



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL)

**EFEITOS DA COEXISTÊNCIA NA BIOLOGIA POPULACIONAL DE  
ISÓPODES CIROLANÍDEOS EM PRAIAS ARENOSAS**

FELIPE MEIREIS DE OLIVEIRA E SILVA

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO) como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Ricardo Silva Cardoso  
Co-orientador: Dr. Carlos Henrique Soares Caetano

Rio de Janeiro  
Março de 2013

EFEITOS DA COEXISTÊNCIA NA BIOLOGIA POPULACIONAL DE ISÓPODES  
CIROLANÍDEOS EM PRAIAS ARENOSAS

**FELIPE MEIREIS DE OLIVEIRA E SILVA**

Banca Examinadora:

---

Dr. Ricardo Silva Cardoso – UNIRIO (Orientador)

---

Dr. Davor Vrcibradic – UNIRIO

---

Dr. Marcelo Petracco – USP

## FICHA CATALOGRÁFICA

Meireis, F.

Efeitos da coexistência na biologia populacional de isópodes cirolanídeos em praias arenosas

2013, vii+79pp.

Dissertação (pós-graduação *stricto sensu* em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO). Instituto de Biociências. Área de concentração: Biodiversidade Neotropical

Palavras-chaves: 1. Coexistência. 2. *Excirolana braziliensis*. 3. *Excirolana armata*. 4. Praias Arenosas.

## DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à minha família: minha filha Laura, minha esposa Karina, aos meus pais Ricardo e Graça, à minha irmã Amanda e à minha madrinha Lourdes.

*“Não sei como o mundo me vê, mas eu me sinto como um garoto brincando na praia, contente em achar aqui e ali, uma pedra mais lisa ou uma concha mais bonita, mas tendo sempre diante de mim, ainda por descobrir, ‘O grande oceano de verdades’ ”*

*Isaac Newton*

## AGRADECIMENTOS

Ao amigo e orientador Dr. Ricardo Cardoso, pela oportunidade de trabalhar em um local onde qualquer sacrifício é compensado pela beleza de uma praia, pelo ensino a prática da pesquisa, pela orientação ao longo desses anos e por disponibilizar seu escasso tempo em me transmitir o seu vasto conhecimento.

Ao outro amigo e co-orientador Dr. Carlos Henrique Caetano, que desde as aulas de Zoologia II já se mostrava paciente ao ensinar. Depois que entrei no ECOMAR, se tornou um amigo e um verdadeiro incentivador, estando sempre disposto a ajudar.

Ao professor Dr. Davor Vrcibradic por participar da banca de defesa dessa dissertação e pelas aulas durante as disciplinas do programa do PPGBio.

Ao Dr. Marcelo Petracco por aceitar prontamente em participar da banca de defesa dessa dissertação e pelos artigos e dúvidas sanadas sobre os cirolanídeos.

A Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO – por toda a infraestrutura e suporte a mim disponíveis durante o período da pós-graduação. Não poderia deixar de ressaltar a grande beleza natural que cerca a universidade.

A FAPERJ pela bolsa de Iniciação Científica ao longo do projeto.

Aos professores do curso de pós-graduação em Ciências Biológicas – Biodiversidade Neotropical do IBIO/UNIRIO, por todo o conhecimento a mim transmitido, e por me capacitarem a me tornar mestre.

Aos seguranças do prédio da Biologia, que sempre liberavam a minha entrada na Universidade, mesmo aos sábados, domingos e feriados, e por todas as conversas, principalmente sobre futebol.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Marinha (ECOMAR), os que permanecem e os que já tomaram outros rumos, que sem eles, não seria possível a realização das

vinte e cinco coletas para esse trabalho. Também por todas as viagens a trabalho, triagens e congressos (mesmo que com discussões e brigas), além de todos os almoços juntos e por todas as conversas de futebol que tivemos. Em especial a Tati, por toda ajuda durante essa dissertação.

Ao meu amor e esposa Karina, por todo seu amor e carinho, e principalmente, por estar sempre pronta a me ajudar e me dar forças, quando o cansaço chegava a bater. Por todas as idas ao Ecomar, aos sábados, domingos e feriados, para me ajudar desde a digitação de dados, passando na identificação das espécies e até na elaboração das temidas vinte curvas de crescimento. Por me aturar e agüentar o meu mau-humor, sempre relacionados à dissertação e por tudo o que passamos ao longo desses dois anos de mestrado, que nos uniram ainda mais. Eu te amo!

À minha filha Laura, que é a razão do meu viver. Tudo o que faço é por ela. Obrigado por existir na minha vida, por todo sorriso ao acordar, que mesmo eu estando o mais triste ou aborrecido, é capaz de me alegrar por todo o dia! Agradeço a Deus pelo dom de ser pai e por ter a filha mais linda do mundo!

À minha família, que sem eles eu jamais conseguiria chegar ao final dessa etapa, em especial à minha mãe, pelo seu amor incomparável, por toda ajuda e por todos os cafés da manhã e lanches preparados para mim, principalmente àqueles nos dias de coleta, em que levantava de madrugada. Ao meu pai por toda a preocupação exagerada, principalmente nos dias de coleta, levantando de madrugada e me ligando com medo de que eu dormisse ao volante e por todas as caronas. Obrigado aos dois por fazerem de tudo por mim e por me ajudarem quando eu mais precisei. À minha irmã, por ser meu maior exemplo de pessoa compromissada e responsável, por toda a ajuda na digitação dos dados, idas ao Ecomar para também me ajudar a separar as espécies e por a cima de tudo, ser a pessoa a quem eu possa contar para tudo nessa vida! À minha madrinha Tia Lourdes, por ser a minha segunda mãe, por todo carinho e por todas as marmitas

feitas com tanto afeto e preocupação e também pelo passeio ao Ecomar, para me ajudar a lavar os potinhos! Agradeço também ao meu futuro cunhado Júlio César. Por todo apoio, caronas e por estar sempre pronto para me ajudar, em tudo o que eu precisar.

Agradeço principalmente à Deus, por ter feito perfeitamente essa linda obra de arte que é a natureza, em especial as praias, e por ter me dado a capacidade e ciência de poder estudá-las e entendê-las.

## Sumário

Lista de Figuras .....	3
Lista de Tabelas .....	7
Resumo .....	9
Abstract .....	11
Introdução Geral .....	13
Contextualização teórico-conceitual.....	13
Objetivos.....	17
Metodologia .....	19
Área de Estudo .....	19
Amostragem e Procedimentos Laboratoriais.....	22
Caracterização Física .....	23
Análises Estatísticas .....	24
Parâmetros Populacionais .....	24
Reprodução .....	26
Produção Secundária .....	27
Resultados.....	28
Caracterização Física .....	28
<i>Exciorolana brasiliensis</i> .....	28
Estrutura Populacional .....	28
Reprodução .....	35
Crescimento .....	40
Mortalidade .....	44
Produção Secundária.....	45
<i>Exciorolana armata</i> .....	45

Estrutura Populacional .....	45
Reprodução .....	50
Crescimento .....	53
Mortalidade .....	58
Produção Secundária.....	58
Coexistência de <i>E. braziliensis</i> e <i>E. armata</i> .....	59
Discussão .....	63
Referências Bibliográficas .....	71

## Lista de Figuras

Figura 1. Mapa da Baía de Sepetiba, onde se localizam as praias Sul (ilha de Jaguanum) e Bonita (Ilha Bonita).....	20
Figura 2. Praia Sul, localizada na Ilha de Jaguanum, na baía de Sepetiba. ....	20
Figura 3. Praia Bonita, localizada na Ilha Bonita, na baía de Sepetiba. ....	21
Figura 4. Mapa da baía de Guanabara, onde fica localizada a praia de Fora. ....	21
Figura 5. Praia de Fora, localizada na baía de Guanabara. ....	22
Figura 6. <i>Excirolana braziliensis</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) na população total nas três praias estudadas. ....	29
Figura 7. Variação no tamanho médio (Média $\pm$ DP) e no tamanho máximo (Média $\pm$ DP) de <i>E. braziliensis</i> entre as praias estudadas. ....	30
Figura 8. <i>Excirolana braziliensis</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) da população de machos nas três praias estudadas.....	31
Figura 9. <i>Excirolana braziliensis</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) da população de fêmeas nas três praias estudadas.....	32
Figura 10. Distribuição espacial da densidade (%) de <i>E. braziliensis</i> ao longo na praia de Fora. ....	33
Figura 11. Distribuição espacial da densidade (%) de <i>E. braziliensis</i> ao longo na praia Sul. ....	33
Figura 12. Distribuição espacial da densidade (%) de <i>E. braziliensis</i> ao longo na praia Bonita.....	33
Figura 13. Regressão entre o tamanho médio do grão e a densidade de <i>E. braziliensis</i> na praia de Fora.....	34
Figura 14. Regressão entre o tamanho médio do grão e a densidade de <i>E. braziliensis</i> na praia Sul.....	34

Figura 15. Regressão entre o tamanho médio do grão e a densidade de <i>E. braziliensis</i> na praia Bonita.....	35
Figura 16. <i>E. braziliensis</i> . Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia de Fora.....	36
Figura 17. <i>E. braziliensis</i> . Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Sul.....	36
Figura 18. <i>E. braziliensis</i> . Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Bonita.....	36
Figura 19. Média do comprimento na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ). Relação logística entre a proporção de fêmeas ovígeras e o comprimento (mm) de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas.....	38
Figura 20. <i>Excirrolana braziliensis</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) da população de fêmeas ovígeras nas três praias estudadas. ....	39
Figura 21. <i>Excirrolana braziliensis</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) da população de juvenis nas três praias estudadas. ....	40
Figura 22. <i>E. braziliensis</i> . Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de outono-inverno para a praia de Fora (—), Sul (----) e Bonita (.....).....	42
Figura 23. <i>E. braziliensis</i> . Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de primavera-verão para a praia de Fora (—), Sul (----) e Bonita (.....).....	42
Figura 24. <i>E. braziliensis</i> . Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de outono-inverno para a praia de Fora (—), Sul (----) e Bonita (.....).....	44
Figura 25. <i>E. braziliensis</i> . Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de primavera-verão para a praia de Fora (—), Sul (----) e Bonita (.....).....	44
Figura 26. <i>Excirrolana armata</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) na população total nas duas praias em que ocorre. ....	46

Figura 27. <i>Excirolana armata</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) na população de machos nas duas praias em que ocorre.....	47
Figura 28. <i>Excirolana armata</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) na população de machos nas duas praias em que ocorre.....	48
Figura 29. Distribuição espacial da densidade de <i>E. armata</i> ao longo na praia Sul. ....	49
Figura 30. Distribuição espacial da densidade de <i>E. armata</i> ao longo na praia Bonita.....	49
Figura 31. <i>E. armata</i> . Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Sul. ....	50
Figura 32. <i>E. armata</i> . Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Bonita.....	50
Figura 33. Média do comprimento na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ). Relação logística entre a proporção de fêmeas ovígeras e o comprimento (mm) de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas.....	52
Figura 34. <i>Excirolana armata</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) na população de fêmeas ovígeras nas duas praias em que ocorre. ....	52
Figura 35. <i>Excirolana armata</i> . Variação mensal na densidade (média $\pm$ DP) na população de juvenis nas duas praias em que ocorre. ....	53
Figura 36. <i>E. armata</i> . Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de outono-inverno para a praia Sul (----) e Bonita (.....). ....	55
Figura 37. <i>E. armata</i> . Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de primavera-verão para a praia Sul (----) e Bonita (.....). ....	55
Figura 38. <i>E. armata</i> . Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de outono-inverno para a praia Sul (----) e Bonita (.....). ....	57
Figura 39. <i>E. armata</i> . Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de primavera-verão para a praia Sul (----) e Bonita (.....). ....	57

Figura 40. Percentual na abundância total de cada espécie de <i>Excirolana</i> nas três praias estudadas. ....	59
Figura 41. Regressão linear entre as densidades somadas de <i>E. braziliensis</i> e <i>E. armata</i> das duas praias em que co-ocorrem. ....	59
Figura 42. Tamanho Médio de <i>E. braziliensis</i> e <i>E. armata</i> de acordo com a abundância total na praia. ....	60
Figura 43. Variação no parâmetro de crescimento K entre as praias, sexos e coortes. ...	62
Figura 44. Gradientes formados pela coexistência dos cirolanídeos na biologia populacional de <i>E. braziliensis</i> . ....	63

## Lista de Tabelas

Tabela 1. Parâmetros físicos (Máximo-Mínimo (Média $\pm$ DP)) das três praias estudadas.	28
Tabela 2. Tamanhos Mínimo e Máximo e Média de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas. ....	30
Tabela 3. Número total de machos e fêmeas e Razão Sexual de <i>E. braziliensis</i> nas praias estudadas. ....	31
Tabela 4. Parâmetros reprodutivos de <i>E. braziliensis</i> nas praias estudadas. ....	35
Tabela 5. Percentual e Tamanho Médio dos Juvenis de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas. ....	37
Tabela 6. Parâmetros da função logística da maturidade e o tamanho médio na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) para as fêmeas ovígeras de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas. ....	37
Tabela 7. Parâmetros de crescimento da função de crescimento de Von Bertalanffy, índice de crescimento phi-prima ( $\Phi'$ ) e Expectativa de Vida das populações de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas. ....	42
Tabela 8. Estimativas de Mortalidade discriminadas por coorte e por sexo derivadas a partir da curva de captura convertida a comprimento ajustada para as populações das três praias estudadas. ....	45
Tabela 9. Biomassa (B), Produção Secundária (P) e Taxa de Renovação (P/B) por coorte e por sexo das populações de <i>E. braziliensis</i> nas três praias estudadas. ....	45
Tabela 10. Tamanhos Mínimo e Máximo e Média de <i>E. armata</i> nas praias em que ocorrem. ....	47
Tabela 11. Número total de machos e fêmeas e Razão Sexual de <i>E. armata</i> nas praias em que ocorrem. ....	47
Tabela 12. Parâmetros reprodutivos de <i>E. armata</i> nas praias em que ocorrem. ....	50

Tabela 13. Percentual e Tamanho Médio dos Juvenis de <i>E. armata</i> nas duas praias em que ocorre.....	51
Tabela 14. Parâmetros da função logística da maturidade e o tamanho médio na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) para as fêmeas ovígeras de <i>E. armata</i> nas praias em que ocorrem.....	51
Tabela 15. Parâmetros de crescimento da função de crescimento de Von Bertalanffy, índice de crescimento phi-prima ( $\Phi'$ ) e Expectativa de Vida das populações de <i>E. armata</i> nas duas praias em que ocorre.....	54
Tabela 16. Estimativas de Mortalidade discriminadas por coorte e por sexo derivadas a partir da curva de captura convertida a comprimento ajustada para as populações das duas praias em que ocorrem.....	58
Tabela 17. Biomassa (B), Produção Secundária (P) e Taxa de Renovação (P/B) por coorte e por sexo das populações de <i>E. armata</i> nas duas praias em que ocorrem..	58

## Resumo

Embora as praias arenosas sejam ambientes controlados fisicamente, e que a comunidade desse ecossistema é estruturada pela resposta independente de cada espécie ao ambiente físico, as interações biológicas não podem ser descartadas como uma força estruturadora de populações em praias. Nesse intuito, a dinâmica populacional e a produção secundária dos isópodes cirolanídeos *Excirolana braziliensis* e *Excirolana armata* foram estudadas em três praias arenosas com características morfodinâmicas semelhantes, afim de se identificar diferenças na biologia populacional dessas espécies co-genéricas causadas pela co-ocorrência destas espécies. Amostragens mensais de maio de 2010 a maio de 2012, totalizando assim 25 meses, foram realizadas nas praias de Fora, Sul e Bonita, todas situadas no Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Devido a diferença de densidade das espécies entre as praias, foi produzido, para *E. braziliensis*, um gradiente de alopatria (Fora) para simpatria (Sul e Bonita) com diferentes percentuais da abundância desses cirolanídeos. Foram registradas alterações nas populações desses isópodes do gênero *Excirolana* entre as praias, de acordo com a densidade do competidor. A média do tamanho dos indivíduos e a média dos tamanhos máximos de *E. braziliensis* reduziram significativamente entre as praias na seguinte ordem: Fora, Sul e Bonita. Essas médias, nas populações de *E. armata*, não diferiram significativamente entre as populações. A maioria dos parâmetros reprodutivos variou entre as praias para as duas espécies de acordo com os níveis de simpatria, entretanto a análise dos parâmetros de crescimento revelou que somente as populações de *E. braziliensis* apresentaram uma variação no crescimento individual entre as três praias, sendo o valor do parâmetro K maior na praia de Fora, diminuindo na Sul e alcançando o menor valor na praia Bonita. Pelo fato de *E. armata* ser considerado o competidor superior, essa espécie não sofreu fortes modificações entre as populações, como ocorreu entre as populações

de *E. braziliensis*. Sendo assim, no mesmo sentido das hipóteses geradas para explicar o padrão da macrofauna de praias arenosas referente a fatores físicos e morfodinâmicos, foi proposto a hipótese do competidor superior (*Hypothesis of Dominant Competitor* - HDC), afim de explicar as influências nas populações de espécies em praias arenosas em coexistência de acordo com o gradiente de alopatria para diferentes níveis de simpatria com o competidor superior.

Palavras-chave: 1. Coexistência. 2. *Excirolana braziliensis*. 3. *Excirolana armata*. 4. Praias Arenosas

## Abstract

Despite the fact that sandy beaches are physically controlled environments, and the community of this ecosystem is structured by independent response of each species to the physical environment, the biological interactions can not be dismissed as a structuring force of populations on beaches. To that end, the population dynamics and secondary production of isopods cirolanids *Excirolana braziliensis* and *Excirolana armata* were studied in three sandy beaches with similar morphodynamic characteristics, in order to identify differences in population biology of these co-generic species caused by co-occurrence of these species. Monthly sampling from May 2010 to May 2012, totaling 25 months, were held on the beaches Fora, Sul and Bonita, all located in Rio de Janeiro, southeastern Brazil. Due to density differences between species beaches, was produced to *E. braziliensis*, a gradient of allopatry (Fora) to sympatry (Sul and Bonita) with different percentages of abundance of these cirolanids. We recorded changes in the populations of these isopods of the genus *Excirolana* between the beaches, according to the density of the competitor. The average size of the individuals and the average of maximum sizes of *E. braziliensis* significantly reduced between beaches in the following order: Fora, Sul and Bonita. These averages, in populations of *E. armata*, did not differ significantly between populations. Most reproductive parameters varied between the beaches of both species according to the levels of sympatry, however the analysis of growth parameters revealed that only the populations of *E. braziliensis* showed a variation in individual growth among the three beaches, being higher the value of the parameter K on the Fora Beach, decreasing on the Sul Beach and reaching the lowest value in Bonita Beach. Because *E. armata* be considered the superior competitor, has not undergone strong changes in populations between the beaches, as occurred among populations of *E. braziliensis*. Thus, in the same direction of the hypotheses generated to explain the pattern of macrofauna of

sandy beaches related to physical and morphodynamic factors, the hypothesis was proposed (Hypothesis of Dominant Competitor-HDC), in order to explain the influences on populations of sandy beaches species in coexistence according to the gradient of allopatry for different levels of sympatry with the superior competitor.

Keywords: 1. Coexistence. 2. *Excirolana braziliensis*. 3. *Excirolana armata*. 4. Sandy beaches

# Introdução Geral

## Contextualização teórico-conceitual

As praias arenosas são consideradas como um dos ecossistemas mais dinâmicos do mundo (Short, 1999), sendo reguladas pelas ações de ondas e marés, ocasionando alterações físicas, tais como mudanças na composição sedimentológica e de perfil praias (McLachlan & Brown, 2006). Quanto ao grau de exposição a ondas, podem ser classificadas desde protegidas a expostas (McLachlan, 1980), e dentro as praias expostas, segundo o estado morfodinâmico, podem ser classificadas em dissipativas, intermediárias e refletivas (Short & Wrigth, 1983).

As praias refletivas, na sua grande maioria, apresentam um sedimento grosso, declive acentuado, reduzida zona de surfe, alta penetrabilidade e baixas concentrações de matéria orgânica, representando assim, um ambiente severo para a macrofauna. No extremo oposto deste gradiente morfodinâmico encontram-se as praias dissipativas, que tem como principais características um sedimento fino, declive suave, ampla zona de surfe, baixa penetrabilidade e maior conteúdo de matéria orgânica. Por possuírem características mais amenas, estas praias são biologicamente mais ricas em espécies e apresentam maior biomassa e abundância da macrofauna (Dexter, 1983).

Por outro lado, praias localizadas em baías e estuários não têm sido assistidas em estudos acerca da macrofauna. Recentemente, Lercari & Defeo (2006), e Rosa (2009) estudaram o gradiente de salinidade em praias, e encontraram um aumento na riqueza de espécies e na abundância total da macrofauna de praias estuarinas a oceânicas. Por último, Cardoso *et al.*, (2012), estudando praias do interior de uma baía verificou um claro aumento nos descritores biológicos da macrofauna de praias expostas (mais próximas à boca da baía) para as protegidas (interior da baía). Entretanto, as praias arenosas protegidas não têm sido devidamente estudadas quanto aos efeitos dos fatores físicos e

morfodinâmicos na sua macrofauna (Amaral *et al.*, 2003; Arruda & Amaral, 2003; Denadai *et al.*, 2005; Haynes & Quinn, 1995).

A fauna de praias arenosas é principalmente composta por bivalves, poliquetas e crustáceos (McLachlan & Brown, 2006). Os moluscos geralmente são mais abundantes em praias protegidas, já os crustáceos tendem a ser mais abundantes em praias expostas (McLachlan, 1983), em função das adaptações desse grupo para habitar tal ambiente, como carapaça presente, forma do corpo ovóide e modificações nos apêndices locomotores para facilitar a escavação (Velooso *et al.*, 1997).

Dentre os representantes da carcinofauna de praias arenosas, os principais são os peracáridos (especialmente isópodes, anfípodes e misidáceos) e os eucáridos decápodos (anomuros e braquiúros) (McLachlan & Brown, 2006). Recentes estudos em praias do litoral do Rio de Janeiro confirmam a maior dominância e freqüência de crustáceos na sua composição faunística (Velooso & Cardoso, 2001; Velooso *et al.*, 2003; 2006; Cardoso *et al.*, 2011; 2012).

Os isópodes cirolanídeos são freqüentemente encontrados nas praias arenosas expostas ao redor do mundo (McLachlan & Jaramillo, 1995), sendo em muitos casos, a espécie dominante em termos de biomassa e / ou abundância (Glynn *et al.*, 1975; Dexter, 1977; Cardoso *et al.*, 2012). Diferentes espécies têm sido encontradas ocupando todo o perfil praial ou se concentrando especificamente em uma das zonas da praia (supralitoral, mediolitoral e infralitoral), dependendo da praia estudada (Jones, 1974; Jaramillo, 1982; 1987; Bally, 1983; De Ruyck *et al.*, 1992; Jones & Pierpoint, 1997). É comum os cirolanídeos permanecerem enterrados durante a maré baixa, e com o aumento do nível do mar se deslocam para forragear na coluna d'água. Eles se movem verticalmente na praia, voltando para a zona de condições ideais para enterramento quando a maré recua (Giménez & Yannicelli, 1997).

Os cirolanídeos do gênero *Excirolana* são os invertebrados do entre-marés mais freqüentes nas praias do continente americano, tanto nos climas temperados, subtropical como tropical. Esse gênero é ovovivíparo e não possui dispersão larval, recrutando diretamente como juvenis (Klapow, 1970). São importantes detritívoros (Castro & Brum, 1969), alimentam-se de material vegetal ou de detritos, se deslocando verticalmente ao longo da praia na procura de alimento e desempenham assim, um importante papel ecológico (Griffiths *et al.*, 1983). Dessa forma, espécies de *Excirolana* tendem a regular o fluxo de energia nas praias arenosas, já que a matéria orgânica que consomem, eventualmente retorna ao mar (*sensu* Hayes, 1974), como alimento para peixes ou outros crustáceos (DeLancey, 1989; Rodrigues Cunha, 1989).

Dentre as espécies de cirolanídeos, *Excirolana braziliensis* e *Excirolana armata* merecem destaque por apresentarem uma distribuição geográfica ampla, muitas vezes sendo encontrados em coexistência (Defeo *et al.*, 1997; Veloso & Cardoso, 2001; Cardoso *et al.*, 2012). *E. braziliensis* ocorre em regiões tropicais, subtropicais e temperadas ao longo das costas do Atlântico e do norte do Pacífico (Cardoso & Defeo, 2003), e *E. armata* é mais restrito, ocorrendo do Rio de Janeiro à Argentina (Ribetti & Roccatagliata, 2006). Ambos são habitantes comuns nos ecossistemas litorâneos marinhos do Brasil (Veloso & Cardoso, 2001; Petracco *et al.*, 2010; Cardoso *et al.*, 2012).

A macrofauna de praias arenosas responde mais claramente a processos físicos (McLachlan & Brown, 2006), onde as interações biológicas não desempenham um papel crítico na composição da comunidade e padrões populacionais de distribuição e abundância das espécies (McLachlan, 1983; 1988; McLachlan *et al.*, 1993). Dessa forma, a maioria dos estudos indica que a variabilidade populacional nestes ecossistemas é uma resposta aos fatores abióticos (Jaramillo & McLachlan, 1993). Entretanto, há uma evidente falta de informações acerca dos efeitos bióticos sobre a estrutura da comunidade e principalmente na distribuição das populações de praias arenosas. As relações

ecológicas, como competição por espaço ou alimento, e predação, são complexas e pouco conhecidas (Elliot et al. 1998). A constatação de competição intra e inter específicas nesses ambientes é muito complexo (Branch, 1984), por duas razões principais: (1) a dificuldade da realização de experimentos pelo reduzido tamanho e mobilidade da fauna, e (2) a estrutura tri-dimensional do ambiente, que permite uma estratificação horizontal e vertical (Wilson, 1991). No entanto, estudos de longo-prazo, (Cardoso *et al.*, 2003; Defeo *et al.*, 2001; Gomez & Defeo, 1999; Jaramillo, 1996; Jaramillo *et al.*, 2000) que fazem um acompanhamento durante um período de tempo e não somente com coletas pontuais, sugerem que é inadequado ou, pelo menos incompleto, afirmar que as praias são ambientes controlados apenas por fatores físicos (de Alava, 1993; Defeo, 1993; 1996; Defeo & de Alava, 1995). A definição das escalas de análise, temporal, pontual ou latitudinal, e o reconhecimento de uma união físico-biológica, representam uma abordagem alternativa para o estudo da regulação da dinâmica populacional nestes sistemas (Defeo, 1993).

A hipótese de autoecologia (Noy-Meir, 1979), quando aplicada a praias arenosas, postula que comunidades de ambientes controlados fisicamente são estruturadas pela resposta independente de cada espécie para o ambiente físico e que as interações biológicas são mínimas (McLachlan *et al.*, 1993). Todavia, estudos mostraram que as interações biologicamente potenciais não podem ser descartadas como uma força estruturadora de populações em praias (Defeo *et al.*, 1997; Dugan *et al.*, 2004).

No âmbito das interações biológicas, a co-ocorrência entre espécies provem de vários tipos de interações, como competição (Defeo & Alava, 1995) e predação (Caetano *et al.*, 2003). Para diferentes espécies coexistirem deve haver uma sobreposição espaço-temporal na distribuição das mesmas (Giacomini, 2007). Esta coexistência de espécies co-genéricas ou possíveis competidoras pode afetar as populações de diferentes formas, tais como no comprimento médio individual do corpo, abundância e densidade, e

distribuição (Defeo *et al.*, 1997; Veloso & Cardoso, 2001; Cardoso & Veloso, 2003; Yamada *et al.*, 2004; Petracco *et al.*, 2010) além dos parâmetros populacionais de espécies em diversos táxons (Crocker & Hatfield, 1980; Lukhtanov *et al.*, 2005).

Como são escassos estudos que abordem, temporalmente, como os fatores biológicos, como por exemplo a competição, podem influenciar os parâmetros populacionais das espécies (Defeo *et al.*, 1997; Yamada *et al.*, 2004), essa dissertação colaborará na elucidação de como fatores bióticos, entre duas espécies de isópodes (*Excirolana braziliensis* e *Excirolana armata*) afeta nos processos populacionais.

## **Objetivos**

O presente estudo tem como objetivo geral analisar a biologia populacional das espécies *E. braziliensis* e *E. armata* em três praias do Rio de Janeiro, desse modo, avaliando e comparando as populações das duas espécies de cirolanídeos, por meio dos seguintes descritores populacionais:

- Flutuação populacional, distribuição espacial, tamanho médio e máximo, crescimento, expectativa de vida e mortalidade;
- Biologia reprodutiva (fecundidade, tamanho da primeira maturação e proporção sexual entre macho e fêmea);
- Produção secundária.

Considerando que existem diferenças significativas no tamanho dos indivíduos de *E. braziliensis* e *E. armata* em populações que coexistem (Defeo *et al.*, 1997), este trabalho visa identificar diferenças na biologia populacional de *E. braziliensis* e *E. armata* causadas pela co-ocorrência destas espécies, sendo apresentadas pelas seguintes hipóteses nulas a serem testadas:

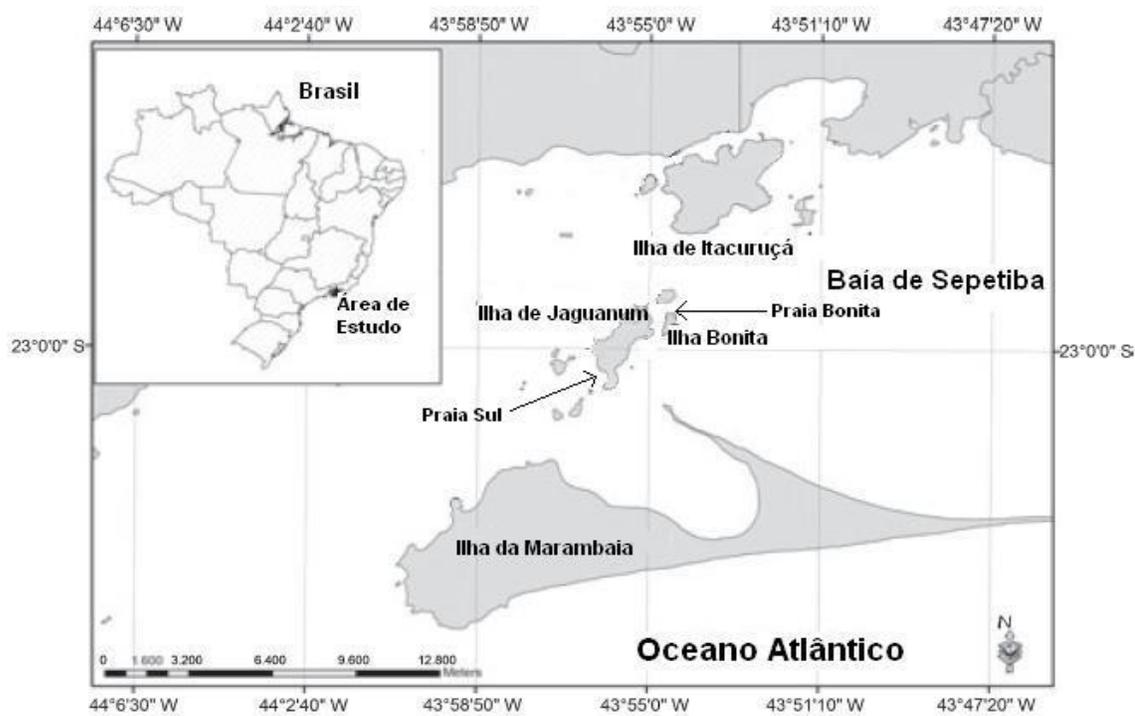
1. Não há diferença nos parâmetros populacionais de *E. braziliensis* e *E. armata* nas praias em que se encontram com diferentes níveis de simpatria com a espécie co-genérica.
2. Não há segregação espacial entre as espécies de cirolanídeos nas praias estudadas.
3. Não há diferença nos parâmetros reprodutivos de *E. braziliensis* e *E. armata* entre as populações que coexistem em diferentes níveis de simpatria com a espécie co-genérica.
4. Não há diferença na mortalidade, produção e biomassa de *E. braziliensis* e *E. armata* nas praias arenosas em que co-ocorrem com a espécie co-genérica em diferentes níveis de simpatria.

# Metodologia

## Área de Estudo

O presente estudo foi desenvolvido na praia Sul (23°00'34,48"S; 43°56'02,67"O) localizada na Ilha de Jaguanum, na praia Bonita (22°59'30,76"S; 43°54'37,77"O) localizada na Ilha Bonita, ambas situadas na Baía de Sepetiba e na praia de Fora (22°56'42"S; 43°9'20"O), localizada na boca da Baía de Guanabara.

A Baía de Sepetiba (Figura 1) é uma enseada sedimentar localizado no estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil, com uma área de 520 km<sup>2</sup> englobando uma vasta gama de habitats, incluindo praias arenosas, mangues, restingas e pequenas áreas estuarinas. No seu conjunto, a profundidade é menor que 5 m, e as águas são ricas em nutrientes orgânicos provenientes da drenagem do continente; o fundo é predominantemente enlameado. (Vicentini & Araújo 2003). Na Ilha de Jaguanum, está localizada a praia Sul (Figura 2), que possui 200 metros de extensão e apresenta o sedimento grosso e uma declividade acentuada, na Ilha Bonita, está localizada a praia Bonita (Figura 3), com 80 metros de largura e um sedimento grosso e uma declividade acentuada. Ambas as praias, de acordo com McLachlan (1980), são classificadas como expostas (Cardoso *et al.*, 2012).



**Figura 1.** Mapa da Baía de Sepetiba, onde se localizam as praias Sul (ilha de Jaguanum) e Bonita (Ilha Bonita).

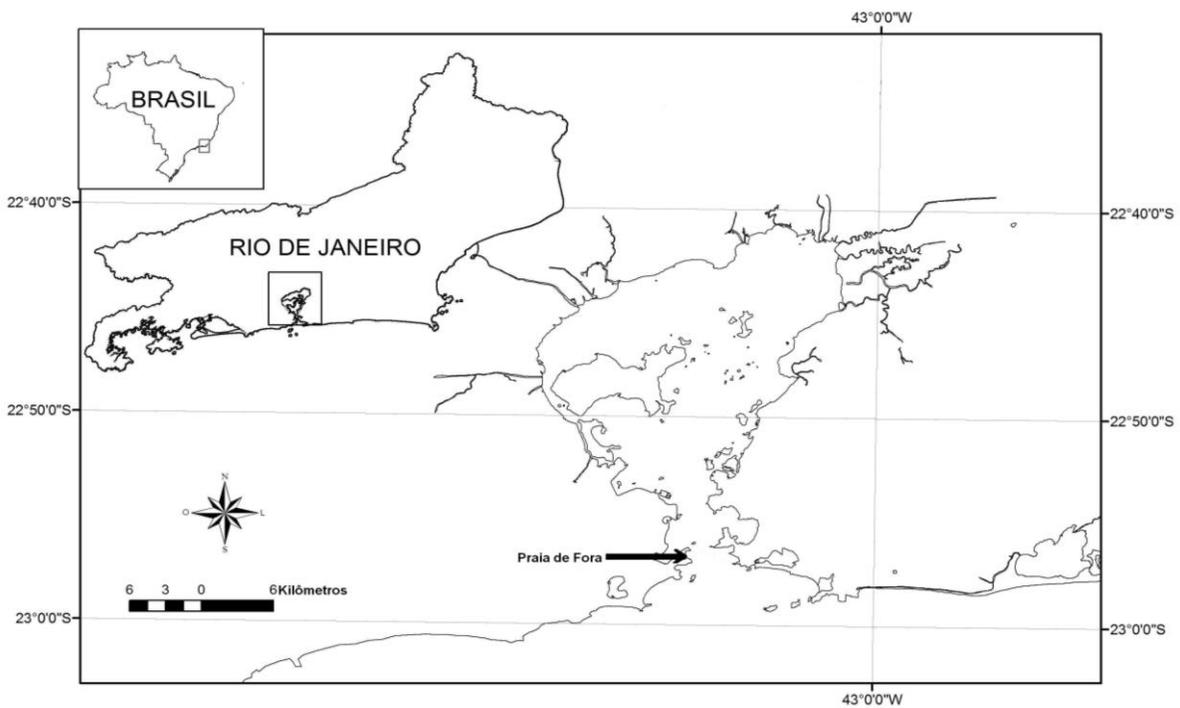


**Figura 2.** Praia Sul, localizada na Ilha de Jaguanum, na baía de Sepetiba.



**Figura 3.** Praia Bonita, localizada na Ilha Bonita, na baía de Sepetiba.

Na Baía de Guanabara (Figura 4), a praia de Fora (Figura 5) está localizada dentro da Fortaleza de São João, no bairro da Urca no Rio de Janeiro. O acesso de banhistas à praia é restrito, por se tratar de uma unidade militar. É classificada, de acordo com McLachlan (1980) como exposta, tendo 800 metros de extensão e apresenta o sedimento de médio para grosso e uma declividade média (Veloso & Cardoso, 2001).



**Figura 4.** Mapa da baía de Guanabara, onde fica localizada a praia de Fora.



**Figura 5.** Praia de Fora, localizada na baía de Guanabara.

### **Amostragem e Procedimentos Laboratoriais**

As amostragens foram realizadas mensalmente desde maio de 2010 até maio de 2012, sempre em marés baixas de sizígia, totalizando assim, 25 meses amostrais. As amostragens foram realizadas com base em 5 transectos perpendiculares à linha da costa e eqüidistantes em função do comprimento do arco praial. Estes transectos cobriram a distribuição transversal total das duas espécies de interesse para o estudo, desde a base das dunas ou início da vegetação até o mar. Dez (nas praias Sul e Bonita) e doze (na praia Fora) unidades amostrais eqüidistantes foram sistematicamente assinaladas ao longo destes transectos e executadas com um amostrador metálico de 0,04 m<sup>2</sup> até uma profundidade de 25 cm.

O sedimento coletado foi lavado em campo através de malha de 0,50 mm de abertura. O material retido foi armazenado em saco plástico devidamente etiquetado e

conduzido ao laboratório onde foi realizada a triagem. Posteriormente, os indivíduos eram separados nas duas espécies, e contados. Em seguida, foram mensurados com auxílio de um estereomicroscópio com ocular micrométrica, desde a extremidade do rostro até o final do telson, foi feita a sexagem, de acordo com Dexter (1977), e agrupados em classes de tamanho de 0,5 mm.

Os indivíduos foram classificados como juvenis (tamanho menor de 3 mm para *E. braziliensis* e menor que 4 mm para *E. armata* e quando não tinham características sexuais visíveis) e adultos (categorizados como machos, fêmeas e como fêmeas ovígeras). Os machos foram identificados pelo par de pênis no esterno do sétimo segmento torácico e pelos estiletos localizados no segundo pleópode. Nas fêmeas não foram encontradas características sexuais. As fêmeas ovígeras foram identificadas quando havia ovos ou embriões em seu marsúpio (Dexter, 1977). Para a produção secundária, os indivíduos separados em classes de tamanho mensais de 0,5 mm de ambos os sexos foram secos em estufa à 70°C por 24 horas e pesados. Posteriormente foram incinerados no forno mufla a 600°C por 4 horas e repesados. A abundância das espécies foi determinada por metro quadrado (Indivíduos/m<sup>2</sup>).

### **Caracterização Física**

Para a análise granulométrica, as amostragens do sedimento foram realizadas em todas as unidades amostrais, com auxílio de um core de 5 cm de diâmetro até uma profundidade de 10 cm. A análise granulométrica seguiu o método de peneiramento (Suguio, 1973). A declividade em cada transecto foi obtida aplicando-se o método de Emery (1961).

## **Análises Estatísticas**

A Análise de Variância Unifatorial (ANOVA One-Way) foi utilizada para testar a hipótese nula de que não houve diferença significativa nos padrões populacionais (densidade média, flutuação populacional, distribuição espacial, tamanho médio e máximo, e tamanho médio dos juvenis) nas duas espécies de cirolanídeos (*E. braziliensis* e *E. armata*), entre meses e praias, com os transectos amostrados como réplicas, quando os dados foram homocedásticos. O teste de Tukey e o de Fisher foram usados *a posteriori* para verificar as diferenças significativas (Zar, 1999).

Análises de correlações foram usadas para avaliar as relações entre as densidades populacionais mensais dos cirolanídeos nas praias estudadas e seus parâmetros físicos (declividade e tamanho médio do grão), assim como entre as densidades mensais de cada espécie de *Excirrolana* nas duas praias em que co-ocorrem. Essas relações foram modeladas por meios de ajustes lineares e não-lineares, e o modelo com o melhor ajuste foi selecionado. O teste qui-quadrado ( $\chi^2$ ) foi utilizado para testar a porcentagem anual de machos e fêmeas. Em todas as análises estatísticas, o nível de 5% de significância foi adotado (Zar, 1999).

## **Parâmetros Populacionais**

Os parâmetros de crescimento foram determinados pela análise mensal das distribuições de freqüências de comprimento (DFC) discriminadas para cada espécie e sexo, agrupadas em classes de tamanho de 0,5mm. Seguindo o procedimento sugerido por Gómez & Defeo (1999), em cada mês, as DFCs foram separadas e distribuídas normalmente pela probabilidade máxima, através da rotina NORMSEP do programa FISAT (FAO ICLARM Stock Assessment Tools) (Gayaniilo *et al.*, 1996). Posteriormente, através da seqüência de cada coorte foi possível designar idades absolutas para os

respectivos comprimentos e assim construir a relação idade-comprimento. A relação idade-comprimento obtida para cada espécie foi usada para ajustar a curva de von Bertalanffy modificada para oscilação sazonal no crescimento, para cada espécie, por praia, por sexo e por estação do ano (Somers, 1988; Hoenig & Hanumara, 1990; Gayanilo *et al.*, 1996 ) de acordo com a seguinte equação:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0) + (KC/2\pi) \text{sen}2\pi(t-WP) - (KC/2\pi) \text{sen}2\pi(t_0-WP)}]$$

onde  $L_t$  é o comprimento (mm) na idade  $t$ ,  $L_\infty$  é o comprimento máximo teórico atingido pela coorte de cada espécie (mm),  $K$  é o parâmetro de curvatura,  $C$  é uma constante de amplitude da oscilação sazonal no crescimento,  $t_0$  é a idade teórica no comprimento zero e  $WP$  é o período de redução do crescimento, expresso como uma fração decimal do ano. O ajuste da curva de von Bertalanffy foi realizado pelo teste não linear dos mínimos quadrados.

Para comparar as curvas de crescimento de von Bertalanffy ajustadas para cada espécie, por praia, por sexo e por estação do ano, foi efetuada uma análise da soma dos quadrados dos resíduos (ARSS) (Chen *et al.*, 1992) e, seguindo o procedimento utilizado por Fonseca (1998), empregou-se um teste  $F$  homólogo aos usados para modelos de regressão linear (Cerrato, 1990) que comparou os resíduos da hipótese nula (um único conjunto de parâmetros satisfazendo os dois modelos) e da hipótese alternativa. O nível de significância usado foi de 5%.

O índice de crescimento phi prima ( $\phi'$ ) definido pela fórmula:  $\phi' = 2\log_{10}(L_\infty) + \log_{10}(K)$  (Pauly & Munro, 1984; Defeo *et al.*, 1992), foi usado para medir o desempenho do crescimento e possibilitar uma melhor comparação do crescimento entre as espécies estudadas (Vakily 1990).

A Expectativa de Vida foi estimada com base no tamanho máximo do maior indivíduo da população utilizado para estimar a idade máxima ( $T_{\text{máx}}$ ).

A taxa instantânea de mortalidade total ( $Z$ ) foi calculada baseada na curva de captura convertida a comprimento (Pauly *et al.*, 1995) fornecida pela rotina ELEFAN II do programa FISAT (Gayanilo *et al.*, 1996).

## Reprodução

Para estimar a fecundidade, fêmeas ovígeras foram medidas e os ovos/embriões incubados no marsúpio das fêmeas foram removidos e contados. A relação tamanho-fecundidade para as populações de cada espécie em cada praia foi estimada pela função linear

$$F = a + bL,$$

onde  $F$  é o número de ovos/embrião por prole  $L$  é o tamanho do corpo (mm), e  $a$  e  $b$  são constantes. Análise de Covariância (ANCOVA) foi usada para comparar a relação comprimento-fecundidade entre as praias por espécie e entre as espécies por praia, com o comprimento como covariante.

A relação entre maturidade sexual e tamanho foi determinada considerando informações obtidas durante todo o período de coleta. Estimativas da fração de fêmeas ovígeras em função do tamanho foram usadas para modelar uma função logística de maturidade e estimar o comprimento médio na maturidade sexual, como se segue (Restrepo & Watson, 1991);

$$B_L = \beta / [1 + e^{(\alpha_1 - \alpha_2 L)}]$$

onde  $B_L$  é a fração de fêmeas ovígeras em cada classe de tamanho ( $L$ ),  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  e  $\beta$  são parâmetros. O parâmetro  $\beta$  permite que a fração máxima de fêmeas ovígeras seja  $\leq 1$

(Lercari & Defeo, 1999). O comprimento médio na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) foi obtido pela expressão  $L_{50\%} = \alpha_1/\alpha_2$ , onde  $\alpha_1$  e  $\alpha_2$  foram previamente definidos como parâmetros da função logística  $\beta$  para a produção de ovos. A função foi ajustada pelo teste dos mínimos quadrados não linear, usando o algoritmo quasi Newton. Para comparar as relações entre maturidade sexual e tamanho ajustadas para cada espécie, por praia, foi efetuada uma análise da soma dos quadrados dos resíduos (ARSS) (Chen *et al.*, 1992) e, seguindo o procedimento utilizado por Fonseca (1998), empregou-se um teste  $F$  homólogo aos usados para modelos de regressão linear (Cerrato, 1990) que comparou os resíduos da hipótese nula (um único conjunto de parâmetros satisfazendo os dois modelos) e da hipótese alternativa. O nível de significância usado foi de 5%.

### **Produção Secundária**

A relação entre comprimento e massa seca livre de cinzas (MSLC) foi estimada através da função potencial  $P = a * C^b$ , onde  $P$  é a média mensal do MSLC por indivíduo (g),  $C$  é o comprimento na classe de tamanho (mm) e  $a$  e  $b$  são constantes.

A produção foi estimada através do método taxa de crescimento massa-específica. Nestes cálculos foi necessário medir o crescimento ou taxas de mortalidade como uma função do tamanho e estação, e somar os valores através dos meses para cada classe de comprimento (Crisp, 1984). A produção foi dada pela equação:  $P = \sum \sum N_i * G_i * W_i$ , onde  $N_i$  é a densidade média de indivíduos da classe de comprimento  $i$  ( $N \text{ m}^{-2}$ ),  $G_i$  é a taxa de crescimento específico em massa da classe  $i$  e  $W_i$  é a massa média da classe  $i$ .  $G_i$  foi obtido através da equação:  $G_i = b.K[(L_\infty - L_i)]/L_i$ , onde  $b$  é o expoente da relação massa-comprimento,  $K$  e  $L_\infty$  são parâmetros da equação de von Bertalanffy e  $L_i$  é o comprimento médio da classe  $i$ . A biomassa média  $B$  da população foi calculada como:  $B = \sum N_i * W_i$ .

# Resultados

## Caracterização Física

A praia de Fora apresentou um sedimento composto de areia média e grossa, e uma declividade média. A praia Sul apresentou um sedimento composto predominantemente de areia grossa, e uma declividade acentuada. Por fim, a praia Bonita apresentou um sedimento composto de areia grossa, e uma declividade acentuada (Tabela 1).

**Tabela 1.** Parâmetros físicos (Máximo-Mínimo (Média  $\pm$  DP)) das três praias estudadas.

	Fora	Sul	Bonita
Tamanho do Grão (mm)	0,27-0,76 (0,39 $\pm$ 0,03)	0,22-1,28 (0,58 $\pm$ 0,12)	0,38-1,19 (0,70 $\pm$ 0,15)
Declividade (1/m)	11,62-13,71 (12,44 $\pm$ 0,83)	8,29-9,81 (9,03 $\pm$ 0,61)	7,56-8,93 (8,27 $\pm$ 0,52)

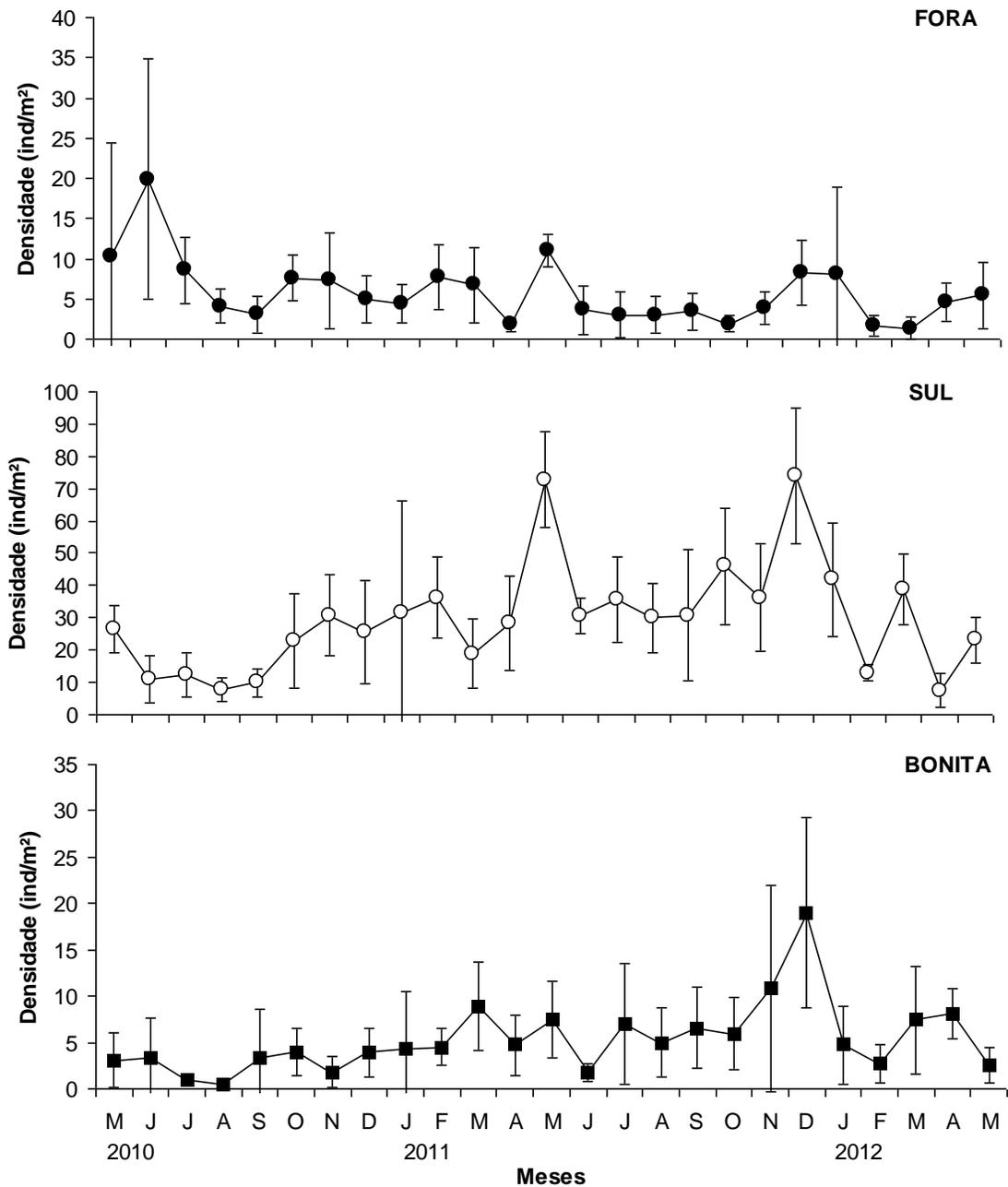
## *Excirolana braziliensis*

### Estrutura Populacional

Foram coletados, identificados, medidos e sexados um total de 11020 indivíduos da espécie *E. braziliensis* ao longo dos 25 meses de coletas nas três praias estudadas. Sendo coletados 2407 indivíduos na praia de Fora, 7296 indivíduos na praia Sul, e por fim, 1317 indivíduos de *E. braziliensis* na praia Bonita. A média da densidade de indivíduos dessa espécie foi diferente significativamente entre as praias, sendo de 55,87ind/m<sup>2</sup> ( $\pm$  138,15) na Fora, 148,38ind/m<sup>2</sup> ( $\pm$  85,15) na Sul e 26,44ind/m<sup>2</sup> ( $\pm$  19,20) na Bonita ( $F_{1,2}=11,21$ ;  $p<0,01$ ). O teste de Tukey, *a posteriori* indicou que a média da praia Sul é significativamente maior das médias das praias de Fora e Bonita.

Na praia de Fora, ocorreu um pico populacional significativo ( $F_{1,24}=2,69$ ;  $p<0,01$ ) no inverno (julho/2010). Na Sul, os picos populacionais significativos ( $F_{1,24}=7,20$ ;  $p<0,01$ ) ocorreram no outono (maio/2011) e no verão (dezembro/2011), e na praia Bonita, a maior

densidade significativa ( $F_{1,24}3,33$ ;  $p < 0,01$ ), de *E. braziliensis* ocorreu no verão (dezembro/2011) (Figura 6).



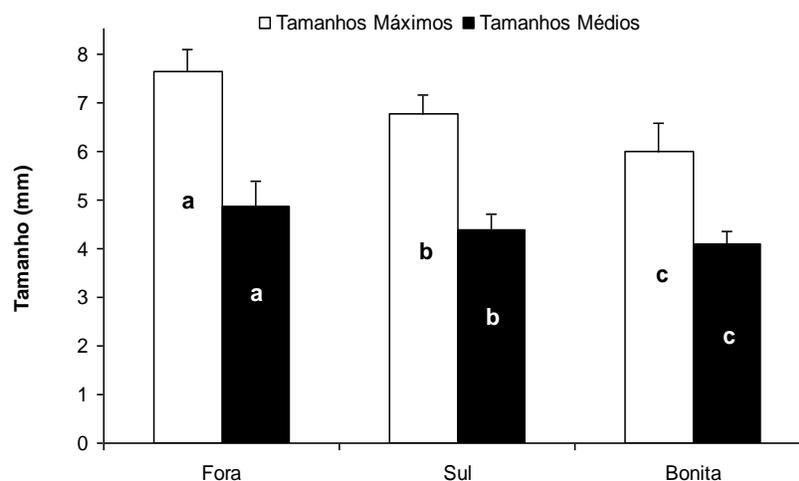
**Figura 6.** *Excirolana braziliensis*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) na população total nas três praias estudadas.

A média do tamanho dos indivíduos variou entre as praias, medindo 4,84mm ( $\pm$  0,51) na praia de Fora, 4,38mm ( $\pm$  0,30) na praia Sul e 4,08mm ( $\pm$  0,25) na praia Bonita.

O tamanho médio de *E. braziliensis* reduziu significativamente entre as praias ( $F_{1,2}=26,66$ ;  $p<0,01$ ). O teste de Tukey foi utilizado *a posteriori* e mostrou que a média do tamanho dos indivíduos diferiu significativamente entre as praias. Assim como o tamanho médio, a média dos tamanhos máximos de *E. braziliensis* também diferiu significativamente entre as praias ( $F_{1,2}=65,48$ ;  $p<0,01$ ), medindo 7,62mm ( $\pm 0,44$ ) na praia de Fora, 6,74mm ( $\pm 0,39$ ) na praia Sul e 6mm ( $\pm 0,57$ ) na praia Bonita. O teste de Tukey também foi utilizado *a posteriori* e mostrou que a média do tamanho máximo foi significativamente diferente entre as praias (Tabela 2 e Tabela 7).

**Tabela 2.** Tamanhos Mínimo e Máximo e Média de *E. braziliensis* nas três praias estudadas.

Praia	Tamanho Mínimo (mm)	Tamanho Máximo (mm)	Média (mm)
Fora	2,0	8,8	4,84
Sul	1,4	7,8	4,38
Bonita	2,0	7,3	4,08

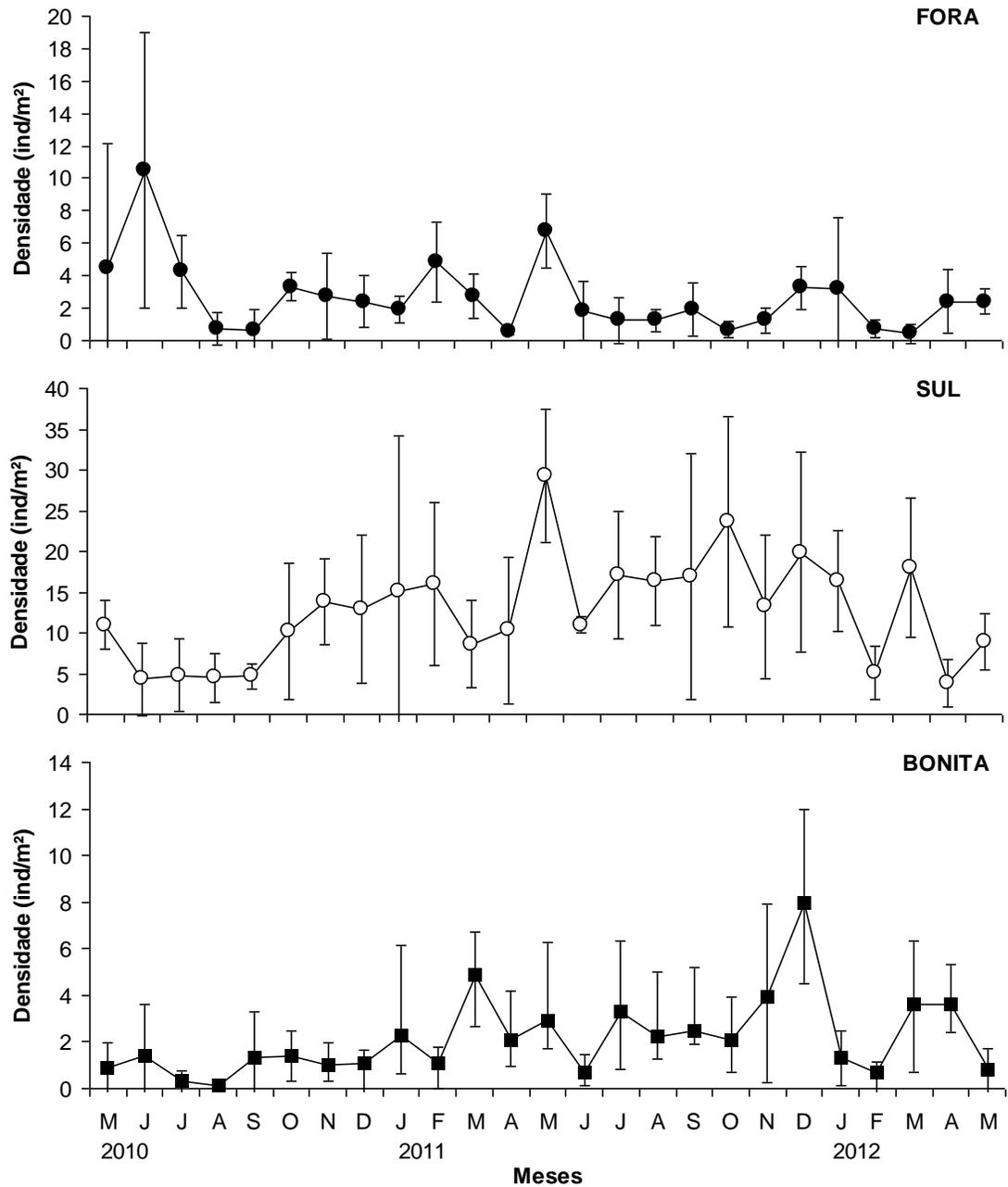


**Figura 7.** Variação no tamanho médio (Média  $\pm$  DP) e no tamanho máximo (Média  $\pm$  DP) de *E. braziliensis* entre as praias estudadas; a, b e c representam diferenças significativas.

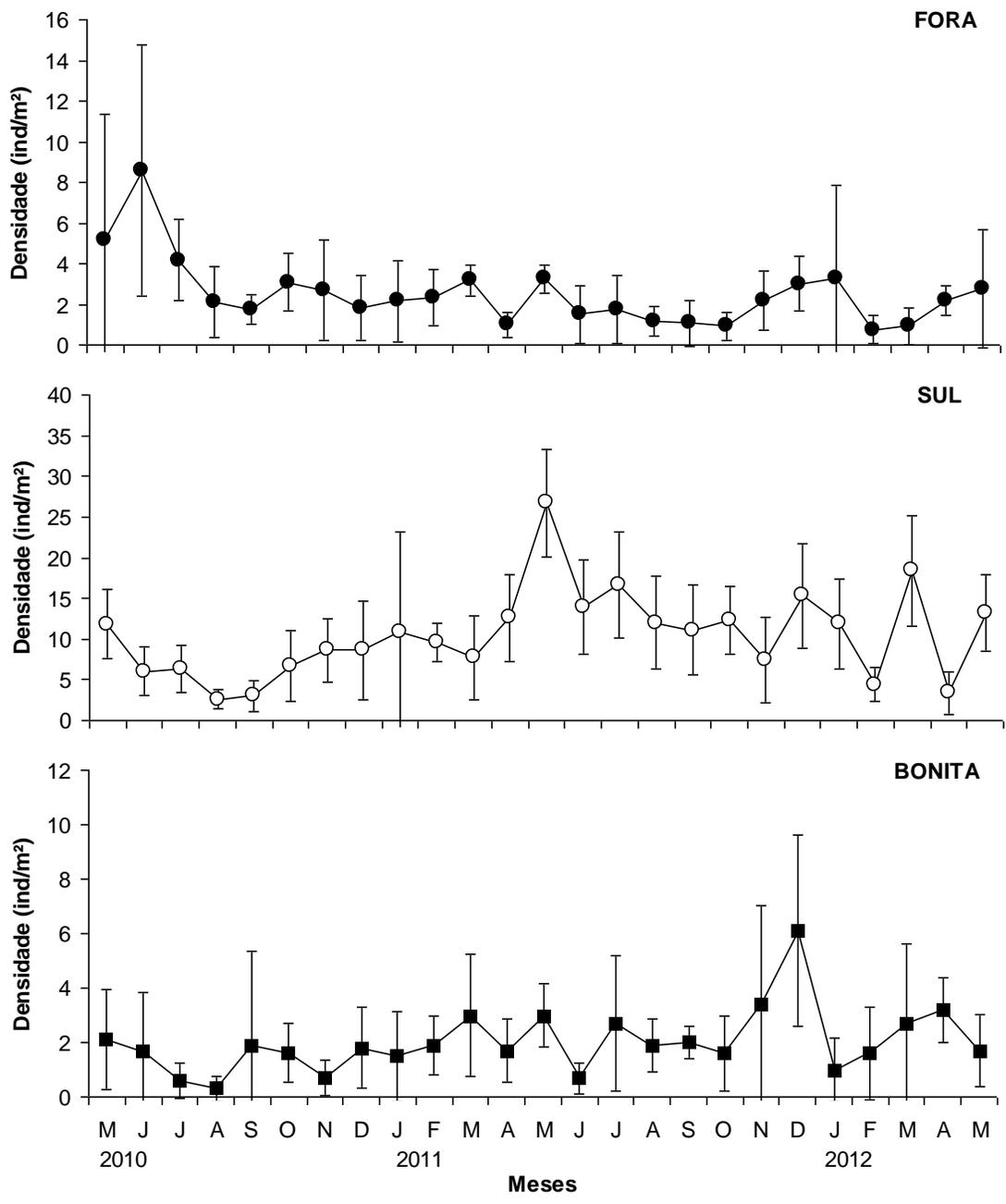
Na população de *E. braziliensis* da praia de Fora, a razão entre machos e fêmeas não foi significativamente diferente ( $\chi^2<0,00$   $p>0,05$ ), assim como na população da praia Bonita ( $\chi^2=0,01$ ,  $p>0,05$ ). Entretanto, na população da praia Sul, a razão entre machos e fêmeas foi significativamente diferente ( $\chi^2=11,50$ ;  $p<0,05$ ), com preponderância de machos (Tabela 3 e Figuras 8 e 9).

**Tabela 3.** Número total de machos e fêmeas e Razão Sexual de *E. braziliensis* nas praias estudadas.

Praia	Machos	Fêmeas	Razão Sexual (M/F)
Fora	1193	1192	1,00
Sul	3572	3291	1,08
Bonita	637	642	0,99



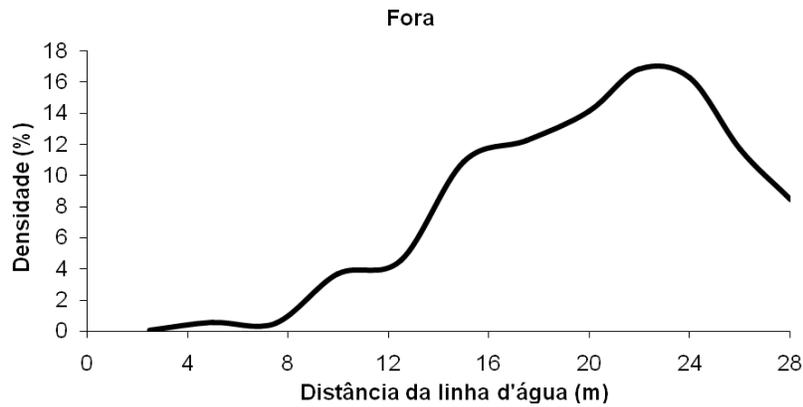
**Figura 8.** *Excirolana braziliensis*. Variação mensal na densidade (média ± DP) da população de machos nas três praias estudadas.



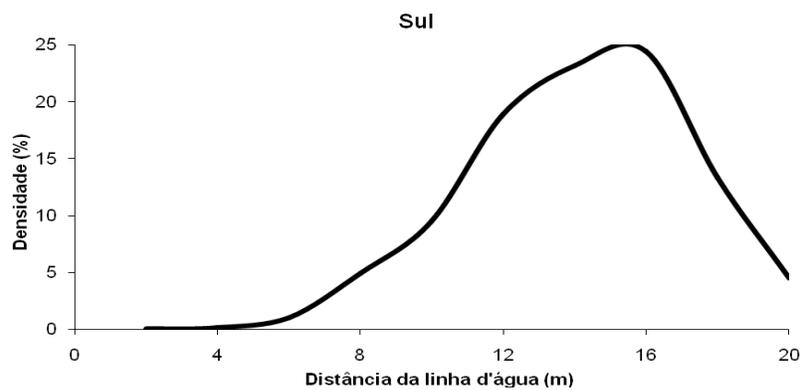
**Figura 9.** *Excirolana braziliensis*. Variação mensal na densidade (média ± DP) da população de fêmeas nas três praias estudadas.

Das três praias estudadas, o isópode *E. braziliensis* teve a sua distribuição espacial, ao longo da praia de Fora associada significativamente aos níveis médios e superiores, ou seja, 15m a 28m de distância da linha d'água ( $F_{1,11}=5,05$ ;  $p<0,01$ ). Entretanto, nas demais praias, a densidade foi significativamente maior nos níveis

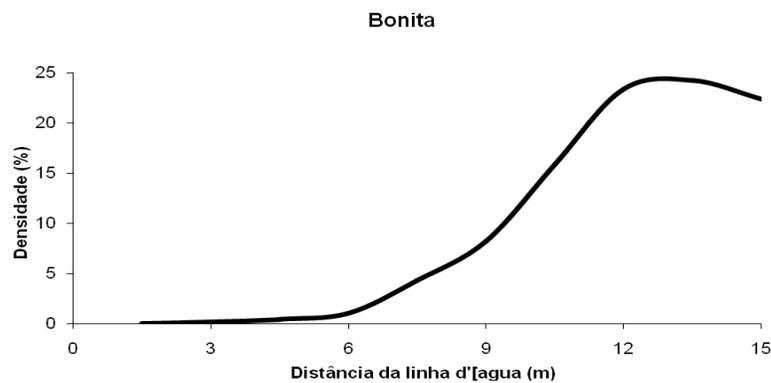
superiores, tanto na praia Sul, entre 11m e 18m da linha d'água ( $F_{1,9}=16,50$ ;  $p<0,01$ ) quanto na praia Bonita, entre 10m e 15m de distância da linha d'água ( $F_{1,9}=13,99$ ;  $p<0,01$ ) (Figuras 10, 11 e 12).



**Figura 10.** Distribuição espacial da densidade (%) de *E. braziliensis* ao longo na praia de Fora.

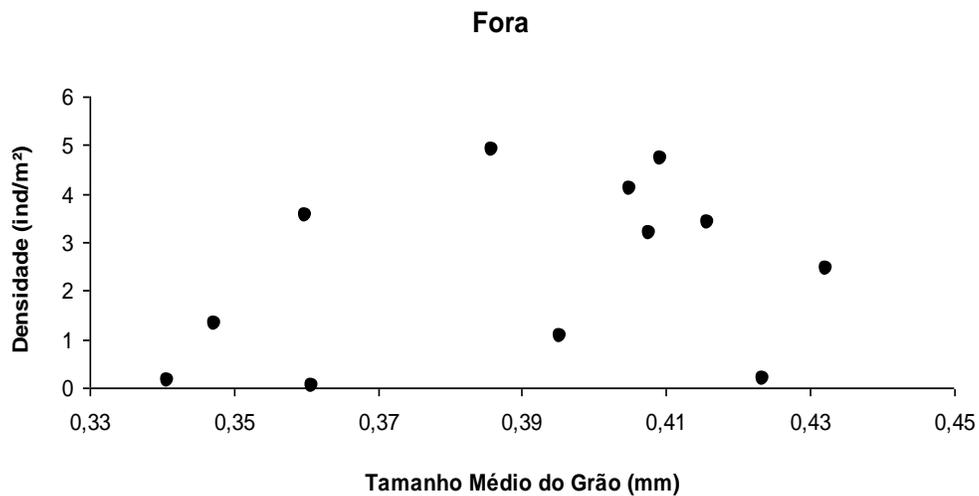


**Figura 11.** Distribuição espacial da densidade (%) de *E. braziliensis* ao longo na praia Sul.

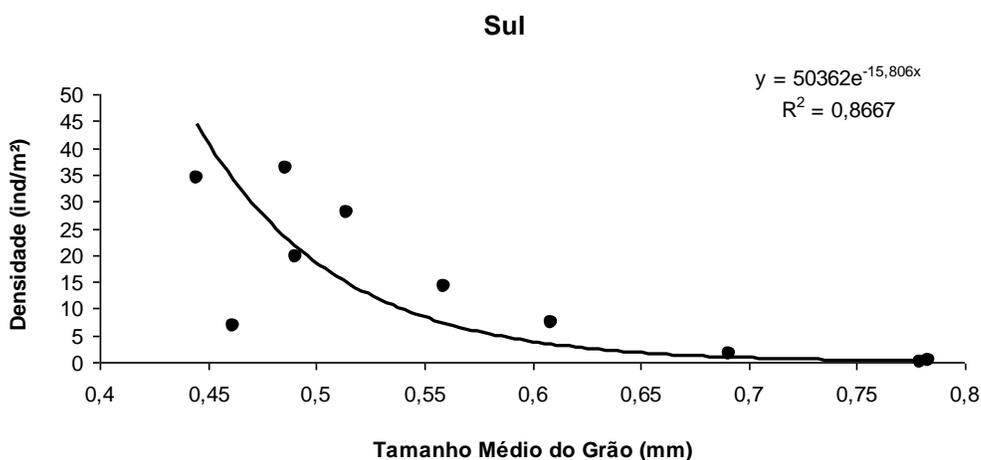


**Figura 12.** Distribuição espacial da densidade (%) de *E. braziliensis* ao longo na praia Bonita.

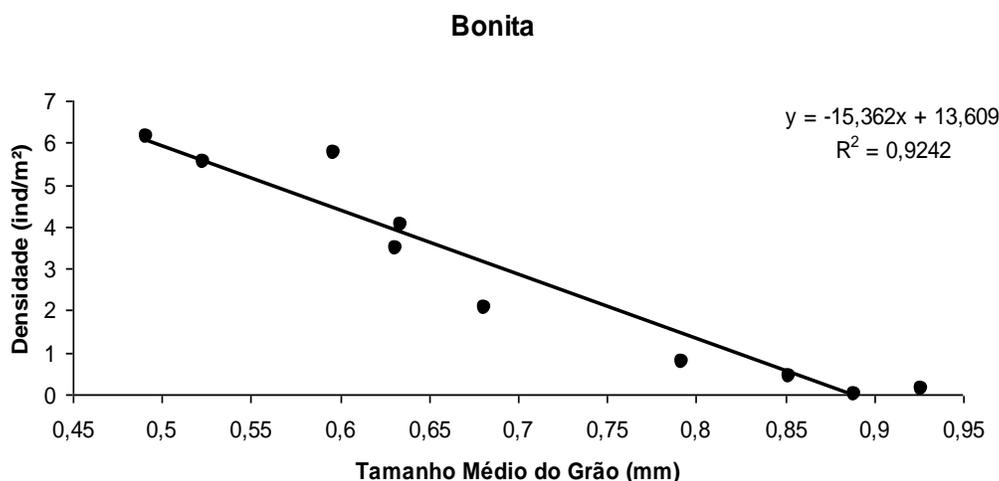
Regressões mostraram que, em nenhuma das praias, a relação da densidade de *E. braziliensis* e a declividade foi significativa (Fora:  $F_{1,121}=0,08$ ;  $p>0,05$  – Sul:  $F_{1,115}=1,23$ ;  $p>0,05$  – Bonita:  $F_{1,115}=0,11$ ;  $p>0,05$ ). Em relação ao tamanho médio do grão, na praia de Fora, não houve uma relação significativa ( $F_{1,10}=1,32$ ;  $p>0,05$ ), porém, nas praias Sul e Bonita, essa relação foi inversamente significativa (Sul:  $F_{1,8}=12,23$ ;  $p<0,01$  – Bonita:  $F_{1,8}=97,54$ ;  $p<0,01$ ), (Figuras 13, 14 e 15).



**Figura 13.** Regressão entre o tamanho médio do grão e a densidade de *E. braziliensis* na praia de Fora.



**Figura 14.** Regressão exponencial entre o tamanho médio do grão e a densidade de *E. braziliensis* na praia Sul.



**Figura 15.** Regressão linear entre o tamanho médio do grão e a densidade de *E. braziliensis* na praia Bonita.

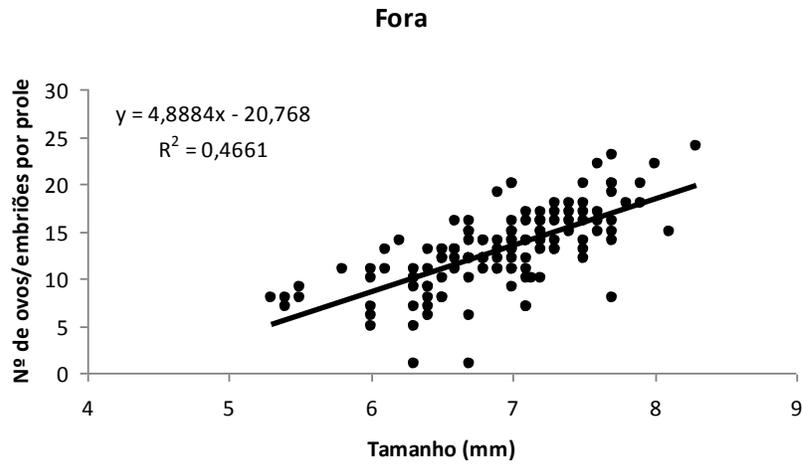
### Reprodução

O tamanho médio das fêmeas ovígeras encontrada na população da praia de Fora mediu 6,89mm, sendo superior às registradas nas populações da praia Sul (5,91mm) e na praia Bonita (5,84mm) (Tabela 4). A relação entre o número de ovos ou embriões por prole e o tamanho da fêmea mostrou que a fecundidade aumentou significativamente com o tamanho das fêmeas nas três populações (Fora:  $F_{1,134}=117,00$ ;  $p<0,01$  – Sul:  $F_{1,258}=116,04$ ;  $p<0,01$  – Bonita:  $F_{1,31}=14,69$ ;  $p<0,01$ ). (Figuras 16, 17 e 18).

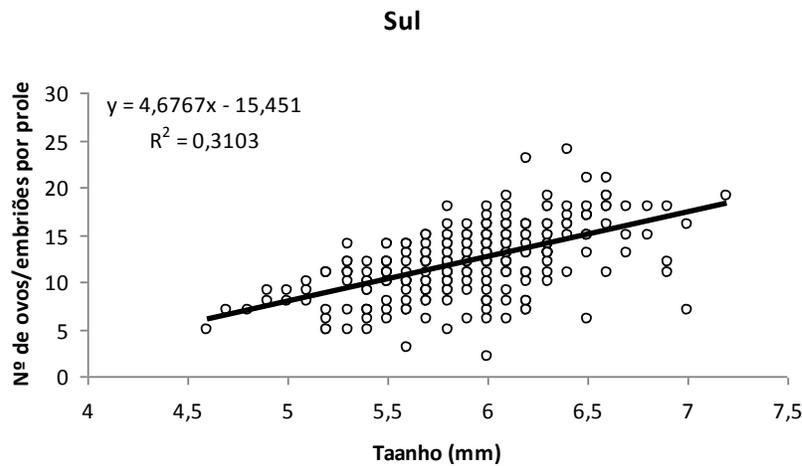
A média da fecundidade individual nas praias de Fora, Sul e Bonita foram respectivamente 12,95; 12,21 e 12,12 ovos/embriões por fêmea ovígera (Tabela 4). O resultado da ANCOVA mostrou que a fecundidade de *E. braziliensis* foi significativamente diferente entre as três praias ( $F_{1,2}=40,31$ ;  $p<0,01$ ). O teste de Fisher *a posteriori* indicou que a fecundidade da praia Sul foi diferente das duas outras praias.

**Tabela 4.** Parâmetros reprodutivos de *E. braziliensis* nas praias estudadas.

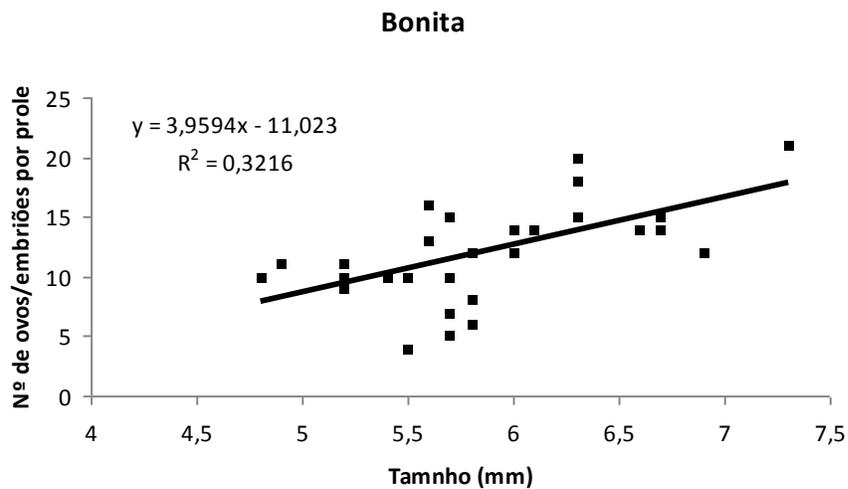
Praia	Fêmeas Ovígeras (%)	Tam. Máx-Mín (Média ± DP) F. Ovígeras (mm)	Fecundidade (Média ± DP) (nº de embriões por F. O.)	Fecundidade (nº de embriões)
Fora	12,69	5,3 - 8,3 (6,89 ± 0,57)	12,95 (± 4,13)	1-24
Sul	9,05	4,6 - 7,2 (5,91 ± 0,43)	12,21 (± 3,67)	2-24
Bonita	6,14	4,8 - 7,3 (5,84 ± 0,56)	12,12 (± 3,91)	4-21



**Figura 16.** *E. braziliensis*. Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia de Fora.



**Figura 17.** *E. braziliensis*. Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Sul.



**Figura 18.** *E. braziliensis*. Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Bonita.

O tamanho médio dos juvenis registrados para as populações de *E. braziliensis* foi significativamente diferente entre as três praias ( $F_{1,2}=3,9$ ;  $p<0,05$ ), sendo superior na praia de Fora (2,68mm) seguido pela praia Sul (2,66mm) e pela praia Bonita (2,63mm). O teste de Tukey, *a posteriori* indicou que a média da praia Bonita é significativamente menor das médias das praias de Fora e Sul. Entretanto, o percentual de juvenis na população aumentou entre essas praias, sendo de 8,38%, 11,24% e 15,73% nas praias de Fora, Sul e Bonita respectivamente (Tabela 5).

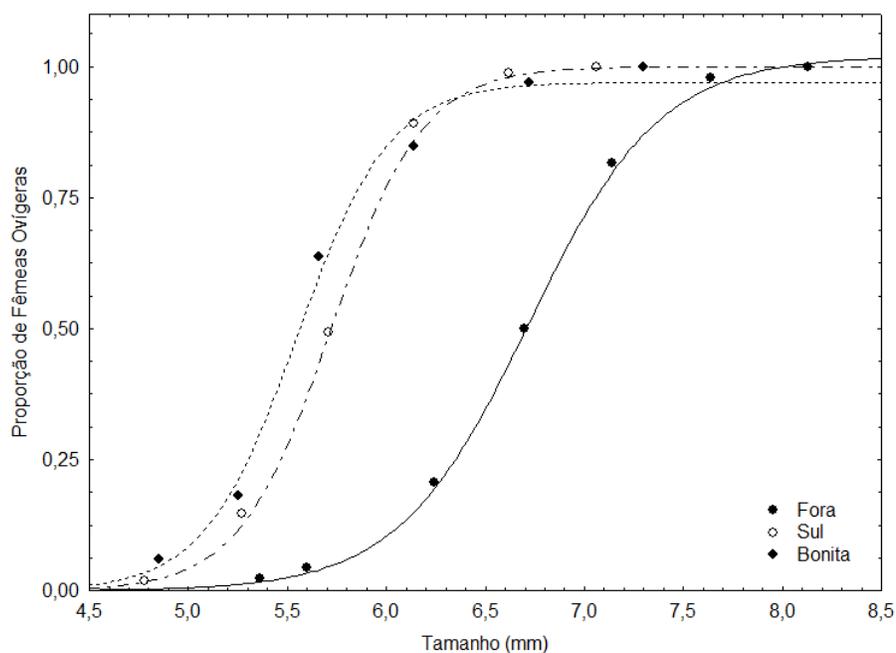
**Tabela 5.** Percentual e Tamanho Médio dos Juvenis de *E. braziliensis* nas três praias estudadas.

Praia	Juvenis (%)	Tamanho Médio dos Juvenis (Média ± DP)
Fora	8,38	2,68 (± 0,16)
Sul	11,24	2,66 (± 0,21)
Bonita	15,73	2,63 (± 0,21)

O desenvolvimento até a maturidade apresentou um aumento da proporção de fêmeas ovígeras com o tamanho. A função logística da maturidade através de um ajuste não-linear explicou mais de 99% da variação nas três praias e foi diferente significativamente entre as praias ( $F_{6,48}=357,88$ ;  $p<0,01$ ). O tamanho médio das fêmeas ovígeras na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) mediu 6,71mm na praia de Fora, 5,72mm na praia Sul e 5,54mm na praia Bonita (Tabela 6 e Figura 19).

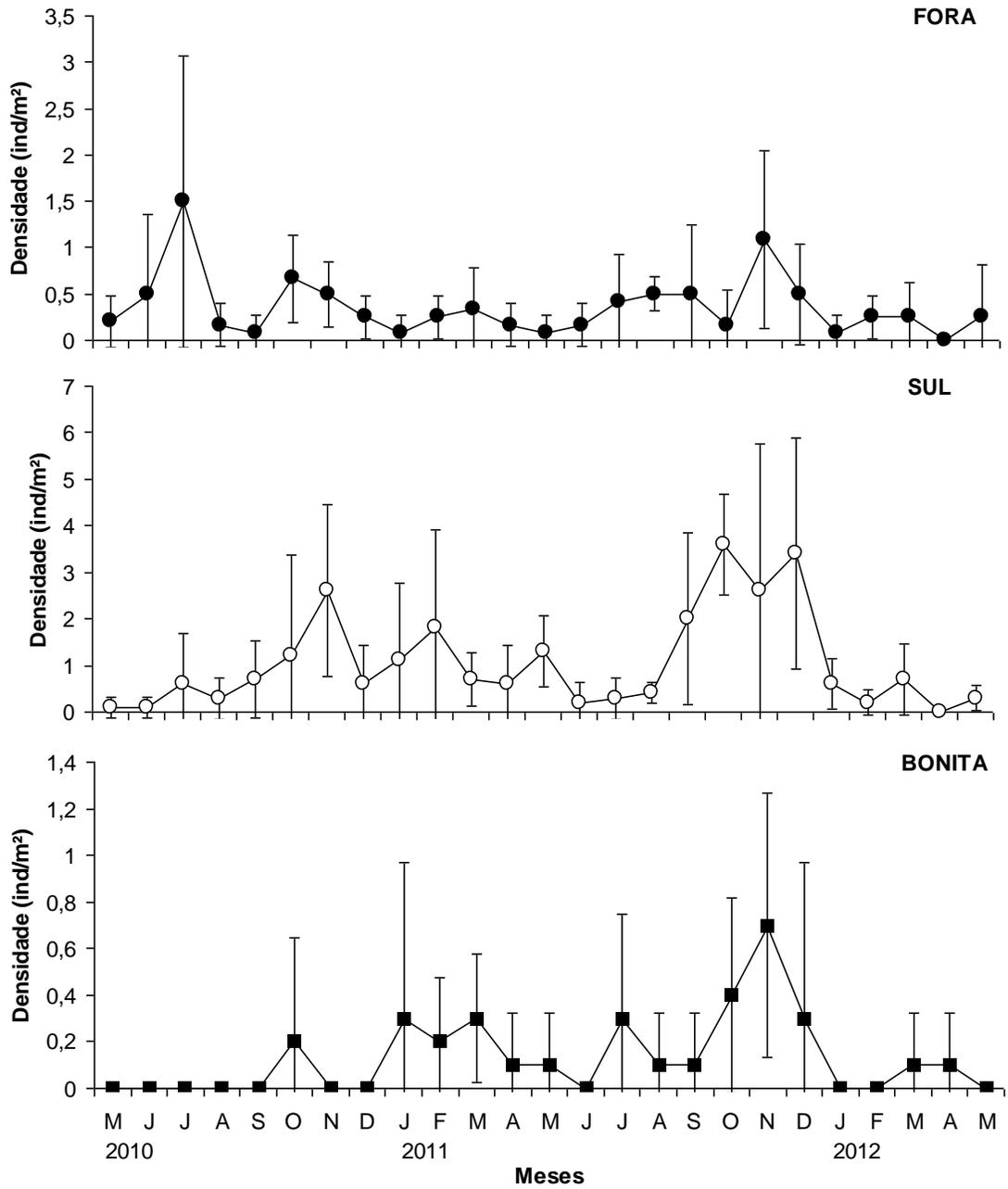
**Tabela 6.** Parâmetros da função logística da maturidade e o tamanho médio na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) para as fêmeas ovígeras de *E. braziliensis* nas três praias estudadas.

Parâmetros	Fora		Sul		Bonita	
	Média	$p$	Média	$p$	Média	$p$
$\beta$	1,02	0,00	1,00	0,00	0,97	0,00
$\alpha_1$	20,36	0,00	24,77	0,00	23,8	0,01
$\alpha_2$ (mm)	3,03	0,00	4,33	0,00	4,29	0,01
$L_{50\%}$ (mm)	6,71		5,72		5,54	
$R^2$	0,99		0,99		0,99	

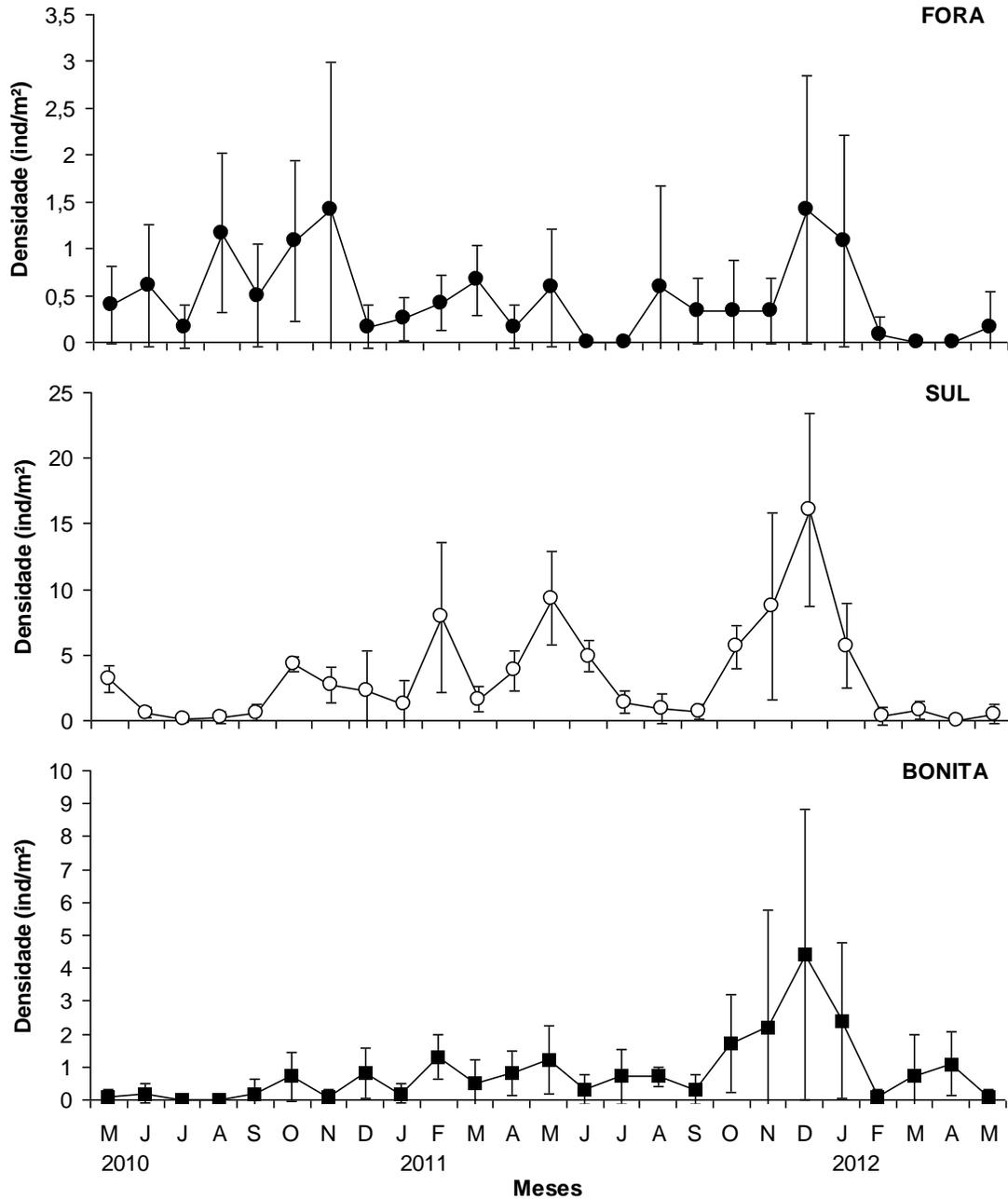


**Figura 19.** Média do comprimento na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ). Relação logística entre a proporção de fêmeas ovíferas e o comprimento (mm) de *E. braziliensis* nas três praias estudadas.

Fêmeas ovíferas ocorreram em quase todo o período de amostragem nas praias de Fora e Sul. Entretanto, esse fato não foi observado na praia Bonita, tendo a presença de fêmeas ovíferas apenas em 14 dos 25 meses amostrados, sendo muito mais freqüente no segundo ano do que no primeiro. A ocorrência de juvenis foi presente em quase todos os meses amostrados nas três praias (Figuras 20 e 21).



**Figura 20.** *Excitrolana braziliensis*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) da população de fêmeas ovígeras nas três praias estudadas.



**Figura 21.** *Excirrolana braziliensis*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) da população de juvenis nas três praias estudadas.

### Crescimento

A análise dos parâmetros de crescimento revelou que os machos apresentaram uma variação significativa no crescimento individual entre as três praias. O crescimento dos machos variou, tanto nas coortes do outono-inverno como nas da primavera-verão,

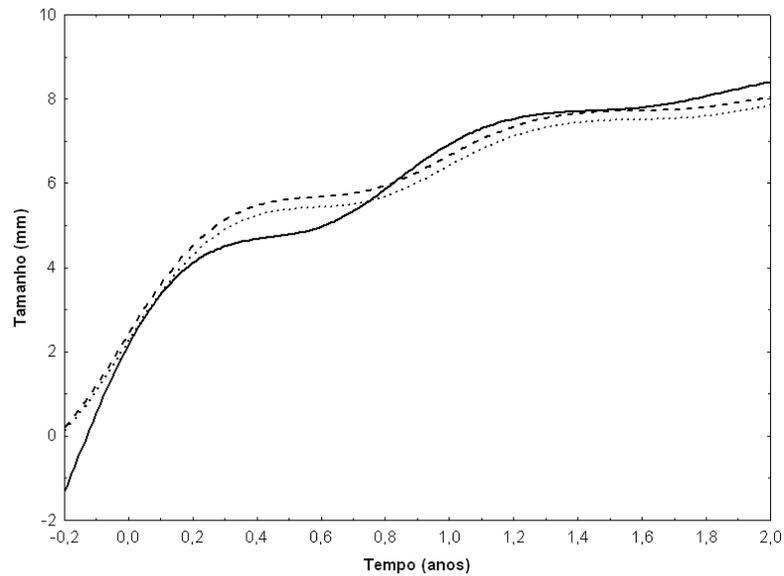
apresentando o maior valor na praia de Fora, seguido pela praia Sul e pela praia Bonita, sendo significativamente essa diferença no crescimento para as coortes de outono-inverno, mas não para as coortes de primavera-verão, como verificado pela análise ARSS (outono-inverno:  $F_{6,672}=107,00$ ;  $p<0,01$  – primavera-verão:  $F_{6,537}= 1,40$ ;  $p>0,05$ ) (Tabela 7). Esse padrão não foi encontrado na variação da performance do crescimento ( $\Phi'$ ) O modelo VBGF com oscilação sazonal através do ajuste não-linear explicou mais de 97% em todos os casos. Os parâmetros de crescimento estimados foram todos estatisticamente significativos ( $p<0,05$ ).

Oscilações moderadas intra-anuais no crescimento refletiram um crescimento mínimo nos meses de outono-inverno para os machos de coortes do outono-inverno, nos meses maio e junho para a praia de Fora ( $C=0,81$ ;  $WP=0,44$ ), junho e julho na praia Sul ( $C=0,87$ ;  $WP=0,58$ ) e também para a praia Bonita ( $C=0,88$ ;  $WP=0,58$ ). Para os machos das coortes da primavera-verão o mesmo padrão foi observado, com crescimento mínimo nos meses de outono-inverno, foi encontrado na praia Sul, nos meses maio e junho ( $C=0,48$ ;  $WP=0,47$ ), e na praia Bonita, no mês julho ( $C=0,6$ ;  $WP=0,62$ ). Na praia de Fora, esse padrão não foi encontrado, sendo o crescimento mínimo nos meses da primavera, setembro e outubro ( $C= 0,31$ ;  $WP= 0,81$ ) (Tabela 7 e Figuras 22 e 23).

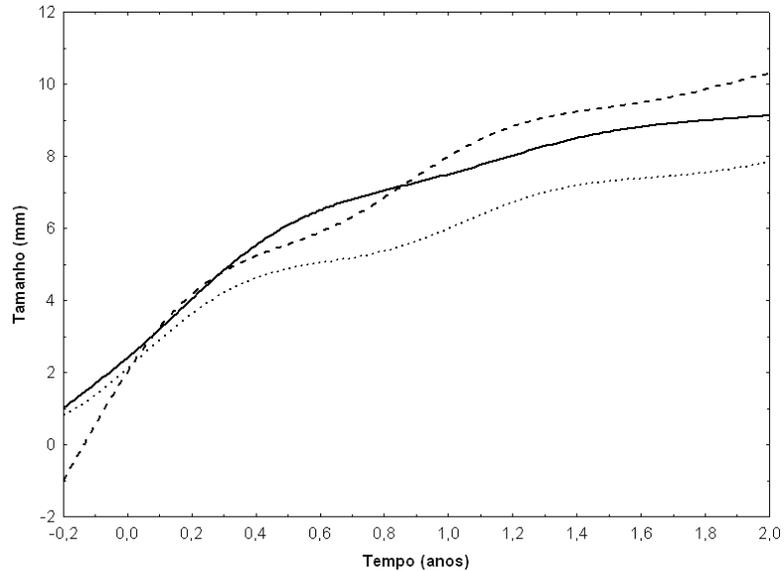
O tamanho máximo dos machos também apresentou um gradiente, sendo o maior valor na praia de Fora (8,1mm), seguido pela praia Sul (7,8mm) e pela praia Bonita (6,4mm). A Expectativa de Vida correspondente ao tamanho máximo, nas coortes de outono-inverno, foi similar entre a praia de Fora (1,82 anos) e a praia Sul (1,79 anos), sendo mais longas que na praia Bonita (1 ano). Nas coortes de primavera-verão, esse padrão não foi o mesmo, sendo de 1,23 anos para a praia de Fora, 0,94 anos para a praia Sul e 1,1 anos para a praia Bonita (Tabela 7).

**Tabela 7.** Parâmetros de crescimento da função de crescimento de Von Bertalanffy, índice de crescimento phi-prima ( $\Phi'$ ) e Expectativa de Vida das populações de *E. braziliensis* nas três praias estudadas.

Parâmetros	Fora				Sul				Bonita			
	Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
$L_{\infty}$ (mm)	9,05	10,14	9,9	10,39	8,72	9,01	11,72	8,32	8,6	8,63	9,53	10,04
K (anos <sup>-1</sup> )	1,18	1,19	1,14	1,12	1,12	1,13	0,96	0,97	1,07	1,01	0,74	0,89
C	0,81	0,55	0,31	0,43	0,87	0,72	0,48	0,77	0,88	0,43	0,6	0,9
WP	0,44	0,45	0,81	0,52	0,58	0,54	0,47	0,69	0,58	0,65	0,62	0,54
$t_0$ (anos)	-0,13	-0,17	-0,33	-0,2	-0,23	-0,19	-0,16	-0,58	-0,22	-0,4	-0,48	-0,17
R <sup>2</sup>	0,97	0,98	0,99	0,98	0,98	0,98	0,99	0,96	0,99	0,97	0,97	0,98
$\Phi'$	1,98	2,08	2,04	2,08	1,93	1,96	2,12	1,82	1,89	1,87	1,82	1,95
T. Máx (mm)	8,1	8,8	8,1	8,8	7,8	7,3	7,8	7,3	6,4	7,3	6,4	7,3
E. Vida (anos)	1,82	1,5	1,23	1,35	1,79	1,12	0,94	1,78	1	1,41	1,1	1,1



**Figura 22.** *E. braziliensis*. Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de outono-inverno para a praia de Fora (—), Sul (---) e Bonita (.....).

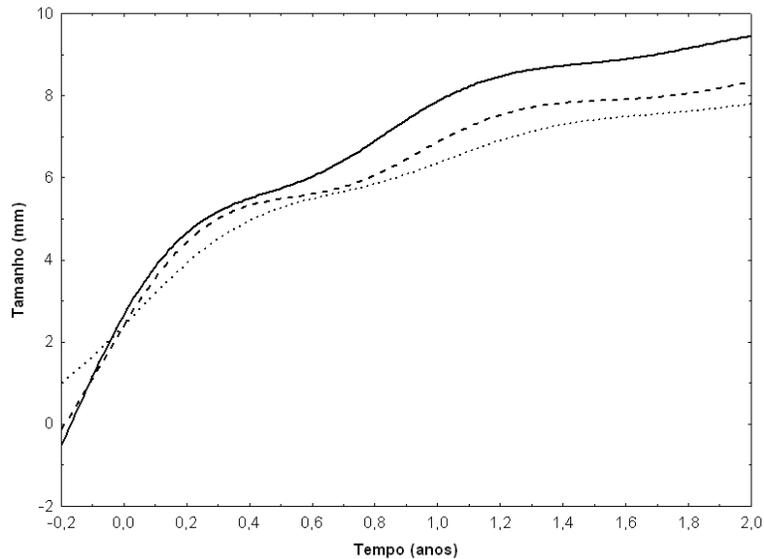


**Figura 23.** *E. braziliensis*. Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de primavera-verão para a praia de Fora (—), Sul (---) e Bonita (.....).

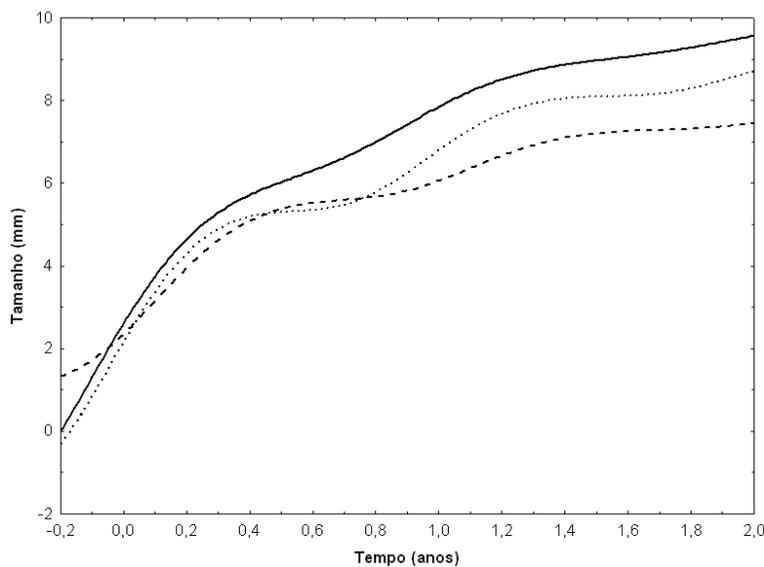
Com o mesmo padrão dos resultados obtidos para os machos, a análise dos parâmetros de crescimento revelou que as fêmeas também apresentaram uma variação significativa no crescimento individual entre as três praias. As fêmeas apresentaram um gradiente de crescimento, tanto nas coortes do outono-inverno como nas da primavera-verão, sendo maior valor na praia de Fora, seguido pela praia Sul e pela praia Bonita, como verificado pela análise ARSS (outono-inverno:  $F_{6,555}=45,35$ ;  $p<0,01$  – primavera-verão:  $F_{6,750}=28,87$ ;  $p<0,01$ ) (Tabela 7). Esse padrão, assim como para machos, não foi encontrado na variação da performance do crescimento ( $\Phi'$ ) das fêmeas. O modelo VBGF com oscilação sazonal através do ajuste não-linear explicou mais de 96% em todos os casos. Os parâmetros de crescimento estimados foram todos estatisticamente significativos ( $p<0,05$ ).

Oscilações moderadas intra-anuais no crescimento refletiram um crescimento mínimo nos meses de outono-inverno para as fêmeas de coortes do outono-inverno, nos meses maio e junho para a praia de Fora ( $C=0,55$ ;  $WP=0,45$ ), no mês junho na praia Sul ( $C=0,72$ ;  $WP=0,54$ ) e nos meses julho e agosto para a praia Bonita ( $C=0,43$ ;  $WP=0,65$ ). O mesmo ocorreu para as fêmeas de coortes da primavera-verão, onde o mesmo padrão foi observado, com crescimento mínimo nos meses de outono-inverno, foi encontrado na praia de Fora, no mês junho ( $C= 0,43$ ;  $WP= 0,52$ ), na Sul, no mês agosto ( $C= 0,77$ ;  $WP=0,69$ ), e na praia Bonita, no mês junho ( $C= 0,9$ ;  $WP= 0,54$ ) (Tabela 7 e Figuras 24 e 25).

O tamanho máximo das fêmeas foi maior na praia de Fora (8,8mm), e menor na Sul (7,3mm) e na praia Bonita (7,3mm). A Expectativa de Vida, correspondente ao tamanho máximo, nas coortes de outono-inverno, foi de 1,5 anos na praia de Fora, na praia Sul de 1,12 anos e de 1,41 anos da praia Bonita. Nas coortes de primavera-verão, a Expectativa de Vida foi de 1,35 anos para a praia de Fora, 1,78 anos para a praia Sul e de 1,1 anos para a praia Bonita (Tabela 7).



**Figura 24.** *E. braziliensis*. Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de outono-inverno para a praia de Fora (—), Sul (----) e Bonita (.....).



**Figura 25.** *E. braziliensis*. Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de primavera-verão para a praia de Fora (—), Sul (----) e Bonita (.....).

### Mortalidade

A comparação da curva de captura convertida pelo comprimento mostrou um aumento na taxa de mortalidade instantânea ( $Z$ ) entre as três praias na seguinte ordem: Fora, Sul e Bonita, para as coortes de primavera-verão tanto nos machos quanto nas fêmeas. Para as coortes de outono-inverno, esse padrão não foi o mesmo, sendo os

maiores valores, tanto de machos quanto de fêmeas, nas praias Fora e Sul, e os valores mais baixos na praia Bonita (Tabela 8).

**Tabela 8.** Estimativas de Mortalidade discriminadas por coorte e por sexo derivadas a partir da curva de captura convertida a comprimento ajustada para as populações das três praias estudadas.

Parâmetros	Fora				Sul				Bonita			
	Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
Z	5,43	4,86	3,81	4,3	7,04	4,61	4,84	5,45	5,32	3,14	6,83	7,20
g	14,23	13,21	11,98	12,91	14,58	13,36	13,54	15,09	13,30	12,62	17,43	16,19
R <sup>2</sup>	0,93	0,96	0,87	0,96	0,93	0,89	0,95	0,99	0,90	0,99	0,94	0,96

### Produção Secundária

Os valores de Produção (P), Biomassa (B) e a Taxa de Renovação (P/B) de *E. braziliensis* nas três praias estudadas foram maiores, tanto nas coortes de outono-inverno como nas de primavera-verão para machos e fêmeas na praia Sul e menores nas praias de Fora e Bonita (Tabela 9).

**Tabela 9.** Biomassa (B), Produção Secundária (P) e Taxa de Renovação (P/B) por coorte e por sexo das populações de *E. braziliensis* nas três praias estudadas.

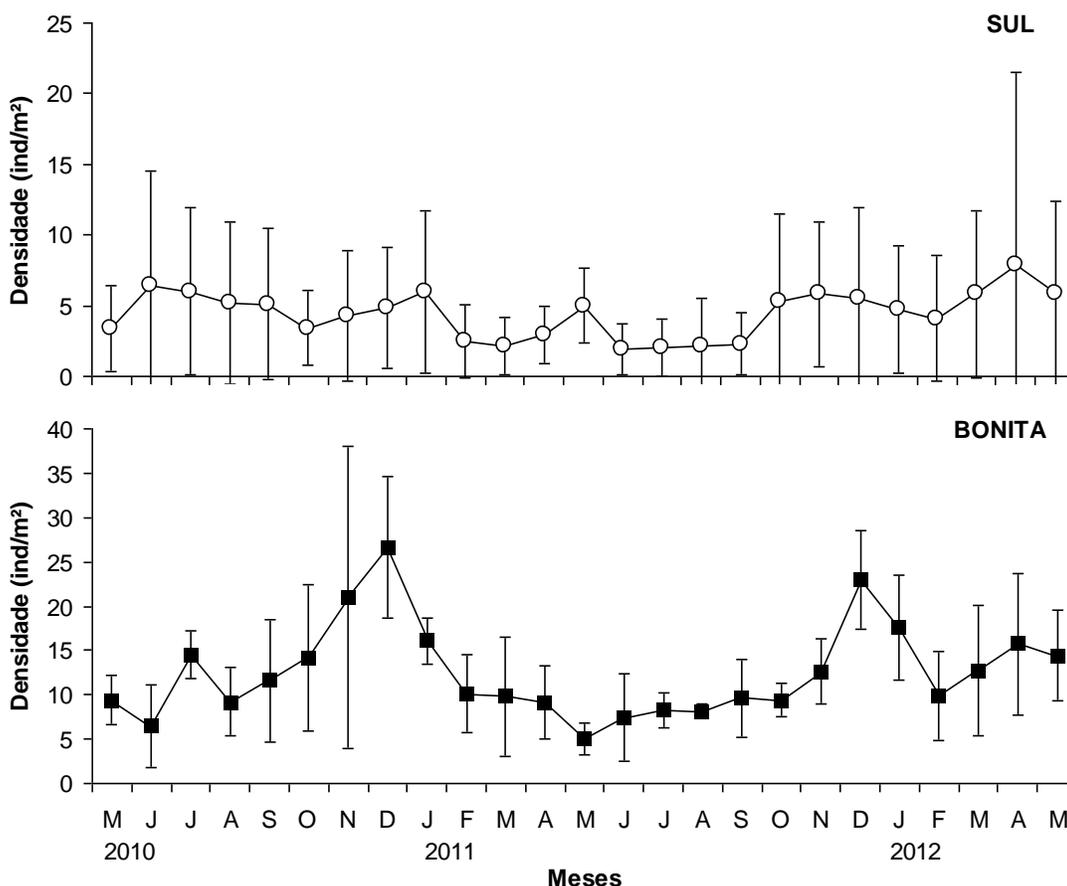
Parâmetros	Fora				Sul				Bonita			
	Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
P	0,06	0,05	0,09	0,09	0,15	0,12	0,26	0,09	0,16	0,01	0,02	0,02
B	0,02	0,02	0,03	0,03	0,04	0,03	0,05	0,04	0,05	0,01	0,01	0,01
P/B	2,53	2,67	3,12	2,87	3,69	3,68	4,90	2,29	3,22	3,05	2,87	3,67

## ***Excirolana armata***

### Estrutura Populacional

Foram coletados, identificados, medidos e sexados um total de 4220 indivíduos da espécie *E. armata* ao longo dos 25 meses de coletas nas duas praias estudadas em que essa espécie ocorre. Sendo coletados 1103 indivíduos na praia Sul, e 3117 indivíduos de *E. armata* na praia Bonita. A média da densidade de indivíduos dessa espécie foi diferente significativamente entre as praias, sendo de 22,06ind/m<sup>2</sup> (± 8,28) na Sul e 62,34ind/m<sup>2</sup> (± 26,31) na Bonita (F<sub>1,1</sub>=53,29; p<0,01).

Na praia Sul, embora não tenha tido um pico populacional significativo ( $F_{1,24}=0,48$ ;  $p>0,05$ ), a maior densidade populacional ocorreu no inverno (abril/2012), entretanto, na praia Bonita, os picos populacionais foram significativos ( $F_{1,24}=3,79$ ;  $p<0,01$ ) e ocorreram nos verões (dezembro/2010) e (dezembro/2011) (Figura 26).



**Figura 26.** *Excirrolana armata*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) na população total nas duas praias em que ocorre.

A média do tamanho dos indivíduos variou entre as praias, medindo 5,68mm ( $\pm$  0,39) na praia Sul e 5,51mm ( $\pm$  0,31) na praia Bonita. Não houve diferença significativa no tamanho médio de *E. armata* entre as duas praias ( $F=1,48$ ;  $p>0,05$ ). A média dos tamanhos máximos registrada para *E. armata* também não foi significativamente diferente ( $F_{1,1}=2,96$ ;  $p>0,05$ ), medindo na praia Sul 8,82mm ( $\pm$  0,53) e na praia Bonita 9,00mm ( $\pm$  0,43) (Tabela 10).

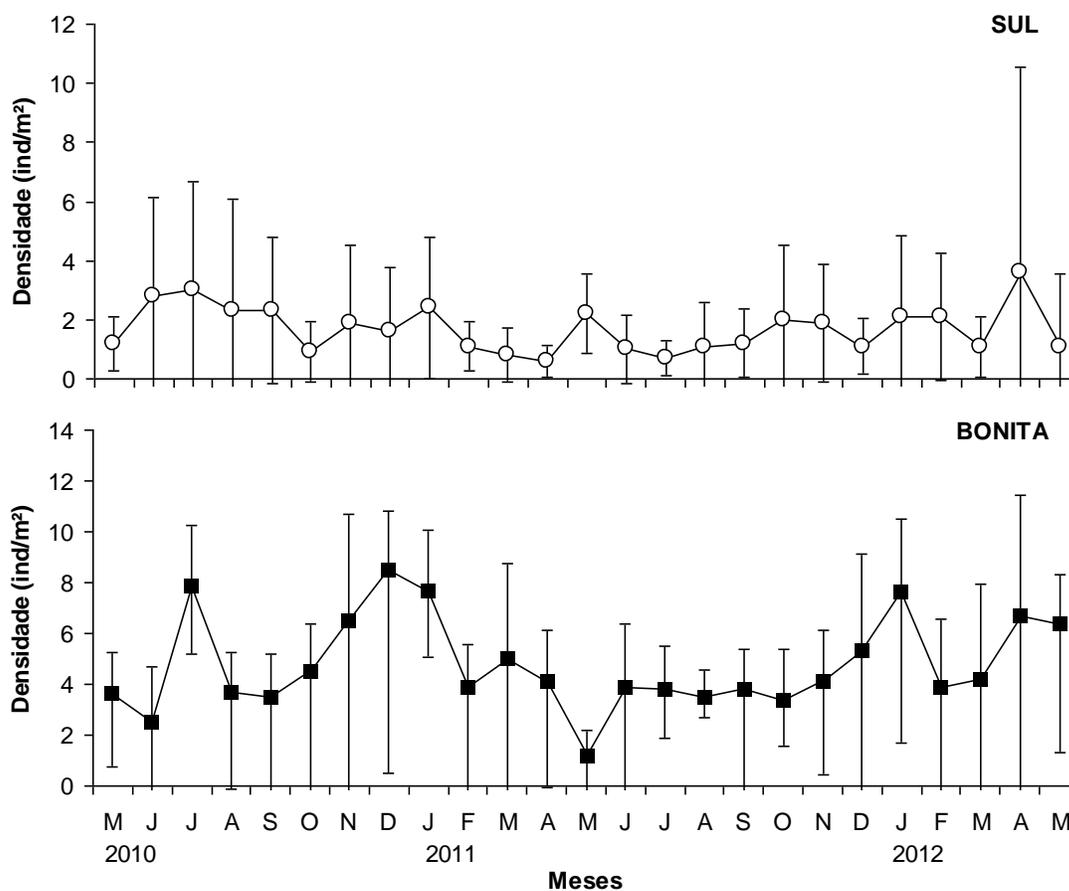
**Tabela 10.** Tamanhos Mínimo e Máximo e Média de *E. armata* nas praias em que ocorrem.

Praia	Tamanho Mínimo (mm)	Tamanho Máximo (mm)	Média (mm)
Sul	2,5	10,4	5,68
Bonita	2,5	9,8	5,51

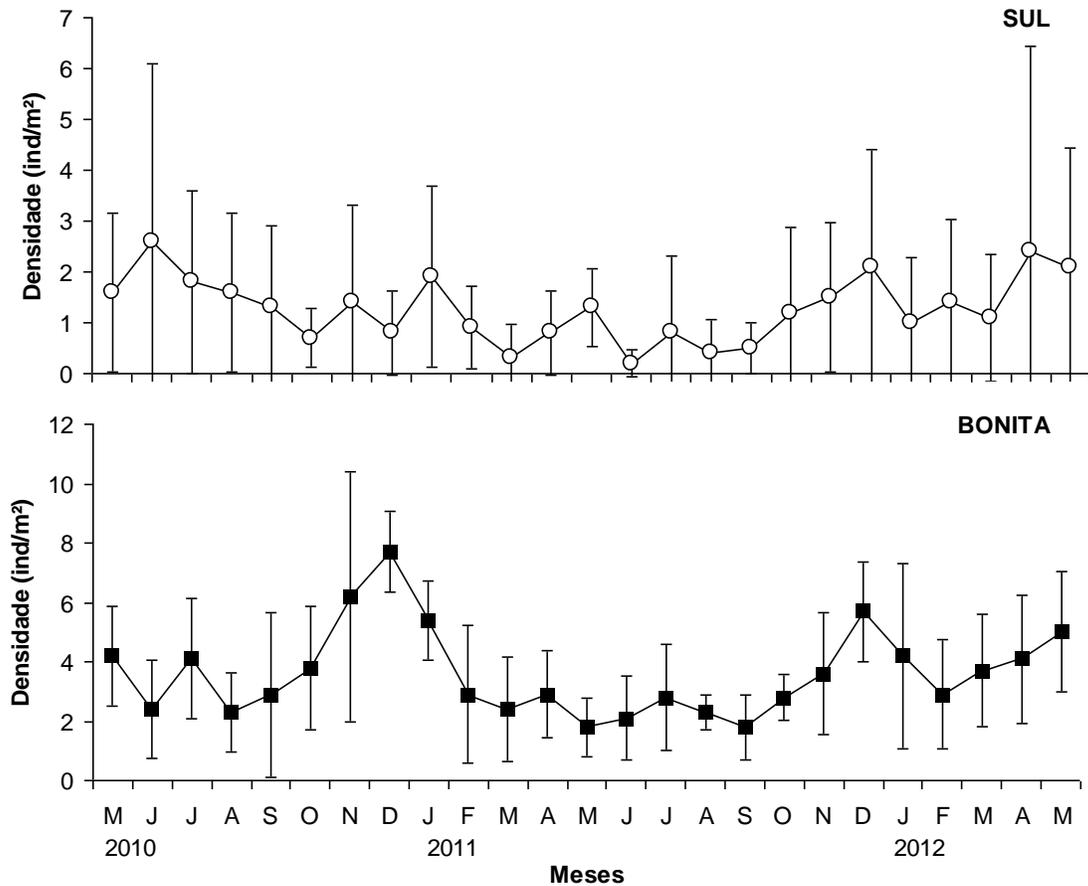
Na população de *E. armata* da praia Sul, a razão entre machos e fêmeas não foi significativamente diferente ( $\chi^2=0,70$ ;  $p>0,05$ ), assim como na população da praia Bonita ( $\chi^2=1,42$ ;  $p>0,05$ ) (Tabela 11 e Figuras 27 e 28).

**Tabela 11.** Número total de machos e fêmeas e Razão Sexual de *E. armata* nas praias em que ocorrem.

Praia	Machos	Fêmeas	Razão Sexual (M/F)
Sul	533	506	1,05
Bonita	1518	1453	1,04

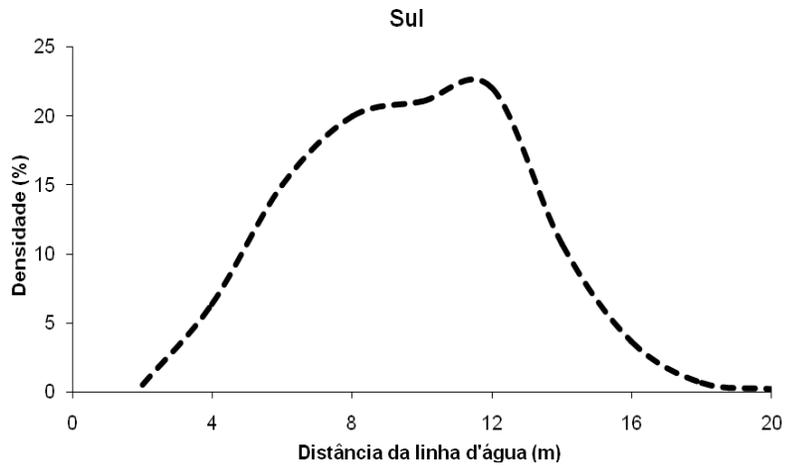


**Figura 27.** *Excirologa armata*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) na população de machos nas duas praias em que ocorre.

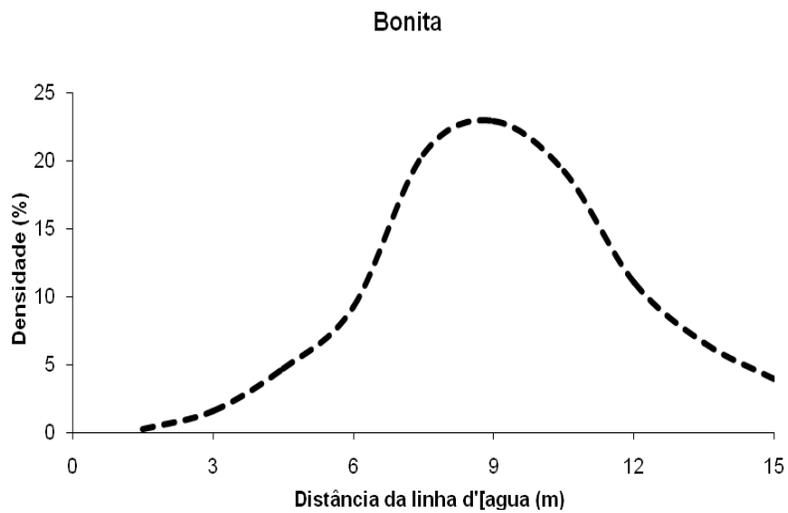


**Figura 28.** *Excirrolana armata*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) na população de fêmeas nas duas praias em que ocorre.

Nas duas praias estudadas, o isópode *E. armata* teve a sua distribuição espacial, ao longo da praia, associada significativamente aos níveis intermediários, no mediolitoral, entre 6m e 14m de distância da linha d'água na praia Sul ( $F_{1,9}=13,74$ ;  $p<0,01$ ), e entre 6m e 12m de distância da linha d'água na praia Bonita ( $F_{1,9}=21,87$ ;  $p<0,01$ ) (Figuras 29 e 30).



**Figura 29.** Distribuição espacial da densidade de *E. armata* ao longo na praia Sul.



**Figura 30.** Distribuição espacial da densidade de *E. armata* ao longo na praia Bonita.

Regressões mostraram que em relação à declividade, na praia Sul houve uma relação significativamente positiva ( $F_{1,115}=5,68$ ;  $p<0,05$ ), já na praia Bonita, a relação não foi significativa ( $F_{1,115}=0,00$ ;  $p>0,05$ ). Com relação ao tamanho médio do grão, em ambas as praias, não houve uma relação significativa (Sul:  $F_{1,8}=0,00$ ;  $p>0,05$  – Bonita:  $F_{1,8}=1,52$ ;  $p>0,05$ ).

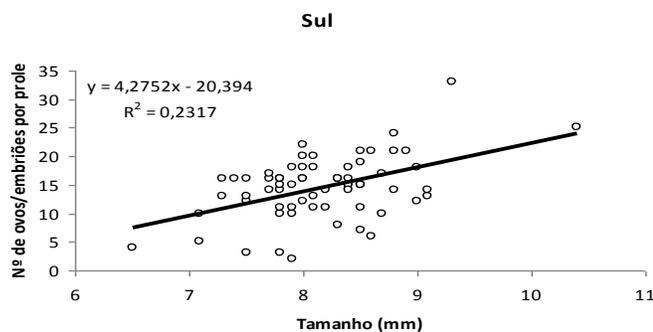
## Reprodução

O tamanho médio das fêmeas ovígeras variou entre as praias, sendo superior na população da praia Sul (8,16mm) do que na praia Bonita (7,83mm) (Tabela 12). A relação entre o número de ovos ou embriões por prole e o tamanho da fêmea mostrou que a fecundidade aumentou significativamente com o tamanho das fêmeas nas duas populações (Sul:  $F_{1,65}=19,59$ ;  $p<0,01$  – Bonita:  $F_{1,222}=67,74$ ;  $p<0,01$ ). (Figuras 31 e 32).

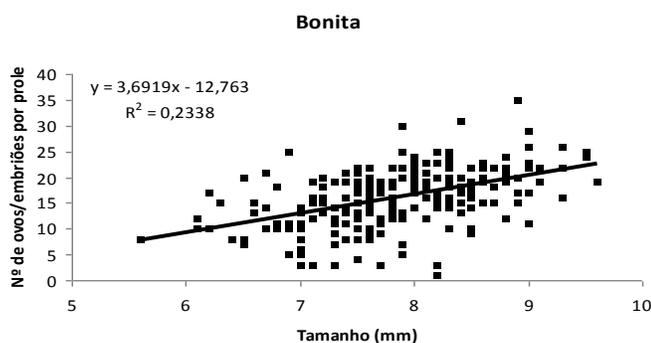
A média da fecundidade individual na praia Sul e na praia Bonita foram respectivamente 14,52 e 16,17 ovos/embriões por fêmea ovígera (Tabela 12). O resultado da ANCOVA mostrou que a fecundidade de *E. armata* foi significativamente diferente entre as duas praias ( $F_{1,1}=17,51$ ;  $p<0,01$ ).

**Tabela 12.** Parâmetros reprodutivos de *E. armata* nas praias em que ocorrem.

Praia	Fêmeas Ovígeras (%)	Tam. Máx-Mín (Média ± DP) F. Ovígeras (mm)	Média da Fecundidade (nº de embriões por F. O.)	Fecundidade (nº de embriões)
Sul	17,44	6,5 – 10,4 (8,16 ± 0,60)	14,52	2-33
Bonita	19,92	5,6 – 9,6 (7,83 ± 0,73)	16,17	1-35



**Figura 31.** *E. armata*. Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Sul.



**Figura 32.** *E. armata*. Função da fecundidade ajustada por uma regressão linear na praia Bonita.

O tamanho médio dos juvenis registrados para as populações de *E. armata* foi significativamente diferente entre as três praias ( $F_{1,1}=5,15$ ;  $p<0,05$ ), sendo superior na praia Sul (3,33mm) do que na praia Bonita (3,27mm). Entretanto, o percentual de juvenis na população foi similar em ambas as praias, 21,21% na Sul e 21,11% na Bonita (Tabela 13).

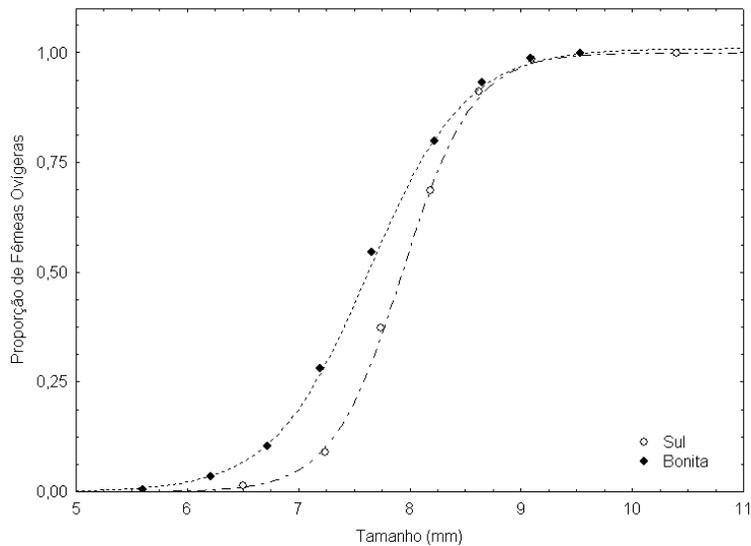
**Tabela 13.** Percentual e Tamanho Médio dos Juvenis de *E. armata* nas duas praias em que ocorre.

Praia	Juvenis (%)	Tamanho Médio dos Juvenis (Média ± DP)
Sul	21,21	3,33 (± 0,33)
Bonita	21,11	3,27 (± 0,37)

O desenvolvimento da maturidade apresentou um aumento da proporção de fêmeas ovígeras com o tamanho. A função logística da maturidade através de um ajuste não-linear explicou mais de 99% da variação nas duas praias e foi diferente significativamente entre as duas praias ( $F_{3,32}=95,57$ ;  $p<0,01$ ). O tamanho médio das fêmeas ovígeras na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) foi maior na praia de praia Sul, medindo 7,93mm, e foi menor na praia Bonita, medindo 7,63mm (Tabela 14 e Figura 33).

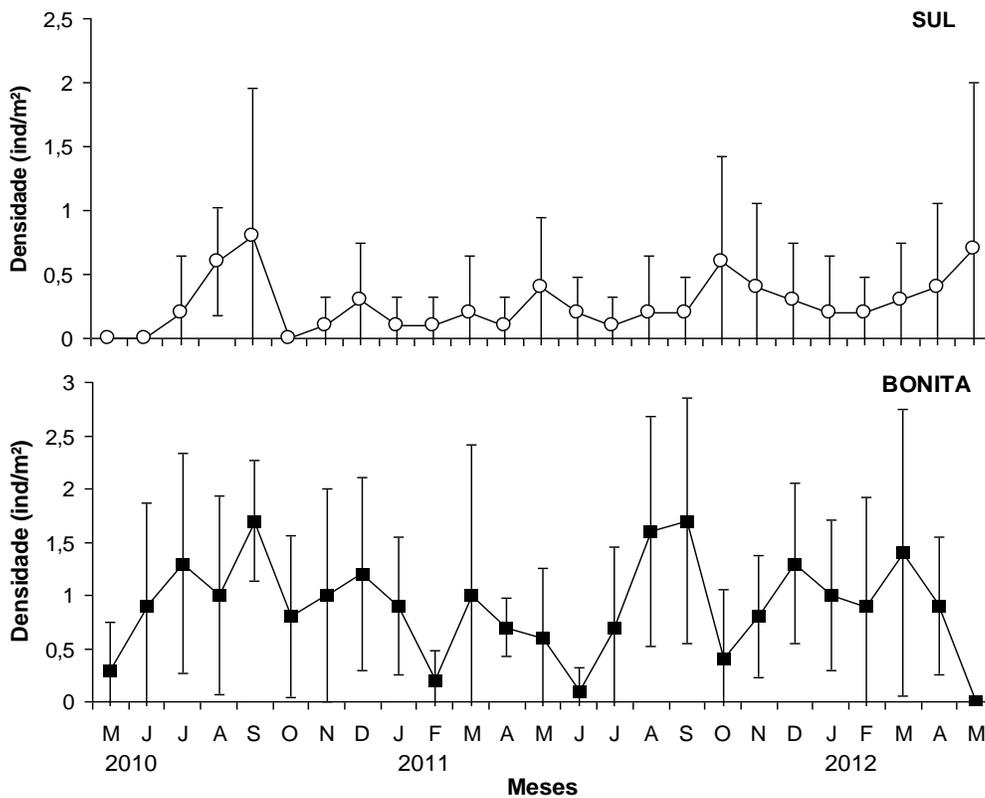
**Tabela 14.** Parâmetros da função logística da maturidade e o tamanho médio na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ) para as fêmeas ovígeras de *E. armata* nas praias em que ocorrem.

Parâmetros	Sul		Bonita	
	Média	<i>p</i>	Média	<i>p</i>
$\beta$	1,00	0,00	1,01	0,00
$\alpha_1$	24,99	0,00	17,64	0,00
$\alpha_2$ (mm)	3,15	0,00	2,31	0,00
$L_{50\%}$ (mm)	7,93		7,63	
$R^2$	0,99		0,99	

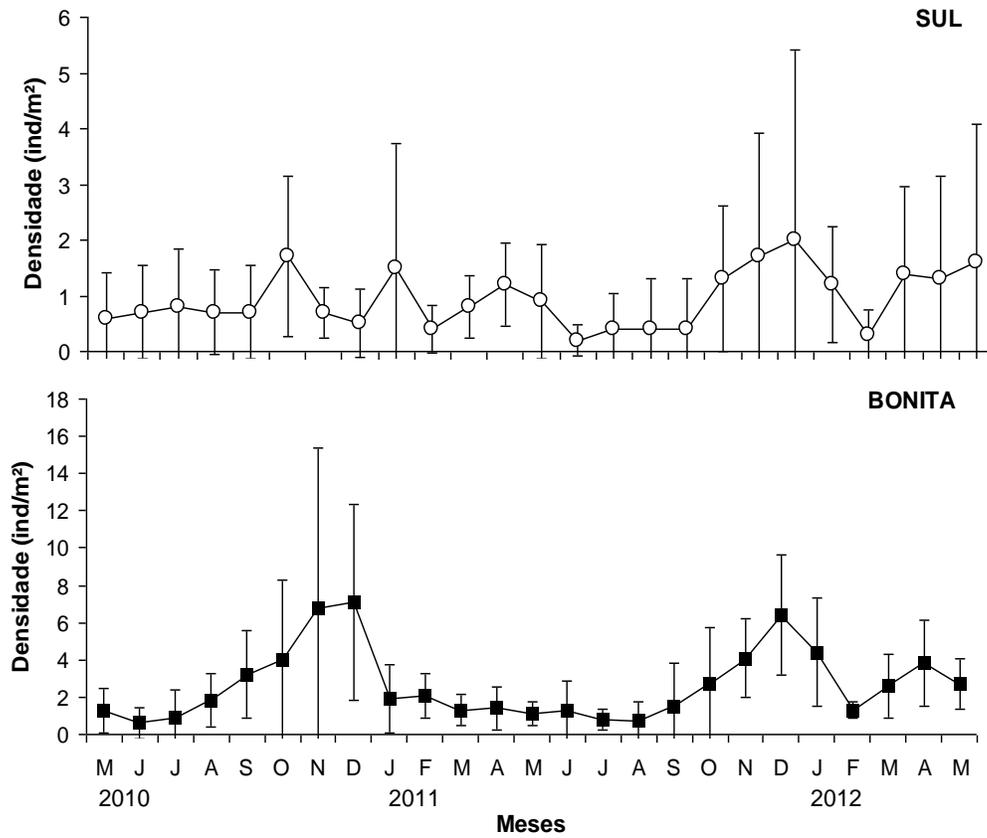


**Figura 33.** Média do comprimento na maturidade sexual ( $L_{50\%}$ ). Relação logística entre a proporção de fêmeas ovíferas e o comprimento (mm) de *E. armata* nas praias em que ocorre.

Fêmeas ovíferas de *E. armata* ocorreram em quase todo o período de amostragem nas duas populações das praias Sul e Bonita. Já a ocorrência de juvenis foi presente em todos os 25 meses amostrados nas duas praias (Figuras 34 e 35).



**Figura 34.** *Excirolana armata*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) na população de fêmeas ovíferas nas duas praias em que ocorre.



**Figura 35.** *Excirrolana armata*. Variação mensal na densidade (média  $\pm$  DP) na população de juvenis nas duas praias em que ocorre.

### Crescimento

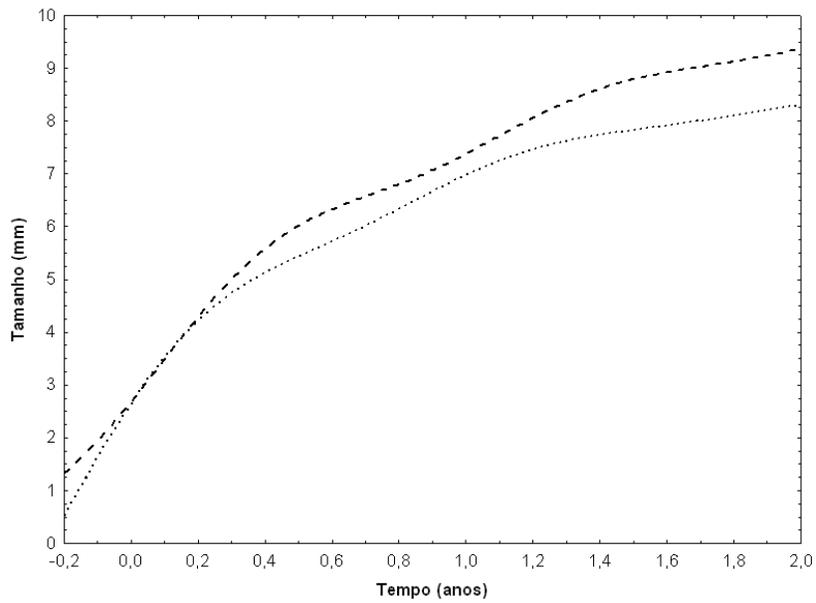
A análise dos parâmetros de crescimento revelou que os machos apresentaram uma variação no crescimento individual entre as duas praias, porém foi significativa apenas nas coortes do outono-inverno, mas não para as coortes da primavera-verão, como verificado pela análise ARSS outono-inverno:  $F_{3,208}=6,94$ ;  $p<0,01$  – primavera-verão:  $F_{3,310}=0,23$ ;  $p>0,05$ ) (Tabela 15). Não foi encontrado um padrão na variação da performance do crescimento ( $\Phi'$ ) O modelo VBGf com oscilação sazonal através do ajuste não-linear explicou mais de 96% em todos os casos. Os parâmetros de crescimento estimados foram todos estatisticamente significativos ( $p<0,05$ ).

Oscilações moderadas intra-anuais no crescimento refletiram um crescimento mínimo nos meses de outono-inverno para os machos de coortes do outono-inverno, no mês agosto para a praia Sul (C= 0,37; WP= 0,7) e no mês junho para a praia Bonita (C= 0,3; WP= 0,5). Para os machos de coortes da primavera-verão o mesmo padrão não foi encontrado, sendo o crescimento mínimo encontrado na praia Sul, no mês novembro (C= 0,57; WP=0,95), e na praia Bonita, nos meses maio e julho (C=0,33; WP=0,48) (Tabela 15 e Figuras 36 e 37).

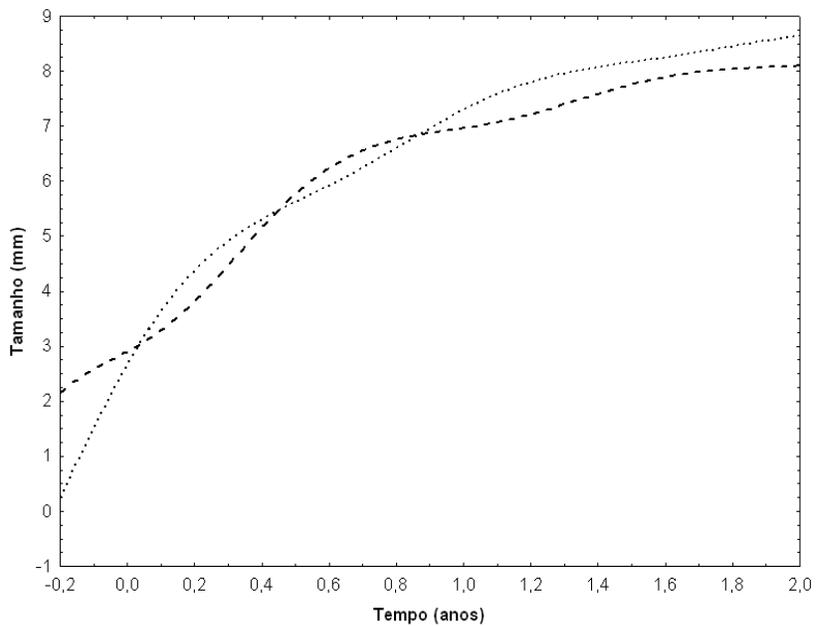
O tamanho máximo dos machos foi maior na praia Sul (8,4mm) e menor na praia Bonita (7,6mm). A Expectativa de Vida, correspondente com o tamanho máximo, nas coortes de outono-inverno, foi de 1,32 anos na praia Sul e 1,29 anos na praia Bonita. Para as coortes de primavera-verão, a Expectativa de Vida foi de 2,88 anos para a praia Sul e 1,11 anos para a praia Bonita (Tabela 15).

**Tabela 15.** Parâmetros de crescimento da função de crescimento de Von Bertalanffy, índice de crescimento phi-prima ( $\Phi'$ ) e Expectativa de Vida das populações de *E. armata* nas duas praias em que ocorre.

Parâmetros	Sul				Bonita			
	Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
$L_{\infty}$ (mm)	10,83	11,66	8,53	12,76	8,88	10,2	9,2	12,88
K (anos <sup>-1</sup> )	0,86	0,98	1,28	0,85	1,19	1,34	1,24	0,84
C	0,37	0,29	0,57	0,4	0,3	0,23	0,33	0,29
WP	0,7	0,5	0,95	0,81	0,5	0,25	0,48	0,93
$t_0$ (anos)	-0,43	-0,2	-0,42	-0,4	-0,25	-0,19	-0,22	-0,35
R <sup>2</sup>	0,98	0,98	0,96	0,96	0,98	0,97	0,96	0,98
$\Phi'$	2,00	2,12	1,96	2,14	1,97	2,14	2,02	2,14
T. Máx (mm)	8,4	10,4	8,4	10,4	7,6	9,8	7,6	9,8
E. Vida (anos)	1,32	2,03	2,88	1,59	1,29	2,25	1,11	1,41



**Figura 36.** *E. armata*. Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de outono-inverno para a praia Sul (---) e Bonita (.....).

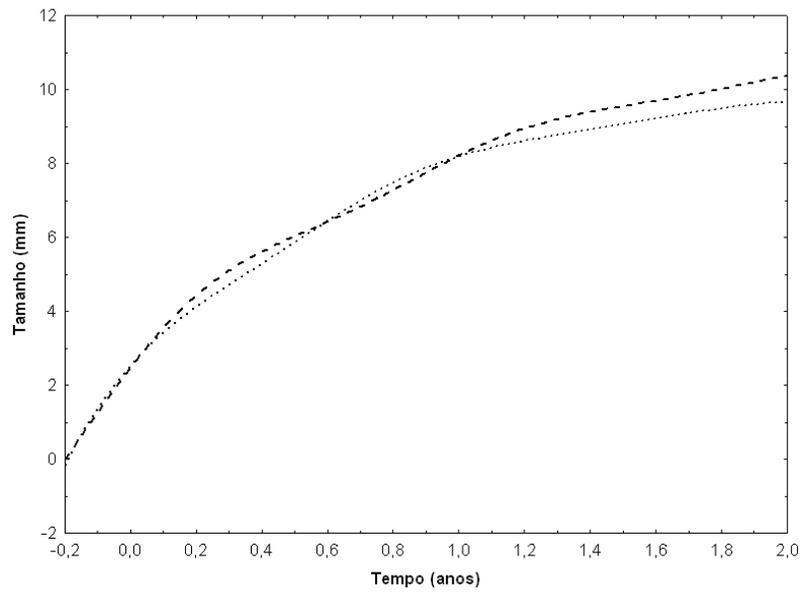


**Figura 37.** *E. armata*. Curvas de crescimento ajustadas para machos das coortes de primavera-verão para a praia Sul (---) e Bonita (.....).

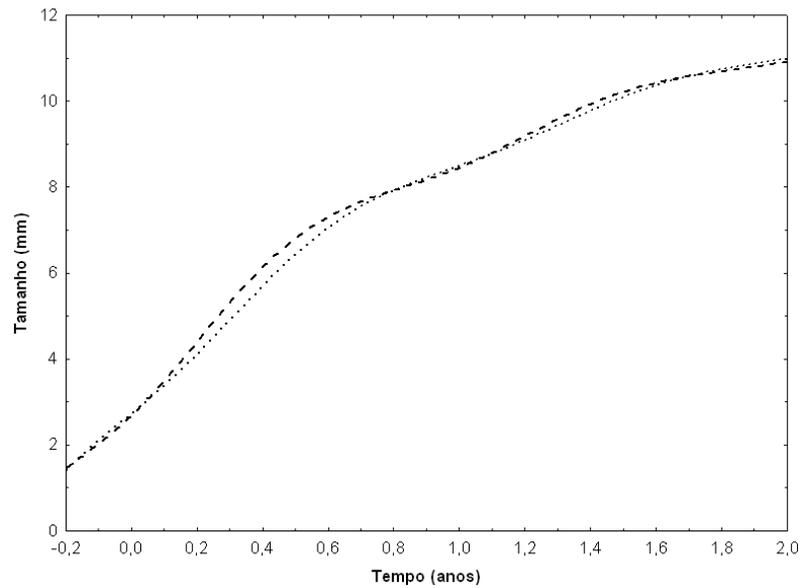
A análise dos parâmetros de crescimento revelou que as fêmeas apresentaram uma variação significativa no crescimento individual entre as duas praias, tanto nas coortes do outono-inverno quanto nas coortes da primavera-verão, como verificado pela análise ARSS (outono-inverno:  $F_{3,252}=18,21$ ;  $p<0,01$  – primavera-verão:  $F_{3,412}=2,85$ ;  $p<0,05$ ) (Tabela 15). Não foi encontrado um padrão na variação da performance do crescimento ( $\Phi'$ ) O modelo VBGF com oscilação sazonal através do ajuste não-linear explicou mais de 96% em todos os casos. Os parâmetros de crescimento estimados foram todos estatisticamente significativos ( $p<0,05$ ).

Oscilações moderadas intra-anuais no crescimento refletiram um crescimento mínimo nos meses de outono-inverno para as fêmeas de coortes do outono-inverno, no mês junho para a praia Sul ( $C=0,29$ ;  $WP=0,5$ ) e no mês março para a praia Bonita ( $C=0,23$ ;  $WP=0,25$ ). Para as fêmeas de coortes da primavera-verão o mesmo padrão não foi o encontrado, sendo o crescimento mínimo nos meses da primavera, setembro e outubro, na praia Sul ( $C=0,4$ ;  $WP=0,81$ ), e na praia Bonita, nos meses novembro ( $C=0,29$ ;  $WP=0,93$ ) (Tabela 15 Figuras 38 e 39).

O tamanho máximo das fêmeas seguiu o mesmo padrão dos machos, sendo maior na praia Sul (10,4mm) e menor na praia Bonita (9,8mm). A Expectativa de Vida, correspondente com o tamanho máximo, nas coortes de outono-inverno, foi de 2,03 anos na praia Sul e 2,25 anos na praia Bonita. Para as coortes de primavera-verão, a Expectativa de Vida foi de 1,59 anos para a praia Sul e 1,41 anos para a praia Bonita (Tabela 15).



**Figura 38.** *E. armata*. Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de outono-inverno para a praia Sul (----) e Bonita (.....).



**Figura 39.** *E. armata*. Curvas de crescimento ajustadas para fêmeas das coortes de primavera-verão para a praia Sul (----) e Bonita (.....).

## Mortalidade

A comparação da curva de captura convertida pelo comprimento mostrou um padrão na taxa de mortalidade instantânea (Z) entre as duas praias. Tanto nas coortes de outono-inverno quanto nas de primavera-verão para machos e fêmeas, foram maiores os valores na praia Bonita e menores na praia Sul (Tabela 16).

**Tabela 16.** Estimativas de Mortalidade discriminadas por coorte e por sexo derivadas a partir da curva de captura convertida a comprimento ajustada para as populações das duas praias em que ocorrem.

Parâmetros	Sul				Bonita			
	Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
Z	3,79	3,4	2,15	4,19	6,67	3,05	4,47	4,83
g	12,57	11,09	10,56	13,39	12,89	11,42	14,22	14,86
R <sup>2</sup>	0,98	0,96	0,97	0,91	0,92	0,97	0,93	0,98

## Produção Secundária

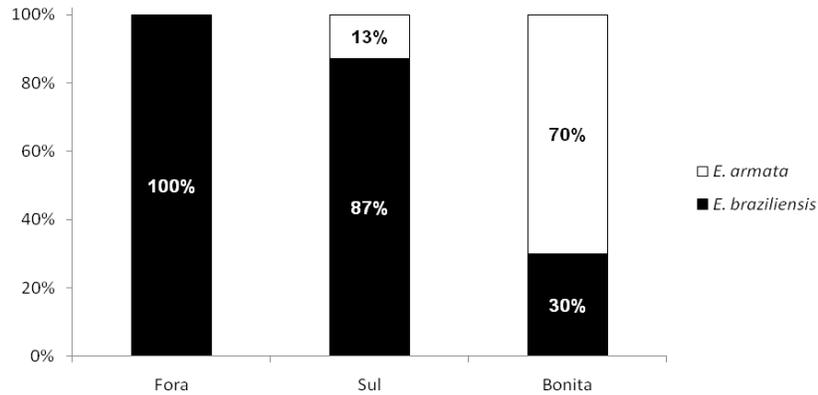
Os valores de Produção (P), Biomassa (B) e a Taxa de Renovação (P/B) de *E. armata* nas duas praias em que ocorrem, tanto nas coortes de outono-inverno como nas de primavera-verão para machos e fêmeas, foram maiores na praia Bonita e menores na praia Sul (Tabela 17).

**Tabela 17.** Biomassa (B), Produção Secundária (P) e Taxa de Renovação (P/B) por coorte e por sexo das populações de *E. armata* nas duas praias em que ocorrem.

Parâmetros	Sul				Bonita			
	Outono-Inverno		Primavera-Verão		Outono-Inverno		Primavera-Verão	
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas
P	0,02	0,03	0,03	0,04	0,09	0,12	0,11	0,15
B	0,01	0,01	0,01	0,01	0,04	0,06	0,04	0,06
P/B	2,49	2,23	1,82	2,52	2,33	2,16	2,75	2,44

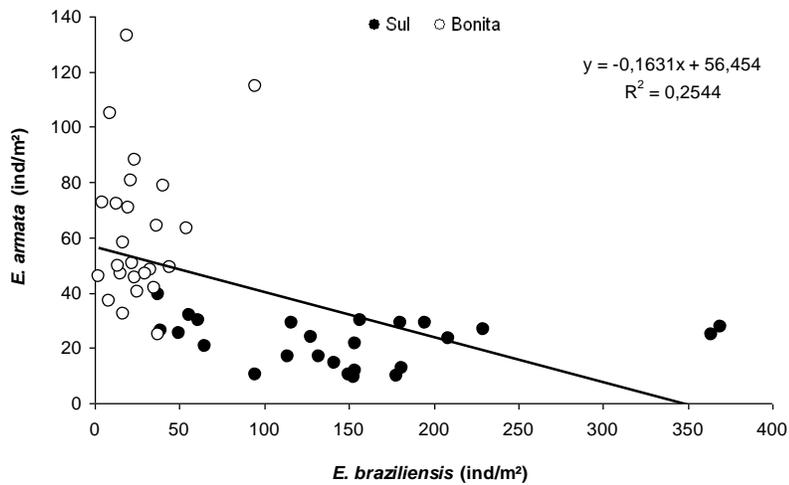
## Coexistência de *E. braziliensis* e *E. armata*

*E. braziliensis* ocorre em alopatria na praia de Fora e em diferentes níveis de simpatria com *E. armata* nas praias Sul e Bonita (Figura 40).



**Figura 40.** Percentual na abundância total de cada espécie de *Excírolana* nas três praias estudadas.

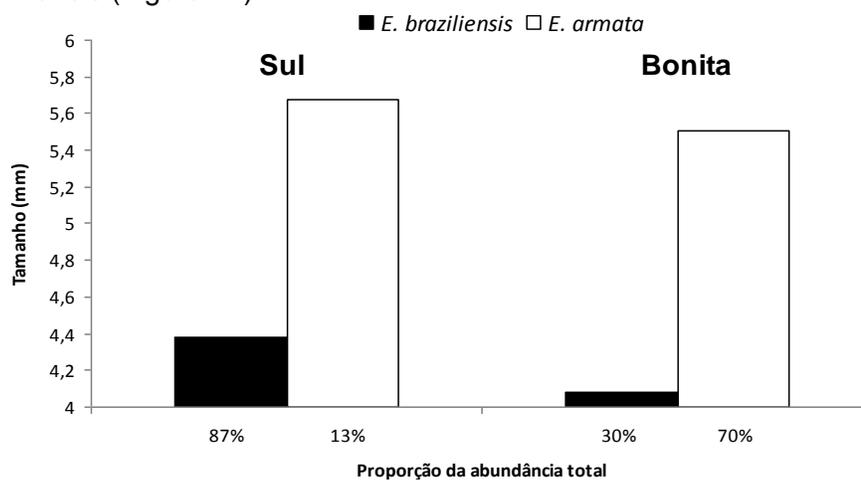
Foi verificado uma relação inversamente significativa entre as densidades de *E. braziliensis* e *E. armata* nas praias em que as espécies co-ocorrem, ( $F_{1,48}=16,37$ ;  $p<0,01$ ) (Figura 41).



**Figura 41.** Regressão linear entre as densidades somadas de *E. braziliensis* e *E. armata* das duas praias em que co-ocorrem.

Na praia de Fora, onde *E. braziliensis* ocorre em alopatria, a densidade mensal não apresentou uma relação significativa com relação ao tamanho médio grão da praia ( $F_{1,10}=1,32$ ;  $p>0,05$ ). Na praia Sul, onde há a simpatria com *E. armata*, entretanto com maior dominância de *E. braziliensis*, houve uma relação inversamente significativa entre a densidade e o tamanho médio do grão ( $F_{1,8}=12,23$ ;  $p<0,01$ ). Na praia Bonita, onde também co-ocorrem as espécies, porém em um cenário diferente, com *E. armata* sendo a espécie mais abundante, a densidade de *E. braziliensis* foi fortemente relacionada de forma inversa e significativa com o tamanho do grão ( $F_{1,8}=97,54$ ;  $p<0,01$ ). Entretanto, a densidade de *E. armata* e o tamanho médio do grão, não apresentou uma relação significativa tanto na praia Sul ( $F_{1,8}=0,00$ ;  $p>0,05$ ) quanto na praia Bonita ( $F_{1,8}=1,52$ ;  $p>0,05$ ).

O tamanho médio dos cirolanídeos estudados mostra que, quando em alopatria, o tamanho médio de *E. braziliensis* foi maior (4,84mm), porém com diferentes níveis de simpatria, conforme aumentou a proporção da densidade de *E. armata*, o tamanho médio foi reduzindo: 4,38mm para Sul e 4,08mm na praia Bonita. O inverso foi observado para *E. armata*. Em diferentes níveis de simpatria, o tamanho médio de *E. armata* aumentou (5,51mm para Bonita e 5,68mm na praia Sul) conforme diminui a proporção da densidade de *E. braziliensis* (Figura 42).

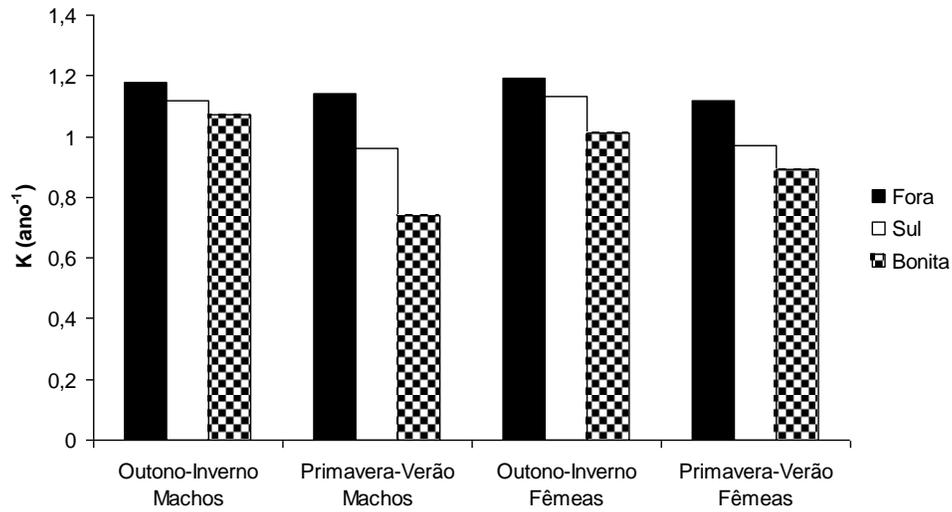


**Figura 42.** Tamanho Médio de *E. braziliensis* e *E. armata* de acordo com a abundância total na praia.

Parâmetros reprodutivos de *E. braziliensis* e *E. armata* variaram de acordo com os níveis de simpatria, assim como o tamanho médio dos indivíduos. Nas populações de *E. braziliensis*, em alopatria o percentual das fêmeas ovígeras foi de 12,69%, diminuindo gradativamente nas praias Sul (9,05%) e Bonita (6,14%), ou seja, na ausência da espécie co-genérica, o valor foi alto, diminuindo com o aumento da densidade de *E. armata* nas outras praias. Esse mesmo padrão foi registrado para a média da fecundidade, que variou de 12,95 embriões por fêmea ovígera na praia de Fora, para 12,21 e 12,12 embriões por fêmeas ovígeras nas praias Sul e Bonita respectivamente (ANCOVA:  $F_{1,2}=40,31$ ;  $p<0,01$ ). O mesmo foi observado para o  $L_{50\%}$ , que diminuiu de 6,71mm na praia de Fora, para 5,72mm na Sul e para 5,54mm na praia Bonita. Esse gradiente, de diminuição nos valores dos parâmetros reprodutivos conforme aumenta a proporção da espécie co-genérica, e conseqüentemente o nível de simpatria, também ocorreu para *E. armata*, onde o percentual de fêmeas ovígeras aumentou de 17,44% na praia Sul (maior densidade de *E. braziliensis*), para 19,92% na praia Bonita (maior densidade de *E. armata*). Assim como a média de fecundidade aumentou de 14,52 para 16,17 embriões por fêmea ovígera da praia Sul para a Bonita (ANCOVA:  $F_{1,1}=17,51$ ;  $p<0,01$ ). Porém, esse padrão foi o inverso com relação ao  $L_{50\%}$ , que diminuiu de 7,93mm para 7,63mm da praia Sul para a praia Bonita. Entretanto, a comparação entre a fecundidade das duas espécies de *Excirrolana*, evidenciou que *E. armata* apresentou em ambos os cenários de simpatria, valores significativamente maiores (ANCOVA: Bonita:  $F_{1,1}=7,62$ ;  $p<0,01$  - Sul:  $F_{1,1}=59,88$ ;  $p<0,01$ ).

A análise dos parâmetros de crescimento revelou que as populações de *E. braziliensis* apresentaram uma variação no crescimento individual entre as três praias. O crescimento nos machos tanto nas coortes do outono-inverno como nas da primavera-verão, e nas coortes das fêmeas de outono-inverno como nas da primavera-verão apresentaram um gradiente com relação aos níveis de presença da espécie *E. armata*. Na praia de Fora, em alopatria, os valores de K foram os maiores, diminuindo para a Sul

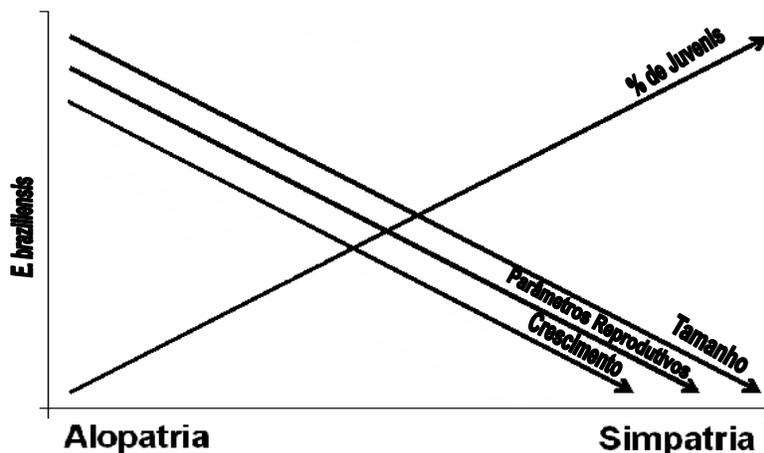
(simpatria com *E. armata*, porém em maior densidade) e alcançando o menor na praia Bonita (simpatria com *E. armata*, porém em menor densidade) (Figura 43). Nas populações de *E. armata*, nenhum padrão, com relação aos parâmetros reprodutivos, foi encontrado.



**Figura 43.** Variação no parâmetro de crescimento K entre as praias, sexos e coortes para *E. braziliensis*.

## Discussão

A co-ocorrência de *Excirolana braziliensis* com *Excirolana armata*, espécies co-genéricas, foi estudada em três praias com características morfodinâmicas semelhantes. Devido a diferença de densidade das espécies entre as praias, foi produzido um gradiente de alopatria (Fora) para simpatria (Sul e Bonita) com diferentes percentuais da abundância desses cirolanídeos. Assim, pode-se mostrar que a presença do competidor afetou em diferentes parâmetros populacionais dessas espécies, principalmente no tamanho individual do corpo e densidade, além de influenciar os parâmetros reprodutivos e o crescimento (Figura 44). Possíveis explicações para o efeito da coexistência dessas espécies são discutidas a seguir.



**Figura 44.** Gradientes formados pela coexistência dos cirolanídeos na biologia populacional de *E. braziliensis*.

A coexistência de isópodes do gênero *Excirolana* é comum ao longo de praias sul-americanas (Defeo *et al.*, 1997; Veloso & Cardoso, 2001; Cardoso *et al.*, 2012). As diferenças em relação às densidades dos isópodes cirolanídeos *E. braziliensis* e *E. armata* nas praias em que co-ocorrem (Sul e Bonita), apresentaram uma relação inversamente significativa, podendo estar relacionada com a competição entre as duas espécies (Defeo *et al.*, 1997). Esse mesmo padrão foi encontrado por Veloso & Cardoso

(2001), que estudando três praias com características físicas semelhantes, naquela que havia a co-ocorrência de ambos cirolanídeos, a densidade de *E. braziliensis* foi menor em relação as demais praias.

A distribuição espacial das duas espécies estudadas mostra um claro padrão de zonação, com *E. armata* tendo as maiores densidades associadas aos níveis intermediários do mediolitoral, mais próximos a zona de espraiamento, em ambas as praias em que ocorre, independentemente ao nível de simpatria com a espécie co-genérica e também com o tamanho médio do grão. Enquanto *E. braziliensis* mostrou as maiores densidades no supralitoral e mediolitoral, quando ocorre em alopatria e independentemente do tamanho médio do grão. Entretanto, nas praias com a ocorrência de simpatria, sua distribuição ficou restrita aos níveis mais superiores das praias Sul e Bonita, dependente do sedimento fino. Esse mesmo padrão de segregação espacial foi encontrado para estas espécies em praias uruguaias (Defeo *et al.* 1997), sendo interpretada pelo fato de *E. braziliensis* ser deslocado aos níveis superiores pelo *E. armata*. Esse deslocamento é corroborados pelo fato de *E. armata* ser considerado um nadador mais eficiente que *E. braziliensis* (Yanicelli *et al.*, 2002), e por isso, ser mais freqüente a ocorrência de *E. armata* mais próximo à zona de espraiamento que o *E. braziliensis* (Yanicelli *et al.*, 2001).

A redução no tamanho médio e máximo do corpo de *E. braziliensis* ao longo das três praias, pode ser explicado pela ausência do competidor ou da sua presença em diferentes níveis de simpatria, sendo mais uma evidência relevante da relação inter-específica entre esses isópodes, conforme sugerido por Defeo *et al.* (1997). A redução no tamanho do corpo com relação a presença ou não de um competidor também foi observado para espécies de anfípodes haustorídeos, (Croker, 1967), assim, esse padrão não está restrito a apenas para cirolanídeos de praias. Entretanto, essa redução no

tamanho médio e máximo do corpo não foi registrada para *E. armata*, uma vez que, mesmo na praia em que ocorre em menor densidade, teve um tamanho médio maior do que na praia Bonita, a qual sua densidade é três vezes maior que *E. braziliensis*. Dessa forma, a coexistência com a espécie co-genérica parece não afetar no tamanho dos indivíduos das populações de *E. armata*, uma vez que esse cirolanídeo é indicado como o competidor superior (Defeo *et al.*, 1997).

A razão entre machos e fêmeas significativamente diferente, com preponderância de machos apenas na população de *E. braziliensis* na praia Sul, pode estar relacionada a maior mortalidade das fêmeas, devido ao gasto energético inerente ao período de reprodução. Isso é confirmado pela maior mortalidade das fêmeas ocorrer nas coortes de primavera-verão, justamente na praia a qual as maiores densidades de fêmeas ovígeras foram registradas nos meses da primavera. Fêmeas ovígeras de cirolanídeos se alimentam pouco, devido ao crescimento do volume dos embriões comprimir seu intestino, o que dificultaria a ingestão de alimentos (Johnson *et al.*, 2001). O comportamento das fêmeas ovígeras de cirolanídeos ficarem inativas e enterradas (Yannicelli *et al.*, 2001), que presume-se ajudar na conservação da energia, pode ser um atenuante ao severo problema da nutrição maternal (Johnson *et al.*, 2001) que causa uma alta mortalidade nas fêmeas logo após o período reprodutivo (Johnson, 1976).

Os parâmetros reprodutivos (percentual de fêmeas ovígeras, fecundidade média e tamanho de maturidade –  $L_{50\%}$ ) de *E. braziliensis* apresentaram um gradiente de redução entre as populações assim como o percentual da densidade desses cirolanídeos entre as praias. O mesmo padrão foi encontrado nas populações de *E. armata*, com exceção do  $L_{50\%}$  que foi maior na praia Sul (7,93mm) e menor na praia Bonita (7,63mm), entretanto, isso pode ser compensado pelo maior percentual de fêmeas e pela maior fecundidade individual. Então, o padrão de redução dos parâmetros reprodutivos com o aumento do

percentual da coexistência com a espécie co-genérica pode ser provavelmente explicado pela presença do competidor tornar o ambiente menos favorável. Corroborando com o que é o predito pela hipótese de habitat menos favorável, (*Habitat Harshness Hypothesis* – HHH) (Defeo *et al.*, 2003). Conforme verificado para *E. braziliensis* entre praias do Rio de Janeiro com diferentes padrões morfodinâmicos, os parâmetros reprodutivos dessa espécie diminuíram da praia intermediária para refletiva, possivelmente pela primeira apresentar condições mais favoráveis, pois suporta uma cadeia trófica maior, com intensa decomposição microbiótica e assim uma maior disponibilidade de matéria orgânica e detritos (Caetano *et al.*, 2006). O padrão da HHH também é recorrente em outras espécies que fazem parte da macrofauna de praias arenosas com diferentes padrões morfodinâmicos, como o tatuí *Emerita brasiliensis* (Cardoso *et al.*, 2003; Defeo *et al.*, 2001) e o anfípode talitrídeo *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Gómez & Defeo, 1999).

Embora as fecundidades de *E. braziliensis* e *E. armata* tenha sido significativamente diferentes entre as praias e tenham apresentado o padrão explicado, a comparação da fecundidade entre as duas espécies de *Excirrolana* mostrou que *E. armata* apresentou nos dois cenários de simpatria valores significativamente maiores. Isso pode ser explicado por *E. armata* ter apresentado um tamanho médio das fêmeas ovígeras maior que as fêmeas ovígeras de *E. braziliensis*, independente da praia. Também foi verificado, a relação entre o número de ovos ou embriões por prole e o tamanho da fêmea, mostrando que a fecundidade aumentou significativamente com o tamanho das fêmeas. Portanto, o fator fisiológico da espécie de *E. armata* que possibilita maiores tamanhos, explicaria a maior média da fecundidade dessa espécie, independente do cenário. Porém, este fato não invalida a influência da co-ocorrência de *E. braziliensis* acarretando na diminuição significativa da média da fecundidade de *E. armata*.

A presença em quase todos os meses de amostragem de fêmeas ovígeras e de juvenis para as populações de *E. braziliensis* nas praias de Fora e Sul, indicam que a reprodução é contínua. Essa característica é comum para essa espécie em praias tropicais e subtropicais, diferentemente da reprodução sazonal, caracterizada pela ausência de fêmeas ovígeras e juvenis durante os meses de inverno, encontrada em praias temperadas (Cardoso & Defeo, 2003). A reprodução também foi contínua em ambas as populações de *E. armata*, sendo o mesmo tipo de reprodução dessa espécie registrada em outra praia tropical brasileira (Souza, 1998). Entretanto, na população de *E. braziliensis* na praia Bonita, a presença de fêmeas ovígeras foi registrada em apenas 14 dos 25 meses amostrados, sem um padrão de ocorrência entre os meses, porém os juvenis foram encontrados ao longo de todo o período de estudo. Esses fatos indicam uma alteração nas características da reprodução dessa espécie nessa praia. Assim, pode-se sugerir que isso ocorre devido a forte influência do competidor superior nessa população.

A relação inversa entre o percentual de juvenis e o percentual de fêmeas ovígeras na população de *E. braziliensis* entre as três praias, está relacionada com a diminuição da média no tamanho de juvenis, indicando um recrutamento antecipado de indivíduos de menor tamanho a população. A produção de juvenis menores (e provavelmente ovos menores) pode estar relacionada a um menor comprimento no tamanho de maturidade das fêmeas, (diminuição do  $L_{50\%}$ ), devido ao aumento da densidade do competidor. O tamanho do ovo/embrião tem sido considerado um bom indicador da energia contida nos ovos (Herring 1974; Jaeckle 1995) e assim, diferenças no tamanho do ovo devem refletir diferenças no investimento maternal por embrião. Portanto, com o aumento da pressão exercida pelo competidor superior, há uma diminuição nos recursos disponíveis, e conseqüentemente menor é o investimento das fêmeas a reprodução. Nas populações de

*E. armata*, não houve diferenças no percentual de juvenis, sendo mais uma evidência da pouca influência da espécie co-genérica nessas populações.

*E. braziliensis* apresentou um padrão de diminuição do crescimento individual da população em alopatria para população em simpatria com menor percentual dessa espécie. Isso pode ser explicado pela presença do competidor superior (*E. armata*) deslocar *E. braziliensis* para microhabitats em condições não ideais para sua sobrevivência, (Defeo *et al.*, 1997) visto que, devido a sua grande plasticidade de se adaptar ao ambiente, é capaz de explorar esses microhabitats não tão favoráveis e assim evitar a competição direta (Caetano *et al.*, 2006). Corroborando que um fator biológico pode influenciar negativamente nas taxas de crescimento de *E. braziliensis*, alguns estudos propuseram que o crescimento individual pode ser dependente da densidade (Defeo *et al.*, 2001; Lercari & Defeo, 1999). Caetano *et al.* (2006) verificou que os baixos valores no crescimento individual também foi correlacionado com altas densidades, sugerindo assim a ocorrência de um fator biótico como componente limitante nas taxas de crescimento de *E. braziliensis*.

Embora os parâmetros de crescimento de *E. armata* tenham sido significativamente diferentes entre as praias com diferentes níveis de simpatria, a ausência de um padrão impede afirmar que a coexistência com *E. braziliensis* influencia negativamente os parâmetros de crescimento de *E. armata*.

Os parâmetros de mortalidade das populações de *E. braziliensis*, na coorte de primavera-verão, tanto para machos como para fêmeas, aumentaram conforme o aumento na densidade de *E. armata* entre as praias. A presença do competidor superior pode ser considerada como um fator que altera o ambiente, tornando-o menos favorável para *E. braziliensis*, que é deslocado para regiões da praia não ideais. Como explicado pela hipótese de HHH (Defeo *et al.*, 2003), na qual as taxas de mortalidade para a

macrofauna tendem a serem maiores em praias refletivas, que apresentam condições morfodinâmicas mais severas para os habitantes, foi encontrado para *E. braziliensis* que apresentou as maiores taxas de mortalidade em praias refletivas (Defeo & Martinez, 2003). Entretanto, esse mesmo padrão não foi encontrado tanto para os machos e fêmeas das coortes de outono-inverno de *E. braziliensis* quanto para as coortes de primavera-verão e outono-inverno para ambos os sexos da espécie *E. armata*. Nesses casos, as maiores taxas de mortalidade ocorreram nas praias onde havia a maior densidade dessas espécies, independente com a presença do competidor. Desta forma, destaca-se que a mortalidade também pode ser influenciada pela densidade, como encontrado para o molusco *Mesodesma mactroides*, sugerindo que uma possível competição intra-específica pode ser um importante fator que afeta a dinâmica de populações e a mortalidade (Brazeiro & Defeo, 1999; Lima *et al.*, 2000).

Os maiores valores de biomassa e produção secundária de *E. braziliensis* ocorreram na praia Sul. Para *E. armata*, os maiores valores foram registrados na praia Bonita. Isso demonstra que essas taxas, estão relacionadas com a densidade (Petracco *et al.*, 2012), uma vez que, foram nessas praias que foram registradas as maiores densidades de *E. braziliensis* (Sul) e *E. armata* (Bonita).

Portanto, podemos concluir que a coexistência influencia na biologia populacional de ambas as espécies, porém os efeitos sofridos por *E. braziliensis* são bem maiores, certamente pelo fato de *E. armata* ser o competidor superior e deslocar *E. braziliensis* para regiões da praia na qual as condições são menos favoráveis (Defeo *et al.*, 1997). Entretanto, como essa espécie possui uma alta plasticidade em adaptar-se a condições desfavoráveis, consegue habitar tais regiões, mesmo sofrendo alterações, como reduções na média do seu tamanho e em alguns parâmetros reprodutivos e no crescimento. Assim fatores outros, que não os físicos e morfodinâmicos que originaram várias hipóteses tais

como *Autoecological Hypothesis* - AH (Noy-Meir, 1979), *Swash Exclusion Hypothesis* – SEH (McLachlan *et al.*, 1993) e *Habitat Harshness Hypothesis* – HHH (Defeo *et al.*, 2003) podem produzir um padrão para espécies da macrofauna de praias arenosas. Desta forma, para um fator biológico proveniente da coexistência entre espécies, de alopatria a diferentes níveis de simpatria com o competidor superior, pode produzir gradientes, o que proponho como a hipótese do competidor superior (*Hypothesis of Dominant Competitor* - HDC).

## Referências Bibliográficas

- Amaral, A. C. Z., Denadai, M. R., Turra, A., Rizzo, A. E., 2003. Intertidal macrofauna in brazilian subtropical sandy beaches landscape. *J. Coast. Res.* 35: 446-455.
- Arruda, E.P., Amaral, A.C.Z., 2003. Spatial distribution of mollusks in the intertidal zone of sheltered beaches in southeastern of Brazil. *Ver. Bras. Zoo.* 20(2): 291-300.
- Bally, R., 1983. Factors affecting the distribution of organisms in the intertidal zones of sandy beaches. In *Sandy Beaches as Ecosystems* (McLachlan, A. & Erasmus, T., eds). W. Junk, The Hague. 391–403p.
- Brazeiro, A., Defeo, O., 1999. Effects of harvesting and density-dependence on the demography of sandy beach populations: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of Uruguay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 182: 127-135.
- Caetano, C. H. S., Cardoso, R. S., Veloso, V. G., Silva, E. S., 2006. Population Biology and Secondary Production of *Excirolana braziliensis* (Isopoda: Cirolanidae) in Two Sandy Beaches of Southeastern Brazil. *J. Coast. Res.* 22: 825-835.
- Caetano, C. H. S., Veloso, V. G., Cardoso, R. S., 2003. Population Biology and Secondary Production of *Olivancillaria vesica vesica* (Gmelin, 1791) (Gastropoda: Olividae) on Southeastern Brazilian Sandy Beach. *J. Moll. Stud.* 69: 67-73.
- Cardoso, R. S., Mattos, G., Caetano, C. H. S., Cabrini, T. M. B., Galhardo, L. B., Meireis, F., 2012. Effects of environmental gradients on sandy beach macrofauna of a semi-enclosed bay. *Mar. Ecol.* 33: 106-116.
- Cardoso, R. S., Meireis, F., Mattos, G., 2011. Crustaceans composition in sandy beaches of Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Check List* 7: 778-781.
- Cardoso, R. S., Veloso, V. G., 2003. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high energy, subtropical beach of Brazil. *Mar. Biol.* 142: 153–162.

- Cardoso, R. S., Veloso, V. G., and Caetano, C. H. S., 2003. Life history of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) on two beaches with different morphodynamic characteristics. *J. Coast. Res*, 35 (S): 392–401.
- Cardoso, R.S., Defeo, O., 2003. Geographical patterns in reproductive biology of the Pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. *Mar. Biol.* 143: 573–581.
- Castro, A. L., Brum I. N. S., 1969. Sobre as espécies do gênero *Excirolana* Richardson do litoral atlântico das Américas (Isopoda, Cirolanidae). *Bol. Mus. Nac. RJ* 271:164-185.
- Cerrato, R. M., 1990. Interpretable Statistical Tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1416–1426.
- Chen, Y., Jackson, D. A., Harvey, H. H., 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1228–1235.
- Crisp, D. J., 1984. Energy flow measurements. In: Holme, N. A. & McIntyre, A. D. (eds.) *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Scientific Publications [IBP Handbook no. 16] Oxford. 284-372p.
- Crocker, R. A., 1967. Niche diversity in five sympatric species of intertidal amphipods (Crustacea: Haustoriidae). *Ecol. Monog.* 49:746–751.
- Crocker, S. A., Hatfield, E. B., 1980. Space partitioning and interactions in an intertidal sand burrowing amphipod guild. *Mar Biol.* 61:79-88
- de Alava, A., 1993. Interdependencias Ecológicas entre dos Bivalvos Simpátricos en una Playa Arenosa de la Costa Atlántica Uruguaya. M.Sc. Tese, CINVESTAV-IPN, Mérida, México.
- De Ruyck, A. M. C., Donn, T. E., McLachlan, A., 1992. Distribution of the three intertidal cirolanid isopods (Flabellifera: Cirolanidae) on a South African sandy beach. *Cah. Biol. Mar.* 33: 147-168.

- Defeo O., Martínez G., 2003. The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirolana braziliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. J. Mar. Biol. Ass. UK. 83: 331–340.
- Defeo, O., 1993. The effect of spatial scales in population dynamics and modeling of sedentary fisheries: the yellow clam *Mesodesma mactroides* of an Uruguayan exposed sandy beach. PhD Tese, CINVESTAV-IPN, Mérida, México.
- Defeo, O., 1996. Experimental management of an exploited sandy beach bivalve population. Rev Chi Hist Nat 69: 605-614.
- Defeo, O., 1998. Testing hypotheses on recruitment, growth and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. Canad. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci. 125: 257-264.
- Defeo, O., Brazeiro, A., Alava, A., Riestra, G., 1997. Is Sandy Beach Macrofauna Only Physically Controlled? Role of Substrate and Competition in Isopods. Estuar. Coast. Shelf Sci. 45: 453–462.
- Defeo, O., de Alava, A., 2005. South America, Coastal Ecology: Sand Beaches ecosystems in South America, p. 888-892. In: *Encyclopedia of Coastal Science*, Schwartz, M. (Ed.). Springer, Netherlands.
- Defeo, O., Lercari, D., Gómez, J., 2003. The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? J. Coast. Res. 35: 352-362.
- Defeo, O., Sánchez, F.A., Sánchez, J., 1992. Growth study of the yellow clam *Mesodesma mactroides*: a comparative analysis of three length based methods. Sci. Mar. 56: 53-59.
- Defeo, O., Gómez, J., Lercari, D., 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 212: 159-170.

- DeLancey L. B., 1989. Trophic relationship in the surf zone during the summer at Folly beach, South Carolina. *J. Coast. Res.* 5(3): 477–488.
- Denadai, M.R., Amaral, A.C.Z., Turra, A., 2005. Structure of molluscan assemblages in sheltered Intertidal unconsolidated environments. *Braz. Arch. Biol.Tech.* 48: 825-839.
- Dexter, D. M., 1977. Natural history of the Pan-American sand beach isopod *Excirolana brasiliensis* (Crustacea: Malacostraca). *J. Zoo.* 183: 103-109.
- Dexter, D.M., 1983. Community structure of intertidal sandy beaches in New South Wales, Australia. *Sandy beaches as ecosystems*. Junk Publishing, South Africa: 391-403p
- Dugan, J. E., Jaramillo, E., Hubbard, D. M., Contreras, H., Duarte, C., 2004. Competitive interactions in macroinfaunal animals of exposed sandy beaches. *Oecol.* 139: 630-640.
- Elliott, M., Nedwell, S., Jones, N.V., Read, S.J., Cutts, N.D., Hemingway, K.L., 1998. Intertidal sand and mudflats & subtidal mobile sandbanks (volume II). An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project). 151p.
- Emery, K. O., 1961. A simple method of measuring beaches profiles. *Limn. and Ocean.* 6: 695-410.
- Fonseca, D. B., 1998. *Kalliapseudes schubartii* (Crustacea: Tanaidacea): comparação entre metodologias de análise de crescimento e dinâmica populacional da espécie. M Sc. Tese. Fundação Universidade Federal do Rio Grande: Rio Grande, 103p.
- Gayanillo, F. C. Jr., Sparre, P., Pauly, D., 1996. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT) User's Guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries) Nº 8. Rome, FAO.
- Giacomini, H. C., 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecol. Bras.* 11 (4): 521-543.

- Giménez, L., Yannicelli, B., 1997. Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamic types. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 160: 197-207.
- Glynn, P. W., Dexter, D. M., Bowman, T. E., 1975. *Excirolana braziliensis*, a Pan-American sand beach isopod: taxonomic status, zonation and distribution. *J. Zoo.* 175: 509-521.
- Gómez, J., Defeo, O., 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 182: 209-220.
- Griffiths, C. L., Stenton-Dozey, J. M. E., Koop, K., 1983. Kelp wrack and energy flow through a sandy beach. In: *Sandy beaches as ecosystems*, A. McLachlan e T. Erasmus (eds), The Hague: Dr W. Junk, 547-556p.
- Hayes, W. B., 1974. Sand-beach energetics: importance of the isopod *Tylos punctatus*. *Ecol.* 55: 838–847.
- Haynes, D., Quinn, G. P., 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy beach intertidal beach, Cape Paterson, Victoria, Australia. *Mar. Freshw. Res.* 46: 931-942.
- Herring, P. J., 1974. Size, density and lipid content of some decapod eggs. *Deep Sea Res.* 21: 91-94.
- Hoening, N. A., Hanumara, R. C., 1990. An empirical comparison of seasonal growth models. *Fishbyte* 8: 32-34.
- Jaekle, W. B., 1995. Variation in the size, energy content, and biochemical composition of invertebrate eggs: correlates to the mode of larval development. In: L. McEdward (ed), *Ecology of marine invertebrate larvae*: 49-77. CRC Press, Boca raton.
- Jaramillo, E., 1982. Taxonomy, natural history and zoogeography of sand beach isopods from the coast of Southern Chile. *Stud. Neot. Fau. Environ.* 17: 175-194.

- Jaramillo, E., 1987. Sandy beach macroinfauna from the Chilean coast: zonation patterns and zoogeography. *Vie et Milieu*, 37: 165-174.
- Jaramillo, E., 1996. Temporal variability of the sand beach macroinfauna in south-central Chile. *Rev. Chi. Hist. Nat.* 69: 641–653.
- Jaramillo, E., McLachlan, A., 1993. Community and population responses of the macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 37:615-624.
- Jaramillo, E.; Dugan, J., and Contreras, H., 2000. Abundance, tidal movement, population structure and burrowing rate of *Emerita analoga* (Anomura, Hippidae) at a dissipative and a reflective sandy beach in south central Chile. *Pubb. Staz. Zoo. Napoli I: Mar. Ecol.* 21: 113–127.
- Johnson, W. S., 1976. Biology and population dynamics of the intertidal isopod *Cirolana harfordi*. *Mar. Biol.* 36: 343–350.
- Johnson, W. S., Stevens, M., Watling, L., 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. *Advan. Mar. Biol.* 39: 105–260.
- Jones, D. A., 1970. Population densities and breeding in *Eurydice pulchra* and *Eurydice affinis* in Britain. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 50: 635–655.
- Jones, D. A., Pierpoint, C. J., 1997. Ecology and taxonomy of the genus *Eurydice* (Isopoda: Cirolanidae) from sand beaches on the Iberian Peninsula. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 77: 55-76.
- Klapow, L. A., 1970. Ovoviviparity in the genus *Excirolana* (Crustacea: Isopoda). *J. Zoo.* 162: 359-369.
- Lercari, D., Defeo, O., 1999. Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: The mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuar. Cost. Shelf Sci.* 49(4): 457-468.

- Lercari, D., Defeo, O., 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68: 27-35.
- Lima, M., Brazeiro, A., Defeo, O., 2000. Dynamics of a yellow clam (*Mesodesma Mactroides*) population: recruitment variability, density-dependence and stochastic processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207: 97-108.
- Lukhtanov, V. A., Kandul, N. P., Plotkin, J. B., Dantchenko, A. V., Haig, D., Pierce, N. E., 2005. Reinforcement of pre-zygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies. *Nature* 436: 385-389.
- McLachlan, A. 1983. Sandy beach ecology a review. In: McLachlan A., Erasmus T. (eds) *Sandy beaches as ecosystems. W. Junk, The Hague*, 321-380p.
- McLachlan, A., 1980. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Mar. Environ. Res.* 04: 59-63.
- McLachlan, A., Brown A. C., 2006. *The Ecology of Sandy Shores*. Amsterdam, Elsevier, 373p.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., 1995. Zonation on sandy beaches. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 33: 305-335.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Donn, T. E., Wessels, F., 1993. Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: A geographical comparison. *J. Coast. Res.* 15 (S): 27-38.
- Noy-Meir, I., 1979. Structure and function of desert ecosystems. *Israel J. Bot.* 28:1-19.
- Pauly, D., Munro, J. L., 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2, 21.
- Pauly, D., Munro, J. L., Abad, N., 1995. Comparison of age structure and length-converted catch curves of brown trout *Salmo trutta* in two French rivers. *Fish Res* 22: 197-204.

- 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. *Mar. Ecol.* 31: 330-340.
- Petracco, M., Cardoso, R. S., Turra, A., Corbisier, T. N., 2012. Production of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae), on an exposed sandy beach in southeastern Brazil. *Helgol. Mar. Res.* 66: 265-274.
- Restrepo, V. R., Watson, R. A., 1991. An approach to modeling crustacean egg-bearing fractions as a function of size and season. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1431-1436.
- Ribetti, V. L., Roccatagliata, D., 2006. Redescription of *Excirolana armata* (Dana, 1853) and synonymy of *Cirolana argentina* Giambiagi, 1930 (Crustacea: Isopoda: Cirolanidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 119: 1–14.
- Rodrigues Cunha L. P., 1989. Aspectos de la Bioecología Del Pámpano (*Trachinotus marginatus*). VI Simposio Científico, Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo. CUIDAD, Uruguay: 14–15p.
- Rosa, R.C., 2009. As praias estuarinas da Baía de Paranaguá (região sul do Brasil): aspectos morfodinâmicos e ecológicos. Ph.D. Tese, Universidade Federal do Rio Grande, Brasil.
- Short, A. D., Wright, L. D., 1983. Physical variability of sandy beaches. *In*: McLellan, A., and Erasmus, T. (eds.), *Sandy Beaches as Ecosystems*. The Hague, The Netherlands: W. Junk, pp. 133–144p.
- Short, A.D., 1999. *Handbook of beach and shoreface morphodynamics*. Chichester, John Wiley & Sons, 491p.
- Somers, I. F., 1988. On a seasonally oscillating growth function. *Fishbyte* 6: 8-11.
- Souza J. R. B., 1998. Produção secundária da macrofauna bentônica de praia de Atami - PR. Ph.D. Tese, Universidade Federal do Paraná, Curitiba: 129 p.
- Suguio, K., 1973. *Introdução à Sedimentologia*. EDUSP, São Paulo, 312p.

- Vakily, J.M. 1990. Determination and comparison of growth in bivalves, with emphasis on the tropics and Thailand. Ph.D. Tese, Christian-Albrechts-Universitat, Kiel, Germany.
- Veloso, V. G., Caetano, C. H. S., Cardoso, R. S., 2003. Composition, structure and zonation of intertidal macroinfauna in relation to physical factors in microtidal sandy beaches at Rio de Janeiro State, Brazil. *Sci. Mar.* 67: 393-402.
- Veloso, V. G., Cardoso, R. S., 2001. The effects of morphodynamics on the spatial and temporal variation of the macrofauna of three sandy beaches on the Ríó de Janeiro State, Brazil. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 81: 369-375.
- 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. *Oecol. Bras.* 3: 135-154.
- Veloso, V. G., Silva, E. S., Caetano, C. H. S., Cardoso, R. S., 2006. Comparison Between the Macroinfauna of Urbanised and Protected Beaches in Rio de Janeiro State, Brazil. *Biol. Conserv.* 127:510-515.
- Vicentini, R.N., Araújo, F.G., 2003. Sex ratio and size structure of *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Perciformes, Sciaenidae) in Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. J. Biol.* 6:559–566.
- Yamada, Y., Ikeda, T., Tsuda, A., 2004. Comparative life-history study on sympatric hyperiid amphipods (*Temisto pacifica* and *T. japonica*) in the Oyashio region, western North Pacific. *Mar. Biol.* 145: 515-527.
- Yannicelli, B., Palacios, R., Giménez, L., 2001. Activity rhythms of two cirolanid isopods from na exposed microtidal sandy beach in Uruguay. *Mar. Biol.* 138: 187-197.
- Yannicelli, B., Palacios, R., Giménez, L., 2002. Swimming ability and burrowing time of two cirolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 273: 73-88.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, New Jersey.