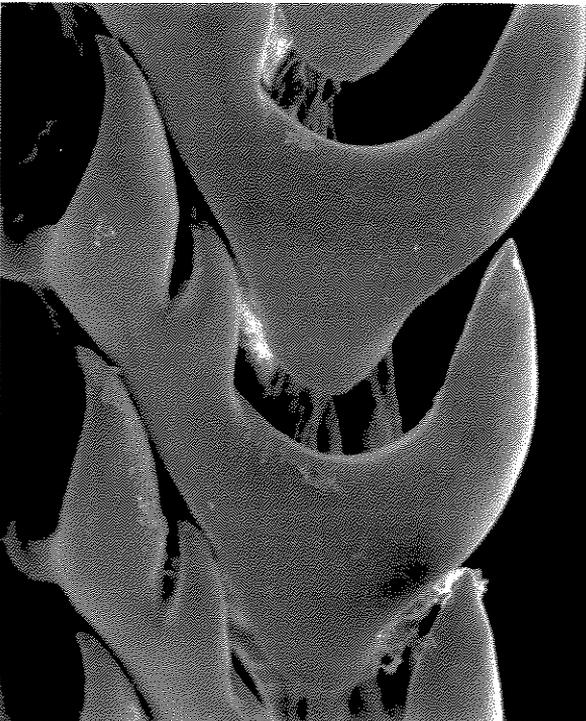
Figura 3.3. Detalhes da morfologia do dente central da rádula de A. *Stramonita haemastoma*, B. *Morula nodulosa*, C. *Pisania auritula*, D. *Leucozonia nassa*, tomadas ao microscópio de varredura.



A



B



C



D

Figura 3.4. Detalhes da morfologia do dentel lateral da rádula de A. *Stramonita haemastoma*, B. *Morula nodulosa*, C. *Pisania auritula* e D. *Leucozonia nassa*, tomadas ao microscópio de varredura.

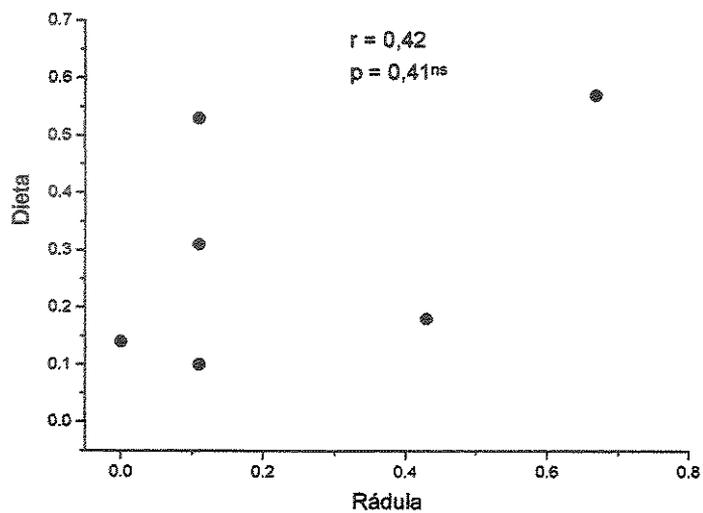


Fig. 3.5. Relação entre os coeficientes de similaridade das rádulas e dietas das quatro espécies de gastrópodes estudadas. r = coeficiente de correlação linear; p = probabilidade de aceitação de $r = 0$, ou seja, inexistência de correlação linear significativa entre os parâmetros “x” e “y”.

DISCUSSÃO

O desgaste observado nas rádulas dos predadores estudados reflete a natureza dinâmica desse órgão, tanto em termos de uso como de produção. De fato, Padilla *et al.* (1996) verificaram experimentalmente em duas espécies de *Lacuna* a produção média de 3 fileiras de dentes por dia. A produção dos dentes obedece a um equilíbrio dinâmico, no qual as fileiras anteriores são gastas e perdidas enquanto novas fileiras são formadas na extremidade posterior pelo saco radular (Runham, 1963). Desse modo, um indivíduo substitui completamente a sua rádula algumas vezes durante a sua vida, dependendo do comprimento da mesma e da sua taxa de produção. O processo de renovação radular é influenciado diretamente pelo grau de atividade alimentar, o qual, por sua vez, pode ser afetado por fatores abióticos como temperatura, como foi constatado por Fujioka (1985), em gastrópodes muricídeos. Nesse estudo o autor constatou que em *Thais clavigera* e *Thais bronni* a rádula é substituída completamente de 10 a 15 vezes ao longo da vida desses caramujos. Quanto ao desgaste uniforme dos dentes de *Pisania* e *Leucozonia* aqui verificados, o mesmo foi observado em *P. tincta* por Kantor e Harasewych (1994) e atribuído ao uso para penetração mecânica através da carapaça de cracas. Já o desgaste diferenciado observado em *Stramonita* e *Morula* foi explicado para outros muricídeos como decorrente do uso distinto dos dentes centrais e laterais por esses gastrópodes

(Radwin e Wells, 1968). Segundo Carriker (1981) o dente central ou raquidiano raspa a superfície da concha para perfurá-la e os dentes laterais atuam sincronicamente com os raquidianos para arrancar carne da presa. A variabilidade no comprimento total da rádula pode estar associada a amputação acidental da mesma devida ao fechamento das valvas de ostras sobre a probóscide inserida pelo predador durante o ataque à presa (Radwin e Wells, 1968). A amputação é bastante frequente em *Stramonita* mas é rapidamente reversível (Carriker, 1981).

A dentição radular dos muricídeos é simples, com fitas de tamanho moderado e número intermediário de fileiras quando comparados às outras duas espécies aqui estudadas. Radwin e Wells (1968) atribuíram essas características da família Muricidae à dupla função exercida pela rádula desses gastrópodes, ou seja, perfuradora da concha e raspadora de carne. Em predadores não perfuradores a rádula tende a ser mais curta e nos herbívoros pode chegar a ser 10 vezes maior que o comprimento da concha do caramujo.

A rádula de *Pisania auritula* aqui descrita é praticamente idêntica às de *P. pusio*, *P. striata*, e *Cantharus dorbignyi*, e o tamanho, assim como o número de cúspides dos dentes individuais variou consideravelmente interindividual e intraespecificamente. A longa rádula é empregada para penetrar nos tecidos das presas a distâncias relativamente longas, o que pode estar associado à ocorrência desse gênero nas porções mais

profundas da região entremarés e na franja do sublitoral (Bandel, 1984).

Leucozonia nassa apresentou rádula muito semelhante à de *Latirolagena smaragdula*, uma espécie dos recifes de corais do Indo-Pacífico (Taylor e Lewis, 1995). Segundo esses autores a forma básica dos dentes radulares é filogeneticamente controlada na família Fascioliidae, com pequenas diferenças nos padrões das cúspides relacionadas à dieta de cada espécie. Nos dentes laterais as cúspides variam de tamanho e número (geralmente de 5 a 8). Além disso, Bandel (1984) constatou que pode haver aumento no número de cúspides com a idade dos caramujos. Ao compararmos as rádulas de *Pisania* (Buccinidae) e *Leucozonia* (Fascioliidae) aparecem diferenças consistentes, apesar da semelhança geral no aspecto das mesmas. Além do número de cúspides dos dentes laterais, a orientação das cúspides e seu tamanho relativo são distintos. Enquanto nos Buccinidae a cúspide mais externa é a maior, nos Fascioliidae a cúspide interna é geralmente a mais desenvolvida (Bandel, 1984; Matthews-Cascon *et al.*, 1989).

A inexistência de correlação entre dieta e rádula nas 4 espécies de predadores estudadas reforça o conceito de que a rádula é uma estrutura filogeneticamente conservativa, pouco influenciada por pressões bióticas como tipo de presa consumida. Kool (1987), estudando 16 espécies em 9 gêneros de caramujos taidídeos, inclusive *Stramonita haemastoma*, encontrou forte controle filogenético sobre a forma dos dentes radulares, também sem correlação significativa com a

dieta, embora a sua categorização dos itens da dieta tenha sido ampla demais e não quantitativa. Este autor concluiu que os caracteres radulares são indicadores válidos de parentesco para essa família. O próprio fato de um mesmo tipo de rádula servir para capturar muitos tipos diferentes de presas, aliado à constatação de que formas muito distintas de dentes nas diferentes espécies de predadores podem ser empregadas na exploração de um mesmo recurso, corroboram a idéia de que a dieta não exerce suficiente pressão seletiva para afetar a evolução da morfologia dos dentes da rádula, pelo menos nas espécies aqui estudadas. Entretanto, em um estudo mais recente, Nybakken (1990) verificou que para alguns tipos de gastrópodes predadores existe uma forte correlação entre dieta e morfologia dos dentes radulares, ocorrendo inclusive mudanças ontogenéticas na forma dos mesmos, que estão diretamente associadas a uma marcante alteração da dieta entre as fases juvenil e adulta em algumas espécies do gênero *Conus*. Já Hickman (1980), estudando detalhadamente o papel exercido por fatores filogenéticos, mecânicos, ecológicos, programáticos, maturacionais, degenerativos e arquitetônicos sobre a determinação da forma dos dentes radulares, afirmou que a dificuldade em se identificar fortes correlações entre morfologia radular e tipo de recurso alimentar explorado indica que a inferência acerca de cenários evolutivos de pares de espécies de presa e predador feita frequentemente por paleontólogos (Taylor *et al.*, 1980 e referências), não é instantânea e nem precisa.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- *Stramonita haemastoma*, *Morula nodulosa*, *Leucozonia nassa* e *Pisania auritula* apresentaram padrão de distribuição agregado e densidades muito oscilantes devido à influência de recrutamento aleatório no costão. Quanto à zonação, existiu uma clara estratificação das 4 espécies no perfil rochoso, havendo portanto partilha importante de microhabitat entre os membros dessa guilda, por segregação espacial.

- As 4 espécies apresentaram diferenças significativas de tamanho nas diversas faixas do costão. *Stramonita* e *Leucozonia*, as espécies de tamanhos mais semelhantes, apresentaram gradientes de tamanho associados ao nível de marés, mas estes foram invertidos entre as duas espécies, sendo o de *Stramonita* crescente, e o de *Leucozonia* decrescente com a profundidade. Assim, numa determinada faixa houve pouca sobreposição de tamanhos entre elas.

- Os predadores aqui estudados têm dieta generalista e muito variável numa escala microgeográfica. Os muricídeos *Stramonita* e *Morula* possuem estratégia oportunista de exploração das presas, consumindo os componentes mais abundantes no costão, com destaque para bivalves como ostras e mexilhões e também crustáceos cirripédios. Houve pequena seleção dos itens mais proveitosos quando estes ocorreram, e rejeição dos alimentos menos energéticos apesar de sua disponibilidade abundante. O fasciolarídeo *Leucozonia* explorou preferencialmente cirripédios, por sua própria limitação para predação de itens alimentares com maior proteção anti-predação, pelo fato dessa espécie não ser perfuradora das carapaças das presas. Para o bucinídeo *Pisania* não observamos eventos de predação no campo. Entretanto, análise do conteúdo estomacal evidenciou a utilização de cirripédios, poliquetos e outros gastrópodes em sua dieta.

- A disponibilidade dos recursos alimentares para esses predadores também foi muito variada espacial e temporalmente, refletindo a influência estocástica do recrutamento larval a partir da coluna d'água, característico da epifauna sésil de costões. Assim, dadas as imprevisibilidades dos tipos de recursos que serão disponíveis em uma determinada área, bem como do destino final das larvas dos próprios predadores, o uso versátil e oportunista dos itens alimentares é certamente a melhor estratégia de sobrevivência para os componentes da guilda, sendo selecionado favoravelmente.

- Considerando as espécies de presas exploradas, a sobreposição de dieta foi baixa nessa guilda, com exceção do par *Stramonita* x *Morula*, que significativamente explorou os mesmos recursos, porém em faixas distintas do costão.

- Não ocorreu escassez de recursos alimentares considerando-se o costão como um todo. Entretanto, esses recursos podem ser muito limitados em faixas específicas do perfil rochoso, afetando diretamente os predadores que ocupam as mesmas, provocando inclusive pequenas migrações verticais de algumas das espécies de predadores estudados.

- Apenas *Stramonita* apresentou atividade alimentar significativamente diferente entre períodos de maré e do dia, preferindo predação em marés baixas noturnas. Entretanto, para

as 4 espécies de predadores a atividade de alimentação foi muito variável e dependente de condições do mar e atmosféricas propícias, sendo intensa logo após períodos prolongados de mar agitado por tempestades.

- Apesar de se considerar como uma generalização tácita que gastrópodes predadores de costão exercem efeitos profundos na comunidade das presas sésseis que exploram, considero que essa influência não pode ser avaliada de maneira simplificada e desvinculada de estudos dos fenômenos de recrutamento e assentamento larval no costão, porque estes podem alterar completamente os rumos de uma história de ocupação de espaço aberto pelos predadores na rocha. Isso pode se dar pelo assentamento diferencial e fortuito das presas e/ou dos predadores, sendo portanto muito difícil determinar a direção, ou fazer previsões sobre o destino de interações competitivas entre os elementos sésseis e pouco móveis do costão.

- Houve expansão de dieta e densidades aumentadas de *Stramonita* quando essa espécie explorou um dos costões juntamente apenas com *Leucozonia*. Portanto, é possível que tenha ocorrido relaxamento ecológico para a primeira nessa situação particular. Entretanto, outros fatores ambientais com batimento de ondas podem também ter influenciado nesses resultados pois afetam de modo distinto as espécies de predadores estudadas.

- Não houve correlação significativa entre dieta e morfologia da rádula para os predadores dessa guilda, indicando que a rádula é uma estrutura filogeneticamente conservativa, sendo pouco influenciada por fatores ambientais e,consequentemente, útil como uma ferramenta sistemática para separação específica, genérica e familiar.

REFÊRENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, N. 1993. Aggressive behavior of the whelk *Morula musiva*. *The Veliger* 36 (4): 428-430.
- ABE, N. 1989. Prey value to the carnivorous gastropods *Morula musiva* (Kiener) and the two forms of *Thais clavigera* ((Küster): effect of foraging duration and abandonment of prey. *Malacologia* 30 (1-2): 373-395.
- AMARAL, A. C. Z., MORGADO, E. H., PARDO, E. V. e M. O. REIS 1995. Estrutura da comunidade de poliquetos da zona entremarés em praias da Ilha de São Sebastião (SP). *Publicação especial do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 11: 229-237.
- ARDITI, R. e AKÇAKAYA, H. R. 1990. Underestimation of mutual interference of predators. *Oecologia* 83: 358- 361.
- BANDEL, K. 1984. The radulae of Caribbean and other Mesogastropoda and Neogastropoda. *Zoologische Verhandelingen*, 214: 1-187.
- BARKAI, A , DAVIS, C. L. e TUGWELL, S. 1996. Prey selection by the south african cape rock lobster *Jasus lalandi*: ecological and physiological approaches. *Bulletin of Marine Science* 58 (1): 1-8.
- BARKER, K. M. e CHAPMAN, A R. O 1990. Feeding preferences of periwinkles among four species of *Fucus*. *Marine Biology* 106: 113-118.
- BARNES, H. 1969. Some aspects of littoral ecology: the parameters of the environment, their measurement; competition, interaction and productivity. *Am. Zoologist*. 9: 271-277.
- BAYNE B. L. 1981. Theory and observation: benthic predator-prey relationships. In: LONGHURST, A. R. (ed.). *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press, NY., 741 p.
- BEGON, M., HARPER, J. L. e C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: Individuals, populations, and Communities*. Blackwell Science Ltd., London, 1068 p.
- BEHRENS YAMADA, S. e BOULDING, E. G. 1996. The role of highly mobile crab predators in the intertidal zonation of their gastropod prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 204 : 59-83.
- BERLOW, E. L. 1997. From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 67(4): 435-460.
- BERLOW, E. L. e NAVARRETE, S. A. 1997. Spatial and temporal variation in rocky intertidal community organization: lessons form repeated field experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 214: 195-229.
- BERTNESS, M. D. 1977. Behavioral and ecological aspects of shore-level size gradients in *Thais lamellosa* and *Thais emarginata*. *Ecology*, 58: 86-97.
- BERTNESS, M. D., GARRITY, S. D. e LEVINGS, S. C. 1981. Predation pressure and gastropod foraging: a tropical-temperate comparison. *Evolution* 35 (5): 995-1007.
- BOUCHON-NAVARRO, Y. 1986. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 103: 21-40.

BOYER, J. F. 1997. Nearly optimal foraging in patches under nutrient constraints. *Biological Bulletin* 193: 171-186.

BRENDELBERGER, H. 1995. Dietary preference of three freshwater gastropods for eight natural foods of different energetic content. *Malacologia* 36 (1-2): 147-153.

BRITTON, J. C. e MORTON, B. 1994a. Food choice, detection, time spent feeding, and consumption by two species of subtidal Nassariidae from Monterey Bay, California. *The Veliger* 37 (1): 81-92.

BRITTON, J. C. e MORTON, B. 1994b. Marine carrion and scavengers. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. 32: 369-434.

BROOM, M. J. 1983. A preliminary investigation into prey species preference by the tropical gastropods *Natica maculosa* Lamarck and *Thais carinifera* (Lamarck). *Journal of Molluscan Studies* 49: 43-52.

BROS W. E. e COWELL, B. C., 1987. A technique for optimizing sample size (replication). *Journal of Experimental marine Biology and Ecology* 114: 63-72.

BROWN, K. M. 1982. Resource overlap and competition in pond snails: an experimental analysis. *Ecology* 63 (2): 412-422.

BROWN, K. M. 1997. Size-specific aspects of the foraging ecology of the southern oyster drill *Stramonita haemastoma* (Kool, 1987). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 214: 249-262.

BROWN, K. M. e ALEXANDER JR., J. E. 1994. Group foraging in a marine gastropod predator: benefits and costs to individuals. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 97-105.

BROWN, K. M. e HAIGHT, E. S. 1992. The foraging ecology of the Gulf of Mexico stone crab *Menippe adina* (Williams et Felder). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 160: 67-80.

BROWN, K. M. e RICHARDSON, T. D. 1987. Foraging ecology of the southern oyster drill *Thais haemastoma* (Gray): constraints on prey choice. *J. Exp. Biol. Ecol.* 114: 123-141.

BURROWS, M. T. e HUGHES, R. N. 1989. Natural foraging of the dogwhelk, *Nucella lapillus* (Linnaeus): the weather and whether to feed. *Journal of Molluscan Studies* 55 : 285-295.

BURROWS, M. T. e HUGHES, R. N. 1990. Variation in growth and consumption among individuals and populations of dogwhelks, *Nucella lapillus* a link between foraging behaviour and fitness. *Journal of Animal Ecology* 59 : 723-742.

BURROWS, M. T. e HUGHES, R. N. 1991a. Optimal foraging decisions by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.): influences of mortality risk and rate-constrained digestion. *Functional Ecology* 5: 461-475.

BURROWS, M. T. e HUGHES, R. N. 1991b. Variation in foraging behaviour among individuals and populations of dogwhelks, *Nucella lapillus*: natural constraints on energy intake. *Animal Ecology* 60: 497-514.

- BUTLER, A. J. 1979. Relationships between height on the shore and size distributions of *Thais* spp. (Gastropoda:Muricidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 41: 163-194.
- BUTLER, P. A 1985. Synoptic review of the literature on the Southern oyster drill *Thais haemastoma floridana*. NOAA Technical report NMFS 35 : 1-9.
- BUYANOVSKY, A I. 1992. Prey-selection by the dogwhelk *Nucella freycinetii* (Deshayes) feeding on the mussels *Mytilus trossulus* (Gould). *Journal of Molluscan Studies* 58 :343-345.
- CALVO, I. S. 1987. *Rádulas de gastrópodos marinhos brasileiros*. Ed. FURG, Rio Grande, 200 p.
- CANNON J. P. e HUGHES, R. N. 1990. Resistance to environmental stressors in *Littorina saxatilis* (Olivi) and *L. neglecta* Bean. In:Grahame , J. Mill, P. J. e Reid (Ed.) *Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology* The Malacological Society of London :61-68.
- CARRIKER, M. R. 1981. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a synthesis. *Malacologia*, 20 (2): 403-422.
- CERDA, G. e WOLFF, M. 1993. Feeding ecology of the crab *Cancer polyodon* in La Herradura Bay, northern Chile. II. Food spectrum and prey consumption. *Marine Ecology Progress Series* 100: 119-125.
- CHAPMAN, M. G. 1994a. Small- and broad-scale patterns of distribution of the upper-shore littorinid *Nodilittorina pyramidalis* in New South Wales. *Australian Journal of Ecology*, 19: 83-95.
- CHAPMAN, M. G. 1994b. Small-scale patterns of distribution and size structure of the intertidal littorinid *Littorina unifasciata* (Gastropoda: Littorinidae) in New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 45: 635-652.
- CHAPMAN, M. G. 1995. Spatial patterns of shell shape of three species of co-existing littorinid snails in New South Wales, Australia. *Journal of Molluscan Studies*, 61: 141-162.
- CHAPMAN, M. G. e UNDERWOOD, A. J. 1994. Dispersal of the intertidal snail, *Nodilittorina pyramidalis*, in response to the topographic complexity of the substratum. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 179: 145-169.
- CHEN, Y.S. e RICHARDSON, A. M. M. 1987. Factors affecting the size structure of two populations of the intertidal periwinkle, *Nodilittorina unifasciata* (Gray, 1839), in the Derwent River, Tasmania. *Journal of Molluscan Studies*, 53: 69-78.
- CLENCH, W. J. 1947. The genera *Purpura* and *Thais* in the western Atlantic. *Johnsonia* 2 (23): 61-75.
- COLLINS, T. M., FRAZER, K. PALMER, A R., VERMEIJ, G. J. e BROWN, W. M. 1996. Evolutionary history of northern hemisphere *Nucella* (Gastropoda, Muricidae): Molecular, morphological, ecological, and paleontological evidence. *Evolution* 50 (6): 2287-2304.

- CONNELL, J. H. 1961. The effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle, *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs*, 31: 61-104.
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- CONNELL, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122: 661-696.
- CONNELL, J. H. 1985. Variation and persistence of rocky shore populations. In: MOORE, P. G. e R. SEED (eds.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder e Stoughton, London, 453 p.
- COUTINHO, R. 1995. Avaliação crítica das causas da zonação dos organismos bentônicos em costão. In: ESTEVES, F. A. (ed.) *Oecologia Brasiliensis*. Volume 1. Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros. Programa de Pós-graduação em Ecologia - Instituto de Biologia - UFRJ, Rio de Janeiro, 595 p.
- CREESE, R. G. e A. J. UNDERWOOD 1982. Analysis of inter- and intra-specific competition amongst intertidal limpets with different methods of feeding. *Oecologia*, 53: 337-346.
- CROTHERS, J. H. 1985. Dog-whelks: an introduction to the biology of *Nucella lapillus* (L.). *Field Studies* 6: 291-360.
- CROWLEY, P. H. 1981. Dispersal and the stability of predator-prey interactions. *The American Naturalist* 118 (5): 673-701.
- DAS, T. e STICKLE, W. B. 1993. Sensitivity of crabs *Callinectes sapidus* and *C. similis* and the gastropod *Stramonita haemastoma* to hypoxia and anoxia. *Marine Ecology Progress Series* 98: 263-274.
- DAVENPORT, J., MOORE, P. G. e LeCOMTE, E. 1996. Observations on defensive interactions between predatory dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.) and mussels, *Mytilus edulis* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 206 : 133-147.
- DAYTON, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41 (4): 351-389.
- DAYTON, P. K. 1973. Two cases of resource partitioning in an intertidal community: making the right prediction for the wrong reason. *The American Naturalist* 107: 662-670.
- DAYTON, P. K. 1984. Processes structuring some marine communities: are they general? . In: STRONG, D. R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. e A. B. THISTLE (eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, N. J., 613 p.

- DEADY, S. e FIVES, J. M. 1995^a The diet of corkwing wrasse, *Crenilabrus melops*, in Galway Bay Ireland, and in Dinard, France. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 75: 635-649.
- DEADY, S. e FIVES, J. M. 1995^b. Diet of ballan wrasse, *Labrus bergylta*, and some comparisons with the diet of corkwing wrasse *Crenilabrus melops*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 75: 651-665.
- DELLA SANTINA, P. e CHELAZZI, G. 1991. Temporal organization of foraging in two Mediterranean limpets, *Patella rustica* L. and *P. coerulea* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 153: 75-85.
- DESBUQUOIS, C. e DAGUZAN J. 1995. The influence of ingestive conditioning on food choices in the land snail *Helix aspersa* Müller (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). *Journal of Molluscan Studies* 61: 353-360.
- DETHIER, M. N. e DUGGINS, D. O 1988. Variation in strong interactions in the intertidal zone along a geographical gradient: a Washington-Alaska comparison. *Marine Ecology Progress Series* 50: 97-105.
- DUARTE, L. F. L. 1990. *Seleção de presas e distribuição do gastrópode Thais haemastoma (L.) no costão da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia-Itatins, Estado de São Paulo*. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas, 106 p.
- DUGGINS, D. O 1981. Interspecific facilitation in a guild of benthic marine herbivores. *Oecologia* 48: 157-161.
- DYE, A H. 1991. Feed preferences of *Nucella crassilabrum* and juvenile *Concholepas concholepas* (Gastropoda: Muricidae) from a rocky shore in southern Chile. *Journal of Molluscan Studies* 57: 301-307.
- EDWARDS, D. C., CONOVER, D. O. e F. SUTTER III. 1982. Mobile predators and the structure of marine intertidal communities. *Ecology*, 63: 1175-1180.
- EGGLESTON, D. B. 1990. Foraging behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus*, on juvenile oysters, *Crassostrea virginica*: effects of prey density and size. *Bulletin of marine Science* 46 (1): 62-82.
- ELLIS, J. R., PAWSON, M. G. e SHACKLEY, S. E. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 76: 89-106.
- ENGLUND, G. 1997. Importance of spatial scale and prey movements in predator caging experiments. *Ecology* 78(8): 2316-2325.
- ETTER, R. J. 1989. Life history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave- exposure gradient. *Ecology* 70(6): 1857-1876.
- ETTER, R. J. 1996. The effect of wave action, prey type, and foraging time on growth of the predatory snail *Nucella lapillus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196: 341-356.

- EVANS, P. L., KAISER, M. J. e HUGHES, R. N. 1996. Behaviour and energetics of whelks, *Buccinum undatum* (L.) feeding on animals killed by beam trawling *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 197: 51-62.
- FAIRWEATHER, P. G. 1985. Interactions between predators and prey, and the structure of rocky intertidal communities. *Austr. J. Ecol.* 11 (3): 321-322.
- FAIRWEATHER, P. G. 1988a. Correlations of predatory whelks with intertidal prey at several scales of space and time. *Marine Ecology Progress Series* 45: 237-243.
- FAIRWEATHER, P. G. 1988b. Movements of intertidal whelks (*Morula marginalba* and *Thais orbita*) in relation to availability of prey and shelter. *Marine Biology* 100: 63-68.
- FAIRWEATHER, P. G. 1988c. Predation creates haloes of bare space among prey on rocky seashores in New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 13: 401-409.
- FAIRWEATHER, P. G. 1988d. Predation can increase variability in the abundance of prey on seashores. *Oikos* 53: 87-97.
- FAIRWEATHER, P. G. 1988e. Consequences of supply-side ecology: manipulating the recruitment of intertidal barnacles affects the intensity of predation upon them. *Biological Bulletin* 175: 349-354.
- FAIRWEATHER, P. G. 1990. Is predation capable of interacting with other community processes on rocky reefs?. *Aust. J. Ecol.* 15: 453-464.
- FAIRWEATHER, P. G. e UNDERWOOD, ^a J. 1991. Experimental removals of a rocky intertidal predator: variations within two habitats in the effects on prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 154: 29-75.
- FAIRWEATHER, P. G., UNDERWOOD, A J. e MORAN, M. J. 1984. Preliminary investigations of predation by the whelk *Morula marginalba*. *Marine Ecology Progress Series* 17: 143-156.
- FAWCETT, M. H. 1984. Local and latitudinal variation in predation on an herbivorous marine snail. *Ecology* 65 (4): 1214-1230.
- FINET, Y., WÜEST, J. e K. MAREDA 1992. *Gastropods of the Channel and Atlantic Ocean: shells and radulas*. Ed. L'informatore Piceno, Ancona. 75p.
- FLETCHER, W. J. e R. G. CREESE. 1985. Competitive interactions between co-occurring herbivorous gastropods. *Marine Biology*, 86: 183-191.
- FONTES, R. F. C. 1995. *As correntes no Canal de São Sebastião*. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. São Paulo. 159p.
- FOWLER, J. e COHEN. L. 1990. *Practical statistics for field biology*. Open University Press, Philadelphia. 227 p.
- FRANZ, C. J. 1990. Differential algal consumption by three species of *Fissurella* (Mollusca:Gastropoda) at Isla Margarita, Venezuela. *Bulletin of Marine Science*, 46: 735-748.

- FREITAS, R. O. 1947. Geologia e petrologia da Ilha de São Sebastião - Geologia 3. *Boletim LXXXV - Faculdade de Filosofia Ciências e Letras - Universidade de São Paulo*; São Paulo, 244 p.
- FRETTER, V. e A. GRAHAM. 1994. *British Prosobranch Molluscs -their Functional Anatomy and Ecology*. The Ray Society. London. 820 p.
- FRYXELL, J. M. e LUNDBERG, P. 1994. Diet choice and predator-prey dynamics. *Evolutionary Ecology* 8: 407-421.
- FUJIOKA, Y. 1985. Seasonal aberrant radular formation in *Thais bronni* (Dunker) and *T. clavigera* (Küster) (Gastropoda: Muricidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 90: 43-54.
- FURTADO, V. V. 1978. *Contribuição ao estudo da sedimentação atual no Canal de São Sebastião, Estado de São Paulo*. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. São Paulo. Volume I, 110p.
- FURTADO, V. V. 1995. Sedimentação quaternária no Canal de São Sebastião. *Publicação especial do Instituto Oceanográfico, São Paulo*, 11: 27-35.
- FURTADO, V. V., BÍCEGO, M. C. e R. R. WEBER 1987. Modelo de dispersão de óleo na região do Canal de São Sebastião. In: I Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: síntese dos conhecimentos. *Anais. Publicação ACIESP*, 54 (vol. II): 371-388.
- FUTUYMA, D. J., e MORENO, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 207-233.
- GARRITY, S. D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 65 (2): 559-574.
- GARTON, D. W. 1986. Effect of prey size on the energy budget of a predatory gastropod, *Thais haemastoma canaliculata* (Gray). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 98 : 21-33.
- GIESE, A. C. e J. S. PEARSE. 1977. *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. IV. *Molluscs: Gastropods and Cephalopods*. Academic Press, NY. 369 p.
- GIORDANO, F. 1986. *Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião- São Paulo- uma abordagem ecológica*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 128p.
- GOSSELIN, L. A e CHIA, F. S. 1994. Feeding habitats of newly hatched juveniles of an intertidal predatory gastropod, *Nucella emarginata* (Deshayes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 176: 1-13.
- GOSSELIN, L. A e CHIA, F. S. 1995. Characterizing temperate rocky shores from the perspective of an early juvenile snail: the main threats to survival of newly hatched *Nucella emarginata*. *Marine Biology* 122: 625-635.
- GRANT, P. e D. SCHLUTER. 1984. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. In: STRONG, D. R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. e A. B. THISTLE (eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, N. J., 613 p.

- GRIFFITHS, C. L. e BLAINE M.J. 1994. Non-fatal cropping of large mussels by drilling whelks, *Nucella cingullata* (Linnaeus, 1771). *Journal of Molluscan Studies* 60: 346-348.
- GRUBER, G. L. e CARRIKER, M. R. 1990. A note on the accessory boring organ and shell boring by the "loco", *Concholepas concholepas* (Muricidae, Gastropoda). *Bulletin of Marine Science* 47 (3): 739-744.
- GURALNICK, R. e MAINTENON, M. R. 1997. Formation and homology of radular teeth: a case study using Columbellidae gastropods (NEOGASTROPODA:COLUMBELLIDAE). *Journal of Molluscan Studies* 63: 65-77.
- HAIRSTON, N. G. 1981. An experimental test of a guild: salamander competition. *Ecology*, 62: 65-72.
- HAIRSTON, N. G. 1984. Inferences and experimental results in guild structure. In: STRONG, D. R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L. G. e A. B. THISTLE (eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, NJ, 613 p.
- HALL, S. J., GURNEY, W. C., DOBBY, H., BASFORD, D. J., HEANEY, S.D. e ROBERTSON, M. R. 1995. Inferring feeding patterns from stomach contents data. *Journal of Animal Ecology* 64: 39-62.
- HARASEWYCH, M. G. 1984. Comparative anatomy of four primitive muricacean gastropods: implications for trophonine phylogeny. *American Malacological Bulletin* 3 (1): 11-26.
- HARRIS, J. 1989. Ontogenetic shift in prey size selection and its relation to profitability in *Nucella lapillus*. *J. Moll. Stud.* 55: 297.
- HAWKINS, C. P. e J. A. MacMAHON. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology*, 34: 423-451.
- HAWKINS, S. J. WATSON, D. C., HILL, A. S. HARDING, S. P. KYRIAKIDES, M. A. HUTCHINSON, S. e T. A. NORTON. 1989. A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal, prosobranchs in relation to resource partitioning. *Journal of Molluscan Studies*, 55: 151-165.
- HAYES, J. A 1990. Distribution, movement and impact of the corallivorous gastropod *Coralliophila abbreviata* (Lamarck) on a Panamánian patch reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142: 25-42.
- HICKMAN, C. S. 1977. Integration of electron scan and light imagery in study of molluscan radulae. *The Veliger* 20 (1): 1-8.
- HICKMAN, C. S. 1980. Gastropod radulae and the assessment of form in evolutionary palaeontology. *Paleobiology*, 6 (3): 276-294.
- HIMMELMAN, J. H. e HAMEL, J. R. 1993. Diet, behaviour and reproduction of the whelk *Buccinum undatum* in the northern Gulf of St. Lawrence, eastern Canada. *Marine Biology* 116: 423-430.

- HOLBROOK, S. J. e SCHMITT, R. J. 1989. Resource overlap, prey dynamics, and the strength of competition. *Ecology* 70 (6): 1943-1953.
- HOLBROOK, S. J. e SCHMITT, R. J. 1992. Causes and consequences of dietary specialization in surfperches: patch choice and intraspecific competition. *Ecology* 73 (2): 402-412.
- HOLBROOK, S. J. e SCHMITT, R. J. 1995. Compensation in resource use by foragers released from interspecific competition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185: 219-233.
- HOUBRICK, R. S. 1978. The family Cerithiidae in the Indo-Pacific. Part 1: The genera *Rhinoclavis*, *Pseudovertagus*, *Longicerithium* and *Clavocerithium*. *Monographs of Marine Mollusca* 1, 130 p.
- HUEY, R. e PIANKA, E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62 (4): 991-999.
- HUGHES, R. N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev* 18: 423-481.
- HUGHES, R. N. 1985.a Rocky shore communities: catalysts to understanding predation. In: MOORE, P. G. e R. SEED (eds.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder e Stoughton, London, 453 p.
- HUGHES, R. N. 1985b. Predatory behaviour of *Natica unifasciata* feeding intertidally on gastropods. *Journal of Molluscan Studies* 51: 331- 335.
- HUGHES, R. N. e BURROWS, M. T. 1991. Diet selection by dogwhelks in the field: an example of constrained optimization. *Anim. Behav.* 42: 47-55.
- HUGHES, R. N. e BURROWS, M. T. 1994. An interdisciplinary approach to the study of foraging behaviour in the predatory gastropod, *Nucella lapillus* (L.). *Ethology, Ecology & Evolution* 6: 75-85.
- HUGHES, R. N. e DREWETT, D. 1985. A comparison of the foraging behaviour of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles or mussels on the shore. *Journal of Molluscan Studies* 51: 73-77.
- HUGHES, R. N. e DUNKIN, S. de B. 1984a. Behavioural components of prey selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on mussels, *Mytilus edulis* L., in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 77: 45-68.
- HUGHES, R. N. e DUNKIN, S. de B. 1984b. Effect of dietary history on selection of prey, and foraging behaviour among patches of prey, by the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 79: 159-172.
- HUGHES, R. N., BURROWS, M. T. e ROGERS, S. E. B. 1992. Ontogenetic changes in foraging behaviour of the dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155: 199-212.
- HURLBERT, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monograph* 54 (2): 187-211.

- HUTCHINSON, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- HYNDES, G. A., PLATELL, M. A e POTTER, I. C. 1997. Relationships between diet and body size, mouth morphology, habitat and movements of six sillaginid species in coastal waters: implications for resource partitioning. *Marine Biology* 128: 585-598.
- INGHAM, R. E. e J. A. ZISCHKE. 1977. Prey preferences of carnivorous intertidal snails in the Florida Keys. *The Veliger*, 20: 49-51.
- IMRIE, D. W. HAWKINS, S. J. e McCROHAN, C. R. 1989. The olfactory-gustatory basis of food preference in the herbivorous prosobranch, *Littorina littorea* (Linnaeus). *Journal of Molluscan Studies* 55: 217-225.
- IMRIE, D. W., McCROHAN, C. R. e HAWKINS, S. J. 1990. Feeding behaviour in *Littorina littorea*: a study of the effects of ingestive conditioning and previous dietary history on food preference and rates of consumption. *Hydrobiologia* 193: 191-198.
- JAKSIC, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos*, 37: 397-400.
- JAKSIC, F. M. e R. G. MEDEL 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia*, 82: 87-92.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61 (1): 65-71.
- KABAT, A. R. 1990. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation. *Malacologia*, 32: 155-193.
- KANTOR, Y. I. 1996. Phylogeny and relationships of Neogastropoda. In: TAYLOR, J. (ed.). *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford Scientific Publications. London, 392 p.
- KANTOR, Y. I. e M. G. HARASEWYCH. 1994. The diet of *Pisania tinctoria* (Gastropoda: Buccinidae) in eastern Florida. *The Veliger*, 37: 119-120.
- KENNISH, R. 1996. Diet composition influences the fitness of the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Oecologia* 105: 22-29.
- KENT, B. W. 1983. Diet expansion of *Busycon contrarium* in the absence of *Triplofusus giganteus* (Gastropoda: Buccinacea). *The Nautilus*, 97: 103-104.
- KENT, B. W. 1983. Patterns of coexistence in busyconine whelks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 66: 257-283.
- KITCHING, R. L. 1986. Predator-prey interactions. In: KIKKAWA, J e D. J. ANDERSON (eds.). *Community Ecology - Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, London, 432 p.
- KLEIN, D. R. e BAY, C. 1994. Resource partitioning by mammalian herbivores in the high Arctic. *Oecologia* 97: 439-450.
- KOHN, A. J. 1978. Ecological shift and release in an isolated population: *Conus miliaris* at Easter Island. *Ecological Monographs*, 48: 323-336.

- KOHN, A. J. e LEVITEN, P. J. 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia* 25: 199-210.
- KOHN, A. J. e J. W. NYBAKKEN. 1975. Ecology of *Conus* on Eastern Indian Ocean fringing reefs: diversity of species and resource utilization. *Marine Biology*, 29: 211-234.
- KOOL, S. P. 1987. Significance of radular characters in reconstruction of Thaidid phylogeny (Neogastropoda: Muricacea). *The Nautilus*, 101 (3): 117-132.
- KOOL, S. P. 1988. Aspects of the anatomy of *Plicopurpura patula* (Prosobranchia: Muricoidea: Thaidinae), new combination, with emphasis on the reproductive system. *Malacologia* 29 (2): 373-382.
- KOOL, S. P. 1993. The systematic position of the genus *Nucella* (Prosobranchia: Muricidae: Ocenebrinae). *The Nautilus* 107 (2): 43-57.
- KOOL, S. P. 1993. Phylogenetic analysis of the rapaninae (Neogastropoda: Muricidae). *Malacologia* 35 (2): 155-259.
- KOTLER, B. P. e MITCHELL, W. A. 1995. The effect of costly information in diet choice. *Evolutionary Ecology* 9: 18-29
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York, 654 p.
- KREBS, J. B. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In: Krebs, J. R. e Davies, N.B. (eds.) *Behaviour ecology an evolutionary approach*. Sinauer, 23-63 p.
- LANCASTER, J. 1996. Scaling the effects of predation and disturbance in a patchy environment. *Oecologia* 107: 321-331.
- LAVRADO, H. P. 1992. *Seleção de presas pelo gastrópodo Thais haemastoma (L.) na região de Arraial do Cabo, RJ*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas, 106 p.
- LEAL, J. H. 1991. *Marine Prosobranch Gastropods from Oceanic Islands off Brazil*. Universal Book Services, Oegstgeest, 418 p.
- LEVINTON, J. S. 1982. The body size-prey size hypothesis: the adequacy of body size as a vehicle of character displacement. *Ecology*, 63: 869-872.
- LEVINTON, J. S. 1995. *Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology*. Oxford University Press. New York, 420 p.
- 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: 614-631.
- LITTLE, C. 1989. Factors governing patterns of foraging activity in littoral marine herbivorous molluscs. *Journal of Molluscan Studies* 55: 273-284.
- LITTLE, C. e KITCHING, J.A. 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford University Press. New York, 240 p.

- LIU, L. L., FOLTZ, D. W. e STICKLE, W. B. 1991. Genetic population structure of the southern oyster drill *Stramonita* (= *Thais*) *haemostoma*. *Marine Biology* 111: 71-79.
- MACARTHUR, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. *Ecology*, 39: 599-619.
- MAGALHÃES, C. A. 1988. *Padrões de variação morfológica em Thais haemastoma* (L., 1767) (GASTROPODA:PROSOBRANCHIA). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas, 107 p.
- MAGALHÃES, C. A. e R. COUTINHO. 1995. Distribution and zonation of three species of predatory gastropods: patterns and adaptations to wave impact in the rocky shore. *Publicação especial do Instituto Oceanográfico*, 11: 123-131.
- MARCUS, E. e MARCUS, E. 1962. On *Leucozonia nassa*. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de São Paulo* 261 (24): 11-24, 2 pr.
- MARKO, P. B. e PALMER, A R. 1991. Responses of a rocky shore gastropod to the effluents of predatory and non-predatory crabs: avoidance and attraction. *Biol. Bull.* 181: 363-370.
- MARINI, A C. 1988. *Estudo de populações polimórficas de Thais haemastoma* (Linnaeus, 1767) (Gastropoda, Prosobranchia), do litoral do Estado de São Paulo. Tese de Doutorado Universidade Estadual de Campinas, 180 p.
- MATTHEWS-CASCON, H., MATTHEWS, H. R. e KOTZIAN, C. B. 1989. Os gêneros *Fasciolaria* Lamarck, 1799 e *Leucozonia* Gray, 1847 no Nordeste Brasileiro (Mollusca: Gastropoda: Fascioliariidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro 84 (Supl. IV): 357-364.
- MCCORMACK, S. M. D. 1982. The maintenance of shore-level size gradients in an intertidal snail (*Littorina sitkana*). *Oecologia* 54: 177-183.
- McKILLUP, S. C. e BUTLER, A J. 1983. The measurement of hunger as a relative estimate of food available to population of *Nassarius pauperatus*. *Oecologia* 56: 16-22.
- McMAHON, R. F. 1992. Respiratory response to temperature and hypoxia in intertidal gastropods from the Texas coast of the Gulf of Mexico. In: GRAHAME, J., MILL, P. J. e REID, D. G. (eds). *Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology*. The Malacological Society of London, London, 323 p.
- McQUAID, C. D. 1981a. Population dynamics of *Littorina africana knysnaensis* (Phillippi) on an exposed rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 54: 67-76.
- McQUAID, C. D. 1981b. The establishment and maintenance of vertical size gradients in populations of *Littorina africana knysnaensis* (Phillippi) on an exposed rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 54: 77-89.
- McQUAID, C. D. 1985. Differential effects of predation by the intertidal whelk *Nucella dubia* (Kr.) on *Littorina africana knysnaensis* (Phillip) and the barnacle *Tetraclita serrata* Darwin. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 89: 97-107.

- McQUAID, C. D. 1992. Stress on the high shore: a review of age-dependent causes of mortality in *Nodilittorina knysnaensis* and *N. africana*. In: GRAHAME, J., MILL, P. J. e REID, D. G. (eds). *Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology*. The Malacological Society of London, London, 323 p.
- MENGE, B. A. 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. Relation between predator foraging activity and environmental harshness. *Oecologia* 34: 1-16.
- MENGE B. A. e J. P. SUTHERLAND. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist*, 110: 351-369.
- MENGE B. A. e J. P. SUTHERLAND. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, 130: 730-757.
- MICHELI, F. 1995. Behavioural plasticity in prey-size selectivity of the blue crab *Callinectes sapidus* feeding on bivalve prey. *Journal of Animal Ecology* 64: 63-74.
- MICHELI, F. 1997. Effects of predator foraging behavior on patterns of prey mortality in marine soft bottoms. *Ecological Monographs* 67(2): 203-224.
- MORAN, M. J. 1985a. The timing and significance of sheltering and foraging behaviour of the predatory intertidal gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 103-114.
- MORAN, M. J. 1985b. Distribution and dispersion of the predatory intertidal gastropod *Morula marginalba*. *Marine Ecology Progress Series* 22: 41-52.
- MORTON, B. 1991. Aspects of predation by *Tonna zonatum* (Prosobranchia: Tonnoidea) feeding on holoturians in Hong Kong. *Journal of Molluscan Studies* 57: 11-19.
- NAVARRETE, S. A. 1996. Variable predation: effects of whelks on a mid-intertidal successional community. *Ecological Monographs*, 66: 301-321.
- NAVARRETE, S. A e CASTILLA, J. C. 1990. Resource partitioning between intertidal predatory crabs: interference and refuge utilization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 143: 101-129.
- NAVARRETE, S. A. e B. A. MENGE. 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs*, 66: 409-429.
- NYBAKKEN, J. 1970. Correlation of radula tooth structure and food habits of three vermivorous species of *Conus*. *Veliger* 12 (1): 316-318.
- NYBAKKEN, J. 1990. Ontogenetic change in the *Conus* radula, its form, distribution among the radula types, and significance in systematics and ecology. *Malacologia* 32 (1): 35-54.
- NYBAKKEN, J. W. 1994. *Marine Biology, an Ecological Approach*. 4ª edição, Harper & Row, New York, 446p.

- OLIVEIRA-FILHO, E. C. e E. M. MAYAL 1976. Seasonal distribution of intertidal organisms at Ubatuba, São Paulo (Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, 36 (2): 305-316.
- ORTEGA, S. 1985. Competitive interactions among tropical intertidal limpets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 90: 11-25.
- PADILLA, D. K., DITTMAN, D. W., FRANZ, J. e R. SLADEK. 1996. Radular production rates in two species of *Lacuna* Turton (GASTROPODA:LITTORINIDAE). *Journal of Molluscan Studies*, 62: 275-280.
- PAINE, R. T. 1962. Ecological diversification in sympatric gastropods of the genus *Busycon*. *Evolution*, 16: 515-523.
- PAINE, R. T. 1963. Trophic relationships of 8 sympatric predatory gastropods. *Ecology*, 44: 63-73.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100: 65-75.
- PAINE, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 104: 91-93.
- PAINE, R. T. 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52: 1096-1106.
- PAINE, R. T. 1974. Intertidal communities structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.
- PAINE, R. T. 1980. Foods webs: linkage, interactions strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- PALMER, A R. 1984. Prey selection by thaidid gastropods: some observational and experimental field tests of foraging models. *Oecologia* 62: 162-172.
- PALMER, A R. 1990. Predator size, prey size, and the scaling of vulnerability: hatchling gastropods vs. Barnacles. *Ecology* 71 (2): 759-775.
- PASTORINO, G. 1993. The taxonomic status of *Buccinanops* d'Orbigny 1841 (Gastropoda: Nassariidae). *The Veliger*, 36 (2): 160-165.
- PAULA, E. J. 1987. Zonação nos costões rochosos: região entremarés. In: I Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: síntese dos conhecimentos. *Anais. Publicação ACIESP*, 54 (vol. I): 266-288.
- PEREIRA, O M., YAMANAKA, N. e TANJI, S. 1988. Ataque da *Thais haemastoma* (Linné, 1767) sobre a ostra cultivada *Crassostrea brasiliana* (Lamarck, 1819) em laboratório. *B. Inst. Pesca* 15 (1): 39-44.
- PETERSEN, J. A., SUTHERLAND, J. P. e S. ORTEGA 1986. Patch dynamics of mussel beds near São Sebastião (São Paulo), Brazil. *Marine Biology*, 93: 389-393.
- PETERSON, C. H. e RENAUD, P. E. 1989. Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* 80: 82-86.

- PETRAITIS, P. S. 1990. Direct and indirect effects of predation, herbivory and surface rugosity on mussel recruitment. *Oecologia* 83: 405-413.
- PIANKA, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos*, 35: 194-201.
- POLIS, G. A 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Animal Journal of Ecology* 19: 121-136.
- PORRAS, R., BATALLER, J. V., MURGUI, E. e TORREGROSA, M. T. 1996. Trophic-structure and community composition of Polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L.) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology* 17 (4): 583-602.
- POWELL, W. B. 1964. The family Turridae in the Indo-Pacific. *Indo-Pacific Mollusca* 1 (5): 227-346.
- PREZANT, R. S. 1983. Auto-drilling in the oyster drill *Thais haemastoma* (Muricidae). *The Nautilus* 97 (2): 81-84.
- PUTMAN, R. J. 1994. *Community Ecology*. Chapman e Hall, London, 178 p.
- PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.
- RADWIN, G. E. e H. W. WELLS. 1968. Comparative radular morphology and feeding habits of Muricidae gastropods from the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 18 (1): 72-85.
- RAFFAELLI, D. 1985. Functional feeding groups of some intertidal molluscs defined by gut contents analysis. *Journal of Molluscan Studies*, 51: 233-239.
- RAPPORT, D. J. 1971. An optimization model of food selection. *The American Naturalist* 105 (946): 575-587.
- RICHARDSON, T. D. e BROWN, K. N. 1990. Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 142: 105-120.
- RICHARDSON, T. D. e BROWN, K. M. 1992. Predation risk and feeding in an intertidal predatory snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 163: 169-182.
- RIOS, E. C. 1994. *Seashells of Brazil*. Editora da Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, 492 p.
- RITTSCHOF, D., WILLIAMS, L. G., BROWN, B. e CARRIKER, M. R. 1983. Chemical attraction of newly hatched oyster drills. *Biol. Bull.* 164: 493-505.
- RODGERS, A R. 1990. Evaluating preference in laboratory studies of diet selection. *Carib. J. Zool.* 68 (1): 188-190.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- ROUGHGARDEN, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *The American Naturalist*, 122: 583-601.

- RUNHAM, N. W. 1963. A study of the replacement mechanism of the pulmonate radula. *Quarterly Journal of the Microscopic Society* 104: 271-277.
- RUPPERT, E. E. e BARNES, R. D. 1994. *Invertebrate Zoology*. Sexta edição. Saunders College Publishing. New York, 1056 p.
- RUWA, R. K. e JACCARINI, V. 1986. Dynamic zonation of *Nerita plicata*, *N. undata* and *N. textilis* (Prosobranchia: Neritacea) populations on a rocky shore in Kenya. *Marine Biology* 92: 425-430.
- RUWA, R. K. e JACCARINI, V. 1988. Nocturnal feeding migrations of *Nerita plicata*, *N. undata* and *N. textilis* (Prosobranchia: Neritacea) on the rocky shores at Mkomani, Mombasa, Kenya. *Marine Biology* 99: 229-234.
- SAKATA, K. 1989. Feeding attractants and stimulants for marine gastropods. In: Schever, P. J. (ed.) *Bioorganic marine chemistry*. Springer-Verlag, Berlin. 115-129 p.
- SALA, E. e BALLESTEROS, E. 1997. Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 152: 273-283.
- SANO, M. 1990. Patterns of habitat and food utilization in two coral-reef sandperches (Mugiloididae): competitive or noncompetitive coexistence?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 140: 209-223.
- SAUER MACHADO, K. R. S., CHAPMAN, A R. O e COUTINHO, R. 1996. Consumer species have limited and variable roles in community organization on a tropical intertidal shore. *Marine Ecology Progress Series* 134: 73-83.
- SCHMITT, R. J. 1985 Competitive interactions of two mobile prey species in a patchy environment. *Ecology* 66 (3): 950-958.
- SCHOENER, T. W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 19: 189-213.
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122: 240-285.
- SCHOENER, T. W. 1986. Resource partitioning. In: KIKKAWA, J e D. J. ANDERSON (eds.). *Community Ecology - Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, London, 432 p.
- SILVA, L. S. 1995. *Condições oceanográficas no Canal de São Sebastião e na região costeira adjacente: variações sazonais entre fevereiro de 1994 e março de 1995*. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. São Paulo. 128p.
- SIMBERLOFF, D. e T. DAYAN. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 115-143.

- SKILLETER, G. A. 1991. Distribution, abundance, and size-structure of cerithiidae gastropods (*Rinoclavis* spp.) in sediments at One Tree Reef, Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 151: 185-207.
- SKILLETER, G. A. e A. J. UNDERWOOD. 1993. Intra- and inter-specific competition for food in infaunal coral reef gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 173: 29-55.
- SMITH, T. B. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 111-133.
- SOARES, I. D. 1994. *Um modelo numérico de dispersão oceânica: aplicações ao Canal de São Sebastião e adjacências*. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. São Paulo. 126p.
- SOKAL, R. R. e ROHLF, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company. New York, 887p.
- SOLEM, A. 1972. Malacological applications of scanning electron microscopy II. Radular structure and functioning. *The Veliger*, 14 (4): 327-336.
- SOLEM, A. 1973. Covergence in pulmonate radulae. *The Veliger*, 15 (3): 165-171.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1987. The concept and nature of the community. *Br. Ecol. Soc. Symp.* 27: 3-27
- SPIGHT, T. M. 1982. Risk, reward and the duration of feeding excursions by a marine snail. *The Veliger* 24 (4): 302-308.
- SRILAKSHMI, G. 1991. The hypobranchial gland in *Morula granulata* (Gastropoda: Prosobranchia). *J. Mar. Biol. U. K.* 71: 623-634.
- STICKLE, W. B., MOORE, M. N. e BAYNE, B. L. 1985. Effects of temperature, salinity and aerial exposure on predation and lysosomal stability of the dogwhelk *Thais (Nucella) lapillus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93: 235-258.
- STUPAKOFF, I. 1986. Observations on the feeding behavior of the gastropod *Pleuroploca princeps* (Fascioliariidae) in the Galapagos Islands. *The Nautilus* 100 (3): 92-95.
- TAYLOR, J. D. 1976. Habitats, abundance and diet of muricacean gastropods at Aldabra Atoll. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 59: 155-193.
- TAYLOR, J. D. 1978. Habitats and diet of predatory gastropods at Addu Atoll, Maldives. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 31: 83-103.
- TAYLOR, J. D. 1980. Diets and habitats of shallow water predatory gastropods around Tolo Channel, Hong Kong. In: MORTON, B. (ed.) *Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*. Hong Kong University Press, Hong Kong, p. 163-180.
- TAYLOR, J. D. 1984. A partial food web involving predatory gastropods on a Pacific fringing reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74: 273-290.
- TAYLOR, J. D. 1987. Feeding ecology of some common intertidal neogastropods at Djerba, Tunisia. *Vie Milieu* 37: 13-20.

- TAYLOR, J. D. 1989. The diet of coral-reef Mitridae (Gastropoda) from Guam; with a review of other species of the family. *Journal of Natural History*, 23: 261-278.
- TAYLOR, J. D. e A. LEWIS. 1995. Diet and radular morphology of *Peristernia* and *Latirolagena* (Gastropoda:Fascioliariidae) from Indo-Pacific coral reefs. *Journal of Natural History*, 29: 1143-1154.
- TAYLOR J. D., MORRIS, N. J. e C. N. TAYLOR. 1980. Food specialisation and the evolution of predatory prosobranch gastropods. *Palaeontology* 23: 375-409.
- TAYLOR, J. D. e TAYLOR, C. N. 1977. Latitudinal distribution of predatory gastropods on the eastern Atlantic shelf. *Journal of Biogeography* 4: 73-81.
- TERBORGH, J. e S. ROBINSON. 1986. Guilds and their utility in ecology. In: KIKKAWA, J e D. J. ANDERSON (eds.). *Community Ecology - Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, London, 432 p.
- TOFT, C. A 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985 (1): 1-21.
- TÖRÖK, j. 1993. The predator-prey size hypothesis in three assemblages of forest birds. *Oecologia* 95: 474-478.
- TURNER, S. J. 1994. The biology and population outbreaks of the corallivorous gastropod *Drupella* on Indo-Pacific reefs. *Oceanography and Marine Biology: an Animal Review* 32: 461-530.
- UMA DEVI, V., PRABHAKARA RAO, Y. e PRASADA RAO, D. G. V. 1985a Seasonal changes in the biochemical composition of a tropical intertidal prosobranch *Morula granulata* (Duclos). *Journal of Molluscan Studies* 51: 248-256.
- UMA DEVI, V., PRABHAKARA RAO, Y. e PRASADA RAO, D.G. V. 1985b Influence of temperature and size on the respiration of a tropical intertidal gastropod, *Morula granulata* (Duclos), in air and water. *J. Comp. Physiol. B.* 156: 247-250.
- UNDERWOOD, A J. 1972a. Tide-model analysis of the zonation of intertidal prosobranchs. I. Four species of *Littorina* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 9 : 239-255.
- UNDERWOOD, A J. 1972b. Tide-model analysis of the zonation of intertidal prosobranchs. II. Four species of Trochids (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 9: 257-277.
- UNDERWOOD, A J. 1975 a Comparative studies on the biology of *Nerita atramentosa* Reeve, *Bembicium nanum* (Lamarck) and *Cellana tramoserica* (Sowerby) (Gastropoda: Prosobranchia) in S.E. Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 18: 153-172.
- UNDERWOOD, A J. 1975b. Intertidal zonation of prosobranch gastropods: analysis of densities of four co-existing species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 19: 197-216.
- UNDERWOOD, A. J. 1978. An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia*, 33: 185-202.

- UNDERWOOD, A. J. 1979. The ecology of intertidal gastropods. *Adv. Mar. Biol.* 16: 111-210.
- UNDERWOOD, A. J. 1985. Physical factors and biological interactions: the necessity and nature of ecological experiments. In: MOORE, P. G. e R. SEED (eds.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder e Stoughton, London, 453 p.
- UNDERWOOD, A. J. 1986. The analysis of competition by field experiments. In: KIKKAWA, J e D. J. ANDERSON (eds.). *Community Ecology - Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, London, 432 p.
- UNDERWOOD, A. J. 1990. Experiments in ecology and management: their logics, functions and interpretations. *Australian Journal of Ecology* 15: 365-389.
- UNDERWOOD, A. J. e CHAPMAN, M. G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107: 212-224.
- UNDERWOOD, A. J. e P. S. PETRAITS. 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: how can local processes be compared? In: RICKLEFS, R. E. e D. SCHLUTER (eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press, London, 414 p.
- VADAS Sr, R. L., BURROWS, M. T. e HUGHES, R. N. 1994. Foraging strategies of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.): interacting effects of age, diet and chemical cues to the threat of predation. *Oecologia* 100: 439-450.
- VAUGHT, K. C. 1989. *A Classification of the Living Mollusca*. American Malacologists, Inc., Florida, 195 p.
- VERMEIJ, G. J. 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. *Ecology*, 53: 693-700.
- VERMEIJ, G. J. e SIGNOR, P. W. 1992. The geographic, taxonomic and temporal distribution of determinate growth in marine gastropod. *Biol. Journal of the Linnean Society* 47 :233-247.
- VERMEIJ, G. J., LESCINSKY, H. A, ZIPSER, E. e VERMEIJ, H. E. 1994. Diet and mode of feeding of the Muricid gastropod *Acanthinucella lugubris angelica* in the Northern Gulf of California. *The Veliger* 37 (2): 214-218.
- VOLTOLINA, D. e SACCHI, C. F. 1990. Field observations on the feeding habits of *Littorina scutulata* Gould and *L. sitkana* Philippi (Gastropoda, Prosobranchia) of southern Vancouver Island (British Columbia, Canada). *Hydrobiologia* 193: 147-154.
- WALTER, G. H. 1991. What is resource partitioning? *Journal of Theoretical Biology*, 150: 137-143.
- WIENS, J. A 1984. Resource systems, populations, and communities. In: Price, P. W., Slobodchikoff, C. N. e Gaud, w. S. (Eds.) *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. John Wiley e Sons, NY. 515 p.
- WILLIAMS, A. H. 1981. An analysis of competitive interactions in a patchy back-reef environment. *Ecology* 62(4):1107-1120.

- WILLIAMS, L. G., RITTSCHOF, D., BROWN, B. e CARRIKER, M. R. 1983. Chemotaxis of oyster drills *Urosalpinx cinerea* to competing prey odors. *Biol. Bull.* 164: 536-548.
- WU, S. K. 1965. Comparative functional studies of the digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* and *Morula granulata*. *Malacologia* 3 (2): 211-233.
- WU, S. K. 1985. The genus *Acanthina* (GASTROPODA:MURICACEA) in West America. Special Publications of the Mukaishima Marine Biological Station, p. 45-66.
- ZAR, J. 1996. *Biostatistical Analysis*. Terceira edição, Prentice-Hall, New Jersey, 662 p.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIÊNCIAS LANTAS