

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS - UNICAMP



UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

POTENCIAL DE CRESCIMENTO DA CONCHA DE
STRAMONITA HAEMASTOMA (L. 1767) (GASTROPODA:
PROSOBRANCHIA): CONDIÇÕES ÓTIMAS E RESTRIÇÕES
NATURAIS.

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Mayra Asbahr Miglioli
e aprovada pela Comissão Julgadora.
10/2/00

MAYRA ASBAHR MIGLIOLI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas para
obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte

Campinas, SP

2000



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
	M 588-p
V.	Ex.
TOMBO BC	40564
PROC.	278100
C	☐
D	☒
PREÇO	\$11,00
DATA	12/03/00
N.º CPD	

CM-00139014-5

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

Asbahr, Mayra M.

~~As15p~~ ^{M588p} Potencial de crescimento da concha de *Stramonita haemastoma* (L. 1767) (Gastropoda: Prosobranchia): condições ótimas e restrições naturais/Mayra Asbahr Miglioli. -- Campinas, SP:[s.n.], 2000.

Orientador: Luiz Francisco Lembo Duarte

Dissertação(mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. *Stramonita haemastoma*. 2. Crescimento. 3. Canal de São Sebastião. I. Duarte, Luiz Francisco Lembo. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

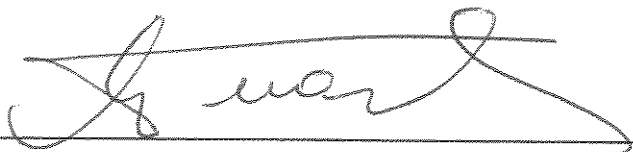
I.

Data da Defesa: ____/____/____

Banca Examinadora

Titulares:

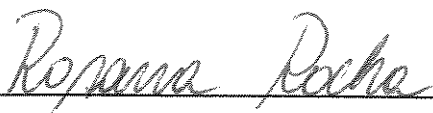
Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte (Orientador)



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



Prof.^a Dr.^a Rosana Moreira da Rocha



Suplente:

Prof. Dr. José Roberto Trigo

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

“Uma coisa eu aprendi ao longo da vida: que toda a nossa ciência, comparada com a realidade, é primitiva e infantil - e, ainda assim, é a coisa mais preciosa que nós temos. “

Albert Einstein

Agradecimentos

Agradeço em primeiro lugar à amiga e orientadora Cláudia Alves de Magalhães, por me ensinar a olhar o mar, por sua inestimável amizade e companhia durante todo esse tempo, sem as quais eu não teria chegado até aqui.

Ao amigo e também orientador, Luiz Duarte, por me apoiar durante os momentos difíceis, me ajudando e dando importantes sugestões para o trabalho.

Ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp, pelo aprendizado que me proporcionou. À FAPESP agradeço pelo apoio financeiro na forma de bolsa de Mestrado no período de março de 1997 a setembro de 1999 (processo nº 97/00517-9) e Reserva Técnica (processo nº 1997/4969-1), sem o qual não teria sido possível a realização deste trabalho. Ao CEBIMar - USP, pelo apoio logístico e pela ajuda oferecida por seus pesquisadores e funcionários.

Aos membros da pré-banca e banca, Prof.^a Dr.^a Rosana Moreira da Rocha, Prof.^a Dr.^a Eloísa Helena Morgado do Amaral e Prof. Dr. José Roberto Trigo, pela leitura crítica do manuscrito e suas sugestões.

Ao Trigo, pela leitura informal da tese, quando eu estava perdida.

Ao Marcel, pela paciência e boa vontade em me ajudar com as análises estatísticas.

Aos companheiros de luta, Márcio e PP, pela amizade e carinho desde sempre. Aos amigos, Bárbara, Marcel, Renato, Alex, Alberto e Tiago, por compartilharem da incrível experiência das idas ao campo. Ao pessoal todo,

Bruno, Adal, Flávia, Marcelo, Ciça, Tonico, Zeca, Joe e todos os outros, por sua amizade e pelos inúmeros momentos de alegria.

A meus pais, Clóvis e Maria Cecília, e ao meu irmão querido, Marcio, por me amarem incondicionalmente, me fazendo a pessoa que sou hoje.

Ao Augusto, por sua paciência e seu constante apoio, pela ajuda no campo, pelas fotos, pelas infinitas leituras e sugestões dadas ao trabalho, pelas tantas idas e vindas de São Sebastião, e principalmente por acreditar em mim.....

Sumário

AGRADECIMENTOS	IV
SUMÁRIO	VI
LISTA DE FIGURAS E TABELAS	VIII
RESUMO	XII
ABSTRACT	XVI
Introdução	1
<i>Stramonita haemastoma</i>	9
Área de estudo	12
Material e Métodos	15
1. Padrão de atividade	15
2. Crescimento da concha de <i>S. haemastoma</i>	18
2.1 Marcação dos animais	18
2.2 Classes de tamanho	21
2.3. Montagem dos aquários para os experimentos em laboratório	21
2.4. Condições ótimas versus condições naturais	24
2.5. Periodicidade alimentar	26
2.6. Competição intraespecífica – densidades	28
3. Análise estatística	29
Resultados	32
1. Padrão de atividade	32
2. Crescimento da concha de <i>S. haemastoma</i>	36

2.1. Condições ótimas versus condições naturais	37
2.2. Periodicidade alimentar	50
2.3. Competição intraespecífica – densidades	51
Discussão	54
1. Padrão de atividade	54
2. Crescimento da concha de <i>S. haemastoma</i>	58
CONSIDERAÇÕES FINAIS	72
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	74
APÊNDICE	88

Lista de Figuras e Tabelas

Figura 1. Mapa do Canal de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo, indicando a localização das Praias de Barequeçaba e do Segredo.....	13
Figura 2. Costão da Praia de Barequeçaba.....	14
Figura 3. Costão da Praia do Segredo.....	14
Figura 4. Esquema do posicionamento da escada de corda no costão para observação do padrão de atividade.....	17
Figura 5. Esquema da marcação para acompanhamento do crescimento. CT1- comprimento inicial longitudinal da concha; CT2- comprimento final longitudinal da concha.....	20
Figura 6. Indivíduos de <i>Stramonita haemastoma</i> marcados para o acompanhamento do crescimento.....	20
Figura 7. Aquários utilizados nos experimentos de condições ótimas e diferentes densidades, para acompanhamento do crescimento de <i>Stramonita haemastoma</i>	23
Figura 8. Aquários utilizados no experimento de diferentes frequências de alimentação, para acompanhamento do crescimento de <i>Stramonita haemastoma</i>	23

Figura 9. Proporção de indivíduos ativos em condições de maré alta e baixa, tanto diurnas quanto noturnas. Médias e desvios padrão destransformados.....	33
Figura 10. Distribuição das atividades realizadas pelos indivíduos de <i>Stramonita haemastoma</i> . A - durante períodos de maré alta, B - durante períodos de maré baixa. Totais absolutos entre parênteses.....	33
Figura 11. Regressão linear entre a proporção de indivíduos ativos (transformada para arcoseno da raiz quadrada) e a altura da água no costão. $F = 6,809$, $p=0,012$	34
Figura 12. Indivíduos de <i>S. haemastoma</i> ativos nos períodos diurno e noturno. Médias e desvios padrão destransformados.....	35
Figura 13. Distribuição das atividades realizadas pelos indivíduos de <i>Stramonita</i> durante os períodos diurno (A) e noturno (B). Totais absolutos entre parênteses.....	35
Figura 14. Proporção dos indivíduos de <i>Stramonita haemastoma</i> em atividade sobre diferentes substratos animais. Total absoluto entre parênteses.....	36
Figura 15. Variação das taxas de crescimento relativas para as três classes de tamanho de <i>S. haemastoma</i> provenientes da Praia de Barequeçaba. A - condições ótimas, B – campo. Letras diferentes indicam diferença significativa..	38
Figura 16. Variação das taxas de crescimento relativas para as três classes de tamanho de <i>S. haemastoma</i> provenientes da Praia do Segredo. A - condições ótimas, B – campo. Letras diferentes indicam diferença significativa.....	39

Figura 17. Variação das taxas de crescimento absolutas (em 15 dias) para os indivíduos de *S. haemastoma* de Barequeçaba, pertencentes às diferentes classes de tamanho: A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes representam diferença significativa. O número entre parênteses corresponde ao n amostral.....41

Figura 18. Variação das taxas de crescimento absolutas (em 15 dias) para os indivíduos de *S. haemastoma* do Segredo, pertencentes às diferentes classes de tamanho: A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes representam diferença significativa. O número entre parênteses corresponde ao n amostral.....42

Figura 19. Crescimento absoluto dos indivíduos de *S. haemastoma* que sobreviveram até o final do experimento, nas três classes de tamanho, para os indivíduos de Barequeçaba. A- campo, B - condições ótimas.....44

Figura 20. Crescimento absoluto dos indivíduos de *S. haemastoma* que sobreviveram até o final do experimento, nas três classes de tamanho, para os indivíduos do Segredo. A- campo, B - condições ótimas.....45

Figura 21. Distribuição dos comprimentos iniciais dos indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia de Barequeçaba. Categorias de 0,5 cm..46

Figura 22. Distribuição dos comprimentos iniciais dos indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia do Segredo. Categorias de 0,5 cm.....46

Figura 23 Variação das taxas de crescimento entre indivíduos de *S. haemastoma* pertencentes à mesma classe de tamanho, mas provenientes de praias diferentes. Dados para Condições ótimas. A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.....48

Figura 24 Variação das taxas de crescimento entre indivíduos de *S. haemastoma* pertencentes à mesma classe de tamanho, mas provenientes de praias diferentes. Dados para Campo. A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.....49

Figura 25. Variação das taxas de crescimento (em 15 dias) dos indivíduos de *S. haemastoma* nos três tratamentos de freqüência alimentar. Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.....50

Figura 26. Variação das taxas de crescimento (em 15 dias) dos indivíduos de *S. haemastoma* nos dois tratamentos de competição (densidades). Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.....51

Figura 27. Porcentagem de sobrevivência ao longo do experimento dos indivíduos de *S. haemastoma* nos dois tratamentos de competição intraespecífica (5 e 20 indivíduos por aquário).....52

Tabela I. Freqüência de medidas que apresentaram redução no tamanho da concha em períodos quinzenais de acompanhamento das taxas de crescimento, por classe de tamanho de *Stramonita haemastoma*. Valor do teste de contingência de $\chi^2 = 18,67$, $p < 0,05$, $gl=2$53

Gastrópodes marinhos apresentam grande variação individual nas taxas de crescimento, que parece ser determinada em grande parte por fatores ambientais, bióticos e abióticos. Nesse sentido, o principal objetivo deste projeto foi comparar as taxas de crescimento do caramujo predador *Stramonita haemastoma* sob condições laboratoriais ótimas (sem predadores, competidores interespecíficos, ação de ondas, flutuações de maré e com suprimento alimentar ilimitado), e em condições naturais, onde um ou mais destes fatores ocorrem. Dois experimentos laboratoriais adicionais foram realizados para verificar os efeitos de 1) restrição alimentar periódica, e 2) densidade dos caramujos, nas taxas de crescimento de *Stramonita*. Ainda, o padrão de atividade deste gastrópode foi observado no campo. Indivíduos sob condições ótimas e naturais tiveram seus tamanhos medidos a cada quinze dias por seis meses. Os dois experimentos laboratoriais adicionais foram realizados por três meses, com os caramujos sendo medidos quinzenalmente. O padrão de atividade de *Stramonita* foi observado a intervalos de uma hora durante dois dias em um ciclo de maré de sizígia. As taxas de crescimento foram mais elevadas para os indivíduos sob condições ótimas do que para aqueles sob condições naturais, indicando que o crescimento sofre restrições no campo. Animais jovens apresentaram taxas de crescimento maiores que os adultos. Os indivíduos privados de alimento por períodos mais prolongados tiveram suas taxas de crescimento reduzidas, significando que circunstâncias desfavoráveis como tempestades, que impedem a atividade de forrageamento,

podem afetar o crescimento de *Stramonita*. Caramujos sob condições de alta densidade cresceram menos e apresentaram maiores taxas de mortalidade que aqueles em baixas densidades. A maior atividade de *Stramonita* no campo foi observada durante períodos de imersão, provavelmente uma estratégia para minimizar os efeitos de dessecação.

Abstract

Marine gastropods show great individual variation in growth rates, which seems to be determined mainly by environmental factors. The main goal of this project was to compare individual growth rates of the predatory snail *Stramonita haemastoma* under optimal laboratory conditions (without predators, interespecific competitors, wave action, tidal fluctuations, and with unlimited food supply), and natural conditions, where one or more of these factors occur. Two additional laboratory experiments were made to examine the effects of 1) periodical starvation and 2) different snail densities on *Stramonita* growth rates. Individuals under optimal and natural conditions were measured every fifteen days for six months. The two additional laboratory experiments were run for three months with snails being measured every fifteen days. *Stramonita* activity was observed hourly during two days in one spring in tidal cycle. Growth rates were higher under optimal conditions than under natural conditions, indicating growth limitation in the field. Young animals had higher growth rates than adults. Individuals that starved for longer periods had their growth rates reduced, suggesting that unfavourable circumstances, like storms which prevent foraging activity may affect *Stramonita* growth. Snails at higher density conditions grew less and had higher mortality rates than those at lower densities. Higher *Stramonita* activity in the field was observed during immersion periods, which is probably a strategy to minimise desiccation.

Algumas das relações de um organismo com seu ambiente podem ser resumidas por seus parâmetros de história de vida: taxa média de crescimento, tamanho na maturidade, tamanho de ninhada, frequência de reprodução e expectativa de vida dos membros de sua população (Spight *et al.*, 1974). Gadgil & Bossert (1970) interpretam as inter-relações de tais parâmetros como uma evidência de que manutenção, crescimento e reprodução competem pelo tempo e recursos energéticos limitados disponíveis para o organismo.

Assim, as taxas de crescimento dos indivíduos refletem a divisão dos recursos energéticos disponíveis entre manutenção, crescimento e reprodução. Padrões de alocação de recursos para esses processos determinam características da biologia de uma espécie. Em condições naturais, fatores ambientais podem freqüentemente exercer forte influência no balanço bioenergético, por introduzirem uma variação entre a quantidade de energia adquirida e a utilizada no metabolismo. A flutuação na quantidade e qualidade de recursos alimentares disponíveis ou a mudança nas oportunidades e na eficiência de forrageamento podem modificar as taxas de crescimento por alterarem a capacidade do organismo conseguir energia suficiente para sua demanda energética (Chow, 1987; Etter, 1996).

Gastrópodes marinhos apresentam grande variação individual nas taxas de crescimento, a qual parece ser determinada em grande parte por fatores ambientais (bióticos e abióticos) (Janson, 1982; Burrows & Hughes, 1990). Assim, o crescimento

pode estar relacionado com recursos alimentares, podendo inclusive o suprimento de alimento ser afetado pelos próprios gastrópodes (Fairweather, 1988a). Altas densidades de consumidores podem coletivamente limitar a quantidade de recurso disponível para um indivíduo (Sutherland, 1970; Murdoch, 1971). O efeito da densidade na taxa de crescimento individual foi experimentalmente verificado para um grande número de espécies de gastrópodes (Underwood, 1978). Além disso, mudanças sazonais nas condições ambientais (Sutherland, 1970; Janson, 1982; Hughes & Burrows, 1991), competição inter e intraespecífica (Underwood, 1978; Ortega, 1985), predação (Appleton & Palmer, 1988; Duarte, 1990; Marko & Palmer, 1991; Lavrado, 1992; Richardson & Brown, 1992; Vadas Sr *et al.*, 1994; Navarrete, 1996) e variáveis físico-químicas como temperatura, dessecação, salinidade e exposição ao ar (Vermeij, 1980; Spight, 1982; Butler, 1985; Moran, 1985b; Stickle *et al.*, 1985; Brown & Quinn, 1988; McMahon, 1992; Cheung, 1997) também podem influenciar o crescimento dos organismos.

Na região entremarés, fatores de risco como predação, desalojamento por ondas, dessecação e altas temperaturas são consideravelmente mais efetivos durante a atividade de forrageamento, quando os animais estão expostos, fora de abrigos como fendas e frestas, e conseqüentemente mais vulneráveis (Menge, 1978a, b). O batimento excessivo de ondas pode inibir atividades de forrageamento por forçar os animais a permanecer por mais tempo em abrigos, retardando assim, a taxa de crescimento (Menge, 1978a; Judge, 1988; Ruwa & Jaccarini, 1988; Brown & Quinn, 1988; Burrows & Hughes, 1989; Richardson & Brown, 1990; Boulding & Van Alstyne, 1993; Etter, 1996; Hughes & Taylor, 1997).

Táticas de forrageamento constituem as maneiras pelas quais um animal acumula massa e energia, envolvendo tanto custos como benefícios. Um animal forrageando freqüentemente se expõe a predadores potenciais, e a maioria do tempo gasto nesta atividade reduz sua disponibilidade para outras atividades, como por exemplo a reprodução. Assim, uma tática ótima de forrageamento maximiza a diferença entre custo e benefício (Hughes, 1990; Pianka, 1994).

Organismos marinhos habitantes da zona entremarés são periodicamente expostos a dois meios diferentes: ar e água. A importância relativa dos fatores bióticos e abióticos que afetam a comunidade entremarés pode mudar radicalmente durante um ciclo de maré, e variar sazonalmente. Alguns fatores abióticos (mudança na temperatura ou salinidade, aumento da radiação solar, diminuição da disponibilidade de água, etc.) tendem a ser muito mais importantes durante períodos de maré baixa (Garrity, 1984), pois muitos animais de costão interrompem sua alimentação e outras atividades quando submetidos à exposição ao ar, além de enfrentarem maior risco de superaquecimento e desidratação. Nessas condições quase não se movimentam, e predadores como aves, mamíferos e caranguejos se aproveitam da maré baixa para encontrar suas presas imóveis. Desta maneira, animais da zona entremarés enfrentam riscos que não são encontrados pelos do infralitoral (Spight, 1982).

A atividade de gastrópodes predadores se resume praticamente a forragear ou permanecer entocado, protegido em locais como fendas. Estes caramujos podem ser encontrados se alimentando durante todo o ano, mas em taxas variadas (Menge & Lubchenco, 1981), e muitos deles exibem atividade de forrageamento principalmente quando submersos (Menge, 1978a, b; Fairweather, 1988b; Hughes & Burrows, 1991;

Hunt & Scheibling, 1998), evitando os riscos decorrentes de fatores abióticos como dessecação, temperatura e desalojamento por ondas, que são maiores quando os animais estão emersos (Vermeij, 1972; Garrity, 1984; Burrows & Hughes, 1989).

Estudos recentes têm identificado muitas variáveis que influenciam decisões de forrageamento, independentemente do retorno energético obtido. Primeiro, o status da reserva energética de um organismo pode influenciar as decisões tomadas, especialmente se o risco de privação de comida estiver iminente (Burrows & Hughes, 1991). Segundo, a condição reprodutiva de um predador pode influenciar tanto a qualidade quanto a quantidade de alimento ingeridas. Terceiro, a presença de competidores ou predadores pode afetar o tempo disponível para forrageamento (Palmer, 1990; Vadas, Sr. *et al.*, 1994), forçando o animal a tomar uma decisão entre permanecer inativo e sob a proteção de abrigos ou forragear e correr risco de ser atacado. Ao contrário dos predadores de movimentação lenta, como gastrópodes, que possuem áreas de forrageamento bem definidas, predadores de alta mobilidade são capazes de explorar manchas com alta abundância de presas mesmo em habitats com condições favoráveis efêmeras, como a zona entremarés (Behrens Yamada & Boulding, 1996).

Restrições naturais ao forrageamento, impostas pela variação da altura da água devido às oscilações das marés, influenciam o crescimento dos animais (Garton & Stickle, 1980), não apenas por diminuir a quantidade de alimento ingerida, mas também por provocar desgastes físicos e fisiológicos, forçando-os a investir uma maior parte da energia disponível em manutenção durante períodos de exposição.

Apesar do aumento de estudos teóricos sobre a dinâmica de otimização do forrageamento nos últimos tempos, dados empíricos de comprometimento entre a

maximização de energia e a redução dos riscos de predação ainda são escassos, especialmente em se tratando de espécies de invertebrados (Serra *et al.*, 1997). Portanto, informações sobre os padrões de atividade podem ajudar a entender o que leva um animal a decidir quando e quanto forragear ou quando permanecer sob a proteção de abrigos (Abe, 1989; Burrows & Hughes, 1989; Vadas Sr *et al.*, 1994).

É reconhecido que taxas de consumo e de crescimento de gastrópodes determinadas em laboratório não refletem necessariamente as que ocorrem na natureza (Broom, 1982). Taxas de consumo de presas geralmente são bem maiores em laboratório, refletindo o relaxamento de restrições naturais no comportamento de forrageamento, o que permite que os caramujos se alimentem numa taxa máxima em condições de laboratório (Davenport *et al.*, 1998). No ambiente natural, a taxa de crescimento não expressa somente o valor cumulativo das presas ingeridas, mas também qualquer custo metabólico imposto por pressões bióticas e abióticas (Burrows & Hughes, 1990). Pressões de predação e riscos de mortalidade devido à dessecação e ao desalojamento por ondas podem desviar a dieta de seu ótimo (Lavrado, 1992), além de diminuir o tempo disponível para forrageamento, fazendo com que o crescimento seja menor que o potencial.

Na natureza o forrageamento também pode ser impedido por eventos como tempestade e presença de ondas muito fortes, o que provoca uma diminuição na taxa de crescimento de gastrópodes (Etter, 1996). Além disso, o forrageamento pode estar diretamente correlacionado ao ciclo de marés de uma dada área, implicando em surtos de alimentação seguidos de períodos de inatividade (Moran, 1985b; Hughes & Burrows, 1994). Durante períodos de privação de alimento, as demandas energéticas metabólicas devem ser supridas por reservas endógenas. Uma resposta comum é

aumentar as reservas (carboidratos, proteínas e/ou lipídeos) durante períodos em que a comida é abundante para posterior utilização quando os recursos alimentares forem escassos (Bayne & Newell, 1983). *Nucella lapillus*, por exemplo, pode sobreviver a longos períodos de privação de alimento (Stickle *et al.*, 1985).

Em conformidade com a maioria dos organismos (von Bertalanffy, 1957), gastrópodes maiores crescem mais lentamente que os menores pertencentes à mesma espécie (Frank, 1965; Laxton, 1970). Da mesma forma, indivíduos jovens apresentam maior taxa de crescimento que adultos em *Stramonita haemastoma* (Brown, 1997).

Um indivíduo dentro de uma população afeta e é afetado por outros indivíduos dessa população (Begon *et al.*, 1996). A competição intraespecífica se mostra como um desses efeitos, em que um recurso comum é requisitado por um ou mais indivíduos da população e o indivíduo causa efeitos deletérios em outro da mesma espécie. O recurso pelo qual os indivíduos estão competindo é, ou pode se tornar limitante, e as limitações resultantes da competição podem afetar uma variedade de funções como crescimento, tamanho, fecundidade e/ou mortalidade dos indivíduos (Branch, 1975).

Competição inter e intraespecífica por espaço e alimento têm sido demonstradas experimentalmente em muitos invertebrados da zona entremarés de costões rochosos (Connell, 1961; Underwood, 1976; Faller-Fritsch & Emson, 1985). Existem duas principais razões de tais interações competitivas serem bem documentadas para comunidades entremarés. A primeira é que a manipulação experimental de espécies desta zona é comparativamente fácil devido às altas densidades e à natureza relativamente sésil da maioria dos organismos. Segundo, o espaço

caracteristicamente bidimensional nesse ambiente é um recurso comum para todos os organismos da zona entremarés, tanto como substrato quanto como local de alimentação (Menge, 1975; Underwood, 1978).

Conchas de moluscos são geralmente compostas de uma camada externa orgânica e de camadas internas calcificadas. Aproximadamente 90% do peso das camadas calcificadas é carbonato de cálcio, sendo que o restante é uma matriz orgânica composta predominantemente de glicoproteínas (Watabe, 1988). O crescimento da concha é energeticamente custoso (Geller, 1990), consumindo uma proporção considerável da energia total requerida para o crescimento do animal (Wilbur & Saleuddin, 1983), sendo que de 1/4 a 1/3 da energia total é utilizada na formação da concha (Jørgensen, 1976). Portanto, a utilização efetiva da energia disponível para crescimento depende diretamente da quantidade e da qualidade do alimento, assim como das habilidades de forrageamento. Em lugares onde o recurso varia espacial e temporalmente, a taxa de crescimento dos gastrópodes freqüentemente varia correspondentemente. Habitats que proporcionam recursos alimentares ilimitados possibilitam rápido crescimento da concha dos animais, comparativamente a habitats onde o recurso é escasso e distribuído em manchas (Laxton, 1970).

O crescimento da concha é geralmente estudado seguindo-se mudanças lineares ou de peso dos indivíduos por semanas ou meses (Zischke *et al.*, 1970). Outros métodos permitem medidas do crescimento por períodos mais curtos, incluindo incorporação de cálcio radioativo (Ca^{45}) pela concha (Wilbur & Jodrey, 1952), marcação externa da concha com posterior exame ao microscópio e medidas de distâncias entre linhas diárias de crescimento (Clark, 1968). Um método simples e de

grande utilização é aquele em que uma ou mais medidas de tamanho são feitas através de paquímetros (Spight, 1974). Uma desvantagem destes métodos é que medem atributos diretamente relacionados à concha e somente indiretamente aqueles relacionados ao animal que reside dentro dela (Palmer, 1982). Entretanto, não se pode medir diretamente os animais sem sacrificá-los, embora alguns parâmetros possam ser estimados. A principal vantagem de se utilizar o comprimento total da concha como uma medida de tamanho do gastrópode é a comparativa facilidade com que ela pode ser obtida, com um mínimo de perturbação para os animais. Além disso, estimar o crescimento somático através do crescimento da concha se aproxima suficientemente da realidade quando o acompanhamento é feito por um período longo de tempo (Hughes, 1986).

Stramonita haemastoma

Stramonita haemastoma (L.) é um gastrópode prosobrânquio, de vida moderadamente longa, pertencente a um grupo taxonômico com expectativas de vida variando de 1 a 20 anos (Butler, 1985; Heller, 1990). Possui desenvolvimento planctotrófico de longa duração e distribuição anfiatlântica (Scheltema, 1971; Leal, 1984), constituindo-se em um importante predador da região entremarés devido à sua abundância e freqüência em ambientes variados. Sua alimentação é baseada em cracas, mexilhões, poliquetos tubícolas e ostras (Bandel, 1984; Garton, 1986; Lavrado, 1992; McMahon, 1992; Kool, 1993), e suas principais presas se encontram em maior abundância nos níveis superiores da região entremarés dos costões (Asbahr & Magalhães, 1996). Apresenta um gradiente vertical de tamanho crescente com a profundidade, com indivíduos maiores ocupando o nível inferior e menores ocupando o nível superior dos costões (Tipo 2 estabelecido por Vermeij (1972)). Este gastrópode exibe baixa tolerância a altas temperaturas quando comparado a outras espécies de gastrópodes marinhos, como *Siphonaria pectinata*, *Nodilittorina interrupta* e *Littorina irrorata*, por ser uma espécie característica de infralitoral, podendo estender sua distribuição vertical a até 30 m de profundidade (Butler, 1985; McMahon, 1992).

Stramonita é o predador de topo mais abundante da região entremarés dos costões do sudeste brasileiro. Tem, portanto, um papel importante na estruturação das comunidades nesse ambiente, podendo regular as densidades dos organismos sésseis formadores de faixas de dominância, os quais constituem sua fonte alimentar

(Paine, 1963). É um molusco de interesse econômico, tanto por ser fonte de alimento para os habitantes do litoral, que o conhecem como saquarítá, como por ser um voraz predador de ostras e de outros invertebrados sedentários em costões, constituindo-se mesmo numa verdadeira praga para áreas de ostreicultura (Marini, 1988; Pereira *et al.*, 1988).

Se *Stramonita* for um predador-chave, equivalente às duas espécies de *Nucella* da costa atlântica norte americana, impactos sobre suas populações podem causar, indiretamente, efeitos em toda a comunidade, pois tais espécies têm papel crucial como reguladoras da biodiversidade local (Navarrete, 1996).

Trabalhos abordando a ecologia de *Stramonita haemastoma* realizados na Universidade Estadual de Campinas desde 1988 (Marini, 1988; Magalhães, 1988; Duarte, 1990; Lavrado, 1992; Asbahr & Magalhães, 1996), detectaram grandes variações de densidade desse gastrópode ao longo do ano, a maioria constatou picos no final do outono e começo do inverno, associados à reprodução durante o outono e ao maior recrutamento no inverno, embora Lavrado (1992) tenha encontrado picos de reprodução durante o verão. Densidades maiores foram encontradas em ambientes mais expostos à ação de ondas, provavelmente devido à maior disponibilidade de presas nesse tipo de habitat. Também foram constatadas variações no comprimento das conchas. A ocorrência de caramujos proporcionalmente maiores em costões abrigados foi interpretada como resultado de crescimento diferencial dos animais devido às restrições impostas ao forrageamento pela ação das ondas. Várias questões referentes à biologia de *Stramonita* foram levantadas, entre as quais se encontram os objetivos do presente estudo.

O principal objetivo deste trabalho foi verificar se *Stramonita haemastoma* sofre restrições significativas ao crescimento no campo, comparando-se, para isso, condições ótimas de laboratório (ausência de hidrodinamismo e de predadores e competidores intra e interespecíficos), com condições naturais, onde um ou mais fatores atuam.

Além disso, outras perguntas foram propostas:

- a. existem diferenças nas taxas de crescimento de acordo com o tamanho dos indivíduos?
- b. qual é a influência da disponibilidade de recursos no crescimento de *Stramonita*?
- c. qual o efeito da densidade (competição intraespecífica) na sua taxa de crescimento em laboratório?
- d. como é o padrão de atividade de *Stramonita* no campo?

O trabalho de campo foi desenvolvido em dois costões da margem continental do Canal de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo (ponto central em 23° 50'S e 45° 25'W) (Figura 1). O Canal possui uma extensão de 25 km, com aproximadamente 6 Km de largura nas duas entradas e 2 km na parte central, com uma profundidade máxima de 40 m (Silva, 1995). Os costões selecionados localizam-se na Praia de Barequeçaba e na Praia do Segredo, onde está situado o CEBIMar - USP (Figuras 2 e 3).

O costão da Praia de Barequeçaba, na extremidade sul do Canal, é um ambiente exposto às ondas em consequência da predominância de correntes e ventos no sentido Sudoeste-Nordeste (Furtado, 1978; Fontes, 1995). O perfil rochoso apresenta inclinação de aproximadamente 90°, sendo quase vertical e praticamente liso, com pouca disponibilidade de abrigos como fendas e frestas. Já o costão sul da Praia do Segredo é menos exposto ao hidrodinamismo, apresentando um perfil rochoso mais extenso, com inclinação variando de 20 a 90°. As faixas características do costão são mais amplas e há abundância de abrigos como tocas formadas por ouriços.



Figura 1. Mapa do Canal de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo, indicando a localização das praias de Barequeçaba e do Segredo.



Figura 2. Costão da Praia de Barequeçaba.



Figura 3. Costão da Praia do Segredo.

1. Padrão de atividade

As atividades de *Stramonita* foram acompanhadas em uma área fixa de 3m², delimitada na região entremarés do costão, com limite superior no início da faixa do bivalve *Brachidontes solisianus* e limite inferior no término da faixa de *Isognomon alatus* (Figura 4). As observações foram realizadas em dois períodos de 24 horas contínuas durante marés de sizígia, verificando-se, a cada hora, a proporção de indivíduos realizando diferentes atividades. As atividades foram classificadas nas seguintes categorias: animais ativos (forrageando, se alimentando ou em deslocamento) e inativos (entocados em fendas e/ou frestas) (Bertness *et al.*, 1981; Spight, 1982; Burrows & Hughes, 1989). Os animais foram considerados como tendo uma presa selecionada (se alimentando, ou prestes a se alimentar) quando, sobre uma presa, apresentavam resistência ao serem cuidadosamente girados para o lado (Ingham & Zischke, 1977). Quando em atividade foram registradas a espécie de presa utilizada e o substrato sobre o qual estavam se deslocando e, quando em repouso, o tipo de abrigo, sabendo-se deste modo se estavam abrigados em locais próximos ao alimento.

Para que um indivíduo não fosse computado mais de uma vez durante cada excursão de observação, uma “escada” de tralha de chumbo de 28g/m com

subdivisões de $0,25 \text{ m}^2$ foi utilizada, sendo rebatida para o lado à medida que os animais dentro de seu perímetro eram contados (Figura 4).

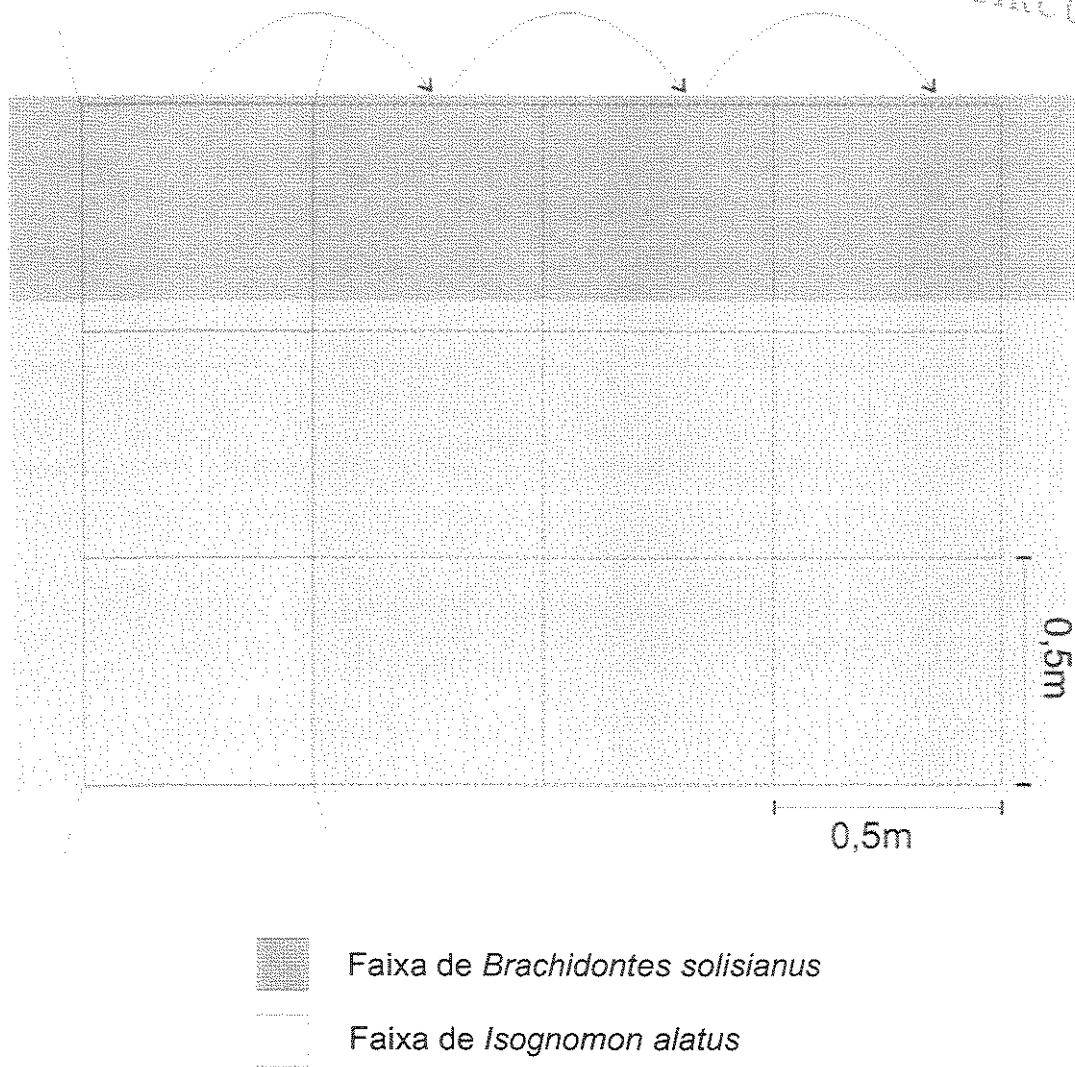


Figura 4. Esquema do posicionamento da escada de corda no costão para observação do padrão de atividade.

A distância da linha d'água a partir do sedimento foi medida no início de cada observação, através de uma fita métrica posicionada sobre o costão. Esta medida foi feita para que se tivesse uma maior precisão sobre o nível da maré no momento de cada excursão, já que nas tábuas de maré comumente utilizadas estão indicados somente os horários de pico da flutuação, sob condições estáveis de clima e hidrodinamismo.

O acompanhamento do padrão de atividade foi realizado nos meses de fevereiro e março de 1999, no costão da Praia de Barequeçaba. Este costão foi escolhido devido à facilidade que ele oferece para um trabalho dessa natureza. O costão de Barequeçaba é composto por um bloco rochoso único, estruturalmente simples, com pouca cobertura de macroalgas, facilitando, portanto, o encontro dos indivíduos (Figura 2).

2. Crescimento da concha de S. haemastoma

2.1. Marcação dos animais

Cada indivíduo foi identificado por uma etiqueta plástica numerada, de 2mm de diâmetro, normalmente utilizada para a marcação de abelhas ("bee tags") (Chow,1987). Para serem marcados, os animais foram secos com papel toalha, sendo lixada uma pequena superfície da concha, a fim de serem retiradas algas que impediriam a boa adesão das etiquetas. Nesse local limpo a etiqueta foi fixada com cola impermeável de secagem rápida (Krazy Glue®-Alba Química). Após a colocação

da etiqueta, cada animal teve o contorno do lábio externo pintado com tinta para aeromodelismo (Figuras 5 e 6), e o comprimento total da concha medido, do ápice ao final do canal sifonal (Palmer, 1984), com paquímetro de precisão de 0,01cm.

A marcação do lábio externo foi utilizada com a finalidade de se verificar o crescimento espiral em torno de um eixo central evidenciado pelo aparecimento de uma banda não pintada na borda da concha (Behrens Yamada, 1989). Durante o processo de crescimento, *Stramonita haemastoma* acrescenta material em torno da abertura da concha, o que promove aumento do comprimento total da concha. Entretanto, ao procurar abrigo em condições adversas, ou mesmo ao se deslocar entre fendas e frestas do costão, muitos caramujos perdem o ápice da concha, de tal modo que o acréscimo de material na borda da abertura não corresponde necessariamente a um aumento do comprimento total. Assim, duas medidas de crescimento foram tomadas, a do comprimento total e do crescimento lateral.

Todos os indivíduos de *Stramonita haemastoma* utilizados neste trabalho para verificação de crescimento foram coletados nas Praias do Segredo e de Barequeçaba durante períodos de maré baixa diurna. Tanto os animais destinados ao acompanhamento no campo quanto aqueles destinados ao acompanhamento em laboratório tiveram suas marcações realizadas no laboratório, sendo que os indivíduos para acompanhamento no campo foram devolvidos a seus locais de origem ao fim da marcação.

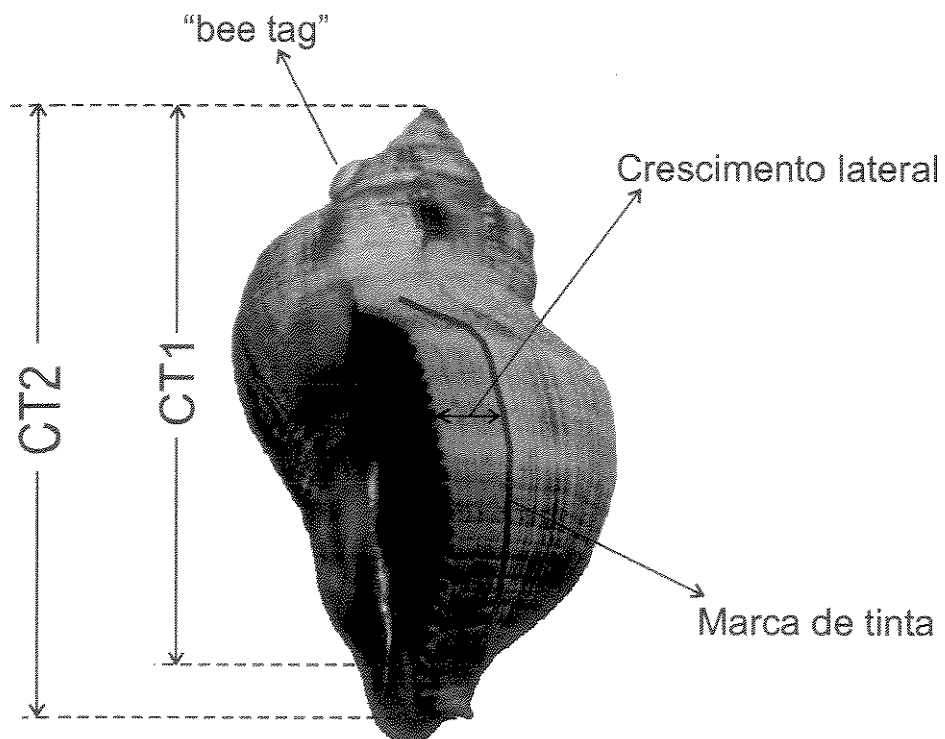


Figura 5. Esquema da marcação para acompanhamento do crescimento da concha. CT1-comprimento longitudinal inicial; CT2-comprimento longitudinal final.

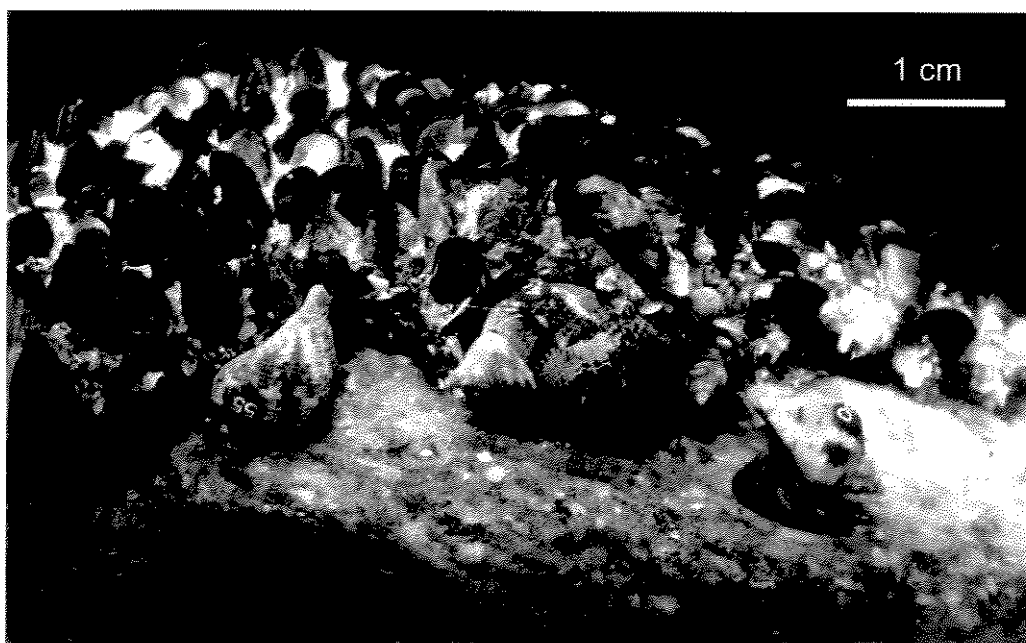


Figura 6. Indivíduos de *Stramonita haemastoma* marcados para o acompanhamento do crescimento.

2.2 Classes de tamanho

As classes de tamanho foram estabelecidas com base em amostras anteriores, coletadas na região de São Sebastião (Praias Preta, Cigarras, Barequeçaba e Guaecá). Verificou-se que o tamanho médio dos indivíduos na região entremarés expresso como comprimento total da concha foi de $2,52 \pm 0,72$ cm (obs. pess.), com amplitude de 0,82 - 4,31 cm, sendo os extremos raros. Dividiu-se então os indivíduos estudados em três classes de tamanho, a saber:

- classe 1 (pequenos) - 0,80 a 2,00 cm
- classe 2 (médios) - 2,01 a 3,00 cm
- classe 3 (grandes) - maior que 3,01 cm.

2.3 Montagem dos aquários para os experimentos em laboratório

Para as observações de crescimento de *Stramonita haemastoma* em condições ótimas e diferentes densidades, indivíduos foram mantidos em aquários plásticos com tampa, de dimensões 32 x 48 x 35cm (largura x comprimento x altura) com 56L de capacidade, cheios com aproximadamente 37 litros de água do mar, deixando assim um espaço livre para movimentação não submersa. Cada aquário foi equipado com uma bomba Better 500 para aeração e 6 placas de filtro (14 x 14cm cada) no fundo, cobertas com cascalho de concha. Uma pedra foi posicionada em um dos cantos de cada aquário, servindo como substrato para deslocamento dos animais e local para a colocação dos tapetes de *Brachidontes* para a alimentação (Figura 7).

Para os experimentos de periodicidade alimentar foram utilizados aquários de vidro de 18 x 39 x 24cm (largura x comprimento x altura) com 17L de capacidade abastecidos com aproximadamente 12L de água do mar. Bombas Betta foram utilizadas para aeração, cada uma alimentando um grupo de três aquários (Figura. 8). Em cada aquário foram colocadas duas placas de filtro (14 x 14cm cada) no fundo, cobertas com cascalho de concha, e uma pedra da mesma maneira dos aquários grandes de 56L.

Para todos os aquários, a água foi trocada periodicamente a cada semana. A temperatura e salinidade da água dos aquários foram medidas esporadicamente (mais ou menos antes de cada troca de água) durante os experimentos, através de termômetro e refratômetro, respectivamente.

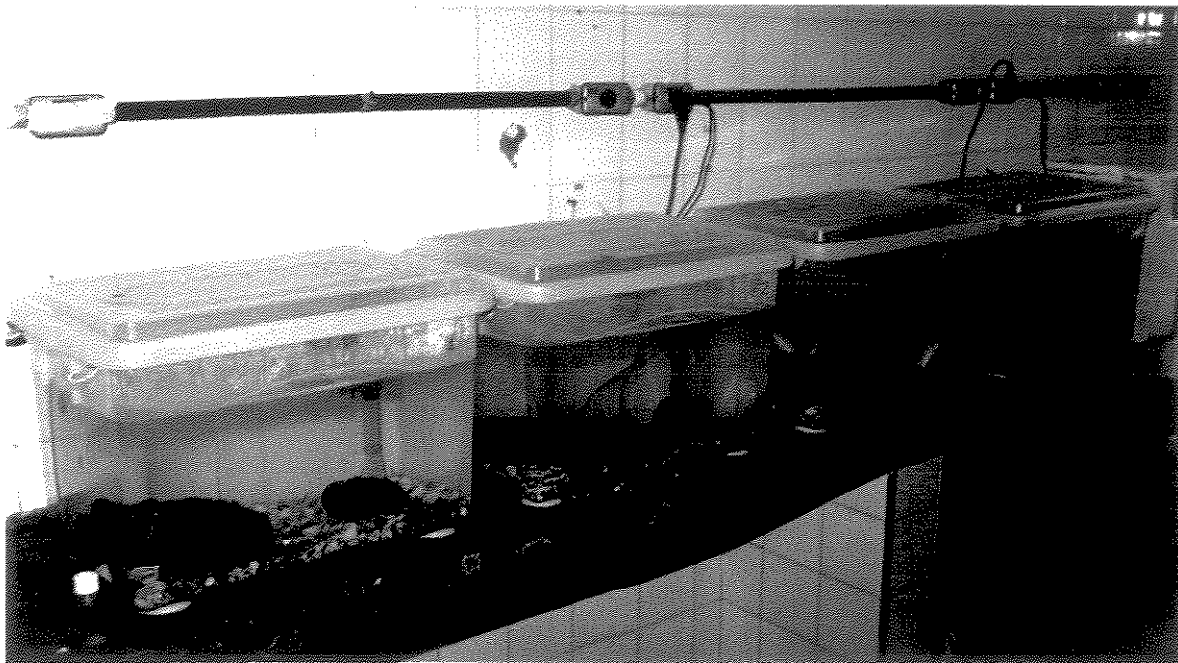


Figura 7. Aquários utilizados nos experimentos de condições ótimas e diferentes densidades, para acompanhamento do crescimento de *Stramonita haemastoma*.

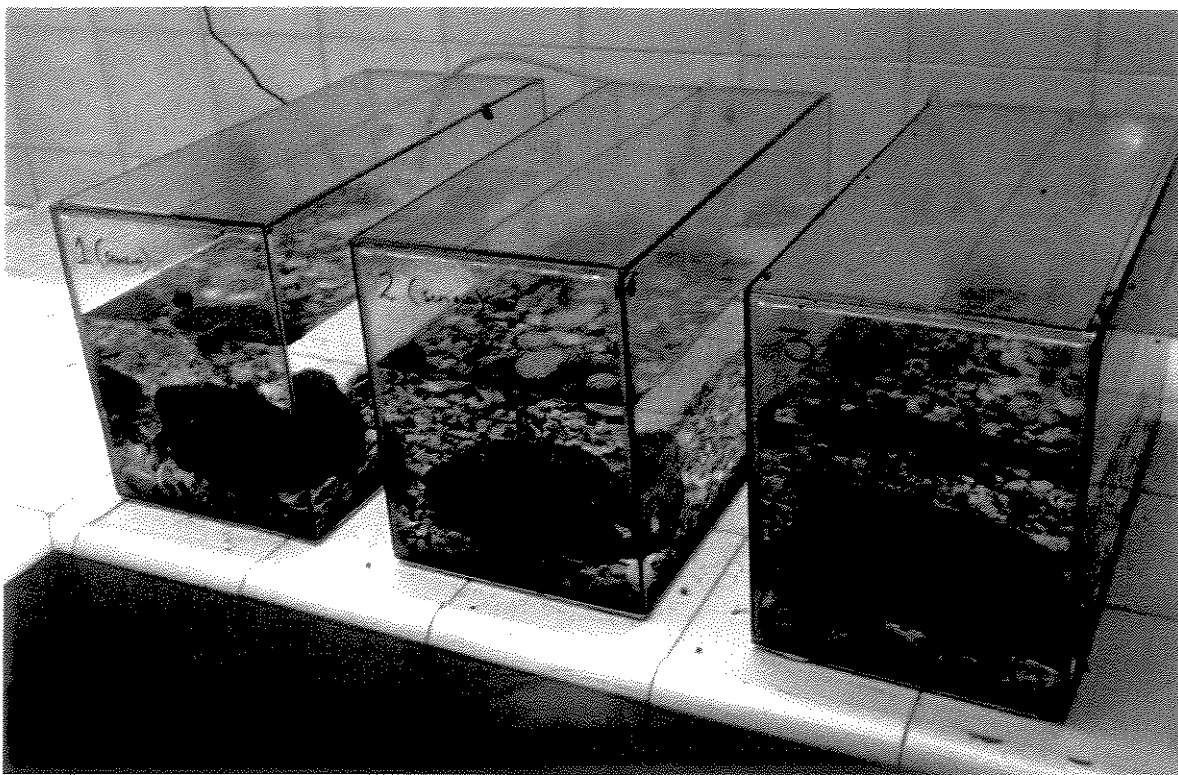


Figura 8. Aquários utilizados no experimento de diferentes freqüências de alimentação, para acompanhamento do crescimento de *Stramonita haemastoma*.

2.4. Condições ótimas versus condições naturais

2.4.1. Acompanhamento no campo

Animais das duas praias em estudo (Segredo e Barequeçaba) foram marcados individualmente e devolvidos ao costão de origem. Na Praia do Segredo foi feito o acompanhamento desses indivíduos ao longo de um transecto, paralelo à linha d'água, de aproximadamente 14m, e na de Barequeçaba de aproximadamente 22m, ambos com amplitudes verticais do limite superior da faixa de *Brachidontes solisianus* até o limite inferior da faixa de *Isognomon alatus*, tendo em seus limites laterais barreiras naturais à migração dos indivíduos (como fendas e/ou cursos de água doce). Foram feitas amostragens quinzenais do tamanho dos indivíduos encontrados em cada um dos locais durante períodos de maré baixa diurna. Animais não marcados anteriormente, que apareceram dentro da área de estudo no decorrer do trabalho, foram marcados, medidos e acompanhados a partir da data da primeira marcação.

O acompanhamento dos indivíduos de *Stramonita haemastoma* no campo teve duração de 180 dias (6 meses), de agosto de 1997 a fevereiro de 1998. Foram acompanhados 402 indivíduos na Praia de Barequeçaba e 251 no Segredo. No início das observações, dos animais de Barequeçaba, 235 indivíduos correspondiam à classe de tamanho 1, 148 à classe 2 e 19 à classe 3. Já no Segredo, 33 indivíduos pertenciam à classe de tamanho 1, 132 à classe 2 e 86 à classe 3. Desta maneira, as densidades iniciais de caramujos nos dois ambientes foram de 12,18 indivíduos/m² em Barequeçaba e de 7,17 indivíduos/m² no Segredo.

2.4.2. Acompanhamento em laboratório – Condições ótimas

Lotes de caramujos dos dois costões, distribuídos nas três classes de tamanho estabelecidas foram acompanhados em 5 aquários plásticos grandes de 56 litros (Figura 6). Em cada aquário foram colocados 30 animais marcados, distribuídos da seguinte maneira: 15 indivíduos provenientes de cada local estudado e destes, 5 pertencentes a cada classe de tamanho, de modo que no total de 5 aquários e 150 indivíduos, haviam 75 animais provenientes de cada área de trabalho, e cinco réplicas de cada classe de tamanho/ local.

O alimento, representado por fragmentos do banco do mexilhão *Brachidontes solisianus*, foi constantemente fornecido, de maneira a não haver limitações deste recurso.

Assim como para as observações de campo, o experimento de condições ótimas teve duração de 180 dias (6 meses), de setembro de 1997 a fevereiro de 1998. Foram acompanhados 184 indivíduos provenientes da Praia do Segredo e 214 de Barequeçaba. Dos animais de Barequeçaba, 71 pertenciam à classe de tamanho 1, 73 à classe 2 e 70 à classe 3, enquanto dos do Segredo, 55 correspondiam à classe 1, 70 à classe 2 e 59 à classe 3. Esta diferença no número de indivíduos acompanhados em relação ao número inicial (75 indivíduos para cada praia) deve-se à constante substituição de animais que morreram durante o experimento.

2.5. Periodicidade alimentar

Este experimento visou simular, em laboratório, condições nas quais o forrageamento é comprometido, como durante tempestades, ressacas e ciclos de marés desfavoráveis. Para isso, o fornecimento de alimento foi controlado.

Para a realização deste experimento foram utilizados 9 aquários pequenos de vidro, sendo três para cada tratamento (Figura 8).

Dez indivíduos pequenos de *Stramonita haemastoma* marcados foram colocados em cada aquário. Os indivíduos pequenos (classe 1) foram selecionados porque para essa classe de tamanho são esperadas taxas de crescimento mais elevadas tanto nessa espécie (Butler, 1985; Brown, 1997) como para outros muricídeos (Burrows & Hughes, 1990).

- Tratamento 1 (semana)

Os animais foram alimentados durante sete dias consecutivos, interrompendo-se a alimentação por sete dias e novamente alimentados durante sete dias, e assim sucessivamente até o final do experimento, simulando-se condições de disponibilidade de recurso associadas à periodicidade natural de marés de sizígia e quadratura.

- Tratamento 2 (15 dias)

Os animais foram alimentados durante sete dias consecutivos, interrompendo-se a alimentação por quinze dias e novamente alimentados durante sete dias, e assim sucessivamente até o fim do experimento. Este tratamento visou simular situações prolongadas de adversidade, tais como as que ocorrem durante tempestades.

- Tratamento 3 (controle)

Os animais foram constantemente alimentados durante toda a duração do experimento, não havendo limitação do recurso.

Os experimentos de periodicidade alimentar tiveram duração de 90 dias (3 meses) cada um. Os tratamentos de uma semana e quinze dias tiveram início em setembro de 1997 e fim em dezembro de 1997. O controle foi acompanhado de dezembro de 1997 a março de 1998. Foram acompanhados no total, 57 indivíduos em uma semana, 57 em quinze dias e 50 no controle.

Tanto para os experimentos de periodicidade alimentar como para o de condições ótimas, os animais foram medidos quinzenalmente, estimando-se o comprimento total. Os comprimentos laterais foram estimados no final de cada experimento. Animais que morreram no decorrer do experimento foram substituídos por outros, de tamanho correspondente, acompanhados a partir da data da primeira marcação.

2.6. Competição intraespecífica – Densidades

Neste experimento a quantidade de recurso alimentar foi fixa, variando-se o número de indivíduos por aquário. Foram utilizados aquários plásticos grandes com 56L de capacidade, sendo três para cada tratamento (Figura 7).

Cada tratamento teve um número diferente de indivíduos adultos no aquário, sendo esses: cinco, vinte e sessenta. A quantidade de alimento foi igual para todos os tratamentos, sendo substituída a cada semana, independentemente da velocidade de consumo. Para padronizar a quantidade semanal de alimento oferecida a cada tratamento, foi utilizado o peso fresco dos bancos do bivalve, sendo este de aproximadamente 130 gramas.

Neste experimento foram acompanhados indivíduos adultos, ou seja, pertencentes à maior classe de tamanho (classe 3), porque suas taxas absolutas de consumo são maiores, potencializando os efeitos de competição interindivíduos.

Animais que morreram durante o experimento foram substituídos por outros, de tamanho correspondente e marcados de maneira diferente somente para que a densidade permanecesse a mesma, não sendo estes novos indivíduos considerados nas análises de crescimento (Underwood, 1978).

Os experimentos de densidades tiveram duração de 90 dias (3 meses) cada um. Os três tratamentos foram realizados simultaneamente, de novembro de 1997 a fevereiro de 1998. O tratamento com 60 indivíduos de *Stramonita* por aquário foi interrompido na segunda semana de acompanhamento devido as altas taxas de mortalidade observadas ($x = 42,66 \pm 9,71$ indivíduos por aquário em 15 dias). Assim, somente os tratamentos de 5 e 20 indivíduos foram considerados nas análises.

3. Análise estatística

Todos os dados, no início da análise estatística, tiveram sua normalidade e homogeneidade de variâncias testadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente. Quando essas condições não foram satisfeitas, os dados foram transformados e novamente testados para normalidade e homogeneidade de variâncias. Se as condições fossem obedecidas, testes paramétricos eram empregados, se não, utilizou-se testes não paramétricos correspondentes, com os dados não transformados (Sokal & Rohlf, 1995). O nível de significância para todos os testes foi de 0,05. Todas as médias ($\bar{x}$) apresentadas ao longo do trabalho estão acompanhadas de seu desvio padrão.

3.1. Padrão de atividade

As proporções (p) transformadas (arcoseno da raiz quadrada de p) de indivíduos realizando distintas atividades foram comparadas por teste t de Student, para verificar se existiam diferenças na atividade de *Stramonita* entre períodos de marés alta e baixa, e entre dia e noite. Uma regressão linear foi realizada para se observar como a atividade de *Stramonita* podia ser prevista de acordo com a variação do nível da água (Sokal & Rohlf, 1995).

3.2. Crescimento da concha de *S. haemastoma*

Para a realização das análises foram consideradas somente as medidas de crescimento referentes ao comprimento total da concha de *S. haemastoma*. A marcação do lábio externo da concha com tinta de aeromodelismo não foi bem sucedida, uma vez que não foi possível encontrar uma tinta que permanecesse aderida à concha dos animais durante todo o período de acompanhamento.

Para garantir comparabilidade nas taxas de crescimento por classe de tamanho, as medidas dos caramujos das classes 1 e 2 foram consideradas somente enquanto os animais se encontravam dentro de suas respectivas classes. Indivíduos que no decorrer do experimento cresceram a ponto de mudar de classe tiveram suas medidas mudadas para a próxima classe de tamanho, de maneira que entre as medidas de cada classe de tamanho referem-se somente a animais que se encontravam realmente dentro da faixa de tamanho estabelecida para cada classe.

Para a análise do crescimento de *Stramonita* foram obtidas, a partir das medidas de comprimento total, duas taxas de crescimento: 1) taxa de crescimento relativa, através da fórmula $(S2 - S1) / S1$, onde $S1$ = comprimento inicial do animal e $S2$ = comprimento final após quinze dias, para retirar o efeito do tamanho inicial dos caramujos. Esta taxa foi utilizada na comparação do crescimento entre indivíduos de diferentes classes de tamanho. 2) taxa de crescimento absoluta, ou incremento, que correspondeu à diferença entre os comprimentos final ($S2$) e inicial ($S1$) da concha de cada animal, em todos os períodos de 15 dias entre duas medidas. Esta taxa foi empregada na comparação do crescimento entre diferentes tratamentos, dentro de uma única classe de tamanho. Esta medida também foi utilizada na análise dos

experimentos de periodicidade alimentar e densidades, uma vez que caramujos de somente uma classe de tamanho foram acompanhados em cada experimento. Tanto para as taxas relativas quanto para as absolutas (incremento), valores de crescimento negativo foram transformados para zero.

As taxas de crescimento de diferentes intervalos quinzenais, provenientes dos 180 dias de acompanhamento no campo e em condições ótimas e de 90 dias dos experimentos de periodicidade alimentar e competição intraespecífica foram agrupadas por classe de tamanho e verificadas quanto à normalidade e homocedasticidade. Como ambas não foram obedecidas, mesmo após a transformação dos dados para $\text{Log}(a+1)$, o uso de testes não paramétricos se mostrou necessário (Sokal & Rohlf, 1995), utilizando-se os dados não transformados.

Para a comparação das taxas de crescimento entre mais de dois tratamentos foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis (K-W), seguido de comparações múltiplas de Kruskal-Wallis (referido no texto como *CMKW*) (Campos, 1979).

O teste de Mann-Whitney (teste U) (M-W) foi utilizado quando da comparação de apenas dois tratamentos.

Para comparar o padrão das curvas de sobrevivência dos animais no experimento de densidades foi utilizado o teste de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para duas amostras.

A frequência de redução no tamanho da concha dos indivíduos foi comparada por tabela de contingência de Qui-quadrado.

1. Padrão de atividade

Foram observados em média 30 ± 6 indivíduos de *Stramonita* a cada hora de observação.

Os indivíduos de *Stramonita haemastoma* apresentaram-se significativamente mais ativos durante períodos de maré alta do que em maré baixa (Student $t_{24, 24} = 2,772$, $p = 0,008$) (Figura 9). Nestes períodos, quando os animais estavam submersos, uma proporção maior de indivíduos estava forrageando e alimentando-se, enquanto que durante as marés baixas a maioria dos animais se apresentava inativa, entocada em fendas e/ou frestas (Figura 10). Existe uma relação positiva significativa entre o nível da água e a proporção de indivíduos ativos (Regressão linear: $R^2 = 0,1289$, $F = 6,809$, $p = 0,012$) (Figura 11).

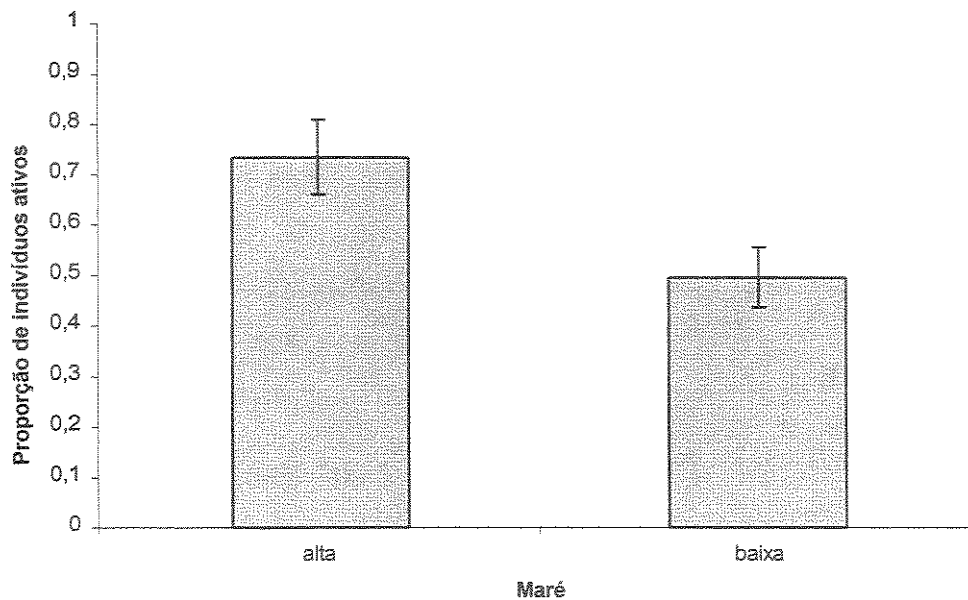


Figura 9. Proporção de indivíduos ativos em condições de maré alta e baixa, tanto diurnas quanto noturnas. Médias e desvios padrão destransformados.

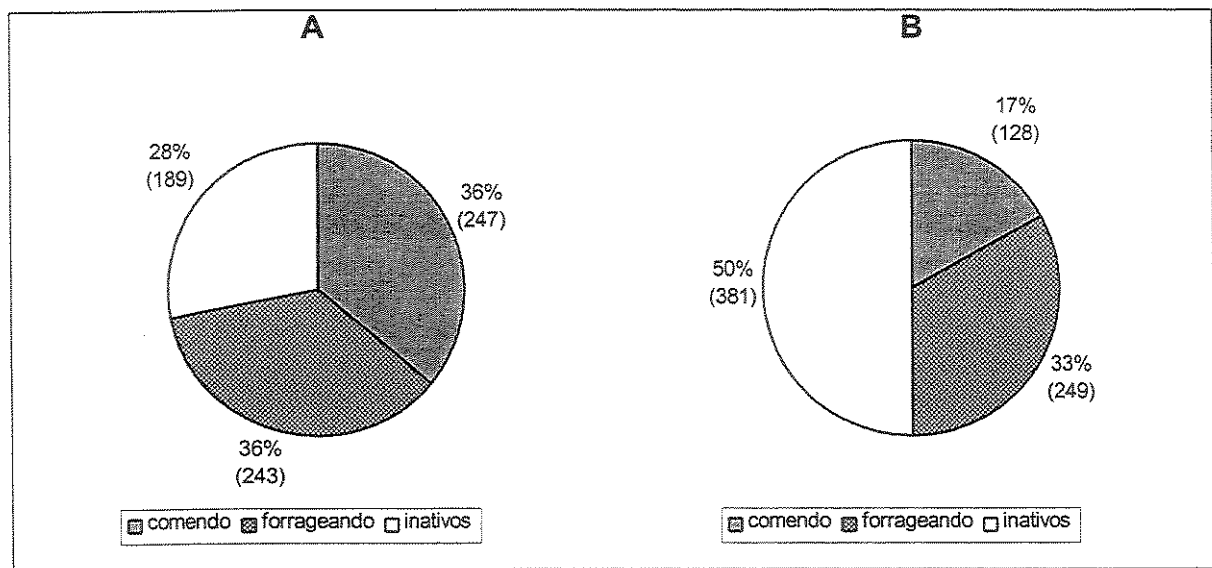


Figura 10. Distribuição das atividades realizadas pelos indivíduos de *Stramonita haemastoma*. A - durante períodos de maré alta, B - durante períodos de maré baixa. Totais absolutos entre parênteses.

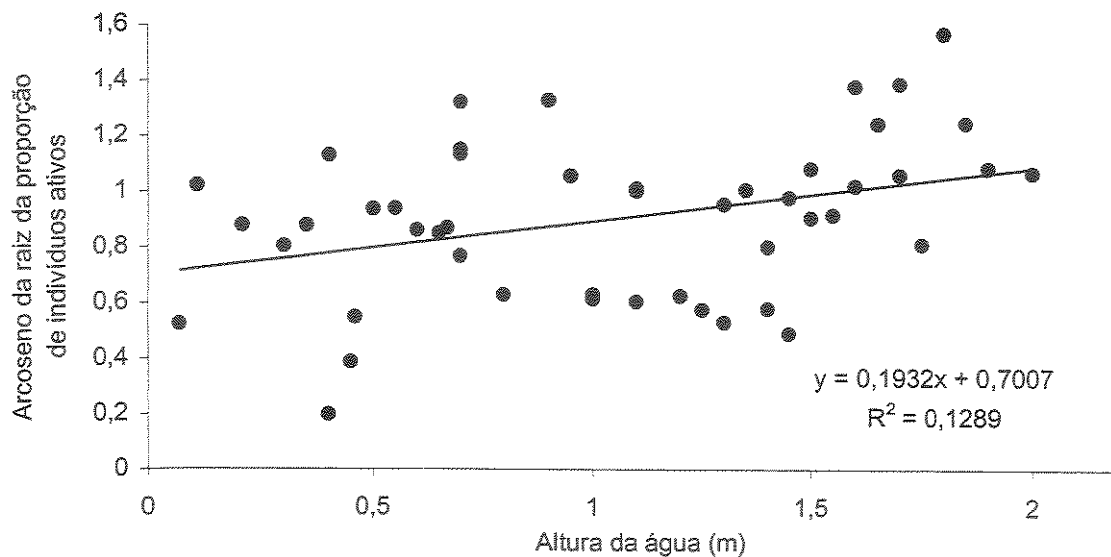


Figura 11. Regressão linear entre a proporção de indivíduos ativos (transformada para arcoseno da raiz quadrada) e a altura da água no costão. $F = 6,809$, $p=0,012$.

A média de indivíduos ativos observada durante o período noturno não foi significativamente diferente da observada durante o período diurno (Student $t_{22, 26} = 1,271$, $p = 0,210$) (Figuras 12 e 13). Embora não tenha sido encontrada diferença significativa na atividade dos indivíduos entre os períodos diurnos e noturnos, as observações de campo mostraram que durante a noite os animais estavam mais ativos no sentido de se deslocarem com maior velocidade, cobrindo áreas maiores num mesmo período de tempo.

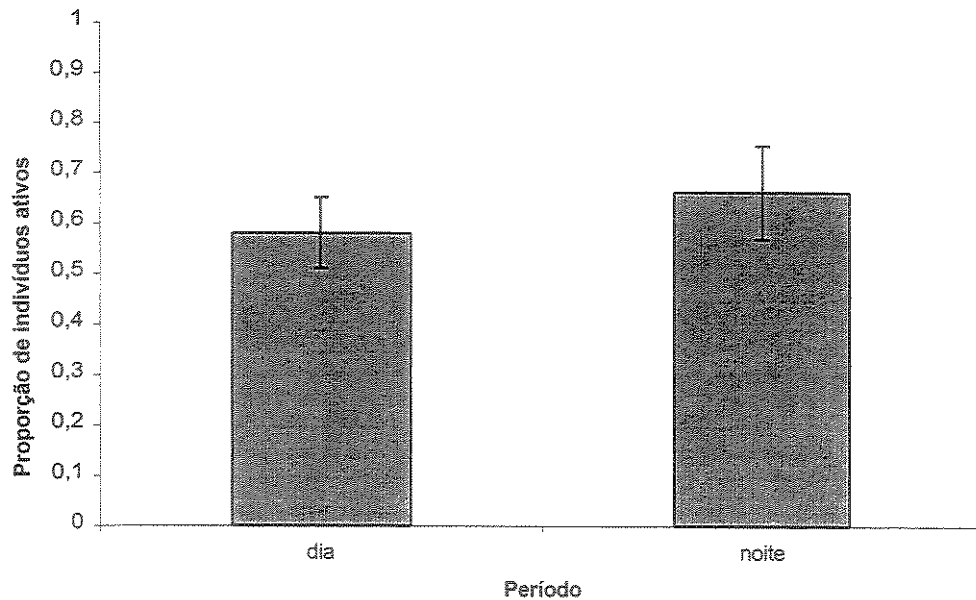


Figura 12. Indivíduos de *S. haemastoma* ativos nos períodos diurno e noturno. Médias e desvios padrão destransformados.

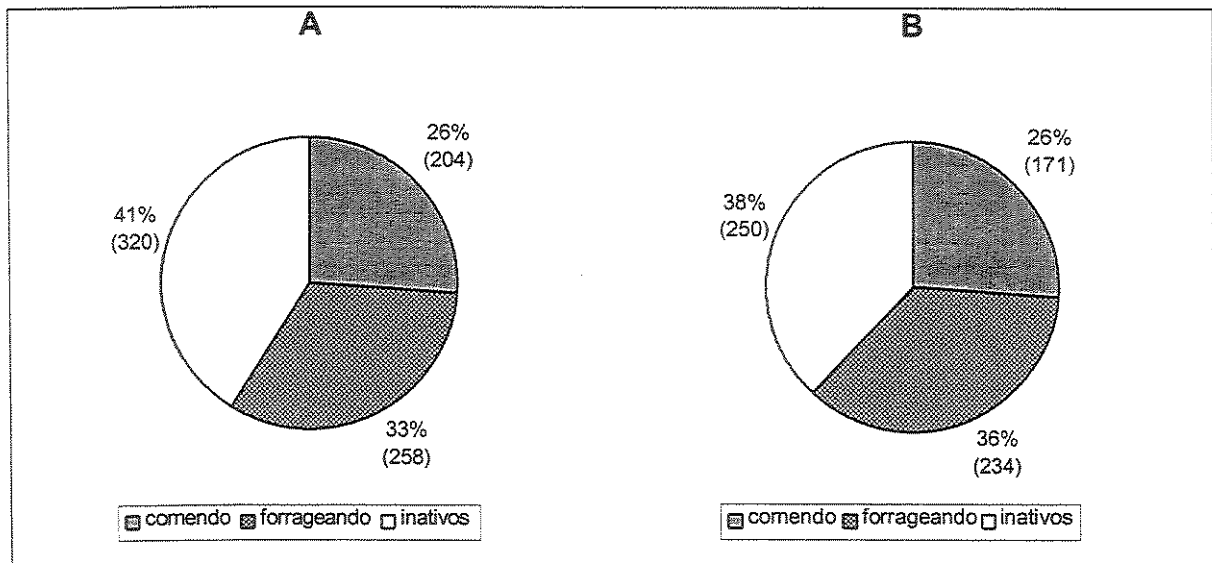


Figura 13. Distribuição das atividades realizadas pelos indivíduos de *Stramonita* durante os períodos diurno (A) e noturno (B). Totais absolutos entre parênteses.

Entre os animais ativos (forrageando ou se alimentando), independentemente do período, a maioria estava se alimentando ou se deslocando sobre o bivalve *Isognomon alatus*, e com menor frequência sobre o bivalve *Brachidontes solisianus* (Figura 14).

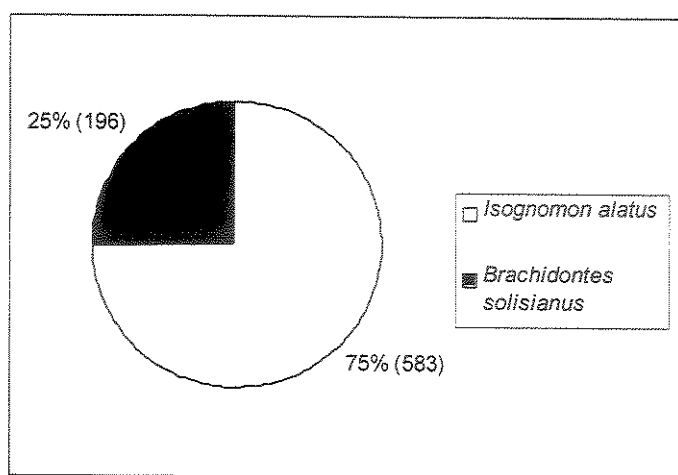


Figura 14. Proporção dos indivíduos de *Stramonita haemastoma* em atividade sobre diferentes substratos animais. Total absoluto entre parênteses.

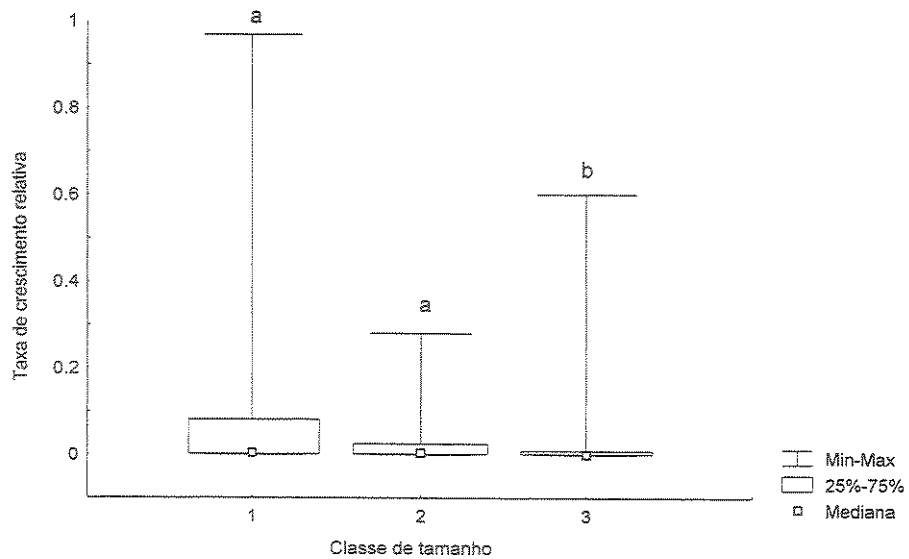
2. Crescimento da concha de *S. haemastoma*

A salinidade da água dos aquários manteve-se praticamente constante durante todo o período de experimentação, ficando por volta de 34,4 ‰, o que se aproxima da salinidade normal da água do mar na região de São Sebastião (34 ‰). A temperatura da água, por sua vez, sofreu grandes variações, oscilando entre 23 e 31 °C, a maior temperatura registrada no final do mês de janeiro, no meio do verão.

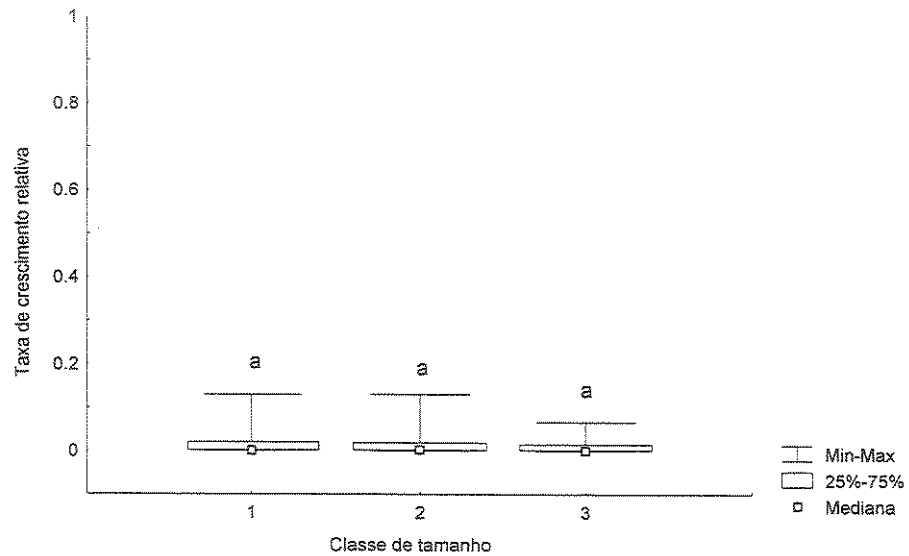
2.1. Condições ótimas versus condições naturais

Os animais acompanhados sob condições ótimas de laboratório apresentaram taxas de crescimento relativas significativamente diferentes entre as classes de tamanho. Para os indivíduos provenientes de Barequeçaba, caramujos das classes 1 e 2 não apresentaram diferenças no crescimento (*CMKW*: $p > 0,05$), mas ambos cresceram significativamente mais que os caramujos da classe 3 (*CMKW*: $p < 0,05$ para ambos) (*K-W*: $H = 18,847$, $p < 0,001$) (Figura 15A). Para os provenientes do Segredo, indivíduos da classe 1 cresceram mais que os da classe 2 (*CMKW*: $p < 0,05$), que cresceram mais que os da classe 3 (*CMKW*: $p < 0,05$). Os animais da classe 1 apresentaram crescimento significativamente maior que os da classe 3 (*CMKW*: $p < 0,05$) (*K-W*: $H = 84,375$, $p < 0,001$) (Figura 16A).

Já para os animais acompanhados no campo, não houve diferença significativa nas taxas de crescimento relativas entre as classes de tamanho, tanto para caramujos de Barequeçaba (*K-W*: $H = 0,771$, $p = 0,680$) (Figura 15B) quanto para os do Segredo (*K-W*: $H = 0,357$, $p = 0,836$) (Figura 16B).



A



B

Figura 15. Variação das taxas de crescimento relativas para as três classes de tamanho de *S. haemastoma* provenientes da Praia de Barequeçaba. A - condições ótimas, B – campo. Letras diferentes indicam diferença significativa.

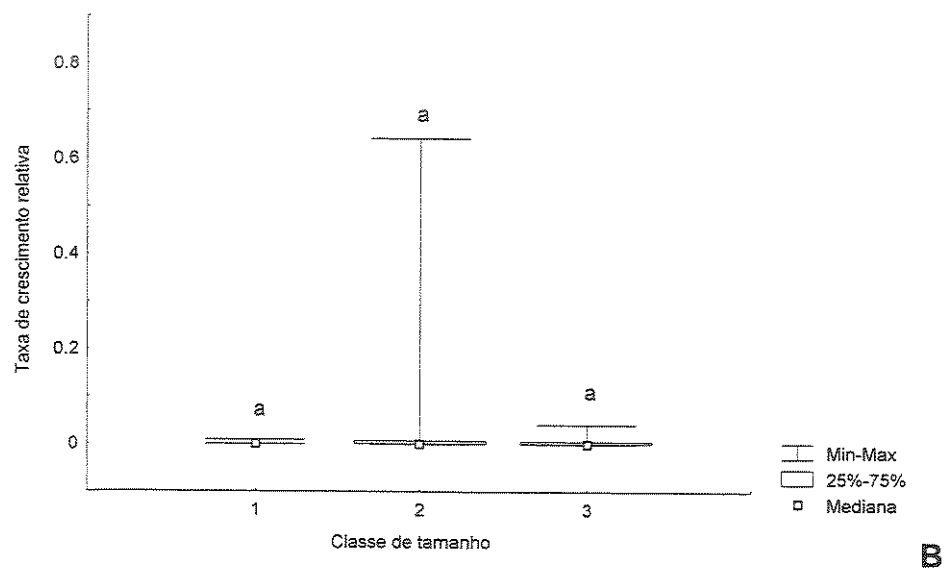
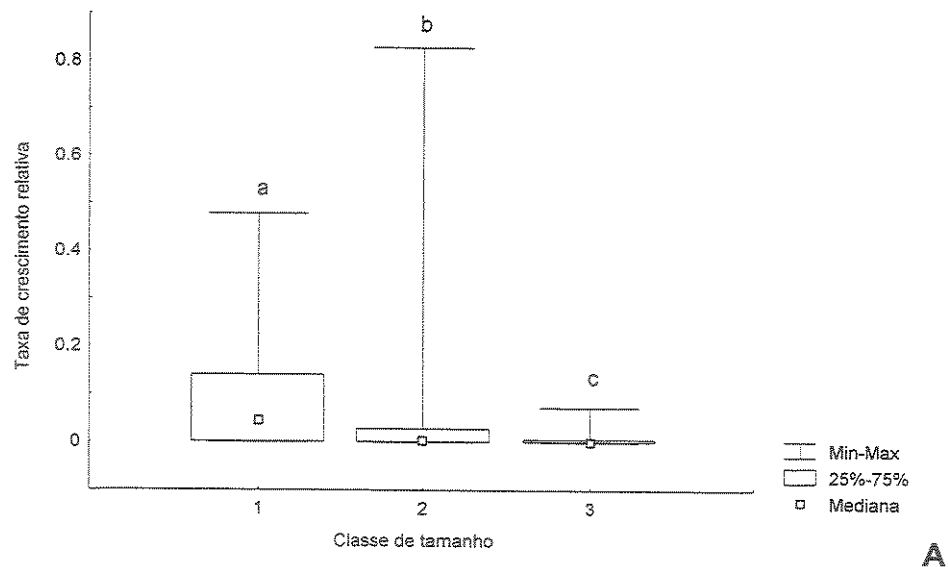
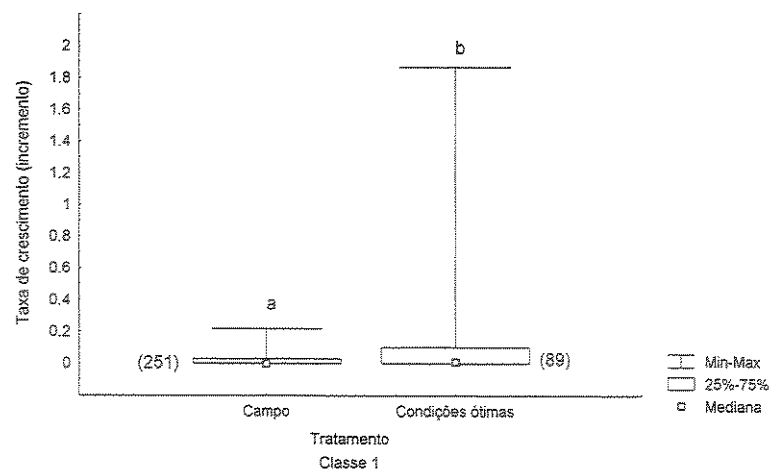


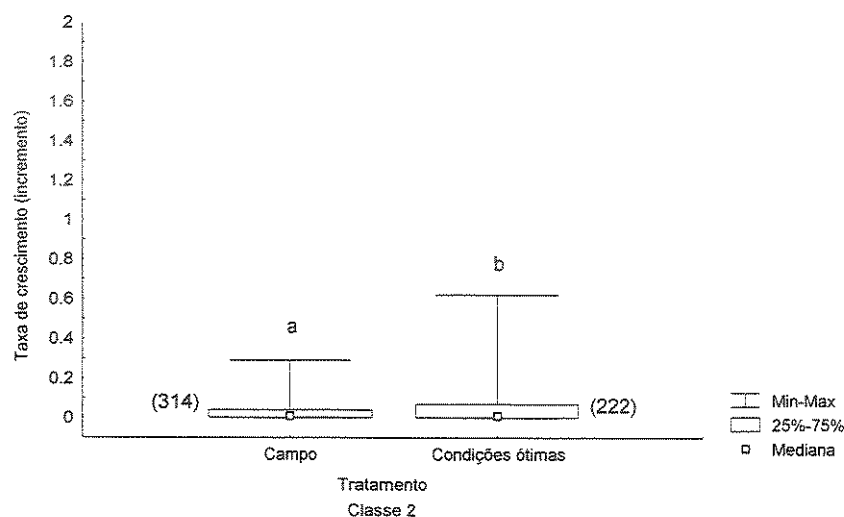
Figura 16. Variação das taxas de crescimento relativas para as três classes de tamanho de *S. haemastoma* provenientes da Praia do Segredo. A - condições ótimas, B - campo. Letras diferentes indicam diferença significativa.

Ao se comparar as taxas de crescimento absolutas (incremento) dos caramujos acompanhados sob condições ótimas e no campo, encontra-se resultados semelhantes para indivíduos das diferentes classes de tamanho. Os animais das classes 1 e 2 do Segredo não atingiram seu potencial de crescimento em condições naturais, apresentando crescimento menor no campo do que em condições ótimas (classe 1: M-W: $U=51,000$, $p=0,058$; classe 2: M-W: $U=17697,0$, $p<0,001$) (Figura 17A, B). Já animais da classe 3 não apresentaram diferença significativa nas taxas de crescimento entre campo e condições ótimas (M-W: $U=14562,5$, $p=0,591$) (Figura 17C). Quanto aos indivíduos do costão de Barequeçaba, caramujos no campo apresentaram crescimento significativamente menor que os dos aquários, tanto na classe 1 (M-W: $U=9064,0$, $p=0,004$) como na classe 2 (M-W: $U=31507$, $p=0,045$) (Figura 18A, B). Caramujos da classe 3 tiveram taxa de crescimento semelhante no campo e em condições ótimas (M-W: $U=5529,0$, $p=0,593$) (Figura 18C).

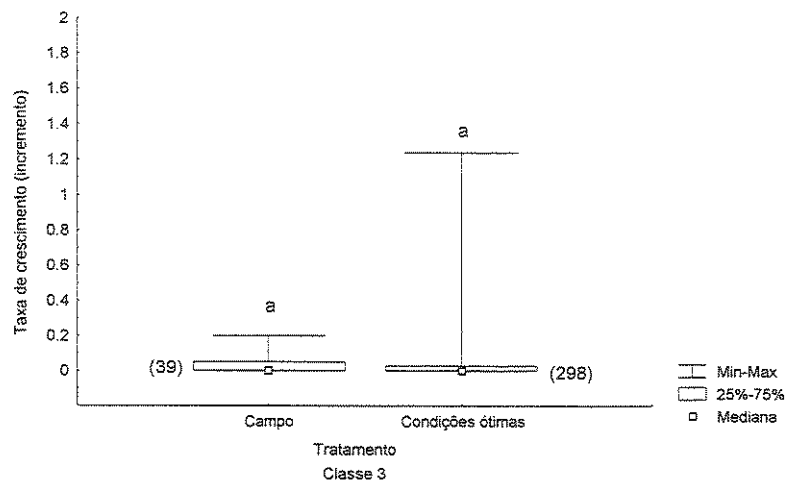
Nos aquários, os caramujos de Barequeçaba desovaram em grande quantidade a intervalos esporádicos ao longo dos seis meses de experimento, totalizando cerca de 30 dias de oviposição. Quando esse comportamento ocorria, as desovas eram imediatamente removidas dos aquários e a água trocada para retirada dos prováveis estímulos para reprodução.



A

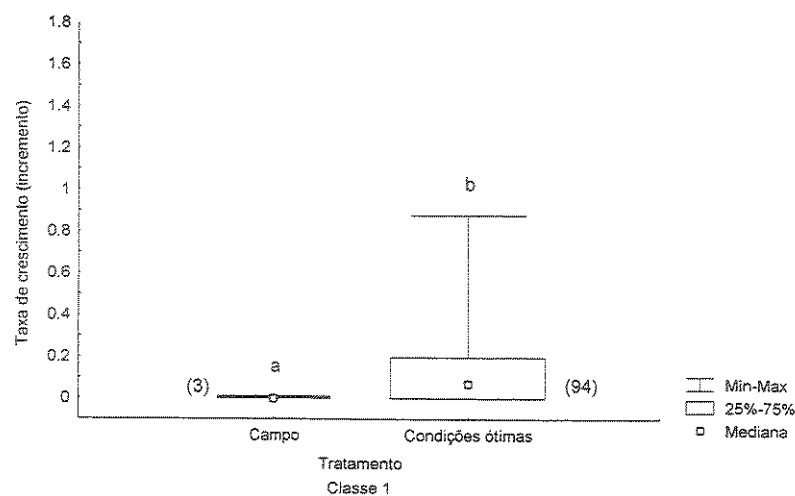


B

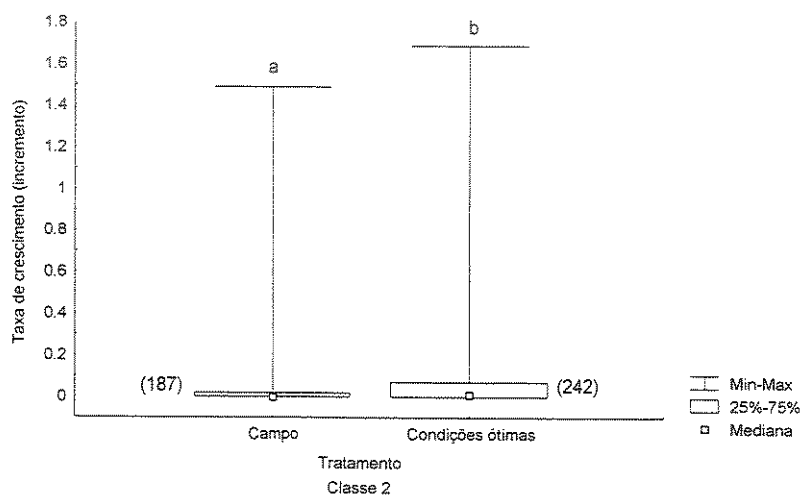


C

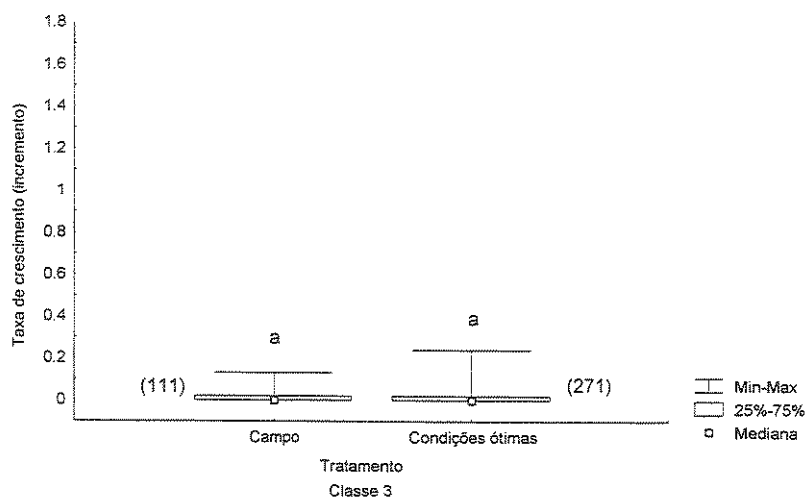
Figura 17. Variação das taxas de crescimento absolutas (em 15 dias) para os indivíduos de *S. haemastoma* de Barequeçaba, pertencentes às diferentes classes de tamanho: A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes representam diferença significativa. O número entre parênteses corresponde ao n amostral.



A



B

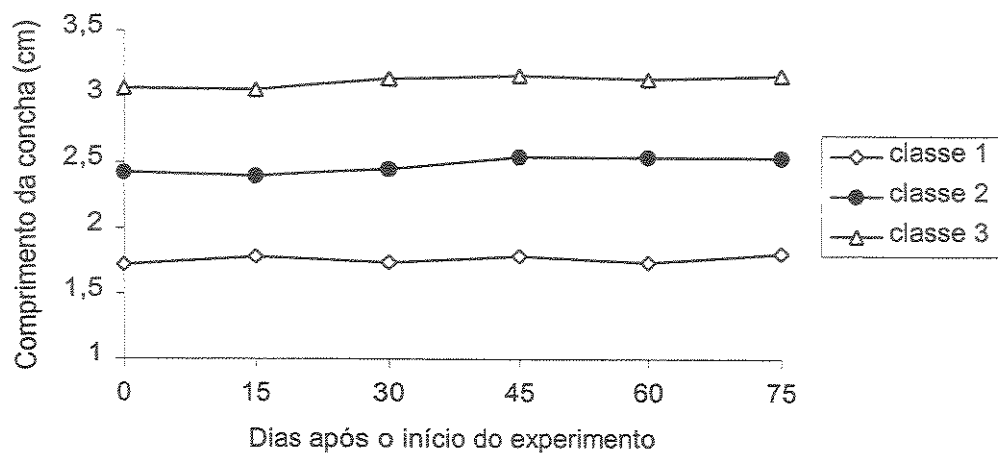


C

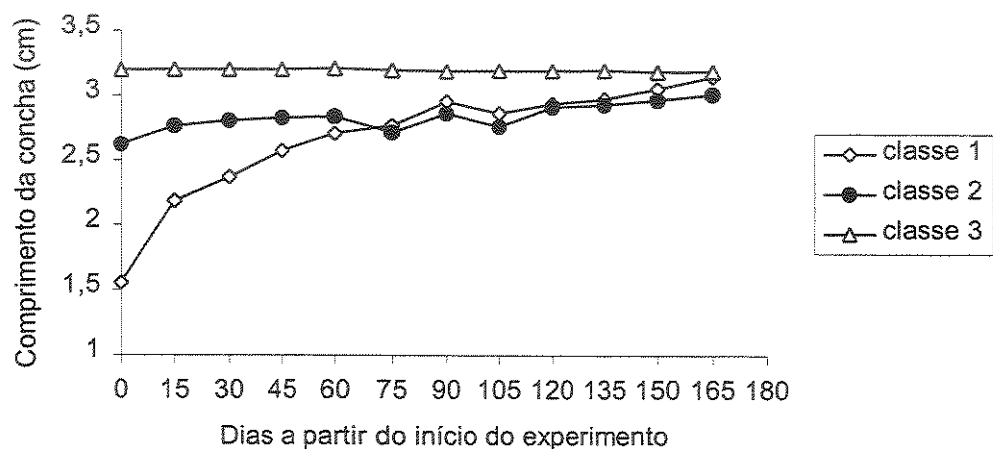
Figura 18. Variação das taxas de crescimento absolutas (em 15 dias) para os indivíduos de *S. haemastoma* do Segredo, pertencentes às diferentes classes de tamanho: A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes representam diferença significativa. O número entre parênteses corresponde ao n amostral.

Observando-se o comprimento total da concha dos indivíduos de *Stramonita haemastoma* ao longo do tempo, pode-se ter uma idéia de quanto esse gastrópode cresce durante um certo período (Figuras 19 e 20). Em condições ótimas, indivíduos pequenos provenientes de Barequeçaba atingiram aproximadamente 1,78 vezes o seu tamanho inicial em 75 dias, enquanto os do campo atingiram apenas 1,05 vezes seu tamanho no mesmo período de tempo. Já os do Segredo alcançaram aproximadamente 1,34 vezes seu tamanho original em 30 dias, enquanto os do campo não apresentaram crescimento neste período.

Comparando-se as Figuras 19 e 20 fica evidente que existe um perfil comum de crescimento da concha para condições ótimas e para condições naturais, padrão este independente do local de origem dos caramujos.

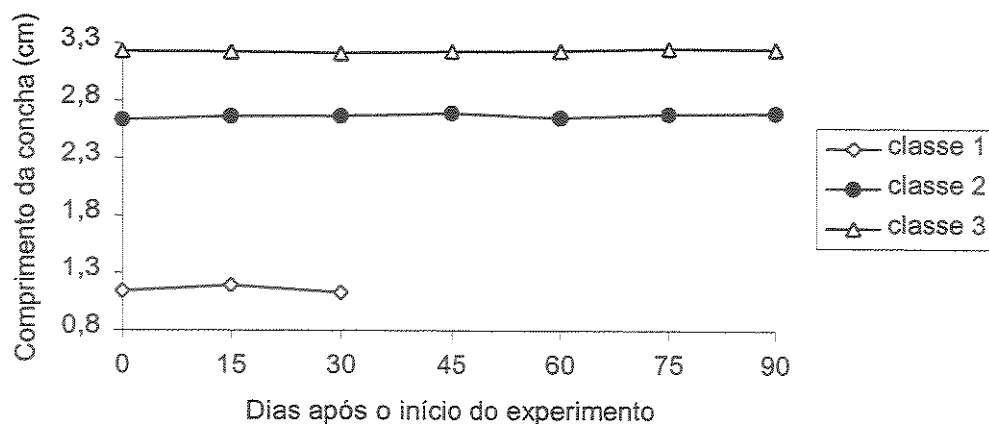


A

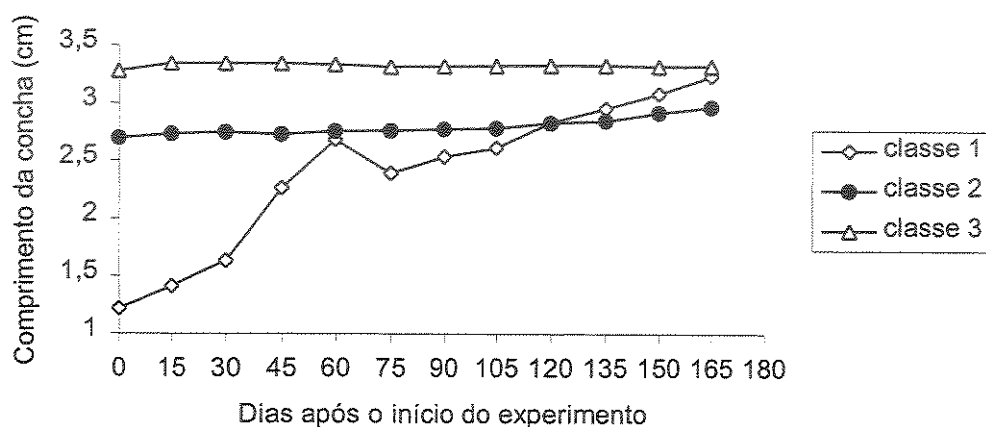


B

Figura 19. Crescimento absoluto dos indivíduos de *S. haemastoma* que sobreviveram até o final do experimento, nas três classes de tamanho, para os indivíduos de Barequeçaba. A- campo, B - condições ótimas.



A



B

Figura 20. Crescimento absoluto dos indivíduos de *S. haemastoma* que sobreviveram até o final do experimento, nas três classes de tamanho, para os indivíduos do Segredo. A- campo, B - condições ótimas.

Os dados de comprimento inicial da concha dos indivíduos de *Stramonita haemastoma* acompanhados no campo (Barequeçaba e Segredo) não apresentaram distribuição normal. Em Barequeçaba houve predomínio de indivíduos menores enquanto no Segredo os maiores foram mais freqüentes. Os animais do Segredo eram significativamente maiores que os de Barequeçaba quando o acompanhamento foi iniciado (K-S: $p < 0,001$) (Figuras 21 e 22).

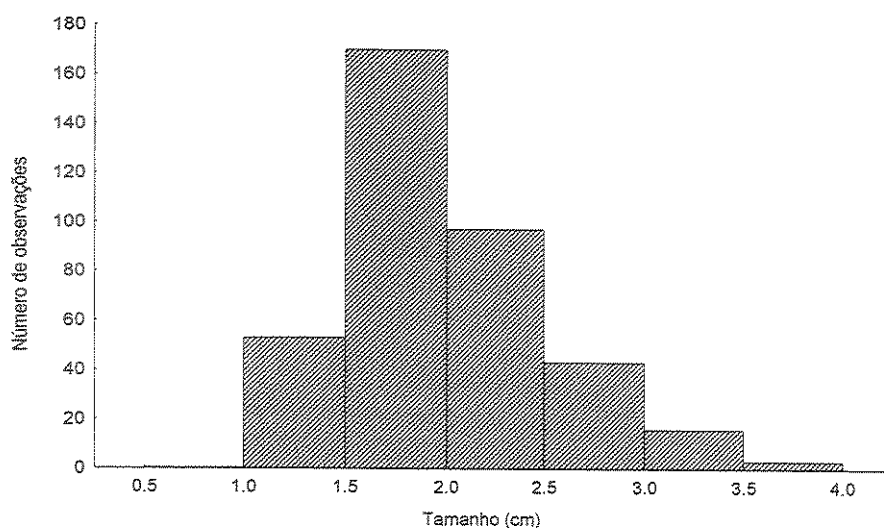


Figura 21. Distribuição dos comprimentos iniciais dos indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia de Barequeçaba. Categorias de 0,5 cm.

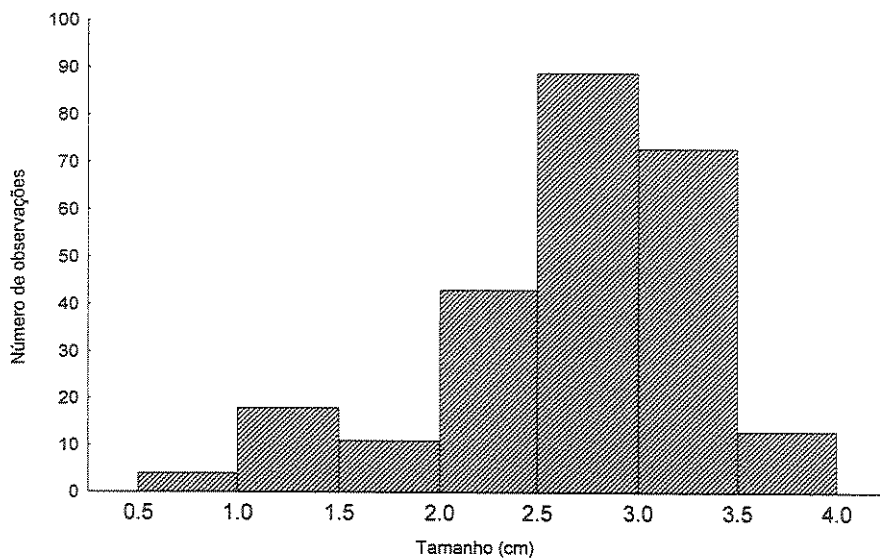


Figura 22. Distribuição dos comprimentos iniciais dos indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia do Segredo. Categorias de 0,5 cm.

Comparando-se as taxas de crescimento absolutas (incremento) de caramujos da mesma classe de tamanho entre praias encontra-se que, em condições ótimas, indivíduos da classe 1 do Segredo cresceram significativamente mais do que os de Barequeçaba ($U=3187,0$, $p=0,004$) (Figura 23A), enquanto que os das classes 2 e 3 não apresentaram diferenças de crescimento entre as praias (classe 2: $U=26598,5$, $p=0,848$; classe 3: $U=37363,5$, $p=0,109$) (Figura 23B e C). Por outro lado, no campo, os animais da classe 1 não apresentaram diferença de crescimento entre Segredo e Barequeçaba ($U=298,5$, $p=0,492$) (Figura 24A), mas indivíduos das classes 2 e 3 cresceram significativamente mais em Barequeçaba (classe 2: $U=24284$, $p<0,001$; classe 3: $U=1607,5$, $p=0,009$) (Figura 24B e C).

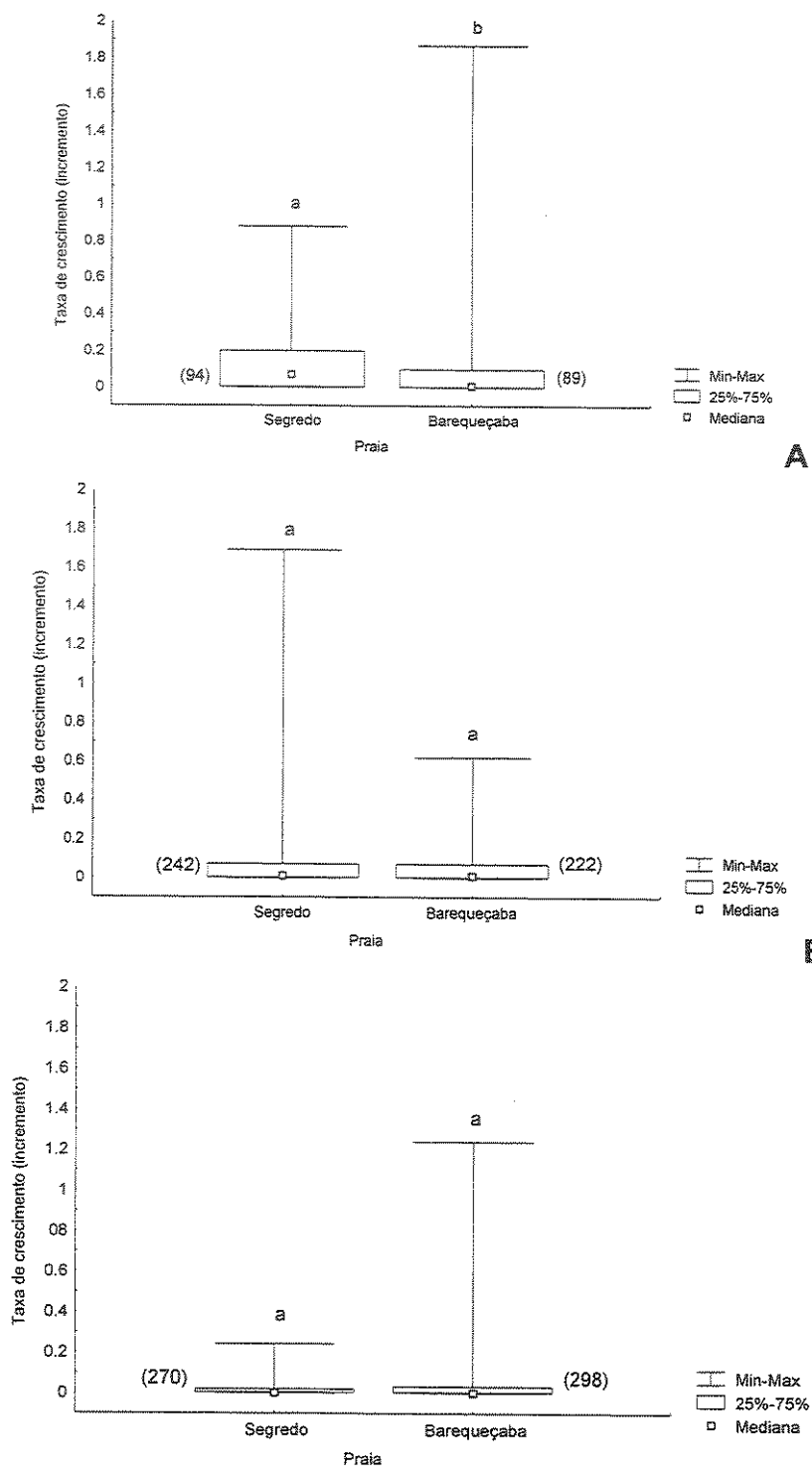


Figura 23. Variação das taxas de crescimento entre indivíduos de *S. haemastoma* pertencentes à mesma classe de tamanho, mas provenientes de praias diferentes. Dados para Condições ótimas. A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.

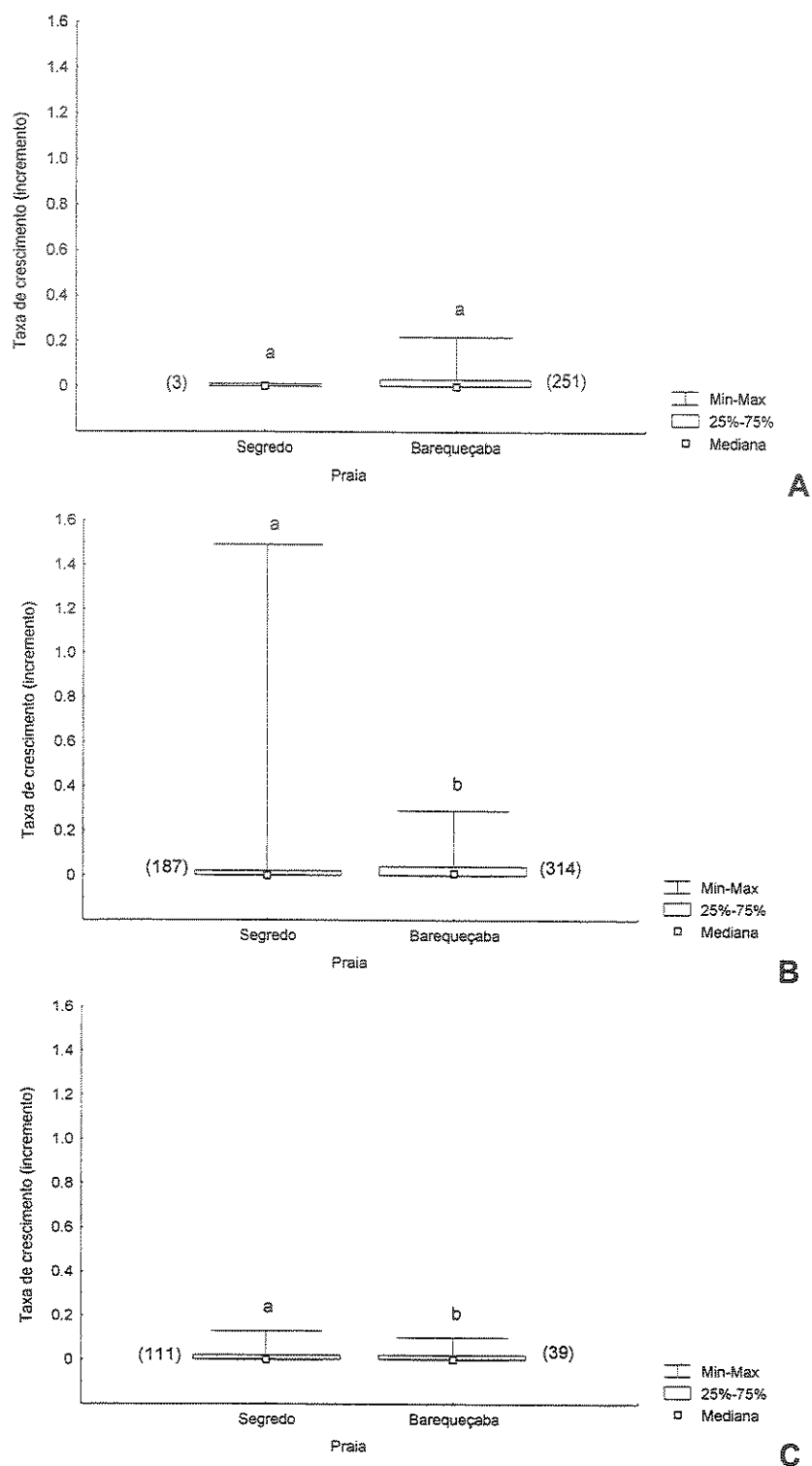


Figura 24. Variação das taxas de crescimento entre indivíduos de *S. haemastoma* pertencentes à mesma classe de tamanho, mas provenientes de praias diferentes. Dados para Campo. A-classe 1, B-classe 2, C-classe 3. Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.

2.2. Periodicidade alimentar

Para os indivíduos de *Stramonita haemastoma* acompanhados sob diferentes freqüências de alimentação, não houve diferença significativa de crescimento entre os do controle e aqueles alimentados semanalmente (CMKW: $p>0,05$). Entretanto, caramujos que se alimentavam de 15 em 15 dias apresentaram taxa de crescimento significativamente menor tanto em relação àqueles que se alimentavam semanalmente (CMKW: $p<0,05$), quanto aos do controle (CMKW: $p<0,05$) (K-W: $H=19,3737$, $p<0,001$) (Figura 25).

Durante o experimento, foi observada a ocorrência de canibalismo entre os animais, principalmente entre os indivíduos submetidos a jejum de 15 dias.

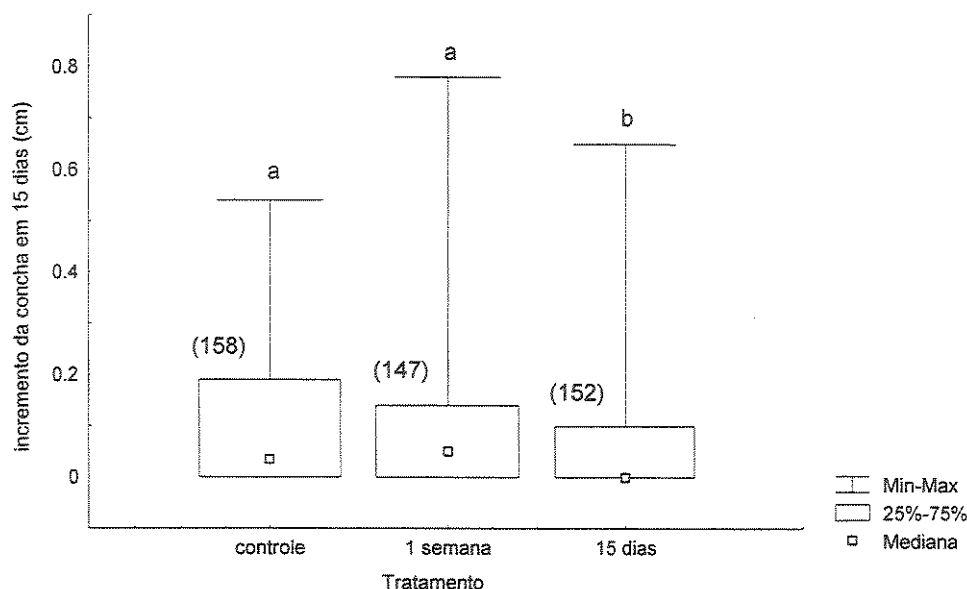


Figura 25. Variação das taxas de crescimento (em 15 dias) dos indivíduos de *S. haemastoma* nos três tratamentos de freqüência alimentar. Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.

2.3. Competição intraespecífica: densidades

No experimento de competição, as taxas de crescimento dos caramujos submetidos à densidade de 5 indivíduos por aquário foram significativamente maiores que as apresentadas pelos animais submetidos à densidade de 20 indivíduos por aquário (M-W: $U=3374,5$, $p=0,017$) (Figura 26). A sobrevivência dos animais no tratamento de menor densidade também foi maior que a dos animais submetidos ao de maior densidade (K-S: $p<0,05$) (Figura 27).

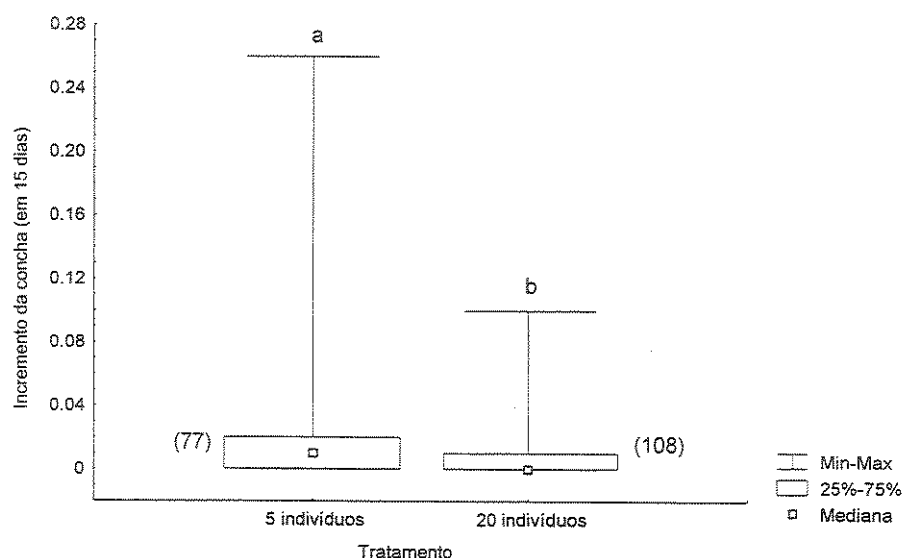


Figura 26. Variação das taxas de crescimento (em 15 dias) dos indivíduos de *S. haemastoma* nos dois tratamentos de competição (densidades). Letras diferentes indicam diferença significativa. O número entre parênteses representa o n amostral.

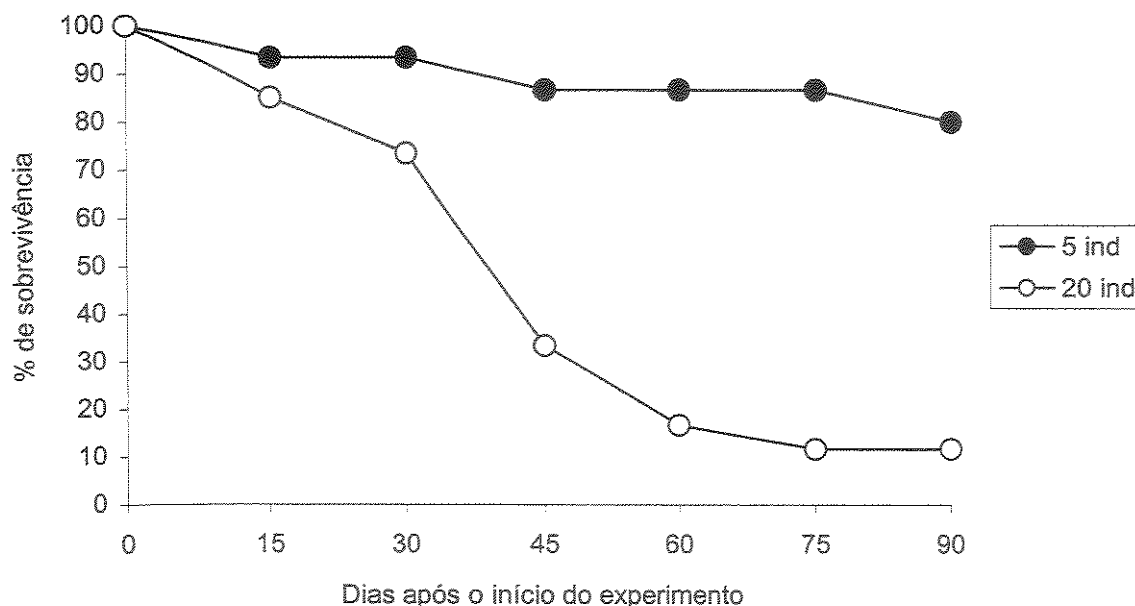


Figura 27. Porcentagem de sobrevivência ao longo do experimento dos indivíduos de *S. haemastoma* nos dois tratamentos de competição intraespecífica (5 e 20 indivíduos por aquário).

3. Diminuição de tamanho

Como ocorreu redução no tamanho da concha de alguns indivíduos ao longo do acompanhamento do crescimento, foi feita uma análise do percentual de ocorrência dessa diminuição por classe de tamanho, visando avaliar seu grau de incidência e sua prevalência, assim como investigar possíveis erros associados ao processo de medida da concha dos animais. Verificou-se que a frequência dessa redução ficou em torno de 20% dos indivíduos medidos, com aumento na classe de indivíduos maiores, o que em princípio, descarta a possibilidade de erros de medida associados ao tamanho dos indivíduos (Tabela I).

Tabela I. Freqüência de medidas que apresentaram redução no tamanho da concha em períodos quinzenais de acompanhamento das taxas de crescimento, por classe de tamanho de *Stramonita haemastoma*. Valor do teste de contingência de $\chi^2 = 18,67$, $p < 0,05$, $gl = 2$.

Classe de tamanho	Freqüência de redução (%)	n de medidas
1	262 (18,3)	1431
2	293 (21,6)	1356
3	342 (25,0)	1366

1. Padrão de atividade

Comparando padrões de atividade entre gastrópodes de zonas temperadas e tropicais Bertness *et al.* (1981) observaram uma diferença significativa na atividade dos caramujos dessas duas regiões geográficas quando estes se encontravam emersos ou submersos. Espécies de região temperada, como *Thais lapillus*, *Littorina littorea*, *L. obtusata* e *L. saxatilis*, apresentaram maior atividade quando em submersão, presumivelmente evitando estresses físicos (Menge, 1978a, b) e predação por aves e mamíferos. Por outro lado, espécies da região tropical, como *Purpura pansa*, *Acathina brevidentata* e *Thais triangularis*, permaneceram inativas quando submersas, provavelmente como estratégia para evitar predação por peixes, mais intensa em regiões tropicais (Bertness *et al.*, 1981). Entretanto, indivíduos de *Stramonita haemastoma* observados no presente trabalho exibiram maior atividade em submersão, ao contrário do padrão observado para espécies tropicais. Fatores abióticos de risco, como dessecação e superaquecimento, são maiores quando os gastrópodes se encontram emersos (Vermeij, 1972), principalmente em regiões tropicais onde as temperaturas são mais elevadas (Garrity & Levings, 1981; Menge & Lubchenco, 1981). Nestas ocasiões, é comum o uso de abrigos como proteção contra estresses físicos (Garrity, 1984). Por outro lado, interações biológicas (competição, predação) devem ocorrer relativamente com maior frequência ou mais intensamente durante

períodos de submersão (Garrity, 1984). Entretanto, em cinco anos de trabalhos realizados no costão de Barequeçaba, não foi observada a presença de peixes potencialmente predadores destes gastrópodes (obs. pess.) como *Epinephelus guaza* (garoupa), *Trachinotus falcatus* (pampo) e *Halichoeres* sp. (budião) (ver Duarte, 1990). Dois fatores podem, então, contribuir para uma maior atividade de *S. haemastoma* em submersão: riscos quase certos de estresse físico durante períodos de emersão e a baixa ocorrência de predadores no local. Segundo McMahon (1992), *Stramonita* diminui seu metabolismo, não se alimentado nem se deslocando em períodos de longa emersão (6-8 dias), e diminui sua taxa de alimentação com variações na salinidade, o que acontece durante as oscilações de maré (Garton & Stickle, 1980). Além disso, como a predação por peixes ou caranguejos não é um fator constante, os caramujos podem permanecer ativos até que percebam a presença de um predador, por evidências diretas ou indiretas como sinais químicos liberados por coespecíficos predados, diminuindo sua atividade e se deslocando para a proteção de abrigos, como foi observado para *Concholepas concholepas* (Serra *et al.*, 1997), *Nassarius siquojorensis* (Morton & Chan, 1999), *Nucella lapillus* e *Thais lamellosa* (Appleton & Palmer, 1988; Marko & Palmer, 1991) e mesmo *S. haemastoma* (Vadas Sr., *et al.*, 1994). Esta estratégia permite aos animais se alimentar e reproduzir, diminuindo a probabilidade de morrerem precocemente ou sofrerem danos fisiológicos que poderiam comprometer seu desempenho futuro. No caso de gastrópodes, evitar a mortalidade em condições severas parece ser o fator mais importante determinando quando permanecer sob a proteção de abrigos (Burrows & Hughes, 1991).

Durante períodos noturnos as temperaturas, tanto da água quanto do ar, são mais baixas que em períodos diurnos, o que justifica maior atividade de forrageamento durante a noite, uma vez que sob menores temperaturas os riscos de dessecação também são menores. Os resultados aqui encontrados para *S. haemastoma* sugerem uma tendência para este padrão, já observado para *Thais* (*Stramonita*) *haemastoma* e outros predadores como *Thais deltoidea*, *T. rustica*, *Leucozonia nassa* e *Morula nodulosa* (Ingham & Zischke, 1977). As observações de campo mostraram também que outras variáveis, além da proporção de indivíduos ativos, como distância percorrida pelos indivíduos, devem ser medidas para que se tenha uma idéia mais apurada sobre o padrão de atividade deste gastrópode. Outros trabalhos já haviam detectado grande variabilidade no padrão de atividade de *Stramonita*, atribuindo essa variação à influência de condições amenas ou adversas ao forrageamento, anteriores ao período de observação, diminuindo ou intensificando, respectivamente, as respostas dos caramujos (Lavrado, 1992).

O fato dos indivíduos de *Stramonita* estarem se alimentando principalmente do bivalve *Isognomon alatus* pode ser devido à uma preferência por este alimento, ou simplesmente devido à maior abundância deste recurso no costão. Como a disponibilidade de recursos no ambiente não foi quantificada, nada pode ser afirmado. Entretanto, pode-se verificar que a concentração de *Isognomon* se localiza numa faixa inferior à de *Brachidontes solisianus*, ficando portanto mais tempo em submersão, o que possivelmente privilegiaria a utilização deste recurso. Foi ainda observado que, durante períodos de inatividade, os animais permaneciam abrigados principalmente em locais protegidos formados pelas

conchas de *Isognomon*, continuando portanto perto do alimento mais consumido. Nenhum indivíduo abrigado na região de *Brachidontes* foi observado, talvez porque o pequeno tamanho deste bivalve não permita grandes possibilidades de abrigo. A energia despendida na procura de presas é um fator importante que afeta a eficiência de crescimento. Em populações naturais esta eficiência diminui à medida que o tempo de procura por presas aumenta (Bayne & Newell, 1983; Garton, 1986). Permanecendo abrigado na área de alimentação durante períodos de inatividade, *S. haemastoma* diminui o tempo de procura por presas durante períodos de atividade, economizando energia que poderá deste modo ser empregada em outras funções. *Nucella lapillus* também apresenta esse tipo de comportamento, observado por Johnson *et al.* (1998), que argumentam que a maior mortalidade da craca *Semibalanus balanoides* ao redor de abrigos no costão se deve à maior predação por parte de *N. lapillus* nestes locais. Futuras observações sobre a disponibilidade de recursos no ambiente relacionada à preferência alimentar de *Stramonita* são necessárias para que se entenda melhor a utilização de recursos, tanto abrigos como alimento por este gastrópode.

Estratégias de divisão do tempo em períodos de atividade e repouso buscam maximizar o aproveitamento dos recursos alimentares para crescimento e reprodução, minimizando os riscos de predação, desalojamento por ondas e estresses fisiológicos. Portanto, a estratégia adotada por *Stramonita haemastoma* parece ser variável, de acordo com as diferentes pressões encontradas em ambientes diversos.

2. Crescimento da concha de *S. haemastoma*

2.1. Condições ótimas versus condições naturais

De maneira geral, os animais de tamanho menor, e portanto mais jovens, apresentaram taxas de crescimento mais elevadas que os de tamanho maior, principalmente quando submetidos a condições ótimas de crescimento. Estes resultados confirmam os obtidos por Brown (1997) para *S. haemastoma*, e indicam a ocorrência de uma desaceleração do crescimento com o aumento do tamanho dos indivíduos (Creese, 1981; Hughes, 1986). Este padrão foi observado em várias espécies de gastrópodes, como *Nucella lapillus* (Burrows & Hughes, 1990), *Nerita atramentosa* (Underwood, 1976), *Cellana tramoserica* (Fletcher, 1984), *Tegula funebris* (Frank, 1965), *Littorina irrorata* (Stiven & Hunter, 1976; Stiven & Kuenzler, 1979), *Siphonaria denticulata* e *S. virgulata* (Creese & Underwood, 1982), *Strombus gibberulus* (Vermeij & Zipser, 1986), *Notoacmea petterdi* (Creese, 1981) e *Ilyanassa obsoleta* (Curtis, 1995), de bivalves, como *Mytilus edulis* (Thompson & Bayne, 1974; Jørgensen, 1976) e *Artica islandica* (Kennish *et al.*, 1994) e de cefalópodes, como *Sepia officinalis* (Koueta & Boucaud-Camou, 1999).

Uma possível causa dos caramujos maiores de Barequeçaba terem apresentado taxas de crescimento semelhantes entre campo e condições ótimas é o fato de, nos aquários, terem investido em reprodução, desovando continuamente, mesmo procurando-se minimizar o estímulo reprodutivo com troca periódica da água. O funcionamento contínuo das bombas para aeração dos aquários acarretou em aumento da temperatura da água, o que pode ter induzido os animais a investirem em reprodução, já que *Stramonita* costuma desovar

durante o verão (Lavrado, 1992) quando as temperaturas estão mais elevadas. Embora a temperatura possa ter influenciado indiretamente o crescimento através da indução à reprodução, este aumento na temperatura não deve ter tido efeito direto no crescimento, uma vez que foi observado por Vermeij (1980) que o crescimento de caramujos é mais lento em temperaturas baixas do que em altas. Esta redução das taxas de crescimento com a diminuição da temperatura foi observada em *Thais haemastoma floridana* (Butler, 1985), *Nucella lapillus* (Bayne & Scullard, 1978; Stickle *et al.*, 1985), *Notoacmea petterdi* (Creese, 1981), *Morula marginalba* (Moran, 1985a) e em *Astraea undosa* (Cupul-Magaña & Torres-Moye, 1996).

Um custo potencial da reprodução deve ser uma redução da energia disponível para o crescimento (Thompson & Bayne, 1974; Bayne & Newell, 1983). O consumo de presas também pode diminuir durante este período (Bayne & Scullard, 1978). Foi observada uma diminuição significativa nas taxas de crescimento de *Morula marginalba* (Moran *et al.*, 1984) e de *Notoacmea petterdi* (Creese, 1981) durante o período de reprodução, e Stickle (1975 *apud* Hughes, 1986) observou que, durante a reprodução, 80% da energia disponível em *Nucella lamellosa* é investida na produção de ovos, cápsulas e fluido intracapsular. É possível que, se encontrando em condições favoráveis, os caramujos da classe 3 tenham alocado uma maior parte de seus recursos energéticos para a reprodução, uma vez que os custos de manutenção devem ser menores nos aquários, onde a presença de fatores que provocariam estresses físicos é menor. Esta alocação diferenciada de recursos em direção à reprodução provavelmente provocou taxas de crescimento menores.

O potencial de crescimento dos animais das classes 1 e 2 de Barequeçaba não está sendo atingido em condições naturais, visto as taxas de crescimento terem sido menores no campo do que em condições ótimas. Caramujos das classes 1 e 2 cresceram tanto quanto os da classe 3 no campo, ao contrário do esperado, uma vez que indivíduos mais jovens geralmente possuem taxas de crescimento maiores que adultos. Esta observação sugere que animais menores estejam sofrendo maiores restrições ao crescimento no campo que os caramujos maiores. Isto deve estar ocorrendo provavelmente devido às características do costão de Barequeçaba. Como este é um costão exposto às ondas, com perfil rochoso quase vertical e superfície lisa, que oferece poucos abrigos, os indivíduos menores podem estar sofrendo restrições severas à atividade de forrageamento, e portanto, limitações ao crescimento. Animais pequenos possuem menor área de pé se comparados aos indivíduos grandes (Etter, 1988), sendo mais suscetíveis ao desalojamento por ondas. Além disso, são mais vulneráveis a fatores abióticos, como temperatura (McMahon, 1992; Boulding *et al.*, 1999), sofrendo um risco maior de dessecação durante períodos de maré baixa. Os animais grandes, por sua vez, possuem área do pé maior, o que possibilita melhor aderência ao costão, e são menos vulneráveis aos efeitos de temperatura, podendo forragear durante períodos em que os indivíduos pequenos não podem (Burrows & Hughes, 1989). Com o aumento do tamanho os indivíduos apresentam uma diminuição na perda de massa devido a estresses físicos, conforme foi observado para *Thais melones* (Garritty, 1984).

O uso de abrigos para evitar dessecação, predadores ou impacto das ondas, é comum entre gastrópodes da zona entremarés (Menge & Lubchenco, 1981),

como observado para *Thais* (= *Nucella*) *canaliculata*, *T. emarginata*, *Littorina scutulata* e *N. lapillus* (Denny *et al.*, 1985; Etter, 1988; Trussel *et al.*, 1993). Entretanto, o tamanho e o peso da concha devem influenciar a disponibilidade de abrigos para os animais. Caramujos com conchas maiores podem ter mais dificuldade em encontrar locais protegidos, sendo forçados a ficarem expostos à ação das ondas, aumentando assim o risco de serem desalojados por elas (Trussel *et al.*, 1993; Johannesson *et al.*, 1997). Assim, em costões como o de Barequeçaba, com grande hidrodinamismo, animais jovens podem estar sujeitos a um “trade-off” entre crescimento e proteção, alimentando-se somente durante períodos de menor risco, e conseqüentemente crescendo menos que o potencial, evitando com isso uma morte precoce. Este tipo de troca é referido por Lima & Dill (1990) como sendo uma estratégia comumente utilizada tanto por animais aquáticos quanto terrestres. Foi observado por Kneib (1987) que muitos organismos apresentam distribuições que aparentemente refletem “trade-offs” entre risco de predação e seu sucesso na taxa de forrageamento. Por outro lado, investir num aumento da área do pé seria vantajoso no sentido de proporcionar maior aderência dos animais ao costão, evitando o risco de desalojamento (Kitching *et al.*, 1966; Etter, 1988). A exposição às ondas é freqüentemente associada a diferenças na natureza e quantidade de alimento disponível, sendo que costões mais batidos possuem uma maior abundância de recursos alimentares (Magalhães, 1988; Lavrado, 1992; Magalhães & Coutinho, 1995; Asbahr, 1996). É bem possível que comida abundante promova um rápido crescimento do corpo, sem a correspondência no aumento da taxa de produção da concha (Kitching & Lockwood, 1974; Davenport *et al.*, 1998). Desta forma,

indivíduos jovens estariam deixando de investir no crescimento da concha para investir em aumento da musculatura do corpo, com um conseqüente aumento na área do pé. Com esta troca, indivíduos pequenos estariam diminuindo o risco de serem desalojados, tanto por conseguirem ficar mais aderidos ao costão, como por encontrarem abrigos mais facilmente devido ao menor tamanho da concha, o que também diminuiria os riscos de dessecação e predação. Segundo Burrows & Hughes (1991) e Boulding *et al.* (1999), caramujos tendem a atingir um tamanho máximo menor em áreas com altos riscos de mortalidade, do que em áreas com menor risco.

Na Praia do Segredo, somente animais grandes atingiram seu potencial de crescimento, quando comparado ao observado em condições ótimas. Por ser o costão do Segredo mais protegido que o de Barequeçaba, apresentando várias possibilidades de abrigo, como tocas feitas por ouriços, e ter inclinação menos acentuada, tanto indivíduos pequenos como grandes têm maior facilidade de encontrar abrigos disponíveis e de tamanho compatível. Ainda, irregularidades no substrato parecem reduzir os custos de exploração do habitat, no que diz respeito à ação de ondas (Gosselin & Bourget, 1989). A faixa dos bivalves *Isognomon* e *Brachidontes* também é mais larga no Segredo, e assim, mesmo em períodos de maré baixa ainda há locais onde os indivíduos menores podem forragear sem sofrer tanto os efeitos de dessecação. Por outro lado, indivíduos pequenos podem estar sofrendo uma maior pressão de predação, uma vez que são mais vulneráveis (Hughes *et al.*, 1992). Esta idéia pode ser reforçada pela menor densidade de *Stramonita* e pela estrutura de tamanho desviada para indivíduos maiores encontrada na praia do Segredo quando o acompanhamento foi iniciado.

O costão de Barequeçaba parece não apresentar grande abundância de predadores potenciais de *S. haemastoma* (obs. pess.), como peixes, permitindo que estes caramujos forrageiem mais em submersão, como visto na análise do padrão de atividade neste trabalho. Ao contrário, um costão como o do Segredo, por estar localizado numa área de maior profundidade e ser mais abrigado, provavelmente possui mais predadores, tanto peixes quanto caranguejos (Menge & Lubchenco, 1981). Boulding *et al.* (1999) verificaram que as taxas de predação por caranguejos são maiores em ambientes abrigados. Vermeij (1978) observou que a atividade de forrageamento em submersão, em locais com abundância de predadores como peixes, só é exibida por gastrópodes que conseguiram atingir um tamanho que lhes permita escapar de tais predadores. Indivíduos de tamanho menor permaneceriam mais tempo protegidos em fendas e crateras até conseguir atingir o tamanho mínimo de escape de predação, como observado para *Thais melones* (Bertness *et al.*, 1981). Ainda, Rawlings (1994) sugere que as taxas metabólicas devem ser substancialmente maiores em caramujos expostos a estímulos de predação, resultando em um aumento do consumo das reservas energéticas, que seriam de outra maneira empregadas em crescimento. Bologna & Heck (1999) colocam que existem diferenças entre habitats quanto ao potencial de ser predado e as taxas de crescimento. Assim, mesmo o costão do Segredo apresentando condições que permitam que o forrageamento se estenda para períodos de emersão, somente os animais de tamanho maior se beneficiam disso. Animais menores provavelmente ficam limitados a forragear em poucos momentos, quando a maré está baixa, enquanto que indivíduos grandes podem permanecer ativos tanto quando estão emersos quanto submersos. Esta maior

amplitude de tempo de forrageamento dos animais grandes provavelmente explica o crescimento potencial da classe 3 ser atingido em condições naturais na Praia do Segredo, enquanto indivíduos das classes 1 e 2 provavelmente estão mais limitados quanto ao tempo de forrageamento, não conseguindo atingir seu potencial de crescimento. Lavrado (1992) observou que *Stramonita* em costões abrigados exibe atividade de forrageamento principalmente durante períodos de maré baixa, o contrário do encontrado no presente trabalho para o costão exposto de Barequeçaba, o que sugere que realmente os caramujos estejam mais limitados quanto ao tempo de forrageamento em ambientes abrigados da ação das ondas, como o costão do Segredo.

Embora indivíduos grandes (classe 3) de Barequeçaba e do Segredo tenham apresentado taxas de crescimento similares tanto no campo como nos aquários de condições ótimas, apenas caramujos do Segredo devem ter atingido seu potencial de crescimento nos aquários. Isto porque os animais de Barequeçaba reproduziram no laboratório, o que deve ter diminuído sua taxa de crescimento. Provavelmente, os indivíduos de Barequeçaba teriam apresentado taxas de crescimento maiores nos aquários do que as encontradas no campo se não tivessem investido parte de sua energia na reprodução, o que sugere que os animais no campo não estejam atingindo seu potencial de crescimento. Já para o Segredo, caramujos em condições ótimas devem ter alocado sua energia disponível para crescimento, uma vez que não reproduziram, indicando que realmente os indivíduos do campo estejam atingindo seu potencial de crescimento. Hughes (1986) coloca que diferentes circunstâncias ambientais tenderiam a acarretar diferentes soluções ótimas em termos de investimento de

energia. Assim, é provável que a proporção de energia disponível investida entre reprodução, manutenção e crescimento tenha sido distinta entre caramujos do Segredo e de Barequeçaba.

O fato dos caramujos da classe 1 estarem crescendo igualmente nas duas praias sugere que as restrições impostas ao crescimento devem ser de igual magnitude nos dois ambientes, embora de qualidade diferente. Porém, como o número de animais desta classe foi escasso no Segredo, futuras observações devem ser feitas para que esse resultado seja confirmado. Por outro lado, animais pertencentes às classes 2 e 3 apresentaram maior crescimento na Praia de Barequeçaba do que no Segredo, sugerindo que o costão exposto estudado apresenta condições mais propícias ao crescimento de *Stramonita*. Além de indivíduos maiores possuírem maior capacidade de adesão ao costão, permitindo uma maior amplitude no tempo de forrageamento, costões batidos costumam apresentar maior abundância de recurso alimentar e menor presença de outras espécies predadoras, como *Morula nodulosa*, *Leucozonia nassa* e *Pisania auritula* (Magalhães & Coutinho, 1995; Magalhães, 1988), o que reduziria o efeito de competição interespecífica. A menor abundância de predadores nesse tipo de ambiente também seria favorável ao crescimento dos caramujos. No Segredo os animais possivelmente estariam sofrendo maiores restrições ao crescimento, tanto pelo maior efeito de competição interespecífica, com a presença de outras espécies de gastrópodes carnívoros, quanto pelas restrições ao forrageamento impostas por predadores de alta mobilidade como peixes e caranguejos, como observado por Lavrado (1992), estudando o padrão de atividade de *Stramonita* em costões abrigados. Estudos futuros abordando o efeito da predação e da

competição interespecífica nesses caramujos são necessários para que se possa confirmar esta hipótese. O costão do Segredo, por ser um ambiente mais heterogêneo, é bastante oneroso no sentido de exigir um maior deslocamento para o encontro de presas por parte dos gastrópodes, apesar de reduzir os custos de exploração do habitat no que diz respeito à ação de ondas (Gosselin & Bourget, 1989). Ainda, tal complexidade estrutural pode fazer com que as presas estejam dispersas em manchas, ao contrário de faixas contínuas encontradas em ambientes mais homogêneos como o de Barequeçaba, aumentando ainda mais os custos de forrageamento.

Geralmente, o tamanho médio de gastrópodes em costões expostos a maior ação de ondas é menor do que o observado em costões protegidos (Brown & Quinn, 1988; Judge, 1988; Etter, 1989). Este padrão foi encontrado aqui, com animais do Segredo apresentando comprimento da concha maior que os de Barequeçaba quando o acompanhamento foi iniciado, e também por Magalhães (1988), trabalhando com *Stramonita* em Saquarema (RJ) e por Magalhães & Coutinho (1995) em Arraial do Cabo. Como foi observado, animais do Segredo apresentaram taxas de crescimento menores que os de Barequeçaba, o que sugere que um caramujo do costão abrigado de mesmo tamanho que um do costão batido seja mais velho. Para *Nucella lapillus* foi observada uma inversão deste padrão, com caramujos de ambientes abrigados apresentando taxas de crescimento maiores que os de costões expostos (Etter, 1989), provavelmente devido à grande importância do hidrodinamismo e ao maior investimento em reprodução por parte dos indivíduos habitantes de costões batidos. Outro ponto bastante discutido é a plasticidade fenotípica de gastrópodes, onde normalmente

se encontram caramujos de concha mais fina e com abertura maior em ambientes expostos à ação de ondas em relação àqueles de costões protegidos, que possuem conchas mais espessas e com abertura menor (Boulding, 1990; Magalhães, 1988; Marini, 1988; Palmer, 1985; Kitching *et al.* 1966). Foi observado que *S. haemastoma* apresenta esta variação na morfologia da concha, acompanhando um gradiente de hidrodinamismo (Asbahr *et al.*, submetido). Este padrão é geralmente explicado por hidrodinamismo e pressões de predação. É bastante especulado que o crescimento da concha de animais de locais distintos seja diferente no que diz respeito ao espessamento das paredes. Acredita-se que caramujos de costões abrigados ao atingir um certo tamanho parem de crescer e comecem a acumular material nas paredes, enquanto os de costões expostos ao atingir o mesmo tamanho comecem a investir em reprodução. Estudos abordando o desenvolvimento do crescimento das paredes da concha em relação ao comprimento total são necessários.

Indivíduos das classes 2 e 3 apresentaram padrão de crescimento similar entre as praias, quando submetidos a condições ótimas, indicando que o potencial de crescimento de *Stramonita haemastoma* é uniforme, independente de seu local de origem. O crescimento deste gastrópode poderia ter sido ainda maior, se as presas oferecidas fossem de melhor qualidade, como ostras e mexilhões, preferidas pelos animais (Duarte, 1990).

2.2. Periodicidade alimentar

A frequência de alimentação parece influenciar a taxa de crescimento de *S. haemastoma* somente quando esta é exposta a períodos longos de

impossibilidade de forrageamento. Períodos como os ciclos de maré parecem não alterar seu crescimento normal, pois após curtos períodos de privação de alimento, o animal tende a se alimentar em uma taxa elevada numa resposta para restabelecer o balanço energético (Hughes, 1986), como demonstrado em *Nucella lapillus* (Bayne & Scullard, 1978). Alguns gastrópodes, como *Nassarius festivus* e *N. siquijorensis* (Morton *et al.*, 1995; Morton & Chan, 1999), quando em privação de alimento, deixam de responder a indícios de predação, como presença de coespecíficos injuriados, permanecendo sobre a presa quando esta se torna disponível. Entretanto, se o período de privação de alimento (jejum) persistir por muito tempo, o animal pode sofrer deterioração fisiológica, que promove diminuição nas taxas de alimentação mesmo que o recurso se torne disponível novamente (Hughes, 1986). Por outro lado, Etter (1996) observou uma diminuição significativa no crescimento de *N. lapillus* mesmo quando submetida a curtos períodos de privação de alimento, sugerindo que não teriam capacidade de compensar o crescimento alimentando-se numa taxa maior durante períodos em que o recurso estaria disponível. Palmer (1981) observou que o crescimento da concha pode ocorrer mesmo durante períodos de jejum, embora a taxa de secreção seja menor do que quando os caramujos estão se alimentando normalmente (Palmer, 1983). A ocorrência de crescimento da concha durante períodos de privação de comida também foi observada em *Ampullarius glaucus* (Zischke *et al.*, 1970).

Butler (1985), trabalhando com *Thais haemastoma floridana*, observou que na ausência de um suprimento normal de alimento, os caramujos imediatamente se alimentavam de seus companheiros. Canibalismo também foi observado

durante os experimentos de periodicidade alimentar, ocorrendo com maior freqüência nos aquários com privação alimentar de 15 dias. Talvez o crescimento dos indivíduos do controle e dos submetidos a jejum de uma semana não tenha diferido porque, eventualmente, estes animais conseguiam, através do canibalismo, uma fonte de energia durante os períodos de privação de alimento. Entretanto, é mais provável que períodos de uma semana de privação de alimento não afetem mesmo as taxas de crescimento de *Stramonita*, uma vez que se observou que a atividade de forrageamento não é diária, podendo estar relacionada a uma alta eficiência de assimilação das presas ingeridas, característica desse tipo de predador (Hughes, 1986; Moran, 1985b). A alta eficiência de assimilação garante reserva energética para enfrentar períodos adversos ao forrageamento. A duração do período inativo é uma função direta do valor nutritivo da presa (Burrows & Hughes, 1991). Os animais que sofreram privação de alimento por 15 dias, mesmo exibindo comportamento de canibalismo, apresentaram taxas significativamente menores que o controle, o que sugere que períodos longos sem alimentação prejudicam o crescimento deste gastrópode.

2.3. Competição intraespecífica: densidades

A alta mortalidade de *S. haemastoma* observada nos aquários contendo 60 indivíduos pode ter sido ocasionada por excesso de resíduos metabólicos na água do aquário, mesmo com trocas periódicas de água, embora várias espécies de gastrópodes como *Bembicium nanum*, *Nerita atramentosa* e *Cellana tramoserica* (Underwood, 1978), também tenham apresentado aumento de mortalidade com o aumento de densidade. Talvez a realização deste tipo de experimento fosse

melhor sucedida em aquários providos de sistema de água corrente ou filtragem mais eficiente, o que diminuiria as chances de acúmulo de detritos na água.

Para os experimentos que foram realizados durante o período previsto de três meses (5 e 20 indivíduos por aquário), animais que estavam em maior densidade apresentaram taxas de crescimento e sobrevivência menores que os que estavam em menor densidade, indicando que este fator influencia o crescimento de *Stramonita*. Vários autores observaram a diminuição das taxas de crescimento e o aumento da mortalidade de moluscos com o aumento da densidade, como Stiven & Kuenzler (1979), trabalhando com *Littorina irrorata* e *Geukensia demissa*, Branch & Branch (1981) e Chapman (1994), com *Littorina unifasciata*, Kemp & Bertness (1984) com *Littorina litorea*, Branch (1975) com *Patella cochlear* e Underwood (1978) com *Cellana tramoserica*, *Bembicium nanum* e *Nerita atramentosa*. O efeito da densidade nas taxas de crescimento e sobrevivência destes animais foi atribuído à competição por espaço e alimento. Para que ocorra competição é preciso que o recurso pelo qual os indivíduos estejam competindo seja limitado (Faller-Fritsch & Emson, 1985; Begon *et al.*, 1996), situação criada experimentalmente neste trabalho com o controle da quantidade de alimento disponível.

3. Diminuição de tamanho

A maior frequência de redução de tamanho ocorrida nos indivíduos da classe 3 de tamanho deve estar relacionada à perda da protoconcha, pelo fato desses indivíduos serem mais velhos. Tanto nos aquários como no campo foi freqüente observar caramujos se enterrando no substrato ou procurando abrigos em fendas

e frestas, o que pode ter ocasionado a perda do ápice da concha. Crescimento negativo também foi observado por Underwood (1978).

Portanto, o crescimento de *Stramonita haemastoma* na natureza, deve ser influenciado, entre outros fatores, por restrições ambientais como exposição à ação de ondas, dessecação, predação e competição que podem limitar ou mesmo inibir por grandes períodos as atividades de forrageamento deste gastrópode.

Considerações finais

- Indivíduos de *Stramonita haemastoma* em um costão exposto à ação de ondas têm maior atividade durante períodos de submersão, possivelmente para evitar riscos de dessecação e desalojamento por ondas, ficando entocados em abrigos perto da região de alimentação evitando perda de energia na procura de presas quando emersos.
- Os animais de tamanho menor possuem taxas de crescimento significativamente maiores que os adultos, como acontece na maioria dos animais na natureza.
- Menores taxas de crescimento em condições naturais do que em condições ótimas, indicam que restrições naturais como exposição às ondas, pressão de predação, efeito da temperatura e limitação de tempo de forrageamento, provavelmente interferem no processo de crescimento de *Stramonita*.
- Eventos curtos de privação de alimento, com duração de uma semana por exemplo, não influenciam o crescimento de *Stramonita haemastoma*, que deve ser compensado quando o recurso se torna disponível novamente. Apenas longos períodos sem alimentação, como quinze dias, ocasionam diminuição nas taxas de crescimento deste gastrópode.

-
- A competição intraespecífica influencia o crescimento de *Stramonita haemastoma*, diminuindo as taxas de crescimento e aumentando as taxas de mortalidade dos animais que se encontram em ambientes com maior densidade de coespecíficos.

Referências bibliográficas

- Abe, N., 1989. Prey value to the carnivorous gastropods *Morula musiva* (Kiener) and the two forms of *Thais clavigera* (Küster): the effect of foraging duration and abandonment of prey. Malacologia, **30**(1-2): 373-395.
- Appleton, R. D. & Palmer, A. R., 1988. Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **85**: 4387-4391.
- Asbahr, M. M. & Magalhães, C. A., 1996. Distribuição, abundância e morfologia de *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Thaididae), em costões de São Sebastião, SP. Anais do 3º Congresso de Ecologia do Brasil, pp 278, .
- Asbahr, M. M., Poppius, F. A. & Magalhães, C. A. Shell shape variation in *Stramonita haemastoma* along a gradient of wave action. Bull. Mar. Sci.
- Bandel, K., 1984. The radulae of Caribbean and other mesogastropoda and neogastropoda. Zool. Verhandl., **214**: 1-187.
- Bayne, B. L. & Newell, R. C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs in "The Mollusca, Vol. 4, Physiology, Part 1" (Saleuddin, A. S. M. and Wilbur, K. M., eds.). Academic Press, New York.
- Bayne , B. L. & Scullard, C., 1978. The rates of feeding by *Thais (Nucella) lapillus* (L.). J. exp. mar. Biol. Ecol., **32**: 113-129.
- Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D. J., 1996. "Population Ecology: a unified study of animals and plants". Third edition, Blackwell Science.
- Behrens Yamada, S., 1989. Are direct developers more locally adapted than planktonic developers? Mar. Biol., **103**(3): 403-411.

- Behrens Yamada, S. & Boulding, E. G., 1996. The role of highly mobile crab predators in the intertidal zonation of their gastropod prey. J. exp. mar. Biol. Ecol., **204**: 59-83.
- Bertness, M. D., Garrity, S. D. & Levings, S. C., 1981. Predation pressure and gastropod foraging: a tropical - temperate comparison. Evolution, **35**: 995-1007.
- Bologna, P. A. X. & Heck, K. L., 1999. Differential predation and growth rates of bay scallops within a seagrass habitat. J. exp. mar. Biol. Ecol. **239**: 299-314.
- Boulding, E. G., 1990. Are the opposing selection pressures on exposed and protected shores sufficient to maintain genetic differentiation between gastropod populations with high intermigration rates? Hydrobiologia, **193**: 41-52.
- Boulding, E. G. & Van Alstyne, K. L., 1993. Mechanisms of differential survival and growth of two species of *Littorina* on wave-exposed and protected shores. J. exp. mar. Biol. Ecol., **169**(2): 139-166.
- Boulding, E. G., Holst, M. & Pilon, V., 1999. Changes in selection on gastropod shell size and thickness with wave-exposure on Northeastern Pacific shores. J. exp. mar. Biol. Ecol., **232**: 217-239.
- Branch, G. M., 1975. Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. J. Anim. Ecol., **44**: 263-282.
- Branch, G. M. & Branch, M. L., 1981. Experimental analysis of intraspecific competition in an intertidal gastropod, *Littorina unifasciata*. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, **32**: 573-589.
- Broom, M. J., 1982. Size-selection, consumption rates and growth of the gastropods *Natica maculosa* (Lamarck) and *Thais carinifera* (Lamarck) preying on the bivalve, *Anadara granosa* (L.). J. exp. mar. Biol. Ecol., **56**: 213-233.

- Brown, K. M., 1997. Size - specific aspects of the foraging ecology of the southern oyster drill *Stramonita haemastoma* (Kool, 1987). J. exp. mar. Biol. Ecol., **214**: 249-262.
- Brown, K. M. & Quinn, J. F., 1988. The effect of wave action on growth in three species of intertidal gastropods. Oecologia (Berlin), **75**(3): 420-425.
- Burrows, M. T. & Hughes, R. N., 1989. Natural foraging of the dogwhelk *Nucella lapillus* (L.), the weather and whether to feed. J. Moll. Stud., **55**: 285-295.
- Burrows, M. T. & Hughes, R. N., 1990. Variation in growth and consumption among individuals and populations of dogwhelks, *Nucella lapillus*: a link between foraging behaviour and fitness. J. Anim. Ecol., **59**: 723-742.
- Burrows, M. T. & Hughes, R. N., 1991. Optimal foraging decisions by dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.): influences of mortality risk and rate-constrained digestion. Functional Ecology, **5**: 461-475.
- Butler, P. A., 1985. Synoptic review of the literature on the Southern oyster drill *Thais haemastoma floridana*. NOAA Technical report NMFS, **35**.
- Campos, H. de, 1979. Bioestatística experimental não paramétrica. 3ª edição. Piracicaba.
- Chapman, M. G., 1994. 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.
- Cheung, S. G., 1997. Physiological and behavioural responses of the intertidal scavenging gastropod *Nassarius festivus* to salinity changes. Mar. Biol., **129**: 301-307.
- Chow, V., 1987. Patterns of growth and energy allocation in Northern California populations of *Littorina* (Gastropoda: Prosobranchia). J. exp. mar. Biol. Ecol., **110**(1): 69-89.

- Clark, G. R., 1968. Mollusk shell: daily growth lines. Science, **161**: 800-802.
- Connell, J. H., 1961. The effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on populations of the natural barnacle *Balanus balanoides*. Ecol. Monogr., **31**: 61-104.
- Creese, R. G., 1981. Patterns of growth, longevity and recruitment of intertidal limpets in New South Wales. J. exp. mar. Biol. Ecol., **51**: 145-171.
- Creese, R. G. & Underwood, A. J., 1982. Analysis of inter and intra-specific competition amongst intertidal limpets with different methods of feeding. Oecologia (Berlin), **53**: 337-346.
- Cupul-Magaña, F.G. & Torres-Moye, G., 1996. Age and growth of *Astraea undosa* wood (Mollusca: Gastropoda) in Baja California, Mexico. Bull. Mar. Sci., **59**(3): 490-497.
- Curtis, L.A., 1995. Growth, trematode parasitism, and longevity of a long-lived marine gastropod (*Ilyanassa obsoleta*). J. Mar. Biol. Ass. UK, **75**: 913-925.
- Davenport, J., Moore, P. G., Magill, S. H., & Fraser, L. A., 1998. Enhanced condition in dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.) living under mussel hummocks. J. exp. mar. Biol. Ecol., **230**: 225-234.
- Denny, M. W., Daniel, T. L. & Koehl, M A R., 1985. Mechanical limits to size in wave - swept organisms. Ecological Monographs, **55**(1): 69-102.
- Duarte, L. F. L., 1990. Seleção de presas e distribuição do gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) no costão da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia - Itatins, Est. de São Paulo. 106p. Tese (doutorado). UNICAMP.
- Etter, R. J., 1988. Assymmetrical developmental plasticity in an intertidal snail. Evolution, **42**: 322-334.

- 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.). J. exp. mar. Biol. Ecol., **196**(1-2): 341-356.
- Fairweather, P. G., 1988 a. Predation creates haloes of bare space among prey on rocky sea shores in New South Wales. Aust. J. Ecol., **13**: 401-409.
- Fairweather, P. G., 1988 b. Movements of intertidal whelks (*Morula marginalba* and *Thais orbita*) in relation to availability of prey and shelter. Mar. Biol., **100**: 63-68.
- Faller - Fritsch, R. J. & Emson, R. H., 1985. Causes and patterns of mortality in *Littorina rudis* (Maton) in relation to intraspecific variation: a review. in "The ecology of rocky coasts" eds P. G. Moore & R. Sego, R. London, Hodder and Stoughton.
- Fletcher, W. J., 1984. Intraspecific variation in the population dynamics and growth of the limpet, *Cellana tramoserica*. Oecologia (Berlin), **63**: 110-121.
- 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.
- Frank, P. W., 1965. Shell growth in a natural population of the turban snail, *Tegula funebris*. Growth, **29**: 395-403.
- 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.
- Gadgil, M. & Bossert, W. H., 1970. Life historical consequences of natural selection. American Naturalist, **104** (935): 1-24.

- Garrity, S. D., 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. Ecology, **65**(2): 559-574.
- Garrity, S. D. & Levings, S. C., 1981. A predator-prey interaction between two physically and biologically constrained tropical rocky shore gastropods: direct, indirect and community effects. Ecological monographs, **51** (3): 267-286.
- Garton, D. W., 1986. Effect of prey size on the energy budget of a predatory gastropod, *Thais haemastoma canaliculata* (Gray). J. exp. mar. Biol. Ecol., **98**: 21-33.
- Garton, D. W. & Stickle, W. B., 1980. Effects of salinity and temperature on the predation rate of *Thais haemastoma* on *Crassostrea virginica*. Spat. Biol. Bull., **158**: 49-57.
- Geller, J. B., 1990. Consequences of a morphological defense: growth, repair and reproduction by thin - and thick - shelled morphs of *Nucella emarginata* (Deshayes) (Gastropoda: Prosobranchia). J. exp. mar. Biol. Ecol., **144**(2-3): 173-184.
- Gosselin, L. A. & Bourget, E., 1989. The performance of an intertidal predator *Thais lapillus*, in relation to structural heterogeneity. J. Anim. Ecol., **58**: 287-303.
- Heller, J., 1990. Longevity in molluscs. Malacologia, **31**(2): 259-295.
- Hughes, R. N., 1986. A Functional Biology of Marine Gastropods. Croom Helm. London, 245p.
- Hughes, R. N., 1990. Optimal foraging theory in the marine context. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., **18**: 423-481.
- Hughes, R. N. & Burrows, M. T., 1991. Diet selection by dogwhelks in the field: an example of constrained optimization. Anim. Behav., **42**: 47-55.

- Hughes, R. N. & Burrows, M. T., 1994. An interdisciplinary approach to the study of foraging behaviour in the predatory gastropod, *Nucella lapillus* (L.). Ethol. ecol. and evol., **6**: 75-85.
- Hughes, R. N. & Taylor, M. J., 1997. Genotype-environment interaction expressed in the foraging behavior of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), under simulated environmental hazard. Proc. R. Soc. London B, **264**: 417-422.
- Hughes, R. N., Burrows, M. T. & Rogers, S. E. B., 1992. Ontogenetic changes in foraging behaviour of the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). J. exp. mar. Biol. Ecol., **155**: 199-212.
- Hunt, H. L. & Scheibling, R. E., 1998. Effects of whelk (*Nucella lapillus* (L.)) predation on mussel (*Mytilus trossulus* (Gould), *M. edulis* (L.)) assemblages in tide pools and on emergent rock on a wave-exposed rocky shore in Nova Scotia, Canada. J. exp. mar. Biol. Ecol., **226**: 87-113.
- Ingham, R. E. & Zischke, J. A., 1977. Prey preferences of carnivorous intertidal snails in Florida Keys. The Veliger, **20** (1): 49-51.
- Janson, K., 1982. Genetic and environmental effects on the growth rate of *Littorina saxatilis*. Mar. Biol., **69**(1): 73-78.
- Johnson, M. P., Hughes, R. N., Burrows, M. T. & Hawkins, S. J., 1998. Beyond the predation halo: small scale gradients in barnacle populations affected by the relative refuge value of crevices. J. exp. mar. Biol. Ecol., **231**: 163-170.
- Johannesson, K., Rolán-Alvares, E. & Erlandsson, J., 1997. Growth rate differences between upper and lower shore ecotypes of the marine snail *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda). Biol. J. Linn. Soc., **61**: 267-279.
- Jørgensen, C. B., 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L.: review and interpretation. Ophelia, **15** (2): 175-192.

- Judge, M. L., 1988. The effects of increased drag on *Lottia gigantea* (Sowerby, 1834) foraging behaviour. Funct. Ecol., **2**: 363-369.
- Kemp, P. & Bertness, M. D., 1984. Snail shape and growth rates: evidence for plastic shell allometry in *Littorina litorea*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **81**: 811-813.
- Kennish, M. J., Lutz, R. A., Dobarro, J. A. & Fritz, L. W., 1994. *In situ* growth rates of the ocean quahog, *Artica islandica* (Linnaeus, 1767), in the middle Atlantic bight. Journal of Shellfish Research, **13** (2): 473-478.
- Kitching, J. A., Muntz, L. & Ebling, F. J., 1966. The ecology of Lough Ine. XV: the ecological significance of shell and body form in *Nucella*. J. Anim. Ecol., **35** (1): 113-126.
- Kitching, J. A. & Lockwood, J., 1974. Observations on shell form and its ecological significance in Thaisid gastropods of the genus *Lepsiella* in New Zealand. Mar. Biol., **28**: 131-144.
- Kneib, R. T., 1987. Predation risk and use of intertidal habitats by young fishes and shrimps. Ecology, **68**: 379-386.
- Kool, S. P., 1993. Phylogenetic analysis of the Rapaninae (Neogastropoda: Muricidae). Malacologia, **35**: 155-259.
- Koueta, N. & Boucaud-Camou, E., 1999. Food intake and growth in reared early juvenile cuttlefish *Sepia officinalis* L. (Mollusca: Cephalopoda). J. exp. mar. Biol. Ecol., **240**: 93-109.
- Lavrado, H. P., 1992. Seleção de presas pelo gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) na região de Arraial do Cabo, RJ. 104p. Dissertação (mestrado). UNICAMP.
- Laxton, J. H., 1970. Shell growth in some New Zealand Cymatiidae. J. exp. mar. Biol. Ecol., **4**: 250-260.

- Leal, J. H. N., 1984. Contribuição ao conhecimento da taxonomia em *Thais (Stramonita) haemastoma* (Linnaeus, 1767) (mollusca: Muricidae). 89p. Dissertação (mestrado). Museu Nacional - UFRJ.
- Lima, S. L. & Dill, L. M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Can. J. Zool., **68**: 619-640.
- Magalhães, C. A., 1988. Padrões de variação morfológica em *Thais haemastoma* L., 1767 (Gastropoda: Prodobranchia). 107p. Dissertação (mestrado). UNICAMP.
- Magalhães, C. A. & Coutinho, R., 1995. Distribution and zonation of three species of predatory gastropods: patterns and adaptations to wave impact in the rocky shore. Publção. esp. Inst. oceanogr., S Paulo, **11**: 123-131.
- Marini, A. C., 1988. Estudo de populações polimórficas de *Thais haemastoma* (Linnaeus, 1767) (Gastropoda: Prosobranchia), do litoral do Estado de São Paulo. 180p. Tese (doutorado). UNICAMP.
- Marko, P. B. & Palmer, R. A., 1991. Responses of a rocky shore gastropod to the effluents of predatory and non-predatory crabs: avoidance and attraction. Biol. Bull., **181**: 363-370.
- McMahon, R. F., 1992. Respiratory response to temperature and hypoxia in intertidal gastropods from Texas Coast of the Gulf of Mexico. Proceedings of the third International Symposium on Littorinid biology, 45-59.
- Menge, B. A., 1975. Ecological implications of patterns of rocky intertidal community structure and behavior along an environmental gradient. in "Ecology of fouling communities", U. S. - USSR. Cooperative Program Beaufort. North Carolina, USA.
- Menge, B. A., 1978a. Predation intensity in a rocky intertidal community. Relation between predator foraging activity and environmental harshness. Oecologia (Berlin), **34(1)**: 1-16.

- Menge, B. A., 1978b. Predation intensity in a rocky intertidal community. Effect of an algal canopy, wave action and desiccation on predator feeding rates. Oecologia (Berlin), **34**(1): 17-36.
- Menge, B. A. & Lubchenco, J., 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. Ecological Monographs, **51**(4): 429-450.
- Moran, M. J., 1985a. Effects of prey density, prey size and predator size on rates of feeding by an intertidal predatory gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae), on several species of prey. J. exp. mar. Biol. Ecol., **90**: 97-105.
- Moran, M. J., 1985b. The timing and significance of sheltering and foraging behaviour of the predatory intertidal gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae). J. exp. mar. Biol. Ecol., **93**: 103-114.
- Moran, M. J., Fairweather, P. G. & Underwood, A. J., 1984. Growth and mortality of the predatory intertidal whelk *Morula marginalba* Blainville (Muricidae): the effects of different species of prey. J. exp. mar. Biol. Ecol., **75**: 1-17.
- Morton, B. & Chan, K., 1999. Hunger rapidly overrides the risk of predation in the subtidal scavenger *Nassarius siquijorensis* (Gastropoda: Nassariidae): an energy budget and a comparison with the intertidal *Nassarius festivus* in Hong Kong. J. exp. mar. Biol. Ecol., **240**: 213-228.
- Morton, B., Chan, K. & Britton, J. C., 1995. Hunger overcomes fear in *Nassarius festivus*, a scavenging gastropod on Hong Kong shores. J. Moll. Stud., **61**: 55-63.
- Murdoch, W. W., 1971. The developmental response of predators to changes in prey density. Ecology, **52**(1): 132-137.
- Navarrete, S. A., 1996. Variable predation: effects of whelks on a mid-intertidal successional community. Ecological Monographs, **66**(3):301-321.

- Ortega, S., 1985. Competitive interactions among tropical intertidal limpets. J. exp. mar. Biol. Ecol., **90**:11-25.
- Paine, R. T., 1963. Trophic relationships of 8 sympatric predatory gastropods. Ecology, **44**(1): 63-73.
- Palmer, A. R., 1981. Do carbonate skeletons limit the rate of body growth? Nature, **292**: 150-152.
- Palmer, A. R., 1982. Growth in marine gastropods: a non-destructive technique for independently measuring shell and body weight. Malacologia, **23**(1): 63-73.
- Palmer, A. R., 1983. Relative cost of producing skeletal organic matrix versus calcification: evidence from marine gastropods. Mar. Biol., **75**: 287-292.
- Palmer, A. R., 1984. Prey selection by thaidid gastropods: some observational and experimental field-tests of foraging models. Oecologia, **62**(2):162-172.
- Palmer, A. R., 1985. Adaptive value of shell variation in *Thais lamellosa*: effect of thick shells on vulnerability to and preference by crabs. Veliger, **27** (4): 349-356.
- Palmer, A. R., 1990. Predator size, prey size, and the scaling of vulnerability: hatchling gastropods vs. Barnacles. Ecology, **71**(2): 759-775.
- Pereira, O. M., Yamanaka, N. & Tanji, S., 1988. Ataque da *Thais haemastoma* (Linné, 1767) sobre a ostra cultivada *Crassostrea brasiliiana* (Lamarck, 1819) em laboratório. B. Inst. Pesca, **15**(1): 39-44.
- Pianka, E. R., 1994. Evolutionary ecology. Fifth edition. Harper Collins College Publishers.
- Rawlings, T. A., 1994. Effect of elevated predation risk on the metabolic rate and spawning intensity of a rocky shore marine gastropod. J. exp. mar. Biol. Ecol., **181**: 67-79.

- Richardson, T. D. & Brown, K. M., 1990. Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. J. exp. mar. Biol. Ecol., **142**: 105-120.
- Richardson, T. D. & Brown, K. M., 1992. Predation risk and feeding in an intertidal predatory snail. J. exp. mar. Biol. Ecol., **163**: 169-182.
- Ruwa, R. K. & Jaccarini, V., 1988. Nocturnal feeding migrations of *Nerita plicata*, *N. undata* and *N. textilis* (Prosobranchia: Neritacea) on the rocky shores of Mkomani, Mombasa, Kenya. Mar. Biol., **99**: 229-234.
- Scheltema, R. S., 1971. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-water benthic marine gastropods. Biol. Bull., **140**(2): 284-322.
- Serra, G., Chelazzi, G. & Castilla, J. C., 1997. Effects of experience and risk of predation on the foraging behaviour of the South-eastern Pacific muricid *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda). J. Anim. Ecol., **66**(6): 876-883.
- 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.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J., 1995. Biometry. Third edition. W. H. Freeman and Company, New York.
- Spight, T. M., 1974. Sizes of populations of a marine snail. Ecology, **55**: 712-729.
- Spight, T. M., 1982. Risk, reward and the duration of feeding excursions by a marine snail. The Veliger, **24**(4): 302-308.
- Spight, T. M., Birkeland, C. & Lyons, A., 1974. Life histories of large and small murexes (Prosobranchia: Muricidae). Mar. Biol., **24**: 229-242.

- Stickle, W. B., 1975. "The reproductive physiology of the intertidal prosobranch *Thais lamellosa* (Gmelin). 2. Seasonal changes in biochemical composition." *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole*, 148pp., 448-460.
- Stickle, W. B., M. N. Moore and B. L. Bayne, 1985. Effects of temperature, salinity and aerial exposure on predation and lysosomal stability of the dogwhelk *Thais (Nucella) lapillus* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **93**: 235-258.
- Stiven, A. E. & Hunter, J. T., 1976. Growth and mortality of *Littorina irrorata* Say in three North Carolina marshes. *Chesapeake Science*, **17** (3): 168-176.
- Stiven, A. E. & Kuenzler, E. J., 1979. The response of two salt marsh molluscs, *Littorina irrorata* and *Geukensia demissa* to field manipulations of density and *Spartina* litter. *Ecological Monographs*, **49** (2): 151-171.
- Sutherland, J. P., 1970. Dynamics of high and low populations of the limpet, *Acmaea scabra* (Gould). *Ecological Monographs*, **40**(2): 169-188.
- Thompson, R. J. & Bayne, B. L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **27**: 317-326.
- Trussel, G. C., Johnson, A. S., Rudolph, S. G. & Gilfillan, E. S., 1993. Resistance to dislodgement: habitat and size-specific differences in morphology and tenacity in an intertidal snail. *Marine Ecology Progress Series*, **100**: 135-144.
- Underwood, A. J., 1976. Food competition between age-classes in the intertidal Neritacean *Nerita atramentosa* Reeve (Gastropoda: Prosobranchia). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **23**: 145-154.
- Underwood, A. J., 1978. An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia (Berlin)*, **33**(2): 185-202.

- Vadas Sr., R. L., Burrows, M. T. and 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 (Berlin), **100**(4): 439-450.
- Vermeij, G. J., 1972. Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. Ecology, **53**(4): 693-700.
- Vermeij, G. J., 1978. Biogeography and adaptation, patterns of marine life. Harvard University press, USA.
- Vermeij, G. J., 1980. Gastropod shell growth rate, allometry, and adult size in "Skeletal growth in aquatic organisms", (Rhoads, D. C. and Lutz, R. A., eds). Plenum, New York.
- Vermeij, G. J. & Zipser, E., 1986. A short-term study of growth and death in a population of the gastropod *Strombus gibberulus* in Guam. The Veliger, **28** (3): 314-317.
- von Bertalanffy, L., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. The Quarterly Review of Biology, **32**(3): 217-231.
- Watabe, N., 1988. Shell structure in "The Mollusca, vol. 11: Form and function" (Trueman, E. R. and Clarke, M. R. eds). Academic Press, INC.
- Wilbur, K. M. & Jodrey, L. H., 1952. Studies on shell formation. I. Measurement of the rate of shell formation using Ca^{45} . Biol. Bull., **103**: 269-276.
- Wilbur, K. M. & Saleuddin, A. S. M., 1983. Shell formation in "The Mollusca, vol. 4: Physiology Part 1" (Saleuddin, A. S. M. and Wilbur, K. M. eds). Academic Press, New York.
- Zischke, J. A., Watabe, N. & Wilbur, K. M., 1970. Studies on shell formation: measurement of growth in the gastropod *Ampullarius glausus*. Malacologia, **10**(2): 423-439.

Tabela I. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento relativas para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia de Barequeçaba (campo), para as três classes de tamanho.

dias transcorridos *	Classe 1	Classe 2	Classe 3
15 dias	0,016 $\pm$ 0,026	0,011 $\pm$ 0,022	0,010 $\pm$ 0,023
30 dias	0,012 $\pm$ 0,024	0,013 $\pm$ 0,024	0,013 $\pm$ 0,012
45 dias	0,021 $\pm$ 0,028	0,020 $\pm$ 0,022	0,014 $\pm$ 0,016
60 dias	0,003 $\pm$ 0,008	0,004 $\pm$ 0,011	0,002 $\pm$ 0,004
75 dias	0,018 $\pm$ 0,035	0,021 $\pm$ 0,023	0,009 $\pm$ 0,004
90 dias	0,018 $\pm$ 0,018	0,017 $\pm$ 0,024	0,028 $\pm$ 0,000
105 dias	0,019 $\pm$ 0,028	0,017 $\pm$ 0,013	
120 dias	0,042 $\pm$ 0,031	0,021 $\pm$ 0,026	

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela II. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento relativas para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia de Barequeçaba (condições ótimas), para as três classes de tamanho.

dias transcorridos *	Classe 1	Classe 2	Classe 3
15 dias	0,057 $\pm$ 0,106	0,034 $\pm$ 0,065	0,011 $\pm$ 0,019
30 dias	0,101 $\pm$ 0,240	0,022 $\pm$ 0,030	0,013 $\pm$ 0,028
45 dias	0,120 $\pm$ 0,147	0,011 $\pm$ 0,017	0,025 $\pm$ 0,095
60 dias	0,120 $\pm$ 0,000	0,011 $\pm$ 0,011	0,008 $\pm$ 0,014
75 dias	0,180 $\pm$ 0,171	0,008 $\pm$ 0,015	0,012 $\pm$ 0,018
90 dias		0,017 $\pm$ 0,025	0,007 $\pm$ 0,012
105 dias		0,008 $\pm$ 0,010	0,006 $\pm$ 0,012
120 dias		0,022 $\pm$ 0,031	0,008 $\pm$ 0,012
135 dias		0,016 $\pm$ 0,024	0,002 $\pm$ 0,003
150 dias		0,011 $\pm$ 0,014	0,005 $\pm$ 0,012
165 dias		0,013 $\pm$ 0,019	0,003 $\pm$ 0,003

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela III. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento relativas para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia do Segredo (campo), para as três classes de tamanho.

dias transcorridos *	Classe 1	Classe 2	Classe 3
15 dias	0,005 $\pm$ 0,005	0,010 $\pm$ 0,053	0,004 $\pm$ 0,007
30 dias		0,020 $\pm$ 0,107	0,002 $\pm$ 0,007
45 dias		0,007 $\pm$ 0,008	0,004 $\pm$ 0,004
60 dias		0,004 $\pm$ 0,009	0,003 $\pm$ 0,007
75 dias		0,005 $\pm$ 0,006	0,007 $\pm$ 0,013
90 dias		0,010 $\pm$ 0,025	0,003 $\pm$ 0,005
105 dias		0,000 $\pm$ 0,000	0,007 $\pm$ 0,009
120 dias			0,017 $\pm$ 0,000
135 dias			0,006 $\pm$ 0,000

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela IV. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento relativas para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados na Praia do Segredo (condições ótimas), para as três classes de tamanho.

dias transcorridos *	Classe 1	Classe 2	Classe 3
15 dias	0,076 $\pm$ 0,095	0,039 $\pm$ 0,106	0,008 $\pm$ 0,016
30 dias	0,064 $\pm$ 0,071	0,023 $\pm$ 0,048	0,004 $\pm$ 0,012
45 dias	0,159 $\pm$ 0,144	0,022 $\pm$ 0,038	0,006 $\pm$ 0,010
60 dias	0,207 $\pm$ 0,104	0,033 $\pm$ 0,055	0,006 $\pm$ 0,015
75 dias	0,000 $\pm$ 0,000	0,027 $\pm$ 0,036	0,004 $\pm$ 0,010
90 dias	0,130 $\pm$ 0,000	0,025 $\pm$ 0,030	0,004 $\pm$ 0,009
105 dias		0,012 $\pm$ 0,020	0,006 $\pm$ 0,006
120 dias		0,034 $\pm$ 0,044	0,005 $\pm$ 0,004
135 dias		0,008 $\pm$ 0,011	0,001 $\pm$ 0,002
150 dias		0,034 $\pm$ 0,050	
165 dias		0,011 $\pm$ 0,009	

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela V. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento relativas para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados no experimento de periodicidade alimentar.

dias transcorridos *	Controle	Semana	Quinzena
15 dias	0,050 $\pm$ 0,075	0,100 $\pm$ 0,117	0,043 $\pm$ 0,069
30 dias	0,053 $\pm$ 0,076	0,039 $\pm$ 0,056	0,060 $\pm$ 0,059
45 dias	0,041 $\pm$ 0,047	0,036 $\pm$ 0,040	0,002 $\pm$ 0,005
60 dias	0,071 $\pm$ 0,071	0,024 $\pm$ 0,026	0,029 $\pm$ 0,038
75 dias	0,066 $\pm$ 0,045	0,030 $\pm$ 0,033	0,019 $\pm$ 0,027
90 dias	0,038 $\pm$ 0,037	0,010 $\pm$ 0,008	0,029 $\pm$ 0,098

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela VI. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento absolutas (incremento) para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados no experimento de periodicidade alimentar.

dias transcorridos *	Controle	Semana	Quinzena
15 dias	0,088 $\pm$ 0,127	0,150 $\pm$ 0,180	0,066 $\pm$ 0,107
30 dias	0,100 $\pm$ 0,143	0,078 $\pm$ 0,116	0,104 $\pm$ 0,109
45 dias	0,087 $\pm$ 0,101	0,080 $\pm$ 0,096	0,005 $\pm$ 0,012
60 dias	0,159 $\pm$ 0,153	0,051 $\pm$ 0,057	0,059 $\pm$ 0,074
75 dias	0,162 $\pm$ 0,106	0,074 $\pm$ 0,081	0,041 $\pm$ 0,063
90 dias	0,099 $\pm$ 0,095	0,028 $\pm$ 0,021	0,059 $\pm$ 0,196

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela VII. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento relativas para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados no experimento de competição intraespecífica – densidades.

dias transcorridos *	Cinco indivíduos	Vinte indivíduos
15 dias	0,003 $\pm$ 0,003	0,003 $\pm$ 0,005
30 dias	0,003 $\pm$ 0,007	0,007 $\pm$ 0,030
45 dias	0,009 $\pm$ 0,020	0,003 $\pm$ 0,006
60 dias	0,003 $\pm$ 0,008	0,003 $\pm$ 0,004
75 dias	0,002 $\pm$ 0,003	0,004 $\pm$ 0,009
90 dias	0,017 $\pm$ 0,018	0,004 $\pm$ 0,005

* dias transcorridos a partir da marcação.

Tabela VIII. Médias ($\pm$ SD) das taxas de crescimento absolutas (incremento) para os indivíduos de *S. haemastoma* acompanhados no experimento de competição intraespecífica - densidades.

dias transcorridos *	Cinco indivíduos	Vinte indivíduos
15 dias	0,006 $\pm$ 0,011	0,013 $\pm$ 0,014
30 dias	0,011 $\pm$ 0,025	0,003 $\pm$ 0,006
45 dias	0,035 $\pm$ 0,070	0,018 $\pm$ 0,023
60 dias	0,011 $\pm$ 0,028	0,012 $\pm$ 0,013
75 dias	0,008 $\pm$ 0,011	0,008 $\pm$ 0,024
90 dias	0,059 $\pm$ 0,065	0,013 $\pm$ 0,020

* dias transcorridos a partir da marcação.