

PATRÍCIA CALIL

**Tolerância Fisiológica ao Estresse Ambiental de Predadores
e Presas e Sua Relação Com a Ocupação de um
Costão Rochoso de Zona Entremarés**

CURITIBA

2007

PATRÍCIA CALIL

**Tolerância Fisiológica ao Estresse Ambiental de Predadores
e Presas e Sua Relação Com a Ocupação de um
Costão Rochoso de Zona Entremarés**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor pelo Curso de Pós-Graduação em Ciências, área de concentração Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Dra. Rosana Moreira da Rocha
Co-orientadora: Dra. Carolina Arruda de Oliveira Freire

CURITIBA

2007

Dedicatória

Aos meus pais, Marisa e Saber, por me ensinarem a amar e a respeitar todos os tipos de vida.

AGRADECIMENTOS

Agradeço acima de tudo aos meus pais, Marisa e Saber, pela compreensão, apoio e amor incondicionais durante todos o desenvolvimento deste trabalho. Agradeço ainda por aceitarem a minha escolha profissional com orgulho e sem julgamentos. Meus mestres, meus exemplos, meus amores...

A minha querida irmã Ana Tereza, que muitas vezes trabalhou junto comigo por infindáveis horas, sempre me apoiando, me alimentando (muito bem, por sinal) e me incentivando como ninguém. Por seu altruísmo, dedicação e perseverança que fazem dela a pessoa mais importante da minha vida. Agradeço também pelas idéias que ajudaram a melhorar este trabalho (pelas broncas também...). Esta tese é sua também!

A minha orientadora Rosana, por ser um exemplo de trabalho e por possuir uma consistência científica impressionante. Devo a ela grande parte da qualidade deste trabalho e muito de meu amadurecimento como pesquisadora.

A minha co-orientadora Carolina, por ter aberto as portas de seu laboratório para que eu pudesse realizar este trabalho e por ter me auxiliado sempre que preciso.

À professora Maria Angélica, pelo auxílio na identificação dos hidrozoários e disposição em fornecer informações relevantes a este trabalho.

Ao professor Paulo Horta, pela ajuda na identificação das algas.

Ao meu grande amigo Denilton, com quem compartilhei uma infinidade de horas sob sol e chuva nos costões de Itapoá (momentos deliciosamente inesquecíveis). Agradeço por ser quem é e por me entender como ninguém mais. Obrigada também por me auxiliar nos procedimentos de laboratório.

Ao meu namorado Silvio, que tanto me ajudou no final desta tese. Agradeço pela paciência, compreensão e apoio que me deu para que eu pudesse finalizar este trabalho, acreditando em mim quando eu mesma duvidava. Amor da minha vida...

Às amigas Lucélia e Tânia, por terem me ajudado durante algumas fases de campo com muita disposição, fazendo destes momentos, ótimas lembranças.

Aos amigos Cassiana, Rafael, Kéthy, Marcos, Tunica, Poliqueta, Ivonete, Susla e Aninha, pelos excelentes momentos que passamos juntos nestes anos. Pelas risadas nos tantos jantares e pelas hilárias mímicas...

Em especial para a Kéthy, por ter sido de enorme importância em momentos muito difíceis no final desta tese. Obrigada pelo seu apoio e alegria contagiante.

A Cassiana, com quem compartilho as agruras e alegrias da vida acadêmica desse 1996, quando ela usava uma meia de cada cor... Pelo humor negro constante que sempre me propiciou momentos muito divertidos.

À grande amiga Tunica, pela risada maravilhosa, pela ajuda com os Mings e pelo enorme coração que sempre tornou a minha vida melhor.

Aos alunos e estagiários Max, Letícia, Marcelo, Vanessa, Marseille e Danielle, por sua ajuda em campo na busca das tão difíceis estrelas.

Ao Emygdio, ex-coordenador do Curso de Pós Graduação em Zoologia, exemplo de pessoa e pesquisador que sempre tentarei seguir e pela oportunidade de participar do livro da Zoologia.

A Vera, secretária do Curso de Pós Graduação em Zoologia, pela disposição em me ajudar sempre que precisei.

Às pessoas que posso ter esquecido, minhas sinceras desculpas. Meu cérebro não é mais o mesmo após esta tese!!!

RESUMO

Costões rochosos intermareais são ambientes habitados por espécies que toleram a variação das condições abióticas impostas pelo ciclo de maré. Neste ambiente as interações bióticas possuem função relevante e são normalmente moduladas pelas características abióticas. A predação é considerada como um dos mais importantes fatores reguladores de comunidades intermareais por controlar populações de presas evitando seu crescimento excessivo e a exclusão competitiva. Um dos mecanismos para que predadores e presas coexistam é a limitação fisiológica dos primeiros que os impede de habitar determinadas regiões do costão, possibilitando a existência de refúgios espaciais para as presas. Este postulado constitui um conhecido paradigma de predação em costões rochosos testado neste trabalho. Como predadores, foram escolhidos a estrela do mar *Asterina stellifera* e o gastrópodo *Stramonita haemastoma*. Primeiramente foi avaliado o papel predatório destas espécies nas comunidades intermareais rochosas de Penha (SC) e Itapoá (SC), respectivamente. Em um experimento de inclusão de *A. stellifera* no costão observou-se que esta espécie não exerce um forte efeito na população de presas, mesmo em altas densidades. *Chthamalus bisinuatus* foi a espécie mais afetada, sofrendo uma redução em sua abundância nos primeiros momentos após a inclusão do predador no costão. Em um experimento de exclusão de *S. haemastoma*, observou-se, da mesma forma, uma baixa capacidade predatória deste gastrópodo. Houve uma modificação na composição da biota da região mediana do costão decorrente do aumento sazonal de *Brachidontes solisianus*, espécie de competidor ecologicamente importante. Esta alteração afetou a distribuição de *Chthamalus bisinuatus*, *Gracilaria verrucosa*, *Dynamena crisioides* e *Hymeniacidon heliophila*, os quais sofreram também alterações indiretas decorrentes da exclusão de *S. haemastoma*. A tendência de mudança na diversidade do costão indicou efeito do experimento associado ao incremento sazonal de *B. solisianus*. Entretanto, a manutenção da zonation do costão nas rochas controle e tratamento, não suporta tal argumento. O paradigma supracitado foi então testado em laboratório utilizando-se *S. haemastoma* como predador e *B. solisianus*, *C. bisinuatus* e *Collisella subrugosa* como presas. Esta última não foi amostrada em quantidade suficiente em Itapoá, porém constitui, de acordo com a literatura, uma potencial presa de gastrópodos carnívoros, sendo muito comum em costões rochosos do sul e sudeste brasileiros. Em laboratório estes animais foram testados visando-se determinar suas tolerâncias fisiológicas em relação à dessecação, ao aumento da temperatura da água e à variação de salinidade (0, 35-controle e 45) a fim de determinar diferenças de tolerância que justificassem a ocupação diferenciada destas espécies no costão, confirmando assim o paradigma de predação. *Stramonita haemastoma* apresentou uma baixa tolerância à elevação da temperatura dentro e fora da água, sendo esta última a condição mais estressante para o animal. Todas as presas testadas foram mais tolerantes à exposição ao ar do que *S. haemastoma*, corroborando a hipótese de refúgio das presas para esta condição e garantindo que as regiões mais superiores do costão fiquem inacessíveis ao predador durante as marés baixas, principalmente no verão. Estes dados confirmam as observações feitas no ambiente natural, onde exemplares de *S. haemastoma* são normalmente encontrados na região mediana do costão, porém raramente na região superior (refúgio das presas). A salinidade não causou mortalidade para *S. haemastoma* em água doce ou em água hiper salina, mas verificou-se que o animal não é capaz de regular sua osmolalidade em condições extremas e nem manter um gradiente por muito tempo. Esta condição pode prevenir que *S. haemastoma* permaneça ativa durante a chuva, ou em superfícies que sofreram evaporação intensa durante uma maré baixa de

verão. *Collisella subrugosa* apresentou uma menor tolerância à variação de salinidade, constituindo um fator limitante para a ocupação das rochas por esse animal. Os resultados indicam que o predador *Stramonita haemastoma* é efetivamente menos tolerante fisiologicamente que suas presas durante períodos de maré baixa, permitindo a existência de refúgios espaciais para as mesmas que, contudo, são ainda controladas pela atividade predatória nas marés altas, o que impede o aumento excessivo de espécies com alta capacidade de competitiva. Outros estudos indicaram a mesma relação diferencial de tolerância a fatores abióticos por predadores e presas, sendo analisadas outras variáveis que devem ainda ser testadas para *S. haemastoma*. A realização de testes em ambiente natural representa um avanço no estudo da importância da tolerância fisiológica na relação de predadores e presas e na sua ocupação diferenciada em costões rochosos de zonas entremarés.

Palavras-chave: paradigma, predação, costão rochoso, *Stramonita haemastoma*, *Asterina stellifera*.

SUMÁRIO

PREFÁCIO.....	01
CAPÍTULO 1 - O papel de <i>Asterina stellifera</i> Möbius, 1859 (Echinodermata: Asteroidea) como predador em um costão rochoso em Santa Catarina, sul do Brasil.....	05
INTRODUÇÃO.....	05
MATERIAL E MÉTODOS.....	08
Área de estudo.....	08
Inclusão de <i>Asterina stellifera</i>	10
Análise dos dados de inclusão.....	12
Tolerância fisiológica de <i>Asterina stellifera</i>	12
RESULTADOS.....	15
Papel de <i>Asterina stellifera</i> no costão.....	15
Tolerância de <i>Asterina stellifera</i> à dessecação e a diferentes salinidades.....	23
DISCUSSÃO.....	25
REFERÊNCIAS.....	31
CAPÍTULO 2 - A importância da predação de <i>Stramonita haemastoma</i> Kool, 1987 (MOLLUSCA: THAIDIDAE) sobre a comunidade de um costão rochoso de zona entremarés no sul do Brasil.....	34
INTRODUÇÃO.....	34
MATERIAL E MÉTODOS.....	37
Área de estudo.....	37
Exclusão de <i>Stramonita haemastoma</i>	38
RESULTADOS.....	41
Composição da biota do costão de Itapoá.....	41
Alterações na comunidade do costão rochoso.....	42
Alterações na diversidade do costão rochoso.....	53
Alterações na zonation do costão rochoso.....	54
DISCUSSÃO.....	63
REFERÊNCIAS.....	73
CAPÍTULO 3 - Testando o paradigma de predação em costão rochoso: seriam os predadores realmente menos tolerantes do que suas presas?.....	77
INTRODUÇÃO.....	77
MATERIAL E MÉTODOS.....	37
Área de estudo.....	81
Delineamento geral dos experimentos.....	81
Avaliação da sobrevivência.....	82
Tolerância à dessecação.....	85
Tolerância ao aumento de temperatura da água.....	85
Tolerância a diferentes salinidades.....	86
Dosagem iônica e de osmolalidade.....	87
RESULTADOS.....	88
Dados abióticos do costão de Itapoá.....	88
Tolerância à dessecação.....	90
Tolerância ao aumento da temperatura da água.....	90
Tolerância à água doce e à água do mar hiper salina.....	91
Concentrações da hemolinfa diante da variação na salinidade.....	92
DISCUSSÃO.....	98
REFERÊNCIAS.....	108

PREFÁCIO

Estudos experimentais em ambiente natural e em laboratório têm tentado desvendar os processos que determinam os padrões de estruturação de diversas comunidades em todo o mundo, sugerindo que a interação entre fatores bióticos e abióticos e o estresse ambiental podem alterar espacial e temporalmente sua estrutura. As comunidades de costões rochosos de zonas entremarés são consideradas um sistema de modelo ideal por serem habitadas por uma grande quantidade de organismos sésseis que vivenciam diariamente uma mudança espacial e temporal de características físicas, como por exemplo, o impacto causado pela ação de ondas e pela variação das marés, que alteram os padrões de temperatura, o nível de dessecação e as variações de salinidade. Além disso, as espécies possuem normalmente um tamanho reduzido, um crescimento rápido e um ciclo de vida curto.

Dentre as interações bióticas existentes, a predação é considerada como uma das mais importantes por controlar populações inteiras de presas e evitar o monopólio espacial de bons competidores, o que garante a diversidade de espécies no sistema e provoca uma cascata de efeitos em todos os níveis da teia alimentar. Contudo, o estresse causado pelos limites abióticos do meio pode modular a pressão predatória de uma espécie e diminuir os efeitos da predação em algumas regiões e para determinados tipos de presas. Isso é particularmente importante para predadores fortes, para os quais o estresse abiótico assume um papel desproporcionalmente grande na manutenção da estrutura de uma comunidade. Por meio de testes de tolerância fisiológica realizados em ambiente natural e em laboratório, estudos recentes de fisiologia de invertebrados intermareais têm tentado determinar quanto o estresse ambiental pode impactar os animais na natureza e alterar o seu papel ecológico dentro de uma comunidade, sendo

normalmente isolado um, ou no máximo dois fatores abióticos (Hofmann e Somero, 1995; Roberts et al., 1997; Dahlhoff et al., 2001).

A peculiar ocupação das espécies em estratos horizontais em costões rochosos é geralmente controlada por limitações físicas na região superior, e por interações bióticas na inferior. A maior capacidade fisiológica das presas em suportar o estresse físico garante a elas a ocupação de regiões inacessíveis (refúgios espaciais) aos predadores, supostamente menos tolerantes. Tais premissas constituem um conhecido paradigma de predação em costões rochosos revisado por Robles e Desharnais em 2002. Estes autores fizeram um detalhado histórico dos experimentos realizados neste ambiente em busca de respostas que confirmassem, ou negassem, tal postulado, contextualizando-o dentro de cada momento histórico da ciência e considerando as dificuldades provenientes da gama de fatores abióticos e bióticos que podem afetar a ocupação em costões rochosos. Nesta revisão, fica clara a lacuna de informações sobre a tolerância fisiológica de predadores e presas a diversos fatores abióticos e a sua relação com a ocupação diferenciada em costões rochosos.

Desta forma, o presente trabalho teve como objetivo inicial determinar a força de predação das espécies *Asterina stellifera* (Asteroidea) e *Stramonita haemastoma* (Gastropoda) sobre as comunidades dos costões em que habitam, já que não há informações na literatura sobre seu papel como predadores estruturadores de comunidades rochosas intermareais. Posteriormente a esta descoberta e à determinação das presas mais afetadas por estas espécies, visou-se testar a tolerância destes predadores e de suas presas à dessecação, ao aumento de temperatura da água e à variação de salinidade da água. A tolerância fisiológica destes predadores (em relação as suas presas) foi então relacionada com a ocupação espacial de costões rochosos no

litoral sul do Brasil, tendo como cerne principal testar o paradigma de predação em costões rochosos para as variáveis ambientais analisadas.

Para alcançar estes objetivos a tese foi dividida em três capítulos no formato de artigos para publicação. No primeiro deles, foi testada a influência de *A. stellifera* na comunidade rochosa de Penha (SC), sendo observada pouca influência desta estrela na população de presas. Desta forma, este predador não foi testado em relação ao paradigma de predação, sendo que os dados fisiológicos obtidos foram utilizados como informações adicionais para a compreensão do seu papel ecológico no costão, já que quase não há dados publicados sobre esta espécie. O segundo capítulo analisou a importância da predação de *S. haemastoma* em um costão de Itapoá (SC), sendo esta espécie caracterizada como forte predador e estruturador da comunidade. No capítulo três, *S. haemastoma* e suas presas *Brachidontes solisianus*, *Collisella subrugosa* e *Chthamalus bisinuatus* foram fisiologicamente testados em laboratório quanto à tolerância a fatores abióticos, visando a confirmação da existência de refúgios espaciais para as presas na natureza, de acordo com o paradigma de predação em costões rochosos. *Stramonita haemastoma* foi menos tolerante à temperatura dentro e fora da água do que as outras espécies, porém tão tolerante quanto às outras em relação à variação de salinidade, apresentando, contudo, um comportamento diferenciado. A baixa tolerância fisiológica de *S. haemastoma* à dessecação e o padrão osmoconformador desta espécie garantem que suas presas ocupem regiões inacessíveis a ela, constituindo refúgios espaciais e confirmando o paradigma em questão.

Para uma melhor interpretação dos resultados sugere-se a realização de testes de tolerância fisiológica com as espécies diretamente em ambiente natural, incluindo variáveis ambientais como o hidrodinamismo e características físicas do substrato. Os mecanismos utilizados para suportar o estresse físico pelas diferentes espécies devem

também ser estudados para auxiliar na interpretação dos padrões de distribuição dos animais, assim como o acompanhamento da entrada de novas coortes na comunidade, e a diferenciação etária das espécies em relação às limitações fisiológicas. Estas variáveis não foram estudadas neste trabalho, mas podem, juntamente com os resultados aqui obtidos, contribuir para o esclarecimento dos padrões de ocupação em ambientes intermareais rochosos.

REFERÊNCIAS

- Dahlhoff, E. P., B. A. Buckley & B. A. Menge, 2001. Physiology of the rocky intertidal Predator *Nucella ostrina* along an environmental stress gradient. *Ecology* 82: 2816-2829.
- Hofmann, G. E. & G. N. Somero, 1995. Evidence for protein damage at environmental temperatures: seasonal changes in levels of ubiquitin conjugates and hsp70 in the intertidal mussel *Mytilus trossulus*. *Journal of Experimental Biology* 198: 1509-1518.
- Roberts, D. A., G. E. Hofmann & G. N. Somero, 1997. Heat-shock protein expression in *Mytilus californianus*: Acclimatization (seasonal and tidalheight comparisons) and acclimation effects. *Biological Bulletin* 192: 309-320.
- Robles, C. & Desharnais, R., 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. *Ecology* 83, 1521-1536.

¹O papel de *Asterina stellifera* Möbius, 1859 (Echinodermata: Asteroidea) como predador em um costão rochoso em Santa Catarina, sul do Brasil.

INTRODUÇÃO

A hipótese do papel da predação em costão rochoso sugere que se o predador selecionar como presa um competidor dominante, acaba por auxiliar a manutenção da alta diversidade local de espécies, pois previne o monopólio do competidor sobre as outras espécies (PAINE 1966, 1971; MENGE & SUTHERLAND 1987; VERLING *et al.* 2003). Desta forma, o predador influi significativamente na comunidade, estruturando as relações entre as espécies e garantindo a coexistência destas.

A presença do predador pode interferir de outras formas como, por exemplo, induzindo modificações fenotípicas nas presas (LIMA 1998) que influenciam no crescimento e na sobrevivência destas (MCPEEK *et al.* 2001), delimitando o tamanho dos indivíduos dentro de uma população (MENGE 1976), bem como afetando drasticamente a dinâmica das populações nos mais variados ambientes (BOLKER *et al.* 2003).

Tem sido também documentada a existência de efeitos indiretos do predador em diferentes comunidades associados à redução na população de suas próprias presas, provocando um efeito cascata nas espécies com as quais interagem (PEACOR e WERNER 1997; TRUSSELL *et al.* 2003). Em geral, este efeito descreve como um predador afeta uma segunda espécie, podendo também alterar a relação desta com uma ou mais espécies. Assim, o predador pode afetar indiretamente outras espécies que interagem com suas presas diretas (RAIMONDI *et al.* 2000; PEACOR & WERNER 2004).

¹Artigo formatado para a Revista Brasileira de Zoologia

O predador não age de maneira isolada sobre a comunidade. A maioria dos padrões observados nas zonas entremarés resulta de efeitos combinados de fatores que regulam a abertura de espaço nos costões rochosos, como a competição intra e interespecífica, o recrutamento, as perturbações biológicas (p. ex.: forrageamento de herbívoros) e diversos fatores físicos (p. ex.: ação das ondas e dessecação) (DAYTON 1971; PAINE 1971; MENGE 1976).

A complexidade das interações entre o predador e a comunidade enfatiza a importância de estudos práticos em campo que apurem e quantifiquem a magnitude da influência da predação (PEACOR & WERNER 2004), já que o conhecimento da importância de efeitos intermediários no padrão e na dinâmica de comunidades intermareais de substrato duro são ainda limitados. Experimentos realizados em laboratório normalmente excluem muitos componentes que interagem na relação predador-presa, sub ou superestimando a importância dos efeitos da predação em ambiente natural. Até mesmo experimentos em campo podem revelar resultados de difícil interpretação devido à variabilidade temporal e espacial e pela complexidade de relações existentes em determinados ambientes, como é o caso de costões rochosos intermareais. Nestes locais, os principais predadores são siris, caranguejos, gastrópodos, estrelas do mar e peixes (NEWELL 1989).

As estrelas do mar possuem em geral um importante papel na estruturação de comunidades (PAINE 1969a, b, 1976; DAYTON 1971; PAINE *et al.* 1985; GAYMER *et al.*, 2004), principalmente na zona entremarés de regiões temperadas (MENGE *et al.* 1994; NAVARRETE & MENGE 1996), sendo os maiores efeitos observados na região inferior dos costões, onde as estrelas não estão sujeitas à dessecação e a outros tipos de limitações abióticas aos quais os equinodermos são pouco tolerantes (LITTLE & KITCHING 1996; NYBAKKEN 2001). Estrelas do mar podem ser dizimadoras vorazes da

comunidade, como *Acanthaster planci* Linnaeus, 1758 que devastou um recife de corais (CAMERON *et al.* 1991), e *Asterias* sp. que destruiu um banco de mexilhões (GAYMER *et al.* 2002). Contudo, os asteróides podem agir de forma menos voraz, adicionando heterogeneidade e mantendo a diversidade da comunidade (VERLING *et al.* 2003).

Os estudos clássicos que mostraram a importância da predação de asteróides nestas áreas foram realizados no hemisfério norte, onde as estrelas do mar dos gêneros *Asterias*, e principalmente *Pisaster*, são os principais predadores, e na Austrália, com o gênero *Acanthaster*. PAINE (1969b) verificou a importância estruturadora de *Pisaster ochraceus* Brandt, 1835 atestando o aumento excessivo da abundância e da distribuição de sua presa direta *Mytilus californicus* Conrad, 1837 em um experimento de exclusão manual deste predador. A ausência de *P. ochraceus* diminuiu a riqueza de espécies e facilitou o monopólio do mexilhão no costão. O mesmo efeito foi encontrado em outros locais da costa norte americana com a interação entre *Pisaster* e *Mytilus* (PAINE 1966, 1969a, 1974), o que levou este autor a sugerir que *Pisaster* constitui um exemplo típico de predador-chave com fundamental papel na manutenção das relações bióticas em costões intermareais. A estrela *Stichaster australis* Verrill, 1867 mostrou o mesmo tipo de relação com o mexilhão *Perna canaliculus* Gmelin 1791 na Austrália, onde a exclusão do predador teve como consequência o aumento de 40% na distribuição vertical de sua presa e a diminuição da riqueza de 20 para 14 espécies (PAINE 1971).

Não é conhecido o papel de asteróides em ambientes de costões rochoso no Brasil. *Asterina stellifera* Möbius, 1859 é um asteróide carnívoro com capacidade de everter o estômago (alimentação extra-oral), que habita as áreas costeiras rasas do oceano Atlântico, sendo comumente encontrado em regiões de substrato duro. Sua distribuição vai de Cabo Frio, Brasil (23°S, 42°O) a Mar del Plata, Argentina (35°S,

56°O) no Atlântico oeste, e de Senegal (15°N, 15°O) à Namíbia (28°S, 15°L) no Atlântico leste (CLARK & DOWNEY 1992).

No litoral sul do Brasil, *A. stellifera* é pouco abundante em costões rochosos. Está incluída na Lista Nacional das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção, havendo uma grande lacuna de informações sobre a sua biologia, documentada em apenas dois trabalhos: VIDOLIN *et al.* (2002), que analisaram a regulação osmótica desta espécie quando exposta ao ar durante a maré baixa no sul do Brasil, sugerindo que *A. stellifera* reduz a permeabilidade osmótica da parede do corpo para evitar danos decorrentes da dessecação; e CARVALHO & VENTURA (2002), que descreveram o ciclo reprodutivo de *A. stellifera* na região sudeste do Brasil, relatando o final do inverno (agosto e setembro) como época de maior valor do índice gonadal, seguido então da liberação de gametas na primavera e início do verão.

Observações locais e em aquário indicaram que *A. stellifera* é um predador carnívoro que pode ter um efeito importante sobre a comunidade intermareal. Além disso, por possuir alimentação extra-oral, pode afetar uma ampla quantidade de espécies durante o processo de eversão do estômago sobre o costão. O presente trabalho avaliou o papel de *Asterina stellifera* como predador da biota de um costão rochoso de zona entremarés em Penha, Santa Catarina, um ambiente subtropical na região sul do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Os estudos foram realizados em um afloramento rochoso situado em uma praia arenosa denominada Quilombo (26°46'S, 48°38'W), município de Penha, litoral de Santa Catarina, região sul do Brasil. O costão rochoso está localizado em uma região entremarés e é constituído por rochas predominantemente graníticas de diferentes

tamanhos e formatos, apresentando áreas abrigadas e expostas à ação direta das ondas e do sol.

Por ser um afloramento de grande comprimento perpendicular à linha de costa, as rochas das regiões mais rasas podem ficar até 8h expostas ao ar, sendo cobertas somente por marés muito altas. Esta zona mais exposta é colonizada por *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry, 1916 e pelos gastrópodos *Littorina flava* King e Broderip, 1832 e *Littorina ziczac* Gmelin, 1791. Por outro lado, há rochas que permanecem cobertas por água até mesmo nas menores marés registradas, mas que possuem uma biota semelhante à da região intermediária do costão, na qual as rochas ficam expostas ao ar mesmo em marés de 0,3 m. Estas foram as rochas selecionadas neste estudo, sendo que a maioria delas possui três zonas horizontais claramente observadas na maré baixa.

A região entremarés destas rochas é colonizada basicamente pelas cracas *Chthamalus bisinuatus*, *Megabalanus* sp. e *Tetraclita stalactifera* Lamarck, 1818; pelos bivalves *Brachidontes solisianus* d'Orbigny, 1846 e *Isognomon bicolor* C.B. Adams, 1845; pelos gastrópodos *Littorina flava*, *Littorina ziczac*, *Stramonita haemastoma* Kool, 1987, *Tegula viridula* Gmelin, 1791, *Leucozonia nassa* Gmelin, 1791, *Collisella subrugosa* d'Orbigny, 1846 e *Fissurella clenchi* Farfante, 1943; pela ostra *Crassostrea rhizophorae* Guilding, 1828, pelo poliqueta *Phragmatopoma caudata* Mörch, 1863; e pelas algas *Ulva fasciata* Delile, 1813, *Porphyra spiralis* var. *spiralis* E. C. Oliveira e Coll, 1975 e *Centroceras clavulatum* C. Agardh in Kunth Mont, 1822, in Durieu de Maisonneuve. Na região mais inferior da zona entremarés ocorrem a estrela do mar *Asterina stellifera* Möbius, 1859, ocasionalmente *Echinaster brasiliensis* Müller e Troschel, 1842; os ouriços do mar *Lytechinus variegatus* Lamarck, 1816 e *Arbacia lixula* Linnaeus, 1758, as anêmonas do mar *Actinia bermudensis* McMurrich, 1889, *Bunodosoma caissarum* Correa, 1964 e *Anthopleura* sp.; o pepino *Holothuria grisea*

Selenka, 1867; as ascídias *Eudistoma carolinense* Van Name, 1945, *Botrylloides nigrum* Herdman, 1886, *Aplidium accarens* Millar, 1953, *Polysyncraton amethysteum* Van Name, 1902 e *Clavelina oblonga* Herdman, 1880; os hidrozoários *Pinna ray ralphii* Bale, 1884 e *Dynamena crisioides* Lamouroux, 1824; o briozoário *Bugula neritina* Linnaeus, 1758; a esponja *Hymeniacidon heliophila* Parker, 1910 e as algas *Gracilaria verrucosa* Hudson Papenfuss, 1950, *Corallina officinalis* Linnaeus, 1758 e *Padina gymnospora* Kützing Sonder.

A região inferior do costão de Penha é a área de ocupação preferencial de *A. stellifera*. Outros predadores presentes nesta região são os gastrópodos carnívoros *Stramonita haemastoma* e *Leucozonia nassa*, os caranguejos dos gêneros *Eriphia* e *Pachygrapsus*, algumas espécies de paguros e peixes, todos com capacidade para predação animais sésseis como *B. solisianus*, *C. bisinuatus* e *H. heliophila*.

Inclusão de *Asterina stellifera*

Foi realizado um projeto piloto no início de julho/04, para avaliar a permanência de estrelas-do-mar sobre uma determinada região do costão em situação de inclusão. Três rochas da região intermediária do costão foram aleatoriamente escolhidas e em cada uma delas determinadas três transecções. Foram incluídos seis exemplares de *A. stellifera* em cada transecção, além de 20 indivíduos em um raio de um metro de cada rocha (para todas as direções) para o acompanhamento das estrelas incluídas. Por um período de 15 dias, os indivíduos incluídos foram diariamente acompanhados durante as marés diurnas e noturnas para determinar a permanência destes na rocha. Foi observada a permanência de cerca de 70% dos indivíduos dentro de um raio de 1,0 a 1,5m das rochas-piloto por até sete dias. A partir do 8º, até o 15º dia, cerca de 50% das estrelas adicionadas ainda permaneciam no local. Desta forma, no experimento optou-se por

fazer a manutenção da inclusão quinzenalmente, incluindo a mesma quantidade de estrelas utilizada no experimento piloto.

No final de julho/04 foi realizada a primeira quantificação da biota das rochas-tratamento e das rochas-controle pelo método visual dos quadrados (100cm^2) (FOSTER *et al.* 1991) em uma situação pré-inclusão, visando compreender a estruturação das comunidades no costão em uma situação normal, sem nenhum tipo de interferência experimental. Foram utilizadas três rochas-tratamento e três rochas-controle diferentes daquelas utilizadas no projeto piloto, distantes pelo menos 1,0m umas das outras. Em cada rocha foram feitas duas transecções verticais distantes entre si por 50cm, ao longo das quais foram delimitadas unidades amostrais (quadrados) de 100cm^2 , demarcadas nos cantos com resina epóxi de secagem rápida DUREPOXI[®]. Cada transecção continha 6 quadrados enumerados 1 a 6 (de cima para baixo), compreendendo a região inferior das rochas, sendo que não foi observada a presença de nenhum exemplar de *A. stellifera* em regiões acima destas.

Para garantir que a biota das rochas-tratamento sofresse uma predação intensiva, foi realizada uma manutenção a cada 15 dias, sendo quantificado o número de estrelas nas áreas em estudo, e novamente coletada e incluída a quantidade de estrelas necessária para que a inclusão se igualasse, em número de predadores, à 1ª inclusão (32 estrelas por rocha). A quantidade mínima de estrelas encontradas durante os momentos de manutenção foi de 14 estrelas em outubro/04 (Tab. I).

Tabela I - Média do número de estrelas \pm I.C. nas rochas-tratamento em cada visita quinzenal. (n = 3).

15/Jul/04	32
01/Ago/04	$16 \pm 1,1$
15/Ago/04	$17 \pm 3,4$
29/Ago/04	$20 \pm 2,3$
12/Set/04	$22 \pm 3,4$
03/Out/04	$15 \pm 4,9$
16/Out/04	$15 \pm 3,0$

A primeira caracterização da biota ocorreu um mês após a primeira inclusão, em agosto/04, tendo o experimento duração de mais dois meses (setembro e outubro/04). As rochas-controle foram observadas nas mesmas datas que as rochas-tratamento, não sendo encontrado nenhum exemplar de *A. stellifera* sobre ou próximo a elas nos meses supracitados.

Análise dos dados de inclusão

Antes do início do experimento, a abundância (% de ocupação no costão) das espécies estudadas nas rochas-controle e nas rochas-tratamento não era similar, impedindo a comparação dos valores. Assim, foi calculada a diferença da porcentagem de cobertura destas espécies entre cada mês amostrado e o mês anterior (agosto-julho, setembro-agosto e outubro-setembro) para cada estrato onde cada espécie foi encontrada. Foram utilizadas as espécies encontradas em pelo menos duas observações. A diferença foi comparada entre as rochas (controle e tratamento) nos três momentos supracitados pelo teste de Mann Whitney-U ($\alpha = 0,05$). A porcentagem real de ocupação observada em cada mês foi representada graficamente para a melhor visualização e compreensão da composição da biota das rochas controle e tratadas. Estratos nos quais não foi amostrado nenhum exemplar das espécies em questão nas rochas-controle e tratamento não foram analisados. A distribuição espacial das espécies nas rochas-controle e nas rochas-tratamento foi acompanhada pela ilustração gráfica da presença e ausência de cada uma delas nos meses amostrados.

Tolerância fisiológica de *Asterina stellifera*

A predação de *A. stellifera* durante os períodos de maré baixa depende de sua capacidade de tolerar as condições ambientais nesta situação. Para avaliar esta

capacidade durante o inverno e o verão foram coletados exemplares de *A. stellifera* na mesma praia supracitada após a finalização do experimento de inclusão. Os espécimes foram mantidos em laboratório em aquários contendo água marinha natural com condições semelhantes às verificadas em campo (13h de luz e 11h de escuro; $28 \pm 1^\circ\text{C}$ no verão e $18 \pm 1^\circ\text{C}$ a 28°C no inverno; salinidade 35; pH de 7,5 a 8,0). Nas duas estações foram realizados os seguintes experimentos:

- verificação da tolerância às salinidades de 10, 35 (controle) e 45 (cada condição: n = 10);
- verificação da tolerância à dessecação (exposição ao ar) com e sem sol (cada condição: n = 10);
- verificação do padrão de variação da osmolalidade e do íon cloreto (cada condição: n = 6);

Este íon escolhido devido a sua importância e alta concentração na água do mar. No teste de dessecação, os exemplares de *A. stellifera* permaneceram expostos ao ar por 3h, sendo observados em campo nesta condição por no máximo 2h. Os valores das salinidades experimentais utilizadas nos testes foram propostos a partir de valores obtidos em monitoramentos de 24h medidos a cada hora (6 réplicas/h) realizados em diversas regiões do costão rochosos de Penha durante um dia com sol e com chuva, no inverno e no verão. As salinidades utilizadas para os testes (10, 35 e 45) seguiram as encontradas em poças e fendas com água no costão, que variaram de 5 a 39. A água com salinidade 10 foi obtida pelo acréscimo de água doce previamente estocada e em repouso por 24h à água do mar natural. Para a obtenção da salinidade 45 foi utilizada a água do primeiro degelo de água do mar congelada um dia antes (salinidade de 55 a 85), diluída com água doce até a obtenção do nível desejado. Os animais permaneciam por 3h em cada situação, sendo a temperatura mantida constante e semelhante à média

obtida em campo. Em todos os experimentos foi mantido somente um exemplar de *A. stellifera* por aquário (2,5L). Todos os indivíduos que sobreviveram foram devolvidos ao local de onde foram coletados. A salinidade foi medida com um refratômetro Shibuya S-28.

Nos testes de tolerância à salinidade e à dessecação, a variável utilizada para determinar a limitação do animal à condição exposta foi a porcentagem de sobrevivência em testes de endireitamento curtos e longos. Nos curtos, após a exposição do animal a uma dada condição, este era retirado do aquário-teste e colocado em um aquário de recuperação (com condições ideais) com a parte oral voltada para cima, sendo então observado diretamente por 30 minutos. Após este período o animal que não retornasse à posição normal foi realocado na mesma posição para outro aquário (recuperação longa), onde permanecia por 48h, sendo observado a cada 6h. Não retornando à posição natural, o exemplar foi considerado morto.

Nos experimentos de regulação da osmolalidade e de cloreto, após 3h de exposição às salinidades supracitadas, o fluido celômico de cada exemplar foi retirado com uma seringa de 1mL. O líquido coletado foi acondicionado em um *ependorff* e congelado. A osmolalidade das amostras não diluídas foi dosada em um Micro-Osmômetro de Pressão de Vapor Wescor, modelo 5520. Cada amostra foi então diluída com água deionizada (1: 3) por ser a concentração de cloreto dos animais mais alta do que a faixa de leitura do padrão, sendo dosada a concentração de íons cloreto pelo método colorimétrico, utilizando-se kits de dosagem da marca Labtest ®, segundo o protocolo do fabricante. A leitura da absorbância foi feita em um espectrofotômetro Ultrospec 2100 PRO Amersham Pharmacia Biotech. Os íons cloreto reagem com o tiocianato de mercúrio na presença de nitrato férrico formando tiocianato férrico, com leitura de absorbância a 470nm. Os valores das concentrações aproximadas de cloreto

na água do mar padrão (salinidade de 34,33) utilizados neste trabalho foram obtidos de PROSSER (1973). Os valores de osmolalidade e das concentrações de cloreto foram expressos por meio da média mais ou menos o intervalo de confiança de 95%.

RESULTADOS

Papel de *Asterina stellifera* no costão

Após a inclusão de *Asterina stellifera*, o maior efeito observado foi na porcentagem de cobertura das espécies de presas na primeira observação realizada (agosto), quando houve uma diferença significativa na abundância da craca *Chthamalus bisinuatus*, do bivalve *Brachidontes solisianus*, da alga *Gracilaria verrucosa* e da esponja *Hymeniacidon heliophila* em pelo menos dois estratos do costão (Figs. 1-4).

Chthamalus bisinuatus dominava os estratos 2 e 3 das rochas-tratamento, regiões onde foram observadas as quedas mais bruscas de abundância de julho a setembro em relação ao controle, sugerindo efeito direto da predação de *A. stellifera* sobre esta craca (Fig. 1), apesar de que no estrato 3 a diferença não foi significativa devido à grande variabilidade entre as transecções. Em setembro e outubro esta espécie deixou de ocupar os estratos 5 e 6 (Fig. 5). No tratamento a população de *C. bisinuatus* apresentou um pequeno incremento no estrato 2 em outubro, mês que registrou a menor quantidade de estrelas recapturadas (Tab. I). Mesmo não sendo estatisticamente diferente do controle, este aumento indica uma tendência de recuperação da população pela menor quantidade de predadores presentes, já que este padrão foi oposto ao observado nas rochas-controle, onde a abundância desta espécie continuou diminuindo. No estrato 1, não foram observadas diferenças entre o tratamento e o controle, indicando que *A. stellifera* possivelmente não exerce influência nesta altura do costão. Nos estratos inferiores, esta espécie de presa se encontrava em pequena abundância (Fig. 5).

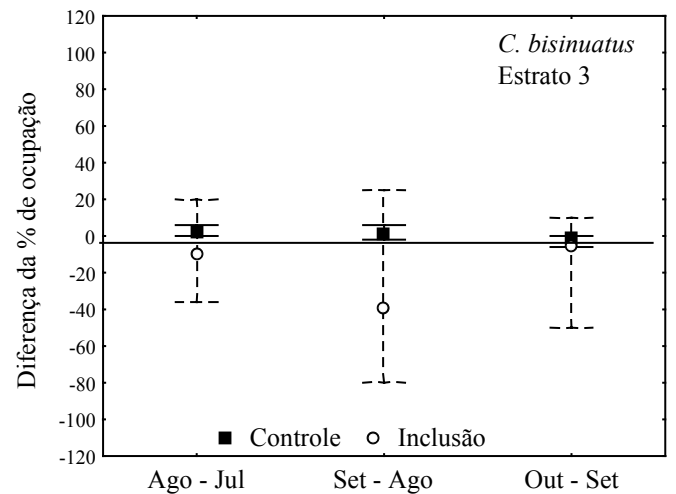
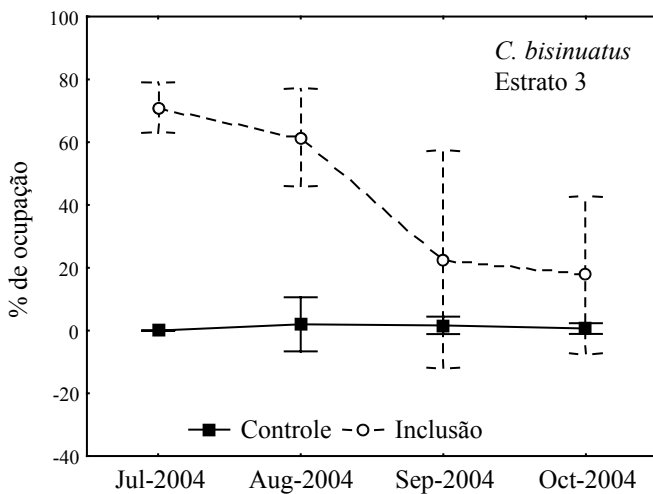
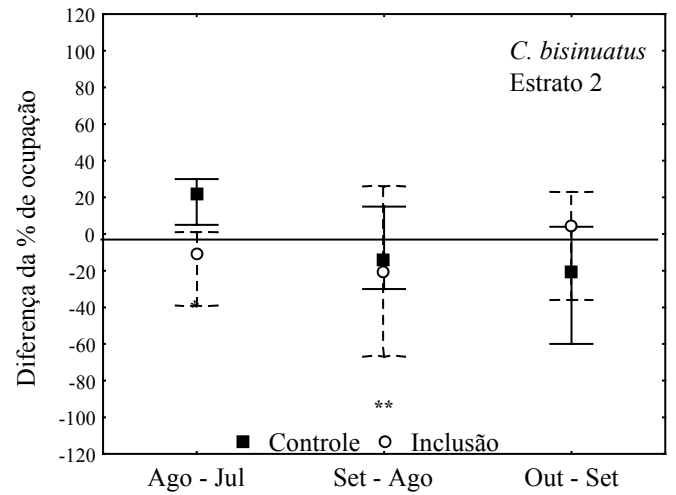
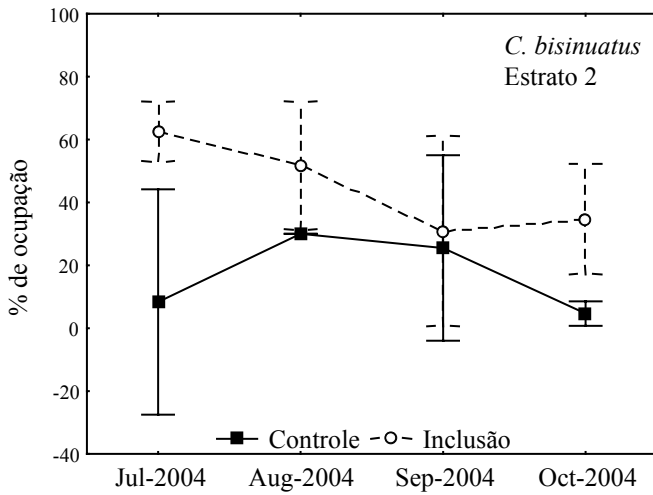
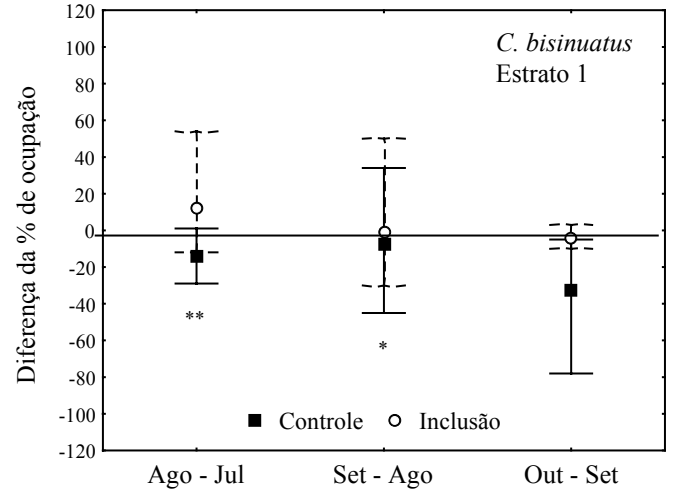
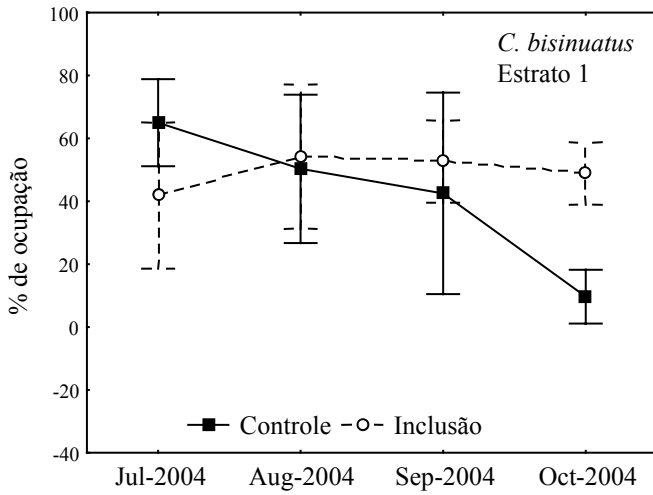


Figura 1 - Porcentagem média de cobertura \pm I.C. (intervalo de confiança) de *Chthamalus bisinuatus* nos estratos 1 a 3 e diferença da porcentagem média de cobertura \pm I.C. entre cada mês amostrado e o anterior nas rochas-tratamento e controle. Valores acima da linha indicam aumento de abundância e valores abaixo indicam diminuição. Comparação entre controle e tratamento: * $p < 0,05$; ** $p < 0,10$. 1 - 6: estratos horizontais do costão (1: superior e 6: inferior).

Brachidontes solisianus ocorreu apenas na região mais superior da faixa avaliada (estratos 1, 2 e 3). A tendência de um inicial aumento seguido da queda do tamanho da população nos estratos 1 e 2 foi a mesma em ambas as rochas (controle e tratamento), indicando um efeito sazonal, independente da atividade de predação. Entretanto, o incremento observado em agosto no estrato 1 foi significativamente maior na rocha-tratamento, assim como o observado em outubro no estrato 2 (Fig. 2), podendo ser um efeito indireto da alteração causada na comunidade pelo experimento. A variabilidade da abundância de *B. solisianus* foi, em geral, maior nas rochas com a inclusão do predador do que nas rochas-controle, havendo uma pequena redução do recobrimento nas primeiras. Em setembro, quando esta espécie quase desapareceu nas rochas-tratamento, um grande número de estrelas foi encontrado no local (Tab. I). A possibilidade de ter havido uma predação direta de *A. stellifera* sobre este mexilhão parece ser improvável já que a redução observada ocorreu em uma pequena faixa e por um curto período. Em outubro *B. solisianus* ocupou inesperadamente o estrato 4 das rochas-tratamento (Fig. 5), o que pode ser um efeito indireto do experimento. Os dados obtidos para *B. solisianus* foram conflitantes, mas, de um modo geral a inclusão de *A. stellifera* influenciou indiretamente a população de *B. solisianus* por alterar a abundância de outras espécies.

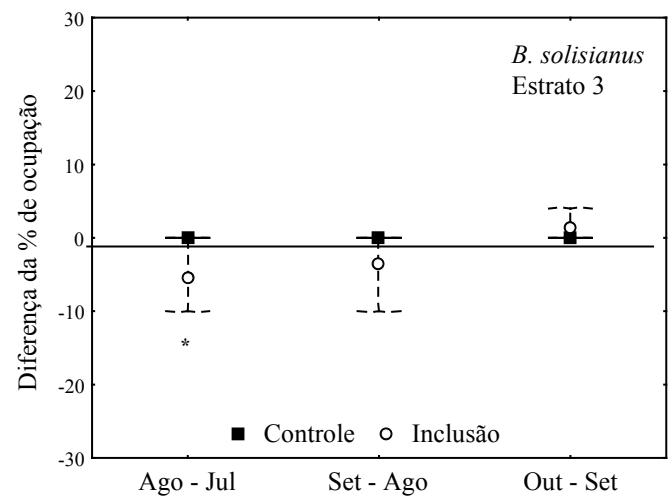
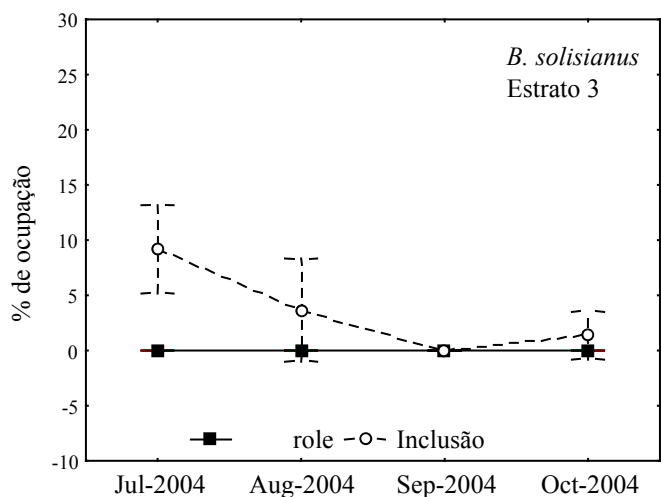
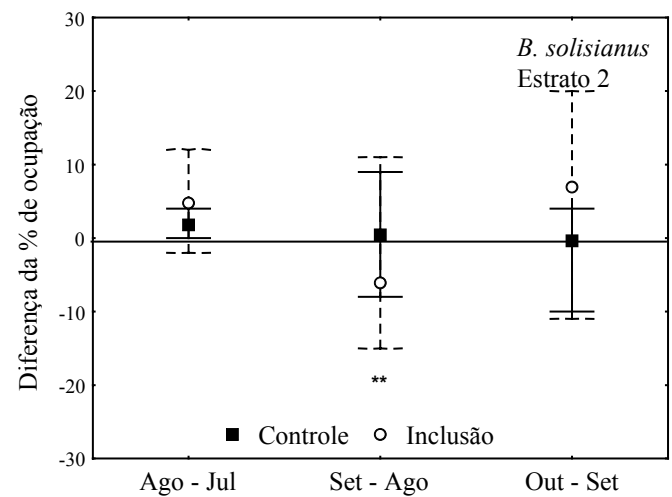
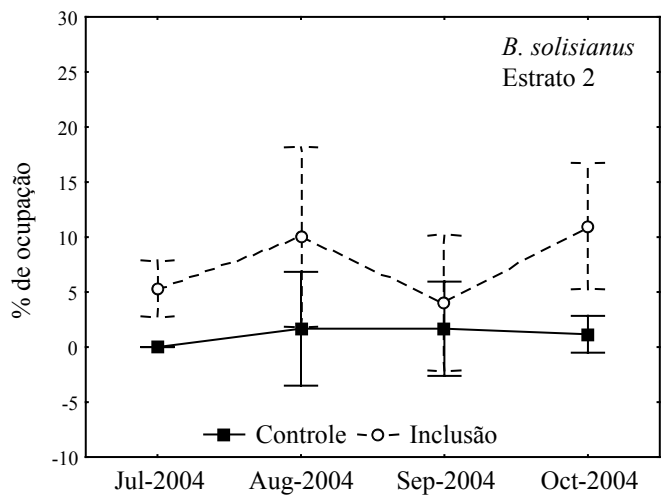
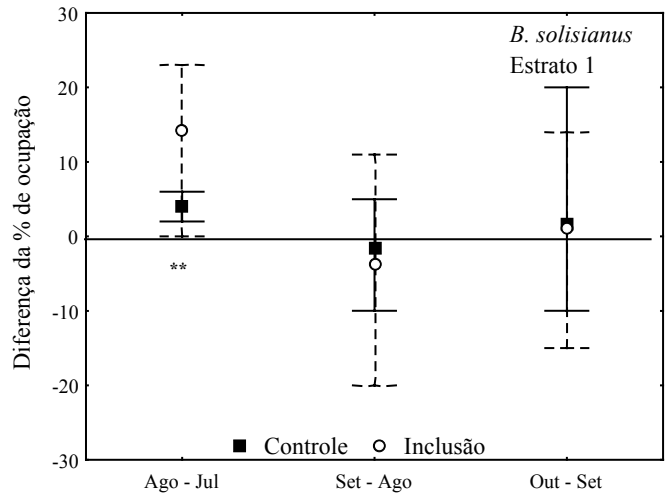
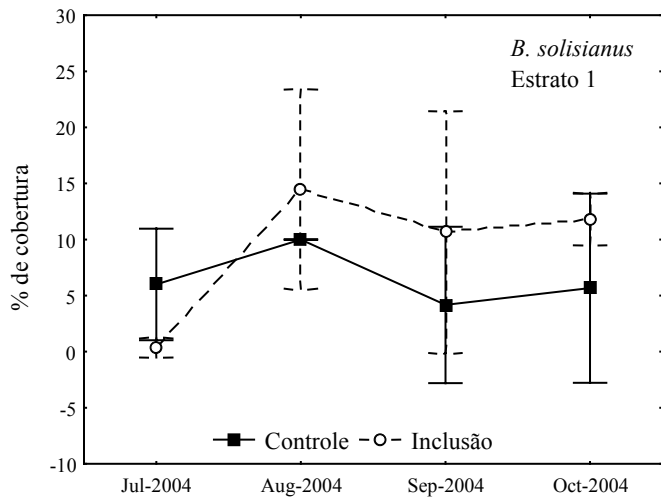


Figura 2 - Porcentagem média de cobertura \pm I.C. (intervalo de confiança) de *Brachidontes solisianus* nos estratos 1 a 3 e diferença da porcentagem média de cobertura \pm I.C. entre cada mês amostrado e o anterior nas rochas-tratamento e controle. Valores acima da linha indicam aumento de abundância e valores abaixo indicam diminuição. Comparação entre controle e tratamento: * $p < 0,05$; ** $p < 0,10$. 1 - 6: estratos horizontais do costão (1: superior e 6: inferior).

A alga *Gracilaria verrucosa* ocupa preferencialmente as regiões mais inferiores do costão, sendo mais abundante nos estratos 5 e 6. Em setembro e outubro, ocupou também os estratos 2 e 3 das rochas-tratamento (Fig. 5), indicando um possível efeito da inclusão. Por outro lado, os resultados de abundância de *G. verrucosa* no início da inclusão são contraditórios entre os estratos. Nos estratos 2 e 3, a população de *G. verrucosa* permaneceu constante e próxima a zero em julho e agosto, com um pequeno pico não significativo em setembro. Nos estratos 4 e 5, reduziu e no estrato 6, aumentou significativamente em relação ao controle (Fig. 3). O efeito da inclusão de *A. stellifera* sobre esta alga parece ser indireto e somente na região mais inferior do costão. Nos demais meses, não houve efeito significativo da inclusão.

Hymeniacidon heliophila ocupa apenas os estratos inferiores do costão, sendo que, nas rochas-tratamento, apareceu após a inclusão apenas no estrato 3 com abundância muito pequena. Somente nos estratos 3 e 4 houve efeito da inclusão, com um aumento significativo da população desta esponja em relação ao controle no início do experimento (Fig. 4). Setembro foi o único mês no qual *B. solisianus* deixou de ocupar o estrato 3 nas rochas-tratamento, o que pode estar relacionado ao pequeno incremento da esponja nesta região. As alterações na abundância de *H. heliophila* observadas nos estratos 4 e 5 após setembro resultaram de causas sazonais com tendências semelhantes nas rochas-controle e tratamento (Fig. 4). No estrato 6 das rochas-tratamento, *H. heliophila* manteve uma população de tamanho e distribuição praticamente constantes de agosto a outubro, com uma leve tendência de aumento (Fig. 4). O pico de *H. heliophila* observado em setembro no controle foi, provavelmente, um efeito isolado diante da alta variabilidade dos valores e do retorno destes, em outubro, a valores semelhantes aos dos outros meses (Fig. 4).

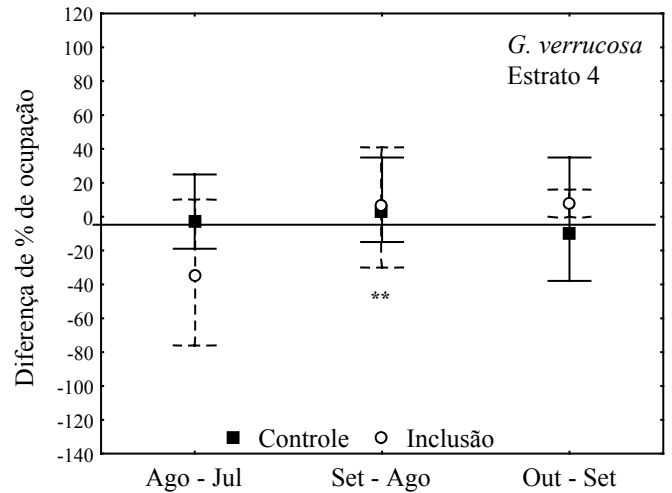
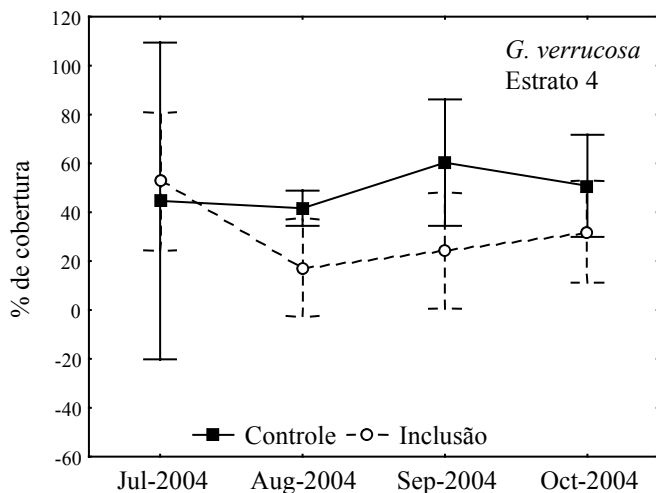
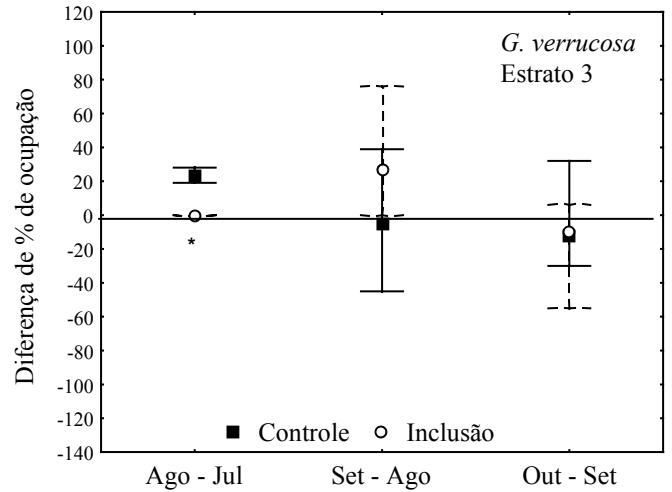
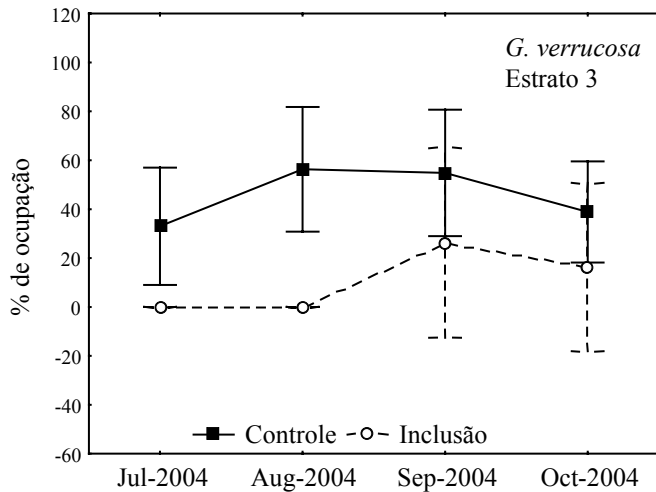
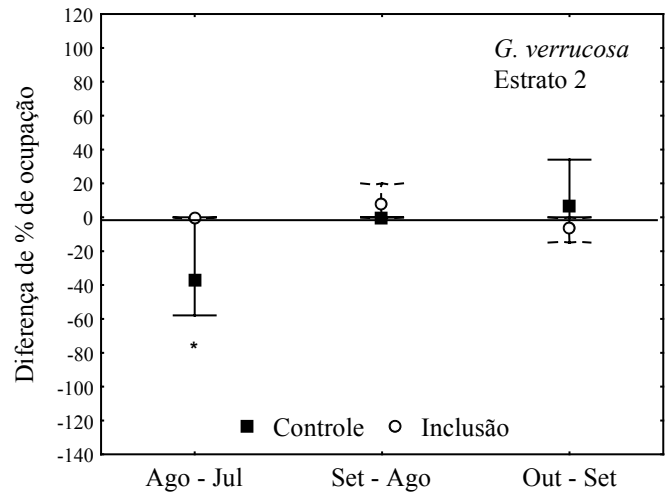
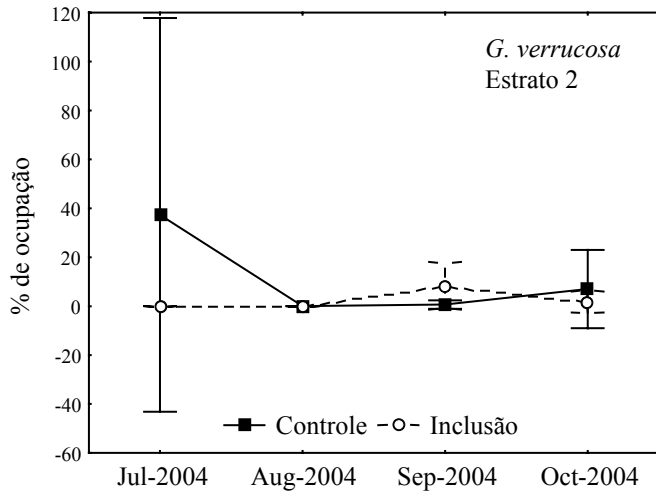


Figura 3 - Porcentagem média de cobertura \pm I.C. (intervalo de confiança) de *Gracilaria verrucosa* nos estratos 2 a 4 e diferença da porcentagem média de cobertura \pm I.C. entre cada mês amostrado e o anterior nas rochas-tratamento e controle. Valores acima da linha indicam aumento de abundância e valores abaixo indicam diminuição. Comparação entre controle e tratamento: * $p < 0,05$; ** $p < 0,10$. 1 - 6: estratos horizontais do costão (1: superior e 6: inferior).

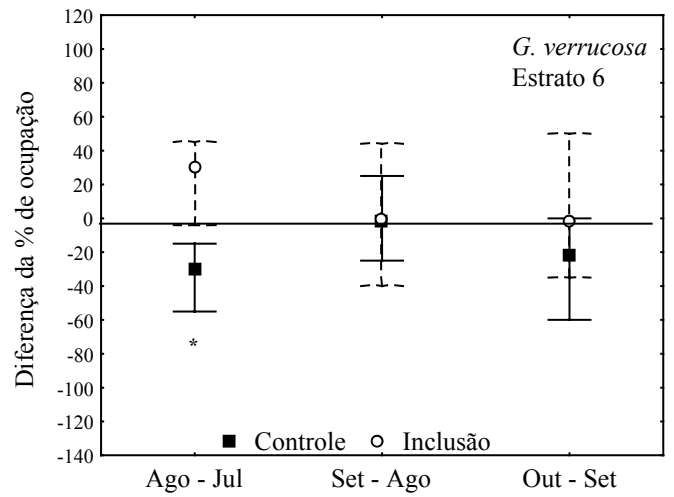
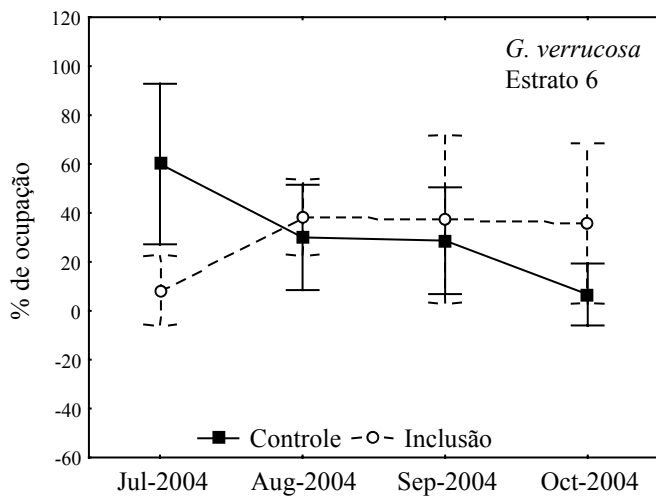
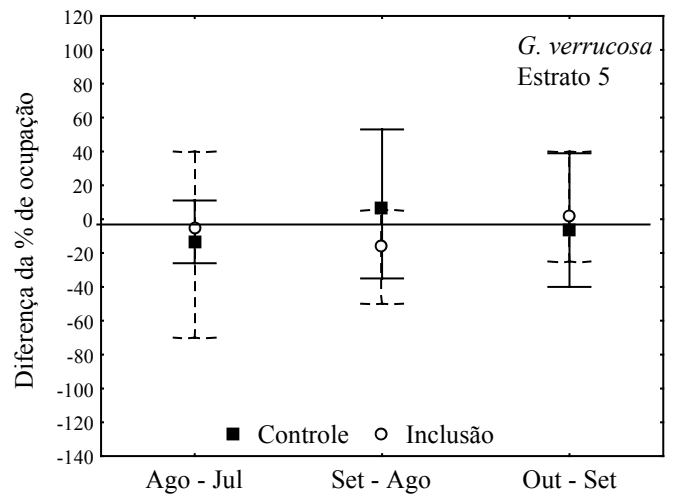
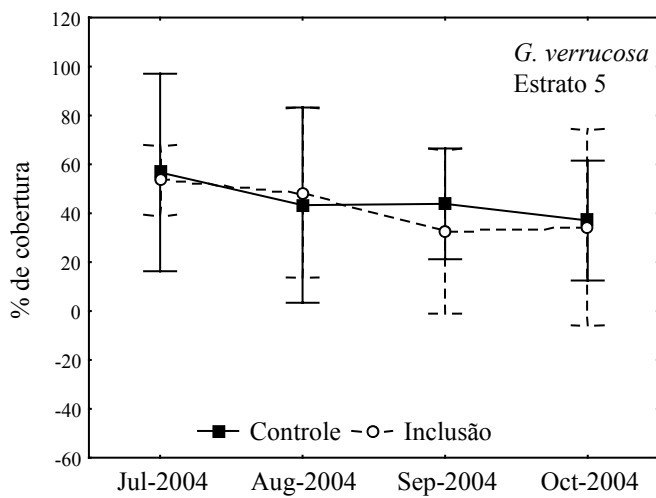


Figura 3 cont. - Porcentagem média de cobertura \pm I.C. (intervalo de confiança) de *Gracilaria verrucosa* nos estratos 5 e 6 e diferença da porcentagem média de cobertura \pm I.C. entre cada mês amostrado e o anterior nas rochas-tratamento e controle. Valores acima da linha indicam aumento de abundância e valores abaixo indicam diminuição. Comparação entre controle e tratamento: * $p < 0,05$; ** $p < 0,10$. 1 - 6: estratos horizontais do costão (1: superior e 6: inferior).

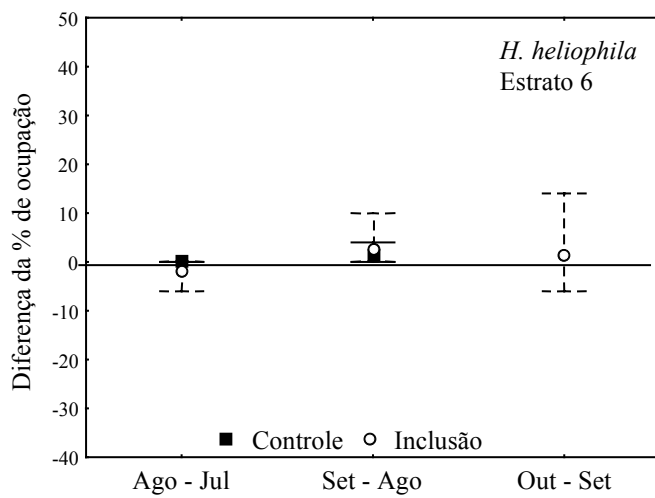
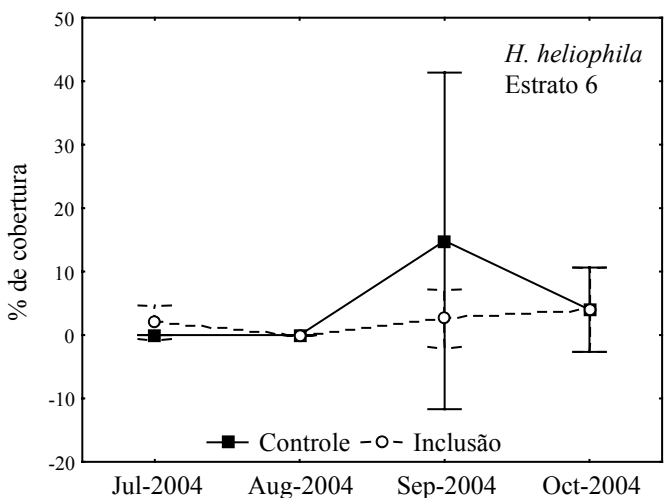
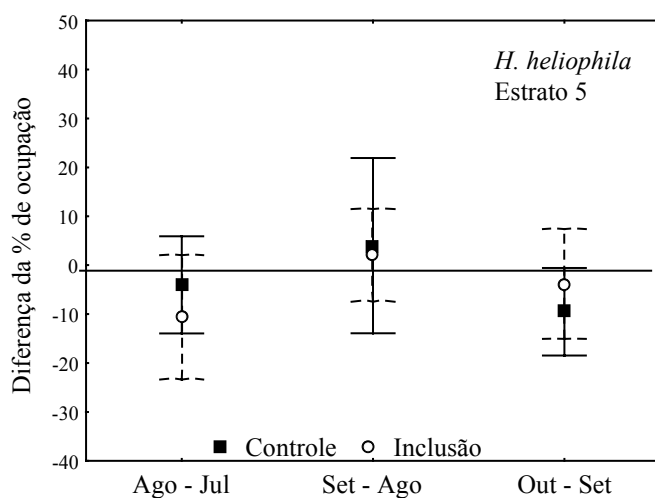
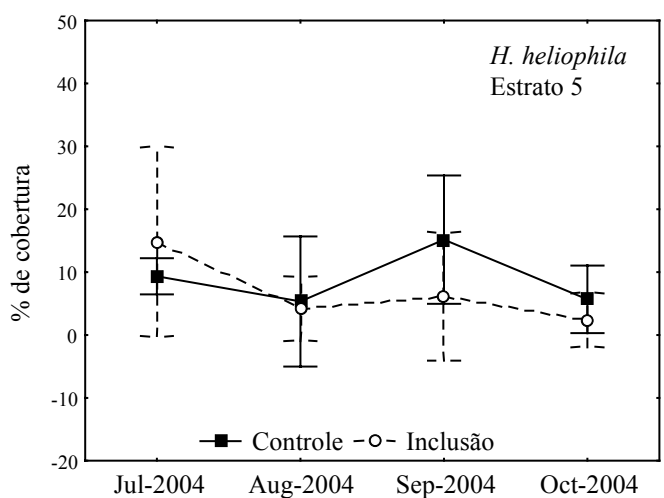
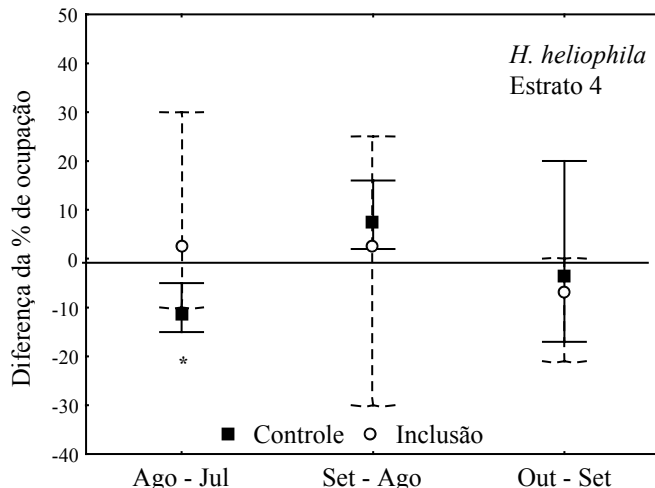
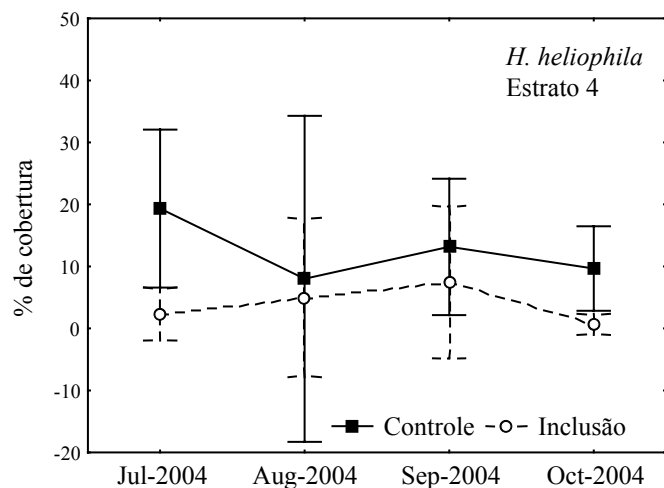


Figura 4 - Porcentagem média de cobertura \pm I.C. (intervalo de confiança) de *Hymeniacion heliophila* nos estratos 4 a 6 e diferença da porcentagem média de cobertura \pm I.C. entre cada mês amostrado e o anterior nas rochas-tratamento e controle. Valores acima da linha indicam aumento de abundância e valores abaixo indicam diminuição. Comparação entre controle e tratamento: * $p < 0,05$; ** $p < 0,10$. 1 - 6: estratos horizontais do costão (1: superior e 6: inferior).

Tolerância de *Asterina stellifera* à dessecação e a diferentes salinidades

Quando expostos às salinidades 10, 35 (controle) e 45 no verão e no inverno, houve 100% de sobrevivência dos exemplares de *A. stellifera*, com exceção da salinidade 10, no inverno, que obteve 57% de sobrevivência e apenas 36% se desviraram nos primeiros 30 minutos de observação, indicando pequena tolerância à baixa salinidade no inverno.

No experimento de dessecação, nenhum exemplar sobreviveu à exposição ao ar em dias com sol, no verão. Contudo, 100% dos espécimes sobreviveram à dessecação em dias ensolarados no inverno e em dias nublados no verão e inverno. Os resultados indicam uma intolerância total à exposição ao ar, com sol, em épocas quentes.

Analisando a osmolalidade e a concentração de cloreto do fluido celômico de *A. stellifera*, pôde-se observar uma tendência conformadora em relação à água do mar tanto no verão como no inverno, principalmente nas salinidades 35 e 45. Na salinidade 10, a estrela conseguiu manter-se mais concentrada do que a água (Figs. 6 e 7).

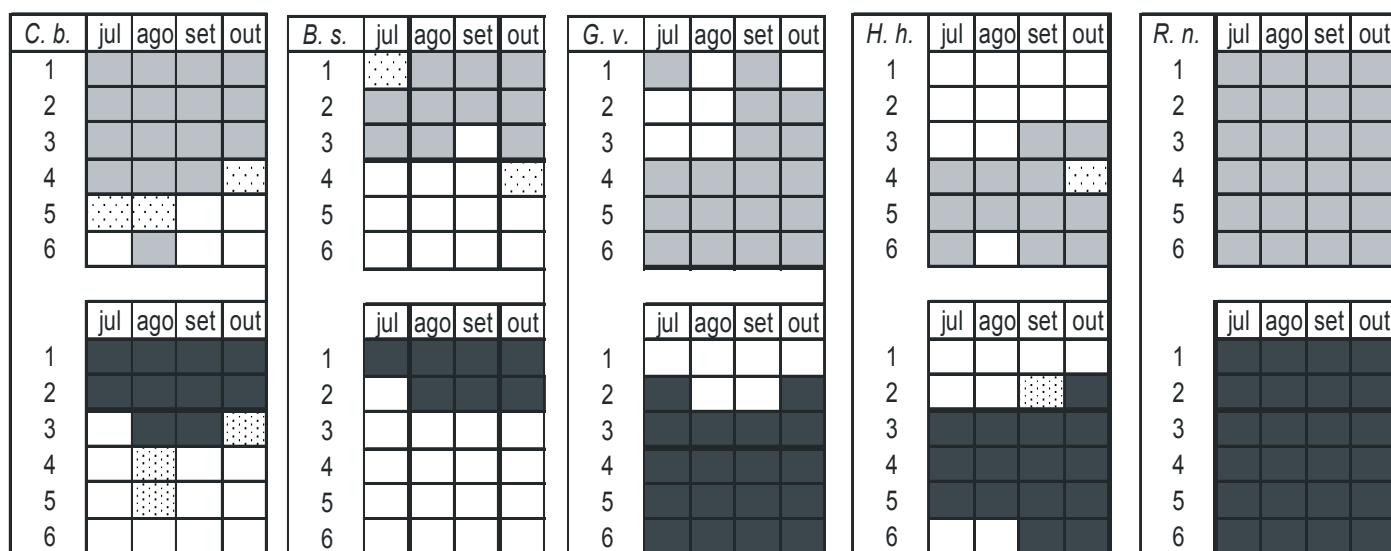


Figura 5 - Presença ou ausência das espécies em cada estrato horizontal. *C.b.* *Chthamalus bisinuatus*; *B.s.* *Brachidontes solisianus*; *G.v.* *Gracilaria verrucosa*; *H.h.* *Hymeniacidon heliophila*; *R.n.* rocha nua. 1 - 6: estratos horizontais do costão (1: superior e 6: inferior). █ presença nas rochas-tratamento (inclusão); █ presença nas rochas-controle; █ menos de 5% de ocupação; □ vazio = ausência.

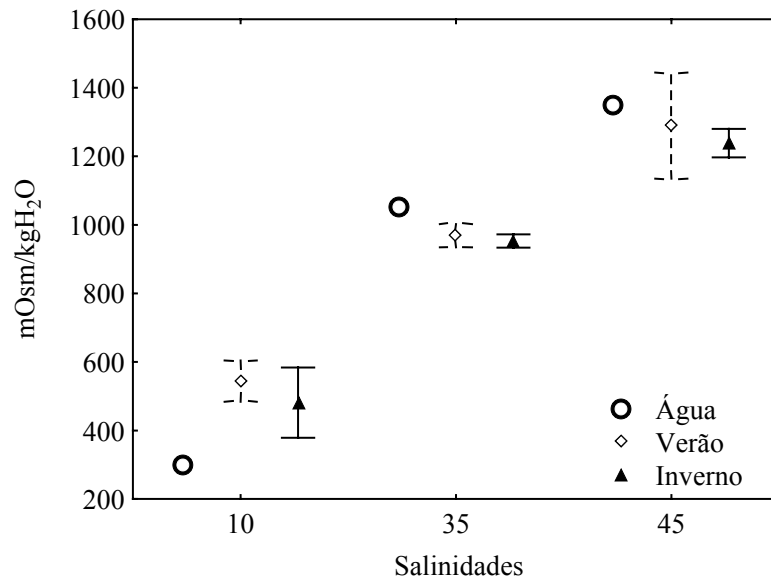


Figura 6 - Osmolalidade (mOsm/kgH₂O) média (\pm IC) da água (●) e do fluido celômico de *A. stellifera* quando exposta às salinidades 10, 35 e 45 no verão e no inverno.

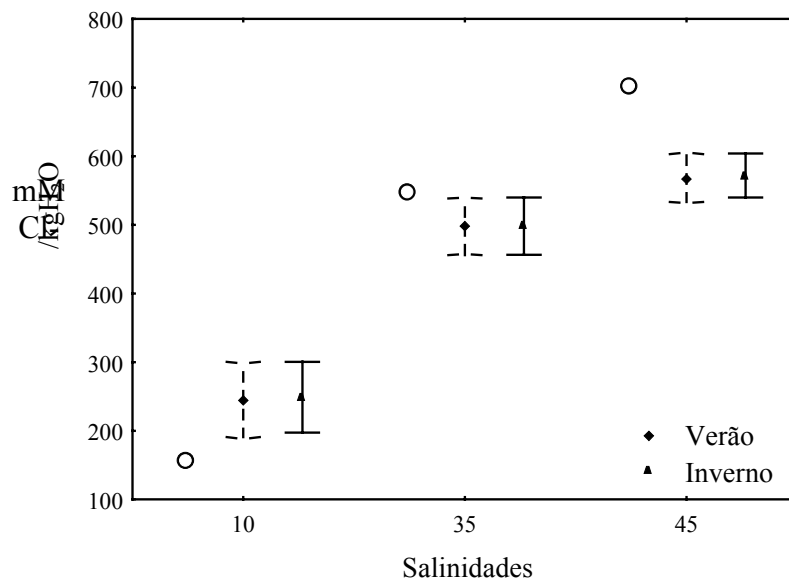


Figura 7 - Concentração média (\pm IC) de cloreto (mMCl) na água (●) e no fluido celômico de *A. stellifera* quando exposta às salinidades 10, 35 e 45 no verão e no inverno.

DISCUSSÃO

Dentre as 32 espécies monitoradas (26 sésseis), o efeito da predação de *A. stellifera* ocorreu apenas em 4 espécies, principalmente no primeiro mês (ocasionalmente no segundo) após a inclusão. A espécie mais afetada foi a craca *Chthamalus bisinuatus*, que teve a abundância reduzida nos primeiros momentos após a inclusão do predador no costão. O mexilhão *Brachidontes solisianus* também sofreu o impacto do aumento de predadores, porém em menor escala do que *C. bisinuatus* e de forma indireta. A alta variabilidade da abundância de *B. solisianus* observada em vários momentos nas rochas-tratamento pode ter sido um efeito indireto do aumento de predadores no ambiente, pela possível desestruturação da comunidade causada pela diminuição de uma espécie tão abundante como *C. bisinuatus*. Por outro lado, a queda da população do mexilhão em uma pequena área em setembro pode ter favorecido o aumento da população da esponja *Hymeniacidon heliophila*, caracterizando mais um efeito indireto do aumento do número de predadores. A alga *Gracilaria verrucosa* também sofreu um efeito indireto da inclusão de *A. stellifera* nas regiões mais inferiores do costão, apresentando uma variabilidade incomum e não observada no controle.

Este trabalho quantificou o efeito predatório em uma situação de cerca de 8 a 10 vezes a quantidade natural de estrelas presentes em uma rocha, sendo que o máximo de estrelas encontradas em condições anteriores ao início do experimento e nas rochas-controle foi de 4 exemplares por rocha. Apesar de experimentos de inclusão normalmente não simularem uma situação natural, optou-se por este tipo de experimento para intensificar o efeito da predação. Como a abundância de estrelas no local é muito baixa, concluiu-se que experimentos de exclusão poderiam gerar efeitos pequenos e não detectáveis. Em outras localidades da costa sul do Brasil, observou-se que a abundância de *A. stellifera* reduziu-se significativamente nos últimos 10 anos

(ROCHA, R. M. 2006, comunicação pessoal), mas a inclusão realizada foi ainda superior às densidades anteriormente observadas. Desta forma, conclui-se que o efeito de predação de *A. stellifera* neste costão é bastante reduzido.

A fraca atuação de *A. stellifera* pode estar relacionada com a biologia do animal. Esta estrela mostrou-se pouco tolerante à dessecação em dias ensolarados de verão (100% de mortalidade), o que explica o baixo efeito da predação nos estratos superiores das transecções experimentais. Outra limitação de *A. stellifera* foi a sua intolerância à salinidade 10 no inverno (43% de mortalidade). Além do já esperado comportamento estenohalino dos equinodermos de forma geral (STICKLE & DIEHL 1987; VIDOLIN *et al.* 2002), o resultado distinto nas duas estações pode refletir uma maior fragilidade fisiológica pelo gasto de energia dispensado no processo de maturação gonadal para a reprodução durante o inverno (CARVALHO & VENTURA 2002). Tal intolerância pode limitar a ocupação de regiões do costão em momentos de chuva, mas não explica a baixa taxa predatória de *A. stellifera*, que poderia se alimentar em dias sem sol e durante as marés altas. Durante a maré baixa não foi observado nenhum exemplar forrageando o costão, sugerindo a ausência de predação nestes momentos. As coletas em campo iniciavam-se no momento em que a maré alta estava baixando. Nesta ocasião, a maioria dos exemplares coletados estava com o estômago evertido, porém sem resquício de presa, indicando que o processo de digestão havia se iniciado durante a maré alta, perdurando na maré baixa.

A osmolalidade do fluido celômico de *A. stellifera* nas salinidades de 35 e 45 seguiram o padrão conformador osmótico amplamente descrito para equinodermos (STICKLE & DIEHL 1987), havendo, porém, a manutenção de um certo gradiente osmótico. Quando imersos em salinidade 10, contudo, o fluido celômico dos exemplares de *A. stellifera* foi muito diferente da água, indicando uma capacidade de regular íons,

ou de evitar o ganho de água e/ou perda de íons. Quando exposta ao ar e novamente submersa em água do mar, *A. stellifera* mostrou resultados semelhantes aos descritos no presente trabalho, parecendo ser capaz de detectar imediatamente a condição a que estava exposta, reduzindo a permeabilidade osmótica da parede de seu corpo para evitar a entrada/saída de água, ou de sal, para o meio circundante (VIDOLIN *et al.* 2002). Estes resultados indicam que apenas situações de baixa salinidade causam estresse a estes animais e poderiam limitar o comportamento alimentar.

O impacto de um predador pode estar relacionado a sua capacidade predatória, à densidade de presas disponíveis, à vulnerabilidade destas, à seleção do predador e, em costões rochosos, à quantidade de refúgios disponíveis às presas (BARBEAU & SCHEIBLING 1994; GAYMER *et al.* 2001a; WELLENREUTHER & CONNELL 2002; WONG & BARBEAU 2005). Estrelas do mar são normalmente consideradas predadores passivos, ou seja, ao se depararem com suas presas, principalmente as sésseis, simplesmente as predam, sem uma seleção prévia, ou de busca. Este tipo de mecanismo normalmente revela a vulnerabilidade da presa e não a capacidade predatória do predador (WONG & BARBEAU 2005). Isso é particularmente relevante para estrelas que realizam a eversão do estômago no processo de digestão extra-oral, como é o caso de *A. stellifera*, que ao se deparar com uma região com alta densidade de presa everte o estômago e digere a biota do local. Em aquário, *A. stellifera* alimentava-se principalmente de cracas, mexilhões e anêmonas do mar. Após a eversão do estômago e início da ingestão, os animais permaneciam por aproximadamente 1 a 3 dias imóveis, digerindo o alimento e recusando qualquer tipo de presa oferecida até completar totalmente a digestão. Este comportamento pode ser responsável pela fraca ação predatória observada em campo, uma vez que a estrela parece demorar muito para digerir o alimento, ficando vários dias sem se alimentar. Em campo, o único movimento realizado pelas estrelas durante a

maré baixa, foi vertical de retorno à região inferior do costão. Na zona entremarés do Peru, *Heliaster helianthus* Lamarck apresenta um comportamento semelhante a este, tendo a intensidade de forrageamento reduzida após dias de alta intensidade de predação. Esta estrela é um predador passivo, não sendo observado nenhum tipo de deslocamento horizontal no costão para a procura de presas (TOKESHI & ROMERO 1995).

Outro resultado inesperado deste trabalho foi o maior efeito da predação sobre a craca *C. bisinuatus* em relação ao efeito sobre *B. solisianus*, sendo os bivalves normalmente relatados como presas preferenciais de estrelas do mar (PAINE 1969a, b, 1971; MCCLINTOCK & LAWRENCE 1985; NAVARRETE & MENGE 1996; GAYMER *et al.* 2001b). O efeito de estrelas sobre cracas já havia sido observado no sublitoral de uma praia no mar de Wadden (Holanda) como um efeito indireto, no qual a exclusão do predador *Asterias rubens* Linnaeus, 1758 reduziu o recrutamento de *Balanus crenatus* Brugière, 1789. No mesmo estudo, contudo, não foram observadas alterações significativas no recrutamento e na densidade da população da craca *Semibalanus balanoides* Linnaeus após a exclusão do mesmo predador na zona entremarés (BUSCHBAUM 2002).

O mecanismo de eversão do estômago de *A. stellifera* pode também afetar o recrutamento de espécies animais e vegetais, interferindo na abertura de espaço e na colonização do costão. Tal variável, contudo, não foi acompanhada neste estudo, devido ao pequeno período de duração do experimento. A estrela *Asterina miniata* Brandt, por exemplo, reduziu em aproximadamente 100% a densidade de esporófitos da alga *Macrocystis pyrifera* C. Agardh após 90 dias em um experimento com alta densidade de estrelas (LEONARD 1994).

Asterina stellifera atuou como um predador fraco sobre a comunidade do costão rochoso, diferente do normalmente observado para estrelas do mar no hemisfério norte e na Austrália (PAINE 1974; CAMERON *et al.* 1991; GAYMER *et al.* 2002, 2004), comumente conhecidas como predadores-chave (MENGE *et al.* 1994). Nestas regiões, estrelas são os predadores bênticos mais abundantes do sublitoral e da zona entremarés (CAMERON *et al.* 1991; HIMMELMAN & DUTIL 1991; LITTLE & KITCHING 1996; GAYMER *et al.* 2001a, 2002) ingerindo a maioria dos macro-invertebrados habitantes de substratos duros e inconsolidados (HIMMELMAN & DUTIL 1991). As populações destas estrelas são normalmente grandes, ocupando costões rochosos e recifes de corais de forma agregada, maximizando o efeito da predação (PAINE, 1971, 1974; CAMERON *et al.* 1991; GAYMER *et al.* 2002, 2004). Além disso, deve-se levar em consideração o fato de que estas estrelas possuem um tamanho muito maior do que *A. stellifera*, o que pode influenciar na taxa de predação, além de que a sazonalidade da atividade predatória também é mais marcante do que nas regiões tropicais.

A. stellifera não possui um papel estruturador na comunidade do costão de Penha por não exercer um forte efeito em alguma espécie particularmente importante dentro da comunidade de modo a causar um efeito cascata, alterando a abundância de muitas espécies, mesmo em situações de alta densidade. Por outro lado, por diminuir o tamanho da população de *C. bisinuatus*, *A. stellifera* pode ter alterado a relação desta com outras espécies e as alterações na abundância e na distribuição espacial de *B. solisianus*, *H. heliophila* e de *G. verrucosa* podem ser consideradas como efeitos indiretos do aumento da predação de *A. stellifera*. Efeitos indiretos são importantes para diferentes tipos de predadores, sejam estes fracos ou fortes, com alta ou baixa taxa de predação, podendo ocorrer independentemente dos efeitos letais e dizimadores que o predador possa causar (PEACOR & WERNER 1997). Os efeitos óbvios e dramáticos que se esperam de um

predador podem obscurecer alguns efeitos estruturadores mais fracos que a mera presença deste em um sistema ecológico pode causar. A presença constante do predador em um ambiente pode, por exemplo, alterar o comportamento da presa devido à flexibilidade adaptativa desta em resposta ao risco iminente da predação (LIMA 1998). Portanto, mesmo na ausência de predação propriamente dita, o predador pode influir na dinâmica populacional das presas por alterar seu comportamento alimentar ou reprodutivo, por exemplo. Este tipo de efeito não foi testado no presente estudo.

Em Penha, outros predadores podem estar estruturando a comunidade incrustante. Os herbívoros encontrados como *Collisella subrugosa*, *Fissurella clenchi*, *Tegula viridula*, *Littorina ziczac*, *Littorina flava*, *Lytechinus variegatus*, *Arbacia lixula*, e *Aplysia* sp. foram também amostrados nas rochas-controle e, portanto, não interferiram nos resultados do experimento de inclusão. No entanto, seu papel na estruturação da comunidade ainda deve ser testado com experimentos isolados de manipulação da densidade de cada um. No mar de Wadden, por exemplo, a ação predatória do forrageio de gastrópodes herbívoros foi considerada um fator estruturante do tamanho das populações de cracas em zonas intermareais (BUSCHBAUM 2002).

O papel de predadores considerados como fracos tem sido erroneamente minimizado, pois pode variar de acordo com a situação, principalmente em ambientes sujeitos a algum tipo de estresse, como o intermareal. Em Oregon (costa oeste dos EUA), os gastrópodes *Nucella emarginata* Deshayes, 1839 e *N. canaliculata* Duclos, 1832 são predadores fracos que exercem um efeito reduzido sobre o banco de *Mytilus trossulus* Gould, 1850, normalmente regulado pela ação predatória de *Pisaster ochraceus*, predador-chave na comunidade. Porém, ao excluir a estrela do local, ambas as espécies de *Nucella* passaram a preda de forma voraz e a exercer um papel estruturador antes ocupado pela estrela (NAVARRETE & MENGE 1996). Parece que *A.*

stellifera, entretanto, não exerceria, em nenhuma circunstância, um forte papel na comunidade.

Os resultados obtidos parecem caracterizar *A. stellifera* como um predador que não exerce um grande efeito na população de presas, mesmo em altas densidades. Porém, ao reduzir de forma mais branda tais populações, altera a relação destas com outros organismos, causando, portanto, efeitos indiretos na comunidade do costão. A baixa densidade atual, comprovada pela classificação da espécie como ameaçada de extinção, colabora para que este predador não possa causar um grande impacto na comunidade. É possível que um dos outros predadores identificados tenha este papel, ou mesmo que o conjunto de predadores apresente uma ação sinérgica de modo que não exista um único predador-chave neste sistema.

REFERÊNCIAS

- BARBEAU, M.A. & R.E. SCHEIBLING. 1994. Behavioural mechanisms of prey size selection by sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* Gmelin). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **180**: 103-136.
- BOLKER, B.; M. HOLYOAK; V. KRIVAN; L. ROWE & O. SCHMITZ. 2003. Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. **Ecology** **84**: 1101-1114.
- BUSCHBAUM, C. 2002. Predation on barnacles of intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea. **Helgoland Marine Research** **56**: 37-43.
- CAMERON, A.M.; R. ENDEAN & L.M. DE VANTIER. 1991. Predation on massive corals: are devastating population outbreaks of *Acanthaster planci* novel events? **Marine Ecology Progress Series** **75**: 251-258.
- CARVALHO, A. & C. VENTURA. 2002. The reproductive cycle of *Asterina stellifera* (Möbius) (Echinodermata: Asteroidea) in the Cabo Frio region, southeastern Brazil. **Marine Biology** **141**: 947-954.
- CLARK, A.M. & M.E. DOWNEY. 1992. **Starfishes of the Atlantic**. Chapman & Hall, London, 794p.
- DAYTON, P.K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. **Ecological Monographs** **41**: 351-389.
- FOSTER, M.S.; C. HARROLD & D.D. HARDIN. 1991. Point vs. photo quadrat estimates of the cover of sessile marine organisms. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **146**: 193-203.

- GAYMER, C.F.; J.H. HIMMELMAN & L.E. JOHNSON. 2001a. Distribution and feeding ecology of the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris* in the northern Gulf of St. Lawrence, Canada. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **81**: 827-843.
- GAYMER, C.F.; J.H. HIMMELMAN & L.E. JOHNSON. 2001b. Use of prey resources by the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris*: a comparison between field observations and laboratory experiments. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **262**: 13-30.
- GAYMER, C.F.; J.H. HIMMELMAN & L.E. JOHNSON. 2002. Effect of intra- and interspecific interactions on the feeding behavior of two subtidal seastars. **Marine Ecology Progress Series** **232**: 149-162.
- GAYMER, C.F.; C. DUTILB & J.H. HIMMELMAN. 2004. Prey selection and predatory impact of four major sea stars on a soft bottom subtidal community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **313**: 353-374.
- HIMMELMAN, J.H. & C. DUTIL. 1991. Distribution, population size-structure and feeding of subtidal seastars in the northern Gulf of St. Lawrence. **Marine Ecology Progress Series** **76**: 61-72.
- LEONARD, G.H. 1994. Effect of the bat star *Asterina miniata* (Brandt) on recruitment of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* C. Agardh. **Journal of experimental marine biology and ecology** **179**: 81-98.
- LIMA, S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions - What are the ecological effects of anti-predator decision-making? **Bioscience** **48**: 25-34.
- LITTLE, C. & J.A. KITCHING. 1996. **The biology of rocky shores (biology of habitats)**. Oxford: Oxford University Press. 240 p.
- MCCCLINTOCK, J.B. & J.M. LAWRENCE. 1985. Characteristics of foraging in the soft-bottom benthic starfish *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea): prey selectivity, switching behavior, functional responses and movement patterns. **Oecologia** **66**: 291-298.
- MCPEEK, M.A.; M. GRACE & J.M.L. Richardson. 2001. Physiological and behavioral responses to predators shape the growth/predation risk trade-off in damselflies. **Ecology** **82**: 1535-1545.
- MENGE, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. **Ecological Monographs** **46**: 355-393.
- MENGE, B.A. & J.P. SUTHERLAND. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. **American Naturalist** **130**: 730-757.
- MENGE, B.A.; E.L. BERLOW; C.A. BLANCHETTE; S.A. NAVARRETE & S.B. YAMADA. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. **Ecological Monographs** **64**: 249-286.
- NAVARRETE, S.A. & B.A. MENGE. 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. **Ecological Monographs** **66**: 409-429.
- NEWELL, R.I.E. 1989. Species Profiles: Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North and Mid-Atlantic). Blue Mussel. **U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report** **82** (11.102). US Army Corps of Engineers TR EL-82-4.
- NYBAKKEN, J.W. 2001. **Marine Biology: an Ecological Approach**. Benjamin Cummings, San Francisco, Boston, 516p.

- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist** **100**: 65-75.
- PAINE, R.T. 1969a. The *Pisaster-Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. **Ecology** **50**: 950-961.
- PAINE, R.T. 1969b. A note on trophic complexity and community stability. **American Naturalist** **103**: 91-93.
- PAINE, R.T. 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. **Ecology** **52**: 1096-1106.
- PAINE, R.T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. **Oecologia** **15**: 93-120.
- PAINE, R.T. 1976. Size limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus-Pisaster* interaction. **Ecology** **57**: 858-873.
- PAINE, R.T.; J.C. CASTILLA & J. CANCINO. 1985. Perturbation and recovery patterns of starfish dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand and Washington State. **American Naturalist** **125**: 679-691.
- PEACOR, S.P. & E.E. WERNER. 1997. Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. **Ecology** **78**: 1146-1156.
- PEACOR, S.P. & E.E. WERNER. 2004. Context dependence of nonlethal effects of a predator on prey growth. **Israel Journal of Zoology** **50**: 139-167.
- PROSSER, C.L. 1973. **Comparative animal Physiology**. 3 ed. W.B. Philadelphia: Saunders Co. 966p.
- RAIMONDI, P.T.; S.E. FORD; L.F. DELPH & C.M. LIVELY. 2000. Processes structuring communities: evidence for trait-mediated indirect effects through induced polymorphisms. **Oikos** **91**: 353-361.
- STICKLE, W.B. & W.J. DIEHL. 1987. Effects of salinity on echinoderms, p. 235-285. *In*: Jangoux M. & J.M. Lawrence (Eds). **Echinoderm Studies II**. A. A. Balkema, Rotterdam, 235-285p.
- TOKESHI, M. & L. ROMERO. 1995. Quantitative analysis of foraging behaviour in a field population of the South American sun-star *Heliaster helianthus*. **Marine Biology** **122**: 297-303.
- TRUSSELL, G.C.; P.J. EWANCHUCK & M.D. BERTNESS. 2003. Trait-mediated effects in rocky intertidal food chains: predator risk cues alter prey feeding rates. **Ecology** **84** (3): 629-640
- VERLING, E.; A.C. CROOK; D.K.A. BARNES & S.S.C. HARRISON. 2003. Structural dynamics of a sea star (*Marthasterias glacialis*) population. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **83**: 583-592.
- VIDOLIN, D.; I.A.S. GOUVÊA & C.A.O. FREIRE. 2002. Osmotic stability of the coelomic fluids of a sea-cucumber (*Holothuria grisea*) and starfish (*Asterina stellifera*) (Echinodermata) exposed to the air during low tide. **Acta Biológica Paranaense** **31**: 113-121.
- WELLENREUTHER, M. & S.D. CONNELL. 2002. Response of predators to prey abundance: separating the effects of prey density and patch size. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **273**: 61-71.
- WONG, M.C. & M.A. BARBEAU. 2005. Prey selection and the functional response of sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and rock crabs (*Cancer irroratus* Say) when preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* (Gmelin)) and blue mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **327**: 1-21.

²A importância da predação de *Stramonita haemastoma* Kool, 1987 (MOLLUSCA: THAIDIDAE) sobre a comunidade de um costão rochoso de zona entremarés no sul do Brasil.

INTRODUÇÃO

Desde os trabalhos clássicos de Connell (1961a), Paine (1966) e Dayton (1971), a zona entremarés de costões rochosos tem sido usada como modelo para estudos experimentais de ecologia de comunidades. Vários são os processos que regulam os padrões de ocupação de invertebrados marinhos nestes ambientes. A biota é constantemente sujeita às mudanças das condições abióticas, além de ser regulada por interações bióticas como a competição e a predação. Muitas vezes a predação (incluindo a herbivoria) pode ser o fator mais importante na estruturação das comunidades em ambientes marinhos intermareais (Colman, 1933; Paine, 1974; Hughes, 1980; Sih et al, 1985; Menge, 1991; Menge et al., 1994; Wootton, 1998; Robles e Desharnais, 2002). Muitos destes trabalhos utilizaram a remoção ou a inclusão de predadores, inferindo o papel ecológico de uma espécie pela comparação entre áreas experimentais e áreas-controle. Nestes trabalhos, fica claro que o impacto local de determinadas espécies na comunidade depende do tempo, dos microhabitats existentes na região e da localização geográfica onde o estudo foi conduzido.

Diversos níveis de interações entre as espécies podem ser regulados pelo processo de predação. Da mesma forma que os níveis intermediários de perturbação, a predação é uma importante fonte de mortalidade para os organismos marinhos, provendo espaços abertos para o recrutamento e para a colonização de espécies, causando um aumento da riqueza e da diversidade da comunidade (Wootton, 1998). Os

²Artigo formatado para o Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom

predadores podem agir de forma direta ou indireta na comunidade. Ao reduzir a população de presas, o predador altera a estrutura da comunidade e age de forma direta (Hughes, 1980). Quando a ação do predador afeta espécies que interagem com suas presas diretas, seu efeito na comunidade é indireto, mas não menos importante (Peacor e Werner, 1997; Hamilton, 2000; Trussell et al., 2002; Trussell et al., 2003). A predação normalmente é seletiva em algum sentido, havendo, por exemplo, uma maior pressão em determinadas espécies, faixas etárias (Landenberger, 1968), ou determinados tamanho de presas, o que acaba por interferir na estrutura etária das populações (Fairweather, 1990; Connell, 1998).

A pressão e a influência da predação na comunidade dependem da densidade de presas e da habilidade do predador em encontrá-las e capturá-las (McGuinness e Underwood, 1986). No ambiente intermareal, a variação de parâmetros abióticos pode influenciar a taxa de predação, como observado para *S. haemastoma* que, em costões muito expostos à ação das ondas, se alimenta de presas de menor tamanho do que em locais abrigados, alterando a estrutura populacional das presas (Richardson e Brown, 1990). O papel do predador na comunidade e o efeito cascata que a alteração em algumas das interações biológicas mediadas pela predação pode causar devem ser analisados considerando-se as diferenças comportamentais e as limitações fisiológicas dos organismos. A importância da predação fica clara em estudos que demonstram o aumento significativo de determinadas espécies aliado ao desaparecimento de outras em áreas de onde foram excluídos os predadores, quando comparadas às controle (Paine 1966, 1971, 1974; Menge 1976; Day 1977; Underwood, 1980; Sih et al, 1985; Wootton, 1994; Chase et al., 2002).

Apesar de haver um extenso conhecimento sobre a influência da predação de estrelas do mar em comunidades de costão rochoso (Menge e Sutherland, 1976; 1987;

Paine et al., 1985; Navarrete e Menge, 1996; Gaymer et al., 2004), o papel de gastrópodos carnívoros (muricídeos ou taidídeos) como predadores vem também sendo estudado (Connell, 1961b; Dayton, 1971; Castilla e Durán, 1985; Wootton, 1994; Navarrete, 1996; Navarrete e Menge, 1996; Watanabe e Young, 2006).

Gastrópodos carnívoros são predadores presentes nas regiões medianas e inferiores de costões rochosos de todo o mundo, onde podem apresentar desde ínfimos a extremos efeitos em suas presas e na comunidade em geral (Connell, 1961ab; Menge, 1976; Fairweather et al., 1984; Wootton, 1994; Chase et al., 2002). Há estudos que indicam os gastrópodos como predadores-chave de comunidades, como o muricídeo *Concholepas concholepas* no Chile, que afeta drasticamente a população do mexilhão dominante *Perumytilus purpuratus* (Castilla e Durán, 1985).

Stramonita (=Thais) *haemastoma* (Kool, 1987) é um grande gastrópodo predador (máximo de 80 mm de comprimento de concha) encontrado em ambientes litorâneos no Atlântico (exceto nas regiões mais frias) e no mar Mediterrâneo (Butler, 1985; Rilov et al., 2001). *Stramonita haemastoma* tem sido extensivamente estudada no Golfo do México por ser um voraz predador de populações de ostras locais, sendo considerado economicamente importante (Butler, 1985; Brown e Richardson, 1987). No litoral sudeste e sul do Brasil *Stramonita haemastoma* é abundante em costões rochosos de zonas intermareais, habitando preferencialmente as regiões medianas e a franja do infralitoral de costões rochoso, permanecendo exposta somente durante as marés baixas. Observações locais e em aquário confirmam os relatos de trabalhos que descrevem a ampla gama de itens alimentares desta espécie, com preferência por mexilhões, cracas, ostras, poliquetas e outros gastrópodos (o canibalismo foi relatado) durante a fase adulta (Butler, 1985; Rilov et al., 2001; Watanabe e Young, 2006), já tendo sido observados exemplares juvenis predando briozoários (Rilov et al., 2002). A espécie é considerada

um predador-chave em algumas comunidades intermareais rochosas nos Estados Unidos (Butler, 1985, Watanabe e Young, 2006) e em Israel (Safriel et al., 1980) por interferir na população de grandes competidores como cracas e de mexilhões (Butler, 1985). Não há, contudo, estudos sobre a importância desse predador em comunidades intermareais brasileiras. O presente trabalho pretende avaliar o papel da predação de *Stramonita (Thais) haemastoma* (Kool, 1987) sobre a biota de um costão rochoso de zona entremarés, em Itapoá, Santa Catarina, um ambiente subtropical na região sul do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O trabalho foi realizado em um afloramento rochoso situado em uma praia arenosa conhecida como Itapema do Norte (48°30'W e 26°07'S), no município de Itapoá, litoral de Santa Catarina, região sul do Brasil. O costão rochoso está localizado em uma região entremarés, possui um diâmetro médio de aproximadamente 50m e é constituído por rochas predominantemente graníticas de diferentes formas e tamanhos, apresentando tanto áreas abrigadas como expostas à ação direta das ondas e do sol.

O costão rochoso em estudo é visivelmente dividido em 3 grandes zonas horizontais. Em geral, a superior é constituída basicamente pelos gastrópodos *Littorina flava*, *Littorina ziczac* e aglomerados de *Chthamalus bisinuatus*. A região mediana é constituída pelo bivalve *Brachidontes solisianus*, pela alga *Centroceras clavulatum*, por agregados, pela craca *Chthamalus bisinuatus* (ausente em algumas rochas) e pela alga *Ulva fasciata* (abundante durante o verão). A ostra *Crassostrea rizophorae* e a craca *Tetraclita stalactifera*, e os gastrópodos *Stramonita haemastoma*, *Collisella subrugosa* e *Fissurella clenchi* habitam preferencialmente esta área, sendo ocasionalmente encontrados também na franja da região inferior. A zona inferior possui uma grande

área constantemente coberta pela alga *Gracilaria verrucosa* e pelo hidrozoário *Dynamena crisioides*, ocorrendo em menor quantidade espécies como o hidrozoário *Pinnauy ralphi*, a esponja *Hymeniacidon heliophila* e as ascídias *Eudistoma carolinense* e *Aplidium accareense*. Há ainda alguns agrupamentos de anêmonas do mar das espécies *Actinia bermudensis* e *Bunodosoma caissarum* e a presença ocasional do pepino do mar *Holothuria grisea*. No verão há a presença de grandes bancos do poliqueta *Phragmatopoma caudata*.

Exclusão de *Stramonita haemastoma*

As 2 rochas (A e B) utilizadas no experimento de campo foram escolhidas por possuírem uma alta concentração do gastrópodo *S. haemastoma* e por apresentarem diferenças estruturais quanto à heterogeneidade espacial (quantidade de frestas, buracos, fendas etc). A rocha A possui uma área externa total de 19,1m² e densidade de 12 exemplares de *S. haemastoma* por m². A rocha B possui uma menor área total (8,7m²), porém com uma densidade de predadores semelhante à da rocha A (11/m²), supondo-se a mesma intensidade predatória em ambas as rochas. A face estudada da rocha A está voltada para o leste e a da rocha B, para o nordeste, tendo portanto ambas as rochas um nível de estresse hidrodinâmico e de exposição diária ao sol, semelhantes, podendo inicialmente ser consideradas como réplicas. Porém, a comparação da porcentagem de cobertura das nove espécies em comum entre as rochas-tratamento (A e B) indicou que cinco apresentaram valores significativamente diferentes (Tabela I), inviabilizando a união dos dados das duas rochas, as quais foram tratadas separadamente. Este resultado pode ser devido às diferenças estruturais das rochas. A rocha A possui uma maior quantidade de refúgios espaciais como fendas, por exemplo, abrigando diversos animais, principalmente durante a maré baixa, sendo um ambiente mais heterogêneo do

que a rocha B. Esta possui uma superfície mais lisa e com menos nichos disponíveis do que a rocha A.

Tabela I - Comparação da porcentagem de ocupação das espécies em comum entre as rochas A e B no mês de julho/03. (média de cada espécie, por rocha \pm intervalo de confiança de 95%). * $p < 0,05$.

	Rocha A	Rocha B
<i>Brachidontes solisianus</i>	26,07 \pm 12,70	16,97 \pm 6,18
<i>Gracilaria verrucosa</i>	13,96 \pm 9,15	3,03 \pm 2,59
<i>Pinna ralphii</i>	10,52 \pm 8,36	0,00*
<i>Hymeniacidon heliophila</i>	5,96 \pm 3,87	0,40 \pm 0,54*
<i>Dynamena crisioides</i>	0,85 \pm 1,46	32,27 \pm 14,92*
<i>Centroceras clavulatum</i>	12,52 \pm 9,17	28,53 \pm 9,80*
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	0,78 \pm 0,79	9,97 \pm 3,42*
<i>Eudistoma carolinense</i>	0,95 \pm 1,81	0,00
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	0,04 \pm 0,07	1,03 \pm 0,61*

Em cada rocha-tratamento foram realizadas 3 transecções verticais afastadas cerca de 50cm entre si, ao longo das quais foram delimitadas unidades amostrais (quadrados) de 100cm², demarcadas nos cantos com resina epóxi de secagem rápida DUREPOXI[®]. Em cada transecção da rocha A, foram marcados 10 quadrados denominados 1 a 10 (de cima para baixo), compreendendo as zonas do meso e infralitoral do costão. Na terceira transecção da rocha A, foram marcados apenas 7 quadrados por ser esta região menor (em altura) do que aquelas onde as duas primeiras transecções foram realizadas. O mesmo procedimento de campo foi feito na rocha B.

Antes de ser iniciada a exclusão (julho de 2003), a biota de ambas as rochas foi caracterizada pelo método visual dos quadrados (Foster et al., 2003). Estes resultados foram denominados como controle pré-exclusão. O estudo do deslocamento de *S. haemastoma* na área indicou que, entre 56 exemplares monitorados, a maioria (52%) apresentou um deslocamento pequeno (11 a 98cm), sendo recapturados na mesma rocha após 34 dias de observação. Apenas 5% dos indivíduos deslocaram-se entre 231 e 318cm em um período de um mês de observações diretas (Calil et al., 2005). Após esta observação, todos os exemplares de *S. haemastoma* de ambas as rochas localizados a

1,0m de distância (em qualquer direção) das transecções foram manualmente retirados, a cada 15 dias, durante todo o período experimental. Da rocha A foram retirados 221 indivíduos e na B, 97, lembrando, contudo, que a densidade de predadores era semelhante entre as rochas. O experimento teve duração até o mês de abril/04 na rocha A e até junho/04 na rocha B, sendo finalizado pela observação de exemplares de *S. haemastoma* em áreas adjacentes às das transecções experimentais.

Durante os meses subsequentes, a observação da composição da biota foi realizada nos quadrados permanentemente marcados em julho/03. Em ambas as rochas a porcentagem de cobertura das espécies e de rocha nua foi comparada mês a mês com aquela obtida em julho/03 por meio do teste pareado de Wilcoxon, visando testar a hipótese de que a porcentagem de cobertura dos organismos testados era semelhante antes e após a retirada do predador. Foi utilizada a média dos valores de cobertura em cada estrato para cada uma das espécies. Para a realização deste teste foram considerados apenas os quadrados com pares entre o controle e cada mês de tratamento. Devido à diferença de maré, ocasionalmente algumas regiões de determinadas transecções não puderam ser amostradas, não sendo assim comparáveis às mesmas regiões das transecções-controle. Estas foram descartadas, possibilitando a realização do teste pareado.

Além do controle pré-exclusão, foram realizadas observações de diferentes áreas denominadas como controles mensais em outubro/03, fevereiro/04, abril/04 e junho/04 para testar se as alterações das transecções experimentais foram causadas pela retirada do predador, ou por fatores ambientais não controlados associados à época de observação. A comparação da porcentagem de cobertura das espécies e de rocha nua entre as rochas-tratamento e as rochas-controle mensais foi feita somente pela observação da tendência temporal de ocupação das espécies, pois as rochas controle e

tratamento tinham uma biota diversificada, não tendo sido avaliada a quantidade inicial de cada espécie nas diferentes rochas.

O índice de diversidade de Shannon Wiener (H') das rochas A e B (separadamente) foi mensalmente comparado ao obtido no mês de julho/03 (pré-exclusão), utilizando-se um teste t específico e aplicado para comparar dois valores estimados de diversidade (Hutcheson, 1970). A comparação entre a diversidade dos meses de outubro/03, fevereiro/04 e abril/04, junho/04 e seus respectivos controles mensais foi realizada apenas pela observação das tendências entre os meses, seguindo a mesma justificativa supracitada.

Para quantificar não somente a abundância, mas também acompanhar a distribuição espacial dos organismos no costão, a presença de cada uma das espécies nos meses amostrados foi mapeada. Para testar se a retirada de *S. haemastoma* altera também a zonação horizontal das espécies no costão, os quadrados amostrais (de 1 a 10) foram agrupados de acordo com a semelhança de sua biota por meio da análise multidimensional (MDS), sendo os dados transformados para $\log(x+1)$. Espécies com ocorrência rara foram retiradas da análise para facilitar a observação dos agrupamentos.

RESULTADOS

Composição da biota do costão de Itapoá

Durante os doze meses de acompanhamento da composição das comunidades do costão de Itapoá (SC) foram observadas 22 espécies, sendo a mais abundante *Brachidontes solisianus* (Tab. II). A porcentagem de cobertura média de *Stramonita haemastoma* em julho/03, antes da exclusão foi de 4,6 na rocha A, de 2,5 na rocha B e de 7,2 na rochas-controle mensais.

Tabela II - Porcentagem mínima e máxima de cobertura das espécies e respectivo mês de ocorrência nas transecções das rochas A, B e controle em Itapoá, de julho de 2003 a junho de 2004. Valores utilizados: média da área de ocupação nas transecções de cada rocha, por mês. Meses analisados: set/03, out/03, dez/03, fev/04, abr/04 e jun/04 nas rochas A e B (jun/04 somente na rocha B); jul/03, out/03, fev/04, abr/04 e jun/04 nas rochas controle. (n.i.: não identificado).

Espécies	Rocha A Mínima	Rocha A Máxima	Rocha B Mínima	Rocha B Máxima	Controle Mínima	Controle Máxima
<i>Littorina ziczac</i>	0 set a abr	x	0 set a jun	x	0 jul fev abr	0,3 out
<i>Collisella subrugosa</i>	0 out abr	0,2 set	0,1 out	0,7 abr	0 jul	0,5 abr jun
<i>Fissurella clenchi</i>	0 set out dez	0,2 fev	0,1 jun	0,5 set	0 fev abr	0,4 jun
<i>Brachidontes solisianus</i>	23,2 abr	48,3 dez	22,1 dez	36,0 out	12,9 fev	32,9 out
<i>Crassostrea rizophorae</i>	0 set dez abr	1,1 out	0 fev jun	0,6 abr	0 fev	2,1 jun
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	0,2 fev	9,2 abr	5,7 out	30,2 jun	0,8 jul	31,3 out
<i>Tetraclita stalactifera</i>	0 set out fev	0,2 dez	0,4 abr	1,5 jun	0,1 jul out	7,4 abr
<i>Phragmatopoma caudata</i>	0 out	1,4 fev	0 set a jun	x	0 jul out	35,0 fev
<i>Dynamena crisioides</i>	0 set a fev	4,0 abr	1,9 jun	25,0 dez	0 fev	21,2 abr
Briozoário n.i.	0 out a abr	0,9 set	0 out a jun	0,2 set	0 out a jun	1,1 jul
<i>Hymeniacion heliophila</i>	0 abr	5,6 set	0 out dez	2 jun	0 out abr jun	6,0 jul
<i>Holothuria grisea</i>	0 dez	3,6 fev	0 set a jun	x	0 out fev abr	2,3 jun
<i>Pinna ralphii</i>	0 out a fev	12,3 set	0 out a jun	4,6 set	0 out abr	10,5 jul
<i>Bunodosoma caissarum</i>	0 out a abr	0,2 set	0 set a jun	x	0 jul abr jun	1,0 fev
<i>Actinia bermudensis</i>	0 dez abr	2,1 out	0 set a jun	x	0 out fev	6,7 jul
<i>Eudistoma carolinense</i>	0 fev abr	4,5 dez	0 set a jun	x	0 out a jun	0,9 jul
<i>Centroceras clavulatum</i>	2,8 abr	31,6 out	17,8 dez	30,6 abr	8,8 fev	23,4 out
<i>Gracilaria verrucosa</i>	10,0 set	25,5 abr	1,4 jun	7,2 dez	0,3 out	14,0 jul
<i>Ulva fasciata</i>	0,5 abr	4,0 out	0 abr jun	0,7 dez	0 out	3,2 abr
<i>Porphyra spiralis</i>	0 dez fev	3,3 set	0 set a jun	x	0 fev jun	1,1 jul
Alga n.i.	0 out	7,7 abr	0 set a jun	x	0 out fev abr	6,9 jul

Alterações na comunidade do costão rochoso

Na rocha A, as espécies mais abundantes (ocupação $\geq 5\%$) foram as algas *C. clavulatum* e *G. verrucosa*, o bivalve *B. solisianus*, o hidrozoário *P. ralphii* e a esponja *Hymeniacion heliophila*. Já na rocha B, foram o hidrozoário *D. crisioides*, a alga *C. clavulatum*, o bivalve *B. solisianus* e a craca *C. bisinuatus*. Ocupando de 0,5 a 4,9% da área amostrada e, portanto, pouco abundantes, têm-se, na rocha A, a ascídia *E. carolinense*, o hidrozoário *D. crisioides* e a craca *C. bisinuatus*; e na rocha B: a alga *G. verrucosa* e a ostra *C. rizophorae*. Na rocha A, poucas comparações entre a ocupação destas espécies no controle pré-exclusão e nos meses subsequentemente amostrados foram significativas. Algumas espécies apresentaram áreas semelhantes às obtidas antes da exclusão de *S. haemastoma* em muitos dos meses analisados. Diferente da rocha A, a

ocupação de *D. crisioides*, *B. solisianus* e *C. bisinuatus* na rocha B foi significativamente diferente da rocha controle em quase todos os meses observados.

Mexilhões são presas comumente associadas a gastrópodes carnívoros intermareais como *S. haemastoma*, sendo esperado um aumento em sua área de ocupação com a ausência de seu predador. *Brachidontes solisianus* teve sua área inicialmente aumentada nas duas rochas-tratamento e apresentou uma porcentagem de cobertura significativamente diferente do controle pré-exclusão em 5 dos 6 meses amostrados na rocha B, porém este aumento foi também registrado nas rochas controle, indicando causa sazonal (Fig. 1). O incremento dos meses finais na rocha B pode ser uma consequência a longo prazo da exclusão, sendo estatisticamente diferente do controle pré-exclusão. Esta diferença não ocorreu na rocha A, onde os valores do último mês se assemelharam ao amostrado antes do início do experimento (Fig. 1).

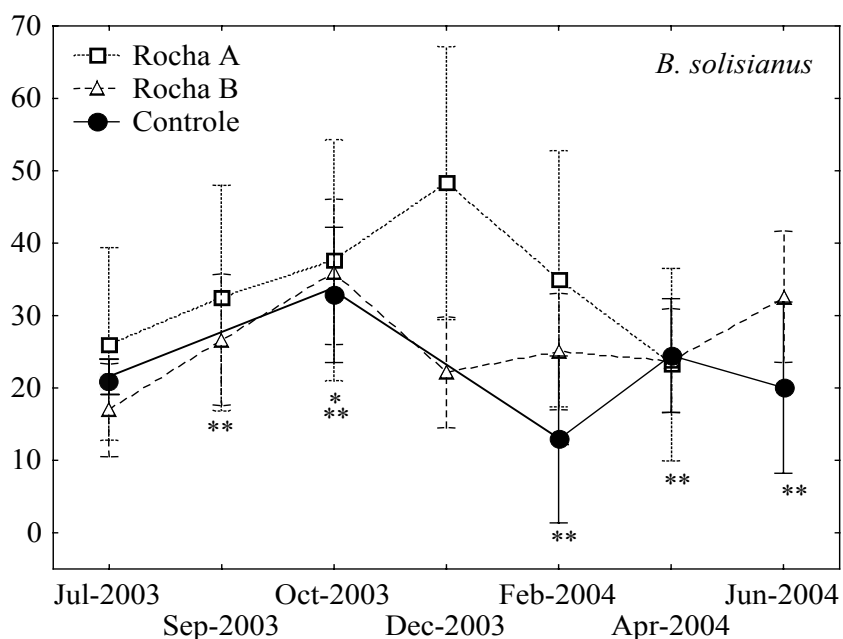


Figura 1 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Brachidontes solisianus* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

Centroceras clavulatum é uma alga epizóica normalmente encontrada sobre *B. solisianus*. Nas rochas-controle a porcentagem de ocupação da alga foi mais semelhante entre si do que nas rochas-tratamento. Nestas, a mudança decorrida provavelmente em função da retirada de *S. haemastoma* pode ter interferido indiretamente na ocupação do costão pela alga. Principalmente na rocha A, foram observadas várias áreas contendo somente uma das duas espécies, o que pode também estar associado à queda sazonal de *B. solisianus* no início das observações. No primeiro mês após a exclusão (setembro/03) houve uma diminuição na porcentagem de cobertura de *C. clavulatum* nas duas rochas, sendo sua área diminuída em metade da inicialmente observada na rocha A. A tendência temporal de ocupação de *C. clavulatum* na rocha B e nas rochas-controle mensais foi semelhante entre os meses de fevereiro/04 a junho/04, indicando um padrão sazonal de distribuição e não resultante do experimento. Contudo, na rocha A esta tendência não foi observada, sendo a cobertura de *C. clavulatum* reduzida com o passar do tempo (Fig. 2).

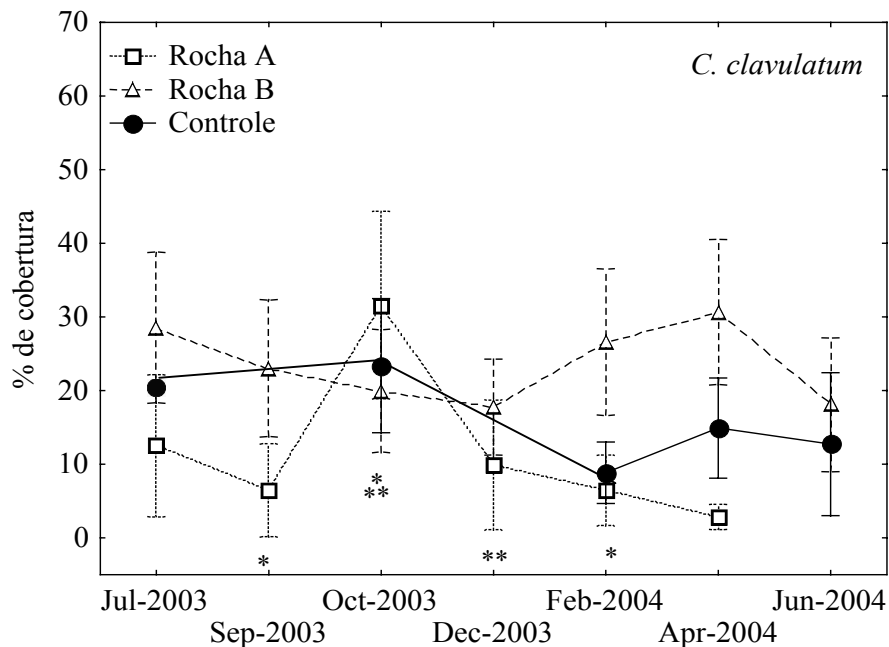


Figura 2 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Centroceras clavulatum* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

A espécie *Dynamena crisioides* não é relatada na literatura como presas de *S. haemastoma*, mas a variação de sua abundância pode estar associada ao tratamento, uma vez que não seguiu a mesma tendência dos controles mensais durante todo o período amostral. Por outro lado, esta variação pareceu estar também relacionada com a variação de áreas ocupadas por *B. solisianus*. Na rocha B, por exemplo, *D. crisioides*, sofreu redução tanto na abundância (Fig. 3) como na área de distribuição (Fig. 9) a partir de dezembro/03, a qual ficou restrita aos estratos mais inferiores. Este padrão de variação foi diferente do observado no controle mensal, indicando efeito do tratamento e não da sazonalidade. Contudo, a diminuição da ocupação de *D. crisioides* ocorreu à medida que *B. solisianus* aumentou, tendência observada também nas rochas-controle mensais, indicando relação entre estas espécies (Fig. 3).

O aumento sazonal de *B. solisianus* pode ter afetado não somente a quantidade de *D. crisioides*, mas também a sua distribuição espacial na rocha. Em junho/04, *B. solisianus*, *C. clavulatum* e *C. bisinuatus* ocupavam praticamente todos os estratos da rocha, enquanto *D. crisioides* foi encontrada apenas em um dos estratos, ocupando uma área 16 vezes menor, em quantidade, do que antes do início do experimento (Fig. 9). A baixa abundância desta espécie na rocha A não permitiu nenhum tipo de análise.

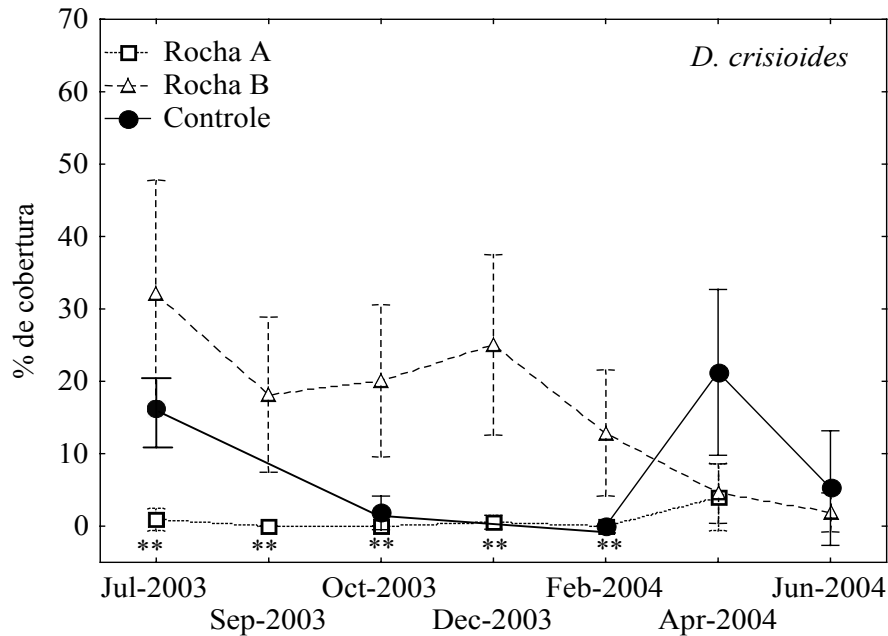


Figura 3 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Dynamena crisioides* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-contrôle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

Apesar de terem sido amostradas aproximadamente 8% de cobertura do hidrozoário *Pinauay ralphi* e de 6% da esponja *Hymeniacidon heliophila* antes do início do experimento na rocha A, a ocorrência na rocha B e nos controles mensais foi nula (Figs. 4 e 5). Na rocha A, entretanto, a comparação dos meses tratamento com o mês pré-exclusão mostrou alguns padrões. Em outubro/03, o desaparecimento de *P. ralphi*, espécie habitante das regiões mais inferiores do costão, pode ser indicado como um efeito sazonal e não relacionado ao aumento da população de *B. solisianus*, que não ampliou sua área de distribuição neste mês (Figs. 4 e 9). Mesmo sendo registrado um pico na área de cobertura de *C. clavulatum*, aliado ao aumento de sua distribuição em direção a estratos inferiores do costão que poderiam afetar a distribuição de *P. ralphi*, o acompanhamento da abundância desta espécie em placas artificiais em Penha (SC) indicou os maiores valores de julho/03 a setembro/03, como observado no presente trabalho (Haddad, M. A. 2007, comunicação pessoal), corroborando a hipótese de efeito sazonal. Por outro lado, a gradativa diminuição da área da esponja *H. heliophila*

caracterizaria um possível efeito indireto da exclusão de *S. haemastoma*. Esta espécie desapareceu da área amostral em abril/04 (Figs. 4, 9).

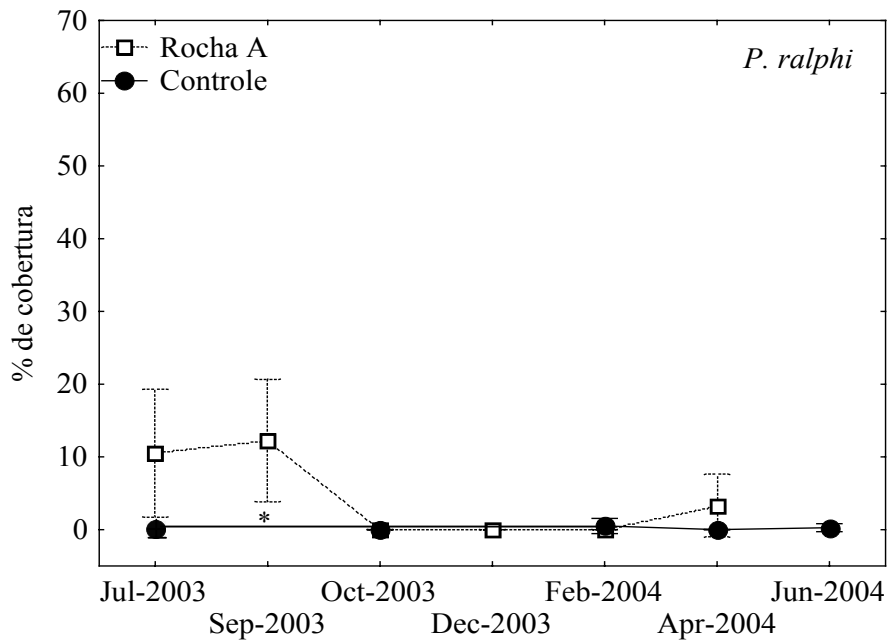


Figura 4 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Pinnauy ralphi* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

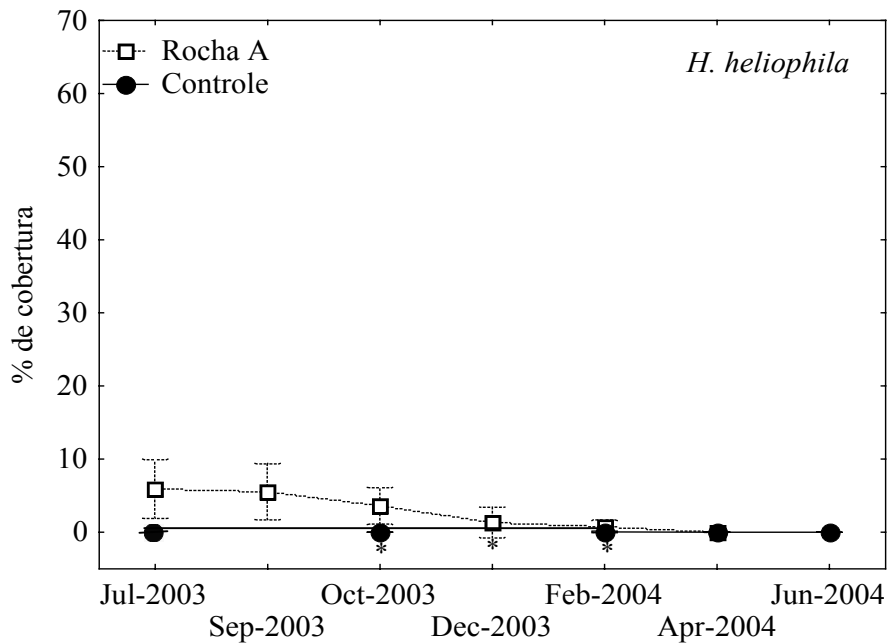


Figura 5 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Hymeniacion heliophila* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

Cracas são também consideradas presas comuns de gastrópodos carnívoros, sendo relatada na literatura uma tendência inicial de aumento da cobertura na ausência de seu predador. Porém, este resultado não foi observado neste trabalho. *Chthamalus bisinuatus* apresentou uma pequena queda inicial nos primeiros meses de observação na rocha B, possivelmente devido ao aumento da abundância de *B. solisianus* (Fig. 6). A cobertura de *C. bisinuatus* aumentou somente em abril/04 em ambas as rochas, sendo que na rocha A apresentou um pico de abundância de aproximadamente 9 vezes o padrão constantemente observado durante os meses anteriores, ampliando também a sua distribuição para os estratos mais inferiores da rocha (Figs. 6, 9), podendo ter também afetado a população de *D. crisioides*, assim como *B. solisianus*. As rochas-controle mensais apresentaram uma quantidade muito maior desta craca em outubro/03, porém com uma evidente diminuição em fevereiro/04, padrão contrário ao observado nas áreas de exclusão (Fig. 6). Esta diferença pode sugerir algum tipo de efeito indireto da exclusão na ocupação de *C. bisinuatus* no costão nos primeiros sete meses do experimento, porém a partir de fevereiro/04 ocorreu um aumento na porcentagem de cobertura de *C. bisinuatus* tanto nas rochas-tratamento como nas controle, indicando padrão sazonal provavelmente decorrente de recrutamento. A grande quantidade de rocha nua observada em fevereiro/04 nos estratos superiores e médios do costão pode estar relacionada ao aumento da área de *C. bisinuatus* observado em abril/04, já que a abertura de clareiras favorece espécies colonizadoras (Fig. 6).

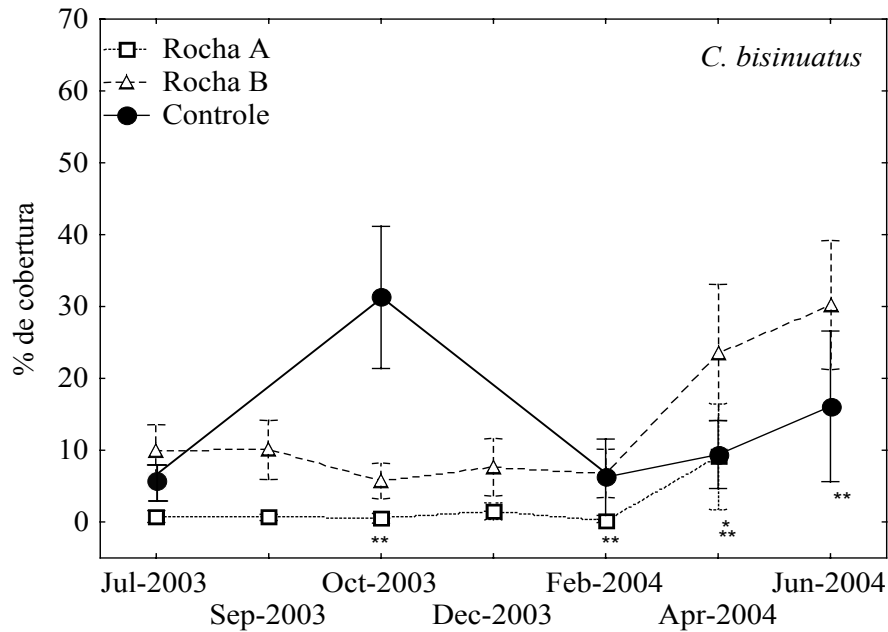


Figura 6 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Chthamalus bisinuatus* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

O padrão de ocupação de *G. verrucosa* foi muito diferente nas rochas A e B. Na rocha A foi observado um crescente aumento da cobertura desta alga com o passar do tempo, o contrário da B, na qual ela tendeu a desaparecer (Fig. 7). O mesmo padrão foi observado no controle mensal entre outubro/03 e fevereiro/04, tendo provavelmente causa sazonal. A área de ocupação de *G. verrucosa* na rocha B foi muito menor do que na rocha A, e não pareceu ter sido afetada nem pelo experimento, nem por efeito sazonal (Fig. 7). Entretanto, em junho/04, a área desta espécie estava reduzida a menos da metade da área do controle pré-exclusão na rocha B. Além disso, neste mesmo mês, a tendência de aumento da abundância desta alga nas rochas-controle mensais foi contrária à observada na rocha-tratamento (Fig. 7). Esta redução pode ser um efeito indireto, e em longo prazo, da alteração da comunidade do costão pela manipulação experimental, ou ainda resultar do aumento sazonal das populações de *B. solisianus* e de *C. bisinuatus* nos estratos inferiores da rocha (Fig. 9), hábitat preferencial desta alga.

Na rocha A, o incremento da área desta espécie de fevereiro/04 a abril/04 diminuiu o espaço na rocha, o que pode ter influenciado a ocupação de espécies que habitam a mesma região do costão, como a ascídia *Eudistoma carolinense*, por exemplo. Contudo, a comparação da abundância desta espécie com o controle pré-exclusão não registrou diferença significativa em nenhum dos meses, indicando que *E. carolinense* não foi afetada pela exclusão de *S. haemastoma*.

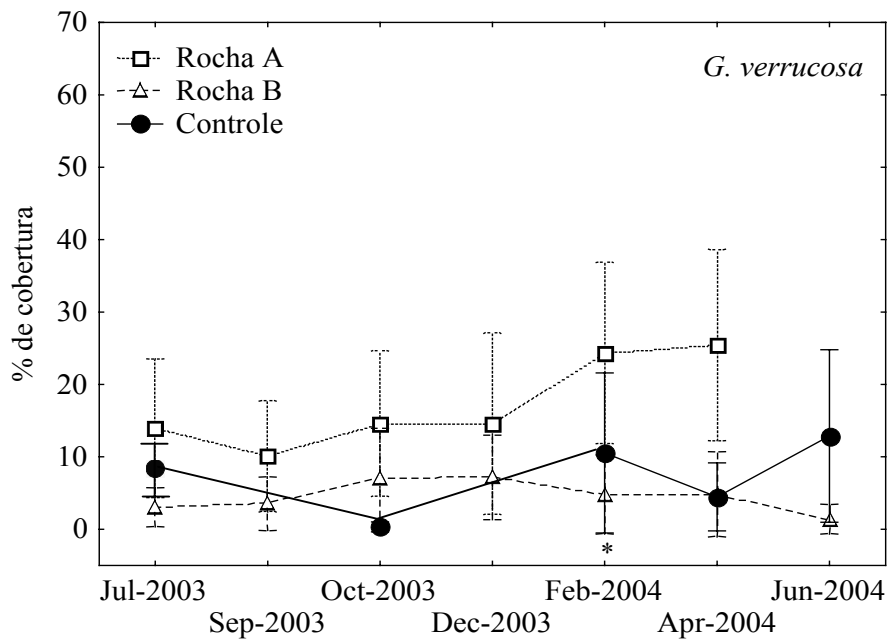


Figura 7 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de *Gracilaria verrucosa* na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

Resultado interessante foi a grande variação de área de rocha nua (espaço vazio) nas regiões de exclusão quando comparada à constância (menor variabilidade entre amostras) de rocha nua no controle pré-exclusão (Fig. 8). A retirada do predador normalmente reduz o espaço vazio na rocha. Neste trabalho, contudo, foi observado um efeito contrário, havendo o aumento de espaço vazio com o passar do tempo, principalmente nos estratos superiores e medianos do costão. Nos controles mensais houve uma tendência de diminuição do espaço vazio de outubro/03 a fevereiro/04,

seguido de um crescente aumento (Fig. 8). Este não foi o padrão observado nas rochas-tratamento, reforçando a idéia de variação conseqüente da exclusão. A variação do espaço vazio nas áreas manipuladas pode indicar uma desestruturação da comunidade com o possível desaparecimento de algumas espécies (como foi o caso de *H. heliophila*), ou do monopólio de alguma outra espécie.

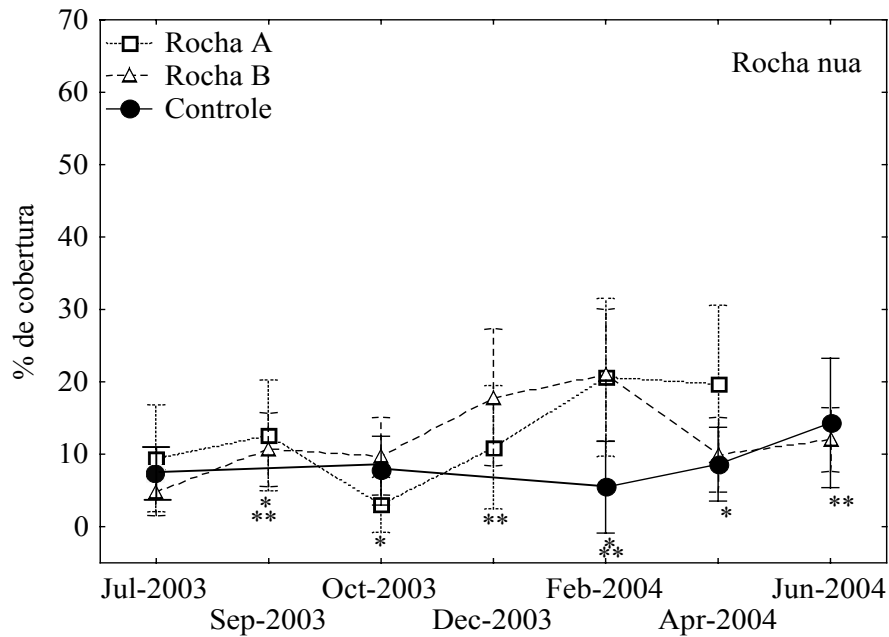


Figura 8 - Porcentagem média de cobertura por $0,01\text{m}^2 \pm \text{I.C.}$ (intervalo de confiança) de rocha nua na ausência de predação por *Stramonita haemastoma* nas rochas-tratamento A e B e nas rochas-controle. Julho/03 = controle pré-exclusão. Comparação entre controles mensais e rocha A (* $p < 0,05$) e entre controles mensais e rocha B (** $p < 0,05$).

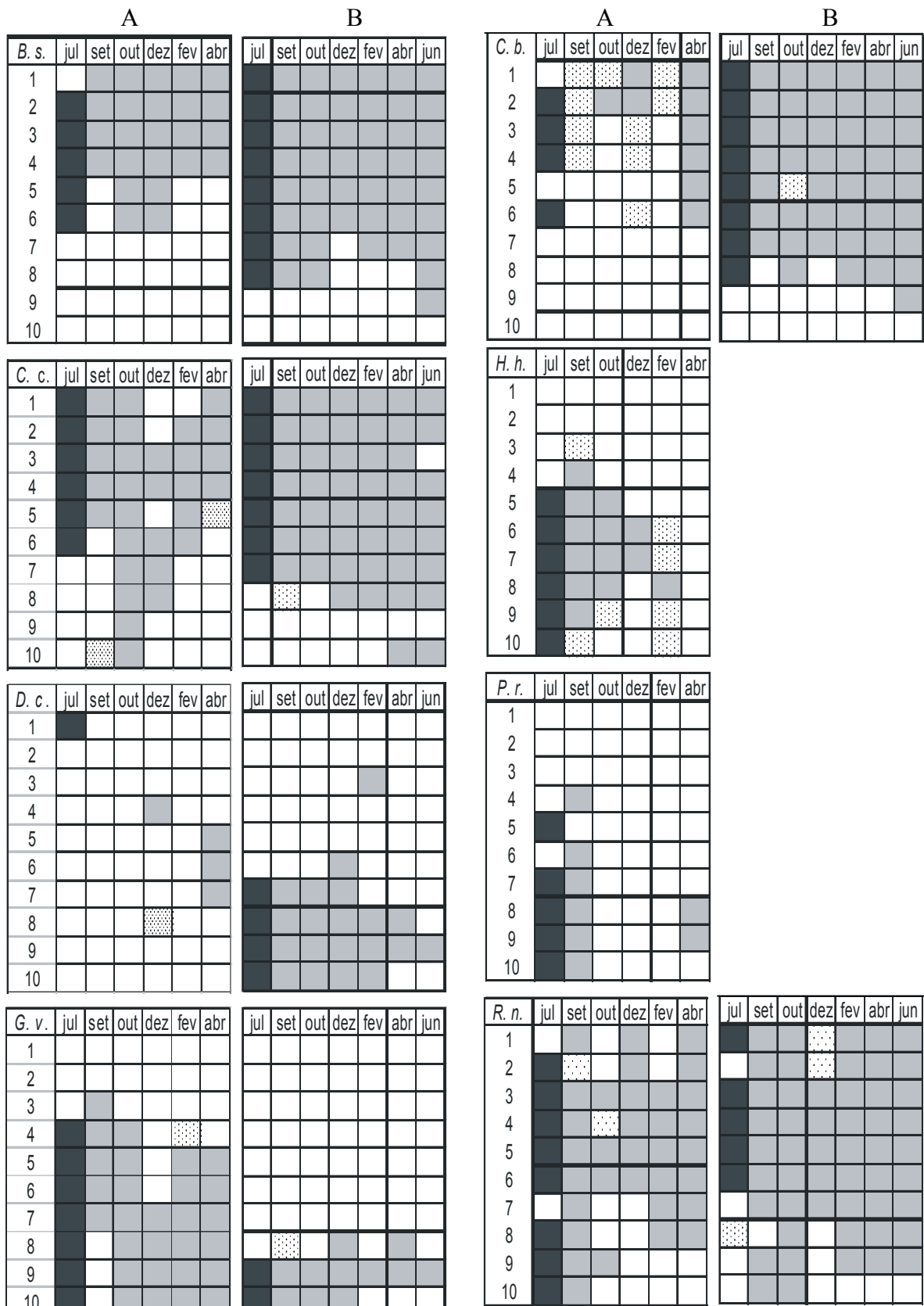


Figura 9 - Presença ou ausência das espécies em cada estrato horizontal no controle pré-exclusão (julho/03) e durante o tratamento. A: rocha A e B: rocha B. *B.s.* *B. solisianus*; *C.c.* *Centroceras clavulatum*; *D.c.* *Dynamena crisioides*; *G.v.* *Gracilaria verrucosa*; *C.b.* *Chthamalus bisinuatus*; *H.h.* *Hymeniacion heliophila*; *P.r.* *Pinauy ralphi*; *E.c.* *Eudistoma carolinense* e *C.r.* *Crassostrea rizophorae*. 1 - 10: estratos horizontais do costão (1: superior e 10: inferior). ■ controle pré-exclusão; ■ presença; ▨ menos de 5% de ocupação.

Alterações na diversidade do costão rochoso

A utilização do índice de diversidade como um descritor geral da comunidade gerou resultados diferentes da análise das espécies isoladamente. Na rocha A e no controle houve uma queda da diversidade nos primeiros meses após a exclusão de *S. haemastoma*, a qual, contudo, voltou a subir a partir de outubro/03, mas nunca chegou aos valores iniciais (Fig. 10). Esta pode estar associada ao aumento sazonal e não decorrente da exclusão de *B. solisianus* observado em ambas as rochas nos primeiros meses (Fig. 1). Já a tendência de aumento da diversidade de outubro/03 a fevereiro/04 na rocha-tratamento não foi acompanhada pelos controles mensais, sendo tal incremento um provável efeito da exclusão de *S. haemastoma*

Na rocha B houve um aumento inicial da diversidade em setembro/03, seguido de uma queda em outubro/03 (Fig. 10), padrão normalmente encontrado em experimentos de exclusão de predador, nos quais o inicial aumento de espécies antes predadas aumentam a diversidade, porém seu continuado e excessivo incremento pode causar um monopólio, diminuindo o índice. Setembro/03 foi o único mês que registrou uma ocupação de mais do que 0,5% do hidrozoário *P. ralphi*, assim como o surgimento de uma espécie incrustante e não identificada de briozoário, justificando o aumento da diversidade, que caiu devido à enorme área ocupada por *B. solisianus* em outubro/03. O aumento final da diversidade se deve à porcentagem de cobertura semelhante à *B. solisianus* alcançada por *C. bisinuatus* (23,7 e 23,6% de ocupação em abril/04; 32,6 e 30,2% em junho/04) (Figs. 1, 6).

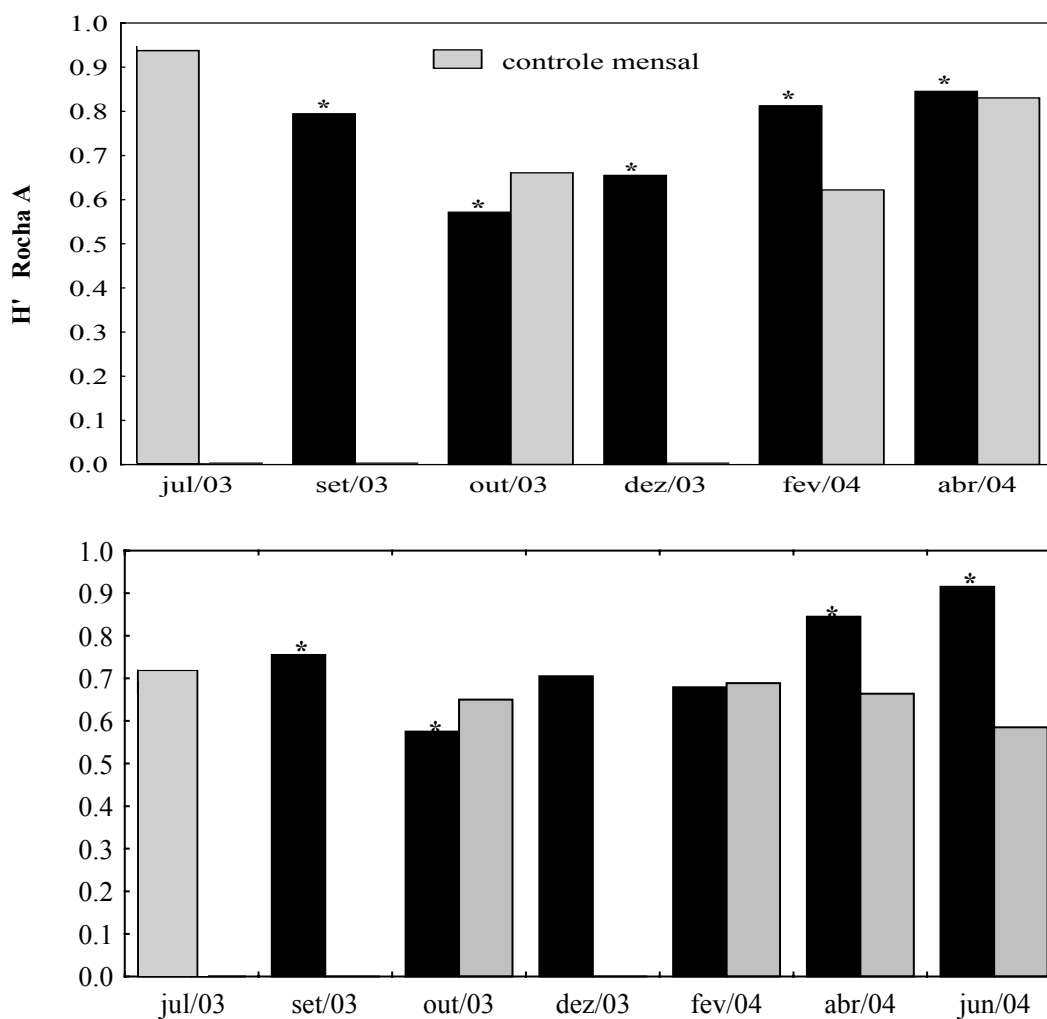


Figura 10 - Comparação entre os índices de diversidade (Shannon Wiener - H') pós-exclusão com o controle pré-exclusão (julho/03) ($*p < 0,05$) nas rochas A e B.

Alterações na zonação do costão rochoso

Por meio da análise multidimensional (MDS) da ocupação das espécies nos estratos (1 a 10) no mês de julho (controle pré-exclusão), pôde-se observar, na rocha A, a existência de três zonas diferenciadas no costão. A superior foi constituída pelos estratos 2, 3 e 4, formados quase totalmente pelas espécies *C. clavulatum*, *B. solisianus*, *C. bisinuatus* e *S. haemastoma*. O estrato 1 também pertence a esta zona, porém por possuir mais de 70% de área coberta por *C. clavulatum* e pela ausência de *S. haemastoma*, não foi agrupado pela análise. A zona mediana da rocha A foi formada pelos estratos 5 e 6 que continham, além da parte inferior dos agregados de *C. clavulatum*, *B. solisianus* e *C. bisinuatus*, uma grande área ocupada pela alga *Gracilaria*

verrucosa. Já a zona inferior agrupou os estratos de 7 a 10, formados por *G. verrucosa*, *Pinauay ralphi* e *Hymeniacidon heliophila* (Fig. 11).

Na rocha B, foi observada a formação de apenas duas zonas, a superior e a inferior. A zona superior é bem mais extensa do que na rocha A, incluindo os estratos de 1 a 6 e, portanto, englobando a área mediana da rocha. Estes estratos são constituídos basicamente das mesmas espécies supracitadas na zona superior da rocha A, além de *Fissurella clenchi* e de *Collisella subrugosa*. A zona inferior é formada pelos estratos 9 e 10, ocupados apenas por *G. verrucosa* e *Dynamena crisioides* (Fig. 11).

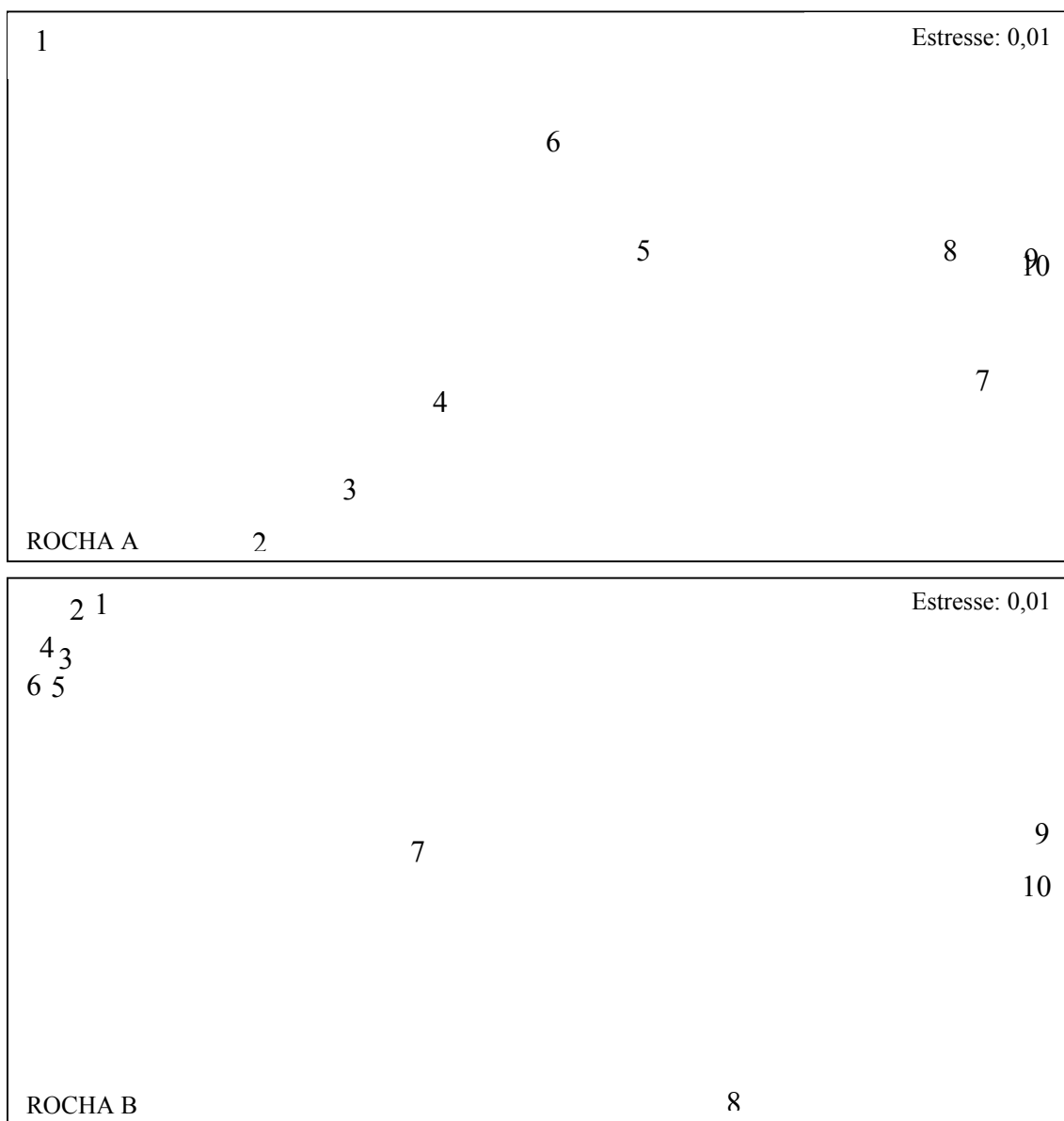


Figura 11 - Análise multidimensional (MDS) em julho/03 (pré-exclusão) nas rochas A e B, considerando a porcentagem de cobertura das espécies em cada um dos 10 estratos. 1 a 10: estratos de cima para baixo (detalhes no texto).

A análise multidimensional foi feita para todos os meses de observação após a exclusão, entretanto serão apresentados somente aqueles que possuem controle paralelo mensal que permite diferenciar os efeitos decorrentes da manipulação experimental dos efeitos sazonais, ou de causa aleatória.

Em outubro/03, a alta ocupação das rochas-controle por *B. solisianus* e *C. bisinuatus* nos estratos 1, 3 e 4 fez destes uma zona coesa na região superior do costão. O estrato 2 também pertence a esta zona, porém a presença de *Littorina ziczac* impediu que a análise o agrupasse em tal zona. Os estratos intermediários (5 a 8) são semelhantes aos superiores, porém com uma maior área coberta por *Centroceras clavulatum*. Não houve uma zona inferior bem delimitada (Fig. 12).

Na rocha A foi possível observar uma dicotomia entre a zona superior (estratos 1 a 4) e a inferior (estratos 6 a 9), porém esta diferença foi menos acentuada do que a observada nos controles mensais (Fig. 12) e no controle pré-exclusão (Fig. 11), possivelmente devido ao aumento de áreas inferiores ocupadas por *B. solisianus* e *C. bisinuatus*, assim como pela redução de *H. heliophila* nestes mesmos locais (Fig. 9). Mesmo não tendo sido registrada nos controles mensais, a desestruturação das zonas foi consequência do aumento sazonal de *B. solisianus* e não da exclusão de *S. haemastoma*.

A rocha B não se assemelhou com o controle mensal, porém manteve a mesma constituição de estratos (1 a 6) na zona superior e na inferior (9 e 10) (Fig. 12) observada antes do início do experimento (jul/03: controle pré-exclusão) (Fig. 11), indicando ausência de efeito da exclusão do predador na zonation do costão.

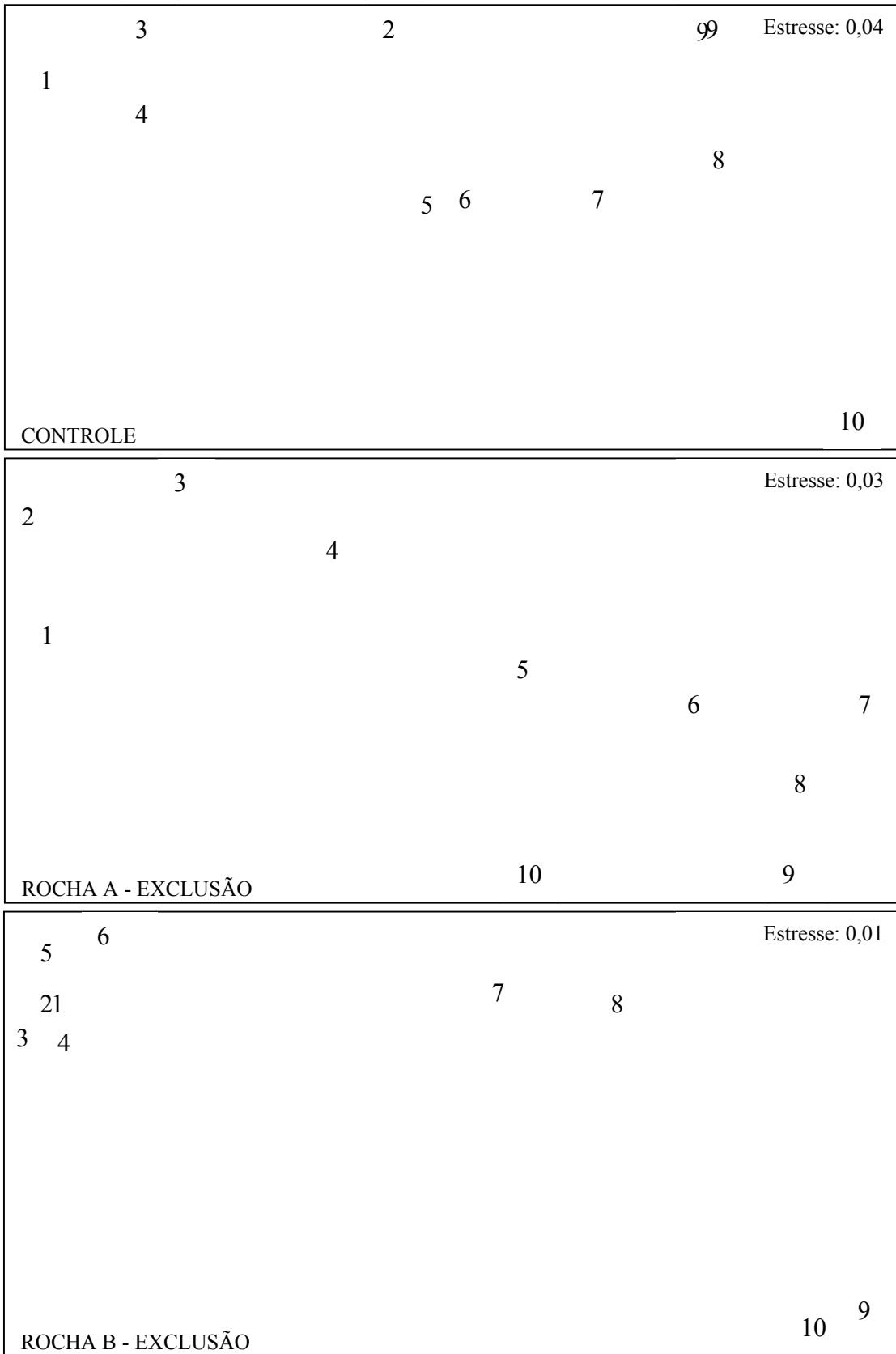


Figura 12 - Análise multidimensional (MDS) em outubro/03 nas rochas A e B e no controle mensal, considerando a porcentagem de cobertura das espécies em cada um dos 10 estratos. 1 a 10: estratos de cima para baixo (detalhes no texto).

Em fevereiro/03, *B. solisianus*, *C. bisinuatus*, *C. clavulatum*, *S. haemastoma* e *Phragmatopoma caudata* agruparam os estratos 1, 2 e 3 dos controle mensais, como observado nos meses anteriores para as duas primeiras espécies. As regiões medianas (7 e 8) estavam quase totalmente formadas por *P. caudata* e a zona inferior (9 e 10) pelo mesmo poliqueta e pela alga *Porphyra spiralis* (Fig. 13), diferente do observado em outubro, quando não foram amostrados exemplares destes dois últimos organismos.

Neste mesmo mês, 7 meses após o início da manipulação, a rocha A continuou apresentando a zona superior composta pelas mesmas espécies (*B. solisianus*, *C. bisinuatus* e *C. clavulatum*) nos estratos 1, 2 e 3. A zona mediana (estratos 5 e 6) estava formada por *Gracilaria verrucosa*, *C. clavulatum* e *Ulva fasciata*, e a inferior (estratos 7 a 10), formada por uma zona homogênea dominada somente por *G. verrucosa* (Fig. 13), padrão semelhante ao observado no controle pré-exclusão (Fig. 11). A diferenciação em três zonas foi também semelhante à observada na rocha B, em outubro/03 (Fig. 12), indicando ausência de efeito do experimento.

Houve uma ampliação da zona superior na rocha B, que passou a ser constituída pelos estratos 1 a 7 (exceto o 3). Estes foram compostos pelas mesmas espécies já citadas e observadas na maioria dos meses (*B. solisianus*, *C. bisinuatus* e *C. clavulatum*), porém com a presença de organismos antes não encontrados em abundância nesta região: *Collisella subrugosa*, *Fissurella clenchi* e *Tetraclita stalactifera*. No estrato 3 foram encontradas as mesmas espécies recém citadas, não sendo incluído nesta zona por possuir 14% de área ocupada por *Dynamena crisioides*, ocorrência rara nesta região (Fig. 13). O surgimento destas espécies em regiões onde não são comumente encontradas pode ser um efeito da maior quantidade de espaço vazio observado neste mês, não parecendo estar relacionado com a exclusão de *S. haemastoma*. Não houve zona inferior coesa neste mês (Fig. 8).

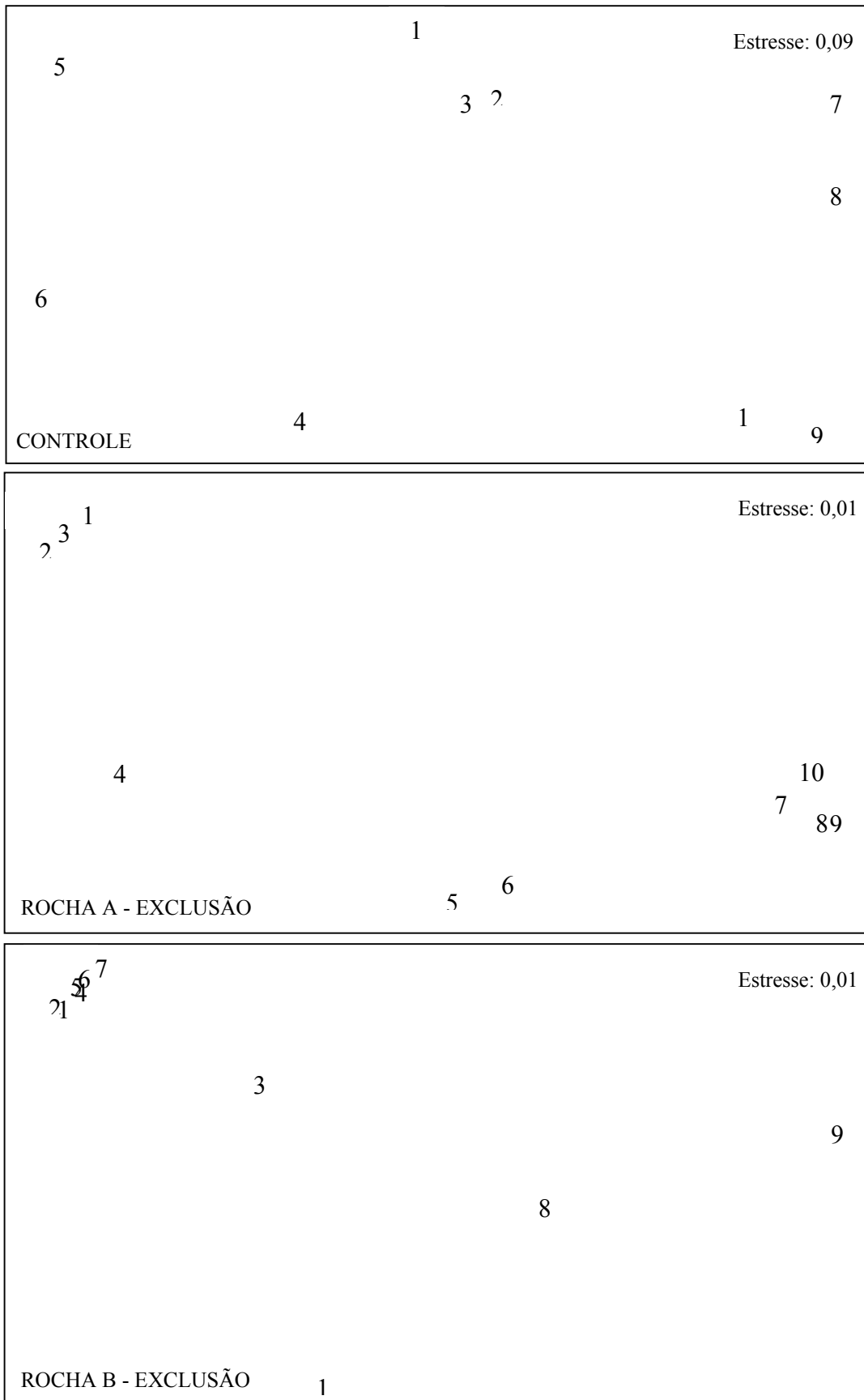


Figura 13 - Análise multidimensional (MDS) em fevereiro/03 nas rochas A e B e no controle mensal, considerando a porcentagem de cobertura das espécies em cada um dos 10 estratos. 1 a 10: estratos de cima para baixo (detalhes no texto).

Em abril/04, a zona superior das rochas controle mensais apresentaram uma composição quase idêntica à descrita para a rocha B no mês anterior (fevereiro/04) (*B. solisianus*, *C. bisinuatus*, *C. clavulatum*, *Collisella subrugosa*, *F. clenchi* e *T. stalactifera*), sendo, contudo, formada pelos estratos 2 a 5. Nesta também não houve uma zona inferior definida. A semelhança entre uma rocha controle e uma tratamento (exclusão), mesmo em momentos diferentes, leva a crer que efeitos sazonais e não experimentais ocasionaram as alterações da zonação do costão (Fig. 14).

A zona superior da rocha A se assemelhou a mesma zona das rochas controle, corroborando a hipótese de ausência de efeito da exclusão. O mesmo se deu para a rocha B, porém estas espécies ocorreram do estrato 1 ao 7, unindo toda esta região e descaracterizando a zona inferior. *Dynamena crisioides* e *Phragmatopoma caudata* uniram os estratos intermediários de 5 a 7 da rocha A, na qual a zona inferior voltou a parecer homogênea (estratos 8 a 10) com a presença de *Gracilaria verrucosa* e o retorno de *Pinauy ralphi* (Fig. 14), o que pode ter sido decorrente da diminuição de *B. solisianus* nesta região (Fig. 9).

Em junho/04 a observação da biota do costão foi realizada somente para a rocha B, a qual, juntamente com o controle, mantiveram o padrão de ocupação da zona superior descrito para o mês de abril/04. Na rocha B, a ocupação das espécies *B. solisianus*, *C. bisinuatus*, *C. clavulatum*, *C. subrugosa*, *F. clenchi* e *T. stalactifera* se estenderam até o estrato 9. Na rocha controle estas espécies agruparam os estratos 1 a 4. A presença de *G. verrucosa* uniu os estratos 5 a 7, e *D. crisioides* agrupou a zona inferior (estratos 9 e 10) (Fig. 15). Padrões e tendências semelhantes entre rochas tratamento e controle reforçam a idéia de que as alterações observadas nas rochas A e B foram devidas a efeitos sazonais não relacionados à exclusão de *S. haemastoma* do costão.

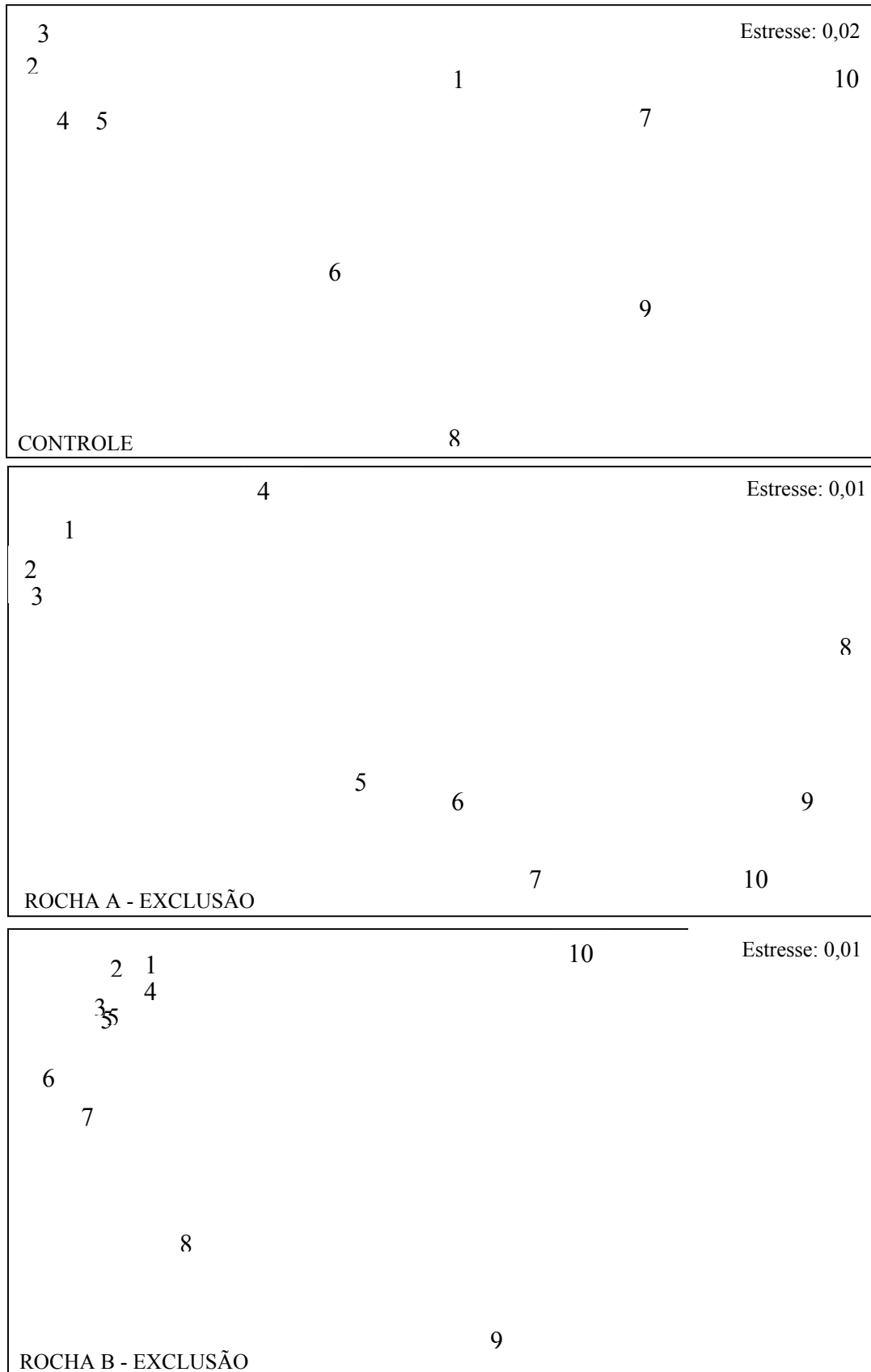


Figura 14 - Análise multidimensional (MDS) em abril/03 nas rochas A e B e no controle mensal, considerando a porcentagem de cobertura das espécies em cada um dos 10 estratos. 1 a 10: estratos de cima para baixo (detalhes no texto).

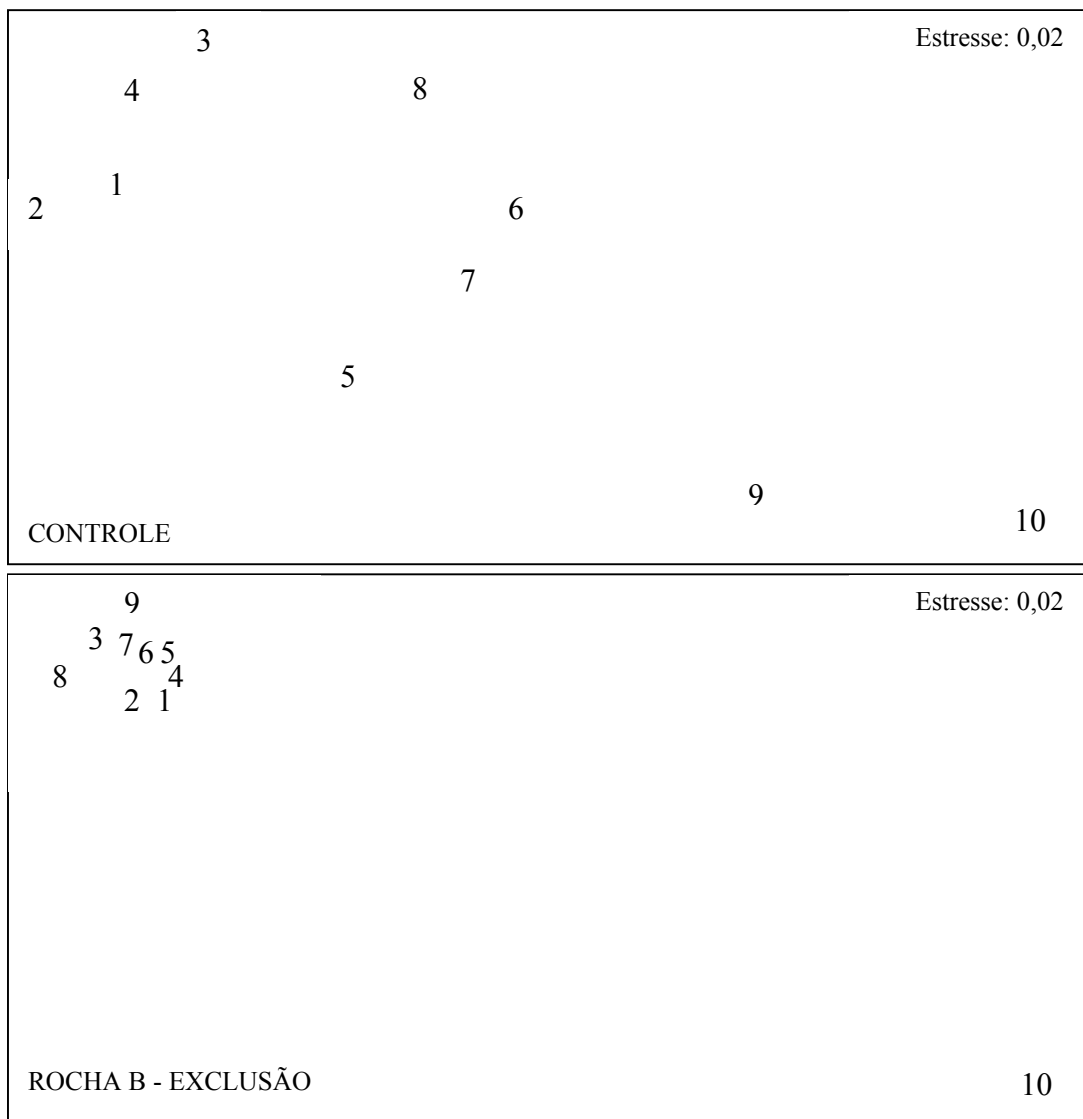


Figura 15 - Análise multidimensional (MDS) em junho/03 na rocha B e no controle mensal, considerando a porcentagem de cobertura das espécies em cada um dos 10 estratos. 1 a 10: estratos de cima para baixo (detalhes no texto).

A constância da zonação na rocha B indica que *S. haemastoma* não é o principal estruturador do costão, posição que pode estar sendo ocupada por outras espécies, como por exemplo, *B. solisianus*, que ocupou e agrupou a região superior desta rocha durante praticamente todo o período experimental.

DISCUSSÃO

O tratamento de retirada de predadores de uma comunidade incrustante de costão rochoso pode gerar diversos efeitos. Logo após a exclusão, espera-se que haja um aumento do recobrimento do espaço pelas presas (efeito direto), o que pode ocorrer pelos mecanismos de recrutamento de novos indivíduos, crescimento dos indivíduos já presentes, ou deslocamento lateral sobre a rocha de indivíduos previamente agregados, diminuindo o espaço vazio no costão. Simultaneamente, ou posterior ao efeito observado nas presas, espera-se que o aumento destas reduza a cobertura de seus competidores (efeito indireto) pela exclusão competitiva.

A exclusão de *Stramonita haemastoma* não pareceu afetar diretamente presas diretas como *Brachidontes solisianus*, porém pode ter causado efeitos indiretos em algas e em outros invertebrados habitantes do costão rochoso de Itapoá. Dentre as 22 espécies acompanhadas durante o experimento, não foram observadas fortes alterações relacionadas à retirada de *S. haemastoma* sobre a biota do costão, havendo, contudo, variações nas populações de *Chthamalus bisinuatus*, *Hymeniacidon heliophila*, *Centroceras clavulatum* e *Gracilaria verrucosa* que podem ter sido causadas, em algum momento, por efeitos indiretos da retirada do predador da comunidade. O efeito observado em *C. bisinuatus* foi tardio e possivelmente relacionado à época de recrutamento desta espécie.

Mexilhões são considerados competidores dominantes em diferentes regiões do mundo (p. ex. Brasil: Eston et al., 1986; Petersen et al., 1986 e EUA: Paine, 1974), sendo que a alteração no tamanho da população, ou na distribuição destes organismos resultantes do efeito direto da predação pode mediar diversas interações com outras espécies (efeitos indiretos) alterando a estruturação geral da biota do costão. Uma mistura de efeitos diretos e indiretos é comumente encontrada em experimentos de

remoção de predador, mas nem sempre o aumento de uma população pode ser imediatamente considerado como efeito direto da exclusão de um predador. A área de cobertura de *Mytilus trossulus*, por exemplo, apresentou um rápido aumento durante a exclusão prolongada (30 meses) dos predadores *Nucella canaliculata* e *N. emarginata* na costa de Oregon (EUA), sendo caracterizado como efeito direto da exclusão. Mesmo sendo *Chthamalus dalli* presa de *Nucella*, o pequeno e tardio aumento em sua cobertura no final do experimento foi caracterizado como indireto devido à ausência de relação com a exclusão durante grande parte do experimento. Neste mesmo trabalho, o aumento da população da anêmona *Anthopleura xanthogrammica* foi considerado como efeito indireto, já que os predadores não se alimentam desta espécie (Navarrete, 1996).

Brachidontes solisianus teve sua área de ocupação aumentada nos meses que seguiram a exclusão de *S. haemastoma*, como era esperado e amplamente relatado na literatura para outras espécies de gastrópodos, mexilhões e cracas em diversas localidades (Connell, 1961a, b; Dayton, 1971; Butler, 1985; Burrows e Hughes, 1990; Takashi, 1999; Rilov et al., 2002), porém a semelhança das áreas controle e exclusão sugerem que este aumento teve causa sazonal, excluindo uma possível relação da remoção do predador com a variação observada na população do mexilhão. Este foi um resultado não esperado e de difícil compreensão, já que *B. solisianus* é uma presa direta de *S. haemastoma*, como registrado em outras localidades. No mar Mediterrâneo, por exemplo, *Brachidontes pharaonis* constituiu a maior parte da dieta de *S. haemastoma*, indicando preferência por este tipo de alimento.

Sempre que presente, este mexilhão ocupa de forma agregada o ambiente. Em áreas em que os agregados foram menores e mais distantes uns dos outros, a predação de *S. haemastoma* foi menor (Rilov et al., 2002). Isso ocorreu possivelmente pelo saldo negativo entre o gasto despendido na procura do alimento e o ganho de energia obtido

após a alimentação (Garton, 1986), o que indica a capacidade de *S. haemastoma* em distinguir a presa energeticamente mais lucrativa (Brown, 1997; Rilov et al., 2002). Em Itapoá, *B. solisianus* tem uma distribuição contínua e agregada na região mediana do costão, enquanto *C. bisinuatus* forma grupos menores e mais distantes uns dos outros, sendo portanto esperada uma maior predação de *S. haemastoma* sobre o mexilhão, do que sobre a craca. A redução abrupta da população de *B. solisianus* a partir de janeiro/04 em apenas uma das rochas provavelmente não está relacionada ao experimento. A predação constitui apenas uma fonte de mortalidade, sendo as demais causas de mortalidade de organismos sésseis em costões devidas à exposição excessiva ao ar conseqüente de marés muito baixas, ao aumento da temperatura, à entrada de poluentes no sistema e à ação antrópica no local. Sendo que a população de *B. solisianus* decresceu apenas em uma das rochas e tendo esta a mesma exposição às condições abióticas do que as outras rochas analisadas, não foi possível relacionar esta queda a nenhum dos fatores supracitados, com exceção da ação antrópica, não controlada neste trabalho. Uma alternativa seria considerar que toda a população observada pertencia a uma coorte etária e que a mortalidade seria decorrente apenas de morte natural ao final do período de longevidade dos animais.

A variação na abundância de *C. bisinuatus* apenas no final do experimento pode ser interpretada como um efeito direto tardio da ausência do predador. Tanto para *C. bisinuatus* como para *B. solisianus*, o aumento da porcentagem de ocupação no costão só pode ocorrer devido ao aumento de indivíduos nas rochas, sendo que a variação do recrutamento das espécies de presas determina se os efeitos de um predador forte serão, ou não, observados (Dayton, 1971, Paine et al., 1985; Robbles, 1997). Além de *B. solisianus* e *C. bisinuatus* serem espécies de pequeno tamanho e com pequeno crescimento, quando em altas densidades, *B. solisianus* forma amontoados de mexilhões

por sobreposição com outros indivíduos e *C. bisinuatus* apresenta um crescimento vertical e não lateral, o que não alteraria a cobertura destas espécies nas rochas. Se a época de entrada de recrutas destas espécies na população não coincidir com o momento de retirada do predador do experimento, nenhum tipo de resultado será observado, mantendo um nível constante de indivíduos dentro da população e que só será alterado por outros tipos de perturbações não controladas e pela mortalidade natural das espécies. Em uma praia do litoral de São Paulo, as maiores densidades de *C. bisinuatus* registradas ocorreram de março a setembro e foram relacionadas ao recrutamento da espécie (Tanaka e Duarte, 1998). Esta época coincide com o aumento de cobertura de *C. bisinuatus* em Itapoá nas rochas-tratamento e nas rochas-controle a partir de março/04. Em julho/03, antes do início do experimento, a ocupação desta espécie no costão foi pequena, níveis estes que se mantiveram até fevereiro/04. Desta maneira, sugere-se que a ausência de recrutamento desta espécie nos momentos que imediatamente seguiram a exclusão de *S. haemastoma* impediu a observação de qualquer resultado advindo do experimento sobre a população de *C. bisinuatus*. Se a exclusão inicial tivesse ocorrido antes da entrada de uma coorte na população, possivelmente os efeitos da exclusão de *S. haemastoma* na população desta craca seriam mais evidentes. *Brachidontes solisianus*, por outro lado, recruta continuamente ao longo de todo o ano (Avelar e Boleli, 1989), não sendo, portanto, o recrutamento, um fator limitante para a ausência de alteração em sua abundância observada neste trabalho. Para mexilhões, o deslocamento lateral é um comportamento normalmente observado quando o espaço é disponibilizado (Dayton, 1971), mas não existe informação se o relaxamento da pressão de predação poderia induzir um comportamento semelhante, ou seja, não se sabe se o comportamento de agregação de mexilhões estaria associado a uma resposta elicitada pela presença do predador (Trussel et al., 2003).

Efeitos indiretos são esperados após a retirada de um predador de um ambiente. A exclusão de *Nucella canaliculata* e *N. emarginata*, por exemplo, afetou indiretamente a população de anêmonas *Anthopleura xanthogrammica*. Este efeito foi provavelmente mediado pelo aumento de *Mytilus californianus* (presa direta de *Nucella*), que propiciou o incremento da migração de juvenis de anêmonas para dentro dos bancos de mexilhões, estratégia que aumenta a chance de sobrevivência do antozoário (Navarrete, 1996). Em Itapoá, a alteração sazonal da abundância e da distribuição de *B. solisianus* afetou indiretamente a população de *Dynamena crisioides* e de *H. heliophila*. O mecanismo que rege a relação entre estas duas espécies não é conhecido, sendo contudo clara a ausência de efeito do experimento na alteração de abundância de *D. crisioides* e na relação entre estas espécies. A área de ocupação de *D. crisioides* foi reduzida à medida que *B. solisianus* se espalhava no costão, sendo encontrado somente nos estratos mais inferiores da rocha em uma área 16 vezes menor do que antes do início do experimento. Já *H. heliophila* teve sua abundância gradativamente diminuída até desaparecer do costão somente nas áreas de exclusão, sugerindo efeito do tratamento. Contudo, esta alteração não pôde ser relacionada com nenhum padrão observado para outra espécie que pudesse sugerir competição como mecanismo associado a sua redução.

A alteração sazonal na população de *B. solisianus*, unida a possíveis efeitos da exclusão de *S. haemastoma*, também afetou indiretamente a abundância da alga epizóica *Centroceras clavulatum*, normalmente encontrada sobre os bancos de *B. solisianus*. Durante o experimento foram observadas diversas áreas contendo somente uma das duas espécies, sendo *C. clavulatum* encontrada diretamente sobre o substrato em uma das rochas analisadas, padrão diferente do controle pré-exclusão e dos controles temporais, nos quais a alga encontrava-se sobre o mexilhão, sugerindo um efeito relacionado ao experimento, já que a população de *B. solisianus* também aumentou nas

rochas-controle mensais. Nestas mesmas rochas a alga teve sua área de ocupação reduzida. Outro possível efeito indireto da exclusão de *Stramonita haemastoma* do costão foi observado para *Gracilaria verrucosa*. Houve uma grande flutuação na população desta alga nas rochas-tratamento que pode ser devida à alteração na estruturação do costão. Em uma das rochas, a área desta espécie foi reduzida a menos da metade da área do controle pré-exclusão no último mês de observação, o que pode estar relacionado ao aumento das populações de *B. solisianus* e de *C. bisinuatus* nos estratos inferiores da rocha, contribuindo também, para a redução de outros habitantes desta região, como *H. heliophila*, por exemplo.

O aumento ou a diminuição de algas decorrentes de experimentos de exclusão de predadores são normalmente atribuídos ao efeito da predação sobre espécies herbívoras consumidoras das algas (Trussell et al., 2002). Em Itapoá, os herbívoros encontrados como *Collisella subrugosa*, *Fissurella clenchi*, *Tegula viridula*, *Littorina ziczac*, *Littorina flava*, *Lytechinus variegatus*, *Arbacia lixula*, e *Aplysia* sp. apresentaram pequena abundância, não parecendo influenciar a ocupação e a distribuição de algas no costão. Estas espécies foram amostradas tanto nas rochas-controle, como nas rochas-tratamento, portanto sua atividade não alterou os resultados do experimento.

Outro mecanismo alternativo que poderia explicar os efeitos indiretos seria a capacidade do predador em limitar a abundância de uma presa com alta capacidade competidora, o que garante a coexistência de várias espécies em um ambiente (Paine, 1966). Ao se alimentar de um competidor dominante (= *B. solisianus*), *S. haemastoma* preveniria a exclusão competitiva e possibilitaria a coexistência de outros organismos, dentre eles as macroalgas. Mesmo não tendo sido observado efeito na população de *B. solisianus* que possa ser relacionado ao experimento, a ausência de predação de *S. haemastoma* sobre o mexilhão pode, de juntamente com o incremento sazonal

observado para esta espécie logo após o início do experimento, ter afetado outras espécies, como parece ter sido o caso das algas. A mesma relação foi observada entre os predadores *Asterias* spp. e *Nucella lapillus*, que controlam os limites da população de *Mytilus edulis*, possibilitando a coexistência da alga *Chondrus crispus* (Lubchenco e Menge, 1978).

Os padrões de distribuição, a abundância e a diversidade de espécies observadas em costões rochosos não podem ser atribuídos somente à predação, mas a uma gama de efeitos combinados desta com outros tipos de interações bióticas (competição, facilitação etc.), além das perturbações físicas naturais de ambientes intermareais, entre tantos outros fatores (Dayton, 1971). Contudo, diversos trabalhos indicam que a riqueza e a diversidade de espécies em uma comunidade estão relacionadas à intensidade da predação, ou seja, locais com predação intermediária tendem a possuir alta diversidade, porém o aumento, ou a diminuição excessiva da predação reduz a diversidade (Paine, 1966, 1974; Menge, 1983; Palumbi e Freed, 1988).

Experimentos que retiram predadores da comunidade podem, de uma forma geral, encontrar diferentes resultados, variando desde a nulidade de efeito para qualquer espécie, até o incremento descontrolado de outras (Tabela 1: Chase et al., 2002). A ausência do predador-chave normalmente causa uma queda na riqueza e na diversidade de espécies do local que pode representar o aumento excessivo de uma ou mais espécies competitivamente dominantes antes limitadas pela predação (Paine 1966, 1971, 1974; Menge 1976; Day 1977). Esta tendência foi observada em uma das rochas deste trabalho, porém a queda da diversidade ocorreu nas rochas controle e tratamento devido ao aumento sazonal de *B. solisianus* em ambas, que acabou por diminuir a área de ocupação de outras espécies. A diversidade pode, ainda, apresentar um inicial aumento devido à invasão de diferentes espécies, ou ao aumento na abundância de organismos

muito consumidos pelo predador, e então decrescer devido à exclusão competitiva (Lubchenco 1978), como ocorreu na outra rocha deste trabalho. No mês subsequente à exclusão foi registrada a presença de uma espécie incrustante e não identificada de briozoário. No mês seguinte, a diversidade voltou a cair em decorrência da enorme área ocupada por *B. solisianus*.

Após a retirada do predador de um sistema, a disponibilidade de espaço vazio tenderia a aumentar, sendo logo reduzida pelo aumento da população de uma ou mais presas. Contudo, se o aumento da área de cobertura das presas ocorrer em detrimento da redução da cobertura de outros competidores, não será observada variação do espaço vazio, sendo este razoavelmente constante no local. A disponibilidade de espaço vazio em Itapoá foi bastante variada nas rochas-tratamento com o passar do tempo, sendo diferente das áreas controle, o que sugere um efeito da exclusão. A queda brusca do espaço vazio na rocha A de setembro/03 a outubro/03 pode estar associada ao aumento sazonal de *B. solisianus*, não tendo relação com o experimento. A redução do espaço vazio na rocha B de fevereiro/04 a abril/04 pode estar relacionada ao incremento na população de *Chthamalus bisinuatus* e *Centroceras clavulatum*.

Em Itapoá, a variação na abundância e na distribuição de espécies, principalmente de *B. solisianus* no costão após a exclusão de *S. haemastoma* interferiu também na zonação do costão, alterando a constituição das espécies nas faixas horizontais das rochas tanto nas áreas controle, quanto nas de exclusão, sugerindo a idéia de que, na maior parte do tempo, as alterações foram devidas à variação sazonal da população de *B. solisianus*. Contudo, algumas alterações podem estar relacionadas à exclusão de *S. haemastoma*, principalmente em relação à ocorrência de espécies raras devido à variação de espaço vazio, ou pela mudança na área de cobertura das espécies que sofreram indiretamente os efeitos da exclusão, como foi o caso de *Hymeniacion*

heliophila, *Chthamalus bisinuatus*, *Centroceras clavulatum* e *Gracilaria verrucosa*. O aumento ou a redução na abundância de algumas populações em determinados momentos, assim como a aparição inesperada de organismos em regiões onde não são normalmente encontrados, descaracterizou as duas zonas normalmente observadas (superior e inferior). As alterações mais gerais observadas na zonação ocorreram a partir de fevereiro/04, quando as espécies *Collisella subrugosa*, *Fissurella clenchi* e *Tetractita stalactifera* passaram a ocupar as regiões superior e a mediana, ampliando assim a zona superior do costão, o que reduziu a coesão da inferior tanto nas rochas controle, como nas de exclusão, perdurando até o final do experimento.

Em comunidades que possuem mais do que uma espécie abundante de predador (guilda de predadores), a remoção experimental, ou a redução natural de um predador pode não alterar o efeito geral da predação no sistema, pois a resposta da comunidade será provavelmente pequena, sendo o efeito potencial dos predadores relativamente equivalente (Menge, 1983; Van Son e Thiel, 2006). Por outro lado, em sistemas controlados por um predador-chave, a remoção deste causa mudanças óbvias na comunidade, como observado para a clássica relação entre *Pisaster* e *Mytilus* na costa norte americana, onde a remoção de *Pisaster ochraceus* causou o aumento do banco de mexilhões, reduzindo de 15 para 8 o número de espécies do local (Paine, 1966). Assim, a remoção de um ou mais predadores pode ser o único meio de determinar se a espécie é a chave para a organização de uma comunidade. Uma espécie de predador pode ser considerada como chave desde que não haja outra espécie com capacidade para assumir seu papel dentro do sistema ecológico em questão, pelo menos dentro de uma certa região (Menge, 1983). Na região mediana do costão de Itapoá, a remoção *S. haemastoma* causou poucas alterações, afetando a distribuição de espécies não relatadas como presas diretas (com exceção de *Chthamalus bisinuatus*). A diferença observada

entre as rochas (A e B) pode ser devida à disponibilidade de abrigos que cada uma oferece. Estudos indicam a preferência de *Thais (Nucella) lapillus* por ambientes heterogêneos em detrimento daqueles com pouca variabilidade espacial (Gosselin e Bourget, 1989), contudo em Itapoá a densidade de *S. haemastoma* nas rochas foi muito semelhante em ambas as rochas, supondo-se que não havia uma diferença da pressão de predação na biota.

A ausência de efeitos fortes sobre a biota poderia indicar que outro predador assumiu o papel de *S. haemastoma*. Contudo, durante todo o período, nenhum outro forte predador como, por exemplo, outros taidídios e muricídios, estrelas do mar, ou até mesmo aves, que em outras latitudes afetam significativamente a cobertura de espécies sésseis (Wootton, 1994), foram encontrados nas áreas em estudo, ou nas proximidades destas. Além de possuir uma alta abundância no costão (vide número de exemplares retirados antes do experimento), visualmente *S. haemastoma* parece ser o principal predador invertebrado da comunidade intermareal rochosa de Itapoá, porém os resultados deste trabalho levantam dúvidas sobre isto. *Stramonita haemastoma* não exerceu um efeito letal forte em sua presa mais comum, o mexilhão *B. solisianus*, contudo esta relação foi observada para esta espécie no Mar Mediterrâneo (Butler, 1985) e para *Thais lapillus* na zona mediana de costões na Nova Inglaterra (Menge, 1976, 1978), sugerindo a necessidade de serem realizados experimentos de exclusão deste predador com a utilização de gaiolas, ou em ambientes mais controlados para uma determinação mais precisa do efeito predatório desta espécie sobre comunidades rochosas intermareais do sul do Brasil.

REFERÊNCIAS

- Avelar, W.E.P. & Boleli, I.C., 1989. Annual cycle of gametogenesis in *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae). *Iheringia Série Zoológica*, **69**, 9-18.
- Brown, K.M. & Richardson, T.D., 1987. Foraging ecology of the southern oyster drill *Thais haemastoma* (Gray): constraints on prey choice. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **114**, 123-141.
- Brown, K.M., 1997. Size specific aspects of the foraging ecology of the southern oyster drill *Stramonita haemastoma* (Kool, 1987). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **214**(1-2), 249-262.
- 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. *The Journal of Animal Ecology*, **59**, 723-742.
- Butler, P.A., 1985. Synoptic review of the literature on the southern oyster drill *Thais haemastoma floridana*. *N.O.A.A. Technical Report NMFS*, **35**, 1-9.
- Calil, P., Sabino, E. & Guimarães, A.T.B., 2005. Comportamento de agregação e homing de *Stramonita (Thais) haemastoma* (Gastropoda: Thaididae), em um costão rochoso em Santa Catarina. *Revista Uniandrade*, **6**, no prelo.
- Castilla, J.C. & Durán L.R., 1985. Human exclusion from the rocky intertidal zone of Central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos*, **45**, 391-399.
- Chase, J.M., Abrams, P.A., Grover, J.P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R.D., Richards, S.A., Nisbet, R.M. & Case, T.J., 2002. The interaction between predation and competition: A review and synthesis. *Ecology Letters*, **5**, 302-315.
- Colman, J., 1933. The nature of intertidal zonation in plants and animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **18**, 435-476.
- Connell, J.H., 1961a. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, **42**, 710-723.
- Connell, J.H., 1961b. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus ballanoides*. *Ecological Monographs*, **31**, 61-104.
- Connell, S.D., 1998. The effects of predators on the growth, mortality and abundance of a juvenile reef-fish: evidence from manipulations of predator and prey abundance. *Marine Ecology Progress Series*, **169**, 251-261.
- Day, R.W., 1977. Two contrasting effects of predation on species richness in coral reef habitats. *Marine Biology*, **44**, 1-5.
- Dayton, P.K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, **41**, 351-389.
- Eston, V.R., Galves, A., Jacobi, C.M., Langevin, R. & Tanaka, N.I., 1986. *Chthamalus bisinuatus* (Cirripedia) and *Brachidontes solisianus* (Bivalvia) spatial interactions: a stochastic model. *Ecological Modelling*, **34**, 99-113.
- Fairweather, P.G., Underwood, A.J. & Moran, M.J., 1984. Preliminary investigations of predation by the whelk *Morula marginalba* Blainville. *Marine Ecology Progress Series*, **17**, 143-156.
- Fairweather, P.G., 1990. Is predation capable of interacting with other community processes on rocky reefs? *Australian Journal of Ecology*, **15**, 453-464.

- Foster, M.S., Nigg, E.W., Kiguchi, L.M., Hardin, D.D. & Pearse, J.S., 2003. Temporal variation and succession in an algal-dominated high intertidal assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **289**, 15-39.
- Garton, D.W., 1986. Effect of prey size on the energy budget of a predatory gastropod, *Thais haemastoma canaliculata* (Gray). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **98**, 21-33.
- Gaymer, C.F., Dutil, C., Himmelman, J.H., 2004. Prey selection and predatory impact of four major sea stars on a soft bottom subtidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **313**, 353-374.
- Gosselin, L.A., Bourget, E., 1989. Individual performance in relation to structural heterogeneity: the influence of substratum topography on an intertidal predator, *Thais lapillus*. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 287-304.
- Hamilton, D.J., 2000. Direct and indirect effects of predation by common eiders and abiotic disturbance in an intertidal community. *Ecological Monographs*, **70**(1), 21-43.
- Hughes, R.N., 1980. Predation and community structure. In *The Shore Environment, vol. 2: Ecosystems* (ed. J.H. Price, D.E.G. Irvine and W.F. Farham, WF), pp. 699-728. London and New York: Acad. Press.
- Hutcheson, K., 1970. A test for comparing diversities based on Shannon's formula. *Journal of Theoretical Biology*, **29**, 151-154.
- Landenberger, D.E., 1968. Studies on Selective Feeding in the Pacific Starfish *Pisaster* in Southern California. *Ecology*, **49**, 1062-1075.
- Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, **112**, 23-39.
- Lubchenco, J. & Menge, B.A., 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs*, **48**, 67-94.
- McGuinness, K.A. & Underwood, A.J., 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **104**, 97-123.
- Menge, B.A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*, **46**, 355-393.
- Menge, B.A., 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. Effect of an algal canopy, wave action and desiccation on predator feeding rates. *Oecologia*, **34**, 17-35.
- Menge, B.A., 1983. Components of predation intensity in the low zone of the New England rocky intertidal community. *Oecologia*, **58**, 141-155.
- Menge, B.A., 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **146**, 69-100.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P., 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, **110**, 351-369.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P., 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, **130**, 730-757.
- Menge, B.A., Berlow, E.L., Blanchette, C.A., Navarette, S.A. & Yamada, S.B., 1994. The keystone species concept: Variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, **64**, 249-286.

- Navarrette S.A., 1996. Variable predation: effects of whelks on a mid-intertidal successional community. *Ecological Monographs*, **14**, 301-321.
- Navarrete, S.A. & Menge, B.A., 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs*, **66**, 409-429.
- Paine, R.T., 1966 Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, **100**, 65-75.
- Paine, R.T., 1971. A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology*, **52**, 1096-1106.
- Paine, R.T., 1974. Intertidal Community Structure - Experimental studies on relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, **15**, 93-120.
- Paine, R.T., Castilla, J.C. & Cancino, J., 1985. Perturbation and recovery patterns of starfish dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand and Washington State. *American Naturalist*, **125**, 679-691.
- Palumbi, S.R. & Freed, L.A., 1988. Agnostic interactions in a keystone predatory starfish. *Ecology*, **69**, 1624-1627.
- Peacor, S.P. & Werner, E.E., 1997. Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. *Ecology*, **78**, 1146-1156.
- Petersen, J.A., Sutherland, J.P. & Ortega, S., 1986. Patch dynamics of mussel beds near São Sebastião (São Paulo), Brazil. *Marine Biology*, **92**, 389-393.
- Richardson, T.D. & Brown, K.M., 1990. Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **142**, 105-120.
- Rilov, G., Benayahu, Y. & Gasith, A., 2001. Low abundance and skewed population structure of the whelk *Stramonita haemastoma* along the Israeli Mediterranean coast. *Marine Ecology Progress Series*, **218**, 189-202.
- Rilov, G., Gasith, A. & Benayahu, Y., 2002. Effect of an exotic prey on the feeding pattern of a predatory snail. *Marine Environmental Research*, **54**, 85-98.
- Robles, C.D., 1997. Varying recruitment in constant species assemblages: implications for predation theory of intertidal communities. *Ecology*, **78**, 1400-1414.
- Robles, C. & Desharnais, R., 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. *Ecology*, **83**, 1521-1536.
- Safriel, U.N., Gilboa, A. & Felsenburg, T., 1980. Distribution of rocky intertidal mussels in the Red Sea coasts of Sinai, the Suez Canal, and the Mediterranean coast of Israel, with special reference to recent colonizer. *Journal of Biogeography*, **7**, 39-62.
- Sih, A., Crowley, P.H., McPeck, M.A., Petranka, J.W. & Strohmeir, K., 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **16**, 269-311.
- Takashi, N., 1999. Within- and between-patch variability of predation intensity on the mussel *Mytilus trossulus* Gould on a rocky intertidal shore in Oregon, USA. *Ecological Research*, **14**, 193-203.
- Tanaka, M.O. & Duarte, L.F.L., 1998. Recruitment variation of the barnacle *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry 1916 in an exposed rocky shore in southeast Brazil. *Bulletin of Marine Science*, **62**, 285-292.
- Trussell, C., Ewanchuk, P.J. & Bertness, M.D., 2002. Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters*, **5**, 241-245.

- Trussell, G.C., Ewanchuck, P.J. & Bertness, M.D., 2003. Trait-mediated effects in rocky intertidal food chains: predator risk cues alter prey feeding rates. *Ecology*, **84**, 629-640.
- Underwood, A.J., 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia*, **46**, 201-213.
- Van Son, T.C. & Thiel, M., 2006. Multiple predator effects in an intertidal food web. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 25-32.
- Watanabe, J.T. & Young, C.M., 2006. Feeding habits and phenotypic changes in proboscis length in the southern oyster drill, *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae), on Florida sabellariid worm reefs. *Marine Biology*, **148**, 1021-1029.
- Wootton, J.T., 1994. Putting the pieces together: testing the independence of interactions among organisms. *Ecology*, **75**, 1544-1551.
- Wootton, J.T., 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *American Naturalist*, **152**, 803-825.

³Testando o paradigma de predação em costão rochoso: seriam os predadores realmente menos tolerantes do que suas presas?

INTRODUÇÃO

Estudos realizados na primeira metade do século XX relacionavam a distribuição dos organismos de costões rochosos diretamente com o fluxo da maré, descrevendo um gradativo padrão de ocupação do substrato rochoso, o qual seria diretamente proporcional à capacidade de cada organismo em tolerar a dessecação (Colman, 1933; Underwood, 1978). O advento dos experimentos em laboratório, nos quais os fatores físico-químicos começaram a ser isolados e controlados, trouxe um grande avanço ao estudo da ecologia bêntica, fortalecendo a idéia de que a zonação seria uma consequência direta dos fatores físicos do ambiente (Robles e Desharnais, 2002). Desta forma, os parâmetros físicos constituíram os alicerces iniciais para a compreensão dos fatores reguladores da ocupação em ambientes de costão rochoso em zonas entremarés.

Entretanto, nem todos os padrões observados neste ambiente puderam ser explicados como consequência direta da tolerância das espécies a determinados fatores abióticos. A partir da década de 1930, os experimentos passaram a incluir diferentes fatores possivelmente reguladores destas comunidades. Foram assim incluídos os fatores bióticos, principalmente a competição e a predação (Gause, 1934; Connell, 1961a, b). O papel dos predadores na comunidade, a força da interação entre predador e presa e a importância da competição e da predação na ocupação das diferentes faixas de um costão rochoso começaram a ser testados. Observou-se que os organismos poderiam responder de maneira diferenciada ao estresse ambiental de acordo com a sua posição,

³Artigo formatado para a Revista Hydrobiologia

ou interação biológica dentro da teia alimentar. Os fatores físicos pareciam influenciar indiretamente os padrões de zonação por moderarem a intensidade dos fatores bióticos (Robles e Desharnais, 2002). Um grande predador poderia, por exemplo, ser mais suscetível à ação da dessecação do que uma de suas presas, o que garantiria a manutenção da densidade populacional destas e a conseqüente coexistência de ambas as espécies, já que o costão apresenta um mosaico de habitats com diferentes condições ambientais.

O acúmulo de evidências experimentais indica que os limites inferiores dos costões intemareais são controlados por interações bióticas, já os limites superiores são regidos pela limitação imposta pelo estresse físico (Connell, 1972). Em populações controladas pela predação, estes limites constituem uma fronteira que garante a existência de refúgios espaciais para as presas. Para que as diferentes espécies coexistam, a presa deve possuir algum tipo de refúgio em relação ao predador, ou ter sua população dividida em subunidades contínuas sempre expostas à extinção e à recolonização (Taylor, 1984). Acredita-se que o predador deva possuir uma tolerância fisiológica menor a algum ou a vários fatores abióticos, sendo, por exemplo, menos eurialino do que algumas de suas presas, não sendo capaz de regular tão amplamente o volume de suas células, o que o deixaria sujeito às alterações de salinidade do meio. Essa condição poderia limitar a ocupação de regiões do costão rochoso na maré baixa. A exposição à dessecação pode também limitar a ocupação do substrato por predadores pouco tolerantes, impedindo-os de permanecer na faixa superior das rochas durante a maré baixa. Os refúgios espaciais existentes em ambientes heterogêneos, como os costões rochosos, diminuem a severidade do estresse físico e oferecem proteção contra os predadores para presas fisiologicamente mais tolerantes. Além disso, para manter populações de inimigos naturais em equilíbrio, as presas adultas habitantes destes

refúgios devem produzir um contínuo suprimento de juvenis que, ao mesmo tempo em que satisfaz o predador, reabastece o seu próprio estoque (Robles e Desharnais, 2002). Com o passar do tempo, observou-se que novas variáveis influenciavam nos padrões de ocupação e na manutenção do tamanho das populações, sendo seus efeitos erroneamente relatados como conseqüências da predação. Dentre estas variáveis, talvez a mais importante seja a variação do suporte de recrutas liberados pelas presas. Esta variação determina se os efeitos de um predador forte serão, ou não, observados, sendo que muitas vezes o baixo recrutamento de uma presa é confundido com a ausência de importância de um predador sobre ela (Dayton, 1971, Paine et al., 1985; Robles, 1997).

Os diversos tipos de refúgio ocorrem para presas e predadores, sobrepondo-se uns aos outros, o que dificulta a individualização de respostas em observações feitas em campo. Os predadores, por exemplo, possuem geralmente uma seletividade em relação à faixa etária (tamanho) de suas presas, consumindo-as até um determinado tamanho, processo conhecido como refúgio de tamanho das presas (Landenberger, 1968; Paine, 1976). A abundância de *Mytilus californianus* é limitada na região inferior do costão pela predação, e na superior, pela intolerância à dessecação (Connell, 1972; Paine, 1974). As áreas superiores constituem um refúgio espacial para o mexilhão, porém indivíduos muito grandes ocupam também a região mediana, hábitat de seus predadores, sendo, contudo, inacessíveis a eles por terem atingido um refúgio de tamanho (Paine, 1976). Entretanto, os mecanismos de refúgio não necessariamente implicam em uma inviolabilidade das regiões consideradas como refúgios espaciais. Em algum local dentro da variação das marés, o risco de predação de uma presa pode depender ao mesmo tempo da densidade de predadores, do tamanho da presa, do nível da maré e da posição da presa dentro da configuração espacial de sua população. A densidade e a configuração da distribuição da presa podem ser alteradas pela sua produção

(recrutamento). Além disso, um aporte grande de juvenis de uma determinada espécie de presa na comunidade pode garantir a concentração de presas adultas, mantendo a população constante sem a utilização de nenhum tipo de refúgio (Robles e Desharnais, 2002).

Há diversos trabalhos que testaram os limites fisiológicos de predadores e presas somente em relação a um, ou dois fatores abióticos (principalmente a dessecação) (Colman, 1933; Segal e Dehnel, 1962; Underwood, 1978; Stephenson e Stephenson, 1949; Helmuth, 1998; Przeslawski e Benkendorff, 2005; Zardi et al., 2005, 2006), ou a um fator abiótico modulado por interações bióticas, normalmente a predação, na estruturação de comunidades intermareais (Underwood, 1980; Kneib, 1987; Gosselin e Chia, 1995; Navarrete, 1996; Trussell et al., 2002; Van Son e Thiel, 2006). Contudo, a revisão de literatura evidenciou pouca informação em estudos comparativos sobre a tolerância fisiológica de predadores e de presas em relação a vários fatores abióticos e a sua relação com o paradigma de predação em costão rochoso. Este trabalho pretende suprir esta lacuna e discutir este paradigma para a comunidade rochosa intermareal de Itapoá, relacionando a capacidade de um predador e de três de suas presas em tolerar a dessecação, o aumento da temperatura da água e diferentes salinidades, inferindo resultados sobre a capacidade de osmorregular destas espécies e de ocupar o costão de forma diferenciada. No presente trabalho, o predador estudado foi o gastrópodo *Stramonita haemastoma*, que interfere significativamente na estruturação da biota do costão de Itapoá (SC) (capítulo 2). Como presas foram estudados o mexilhão *Brachidontes solisianus*, espécie mais consumida por *S. haemastoma* na comunidade em questão, a craca *Chthamalus bisinuatus*, que teve sua população alterada pela retirada de *S. haemastoma* do costão, e o gastrópodo *Collisella subrugosa*, que mesmo não tendo sido amostrado em alta quantidade no costão,

constitui, de acordo com a literatura (Butler, 1985; Rilov et al., 2001; Watanabe e Young, 2006), uma presa em potencial de gastrópodos carnívoros, sendo muito comum em costões rochosos do litoral sul e sudeste brasileiros.

MATERIAL E MÉTODOS

Delineamento geral dos experimentos

Todos os animais utilizados durante os experimentos foram coletados durante a baixamar em um costão rochoso situado em uma praia arenosa conhecida como Itapema do Norte (48°30'W e 26°07'S), no município de Itapoá, litoral de Santa Catarina, região sul do Brasil.

Em laboratório, os animais foram alocados em um aquário estoque de aproximadamente 140L, com aeração e filtro *skimmer*, fotoperíodo natural (13h de luz e 11h de escuro) e água marinha natural. Para a determinação das condições ideais para o aquário estoque e para os aquários testes foi acompanhada a temperatura da água do mar, de poças de maré, da água de fendas (poças com profundidade menor do que 10cm) e da superfície das rochas, por 24h seguidas, em condições de presença ou ausência de incidência de raios solares diretos com chuva, durante o verão e o inverno em Itapoá. A temperatura, a salinidade e o pH foram medidos 6 vezes em cada horário, obtendo-se o valor médio, mínimo e máximo, que foram então utilizados nos experimentos de laboratório. Com base nestes dados, a temperatura dos aquários no verão foi controlada em $28 \pm 1^\circ\text{C}$ e no inverno, $18 \pm 1^\circ\text{C}$. Em ambas as estações foram utilizadas a salinidade de 35 e o pH de 7,5 a 8,0. O tempo de permanência no aquário estoque foi o mínimo possível (máximo de 10 dias), sendo os exemplares alimentados com pedaços de peixe, camarões e mexilhões frescos, visando-se obter em laboratório respostas semelhantes às vivenciadas em ambiente natural.

Para a realização dos experimentos, os animais foram individualmente transferidos para aquários de 2,5L com as mesmas condições abióticas do aquário estoque, em cada estação (verão e inverno). Com exceção dos experimentos de tolerância ao aumento de temperatura, que foram repetidos apenas 6 vezes pela grande quantidade de organismos necessários, em todos os outros experimentos comportamentais foram realizadas 20 replicações em ambas as estações. Cada animal foi utilizado somente uma vez, em uma replicação, de um experimento (tratamento ou controle). Levando-se em consideração a morfologia de cada espécie estudada, em cada teste foram tomados os devidos cuidados para assegurar que todos os animais estivessem em contato direto com as condições experimentais.

Em cada estação, foram realizados os seguintes experimentos:

- tolerância à dessecação (exposição ao ar) com e sem sol;
- tolerância ao aumento de temperatura da água;
- tolerância às salinidades de 0 (zero), 35 (controle) e 45, com retirada de fluido extracelular para a verificação da regulação da osmolalidade e do íon cloreto;

Todos os indivíduos que sobreviveram aos testes foram devolvidos ao local de onde foram coletados.

Avaliação da sobrevivência

Em todos os experimentos comportamentais os resultados foram medidos em termos de porcentagem de sobrevivência dos indivíduos de cada espécie, em cada estação. Sobrevivência era contabilizada após a verificação de atividade quando o animal foi recolocado em condições naturais em aquários de recuperação curta e longa, conforme descrito a seguir para cada espécie.

- *Stramonita haemastoma*: durante a recuperação curta esta espécie foi submetida ao teste de endireitamento. Os indivíduos foram colocados individualmente em aquários com condições ideais dos fatores abióticos, com a abertura da concha voltada para cima, sendo cronometrado o tempo que levaram para retornar à posição natural. Em situação natural, o tempo para se desvirar é inversamente proporcional à chance de sobrevivência pela vulnerabilidade à predação e à ação das ondas. Os que não se desviraram em, no máximo, 30 minutos foram colocados na mesma posição (abertura da concha) em um aquário de recuperação longa por 48h, sendo observados a cada 6h.
- *Brachidontes solisianus* e *Chthamalus bisinuatus*: sendo espécies sésseis, o teste de endireitamento não pôde ser utilizado. Durante a recuperação curta, foi observada qualquer tipo de reação que indicasse que os animais estivessem vivos. *B. solisianus*, quando retirado do substrato e mantido em aquário, coloca imediatamente o pé para fora das valvas à procura de um substrato para se fixar. A projeção do pé foi o comportamento que indicou a sobrevivência de cada animal, sendo evidente e de fácil observação. Além disso, indivíduos mortos tendem a abrir as valvas formando bolhas de ar entre elas. Durante a observação de *C. bisinuatus* procurou-se notar qualquer movimento de abertura das placas dos escudos orais, assim como a projeção dos cirros. Quando transferidos de situações inadequadas para ideais, *C. bisinuatus* projeta imediatamente os cirros, sendo de fácil detecção. Animais mortos normalmente permanecem com as placas levemente abertas, ou totalmente fechadas, sem nenhum tipo de reação. Para ambas as espécies, após a recuperação longa (48h) os indivíduos detectados como mortos foram ainda estimulados com o gotejamento de alimento líquido para invertebrados marinhos, o qual, em situação normal, aumenta drasticamente a abertura de valvas de *B. solisianus* e a projeção dos cirros de *C. bisinuatus*, sendo só então contabilizada a mortalidade, caso não houvesse reação.

- *Collisella subrugosa*: os experimentos de tolerância à salinidade com esta espécie foram realizados de duas formas:

- 1º teste (não fixo): assim como as outras espécies, os exemplares foram retirados do aquário estoque e colocados nos aquários testes. Após os testes de tolerância, os exemplares foram retirados do aquário teste e colocados em aquários com condições ideais. Nestes, foram manualmente mantidos aderidos à parede vertical do aquário, possuindo 10 chances de 1 minuto cada, de se fixarem a ela, sendo que da adesão às rochas depende a sobrevivência do animal no hábitat natural. Após se fixar o indivíduo deveria permanecer fixo por 30 minutos.

- 2º teste (fixo): os exemplares eram colocados nas novas condições experimentais já fixos no aquário, não necessitando aderir novamente a ele. Este experimento visou imitar as condições naturais de vida da espécie. Ao entrar em contato com uma condição desfavorável, *C. subrugosa* imediatamente adere à rocha, mantendo-se assim até que novas e melhores condições o permitam novamente levantar a concha e se locomover. Em laboratório, o contato que os exemplares de *C. subrugosa* tiveram com a água circundante no 1º teste realizado foi muito maior do que ocorre no ambiente natural, podendo gerar um erro na interpretação de sua tolerância. Estando já fixos nos aquários, os exemplares foram expostos às condições experimentais com a troca da água do aquário. Ao término dos testes, a água experimental foi removida do aquário, sendo então colocada nova água com condições ideais dos parâmetros abióticos. Os exemplares que permaneceram fixos foram considerados vivos. Para os que estivessem soltos foram dadas novas 10 chances de 1 minuto cada para se fixarem à parede vertical do aquário, devendo nesta permanecerem por 30 minutos.

Os outros experimentos foram realizados somente com o animal fixo no aquário.

Tolerância à dessecação

Para determinar a tolerância dos animais à dessecação no verão e no inverno, eles foram expostos ao ar em dias com e sem sol, por 6h, acompanhando o período máximo de exposição em baixamar em Itapoá. Os organismos foram individualmente colocados em bandejas e expostos ao ar em cada condição específica. Para *C. subrugosa*, tomou-se a precaução de verificar se os animais estavam aderidos à superfície da bandeja antes da exposição. Após o teste, os animais foram retirados da bandeja e submetidos a testes de recuperação curta e longa. A temperatura do ar em todas as condições em ambas as estações foi registrada a cada 30 minutos com um termômetro digital.

Tolerância ao aumento de temperatura da água

As temperaturas do início dos experimentos de verão e inverno foram iguais à temperatura média obtida em ambiente natural, sendo estas 28°C no verão e 18°C no inverno. Em cada um dos experimentos foram colocados em um aquário de 2,5L 25 indivíduos no verão e 35 no inverno (cada teste foi repetido 6 vezes), sendo a alta quantidade de exemplares por aquário necessária para que todos vivenciassem ao mesmo tempo exatamente as mesmas condições de exposição. Para cada uma das espécies testadas foram realizados paralelamente 6 controles visando assegurar que a densidade de animais no aquário não estaria afetando a fisiologia ou induzindo algum tipo de resposta. Assim, no controle foi colocada a mesma quantidade de indivíduos em um aquário do mesmo tamanho e com as mesmas condições abióticas do aquário teste. Os organismos permaneceram no aquário controle por 24h (cada experimento de tolerância tinha duração média de 90 minutos), não sendo registrada nenhuma morte, ou alteração visível de comportamento que pudesse sugerir algum efeito da alta densidade por este período de exposição. Em cada aquário-tratamento, a temperatura da água foi

gradativamente aumentada (de grau em grau) com o auxílio de 2 aquecedores de 50W. Os animais permaneceram por aproximadamente 3 minutos \pm 30 segundos (média \pm desvio padrão) em cada grau, sendo retirado 1 exemplar a cada grau. O exemplar foi então colocado em 1 aquário de recuperação curta, sendo, ou não, relocado para um aquário de recuperação longa. A temperatura foi aumentada até 50°C devido à observação prévia em um experimento piloto da sobrevivência de exemplares de *B. solisianus* a uma temperatura de 45°C (em campo a temperatura máxima registrada em poças de maré foi de 36°C).

Tolerância a diferentes salinidades

Em ambiente natural foi registrada a salinidade máxima de 39 e mínima de 5 em poças e fendas de rochas que continham animais (na maioria sésseis) durante períodos de sol e chuva (respectivamente) no verão e inverno, em maré baixa. Como todos os exemplares sobreviveram a estas salinidades em experimentos pilotos de 3h de duração realizados anteriormente ao início deste trabalho, optou-se por usar a salinidade máxima de 45 e água doce (salinidade zero) para testar a tolerância às salinidades máxima e mínima. Foram então realizados experimentos com as salinidades 0, 35 e 45. Para a realização do teste na salinidade 0 (zero) utilizou-se água doce da torneira previamente estocada e em repouso por 24h. Para a obtenção da salinidade 45, foi utilizada a água do primeiro degelo de água do mar, congelada um dia antes (salinidade de 55 a 85), sendo diluída com água doce até a obtenção do nível desejado.

Em cada experimento, os animais foram individualmente acondicionados em posição normal em aquários de 2,5L, onde permaneceram por 3h (tempo médio de exposição durante a maré baixa). Após as 3h de teste, os espécimes foram retirados dos aquários e acondicionados em aquários (2,5L, condições semelhantes ao estoque) para a

observação direta de sua recuperação curta. Os animais que se recuperaram foram rapidamente colocados em um aquário separado dos animais que seriam utilizados em experimentos futuros. Os que não se recuperaram em, no máximo, 30 minutos foram colocados em um aquário de recuperação longa.

Dosagem iônica e de osmolalidade

Outros exemplares não utilizados foram expostos às salinidades de 0 (zero), 35 (controle) e 45 por 3h, sendo o fluido celômico de cada exemplar ($n = 6$ para cada condição) retirado com uma seringa de 1mL e o líquido coletado acondicionado em um *ependorff* devidamente etiquetado e imediatamente colocado no freezer a -20°C . A osmolalidade das amostras não diluídas foi dosada em um Micro-Osmômetro de Pressão de Vapor Wescor, modelo 5520. Cada amostra foi então diluída com água deionizada (1:3), sendo dosada a concentração de íons cloreto pelo método colorimétrico, utilizando-se kits de dosagem da marca Labtest [®], segundo o protocolo do fabricante. A leitura da absorbância foi feita em um espectrofotômetro Ultrospec 2100 PRO Amersham Pharmacia Biotech. Os íons cloreto reagem com o tiocianato de mercúrio na presença de nitrato férrico, formando tiocianato férrico, com leitura de absorbância a 470nm. Os valores das concentrações aproximadas de cloreto na água do mar padrão (salinidade de 34,33) utilizados neste trabalho foram obtidos de Prosser (1973). Estes experimentos não foram realizados com *C. bisinuatus* pela impossibilidade de obtenção da quantidade necessária de hemolinfa para a realização das dosagens em amostras individuais, mesmo com a união de amostras de vários exemplares.

Os valores médios \pm o intervalo de confiança (95%) da osmolalidade e da concentração de cloreto da hemolinfa de cada espécie foram comparados com os valores

únicos estimados da água (Prosser, 1973). Para cada espécie, a influência da variação da salinidade (0, 35 e 45) na osmolalidade no verão e no inverno foi testada por meio do teste estatístico ANOVA dois fatores, utilizando-se $p = 0,05$ após a confirmação da normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk.

RESULTADOS

Dados abióticos do costão de Itapoá

Dentre os diversos locais dos quais foi obtida a temperatura durante o verão em um dia ensolarado, observou-se um valor mínimo de 26°C na superfície das rochas, e um máximo de 36°C em poças de maré (Tabela I).

Tabela I - Valores médios, desvios-padrão (DP) e amplitude total das temperaturas (°C) de diferentes locais do costão rochoso de Itapoá durante 12 horas de um dia ensolarado de verão (janeiro/04). Cada local possuiu 6 réplicas em cada horário.

	Média	DP	Mínimo	Máximo
Água do mar	28,5	0,5	27,5	29,0
Fendas	29,4	2,1	27,0	34,0
Poças	30,3	2,6	27,0	36,0
Rochas	27,8	0,9	26,0	30,0
Refúgios	28,2	1,0	27,0	30,0

Durante um dia de verão com chuva, os valores mostraram-se mais próximos entre si, observando-se um valor mínimo de 25°C na superfície das rochas, e um máximo de 29°C em fendas e poças de maré (Tabela II).

Tabela II - Valores médios, desvios-padrão (DP) e amplitude total das temperaturas (°C) de diferentes locais do costão rochoso de Itapoá durante 12 horas de um dia de chuva de verão (janeiro/04). Cada local possuiu 6 réplicas em cada horário.

	Média	DP	Mínimo	Máximo
Água do mar	27,6	0,4	27,0	28,0
Fendas	27,3	0,6	26,0	29,0
Poças	27,7	0,9	26,0	29,0
Rochas	26,9	0,8	25,0	28,0
Refúgios	27,1	0,7	26,0	28,5

Os valores de salinidade obtidos durante 12h de um dia de sol de verão indicaram uma surpreendente evaporação (39) principalmente em fendas e em poças de marés expostas ao sol durante a maré baixa, além de evidenciar uma efetiva estratificação vertical nas poças com mais de 10 cm de profundidade (Tabela III).

Tabela III - Valores médios, desvios-padrão (DP) e amplitude total das salinidades de diferentes locais do costão rochoso de Itapoá durante 12 horas de um dia de sol de verão (janeiro/04). As poças de maré foram medidas em três diferentes profundidades: « a » superfície; « b » meio « c » fundo. Cada local possuiu 6 réplicas em cada horário.

	Média	DP	Mínimo	Máximo
Água do mar	32,0	0,0	32,0	32,0
Fendas	32,2	0,9	31,0	35,0
Poças « a »	32,2	1,2	31,0	39,0
Poças « b »	32,2	1,1	30,0	39,0
Poças « c »	32,2	1,1	30,0	39,0

Durante as 12h de chuva foram observados locais (fendas) repletos de água praticamente doce (salinidade = 5), indicando a capacidade dos animais em viver em uma amplitude de salinidade que pode ir de aproximadamente 5 a 39 (Tabela IV).

Tabela IV - Valores médios, desvios-padrão (DP) e amplitude total das salinidades de diferentes locais do costão rochoso de Itapoá durante 12 horas de um dia de chuva no verão (janeiro/04). As poças de maré foram medidas em três diferentes profundidades: « a » superfície; « b » meio e « c » fundo. Cada local possuiu 6 réplicas em cada horário.

	Média	DP	Mínimo	Máximo
Água do mar	32,2	0,4	32,0	33,0
Fendas	29,5	6,6	5,0	32,0
Poças « a »	28,4	7,2	8,0	32,0
Poças « b »	30,1	4,5	12,0	32,0
Poças « c »	30,8	3,3	18,0	32,0

Tolerância à dessecação

Durante os experimentos de dessecação realizados no verão, com sol, a temperatura média obtida foi de 31°C, e nenhum exemplar do predador *Stramonita haemastoma* sobreviveu (0%), o que indica a intolerância do predador à exposição ao ar em dias quentes. Contudo, suas presas *Collisella subrugosa*, *Brachidontes solisianus* e *Chthamalus bisinuatus* sobreviveram ao teste (45%, 53% e 100%, respectivamente). Em dias de inverno com sol, a temperatura média de 27°C não causou danos aos animais, sendo que tanto o predador, quanto suas presas, toleraram esta condição. Todas as espécies testadas foram tolerantes à exposição ao ar em dias sem sol em ambas as estações, sugerindo ser a exposição ao sol a condição menos tolerante pelos organismos, principalmente por *S. haemastoma* (Tabela V).

Tabela V - Porcentagem de sobrevivência dos indivíduos das espécies expostas à dessecação em dias com e sem sol no verão (V) e no inverno (I). Temperatura (°C) indicada: média dos experimentos. n = 20.

	Com sol		Sem sol	
	V (31°C)	I (27°C)	V (29°C)	I (23°C)
<i>Stramonita haemastoma</i>	0	100	100	100
<i>Collisella subrugosa</i>	45	100	90	100
<i>Brachidontes solisianus</i>	53	100	100	100
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	100	100	100	100

Tolerância ao aumento da temperatura da água

Quando testado o aumento da temperatura da água, *S. haemastoma* mostrou-se novamente a espécie mais intolerante, havendo uma mortalidade total a partir de 43°C em comparação com suas presas, que sobreviveram a uma temperatura de 49°C (Tabela VI). Os resultados obtidos entre as estações foram muito semelhantes, não indicando importância da temperatura inicial dos experimentos (28°C no verão e 18°C no inverno).

Tabela VI - Porcentagem de sobrevivência dos indivíduos das espécies expostas ao aumento de temperatura da água (T = temperatura máxima) no verão (V) e no inverno (I). n = 20.

	T (°C)	V	I
<i>Stramonita haemastoma</i>	43	0	0
<i>Collisella subrugosa</i>	49	100	100
<i>Brachidontes solisianus</i>	49	90	80
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	49	100	100

Tolerância à água doce e à água do mar hiper salina

Nos experimentos de tolerância às salinidades 0, 35 e 45 no verão e no inverno, não foi observada diferença entre a porcentagem de sobrevivência do predador *S. haemastoma* e de suas presas *B. solisianus* e *C. bisinuatus*. Para *C. subrugosa*, porém, observou-se uma menor tolerância dos exemplares que haviam sido deslocados do substrato (1º teste: não fixo) em relação aos que permaneceram aderidos ao aquário (2º teste: fixo), o que indicou que se fixos às rochas, estes animais conseguem manter um microhabitat interno adequado a sua sobrevivência. A estação do ano não influenciou na sobrevivência das espécies, com exceção de *C. subrugosa* (1º teste), que foi menos tolerante no verão, indicando que a temperatura mais alta da água, aliada à baixa salinidade, pode comprometer a sobrevivência desta espécie se ela não estiver bem aderida ao substrato (Tabela VII).

Tabela VII - Porcentagem de sobrevivência dos indivíduos das espécies expostas às salinidades de 0, 35 e 45, no verão (V) e no inverno (I). n = 20.

	V		I		V		I	
	0		35		45			
<i>Stramonita haemastoma</i>	100	100	100	100	100	95		
<i>Collisella subrugosa</i> (não fixo)	70	95	100	100	0	100		
<i>Collisella subrugosa</i> (fixo)	100	100	100	100	100	100		
<i>Brachidontes solisianus</i>	100	100	100	100	100	100		
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	100	100	100	100	95	100		

A porcentagem de sobrevivência indica se o animal é ou não tolerante à condição a que foi exposto. Em ambiente natural, mesmo sobrevivendo, ele deve ser capaz de retornar rapidamente às suas atividades normais, o que indicaria baixa

vulnerabilidade e alta capacidade de sobreviver na zona entremarés. Não houve diferença na porcentagem de indivíduos que se recuperaram nos 30 primeiros minutos no verão e no inverno, em todas as salinidades, para as espécies *S. haemastoma*, *C. subrugosa* (2º teste: fixo) e *B. solisianus*. *Chthamalus bisinuatus* foi também tolerante à maioria das situações, porém com uma lenta recuperação no verão em salinidade 45 (Tab. VIII). Mesmo havendo 70% de sobrevivência (Tabela VI) nos experimentos em que *C. subrugosa* não estava aderida ao aquário, na condição de salinidade zero (verão), somente 15% dos exemplares conseguiram se manter aderidos nos primeiros 30 minutos de recuperação, indicando baixa tolerância (Tabela VII).

Tabela VIII - Porcentagem de indivíduos que se recuperaram durante os 30 primeiros minutos de observação (recuperação curta) após serem expostos às salinidades de 0, 35 e 45, no verão e no inverno. n = 20.

	V	I	V	I	V	I
	0		35		45	
<i>Stramonita haemastoma</i>	100	100	100	100	100	100
<i>Collisella subrugosa</i> (não fixo)	15	85	100	100	0	100
<i>Collisella subrugosa</i> (fixo)	100	100	100	100	100	100
<i>Brachidontes solisianus</i>	95	100	100	100	100	100
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	95	100	100	100	15	100

Concentrações da hemolinfa diante da variação na salinidade

A salinidade não foi um fator abiótico limitante para o predador *S. haemastoma*, que assegurou a homeostasia osmótica do seu líquido extracelular provavelmente devido ao fechamento do opérculo. O mesmo ocorreu com *B. solisianus* pelo processo de fechamento das valvas. *Collisella subrugosa* foi a espécie menos tolerante e com menor capacidade de se manter em homeostasia diante da ampla variação de salinidade imposta, principalmente em água doce. Durante o verão, sua osmolalidade praticamente se igualou à da água em ambos os experimentos (Fig. 1). Com exceção de *B. solisianus* no verão e de *S. haemastoma* no inverno, que apresentaram valores mais baixos na

salinidade 45 do que na 35, as espécies apresentaram um aumento da osmolalidade da hemolinfa com o aumento da salinidade (Fig. 1).

Foi registrado para *S. haemastoma* uma tendência conformadora em relação à água. Entretanto, o valor estimado da osmolalidade para esta espécie ficou excluído da variação do intervalo de confiança obtido para a osmolalidade da hemolinfa do animal. Houve uma diferença significativa em todas as situações, com exceção do controle (35), no inverno (Fig. 1). Quando imerso em salinidade zero, situação mais dramática entre as testadas, os valores de osmolalidade obtidos para este animal foram bem acima do valor da água (verão: 745,5 e inverno: 705,2mOsm/kgH₂O), indicando uma capacidade de manter uma condição interna adequada, pelo menos por um curto período de tempo (3h) (Fig. 1).

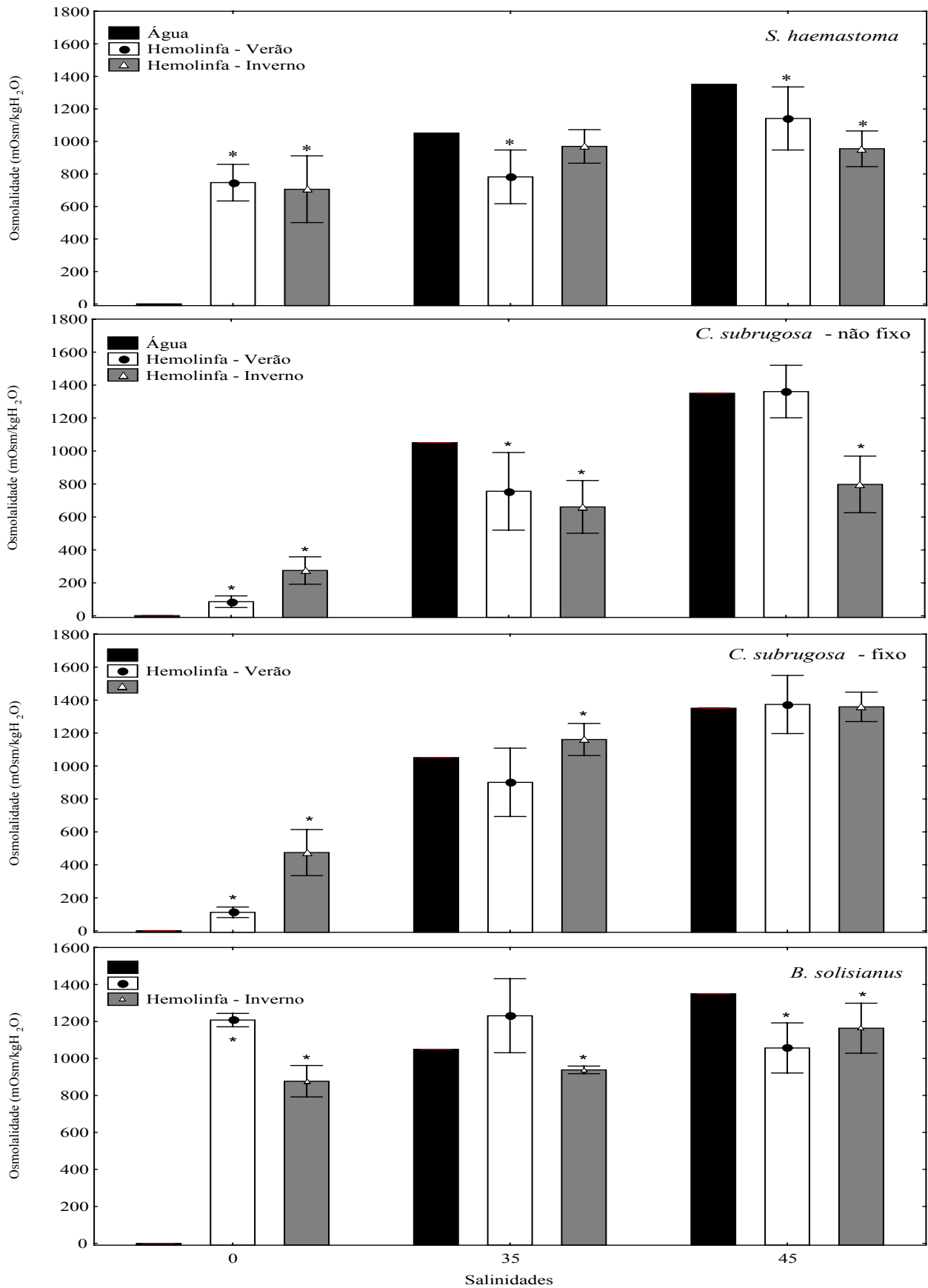


Figura 1 - Osmolalidade (mOsm/kgH₂O) média (± IC 95%) da água e da hemolinfa das espécies exposta às salinidades de 0, 35 e 45 no verão e no inverno. Valores da água estimados por Prosser (1973). *valores de IC da média da hemolinfa não incluem o valor da água.

Em todos os testes realizados, o valor estimado de concentração de cloreto da água não esteve incluído no intervalo de confiança de 95% da média calculada para as espécies, indicando diferença (Fig. 2). A concentração de cloreto de *S. haemastoma* e de *B. solisianus* seguiu o mesmo padrão descrito para a osmolalidade (Fig. 2). Na salinidade zero, *B. solisianus* manteve a concentração de cloreto de sua hemolinfa acima da concentração da água, sendo mais altos até mesmo do que quando imerso em água com salinidade 45, o que indica capacidade de evitar contato com o meio circundante. *C. subrugosa* mostrou novamente uma menor capacidade de controle das suas concentrações internas, principalmente na salinidade zero, quando apresentou valores muito baixos de cloreto em ambos os experimentos (Fig. 2). O teste no qual o animal foi imediatamente colocado em contato com a água sem estar previamente fixo aos aquários causou os efeitos mais drásticos de todos os experimentos de salinidade.

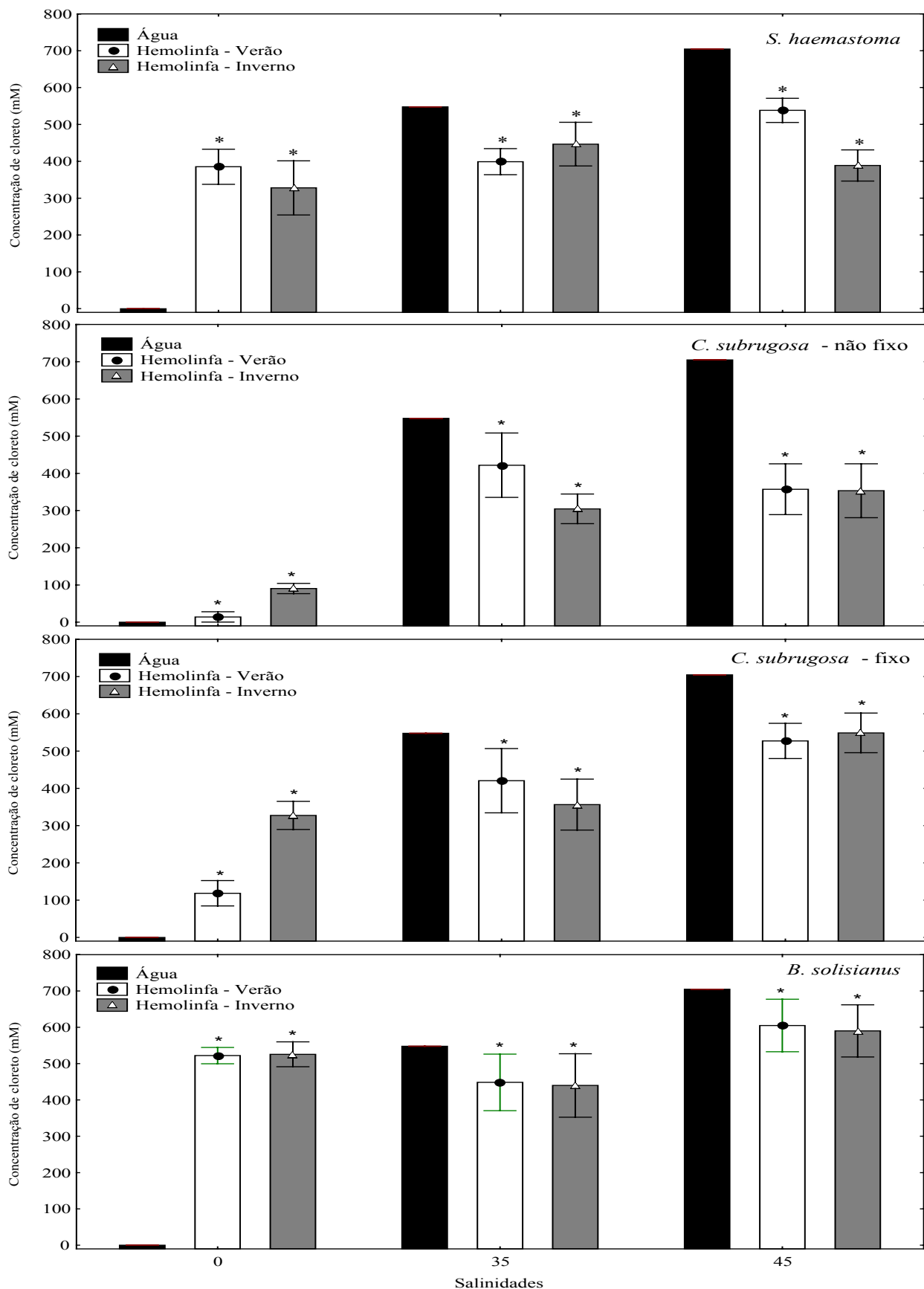


Figura 2 - Concentração média (\pm IC 95%) de cloreto (mM) na água e na hemolinfa das espécies expostas às salinidades de 0, 35 e 45 no verão e no inverno. Valores da água estimados por Prosser (1973). *valores de IC da média da hemolinfa não incluem o valor da água.

Brachidontes solisianus foi a única espécie que manteve a osmolalidade da hemolinfa semelhante nas 3 condições de salinidade, mostrando grande capacidade de regular a concentração de íons independente da variação de salinidade da água (Tabela XIX), o que ocorreu possivelmente pelo fechamento das valvas. As outras espécies foram mais osmoconformadoras, com a tendência de aumentar a concentração interna com o aumento de salinidade da água. Todas as espécies, entretanto, mantiveram um gradiente na condição de salinidade zero, o que garantiu sua sobrevivência. Uma vez que a temperatura foi um fator limitante para *S. haemastoma*, poder-se-ia esperar que ela influenciasse na regulação osmótica do animal. De fato, não foi observada influência direta da estação na capacidade de osmorregular deste animal, mas houve interação entre os dois fatores (Tabela XIX). Para as outras espécies, a regulação osmótica variou nas diferentes estações, indicando a influência da temperatura da água na osmorregulação dos animais (Tabela XIX).

A comparação entre as salinidades indicou um comportamento osmorregulador somente para *B. solisianus*, que manteve um gradiente osmótico nas três salinidades no verão pela capacidade de fechar totalmente suas valvas. Os valores de osmolalidade da hemolinfa das outras espécies foram diferentes entre as salinidades 0 e 45 em todas as condições, indicando um padrão osmoconformador (Tabela XIX).

Tabela XIX - Comparação da influência das salinidades 0, 35 e 45 na osmolalidade das espécies no verão e no inverno por meio do teste estatístico ANOVA 2 fatores. GL: graus de liberdade; SQ: soma de quadrados. V: verão e I: Inverno. Teste *a posteriori* de Tukey entre as salinidades 0, 35 e 45. * $p < 0,05$.

<i>Stramonita haemastoma</i>	GL	SQ	F	Tukey
Salinidades (0, 35, 45)	2	650540,00	14,44*	V: (0 = 35) \neq 45*
Estações (verão e inverno)	1	1508,03	0,07	I: 0* \neq (35 = 45)
Estações x Salinidades	2	212630,00	4,95*	
<i>Collisella subrugosa</i> (não fixo)	GL	SQ	F	
Salinidades (0, 35, 45)	2	4895200,0	112,33*	V: 0* \neq (35* \neq 45)*
Estações (verão e inverno)	1	218870,0	10,04*	I: 0* \neq (35 = 45)
Estações x Salinidades	2	866750,0	19,89*	
<i>Collisella subrugosa</i> (fixo)	GL	SQ	F	
Salinidades (0, 35, 45)	2	7232700,0	212,83*	V: 0* \neq (35* \neq 45)*
Estações (verão e inverno)	1	370270,0	21,79*	I: 0* \neq (35* \neq 45)*
Estações x Salinidades	2	228260,0	6,72*	
<i>Brachidontes solisianus</i>	GL	SQ	F	
Salinidades (0, 35, 45)	2	28152,67	1,09	V: 0 = (35 = 45)
Estações (verão e inverno)	1	267290,0	20,62*	I: (0 = 35) \neq 45*
Estações x Salinidades	2	352410,0	13,59*	

DISCUSSÃO

Para persistirem em um determinado hábitat, os organismos devem possuir respostas comportamentais ou metabólicas adequadas às mudanças físicas ambientais (Buckley et al., 2001). Isso é particularmente importante para espécies sésseis e em ambientes de transição, como é o caso dos costões rochosos de zonas entremarés. Nestes locais a variação diária da maré proporciona condições limitantes para a sobrevivência das espécies, o que implica diretamente em suas capacidades adaptativas, o que, por consequência, atinge a interação destas com outros organismos. Espécies habitantes de zonas entremarés são diariamente expostas ao ar e devem evitar ou tolerar esta condição, raramente encontrada no sublitoral.

Além da dessecação (Colman, 1933; Underwood, 1978), devem suportar as variações temporais e espaciais de salinidade, temperatura, oxigênio dissolvido, ação das ondas, invasão de areia e irradiação solar (Stephenson e Stephenson, 1949; Raffaelli e Hughes, 1978; Helmuth, 1998; Zardi et al., 2005, 2006). A capacidade de sobreviver a

fatores abióticos impostos pelo meio modula as relações bióticas e contribui para formar o complexo padrão de ocupação existente nos costões rochosos. A distribuição de muitos destes organismos ocorre de acordo com gradientes de tolerância a diversos tipos de estresse, de modo que numerosas características morfológicas e fisiológicas têm sido correlacionadas com parâmetros físicos, dentre eles a exposição às ondas (Etter, 1996; Trussell, 1997), o estresse térmico e a dessecação (Williams e Somero, 1996; Roberts et al., 1997; Clegg et al., 1998).

Além da ocupação dos costões rochosos seguir um determinado gradiente físico, as interações bióticas como a predação e a competição devem também ser consideradas. Estas interações modulam a capacidade adaptativa dos organismos e interferem na teia alimentar, uma vez que limitam o tamanho de populações e determinam os padrões de ocupação no costão (Robles e Desharnais, 2002). A presença de pelo menos um predador forte tende a limitar o tamanho da população de presas consideradas como boas competidoras por espaço, o que previne a exclusão competitiva e garante a coexistência de diferentes espécies no ambiente (Paine, 1966).

Nas regiões acima da franja do sublitoral dos costões rochosos, a tolerância do predador e de suas presas ao estresse decorrente da exposição ao ar nas marés baixas, à irradiação direta de raios solares e à precipitação direta de água doce sobre a biota em dias chuvosos foi testada neste trabalho, visando relacionar a tolerância fisiológica das espécies à ocupação no costão. A maior tolerância de presas cria refúgios espaciais que permitem que haja uma concentração de presas sésseis nas rochas, tais como bancos de mexilhões e agregados de cracas (Robles et al., 2001; Robles e Desharnais, 2002). Neste trabalho, contudo, não foram testados todos os fatores abióticos que podem influenciar esta ocupação, como por exemplo, o hidrodinamismo, o tipo, a cor e a inclinação do substrato, além de fatores bióticos como o recrutamento das espécies, a competição

entre predadores, a cooperação, e a própria densidade de presas e predadores. As respostas das espécies a estas variações podem ainda ser influenciadas pela estação do ano, garantindo à temperatura da água um papel mediador da ocupação em costões rochosos (Hayworth e Quinn, 1990).

A menor tolerância do predador em relação às presas constitui um paradigma que explica como a predação poderia manter a estrutura da comunidade na presença de refúgios espaciais para as presas. No caso de costões rochosos, os refúgios seriam criados pela diferença de tolerância fisiológica em relação ao predador (revisão: Robles e Desharnais, 2002), que possui um limite menor de capacidade regulatória e de resistência do que suas presas, já que invertebrados marinhos tendem a não possuir alta capacidade de regulação osmótica.

Em ambientes intermareais, o parâmetro abiótico considerado como um dos mais limitantes para os organismos, principalmente na fase juvenil, é a exposição ao ar (dessecação) nas regiões mais superiores do costão (Davies, 1969; Underwood, 1979; Gosselin e Chia, 1995). Nas áreas mais inferiores e, portanto, menos limitantes fisiologicamente, a ocupação do substrato passa a ser determinado em função de fatores bióticos, sendo a predação um dos mais importantes (Paine, 1966; Underwood, 1979; Kneib, 1987; Gosselin e Chia, 1995). A dessecação fica ainda mais restritiva quando aliada à alta temperatura do ar e à incidência direta de raios solares, limitando a ocupação das zonas superiores das rochas a espécies adaptativamente mais resistentes. Gastrópodos de zonas entremarés vivenciam diariamente o estresse fisiológico durante a exposição às altas temperaturas do ar, o que pode comprometer sua atividade forrageadora, mesmo durante a maré alta seguinte (Menge, 1978; Garrity e Levings, 1981; Dahlhof et al., 2001). *Stramonita haemastoma* apresentou uma baixa tolerância ao fator temperatura, tanto quando relacionado ao aumento de temperatura da água

(situação mais atenuante), como quando exposta ao ar (condição mais agravante). Todas as presas testadas foram mais tolerantes à exposição ao ar do que *S. haemastoma*, corroborando a hipótese de refúgio das presas predita pelo paradigma de predação para esta condição. As regiões mais superiores ficariam assim inacessíveis ao predador durante as marés baixas, principalmente no verão. Observações em campo indicaram que os espécimes de *S. haemastoma* são normalmente encontrados na região mediana do costão, sobre os bancos de *B. solisianus*, porém foram raramente vistos na região superior, sendo esta última ocupada por *B. solisianus*, *C. bisinuatus* e pelos gastrópodos herbívoros *Littorina flava* e *Littorina ziczac*.

Além da temperatura da água e do ar, a temperatura das rochas constitui um fator relevante no assentamento e na ocupação de costões (Gosselin e Chia, 1995; Przeslawski e Benkendorff, 2005). A temperatura mais quente registrada em uma rocha colonizada por juvenis e adultos de *Nucella emarginata* no Canadá foi de 28,5°C (Gosselin e Chia, 1995). No costão de Itapoá, a temperatura máxima registrada na superfície das rochas que continham as 4 espécies testadas neste trabalho foi de 30°C, não constituindo um fator limitante para a ocupação destas. Contudo, em laboratório, todos os exemplares de *S. haemastoma* morreram quando expostos por 6h ao sol, em uma temperatura média de 31°C. Neste trabalho, foram testados somente indivíduos adultos de *S. haemastoma*, sendo necessária a realização de testes com juvenis para determinar a existência de um refúgio de tamanho para o próprio predador, que, ao atingir determinada fase de vida, é capaz de habitar áreas não ocupadas pelos juvenis. Estes são comumente observados em grandes agregados na região inferior do costão de Itapoá, estratégia comportamental utilizada para evitar a dessecação (Ansell, 2001).

S. haemastoma sobreviveu em água com temperatura até 42°C, independente da estação do ano. Contudo, mesmo sendo menos tolerante do que suas presas, a

capacidade de *S. haemastoma* de suportar tal condição permite que ela habite poças de maré e fendas durante a baixamar, uma vez que o maior registro de temperatura obtido em campo neste microhábitat foi de 36°C. É conhecido o fato de que a temperatura letal para os organismos intermareais é freqüentemente mais alta do que as vivenciadas em ambiente natural até mesmo nos dias mais quentes (Hayworth e Quinn, 1990).

A síntese de HSP (proteínas de choque térmico) tem sido relatada entre as estratégias fisiológicas para manter um microhábitat interno adequado à sobrevivência de animais sésseis expostos durante a maré baixa (Clegg et al., 1998). A expressão dos genes destas proteínas parece ser um componente crítico da estratégia de adaptação usada por animais ectotérmicos para se aclimatizarem às variações de temperatura corpórea (Hofmann e Somero, 1995; Roberts et al., 1997; Hofmann, 1999), lembrando, entretanto, que tal produção pode incorrer em um substancial gasto energético com um alto custo fisiológico (Hofmann 1999). A síntese de HSP por moluscos em resposta a situações de estresse tem sido vastamente documentada, principalmente em mexilhões e ostras (Sanders, 1988; Hofmann e Somero, 1995; Roberts et al., 1997; Clegg et al., 1998; Minier et al., 2000) e mesmo não tendo sido dosada neste trabalho, pode-se inferir que a sobrevivência de todas as espécies a altas temperaturas ocorreu provavelmente pela síntese deste tipo de proteínas. A possível diferença da expressão desta proteína em diferentes níveis de temperatura nos organismos estudados neste trabalho constitui uma hipótese que deve ser testada para a compreensão das limitações fisiológicas de cada um deles em relação à ocupação no costão.

Além da exposição à dessecação e a altas temperaturas da água, outro fator considerado como limitante para organismos marinhos é a salinidade baixa decorrente da entrada de água doce (chuva) em poças de maré e em fendas nas rochas (Witman e Grange, 1998). A salinidade alta pode também ser considerada um fator de estresse em

zonas entremarés, porém a variação em relação à água do mar é bem menor em comparação à entrada direta de água doce nas rochas. Em Itapoá, foi observada uma variação de salinidade de 5 a 39 em locais habitados pelas 4 espécies estudadas. A salinidade baixa pode agir como uma barreira dinâmica para a predação por regular a abundância do predador em regiões hipo salinas, estabilizando a interação predador-presa e mantendo a diversidade na região (Witman, 1985). A salinidade não pareceu ser uma condição limitante para *S. haemastoma*, já que não houve registro de mortalidade em água doce ou em água hiper salina, o que permite sua permanência no costão durante a chuva, ou em regiões que sofreram evaporação intensa durante uma maré baixa de um dia de sol. A condição eurihalina de *S. haemastoma* foi também observada na Louisiana (EUA), onde esta espécie sobreviveu em água com salinidade 5 por um mês, porém com sua capacidade predatória reduzida (Garton e Stickle, 1980).

A salinidade não está relacionada à capacidade de *S. haemastoma* em ocupar o costão e nem à de *B. solisianus* e de *C. bisinuatus* em habitar locais inacessíveis ao predador. *Collisella subrugosa*, por sua vez, apresentou uma menor tolerância à variação de salinidade, podendo ser este um fator limitante para a ocupação das rochas por esse animal. Apesar de não afetar significativamente a sobrevivência dos animais, a variação de salinidade provocou diferentes comportamentos fisiológicos, sendo que a capacidade reguladora de *B. solisianus* e a osmoconformação apresentadas por *S. haemastoma* e *C. subrugosa* podem ainda ser relacionadas com o paradigma de predação. Em longo prazo, a constante variação interna na osmolalidade pode ser prejudicial, devendo animais móveis como *S. haemastoma* e *C. subrugosa* evitar estas situações. *Collisella subrugosa*, além de ser presa em potencial de *S. haemastoma*, ocupa também o papel de predador raspador no costão, cuja atividade alimentar pode regular ou influenciar o tamanho da população de juvenis de invertebrados sésseis e de

esporos de algas. *Collisella subrugosa* pode ser tão tolerante quanto suas presas (não testadas neste trabalho) à temperatura da água e à exposição ao ar, porém menos tolerante à variação de salinidade por um período prolongado. Esta incapacidade pode restringir seu movimento e limitar a ocupação de determinados habitats como, por exemplo, fendas de rochas durante a chuva ou sol intenso na maré baixa. A região mais superior do costão permanece constantemente exposta por mais de 3h em marés baixas, constituindo um refúgio espacial para as presas mais tolerantes fisiologicamente do que *C. subrugosa*.

Deve-se considerar ainda as diferenças do substrato de adesão em laboratório (aquário) e em ambiente natural (rocha), onde *C. subrugosa* está evolutivamente adaptada à adesão, fixando seu pé em pequenas depressões (conhecidas por *home scars*) e mantendo seu tecido sem nenhum contato com a água circundante durante períodos de chuva, ou maré baixa, por exemplo (Davies, 1969; Nybakken, 2001). A retirada da hemolinfa deste animal diretamente em campo em diversas condições pode fornecer resultados mais precisos sobre sua tolerância à variação de salinidade e regulação osmótica.

A maioria dos invertebrados marinhos possui uma concentração osmótica em seus fluidos corporais semelhante à da água do mar e que se modifica acompanhando a variação ambiental quando diretamente expostos a alterações de salinidade. São considerados, como regra geral, isosmóticos e osmoconformadores (Schmidt-Nielsen, 2002). Frequentemente, espécies de regiões intermareais possuem estruturas morfológicas como conchas, opérculos e carapaças, que os ajudam a se isolar do meio quando a salinidade se altera drasticamente. A menor tolerância de *C. subrugosa* à variação de salinidade pode ser explicada pela ausência de uma estrutura que isole o meio interno da água circundante, função assumida pelo fechamento do opérculo em *S.*

haemastoma e das valvas em *B. solisianus*. *Mytilus edulis*, por exemplo, é capaz de se manter fechado por até 96h (Gilles, 1972). Mexilhões podem permanecer inativos por vários dias, porém seu fluido interno torna-se isotônico com o meio externo com o passar do tempo (Wilson, 1968), condição não observada durante o curto período do experimento.

A situação mais limitante para as espécies foi a salinidade zero, na qual houve uma redução nos valores da hemolinfa em relação aos controles (35) para as espécies *S. haemastoma* (no inverno) e *C. subrugosa*, mesmo mantendo-se diferentes do meio externo (água doce). Em um estudo realizado com *S. haemastoma* nos EUA, foi relatada uma relação direta entre a osmolalidade da hemolinfa e a da água circundante. De forma interessante, constatou-se que a maior parte da flutuação de osmolalidade da hemolinfa foi devida ao movimento de soluto e não de água (Stickle e Howey, 1975). Dentre os gastrópodos, os mexilhões são normalmente tolerantes à variação de salinidade em diversos ambientes (Wilson, 1968; Berger e Kharazova, 1997) pela resposta comportamental de se fechar, como observado para *B. solisianus*. Devido à exposição ao meio de parte do corpo, os gastrópodos prosobrânquios são considerados como osmoconformadores (Tarr, 1977), como observado para *C. subrugosa*, que apresentou valores da osmolalidade da hemolinfa aumentados, acompanhando o aumento da salinidade da água.

Geralmente, espera-se que a concentração de cloreto constitua aproximadamente metade da quantidade de íons/osmólitos inorgânicos que compõem a osmolalidade hemolinfática, o que resulta em uma razão entre estas variáveis que se aproxima de 2 (Prosser, 1973). *Stramonita haemastoma* e *B. solisianus* apresentaram uma concentração de cloreto coerente com o esperado para invertebrados marinhos (i.e, razão osmolalidade/cloreto próxima de 2) em todas as condições de exposição no verão

e inverno, com exceção de *B. solisianus* nos aquários-controle (salinidade 35) no verão (Tab. VI). *Collisella subrugosa*, contudo, apresentou concentrações acima do esperado na salinidade zero, principalmente nos experimentos nos quais os indivíduos não estavam fixos à parede do aquário, gerando razões osmolalidade/cloreto bem acima de 2, o que indica que o íon regulado não foi o cloreto (Tabela X). Este íon foi também dosado para *Collisella digitalis* na Califórnia, onde osmorregulou em salinidades que variaram de 17 a 50, porém com uma baixa tendência em regular cloreto (Tarr, 1977). O fato de 70% e 95% de exemplares de *C. subrugosa* terem sobrevivido a esta condição no verão e no inverno (respectivamente) indica uma possível regulação de algum outro íon não dosado neste trabalho, ou até mesmo a utilização de osmólitos orgânicos para a manutenção da osmolalidade interna necessária para a sobrevivência do animal. Esta tendência maior para osmoconformação foi também relatada para *Acmaea limatula* em experimentos com variações de salinidade nos quais nenhum exemplar testado sobreviveu a uma salinidade de 8,75 após 24h de exposição (Segal e Dehnel, 1962). Após 6h imersos nesta água eles apresentaram-se inchados pela entrada de água, fato também observado para *C. subrugosa* na salinidade zero.

Tabela X - Razão entre a osmolalidade média e a concentração média de cloreto da água e da hemolinfa das espécies nas salinidades de 0, 35 e 45, no verão (V) e no inverno (I). Valores extremos em negrito

	V	I	V	I	V	I
	0		35		45	
Água	0		1,9		1,9	
<i>Stramonita haemastoma</i>	1,9	2,2	2,0	2,2	2,1	2,4
<i>Collisella subrugosa</i> (não fixo)	6,0	3,0	1,8	2,2	3,8	2,2
<i>Collisella subrugosa</i> (fixo)	0,9	1,4	2,1	3,2	2,6	2,5
<i>Brachidontes solisianus</i>	2,3	1,7	2,8	2,1	1,8	2,0

Além dos refúgios espaciais, refúgios temporais podem também limitar a atividade do predador, como é o caso da variação da salinidade ao longo do tempo. Os refúgios temporais, contudo, parecem ter pouca importância na ocupação do espaço para gastrópodos. Outros predadores como, por exemplo, as estrelas do mar são mais

vulneráveis a esta condição (Stickle e Diehl 1987; Vidolin et al. 2002), como observado para *Asterina stellifera*, que apresentou 100% de mortalidade em água doce (capítulo 1).

O modelo ecológico de estresse ambiental que suporta o paradigma de predação em costões rochosos postula que o estresse de diferentes espécies às condições abióticas afeta a interação das espécies ao longo do gradiente ambiental (Menge e Olson, 1990). Assim, predadores forrageadores, por exemplo, são mais suscetíveis ao estresse abiótico do que suas presas sésseis. Quando o predador e/ou suas presas exercem um forte efeito (direto ou indireto) na estrutura da comunidade, o estresse causado pelos fatores abióticos pode ter um papel desproporcionalmente grande em alterar a estrutura da comunidade (Menge 1976; Dahlhoff et al., 2001). Os resultados deste trabalho sugerem que o estresse fisiológico está intimamente relacionado à capacidade predatória de *S. haemastoma* sob uma gama de condições ambientais no costão de Itapoá. Este predador provavelmente possui sua atividade forrageadora limitada pela dessecação na região mediana e superior do costão durante as marés baixas do verão e deve também reduzir sua atividade em situações de grande variação de salinidade, o que altera o impacto deste predador na abundância das presas. Estas, por sua vez, sendo mais tolerantes do que seu predador principalmente em relação a aumento de temperatura, habitam determinadas áreas que constituem refúgios da predação. Contudo, são ainda controladas pela atividade predatória nas marés altas, o que impede o aumento excessivo de uma ou mais espécies com alta capacidade de competição por espaço, como é o caso de *B. solisianus*, que tende a aumentar sua população na ausência de *S. haemastoma* (capítulo 2). Outros estudos indicaram a mesma relação diferencial de tolerância a fatores abióticos por predadores, dentre eles estrelas do mar, gastrópodos carnívoros, caranguejos e siris (Dahlhoff et al., 2001, revisão: Robles e Desharnais, 2002), sendo incluídas outras variáveis abióticas como o hidrodinamismo e

características físicas do substrato, variáveis que ainda devem ser testadas para *S. haemastoma*. Além disso, a realização de testes diretamente em ambiente natural representaria um avanço no estudo da importância da tolerância fisiológica na relação de predadores e presas e na sua ocupação diferenciada em costões rochosos de zonas entremarés.

REFERÊNCIAS

- Ansell, A. D., 2001. Dynamics of aggregations of a gastropod predator/scavenger on a new zealand harbour beach. *Journal of Molluscan Studies* 67: 329-341.
- Berger, V. J. & A. D. Kharazova, 1997. Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs. *Hydrobiologia* 355: 115-126.
- Buckley, B. A., M. E. Owen & G. E. Hofmann, 2001. Adjusting the thermostat: the threshold induction temperature for the heat-shock response in intertidal mussels (genus *Mytilus*) changes as a function of thermal history. *The Journal of Experimental Biology* 204: 3571-3579.
- Butler, P. A., 1985. Synoptic review of the literature on the southern oyster drill *Thais haemastoma floridana*. NOAA Tech Rep NMFS 35: 1-9.
- Clegg, J. S., K. R. Uhlinger, S. A. Jackson, G. N. Cherr, E. Rifkin & C. S. Friedman, 1998. Induced thermotolerance and the heat shock protein - 70 family in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 7: 21-30.
- Colman, J., 1933. The nature of intertidal zonation in plants and animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 18: 435-476.
- Connell, J., 1961a. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.
- Connell, J. H., 1961b. Effects of competition and predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31: 61-104.
- Connell, J. H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 169-192.
- Dahlhoff, E. P., B. A. Buckley & B. A. Menge, 2001. Physiology of the rocky intertidal Predator *Nucella ostrina* along an environmental stress gradient. *Ecology* 82: 2816-2829.
- Davies, S. P., 1969. Physiological ecology of *Patella*. III. Desiccation effects. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 49: 291-304.
- Dayton, P. K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41:351-389.
- Etter, R. J., 1996. The effect of wave action, prey type, and foraging time on growth of the predatory snail *Nucella lapillus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196: 341-356.
- Garton, D. & W. B. Stickle, 1980. Effects of salinity and temperature on the predation rate of *Thais haemastoma* on *Crassostrea virginica* spat. *Biological Bulletin* 158: 49-57.

- Garrity, S. D. & S. C. Levings, 1981. A Predator-Prey Interaction between Two Physically and Biologically Constrained Tropical Rocky Shore Gastropods: Direct, Indirect and Community Effects. *Ecological Monographs* 51: 267-286.
- Gause, G. F., 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland, USA.
- Gilles, R., 1972. Osmoregulation in three molluscs: *Acanthochitona discreoans* (Brown), *Glycymeris glycymeris* (L.) and *Mytilus edulis* The *Biological Bulletin* 142: 25-35.
- Gosselin, L. A. & F. S. Chia, 1995. Characterizing temperate rocky shores from the perspective of an early juvenile snail: The main threats to survival of newly hatched *Nucella emarginata*. *Marine Biology* 122: 625-635.
- Hayworth, A. M. & J. F. Quinn, 1990. Temperature of limpets in the rocky intertidal zone: effects of caging and substratum. *Limnology and Oceanography* 35: 967-970.
- Helmuth, B. S. T., 1998. Intertidal mussel microclimates: Predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs* 68: 51-74.
- Hofmann, G. E. & G. N. Somero, 1995. Evidence for protein damage at environmental temperatures: seasonal changes in levels of ubiquitin conjugates and hsp70 in the intertidal mussel *Mytilus trossulus*. *Journal of Experimental Biology* 198: 1509-1518.
- Hofmann, G. E., 1999. Ecologically relevant variation in induction and function of heat shock proteins in marine organisms. *American Zoologist* 39: 889-900.
- Kneib, R. T., 1987. Predation risk and use of intertidal habitats by young fishes and shrimp. *Ecology* 68: 379-386.
- Landenberger, D. E., 1968. Studies on Selective Feeding in the Pacific Starfish *Pisaster* in Southern California. *Ecology* 49: 1062-1075
- Menge, B. A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46: 355-393.
- Menge, B. A., 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community: effect of algal canopy, wave action, and desiccation on a predator feeding rates. *Oecologia* 34: 17-35.
- Menge, B. A., & A. M. Olson, 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 52-57.
- Minier, C., V. Borghi, M. N. Moore & C. Porte, 2000. Seasonal variation of MXR and stress proteins in the common mussel, *Mytilus galloprovincialis*. *Aquatic toxicology* 50: 167-176.
- Navarrete, S. A. & B.A. Menge. 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs* 66: 409-429.
- Nybakken, J. W., 2001. *Marine Biology: an Ecological Approach*. Benjamin Cummings, San Francisco, Boston, 516p.
- Paine, R. T., 1966 Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- Paine, R. T., 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.
- Paine, R. T., 1976. Size limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus-Pisaster* interaction. *Ecology* 57: 858-873.

- Paine, R. T., J. C. Castillo & J. Cancino, 1985. Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State. *American Naturalist* 125: 679-691.
- Prosser, C.L., 1973. *Comparative animal Physiology*. 3 ed. W.B. Philadelphia: Saunders Co. 966p.
- Przeslawski, R. & K. Benkendorff, 2005. The role of surface fouling in the development of encapsulated gastropod embryos. *Journal of Molluscan Studies* 71: 75-83
- Raffaelli, D. G. & R. N. Hughes, 1978. The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. *Journal of Animal Ecology* 47: 71-83.
- Rilov, G., Y. Benayahu & A. Gasith, 2001. Low abundance and skewed population structure of the whelk *Stramonita haemastoma* along the Israeli Mediterranean coast. *Marine Ecology Progress Series* 218: 189-202.
- Roberts, D. A., G. E. Hofmann & G. N. Somero, 1997. Heat-shock protein expression in *Mytilus californianus*: Acclimatization (seasonal and tidal height comparisons) and acclimation effects. *Biological Bulletin* 192: 309-320.
- Robles, C. D., 1997. Varying recruitment in constant species assemblages: implications for predation theory of intertidal communities. *Ecology* 78: 1400-1414.
- Robles, C. D., M. A. Alvarado & R. A. Desharnais, 2001. The shifting balance of littoral predator-prey interaction in regimes of hydrodynamic stress. *Oecologia* 128: 142-152.
- Robles, C. & R. Desharnais, 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. *Ecology* 83: 1521-1536.
- Sanders, B. M., 1988. The role of the stress proteins response in physiological adaptation of marine molluscs. *Marine environmental research* 24: 207-210.
- Segal, E. & P. A. Dehnel, 1962. Osmotic behavior in an intertidal limpet, *Acmaea limatula*. *Biological Bulletin* 122: 417-430.
- Shmidt-Nielsen, K., 2002. *Fisiologia Animal: Adaptação e meio ambiente*. 5.ed. Editora Santos, São Paulo, SP. 611p.
- Stephenson, T. A. & A. Stephenson, 1949. The universal features of zonation between tidal markers on rocky coasts. *Journal of Ecology* 37: 289-305.
- Stickle, W. B. & T. W. Howey, 1975. Effects of tidal fluctuation of salinity on hemolymph composition of the southern oyster drill *Thais haemastoma*. *Marine Biology* 33: 309-322.
- Stickle, W. B. & W. J. Diehl, 1987. Effects of salinity on echinoderms, p. 235-285. *In*: Jangoux M. & J.M. Lawrence (Eds). *Echinoderm Studies II*. A. A. Balkema, Rotterdam, 235-285p.
- Taylor, R., 1984. *Predation*. Chapman and Hall, New York. New York, USA.
- Tarr, K. J., 1977. An analysis of water-content regulation in osmoconforming limpets (Mollusca: Patellacea). *Journal of Experimental Zoology* 201: 259-267.
- Trussell, G. C., 1997. Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. *Ecology* 78: 1033-1048.
- Trussell, C., P. J. Ewanchuk, & M. D. Bertness, 2002. Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters* 5: 241-245.
- Underwood, A. J., 1979. The ecology of intertidal gastropods. *Advances in Marine Biology*. 16: 111-210.
- Underwood, A. J., 1978. A refutation of critical tidal levels as determinants of the structure of intertidal communities on British shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 33: 261-276.

- Underwood, A. J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia* 46: 201-213.
- Van Son, T. C. & M. Thiel, 2006. Multiple predator effects in an intertidal food web. *Journal of Animal Ecology* 75: 25-32.
- Vidolin, D., I. A. S. Gouvêa & C. A. O. Freire, 2002. Osmotic stability of the coelomic fluids of a sea-cucumber (*Holothuria grisea*) and starfish (*Asterina stellifera*) (Echinodermata) exposed to the air during low tide. *Acta Biológica Paranaense* 31: 113-121.
- Watanabe, J. T. & Young, C. M., 2006. Feeding habits and phenotypic changes in proboscis length in the southern oyster drill, *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae), on Florida sabellariid worm reefs. *Marine Biology* 148: 1021-1029.
- Williams, E. E. & G. N. Somero, 1996. Seasonal, tidal cycle and microhabitat related variation in membrane order of phospholipid vesicles from gills of the intertidal mussel *Mytilus californianus*. *Journal of Experimental Biology* 199: 1587-1596.
- Wilson, B. R., 1968. Survival and reproduction of the mussel *Xenostrobus securis* (Lam.) (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in a Western Australian estuary. *Journal of Natural History* 2: 307-328.
- Witman, J. D., 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecological Monographs* 55: 421-445.
- Witman, J. D. & K. R. Grange, 1998. Links between rain, salinity, and predation in a rocky subtidal community. *Ecology* 79: 2429-2447.
- Zardi, G. I., K. R. Nicastro, F. Porri & C. D. McQuaid, 2005. Sand stress as a non-determinant of habitat segregation of indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels in South Africa. *Marine Biology* 148: 1031-1038.
- Zardi, G. I., K. R. Nicastro, C. D. McQuaid, M. Rius & F. Porri, 2006. Hydrodynamic stress and habitat partitioning between indigenous (*Perna perna*) and invasive (*Mytilus galloprovincialis*) mussels: constraints of an evolutionary strategy. *Marine Biology* 150: 79-88.