



Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC

Departamento de Ciências Biológicas - DCB

Programa de Pós-Graduação em Zoologia – PPGZOO



TAMYLES GUIMARÃES BRITO

**Coexistência e papel como substrato secundário de dois gêneros de
lapa (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) em um ambiente
rochoso intermareal**

ILHÉUS – BAHIA

2019

TAMYLES GUIMARÃES BRITO

Coexistência e papel como substrato secundário de dois gêneros de lapa (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) em um ambiente rochoso intermareal

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, da Universidade Estadual de Santa Cruz como requisito para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Dr^a. Erminda da Conceição G. Couto
Co-orientador: Dr. Pavel Dodonov

ILHÉUS – BAHIA

2019

TAMYLES GUIMARÃES BRITO

Coexistência e papel como substrato secundário de dois gêneros de lapa (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) em um ambiente rochoso intermareal

Ilhéus, 25 de fevereiro 2019

Ermanda da Conceição Guerreiro Couto, Dr^a - UESC
(Orientadora)

Pavel Dodonov, Dr – UFBA
(Co-Orientador)

Cristina Rocha Barreira, Dr^a - UFCE
(Membro externo)

Edvanda Andrade Souza de Carvalho, Dr^a - INIBIO
(Membro externo)

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Santa Cruz, pela estrutura oferecida.

Ao curso de Pós-Graduação em Zoologia (PPGZOO) pela estrutura, corpo docente e disciplinas que complementaram para minha formação e a todo pessoal da secretaria.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de pesquisa.

À minha orientadora Dr^a. Erminda Couto pela dedicação, paciência, carinho e companheirismo em cada reunião e coleta. Obrigada por sempre tentar me acalmar nos momentos de aflição.

Ao meu Co-Orientador Dr. Pavel Dodonov pela doçura e paciência em ensinar e pelas conversas cheias de dúvidas e aflição que terminavam em grande aprendizado.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Ecologia Bêntica (LEB) em especial Ana, Wendel, Letícia, Vanessa, Edirlan e Túlio, por todo apoio nas aulas de campo, pelas “co-orientações”, pelas conversas de desabafo e também pelas risadas. Obrigada por serem minha família aqui em Ilhéus.

Aos meus colegas de curso, em especial aos “vizinhos” pela amizade e ajuda durante o mestrado, e também pelos encontros promovidos cheios de resenha.

Ao meu noivo, amigo e companheiro Charles Moitinho, pela imensa paciência e apoio durante esses anos e pela compreensão dos momentos de ausência. Obrigada por tudo!

A minha família, Arlete, Manoelito, Heverton, Luciene, Bênia e Nilson por todo o apoio durante minha carreira acadêmica e pelo imenso amor recebido. Amo vocês!

A Deus, que me deu a vida e sempre esteve do meu lado, mesmo as vezes não sendo merecedora de sua fidelidade. Serei imensamente grata a ti Senhor por alcançar essa vitória.

A Dr^a. Cristina Rocha Barreira e Dr^a. Edvanda Andrade Souza de Carvalho e ao Dr. Fabrício Lopes de Carvalho pelas sugestões propostas na qualificação e defesa da dissertação.

“Há um tempo em que é preciso abandonar as roupas usadas que já têm a forma do nosso corpo e esquecer os nossos caminhos que nos levam sempre aos mesmos lugares. É o tempo da travessia e se não ousarmos fazê-la teremos ficado para sempre à margem de nós mesmos”.

Fernando Teixeira de Andrade

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	Erro! Indicador não definido.
REFERÊNCIAS	9
Capítulo 1 - Coexistência de dois gêneros de lapa (<i>Lottia</i> Gray, 1833 e <i>Fissurella</i> Bruguière, 1789) em um substrato consolidado Neotropical	12
ABSTRACT	12
RESUMO	12
INTRODUÇÃO.....	13
MATERIAL E MÉTODOS	15
Área de estudo	15
Amostragem.....	17
Análise dos dados	18
RESULTADOS	21
DISCUSSÃO	26
AGRADECIMENTOS.....	29
REFERÊNCIAS	30
Capítulo 2 - Papel das lapas (<i>Lottia</i> Gray, 1833 e <i>Fissurella</i> Bruguière, 1789) como substratos secundários em uma área tropical.....	34
ABSTRACT	34
RESUMO	34
INTRODUÇÃO.....	35
MATERIAIS E METODOS	37
Local de estudo	37
Desenho amostral.....	38
Análise dos dados	39
RESULTADOS	43
DISCUSSÃO	51
AGRADECIMENTOS.....	55
REFERÊNCIAS	55
ANEXO I.....	60

INTRODUÇÃO GERAL

As espécies dos gêneros *Lottia* Gray, 1833 (Lottidae Gray, 1840) e *Fissurella* Bruguière, 1789 (Fissurellidae J. Fleming, 1822), são moluscos gastrópodes, conhecidas popularmente como lapas. Pertencem, respectivamente, às subclasses Patellogastropoda Lindberg, 1986 e Vetigastropoda Salvini-Plawen, 1980. Possuem ampla distribuição no continente americano (RIOS, 1994) sendo elementos comuns em costões e afloramentos rochosos banhados pelo Oceano Atlântico. Ocorrem em região entre marés banhada pelo Oceano Atlântico, estando amplamente distribuídas no continente americano. Ambos os gêneros habitam as zonas do infra e médio litoral (RIOS, 1994).

Lottia subrugosa (d'Orbigny, 1846) é a espécie mais comum da família sendo as identificações como *Collisella subrugosa* e *Acmaea subrugosa* consideradas, na literatura, como sua sinonímia (ROSENBERG, 2019). No Brasil, ocorre desde o Ceará até o Rio grande do Sul. *Fissurella clenchi* (Farfante, 1943), é uma das espécies mais comuns de Fissurellidae na costa brasileira, ocorre do Pará ao Rio Grande do Sul, incluindo a Ilha de Fernando de Noronha (RIOS, 1994), enquanto *Fissurella rosea* (Gmelin, 1791), embora menos abundante, apresenta distribuição geográfica mais ampla, ocorrendo do Amapá ao Rio Grande do Sul, incluindo o Atol das Rocas, a Ilha Fernando de Noronha e os arquipélagos dos Abrolhos e São Pedro e São Paulo (SPOTORNO-OLIVEIRA *et al.*, 2009).

A distribuição vertical de *Lottia* abrange toda a região entremarés, desde os estratos inferiores até o limite superior da zona de cracas (TANAKA & MAGALHÃES, 2002), enquanto a distribuição de *Fissurella* parece restrita aos estratos inferiores (GUERRAZZI, 1991).

As lapas desempenham um papel importante na transferência de energia em comunidades rochosas entre marés, pois, como gastrópodes herbívoros, podem promover modificações na distribuição espaço-temporal e abundância de diferentes espécies de micro e macroalgas (UNDERWOOD & JERNAKOFF, 1981), sendo alimento para animais carnívoros (HAHN & DENNY, 1989; CHRISTOFOLETTI *et al.*, 2010). Além disso, conchas de lapas funcionam como substratos secundários para fixação de outras espécies (BARNES & CLARKE 1995; FURTADO, 2013; MCGOWAN & IYENGAR, 2017), atuando como engenheiros ambientais (GUTIÉRREZ *et al.*, 2003).

Apesar de serem abundantes no litoral brasileiro, coexistindo em substratos consolidados da costa, ainda são poucos os estudos desenvolvidos com estas espécies. Entre os temas abordados estão a sistemática e a anatomia (RIGHI, 1966; MEIRELLES & MATTHEWS-CASCON, 2003; BEGLIOMINI *et al.*, 2017; RUBIOLI *et al.*, 2017), aspectos reprodutivos (ROCHA-BARREIRA, 2002; FERREIRA-JR *et al.*, 2014; SANTANA, 2018), genéticos (JOSÉ & SOLFERINI, 2007), comportamentais (SANTANA, 2018) e distribuição espacial em *Lottia* (TANAKA *et al.*, 2002; SANTANA, 2018, GUERRAZZI, 1991), enquanto que para *Fissurella* foram estudadas a sistemática e a anatomia (RIGHI, 1963; RIGHI 1965; MEIRELLES & MATTHEWS-CASCON, 2003) e a distribuição espacial (GUERRAZZI, 1991). Trabalhos que abordem relações interespecíficas entre estes gêneros, bem como suas relações com epibiontes, ainda não foram publicados para a costa do Nordeste brasileiro.

Este trabalho está dividido em dois capítulos em formato de artigos nos quais são abordados estudos relacionados à coexistência e o papel como substratos secundários de dois gêneros de lapas. Ambos seguem a formatação da revista *Iheringia, Série Zoologia* –QUALIS B2 (normas em anexo).

O Capítulo 1, intitulado “**Coexistência de dois gêneros de lapa (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) em um substrato consolidado Neotropical**”, investiga a relação entre os dois gêneros, em diferentes escalas, tamanhos e formas de área amostrada. Nas diferentes escalas e locais de estudo não houve indícios de competição entre as lapas e sim de coexistência. A complexidade dos ambientes amostrados mostrou-se importante para a coexistência das lapas, oferecendo as lapas micro habitats favoráveis para seu desenvolvimento.

O Capítulo 2, intitulado “**Papel das lapas (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) como substratos secundários em uma área tropical**”, analisa e compara a comunidade de epibiontes, relacionando-a com o tamanho das conchas, nos dois gêneros. As conchas das lapas de *Lottia* e *Fissurella* oferecem uma expansão do substrato para o estabelecimento de diversos táxons de epibiontes, sendo o tamanho da concha particularmente importante para a presença de epibiontes.

REFERÊNCIAS

- BARNES, K. A. & CLARKE, A. 1995. Epibiotic communities on sublittoral macroinvertebrates at signy Island, Antarctica. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 75(3):689-703.
- Begliomini, F. N.; Maciel, D. C.; de Almeida, S. M.; Abessa, D. M.; Maranhão, L. A.; Pereira, C. S.; Castro, Í. B.; Zanardi-Lamardo, E. & Castro, I. B. 2017. Shell alterations in limpets as putative biomarkers for multi-impacted coastal areas. **Environmental pollution** 226: 494-503.
- Christofolletti, R. A.; Murakami, V. A.; Oliveira, D. N.; Barreto, R. E. & Flores, A. A. v. 2010. Foraging by the omnivorous crab *Pachygrapsus transversus* affects the structure of assemblages on sub-tropical rocky shores. **Marine Ecology Progress Series** 420:125-134
- Ferreira-Jr, A. L.; Carvalho, I. F. P.; Absher, T. M. & Christo, S. W. 2014. Reproductive period of *Lottia subrugosa* (Orbigny, 1846) (MOLLUSCA, GASTROPODA) on a rocky shore on the coast of Paraná. **Tropical Oceanography** 42(1):107-112.

- FURTADO, M. 2013. **As lapas (*Patella aspera* Röding, 1798) como habitat de macroalgas**. Dissertação de Mestrado em Ecologia Marinha. Universidade de Lisboa. 54p. Disponível em: <http://repositorio.ul.pt/bitstream/10451/9824/1/ulfc103161_tm_miguel_furtado.pdf> Acesso em: 05.02.19
- GUERRAZZI, M. C. 1991. **Influencia de fatores abióticos na distribuição de duas espécies de gastropodos herbívoros na região entre-marés na Estação Ecológica da Juréia-Itatins, SP**. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas (Ecologia). Universidade Estadual de Campinas. 122p. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/316073>>. Acesso em: 29.08.2018.
- GUTIÉRREZ, J. L.; JONES, C. G.; STRAYER, D. L. & IRIBARNE, O. O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. **Oikos** **101**: 79-90.
- HAHN, T. & DENNY, M. 1989. Tenacity-mediated selective predation by oystercatchers on intertidal limpets and its role in maintaining habitat partitioning by "*Collisella scabra*" and *Lottia digitalis*. **Marine Ecology Progress Series** **53**:1-10.
- JOSÉ, J. & SOLFERINI, V. N. 2007. Population genetics of *Collisella subrugosa* (Patellogastropoda: Acmaeidae): evidence of two scales of population structure. **Genetica** **130**(1):73-82.
- MCGOWAN, K. L. & IYENGAR, E. V. 2017. The difference between a rock and a biological hard place: epibionts in the rocky intertidal. **Marine Biology** **164**:1–15.
- MEIRELLES, C. A. O. & MATTHEWS-CASCON, H. 2003. Relations between shell size and radula size in marine prosobranchs (Mollusca: Gastropoda). **Thalassas** **19**(2):45-53.
- RIGHI, G. 1963. Considerações sobre o estômago de *Fissurella rosea* gmelin, 1791. **Ciências e cultura** **15**: 263-264.
- RIGHI, G. 1965. Sobre algumas fissurellidae brasileiras. **Academia Brasileira de Ciências** **37**: 539-549.
- RIGHI, G. 1966. On the Brazilian species in the *Acmaea subrugosa* complex (Gastropoda: Prosobranchia: Patellacea). **Malacologia** **4**(2):269-295.
- RIOS, E. C. 1994. **Seashells of Brazil**. Fundação Universidade do Rio Grande, Instituto Acqua — Rio de Janeiro, Museu Oceanográfico, “Prof. E. C. Rios”, 2ed. 368p.
- ROCHA-BARREIRA, C. A. 2002. Gonad characterization and reproductive cycle of *Collisella subrugosa* (Orbigny, 1846) (Gastropoda: Acmaeidae) in the Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **62**(4B):885-895.

- ROSENBERG, G. 2019. *Lottia subrugosa* (d'Orbigny, 1846). World Register of Marine Species. Disponível em: <<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=594482>> Acesso em: 2019-02-09.
- RUBIOLI, T.; FERREIRA, C. S. & DE-CASTRO, G. A. 2017. Variação do comprimento de *Lottia subrugosa* Orbigny, 1846 (Patellogastropoda, Lottiidae), associados a bancos de mexilhão em costões rochosos do Espírito Santo, Brasil. **Natureza on line** 15(1): 42-49.
- SANTANA, V. R. 2018. **Uso do espaço e dinâmica populacional de *Lottia subrugosa* (d'Orbigny, 1846) (Mollusca, Gastropoda, Lottiidae), em um afloramento rochoso tropical**. Dissertação de Mestrado em Zoologia. Universidade Estadual de Santa Cruz. 44 p.
- SPOTORNO-OLIVEIRA, P.; SILVA, M. J. M.; BARROS, J. C. N.; FRANCISCO, J. A.; SCHNEIDER, M.; BATISTA, J. C. L.; AQUINO, P. U.; VIANNA, G. & COUTINHO, M. F. 2009. Malacofauna do Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil. In: D.L. VIANA, F. H. V. HAZIN. & C. T. M. A. C. SOUZA. eds. **O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica**. Brasília, SECIRM, 348p.
- TANAKA, M. O.; DUQUE-ESTRADA, T. E. & MAGALHÃES, C. A. 2002. Dynamics of the acmaeid limpet *Collisella subrugosa* and vertical distribution of size and abundance along a wave exposure gradient. **Journal of Molluscan Studies** 68(1):55-64.
- TANAKA, M. O. & MAGALHÃES, C. A. 2002. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes mussel* beds. **Marine Ecology Progress Series** 237: 151-158.
- UNDERWOOD, A. J. & JERNAKOFF, P. 1981. Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community. **Oecologia** 48(2):221-233.

Coexistência de dois gêneros de lapa (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) em um substrato consolidado Neotropical

Tamyles G. Brito¹

1. Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Campus Soane Nazaré de Andrade Rodovia Ilhéus-Itabuna, km 16, CEP 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brasil. (tamyles.brito87@gmail.com).

ABSTRACT. The limpets of the genus *Fissurella* Bruguière, 1789 and *Lottia* Gray, 1833, are frequent on rocky substrates along the coast of Brazil. They inhabit the mid-coastal zone and apparently use similar resources regarding space and food. The objective of this study was to verify if the abundances of *Lottia* and *Fissurella* are negatively correlated, indicating a possible competition between them, at different spatial scales. Sampling was performed between August and December 2017 on a rocky outcrop and an arenite platform in Ilhéus, Bahia, North-Eastern Brazil. A total of 30 sample points were selected in the intermediate zone of the mid-coast, placing at each point a 1m² quadrat subdivided into 16 units of 0.25 X 0.25 m (internal area of ~0.06 m²) for count and identification of all limpets. The relationship between the two genders was evaluated for different scales resulting from the combination of one or more adjacent units of 0.25 x 0.25 m. A higher number of limpets was observed on the sandstone platform compared to the rocky outcrop. According to model selection based on generalized linear models (GLMs) and generalized linear mixed models (GLMMs), the abundances of *Lottia* and *Fissurella* showed no relation at any scale, and the null model, in which there is no relation between the two species, was selected in 30 of the 32 tests made, thus indicating the coexistence of these limpets in the rocky substrates sampled. The pressure exerted by environmental factors (eg. loss of water by desiccation and availability of resources) could facilitate coexistence between species.

KEYWORDS. Rocky substrates, scales, linear models, spatial heterogeneity, interspecific competition.

RESUMO. As lapas do gênero *Fissurella* Bruguière, 1789 e *Lottia* Gray, 1833, são frequentes em substratos rochosos ao longo da costa do Brasil. Habitam a zona do médio litoral e aparentemente utilizam recursos similares em relação a espaço e alimento. O objetivo deste estudo foi verificar se as abundâncias de *Lottia* e *Fissurella* são negativamente correlacionadas, em diferentes escalas espaciais, indicando uma possível competição entre elas. As coletas foram realizadas entre agosto e dezembro de 2017 em um afloramento rochoso e em uma plataforma arenítica em Ilhéus, Bahia, Brasil. Foram sorteados 30 pontos amostrais na zona intermediária do médio litoral. Em cada ponto foi posicionado um quadrado com área interna de 1m², subdividido em 16 unidades de 0,25 X 0,25 m (área interna de ~0,06m²) para contagem e identificação de todas as lapas. A relação entre os dois gêneros foi avaliada para diferentes escalas, resultantes da combinação de uma ou mais unidades adjacentes de 0,25 X 0,25m. Um maior número de lapas foi observado na plataforma arenítica quando comparado ao afloramento rochoso. De acordo com a seleção de modelos baseada em modelos lineares generalizados (GLMs) e modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), as abundâncias de *Lottia* e *Fissurella* não apresentaram relação, em nenhuma escala, sendo que o modelo nulo, no qual não há relação entre os dois gêneros, foi selecionado como melhor em 30 dos 32 testes feitos, indicando assim a coexistência destas lapas nos substratos rochosos amostrados. A pressão exercida pelos fatores ambientais (por exemplo: perda de água por dessecação e disponibilidade de recursos) poderiam facilitar a coexistência entre as espécies.

PALAVRAS-CHAVE. Substratos rochosos, escalas, modelos lineares, heterogeneidade espacial, competição interespecífica.

INTRODUÇÃO

A coexistência entre as espécies pode ser obtida através da diferenciação do ambiente competitivo experimentado pelas espécies em interação. O ambiente competitivo de uma espécie consiste de fatores bióticos e abióticos que influenciam sua capacidade de explorar o espaço ou de limitar o uso de recursos que variam no espaço (AMARASEKARE *et al.*, 2004). Desta forma, a distribuição e a abundância de uma espécie dependem da sua história natural, da disponibilidade dos recursos necessários, das suas relações intra e interespecíficas e das condições abióticas do meio (FALADU *et al.*, 2014).

Fatores como o clima e o regime de marés estabelecem, em boa parte, os gradientes de temperatura, dessecação e tempo de submersão, influenciando a distribuição e a abundância dos organismos que vivem na costa (BLACK, 1979). Espécies de gastrópodes vêm sendo estudadas, associando suas adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais a esses fatores e aos seus padrões de distribuição (GARRITY, 1984; FRANK, 1965; BRANCH, 1975; BLACK, 1979). Dessa forma, vem sendo possível estabelecer relações entre adaptações e interações biológicas, como competição e predação, tanto dentro como entre populações que coexistem numa mesma região e dividem os recursos disponíveis (BRANCH, 1981).

Entre as espécies características da região entremarés na costa brasileira estão os gastrópodes herbívoros *Fissurella clenchi* (Farfante, 1943), *Fissurella rosea* (Gmelin, 1791) e *Lottia subrugosa* (d'Orbigny, 1846). Conhecidas popularmente como lapas estas espécies apresentam uma concha cônica simétrica, compacta e resistente, protegendo o manto. Os adultos apresentam tamanhos médios entre 24 e 30 mm (RIOS, 1994). Em *Fissurella* a concha apresenta uma abertura, em seu ápice, que permite à corrente respiratória deixar a cavidade do manto após passar pelo ânus, distinguindo-se de

Lottia, na qual as trocas são realizadas pela lateral do manto, sendo o ápice da concha fechado (DUARTE & GUERAZZI, 2004; RUPPERT *et al.*, 2005).

As lapas estão entre os organismos de movimento lento mais abundantes da zona entremarés (CHRISTOFOLETTI *et al.*, 2011). São componentes funcionais chave no fluxo de energia de comunidades entremarés, pois desempenham um papel importante no controle da cobertura de microalgas (BRANCH, 1975) e são fonte de alimento para animais carnívoros como os moluscos do gênero *Stramonita* Schumacher, 1817 (SANTOS & BOEHS, 2011). As espécies dos dois gêneros se alimentam do microfilme que raspam da superfície da rocha com o auxílio da rádula (MEIRELLES & MATTHEWS-CASCON, 2003; AGUILERA *et al.*, 2013).

Em espécies intimamente relacionadas frequentemente há maior sobreposição nos recursos dos quais necessitam, sendo mais propensas a competir se forem coexistentes (BRANCH, 1975). Assim, relações competitivas podem explicar padrões de abundâncias entre as espécies, como já demonstrado em estudos experimentais com diversas espécies de lapas habitando a mesma costa, em diferentes regiões do mundo como na Austrália, América Central e Europa (CREESE & UNDERWOOD, 1982; ORTEGA, 1985; BOAVENTURA *et al.*, 2002; FIRTH & CROWE, 2008; IVEŠA *et al.*, 2010; CASAL *et al.*, 2017).

Na costa brasileira, *Lottia* e *Fissurella* apresentam tamanhos e capacidades semelhantes de deslocamento, além de hábitos alimentares similares, devendo se sobrepor em seu uso do substrato (MASI & ZALMON, 2008). Assim, pode-se presumir que estas lapas exibam competição pelos recursos alimentares e/ou por espaço, ou ainda que estejam sujeitas à exclusão competitiva. No Brasil, embora coexistam em substratos

rochosos ao longo de praticamente toda a costa, trabalhos relacionados à suas interações biológicas ainda não foram publicados.

Por outro lado, a coexistência de espécies na natureza pode se dever a traços dos organismos ou a processos ecológicos que reduzem ou impedem a competição (DUDGEON *et al.*, 1999; DÍAZ *et al.*, 2015). Além disso, relações de competição podem depender da escala espacial e temporal considerada (FIRTH & CROWE, 2008). Assim, em escalas menores, o comportamento de forrageamento e os padrões de movimento dos gastrópodes pastejadores são influenciados por características de pequena escala do habitat, como aspecto geral do substrato, presença de predadores e disponibilidade de refúgios e mudanças nas condições físicas associadas à altura na costa (CHAPMAN & UNDERWOOD, 1992).

No presente estudo, foi investigada a relação entre dois gêneros de lapas, *Lottia* e *Fissurella*, em diferentes escalas espaciais, em substratos rochosos no sul da Bahia, Brasil. O objetivo foi: (i) verificar se as abundâncias de *Lottia* e *Fissurella* estão relacionadas, indicando evidências de interações competitivas entre as lapas dos dois gêneros e, (ii) detectar em que escala, tamanho e forma de área amostrada, há relação entre suas abundâncias. A hipótese testada é que há uma relação negativa entre suas abundâncias, indicando que estas espécies competem entre si.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido entre agosto e dezembro de 2017. Foram selecionadas duas áreas: a praia do Me Ache e a praia do Morro de Pernambuco, ambas inseridas no perímetro urbano da cidade de Ilhéus, sudeste da Bahia, Brasil (Fig. 1).

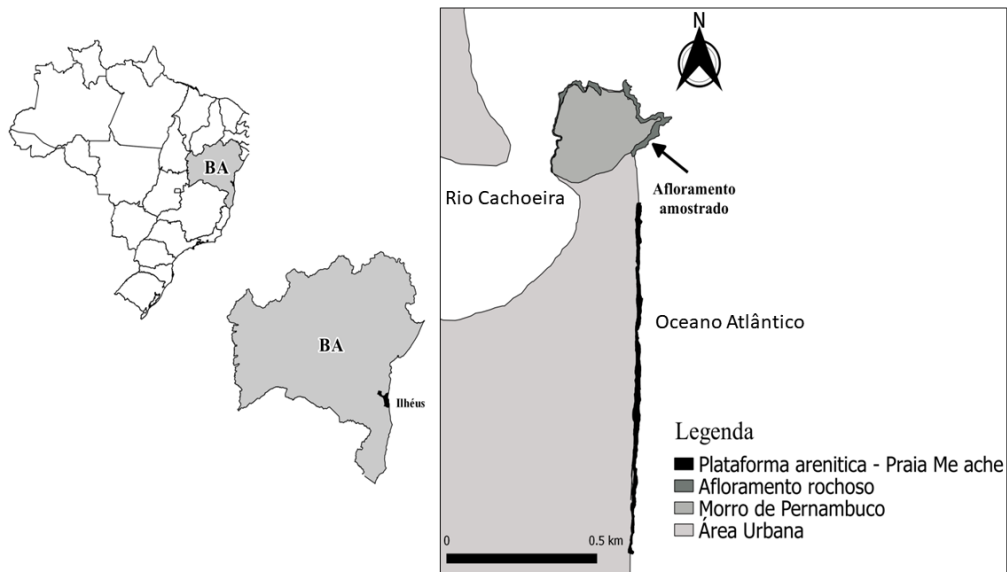


Fig. 1. Mapa da área de estudo destacando o afloramento rochoso da praia do Morro de Pernambuco ($14^{\circ}48'46.69''S$; $39^{\circ}01'26.73''O$) e a plataforma arenítica da praia Me ache ($14^{\circ}48'20.44''S$; $39^{\circ}01'26.87''O$) (Ilhéus – BA)

O Morro de Pernambuco ($14^{\circ}48'46.69''S$; $39^{\circ}01'26.73''O$) (Fig. 2a) apresenta uma linha de costa circundada por afloramentos rochosos de suave declividade (RODRIGUES *et al*, 2005) com faces abrigadas, localizadas em áreas de baixo impacto das ondas, e expostas, como a praia do Morro de Pernambuco, com intensa e contínua ação das ondas na sua linha externa.

A praia do Me Ache ($14^{\circ}48'20.44''S$; $39^{\circ}01'26.87''O$) (Fig. 2b), adjacente ao Morro do Pernambuco, é caracterizada pela presença de uma plataforma de arenito com 1,2 km de extensão. As plataformas areníticas, também conhecidas como plataformas de abrasão, são feições comuns na costa norte e nordeste do Brasil. São substratos relativamente planos que se desenvolvem próximo ao mar, sendo compostos de variados materiais assentados, mas em sua maioria depósitos de areia (EINAV & ISRAEL, 2007).

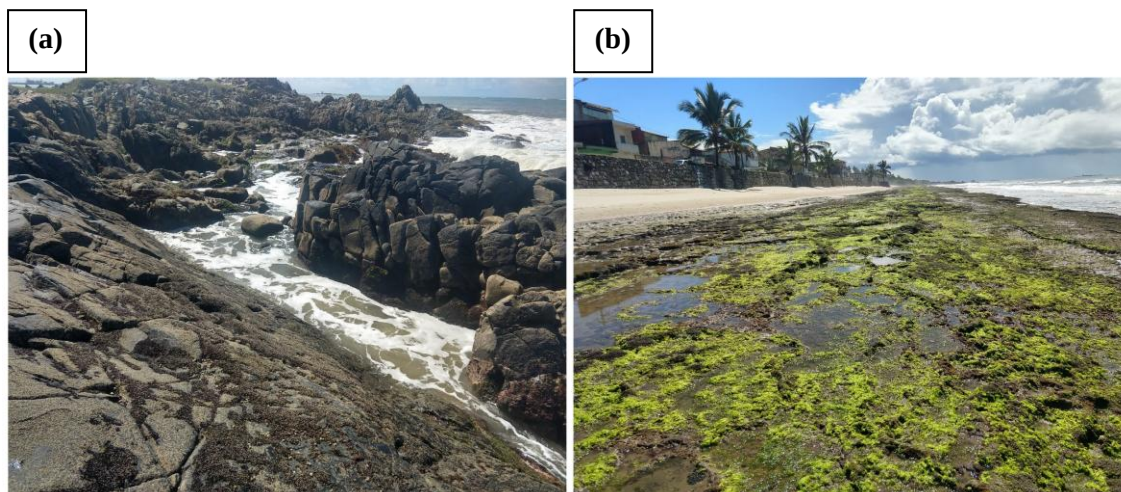


Fig. 2. Imagens das áreas de estudo. a) Afloramento rochoso da praia do Morro de Pernambuco; b) Plataforma arenítica da praia do Me Ache.

Amostragem

Nas duas praias os dados foram coletados, na zona intermediária do médio litoral, durante a baixa-mar. A zona médio litoral é caracterizada por períodos alternados de emersão e imersão, estando às espécies que a habitam sujeitas a variações ambientais, principalmente de acordo com o regime de marés. A localização da zona foi determinada, em campo, pela presença de mitilídeos, representados na área pelo bivalve *Brachidontes exustus* (Linnaeus, 1758). Foram sorteados, no sentido sul – norte, dez pontos amostrais na praia do Morro de Pernambuco e vinte na do Me Ache, com a distância entre pontos adjacentes variando de 2 a 100 m. Em cada um dos pontos sorteados foi posicionada uma parcela consistindo de um quadrado com área interna de 1m^2 , dividido em 16 subunidades de $0,25 \times 0,25\text{m}$ (área interna de $0,062\text{m}^2$), correspondente à menor área a ser amostrada. Cada parcela foi alocada no substrato, na porção mediana da faixa de *B. exustus*, em paralelo ao litoral. Por causa da dificuldade de identificação das espécies do gênero *Fissurella* em campo, e por optar em não sacrificar indivíduos, dentro de cada subunidade todas as lapas foram identificadas a nível genérico (RIOS, 1994), *Lottia* ou *Fissurella*, e quantificadas.

Análise dos dados

A relação entre os dois gêneros foi avaliada, nas duas praias, para diferentes tamanhos (composições entre 0,0625 e 1,00 m²) e formas (quadrados ou retângulos) de subparcelas, sendo correspondentes a combinações de uma ou mais subunidades adjacentes, como apresentado na figura 3.

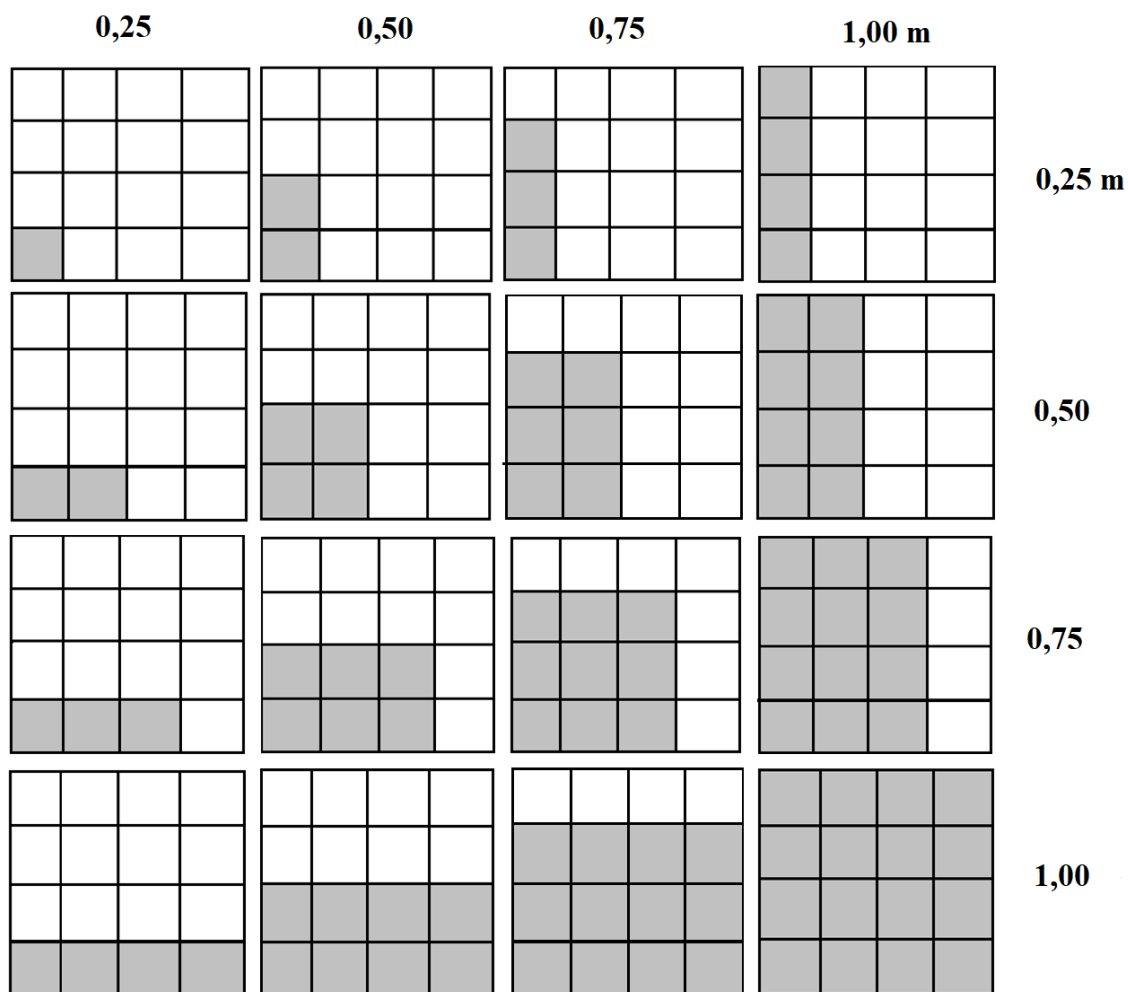


Fig. 3. Representação das áreas em diferentes combinações (em cinza) dentro do quadrado de 1m²; cada quadricula corresponde a uma área de 0,0625 m². Os valores representados acima dos quadrados correspondem à altura e os valores ao lado à largura. Formas quadradas: 0,25 x 0,25 (0,0625 m²); 0,50 x 0,50 (0,25 m²); 0,75 x 0,75 (0,5625 m²); d) 1,00 x 1,00 (1 m²). Formas retangulares: 0,25 x 0,50 (0,125 m²); 0,25 x 0,75 (0,1875 m²); 0,25 x 1,00 (0,25 m²); 0,50 x 0,25 (0,125 m²); 0,50 x 0,75 (0,375 m²); 0,50 x 1,00 (0,50 m²); 0,75 x 0,25 (0,1875 m²); 0,75 x 0,50 (0,375 m²); 0,75 x 1,00 (0,75 m²); 1,00 x 0,25 (0,25 m²); 1,00 x 0,50 (0,50 m²); 1,00 x 0,75 (0,75 m²).

Todas as combinações foram delimitadas dentro da parcela de 1m² de cada ponto amostral, sem que houvesse sobreposição de área, totalizando, no mínimo, 30 réplicas

de cada combinação. Os termos parcela, subunidade e subparcela representam, respectivamente, quadrados de 1m² (maior área amostral), 0,25m² (menor área amostral) e diferentes áreas de amostragem.

Modelos Lineares Generalizados (GLMs - *Generalized Linear Models*) e Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs - *Generalized Linear Mixed Models*) foram utilizados para verificar a relação entre as abundâncias de *Lottia* e *Fissurella* nos diferentes tamanhos e formas de áreas, nas duas praias amostradas. Modelos Lineares Generalizados são extensões dos modelos de regressão comum e abrangem distribuições de respostas não-normais (AGRESTI, 2003), permitindo modelar variáveis de interesse que assumem a forma de contagem. No entanto, ainda apresentam, como limitações, a exigência de que os erros sejam independentes, podendo àquelas serem contornadas com a utilização de GLMMs.

Os modelos foram ajustados assumindo uma relação linear entre as abundâncias das lapas, ou seja, de que a abundância de *Lottia* pode afetar a abundância de *Fissurella*. No caso de tamanhos e formas de áreas nas quais mais de uma subparcela estivesse contida na mesma parcela (por exemplo, havia 16 áreas de 0,06 m² - 0,25 x 0,25 m, em cada parcela) essa relação pode se manter, mas a quantidade média de lapas pode variar entre as parcelas ou, ainda, variar a quantidade média e a relação entre as lapas. O modelo nulo também pode ser testado, indicando a ausência de relação entre *Lottia* e *Fissurella*, mesmo que a abundância destas variem entre as parcelas. Assim, áreas localizadas na mesma parcela não são independentes. Nestes casos, a parcela foi incluída como fator aleatório no GLMM, e a comparação foi feita entre três modelos distintos: um modelo nulo, no qual a abundância de *Fissurella* não é afetada pela de *Lottia* mas pode variar entre as parcelas (Fig. 4a); um modelo de intercepto aleatório, em que existe uma relação entre os dois gêneros mas a abundância média de *Fissurella*

pode variar aleatoriamente entre as parcelas (Fig. 4b).; e um modelo de intercepto e inclinação aleatórios, em que tanto a abundância média de *Fissurella* quanto a sua relação com a de *Lottia* pode variar aleatoriamente entre as parcelas (Fig. 4c) (ZUUR *et al.*, 2009). No caso das áreas maiores, em que havia apenas uma subparcela por parcela, comparamos entre dois modelos: um modelo nulo, no qual a abundância de *Fissurella* não tem relação com a de *Lottia*, e um modelo linear.

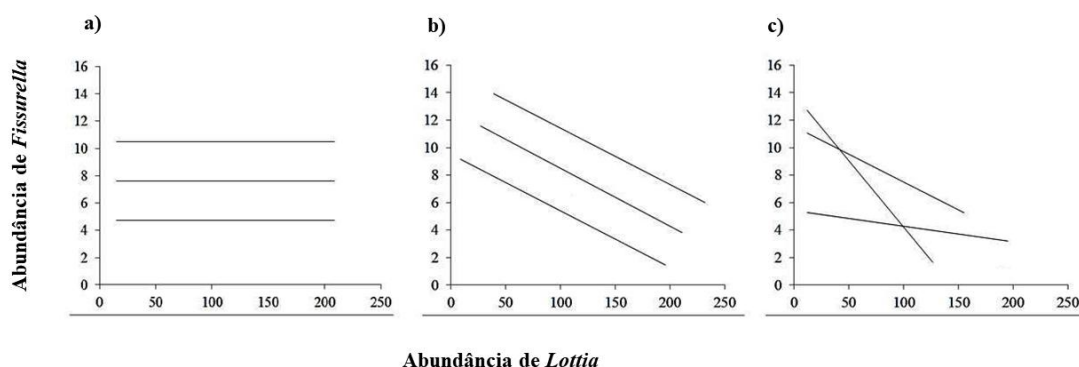


Fig. 4. Representação gráfica dos modelos possíveis: a) modelo nulo (sem variação); b) relação linear com diferença entre as abundâncias dos gêneros de lapas; c) relação linear, com diferença entre as abundâncias das lapas em diferentes intensidades de relações. As linhas representam a reta do modelo ajustado para cada parcela separadamente.

Para a construção dos modelos foi realizado, inicialmente, um teste com o modelo de intercepto e inclinação aleatórias, para se verificar, entre a distribuição de Poisson e a binomial negativa, qual mais se adequava para descrever os dados de abundância das lapas. Como a variação residual (residual deviance) foi sempre muito maior que o número de graus de liberdade, a distribuição binomial negativa foi selecionada (ZUUR *et al.*, 2009).

Os modelos foram conduzidos com a função `glmer.nb`, utilizando o pacote MASS (RIPLEY *et al.*, 2013) no R versão 3.3.3 (TEAM, 2017).

Em todos os modelos, aquele com o menor Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc), foi considerado como o que melhor descreveu

a relação entre as abundâncias dos dois gêneros, sendo o mesmo apresentado nos resultados (BURNHAM & ANDERDSON, 2002). Quando diferentes modelos apresentaram valores de AICc próximos (diferença entre eles < 2) foi escolhido o mais simples. O melhor modelo, ou seja, aquele que melhor se ajustou aos dados de abundância das lapas, apresentou $\Delta AICc = 0$. O $\Delta AICc$ é o AICc de um modelo menos o AICc do melhor modelo (aquele que apresentou o menor AICc). Esta medida pondera quão bem o modelo se ajusta aos dados e a sua complexidade, evitando assim a seleção de modelos muito complexos.

RESULTADOS

As abundâncias variaram entre as praias e entre as espécies estudadas, com maior abundância de *Lottia* (Fig. 5). A plataforma arenítica (Me Ache) apresentou um maior número de lapas (1.654 *Fissurella* e 3.679 *Lottia*), quando comparada ao afloramento rochoso (Morro de Pernambuco) (54 *Fissurella* e 1.003 *Lottia*).

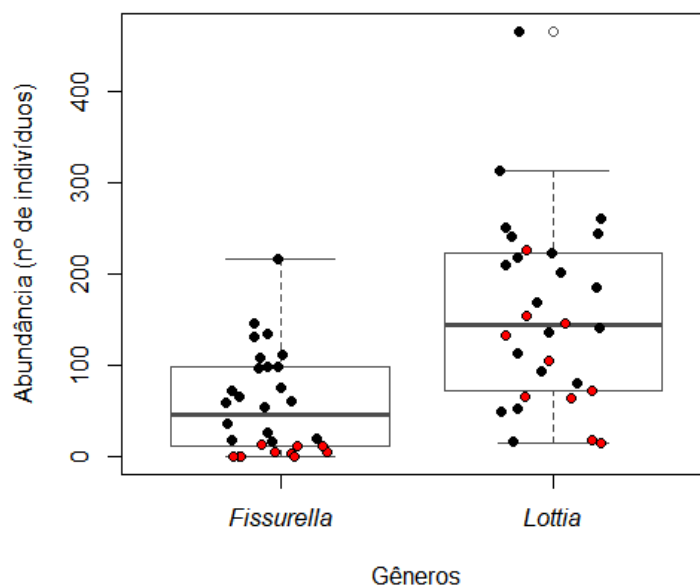


Fig. 5. Abundância (nº de indivíduos) *Fissurella* e *Lottia* na praia do Me Ache (círculos pretos) e na do Morro de Pernambuco (círculos vermelhos), considerando a maior área amostral, 1m².

Os dados não apresentaram padrão linear para a maioria das áreas amostradas, tanto na Me Ache (Fig. 6) quanto na do Morro de Pernambuco (Fig. 7).

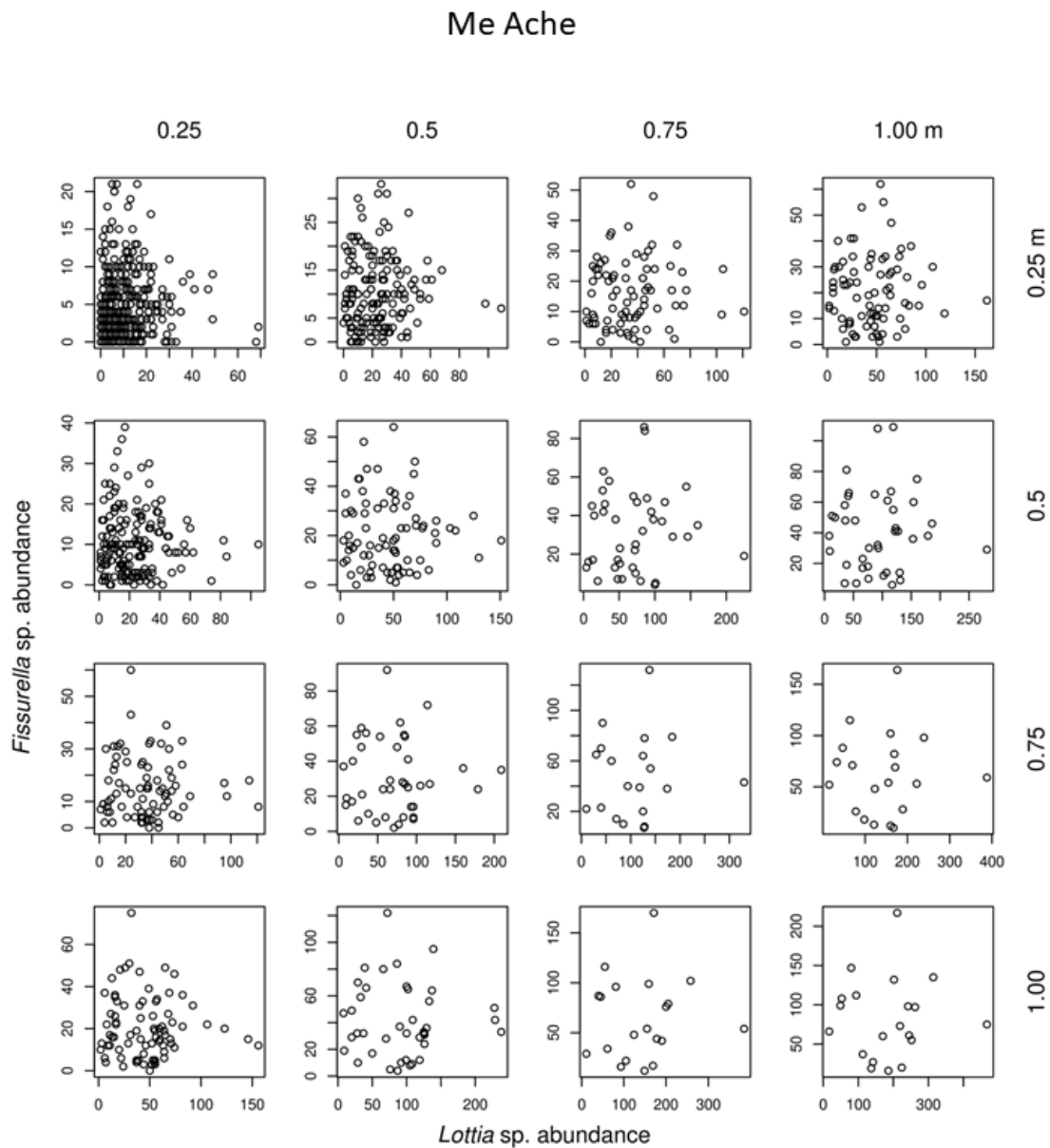


Fig. 6. Gráficos de dispersão mostrando a relação entre as abundâncias de *Lottia* e *Fissurella*, na Praia do Me Ache, em cada uma das composições de áreas, entre 0,06 e 1,00 m². Os tamanhos das subparcelas são mostrados acima e à esquerda do gráfico.

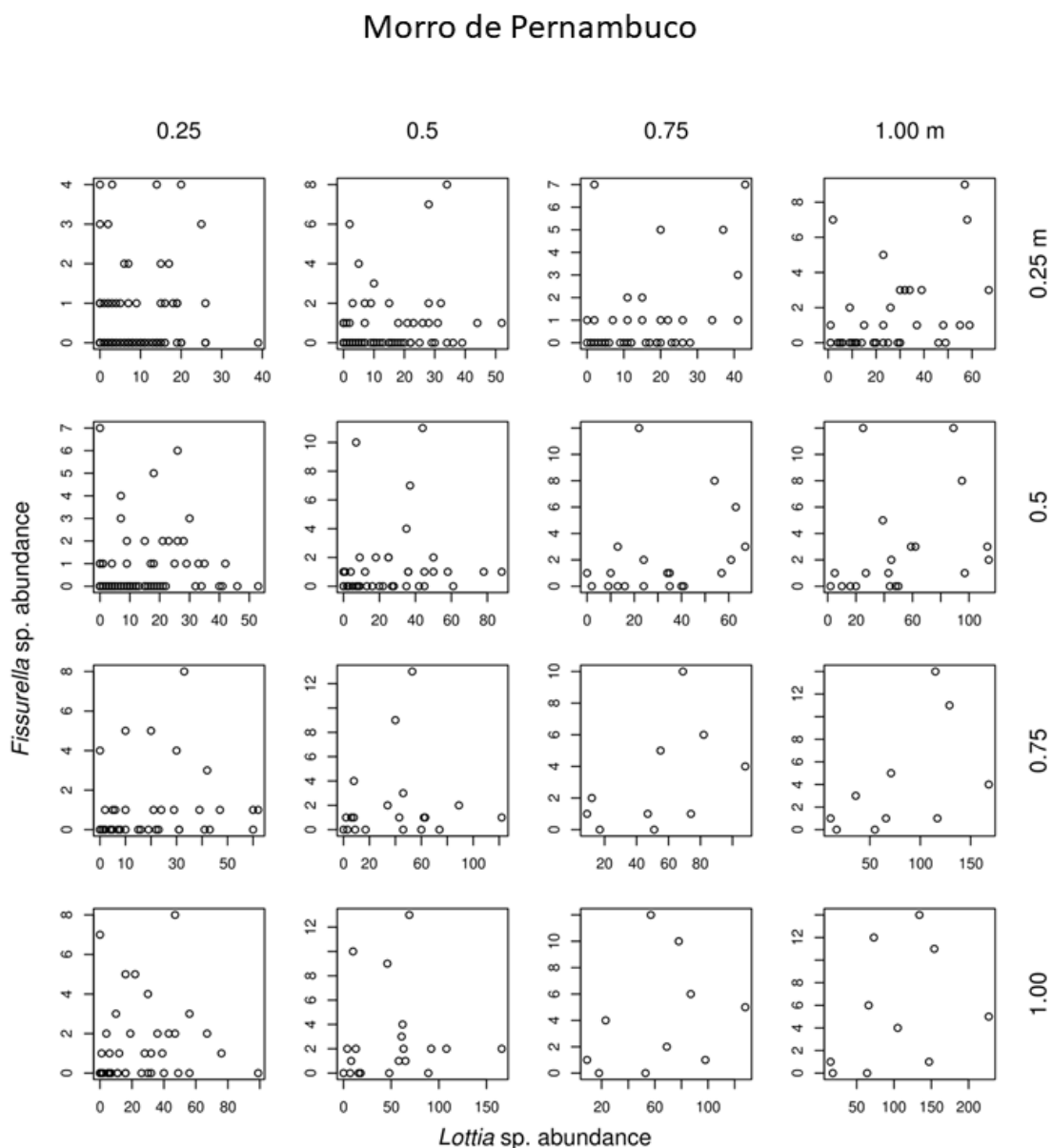


Fig. 7. Gráficos de dispersão mostrando a relação entre as abundâncias de *Lottia* e *Fissurella*, no Morro de Pernambuco, em cada uma das composições de áreas, entre 0,06 e 1,00 m². Os tamanhos das subparcelas são mostrados acima e à esquerda do gráfico.

O modelo nulo foi selecionado como o melhor em 30 das 32 simulações, como pode ser observado pelos valores de ΔAICc (Tabs. I e II). As duas exceções foram representadas pelas áreas retangulares com largura menor que comprimento (0,25 x 0,75m e 0,25 x 1,00m), apenas no Morro de Pernambuco. Neste caso foi selecionado o modelo linear, uma vez que o modelo nulo apresentou $\Delta\text{AICc} > 2$, além de ser superior ao obtido no modelo linear (Tab. II). Aceitando esta seleção teríamos que o aumento na

abundância de *Lottia* se refletiria em um aumento na abundância de *Fissurella*, apontando uma interação positiva entre os dois gêneros. Entretanto, analisando os valores obtidos em 120 repetições para cada área – 0,25 X 0,75 m e 0,25 X 1,00 m, obtivemos valores de R^2 muito baixos (respectivamente 0,13 e 0,14), sugerindo que a relação observada, para estas duas áreas, seja espúria, devida ao problema inerente ao uso de testes múltiplos, representando assim um erro do tipo I (rejeitar incorretamente uma hipótese nula verdadeira).

Tabela I. Resultados da análise com modelos lineares em diferentes áreas amostradas no Me Ache e Morro de Pernambuco (Ilhéus, BA).

Me Ache		
$\Delta AICc$ dos modelos		
Parcelas	Nulo	Linear
0,75 x 0,75	0,0	2,7
0,75 x 1,00	0,0	2,8
1,00 x 0,75	0,0	2,7
1,00 x 1,00	0,0	2,8
Morro de Pernambuco		
$\Delta AICc$ dos modelos		
Parcelas	Nulo	Linear
0,75 x 0,75	0,0	1,1
1,00 x 1,00	0,0	2,9
0,75 x 1,00	0,1	0,0
1,00 x 0,75	0,0	3,3

Tabela II. Resultados da análise com modelos lineares mistos em diferentes áreas amostradas no Me Ache e Morro de Pernambuco (Ilhéus, BA). * quando não selecionado o modelo nulo.

Me Ache			
$\Delta AICc$ dos modelos			
Parcelas	Nulo	Linear com intercepto aleatório	Linear com intercepto e inclinação aleatórios
0,25 x 0,25	0,0	1,9	2,6
0,50 x 0,50	0,0	2,1	4,9
0,25 x 1,00	0,0	1,6	5,9
1,00 x 0,25	0,4	0,0	4,5
0,50 x 1,00	0,0	2,4	3,9
1,00 x 0,50	0,0	2,2	34,5
0,25 x 0,50	0,0	1,6	2,8
0,50 x 0,25	0,0	1,5	3,8
0,25 x 0,75	0,0	1,2	4,7
0,75 x 0,25	0,0	1,1	4,4
0,75 x 0,50	0,0	2,5	31,6
0,50 x 0,75	0,0	2,2	12,2
Morro de Pernambuco			
$\Delta AICc$ dos modelos			
Parcelas	Nulo	Linear com intercepto aleatório	Linear com intercepto e inclinação aleatórios
0,25 x 0,25	0,0	0,1	3,3
0,50 x 0,50	0,0	2,1	6,7
0,25 x 1,00	4,1	0,0*	4,3
1,00 x 0,25	0,0	2,5	6,4
0,50 x 1,00	0,0	0,7	9,4
1,00 x 0,50	0,0	3,2	9,0
0,25 x 0,50	0,6	0,0	3,9
0,50 x 0,25	0,0	1,6	5,5
0,25 x 0,75	3,3	0,0*	3,7
0,75 x 0,25	0,0	2,5	7,2
0,75 x 0,50	0,0	2,9	9,8
0,50 x 0,75	0,0	1,4	11,2

DISCUSSÃO

A abundância de *Lottia* foi superior à de *Fissurella*. Este resultado já era esperado, uma vez que *L. subrugosa* é a espécie de lapa mais abundante na costa brasileira (RIOS, 1994). Sua maior abundância pode estar relacionada à sua ampla distribuição vertical. Esta é atribuída à menor perda de água para o ambiente externo, devido à morfologia de sua concha (DUARTE & GUERAZZI, 2004). Além disso, foram observados, em campo, espaços abertos criados por *Lottia* em agrupamentos de *Brachidontes exustus* (Linnaeus, 1758). Estes espaços correspondem ao comportamento territorialista desta espécie, ocupando e defendendo as áreas de pastejo (MASON *et al.*, 2018). *Lottia* pode se deslocar para clareiras existentes nos bancos de mitilídeos e cracas, uma vez que estes organismos retêm parte da umidade acumulada durante a maré alta (TANAKA & MAGALHÃES, 2002; CARVALHO *et al.*, 2016), ampliando assim sua área de forrageio.

Os resultados deste trabalho não apresentaram, em nenhuma escala testada, relação negativa entre as abundâncias das lapas estudadas, indicando a coexistência entre elas nas duas praias. A coexistência implica na sobreposição espaço-temporal da distribuição das espécies consideradas. Em escala local, a coexistência das espécies pode ser gerada através da diferenciação no ambiente biótico ou abiótico que habitam (AMARASEKARE *et al.*, 2004). Assim, sugere-se como hipótese para coexistência de *Lottia* e *Fissurella*, a pressão exercida pelos fatores ambientais (por exemplo: perda de água por dessecação e disponibilidade de recursos) que poderiam facilitar a coexistência entre as espécies.

Embora haja sobreposição de *Lottia* e *Fissurella* no médio litoral, existe uma preferência de *Fissurella* por ambientes mais úmidos, ocupando zonas mais inferiores

do substrato associadas às algas (UMANZOR *et al.*, 2017), enquanto *Lottia*, apesar de apresentar um padrão contínuo de distribuição vertical, é mais abundante nas zonas superiores (TANAKA *et al.*, 2002), mais afetadas pela temperatura e tempo de exposição ao ar. Esta distribuição foi observada em campo nas duas áreas de coleta. Em contraste com *Lottia*, é presumido que a distribuição de *Fissurella* seja limitada por sua suscetibilidade à dessecação, restringindo este gênero à ambientes mais úmidos da zona amostrada. Dessa forma, *Lottia* seria mais eficiente em ocupar ambientes instáveis e marginais dos substratos, reduzindo a competição direta com *Fissurella* (AGUILERA *et al.*, 2019).

Além disso, sistemas entremarés exibem diferentes graus de heterogeneidade, que permitem a coexistência de um maior número de espécies em um mesmo espaço, contribuindo para uma maior diversidade e, muitas vezes, permitindo a coexistência de espécies com necessidades semelhantes (JOHNSON *et al.*, 2003; FIRTH & CROWE, 2008). Embora este estudo não tenha testado a complexidade do habitat em relação à cobertura e à rugosidade do substrato das áreas amostradas, foi possível observar na plataforma arenítica a estrutura irregular de sua superfície, com maior presença de fendas, buracos e piscinas de maré, que propiciam às espécies refúgios contra a predação e à dessecação na maré baixa (BARRETO, 1999). Estas características podem facilitar a coexistência entre os dois gêneros ao disponibilizar microhabitats favoráveis para seu desenvolvimento, o que também explicaria a maior abundância destas lapas nesta área, quando comparada ao afloramento rochoso.

A complexidade do substrato também é aumentada pela presença de macroalgas que, com diferentes arquiteturas, fornecem não só alimento, mas também abrigo e proteção (p.ex. contra dessecação, impacto de ondas e predadores) para comunidades de moluscos que habitam o fital (VIEJO, 1999; ZAMPROGNO *et al.*, 2013). A plataforma

arenítica apresenta maior cobertura macroalgal ao longo de toda a plataforma. Esta pode ser parcialmente explicada por ser um ambiente periurbano organicamente enriquecido, favorecendo a proliferação de espécies de macroalgas (p.ex. *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 e *Chaetomorpha antennina* (Bory de Saint-Vincent) Kützinger, 1847) tolerantes ao enriquecimento (MARTINS *et al.*, 2012). A densidade e a diversidade de gastrópodes aumenta nos ambientes espacialmente mais complexos (KOHN & LEVITEN, 1976). Assim, a presença de macroalgas pode proporcionar, em pequenas escalas espaciais, habitats favoráveis às lapas ao reter umidade e fornecer sombra, amenizando o efeito da temperatura e da dessecação (MILLER *et al.*, 2009; BERTNESS & LEONARD, 1997). Estas características da região podem indicar que as lapas analisadas não são limitadas por recursos como alimento e espaço.

Os afloramentos rochosos do Morro de Pernambuco, apresentam substratos mais inclinados e aparentemente com menor heterogeneidade espacial, além de sofrerem maior impacto das ondas. Em habitats entremarés os distúrbios mecânicos, como a quebra de ondas e rolamento de pedras, podem criar áreas de espaço aberto ao remover componentes das comunidades, ocasionando mudanças sucessivas (DAYTON, 1971). Este processo permite a eliminação de dominantes competitivos e a colonização por outros organismos, sendo importante em ambientes onde o espaço é um recurso limitante (CONNELL 1978; HEMPHILL & COOPER, 1983). Sendo assim, o maior grau de exposição às ondas, na área do Morro Pernambuco, promoveria perturbações físicas, fornecendo novos espaços para a colonização, evitando a exclusão competitiva e promovendo a coexistência entre os dois gêneros.

O efeito do tempo de exposição em substratos verticalizados, como os afloramentos rochosos do Morro de Pernambuco, é maior, podendo ser mais nítido o padrão de distribuição vertical das lapas. Áreas retangulares com menor largura e maior

comprimento (0,25 x 0,75 m e 0,25 x 1,00 m) apresentaram uma tendência à relação causal, entre suas abundâncias. Apesar de terem sido tratadas como uma relação espúria neste trabalho, elas poderiam indicar formatos de áreas mais representativas para estudos de relações entre gêneros ou espécies, com *Lottia* e *Fissurella*, em superfícies mais inclinadas, devendo ser consideradas em novos trabalhos com os gêneros.

O uso de áreas de diferentes formas e tamanhos, para a amostragem desses gêneros, não afetou a relação de suas abundâncias. Neste caso, a menor área amostrada 0,25 X 0,25 m (área interna de 0,06 m²) seria preferível para futuros estudos sobre a relação entre eles, pois garantiria um menor esforço amostral com um tamanho amostral maior. Em ambientes onde há maior presença de fendas e fissuras ou de macroalgas e bivalves mitilídeos, a visibilidade dos organismos pode se tornar crítica por conta da camuflagem e da busca de proteção (FRASCHETTI, 2005). Neste caso, áreas menores, por serem de amostragem visual mais fácil, podem ser mais efetivas.

Em conclusão, este estudo constitui o primeiro a analisar as interações espaciais entre os gêneros *Lottia* e *Fissurella*, que são comuns ao longo da costa brasileira, e desempenham um papel chave na estrutura trófica dos ambientes de substrato consolidado entre marés. Diferente do apontado em outros trabalhos com lapas, em áreas temperadas, os resultados não revelaram indício de competição interespecífica e sim um padrão de coexistência entre os dois gêneros, em escalas de até 1m².

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa, à Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) pela estrutura oferecida e, em especial, ao Laboratório de Ecologia Bêntica (LEB) pelo apoio logístico.

REFERÊNCIAS

- AGRESTI, A. 2003. **Categorical data analysis**. Wiley & Sons, 2ed, v. 482, 721p.
- AGUILERA, M. A.; NAVARRETE, S. A.; BROITMAN, B. R. 2013. Differential effects of grazer species on periphyton of a temperate rocky shore. **Marine Ecology Progress Series** **484**: 63-78.
- AGUILERA, M. A.; WEIß, M. & THIEL, M. 2019. Similarity in predator-specific anti-predator behavior in ecologically distinct limpet species, *Scurria viridula* (Lottiidae) and *Fissurella latimarginata* (Fissurellidae). **Marine Biology** **166**(4): 41.
- AMARASEKARE, P.; HOOPE, M. F.; MOUQUET, N. & HOLYOAK, M. 2004. Mechanisms of coexistence in competitive metacommunities. **The American Naturalist** **164**(3): 310-326.
- BARRETO, C. C. 1999. Heterogeneidade espacial do habitat e diversidade específica: implicações ecológicas e métodos de mensuração. **Oecologia Brasiliensis** **7**(1):121-153.
- BERTNESS, M. D. & LEONARD, G. H. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. **Ecology** **78**(7): 1976-1989.
- BLACK, R. 1979. Competition between intertidal limpets: an intrusive niche on a steep resource gradient. **The Journal of Animal Ecology** **48**(2): 401-411.
- BOAVENTURA, D.; DA FONSECA, L. C. & HAWKINS, S. J. 2002. Analysis of competitive interactions between the limpets *Patella depressa* Pennant and *Patella vulgata* L. on the northern coast of Portugal. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **271**(2): 171-188.
- BRANCH, G. M. 1975. Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. **The Journal of Animal Ecology** **44**(1): 263-281.
- BRANCH, G. M. 1981. The ecology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. **Oceanography and Marine Biology: Annual Reviews** **19**: 235-380.
- BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. 2002. **Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach**. Springer-Verlag, New York.
- CARVALHO, I. F. P.; FERREIRA-JR, A. L.; CHRISTO, S. W. & ABSHER, T. M. 2016. Distribution of gastropods in a rocky shore of Ilha do Mel, Paraná-Brazil. **Tropical Oceanography** **44**(2): 66-73.
- CASAL, G.; ACEÑA-MATARRANZ, S.; FERNÁNDEZ-MÁRQUEZ, D. & FERNÁNDEZ, N. 2017. Distribution and abundance patterns of three coexisting species of *Patella* (Mollusca

- Gastropoda) in the intertidal areas of the NW Iberian Peninsula: Implications for management. **Fisheries Research** **198**: 86-98.
- CHAPMAN, M. G.; UNDERWOOD, A. J. 1992. Foraging behaviour of marine benthic grazers. In: JOHN, D. M.; HAWKINS, S. J.; PRICE, J. H. eds. **Plant-animal interactions in the marine benthos**. Clarendon Press, Oxford, p 289–317.
- CHRISTOFOLETTI, R. A.; TAKAHASHI, C. K.; OLIVEIRA, D. N. & FLORES, A. A. 2011. Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, **91**(5): 961-967.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science** **199**(4335): 1302-1310.
- CREESE, R. G. & UNDERWOOD, A. J. 1982. Analysis of inter-and intra-specific competition amongst intertidal limpets with different methods of feeding. **Oecologia** **53**(3): 337-346.
- DAYTON, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. **Ecological Monographs** **41**(4): 351-389.
- DÍAZ, F. J.; PEREDA, S. V. & BUSCHMANN, A. H. 2015. Coexistence in a subtidal habitat in southern Chile: the effects of giant kelp *Macrocystis pyrifera* overgrowth on the slipper limpet *Crepidatella fecunda*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **95**(1): 25-33.
- DUARTE, L. F. L. & GUERRAZZI, M. C. 2004. Zonação do costão rochoso da Praia do Rio Verde: padrões de distribuição e abundância. Em: MARQUES, O.A.V. & DULEBA, W. eds. **Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, flora e fauna**. Ribeirão Preto, Holos Editora, p. 179-188.
- DUDGEON, S. R., STENECK, R. S., DAVISON, I. R. & VADAS, R. L. 1999. Coexistence of similar species in a space- limited intertidal zone. **Ecological Monographs** **69**(3): 331-352.
- EINAV, R. & ISRAEL, A. 2007. Seaweeds on the abrasion platforms of the intertidal zone in eastern Mediterranean shores. In: SECKBACH, J. **Algae and cyanobacteria in extreme environments**. Springer, Dordrecht, p. 193–207.
- FALADU, J.; VAKANI, B.; PORIYA, P. & KUNDU, R. 2014. Habitat preference and population ecology of limpets *Cellana karachiensis* (Winckworth) and *Siphonaria siphonaria* (Sowerby) at Veraval coast of Kathiawar Peninsula, India. **Journal of Ecosystems** **2014**:3-6.
- FIRTH, L. B. & CROWE, P. 2008. Large-scale coexistence and small-scale segregation of key species on rocky shores. **Hydrobiologia** **614**(1): 233-241.

- FRANK, P. W. 1965. The biodemography of an intertidal snail population. **Ecology** **46**(6): 831-844.
- GARRITY, S. D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. **Ecology** **65**(2): 559-574.
- HEMPHILL, N. & COOPER, S. D. 1983. The effect of physical disturbance on the relative abundances of two filter-feeding insects in a small stream. **Oecologia** **58**(3): 378-382.
- IVEŠA, L.; CHAPMAN, M. G.; UNDERWOOD, A. J. & MURPHY, R. J. 2010. Differential patterns of distribution of limpets on intertidal seawalls: experimental investigation of the roles of recruitment, survival and competition. **Marine Ecology Progress Series** **407**: 55-69.
- JOHNSON, M. P.; FROST, N. J.; MOSLEY, M. W.; ROBERTS, M. F. & HAWKINS, S. J. 2003. The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. **Ecology Letters** **6**(2): 126-132.
- KOHN, A. J. & LEVITEN, P. J. 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. **Oecologia** **25**(3): 199-210.
- MARTINS, C. D.; ARANTES, N.; FAVERI, C.; BATISTA, M. B.; OLIVEIRA, E. C.; PAGLIOSA, P. R.; FONSECA, A. L.; NUNES, J. M. C.; FUNGYI, C.; PEREIRA, S. B. & HORTA, P. A. 2012. The impact of coastal urbanization on the structure of phytobenthic communities in southern Brazil. **Marine pollution bulletin** **64**(4): 772-778.
- MASI, B. P. & ZALMON, I. R. 2008. Zonação de comunidade benthica do entremarés em molhes sob diferente hidrodinamismo na costa norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **25**(4): 662-673.
- MEIRELLES, C. A. O. & MATTHEWS-CASCON, H. 2003. Relations between shell size and radula size in marine prosobranchs (Mollusca: Gastropoda). **Thalassas** **19**(2): 45-53.
- MILLER, P.; HARLEY, C. D. G. & DENNY, M. W. 2009. The role of temperature and desiccation stress in limiting the local-scale distribution of the owl limpet, *Lottia gigantea*. **Functional Ecology** **23**(4): 756-767.
- ORTEGA, S. 1985. Competitive interactions among tropical intertidal limpets. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **90**(1): 11-25.
- RIOS, E. C. 1994. **Seashells of Brazil**. Fundação Universidade do Rio Grande, Instituto Aqua — Rio de Janeiro, Museu Oceanográfico, “Prof. E. C. Rios”, 2ed. 368p.
- RIPLEY, B.; VENABLES, B.; BATES, D. M.; HORNIK, K.; GEBHARDT, A.; FIRTH, D. & RIPLEY, M. B. 2013. **Support Functions and Datasets for Venables and Ripley’s MASS. Package MASS**.

- RODRIGUES, T. K.; SILVA, M. G.; ANDRADE, A. C. S.; LAVENÉRE-WANDERLEY, A. A. & DOMINGUEZ, J. M. L. 2005. **Análise Multitemporal da Linha de Costa Entre as Praias do Norte e da Avenida – Ilhéus-Ba**, In: X Congresso da ABEQUA. Guarapari. Disponível em: <http://www.abequa.org.br/trabalhos/0177_tais_1.pdf>. Acesso em: 04.09.2018.
- RUPPERT, E. E.; FOX, R. S. & BARNES, R.D. 2005. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional – evolutiva**. 7ed. São Paulo, Roca, 1145p.
- SANTOS, J. J. B. & BOEHS, G. 2011. Spatial-temporal distribution and recruitment of *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1758) (Mollusca) on a sandstone bank in Ilhéus, Bahia, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 71(4): 799-805.
- TANAKA, M. O. & MAGALHÃES, C. A. 2002. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes mussel* beds. **Marine Ecology Progress Series** 237: 151-158.
- TANAKA, M. O.; DUQUE-ESTRADA, T. E. M. & MAGALHÃES, C.A. 2002. Dynamics of the acmaeid limpet *Collisella subrugosa* and vertical distribution of size and abundance along a wave exposure gradient. **Journal of Molluscan Studies** 68(1): 55-64.
- TEAM, R. C. 2017. R Core Team. 2017. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- UMANZOR, S.; LADAH, L.; CALDERON-AGUILERA, L. E. & ZERTUCHE-GONZÁLEZ, J. A. 2017. Intertidal macroalgae influence macroinvertebrate distribution across stress scenarios. **Marine Ecology Progress Series** 584: 67-77.
- VIEJO, R. M. 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. **Aquatic botany** 64(2): 131-149.
- ZAMPROGNO, G. C.; COSTA, M. B.; BARBIERO, D. C.; FERREIRA, B. S. & SOUZA, F. T. 2013. Gastropod communities associated with *Ulva* spp. in the littoral zone in southeast Brazil. **Latin American Journal of Aquatic Research** 41(5): 968-978.
- ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N. J.; SAVELIEV, A. A. & SMITH, G.M. 2009. **Mixed effects models and extensions in ecology with R**. Series in Statistics for Biology and Health. Springer Science & Business Media, New York, 579p.

Papel das lapas (*Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789) como substratos secundários em uma área tropical

Tamyles G. Brito¹

1. Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Campus Soane Nazaré de Andrade Rodovia Ilhéus-Itabuna, km 16, CEP 45662-900, Ilhéus, Bahia, Brasil. (tamyles.brito87@gmail.com).

ABSTRACT. Colonization on live substrates leads to epibiosis. Shells of limpets can offer an available substrate and a refuge for the establishment of several species of epibionts. In this study, the epibiont community was examined in the shells of *Lottia* and *Fissurella*. The limpets were sampled at two locations in the south of Bahia, Brazil, totaling 660 individuals examined. Their shells were measured and all epibionts were identified to the most detailed level possible. Thirteen taxa were recorded, of which 9 were macroalgae. The macroalgae *Lithothamnium* sp. and *Ulva lactuca* and the crustacean *Chthamalus bisinuatus* were the taxa with the highest occurrences and presence in both species. *Lottia* presented a low frequency of occurrence of epibiosis and a small richness. The presence of epibionts, as well as the number of taxa epibiontes in the shells were shown to be positively related to the length of the shell in *Fissurella*. The relationships between the presence of epibionts and the length of the shell varied among the taxa. The analyzes with all taxa of epibionts in *Fissurella* showed no pattern of competition or aggregation. The identified epibionts appear to reflect the surrounding environment of the shells while the presence and number of taxa seemed to be related to the increase of the colonizable area and the increase of the time of exposure of the shells. The shells of *Lottia* and *Fissurella* offer benthic organisms an expansion of the substrate, amplifying their ecological role and making epibiosis a viable alternative for survival.

KEYWORDS. Epibiosis, macroalgae, invertebrates, shell, co-occurrence

RESUMO. A colonização em substratos vivos leva à epibiose. Conchas de lapas podem oferecer substrato e refúgio para o estabelecimento de diversas espécies de epibiontes. Neste estudo, foi examinada a comunidade de epibionte em conchas de *Lottia* e *Fissurella*. As lapas foram amostradas em dois locais no sul da Bahia, Brasil, totalizando 660 indivíduos examinados. As conchas foram medidas e todos os epibiontes identificados com a menor resolução taxonômica possível. Foram registrados 13 táxons, dos quais 9 eram macroalgas. As macroalgas *Lithothamnium* sp e *Ulva lactuca* e o crustáceo *Chthamalus bisinuatus*, foram os táxons com maior ocorrências e presença nas duas espécies. *Lottia* apresentou uma baixa frequência de ocorrência de epibiose e uma pequena riqueza. A presença de epibiontes, tal como o número de táxon epibiontes nas conchas demonstraram-se positivamente relacionados com o comprimento da concha em *Fissurella*. As relações entre a presença de epibiontes e o comprimento da concha variaram entre os táxons. As análises com todos os táxons de epibiontes em *Fissurella* não mostraram padrão de competição ou agregação. Os epibiontes identificados parecem refletir o ambiente circundante às conchas enquanto a presença e o número de táxon pareceram estar relacionados com o aumento da área colonizável e com o aumento do tempo de exposição das conchas. As conchas de *Lottia* e *Fissurella* oferecem aos organismos bênticos uma expansão do substrato, amplificando o seu papel ecológico e fazendo da epibiose uma alternativa viável de sobrevivência.

PALAVRAS-CHAVE. epibiose, macroalgas, invertebrados, conchas, co-ocorrência.

INTRODUÇÃO

O espaço é um recurso importante e limitado, levando à alta competição entre as espécies que o habitam (WAHL, 1989; WAHL E MARK, 1999; WAHL, 2010). Organismos aquáticos sésseis e vágeis colonizam espaços livres de forma eficaz. As superfícies externas desses organismos podem servir como substrato para o estabelecimento de novos indivíduos (WAHL 1989; HARDER, 2009; WAHL 2009) formando, muitas vezes, novos microhabitats, funcionando como substratos secundários que ampliam o espaço disponível. Dentre estes, as superfícies vivas firmes, como as oferecidas por carapaças e conchas de invertebrados marinhos, fornecem um novo espaço para o estabelecimento de organismos como epibiontes (GILI *et al.*, 1993; KEY JR *et al.*, 1996; SEABORN, 2014; MARTINS *et al.*, 2014; MCGOWAN & IYENGAR, 2017).

A epibiose é definida como uma associação interespecífica facultativa, não simbiótica, entre dois organismos: o epibionte e o basibionte (WAHL, 2010). O epibionte refere-se ao indivíduo que está ligado à superfície de um substrato vivo, sendo troficamente independente deste substrato, enquanto o basibionte oferece suporte para fixação do epibionte, sendo a maioria de vida sésil ou sedentária (WAHL, 2010). A epibiose pode ser considerada como uma consequência direta da limitação da superfície (HARDER, 2009).

Devido à produção de conchas, os moluscos atuam como engenheiros de ecossistema servindo como habitats biogênicos (GUTIÉRREZ *et al.*, 2003) em ambientes onde há poucos substratos consolidados, ou estes são densamente colonizados (VASCONCELOS *et al.*, 2007). A opção de ocupar uma área livre é, possivelmente, a maior razão para a colonização em substratos vivos (WAHL, 1989), fazendo da epibiose um fenômeno de colonização alternativa e uma estratégia viável de sobrevivência importante para a dinâmica de comunidades costeiras (FURTADO, 2013), aumentando as

oportunidades de colonização e as possibilidades de sobrevivência (SEABORN, 2014; MCGOWAN & IYENGAR, 2017).

A concha de um molusco pode ser colonizada por diversas espécies de epibiontes ao mesmo tempo, formando comunidades compostas por organismos tanto de vida sésil quanto vágil (GRIBBEN *et al.*, 2009). A distribuição desses organismos pode ser analisada entre as áreas do mesmo hospedeiro – no caso as conchas de uma dada espécie, entre hospedeiros específicos ou entre basibiontes pertencentes a diferentes espécies – no caso conchas de espécies diferentes, podendo ser favorecida pela atração ou repulsão de um epibionte por certos sinais do hospedeiro ou de outro epibionte já assentado, pela sensibilidade diferencial de epibiontes a compostos anti-incrustantes ou por interações entre epibiontes (WAHL, 2008).

Em Ecologia, a hipótese espécie-área é uma relação reconhecida desde o início do séc. XX (JACCARD, 1902) e sugere que áreas maiores possuam mais espécies, uma vez que suas populações maiores e condições mais estáveis reduzem o risco de extinção e porque contêm mais barreiras e habitats heterogêneos que promovem a especiação (ARRHENIUS, 1921; CANNING-CLODE & WAHL, 2010). Assim, apesar das conchas serem áreas de pequena escala tem sido demonstrado que quanto maior for o seu tamanho, maior será o número de espécies associados a ela (BECKETT *et al.*, 1996; MARTINS *et al.*, 2014; OLABARRIA, 2000).

As lapas são gastrópodes marinhos, com conchas cônicas, presentes e abundantes em superfícies rochosas nas zonas entre marés (DENNY & BLANCHETTE, 2000).

As espécies *Fissurella clenchi* (Farfante, 1943), *Fissurella rosea* (Gmelin, 1791) e *Lottia subrugosa* (d'Orbigny, 1846) são pequenos gastrópodes marinhos tropicais e sub-tropicais, vivendo principalmente sobre substratos sólidos, como pedras, corais e

outras conchas. São mais comuns em águas rasas, principalmente na faixa entre marés. Suas conchas apresentam tamanhos médios entre 24 e 30 mm (RIOS, 1994) e podem fornecer a diversos organismos um local adequado para a fixação. Estudos relacionados a este tema têm sido desenvolvidos com espécies comercialmente exploradas, em áreas temperadas, utilizando indivíduos de grande porte (FURTADO, 2013; MARTINS *et al.*, 2014; MCGOWAN & IYENGAR, 2017; SEABORN, 2014). Entretanto, em áreas tropicais, potencialmente com um maior número de espécies, pouco é conhecido sobre o papel que as lapas podem desempenhar como substratos alternativos.

F. clenchi, *F. rosea* e *L. subrugosa* são abundantes nos afloramentos rochosos do litoral sul da Bahia e seu papel como substrato alternativo é desconhecido.

O objetivo deste trabalho é analisar a comunidade de epibiontes em conchas dos gêneros *Lottia* Gray, 1833 e *Fissurella* Bruguière, 1789. Para isto, foram identificados e quantificados os epibiontes presentes nas conchas dos dois gêneros e comparados em relação à oferta de substrato alternativo ou exclusivo, sendo testada a relação entre a presença e o número de espécies de epibiontes com o tamanho do basibionte, além de analisada a coocorrência de epibiontes.

MATERIAIS E METODOS

Local de estudo

O trabalho foi desenvolvido entre os meses de agosto e dezembro de 2017, em dois locais: a plataforma arenítica da Praia do Me ache (14°48'20.44"S; 39°01'26.87"W) e o afloramento rochoso da praia do Morro de Pernambuco (14°48'46.69"S; 39°01'26.73"W), ambas inseridas no perímetro urbano da cidade de Ilhéus, Bahia, Brasil (Fig. 1).

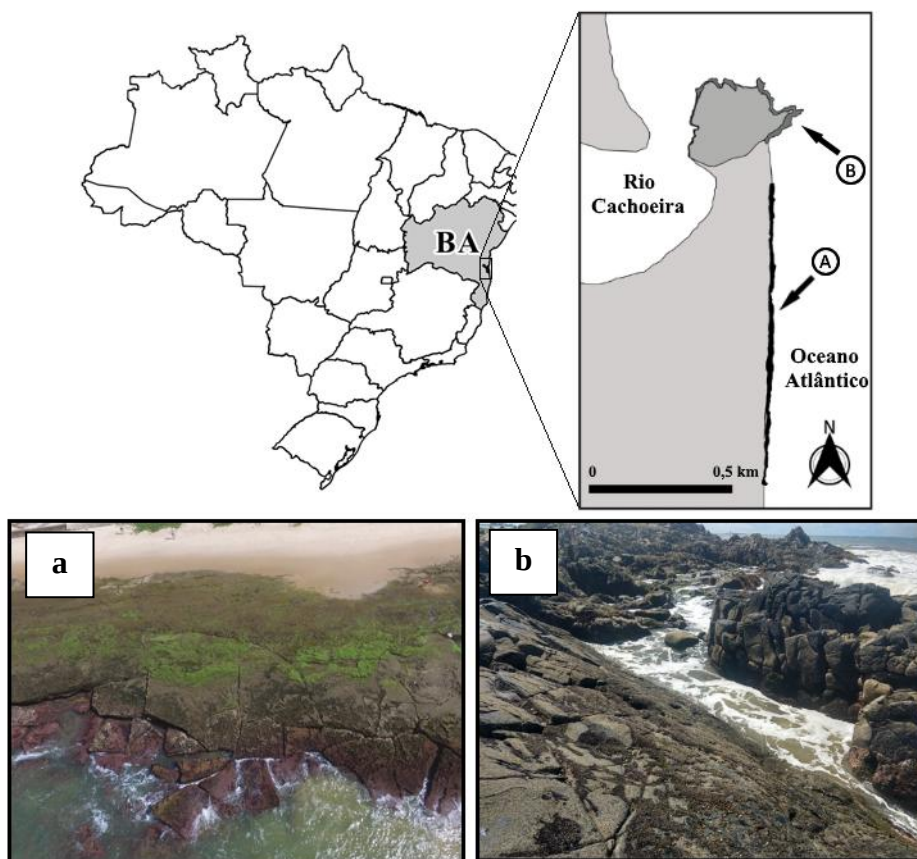


Fig. 1. Mapa da área de estudo destacando a plataforma arenítica da praia Me ache (a) e o afloramento rochoso da praia do Morro de Pernambuco (b) (Ilhéus – BA).

Desenho amostral

As coletas foram conduzidas na zona intermediária do médio litoral, durante a maré baixa. A localização foi determinada em campo pela predominância da espécie *Brachidontes exustus* Linnaeus, 1758 (Mytilidae Rafinesque, 1815) que, de acordo com padrões de zonação bem conhecidos (STEPHENSON & STEPHENSON, 1949), caracteriza esta faixa.

Em cada local foram sorteados pontos nos quais foram estabelecidos quadrados amostrais, separados entre si por, ao menos, 2 m. Cada quadrado, com área interna de 1m^2 , foi subdividido, por grades de linha, em 16 quadrados de $0,25 \times 0,25 \text{ m}$ (área interna de $0,0625 \text{ m}^2$), e posicionado ao substrato em paralelo ao litoral.

Todos os indivíduos dos dois gêneros estudados foram identificados, contados e tiveram seu comprimento total medido, com auxílio de paquímetro digital (0,01 mm), dentro da menor área do quadrado (0,06 m²). Devido à dificuldade de diferenciação em campo das duas espécies de lapas do gênero *Fissurella* – *F. clenchi* e *F. rosea*, as duas espécies de lapas presentes foram tratadas ao nível de gênero.

A análise taxonômica dos epibiontes foi realizada em campo com a identificação das macroespécies, que compreende o grupo de espécies aquáticas com tamanho superior a 0,5mm (LANA *et al.*, 1996), presentes sobre as conchas. Este procedimento buscou reduzir o número de animais sacrificados, coletando apenas um exemplar testemunho de cada espécie de epibionte. Os epibiontes presentes em cada indivíduo mensurado foram registrados e identificados, até o nível taxonômico mais detalhado possível, com o auxílio da literatura (RIOS, 1994).

Análise dos dados

Relação entre as lapas e os epibiontes

A relação entre as lapas e os epibiontes foi analisada, separadamente, para cada gênero. A prevalência de cada epibionte foi avaliada calculando a proporção de conchas ocupadas por cada táxon, nos dois gêneros de lapas.

Relação entre a variável comprimento da concha e interação com epibiontes

A fim de analisar a relação entre a presença de epibiontes (total e por espécie) e o comprimento da concha (mm) de *Lottia* e *Fissurella*, nas duas praias amostradas, foram ajustados Modelos Lineares Generalizados (GLMs - *Generalized Linear Models*) aos dados. Como a variável resposta é binária (isto é, presença / ausência), foi usada a distribuição de erro binomial (ZUUR, 2009). O modelo foi ajustado utilizando a variável presença de epibiontes (codificada como 1 para presença e 0 para ausência) como

resposta e, como variável preditora, o comprimento da concha (mm). Na hipótese nula testada não há relação entre a presença de epibiontes e o comprimento da concha (mm). Esta análise foi realizada para a presença de epibiontes como um todo e para a presença de diferentes táxons, considerando táxons com pelo menos cinco ocorrências.

Foram usados modelos aditivos generalizados (GAM - *Generalised Additive Models*) para as análises de relação entre o número de táxons de epibiontes e o comprimento da concha (mm) de *Lottia* e *Fissurella*. Os GAM são definidos como uma extensão aos GLMs e podem ser uma alternativa quando variáveis preditoras de natureza contínua não apresentam uma relação linear com a variável resposta. Relações são modeladas como funções suavizadas da variável explanatória, podendo assumir diferentes graus de não-linearidade (ZUUR, 2009). O termo chamado “graus de liberdade efetivos” (EDF- *Effective Degrees of Freedom*) é um valor maior ou igual a 1 que indica o quão não-linear é a relação. EDF igual a 1 sugere uma relação linear. Quanto maior o EDF, mais não-linear é a curva de suavização. A curva suavizada permite descrever a forma (linear ou não-linear) entre a variável resposta e as variáveis explanatórias (ZUUR, 2009).

O modelo foi ajustado utilizando a variável “número de táxons de epibiontes” como resposta e, como variável preditora, comprimento da concha (mm). Na hipótese nula testada não há relação entre o número de táxons de epibiontes e o comprimento da concha (mm). Como os dados são de contagem, ou seja discretos, foi utilizada a distribuição de Poisson.

Os modelos foram calculados no software R, versão 3.3.3 (TEAM, 2017), utilizando-se as funções gam do pacote mgcv (WOOD, 2011) e glm do pacote MASS (RIPLEY *et al.*, 2013).

Análise de Co-ocorrência de epibiontes

Além do número de epibiontes poder depender do tamanho da concha, é possível que alguns táxons inibam a presença de outros e tendam a serem os únicos epibiontes em uma dada concha, enquanto outros tenham tendência a ocorrer em conjunto.

Para esta análise foi primeiramente calculado o número de conchas em que cada epibionte foi registrado só e na presença de um, dois, ou três outros táxons. A seguir foram utilizados testes por aleatorização para verificar se o número de vezes em que cada epibionte foi registrado junto com outros táxons (0, 1, 2, ou 3 táxons adicionais), difere significativamente do que seria esperado pelo acaso. Na hipótese nula teríamos que os táxons de epibiontes se distribuem aleatoriamente pelas conchas independentemente de outros táxons já presentes nela. Assim, a matriz de dados foi aleatorizada mantendo fixos os totais marginais, ou seja, o número de epibiontes diferentes em cada concha (total das linhas) e o número de conchas em que cada epibionte foi registrado (total das colunas). Em cada aleatorização foi calculado o número de vezes em que cada epibionte foi encontrado sozinho (0) ou com outros epibiontes (1, 2, ou 3). Finalmente, com base nesta tabela, foram calculados intervalos de confiança de 95% para o que seria esperado na hipótese nula; valores observados que estivessem fora dos intervalos de confiança foram considerados significativos. Os valores observados foram incluídos entre os possíveis valores aleatorizados. Estes procedimentos se baseiam nas diretrizes sobre testes de permutação (MANLY, 2006).

Para testar se existem pares de táxons de epibiontes que tendem a se associar ou a se evitar foi utilizado o C-score (STONE & ROBERTS, 1990) como métrica para quantificar os padrões de co-ocorrência entre espécies. O índice C-Score calcula, para cada par de espécies, a média dos *Checkerboard Units* (CU), isto é, do padrão em

tabuleiro de xadrez (quando uma espécie está presente em uma concha e a outra não e vice e versa). Este índice é menos propenso a Erros do Tipo I (rejeitar a hipótese nula quando ela verdadeira) e Erros do Tipo II (aceitar a hipótese nula quando ela é falsa) (GOTELLI, 2000). Para a análise os dados foram tabulados em matrizes de presença e ausência, nas quais as linhas representam os táxons de epibiontes e as colunas a ocorrência dos mesmos nas conchas de cada gênero. A matriz foi analisada com um modelo nulo que assume distribuição aleatória dos epibiontes. Relações competitivas são indicadas por um índice C-score observado, significativamente maior do que o esperado ao acaso (GOTELLI, 2000), ou seja, os táxons devem coocorrer menos do que em uma distribuição ao acaso. Já quando o C-score é significativamente menor, existe um padrão de agregação de espécies.

As análises foram realizadas no software R, versão 3.3.3 (TEAM, 2017). Foi utilizado o pacote EcoSim Version 0.1.0 (GOTELLI *et al.*, 2015) e MASS (VENABLES & RIPLEY, 2002) para comparar os C-score observados com a média do C-score, simulado a partir de matrizes aleatórias.

RESULTADOS

Relação entre as lapas e os epibiontes

Foram amostradas 660 lapas sendo *Lottia* mais abundante do que *Fissurella* com 382 e 278 indivíduos respectivamente.

Entre os epibiontes foram registrados, nos dois gêneros, uma Cyanobacteria colonial não identificada, nove táxons de macroalgas (4 de Chlorophyta, 3 de Heterokontophyta e 2 de Rhodophyta) e três táxons de animais (1 de Arthropoda e 2 de Mollusca) (Tab. I). Destes, *Chthamalus bisinuatus* (Pilsbry, 1916), *Lithothamnium* sp. e *Ulva lactuca* L. são os táxons com maior ocorrência e os únicos que estão presentes nos dois gêneros de lapas (Fig. 2).

Tab. I. Lista dos diferentes táxons de epibiontes identificados nas conchas de *Lottia* e *Fissurella*.

Reino	Subfilo	Epibiontes	<i>Fissurella</i>	<i>Lottia</i>
Monera	Cyanobacteria	Não identificado	X	
			X	
Plantae	Chlorophyta	<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen in Jacq.) C. Agardh	X	
		<i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory) Kütz.	X	
		<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Kütz ex Harv.	X	
		<i>Ulva lactuca</i> L.	X	X
			X	
	Heterokontophyta	<i>Ectocarpales</i> sp.	X	
		<i>Padina</i> cf <i>gymnospora</i> (Kütz.) Sond.	X	
		<i>Sphacelaria</i> sp.	X	
			X	X
			X	
	Rhodophyta	<i>Lithothamnium</i> sp.	X	
		<i>Thuretia bornetii</i> Vickers	X	
Animalia	Arthropoda	<i>Chthamalus bisinuatus</i> (Pilsbry, 1916)	X	X
	Mollusca	<i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840)	X	
		<i>Lottia subrugosa</i> (d'Orbigny, 1846)	X	

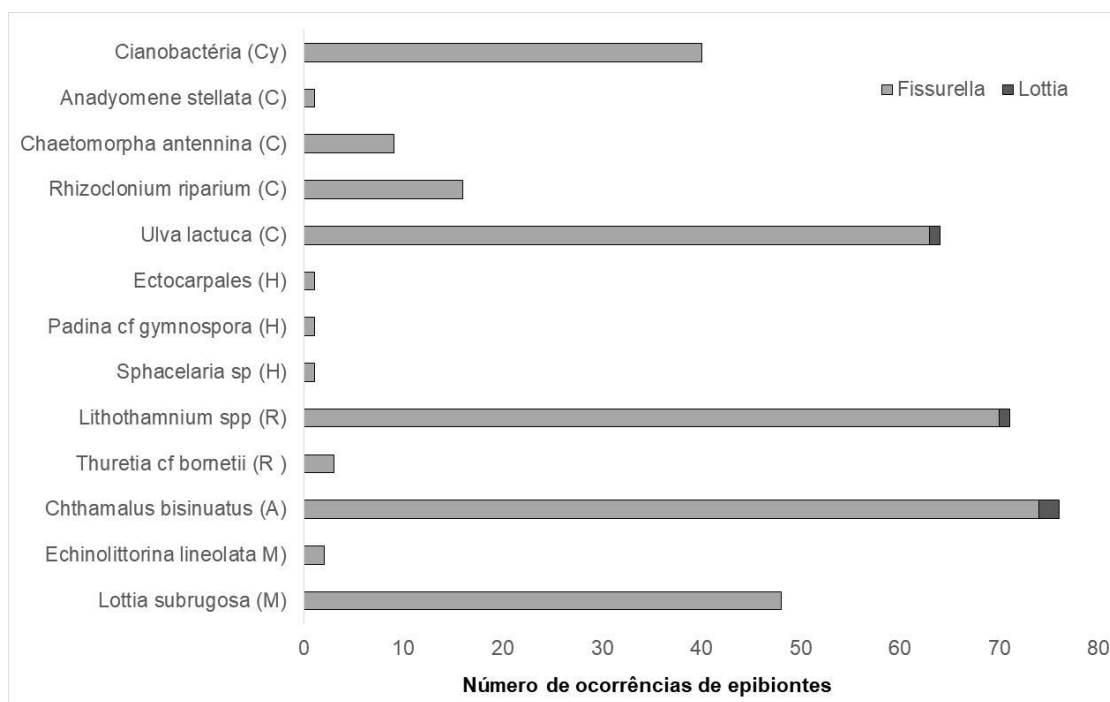


Fig. 2. Número de ocorrências de epibiontes em *Fissurella* e *Lottia*. Legenda: CY – Cyanophyta, C- Chlorophyta; H – Heterokontophyta; R – Rhodophyta; A – Arthropoda; M – Mollusca.

Relação entre comprimento da concha e presença/número de epibiontes

Em *Fissurella*, 122 conchas eram ocupadas por um táxon de epibionte, 64 por dois táxons, sendo a combinação mais frequente *Chthamalus bisinuatus* e *Ulva lactuca*, *Lithothamnium* sp. e Cianobactéria, 24 por três táxons, sendo a combinação mais frequente *Lottia*, *Ulva lactuca* e *Chthamalus bisinuatus*, e duas por quatro táxons, sendo este o limite de táxons por concha, registrado a partir de 7,83 mm de comprimento do basibionte.

Já em *Lottia*, apenas quatro conchas estavam ocupadas por epibiontes e todas por um único táxon. Sendo assim, não foram realizadas as análises comparativas entre o comprimento da concha e presença/número de epibiontes para este gênero.

A análise entre a presença de epibiontes e o comprimento da concha (mm) em *Fissurella* revelou relação significativa ($p = 1,73 \times 10^{-07}$). A probabilidade da presença de

epibiontes em conchas de *Fissurella* é de 50% para tamanho igual ou superior a 10 mm e próxima de 100% acima de 15 mm de comprimento (Fig. 3a).

Já o modelo GAM entre o número de táxons presentes e o comprimento da concha (mm) em *Fissurella* mostrou relação quase linear (EDF=1,7: $p=6,09 \times 10^{-06}$). Ou seja, há uma tendência de que quanto maior o comprimento da concha (mm), maior o número de epibiontes (Fig. 3b).

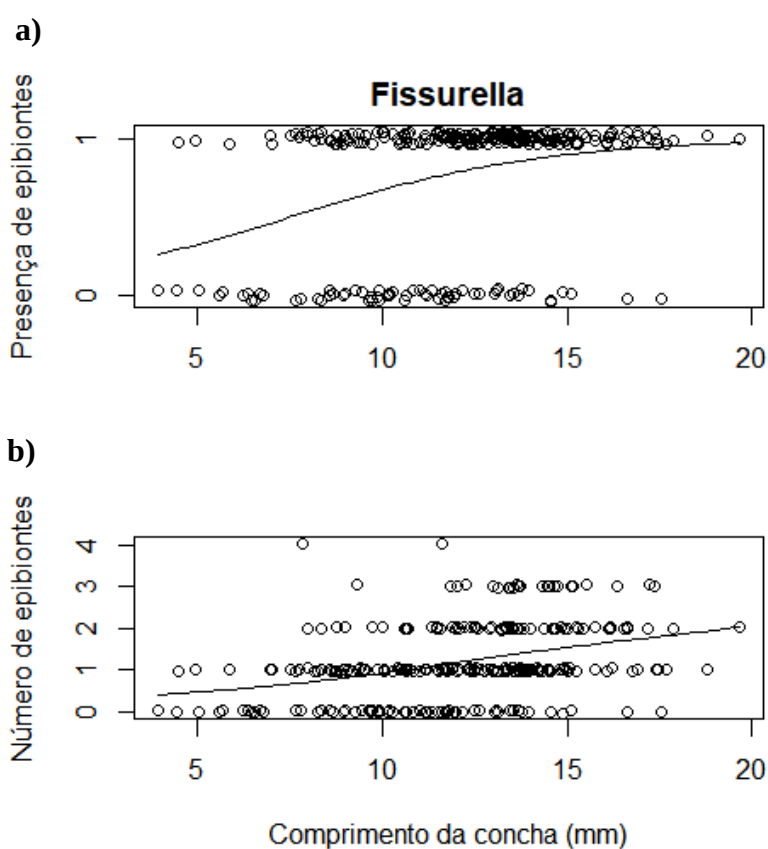


Figura 3. (a) Relação entre presença de epibiontes e o comprimento da concha (mm) de *Fissurella* ($n = 278$). A linha representa a probabilidade de ocorrência em uma concha de um dado tamanho, de acordo com um GLM com distribuição binomial. (b) Relação entre o número de espécies de epibiontes presentes em conchas de *Fissurella* e o comprimento da mesma (mm) ($n = 278$). Foi adicionado um ruído (*jitter*) no eixo vertical dos gráficos para facilitar a visualização.

Relações significativas foram observadas, em cada táxon, entre a presença de epibiontes e o comprimento da concha. No entanto, a significância dessas relações variou entre os táxons (Tab. II).

Tab. II. Estimativas para os parâmetros do GLM com distribuição binomial, coeficiente de regressão com seus respectivos erros padrão e significância para cada táxon de epibiontes em *Fissurella*. Relações significativas estão representadas por um *.

Epibionte	Coeficiente	Erro padrão	p-valor
Cyanobacteria	0,12	0,06	0,06*
<i>Chaetomorpha antennina</i>	-0,03	0,12	0,76
<i>Rhizoclonium riparium</i>	0,01	0,09	0,89
<i>Ulva lactuca</i>	0,20	0,06	0,34 ^{e-03} *
<i>Lithothamnium</i> sp.	-0,04	0,05	0,41
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	0,23	0,05	3,75 ^{e-05} *
<i>Lottia subrugosa</i>	0,28	0,07	2,72 ^{e-05} *

Foi observada relação significativa entre a presença de epibiontes e comprimento da concha (mm) para a macroalga *Ulva lactuca* ($p = 0,34^{e-03}$), com probabilidade de 50% de presença em conchas com tamanho igual ou superior a 10 mm e próxima de 100% acima de 15 mm. Para a presença de Cyanobacteria esta relação foi marginalmente significativa ($p = 0,06$), com probabilidade de presença em conchas acima de 15 mm (Fig. 4). Também foi observada relação significativa para os invertebrados *Chthamalus bisinuatus* ($p = 3,75 \cdot 10^{-05}$), com 50% de probabilidade de presença em conchas com tamanho igual ou superior a 10 mm e próxima de 100% acima de 15 mm e *Lottia subrugosa* ($p = 2,72 \cdot 10^{-05}$) com 50% para tamanho igual ou superior a 12 mm e próxima de 100% acima de 15 mm de comprimento (Fig. 5).

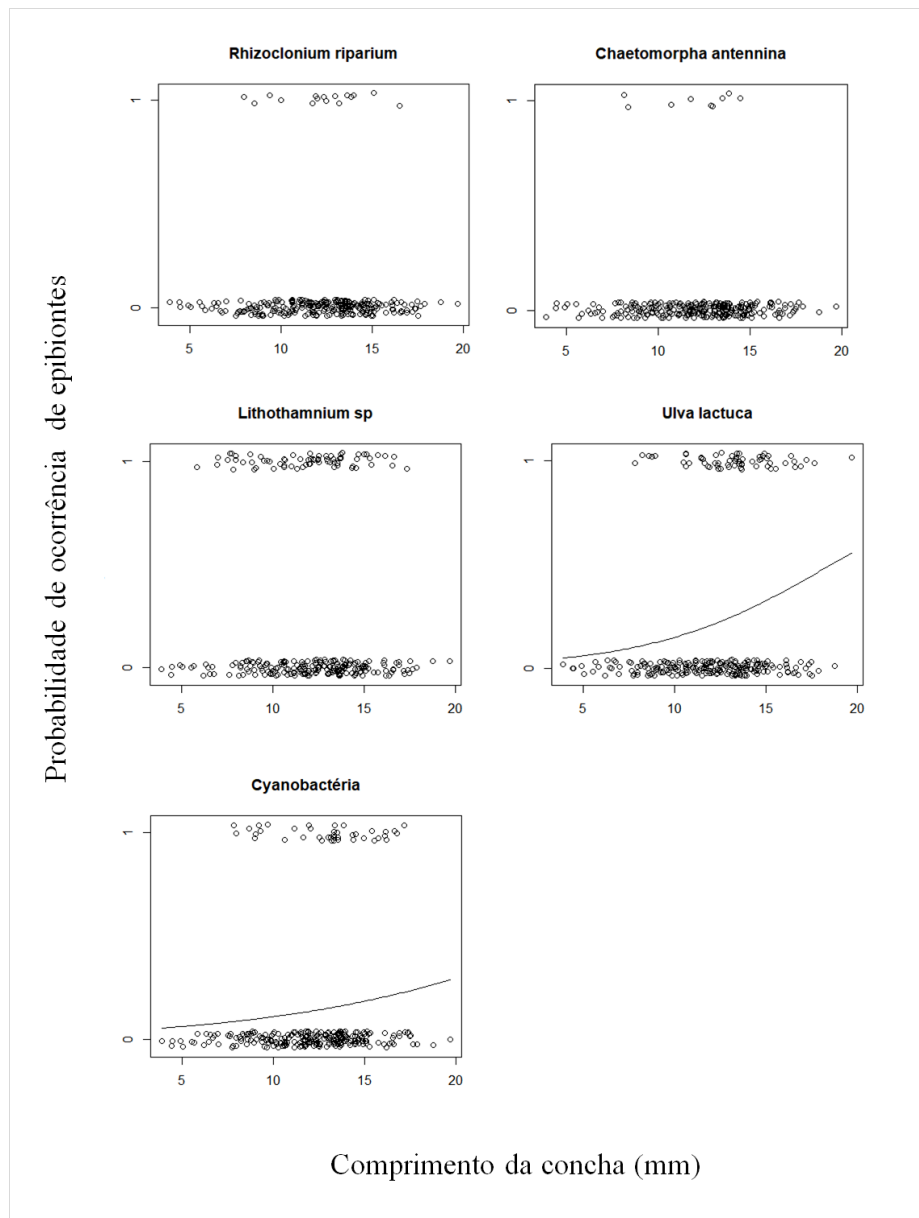


Fig. 4. Relação entre a presença e o comprimento da concha (mm) para epibiontes autotróficos (macroalgas e cianobactérias) em *Fissurella*. A linha traçada representa a probabilidade de ocorrência do epibionte em uma concha de um dado tamanho, de acordo com um GLM com distribuição binomial. Foi adicionado um ruído (*jitter*) no eixo vertical dos gráficos para facilitar visualização.

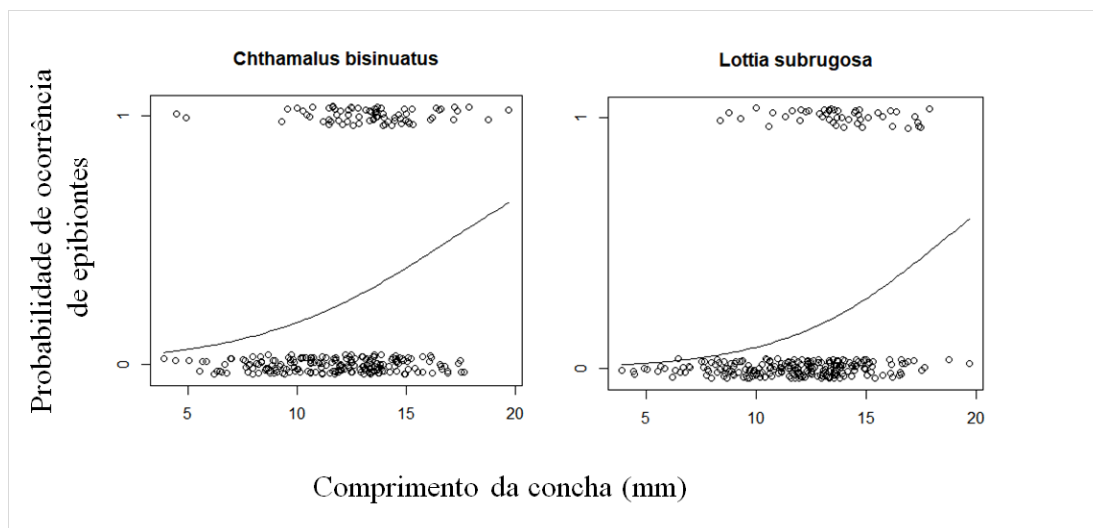


Fig. 5. Relação entre a presença e o comprimento da concha (mm) para epibiontes heterotróficos (crustáceos e moluscos) em *Fissurella*. A linha traçada representa a probabilidade de ocorrência do epibionte em uma concha de um dado tamanho, de acordo com um GLM com distribuição binomial. Foi adicionado um ruído (*jitter*) no eixo vertical dos gráficos para facilitar visualização.

Análise de Co-ocorrência de epibiontes

No geral, apenas o epibionte *Lottia subrugosa* diferiu marginalmente do esperado por acaso, estando presente, sem outros epibiontes, em 11 conchas, ou seja, uma abaixo do que seria esperado e com dois outros epibiontes em 17, duas acima do esperado (Tab. III).

Tab. III. Intervalos de confiança de 95% (entre parênteses) para o esperado na hipótese nula de que os epibiontes se distribuem aleatoriamente pelas conchas, independentemente das outras espécies presentes nelas. Quando os valores observados estão fora do intervalo de confiança da hipótese nula, estão apresentados junto com um asterisco (*).

Epibionte	Número de ocorrências junto com				Total de ocorrências
	0 outros epibiontes	1 outros epibiontes	2 outros epibiontes	3 outros epibiontes	
Cyanobacteria	14 (9-19)	18 (10-21)	7 (5-14)	1 (0-2)	40
<i>Anadyomene stellata</i>	0 (0-1)	0 (0-1)	1 (0-1)	0 (0-1)	1
<i>Chaetomorpha antennina</i>	3 (0-6)	5 (1-6)	1 (0-5)	0 (0-2)	9
<i>Rhizoclonium riparium</i>	9 (2-9)	5 (3-10)	2 (1-7)	0 (0-2)	16
<i>Ulva lactuca</i>	21 (18-30)	23 (19-31)	17 (9-18)	2 (0-2)	63
<i>Ectocarpales</i> sp	1 (0-1)	0 (0-1)	0 (0-1)	0 (0-1)	1
<i>Padina</i> cf <i>gymnospora</i>	1 (0-1)	0 (0-1)	0 (0-1)	0 (0-1)	1
<i>Sphacelaria</i> sp	0 (0-1)	1 (0-1)	0 (0-1)	0 (0-1)	1
<i>Lithothamnium</i> sp	28 (21-34)	29 (21-33)	11 (10-19)	2 (0-2)	70
<i>Thuretia bornetii</i>	2 (0-3)	0 (0-3)	0 (0-2)	1 (0-1)	3
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	32 (23-36)	25 (22-35)	16 (10-19)	1 (0-2)	74
<i>Echinolittorina lineolata</i>	0 (0-2)	3 (0-3)	0 (0-2)	0 (0-1)	3
<i>Lottia subrugosa</i>	11 (12-23)*	19 (13-24)	17 (7-15)**	1 (0-2)	48

As análises com todos os táxons de epibiontes em *Fissurella* não mostraram padrão de competição ou agregação. O valor da métrica C-score observado encontra-se dentro do Intervalo de Confiança de 95% (Limite Inferior: 0,40; Limite Superior: 0,60) indicando que não há relação de competição ou facilitação entre eles, ou seja, os epibiontes se distribuem aleatoriamente sobre as conchas. Esta análise não foi realizada para o gênero *Lottia*, devido à baixa taxa de epibiose e a pequena riqueza.

DISCUSSÃO

Lottia foi o gênero de lapa mais abundante. No sul da Bahia está representada pela espécie *L. subrugosa* (d'Orbigny, 1846), considerada como a lapa mais abundante na costa brasileira (RIOS, 1994). Esta abundância pode estar relacionada à sua ampla distribuição nos substratos rochosos, ocorrendo em toda a região entre marés, preferencialmente em fragmentos de rocha nua dentro da comunidade sésil, mas também em bancos de mexilhões, ostras, cracas e outros organismos sésseis (TANAKA *et al.*, 2002). Apesar de sua abundância, foi registrada uma baixa prevalência de epibiontes. Entretanto, é interessante registrar que, em observações pessoais na área de estudo e em outros afloramentos visitados no sul baiano, tenha sido observada uma elevada prevalência de epibiontes, principalmente de macroalgas clorofíceas, nos indivíduos que estão distribuídos na parte superior do médio litoral. É conhecido que o crescimento de algas epizoicas pode reduzir o aumento interno da temperatura corporal de lapas (SEABORN, 2014). Assim, sua presença nos indivíduos que ocupam o limite superior do médio litoral poderia conferir uma vantagem adaptativa para suportar não só as maiores temperaturas, mas também as maiores variações nas mesmas. Além disso, as macroalgas associadas podem servir de recurso alimentar para as lapas (FRANZ, 1990; EATON, 1968).

As macroalgas *Ulva lactuca* e *Lithothamnium* sp. foram os únicos epibiontes autotróficos registrados, na porção intermediária do médio litoral, nos dois gêneros de lapas. A presença da primeira é comum na área estudada (NUNES *et al.*, 1999) e também em *Lottia pelta* (RATHKE, 1833) e seu crescimento pode reduzir o aumento interno da temperatura corporal das lapas quando estas são expostas à luz e vento, amenizando o estresse físico pela dessecação (SEABORN, 2014). Nos dois gêneros a rodófito *Lithothamnium* sp. formou uma crosta fina recobrindo suas conchas, sendo também

observada no substrato circundante. Esta funciona como uma primeira camada sobre o qual crescem outros organismos, tendo sido já observada, como predominante, em conchas de *Patella aspera* Röding, 1798 no arquipélago dos Açores (FURTADO, 2013). Rodófitas têm sido propostas como os epibiontes mais comuns encontrados (WAHL, 2010).

A craca *Chthamalus bisinuatus* foi a mais abundante entre os invertebrados. Esta espécie é comum na zona entre marés da costa brasileira (KLÔH *et al.*, 2013) sendo reportados como comuns ou presentes na zona estudada (SANTOS & BOEHS, 2011). Cracas ocorrem como epibiontes em uma variedade de organismos, incluindo invertebrados, vertebrados e macroalgas (WHITHERS *et al.*, 1975; FRICK *et al.*, 1998; BUSCHBAUM & REISE, 1999).

Assim, a presença destes epibiontes, nos dois gêneros estudados, pode estar relacionada à sua ampla distribuição e abundância nas áreas de estudo.

O estabelecimento e o crescimento de epibiontes depende das propriedades da superfície do basibionte como, por exemplo, consistência, cor e textura (WAHL, 2009; GUTIÉRREZ *et al.*, 2003; OLABARRIA, 2000). Superfícies irregulares e rugosas são bem conhecidas por atraírem mais indivíduos para assentamento que as lisas (ver, por exemplo, CRISP & BARNES, 1954 em estudo com cracas). A superfície da concha de *Fissurella* é mais irregular que a de *Lottia* devido à presença de costelas radiais (SIMONE, 2008), podendo dessa forma, garantir uma melhor fixação do epibionte, diminuindo o efeito de arraste dos mesmos pelas ondas. Além disso, conchas porosas e de cor mais clara podem absorver o calor mais lentamente do que sedimentos consolidados escuros (PHIFER-RIXEY *et al.*, 2008), oferecendo uma superfície mais atrativa que o substrato rochoso local. Ainda, devido a sua sensibilidade à dessecação,

esse gênero tende a ocupar regiões mais úmidas no substrato, o que poderia oferecer vantagens aos epibiontes, mesmo àqueles mais resistentes à dessecação.

Neste trabalho, na faixa dominada por mitilídeos, a riqueza de espécies registradas como epibiontes na concha de *Fissurella*, reforça o papel deste gênero como ambiente secundário para fixação de outros organismos.

A prevalência, em número de táxons, das macroalgas era esperada, pois estas têm sido propostas como o grupo melhor representado em termos de epibiontes (WAHL, 2010). Esta predominância pode refletir a elevada incidência no ambiente circundante, como foi observado por FURTADO (2013) nas conchas da lapa *Patella aspera*, no Arquipélago dos Açores. Na zona média e inferior do médio litoral foi observada uma grande e rica cobertura por macroalgas, sendo as espécies registradas como epibiontes comuns e abundantes nesta área (NUNES *et al.*, 1999). A cobertura pelas mesmas se estende pela superfície recobrando a plataforma arenítica e deixando muito poucos espaços nus para a colonização por outros organismos. Dessa maneira, as conchas de *Fissurella* parecem atuar como uma expansão do substrato disponível para ocupação.

O maior comprimento da concha em *Fissurella*, quando comparada a de *Lottia*, pode ser explicada pela abertura presente no ápice da concha, como uma forma de compensação pela perda de área disponível para fixação, em função do espaço ocupado pelo orifício. Em ambientes entre marés a tolerância à dessecação é fortemente influenciada pelo tamanho dos indivíduos, uma vez que este influencia a taxa de perda de água, como já demonstrado, em experimento com diferentes espécies de *Patella* Linnaeus, 1758, no qual foi observado que os indivíduos maiores apresentavam maior tolerância à dessecação, ocupando regiões mais afastadas do mar (BRANCH, 1975).

Neste trabalho foi observada relação positiva significativa entre a frequência e o número de epibiontes presentes e o comprimento da concha (mm). Conchas maiores geralmente suportam uma maior riqueza de espécies de epibiontes (BECKETT *et al.*, 1996; OLABARRIA, 2000), pois proporcionam mais espaço e área de superfície que as menores, como já reportado por diferentes autores (WARNER, 1997; VASCONCELOS *et al.*, 2007; FURTADO, 2013; MARTINS *et al.*, 2014). Este resultado pode explicar também a maior prevalência de epibiontes em *Fissurella*, uma vez que um maior número de espécies de epibiontes está relacionado ao tamanho do basibionte.

É provável que a incrustação seja uma função do tempo disponível para o assentamento e desenvolvimento dos epibiontes (WAHL, 1989). Portanto, a cobertura da concha pelo epibionte dependeria da idade da concha, ou seja, quanto mais tempo a concha estiver disponível para assentamento, maior a probabilidade de ser colonizada (WARNER, 1997), uma vez que seu crescimento pode ser acompanhado pelo aumento no número de anéis na sua concha (BRETOS, 1980). Entretanto, para comparação entre indivíduos provenientes de diferentes áreas é necessário cuidado uma vez que o tamanho da concha de *Fissurella* está relacionado aos padrões de distribuição deste gênero, afetado por fatores bióticos e abióticos (GUERRAZZI, 1991).

Relações significativas foram observadas entre a presença de cada táxon de epibionte e o comprimento da concha ocupada pelos mesmos. A cianobactéria não identificada, a macroalga *Ulva lactuca*, o cirripédio *Chthamalus bisinuatus* e o gastrópodo *Lottia subrugosa*, apresentaram probabilidade de presença em conchas com tamanho igual ou superior a 10 mm. Indivíduos menores de *Lottia* vivem sobre organismos sésseis, incluindo animais maiores da própria espécie, dessa forma o epibionte *Lottia subrugosa* parece buscar a concha de *Fissurella* como uma proteção contra dessecação e o arraste por ondas.

Não foram observadas relações de competição, ou de facilitação, entre os táxons de epibiontes registrados. Assim, a presença de um segundo, terceiro ou quarto tipo de epibionte não apresentou relação com o que o(s) antecedeu(ram). Isso sugere que a colonização dos epibiontes nas conchas das lapas ocorre de forma aleatória.

Este estudo revela que as conchas de lapas podem oferecer uma expansão do substrato para o estabelecimento e crescimento de diversos táxons de organismos bênticos como epibiontes. Este papel é importante para o processo de colonização ou sucessão locais, embora a presença e o número de epibiontes difira entre os gêneros, sendo claramente oferecido por *Fissurella* no médio litoral estudado. O tamanho da concha é particularmente importante, sendo relevante que os indivíduos se mantenham no ambiente tempo suficiente para crescerem.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa, à Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) pela estrutura oferecida e, em especial, ao Laboratório de Ecologia Bêntica (LEB) pelo apoio logístico.

REFERÊNCIAS

- ARRHENIUS, Q. 1921. Species and area. **Journal of Ecology** 9(1): 95–99.
- BRANCH, G. M. 1975. Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. **The Journal of Animal Ecology** 44(1): 263-281.
- BRETOS, M. 1980. Age determination in the keyhole limpet *Fissurella crassa* Lamarck (Archaeogastropoda: Fissurellidae), based on shell growth rings. **The Biological Bulletin** 159(3):606-612.
- BECKETT, D. C.; GREEN, B. W.; THOMAS, S. A. & MILLER, A. C. 1996. Epizoic invertebrate communities on upper Mississippi River unionid bivalves. **American Midland Naturalist** 135(1): 102-114.

- BUSCHBAUM, C. & REISE, K. 1999. Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Helgoland Marine Research*, 53(1), 56.
- CANNING-CLODE, J. & WAHL, M. 2010. Patterns of fouling on a global scale. *In*: DÜRR, S., THOMASON, J.C. eds. **Biofouling**. Wiley-Blackwell. Oxford.73-86p.
- CRISP, D. J. & BARNES, H. 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. **The Journal of Animal Ecology** 23(1):142-162.
- DENNY, M. W. & BLANCHETTE, C. A. 2000. Hydrodynamics, shell shape, behavior and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. **Journal of Experimental Biology** 203(17):2623-2639.
- EATON, C. M. C. K. 1968. The activity and food of the file limpet *Acmaea limulata*. **Veliger** 11: 5-12.
- FRANZ, C. J. 1990. Differential algal consumption by three species of *Fissurella* (Mollusca: Gastropoda) at Isla de Margarita, Venezuela. **Bulletin of Marine Science** 46(3): 735-748.
- FRICK, M. G.; WILLIAMS, K. L. & ROBINSON, M. 1998. Epibionts associated with nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Georgia, USA. **Herpetological Review** 29(4): 211-214.
- FURTADO, M. A. 2013. **As lapas (*Patella aspera* Röding, 1798) como habitat de macroalgas**. Tese de mestrado em Ecologia Marinha. Universidade de Lisboa. 54p. Disponível em:<
http://repositorio.ul.pt/bitstream/10451/9824/1/ulfc103161_tm_miguel_furtado.pdf
 >. Acesso em: 05.02.2019.
- GILI, J. M.; ABELLO, P. & VILLANUEVA, R. 1993. Epibionts and intermoult duration in the crab *Bathynectes piperitus*. **Marine ecology Progress series** 98: 107-113.
- GOTELLI, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology** 81: 2606-2621.
- GOTELLI, N. J.; HART, E. M. & ELLISON, A. M. 2015. EcoSimR: Null Model Analysis for Ecological Data. R Package Version 0.1.0. Disponível em:<
<http://github.com/gotellilab/EcoSimR>>.
- GRIBBEN, P. E.; BYERS, J. E.; CLEMENTS, M.; MCKENZIE, L. A.; STEINBERG, P. D. & WRIGHT, J. T. 2009. Behavioural interactions between ecosystem engineers control community species richness. **Ecology Letters** 12(11): 1127-1136.
- GUERRAZZI, M. C. 1991. **Influência de fatores abióticos na distribuição de duas espécies de gastropodos herbívoros na região entre-marés na Estação Ecológica da Juréia-Itatins. SP**. Dissertação de mestrado em Ciências Biológicas (Ecologia).

122p. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/316073>>. Acesso em: 29.08.2018.

- GUTIÉRREZ, J. L.; JONES, C. G.; STRAYER, D. L. & IRIBARNE, O. O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. **Oikos** **101**: 79-90.
- HARDER, T. 2009. Marine epibiosis: concepts, ecological consequences and host defence. In: Flemming, H. C.; Murthy, P. S.; Venkatesan, R. & Cooksey, K. eds. **Marine and industrial biofouling**. Springer, Berlin, p 219–231.
- JACCARD, P. 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. **Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles** **38**: 69-130.
- LANA, P. C.; CAMARGO, M. G.; BROGIM, R. S. & ISAAC, V.J. 1996. **O bentos da costa brasileira. Avaliação crítica e levantamento bibliográfico (1858-1996)**. FEMAR. Rio de Janeiro. 432 p.
- KEY JR, M. M.; JEFFRIES, W. B.; VORIS, H. K. & YANG, C. M. 1996. Epizoic bryozoans, horseshoe crabs, and other mobile benthic substrates. **Bulletin of Marine Science** **58**(2): 368-384.
- KLÔH, A. S.; FARRAPEIRA, C. M. R.; RIGO A. P. R. & ROCHA, R. M. 2013. Intertidal native and introduced barnacles in Brazil: distribution and abundance. **Marine Biodiversity Records** **6**: 1-8.
- MANLY, B. F. J. 2006. **Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology**. Chapman and Hall/CRC. 449p.
- MARTINS, G. M.; FARIA, J.; FURTADO, M. & NETO, A. I. 2014. Shells of *Patella aspera* as ‘islands’ for epibionts. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **94**: 1027–1032.
- MCGOWAN, K. L. & IYENGAR, E. V. 2017. The difference between a rock and a biological hard place: epibionts in the rocky intertidal. **Marine Biology** **164**: 1–15.
- NUNES, J. M. C.; SANTOS, A. C. C.; MINERVINO, A. & BRITO, K. S. 1999. Algas marinhas bentônicas do município de Ilhéus. Bahia. Brasil. **Acta Botanica Malacitana** **24**:5-12.
- OLABARRIA, C. 2000. Epibiont molluscs on neogastropod shells from sandy bottoms. Pacific coast of Mexico. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** **80**(2): 291-298.
- PHIFER- RIXEY, M.; HECKMAN, M.; TRUSSELL, G. C. & SCHMIDT, P. S. 2008. Maintenance of clinal variation for shell colour phenotype in the flat periwinkle *Littorina obtusata*. **Journal of Evolutionary Biology** **21**(4). 966-978.

- RIOS, E. C. 1994. **Seashells of Brazil**. Fundação Universidade do Rio Grande. Instituto Agua — Rio de Janeiro. Museu Oceanográfico. “Prof. E. C. Rios”. 2ed. 368p.
- RIPLEY, B.; VENABLES, B.; BATES, D. M.; HORNIK, K.; GEBHARDT, A.; FIRTH, D. & RIPLEY, M. B. 2013. **Support Functions and Datasets for Venables and Ripley’s MASS. Package MASS**.
- SEABORN, T. 2014. Limpets and their algal epibionts: costs and benefits of *Acrosiphonia* spp and *Ulva lactuca* growth. **Journal of Marine Biology** 2014: 7 p.
- SIMONE, L. R. L. 2008. A new species of *Fissurella* from São Pedro e São Paulo Archipelago. Brazil (Vetigastropoda. Fissurellidae). **Veliger** 50(4): 292-304.
- STEPHENSON, T. A. & STEPHENSON, A. 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. **The Journal of Ecology** 37(2): 289-305.
- STONE, L. & ROBERTS, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia** 85:74–79.
- TANAKA, M. O.; DUQUE-ESTRADA, T. E. & MAGALHÃES, C. A. 2002. Dynamics of the acmaeid limpet *Collisella subrugosa* and vertical distribution of size and abundance along a wave exposure gradient. **Journal of Molluscan Studies** 68(1): 55-64.
- TEAM, R. C. 2017. R Core Team. 2017. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- VASCONCELOS, P.; CÚRDIA, J.; CASTRO, M. & GASPAR, M. B. 2007. The shell of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* (Gastropoda: Muricidae) as a mobile hard substratum for epibiotic polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Ria Formosa (Algarve coast—southern Portugal). **Hydrobiologia** 575(1): 161-172.
- VENABLES, W. N. & RIPLEY, B. D. 2002. **Modern Applied Statistics with S**. Fourth Edition. Springer. New York.
- WOOD, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society (B)** 73(1):3-36.
- WAHL, M. 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. **Marine Ecology Progress Series** 58:175-189.
- WAHL, M. & MARK, O. 1999. The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. **Marine Ecology Progress Series** 187: 59-66.
- WAHL, M. 2009. Epibiosis. In: **Marine hard bottom communities**. Springer. Berlin. Heidelberg. 61-72p.

- WAHL, M. 2010. Epibiosis. *In*: Dürr. S. & Thomason. J. C. eds. **Biofouling**. Wiley-Blackwell. Oxford. 100 – 120p.
- WARNER, G. F. 1997. Occurrence of epifauna on the periwinkle *Littorina littorea* (L.) and interactions with the polychaete *Polydora ciliata* (Johnston). **Hydrobiologia** 355: 41-47
- WITHERS, R. G.; FARNHAM, W. F.; LEWEY, S.; JEPHSON, N. A.; HAYTHORN, J. M. & GRAY, P. W. G. 1975. The epibionts of *Sargassum muticum* in British waters. **Marine biology**, 31(1): 79-86.
- ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N. J.; SAVELIEV, A. A. & SMITH, G.M. 2009. **Mixed effects models and extensions in ecology with R**. Series in Statistics for Biology and Health. Springer Science & Business Media. New York. 579p.

ANEXO I

INSTRUÇÕES AOS AUTORES - IHERINGIA, SÉRIE ZOOLOGIA

Escopo e política

O periódico Iheringia, Série Zoologia, editado pelo Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, destina-se a publicar trabalhos completos originais em Zoologia, com ênfase em taxonomia e sistemática, morfologia, história natural e ecologia de comunidades ou populações de espécies da fauna Neotropical recente. Notas científicas não serão aceitas para publicação. Em princípio, não serão aceitas listas faunísticas, sem contribuição taxonômica, ou que não sejam o resultado de estudos de ecologia ou história natural de comunidades, bem como chaves para identificação de grupos de táxons definidos por limites políticos. Para evitar transtornos aos autores, em caso de dúvidas quanto à adequação ao escopo da revista, recomendamos que a Comissão Editorial seja previamente consultada. Também não serão aceitos artigos com enfoque principal em Agronomia, Veterinária, Zootecnia ou outras áreas que envolvam zoologia aplicada. Manuscritos submetidos fora das normas da revista serão devolvidos aos autores antes de serem avaliados pela Comissão Editorial e Corpo de Consultores.

Os artigos aceitos para a publicação se tornam propriedade da revista.

Forma e preparação de manuscritos

1. Submeter o manuscrito eletronicamente através do site: <http://submission.scielo.br/index.php/isz>.
2. Os manuscritos serão analisados por, no mínimo, dois consultores. A aprovação do trabalho, pela Comissão Editorial, será baseada no conteúdo científico, respaldado pelos pareceres dos consultores e no atendimento às normas. Alterações substanciais poderão ser solicitadas aos autores, mediante a devolução dos arquivos originais acompanhados das sugestões.
3. O teor científico do trabalho é de responsabilidade dos autores, assim como a correção gramatical.
4. O manuscrito, redigido em português, inglês ou espanhol, deve ser impresso em papel A4, em fonte “Times New Roman” com no máximo 30 páginas numeradas (incluindo as figuras) e o espaçamento duplo entre linhas. Manuscritos maiores poderão ser negociados com a Comissão Editorial.
5. Os trabalhos devem conter os tópicos: título; nomes dos autores (nome e sobrenome por extenso e demais preferencialmente abreviados); endereço completo dos autores, com e-mail para contato; abstract e keywords (máximo 5) em inglês; resumo e palavras-chave (máximo 5) em português ou espanhol; introdução; material e métodos; resultados; discussão; agradecimentos e referências bibliográficas. As palavras-chave não deverão sobrepor com aquelas presentes no título.
6. Não usar notas de rodapé.

7. Para os nomes genéricos e específicos usar itálico e, ao serem citados pela primeira vez no texto, incluir o nome do autor e o ano em que foram descritos. Expressões latinas também devem estar grafadas em itálico.

8. Citar as instituições depositárias dos espécimes que fundamentaram a pesquisa, preferencialmente com tradição e infraestrutura para manter coleções científicas e com políticas de curadoria definidas.

9. Citações de referências bibliográficas no texto devem ser feitas em Versalete (caixa alta reduzida) usando alguma das seguintes formas: BERTCHINGER & THOMÉ (1987), (BRYANT, 1915; BERTCHINGER & THOMÉ, 1987), HOLME et al. (1988).

10. Dispor as referências bibliográficas em ordem alfabética e cronológica, com os autores em Versalete (caixa alta reduzida). Apresentar a relação completa de autores (não abreviar a citação dos autores com “et al.”) e o nome dos periódicos por extenso. Alinhar à margem esquerda com deslocamento de 0,6 cm. Não serão aceitas citações de resumos e trabalhos não publicados.

Exemplos:

BERTCHINGER, R. B. E. & THOMÉ, J. W. 1987. Contribuição à caracterização de *Phyllocaulis soleiformis* (Orbigny, 1835) (Gastropoda, Veronicellidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 4(3):215-223.

BRYANT, J. P. 1915. Woody plant-mammals interactions. In: ROSENTHAL, G. A. & BEREMBAUM, M. R. eds. *Herbivores: their interactions with secondary plants metabolites*. San Diego, Academic. v.2, p.344-365.

HOLME, N. A.; BARNES, M. H. G.; IWERSON, C. W. R.; LUTKEN, B. M. & MCINTYRE, A. D. 1988. *Methods for the study of marine mammals*. Oxford, Blackwell Scientific. 527p.

PLATNICK, N. I. 2002. The world spider catalog, version 3.0. American Museum of Natural History. Disponível em: <<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog81-87/index.html>>. Acesso em: 10.05.2002.

11. As ilustrações (desenhos, fotografias, gráficos e mapas) são tratadas como figuras, numeradas com algarismos arábicos sequenciais e dispostas adotando o critério de rigorosa economia de espaço e considerando a área útil da página (16,5 x 24 cm) e da coluna (8 x 24 cm). A Comissão Editorial reserva-se o direito de efetuar alterações na montagem das pranchas ou solicitar nova disposição aos autores. As legendas devem ser autoexplicativas. Ilustrações a cores implicam em custos a cargo dos autores. As figuras devem ser encaminhadas apenas em meio digital de alta qualidade (ver item 16).

12. As tabelas devem permitir um ajuste para uma (8 cm) ou duas colunas (16,5 cm) de largura, ser numeradas com algarismos romanos e apresentar título conciso e autoexplicativo.

13. Figuras e tabelas não devem ser inseridas, somente indicadas no corpo do texto.

14. A listagem do material examinado deve dispor as localidades de Norte a Sul e de Oeste a Leste e as siglas das instituições compostas preferencialmente de até 4 letras, segundo o modelo abaixo:

VENEZUELA, Sucre: San Antonio del Golfe, (Rio Claro, 5o57'N 74o51'W, 430m) 5 ♀, 8.VI.1942, S. Karpinski col. (MNHN 2547). PANAMÁ, Chiriquí: Bugaba (Volcán de Chiriquí), 3 ♂, 3 ♀, 24.VI.1901, Champion col. (BMNH 1091). BRASIL, Goiás: Jataí (Fazenda Aceiro), 3 ♂, 15.XI.1915, C. Bueno col. (MZSP); Paraná: Curitiba, ♀, 10.XII.1925, F. Silveira col. (MNRJ); Rio Grande do Sul: São Francisco de Paula (Fazenda Kraeff, Mata com Araucária, 28o30'S 52o29'W, 915m), 5 ♂, 17.XI.1943, S. Carvalho col. (MCNZ 2147).

15. Recomenda-se que os autores consultem um artigo recentemente publicado na Iheringia Série Zoologia para verificar os detalhes de formatação.

16. Enviar o arquivo de texto em Microsoft Word (*.doc) ou em formato "Rich Text" (*.rtf). Para as imagens utilizar arquivos Bitmap TIFF (*.tif) e resolução mínima de 300 dpi (fotos) ou 600 dpi (desenhos em linhas). Enviar as imagens nos arquivos digitais independentes (não inseridas em arquivos do MS Word, MS Power Point e outros), nomeados de forma autoexplicativa (e. g. figura01.tif). Gráficos e tabelas devem ser inseridos em arquivos separados (Microsoft Excel para gráficos e Microsoft Word ou Excel para tabelas). Para arquivos vetoriais utilizar formato Corel Draw (*.cdr).

17. Para cada autor será fornecido um exemplar da revista. Os artigos também estarão na página do Scientific Electronic Library Online, SciELO/Brasil, disponível em www.scielo.br/isz.

Não há taxa para submissão e avaliação de artigos.