



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
FACULDADE DE OCEANOGRRAFIA**

TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

DINÂMICA POPULACIONAL E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA DE *DONAX HANLEYANUS* (PHILIPPI 1842)(BIVALVIA, DONACIDAE) EM UMA PRAIA EXPOSTA REFLETIVA NO LITORAL SUDESTE DO BRASIL

Trabalho apresentado por:

DENYS WILLIANS COSTA DOS ANJOS

Orientado por: Marcelo Petracco (UFPA)

BELÉM

2016



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
FACULDADE DE OCEANOGRRAFIA**

TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

DINÂMICA POPULACIONAL E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA DE *DONAX HANLEYANUS* (PHILIPPI 1842)(BIVALVIA, DONACIDAE) EM UMA PRAIA EXPOSTA REFLETIVA NO LITORAL SUDESTE DO BRASIL

Trabalho apresentado por:

DENYS WILLIANS COSTA DOS ANJOS

Orientado por: Marcelo Petracco (UFPA)

BELÉM

2016



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
FACULDADE DE OCEANOGRRAFIA**

**DINÂMICA POPULACIONAL E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA
DE *DONAX HANLEYANUS* (PHILIPPI 1842)(BIVALVIA,
DONACIDAE) EM UMA PRAIA EXPOSTA REFLETIVA NO
LITORAL SUDESTE DO BRASIL**

Trabalho apresentado por:

DENYS WILLIANS COSTA DOS ANJOS

Como requisito para o título de bacharel em OCEANOGRRAFIA

Data da aprovação: 03/10/2016

Banca examinadora:

Profa. Dra. Jussara Moretto Martinelli-Lemos
Doutora em ciências biológicas/UFPA

Profa. Dra. Virág Venekey
Doutora em oceanografia biológica/UFPA

AGRADECIMENTOS

À força maior que habita em mim e em tudo que existe, porém que foge ao meu entendimento e ossada.

Aos meus familiares, que presencialmente ou em pensamentos, foram fundamentais para que eu chegasse até aqui. Em especial à minha mãe Maria do Socorro (ou Help, como costumam chama-lá), que dedicou sua vida inteira para me possibilitar a melhor educação possível, me ensinou a ter caráter e a amar a vida. Sua força me inspira, toda que vez que penso em toda a sua luta, voltando a estudar aos 41 anos e ainda trabalhando. Muito obrigado por me trazer à por sempre tentar tirar o melhor de mim.

Ao meu pai Eduardo. Por mais clichê que pareça, é o cara mais íntegro que sangue bom que já conheci. Sempre sereno, até mesmo quando eu merecia mais rigidez. Muito obrigado por acreditar em mim e me dar todo o suporte possível e impossível para que eu pudesse correr atrás dos meus objetivos.

À minha vó Marlene, que me acolhe nos seus braços e casa, sem pedir nada em troca. Agradeço incondicionalmente por todo seu zelo, paciência e carinho comigo. Espero poder leva-la à Fernando de Noronha o quanto antes.

As minhas tias/tios/primos que torcem por mim seja onde for. Muito obrigado Naza, Cristina, tia Cláudia, tio Dito, tio Edson, tia Shirley, Leonan, Adryel, Adryely, Rodrigo, Gabriel e por aí vai... sem vocês, nada disso aconteceria. Em especial aos meus avós bragantinos, que oram por mim todas as noites e, adoram me tratar como “primeiro neto” sempre que estou em sua casa.

À minha namorada Stéfany, que sem sombra de dúvidas, foi a melhor coisa que já aconteceu na minha vida (pode parecer clichê novamente). Minha vida tem uma divisão muito clara e significativa, entre o antes e depois de conhecê-la. Muito obrigado por toda a nossa parceria acima de tudo, seja na universidade, na nossa marca (que acabou se tornando um projeto de vida), ou no próprio namoro. Tua sede de mundo me contagia. Te amo.

Aos meus bons e velhos amigos. Da turma de 2011, ganhei uma família. Obrigado Alysson, Tamyris, Juliana, Thay, Jéssica, Tuka e Ítalo, por todos os aprendizados e papéis nessa vida louca. Vocês fazem parte de uma parte muito bonita da minha vida, que se tornou mais bonita com a presença de vocês. Espero que continuemos amigos, independente dos rumos que cada um irá tomar. Amo todos vocês... cada um de um jeito diferente e por motivos diferentes.

Não poderia deixar de citar a minha nova turma, que através de muita convivência, acabei aprendendo a entende-los, e a gostar de estar alí no meio. Me senti confortável com a posição de “elo” entre as duas frentes da sala: homens e mulheres. Obrigado por todos os corres que tivemos que passar juntos, seja na sala de aula, laboratório, embarque ou afins.

Ao Laboratório de Oceanografia Biológica que ofereceu estrutura e suporte para o desenvolvimento deste trabalho. Em especial a todas as pessoas que fazem o LOB, Mayara, Stefany, Arnaldo, Bruno, Alysson, Léo, Paulinha, Santino, Diego, Gabriel, Barba e Patrícia.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo Petracco, por todas as orientações neste trabalho, ensinamentos, sugestões e oportunidades oferecidas ao longo do tempo em que desenvolvemos trabalhos juntos. Pelos puxões de orelha quando necessários também, vale lembrar.

E por fim, à oceanografia, por ser linda.

*“Rumo ao amor, não importa qual caminhotrilhe,
não se ilhe.*

O sonho que se sonha junto é o maior louvor. ”

(Síntese)

RESUMO

O bivalve *Donax hanleyanus* desempenha um papel relevante na cadeia trófica como organismo suspensívoro, apresentando frequentemente alta produção e atuando como um elo fundamental entre a produção primária e os organismos de níveis tróficos superiores. O presente estudo avaliou a dinâmica populacional e a produção secundária de *D. hanleyanus*, na praia exposta Vermelha do Norte, Ubatuba, litoral de São Paulo. O presente estudo objetiva avaliar, ainda, a variação da produção deste bivalve em função da temperatura e do estado morfodinâmico das praias utilizando os dados obtidos na praia Vermelha do Norte e os disponíveis na literatura. Coletas mensais foram realizadas entre julho de 2012 a junho de 2013 na praia Vermelha, ao longo de cinco transectos perpendiculares à linha d'água na zona do entremarés. Unidades amostrais foram obtidas a cada 3 metros ao longo de cada transecção, utilizando um delimitador retangular (0,50m x 0,40m). No laboratório, os indivíduos foram medidos e distribuídos em classes de tamanho, e a massa seca livre de cinzas (MSLC) foi calculada. Os parâmetros de crescimento e a taxa de mortalidade da população de *D. hanleyanus* da praia Vermelha foram obtidos com uso do programa FISAT. A produção secundária e a razão P/B da população foram estimadas com o método da taxa de crescimento específica em massa e a relação massa-comprimento. Para avaliar possíveis padrões em larga escala da produção secundária e do P/B de *D. hanleyanus*, uma minuciosa pesquisa na literatura foi realizada e, com base nos dados extraídos, as estimativas de produção e de P/B foram relacionadas à temperatura e alguns parâmetros físicos (tamanho do grão e declividade) das praias estudadas, utilizando relações simples. Foi observada uma distribuição estratificada de *D. hanleyanus* na praia Vermelha, com os maiores indivíduos ocorrendo principalmente na zona de espraiamento turbulento, enquanto indivíduos menores ocupam uma zona logo acima, como resultado de diferentes tolerâncias à fatores abióticos. A baixa abundância de recrutas, provavelmente se deu devido a refletividade acentuada da praia. A similaridade da mortalidade de *D. hanleyanus* na praia Vermelha com a estimada para esse bivalve na praia carioca da Restinga da Marambaia, foi inesperada considerando que a Restinga da Marambaia é intermediária/dissipativa e com condições mais amenas que a praia refletiva Vermelha do Norte. Isto pode ter ocorrido devido a competição interespecífica entre os suspensívoros *D. hanleyanus* e *Emerita brasiliensis* na Restinga, conduzindo a um aumento da mortalidade do bivalve nessa praia. Um menor valor no P/B na praia Vermelha ($1,25 \text{ ano}^{-1}$) em relação a praia da Restinga da Marambaia, é reflexo da menor proporção de recrutas na primeira praia. Em macroescala, as relações negativas entre o P/B das populações de *D. hanleyanus* com o tamanho do grão e a declividade das praias estudadas mostram que em condições mais dissipativas a taxa de renovação desse bivalve aumenta.

Palavras-chave: Oceanografia Biológica, Ecologia, Praias Arenosas, Bentos

ABSTRACT

The bivalve *Donaxhanleyanus* plays an important role in the trophic chain as suspension-feeders body, often presenting high production and acting as a key link between primary production and higher trophic levels organisms. This study evaluated the population dynamics and secondary production of *D. hanleyanus* on the exposed beach Vermelha do Norte, Ubatuba, Sao Paulo coast. This study aims to evaluate also the variation of the production of bivalve depending on the temperature and the morphodynamic state of the beaches using the data obtained in the Vermelha do Norte beach and available in the literature. Monthly samples were collected from July 2012 to June 2013 at the Vermelha beach along five transects perpendicular to the waterline in the intertidal zone. Sampling units were obtained every 3 meters along each transect, using a rectangular delimiter (0.50m x 0.40m). In the laboratory, the individuals were measured and divided into size classes, and ash free dry weight (AFDW) was calculated. The growth parameters and mortality rate of the population of *D. hanleyanus* in the Vermelha beach were obtained using the FISAT program. The secondary production and P/B of the population were estimated by the method of the specific growth rate in mass and mass-to-length relationship. To assess possible large-scale patterns of secondary production and P/B of *D. hanleyanus*, a thorough search of the literature was performed and based on the extracted data, estimates of production and P / B were related to temperature and some physical parameters (grain size and slope) of the beaches studied using simple relationships. It was observed a stratified distribution of *D. hanleyanus* in the Vermelha beach, with larger individuals occurring mainly in the turbulent swash zone, while smaller individuals occupy an area just above, as a result of different tolerances to abiotic factors. The low abundance of recruits probably was due to the beach steep reflectivity. The similarity of mortality *D. hanleyanus* in the Vermelha beach with the estimated for this bivalve in beach Restinga da Marambaia, located in Rio de Janeiro state, was unexpected considering that this is intermediate/dissipative and milder conditions than the reflective Vermelha do Norte beach. This may be due to interspecific competition between suspension-feeders *D. hanleyanus* and *Emerita brasiliensis* in Restinga, leading to increased mortality of bivalves in the latter beach. A smaller P/B value in Vermelha beach (1.25 yr^{-1}) in relation to Restinga da Marambaia beach, reflects the lower proportion of recruits in the former beach. In a macroscale, the negative relationship between P/B of *D. hanleyanus* populations with the grain size and slope of the studied beaches show that in most dissipative conditions the turnover rate of this bivalve increases.

Keywords: Biological Oceanography, Ecology, Sandy Beach, Benthos

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- FIGURA 01- Mapa de localização da Área de Estudo..... 4
- FIGURA 02- *Donaxhanleyanus*. Variações mensais em abundância populacional por faixa transecto (ind.m⁻¹: média ± SE) na (A) Praia Vermelha do Norte, de julho de 2012 a junho de 2013c..... 9
- FIGURA 03- *Donaxhaleyanus*. Distribuição de frequência anual de comprimento de concha na Praia Vermelha do Norte a partir de julho de 2012 a junho de 2013.....9
- FIGURA 04-*Donaxhanleyanus*. Distribuições de frequências de comprimento mensais na Praia Vermelha do Norte de julho de 2012 até junho de 2013.....11
- FIGURA 05- *Donaxhanleyanus*. Curva de crescimento estimada pela rotina ELEFAN para as distribuições de frequências de comprimento mensais entre o período de julho de 2012 a junho de 2013.....12
- FIGURA 06- *Donaxhanleyanus*. Curva de captura convertida para o comprimento e resultado da análise de regressão estimado para o período de julho de 2012 a junho de 2013.....12
- FIGURA 07- *Donaxhanleyanus*. Relação massa-comprimento e resultado da análise de regressão.....14
- FIGURA08-*Donaxhanleyanus*. Distribuição da produção (círculos) e abundância (barras) a partir de julho de 2012 a junho de 2013.....14
- FIGURA 09-*Donaxhanleyanus*. Relações significativas e negativas entre a razão P/B com a declividade da praia e o tamanho do grão do sedimento.....16

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
RESUMO	v
ABSTRACT	vi
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	vii
1 INTRODUÇÃO	1
2 OBJETIVO	3
2.1 - OBJETIVO GERAL	3
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	3
3 MATERIAIS E MÉTODOS	3
3.1 LOCALIZAÇÃO E DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	3
3.2 PROCEDIMENTO DE AMOSTRAGEM	5
3.3 PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS.....	5
3.4 ANÁLISES DE DADOS.....	5
3.4.1 Abundância, crescimento, mortalidade e expectativa de vida	3
3.4.2 Relação peso-comprimento, biomassa e razão P/B	7
3.4.3 Padrões da produção e da razão P/B	7
4 RESULTADOS	8
4.1 ESTRUTURA DA POPULAÇÃO.....	8
4.2 CRESCIMENTO, MORTALIDADE E EXPECTATIVA DE VIDA	12
4.3RELAÇÃO MASSA-COMPRIMENTO, BIOMASSA E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA	13
4.4 PADRÕES DA PRODUÇÃO E DA RAZÃO P/B.....	14
5 DISCUSSÃO	16

6CONCLUSÃO..... 20

REFERÊNCIAS 22

1 – INTRODUÇÃO

Praias arenosas expostas são ambientes com alto dinamismo, onde a ação das ondas retrabalha constantemente o sedimento (McLachlan e Brown 2006). Parâmetros físicos são os principais reguladores das condições deste ambiente, caracterizado por condições abióticas extremamente severas (Defeo&McLachlan 2005). Sendo assim, entender esses fatores é fundamental para a compreensão das variações e a dinâmica temporal do ambiente, bem como, para a realização de estudos ecológicos em praias arenosas.

As praias são classificadas desde protegidas a expostas (McLachlan 1980), e segundo o estado morfodinâmico, podem ser dissipativas, intermediárias ou refletivas (Defeo e McLachlan 2005). A região compreendida entre a preamar e a baixa-mar é denominada zona de marés ou região entremarés; os organismos que nela vivem estão submetidos a períodos alternados de imersão e emersão (McLachlan 1983). As populações e comunidades biológicas que habitam esse ecossistema são reguladas principalmente pela morfodinâmica local, que por sua vez, é moldada por diversos fatores físicos, como a velocidade dos ventos, granulometria, energia das ondas e força das marés. A zonação neste ambiente não se apresenta claramente definida, como em regiões rochosas, em função principalmente da ação das ondas que provocam uma desestabilização do local (McLachlan 1983).

Os organismos bentônicos possuem importância essencial dentro dos ecossistemas marinhos, pois atuam como receptores de energia vinda do ambiente pelágico e fornecem energia para os organismos que se alimentam junto ao fundo (Amaral e Rossi Wongtschowski, 2004). Estes organismos são também reconhecidos por sua importância na remobilização dos fundos marinhos, acelerando os processos de remineralização de nutrientes e, conseqüentemente, os próprios processos de produção primária e secundária (Lana et al., 1996). A macrofauna desses ambientes é composta frequentemente por poliquetas, crustáceos e moluscos (Defeo e McLachlan, 2005).

Donaxhanleyanus (Philippi, 1845) é um molusco comum em praias arenosas do Atlântico ocidental, com uma ampla distribuição na América do Sul, a partir trópicos (17°S Caravelas: A. G. Soares, comunicação pessoal) para regiões temperadas (37°S PuntaMogotes: Penchaszadeh e Olivier 1975). Fortemente euritópico, *D. hanleyanus* é capaz de habitar praias de todos os tipos morfodinâmicos, desde refletivas, com acentuada declividade e grãos grossos, (Veloso et al., 1997) até praias dissipativas, com

areia fina e baixa declividade (Penchaszadeh e Olivier 1975; Defeo e Alava 1995). *D. hanleyanus* desempenha um papel relevante na cadeia trófica como organismo suspensívoro, apresentando geralmente alta produção e atuando como um elo fundamental entre a produção primária e os organismos de níveis tróficos superiores (Gianuca, 1985; Petracco et al., 2012). A utilização de espécies do gênero *Donax* como importante recurso alimentar para peixes, caranguejos e aves marinhas dos ecossistemas em diversas praias, evidencia a importância da produção de espécies desse gênero (Ansell, 1983).

Esse bivalve além de ser um dos principais representantes de praias arenosas expostas, é explorado de forma artesanal no litoral do Brasil. Assim, informações sobre a dinâmica e produção dessa espécie são relevantes do ponto de vista do manejo desse recurso. Aspectos ecológicos de *D. hanleyanus* tem sido estudados predominantemente em praias temperadas (Gianuca, 1985; Herrmann et al., 2009; Lercari et al., 2010), com exceção de um estudo em região subtropical (Cardoso e Veloso, 2003). Considerando a importância ecológica desse bivalve em ecossistemas de praias, o presente estudo visa realizar estudo sobre a dinâmica e produção populacional do bivalve *Donaxhanleyanus* em uma praia refletiva da costa sudeste brasileira.

As informações relativas à produção da população na praia Vermelha do Norte, também são importantes, juntamente com as já existentes, para examinar possíveis padrões da produção e da razão P/B dessa espécie. Recentemente, diversos padrões foram estabelecidos para características da história de vida de espécies da macrofauna de praias arenosas, tais como abundância, biomassa, taxa de crescimento e mortalidade, em função de gradiente latitudinal e do estado morfodinâmico das praias (Defeo e McLachlan, 2005). Entretanto, apesar da importância desses organismos no fluxo de energia, evidenciada por altos valores de produção e de produtividade (razão P/B), pouco se sabe sobre os padrões dessas importantes variáveis populacionais dos organismos em função desses gradientes latitudinais e de acordo com as características físicas associadas ao estado morfodinâmico das praias (Petracco et al., 2013). Nesse sentido o presente estudo visa examinar possíveis padrões macroecológicos da produção de *D. hanleyanus*.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Estimar a dinâmica populacional e a produção secundária de *Donaxhanleyanus*, na praia Vermelha do Norte, litoral do estado de São Paulo e examinar possíveis padrões macroecológicos da produção e do P/B dessa espécie.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar a abundância de *Donaxhanleyanus* ao longo de um ciclo anual na praia Vermelha do Norte, Ubatuba, SP.
- Estimar os parâmetros da função de von Bertalanffy da população de *Donaxhanleyanus*
- Estimar a taxa de mortalidade instantânea e a expectativa de vida dessa população
- Estimar a relação massa-comprimento da população
- Estimar a produção anual e a biomassa média anual
- Estimar a razão P/B da população
- Examinar relações da produção e do P/B de *D. hanleyanus* com a temperatura da água do mar e alguns fatores físicos das praias (declividade e tamanho do grão).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. LOCALIZAÇÃO E DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido na praia Vermelha do Norte (Fig.1) (23° 25, 000'S 45° 02, 100'W), situada em Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Esta praia possui cerca de 1000 m de comprimento, com uma zona de entremarés estreita (35 m), inclinação acentuada ($15,19 \pm 0,76\%$ (\pm SE)) e sedimento composto por areia média e grossa ($0,50 \pm 0,02$ milímetros) (Petracco, dados não publicados).

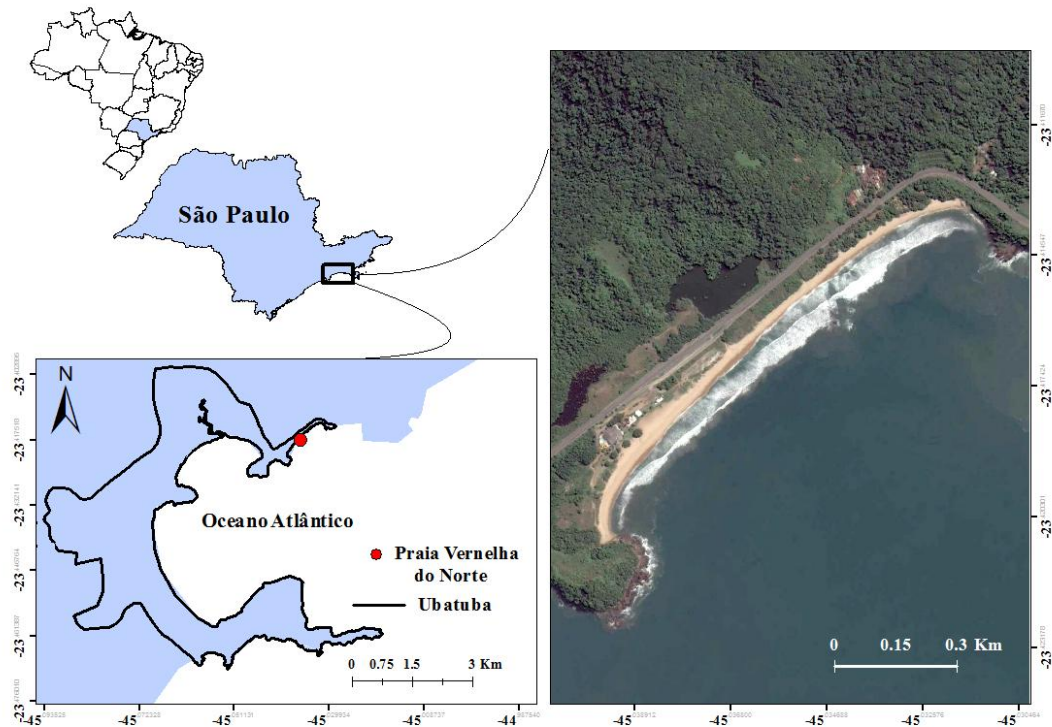


Figura 1. Localização da praia Vermelha do Norte, Ubatuba, litoral de São Paulo.

Fonte: Do autor

A praia Vermelha do Norte é uma praia exposta (McLachlan, 1980) com um estado morfodinâmico refletivo, ação intensa de ondas na face praial e uma estreita zona de surfe. O regime de marés no litoral paulista é do tipo micromarés, predominantemente semidiurno, mas com ocorrência de desigualdades diurnas (Mesquita, 1995). As oscilações mensais (sizígia e quadratura) e diárias (preamar e baixamar) são aproximadamente iguais em toda a costa de São Paulo (marégrafos em Cananéia, Santos e Ubatuba), variando de 1,2 m na sizígia a 0,25 m na quadratura, de acordo com os dados do marégrafo de Cananéia (Mesquita, 1995).

A litoral do estado de São Paulo, a partir da Ilha de São Sebastião até Ubatuba, tanto a linha de costa quanto a plataforma continental tornam-se bastante irregulares, apresentando um aumento da declividade na plataforma interna (Muehe, 2006). Essa característica é observada na região que a praia Vermelha do Norte está inserida, a linha de costa é caracterizada pela presença de reentrâncias bem marcadas, formando grandes enseadas e pequenas baías.

Monteiro (1973) caracterizou as diferenças climáticas ao longo do litoral paulista, na subunidade do litoral norte, está localizada a praia Vermelha do Norte com clima úmido e sujeito à menor participação das massas polares (30-40%) sendo, menos frio, portanto

controlado por massas tropicais e equatoriais. A temperatura média anual varia entre 18°C no inverno e 25,6°C no verão, com máximas de 24,3 °C (agosto) e 30,8 °C (janeiro). A umidade relativa do ar no município apresenta valores mensais ao redor de 80% (Lamparelli, 1998).

3.2. PROCEDIMENTO DE AMOSTRAGEM

Amostragens mensais foram realizadas entre julho de 2012 a junho de 2013 na praia Vermelha do Norte, Ubatuba, São Paulo, utilizando amostragem do tipo “direcionado a espécie” (Gómez e Defeo, 1999) com base em cinco transectos perpendiculares a praia. Em cada transecto unidades amostrais foram obtidas a cada 3 metros, com um amostrador retangular de 0,50 x 0,40 m. O sedimento foi escavado a uma profundidade de 15 cm e lavado em malhas de 3 mm. Os organismos retidos foram conservados em etanol a 70%. Uma vez que as amostras foram lavadas na zona da quebra das ondas imediatamente após a obtenção de cada amostra, a presença de areia grossa (tipo de sedimento de ocorrência de *Donaxhanleyanus* impossibilitou a lavagem das amostras por meio de uma malha de 0,5 milímetros, sendo necessária a utilização de 3,0 mm de diâmetro. Devido a limitações logísticas, não foram coletadas amostras em dezembro de 2012 e março de 2013.

3.3. PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS

No laboratório, o comprimento da concha de *Donaxhanleyanus* foi medido com paquímetro (0,01 mm de precisão). Para obter a massa seca livre de cinzas, as partes moles dos moluscos foram secas a 70°C até atingir massa constante, para medir a massa seca (MS). A massa das cinzas (AM) foi obtida após a queima dos indivíduos secos em um forno de mufla durante 5 h a 500°C.

3.4. ANÁLISE DE DADOS

3.4.1 Abundância, crescimento, mortalidade e expectativa de vida

Para verificar se existe diferença na abundância entre os meses uma análise de variância (ANOVA) foi empregada. O teste de Tukey foi usado para discriminar a diferença identificada pela ANOVA. Embora os dados mensais de abundância tenham apresentado normalidade segundo o teste de Kolmogorov-Smirnov, os mesmos não apresentaram homogeneidade de variância segundo o teste de Levene. Assim esses dados foram log-transformados. O teste *t* foi utilizado para verificar se existe diferença

no comprimento da concha dos indivíduos considerando o estrato inferior e superior da faixa de distribuição da população. Para esses testes o nível de significância de 5 % foi adotado. As distribuições de frequências de comprimento mensais (LFDs) de *Donaxhanleyanus* foram agrupadas em classes de tamanho de 1 mm e utilizadas para estimar os parâmetros de crescimento. O ELEFAN I do pacote FISAT II (FAO-ICLARM) foi utilizado para a análise de crescimento. Esta abordagem assume que o crescimento é descrito pela função de crescimento de von Bertalanffy (FCVB) modificados para sazonalidade (Pauly e Gaschutz, 1979; Somers, 1988; Garcia-Berthou et al, 2012):

$$L_t = L_\infty(1 - \exp(-k(t-t_0) - S_t + S_{t_0})),$$

$$\text{com } S(t) = (CK/2\pi) \sin(2\pi(t-t_s)),$$

$$\text{e } S_{t_0} = (CK/2\pi) \sin(2\pi(t_0-t_s))$$

onde L_t é o comprimento no tempo t (mm); L_∞ é o comprimento máximo alcançado pelas espécies; K é o parâmetro de curvatura; C representa a intensidade das oscilações sazonais de crescimento; t_0 é a idade teórica em comprimento zero, e foi estimado em 0,12 anos, considerando-se a idade de recrutas de *Donaxvariabilis* (Cobb et al, 2011); t_s é o começo da sinusóide de oscilação de crescimento; e WP representa o ponto-inverno, isto é, período de redução de crescimento, expressa como uma fração decimal de ano ($WP = t_s + 0,5$). O índice R_n foi utilizado para avaliar a qualidade do ajuste do VBGF estimado. O principal índice de crescimento ϕ (ϕ), definido como:

$$\phi = 2\log_{10}(L_\infty) + \log_{10}K$$

(Pauly e Munro, 1984), foi utilizado para medir o desempenho do crescimento.

A taxa de mortalidade instantânea (Z) foi calculada pelo modelo exponencial negativo único, utilizando o método de curva de captura convertida de comprimento (Pauly D. & Christensen V. 1995) do programa FISAT (Gayani et al., 1996). A estimativa de Z foi dada por:

$$\ln(N) = G - Z \cdot t$$

onde N é o número de indivíduos; g a intercepção de regressão; Z , em módulo, a mortalidade estimada imparcial; e t é a idade estimada em cada coorte (Pauly D. & Christensen V. 1995). A expectativa de vida (t_{max}) foi estimada usando o comprimento no qual 99% da população estava representada, $L_{99\%}$ (Petracco et al., 2010).

3.4.2 Relação peso-comprimento, biomassa e razão P/B

A relação entre o comprimento de concha e a massa seca livre de cinzas (MSLC) foi estimada pela função de potência $M = aL^b$, onde M é a massa seca livre de cinzas por indivíduo (g MSLC), L é o comprimento de concha da classe de tamanho (mm), e a e b são constantes.

A produção somática de *Donaxhanleyanus* (P) foi estimada pelo método da taxa de crescimento específico em massa (MSGRM: Crisp 1984; Brey 2001). Neste método, a produção é calculada a partir da distribuição de frequências de comprimento obtido a partir de todas as amostras reunidas, da relação peso-comprimento, e dos parâmetros da função de crescimento de von Bertalanffy. A produção anual é dada pela equação:

$$P = \sum \sum f_i \cdot m_i \cdot G_i$$

onde f_i é o número médio anual de indivíduos na classe de comprimento i , w_i é a massa individual média na classe de comprimento i , calculada a partir da relação massa-comprimento, e G_i é a taxa de crescimento de massa específico na classe de comprimento i , obtido através da equação:

$$G_i = b \cdot K \cdot [(L_\infty/L_i)^{-1}]$$

onde b é o expoente da relação peso-comprimento, K e L_∞ são parâmetros de crescimento da função von Bertalanffy, e L_i é o comprimento médio da classe de comprimento i . A produção foi expressa em metro linear (gMSLC $m^{-1} \text{ ano}^{-1}$) e também em metro quadrado (g MSLC $m^{-2} \text{ ano}^{-1}$) para permitir a comparação com outros estudos de produção. A relação P/B foi calculada pela razão entre a produção somática (P) e biomassa.

3.4.3 Padrões da produção e da razão P/B

Para avaliar os possíveis efeitos da temperatura e de parâmetros físicos das praias associados aos diversos estados morfodinâmicos, sobre a produção secundária e a taxa de renovação do bivalve *Donaxhanleyanus*, uma minuciosa pesquisa na literatura foi realizada. De cada estudo, além das variáveis supracitadas, variáveis ambientais, tais

como a temperatura da água do mar, grau de exposição da praia, estado morfodinâmico, tamanho médio do grão, largura e declividade das praias foram registradas. As variáveis biológicas que foram consideradas são: densidade, expectativa de vida e peso médio individual. Tais variáveis foram escolhidas uma vez que são geralmente relacionadas à produção e à razão P/B (Benke e Huryn, 2010). Análises de regressão simples (lineares e não lineares) foram empregadas para verificar possíveis relações da produção, razão P/B e da biomassa com as variáveis biológicas e ambientais supracitadas. O melhor modelo foi escolhido com base no melhor ajuste do mesmo, utilizando como critério o valor do coeficiente de determinação (R^2).

Estimativas de produção e biomassa expressas em metro linear (m^{-1}) foram convertidas para metro quadrado, dividindo o valor em metro linear pela largura da distribuição de cada população. Valores de biomassa, produção e de peso médio individual, expressos em peso úmido ou peso seco, e ainda em unidades de energia, foram transformados para peso seco livre de cinzas (MSLC), utilizando para tanto os fatores de conversão disponíveis em Brey (2001).

4 RESULTADOS

4.1 ESTRUTURA DA POPULAÇÃO

Foi observado que o *Donaxhanleyanus* ocupa uma zona estreita do entremarés inferior da praia Vermelha do Norte ($10,50 \pm 2,12$ m (\pm SD)), o que corresponde à zona de espraiamento desta praia. A abundância média anual dos bivalves foi $303,90 \pm 41,39$ ind. m^{-1} (\pm SE) ($27,60 \pm 3,22$ ind. m^{-2}) no período analisado. A abundância diferiu significativamente entre os meses (ANOVA $F_{9,40} = 12,49$ p <0,0001) com o menor e maiores valores ocorrendo, respectivamente, no inverno (agosto: $120 \pm 16,43$ ind. m^{-1}) e no outono (maio: $705 \pm 134,16$ ind. m^{-1}). Durante o inverno e a primavera (junho a novembro) a abundância foi geralmente baixa, aumentando a partir do início do verão (janeiro) e atingindo valores mais elevados no outono (Fig 2).

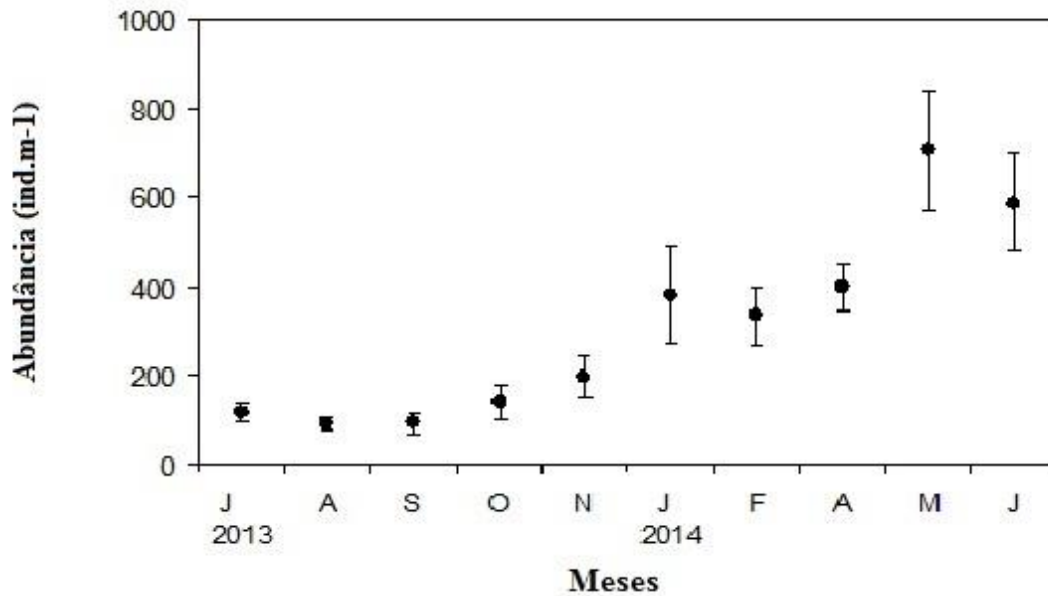


Figura 2. *Donax Hanleyanus*. Variações mensais de abundância populacional por faixa de transecto (ind m⁻¹: média ± SE) de julho de 2012 até junho de 2013.

Os menores e maiores indivíduos amostrados foram das classes de comprimentos de 4 e 31 mm, respectivamente (Fig. 3 e Tabela 1). A distribuição de frequências de comprimento anual foi trimodal com a presença de modas nas classes de tamanhos de 12, 20 e 26-27 mm.

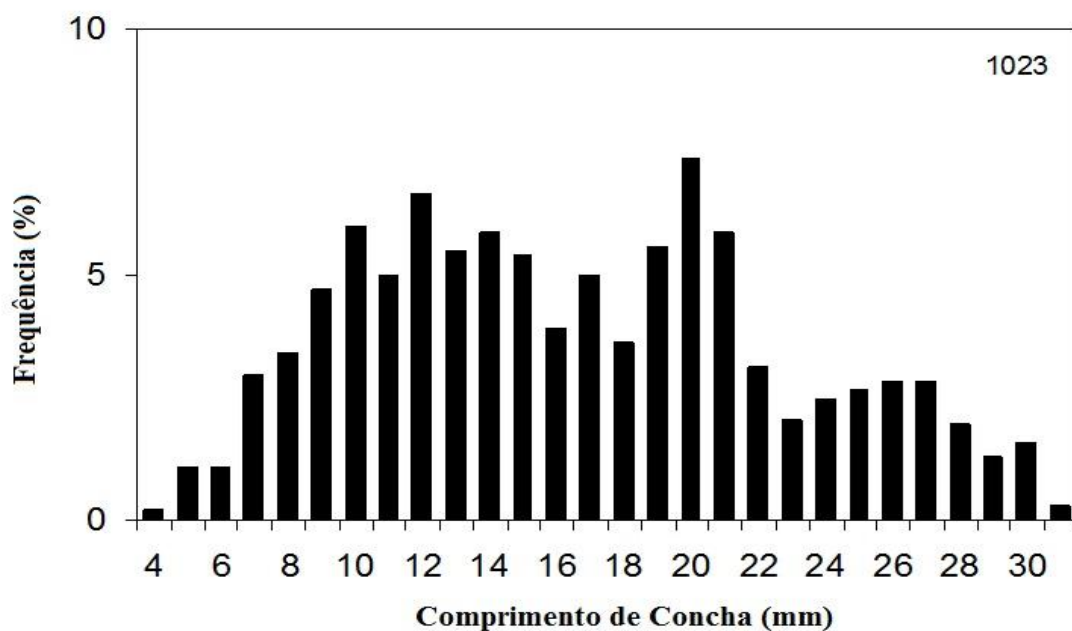


Figura 3. *Donax hanleyanus*. Distribuição de frequência anual de comprimento de concha a partir de julho de 2012 a junho de 2013. O número no lado esquerdo superior indica o total de organismos coletados.

As distribuições de frequências de comprimento mensais (DFCs) de *D. hanleyanus* não seguiram um padrão temporal claro e foi multimodal na maioria dos meses (Fig. 4). Indivíduos recrutados (<11 mm) foram amostrados em quase todos os meses de coleta, apesar da sua baixa representatividade na população (Fig. 3 e 4). Estes indivíduos ocorreram predominantemente na primavera (novembro) e no verão (janeiro e fevereiro). O comprimento médio de concha de *D. hanleyanus* no nível inferior ($18,32 \pm 2,12$ m (\pm SE)) foi maior do que no nível superior ($14,19 \pm 1,08$ milímetros) da distribuição através da praia ($t_{1,18} = 2.50$, $p < 0,05$).

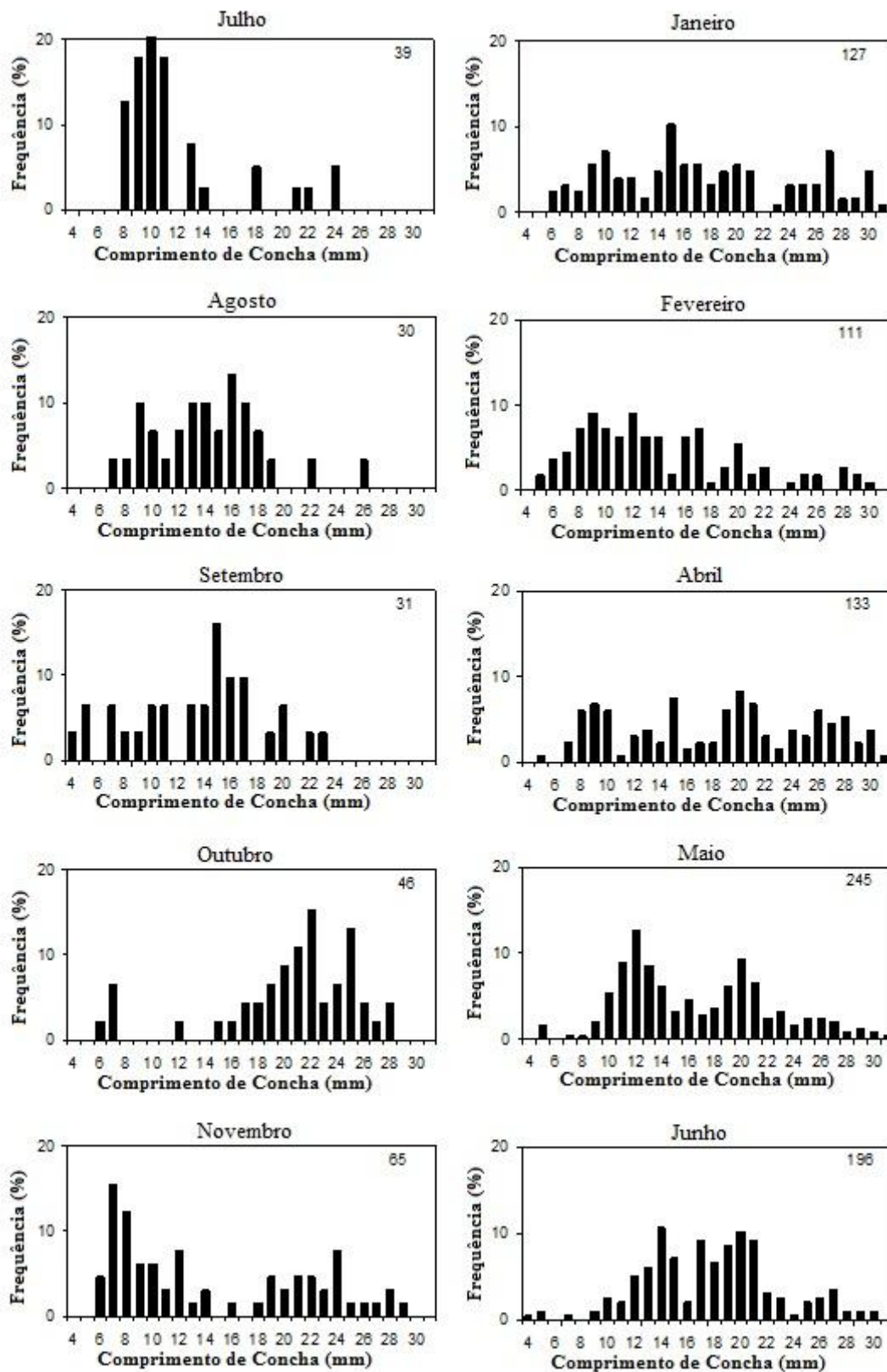


Figura 4. *Donaxhanleyanus*. Distribuição de frequências mensais de comprimento de concha de julho 2012 a junho de 2013.

4.2 CRESCIMENTO, MORTALIDADE E EXPECTATIVA DE VIDA

Não se observou uma variação sazonal no crescimento individual dessa população de *Donaxhanleyanus* (Fig. 5). Os valores estimados para a VBGF foram: $L_{\infty} = 32,25$, $K = 0,80$, $C = 0,00$, $R_n = 0,189$ (Tabela 1). O principal índice de crescimento ϕ (ϕ) foi de 2,92. Estimou-se o comprimento representando o percentual 99% da população e a expectativa de vida, respectivamente, em 29,54 mm e 3,20 anos. A taxa de mortalidade instantânea foi estimada em $1,59 \text{ ano}^{-1}$ (Fig. 6).

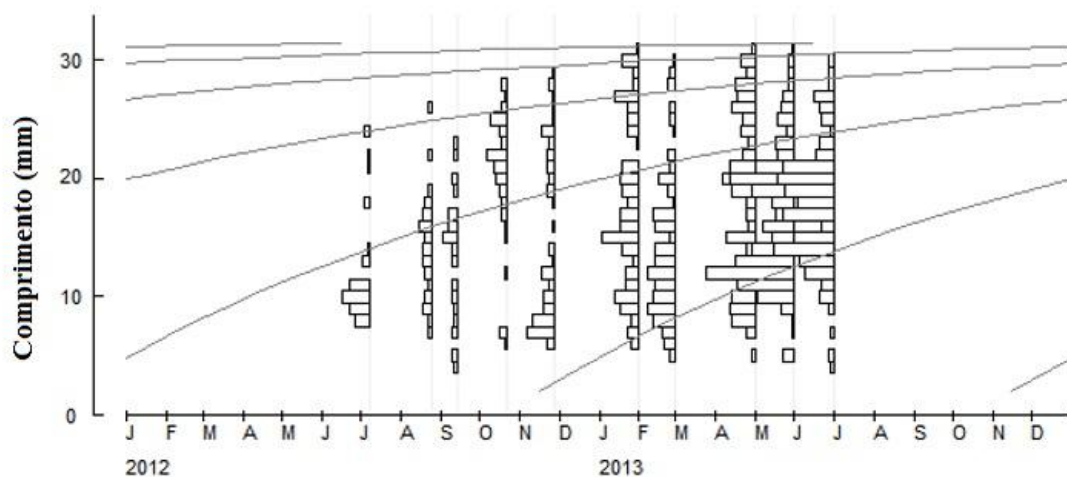


Figura 5. *Donaxhanleyanus*. Curva de crescimento estimadas pela rotina ELEFAN para a distribuição de frequências de comprimento da concha para o período de julho de 2012 a junho de 2013.

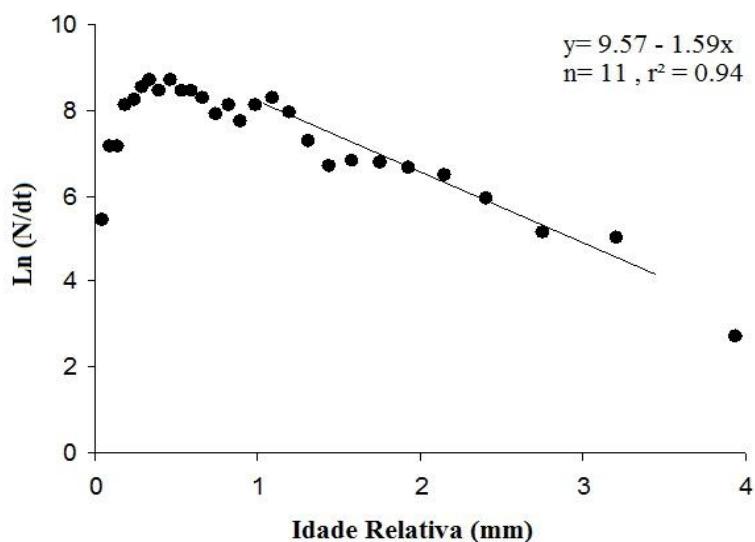


Figura 6. *Donaxhanleyanus*. Curva de captura convertida para o comprimento e resultado da análise de regressão estimado para o período de julho de 2012 a junho de 2013.

Tabela 1. *Donaxhanleyanus*. Atributos biológicos na Praia Vermelha do Norte. Menor indivíduo (SI, mm), maior indivíduo (LI, mm), modas da distribuição de frequência anual de classes de comprimento (mm), comprimento assintótico (L_{∞} , mm); parâmetro de curvatura (K, ano⁻¹), constante de oscilação sazonal (C), idade de comprimento inicial (to: ano), crescimento do índice phi prime (ϕ), comprimento representando o percentual 99th da população (L99%: mm), tempo de vida (tmax, anos), taxa de mortalidade instantânea (Z, ano⁻¹), produção de (P, g MSLC m⁻¹ ano⁻¹), biomassa (B, g MSLCm⁻¹) e razão P/B (ano⁻¹).

Atributos	SI	LI	Moda	L_{∞}	K	C	to	ϕ	L99%	Tmax	Z	P	B	P/B
Praia Vermelha do Norte	4.50	31.50	12 / 20 26 / 27	32.25	0.80	0.00	-0.12	2.92	29.54	3.20	1.59	13.44	10.77	1.25

4.3 RELAÇÃO MASSA-COMPIMENTO, BIOMASSA E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA

A equação de regressão entre a massa corporal e comprimento de *D. hanleyanus* (Fig. 7) foi usada para calcular a produção da população. A relação entre a produção anual (13.44 g MSLCm⁻¹ ano⁻¹: 1.28 g MSLCm⁻² ano⁻¹) pela biomassa média (10.77 g MSLCm⁻¹: 1.03 g MSLCm⁻²), resultou em um P/B de 1,25 ano⁻¹. O maior pico de produção ocorreu em 20 mm de comprimento. Três classes intermediárias (19-21 mm) contribuíram com quase 25% da produção da população (Fig. 8). Por outro lado, os menores (4-10 mm) e o maiores indivíduos (25-31mm) contribuíram de forma semelhante e pouco significativa para a produção de população (~ 11%).

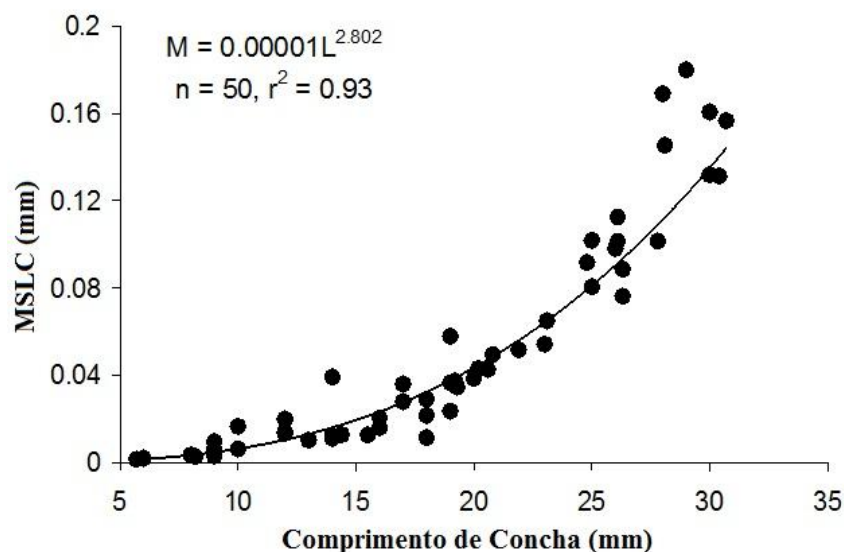


Figura 7. *Donaxhanleyanus*. Relação peso-comprimento e resultado da análise de regressão.

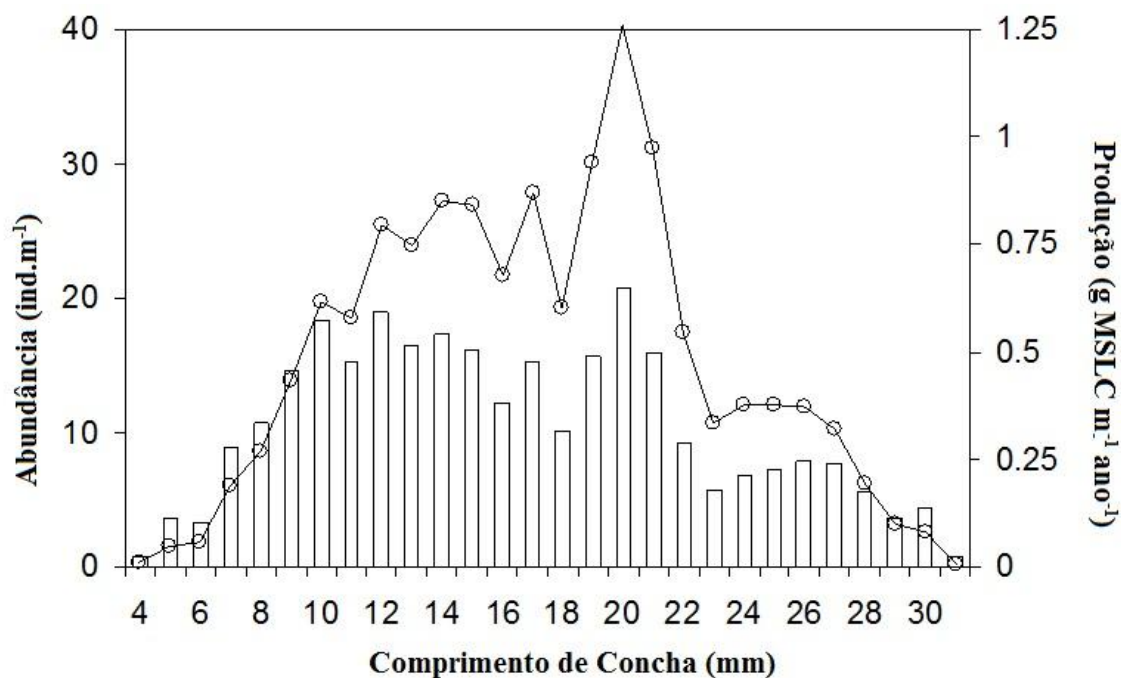


Figura 8. *Donaxhanleyanus*. Distribuição da produção (círculos) e abundância (barras) a partir de julho de 2012 a junho de 2013.

4.4 PADRÕES DA PRODUÇÃO E DA RAZÃO P/B

Em grande escala, traços da história de vida de *D. hanleyanus* apresentaram variações acentuadas. O crescimento mais acelerado e a obtenção de um menor tamanho em latitudes mais baixas, indicam uma relação significativa da latitude com K e L_{∞} ($r = -0,98$ e $0,97$, $n = 7$, $p < 0,001$), de acordo com resultados reportados de estudos anteriores. (Defeo e Cardoso, 2002; Cardoso e Defeo, 2004; Petracco et al., 2012).

Além disso, a marcante diferença entre o comprimento máximo atingido nas praias subtropicais (26 mm: Cardoso e Veloso, 2003) em comparação com as temperadas (44 mm: Herrmann et al, 2009a) mostra a forte plasticidade fenotípica de *D. hanleyanus* (*sensu* Defeo e McLachlan, 2005). O índice ϕ' seguiu o mesmo padrão latitudinal do L_{∞} ($r = 0,75$, $n = 7$, $p < 0,001$), indicando que o molusco tem um melhor desempenho de crescimento em praias temperadas. Este último padrão foi previamente relatado para as espécies do gênero *Donax* por Herrmann et al. (2009a).

Embora o efeito latitudinal sobre as taxas de mortalidade de *D. hanleyanus* não possam ser idealmente avaliados, devido à ausência de estimativas em praias temperadas (Tabela 1), observou-se que a expectativa de vida do molusco aumenta significativamente em populações de baixas latitudes ($r = -0,94$, $n = 7$, $p < 0,01$) (Tabela 1). A produção somática de *D. hanleyanus* não foi relacionado com a latitude, nem com as variáveis físicas das praias (Tabela 2). Em contraste, a razão P/B de *D. hanleyanus* variou significativamente com o tamanho do grão e declividade aumentando em direção às praias de areia fina e com baixa declividade, ou seja, em condições mais dissipativas (Fig. 9).

Tabela 2. *Donaxhanleyanus*. Caracterização de parâmetros populacionais e atributos ambientais das praias estudadas em diferentes latitudes (LAT). Parâmetros de crescimento da função de von Bertalanffy (L_{∞} (mm) e K (ano^{-1}), índice de crescimento phi prime (ϕ'), taxa de mortalidade instantânea (Z, ano^{-1}), tempo de vida (LS, anos) média de massa corporal (média: g MSLC), produção (P, g MSLC $\text{m}^{-2} \text{ano}^{-1}$), biomassa (B, g MSLC m^{-1}) razão P/B (ano^{-1}). Características ambientais das praias arenosas: estado morfodinâmico de praias expostas (MS): dissipativas (D), intermediárias (I) e refletivo (R), declividade de praia (BS:%), tamanho médio de grão (GS: mm), largura da praia (m) e temperatura média anual da água do mar (T: $^{\circ}\text{C}$). Tabela modificada a partir Cardoso et al., (2003), Herrmann et al., (2009a) e Petracco et al., (2013).

L_{∞}	K	ϕ'	Z	LS	M_{mean}	P	B	P/B	MS	BS	GS	BW	T	Latitude	Estudo
26.40	0.80	2.75	1.70	1.44	0.01632	0.76	0.48	1.59	I	4.72	0.230	76	22.7	23°03'S	Cardoso e Veloso (2003)
28.50	0.90	2.89	1.55	1.47	0.01549	3.67	2.53	1.45	I	4.72	0.230	76	22.7	23°03'S	Cardoso e Veloso (2003)
32.25	0.80	2.92	1.59	3.20	0.03683	1.28	1.03	1.25	R	15.19	0.501	35	23.0	23°25'S	Esseestudo
					0.00123	13.56	3.45	3.90	D	3.00	0.134	60	18.5	32°20'S	Gianuca (1985)
					0.08884	1.18	0.84	1.41	D	3.53	0.200	68	18.3	32°20'S	Lercari et al., (2010)
					0.06498	1.63	1.17	1.40	R	7.80	0.560	40	18.3	34°36'S	Lercari et al., (2010)
					0.00269	0.45	0.21	2.18	D	2.33	0.210	70	17.6	36°32'S	Herrmann et al., (2009)
					0.00100	0.08	0.04	1.83	D	2.33	0.210	70	17.6	36°32'S	Herrmann et al., (2009)
44.00	0.47	2.96		4.96	0.00309	0.20	0.17	1.18	I	6.25	0.370	60	17.6	37°19'S	Herrmann et al., (2009)
44.00	0.47	2.96		4.96	0.00340	0.15	0.17	0.87	I	6.25	0.370	60	17.6	37°19'S	Herrmann et al., (2009)
44.00	0.48	2.97		5.18	0.01571	0.99	1.32	0.75	R	7.14	0.480	60	17.6	37°29'S	Herrmann et al., (2009)
44.00	0.48	2.97		5.18	0.00360	0.79	0.96	0.82	R	7.14	0.480	60	17.6	37°29'S	Herrmann et al., (2009)

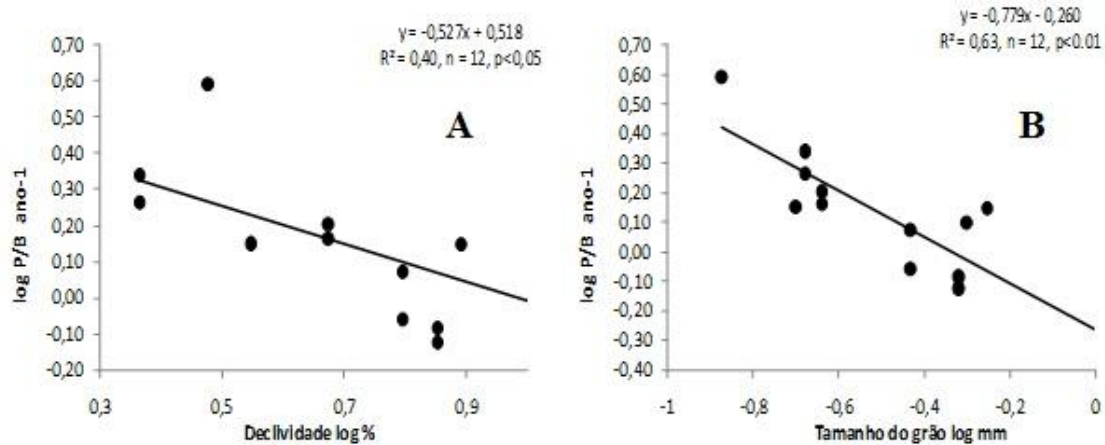


Figura 9. *Donaxhanleyanus*. Relações significativas e negativas entre a razão P/B com a declividade da praia e o tamanho do grão do sedimento.

5 DISCUSSÃO

Espécies do gênero *Donax* se destacam por apresentarem elevadas flutuações de abundância (McLachlan et al.1981). Flutuações na abundância são decorrentes de vários fatores como recrutamento, mortalidade, migração, entre outros (Defeo&McLachlan, 2005). A variação mensal na abundância de *Donaxhanleyanus* não pode ser atribuída somente a recrutamentos, uma vez que em alguns meses (setembro e novembro) que houve recrutamento foi observada baixa abundância. Embora não analisadas nesse estudo, a migração dos organismos para a zona de surfe e/ou aumento da mortalidade durante períodos de frentes frias, que tornam a zona de espriamento ainda mais severa, podem contribuir para a acentuadas flutuações temporais na abundância.

Espécies de *Donax*, como outros moluscos de praias arenosas, muitas vezes apresentam uma distribuição estratificada em relação ao tamanho, onde os indivíduos menores ocorrem em níveis mais baixos ou mais elevados em relação aos adultos como resultado de diferentes tolerâncias a fatores abióticos ou interações biológicas (Ansell e Lagardère, 1980). Em praias intermediárias/dissipativas, os menores indivíduos de *Donaxhanleyanus* geralmente ocorrem em níveis mais baixos do que os indivíduos maiores, e migram para níveis mais elevados durante o seu desenvolvimento ontogenético (Gianuca, 1985; Cardoso e Veloso, 2003). Em contraste, na praia refletiva Vermelha do Norte, indivíduos maiores ocorrem principalmente na zona de espriamento estreita e turbulenta, enquanto indivíduos menores ocuparam uma zona logo acima. Diferentes tolerâncias entre indivíduos menores e maiores para a zona de

espraiamento na praia Vermelha do Norte, que é altamente severa são as causas mais prováveis desta distribuição estratificada de tamanho. Relações ecológicas de competição intraespecífica neste ambiente severo parecem improváveis (sensu Defeo e McLachlan, 2005).

A baixa abundância de recrutas de *Donaxhanleyanus* na maioria dos meses na praia Vermelha do Norte, ocorre provavelmente, devido às características de reflexão desta praia. Neste tipo de praia o período de recrutamento de *Donaxhanleyanus*, e de outras espécies do entremarés como o *Emerita brasiliensis*, é mais restrito do que nas praias intermediárias/dissipativas (Delgado e Defeo, 2007). A menor porcentagem de indivíduos menores (<11 mm) na praia Vermelha do Norte (20%) em relação a Restinga da Marambaia (50%: Dr. RS Cardoso, comunicação pessoal) reforça que as praias intermediárias/dissipativas têm uma abundância de recrutas superior à de praias refletivas (Delgado e Defeo, 2007; Herrmann et al, 2009b).

Alguns desvios importantes da "hipótese de severidade do habitat" (HSH)(DefeoMcLachlan, 2005) foram observados. A HSH postula que em praias refletivas, as condições severas forçam os organismos do entremarés a desviar mais energia para manutenção, resultando em menor abundância, crescimento e expectativa de vida, se compararmos com ambientes de condições mais benignas (DefeoMcLachlan, 2005). Se por um lado, a menor abundância e proporção de recrutas da população na praia Vermelha do Norte, em relação a praia da Restinga da Marambaia, estão de acordo com o HSH, por outro lado, o menor comprimento assintótico (L_{∞}), índice de crescimento $\phi(\phi)$, e a estimativa de uma menor expectativa de vida na praia Restinga da Marambaia (Cardoso e Veloso, 2003) estão em desacordo com o HSH. Uma possível explicação para este desvio do HSH consiste na presença de uma grande população de *Emerita brasiliensis* na Restinga de Marambaia (> 13.000 ind.m⁻¹), que de acordo com Cardoso e Veloso (2003) é um importante concorrente de *Donaxhanleyanus*. O efeito da concorrência intra e interespecífica sobre a abundância, crescimento, mortalidade e expectativa de vida para espécies da macrofauna de praias arenosas em condições benignas, ou seja, praias intermediárias e dissipativas, tem sido documentado (Cardoso et al, 2003; Herrmann et al, 2009; Petracco et al, 2013). Embora *Emerita brasiliensis* também ocorra na praia Vermelha do Norte, sua presença é em baixa abundância (M. Petracco, observação pessoal) e, além

disso, uma forte competição interespecífica entre organismos suspensívoros nas condições severas de refletividade da praia Vermelha do Norte parece improvável.

O fato da expectativa de vida de *D. hanleyanus* na praia da Restinga (~1,5 anos) ter sido a metade da observada para esse bivalve na praia Vermelha do Norte (~3 anos) sugere que a segunda população habita em ecossistema mais favorável. Entretanto é importante ressaltar que tal diferença é devido a distintas formas de calcular esse parâmetro nos dois estudos. No presente estudo a expectativa de vida foi obtida a partir do comprimento no qual 99% dos indivíduos estava representado. Por outro lado, Cardoso e Veloso (2003) consideraram como critério para o cálculo da expectativa de vida o comprimento no qual 95% dos indivíduos estava representado, o que diminui consideravelmente essa estimativa. Tal fato dificulta uma adequada comparação entre este importante parâmetro entre as duas populações supracitadas. Por outro lado, a similaridade entre a taxa de mortalidade obtidas nas duas praias ($\sim 1,50 \text{ ano}^{-1}$) é inesperada considerando que a praia da Restinga é dissipativa e com condições mais amenas que a praia refletiva da Vermelha do Norte.

Praias refletivas são ambientes mais severos que praias dissipativas conduzindo a maiores taxas de mortalidade (Defeo e McLachlan, 2005). Um fato que pode ter causado a semelhança na mortalidade entre as duas populações consiste numa provável competição interespecífica entre os suspensívoros *Donax hanleyanus* e *Emerita brasiliensis* na praia da Restinga da Marambaia, conduzindo a um aumento da mortalidade do bivalve nessa praia.

A produção de *D. hanleyanus* na praia Vermelha foi similar aos valores obtidas para esta espécie na Restinga da Marambaia (Cardoso e Veloso, 2003) e para bivalves de praias arenosas (Petracco et al., 2013). Por outro lado, o menor valor de taxa de renovação na praia Vermelha ($1,25 \text{ ano}^{-1}$) em relação a Restinga da Marambaia ($1,50 \text{ ano}^{-1}$) é resultado da maior proporção de recrutas na segunda praia.

Em grande escala, traços da história de vida de *D. hanleyanus* apresentaram variações acentuadas. O crescimento mais acelerado e a obtenção de um menor tamanho em latitudes mais baixas (26 mm: Cardoso e Veloso, 2003), em comparação com as temperadas (44 mm: Herrmann et al, 2009a), indicam uma relação significativa da latitude com $K_e L_\infty$ e concordam com resultados reportados de estudos anteriores (Defeo e McLachlan, 2005; Petracco et al., 2010), além de mostrar a forte plasticidade

fenotípica de *D. hanleyanus* (*sensu* Defeo e McLachlan, 2005). O índice ϕ' seguiu o mesmo padrão latitudinal do L_{∞} . Este foi previamente relatado para as espécies do gênero *Donax* por Herrmann et al. (2009a).

Embora o efeito latitudinal sobre as taxas de mortalidade de *D. hanleyanus* não possam ser idealmente avaliados, devido à ausência de estimativas em praias temperadas (Tabela 1), observou-se que a expectativa de vida do molusco aumenta significativamente em populações de baixas latitudes (Tabela 1). Assim, concordando com os padrões observados para outras espécies da macrofauna de praias arenosas de latitudes mais baixas (*sensu* Defeo e McLachlan, 2005).

A produção somática de *D. hanleyanus* não foi relacionado com a latitude, nem com as variáveis físicas das praias (Tabela 1). A ausência de padrões de produção em pequena e larga escala para o molusco, contrasta com o verificado para o decápode *Emerita brasiliensis* (Petracco et al., 2016). Segundo esses autores, a produção do crustáceo aumentou de clima temperado para praias subtropicais e de grãos grossos a areias mais finas (Petracco et al, 2016).

Em contraste, a razão P/B de *D. hanleyanus* variou significativamente com o tamanho do grão (Figura 9) aumentando em direção às praias de areia fina, ou seja, condições dissipativas. Este padrão foi o mesmo verificado para *Emerita brasiliensis*, habitante do entremarés (Petracco et al. 2016) e para anfípodas do supralitoral (Petracco et al., 2013). No entanto, uma resposta oposta da razão P/B em função do tamanho de grão, para organismos do entremarés e supralitoral era esperada em relação ao HSH, a hipótese de segurança ambiente (HSA) e a relação Allen (Allen, 1971: $Z = P / B$) (ver Defeo et al, 2001, 2003; Defeo e Gómez, 2005). O HSA postula que espécies do supralitoral tem mortalidade mais elevada em condições dissipativas (Defeo e Martínez, 2003; Defeo Gómez, 2005), ao contrário do que sugere a HSH para espécies do entremarés. Portanto, considerando que a razão P/B é semelhante à taxa de mortalidade (Allen, 1971), espécies do supralitoral teriam uma maior razão P/B em grãos mais finos, conforme verificado por Petracco et al. (2013), enquanto que espécies do entremarés teriam a razão P/B mais elevada em grãos grossos. Esta tendência inesperada para as espécies do entremarés, *D. hanleyanus* e *E. brasiliensis* pode estar relacionada com o modo de desenvolvimento destas espécies, que parece influenciar a porcentagem de recrutas da

população, e conseqüentemente, a sua estrutura de tamanho, que por sua vez, está fortemente relacionada com a razão P/B (Robertson, 1979; Benke e Huryn, 2006).

Em contraste com anfípodos do supralitoral, *D. hanleyanus* e *E. brasiliensis* são indivíduos com larvas planctônicas, cuja estrutura de tamanho responde fortemente aos estados morfodinâmicos das praias, isto é, há um maior percentual de recrutas em praias dissipativas do que refletivas. Esta variação provoca fortes respostas da relação P/B nesses indivíduos, conduzindo a um padrão oposto do que foi observado para a taxa de mortalidade. Por outro lado, em anfípodes e outros peracáridas com desenvolvimento direto, a proporção de recrutas na população aparentemente e, provavelmente, não respondem tanto ao estado morfodinâmico das praias, mostrando geralmente uma distribuição de frequências de comprimento em forma de sino (por exemplo, Cardoso e Veloso, 1996; Defeo e Martínez, 2003; Petracco et al., 2010). Uma vez que, em contraste com a relação P/B, a curva de captura convertida para o comprimento utilizada para estimar Z, não é influenciada pela presença de indivíduos pequenos, logo, um aumento na porcentagem de recrutas aumenta a razão P/B, mas não a estimativa de Z. Assim, as estimativas mais elevadas de razão P/B para *D. hanleyanus* ocorrem em condições dissipativas, devido à alta frequência de recrutas, porém não são seguidas por um aumento de Z neste tipo de praia. Por isso, para estas espécies do entremarés, a razão P/B e a estimativa de Z podem seguir padrões opostos.

6 CONCLUSÕES

Foi observada uma distribuição estratificada em relação ao tamanho, onde os indivíduos maiores ocorrem principalmente na zona de espraiamento estreita e turbulenta, enquanto indivíduos menores ocuparam uma zona logo acima. Tal fato pode estar associado à diferentes tolerâncias em relação à fatores ambientais, como a intensa ação de ondas na face praial.

A baixa abundância de recrutas na maioria dos meses na praia Vermelha do Norte, provavelmente ocorreu devido aos períodos de recrutamento restritos em praias refletivas, se comparados às praias intermediárias/dissipativas. Tal restrição é ocasionada pela alta severidade desse tipo de praia.

Houve uma similaridade inesperada entre a taxa de mortalidade nas praias Vermelha do Norte e Restinga da Marambaia (intermediária), que tem condições mais amenas. Uma

provável competição interespecífica na Restinga da Marambaia, entre os suspensívoros *Donax hanleyanus* e *Emerita brasiliensis* conduz a um aumento na mortalidade. Já na praia Vermelha do Norte, a população de *Emerita brasiliensis* ocorre em baixa representatividade. Além do fato, que em praias refletivas, competições interespecíficas são pouco prováveis, devido às condições severas.

Considerando o conjunto de dados obtidos na literatura para *D. Hanleyanus*, enquanto a produção aumenta em altas latitudes, o P/B aumenta em regiões de baixas latitudes. Por outro lado, a razão P/B aumenta em condições dissipativas, caracterizadas por menor declividade e grãos mais finos. Tais resultados sugerem aumento da razão P/B de espécies que vivem na zona entremarés em praias dissipativas, conforme aqui exemplificado para *Donax Hanleyanus*.

REFERÊNCIAS

- Allen K.R. 1971. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **28**: 1573-1581.
- Amaral A. C. Z.& Rossi-Wongtschowski C. L. D. B. 2004. *Biodiversidade bentônica da região sudeste-sul do Brasil, plataforma externa e talude superior*. São Paulo, Instituto Oceanográfico da USP, 216p. (Série DocumentoRevizee).
- Ansell A. D. 1983. The biology of the genus *Donax*. In: Sandy beaches as ecosystems. *Springer Netherlands*, p. 607-635.
- Ansell A. D.&Lagardere F. 1980. Observations on the biology of *Donax trunculus* and *D. vittatus* at Ile d'Oleron (French Atlantic Coast). *Marine Biology*, **57**(4): 287-300.
- Benke A. C.&Hury A. D. 2006. Secondary production of macroinvertebrates. *Methods in stream ecology*, **2**: 691-710.
- Benke A.C.&Hury A.D. 2010. Benthic invertebrate production facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**(1): 264-285.
- Brey T. 2001. *Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook*. Alfred Wegener, Institute for Polar and Marine Research. Disponível em: <<http://www.awibremerhaven.de/Benthic/Ecosystem/FoodWeb/Handbook/main>>. Acesso em: 20 ago. 2016.
- Caetano C.H.S.&Absalão R. S. 2005. A new species of the genus *Polyschides* (Pilsbry & Sharp 1898) (Mollusca, *Scaphopoda*, *Gadilidae*) from Brazilian waters. *Zootaxa*, **871**: 1-10.
- Cardoso R.S.&Defeo O. 2004. Biogeographical patterns in life history traits of the PanAmerican sandy beach isopod *Excirolanabraziliensis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **61**: 559-568.
- Cardoso R. S.&Veloso V. G. 1996. Population biology and secondary production of the sandhopper *Pseudorchestoideabraziliensis* (Amphipoda: *Talitridae*) at Prainha Beach, Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, **142**: 111-119.
- Cardoso R. S.& Veloso V. 2003. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: *Donacidae*) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Marine Biology*, **142**(1): 153-162.
- Cardoso R.S., Veloso V.G., Caetano H.S. 2003. Life history of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) on two beaches with different morphodynamic characteristics. *Journal Coastal Research*, 392-401

Cobb J. C., Stephenson S. P., Arnold W. S. 2011. Reproductive cycle and recruitment patterns of the Coquina clam *Donaxvariabilis* say along the central gulf coast of Florida. *Journal of Shellfish Research*, **30**(1): 25-34.

Crisp D. J. 1984. Energy flow measurements. In: Holme N. A. & McIntyre A. D. (eds.) *Methods for the study of marine benthos* Oxford, Blackwell Scientific Publications, p. 284-372. (. IBP Handbook, n.16).

Defeo O. 1996. Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. *Revista Chilena de Historia Natural*, **69**: 605–614.

Defeo O., Brazeiro A., De Alava A., Riestra G. 1997. Is sandy beach macrofauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**(4): 453-462.

Defeo O. & Cardoso R.S. 2002. Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. *Marine Ecology Progress Series*, **239**: 169-179.

Defeo O. & De Alava A. 1995. Effects of human activities on longterm trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donaxhanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Serie*, **123**: 73–82.

Defeo O. & Gómez J. 2005. Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life history adaptations in a supralittoral amphipod. *Marine Ecology Progress Series*, **293**: 143–153.

Defeo O., Gomez J., Lercari D. A. 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, **212**: 159-170.

Defeo O., Jaramillo E., Lyonnet A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research*, (8): 830–839.

Defeo O. & Martinez G. 2003. The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirolanabraziliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **83**: 331-340.

Defeo O. & Mclachlan A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna. *Marine Ecology Progress Series*, **295**: 1–20.

Defeo O. & Mclachlan A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **433**: 29-41.

Defeo O., Lercari D., Gómez J. 2003. The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *Journal Coastal Research*, **19**: 352–362

- Delgado E. & Defeo O. 2007. Tisular and population level responses to habitat harshness in sandy beaches: the reproductive strategy of *Donaxhanleyanus*. *Marine Biology*, 152: (4): 919-927.
- García-Berthou E., Carmona-Catot G., Mercial R., Ogle D. H. 2012. A technical note on seasonal growth models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(3): 635-640.
- Gayanilo, F. C. JR.; Sparre, P.; Pauly, P. 1996. *FISAT: FAO-ICLARM stock assessment tools*. User's manual. *FAO*.
- Gianuca N.M. 1985. *The ecology of a sandy beach in Southern Brazil*. PhD Thesis, University of Southampton, Southampton, 330p.
- Gómez J. & Defeo O. 1999. Life history of the sand hopper *Pseudorchestoideabrasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 182: 209-220.
- Herrmann M., Carstensen D., Fischer S., Laudien J., Penchaszadeh P. E., Arntz W. E. 2009. Population structure, growth, and production of the wedge clam *Donaxhanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) from Northern Argentinean beaches. *Journal of Shellfish Research*, 28 (3): 511-526.
- Herrman, M.; Förter-Barth, U.; Kempa, P. B. (2009a). "Size/Strain Diffraction Peak Broadening of the Energetic Materials FOX-7, RDX and ADN". *Central European Journal of Energetic Materials (CEJEM)* 6 (2), p. 183-193.
- Lamparelli C. C. (coord.). 1998. *Mapeamento dos Ecossistemas Costeiros do Estado de São Paulo*. São Paulo, Secretaria do Estado de Meio Ambiente, *CETESB*.
- Lana, P. D. C., Camargo, M. D., Brogim, R. A., Isaac, V. J. 1996. *O bentos da costa brasileira: avaliação crítica e levantamento bibliográfico*. FEMAR, Rio de Janeiro, p. 432
- Lercari D., Bergamino L., Defeo O. 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecology Modelling*, 221: 2751-2759.
- Mclachlan A. 1980. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Marine Environmental Research*, 4: 59-63.
- Mclachlan A. 1983. Sandy beach ecology. A review. In: *Sandy beaches as ecosystems. Netherlands, Springer*. p. 321-380.
- Mclachlan A., Brown A. 2006 *Sandy Beaches as Ecosystems*. Amsterdam, *Elsevier Science Publishers*, p. 373.
- Mclachlan A., Wooldridge T., Dye A. H. 1981. The ecology of sandy beaches in southern Africa. *South African Journal of Zoology*, 16(4): 219-231.

- Mesquita A.R. 1995. Variações do nível médio do mar nas escalas decadal e interdecadal na costa sudeste do Brasil. In: 1º Seminário sobre ondas e marés oceânicas, Arraial do Cabo (RJ). *Resumo Arraial do Cabo*. p. 52- 53.
- Monteiro C. A. de F. 1973. *A dinâmica climática e as chuvas no Estado de São Paulo*. São Paulo, USP. Instituto de Geografia.
- Muehe D. (org.). 2006. *Erosão e Progradação no litoral brasileiro*. Brasília, DF, Ministério do Meio Ambiente, p. 476.
- Pauly D. & Gaschutz G. 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. *ICES CM*, **6**(24).
- Pauly D. & Munro J. L. 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, **2**(1).
- Pauly D. & Christensen V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, **374** (6519): 255-257.
- Penchaszadeh P. E. & Olivier SR. 1975. Ecología de una población de “berberecho” (*Donax hanleyanus*) en Villa Gesell, Argentina. *Malacologia*, **15**:133–146.
- Petracco M., Cardoso R.S., Corbisier T.N. 2010. Population biology of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae) on an exposed Sandy beach in Southeastern Brazil. *Marine Ecology*, **31**:330–340.
- Petracco M., Cardoso R.S., Cobisier T.N., Turra A. 2012. Brazilian Sandy beach macrofauna production: A review. *Brazilian Journal of Oceanography*. **60** (4): 473-484.
- Petracco M., Cardoso R.S., Turra A. 2013. Patterns of sandy beach macrofauna. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **93**: 1717-1725.
- Petracco M. et al. 2016. Effects of beach morphodynamic features on production and P/B ratio of the crab *Emerita brasiliensis* Schmitt, 1935 (Decapoda: Hippidae) in sandy beaches of South America. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, p. 1-7.
- Robertson A. I. 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia*, **38**(2): 193-202.
- Somers I. F. 1988. On a seasonally oscillating growth function. *Fishbyte*, **6**(1): 8-11.
- Veloso V.G., Cardoso R.S., Fonseca, D.B. 1997. Adaptações e biologia da macrofauna de praias arenosas expostas com ênfase nas espécies da região entre marés do litoral fluminense. *Ecologia Brasileira*, Rio de Janeiro, **3**: 121-133.