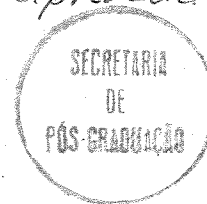


Este exemplar corresponde a redação final de Tese defendida pelo candidato Luiz Francisco Lembo Duarte e aprovada pela Comissão Julgadora.

Luiz F. Lembo Duarte



Luiz Francisco Lembo Duarte

Seleção de Presas e Distribuição do Gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) no Costão da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia-Itatins, Estado de São Paulo.

Tese apresentada à Universidade Estadual de Campinas como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ciências (Ecologia).

Orientador: Pierre C. G. Montouchet

Campinas

D85s

12640/BC

1990

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Eu não tenho filosofia: tenho sentidos...

Se falo na Natureza não é porque saiba o que ela é.

Mas porque a amo, e amo-a por isso,

porque quem ama nunca sabe o que ama

nem sabe porque ama, nem o que é amar...

(O guardador de rebanhos - Fernando Pessoa).

Dedico este trabalho à memória de meu querido mestre Pierre Montouchet, pelos seus ensinamentos, paciência e dedicação no início de minha carreira e pelo carinho e amizade, sempre.

e também ao meu pai e à memória de minha mãe, por tudo.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Pierre Montouchet "in memoriam", pelo apoio, interesse e entusiasmo durante o desenvolvimento deste trabalho.

A Ciça pelo privilégio de tê-la como amiga e pela companhia nas marés altas e baixas, nos dias de sol e de chuva, no frio e no calor, nas tempestades e nas calmarias.

Aos Profs. Drs. Eurico Cabral de Oliveira Filho, Mohamed Habib, Erika Schlenz, A. Cecília Z. Amaral, Eloisa H. Morgado do Amaral e Fosca P. Pereira Leite, pelas valiosas críticas e sugestões por ocasião da análise prévia.

Aos colegas Paulo César Mota e Marcus Vinicius Vieira pelas sugestões na análise dos dados e inestimáveis ajudas na utilização de microcomputadores.

Ao Prof. João Semir pela identificação das algas.

Ao Dr. Paulo S. Young pela identificação dos cirripédios.

Ao Prof. Dr. Ivan Sazima pela identificação dos peixes a partir dos nomes populares fornecidos pelos caiçaras.

Aos amigos Paulo e Cláudia Moutinho, Nena, Alike e Rosebel pela agradável companhia em várias viagens a Juréia.

Ao Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira pela revisão do summary.

Aos funcionários e amigos da Juréia, especialmente a Carlinhos, Malvino, Valdir, Ana, Dalva e Nice pela cordialidade, sabedoria e bate-papos nas horas vagas e também ao Sr. Artur Lino pela simples razão de tê-lo conhecido um dia.

À Secretaria Especial do Meio Ambiente (atualmente IBAMA) e à Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo pelas facilidades concedidas para utilização do alojamento da Juréia.

À FAPESP pelo apoio financeiro (Processo Ecologia-86/3358-4) para realização desta pesquisa.

A Esmeralda Zanchetta Borghi pela maioria das figuras que ilustram este trabalho.

A Ita Paiva pela datilografia final do texto.

A todos os colegas e funcionários do Departamento de Zoologia da UNICAMP que direta ou indiretamente colaboraram para a realização deste estudo.

Aos meus familiares por compreenderem as minhas ausências e pelo carinho e interesse pela minha vida profissional.

A todos os meus alunos, estagiários e orientandos, estímulo maior para não parar por aqui.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	01
ÁREAS DE ESTUDO.....	04
1. Informações gerais.....	04
2. Estuário do Rio Verde.....	04
3. Costão do Rio Verde.....	06
CONSIDERAÇÕES SOBRE <i>THAIS HAEMASTOMA</i>	09
MATERIAL E MÉTODOS.....	13
1. Determinação da estrutura da comunidade de costão.....	13
2. Estimativa da densidade e tamanho de <i>T. haemastoma</i>	14
3. Espécies de presas utilizadas em cada estrato.....	15
4. Deslocamento e migração de <i>T. haemastoma</i> ...	16
5. Seleção e manipulação de presas.....	18
5. 1. Na natureza.....	18
5. 2. Em laboratório.....	19
6. Preferência por local de perfuração na concha de <i>P. perna</i>	21
7. Análise estatística.....	21

RESULTADOS.....	22
1. Estrutura da comunidade do costão da Praia do Rio Verde.....	22
2. Variação da densidade e tamanho de <i>T. haemastoma</i> ao longo do ano.....	30
3. Espécies de presas utilizadas em cada estrato.....	31
4. Deslocamento e migração de <i>T. haemastoma</i> ...	44
5. Seleção e manipulação de presas.....	44
5. 1. Na natureza.....	44
5. 2. Em laboratório.....	46
6. Preferência por local de perfuração na concha de <i>P. perna</i>	56
7. Riscos de sobrevivência do predador.....	61
DISCUSSÃO.....	64
CONCLUSÕES.....	88
RESUMO.....	92
SUMMARY.....	94
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	96

INTRODUÇÃO

Os estudos das atividades alimentares dos animais têm contribuído preponderantemente para o desenvolvimento teórico e conceitual da ecologia evolutiva, de populações, e de comunidades (Hughes, 1980).

A relação predador-presa tem sido exaustivamente estudada desde que A. J. Lotka desenvolveu, em 1923, os primeiros modelos matemáticos para explicar essa interação. Entretanto é bem mais recente o interesse pelos problemas relativos à procura e seleção de alimento (forrageamento), envolvendo previsões das dietas dos predadores, baseadas em quantidade e qualidade das espécies potenciais de presas (Pulliam, 1974).

O ponto de partida para o grande avanço científico, teórico e experimental sobre composição de dieta foi a publicação dos modelos simples e elegantes de Emlen (1966a) e MacArthur & Pianka (1966).

As consequências dessas novas abordagens foram as crescentes indagações sobre as maneiras pelas quais os animais estabelecem suas dietas, como selecionam o alimento considerando os repertórios de táticas e os locais de forrageamento e como podem modificar suas escolhas de acordo com as mudanças de circunstâncias (Hughes, 1980). A necessidade de respostas a estas questões culminou com a formulação da "Teoria do forrageamento ótimo" que, em sua essência, sugere que os animais tendem a

maximizar a aquisição de alimento por unidade de custo metabólico. Abordagens dessa natureza podem ser encontradas em Pyke *et al.* (1977) e uma revisão crítica, em Pyke (1984).

Alguns estudos confirmam a premissa de maximização de energia (Werner & Hall, 1974; Emlen & Emlen, 1975; Charnov, 1976; Elner & Hughes, 1978); outros demonstram que a presa mais proveitosa pode não ser selecionada se a aprendizagem e o condicionamento ingestivo do predador foi desenvolvido com outro item alimentar (Wood, 1968; Murdoch, 1969; Bayliss, 1982; Hall *et al.*, 1982; Hughes & Dunkin, 1984 b). Há trabalhos que atribuem à predação, choques de ondas e dessecação importantes papéis na distribuição e atividade de forrageamento do predador (Coombs, 1973, Menge, 1978 a,b; Garrity & Levings, 1981; Spight, 1982; Hughes & Drewett, 1985) e ainda os que evidenciam importantes variações interindividuais, dentro de uma mesma população de predador, no que tange à seleção de alimento (West, 1986, 1988).

Portanto a escolha do alimento pelo predador é influenciada por muitos fatores, incluindo a detecção, acesso, facilidade de captura, conteúdo nutritivo ou energético, tempo requerido para processar a presa e para as atividades não predatórias (Hughes & Dunkin, 1984 a).

Gastropódos muricáceos são predadores comuns de cracas, ostras e mexilhões nos costões rochosos marinhos de todo o mundo (Stephenson & Stephenson, 1972; Taylor *et al.*, 1980).

A ocorrência de *Thais*, principalmente no mesolitoral de costões rochosos, torna esses sistemas predador-presa muito convenientes para o estudo quantitativo do comportamento de forrageamento, pois os predadores podem ser marcados individualmente, têm movimentação lenta e podem ser seguidos facilmente, não são perturbados por observação próxima, suas principais presas são sésseis e o ambiente onde vivem é predominantemente bidimensional (Palmer, 1984). Além disso o conhecimento da ecologia alimentar desses caramujos assume uma importância maior pelo fato de muitas de suas presas serem bivalves explorados economicamente (Broom, 1982).

Nos costões do Estado de São Paulo, *Thais haemastoma* (L.) é um predador muito importante, influenciando padrões locais de estrutura de comunidade (Duarte & Holler, 1987). No Brasil Smith (1961) analisou principalmente sua anatomia, Leal (1984) sua taxonomia, Magalhães (1988) seus padrões de variação morfológica e Marini (1988) seu polimorfismo, carecendo, portanto, de pesquisas sobre as suas relações tróficas.

Neste último contexto, este trabalho tem como objetivo o estudo qualitativo e quantitativo da distribuição e da seleção de alimento por *T. haemastoma*, no costão da Praia do Rio Verde - Estação Ecológica de Juréia - Itatins, considerando os fatores abióticos e bióticos envolvidos na atividade de forrageamento deste gastrópodo carnívoro.

ÁREA DE ESTUDO

1. Informações Gerais

A Estação Ecológica de Juréia-Itatins representa atualmente uma sobreposição de áreas preservadas da União e do Estado de São Paulo (decreto federal nº 84.771 de 1980, decreto estadual nº 24.646 de 1986 e lei nº 4.147 de 1987).

Com 79.200 ha, encontra-se entre as coordenadas 24º 18' e 24º 36' S e 47º 00' e 47º 30' W (Fig. 1) abrangendo ecossistemas costeiros, grandes banhados e uma cadeia de montanhas paralela ao oceano, a Serra dos Itatins, revestida de florestas primárias (Cortesão *et al.*, 1989). Está localizada em terras de 5 municípios paulistas: Iguape, Miracatu, Pedro de Toledo, Itariri e Peruíbe.

A região é caracterizada por um clima quente, temperado por brisa do mar e um índice pluviométrico superior a 4.000 mm anuais, um dos maiores do país (Cortesão *et al.*, 1989).

2. Estuário do Rio Verde

O estuário do Rio Verde está localizado na margem direita da Praia do Rio Verde. Segundo Nalesso (1988), esta é uma praia exposta, que recebe grande impacto de ondas e com notável aumento da arrebentação, principalmente nos meses de inverno.



FIGURA 1: LOCALIZAÇÃO DA ESTAÇÃO ECOLÓGICA DE JURÉIA - ITATINS
NO ESTADO DE SÃO PAULO.

Pertencentes à região estuarina é possível distinguir três localidades:

1. Uma área com características predominantemente de água doce por ocasião da baixamar, mas com invasão de água do mar nas preamaras. Toda a extensão não encachoeirada do rio (cerca de 1 km), na planície costeira, recebe a influência das águas marinhas;

2. A foz do Rio Verde, região tipicamente de transição, com grande flutuação de salinidade dependendo do fluxo de maré;

3. O costão rochoso marinho, representado por afloramentos pré-cambrianos e cristalofilianos e até gnaisses e migmatitos (Cortese et al., 1989).

Nalesso (1988) ao caracterizar essas três regiões observa que a salinidade, durante metade de um ciclo de maré, chega a variar de 2 a 32‰ no rio, de 18 a 35‰ na foz e de 25 a 35‰ no mar; variações em torno desses valores são possíveis dependendo da estação do ano e das condições de seca e de chuva.

3. Costão do Rio Verde

Esta região (Fig. 2) recebe um forte impacto de ondas caracterizando-se como um costão tipicamente batido. Fisionomicamente apresenta zonação bastante conspícua com grandes populações de algumas espécies mas com baixa diversidade, quando comparado, por exemplo, com os costões abrigados do litoral norte

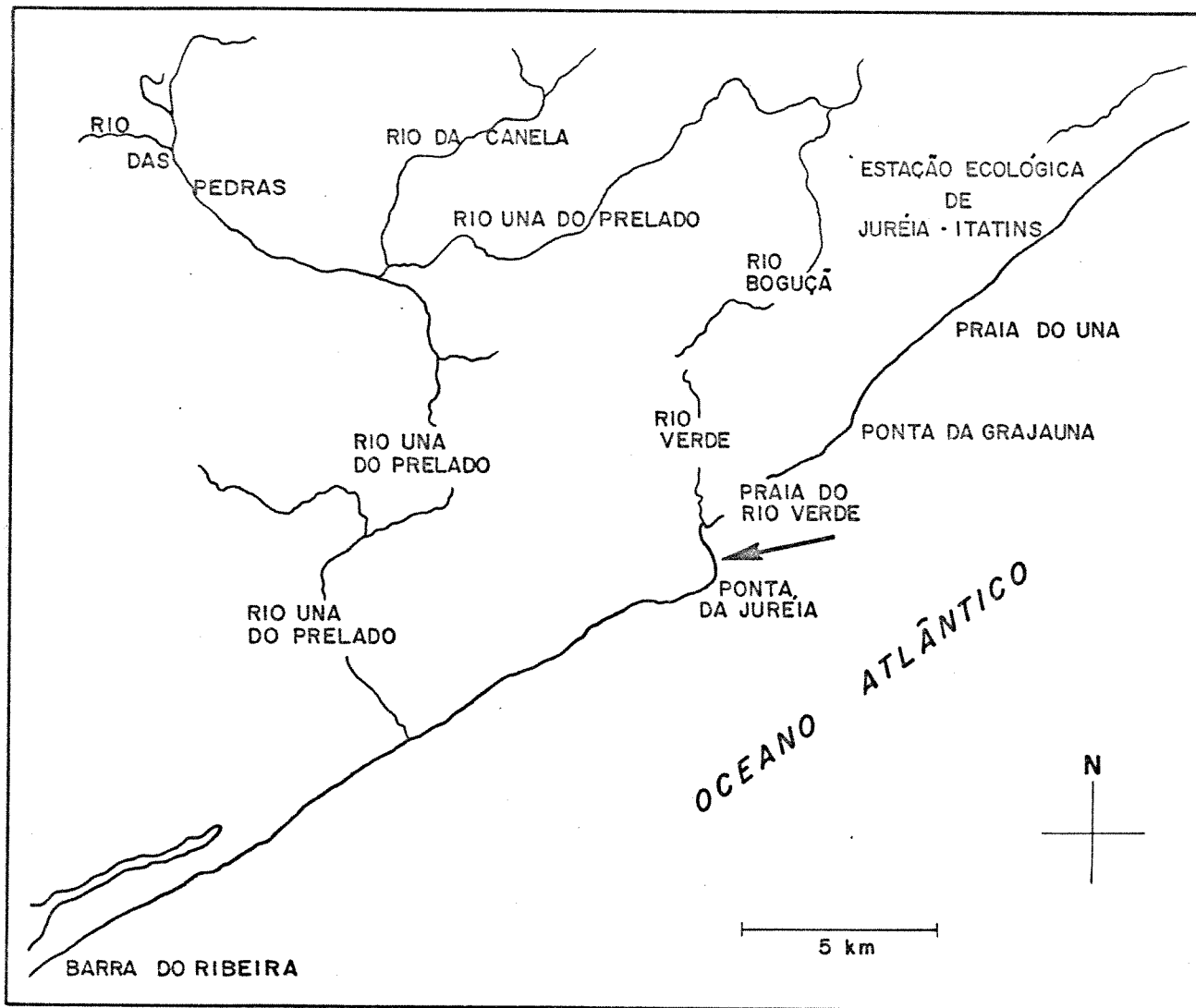


FIGURA 2: DETALHE DO LOCAL DE ESTUDO COM INDICAÇÃO (SETA) DO COSTÃO DA PRAIA DO RIO VERDE.

do Estado de São Paulo.

O mesolitoral, ou região entremarés, é composto por grandes lajes e blocos rochosos, com declividade variada e onde três zonas podem ser distintas pelos organismos que lhes dão a fisionomia:

1. Zona do poliqueto *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg que, dependendo da declividade, se estende da linha d'água até a região de maior ocorrência de *Brachidontes solisianus* (Orbigny); presente tanto nas regiões mais expostas quanto nas mais abrigadas.

2. Zona do mexilhão *Perna perna* (L.) que normalmente ocupa os locais mais expostos à ação das ondas, particularmente nas grandes lajes voltadas diretamente para o mar, em região típica de mesolitoral inferior.

3. Zona de *Brachidontes solisianus* (Orbigny), característica de mesolitoral superior, constituída na Juréia por uma grande quantidade de blocos rochosos de diferentes tamanhos possibilitando a formação de muitas fendas, cavidades e poças.

CONSIDERAÇÕES SOBRE *Thais haemastoma*

Thais haemastoma (L.) (Fig. 3), conhecida por saquiritá pelos caiçaras, é um Gastropoda Prosobranchia pertencente à ordem Stenoglossa e à família Muricidae, desta muitas vezes separada e incluída na família Purpuridae ou Thaisidae (Gunter, 1979). É um animal marinho que vive sobre as rochas do mediolitoral, em águas tropicais e subtropicais (Marini, 1988).

A espécie foi descrita de forma bastante sucinta por Linnaeus (1767) sendo, na ocasião, colocada como pertencente ao gênero *Buccinum*.

Clench (1947) reconhece três subespécies distintas pelo tamanho, nodulosidade da concha e coloração da abertura: *Thais haemastoma haemastoma* que ocorreria no Mediterrâneo, costa atlântica da África, costas atlântica e pacífica da América do Sul e costas oeste da América Central e México; *Thais haemastoma haysae* com distribuição do oeste da Flórida ao Texas; *Thais haemastoma floridana* encontrada da Carolina do Norte à Flórida e das Antilhas até a Venezuela.

Gunter (1979) observa que fenótipos classificáveis como *T. h. haemastoma* e *T. h. floridana* coocorrem no Golfo do México, não havendo, portanto, boas razões para aceitar os nomes subespecíficos e conserva o uso do único nome, segundo ele, indubitavelmente válido: *Thais haemastoma*. Mesmo Clench (1947) admite que as subespécies de *Thais* são de distinção difícil e até

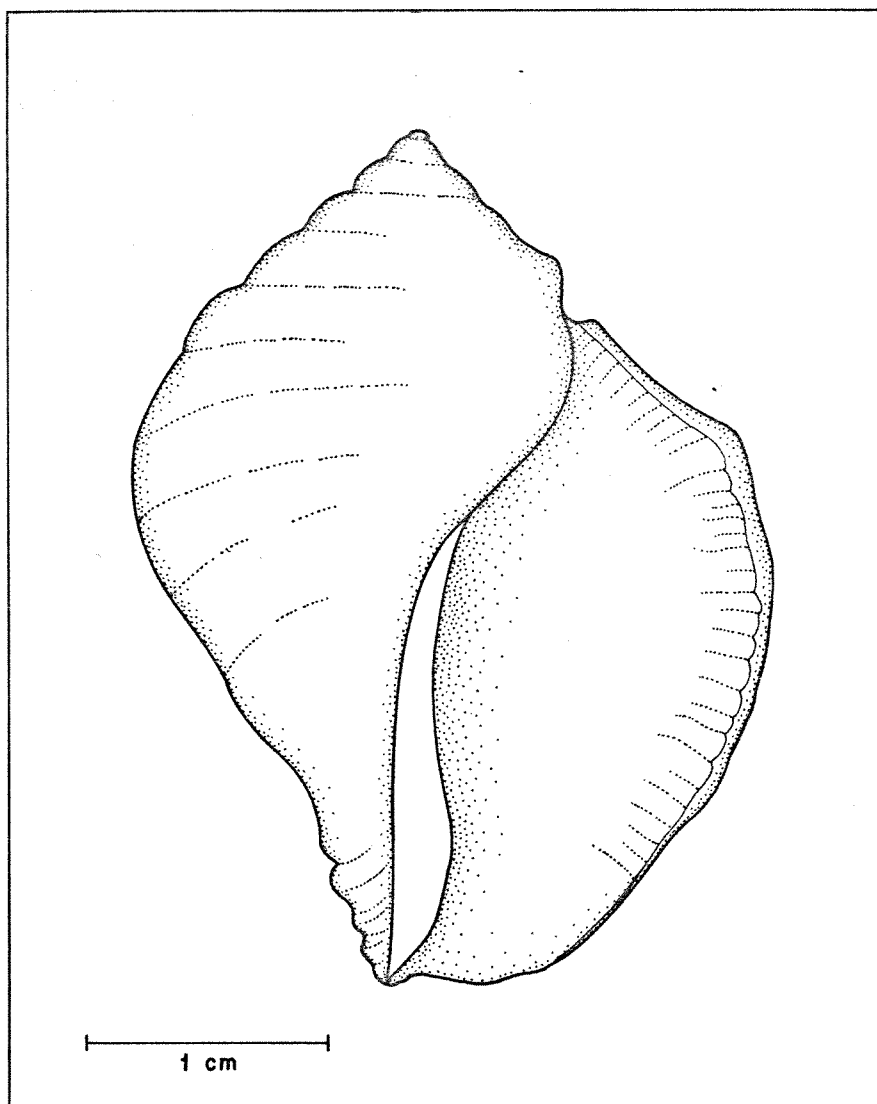


FIGURA 3: DESENHO ESQUEMÁTICO DA CONCHA DE *Thais haemastoma*.

mesmo impossível.

A ampla distribuição da espécie deve-se à grande produção de larvas planctônicas, que podem ser dispersas por correntes marinhas (Butler, 1953) e mesmo à dispersão de adultos, comumente encontrados aderidos aos cascos de embarcações (Clench, 1947).

Gunter (1979) ao fazer uma descrição da anatomia externa da espécie, apresenta-a como um gastrópodo típico de costão com conchas em diversas matizes de marrom-amareladas. Na Juréia, a cor cinza escuro da concha predomina sobre as outras combinações.

A cabeça consiste externamente de uma porção pouco elevada, suportando os tentáculos. As extremidades destes, de cerca de 3 a 4 milímetros, são mais finas em diâmetro e retráteis dentro dos tentáculos. São estruturas provavelmente sensíveis à luz.

Os dois olhos sésseis, no lado externo da base dos tentáculos não retráteis, são órgãos pouco desenvolvidos e aparentemente utilizados apenas para distinguir a luz.

A base pedal quando estendida é um órgão amplo e retangular com opérculo na superfície dorsal posterior. O opérculo, fino e de material córneo, fecha completamente a abertura da concha quando o pé está retraído.

Ao se alimentar *Thais* dobra a parte frontal do pé formando um curto tubo fechado em cujo interior a probóscide é

estendida.

A superfamília Muricacea, à qual pertence o gênero *Mais*, é composta por gastrópodos carnívoros altamente especializados em predação de espécies morfologicamente bem protegidas contra a predação pela presença de conchas calcárias resistentes (Palmer, 1983). Os muricáceos apresentam rádula e órgão perfurador bem desenvolvidos, produzem anidrase carbônica capaz de dissolver conchas, e toxinas relaxantes (Hughes, 1986).

MATERIAL E MÉTODOS

1. Determinação da estrutura da comunidade de costão.

Vários estudos vêm sendo realizados no costão do Rio Verde, desde 1984. Para um acompanhamento mais adequado da dinâmica da comunidade local, foram estabelecidos, ao longo de toda a costa rochosa, pontos fixos, de 20 em 20 metros, que se tornaram referência para a realização de amostragens. Neste trabalho são apresentados resultados referentes ao verão e inverno, obtidos respectivamente em fevereiro e junho de 1988.

Para a estimativa da cobertura dos organismos sésseis foram escolhidos alguns desses pontos onde, a partir da linha d'água, em condições de maré 0.0, eram demarcados transetos verticais. Em cada transeto foi estabelecido um sequenciamento de "quadrat" ou parcelas contíguas, de 0,04 m² cada, cobrindo uma faixa correspondente à região entremarés. A parcela utilizada é constituída por uma moldura de madeira de onde se estendem linhas formando 100 intersecções equidistantes.

A porcentagem de cobertura de cada espécie, em cada parcela, foi determinada com base no número de coincidências de ocorrência da espécie com as intersecções, considerando-se 1% para uma coincidência (Menge, 1976; Lubchenco & Menge, 1978). O cômputo final da cobertura de cada espécie em todo o transeto fornece uma idéia clara do padrão de zonação além de dados de

abundância e distribuição.

2. Estimativa da densidade e tamanho de *T. haemastoma*.

As amostragens foram efetuadas mensalmente ao longo de um ano (junho/1987 a junho/1988) em cada uma das três principais zonas da região entremarés, sempre em épocas de maré de sizígia. Não foi possível entretanto a coleta de dados no mês de novembro nas zonas de *Perna* e de *Phragmatopoma* devido a condições de tempo extremamente adversas, nem no mês de abril pela interdição da Estação Ecológica.

Para o estudo da densidade de *T. haemastoma* optou-se por um procedimento de amostragem randômica estratificada sugerido por Elliott (1977). A aplicação do método pressupõe a existência de zonas distintas e a distribuição da espécie em todas elas, fato este que ocorre na Juréia. Esta consequente divisão da população em diversas sub-populações ou estratos, aumenta a eficiência da amostragem, facilitando também a análise estatística (fontes de variação entre e dentro dos estratos).

Desta forma, em cada uma das 3 zonas (*Perna*, *Phragmatopoma*, *Brachidontes*), utilizou-se como unidade de amostragem um quadrado de acrílico transparente de 0,5 x 0,5 m (0,25 m²), o qual era jogado 20 vezes, randomicamente, perfazendo-se um total de 60 amostras para os 3 estratos. Em cada uma dessas áreas do costão, definidas pelo posicionamento do quadrado de

acrílico, anotava-se o número presente de *T. haemastoma* e respectivos comprimentos de concha, até décimo de milímetro, com o auxílio de um paquímetro.

Para a análise da distribuição etária de *T. haemastoma* nas 3 zonas consideradas, optou-se por uma separação dos indivíduos em 5 classes de tamanho que ficaram assim constituídas:

classe I : < 20,0 mm

classe II : entre 20,1 e 25,0 mm

classe III: entre 25,1 e 30,0 mm

classe IV : entre 30,1 e 35,0 mm

classe V : > que 35,1 mm.

3. Espécies de presas utilizadas em cada estrato.

Em cada uma das amostras estabelecidas para estimar a densidade e tamanho de *T. haemastoma*, foram efetivadas observações referentes à espécie e tamanho das presas utilizadas pelo gastrópodo. Neste caso, considerou-se indivíduos em atividade de alimentação quando, ao girá-los cuidadosamente, sentia-se dificuldade em removê-los ou quando, ao apanhá-los, a probóscide era retraída da presa (Inghan & Zischke, 1977).

4. Deslocamento e migração de *T. haemastoma*.

Para uma análise da movimentação de *Thais* e de uma possível importância da aprendizagem e condicionamento ingestivo na seleção de alimento, procedeu-se a marcação e transferência de indivíduos entre estratos.

Nestes experimentos foram considerados indivíduos de *Thais* dos estratos de *Perna* e de *Brachidontes* por serem bem separados espacialmente e por que, na época da realização (setembro/1989), a zona de *Phragmatopoma* estava bastante reduzida devido à destruição de grande parte da colônia pela forte arrebentação de ondas do inverno. Além disso as partes que resistiram foram as superiores, ou seja, aquelas junto ao estrato de *Brachidontes*. Mesmo que a zona de *Phragmatopoma* estivesse bem delimitada seria difícil identificar indivíduos predados desta espécie pois não existem resquícios da predação como conchas vazias.

Duzentos indivíduos de *Thais* foram coletados sendo 100 da zona de *Perna* e 100 da de *Brachidontes*. Estes animais foram medidos, marcados individualmente com uma pequena placa de plástico numerada, colada à superfície dorsal da concha com adesivo Superbonder. Dos 100 indivíduos coletados em cada estrato, 50 foram liberados nele mesmo (controle) e 50 transferidos para o outro. Desta maneira cada uma das 2 zonas de presa continha 100 indivíduos marcados, 50 originais da zona e 50

introduzidos conforme é mostrado na Tabela 1.

TABELA 1: Indivíduos marcados de *T. haemastoma* e zonas de origem e de liberação

Numeração utilizada para marcar os predadores			

		Zona de <i>Brachidontes</i>	Zona de <i>Perna</i>

Coletados		1 - 100	101 - 200
Controle		1 - 050	151 - 200
Introduzidos		101 - 150	051 - 100

Em cada um dos estratos, todos os indivíduos foram liberados num mesmo ponto, marcado previamente, para facilitar a análise do deslocamento.

O local escolhido para a soltura dos indivíduos apresenta características apropriadas pois as duas zonas, de *Brachidontes* e de *Perna*, são separadas espacialmente por uma grande fenda. Assim, a zona de *Perna* neste local, está localizada numa laje voltada para o mar, no mesolitoral inferior;

a seguir uma fenda, sempre preenchida por água do mar mesmo nas vazantes, separa a laje de mexilhões do restante do costão; mais acima, correspondendo ao mesolitoral superior, está a zona de *Brachidontes*, caracterizada, no local, por blocos rochosos de diversos tamanhos.

Além do acompanhamento dos animais no campo, 3 recapturas foram programadas, sempre em condições de baixamar, sendo a primeira 1 dia, a segunda 10 dias e a terceira 3 meses após a liberação dos indivíduos.

Em cada estrato, as recapturas constaram de procura aleatória dos animais durante 1 hora, anotando-se a localização, distância do ponto de liberação e presa selecionada.

5. Seleção e manipulação de presas.

5. 1. Na natureza

Devido à possibilidade de um indivíduo de *T. haemastoma* utilizar mais de um *B. solisianus* em cada alimentação, 20 predadores marcados foram mantidos individualmente em tocas desocupadas de ouriço-do-mar repletas desse mitilídeo. Esses indivíduos foram acompanhados durante 15 dias em setembro/1989 através de observações diárias em condição de baixa e preamar. As conchas das presas utilizadas como alimento de cada *Thais* foram então recolhidas para contagem do número predado, verificação dos

tamanhos e inspeção do seu interior.

Com relação à *P. perna* esse isolamento de cada predador não se fez necessário pois já se tinha previamente observado que uma presa era utilizada por alimentação e que o tempo requerido para o seu consumo era bem mais longo. Neste caso, os indivíduos marcados foram acompanhados diariamente em condições de maré baixa e alta, durante 20 dias (setembro/1989). As presas utilizadas como alimento foram medidas e o interior de suas conchas foi examinado para uma análise de possíveis rejeições de órgãos e tecidos.

Esses procedimentos em cada zona de presa permitiram a obtenção de dados sobre tempo de manipulação, taxa de predação e intervalo entre incursões alimentares.

5. 2. Em laboratório.

Estes experimentos foram montados em setembro/1989 a fim de se obter informações adicionais, que não foram conseguidas na natureza, sobre tempo de consumo, seleção, tamanho e número de presas utilizadas.

Indivíduos de *Thais* dos dois estratos (*Perna* e *Brachidontes*) foram coletados e trazidos ao laboratório em água do mar, permanecendo em cubas, sem alimentação, por 4 dias.

Os experimentos foram montados em recipientes de plástico de 30 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade ou em

culhas de vidro de 25 cm de diâmetro por 15 cm de profundidade, com água do mar renovada diariamente.

Utilizou-se apenas indivíduos de *T. haemastoma* com tamanho entre 30 e 40 mm.

Foram compostas as seguintes baterias:

- 10 recipientes plásticos cada um contendo 1 predador e um tapete de 25 cm² de *B. solisianus*, de diversos tamanhos, sendo ambos, presas e predadores, da zona de *Brachidontes*.

- 10 recipientes plásticos cada um contendo 1 predador e um tapete de 25 cm² de *B. solisianus*, de diversos tamanhos, sendo os predadores coletados na zona de *Perna* e as presas na de *Brachidontes*.

- 5 culhas cada uma contendo 1 predador mais *Perna perna* obedecendo a proporção de 2 indivíduos com tamanhos maiores que 50 mm, 4 indivíduos com tamanhos entre 30 e 50 mm e 8 indivíduos com tamanhos menores que 30 mm e, neste caso, predadores e presas da zona de *Perna*.

- 5 culhas cada uma contendo 1 predador mais a mesma proporção de *Perna perna* citada anteriormente, só que, neste caso, o predador era oriundo da zona de *Brachidontes* e as presas da zona de *Perna*.

6. Preferência por local de perfuração na concha de *P. perna*.

Na zona de *Perna*, foram coletadas 50 valvas perfuradas por predação para averiguação de uma possível preferência do predador em perfurar determinados locais da concha.

Para uma análise da localização do furo cada uma das 50 valvas foi dividida em duas regiões conforme é mostrado na Figura 16.

7. Análise Estatística.

Todas as análises estatísticas deste trabalho foram feitas utilizando-se o programa Systat para microcomputadores PC (Wilkinson, 1986).

RESULTADOS

1. Estrutura da comunidade do costão da Praia do Rio Verde.

A região entremarés do costão da Praia do Rio Verde é aqui caracterizada considerando-se apenas os organismos sésseis, animais e algas.

Embora possa haver alguma variação na composição de espécies ao se comparar diferentes estações do ano (Figs. 4 e 5), ainda assim a fisionomia da comunidade é determinada por 4 espécies de animais sésseis que correspondem marcadamente as 3 zonas do mesolitoral: zona de *Ferna perna* (L.) (Fig. 6), zona de *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg (Fig. 7) e zona de *Brachidontes solisianus* (Orbigny)-*Chthamalus bisinuatus* Pilsbry (Fig. 8).

Coincidentemente essas 4 espécies, que são também os mais abundantes animais sésseis do local, fazem parte da dieta preferencial de *Thais haemastoma* (L.).

Apesar de não se ter feito uma análise quantitativa da comunidade mensalmente, ao longo do ano, pois as presas potenciais de *Thais* sempre foram abundantes, algumas alterações puderam ser notadas qualitativamente, dependendo da sazonalidade de alguma espécie e da rigorosidade da estação do ano. Desta forma foi possível notar a colonização do mesolitoral superior pela alga *Porphyra* sp. no outono, perdurando, às vezes, até o

início da primavera. Muito comum também foi a invasão de *P. lapidosa* sobre o banco de *P. perna*, no verão, causando uma queda na população deste mitílideo. Em contrapartida, no inverno, devido a um aumento do batimento de ondas, blocos inteiros e grandes de *P. lapidosa* eram arrancados, expondo novamente a rocha e permitindo a recolonização.

Com relação aos animais móveis, além de *T. haemastoma*, observa-se populações consideráveis dos gastrópodos *Acmaea subrugosa* Orbigny, *Fissurella clenchi* Farfante, *Littorina ziczac* (Gmelin) e *Littorina flava* King & Broderip, do crustáceo isópodo *Ligia exotica* Roux e dos crustáceos decápodos *Pachygrapsus transversus* (Gibbes) e *Eriphia gonagra* (Fabricius).

Os blocos de rochas da foz do Rio Verde, onde *T. haemastoma* ainda ocorre embora em menor abundância, também apresentam uma zonação conspícua com três faixas distintas (Fig. 9). Neste local uma outra espécie de mitílideo, *Brachidontes darwinianus* (Orbigny), torna-se abundante, correspondendo a um dos estratos, mas falta o poliqueto *P. lapidosa*.

Com relação à ostra *Crassostrea rhizophorae* (Guilding), bastante comum em costões do Estado de São Paulo, na Juréia forma populações densas em substratos duros no leito do Rio Verde sendo rara ou ausente na foz e costão propriamente ditos.

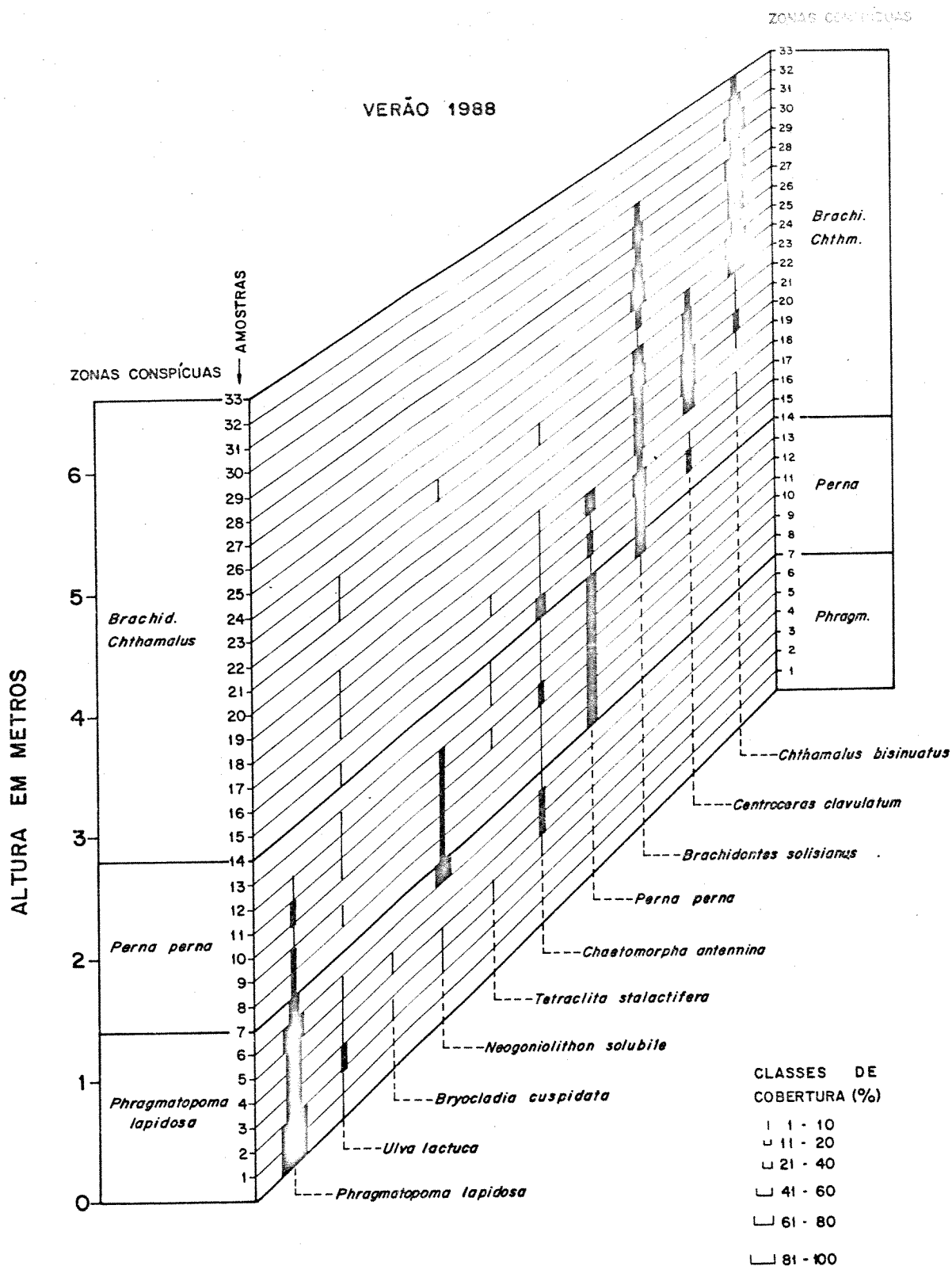


FIGURA 4: PADRÃO DE ZONAÇÃO DO COSTÃO DA PRAIA DO RIO VERDE, COM DECLIVIDADE APROXIMADAMENTE DE 45° , CONSIDERANDO A COBERTURA (%) DOS ORGANISMOS SÉSSEIS.

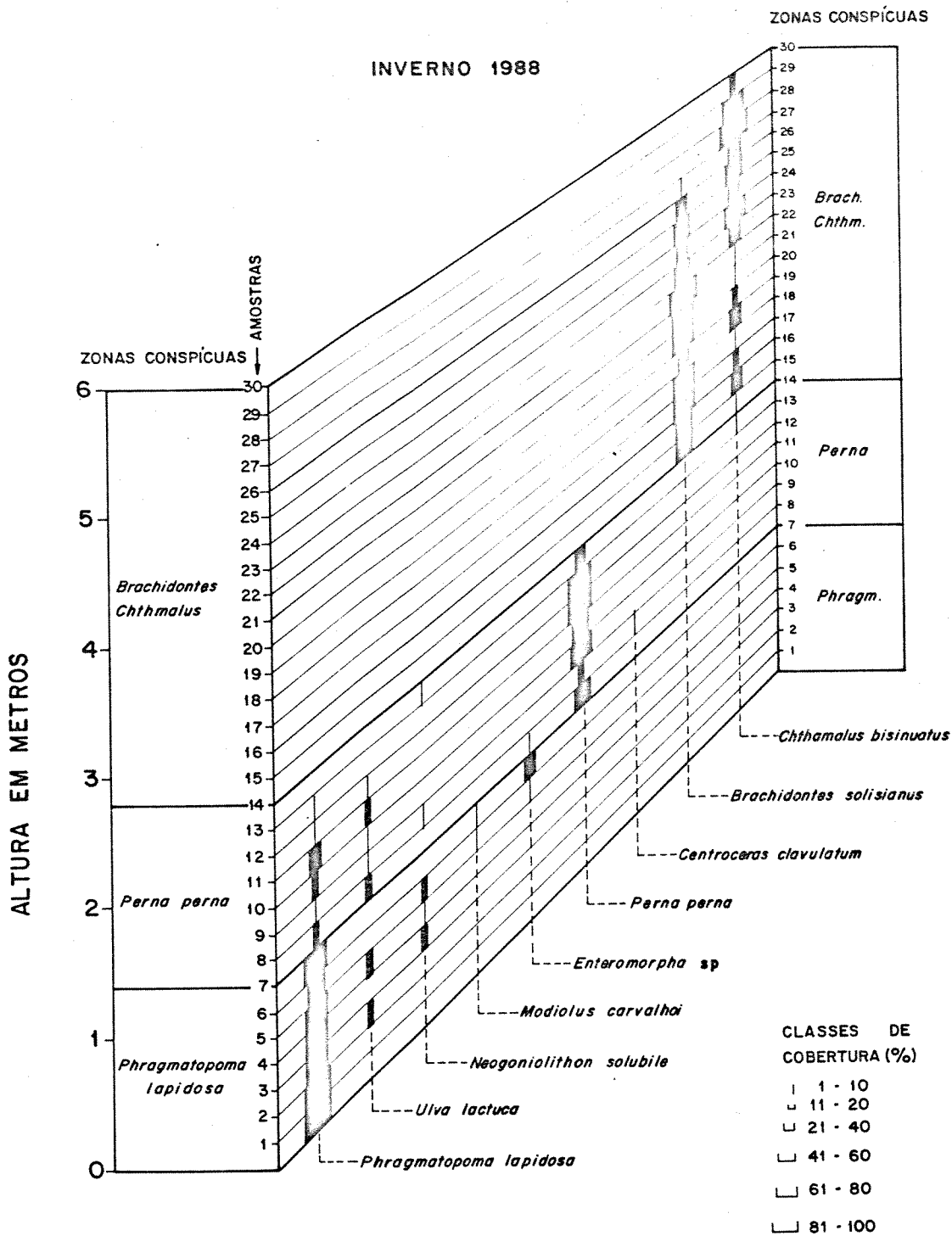


FIGURA 5: PADRÃO DE ZONAÇÃO DO COSTÃO DA PRAIA DO RIO VERDE, COM DECLIVIDADE APROXIMADAMENTE DE 45°, considerando A COBERTURA (%) DOS ORGANISMOS SÉSSEIS.



FIGURA 6: ZONA DE *Perna perna*. NOTE-SE A LOCALIZAÇÃO EM LAJES DIRETAMENTE EXPOSTAS AO IMPACTO DE ONDAS.



FIGURA 7: ZONA DE *Phragmatopoma lapidosa*. NOTE-SE A LOCALIZAÇÃO EM ROCHAS QUE RECEBEM GRANDE IMPACTO DE ONDAS.



FIGURA 8: ZONA DE *Brachidontes solisianus*. NOTE-SE A GRANDE QUANTIDADE DE LAJES E BLOCOS ROCHOSOS PROPORCIONANDO UM MICROHABITAT ESTRUTURALMENTE HETEROGÊNICO, ABRIGADO DO CHOQUE DE ONDAS

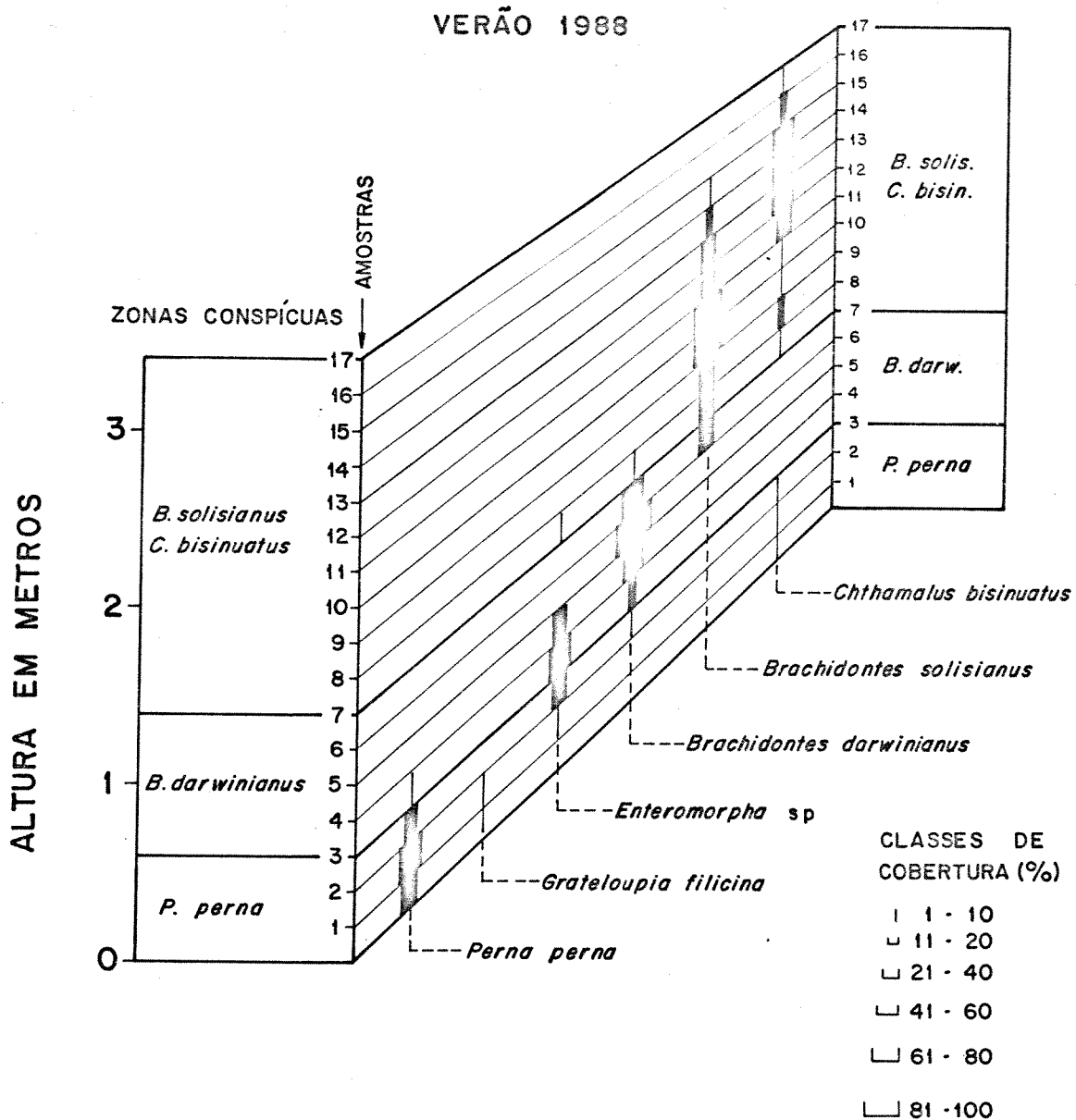


FIGURA 9: PADRÃO DE ZONAÇÃO DO COSTÃO NA FOZ DO RIO VERDE, COM DECLIVIDADE APROXIMADAMENTE DE 45° , CONSIDERANDO A COBERTURA (%) DOS ORGANISMOS SÉSSEIS.

2. Variação da densidade e tamanho de *T. haemastoma* ao longo do ano.

Um total de 4.984 indivíduos de *T. haemastoma* foram contados e medidos sendo 2684 junto ao campo de *Brachidontes*, 1350 na zona de *Perna* e 950 na zona de *Phragmatopoma*.

A densidade de *T. haemastoma* varia igualmente nos três estratos, ou seja, é maior nos meses mais quentes do ano, caindo no outono e começando a aumentar ainda no inverno devido ao recrutamento de jovens decorrentes da última reprodução. (Tabs. 2, 3 e 4 e Fig. 10). *Thais haemastoma*, na Juréia, reproduz-se o ano todo, exibindo, entretanto, um pico acentuado de reprodução no final do outono quando é comum observar grandes agregados de indivíduos depositando as cápsulas que contém os ovos.

Comparando-se as 3 zonas entre si pode-se verificar, conforme é mostrado na Figura 10, que a densidade é sempre maior na zona de *Brachidontes*, durante o ano todo, com uma única exceção, correspondente ao mês de agosto, quando houve um maior recrutamento de jovens na zona de *Perna*. Também, com algumas exceções, *T. haemastoma* foi mais abundante na zona de *Perna* que na de *Phragmatopoma*.

O tamanho médio de *Thais*, nos 3 estratos (Tabs. 5, 6 e 7), também oscila de forma semelhante. As médias são muito próximas durante o ano todo e variações mais notáveis correspondem à época de recrutamento de jovens, implicando em

quedas, às vezes acentuadas, como a que ocorreu em junho de 1988, na zona de *Brachidontes* (Tab. 5).

Ao se comparar os estratos, a menor variação de tamanho ocorre na zona de *Phragmatopoma* onde, além das médias serem um pouco menores que nos outros estratos, os desvios padrões das mesmas também menores, indicam pequenas variações de tamanho.

As Figuras 11, 12 e 13 mostram respectivamente, em cada período de amostragem, a distribuição de *T. haemastoma* em classes de tamanho, nos estratos de *Brachidontes*, *Perna* e *Phragmatopoma*. Novamente aqui fica evidente o recrutamento de jovens, em junho de 1988, na zona de *Brachidontes* (Fig. 11) e a quase ausência de indivíduos maiores (classe V) na zona de *Phragmatopoma* (Fig. 13).

3. Espécies de presas utilizadas em cada estrato.

Através de observações de campo verificou-se que *T. haemastoma* utiliza as seguintes espécies como presa: os moluscos *Perna perna*, *Brachidontes solisianus*, *B. darwinianus*, *Modiolus carvalhoi* Klappenbach, *Crassostrea rhizophorae*, *Acmaea subrugosa* e *Fissurella clenchi*; os cirripédios *Chthamalus bisinuatus*, *Tetraclita stalactifera* (Lamarck) e *Megabalanus coccopoma* (Darwin) e o poliqueto *Phragmatopoma lapidosa*. Apenas uma única vez foi verificado um caso de canibalismo, onde um indivíduo pequeno (classe I) estava sendo consumido por um grande

(classe V). Entre todas estas espécies de presas, 3 das mais abundantes correspondem, de fato, às mais utilizadas por *T. haemastoma*, ou seja: *B. solisianus*, *P. perna* e *P. lapidosa*. *Chthamalus bisinuatus*, embora abundante junto a *B. solisianus*, é utilizado como presa apenas por indivíduos muito jovens.

Por ocasião das amostragens mensais, ao longo de 1 ano, das 11 espécies de presas potenciais de *T. haemastoma*, apenas 6 foram registradas como selecionadas pelo predador. A Figura 14 resume esses registros para cada uma das 3 zonas. Em todas elas, a espécie que dá o nome ao estrato é a mais abundante e também a mais utilizada como presa.

Das 6 espécies comumente escolhidas pelo predador, 4 são bivalvos mitilídeos com conchas protetoras, 1 é um cirripédio cujas placas calcárias formam uma caixa resistente e a outra é um poliqueto que vive dentro de um tubo formado por grãos de areia, fechado ao meio externo por um opérculo. Apenas a predação de *P. perna* envolve perfuração da concha, mesmo assim somente no caso de presas grandes (maiores que 35 mm).

As outras espécies, por serem menores, são predadas por asfixia pedal com utilização de substâncias relaxantes e posterior introdução da probóscide.

TABELA 2: Densidade de *T. haemastoma* ao longo do ano, na zona de *Brachidontes*, considerando-se um total de 20 amostras (0,25 m² cada).

Meses	Amplitude		Densidade	
	(nº mínimo - nº máximo de indivíduos por amostra)		(Nº de indivíduos /0,25m ²) Média desvio padrão	
Junho	1	16	6,100	4,038
Julho	1	21	6,850	5,461
Agosto	1	29	8,100	7,833
Setembro	6	23	15,050	4,936
Outubro	5	23	15,450	4,979
Novembro	3	32	14,200	8,154
Dezembro	4	26	14,950	6,509
Janeiro	6	34	18,250	7,765
Fevereiro	5	19	11,500	4,261
Março	0	15	7,100	4,038
Maior	0	14	4,450	3,086
Junho	0	71	11,950	14,717

TABELA 3: Densidade de *T. haemastoma* ao longo do ano, na zona de Perna, considerando-se um total de 20 amostras (0,25 m² cada).

Meses	Amplitude		Densidade	
	(nº mínimo - de indivíduos por amostra)	nº máximo	Média	desvio padrão
Junho	1 - 13		3,950	3,120
Julho	0 - 11		5,600	3,169
Agosto	5 - 18		10,350	3,746
Setembro	1 - 11		5,700	2,849
Outubro	2 - 15		9,050	4,249
Novembro	-----		-----	-----
Dezembro	3 - 14		7,350	3,083
Janeiro	0 - 15		6,550	4,174
Fevereiro	4 - 14		8,350	2,641
Março	0 - 05		1,750	1,713
Maior	0 - 23		3,600	4,882
Junho	3 - 10		6,250	2,074

TABELA 4: Densidade de *T. haemastoma* ao longo do ano, na zona de *Phragmatopoma*, considerando-se um total de 20 amostras (0,25m² cada).

Meses	Amplitude		Densidade	
	(nº mínimo de indivíduos por amostra)	(nº máximo de indivíduos por amostra)	Média	desvio padrão
Junho	0	07	2,550	2,235
Julho	0	06	2,150	1,531
Agosto	0	10	4,050	2,605
Setembro	1	20	5,250	4,051
Outubro	2	12	5,500	2,965
Novembro	-----	-----	-----	-----
Dezembro	1	10	6,100	2,614
Janeiro	0	17	7,250	4,303
Fevereiro	1	16	5,100	3,042
Março	0	05	2,800	1,765
Maió	0	04	1,950	1,432
Junho	0	15	4,700	3,404

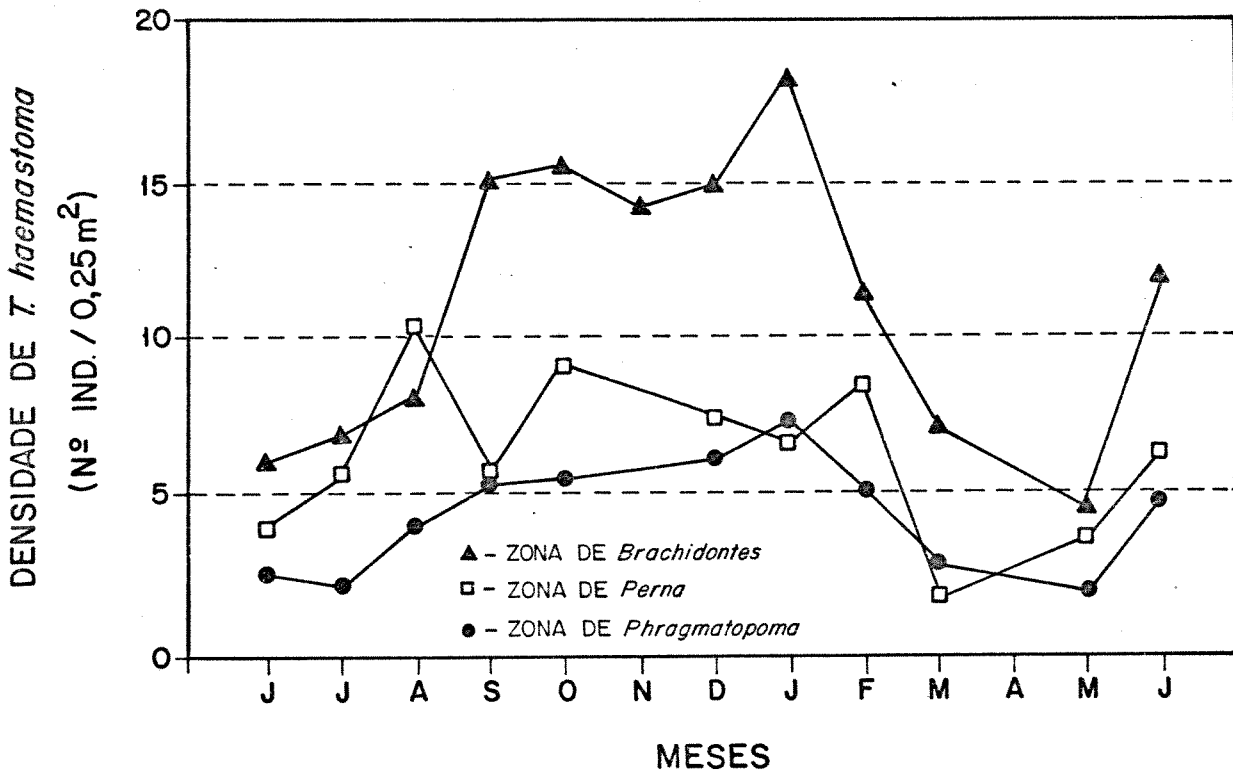


FIGURA 10: VARIAÇÃO DA DENSIDADE DE *Thais haemastoma* AO LONGO DO ANO (JUNHO DE 1987 A JUNHO DE 1988) NAS PRINCIPAIS ZONAS DO COSTÃO DA PRAIA DO RIO VERDE.

ABELA 5: Variação do tamanho *T. haemastoma* ao longo do ano, na zona de *Brachidontes*, considerando-se um total de 20 amostras (0,25m² cada).

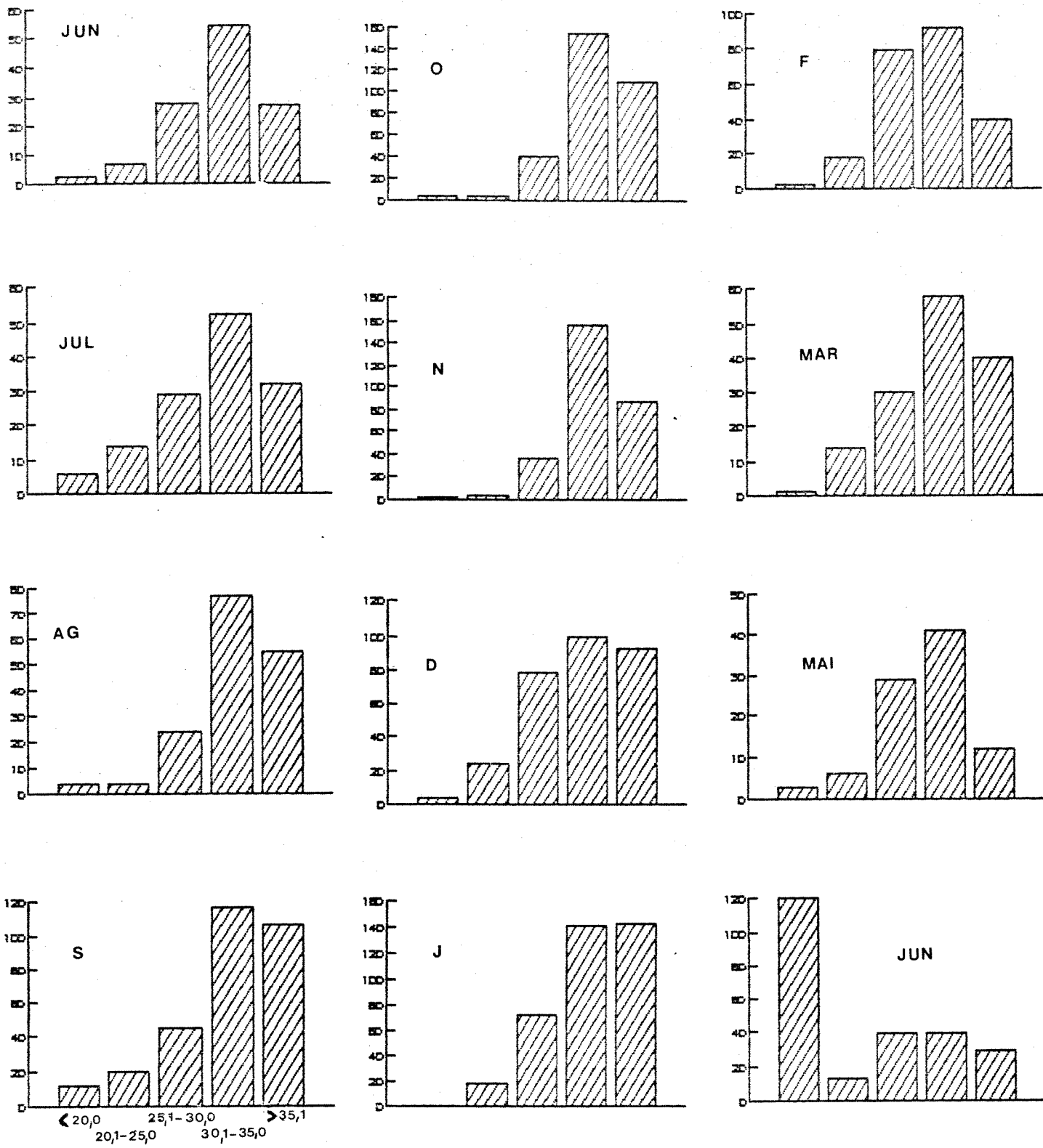
Meses	Amplitude de tamanho(mm)		Tamanho (mm)		Total de indivíduos medidos
	mínimo	máximo	Médio	desvio padrão	
Junho	12,4	44,9	31,762	5,183	119
Julho	12,1	48,3	31,059	5,601	133
Agosto	17,3	42,3	33,054	4,252	164
Setembro	13,8	44,3	32,624	5,590	301
Outubro	16,1	47,0	33,723	4,035	309
Novembro	18,0	48,4	33,544	3,779	284
Dezembro	18,3	45,5	32,231	5,199	298
Janeiro	22,0	46,0	33,395	4,589	376
Fevereiro	20,0	43,5	31,067	4,448	230
Março	21,5	44,0	32,265	4,496	142
Maio	15,5	41,4	31,001	4,212	89
Junho	5,3	43,4	21,236	10,688	239

TABELA 6: Variação de tamanho *T. haemastoma* ao longo do ano, na zona de Perna, considerando-se um total de 20 amostras (0,25 m² cada).

Meses	Amplitude de tamanho (mm)		Tamanho (mm)		Total de indivíduos medidos
	mínimo	máximo	Médio	desvio padrão	
Junho	12,3	43,4	30,089	6,375	079
Julho	14,1	50,0	31,733	6,824	112
Agosto	13,2	46,6	28,519	6,155	207
Setembro	12,7	43,8	29,682	6,590	114
Outubro	12,7	47,5	29,806	6,372	181
Novembro	----	----	-----	-----	---
Dezembro	21,3	46,5	32,732	5,127	147
Janeiro	20,3	46,0	33,753	5,013	131
Fevereiro	19,0	51,3	33,792	5,335	167
Março	26,1	44,0	32,846	4,058	035
Maio	24,7	42,8	33,629	4,470	051
Junho	13,0	51,2	30,092	6,383	126

ABELA 7: Variação de tamanho *T. haemastoma* ao longo do ano, na zona de *Phragmatopoma* considerando-se um total de 20 amostras ($0,25m^2$ cada).

Meses	Amplitude de tamanho (mm)		Tamanho (mm)		Total de indivíduos medidos
	mínimo	máximo	Médio	desvio padrão	
Junho	17,3	40,0	30,573	3,362	052
Julho	22,8	42,6	30,907	3,796	043
Agosto	17,8	49,2	30,099	5,049	081
Setembro	23,0	38,6	31,047	3,296	105
Outubro	13,7	37,4	31,350	3,561	110
Novembro	----	----	-----	-----	---
Dezembro	15,8	38,0	30,103	3,483	122
Janeiro	18,2	37,7	29,308	3,673	146
Fevereiro	22,3	35,7	30,395	2,603	102
Março	23,0	34,5	29,623	2,569	056
Maio	20,0	37,4	29,821	3,128	039
Junho	11,0	50,0	27,372	6,165	094



CLASSES DE TAMANHO (mm)

FIGURA 11: DISTRIBUIÇÃO DE *Thais haemastoma*, POR CLASSES DE TAMANHO, NA ZONA DE *B. solisianus*, EM CADA AMOSTRAGEM.

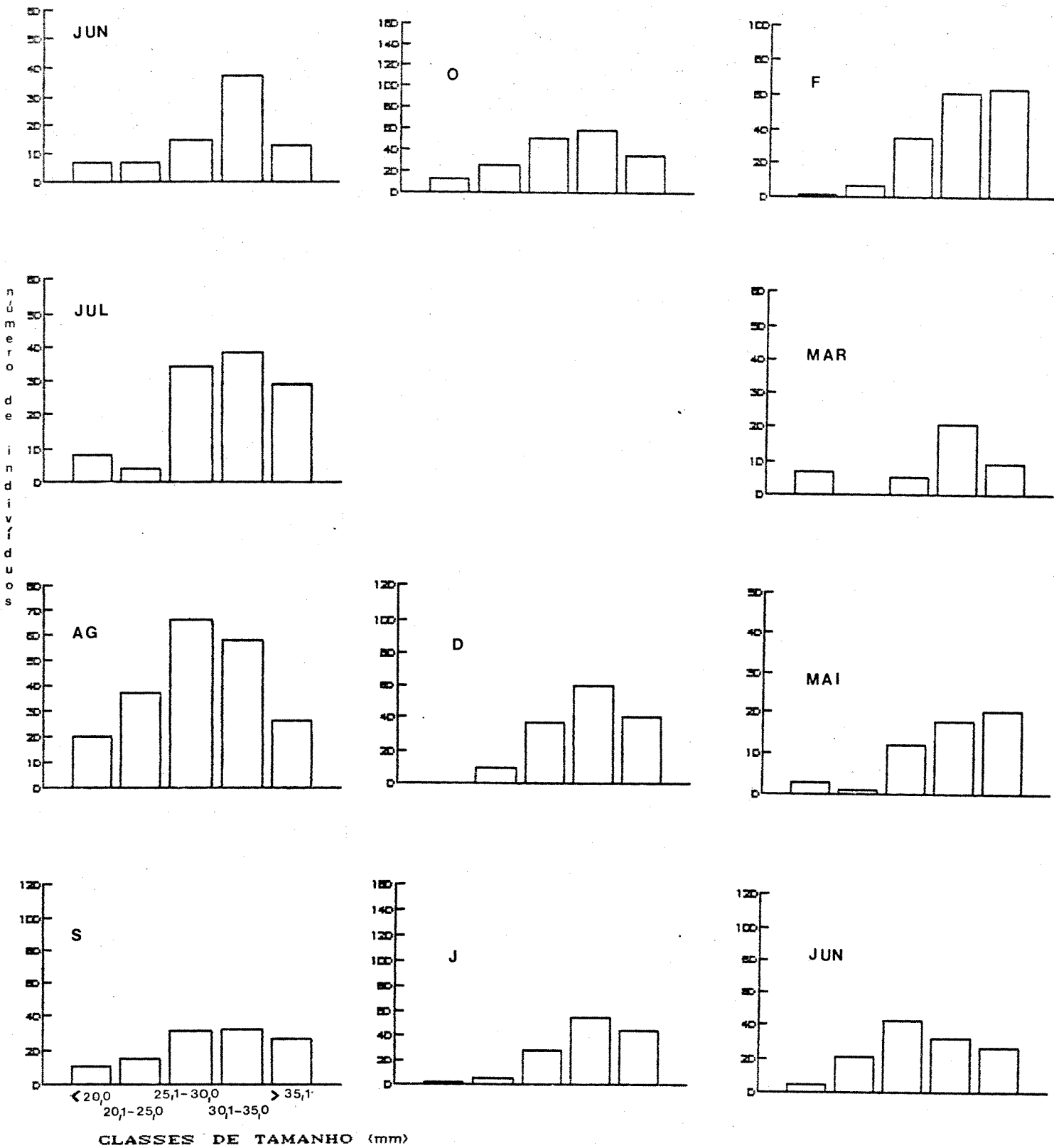


FIGURA 12: DISTRIBUIÇÃO DE *Thais haemastoma*, POR CLASSES DE TAMANHO, NA ZONA DE *P. perna*, EM CADA AMOSTRAGEM.

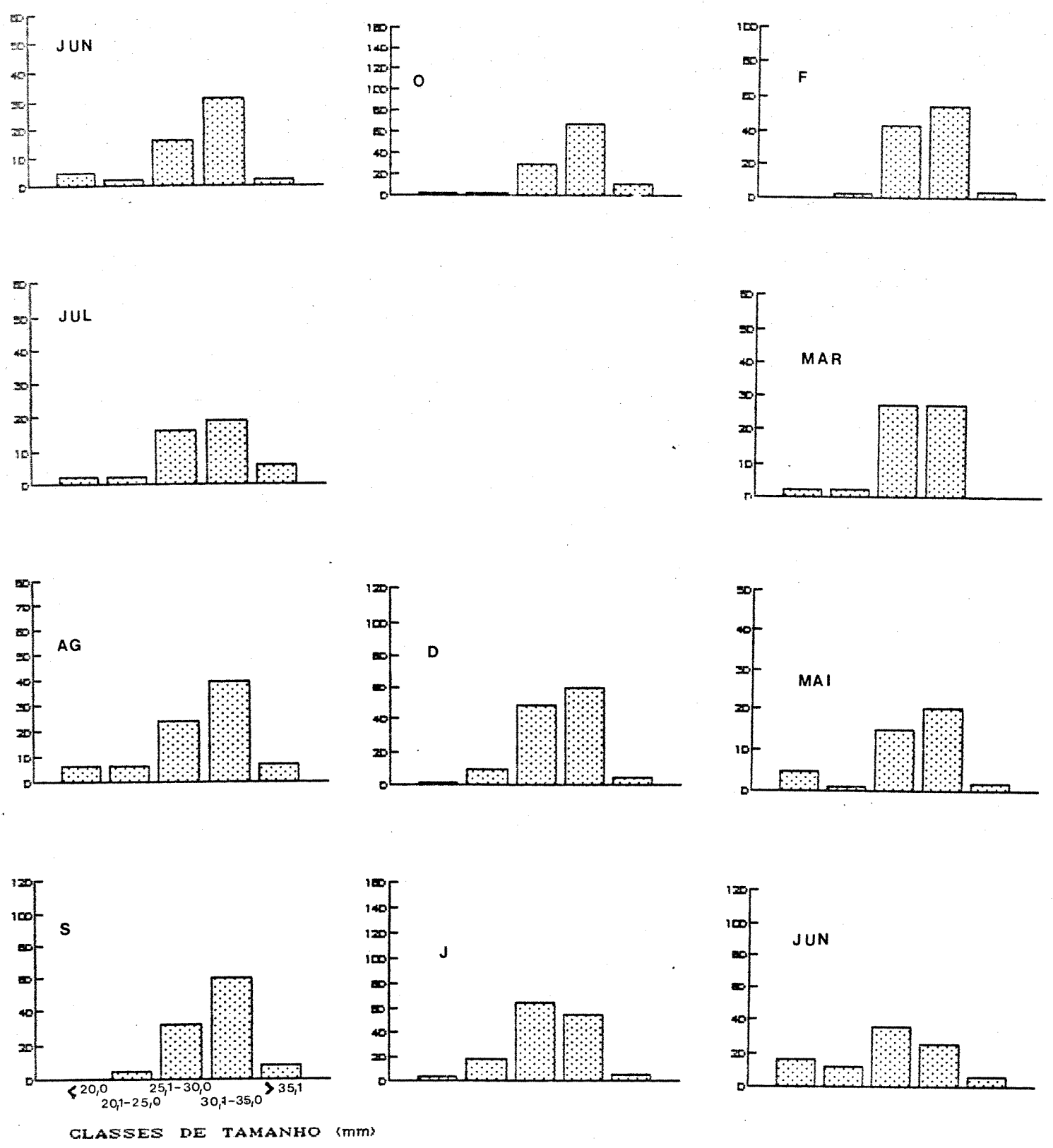
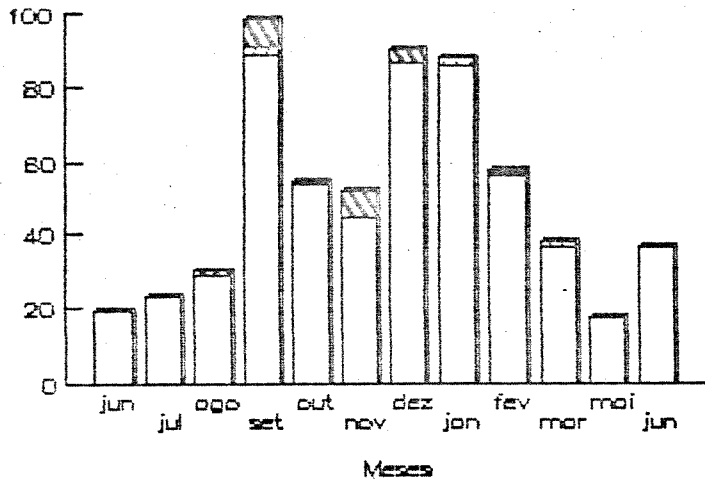
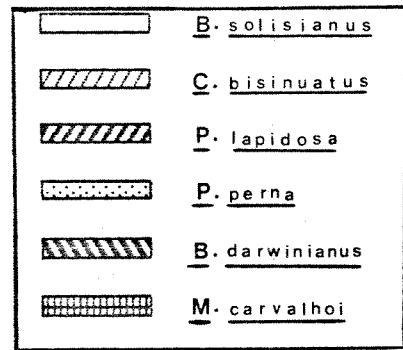
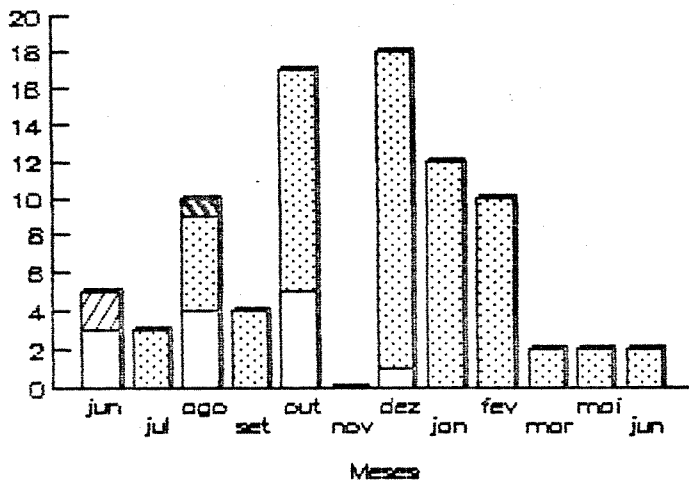


FIGURA 13: DISTRIBUIÇÃO DE *Thais haemastoma*, POR CLASSES DE TAMANHO, NA ZONA DE *P. lapidosa*, EM CADA AMOSTRAGEM.

NÚMERO DE INDIVÍDUOS PREDADOS



ZONA DE *P. perna*



ZONA DE *P. lapidosa*

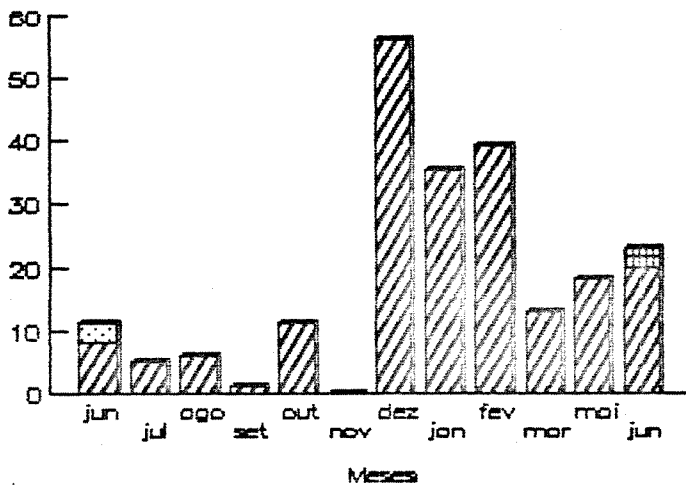


FIGURA 14: ESPÉCIES DE PRESAS SELECIONADAS E NÚMERO DE INDIVÍDUOS PREDADOS POR *Thais haemastoma*, EM CADA AMOSTRAGEM, NAS PRINCIPAIS ZONAS DO COSTÃO.

4. Deslocamento e migração de *T. haemastoma*.

Thais haemastoma é um animal de movimentação lenta. Na 1ª recaptura, em ambas as zonas, os indivíduos estavam todos em torno do ponto de liberação. Na 2ª e 3ª recaptura, com exceção dos migrantes, a maioria dos indivíduos estava distribuída num raio de 10 metros do ponto de soltura. Com relação aos migrantes, o máximo de deslocamento observado foi para o indivíduo nº 98 que na 3ª recaptura foi encontrado a 40 metros do local de liberação. O restante havia se deslocado num raio de aproximadamente 15 metros. Nas Tabelas 8 a 11 são apresentados os dados referentes às recapturas dos indivíduos marcados de *T. haemastoma* em cada zona.

Pode-se constatar (Tabs. 9 e 11) que na 3ª recaptura, 3 meses após a liberação, não foi encontrado qualquer indivíduo coletado numa zona e liberado na outra (grupo introduzido) e já na 2ª recaptura (Tab. 11) foi verificada a migração de indivíduos para sua zona de origem.

5. Seleção e manipulação de presas.

5. 1. Na natureza

Dos 20 predadores mantidos em tocas abandonadas de ouriço-do-mar, apenas 8 se alimentaram no período de estudo. A

Tabela 12 resume os resultados obtidos para esses indivíduos que utilizaram *B. solisianus* como presa.

Conforme pode ser verificado na Tabela 13, indivíduos adultos de *T. haemastoma*, com tamanho médio de 36 mm, utilizaram aproximadamente 5 presas de *B. solisianus* com tamanho médio de 13 mm, em cada alimentação, demorando 12 dias aproximadamente para uma nova incursão alimentar. Neste intervalo, *T. haemastoma* se abriga em fendas ou cavidades, permanecendo completamente inativa.

A regressão linear múltipla do tamanho médio da presa de cada indivíduo (variável dependente), contra tamanho do predador e número de presas consumidas (variáveis independentes) foi significativa com $r^2 = 0,875$ para $n = 8$; tamanho de *Thais*: $b = 0,408$, $T = 5,652$ e $p < 0,01$; número de presas: $b = -1,454$, $T = -4,888$ e $p < 0,01$. Isto significa que quanto maiores os tamanhos médios das presas, maiores os tamanhos dos predadores e menor o número de presas consumidas. A análise de variância dos coeficientes de regressão foi significativa para $p < 0,01$ com $F = 17,546$ e 2 graus de liberdade.

No caso de indivíduos de *T. haemastoma* que utilizaram *P. perna* como presa, não se obteve dados sobre o intervalo entre 2 alimentações mas, com certeza, é maior que aquele apresentado quando a dieta consistiu de *B. solisianus*. Os resultados conseguidos estão resumidos na Tabela 14 para um total de 16 casos referentes a 14 predadores com presas selecionadas.

Desta forma, *T. haemastoma* adulta com tamanho médio de 35 mm aproximadamente, utilizando presas de 40 mm em média, demora cerca de 41 horas se alimentando (Tab. 15). Neste caso, erros sobre o tempo de manipulação da presa são esperados em função de nem sempre ter sido possível determinar o momento exato da escolha da presa ou mesmo o momento do abandono, após o término do processo de alimentação.

A regressão linear múltipla do tempo de manipulação (variável dependente) contra o tamanho de *Thais* e tamanho da presa (variáveis dependentes) não foi significativa para tamanho de *Thais* onde $b = 0,793$, $T = 1,138$ e $p < 0,2$; já para tamanho da presa a regressão é significativa com $r^2 = 0,911$ para $N = 16$, sendo $b = 1,568$, $T = 11,311$ e $p < 0,01$. Isto significa que no caso dos 14 predadores acompanhados, com tamanho variando entre 30,2 e 40,2 mm, indivíduos maiores não predam necessariamente presas maiores. A significância observada é portanto para a relação: tamanho da presa - tempo de consumo onde o aumento do primeiro implica em aumento do segundo. A análise de variância dos coeficientes de regressão foi significativa para $p < 0,01$ com $F = 66,797$ e 2 graus de liberdade.

5. 2. Em laboratório.

Dos experimentos montados em laboratório, obteve-se dados apenas daquele em que se ofereceu *B. solisianus* como presa

para *T. haemastoma* coletada na zona de *Brachidontes*. Os dados estão resumidos nas Tabelas 16 e 17 e são bastante próximos dos obtidos na natureza. Acrescentam, entretanto, o tempo de consumo de 1 indivíduo de *B. solisianus*. Em laboratório, após a alimentação, *T. haemastoma* elimina grande quantidade de fezes, permanecendo, em seguida, inativa durante vários dias.

Com os dados de laboratório desenvolveu-se uma análise de regressão linear múltipla a passos largos (stepwise multiple linear regression) onde, no primeiro modelo considerou-se o tempo de consumo como variável dependente e tamanho de *Thais*, tamanho da presa e total de presas como variáveis independentes. Tamanho de *Thais* não sendo significativo, escolheu-se, como modelo definitivo, o tempo de consumo contra as outras duas variáveis. Neste caso para $n = 10$, $r^2 = 0,928$, b de tamanho de presa = 0,620, $T = 2,847$ e $p < 0,05$ e b do total de presas consumidas = 1,511, $T = 9,314$ e $p < 0,01$. Isso significa dizer que o tempo médio de consumo de todas as presas é maior quanto maior for o tamanho médio da presa e o total de presas consumidas. A análise de variância dos coeficientes de regressão foi significativa com $F = 45,341$ e $p < 0,01$ para 2 graus de liberdade.

TABELA 8: Listagem dos indivíduos recapturados na Zona de *Brachidontes* Controle (1-50); introduzidos (101-150).

1º Recaptura					2º Recaptura						3º Recaptura					
1	2	4	5	7	1	3	4	5	6	15	2	3	7	12	17	18
10	12	15	17	18	16	17	19	20	22	23	22	24	36	41	46	48
19	21	22	24	26	24	28	30	35	36	43	50	63	75	98		
30	33	34	50	104	46	50	104	106	119	120						
106	113	117	118	119	122	145										
122	123	131	133	137												
143	146	148														

TABELA 9: Totais de indivíduos recapturados, controle, introduzidos e migrantes na zona de *Brachidontes*

	RECAPTURAS		
	1º	2º	3º
Total de indivíduos recapturados	33	26	16
Total do grupo controle	19	20	13
Total do grupo introduzido	14	06	00
Total de migrantes coletados na zona de <i>Brachidontes</i> e soltos na de <i>Perna</i>	00	00	03
Total de migrantes coletados na zona de <i>Perna</i> e soltos nela mesma	00	00	00

TABELA 10: Listagem dos indivíduos recapturados na Zona de *Ferna*.
Controle (151-200); introduzidos (51-100).

1º Recaptura					2º Recaptura						3º Recaptura					
51	54	55	63	68	45	51	55	61	63	74	15	45	108	111	112	113
72	74	154	157	162	82	99	103	105	109	110	117	120	128	136	138	140
163	167	168	169	173	111	115	116	121	125	127	146	147	155	159	164	171
174	178	179	181	183	130	136	140	141	144	146	175	177	183	185	192	197
185	188	193	194	197	148	150	152	153	154	155	199					
199					156	161	163	166	168	169						
					171	175	176	177	183	185						
					192	194	196	197								

TABELA 11: Totais de indivíduos recapturados, controle, introduzidos e migrantes na zona de *Ferna*.

	RECAPTURAS		
	1º	2º	3º
Total de indivíduos recapturados	26	46	25
Total do grupo controle	19	20	11
Total do grupo introduzido	07	07	00
Total de migrantes coletados na zona de <i>Ferna</i> e soltos na de <i>Brachidontes</i>	00	18	12
Total de migrantes coletados na zona de <i>Brachidontes</i> e soltos nela mesma	00	01	02

TABELA 12: Número e tamanho de indivíduos de *B. solisianus* utilizados como presa por *T. haemastoma* em um ciclo de maré (12 h aproximadamente), e intervalos para novas incursões alimentares.

<i>T. haemastoma</i> (predador)		<i>B. solisianus</i> (presa)						
Ind. tamanho Nº (mm)	Nº de ind. predados	Tamanho da presa (mm)					Intervalo p/ nova incursão alimentar (dias)	
01 33,3	05	10,3	10,8	11,5	12,7	13,1	11	
12 36,5	05	12,5	12,5	13,3	14,0	14,3	10	
17 32,0	04	11,6	12,8	13,5	13,8		11	
22 34,0	05	11,8	12,0	13,0	13,8	15,0	12	
28 37,4	06	10,5	10,7	11,8	12,0	13,7	14,3	14
33 38,0	06	11,7	12,0	12,5	12,8	13,1	13,7	13
36 38,5	05	13,4	13,5	14,7	14,8	15,4	14	
46 39,0	05	12,5	13,7	14,8	15,2	15,5	12	

TABELA 13: Médias, desvios, amplitude (mínimo e máximo) para tamanho de *T. haemastoma*, tamanho e número de presas consumidas (*B. solisianus*) e intervalo para nova incursão alimentar.

	Tamanho (mm) de <i>T. haemastoma</i>	Tamanho (mm) da presa	Número de presas consumidas	Intervalo (dias) para nova incursão alimentar
Minímo	32,0	11,680	4	10
Máximo	39,0	14,360	6	14
Média	36,088	13,068	5,125	12,125
Desvio Padrão	2,637	0,949	0,641	1,458

* Tamanho presa = tamanho médio das presas de cada indivíduo citado na Tab. 12.

TABELA 14: Tamanhos e tempo total de manipulação de indivíduos de *P. perna* utilizados como presa por *T. haemastoma*, na natureza.

<i>T. haemastoma</i> (predador)		<i>P. perna</i> (presa)	Tempo total de Manipulação (horas)
Ind. Nº	Tamanho (mm)	Tamanho (mm)	
112	37,1	52,7	63
115	36,7	48,8	49
125	30,2	41,0	31
136	34,5	54,8	65
152	37,1	37,2	42
168	35,9	53,5	77
169	36,4	22,0/55,0	12/58
175	32,4	29,0	28
176	33,5	34,0	18
177	32,4	44,4	48
185	36,0	34,7	28
192	35,0	13,5	06
196	38,2	48,7	52
197	40,2	20,8/56,4	10/72

TABELA 15: Médias, desvios, amplitude (mínimo e máximo) para tamanho de *T. haemastoma*, tamanho das presas consumidas (*P. perna*) e tempo de manipulação da presa.

	Tamanho (mm) de <i>T. haemastoma</i>	Tamanho (mm) da presa	Tempo de Manipulação (horas)
Mínimo	30,2	13,5	06
Máximo	40,2	56,4	77
Média	35,763	40,406	41,188
Desvio padrão	0,682	13,700	22,854

TABELA 16 : Seleção de presa (*B. solisianus*) por *T. haemastoma* em laboratório até a saciação. Sob os tamanhos de cada indivíduo de *Thais* estão os tamanhos (mm) das presas consumidas

Horários de observação	Tamanhos (mm) <i>T. haemastoma</i>									
	32,0	34,0	35,5	37,0	37,3	38,0	38,5	39,0	39,4	40,0
11:00	16,7		13,5				12,7		11,8	12,4
12:00		14,3			10,8			12,0		
13:00			14,0			10,8	13,5	13,3	11,3	12,7
14:00		15,8		12,8	10,8	11,5		13,1		12,4
15:00			13,8				11,5			13,0
16:00		13,6			12,2	13,5			12,8	12,8
17:00			15,0			13,7	13,8	12,3	15,0	
18:00		11,2		11,8	14,0					11,7
19:00		12,3	15,6			14,0	14,5	14,0	15,5	
20:00					15,0					12,6
21:00			13,7			15,8	16,3	13,6	16,2	13,7
22:00										14,2
23:00								15,3		
24:00										
Total de presas consumidas	05	05	04	04	06	05	06	07	07	07
Tempo (horas) p/ consumir todas as presas	09	10	08	06	10	09	11	12	11	12

TABELA 17: Médias, desvios e amplitude (máximo e mínimo) para tamanho de *T. haemastoma*, tamanho da presa, tempo de consumo de cada presa, total de presas consumidas e tempo de consumo de todas as presas; dados obtidos de experimentos de laboratório.

	Tamanho (mm) de <i>T. haemastoma</i> (predador)	Tamanho (mm) de <i>B. solisianus</i> (presa) *	Tempo (h) de consumo de 1 presa **	Tempo (h) total de consumo	Total de presas consumidas
Mínimo	32,0	12,1	1,667	06	04
Máximo	40,0	14,675	2,333	12	07
Média	37,070	13,254	1,972	9,8	5,6
Desvio padrão	2,545	0,874	0,203	1,874	1,174

* Tamanho da presa = tamanho médio das presas de 1 indivíduo de *T. haemastoma*

** Tempo de consumo = tempo médio de consumo de 1 presa de 1 indivíduo de *T. haemastoma*

6. Preferência por local de perfuração na concha de *P. perna*.

Thais haemastoma perfura a concha de *P. perna* preferencialmente no lado dorsal, em uma região próxima à charneira (Fig. 15).

Pela divisão da valva em duas zonas (Fig. 16), foi verificado que a região 1 apresenta uma parte mais calcificada e grossa (Fig. 16 - região 1G) e outra mais fina, superiormente (Fig. 16 região 1F). O local menos espesso da concha, entretanto, corresponde à região 2 da valva e, conforme pode ser verificado na Tabela 18, não é o preferido para a perfuração.

Ao se analisar a presença do furo nas partes fina e grossa da região 1 verifica-se que a primeira é significativamente o local preferido (Tab. 18).

Após a perfuração da concha de *P. perna*, o predador introduz sua probóscide e consome o conteúdo interno rejeitando, entretanto, a borda do manto, pedaços de brânquias e de músculos adutores, retratores e do bisso.

Verificando-se a anatomia interna de *P. perna* (Fig. 17), observa-se que ao local preferido para perfuração correspondem órgãos importantes da massa visceral como o hepatopâncreas e o estômago.

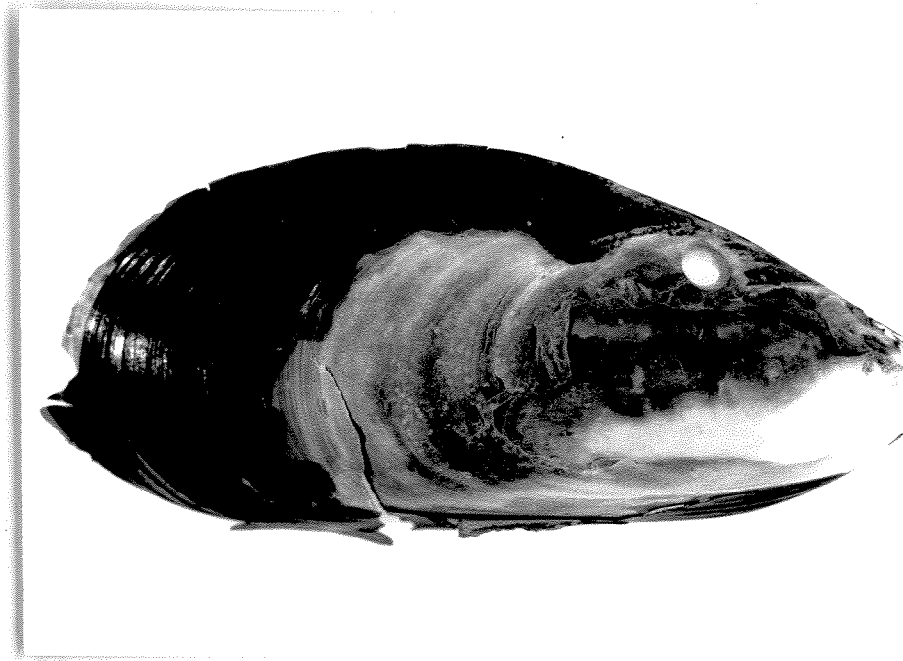


FIGURA 15: VALVA DIREITA DE *Perna perna* MOSTRANDO O LOCAL PREFERIDO POR *Thais* PARA PERFURAÇÃO DA PRESA.

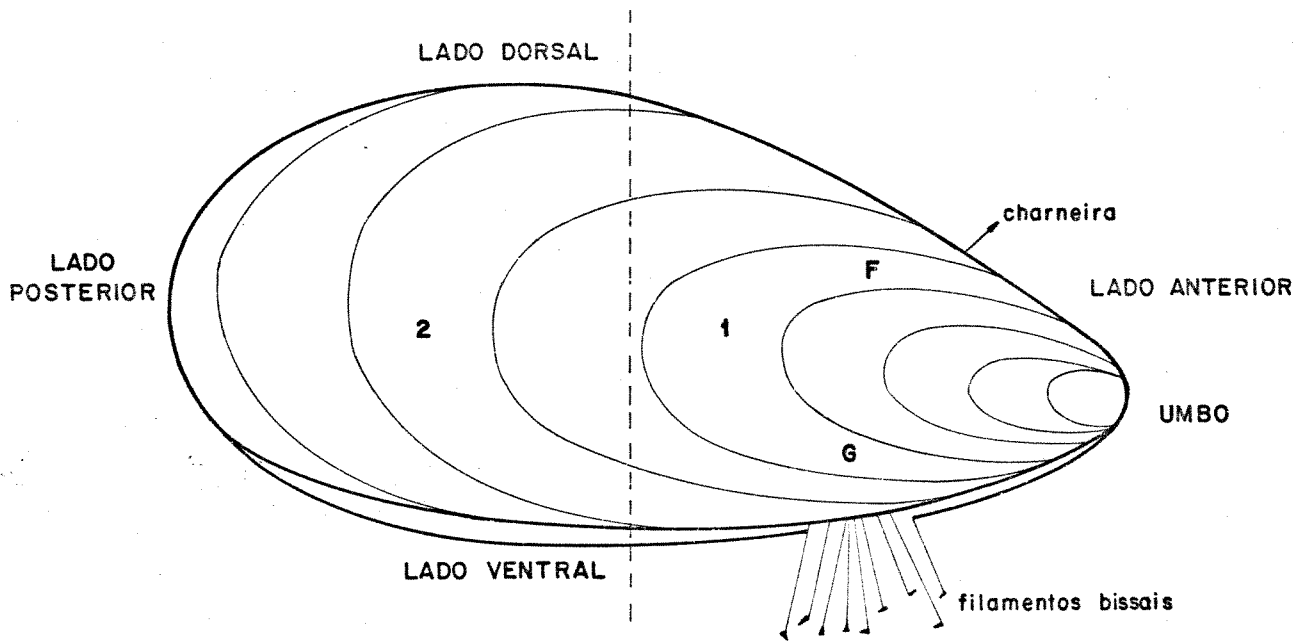


FIGURA 16: DESENHO ESQUEMÁTICO DA VALVA DIREITA DE *Perna perna* MOSTRANDO A DIVISÃO ESTABELECIDADA EM REGIÕES PARA A LOCALIZAÇÃO DOS FUROS DE PREDACÃO. 1 E 2 = REGIÕES. F = PARTE MAIS FINA DA REGIÃO 1 E G = PARTE MAIS GROSSA DA REGIÃO 1.

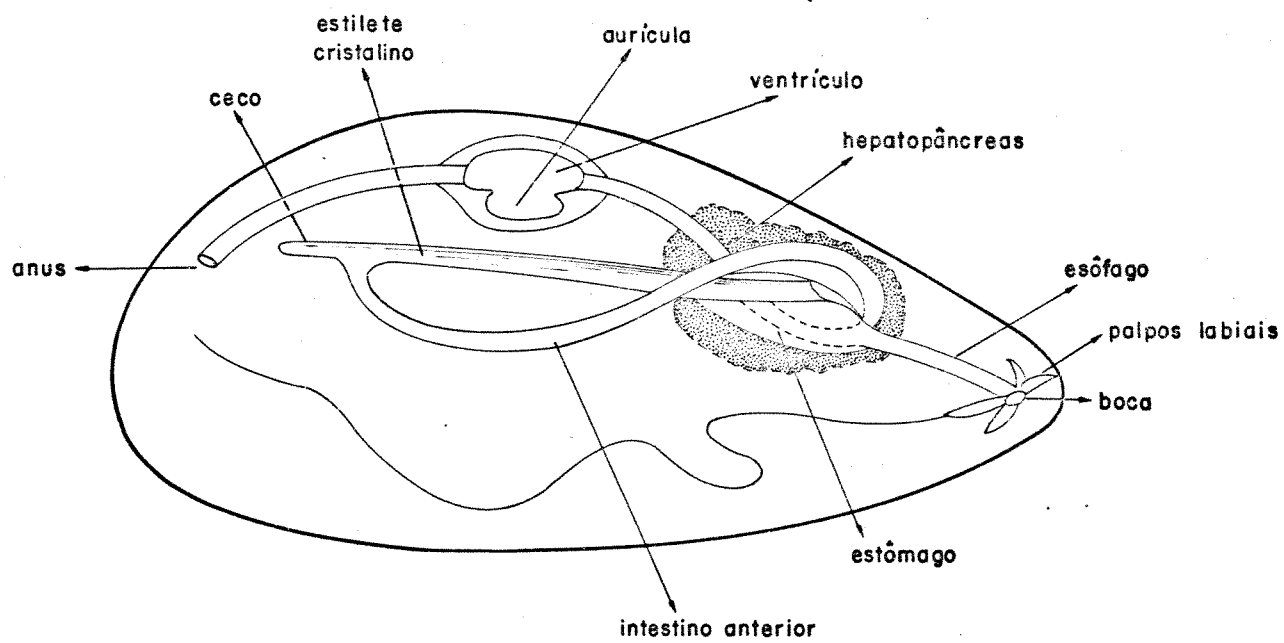


FIGURA 17: DESENHO ESQUEMÁTICO DO APARELHO DIGESTIVO DE *Perna perna*.

TABELA 18: Número e localização das perfurações causadas pela predação por *T. haemastoma* em 50 valvas de *P. perna*. Região 1 mais calcificada que a região 2; χ^2 da diferença observada = 7,220, $p < 0,01$. Região 1 dividida em parte fina e parte grossa; χ^2 da diferença observada = 16,926, $p < 0,01$. Graus de liberdade = 1.

	Região 1	Região 2
Número de perfurações	35	15
	Parte fina	Parte grossa
	29	06

7. Riscos de sobrevivência do predador.

Não foi verificado, durante o estudo, qualquer indivíduo de *T. haemastoma* sendo predado. Entretanto através de informações obtidas de habitantes e pescadores locais pode-se sugerir, que na Juréia, peixes de médio a grande porte, que têm também por hábito procurar alimento no costão por ocasião das preamares, são os principais inimigos naturais de *T. haemastoma*. Nessa pesquisa com os autóctones, foram citados como já encontrados com saquiritá no trato digestivo, os seguintes peixes: *Archosargus* sp. (sargo), *Trachinotus falcatus* (pampo), *Epinephelus guaza* (garoupa), *Pogonias cromis* (miraguaia), *Lutjanus* sp. (caranha), *Mycteroperca rubra* (badejo), *Lobotes surinamensis* (prejereva), *Epinephelus itajara* (mero), *Halichoeres* sp. (budião) e *Kyphosus* sp. (pirajica). Todos estes peixes têm dentição adaptada para a retirada de moluscos de costões, apresentam dentes molariformes ou faríngeos capazes de triturar conchas e, ainda segundo informações dos caiçaras, dificilmente chegam à zona de *Brachidontes*, mesmo por ocasião de maré alta.

Thais haemastoma tem um pé bem desenvolvido, o que lhe permite boa aderência ao substrato. O desalojamento da rocha pode significar a morte do indivíduo, principalmente se ele cai em fundo arenoso.

Durante o estudo verificou-se, em diversas ocasiões, aglomerados de *Thais* em torno de um único mexilhão (Fig. 18).

Muitas vezes os predadores ficavam uns sobre os outros na tentativa de chegar até a presa. A análise desses aglomerados mostrou que normalmente a presa era grande e já havia sido perfurada por pelo menos um predador. A presa ferida atraía, portanto, outros indivíduos de *T. haemastoma*.

Em uma ocasião, um predador em observação havia tocado com os tentáculos e rejeitado 3 indivíduos de *P. perna* e já se distanciava cerca de 30 cm dessas presas quando uma pessoa pisou e esmagou um dos mexilhões. Em questão de minutos aquele predador voltou-se em direção às presas e começou a se alimentar daquela acidentada, confirmando portanto a sua capacidade de ser atraído por presas feridas.

Estes fatos foram observados apenas na zona de *Perna* e não foram raras as vezes em que choques de ondas desalojaram vários indivíduos desses aglomerados, colocando em risco a sobrevivência dos mesmos.

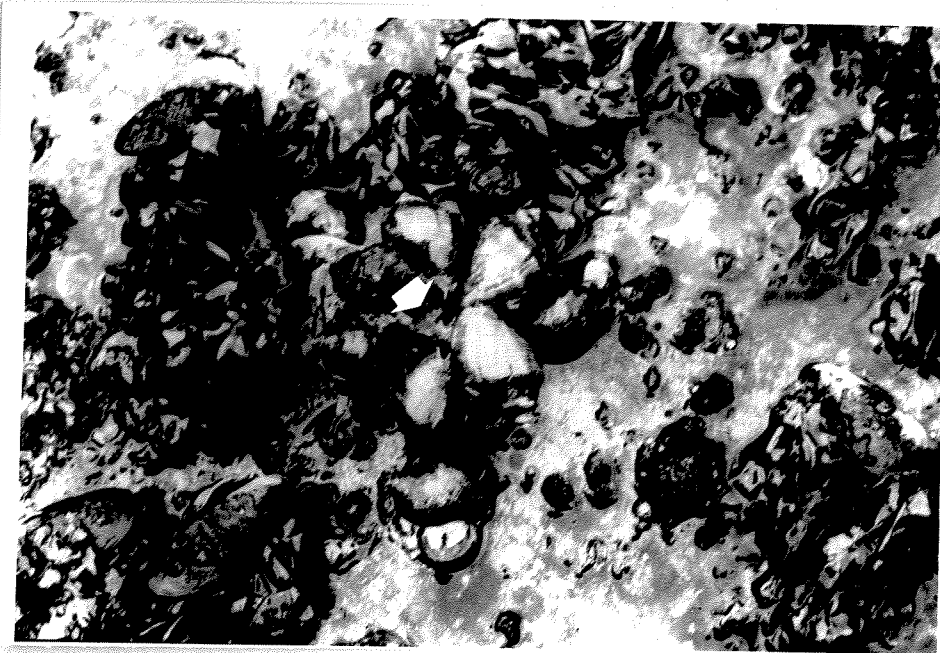


FIGURA 18: AGLOMERAÇÃO de *Thais haemastoma* EM TORNO DE 1 INDIVÍDUO GRANDE DE *Perna perna* RECÉM-SELECIONADO POR UM PREDADOR.

DISCUSSÃO

Neste trabalho fica estabelecida a importância de fatores bióticos e abióticos na ecologia alimentar de *Thais haemastoma*. Portanto a indagação da influência dos mesmos, caso a caso, torna-se essencial para o entendimento de como tais forças seletivas interagem determinando a distribuição e a escolha de alimento pelo predador.

Segundo Kushlan (1979), a densidade, a distribuição e a qualidade da presa podem determinar a distribuição e o tipo de alimento utilizado pelo predador. Magalhães (1988) constata que a disponibilidade de alimento reflete diretamente na abundância do predador e mostra que maiores populações de *T. haemastoma* são encontradas em ambientes mais expostos à ação de ondas, onde os bancos do mexilhão *Perna perna*, sua principal presa, são também maiores.

Na Juréia, das 11 espécies potencialmente utilizáveis como alimento por *T. haemastoma*, 7 são abundantes: *Perna perna*, *Brachidontes solisianus*, *B. darwinianus*, *Crassostrea rhizophorae*, *Acmaea subrugosa*, *Citharus bisinuatus* e *Phragmatopoma lapidosa*.

Crassostrea rhizophorae e *B. darwinianus* escapam da predação pela localização em microhabitats marginais (respectivamente em pedras no leito e foz do Rio Verde) onde *T. haemastoma* não ocorre ou é rara devido provavelmente a uma menor tolerância a baixas salinidades. Gunter (1979) comprova

experimentalmente que, em condições naturais, ostras podem sobreviver em salinidades mais baixas que *T. haemastoma* de tal forma que seus habitats podem se estender por áreas onde a salinidade média é menor que aquela que *Thais* tolera.

Acmaea subrugosa e *C. bisinuatus* podem ser preteridos talvez em função do pequeno retorno energético já que ambas as presas são pequenas e, no caso da primeira, a distribuição menos agregada implicaria em maior tempo gasto na procura do alimento pelo predador. Estas observações parecem concordar com as premissas de MacArthur & Pianka (1966), segundo as quais a dieta do predador deve ser entendida em termos de ganho líquido de energia em função da energia gasta na procura da presa. Conforme enfatizado por Emlen (1966 a) a seleção natural tenderia a favorecer o desenvolvimento de preferências alimentares que poderiam, por sua direção e intensidade, e dentro das limitações físicas e fisiológicas da espécie, maximizar a entrada calórica líquida por indivíduo, por unidade de tempo.

A utilização praticamente desprezível das espécies *Modiolus carvalhoi*, *Fissurella clenchi*, *Tetraclita stalactifera* e *Megabalanus coccopoma*, como alimento, por *T. haemastoma* é atribuída principalmente à própria escassez desses recursos sendo, portanto, muito baixa a frequência de encontros predador-presa.

Butler (1953) e Radwin (1968) registram que *T. haemastoma* se alimenta principalmente de mexilhões, ostras,

cracas e outros bivalves e, dependendo da abundância, pode-se acrescentar como componentes importantes da dieta desse muricídeo, moluscos vermetídeos (Inghan & Zischke, 1977) e poliquetos tubícolas (Duarte & Holler, 1987).

Na Juréia as presas mais utilizadas por *T. haemastoma*, *P. perna*, *B. solisianus* e *P. lapidosa*, são abundantes formando densos bancos e colônias que persistem ao longo do ano com alguma variação de densidade.

Inghan & Zischke (1977), estudando a preferência de várias espécies de *Thais* pelo vermetídeo *Spiroglyphus annulatus* em Pigeon Key na Flórida, entendem que essa escolha pode ser explicada pela abundância e facilidade do predador em atingir a presa (forçando o opérculo e inserindo a probóscide na concha tubular). Devido ao pequeno tamanho da presa, a taxa de consumo torna-se muito alta e os predadores gastariam muito tempo alimentando-se.

Embora pertencentes a grupos taxonômicos distintos, *Spiroglyphus* e *Phragmatopoma* têm várias semelhanças: ambos são tubícolas, coloniais e apresentam opérculo para fechamento do tubo. É possível que *T. haemastoma*, ao utilizar *P. lapidosa* como presa, também gaste muito do seu tempo alimentando-se.

A menor densidade e tamanho médio e a ausência de indivíduos grandes (> 35,1 mm) de *Thais* na zona de *Phragmatopoma* indicam que este poliqueto é uma presa secundária e o que determina a sua escolha por indivíduos da população do predador é

a sua grande abundância como recurso e o fato de suas colônias invadirem, periodicamente, as zonas de *Perna* e *Brachidontes*, onde o predador também atinge maior densidade. Portanto, *P. lapidosa* parece constituir uma presa utilizada principalmente por indivíduos pequenos e médios de *Thais* e que podem mudar sua dieta à medida que encontram presas melhores. Embora a especialização possa levar a uma maior eficiência na alimentação, existe de um modo geral, uma flexibilidade que permite ao animal a mudança de dieta, quando necessária (Heinrich, 1976, 1979,; Laverty, 1980, Werner et al, 1981). Por outro lado, preferências alimentares podem ser determinadas pela disponibilidade da presa no local de estabelecimento do predador, e a dieta de sua vida inteira ser, portanto, definida por chances de eventos, já no início de sua vida bentônica (West, 1988).

Mexilhões são citados como importantes componentes da dieta de diversas espécies do gênero *Thais* (Hancock, 1960; Largen, 1967; Feare, 1970; Morgan, 1972; Menge 1976, 1978 a, b; Menge & Sutherland, 1976; Lubchenco & Menge, 1978; Jacobi, 1984; Magalhães, 1988; Marini, 1988; West 1986, 1988), sendo muitas vezes referidos como as principais presas de *Thais* (Bayne & Scullard, 1978; Hughes & Dunkin, 1984 a; Magalhães, 1988). Cracas constituem também importantes presas (Moore, 1936; Connell, 1961 a, b; Largen, 1967; Morgan, 1972; Menge, 1978 a; Palmer, 1983; Dunkin & Hughes, 1984).

Os mitilídeos *P. perna* e *B. solisianus* constituem as principais presas de *T. haemastoma* e além de estarem distribuídas em zonas distintas, apresentam também nítidas diferenças de tamanho. Rios (1975) fornece para *B. solisianus* as dimensões de 15 x 7 mm e para *P. perna*, 90 x 35 mm.

Embora ambas as espécies de presa sejam abundantes ao longo do ano, a divisão da população de *T. haemastoma* em subpopulações que ocupam os diferentes estratos não é equitativa. A densidade do predador é sempre maior na zona de *Brachidontes*.

Magalhães (1988), analisando populações de *T. haemastoma*, verificou que a disponibilidade de alimento é maior, porém menos variada, nos locais batidos quando comparados aos abrigados, sendo que nos primeiros *P. perna* constitui um recurso praticamente exclusivo para os caramujos enquanto que em ambientes protegidos, além desta espécie ser escassa, outros bivalves como *Brachidontes* sp, *Crassostrea* sp, gastrópodes herbívoros, cirripédios e poliquetos coloniais também ocorrem, embora em pequena abundância devido à extensa cobertura de algas que ocupa boa parte do costão.

Se a espécie de *Brachidontes* citada por Magalhães (1988) for *B. solisianus*, como é o esperado, e se, conforme observado pela autora, ela é mais comum em ambiente protegido, pode-se deduzir que na Juréia sua ocorrência e abundância, em se tratando de um ambiente exposto à ação de ondas, está ligada a fatores locais, sendo extremamente importante a heterogeneidade

estrutural do mediolitoral superior, onde ocorre o banco de *S. solisianus*. A maior tridimensionalidade do ambiente, nesta região, com certeza minimiza os efeitos dos choques de ondas, possibilitando a sobrevivência de espécies mais susceptíveis à ação desse fator abiótico.

Portanto a maior disponibilidade de abrigos na zona de *Brachidontes* associada à abundância de alimento pode estar determinando a maior densidade do predador neste estrato. Já a bidimensionalidade do ambiente na zona de *Perna*, por sua vez, torna esta região mais desprotegida à ação de ondas.

Com relação à abundância de *T. haemastoma*, observa-se na Juréia, uma sazonalidade semelhante à registrada para regiões temperadas, isto é, a densidade aumenta nos meses mais quentes do ano, diminuindo drasticamente no outono e inverno (Lewis, 1964; Menge, 1976, 1978 a). É diferente, por exemplo, das observações efetuadas por Menge & Lubchenco (1981) no Panamá, onde a atividade de forrageamento de predadores e herbívoros não mostra qualquer sazonalidade.

Entretanto, assim como observado por Menge (1978 a) em regiões temperadas, a queda na densidade de *T. haemastoma* deve ser fictícia, pois nos meses correspondentes ao outono e inverno, os caramujos devem se refugiar em fendas e cavidades mais profundas não sendo, por isso, detectados pelos métodos de amostragem. É fato, no entanto, que a atividade de forrageamento diminui nos meses mais frios do ano.

Essa diminuição de atividade e aparente queda da abundância do predador pode estar relacionada à maior agitação do mar e conseqüente aumento de intensidade dos choques de ondas, mas deve-se salientar também que essa inatividade precede o pico de reprodução da espécie. Hughes (1986) afirma que muitos muricídeos agregam-se durante o inverno para depositar cápsulas de ovos e que essas aglomerações excluem o forrageamento, provocando a perda de peso na época de reprodução. Stickle (1975) observa que, do peso perdido por *Thais lamellosa*, na estação reprodutiva, 45% é para a produção de ovos e fluído intracapsular e 36%, para a produção das próprias cápsulas.

Portanto, durante a primavera e o verão, a atividade de forrageamento de *T. haemastoma* sendo mais intensa, poderia possibilitar um acúmulo de reservas que, em grande parte, seria alocado para a reprodução. A relativa inatividade que precede o período reprodutivo e coincide com os meses de mar mais agitado, deve estar relacionada com a maturação das gônadas associada a um maior risco de sobrevivência, principalmente se for levado em conta que a perda de indivíduos reprodutivos implica em menor progênie. Segundo Hughes (1986) todas as fases do ciclo reprodutivo estão sob controle hormonal e evidências sugerem que os níveis de hormônios reprodutivos em moluscos são influenciados por fatores ambientais tais como fotoperíodo, temperatura e estado nutricional.

A população de *T. kaemastoma*, na Juréia, se distribui por toda a região entremarés, cuja fisionomia é predominantemente fornecida pelas três zonas que correspondem às suas principais presas (*P. perna*, *B. solisianus* e *P. lapidosa*). A análise da escolha da presa, ao longo do ano, mostra que, em cada estrato, a mais abundante é também a mais selecionada, muito embora outras espécies potencialmente utilizáveis estejam também presentes, porém em densidades mais baixas.

Depois que MacArthur & Pianka (1966) e Emlen (1966 a) assumiram que a seleção natural favoreceria o aparecimento de preferências alimentares que maximizassem a entrada calórica líquida por indivíduo por unidade de tempo, diversos autores procuraram explicar os fatores envolvidos na composição da dieta dos animais (Emlen, 1968; Levins & MacArthur, 1969; Tullock, 1970; Rapport, 1971; Schoener, 1971; Pulliam, 1974; Griffiths, 1975; Pyke *et al.*, 1977; Hughes, 1980; Pyke, 1984; Stephens & Krebs, 1986).

A maioria, entretanto, dos modelos que fazem uma previsão da dieta ótima, baseados na premissa de maximização de energia, assume que o predador reconhece todos os tipos de presa instantaneamente e que, para cada tipo, existe um tempo de manipulação constante, independente da taxa de encontros presa-predador (Emlen, 1966 a; Schoener, 1971; Pullian, 1974; Werner & Hall, 1974; Charnov, 1976).

Vários modelos dão um peso muito grande à abundância da espécie de presa na escolha do alimento pelo predador (Emlen, 1966 a; Griffiths, 1975; Estabrook & Dunhan, 1976).

Segundo Emlen (1966 a), um animal pode utilizar com maior frequência determinado alimento se ele for mais abundante, mesmo que um outro seja mais rico e possa ser mais eficientemente explorado. Hughes (1979) afirma que um tipo de presa subótimo pode ser incluído na dieta do predador se sua abundância relativa é alta. Griffiths (1975) observa que invertebrados e vertebrados larvários tendem a se alimentar como maximizadores numéricos, isto é, eles aceitam a presa tão logo a encontrem, enquanto que vertebrados adultos tendem a se alimentar como maximizadores de energia. Pyke *et al.* (1977) em sua revisão sobre a teoria de forrageamento ótimo, analisando uma série de modelos e trabalhos, notam que, ao menos teoricamente, um animal nunca se especializaria num tipo de alimento menos preferido, apesar de sua abundância, e que o predador é capaz de estabelecer um "ranking" dos alimentos que compõem sua dieta.

Na Juréia as três espécies de presa de *T. haemastoma* são abundantes e apresentam uma distribuição agregada. Cada uma delas domina numericamente a sua zona, de forma que a partir do momento em que um indivíduo de *Thaís* se instale num desses estratos, a probabilidade de encontro dessa presa, embora não quantificada, deve ser maior que a de uma outra espécie.

As três espécies de presas em suas respectivas zonas são tão abundantes de tal forma que a escolha da mais comum do estrato pelo predador torna o tempo de procura praticamente desprezível.

Se as espécies de presas estivessem distribuídas aleatoriamente no costão, aí sim a situação poderia ser diferente da observada. Portanto, concorda-se com Emlen (1966 a), Griffiths (1975) e Hughes (1979) pois a abundância de um determinado item alimentar tem um peso bastante grande no estabelecimento da dieta do predador e com isso explica-se a escolha da presa em cada estrato mas não as diferenças observadas entre estratos.

Se a densidade de *T. haemastoma* é sempre muito maior na zona de *Brachidontes*, outros fatores muito importantes devem estar agindo neste tipo de distribuição observada.

Vários autores, trabalhando com seleção de alimento e muitas vezes testando modelos de forrageamento ótimo, têm sentido a necessidade de incorporação de novos parâmetros para uma melhor expressão da realidade (Menge 1978 b, West, 1986, 1988).

Hughes (1979) incorpora o tempo de reconhecimento, a probabilidade de erro na identificação da presa e a aprendizagem, num modelo tradicional de forrageamento ótimo. West (1986, 1988) mostra grandes variações entre indivíduos de uma mesma população na escolha do alimento e atribui essas diferenças a condicionamento ingestivo, aprendizagem e variabilidade genética.

Embora o presente trabalho não tenha a pretensão de testar a teoria de forrageamento ótimo, alguns resultados aqui apresentados indicam claramente que certos fatores, como por exemplo a aprendizagem e o condicionamento ingestivo, precisam ser inseridos nos modelos tradicionais para uma maior identidade com o que realmente ocorre na Natureza.

West (1988) ao verificar diferenças de dieta entre indivíduos de uma mesma população, encontrando inclusive indivíduos generalistas e especialistas, mostra que a experiência prévia influencia a dieta do predador.

Hughes & Dunkin (1984 b) também mostram, experimentalmente, como a experiência com uma determinada espécie de presa é fundamental na manutenção da dieta do predador, ressaltando inclusive que a presença, no ambiente, de uma presa mais proveitosa não implicaria em sua seleção pelo predador se anteriormente ela não tivesse feito parte de sua dieta. Os experimentos destes autores com *Nucella lapillus* sugerem que o efeito da experiência de dieta persiste por pelo menos 2 meses mesmo em presença de outras espécies de presa. Essa preferência poderia ser alterada quando a presa normalmente selecionada, resultante do condicionamento ingestivo, caísse a densidades muito baixas. Também o consumo sequencial de um alimento específico resulta numa maior eficiência de exploração do mesmo (Dunkin & Hughes, 1984; Hughes & Dunkin, 1984 a).

Esse efeito de longo prazo da experiência de dieta para *Nucella lapillus* também foi verificado para os moluscos *Urosalpinx cinerea* (Wood, 1968), *Acanthina spirata* (Murdoch, 1969), *Lepsiella vinosa* (Bayliss, 1982) e *Aeolidia papillosa* (Hall et al., 1982).

Gastrópodos carnívoros da região entremarés são caracteristicamente lentos (Hughes, 1986) e suas preferências alimentares podem ser estabelecidas já no início de suas vidas bentônicas por aprendizagem e condicionamento ingestivo (West, 1988).

Os experimentos com marcação, transferência entre estratos e recaptura de *T. haemastoma* indicam haver uma clara tendência dos indivíduos em retornar à sua zona de origem. Foi também verificado que espécimes originários de uma zona e liberados em outra não foram encontrados se alimentando da nova presa enquanto que vários do grupo controle (originários e liberados na mesma zona) foram observados em pleno processo de alimentação.

Esses resultados sugerem que indivíduos de *T. haemastoma* que tiveram experiência prévia com uma de suas presas (*B. solisianus* ou *P. perna*) tendem a continuar selecionando a mesma espécie, ou seja, aquela cuja aprendizagem e condicionamento anteriores proporcionaram uma maior eficiência de exploração. Certamente a separação espacial das duas espécies de presa, associada à abundância de ambas e à lentidão do predador,

podem determinar a ocorrência de predadores, num mesmo estrato, durante toda a sua fase bentônica. Se o sistema estudado fosse do tipo protegido, onde as zonas são menos definidas e a distribuição das espécies de presas menos regulares, o estabelecimento e manutenção da dieta, com certeza seria diferente.

De fato, como sugerido por MacArthur & Pianka (1966), ambientes mais produtivos podem levar a uma dieta mais restrita com relação ao número de espécies exploradas enquanto que ambientes compostos por manchas de espécies de presas ("patchy environment") desestimulariam a especialização, pois isso poderia significar um maior gasto na procura do alimento.

Se para *T. haemastoma*, assim como para *N. lapillus*, mudanças na dieta ("switching") demoram meses, as migrações para os microhabitats com maior abundância da espécie à qual o predador foi condicionado, tornam-se favorecidas face a um novo processo de aprendizagem na manipulação de um novo item alimentar.

A menor recaptura de migrantes na zona de *Brachidontes* (indivíduos coletados nesta zona e liberados na de *Ferna*) com certeza deve-se à maior heterogeneidade espacial deste estrato diminuindo a probabilidade de encontro desses indivíduos por estarem abrigados em fendas e cavidades. Já a maior bidimensionalidade da zona de *Ferna* facilita o encontro dos indivíduos marcados.

A detecção dos locais onde se encontram as presas que indivíduos predadores aprenderam a utilizar pode ser devida em grande parte, a mecanismos fisiológicos como por exemplo a olfação, já constatada como importante processo envolvido na percepção de presas distantes (Connell, 1961 a; Morgan, 1972 e Hughes & Dunkin, 1984 a).

Conforme referido anteriormente, embora os dois mitilídeos que constituem as principais presas de *T. haemastoma* apresentem grande discrepância de tamanho, a abundância do predador na zona de *Brachidontes* é sempre maior. A utilização de presas menores e menos proveitosas por gastrópodos muricídeos já foi constatada por vários autores (Emlen, 1966b apud Hughes & Dunkin, 1984 a; Jillson, 1981; Hughes & Dunkin, 1984 a).

Entretanto, o aproveitamento total de uma presa maior, pode ser diminuído abaixo do de uma presa menor pelo fato de que o maior tempo de consumo pode permitir a interferência direta de competidores intraespecíficos (Hughes & Dunkin, 1984 a).

Segundo Emlen (1966 b apud Hughes & Dunkin 1984 a), o aproveitamento, por *Thais emarginata*, de indivíduos grandes de *Semibalanus cariosus* era diminuído em 16% por um competidor, explicando, dessa maneira, a preferência desse predador por cracas menores. Wood (1968) verificou que *Urosalpinx* pode penetrar as placas operculares de uma craca e digerir o seu conteúdo em 20 minutos, enquanto que a perfuração da concha e posterior consumo seria um processo que requereria algumas horas.

O tempo de manipulação da presa normalmente é maior quanto maior for o seu tamanho. Hughes & Dunkin (1984 a) verificaram que *Nucella lapillus*, para se alimentar de *Mytilus edulis*, necessita de um tempo 2,5 vezes maior para uma presa de 40 mm em comparação com uma de 20 mm. Dunkin & Hughes (1984) mostram que quanto maior o diâmetro opercular de *Semibalanus balanoides*, maior o tempo de manipulação por *Nucella lapillus*. Segundo Hughes e Drewett (1985) e West (1986) um maior tempo de manipulação é dispendido pelo predador ao consumir mexilhões, quando comparado com o aproveitamento de cracas, normalmente presas menores.

Neste estudo foi verificado que o tempo médio de manipulação de *P. perna* de tamanho médio é 4 vezes maior que aquele gasto no consumo de *B. solisianus* apesar de, pelo fato deste último ser menor, mais indivíduos (5,125 na natureza e 5,6 no laboratório) serem requeridos em cada alimentação.

O fato de *B. solisianus* ser menor, além de reduzir o tempo de consumo (1,97 horas em média para cada presa), permite ao predador o completo envolvimento pedal da presa impossibilitando a interferência de competidores intraespecíficos.

No caso de predação sobre *P. perna*, uma presa de maior tamanho, o processo de alimentação geralmente envolve a perfuração da concha e, conseqüentemente, um maior tempo de consumo (41,188 horas em média). Isto permitiria com que outros

predadores, provavelmente atraídos por estímulos olfativos (Hughes, 1986), procurassem se utilizar do mesmo recurso, formando grandes aglomerados em torno de uma única presa, conforme documentado.

Neste contexto a preferência pelo local de perfuração de *P. perna* sobre o hepatopâncreas possibilitaria o acesso direto à glândula que, além de ser mais macia e fácil de ser ingerida do que os tecidos musculares (Hughes & Dunkin, 1984 a) é também a fonte mais rica em glicogênio (De Zwaan & Zandee, 1972). Do mesmo modo que em *Nucella lapillus*, a probóscide estendida de *T. haemastoma* tem comprimento igual ao de sua concha. A glândula digestiva poderia portanto ser alcançada de qualquer ponto de entrada, embora o acesso seja mais rápido quando o furo é feito na região 1 F. Este tipo de comportamento assegura ao predador a utilização de órgãos mais proveitosos antes de seus competidores.

Assim como *T. haemastoma*, que normalmente rejeita a borda do manto, pedaços de brânquias, de músculos adutores, retratores e do bisso de *P. perna*, outros gastrópodos também ingerem incompletamente suas presas. Chew & Eisler (1958) registraram a rejeição de músculos adutores de bivalves por *Ocenebra erinaceus*; Gunter (1979) verificou que *Thais haemastoma* descarta tecidos não musculares de ostras e Kitchell et al. (1981) observaram que *Polinices duplicatus* não utiliza os sífões e franjas do manto de *Mya arenaria*.

Essa ingestão incompleta deve, portanto, estar relacionada a utilização de órgãos e tecidos mais proveitosos e o acesso mais rápido aos mesmos, pela escolha do local mais apropriado para perfuração, assegura os seus aproveitamentos antes dos competidores intraespecíficos que porventura queiram utilizar o mesmo recurso.

Hughes & Dunkin (1984 a) mostram, para *Mucella lapillus*, que a seletividade do local de perfuração é um processo que envolve aprendizagem, pois indivíduos inexperientes não apresentaram tendência significativa em furar uma área particular nos primeiros 5 mexilhões consumidos. A significância passa a ser observada após a experiência com esses 5 itens. Estes autores verificaram essa tendência, em laboratório, sobre mexilhões solitários e isso poderia super-estimar o grau de seleção possível no campo, onde o fato de os mexilhões estarem agrupados poderia dificultar o acesso a áreas preferidas da concha.

No presente trabalho a preferência pelo local de perfuração foi verificada no campo, com indivíduos de *T. haemastoma* da zona de *Perna*, portanto, em contato permanente com esta presa e com experiência em predá-la. Desta forma, pode-se afirmar que a seletividade pelo local de perfuração também ocorre na natureza. Se resultados tivessem sido obtidos com o experimento feito em laboratório com *P. perna* oferecido como presa para *Thais* coletada na zona de *Brachidontes*, é possível que

o papel da aprendizagem seria reforçado pela não seletividade do local de perfuração esperada neste caso.

Muitos autores têm constatado correlação positiva entre tamanho do predador - tamanho da presa, ou seja, quanto maior o predador, maior a presa consumida. Essa tendência é consistente com a premissa de maximização de energia (Bayne & Scullard, 1978; Elner & Hughes, 1978; Broon, 1982, 1983): Neste estudo esta correlação foi significativa para as observações no campo com *B. solisianus* como alimento; não foram significativas com *P. perna*, nem nos experimentos com *B. solisianus*, em laboratório.

Os resultados obtidos em laboratório podem ter sido alterados devido à eliminação de algumas variáveis como por exemplo, ausência de períodos de emergência de presas e predadores, modificando sobremaneira as condições a que estariam submetidos na natureza. Aqui, já que quanto maior a presa menor o número de indivíduos consumidos, pode estar havendo uma seleção de tamanho encurtando o processo de alimentação e conseqüentemente aumentando o período em que o predador permanece abrigado em fendas e cavidades.

No caso da utilização de *P. perna* como alimento, a não significância da relação maior tamanho da presa-maior tamanho do predador deve ser devida à presença de intrusos disputando o mesmo recurso, uma vez que presas maiores requerem maior tempo de manipulação, e conseqüentemente de exposição à ação de competidores intraespecíficos.

Como em todos os experimentos realizados foram escolhidos indivíduos adultos de *T. haemastoma* com tamanho variando entre 30 e 40 mm, fica evidente que, para essa faixa de comprimento de concha, não há impedimento para a utilização de *P. perna* adulto como alimento. Entretanto é lógico pensar que o predador deva atingir um certo tamanho que o possibilite a manipular e consumir presas grandes. Questões dessa natureza poderiam ser melhor esclarecidas em trabalhos futuros onde predadores de várias classes de tamanho fossem acompanhados no que tange à seleção de presas.

Segundo Bayne & Scullard (1978), há uma relação hiperbólica entre tamanho de *Thais lapillus* e sua presa preferida, *Mytilus edulis*, ou seja, a relação vai aumentando até um certo ponto quando ela começa a estacionar. Neste ponto o aumento do tamanho do predador não implica em aumento do tamanho da presa selecionada. Estes autores atribuem a não seleção de mexilhões maiores às dificuldades para perfuração de conchas mais grossas. É possível que outros fatores, como o aumento da competição intraespecífica, anteriormente discutida, e de riscos de sobrevivência do predador, estejam também influenciando fortemente na relação hiperbólica observada por Bayne & Scullard (1978).

De fato, predação, desalojamento por choques de ondas e dessecação têm sido considerados por diversos autores como importantes forças seletivas influenciando a distribuição e/ou a

composição da dieta de muitos animais da região entremarés (Kitching *et al.*, 1966; Feare, 1970; Coombs, 1973; Menge, 1974; Menge, 1978 a, b; Hughes & Elner, 1979; Bertness *et al.*, 1981; Spight, 1982; Palmer, 1983, 1984; Garrity, 1984; Hughes & Drewett, 1985; Fairweather, 1988; Gosselin & Bourget, 1989).

Menge (1978 a), ao estudar a amplitude de forrageamento e atividade de *Thais lapillus*, verificou que áreas expostas recebem severos e frequentes choques de ondas em todas as estações do ano. Desta forma, o risco de desalojamento para caramujos alimentando-se fora de abrigos e fendas é muito grande, exercendo uma forte força seletiva sobre a amplitude de forrageamento. O papel do choque de onda é reforçado como um agente seletivo pelo fato das fendas e proximidades serem normalmente desprovidas de presas, enquanto que alguns centímetros além da cavidade a presa ocorre em grande abundância.

De acordo com Hughes & Drewett (1985), *Nucella lapillus*, quando se alimenta de mexilhões, permanece mais tempo abrigada, reduzindo desta maneira os riscos de predação e de desalojamento por ondas. Quando a dieta é constituída de cracas, há um menor tempo de inatividade e conseqüente aumento dos riscos de sobrevivência.

A importância da predação, como agente seletivo sobre a atividade de caramujos da região entremarés, é constatada por muitos autores. Bertness *et al.* (1981) atribuem aos peixes o papel mais importante na predação de gastrópodos em regiões

tropicais e subtropicais, enquanto em regiões temperadas, esse papel é atribuído às aves. De fato, para a costa pacífica do Panamá a ação predatória de peixes sobre os caramujos de mesolitoral constitui importante força de controle de suas atividades (Garrity & Levings, 1981, 1983; Menge & Lubchenco, 1981; Levings & Garrity, 1983).

O principal efeito de grandes peixes e caranguejos seria, segundo Menge & Lubchenco (1981), o de restringir a maioria de suas presas a refúgios tridimensionais (buracos e fendas). As espécies de peixes referidas pelos caiçaras da Juréia, como predadoras de *Thais*, dificilmente atingem o mesolitoral superior. A maioria delas é citada por Randall (1967, 1968) como comedoras de moluscos. Portanto é provável que a zona de *Brachidontes* esteja funcionando, para *Thais*, como um refúgio contra a predação.

Gosselin & Bourget (1989) mostraram que a performance (definida como o sucesso total de um organismo explorando um ambiente por um certo período de tempo mais curto que o tempo de uma geração) de *Thais lapillus* foi muito maior em habitats heterogêneos do que em substratos homogêneos.

Desta forma, na Juréia o padrão de atividade de forrageamento e distribuição de *T. haemastoma* na região entre marés certamente são determinados também pelos riscos de sobrevivência deste caramujo. A maior intensidade de choques de onda e o possível acesso dos peixes de grande porte à zona de

Perna devem agir como importantes fontes seletivas sobre a performance de *T. haemastoma*. Os próprios aglomerados de *Thais* junto a uma única presa (competição intraespecífica) contribuem para um maior risco de desalojamento por choques de ondas.

Na zona de *Brachidontes*, o risco maior de sobrevivência de *Thais* poderia ser por um aumento da dessecação, entretanto a maior heterogeneidade espacial (maior quantidade de abrigos, fendas e poças) deve minimizar os efeitos do aumento de temperatura.

Hughes & Drewett (1985), estudando o forrageamento de *Thais lapillus*, verificaram que cada indivíduo utiliza, em média, 5 cracas por alimentação e demora 5 ciclos de maré para voltar a se alimentar. Quando a presa é *Nytilius*, apenas 1 é consumido por alimentação, possibilitando ao predador a permanência em inatividade durante 9 ciclos de marés. Estes autores atribuem um menor risco de predação e desalojamento por ondas a este maior período estacionário de *Thais* quando mexilhão foi o alimento selecionado.

Na Juréia, *T. haemastoma* ao se alimentar de *S. solisianus* utiliza, em média, 5 indivíduos e permanece cerca de 12 dias abrigada. Quando a presa é *P. perna*, apenas 1 indivíduo é utilizado por alimentação e o tempo de inatividade, embora não quantificado, é bem maior que no caso anterior. Assim, para o sistema aqui estudado, a seleção pode estar agindo para um aumento da eficiência na exploração do alimento na zona de *P.*

Perna, resultando em aumento do tempo de inatividade e consequente diminuição dos riscos de predação e desalojamento. Entretanto a maior densidade do predador na Zona de *Brachidontes* pode ser um reflexo das condições menos estressantes dessa região associada logicamente á abundância de alimento.

Magalhães (1988) verifica que indivíduos de *T. haemastoma* provenientes de ambientes batidos possuem maior capacidade de aderência ao substrato e maior abertura de concha do que aqueles oriundos de locais protegidos. A maior abertura é relacionada a uma maior área do cefalopé, proporcionando, por sua vez, maior aderência. Ainda, segundo esta autora, esse padrão de variação verificado é mantido por plasticidade fenotípica induzida por condições de impacto de ondas vigentes.

Portanto seria extremamente interessante uma análise comparativa, quanto a esses parâmetros estudados por Magalhães (1988), de espécimes de *Thais* oriundos da zona de *Perna* e da zona de *Brachidontes*. Não é improvável que além da aprendizagem e condicionamento ingestivo, indivíduos predadores do estrato de *Perna* sejam também melhor adaptados em aderir ao substrato.

Concluindo, na região entremarés do costão da Praia do Rio Verde - Juréia, a distribuição e atividade de forrageamento do gastrópodo carnívoro *Thais haemastoma* é uma consequência da ação conjunta de diversos fatores abióticos e bióticos destacando-se a abundância e distribuição do alimento, o tamanho (valor energético) das presas, a aprendizagem e condicionamento do

predador, a ação da competição intraespecífica, da predação e de choques de ondas e a heterogeneidade estrutural do ambiente.

Pesquisas complementares seriam, entretanto, necessárias para uma melhor compreensão do sistema estudado. Aqui, da mesma forma que o ressaltado por West (1988), também seriam de extrema importância os estudos que explorassem taxas de crescimento e sucesso reprodutivo de indivíduos que se especializaram em dietas diferentes para um melhor entendimento dos processos evolutivos, fisiológicos e ecológicos.

CONCLUSÕES

- A fisionomia da comunidade da região entremarés do costão da Praia do Rio Verde é determinada pela presença e abundância de 4 espécies de animais sésseis que se distribuem em 3 zonas distintas: *Phragmatopoma lapidosa*, *Perna perna* e *Brachidontes solisianus* - *Chthamalus bisinuatus*.
- Os estratos de *Phragmatopoma* e *Perna*, no mesolitoral inferior, estão mais sujeitos ao impacto de ondas. O de *Brachidontes*, no mesolitoral superior, é estruturalmente mais heterogêneo e, portanto, mais abrigado da ação desse fator abiótico.
- *Thais haemastoma* é o principal predador dessa comunidade e sua densidade é sempre maior junto à zona de *B. solisianus*.
- Onze espécies da comunidade são potencialmente utilizáveis como alimento por *Thais*: os moluscos *Perna perna*, *Brachidontes solisianus*, *B. darwinianus*, *Modiolus carvalhoi*, *Crassostrea rhizophorae*, *Acmaea subrugosa* e *Fissurella clenchi*; os cirripédios *Chthamalus bisinuatus*, *Tetraclita stalactifera* e *Megabalanus coccopoma* e o

poliqueto *Phragmatopoma lapidosa*.

- Num período de amostragem de um ano apenas 6 dessas espécies foram registradas como selecionadas pelo predador: *Perna perna*, *Brachidontes solisianus*, *B. darwinianus*, *Modiolus carvalhoi*, *Chthamalus bisinuatus* e *Phragmatopoma lapidosa*.
- As presas mais utilizadas (*P. perna*, *B. solisianus* e *P. lapidosa*) são também as mais abundantes, sendo os dois mitilídeos, os mais importantes componentes da dieta.
- Indivíduos de *Thais* transferidos de um estrato de presa para outro, migram para sua zona de origem, sugerindo que a aprendizagem e o condicionamento ingestivo têm importantes papéis no estabelecimento da dieta do predador.
- *Thais haemastoma* com comprimento de concha entre 30 e 40 mm consome em média 5 *B. solisianus* por alimentação, permanecendo, a seguir, aproximadamente 12 dias inativa. Para esta mesma faixa de tamanho do predador, um *P. perna*, de 40 mm em média, é utilizado, sendo também maior o período de inatividade pós-forrageamento.

- Para *P. solisianus* como alimento, quanto maior é o tamanho do predador, maior o tamanho médio da presa e menor o número de presas consumidas.
- No caso de *P. perna* como recurso alimentar, predadores maiores não consomem necessariamente presas maiores.
- Para ambas as espécies de presa, quanto maior for o tamanho médio ou o número de indivíduos predados, maior é o tempo médio de consumo.
- *Thais haemastoma* perfura a concha de *P. perna* preferencialmente no lado dorsal, em uma região próxima à charneira.
- A região mais comumente selecionada para perfuração da valva corresponde, considerando-se a anatomia interna de *P. perna*, à localização do hepatopâncreas.
- *Thais haemastoma* tem a capacidade de ser atraída por presas feridas. Como consequência, podem ser formados grandes aglomerados de predadores em torno de um único *P. perna* já perfurado.

- Esses aglomerados, resultantes da competição intraespecífica pelo mesmo recurso, expõem os predadores a um maior risco de desalojamento por choques de ondas.
- Na zona de *B. solisianus* não ocorrem tais aglomerados, pois o consumo desta espécie implica em completo envolvimento pedal pelo predador; impossibilitando o acesso de competidores.
- Várias espécies de peixes são citadas como predadoras de moluscos de costão. Entretanto o acesso das mesmas deve estar limitado à zona de *P. perna*.
- Portanto a distribuição e atividade de forrageamento de *T. haemastoma* são atribuídas à ocorrência diferencial e abundância do alimento, às diferenças de tamanho das presas, à aprendizagem e condicionamento ingestivo do predador, à ação da competição intraespecífica, da predação e de choques de ondas e à heterogeneidade estrutural do ambiente.

RESUMO

O gastrópodo muricídeo *Thais haemastoma* (L.) ocorre em grande abundância na região entremarés do costão rochoso da Praia do Rio Verde - Estação Ecológica de Juréia - Itatins, onde foram detectadas 11 espécies potencialmente utilizáveis como alimento por este predador.

A composição da dieta e a distribuição de *T. haemastoma* no costão estudado são, entretanto, limitadas por condições físicas e bióticas.

Os mexilhões *Perna perna* (L.) e *Brachidontes solisianus* (Orbigny) e o poliqueto *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg ocorrem em zonas distintas, constituindo os recursos alimentares mais abundantes e mais utilizados na dieta de *T. haemastoma*, sendo, entretanto, os 2 mitilídeos as principais presas. Estes 2 bivalves apresentam grandes diferenças de tamanho e a densidade do predador é sempre maior junto a *B. solisianus*, sua menor presa.

Experimentos em laboratório e na natureza, através de marcação e transferência de indivíduos entre estratos, sugerem a influência da aprendizagem e do condicionamento ingestivo no estabelecimento da dieta do predador.

O maior tempo de manipulação de *P. perna* (4 vezes o de *B. solisianus*) implica no aumento da interferência de competidores intraespecíficos já que *Thais*, além de detectar por

estímulos olfativos, é atraída por presas feridas. Neste contexto, a preferência observada pela perfuração da concha sobre o hepatopâncreas assegura mais rapidamente o consumo de órgãos mais proveitosos.

A localização do banco de *P. perna* (mesolitoral inferior) em lajes mais homogêneas, diretamente voltadas para o mar, expõe os predadores dessa região a uma maior probabilidade de desalojamento por choques de ondas. Os efeitos desse fator são minimizados na zona de *B. solisianus* (mesolitoral superior) pela maior heterogeneidade estrutural.

Além disso, a predação de *Thais* por peixes de médio a grande porte, por ocasião das pré-amares, deve ser maior no estrato de *P. perna* pela própria bidimensionalidade local (ausência de fendas e cavidades) e conseqüente redução da disponibilidade de refúgios.

SUMMARY

The muricid gastropod *Thais haemastoma* (L.) is highly abundant on the rocky intertidal shore at Rio Verde Beach - Ecological Station of Juréia-Itatins. Eleven species of potential prey for *Thais* were observed at the rocky shore.

The diet composition and the distribution of *T. haemastoma* on the rocky shore are limited by physical and biotic conditions.

The mussels *Perna perna* (L.) and *Brachidontes solisianus* (Orbigny), and the colonial polychaete *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg occur in different zones and constitute the most abundant food resources. They are the most common items in the diet of *T. haemastoma*, but the two bivalve species are the principal preys.

These two species of mussels differ significantly in size, and the density of *T. haemastoma* is always higher near *B. solisianus*, its smaller prey.

Laboratory and field experiments involving the transference of marked individuals between strata support the influence of learning and ingestive conditioning in the diet composition of the predator.

The longer handling time associated with *P. perna* prey items (4 times longer than with *B. solisianus*) results in an increased interference caused by intraspecific competition. Besides

detecting prey through olfactory stimuli, *Thais* is also attracted to wounded prey. Therefore, the observed preference for boring the shell at the digestive gland guarantees a faster ingestion of the most profitable organs.

The location of the aggregations of *P. perna* (lower intertidal) on homogeneous sites directly facing the sea, exposes the predator to an increased probability of displacement due to the strong impact of waves. The effects of this factor are minimized on the zone of *B. solisianus* (higher intertidal) due to its greater structural heterogeneity.

Finally, the predation on *Thais* by medium and large-sized fishes during high tides is greater on the zone of *P. perna*. The local bi-dimensionality (absence of crevices and holes) of this zone reduces the availability of refuges.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAYLISS, D. E. 1982. Switching by *Lepsiella vinosa* (Gastropoda) in south Australia mangroves. *Oecologia*, 54: 212-262.
- BAYNE, B. L. & C. SCULLARD. 1978. Rates of feeding by *Thais* (*Nucella*) *lapillus* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 32: 113-129.
- BERTNESS, M. D., S. D. GARRITY & S. C. LEVINGS. 1981. Predation pressure and gastropod foraging: a tropical-temperate comparison. *Evolution*, 35: 995-1007.
- BROOM, M. J. 1982. Size-selection, consumption rates and growth of the gastropods *Natica maculosa* (Lamarck) preying on the bivalve, *Anadara granosa* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 56: 213-233.
- BROOM, M. J. 1983. A preliminary investigation into prey species preference by the tropical gastropods *Natica maculosa* (Lamarck) and *Thais carinifera* (Lamarck). *J. molluscan Stud.* 49: 43-52.
- BUTLER, P. A. 1953. The southern oyster drill. *Proc. nat. Shellfish Assoc.*, 1953: 67-75.
- CHARNOV, E. L. 1976., Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* 110: 141-151.
- CHEW, K. & R. EISLER. 1958. A preliminary study of the feeding habits of the Japanese oyster drill, *Ocenebra japonica*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 15: 529-535.

- CLENCH, W. J. 1947. The genera *Purpura* and *Thais* in the Western Atlantic. *Johnsonia*, 2 (23): 61-91.
- CONNELL, J. H. 1961a. The effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle, *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.*, 31: 61-104.
- CONNELL, J. H. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- COOMBS, V. A. 1973. Desiccation and age factors in the vertical distribution of the dogwhelk, *Nucella lapillus*. *J. Zool.*, 171: 57-66.
- CORTESÃO, J., A. ALCÂNTARA, H. PALO JR., Z. KOCH & F. P. CAMPOS. 1989. *Jurêia. A luta pela vida*. Editora Index Ltda. Rio de Janeiro. 133 pp.
- DE ZWAAN, A. & D. I. ZANDEE. 1972. Body distribution and seasonal changes in the glycogen content of the common sea mussel *Mytilus edulis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 43A: 53-58.
- DUARTE, L. F. L. & M. T. HOLLER. 1987. Estudos preliminares sobre a preferência de *Thais haemastoma* (L.) (Gastropoda-Prosobranchia) por diferentes espécies de presas. In: *Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: síntese dos conhecimentos*. Publicação ACIESP 54 (2): 192-200.

- DUNKIN, S. DE B. & R. N. HUGHES. 1984. Behavioural components of prey-selection by dogwhelks, *Macella lapillus* (L.), feeding on barnacles, *Semibalanus balanoides* (L.), in the laboratory. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 79: 91-103.
- ELLIOT, J. M. 1977. *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biological Association. Scientific Publication no 25. 157 pp.
- ELNER, R. W. & R. N. HUGHES. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.*, 47: 103-116.
- EMLLEN, J. M. 1966a. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.*, 100: 611-617.
- EMLLEN, J. M. 1966b. *Time, energy and risk in two species of carnivorous gastropods*. Ph. D. dissertation, University of Washington, Seattle, 112 pp.
- EMLLEN, J. M. 1968. Optimal choice in animals. *Am. Nat.*, 102: 385-390.
- EMLLEN, J. M. & M. G. R. EMLLEN. 1975. Optimal choice in diet: test of a hypothesis. *Am. Nat.*, 109: 427-435.
- ESTABROOK, G. E. & A. E. DUNHAN. 1976. Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance, and relative value of available prey. *Am. Nat.*, 110: 401-413.
- FAIRWEATHER, P. G. 1988. Movements of intertidal whelks (*Norula marginalba* and *Thais orbita*) in relation to availability of prey and shelter. *Mar. Biol.*, 100: 63-68.

- FEARE, C. J. 1970. Aspects of the ecology of an exposed shore population of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.). *Oecologia*, 5: 1-18.
- GARRITY, S. D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, 65: 559-574.
- 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. *Ecol. Monogr.*, 51: 267-286.
- GARRITY, S. D. & S. C. LEVINGS. 1983. Home to scars as a defense against predators in the pulmonate limpet *Siphonaria gigas* (Gastropoda). *Mar. Biol.*, 72: 319-324.
- GOSSELIN, L. A. & E. BOURGET. 1989. The performance of an intertidal predator *Thais lapillus*, in relation to structural heterogeneity. *J. Anim. Ecol.*, 58: 287-303.
- GRIFFITHS, D. 1975. Prey availability and the food of predators. *Ecology*, 56: 1209-1214.
- GUNTER, G. 1979. Studies of the southern oyster borer, *Thais haemastoma*. *Gulf Res. Rep.*, 6: 249-260.
- HALL, S. J., C. D. TODD & A. D. GORDON. 1982. The influence of ingestive conditioning on the prey species selection in *Aeolidia papillosa* (Mollusca: Nudibranchia). *J. Anim. Ecol.*, 51: 907-921.
- HANCOCK, D. A. 1960. The ecology of the molluscan enemies of the edible mussel. *Proc. Malacol. Soc. London.*, 34: 123-143.

- HEINRICH, B. 1976. The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Monogr.*, 46: 105-128.
- HEINRICH, B. 1979. Majoring and minoring by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology*, 60: 245-255.
- HUGHES, R. N. 1979. Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *Am. Nat.*, 113: 209-221.
- HUGHES, R. N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 18: 423-481.
- HUGHES, R. N. 1986. *A functional biology of marine gastropods*. Croom Helm Ltd. London & Sydney. 245 pp.
- HUGHES, R. N. & D. DREWETT. 1985. A comparison of the foraging of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles or mussels on the shore. *J. Molluscan Stud.*, 51: 73-77.
- HUGHES, R. N. & R. W. ELNER. 1979. Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *J. Anim. Ecol.*, 48: 65-78.
- HUGHES, R. N. & S. de B. DUNKIN. 1984a. Behavioural components of prey selection by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on mussels, *Mytilus edulis* L., in the laboratory. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 77: 45-68.

- HUGHES, R. N. & S. de B. DUNKIN. 1984b. Effect of dietary history on selection of prey, and foraging behaviour among patches of prey, by the dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 79: 159-172.
- INGHAN, R. E. & J. A. ZISCHKE. 1977. Prey preferences of carnivorous intertidal snails in the Florida Keys. *Veliger*, 20: 49-51.
- JACOBI, C. M. 1984. *O substrato biológico Perna perna (Linné, 1758) na Ilha das Palmas, Santos, SP.* Tese de mestrado. Instituto de Biociências. USP. 114 pp.
- JILLSON, D. A. 1981. A niche analysis of coexisting *Thais lapillus* and *Urosalpinx cinereus* populations. *Veliger*, 23: 277-281.
- KITCHELL, J. A., C. H. BOGGS, J. E. KITCHELL & J. A. RICE. 1981. Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record. *Paleobiology*, 7: 533-552.
- KITCHING, J. A., L. MUNTZ & J. F. EBLING. 1966. The ecology of Lough Ine. XV. The ecological significance of shell and body forms in *Nucella*. *J. Anim. Ecol.*, 35: 331-341.
- KUSHLAN, J. A. 1979. Feeding ecology and prey selection in the white ibis. *Condor*, 81: 376-389.
- LARGEN, M. J. 1967. The diet of the dog-whelk, *Nucella lapillus* (Gastropoda: Prosobranchia). *J. Zool.*, 151: 123-127.
- LAVERTY, T. M. 1980. The flower-visiting behavior of bumble bees; floral complexity and learning. *Can. J. Zool.*, 58: 1324-1335.

- LEAL, J. H. N. 1984. *Contribuição ao conhecimento da taxonomia em Thais (Stramonita) haemastoma (Linnaeus, 1767) (Mollusca, Gastropoda, Muricidae)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 89 pp + 13 pranchas.
- LEVINGS, S. C. & S. D. GARRITY. 1983. Diel and tidal movement of two co-occurring neritid snails: differences in grazing patterns on a tropical rocky shore. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 67: 261-278.
- LEVINS, R. & R. H. MACARTHUR. 1969. An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology*, 50: 910-911.
- LEWIS, J. R. 1964. *The ecology of rocky shores*. English Universities Press. London. 323 pp.
- LINNAEUS, C. 1767. *Systema Naturae per Regna tria Naturae*. Editio Duodecima, Reformata, Holmie, 1 (2): 533-1327.
- LOTKA, A. J. 1923. Contribution to quantitative parasitology. *J. Washington Acad. Sci.*, 13: 152-158.
- LUBCHENCO, J. & B. A. MENGE. 1978. Community development and persistence in a low intertidal zone. *Ecol. Monogr.*, 48: 67-94.
- MACARTHUR, R. H. & E. C. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, 100: 603-609.
- MAGALHAES, C. A. 1988. *Padrões de variação morfológica em Thais haemastoma L., 1767 (Gastropoda: Prosobranchia)*. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia, Unicamp. 107 pp.

- MARINI, A. C. 1988. *Estudo de populações polimórficas de Thais haemastoma (Linnaeus, 1767) (Gastropoda, Prosobranchia), do litoral do Estado de São Paulo*. Tese de doutorado. Instituto de Biologia. Unicamp. 180 pp.
- MENGE, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.*, 46: 355-393.
- MENGE, B. A. 1978 a. Predation intensity in a rocky intertidal community. Relation between predator foraging activity and environmental harshness. *Oecologia*, 34: 1-16.
- MENGE, B.A. 1978 b. 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, & J. LUBCHENCO. 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecol. Monogr.*, 51: 429-450.
- MENGE, B. A. & J. P. SUTHERLAND. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.*, 110: 351-369.
- MENGE, J. L. 1974. Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail *Acanthina punctulata*. *Oecologia*, 17: 293-316.

- PYKE, G. H., H. R. PULLIAM & E. L. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52: 137-153.
- RADWIN, G. E. 1968. Comparative radular morphology and feeding habits of muricid gastropods from the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 18: 72-85.
- RANDALL, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr. Miami*, 5: 665-847.
- RANDALL, J. E. 1968. *Caribbean reef fishes*. T. F. H. Publ., N. J., 318 pp.
- RAPPORT, D. J. 1971. An optimization model of food selection. *Am. Nat.*, 105: 575-587.
- RIOS, E.C. 1975. *Brazilian marine mollusks iconography*. 2 ed. Fundação Universidade do Rio Grande. Centro de Ciências do Mar. Museu Oceanográfico. 331 pp + 91 pl.
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369-404.
- SMITH, E. H. 1961. *Thais haemastoma* (Linné). *Cultus*, 10: 1-11.
- SPIGHT, T. M. 1982. Risk, reward, and the duration of feeding excursions by a marine snail. *Veliger*, 24: 302-308.
- STEPHENS, D. W. & J.R. KREBS. 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press. Princeton. N. J. 247 pp.
- STEPHENSON, T.A. & A. STEPHENSON. 1972. *Life between tidemarks on rocky shores*. W. H. Freeman and Co., 425 pp.

- STICKLE, W. B. 1975. The reproductive physiology of the intertidal prosobranch *Thais lamellosa* (Gmelin). 2. Seasonal changes in biochemical composition. *Biol. Bull. Lab. Woods Hole*, 148: 448-460.
- TAYLOR, J. D., N. J. MORRIS & C. N. TAYLOR. 1980. Food specialization and evolution of predatory prosobranch gastropods. *Paleontology*, 23: 375-409.
- TULLOCK, G. 1970 Switching in general predators. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 51: 21-23.
- WERNER, E. E. & D. J. HALL. 1974. Optimal foraging and size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55: 1042-1052.
- WERNER, E. E., G. G. MITTELBACH & D. J. HALL. 1981. The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, 62: 116-125.
- WEST, L. 1986. Interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella (=Thais) emarginata*. *Ecology*, 67: 798-809.
- WEST, L. 1988. Prey selection by the tropical snail *Thais melones*: a study of interindividual variation. *Ecology*, 69: 1839-1854.
- WILKINSON, L. 1986. *Systat: The system for statistics*. Evanston, Il., Systat, Inc.
- WOOD, L. H. 1968. Physiological and ecological aspects of prey selection by the marine gastropod *Urosalpinx cinerea* (Prosobranchia: Muricidae). *Malacologia*, 6: 267-320.