



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS**

ALISSON SOUSA MATOS

**DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO, MORFOMETRIA DA CONCHA E USO DE
HABITAT DO MOLUSCO ENTREMARÉS *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840)
(GASTROPODA, LITTORINIDAE)**

**FORTALEZA
2018**

ALISSON SOUSA MATOS

DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO, MORFOMETRIA DA CONCHA E USO DE
HABITAT DO MOLUSCO ENTREMARÉS *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840)
(GASTROPODA, LITTORINIDAE)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Ciência, Tecnologia e Gestão Costeira e Oceânica.

Orientador: Prof. Dra. Helena Matthews-Cascon

Coorientador: Prof. Dr. Oscar R. Chaparro.

FORTALEZA

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M381d Matos, Alisson Sousa.

Desenvolvimento embrionário, morfometria da concha e uso de habitat do molusco entremarés *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) (Gastropoda, Littorinidae) / Alisson Sousa Matos. – 2018. 77 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2018.

Orientação: Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon.

Coorientação: Prof. Dr. Oscar Roberto Chaparro.

1. Mollusca. 2. Invertebrados. 3. Littorinidae. 4. Entremarés. 5. Ecologia funcional. I. Título.

CDD 551.46

ALISSON SOUSA MATOS

DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO, MORFOMETRIA DA CONCHA E USO DE
HABITAT DO MOLUSCO ENTREMARÉS *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840)
(GASTROPODA, LITTORINIDAE)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Ciência, Tecnologia e Gestão Costeira e Oceânica.

Orientador: Prof. Dra. Helena Matthews-Cascon

Coorientador: Prof. Dr. Oscar R. Chaparro.

Aprovada em: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Helena Matthews-Cascon (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dra. Cristina de Almeida Rocha-Barreira
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Luís Ernesto Arruda Bezerra
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dra. Inês Xavier Martins
Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA)

Prof. Dra. Rafaela Camargo Maia
Instituto Federal do Ceará (IFCE)

AGRADECIMENTOS

Ao LABOMAR – UFC, por toda estrutura fornecida para a execução da pesquisa.

Ao PPGCMT na figura dos professores, estudantes e servidores que constroem este curso e o mantêm na rota da excelência na produção e compartilhamento do conhecimento. Agradeço em especial à secretária Isabela que esteve sempre disponível para sanar dúvidas e atenta aos prazos e deveres de nós estudantes.

À FUNCAP, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de auxílio.

Ao SISBIO/IBAMA pela concessão da licença para coleta dos animais em campo.

À Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon, primeiramente pela confiança da execução do trabalho, pela excelente orientação, por todas as conversas, experiências e todo ensinamento humilde e humano. Muito orgulhoso de ter uma pessoa inteligente e sensível no comando.

Ao Prof. Dr. Oscar Chaparro, como coorientador e como amigo, agradeço pela oportunidade e experiência compartilhada de conhecer e fazer ciência no Chile. Uma grande referência na área de fisiologia da reprodução, principalmente dos organismos marinhos, em especial, dos moluscos. Agradeço também pela disponibilidade dos equipamentos para execução do experimento de fisiologia apresentados aqui na tese.

Aos professores participantes da banca examinadora, tanto na qualificação como defesa, Dra. Cristiane Xerez, Dra. Cristina Rocha-Barreira, Dr. Luís Ernesto Bezerra, Dra. Inês Martins e Dra. Rafaela Maia pelo tempo, pelas valiosas colaborações e sugestões.

Aos colegas do Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará (LIMCe) pela companhia de todos os dias, aprendizado e principalmente pelo carinho e o acolhimento, visto que não sou nativo do Ceará.

Agradeço a professora Dra. Denise por disponibilizar a estufa e a balança analítica para algumas análises.

Agradeço as colegas e amigas Poliana Salve Guizardi, Juliana Carvalho Gaeta pelas amostragens dos moluscos no Espírito Santo e em São Paulo, respectivamente, pois foi fundamental para a execução do trabalho em um dos capítulos.

Agradeço aos colegas chilenos Luís Salas, Joselyn Büchner e Daniela Toledo da Universidad Austral de Chile, pelo auxílio na coleta e no experimento de fisiologia com os moluscos. Aprender técnicas e manuseio de equipamentos com vocês foram essenciais para minha formação.

Aos colegas da turma de doutorado e do mestrado do PPGCMT, pelas conversas, momentos de distrações e animações, que são importantes nesse meio acadêmico, para que não fiquemos doentes.

Agradeço a minha esposa Índira Oliveira da Luz por todo amor e compreensão, pelo companheirismo em todas as etapas do processo desde as coletas, análise de dados, sugestões e escrita do trabalho. Obrigado por demonstrar carinho e amor fiel, onde seu amor e companheirismo foram importantes.

Meus eternos agradecimentos a minha família, que aqui são traduzidas por minhas tias Vera e Lilia, minha mãe Sueli, meu irmão Juliano e sua esposa Érica, aos meus sogros Adélia e Irandir, a minha cunhada Adeilma, meu compadre Plínio e, meu afilhado Pedro Seixas por todo apoio moral, logístico e financeiro. Este apoio de todos vocês foram essenciais para nosso percurso longe de casa e por sempre estarem disponíveis, apoiando nossos sonhos.

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho e conquista dessa etapa, meus sinceros agradecimentos.

RESUMO

Dos grupos de invertebrados marinhos, o filo Mollusca é o segundo maior grupo do reino Animal, sendo a classe Gastropoda a maior em número de espécies. Entre os gastrópodes, os da família Littorinidae são os mais comuns habitando a maioria dos habitats entremarés em todo o mundo. No Brasil, a espécie *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) distribui-se por toda a costa, onde já foram realizados alguns estudos sobre genética, herbivoria e aspectos ecológicos, como densidade populacional. Esta tese foi dividida em três capítulos, em busca de preencher lacunas sobre a biologia e ecologia dessa espécie. Desta forma, o capítulo um teve como objetivos: caracterizar as desovas e o desenvolvimento larval da espécie. O capítulo dois trata-se de uma abordagem da morfometria da espécie com enfoque do tamanho em relação a diferentes latitudes na costa brasileira. O capítulo três analisa a utilização de cracas mortas por machos e fêmeas de *E. lineolata*, e o consumo de oxigênio destes animais quando submetidos a condições submersas e emersas. *Echinolittorina lineolata* apresenta desovas pelágicas e desenvolvimento larval misto. Em relação à morfometria, nossos resultados indicaram que os animais apresentam um gradiente de tamanho parcialmente consistente com a regra de Bergmann, com exceção na latitude 23°. Das variáveis morfométricas, o comprimento e a largura da concha são as variáveis mais representativas que influenciam os animais nas diferentes latitudes. Estas variáveis também foram representativas entre machos e fêmeas, sendo as fêmeas mais predominantes em todas as latitudes, com comprimento e largura das conchas maiores. Quando ao uso do habitat, nesse caso, ocupação das cracas, os indivíduos de *E. lineolata* ocuparam mais de 50% das cracas mortas em todo e a taxa maior de consumo de oxigênio foi quando os gastrópodes estiveram submersos. O uso das cracas durante todo período estudado principalmente pelas fêmeas, pode estar relacionada com a proteção mecânica e contra dessecação, uma vez que os animais estão diretamente expostos à ação das ondas, sendo o maior de consumo de oxigênio quando os animais estiveram submersos.

Palavras-chave: comprimento, consumo de oxigênio, desenvolvimento larval, gastrópodes, Littorinidae.

ABSTRACT

Of the marine invertebrate groups, the Mollusca phylum is the second largest group of the Animal kingdom, the Gastropoda class being the largest in number of species. Among the gastropods, those of the Littorinidae family are the most common inhabiting the majority of habitats intertidal worldwide. In Brazil, the species *Echinolittorina lineolata* (d' Orbigny, 1840) is distributed throughout the coast, where some studies on genetics, herbivory and ecological aspects have already been carried out, such as population density. This thesis was divided in three chapters, in search of to fill gaps on the biology and ecology of this species. In this way, chapter one had as objectives: to characterize the spawnings and the larval development of the species. Chapter two is an approach to the morphometry of the species with a focus on size in relation to different latitudes on the Brazilian coast. Chapter three analyzes the use of dead barnacles by males and females of *E. lineolata*, and the oxygen consumption of these animals when submitted to submerged and emergent conditions. *Echinolittorina lineolata* shows pelagic spawning and mixed larval development. Regarding morphometry, our results indicated that the animals present a size gradient partially consistent with the Bergmann rule, with the exception of latitude 23 °. Of the morphometric variables, the length and the width of the shell are the most representative variables that influence the animals in the different latitudes. These variables were also representative among males and females, with females being more predominant in all latitudes, with length and width of the larger shells. When using the habitat, in this case occupation of the barnacles, the individuals of *E. lineolata* occupied more than 50% of the dead barnacles throughout and the highest rate of oxygen consumption was when the gastropods were submerged. The use of barnacles throughout the period studied mainly by females may be related to mechanical protection and desiccation, since the animals are directly exposed to the action of the waves, being the largest one of oxygen consumption when the animals were submerged.

Keywords: length, oxygen consumption, larval development, gastropods, Littorinidae.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figure 1 Schematic drawing of capsule structure, for measurements: total capsule diameter (CD), total capsule height (CH), and egg diameter (ED)..... 28
- Figure 2 Copulation of *Echinolittorina lineolata*. The male, smaller in size than female, is positioned on the right side of the female, where it inserts the penis at the mantle border 28
- Figure 3 Embryonic and larval development of *Echinolittorina lineolata*. (A) Single egg capsule; (B) two blastomeres (2 h 32 min); (C) four blastomeres (4 h 35 min); (D) embryos showing animal poles (micromeres) and vegetal poles (macromeres) (5 h 30 min); (E) 16 blastomeres, morula (7 h 40 min); (F) gastrula stage (14 h 21 min); (G) initial veliger—preveliger before twist (24 h); (H) veliger larva in the post-torsion stage (48 h); (I) veliger larva coming out of the capsule (96 h); (J) veliger larva free (120 h); and (K) veliger larva at rest. Scale bars\$ 70 mm. Ca: capsule; Eb: embryo; El: cilia; Ey: eyes; Ft: foot; Ma: macromeres; Mi: micromeres; Mv: visceral mass; Sh: shell; Ve: velum..... 29

Capítulo 2

- Figura 1 Mapa de localização das áreas de amostragem (Paracuru/CE – 3°S, Ilhéus/BA – 14°S, Marataízes/ES – 21°S e Bertioga/SP – 23°S) de *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) ao longo da costa brasileira..... 36
- Figura 2 Representação esquemática da espécie *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) com as medidas utilizadas na mensuração morfométrica: (SL – comprimento da concha, SW – largura da concha, AW – largura da abertura da concha e AL – comprimento da abertura da concha)..... 37
- Figura 3 (A) Comprimento da concha dos gastrópodes *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) nas diferentes latitudes da costa brasileira (3°S, 14°S, 21°S e 23°S). (B) Proporcionalidade da concha (definido com a relação entre comprimento e a largura da concha). Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre as médias ($p < 0.05$) – teste *a posteriori* de Tukey..... 39
- Figura 4 Comprimento da concha dos indivíduos machos (M) e fêmeas (F) de *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) em diferentes latitudes na costa brasileira. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre as médias ($p < 0.05$)..... 41

Figura 5	(A) Análise de Componentes Principais das variáveis morfológicas comprimento da concha (SL), largura da concha (SW), comprimento da abertura da concha (AL) e largura da abertura da concha (AW) de <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840) em diferentes latitudes da costa brasileira (3°S, 14°S, 21°S e 23°S) e (B) análise de Componentes Principais das variáveis morfológicas em relação aos indivíduos machos e fêmeas.....	42
Suplemento 1	Locais de amostragem. (A) 3° - Paracuru – Ceará, (B) 14° - Ilhéus – Bahia, (C) 21° - Marataízes – Espírito Santo and (D) 23° - Bertioga – São Paulo.....	52
Suplemento 2	Correlação de Pearson entre as variáveis morfológicas do molusco gastrópode <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840): comprimento da concha (SL), largura da concha (SW), comprimento da abertura da concha (AH) e largura da abertura da concha (AW). As correlações foram estatisticamente significativas a uma significância de 0.05.....	53
Capítulo 3		
Figura 1	Mapa de localização da praia de Pedra Rachada no município de Paracuru, oeste do Ceará, nordeste do Brasil.....	58
Figura 2	Pilares do píer na praia de Pedra Rachada no município de Paracuru, oeste do Ceará, Brasil. Cinco destes pilares eram sorteados a cada amostragem mensal.....	59
Figura 3	Zonação nos pilares do píer na praia de Pedra Rachada no município de Paracuru, oeste do Ceará, Brasil. Amostragem realizada na zona de cracas da espécie <i>Chthamalus bisinuatus</i>	60
Figura 4	Amostras em campo das cracas utilizadas pelos indivíduos de <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840). A) Cracas mortas ocupadas e; B) Cracas mortas vazias.....	60
Figura 5	Modelo experimental utilizado para a Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO) de <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840). (A) Tratamento A – indivíduos foram colocados em câmeras herméticas com presença das cracas e água do mar; (B) Tratamento B – apenas os indivíduos e as cracas mortas em câmeras herméticas, simulando exposição ao ar; (C) Tratamento C – apenas os indivíduos, sem as cracas, em câmeras herméticas, simulando exposição ao ar.....	62
Figura 6	Variação temporal na pluviosidade (a), temperatura do ar (b) e velocidade dos ventos (c) em Paracuru, Ceará, Brasil. Barras cinza: pluviosidade (mm). Linha com triângulos: temperatura do ar (°C). Linha com pontos: velocidade dos ventos (m/s).....	64

Figura 7	Densidade média dos caramujos nas cracas ocupadas (ind./0.01m ² - barras cinza) e ocupação temporal dos caramujos (% - linhas pretas) nas cracas mortas vazias por <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840) em Paracuru, CE, Brasil.....	65
Figura 8	Altura e largura total das conchas (mm) dos machos (M) e das fêmeas (F) de <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840) em Paracuru, CE, Brasil. Letras diferentes: diferença estatística significativa – Teste <i>t</i> -Student ($p < 0.05$).....	67
Figura 9	Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO) de <i>Echinolittorina lineolata</i> (d'Orbigny, 1840) em três tratamentos distintos. (A) Indivíduos submersos com a presença de cracas mortas, (B) Indivíduos expostos ao ar com a presença de cracas mortas e (C) Indivíduos expostos ao ar sem as cracas mortas. Diferentes letras acima das barras indicam diferenças significativas ($p < 0.05$) entre as médias – teste <i>a posteriori</i> de Wilcoxon-Mann-Whitney.....	68

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2

- Tabela 1 – Proporção sexual de *Echinolittorina lineolata* nas diferentes latitudes sul da costa brasileira (3°- Ceará, 14°- Bahia, 21°- Espírito Santo e 23°- São Paulo). $X^2 = chi-square$. *Diferença Estatística Significativa - $\alpha = 0.05$ 40

Capítulo 3

- Tabela 1 – Proporção sexual de machos e fêmeas de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) ocupando as cracas mortas vazias durante março de 2016 a março de 2017 em Paracuru, CE, Brasil..... 66

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	15
2. OBJETIVOS.....	19
2.1. OBJETIVO GERAL	19
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
3. HIPÓTESES	19
4. REFERÊNCIAS	21
5. CAPÍTULO 1 - SPAWNING AND INTRACAPSULAR DEVELOPMENT OF THE INTERTIDAL ZEBRA SNAIL <i>Echinolittorina lineolata</i> (D'ORBIGNY, 1840) (MOLLUSCA, GASTROPODA, LITTORINIDAE)	26
6. CAPÍTULO 2 – MORFOMETRIA DA CONCHA DO MOLUSCO ENTREMARÉS <i>Echinolittorina lineolata</i> (D'ORBIGNY, 1840) EM DIFERENTES LATITUDES DA COSTA BRASILEIRA.	32
MORFOMETRIA DA CONCHA DO MOLUSCO GASTRÓPODE ENTREMARÉS <i>Echinolittorina lineolata</i> (D'ORBIGNY, 1840) EM DIFERENTES LATITUDES DA COSTA BRASILEIRA	33
RESUMO.....	33
INTRODUÇÃO	34
MATERIAL E MÉTODOS.....	36
ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM	36
ANÁLISES ESTATÍSTICAS	38
RESULTADOS	39
DISCUSSÃO	44
AGRADECIMENTOS	47
REFERÊNCIAS	47
MATERIAL SUPLEMENTAR	53
7. CAPÍTULO 3 – “MINHA CRACA, MINHA VIDA”: OCUPAÇÃO DE CRACAS MORTAS (CIRRIPEDIA) POR <i>Echinolittorina lineolata</i> (D'ORBIGNY, 1840) (MOLLUSCA, GASTROPODA, LITTORINIDAE) EM UM AMBIENTE ENTREMARÉS.....	55
“MINHA CRACA, MINHA VIDA”: OCUPAÇÃO DE CRACAS MORTAS (CIRRIPEDIA) POR <i>Echinolittorina lineolata</i> (D'ORBIGNY, 1840) (MOLLUSCA, GASTROPODA, LITTORINIDAE) EM UM AMBIENTE ENTREMARÉS	56

RESUMO	56
INTRODUÇÃO	57
MATERIAL E MÉTODOS	58
ÁREA DE ESTUDO	58
DELINEAMENTO AMOSTRAL.....	59
TAXA DE CONSUMO DE OXIGÊNIO (TCO).....	62
ANÁLISE DOS DADOS	64
RESULTADOS	65
DISCUSSÃO	69
REFERÊNCIAS	72
8. CONSIDERAÇÕES FINAIS	76

1. INTRODUÇÃO GERAL

Dentre todos os ambientes marinhos, os costeiros estão entre os mais produtivos do planeta, por servirem de abrigo para várias espécies da flora e fauna, principalmente as de valor econômico (NYBAKKEN, 1997; PEREIRA; SOARES-GOMES, 2002; TUNNELL, 2007). As espécies desses ambientes podem mostrar distribuições não aleatórias ao longo do eixo vertical perpendicular à costa. Estas distribuições são reguladas principalmente por um forte gradiente de condições ambientais, o que resulta em um padrão conhecido como zonação (STEPHENSON; STEPHENSON, 1949; LEWIS, 1964; BALLESTEROS; ROMERO, 1988; CHAPPIUS et al., 2014). Em costões rochosos é observado um padrão de zonação vertical, no qual podem ser encontradas diversas associações de organismos dispostas tipicamente em faixas horizontais sendo estas visíveis em relação aos níveis da maré (STEPHENSON; STEPHENSON, 1949; LEWIS, 1964;; HARLEY; HELMUTH, 2003; BERTNESS et al., 2006; BORTHAGARAY; CARRANZA, 2007; STICKLE et al. 2017).

Nestes ecossistemas entremarés, os organismos vivem entre as linhas de água de baixa e alta maré diariamente, experimentando uma exposição a condições marinhas e terrestres (HARLEY; HELMUTH, 2003; STICKLE et al. 2017). A zonação por um padrão de distribuição de espécies não é homogênea e muda de acordo com fatores abióticos e bióticos do ambiente (CHAPPIUS et al., 2014). Quanto a zonação por tamanho de indivíduos, Vermeij (1972) propôs que em um gradiente de distribuição vertical, o tamanho da concha dos gastrópodes tende a aumentar em direção ao supralitoral para espécies características da franja do supralitoral (gradiente tipo 1) enquanto espécies típicas de níveis inferiores da região entremarés tendem a uma diminuição da concha (gradiente tipo 2), o que seria causado por fatores biológicos como a competição intraespecífica, disponibilidade de alimento, predação, densidade e fatores físicos como temperaturas extremas e salinidade.

Algumas espécies de moluscos, como os da família Littorinidae, têm sido reconhecidas como indicadores de zonas litorâneas específicas (CHELAZZI; VANNINI, 1980), constituindo componentes abundantes das comunidades de costões rochosos globais e geralmente dominam o recurso espacial de região entremarés (LITTLE; KITCHING, 1996). As espécies de invertebrados marinhos, especialmente as de entremarés, são caracterizadas por grandes populações com ampla distribuição e variabilidade genética (BERGER, 1983; SALLOUM; SILVA; SOLFERINI, 2018). Durante as marés altas, os habitats entremarés são submetidos ao movimento da água causado pelas ondas (DENNY; WETHEY, 2001). Os invertebrados entremarés, como os moluscos, são rotineiramente submetidos a estresses periódicos, incluindo

dessecação e irradiação solar, alterações na salinidade, pH e concentração de oxigênio (SEGURA et al., 2014; PECHENICK et al., 2016). As distribuições latitudinais das espécies, por exemplo, são frequentemente presumidas limitadas pela temperatura (SUNDAY et al., 2012), e as adaptações fisiológicas e comportamentais à temperatura são induzidos pelo clima. A latitude é (em larga escala) altamente correlacionada com a temperatura do ar e da água, e as populações podem experimentar regimes térmicos muito diferentes, com essa variação sendo potencialmente muito maior do que a variação sazonal experimentada por uma única população (DARNELL; DARNELL, 2018).

As influências ambientais afetam não somente o tamanho populacional, mas também o tamanho ou biomassa dos indivíduos que compõem as populações naturais. O tamanho corporal é um traço quantitativamente muito importante, pois influencia o *fitness*, determinando tanto a habilidade de sobrevivência quanto a de reprodução (SCHMIDT-NIELSEN, 1984). Indivíduos maiores tendem a apresentar maior longevidade e, além disto, maior biomassa corporal também está muitas vezes associada à maior fecundidade e ao sucesso reprodutivo (WANG et al., 2009). A variação morfológica entre os indivíduos de uma mesma espécie pode ser usada para discriminar “estoques fenotípicos” os quais são definidos como grupos com crescimento, mortalidade e taxas reprodutivas semelhantes (CADRIN, 2000).

Os ecólogos discutem que a forma e o tamanho de um organismo devem caracterizar mais precisamente aspectos como alimentação, uso de micro-habitat, pressão seletiva, competição, predação, etc., visto que a morfometria de um organismo é o resultado final (ao menos em um determinado momento) de sua evolução. Compreender os padrões de variação morfológica e suas causas evolutivas está entre os principais objetivos da ecologia funcional (CADRIN; SILVA, 2005; PIE; TRANIELLO, 2006). Para os moluscos, a variação morfológica tem sido frequentemente interpretada como o resultado da plasticidade fenotípica (KNOWLTON, 2000). A variação na forma e na cor da concha em diferentes populações tem sido amplamente estudada como uma ferramenta para entender processos de adaptação sob condições ambientais distintas (SILVA et al., 2013). De acordo com Vermeij (1972) ao longo de um gradiente vertical, os tamanhos das conchas de moluscos gastrópodes, das espécies características do supralitoral tendem a aumentar de níveis mais baixos da maré para níveis superiores.

Dos grupos de invertebrados marinhos, o filo Mollusca é um dos maiores do reino Animal, constituído por organismos de hábitos bem diversificados (RUPPERT; FOX; BARNES, 2005; MATTHEWS-CASCON; ROCHA-BARREIRA, 2016), sendo a classe Gastropoda a mais diversificada com mais de 70.000 espécies viventes (BRUSCA; BRUSCA,

2007; HICKMAN et al., 2013). Entre os gastrópodes, os da família Littorinidae são os mais comuns e habitam a maioria dos ambientes de entremarés em todo o mundo (REID; DYAL; WILLIAMS, 2012). No Brasil, para espécies da família Littorinidae, são documentados apenas dois gêneros na costa continental: *Echinolittorina* Habe, 1956 e *Littoraria* Griffith e Pidgeon 1834 (RIOS, 1994; MAGALHÃES, 1998; REID, 2002). Anteriormente, o gênero *Echinolittorina* era conhecido como *Nodilittorina*, o qual foi dividido em quatro gêneros (*Echinolittorina*, *Austrolittorina*, *Afrolittorina* e *Nodilittorina*.), onde a espécie *Nodilittorina lineolata* d'Orbigny 1840, foi incluída, juntamente com mais 49 espécies, no gênero *Echinolittorina* (REID, 2002; WILLIAMS; REID; LITTLEWOOD, 2003).

O gênero *Echinolittorina* pode ser encontrado em todos os continentes do planeta, com exceção da Antártida, sendo frequente nas regiões tropicais e subtropicais (BANDEL; KADOLSKY, 1982; MCQUAID, 1996, REID, 2009). Espécies desse gênero são comumente encontradas sobre superfícies consolidadas, sendo o maior gênero da família Littorinidae com um total de 60 espécies viventes (REID, 2009). A espécie *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840), conhecida popularmente como “caramujo zebra” e originária do Caribe, está distribuída em toda a costa do Brasil e no Uruguai (WILLIAMS; REID, 2004; REID, 2009). Esta espécie é a única do gênero *Echinolittorina* habitando as costas rochosas do litoral continental brasileiro (ANDRADE et al., 2003; WILLIAMS & REID, 2004).

Em costões rochosos, *Echinolittorina lineolata* ocorre desde a faixa de cirripédios e bivalves, no mediolitoral superior (em alguns afloramentos estes gastrópodes chegam a ficar submersos durante a maré alta) até o supralitoral (MAGALHÃES, 1998; REID, 2009). São animais sem dimorfismo sexual nas conchas, dioicos com fecundação interna e desenvolvimento larval pelágico. Quanto ao estágio larval do gênero, foi observado que para o gênero *Echinolittorina*, estima-se que dura cerca de quatro semanas os indivíduos apresentem uma capacidade de dispersão de até 1.400 km (WILLIAMS; REID, 2004). Espécies com estágio larval de vida livre, natação livre e alimentação (plancetotrófica) são capazes de se dispersar para distâncias mais longas, o que promove o intercâmbio de indivíduos entre populações (PALUMBI, 1994).

Estudos experimentais realizados com *E. lineolata* sugerem que a espécie seleciona ativamente a região do mediolitoral, na qual o cirripédio *Chthamalus bisinuatus* é o invertebrado sésil dominante, funcionando como substrato para o desenvolvimento do biofilme (APOLINÁRIO et al., 1999, BUENO et al., 2010). Esses gastrópodes são raspadores do substrato, considerados herbívoros, alimentando-se de microalgas e do biofilme microbiano presente nas rochas (APOLINÁRIO et al., 1999). As cracas são invertebrados filtradores e

convertem a biomassa pelágica em biomassa bêntica, que eventualmente sustenta os níveis tróficos superiores nas cadeias alimentares bentônicas (ANDERSON, 1994). Sabe-se que as ostras, por exemplo, fornecem um substrato sólido em áreas dominadas por substrato mole (em manguezais, marismas, estuários), o que permite a movimentação dos gastrópodes para sua alimentação, além de servirem como refúgios contra predadores, resultando numa maior sobrevivência dos jovens e, conseqüentemente, num aumento da densidade (UNDERWOOD; BARRETT, 1990; MINCHINTON; ROSS, 1999). Além disso, a maior complexidade fornecida pelo substrato secundário pode fornecer abrigo contra as condições climáticas extremas (LOHSE, 1993).

Estudos com litorínídeos, que foram desenvolvidos na costa brasileira, abordaram diversas temáticas, como genética de populações de *Echinolittorina lineolata*, *Littoraria flava* e *Littoraria angulifera* (ANDRADE; MAGALHAES; SOLFERINI, 2003; ANDRADE; MEDEIROS; SOLFERINI, 2005), aspectos ecológicos das espécies *Littoraria flava* (ANDRADE; SOLFERINI, 2006; CARDOSO; COSTA; LOUREIRO, 2007), *Echinolittorina lineolata* (MAGALHAES, 1998; BUENO et al., 2010) e morfologia de *Littoraria angulifera* (TANAKA; MAIA, 2006). Fatores como comportamento de acasalamento e os efeitos oceanográficos podem influenciar a diversidade genética e a estrutura populacional em *E. lineolata* (SALLOUM; SILVA; SOLFERINI, 2018). O conhecimento da história natural e das características oceanográficas locais pode ajudar a explicar os padrões genéticos contrastantes observados em populações naturais de espécies como *E. lineolata* (SALLOUM; SILVA; SOLFERINI, 2018).

Por serem organismos de fácil coleta, abundantes e amplamente distribuídos, os gastrópodes litorínídeos são considerados excelentes modelos ecológicos para estudos da região entremarés (NG et al., 2011). Tradicionalmente utilizados em estudos de distribuição e abundância em resposta a temperatura em costões rochosos (e.g. VERMEIJ, 1972; MILLER; DENNY, 2011; MARSHALL; CHUA, 2012), e como bioindicadores de impacto ambiental em manguezais e/ou estuários (e.g., TANAKA; MAIA, 2006; ATALAH; CROWE, 2012; MAIA; LIMA-VERDE; ROLEMBERG, 2010; MELO; MAIA; ROCHA-BARREIRA, 2012).

Diversas espécies da família Littorinidae estão sendo utilizadas para monitorar efeitos de mudanças climáticas (e.g. CHAPPERON; SEURONT 2010; MARSHALL; MCQUAID; WILLIAMS, 2010; MARSHALL; BAHARUDDIN; MCQUAID, 2013; NG et al., 2017, SEURONT; NG; LATHLEAN, 2018). Isso porque, geralmente, esses organismos vivem nos níveis mais altos de maré (supralitoral) e podem, portanto, viver perto de seus limites fisiológicos, além de exibem uma ampla gama de comportamentos termorreguladores

(CHAPPERON; SEURONT, 2010). A maioria dos estudos foi desenvolvida nas regiões sul e sudeste do Brasil, e para a espécie *Echinolittorina lineolata* ainda existem lacunas sobre reprodução, desenvolvimento, fisiologia e ecologia populacional. Dessa forma, esta tese contribui sobre aspectos da biologia da espécie *Echinolittorina lineolata*, como questões sobre desova e desenvolvimento embrionário e larval, e aspectos ecológicos, como caracterização morfométrica em relação à latitude e uso de hábitat na zona entremarés através da ocupação temporal das cracas vazias.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

- Estudar o desenvolvimento embrionário e larval, morfometria da concha e análise do uso do hábitat do molusco *E. lineolata*.

2.2. Objetivos específicos

- Observar a cópula e caracterizar as cápsulas de ovos e o desenvolvimento embrionário da espécie em condições de laboratório;
- Avaliar a variação morfométrica dos gastrópodes em relação a um gradiente latitudinal na costa brasileira;
- Analisar o uso de cracas mortas e o consumo de oxigênio pelos gastrópodes em uma zona entremarés.

3. HIPÓTESES

Capítulo 2 - Morfometria da concha do molusco gastrópode entremarés *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) em diferentes latitudes da costa brasileira

- (a) Há um aumento do tamanho do corpo (concha), conforme aumento da latitude em diferentes ecorregiões marinhas;
- (b) A proporção sexual é de 1 macho para 1 fêmea em todas as latitudes;
- (c) Fêmeas e machos diferem quanto as variáveis morfométricas.

Capítulo 3 - “Minha craca, minha vida”: ocupação de cracas mortas (Cirripedia) por *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) (Mollusca, Gastropoda, Littorinidae) em um ambiente entremarés

- (a) A ocupação das cracas mortas pelos caramujos *E. lineolata* é temporal;
- (b) A proporção sexual dos indivíduos que ocupam as cracas vazias é de 1:1;
- (c) Existe diferença nos tamanhos dos indivíduos considerando os sexos e;
- (d) Os animais quando emersos têm menores taxas de consumo de oxigênio em relação aos submersos.

4. REFERÊNCIAS

- ANDERSON, D.T. **Barnacles. Structure, Function, Development, and Evolution.** Chapman & Hall, London. 1994.
- ANDRADE, S. C. S.; MAGALHÃES, C. A.; SOLFERINI, V. N. Patterns of genetic variability in Brazilian Littorinids (Mollusca): a macrogeographic approach. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 41, n. 4, p. 249-255, 2003.
- ANDRADE, S. C. S.; MEDEIROS, H. F.; SOLFERINI, V. N. Homogeneity test of Hardy-Weinberg deviations in Brazilian littorinids: Evidence for selection? **Journal of Molluscan Studies**, v. 71, n. 2, p. 167-174, 2005.
- ANDRADE, S. C. S.; SOLFERINI, V. N. The influence of size on the radula of *Littoraria angulifera* (Gastropoda: Littorinidae). **Malacologia**, v. 49, n. 1, p. 1-5, 2006.
- ANDRADE, S. C. S.; SOLFERINI, V. N. Transfer experiment suggests environmental effects on the radula of *Littoraria flava* (Gastropoda: Littorinidae). **Journal of Molluscan Studies**, v. 72, n. 1, p. 111-116, 2005.
- ANDRADE, S.C.S.; MAGALHÃES, C.A.; SOLFERINI, V.N. Patterns of genetic variability in Brazilian littorinids (Mollusca): a macrogeographic approach. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41: 249–255, 2003.
- APOLINÁRIO, M.; COUTINHO, R.; BAETA-NEVES, M. H. Periwinkle (Gastropoda: Littorinidae) habitat selection and its impact upon microalgal populations. **Revista Brasileira de Biologia**, 59, 211–218, 1999.
- ATALAH, J.; CROWE, T. P. Nutrient enrichment and variation in community structure on rocky shores: The potential of molluscan assemblages for biomonitoring. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 99, p. 162-170, 2012.
- BALLESTEROS, E.; ROMERO, J. Zonation patterns in tideless environments (Northwestern Mediterranean): looking for discontinuities in species distributions. *Investig. Pesq.* 52, 595-616, 1988.
- BANDEL, K.; KADOLSKY, D. Western Atlantic species of *Nodilittorina* (Gastropoda: Prosobranchia): comparative morphology and its functional, ecological, phylogenetic and taxonomic implications. **The Veliger**, v. 25, p. 1-42, 1982.
- BERGER, E.M. **Population genetics of marine gastropods and bivalves.** In: edited by Academic Press, London, 1983.
- BERTNESS, M. D.; CRAIN, C. M.; SILLIMAN, B. R.; BAZTERRICA, M. C.; REYNA, M. V.; HILDAGO, F.; FARINA, J. K. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. **Ecological Monographs**, v. 76, n. 3, p. 439-460, 2006.
- BORTHAGARAY, A. I.; CARRANZA, A. Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. **Acta Oecologica**, v. 31, n. 3, p.

243-250, 2007.

BRUSCA, R.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. 2ª ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A, 2007.

BUENO, M.; MOSER, G. A. O.; TOCCI, B. R. C.; FLORES, A. A. V. Retention-favorable timing of propagule release in barnacles and periwinkles. **Marine Ecology Progress Series**, v. 414, p. 155-165, 2010.

CADRIN, S. X. Advances in morphometric identification of fishery stocks. **Reviews in Fish biology and Fisheries**, v. 10, n. 1, p. 91-112, 2000.

CADRIN, S. X.; SILVA, V. M. Morphometric variation of yellowtail flounder. **ICES Journal of Marine Science**, v. 62, n. 4, p. 683-694, 2005.

CARDOSO, R. S.; COSTA, D. S.; LOUREIRO, V. F. Mating behaviour of the marine snail *Littoraria flava* (Mollusca: Caenogastropoda) on a boulder shore of south-east Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 87, n. 4, p. 947-952, 2007.

CHAPPERON, C.; SEURONT, L. Behavioral thermoregulation in a tropical gastropod: links to climate change scenarios. **Global Change Biology**, v. 17, n. 4, p. 1740-1749, 2011.

CHAPPUIS, E.; TERRADAS, M.; CEFALI, M. E.; MARIANI, S.; BALLESTEROS, E. Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 147, p. 113-122, 2014.

CHELAZZI, G.; VANNINI, M. Zonation of Intertidal Molluscs on Rocky Shores of Southern Somalia. **Estuarine and Coastal Marine Science**, 10(25), 569-583, 1980.

DARNELL, M. Z.; DARNELL, K. M. Geographic variation in thermal tolerance and morphology in a fiddler crab sister-species pair. **Marine Biology**, v. 165, n. 2, p. 26, 2018.

DENNY, M., & WETHEY, D. Physical processes that generate patterns in marine communities. **Marine Community Ecology**, 3-37, 2001.

HARLEY, C. D. G; HELMUTH, B. S. T. Local-and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. **Limnology and Oceanography**, v. 48, n. 4, p. 1498-1508, 2003.

HICKMAN, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A.; KEEN, S. L. Moluscos. In: **Princípios integrados de Zoologia**. Guanabara Koogan, 2013. P. 345-378.

KNOWLTON, N. 2000. Molecular genetic analyses of species boundaries in the sea. **Hydrobiologia**, v. 420, p. 73-90, 2000.

LEWIS, J. R. **The ecology of rocky shore**. English Universities Press, 323p. London, 1964.

LITTLE, C.; KITCHING, J. A. **The Biology of Rocky Shores**. Oxford University Press, Oxford, England, 1996.

- LOHSE, D. P. The effects of substratum type on the population dynamics of three common intertidal animals. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 173, n. 1, p. 133-154, 1993.
- MAGALHAES, C. A. Density and shell-size variation of *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1840) in the intertidal region in southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 378, n. 1-3, p. 143-148, 1998.
- MAIA, R. C.; LIMA-VERDE, F. B.; ROLEMBERG, K. F. Padrões de distribuição vertical e horizontal de *Littoraria angulifera* (Lamarck, 1822) nos estuários dos rios Ceará e Pacoti, Estado de Ceará. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 43, n. 2, p. 32-39, 2010.
- MARSHALL, D. J.; BAHARUDDIN, N.; MCQUAID, C. D. Behaviour moderates climate warming vulnerability in high-rocky-shore snails: interactions of habitat use, energy consumption and environmental temperature. **Marine Biology**, v. 160, n. 9, p. 2525-2530, 2013.
- MARSHALL, D. J.; CHUA, T. Boundary layer convective heating and thermoregulatory behaviour during aerial exposure in the rocky eulittoral fringe snail *Echinolittorina malaccana*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 430, p. 25-31, 2012.
- MARSHALL, D. J.; MCQUAID, C. D.; WILLIAMS, G. A. Non-climatic thermal adaptation: implications for species' responses to climate warming. **Biology Letters**, p. rsbl20100233, 2010.
- MATTHEWS-CASCON, H.; ROCHA-BARREIRA, C. A. Mollusca. In: FRANSOZO, A. & M.L. NEGREIROS-FRANSOZO (org.). **Zoologia dos Invertebrados**. 1a edição, Rio de Janeiro: Roca, 2016.
- MCQUAID, C. D. Biology of the gastropod family Littorinidae: 2. Role in the ecology of intertidal and shallow marine ecosystems. **Oceanography and Marine Biology**. Ann. Rev. 34: 263-302. 1996.
- MELO, C. G. B.; MAIA, R. C.; ROCHA-BARREIRA, C. de A. Shell morphology variation and population density of *Littoraria angulifera* (Molusca: Gastropoda) in mangrove forests of Ceará state, Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar (Brazil)**, 2012.
- MINCHINTON, T. E.; ROSS, P. M. Oysters as habitat for limpets in a temperate mangrove forest. **Australian Journal of Ecology**, v. 24, n. 2, p. 157-170, 1999.
- NG, T. P., DAVIES, M. S., STAFFORD, R., & WILLIAMS, G. A. Mucus trail following as a mate-searching strategy in mangrove littorinid snails. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 3, p. 459-465, 2011.
- NG, T. P.; LAU, S. L.; SEURONT, L.; DAVIES, M. S.; STAFFORD, R.; MARSHALL, D. J.; WILLIAMS, G. A. Linking behaviour and climate change in intertidal ectotherms: insights from littorinid snails. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 492, p. 121-131, 2017.
- NYBAKKEN, J. W. **Marine Biology: an ecological approach**. 4. ed., California: Addison

Wesley, Longman, 481p, 1997.

PALUMBI, S. R. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, p. 547–572, 1994.

PECHENIK, J. A., CHAPARRO, O. R., PILNICK, A., KARP, M., ACQUAFREDDA, M., BURNS, R. Effects of embryonic exposure to salinity stress or hypoxia on post-metamorphic growth and survival of the polychaete *Capitella teleta*. **Biological Bulletin**, v. 231, p. 103–112, 2016.

PEREIRA, R. C.; SOARES-GOMES, A. *Biologia Marinha*. **Rio de Janeiro: Interciência**, v. 1, 2002.

PIE, M. R.; TRANIELLO, J. F. A. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. **Journal of Zoology**, v. 271, n. 1, p. 99-109, 2007.

REID, D. G. Morphological review and phylogenetic analysis of *Nodilittorina* (Gastropoda: Littorinidae). **Journal of Molluscan Studies**, v. 68, p. 259–281, 2002.

REID, D. G. The genus *Echinolittorina* Habe, 1956 (Gastropoda: Littorinidae) in the western Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 2184, p. 1-103, 2009.

REID, D. G.; DYAL, P.; WILLIAMS, S. T. A global molecular phylogeny of 147 periwinkle species (Gastropoda, Littorininae). **Zoologica Scripta**, v. 41, n. 2, p. 125-136, 2012.

RIOS, E. C. **Seashells of Brazil**. 2. ed. Rio Grande: Museu Oceanográfico Prof. E. C. Rios da Fundação Universidade de Rio Grande, 368p. 1994.

RUPPERT, E. E.; FOX, R. S.; BARNES, R. D. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva**. Roca, 2005.

SALLOUM, P. M.; SILVA, M. J.; SOLFERINI, V. N. Fine-scale genetic structure of the periwinkle *Echinolittorina lineolata* (Gastropoda: Littorinidae): the interplay between space and time. **Journal of Molluscan Studies**, 2018.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Scaling: why is animal size so important?** Cambridge, Cambridge University Press, 256p, 1984.

SEGURA, C. J.; CHAPARRO, O. R.; PECHENIK, J. A.; PASCHKE, K. A.; OSORES, S. J. A.; NAVARRO, J. M.; CUBILLOS, V. M. 2014. Delayed effects of severe hypoxia experienced by marine gastropod embryos. **Marine Ecology Progress Series**, v. 510, p. 59–71, 2014.

SEURONT, L.; NG, T. P. T.; LATHLEAN, J. A. A review of the thermal biology and ecology of molluscs, and of the use of infrared thermography in molluscan research. **Journal of Molluscan Studies**, v. 84, n. 3, p. 203-232, 2018.

SILVA, S. E.; SILVA, I. C.; MADEIRA, C.; SALLEMA, R.; PAULO, O. S.; PAULA, J. Genetic and morphological variation in two littorinid gastropods: evidence for recent population expansions along the East African coast. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 108, n. 3, p. 494-508, 2013.

STEPHENSON, T. A.; STEPHENSON, A. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coast. **Journal of Ecology**, 37: 289-305. 1949.

STICKLE, W. B.; CARRINGTON, E; HAYFORD, H. Seasonal changes in the thermal regime and gastropod tolerance to temperature and desiccation stress in the rocky intertidal zone. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 488, p. 83-91, 2017.

TANAKA, M. O.; MAIA, R. C. Shell morphological variation of *Littoraria angulifera* among and within mangroves in NE Brazil. **Hydrobiologia**, v. 559, n. 1, p. 193-202, 2006.

TUNNELL, J. W. **Coral reefs of the southern Gulf of Mexico**. Texas A&M University Press, 2007.

UNDERWOOD, A. J.; BARRETT, G. Experiments on the influence of oysters on the distribution, abundance and sizes of the gastropod *Bembicium auratum* in a mangrove swamp in New South Wales, Australia. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 137, n. 1, p. 25-45, 1990.

WANG, X. C.; JOHNSON, M. W.; DAANE, K. M.; YOKOYAMA, V. Y. Larger olive fruit size reduces the efficiency of *Psytalia concolor*, as a parasitoid of the olive fruit fly. **Biological Control**, v. 49, p. 45-51, 2009.

WILLIAMS, S. T.; REID, D. G. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. **Evolution**, v. 58, p. 2227-2251, 2004.

WILLIAMS, S. T.; REID, D. G.; LITTLEWOOD, D. T. J. A molecular phylogeny of Littorininae (Gastropoda: Littorinidae): unequal evolutionary rates, morphological parallelism, and biogeography of Southern Ocean. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 28, p. 60-86, 2003.

WILLIAMS, S.T.; REID, D.G. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. **Evolution International Journal of Organic Evolution**, v. 58, p. 2227–2251, 2004.

5. CAPÍTULO 1 - Spawning and intracapsular development of the intertidal zebra snail *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) (Mollusca, Gastropoda, Littorinidae)

O artigo “**Spawning and intracapsular development of the intertidal zebra snail *Echinolittorina lineolata* (d'orbigny, 1840) (Mollusca, Gastropoda, Littorinidae)**” foi publicado no periódico **Journal of Shellfish Research** (Vol. 37, No. 5, 1–5, 2018 - DOI: 10.2983/035.037.0519). O artigo descreve a desova e desenvolvimento intracapsular de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) em condições de laboratório, fornecendo novas informações sobre o desenvolvimento embrionário e larval desta espécie. Segue a cópia do artigo publicado no volume de dezembro/18.

SPAWNING AND INTRACAPSULAR DEVELOPMENT OF THE INTERTIDAL ZEBRA SNAIL
ECHINOLITTORINA LINEOLATA (D'ORBIGNY, 1840) (MOLLUSCA,
 GASTROPODA, LITTORINIDAE)

ALISSON S. MATOS,^{1,3*} OSCAR R. CHAPARRO² AND HELENA MATTHEWS-CASCON^{1,3}

¹Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará, Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Bloco 909, Pici, Fortaleza 60455760, Brasil; ²Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile; ³Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará, 3207, Meireles, Fortaleza 60165081, Brasil

ABSTRACT The mating behavior of *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) as well as spawning and larval development was observed in the laboratory. The egg capsules, when deposited, are translucent with a peripheral base and a dome-shaped top with four concentric rings and contain a single white egg. The embryos develop inside the capsules immersed in a gelatinous liquid (albumin). Veliger larvae hatched 96 h after capsule laying and survived free for up to 3 days in the aquarium but did not undergo metamorphosis. *Echinolittorina lineolata* can be considered to have a "mixed" development.

KEY WORDS: embryonic development, veliger, Caenogastropoda, capsules, *Echinolittorina lineolata*

INTRODUCTION

Modes of spawning and development can play major roles in determining the population structure of marine invertebrates (Thorson 1950). Invertebrates present a variety of reproductive and developmental modes that vary both within and between taxa (Moran 1999). It is possible to distinguish two main types of pelagic larvae: lecithotrophic larvae that, although swimming in the plankton, depend on internal nutritional reserves and not on the available phytoplankton, and planktotrophic larvae that feed on the available phytoplankton (Thorson 1950). In addition, it is known that larval stages in pelagic environments are more protected from predation than in the benthic environment (Pechenik 1979, Strathmann et al. 2002).

Members of the Littorinidae family are among the most common dioecious gastropods and inhabit most intertidal habitats around the world (Reid 1989, Reid et al. 2012). Copulation in most species is followed by internal fertilization, with the transfer of sperm to the female assisted by "nurse cells" (Fretter & Graham 1962, Borkowski 1971). Almost all littoral species from tropical and warm environments show planktotrophic development, and most produce planktonic egg capsules as well (Reid 1989). Although a wide variety of types of spawning and development are known among littorinids (reviewed by Bandel 1974, Bandel & Kadolsky 1982, Reid 1989, 1990, Mak 1995), South Atlantic species have been less well studied.

Mileikovsky (1975) classified the types of larval development of 39 littorinid species based on their habitat in the coastal zone. Although it is known that many of the species that inhabit supralittoral zones carry out seasonal vertical migrations, moving downshore toward the water during reproduction to spawn, as in genus *Echinolittorina* (Mileikovsky 1975), little is known about the larval ecology of *Echinolittorina lineolata* (Bueno et al. 2010). In some littorinids, egg capsules that are released into the water can take from 3 to 7 days to hatch in subtropical waters, whereas the following free-swimming veliger stage can remain in the water column from a few days to

several weeks in temperate areas (Fish & Fish 1977, Son & Hong 1998). The larvae of *Echinolittorina hawaiiensis* have a pelagic life of 3–4 wk from spawning to settlement (Struhsaker & Costlow 1968). This study is normally assumed to represent the developmental pattern for all members of the genus *Echinolittorina*; however, no studies have been described for other members of the genus.

The gastropod *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840), commonly known as the "zebra snail", is found from Brazil (Ceará to Rio Grande do Sul) to Uruguay (Williams & Reid 2004, Reid 2009). Despite its wide geographic distribution, studies on its biology, including aspects of reproduction such as spawning and larval development, have not been published. Thus, the objective of this work was to describe the spawning and intracapsular development of *E. lineolata* (d'Orbigny, 1840) under laboratory conditions, providing new information about the embryonic and larval development of this species.

MATERIALS AND METHODS

Study Area and Collection of Animals

In February 2017, adults of *Echinolittorina lineolata* with shell lengths ranging from 4 to 6 mm were collected from the intertidal area of Praia da Pedra Rachada in Paracuru, on the coast of Ceará state, Brazil (3°23'59.32"S 39°0'49.352"W). After collection, the snails were transported in plastic pots to the laboratory. Seawater was collected from the same locality for use in the experiments.

Laboratory Procedures

In the laboratory, approximately 100 animals (there is no sexual dimorphism in shell morphology between males and females) were placed in a glass aquarium with 500 mL of filtered (8-mm filter) seawater, with constant aeration. The animals were fed every other day with 50 mL of pure culture of *Spirulina* sp. The salinity of the seawater in the aquarium varied between 37 and 40 and the temperature between 25°C and 28°C, conditions that were similar to those at the collection site. The aquarium

*Corresponding author. E-mail: alimatos1@gmail.com
 DOI: 10.2983/035.037.0519

water was renewed daily during the experiment, with 100% water changes.

Copulation and Characterization of Spawning

Some individuals were examined while alive, using a stereomicroscope to determine the sex. Males present the penis on the right side of the head. Ten pairs of snails (one male and one female in each pair) were placed in small individual beakers in an attempt to record copulation and the number of capsules spawned by the females. When copulation was noticed, it was measured how long the copulation lasted.

Egg capsules were periodically retrieved from the bottom of the aquarium using a plastic pipette. The spawned capsules from several females were then transferred to Petri dishes where they remained throughout development. Water was renewed every other day during development. Photographs of embryonic development were obtained using an optical light microscope (Olympus SZ61) coupled to a photographic system (Nikon D3100).

Capsules were separated for morphometry. Each capsule ($n = 50$ capsules) was measured at 10X magnification using an optical micrometer to ascertain its maximum diameter and height as well as the maximum egg diameter (Fig. 1), and the eggs were then measured while still inside the capsule. Capsule height was considered to be the distance between the apical end and the basal membrane.

Embryonic and Larval Development

Larval development was followed in 240 capsules kept in four Petri dishes of 9 cm diameter (60 capsules per dish). The Petri dishes were filled with 20 mL of nonaerated seawater. The seawater was changed once a day. The microalgae *Spirulina* sp. was offered to the veliger larvae after hatching to observe veliger growth and settlement (see Fig. 3J, K). As the capsules are transparent, it was possible to observe embryonic development inside the capsule. Each stage of development was recorded by changes in the embryonic morphology, as well as the time spent in each developmental phase. A digital camera (Nikon D3100) attached to a dissecting microscope was used to record the

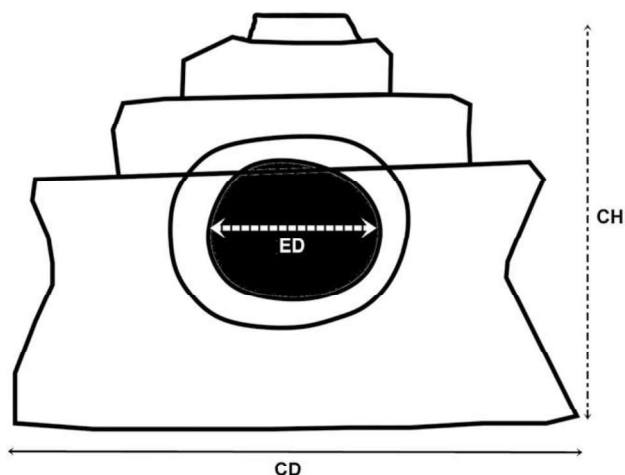


Figure 1. Schematic drawing of capsule structure, for measurements: total capsule diameter (CD), total capsule height (CH), and egg diameter (ED).

larval stages. For estimation of the larval shell growth, larval shell lengths were periodically measured. The snails were then characterized as development phases, encapsulation (when the larvae were still in the capsules), and hatched (when the larvae had left the capsule).

RESULTS

Copulation and Characterization of Spawning

Among all 10 aquaria, it was only able to observe one pair of snails copulating in the laboratory. The male observed was smaller than the female and was positioned on her right side, inserting his penis under the mantle border (Fig. 2). The recorded copulation time was 2 min and 47 sec. In the aquaria, some capsules floated, whereas others sank. Each capsule contained a single white egg, which was surrounded by a layer of albumin. These capsules, when released into the water column, are colorless and transparent, with a peripheral base and a dome-shaped top with four concentric rings. There is a small pore at the center of the base of the capsules, with a thin layer where the larvae hatch. The pore is circular and has an average size of 78.4 ± 7.72 mm ($n = 50$).

As the development proceeded, the capsules did not change color. The mean diameter of the capsules was 156.25 ± 14.55 mm ($n = 50$ capsules), with a height of 101.25 ± 8.06 mm and a mean egg diameter of 80 ± 7.30 mm ($n = 50$ eggs).

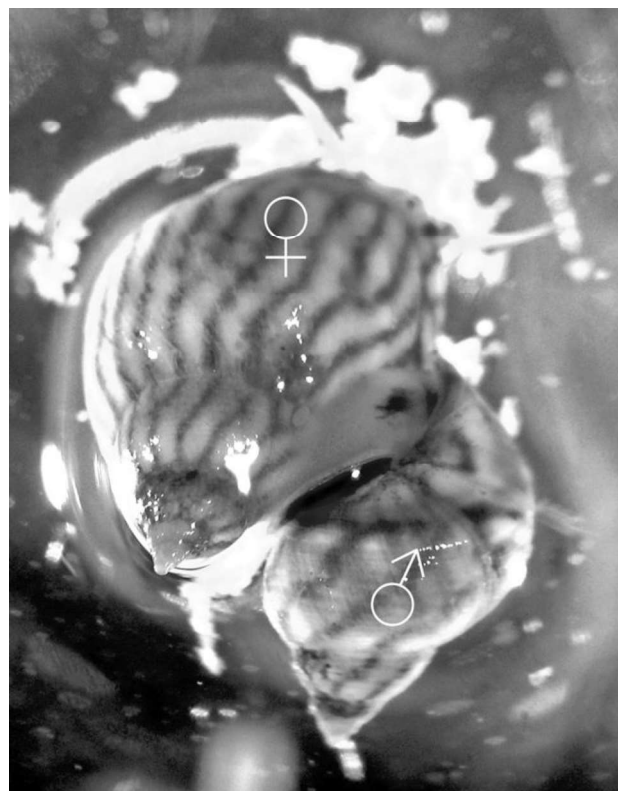


Figure 2. Copulation of *Echinolittorina lineolata*. The male, smaller in size than the female, is positioned on the right side of the female, where it inserts the penis at the mantle border.

Embryonic and Larval Development

The chronological stages of development are summarized in Figure 3. In the case of the particular female in which laboratory copulation was observed, six capsules were released on the first day after copulation, 11 on the second day, 20 on the third, 18 on the fourth, and 23 on the fifth day ($n = 78$ in total).

Freshly deposited spawned capsules are shown in Figure 3, those capsules come from multiple females. The first and second cleavages occurred on average, respectively, at 2 h 32 min (± 0.02 h) and 4 h 35 min (± 0.05 h) after spawning (\pm SE, $n = 186$) (Fig. 3B, C). The third cleavage occurred at 5 h 30 min (± 0.06 h)

(Fig. 3D) and gave rise to micromeres and macromeres. The cleavage was total and spiraled, and no polar lobes were observed. By 7 h 40 min (± 0.15 h), the embryo was composed of 16 cells (Fig. 3E). A ciliated gastrula formed after 14 h 21 min \pm 0.41 h and a few cilia had been developed in the apical region, with the preveliger larvae developing after 24 ± 0.17 h (Fig. 3F, G). At 48 ± 0.58 h, veliger larvae in the post-torsion stage were observed. The protoconch was thin and transparent, covering the entire body except the cephalic region (Fig. 3H).

After 72 ± 1.53 h, the encapsulated veligers were in the post-torsion stage with a thickened shell and a very thin and transparent operculum. The veligers showed circular and rapid

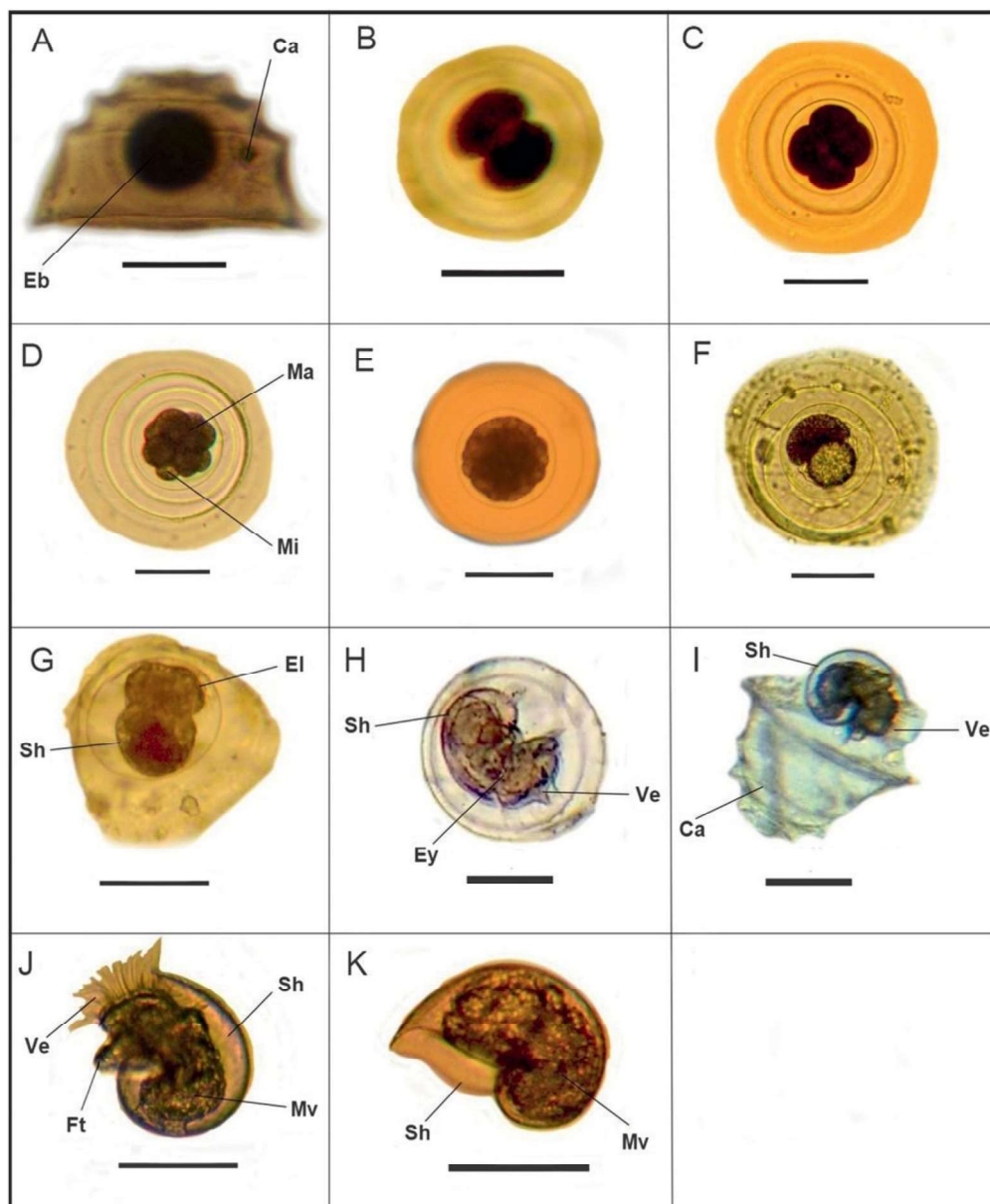


Figure 3. Embryonic and larval development of *Echinolittorina lineolata*. (A) Single egg capsule; (B) two blastomeres (2 h 32 min); (C) four blastomeres (4 h 35 min); (D) embryos showing animal poles (micromeres) and vegetal poles (macromeres) (5 h 30 min); (E) 16 blastomeres, morula (7 h 40 min); (F) gastrula stage (14 h 21 min); (G) initial veliger—preveliger before twist (24 h); (H) veliger larva in the post-torsion stage (48 h); (I) veliger larva coming out of the capsule (96 h); (J) veliger larva free (120 h); and (K) veliger larva at rest. Scale bars = 70 μ m. Ca: capsule; Eb: embryo; El: cilia; Ey: eyes; Ft: foot; Ma: macromeres; Mi: micromeres; Mv: visceral mass; Sh: shell; Ve: velum.

movements, having good capacity for movement while still inside the capsule. Shortly after 96 ± 1.15 h, they were observed to be rotating vigorously, colliding and deforming the membrane covering the albuminous liquid and then hatching from the capsule through a pore at the capsule's base (Fig. 3I).

At 120 ± 0.58 h after spawning, the veligers that hatched were free swimming in the aquarium, moving vertically, and at times, retracting into the shell as if at rest (Fig. 3J, K). Although pieces of rocks were provided in the aquaria, settlement of larvae was not observed.

The growth curve for larval length shows that in the first 24 h, the early larval shells were 46 ± 0.83 mm in length ($n = 240$), reaching a mean length of 95 ± 0.85 mm in the exit stage from the capsule. After 5 days of pelagic life, the larvae reached a maximum average shell length of 108 ± 2.47 mm.

DISCUSSION

Species of littorinids that release planktonic egg capsules probably only release them when females are completely submerged. Thus, spawning is more likely to occur during the high tide of the lunar cycle (Borkowski 1971). In this study, capsular release in aquaria occurred only when the females were submerged. All of the capsules (those capsules that come from multiple females) released by the females in this study contained only a single egg, a characteristic of other members of the genus *Echinolittorina* that also release planktonic egg capsules (Fretter & Graham 1962, Marcus & Marcus 1963, Borkowski 1971, Mak 1995).

Pelagic eggs had been reported in species of *Echinolittorina* and the presence of a large capsule gland indicates that the type of development is the same for all species from this group (Reid 2002). Other species of the genus *Echinolittorina* from the Western Atlantic Ocean (Reid 2009) and Eastern Atlantic Ocean and Atlantic Mediterranean Sea (Reid 2011) also have a single egg capsule, with a flat base and varied number of rings. The pore at the base of the capsule of *Echinolittorina lineolata* from which the larvae emerge may explain why the females do not fix the capsules to a solid substrate, unlike other gastropod species such as *Aurantilaria aurantiaca* (Meirelles & Matthews-Cascon 2005) or *Crepidatella fecunda* (Chaparro et al. 2005). Escape of the larvae from another region of the capsule was never observed; by contrast, apical escape occurs in species of Nassariidae (Pechenik 1975, Zupo & Patti 2009, Lima-Verde & Rocha-Barreira 2011), Muricidae (Vasconcelos et al. 2004), and Buccinidae (Matthews-Cascon & Pereira 2005, Smith & Thatje 2013). During hatching of *Nodilittorina unifasciata*, the veliger breaks free in this region of the concave face as reported (Rudman 1996) similar to that observed in the present study.

Egg capsule identifications may be useful in plankton studies and in understanding the consequent patterns of dispersion among littorinids (Mak 1995, Reid 2009). The capsules of *Echinolittorina lineolata* are considered small compared with those produced by other species in the genus, such as *Echinolittorina vidua* and *Echinolittorina radiata*, whose capsules measure 237 ± 7 mm and 210 ± 10 mm, respectively (Mak 1995). This situation appears to be explained by the small adult, adult size of this species compared with that of the others that have been studied.

The development of *Echinolittorina lineolata* can be considered "mixed," because early stages of development are contained within egg capsules (i.e., development is lecithotrophic during the encapsulated stage), whereas the hatched veligers are planktonic. Some other littorinid species have a similar "mixed" development (Moran 1999). Larvae of many mixed-development gastropods have transient structures that may represent specializations for the consumption of nutritive materials, such as albumin when they are inside capsules (Fretter & Graham 1962, Rivest 1992). In this study, it was possible to observe that the amount of albumin was reduced from spawning to hatching; nothing is known about the biochemical composition of the albumin—whether it is high in lipids or proteins, for example. There is still no evidence of nonplanktonic larvae or incubation of eggs as development mode for any species of *Echinolittorina* (Reid 2002).

It was not possible to observe metamorphosis and settlement of larvae in this study. After hatching, veligers remained in the water column until 5 days. In other *Echinolittorina* species, veligers remained in the plankton for 4 days before settlement (Struhsaker & Costlow 1968), whereas *Littorina brevicula* remained planktonic for 7 days (Son & Hong 1998) and *Epheria turrita* remained planktonic for 8 days (Kolbin & Kulikova 2008). As temperature largely determines the rate of larval development, larvae of tropical littorinids are expected to develop faster (O'Connor et al. 2007). One factor that may influence settlement in the laboratory is the availability of specific substratum. Although pieces of rock were provided for the larvae after they were transferred into an aquarium from the Petri dishes, no larvae settled or metamorphosed in this study. In a study with *Echinolittorina hawaiiensis*, Struhsaker and Costlow (1968) observed that the species settled on all types of rock (palagonite, reef limestone, basalt, and quartz) and on the glass surface, providing that the surfaces were covered with a thin film of algae or debris. Further experiments must be performed before a generalization can be made on stimuli to settlement and metamorphosis in littorinids (Struhsaker & Costlow 1968).

In conclusion, spawning mode and the mixed embryo development of *Echinolittorina lineolata* fit into the pattern described for other members of the genus *Echinolittorina*, such as *Echinolittorina hawaiiensis* (Struhsaker & Costlow 1968), which seems to be characteristic of the genus. This pattern is also observed in other species of the Littorinidae family, including species such as *Epheria turrita*, *Littorina brevicula*, and *Littorina littorea* (Borkowski 1971, Mileikovsky 1975, Son & Hong 1998, Moran 1999, Kolbin & Kulikova 2008). The descriptions provided in this study complement other reproductive aspects that have been described for the genus *Echinolittorina*, requiring studies that indicate development times in many different latitudes to observe whether they are equivalents, as well as the reproductive cycle of the species.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP – PEP-0094-00001.01.123/15) for the financial support. We specially thank J. A. Pechenik for the English revision and for valuable discussion and suggestions.

LITERATURE CITED

- Bandel, K. 1974. Studies on Littorinidae from the Atlantic. *Veliger* 17:92–114.
- Bandel, K. & D. Kadolsky. 1982. Western Atlantic species of *Nodilittorina* (Gastropoda: Prosobranchia): comparative morphology and its functional, ecological, phylogenetic and taxonomic implications. *Veliger* 25:1–42.
- Borkowski, T. V. 1971. Reproduction and reproductive periodicities of south Floridian Littorinidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Bull. Mar. Sci.* 21:826–840.
- Bueno, M., G. A. O. Moser, B. R. C. Tocci & A. A. V. Flores. 2010. Retention-favorable timing of propagule release in barnacles and periwinkles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 414:155–165.
- Chaparro, O. R., C. L. Saldivia, S. V. Pereda, C. J. Segura, Y. A. Montiel & R. Collin. 2005. The reproductive cycle and development of *Crepidatella fecunda* (Gastropoda: Calyptraeidae) from southern Chile. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 85:157–161.
- Fish, J. D. & S. Fish. 1977. The veliger larva of *Hydrobia ulvae* with observations on the veliger of *Littorina littorea* (Mollusca: Prosobranchia). *J. Zool.* 182:495–503.
- Fretter, V. & A. Graham. 1962. British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. London, England: Ray Society. 144 pp.
- Kolbin, K. G. & V. A. Kulikova. 2008. Larval development of the gastropod *Epheria turrita* (Gastropoda: Littorinidae). *Russ. J. Mar. Biol.* 34:333–335.
- Lima-Verde, F. B. & C. A. Rocha-Barreira. 2011. Family Nassariidae Iredale, 1916—*Nassarius vibex* (Say, 1822). In: Matthews-Cascon, H., C. A. Rocha-Barreira & C. A. O. Meirelles, editors. Egg masses of some Brazilian mollusks. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora. pp. 45–46.
- Mak, Y. M. 1995. Egg capsule morphology of five Hong Kong rocky shore littorinids. *Hydrobiologia* 309:53–59.
- Marcus, E. & E. Marcus. 1963. Mesogastropoden von der Küste São Paulos. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz, Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse Jahrgang. pp. 1–105.
- Matthews-Cascon, H. & H. A. Pereira. 2005. Observations on the reproduction of *Pisania pusio* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Gastropoda: Bucinidae) in laboratory. *Trop. Ocean.* 33:159–162.
- Meirelles, C. A. O. & H. Matthews-Cascon. 2005. Spawn and larval development of *Pleuroploca aurantiaca* (Lamarck, 1816) (Gastropoda: Fascioliidae) from northeast Brazil. *Sci. Mar.* 69:199–204.
- Mileikovsky, S. A. 1975. Types of larval development in Littorinidae (Gastropoda: Prosobranchia) of the world ocean, and ecological patterns of their distribution. *Mar. Biol.* 30:129–135.
- Moran, A. L. 1999. Intracapsular feeding by embryos of the gastropod genus *Littorina*. *Biol. Bull.* 196:229–244.
- O'Connor, M. I., J. F. Bruno, S. D. Gaines, B. S. Halpern, S. E. Lester, B. P. Kinlan & J. M. Weiss. 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104:1266–1271.
- Pechenik, J. A. 1975. The escape of veligers from the egg capsules of *Nassarius obsoletus* and *Nassarius trivittatus* (Gastropoda, Prosobranchia). *Biol. Bull.* 149:580–589.
- Pechenik, J. A. 1979. Role of encapsulation in invertebrate life histories. *Am. Nat.* 114:859–870.
- Reid, D. G. 1989. The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 324:1–110.
- Reid, D. G. 1990. A cladistic phylogeny of the genus *Littorina* (Gastropoda): implications for evolution of reproductive strategies and for classification. *Hydrobiologia* 193:1–19.
- Reid, D. G. 2002. Morphological review and phylogenetic analysis of *Nodilittorina* (Gastropoda: Littorinidae). *J. Molluscan Stud.* 68:259–281.
- Reid, D. G. 2009. The genus *Echinolittorina* Habe, 1956 (Gastropoda: Littorinidae) in the western Atlantic Ocean. *Zootaxa* 2184:1–103.
- Reid, D. G. 2011. The genus *Echinolittorina* Habe, 1956 (Gastropoda: Littorinidae) in the eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. *Zootaxa* 2974:1–65.
- Reid, D. G., P. Dyal & S. T. Williams. 2012. A global molecular phylogeny of 147 periwinkle species (Gastropoda, Littorininae). *Zool. Scr.* 41:125–136.
- Rivest, B. R. 1992. Studies on the structure and function of the larval kidney complex of prosobranch gastropods. *Biol. Bull.* 182:305–323.
- Rudman, W. B. 1996. A note on the egg capsule of *Nodilittorina unifasciata* from eastern Australia. *Molluscan Res.* 17:111–114.
- Smith, K. E. & S. Thatje. 2013. Nurse egg consumption and intracapsular development in the common whelk *Buccinum undatum* (Linnaeus, 1758). *Helgol. Mar. Res.* 67:109–120.
- Son, M. H. & S. Y. Hong. 1998. Reproduction of *Littorina brevicula* in Korean waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 70:215–223.
- Strathmann, R. R., T. P. Hughes, A. M. Kuris, K. C. Lindeman, S. G. Morgan, J. M. Pandolfi & R. R. Warner. 2002. Evolution of local recruitment and its consequences for marine populations. *Bull. Mar. Sci.* 70:377–396.
- Struhsaker, J. W. & J. D. Costlow. 1968. Larval development of *Littorina picta* (Prosobranchia, Mesogastropoda), reared in the laboratory. *J. Molluscan Stud.* 38:153–160.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 25:1–45.
- Vasconcelos, P., M. B. Gaspar, S. Joaquim, D. Matias & M. Castro. 2004. Spawning of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* (Gastropoda: Muricidae) in the laboratory: description of spawning behaviour, egg masses, embryonic development, hatching and juvenile growth rates. *Invertebr. Reprod. Dev.* 46:125–138.
- Williams, S. T. & D. G. Reid. 2004. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. *Evolution* 58:2227–2251.
- Zupo, V. & F. P. Patti. 2009. Laboratory spawning, larval development and metamorphosis of the marine snail *Nassarius reticulatus* (L.) (Caenogastropoda, Nassariidae). *Invertebr. Reprod. Dev.* 53:23–31.

6. CAPÍTULO 2 – Morfometria da concha do molusco entremarés *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) em diferentes latitudes da costa brasileira.

Este capítulo fornece um estudo morfométrico da concha, considerando diferentes latitudes e os sexos dos indivíduos. Será submetido, após considerações da banca, à revista **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**.

**MORFOMETRIA DA CONCHA DO MOLUSCO GASTRÓPODE ENTREMARÉS
Echinolittorina lineolata (D'ORBIGNY, 1840) EM DIFERENTES LATITUDES DA
COSTA BRASILEIRA**

**ALISSON SOUSA MATOS^{1,2}, HELENA MATTHEWS-CASCON^{1,2} E OSCAR
CHAPARRO³**

¹Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará, Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Bloco 909, Pici, Fortaleza - 60455760, Brasil;

²Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará, 3207, Meireles, Fortaleza - 60165081, Brasil.

³Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

Resumo

As análises morfométricas são uma das ferramentas bastante utilizadas por terem como objetivo quantificar, analisar e descrever a variação nas formas biológicas nos animais. Neste estudo, examinamos o padrão de variação morfométrica linear da concha entre as populações e entre os sexos do pequeno gastrópode de entremarés *Echinolittorina lineolata*. Os indivíduos foram coletados nas latitudes sul 3°, 14°, 21° e 23° da costa brasileira. Foi utilizado a morfometria tradicional, e as variáveis morfométricas das conchas obtidas foram: comprimento e largura da concha, comprimento e largura da abertura da concha. Nossos resultados indicaram que os animais apresentam um gradiente de tamanho parcialmente consistente com a regra de Bergmann, com exceção na latitude 23°. Das variáveis morfométricas, o comprimento e a largura da concha são as variáveis mais representativas que influenciam os animais nas diferentes latitudes. Estas variáveis também foram representativas entre machos e fêmeas, sendo as fêmeas predominantes em todas as latitudes, com comprimento e largura das conchas maiores.

Palavras-chave: Caramujo, Entremarés, Forma da concha, Littorinidae.

INTRODUÇÃO

A morfometria tem por objetivo quantificar, analisar e descrever a variação nas formas biológicas (ROTH; MERCER, 2000) e apesar dos recentes avanços na genética, a avaliação morfológica ainda é o meio dominante de agrupamento e classificação de espécies (DOYLE; GAMMELL; NASH, 2018). Além disso, os dados morfométricos podem oferecer uma alternativa econômica para inferir parâmetros biológicos fundamentais para populações, porque a forma do corpo é um produto da ontogenia (WALKER; GRAHAME, 2011). As medidas morfométricas são utilizadas por ecólogos como ferramenta para compreender os padrões de variação morfológica e suas causas evolutivas, estando entre os principais objetivos da ecologia funcional (PIE; TRANIELLO, 2007).

A variação morfológica entre os indivíduos de uma mesma espécie pode ser usada para discriminar “estoques fenotípicos”, definidos como grupos com crescimento, mortalidade e taxas reprodutivas semelhantes (CADRIN, 2000). O tamanho corporal de um animal é um traço que influencia o *fitness*, determinando tanto sua habilidade de sobrevivência quanto a de reprodução (WANG et al., 2009). Nos moluscos, especialmente os gastrópodes, o dimorfismo sexual é relatado no tamanho da concha, características radiais na concha e, em menor medida, no formato da concha (PASTORINO, 2007). A descrição do tamanho dos indivíduos de uma população de gastrópodes, por exemplo, tem sido baseada em medições de comprimento das suas conchas (CASAGRANDA; BOUDORESQUE, 2002).

As variações na forma das conchas variam consideravelmente entre diferentes habitats em resposta a fatores ambientais como temperatura e hidrodinâmica (MINTON; GOCHFELD, 2001). A variação da forma da concha dentro das espécies pode ocorrer tanto em uma escala microgeográfica (*e.g.* entre distâncias de metros ou entre diferentes níveis de costa no mesmo local) e em uma escala macrogeográfica (*e.g.* entre regiões distantes) (AVACA et al., 2013). De acordo com Vermeij (1972) ao longo de um gradiente vertical, os tamanhos das conchas das espécies características do supralitoral tendem a aumentar de níveis mais baixos da maré para níveis superiores.

Quanto ao padrão de macroescala, o gradiente latitudinal em relação ao tamanho do corpo foi utilizado para descrever a tendência dos vertebrados endotérmicos, que apresentam em geral um aumento do tamanho do corpo com aumento da latitude ou elevação (MAYR, 1956; OLSON et al., 2009). A costa brasileira apresenta uma grande amplitude latitudinal e inclui três províncias principais com cinco Ecoregiões Marinhas, distribuídos em uma ampla área com alta variabilidade climática (SPALDING et al., 2007). Foi observado que, para os dados climáticos destas cinco Ecorregiões Marinhas do Brasil, há uma tendência de

aquecimento em todas as áreas nas últimas quatro décadas (BERNARDINO et al., 2015). Em diferentes latitudes, um fator que influencia é a temperatura. As temperaturas quanto mais altas, aumentam a taxa de metabolismo de organismos aquáticos e criam estresse fisiológico para as espécies (VAQUER-SUNYER; DUARTE, 2008).

Os litorínídeos são bastante utilizados como modelo em estudos morfométricos, devido à morfologia de estes moluscos variarem plasticamente entre os habitats, com diferenças no tamanho, na forma e nos padrões de crescimento da concha (CHAPMAN, 1995, 1997). A variação da forma de concha intraespecífica entre litorínídeos foi descrita para o gênero *Littorina* (JOHANNESON, 2003), *Littorina saxatilis* (ROLÁN-ALVAREZ, 2007), para espécies do gênero *Littoraria*, como *Littoraria angulifera* (MERKT; ELLISON, 1998; TANAKA; MAIA, 2006), *Littoraria scabra* (SILVA et al., 2013), *Littorina littorea* (DOYLE; GAMMELL; NASH, 2018) e *Echinolittorina australis* (JOHNSON; BLACK, 1999).

A espécie *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) é encontrada em rochas nuas do supralitoral e entre cracas e bivalves mitilídeos nas partes superior e intermediária do mediolitoral (REID, 2009) e também em ambientes artificiais como o do presente estudo. A espécie *E. lineolata* está distribuída da costa brasileira até o Uruguai (REID, 2009). Estes gastrópodes são dioicos, sem dimorfismo sexual nas conchas (REID; DYAL; WILLIAMS, 2012) e os machos seguem ativamente as trilhas de muco das fêmeas antes de iniciar a copulação (NG et al., 2013; SALTIN; SCHADE; JOHANNESON, 2013). A razão sexual é uma das características reprodutivas mais fundamentais em organismos sexuais (WEST, 2009) e a proporção considerada equilibrada é de um macho para uma fêmea (FISHER, 1930). A proporção entre os sexos é estudada para se conhecer o equilíbrio ecobiológico e genético para espécies em ecossistemas terrestres e marinhos (KESHAVARZ; JAHROMI, 2017). Entre os moluscos, a variação na razão sexual e o padrão de um macho para uma fêmea tem sido documentada para bivalves (YUSA; BRETON; HOEH, 2013; ZOUROS, 2013) e gastrópodes (HAYES et al., 2015; YUSA, 2007; YUSA; KITAURA; CAZZANIGA, 2016).

Esta espécie foi escolhida como modelo por ser abundante e distribuída por toda a costa brasileira, por fazer parte de uma família de moluscos gastrópodes que habitam substratos consolidados intermareais naturais e artificiais em boa parte do planeta, principalmente nas regiões tropicais. Os objetivos deste estudo foram (1) observar um gradiente latitudinal em relação ao tamanho do corpo de *Echinolittorina lineolata*, considerando a hipótese de que há um aumento do tamanho, conforme aumenta a latitude e, (2) fornecer um estudo morfométrico da concha, considerando como fatores, a latitude e os sexos dos indivíduos, com a hipótese de que fêmeas e machos diferem quanto as variáveis morfométricas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e amostragem

As áreas de amostragem foram na cidade de Paracuru - Ceará (3°20'S, 39°0'W), Ilhéus - Bahia (14°48'S, 39°1'W), Marataízes - Espírito Santo (21°0'S, 40°48'W) e Bertioga - São Paulo (23°48'S, 46°0'W) (Figura 1). No Ceará (3°S), a amostragem foi realizada em ambiente artificial, especificamente nas colunas de um píer, pois não há formação de costões rochosos cristalinos. Esta área de amostragem está inserida na Ecoregião Marinha Nordeste do Brasil (SPALDING et al., 2007), e possui temperatura média anual de 26,3°C, com máxima de 35°C, e precipitação média anual de 800mm, exposta aos efeitos das chuvas irregulares da região semiárida (ANJOS et al., 2018). Na Bahia (14°S) a coleta foi realizada em um costão rochoso cristalino, localizado na Ecoregião Marinha Leste do Brasil (SPALDING et al., 2007). O clima é tropical, com temperatura média de 24,6 ° C e precipitação anual em torno de 2000 mm (ROCHA FILHO, 1976; SANTANA et al., 2003). No Espírito Santo (21°S) as coletas foram realizadas no costão rochoso, localizado na Ecoregião Marinha Leste do Brasil (SPALDING et al., 2007). O clima é quente, porém, amenizado pelas fortes brisas marinhas. A média anual de precipitação pluviométrica situa-se em torno de 900 mm (PROATER, 2011). Em São Paulo (23°S), a coleta foi realizada na Ecoregião Marinha Sudeste do Brasil (SPALDING et al., 2007). O costão rochoso entremarés é geralmente íngreme, nunca formando grandes plataformas, e as rochas são em sua maioria gnaisse e granito (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998) (Suplemento 1).

As coletas foram realizadas em janeiro de 2017, na estação de verão em toda costa brasileira. Os indivíduos foram coletados manualmente, por esforço de captura durante uma hora, na zona supralitoral de cada ambiente consolidado, com o objetivo de padronizar a amostragem nas diferentes áreas. O esforço foi realizado durante o período de maré baixa diurna de sizígia. A zona supralitoral foi escolhida por ser uma zona indicada na literatura como sendo dominada pelos litorinídeos, em sua maioria adulta e pela sua exposição às condições de emersão (ABSALÃO; ALVES; ROBERG, 1999; MAGALHÃES, 1998; REID, 2009; STEPHENSON; STEPHENSON, 1949).

O material biológico foi coletado mediante licença do IBAMA/SISBIO (n° 53725-1). Indivíduos com conchas danificadas ou erodidas foram descartados das amostras.

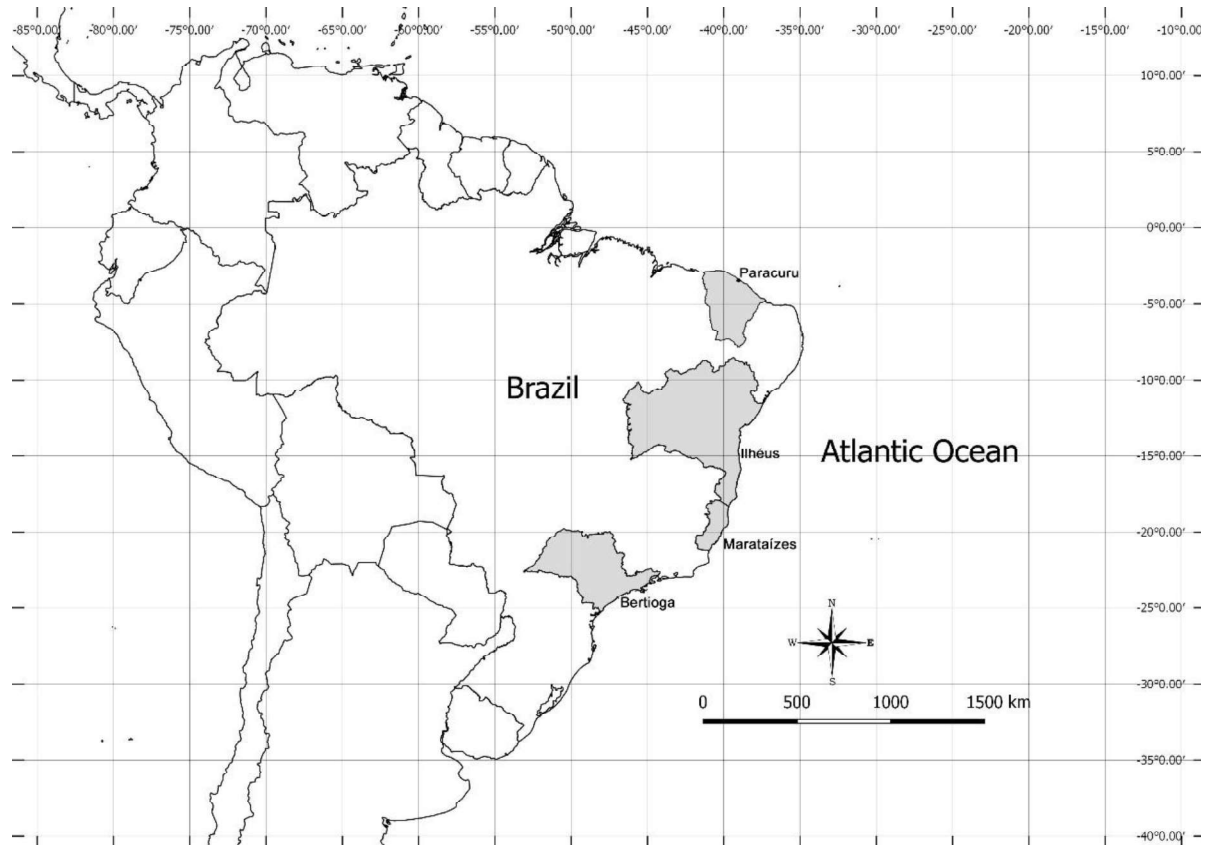


Figura 1: Mapa de localização das áreas de amostragem (Paracuru/CE – 3°S, Ilhéus/BA – 14°S, Marataízes/ES – 21°S e Bertioga/SP – 23°S) de *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) ao longo da costa brasileira.

No Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará, da Universidade Federal do Ceará, os espécimes foram fotografados em microscópio estereoscópico da marca Leica EZ, sendo mensurados o comprimento da concha (SL), largura da concha (SW), comprimento da abertura da concha (AL) e largura da abertura da concha (AW), com auxílio do programa ImageJ (Figura 2). Cada concha foi fotografada em vista ventral, para serem realizadas as medições. Ainda em laboratório, os gastrópodes foram identificados quanto ao sexo, observando-se a presença ou ausência de um pênis atrás do tentáculo direito da cabeça dos animais.

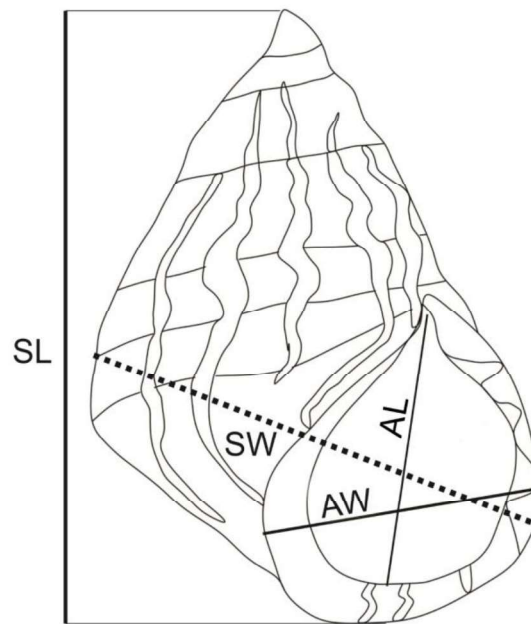


Figura 2: Representação esquemática da espécie *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) com as medidas utilizadas na mensuração morfométrica: (SL – comprimento da concha, SW – largura da concha, AW – largura da abertura da concha e AL – comprimento da abertura da concha).

Análises estatísticas

Para uma padronização e organização dos dados, as localidades foram tratadas por número de latitude em graus, passando de Ceará, Bahia, Espírito Santo e São Paulo para 3°, 14°, 21° e 23°, respectivamente.

Foi realizada uma análise exploratória dos dados morfométricos a fim de verificar *outliers*, homogeneidade, normalidade, correlação e colinearidade (ZUUR; IENO; ELPHICK, 2010). Após verificar os pressupostos, foi utilizada uma ANOVA *one-way* para avaliar as diferenças de tamanho (“*shell length*”) entre as diferentes latitudes e o Teste Tukey HSD para verificar diferenças entre os pares. O teste de correlação linear de Pearson foi utilizado para verificar relação entre o tamanho das conchas e as latitudes estudadas.

Foi utilizada também a proporcionalidade da concha, definida como relação comprimento/largura da concha (MERKT; ELLISON, 1998) dos indivíduos. Para comparar a proporcionalidade da concha, foi utilizada uma ANOVA unifatorial, e o Teste Tukey HSD para verificar diferenças *a posteriori*. A proporcionalidade foi testada entre as latitudes e entre os sexos.

O teste *t* foi utilizado para avaliar as diferenças do tamanho da concha entre machos e fêmeas. A análise da razão sexual foi testada através do teste do qui-quadrado (χ^2).

Foi realizada uma correlação linear de Pearson para verificar a relação entre as variáveis morfométricas (“*Shell length*” – SW, Largura da concha – SW, Comprimento da abertura da concha – AL e Largura da abertura da concha – AW). Os dados foram agrupados em um único cálculo para uma melhor representatividade estatística a fim de observar a intensidade das relações lineares entre as medidas morfométricas das conchas.

A ordenação multivariada da Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para detectar grandes padrões de variação morfológica das conchas. Todos os cálculos foram realizados usando o programa R (R CORE TEAM, 2017) que está disponível como software livre em <http://www.rproject.org>. Todas as análises foram realizadas com um nível de significância (α) de 95%.

RESULTADOS

Os indivíduos de *E. lineolata* coletados nas diferentes latitudes da costa brasileira foram maiores nas latitudes 14°S e 21°S (Figura 3A). Houve diferença estatisticamente significativa no tamanho dos indivíduos, sendo os da latitude 3° menores e o da latitude 21° maiores dos grupos (ANOVA: $F = 362.5$, $df = 3$, $p < 0.001$). Foi detectada correlação positiva moderada estatisticamente significativa ($r = 0.63$; $p < 0.001$) entre o tamanho médio (“*shell length*”) da espécie e as latitudes estudadas.

Em relação à proporcionalidade das conchas, as maiores médias encontradas também foram para as latitudes 14°S e 21°S, ambas com 1.4 ± 0.07 mm (Figura 3B). Não foi observada diferença estatística significativa entre as médias da proporcionalidade das conchas (ANOVA: $F = 10.49$, $df = 3$, $p < 0.001$), entretanto, os indivíduos da latitude 23°S apresentaram maior proporcionalidade das conchas entre as demais latitudes, de acordo com Tukey’s HSD test.

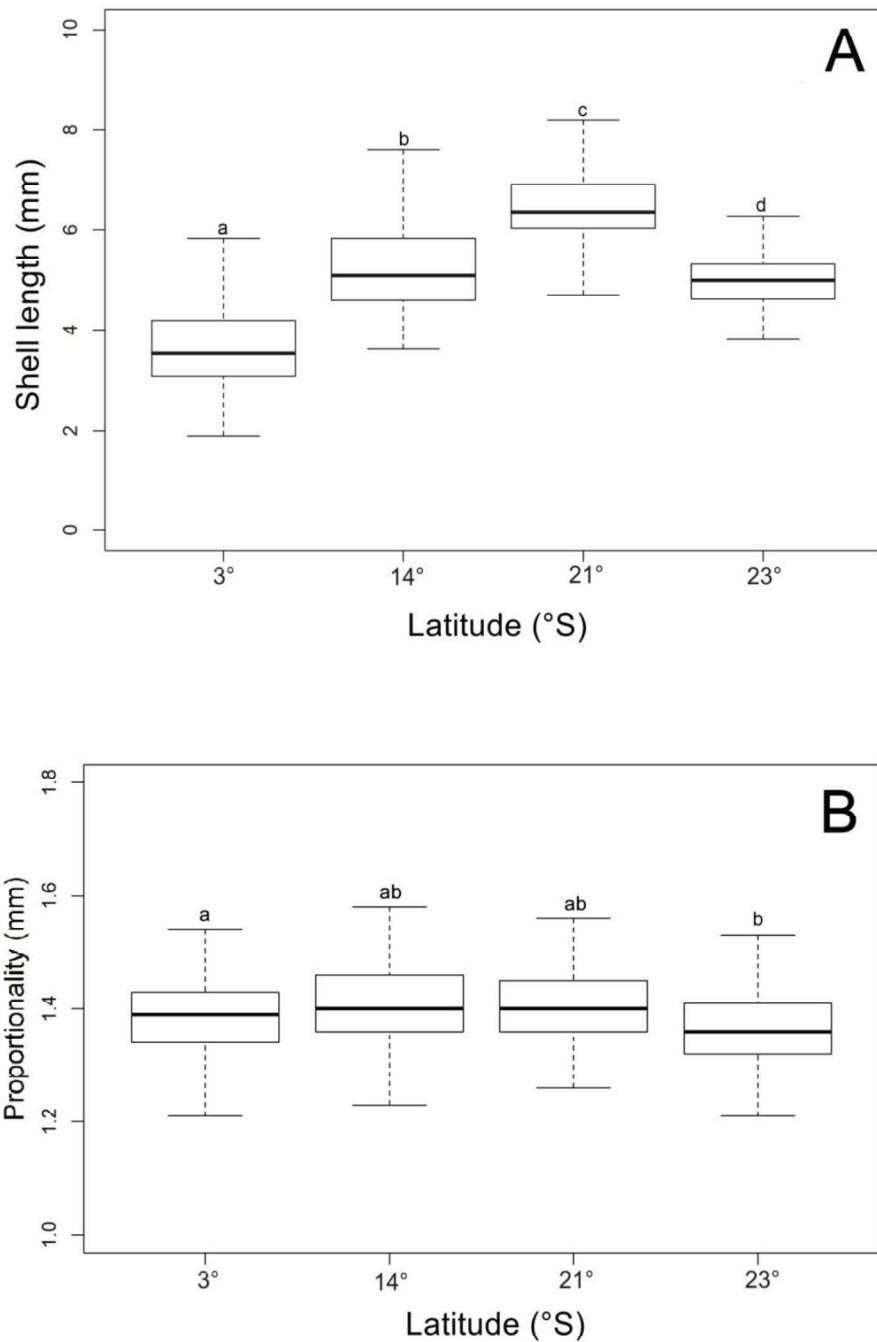


Figura 3: (A) Comprimento da concha dos gastrópodes *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) nas diferentes latitudes da costa brasileira (3°S, 14°S, 21°S e 23°S). (B) Proporcionalidade da concha (definido com a relação entre comprimento e a largura da concha). Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre as médias ($p < 0.05$) – teste *a posteriori* de Tukey.

Em relação à razão sexual observada maior proporção de fêmeas do que machos em todas as latitudes, sendo todos os resultados estatisticamente significativos. Os dados de

abundância e razão sexual dos indivíduos nas latitudes da costa brasileira estão apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Proporção sexual de *Echinolittorina lineolata* nas diferentes latitudes sul da costa brasileira (3°- Ceará, 14°- Bahia, 21°- Espírito Santo e 23°- São Paulo). $X^2 = chi-square$. *Diferença Estatística Significativa - $\alpha = 0.05$.

Latitude	Macho	Fêmea	X^2	p	Sex ratio
3°S	61	100	9.44	0.002*	1:2
14°S	43	114	31.1	<0.001*	1:3
21°S	51	91	11.27	0.0008*	1:2
23°S	60	100	10	0.001*	1:2
Total	215	405	58.23	<0.001*	1:2

Quanto ao comprimento médio entre os sexos dos indivíduos nas diferentes latitudes, os machos apresentam o mesmo tamanho que as fêmeas, exceto na latitude 23°, onde foi observada diferença estatística significativa (t -Student = -2.09; df = 2; p = 0.03) (Figura 4). Em relação à proporcionalidade da concha não foi observada diferença estatística significativa entre machos e fêmeas (t -Student = -0.78, df = 452, p = 0.43), onde nos machos foi de 1.40±0.07 mm e nas fêmeas de 1.39±0.07 mm.

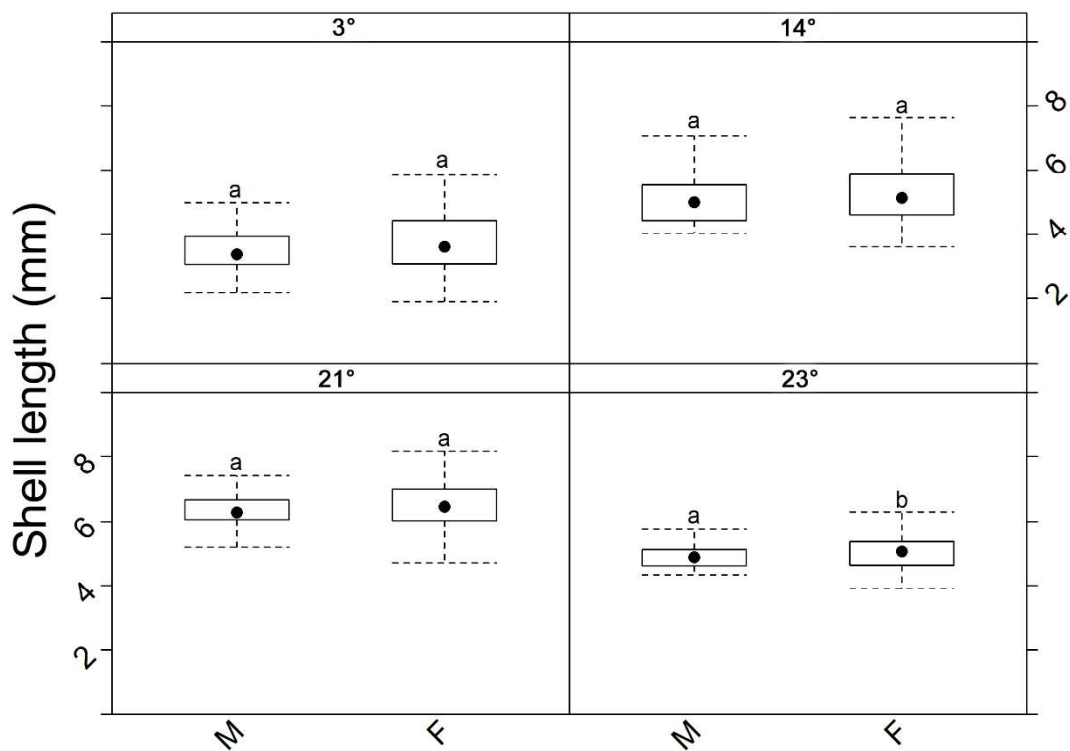


Figura 4: Comprimento da concha dos indivíduos machos (M) e fêmeas (F) de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) em diferentes latitudes na costa brasileira. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas entre as médias ($p < 0.05$).

As correlações entre as variáveis morfométricas foram positivas, sendo o comprimento da concha (SL) e a largura total (SW) as mais correlacionadas ($r = 0.98$; $p < 0.05$). A correlação entre a largura total e o comprimento e largura da abertura também foram altas, com coeficiente linear (r) de 0.96 e 0.97. Todas as correlações estão sumarizadas na figura do Suplemento 2.

De acordo com os resultados da PCA, as variáveis morfométricas das conchas que mais influenciaram foram o comprimento da concha (SL) e a largura total (SW), tanto para as diferentes latitudes, quanto aos sexos. Os componentes principais explicaram 97.2% e 1.3% da variabilidade (Figuras 5A, B). Os animais da latitude 3° por serem menores que os outros, ficaram distantes dos vetores que mais contribuíram. Pode-se observar que os animais da latitude 21° foram agrupados mais próximos e na mesma direção dos vetores de maior contribuição. Em relação ao sexo dos indivíduos, foi observada uma separação entre grupos de machos e fêmeas.

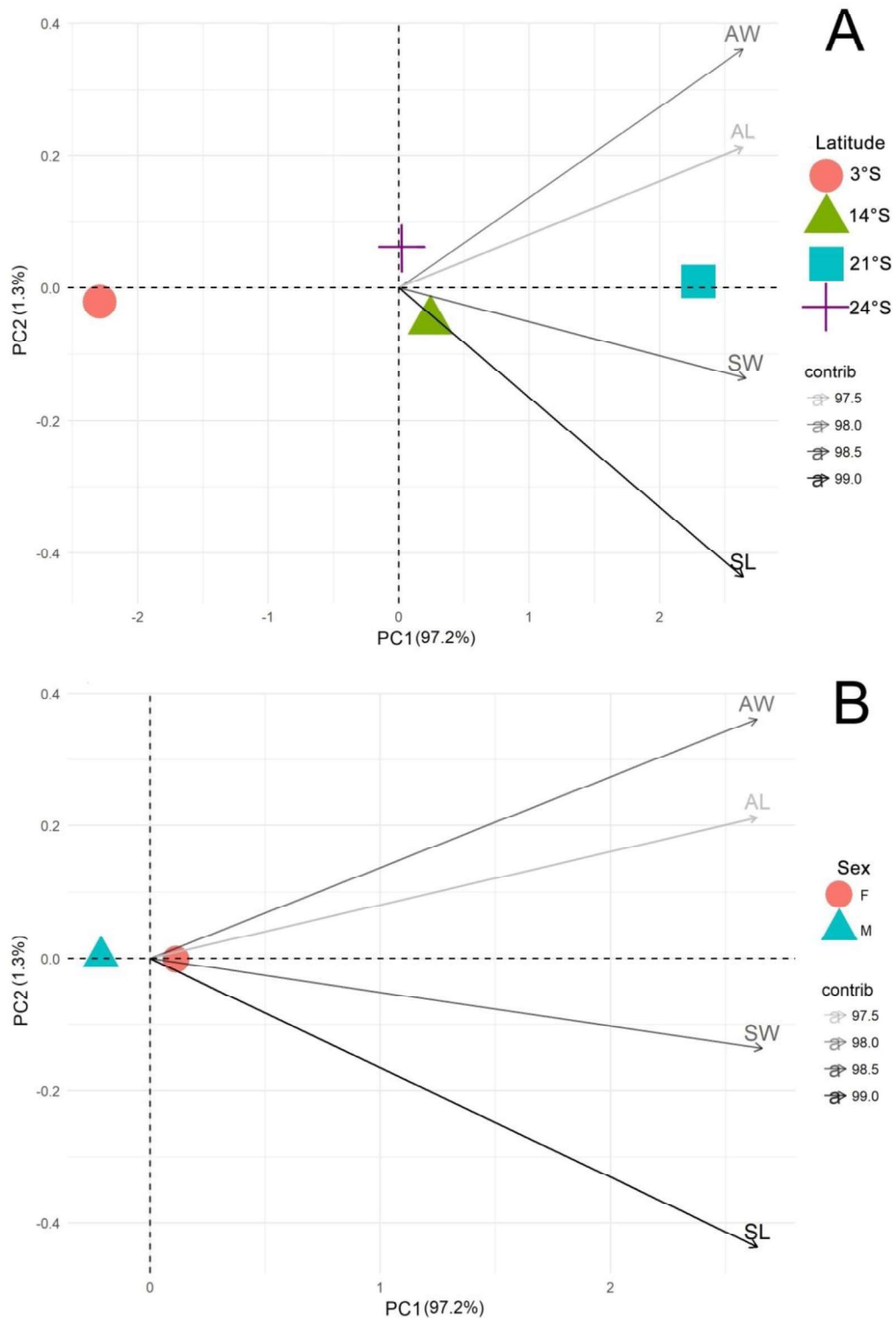


Figura 5: (A) Análise de Componentes Principais das variáveis morfométricas comprimento da concha (SL), largura da concha (SW), comprimento da abertura da concha (AL) e largura da abertura da concha (AW) de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) em diferentes latitudes da costa brasileira (3°S, 14°S, 21°S e 23°S) e (B) análise de Componentes Principais das variáveis morfométricas em relação aos indivíduos machos e fêmeas.

DISCUSSÃO

O aumento latitudinal no tamanho corporal de populações coespecíficas foi testada em grupos animais de água doce, terrestre e marinha (ANGIELCZYK; BURROUGHS; FELDMAN, 2015; BLANCKENHORN; DEMONT, 2004; LINSE; BARNES; ENDERLEIN, 2006; MALVÉ; GORDILLO; RIVADENEIRA, 2016). Em nosso estudo, testamos a hipótese de que o tamanho aumentaria com o gradiente latitudinal em nossas localidades. Foi encontrada uma relação positiva moderada entre o tamanho dos indivíduos e a latitude, mas quando todo o conjunto de dados é considerado, o maior tamanho não foi observado na maior latitude (23° neste estudo). Assim, o tamanho do corpo dos caramujos não foi consistente com o aumento da latitude, pois o aumento só foi observado da latitude 3°S à 21°S. O tamanho do corpo tem uma tendência espacial complexa de variabilidade que não pode ser facilmente enquadrada por regras ecogeográficas, como a regra de Bergmann (MALVÉ; GORDILLO; RIVADENEIRA, 2016).

A latitude em correlação com alguns fatores influenciam diretamente no tamanho dos caramujos (LINSE; BARNES; ENDERLEIN, 2006). Esses fatores podem ser a temperatura do corpo dos animais (CHAPPERON; LE BRIS; SEURONT, 2013; SEURONT; NG, 2016), disponibilidades de alimentos no ambiente (APOLINÁRIO; COUTINHO; BAETA-NEVES, 1999), competição intraespecífica dependente da densidade (MAGALHÃES, 1998) e plasticidade fenotípica (HOLLANDER et al., 2006). Segundo Bernardino *et al.* (2015) as condições extremas de El Niño, combinadas com o atual aquecimento a longo prazo, podem levar ao estresse térmico de assembléias bentônicas em latitudes médias nos trópicos e estresse osmótico de curto prazo em estuários das regiões do sudeste do Brasil. Isto foi observado nos tamanhos corporais dos indivíduos das latitudes 3°S e 23°S, que fazem parte das Ecoregiões Marinhas do Nordeste e Sudeste do Brasil, apresentarem tamanhos menores do que os organismos da Ecoregião Marinha Leste (14°S e 21°S). Outro fator que influencia o tamanho dos animais nas diferentes latitudes são os substratos. Os indivíduos menores observados estão na latitude 3°S em substrato artificiais. Os substratos artificiais geram um ambiente subótimo que organismos bentônicos podem ocupar, com características bióticas e físicas diferentes de habitats naturais (GOODSELL; CHAPMAN; UNDERWOOD, 2007). Por ser um ambiente sombreado, estudos observaram que sob perturbação de sombreamento, a biomassa de produtores primários e tamanho do corpo dos consumidores primários sofre influencia direta, e estes resultados foram consistentes para abordagens descritiva e manipulativa (BULLERI; CHAPMAN, 2010; PARDAL-SOUZA et al., 2017). A espécie *E. lineolata* é consumidora primária e se alimenta do biofilme nas zonas do supralitoral. No caso da população da latitude

23°S, os menores tamanhos dos indivíduos estão associados ao substrato, rochas são soltas e não forma uma plataforma, e a composição em sua maioria de gnaiss e granito (ALMEIDA; CARNEIRO, 1998).

As diferenças observadas nos tamanhos médios de *E. lineolata* ao longo da costa brasileira podem ser explicadas também por respostas fisiológicas. Um exemplo é que as espécies que habitam supralitoral sofrem do estresse térmico mais extremo e são consideradas mais vulneráveis ao aquecimento climático (CHAPPERON; LE BRIS; SEURONT, 2013; SOMERO, 2012). As constantes diferenças regionais nos regimes de marés, clima e outros fatores ambientais irão atuar como forças seletivas para influenciar a fisiologia das espécies entremarés que se estendem por amplas faixas latitudinais (HAN et al., 2019). A visão simplista de que o estresse térmico varia em função da latitude, com populações em latitudes mais altas experimentando menos estresse térmico do que populações em latitudes mais baixas são desafiadas (LATHLEAN; AYRE; MINCHINTON, 2014). Os efeitos em escalas locais que influenciam as comunidades bênticas devem ser considerados, pois o estresse térmico nas margens rochosas entremarés é o produto de vários fatores climáticos e biológicos que precisam ser considerados na estimativa do estresse térmico extremo (LATHLEAN; AYRE; MINCHINTON, 2014; SEURONT; NG, 2016; SEURONT; NG; LATHLEAN, 2018).

Em relação à proporcionalidade da concha, não foi observada diferença entre os gastrópodes nas diferentes latitudes e nem entre os sexos. A proporcionalidade da concha (SL/SW) está relacionada com a capacidade de retenção de água nos caramujos (MERKT; ELLISON, 1998). Gastrópodes que vivem em áreas mais quentes, como de áreas tropicais, podem apresentar conchas mais altas e mais largas com uma volta corporal maior para abrigar mais reservas de água, permitindo um resfriamento mais eficiente e conferindo resistência à dessecação (VERMEIJ, 1972). No entanto, em relação ao gradiente latitudinal e entre os sexos a proporcionalidade da concha não pode explicar as diferenças das variáveis morfométricas, mas estes resultados podem indicar uma alometria, como observado por Avaca et al. (2013) em estudo do molusco gastrópode *Buccinanops globulosus*.

Diferentes populações de litorínídeos *Echinolittorina*, que enfrentam tensões térmicas divergentes, ao longo de suas faixas de distribuição latitudinal (HAN et al., 2019) são influenciadas quanto ao *fitness* e *trade-off* das espécies. Os indivíduos de tamanhos menores observados nas latitudes 3° e 23°, por exemplo, podem investir menos energia no crescimento, refletindo menores conchas, considerando a diferenciação adaptativa das populações às condições ambientais locais (e.g períodos da maré). Quando os recursos são limitantes, qualquer investimento em uma característica específica, como crescimento da concha, deve ter

um custo que é expresso em compensações com outras características, como reprodução (ARAÚJO et al., 2015).

A variação das medidas morfométricas das conchas foi encontrada entre as populações de *Echinolittorina lineolata* da costa brasileira. Nossos resultados de PCA mostram que a variação intraespecífica da forma da concha é afetada pelo tamanho (comprimento da concha) e largura do corpo. Esta variação também foi observada entre os sexos, sendo as fêmeas maiores em tamanho e largura. Os processos em diferentes escalas espaciais como topografia, micro-habitat, inclinação do costão, podem influenciar o tamanho e a forma da concha como também a fisiologia dos animais (LIMA et al., 2016; TANAKA; MAIA, 2006). Lima *et al.* (2016) observaram respostas fisiológicas no pateliforme, *Patella vulgata*, que estavam fortemente associados à microtopografia local do que à latitude da costa. Em estudo as características da concha de *Littoraria scabra*, Silva *et al.* (2013) observaram que o tamanho e a largura da concha variaram, provavelmente associadas aos fatores ambientais ao longo da costa, como temperatura e hidrodinâmica. Variações em grande escala na morfologia da concha de *Littoraria angulifera* foram encontradas por Merkt e Ellison (1998) e estes autores, sugerem que esse padrão pode ser resultado das respostas dos animais às condições ambientais locais.

As medidas biométricas consideradas neste estudo apresentaram uma melhor correlação entre o comprimento total e a largura total (Suplemento 2). A largura parece estar relacionada ao tamanho do pé, sendo que indivíduos mais largos apresentam um pé maior, proporcionando maior adesão ao substrato (ITO et al., 2002; TRUSSELL, 2000), Gastrópodes de zona entremarés sofrem influência hidrodinâmica das ondas e uma das características observadas são aberturas das conchas maiores, que permite manter um pé maior, o que, por sua vez, permite diminuir o risco de desalojamento (GRAHAME; MILL, 1989; TRUSSEL, 1997).

A partir dos resultados do PCA, observamos que as fêmeas foram separadas dos machos (Fig. 4), sendo maiores em relação ao comprimento e a largura da concha. Não há dimorfismo sexual da concha nesta espécie, mas como foram observados dois grupos separados pela PCA, pode-se indicar que as fêmeas tendem a serem maiores e mais largas que os machos, desta forma uma análise morfométrica geométrica poderia complementar os resultados (DOYLE; GAMMELL; NASH, 2018). Os tamanhos das fêmeas devem ser considerados, pois os machos podem se acasalar preferencialmente com fêmeas maiores (Ng & Williams, 2012). Fêmeas de litorínídeos com maiores tamanhos são fisicamente capazes de produzir um maior número de ovos e a fecundidade geralmente aumenta com o tamanho desses moluscos (NG; WILLIAMS, 2012; ZHRADNIK; LEMAY; BOULDING, 2008). O tamanho desses animais influencia no acasalamento, como foi observado para *Echinolittorina malaccana* e *Echinolittorina radiata*,

onde machos com conchas maiores tiveram maior sucesso no acasalamento do que machos menores (NG et al., 2016). Os machos de *E. malaccana* e *E. radiata* também seguem preferencialmente rastros de muco de fêmeas maiores que eles e acasalam com fêmeas maiores (NG et al., 2016).

O padrão dos tamanhos observado sofre influência da latitude, sendo as respostas espaciais locais, como por exemplo o substrato, alterando as variáveis morfométricas dos caramujos. As características locais das diferentes Ecoregiões Marinhas, combinadas a fatores abióticos como temperatura do ar, pluviosidade e substrato, influencia na população de caramujos em cada latitude. Os indivíduos com os menores tamanhos estão inseridos em Ecoregiões mais influenciadas pelas temperaturas do ar e pluviosidade, que são as Ecoregiões Marinhas do Nordeste e Sudeste do Brasil. Podemos considerar que o tamanho total e a largura, são variáveis morfométricas que podem diferir machos e fêmeas de modo genérico, porém uma análise complementar com morfometria geométrica pode aumentar os níveis de confiança de variação entre os sexos. Além disso, análises da variação latitudinal das histórias de vida, como taxas de crescimento, complementada com experimentos de laboratório, podem fornecer uma base mais robusta sobre e processos latitudinais em relação às populações de *E. lineolata* ao longo da costa brasileira.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos especialmente a Poliana Salve Guizardi e Juliana Gaeta pelas amostras coletadas dos locais Marataízes - ES (21°S) e Bertioga - SP (23°S), respectivamente. Este trabalho foi financiado pela Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP – PEP-0094-00001.01.123/15).

REFERÊNCIAS

- ABSALÃO, R. S.; ALVES, R.; ROBERG, P. Complexo *Littorina ziczac* (Gmelin)(Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda) no litoral fluminense : análise morfométrica , distribuição vertical e bioquímica. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, n. 2, p. 381–395, 1999.
- ALMEIDA, F. F. M.; CARNEIRO, C. D. R. Origem e Evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 28, n. 2, p. 135–150, 1998.
- ANGIELCZYK, K. D.; BURROUGHS, R. W.; FELDMAN, C. R. Do turtles follow the rules? Latitudinal gradients in species richness, body size, and geographic range area of the world's turtles. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 324, n. 3, p. 270–294, 2015.

- ANJOS, D. C. et al. Microbial community and heavy metals content in soils along the Curu River in Ceará, Brazil. **Geoderma Regional**, v. 14, p. e00173, set. 2018.
- APOLINÁRIO, M.; COUTINHO, R.; BAETA-NEVES, M. H. Periwinkle (Gastropoda: Littorinidae) habitat selection and its impact upon microalgal populations. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 2, p. 211–218, 1999.
- ARAÚJO, R. et al. Trade-offs between life-history traits at range-edge and central locations. **Journal of Phycology**, v. 51, n. 4, p. 808–818, ago. 2015.
- AVACA, M. S. et al. Shell shape variation in the Nassariid *Buccinanops globulosus* in northern Patagonia. **Helgoland Marine Research**, v. 67, n. 3, p. 567–577, 1 set. 2013.
- BERNARDINO, A. F. et al. Predicting ecological changes on benthic estuarine assemblages through decadal climate trends along Brazilian Marine Ecoregions. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 166, p. 74–82, 2015.
- BLANCKENHORN, W. U.; DEMONT, M. Bergmann and converse bergmann latitudinal clines in arthropods: Two ends of a continuum? **Integrative and Comparative Biology**, v. 44, n. 6, p. 413–424, 2004.
- BULLERI, F.; CHAPMAN, M. G. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 1, p. 26–35, 2010.
- CADRIN, S. X. Advances in morphometric identification of fishery stocks. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 10, n. 1, p. 91–112, 2000.
- CASAGRANDA, C.; BOUDORESQUE, C. F. A sieving method for rapid determination of size-frequency distribution small gastropods. Example of the mud snail *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia). **Hydrobiologia**, v. 5099761, n. 5099761, p. 1–10, 2002.
- CHAPMAN, M. G. Spatial patterns of shell shape of three species of co-existing littorinid snails in New South Wales, Australia. **Journal of Molluscan Studies**, v. 61, n. 2, p. 141–162, 1995.
- CHAPMAN, M. G. Relationships between shell shape, water reserves, survival and growth of highshore littorinids under experimental conditions in New South Wales, Australia. **Journal of Molluscan Studies**, v. 63, n. 4, p. 511–529, 1997.
- CHAPPERON, C.; LE BRIS, C.; SEURONT, L. Thermally mediated body temperature, water content and aggregation behaviour in the intertidal gastropod *Nerita atramentosa*. **Ecological Research**, v. 28, n. 3, p. 407–416, 22 maio 2013.
- DOYLE, D.; GAMMELL, M. P.; NASH, R. Morphometric methods for the analysis and classification of gastropods: a comparison using *Littorina littorea*. **Journal of Molluscan Studies**, v. 84, n. 2, p. 190–197, 1 maio 2018.
- FISHER, R. A. **The Genetical Theory of Natural Selection**. [s.l.] Oxford: Clarendon Press, 1930.
- GOODSELL, P. J.; CHAPMAN, M. G.; UNDERWOOD, A. J. Differences between biota in anthropogenically fragmented habitats and in naturally patchy habitats. **Marine Ecology**

Progress Series, v. 351, p. 15–23, 2007.

GRAHAME, J.; MILL, P. J. Shell shape variation in *Littorina saxatilis* and *L. arcana*: a case of character displacement. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 69, n. 04, p. 837–855, 1989.

HAN, G. et al. High thermal stress responses of *Echinolittorina* snails at their range edge predict population vulnerability to future warming. **Science of The Total Environment**, v. 647, p. 763–771, jan. 2019.

HAYES, K. A. et al. Insights from an Integrated View of the Biology of Apple Snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). **Malacologia**, v. 58, n. 1–2, p. 245–302, abr. 2015.

HOLLANDER, J. et al. Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 19, n. 6, p. 1861–1872, nov. 2006.

ITO, A. et al. Seasonal and tidal-height variations in body weight and radular length in *Nodilittorina radiata* (Eydoux & Souleyet, 1852). **Journal of Molluscan Studies**, v. 68, n. 3, p. 197–203, ago. 2002.

JOHANNESSEN, K. Evolution in *Littorina*: ecology matters. **Journal of Sea Research**, v. 49, n. 2, p. 107–117, mar. 2003.

JOHNSON, M. S.; BLACK, R. *Nodilittorina nodosa* (Gray, 1839) Is a Plastic Morphotype of *Nodilittorina australis* (Gray, 1826). **Journal of Molluscan Studies**, v. 65, n. 1, p. 111–119, fev. 1999.

KESHAVARZ, M.; JAHROMI, M. S. Effects of Primary Sex Ratio on Operational Sex Ratio in Sea Urchin, *Echinometra mathaei*. **Pakistan Journal of Zoology**, v. 49, n. 4, p. 1373–1381, 2017.

LATHLEAN, J. A.; AYRE, D. J.; MINCHINTON, T. E. Estimating latitudinal variability in extreme heat stress on rocky intertidal shores. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 8, p. 1478–1491, ago. 2014.

LIMA, F. P. et al. Loss of thermal refugia near equatorial range limits. **Global Change Biology**, v. 22, n. 1, p. 254–263, jan. 2016.

LINSE, K.; BARNES, D. K. A.; ENDERLEIN, P. Body size and growth of benthic invertebrates along an Antarctic latitudinal gradient. **Deep Sea Research II**, v. 53, n. 8–10, p. 921–931, abr. 2006.

MAGALHÃES, C. A. Density and shell-size variation of *Nodilittorina lineolata* (Orbigny, 1840) in the intertidal region in southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 378, n. 1–3, p. 143–148, 1998.

MALVÉ, M. E.; GORDILLO, S.; RIVADENEIRA, M. M. Connecting pH with body size in the marine gastropod *Trochus geversianus* in a latitudinal gradient along the south-western Atlantic coast. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, n. 2010, p. 1–8, 2016.

MAYR, E. Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation. **Evolution**, v. 10, n. 1,

p. 105–108, 1956.

MERKT, R. E.; ELLISON, A. M. Geographic and habitat-specific morphological variation of *Littoraria (Littorinopsis) angulifera* (Lamarck, 1822), **Malacologia**, 1998.

MINTON, D.; GOCHFELD, D. J. Is life on a tropical shore really so hard?: The role of abiotic factors in structuring a supralittoral molluscan assemblage. **Journal of Shellfish Research**, v. 20, n. 1, p. 477–483, 2001.

NG, T. P. T. et al. Snails and their trails: the multiple functions of trail-following in gastropods. **Biological Reviews**, v. 88, n. 3, p. 683–700, ago. 2013.

NG, T. P. T. et al. Fighting for mates: the importance of individual size in mating contests in rocky shore littorinids. **Marine Biology**, v. 163, n. 3, p. 50, 2016.

NG, T. P. T.; WILLIAMS, G. A. Contrasting reproductive traits in two species of mangrove-dwelling littorinid snails in a seasonal tropical habitat. **Invertebrate Biology**, v. 131, n. 3, p. 177–186, set. 2012.

OLSON, V. A. et al. Global biogeography and ecology of body size in birds. **Ecology Letters**, v. 12, n. 3, p. 249–259, mar. 2009.

PARDAL-SOUZA, A. L. et al. Shading impacts by coastal infrastructure on biological communities from subtropical rocky shores. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 3, p. 826–835, 2017.

PASTORINO, G. Sexual dimorphism in shells of the southwestern Atlantic gastropod *Olivella plata* (Ihering, 1908) (Gastropoda: Olividae). **Journal of Molluscan Studies**, v. 73, n. 3, p. 283–285, 11 jul. 2007.

PIE, M. R.; TRANIELLO, J. F. A. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. **Journal of Zoology**, v. 271, n. 1, p. 99–109, jan. 2007.

PROATER. **PROGRAMA DE ASSISTÊNCIA TÉCNICA E EXTENSÃO RURAL PROATER 2011 - 2013**, Governo do Estado do Espírito Santo, , 2011.

REID, D. G. The genus *Echinolittorina* Habe, 1956 (Gastropoda: Littorinidae) in the western Atlantic Ocean. **Zootaxa**, p. 1–103, 2009.

REID, D. G.; DYAL, P.; WILLIAMS, S. T. A global molecular phylogeny of 147 periwinkle species (Gastropoda, Littorininae). **Zoologica Scripta**, v. 41, n. 2, p. 125–136, 2012.

ROCHA FILHO, C. A. **Recursos hídricos. Diagnóstico socioeconômico da Região Cacaueira**, Rio de Janeiro IICA/CEPLAC, , 1976.

ROLÁN-ALVAREZ, E. Sympatric speciation as a by-product of ecological adaptation in the Galician *Littorina saxatilis* hybrid zone. **Journal of Molluscan Studies**, v. 73, n. 1, p. 1–10, 1 fev. 2007.

ROTH, V. L.; MERCER, J. M. Morphometrics in Development and Evolution. **American Zoologist**, v. 40, n. 5, p. 801–810, 2000.

- SALTIN, S. H.; SCHADE, H.; JOHANNESSON, K. Preference of males for large females causes a partial mating barrier between a large and a small ecotype of *Littorina fabalis* (W. Turton, 1825). **Journal of Molluscan Studies**, v. 79, n. 2, p. 128–132, maio 2013.
- SANTANA, S. O. et al. **Zoneamento agroecológico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil** **Boletim Técnico**, 2003. Disponível em: <<http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=AGB.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mf=216503>>
- SEURONT, L.; NG, T. P. T. Standing in the sun: infrared thermography reveals distinct thermal regulatory behaviours in two tropical high-shore littorinid snails. **Journal of Molluscan Studies**, v. 82, n. 2, p. 336–340, maio 2016.
- SEURONT, L.; NG, T. P. T.; LATHLEAN, J. A. A review of the thermal biology and ecology of molluscs, and of the use of infrared thermography in molluscan research. **Journal of Molluscan Studies**, v. 84, n. 3, p. 203–232, 1 ago. 2018.
- SILVA, S. E. et al. Genetic and morphological variation in two littorinid gastropods: evidence for recent population expansions along the East African coast. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 108, p. 494–508, 2013.
- SOMERO, G. N. The Physiology of Global Change: Linking Patterns to Mechanisms. **Annual Review of Marine Science**, v. 4, n. 1, p. 39–61, 2012.
- SOTO, R. E.; BOZINOVIC, F. Behavioral thermoregulation of the periwinkle *Nodilittorina peruviana* inhabiting the rocky intertidal of central Chile: a laboratory and field study. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 71, n. 5990, p. 375–382, 1998.
- SPALDING, M. D. et al. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573–583, 1 jul. 2007.
- STEPHENSON, T. A.; STEPHENSON, A. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coast. **Journal of Ecology**, v. 37, p. 289–305, 1949.
- TANAKA, M. O.; MAIA, R. C. Shell morphological variation of *Littoraria angulifera* among and within mangroves in NE Brazil. **Acta Amazonica**, v. 559, p. 193–202, 2006.
- TRUSSEL, G. C. Phenotypic plasticity in the foot size of an intertidal snail. **Ecology**, v. 78, n. 4, p. 1033–1048, 1997.
- TRUSSELL, G. C. Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade-offs in an intertidal snail. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 54, n. 1, p. 151–166, 2000.
- VAQUER-SUNYER, R.; DUARTE, C. M. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. **PNAS**, v. 105, n. 40, p. 15452–15457, jan. 2008.
- VERMEIJ, G. J. Intraspecific Shore-Level Size Gradients in Intertidal Molluscs. **Ecology**, v. 53, n. 4, p. 693–700, jul. 1972.
- WALKER, T.; GRAHAME, J. Shell shape variation and fitness variables in the gastropod *Littorina saxatilis*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 430, p. 103–111, 26 maio 2011.

WANG, X.-G. et al. Larger olive fruit size reduces the efficiency of *Psytalia concolor*, as a parasitoid of the olive fruit fly. **Biological Control**, v. 49, n. 1, p. 45–51, abr. 2009.

WEST, S. **Sex allocation**. [s.l.] Princeton University Press, 2009.

YUSA, Y. Causes of variation in sex ratio and modes of sex determination in the Mollusca—an overview. **American Malacological Bulletin**, v. 23, n. 1, p. 89–98, dez. 2007.

YUSA, Y.; BRETON, S.; HOEH, W. R. Population Genetics of Sex Determination in *Mytilus* Mussels: Reanalyses and a Model. **Journal of Heredity**, v. 104, n. 3, p. 380–385, 1 maio 2013.

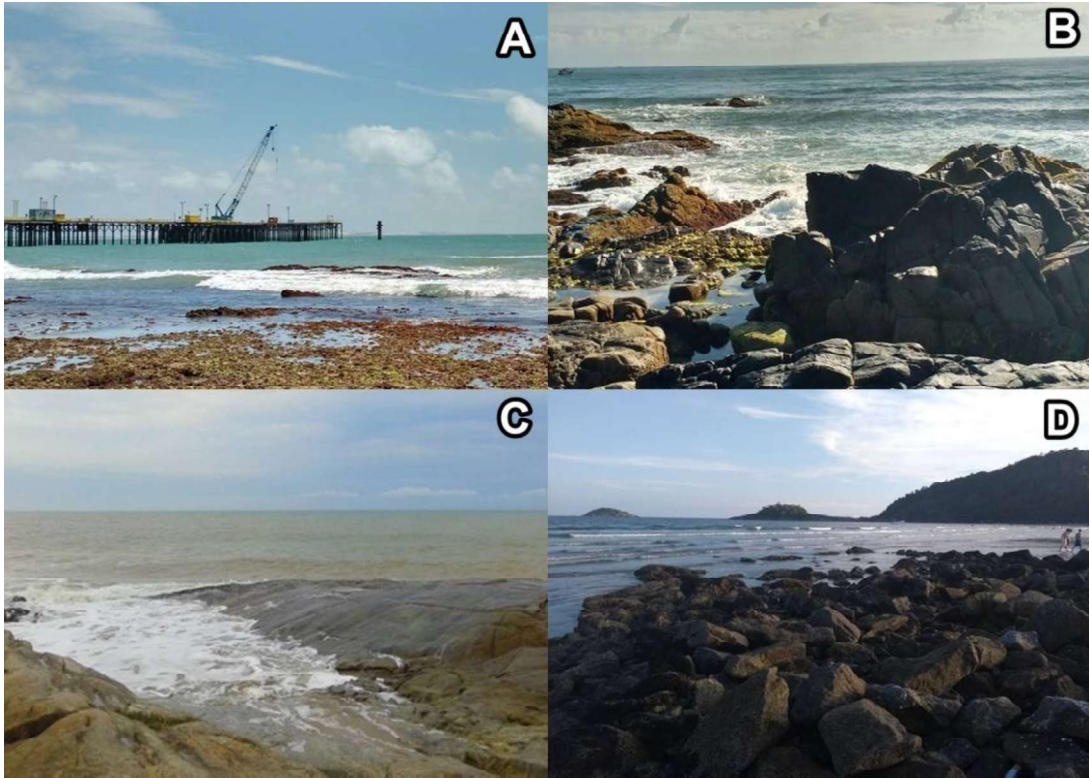
YUSA, Y.; KITaura, J.; CAZZANIGA, N. J. Variation in the Sex Ratio of Apple Snails (*Pomacea* spp.) in Their Native Range. **Malacologia**, v. 59, n. 2, p. 239–245, dez. 2016.

ZAHRADNIK, T. D.; LEMAY, M. A.; BOULDING, E. G. Choosy males in a littorinid gastropod: Male *Littorina subrotundata* prefer large and virgin females. **Journal of Molluscan Studies**, v. 74, n. 3, p. 245–251, 2008.

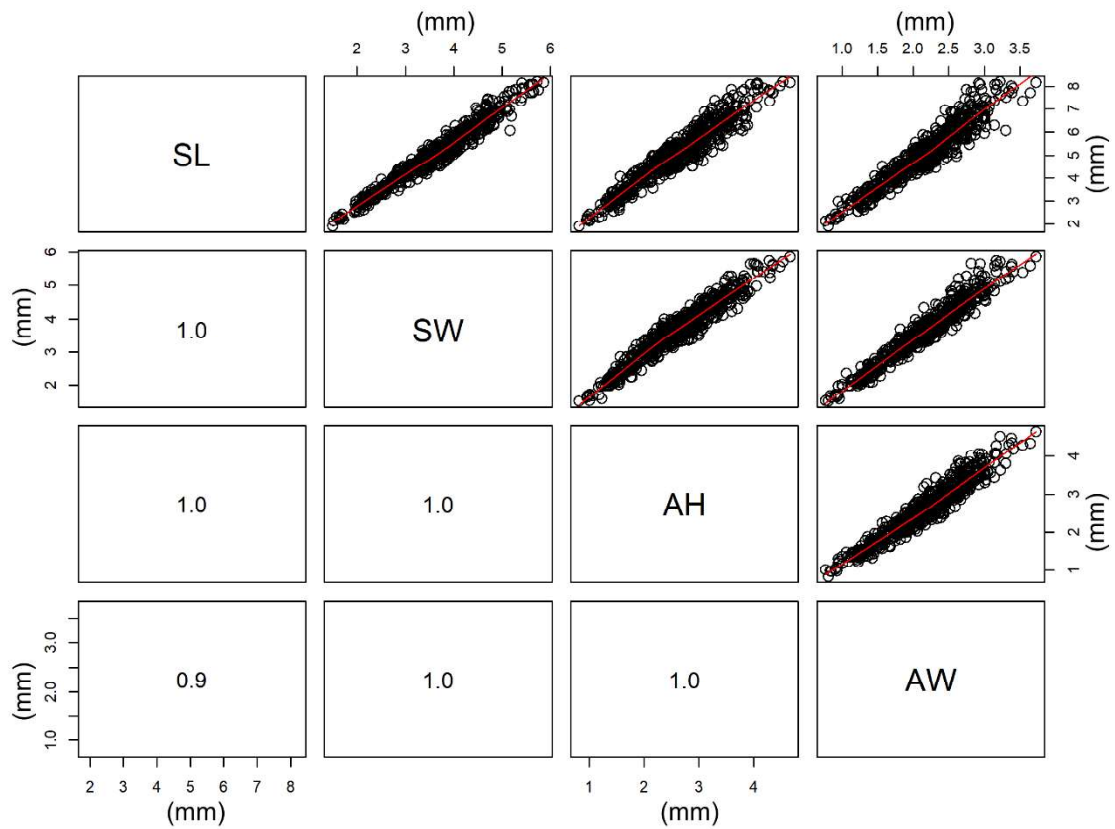
ZOUROS, E. Biparental Inheritance Through Uniparental Transmission: The Doubly Uniparental Inheritance (DUI) of Mitochondrial DNA. **Evolutionary Biology**, v. 40, n. 1, p. 1–31, 2013.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; ELPHICK, C. S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 3–14, mar. 2010.

MATERIAL SUPLEMENTAR



Suplemento 1: Locais de amostragens. (A) 3° - Paracuru – Ceará, (B) 14° - Ilhéus – Bahia, (C) 21° - Marataízes – Espírito Santo e (D) 23° - Bertioga – São Paulo.



Suplemento 2: Correlação de Pearson entre as variáveis morfométricas do molusco gastrópode *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840): comprimento da concha (SL), largura da concha (SW), comprimento da abertura da concha (AH) e largura da abertura da concha (AW). As correlações foram estatisticamente significativas a uma significância de 0.05.

7. CAPÍTULO 3 – “Minha craca, minha vida”: ocupação de cracas mortas (Cirripedia) por *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) (Mollusca, Gastropoda, Littorinidae) em um ambiente entremarés

Este capítulo teve por objetivo analisar a ocupação de cracas mortas por *Echinolittorina lineolata*, a proporção sexual dos indivíduos que ocupam as mesmas e o desempenho respiratório dos caramujos.

“MINHA CRACA, MINHA VIDA”: OCUPAÇÃO DE CRACAS MORTAS (CIRRIPEDIA) POR *Echinolittorina lineolata* (D'ORBIGNY, 1840) (MOLLUSCA, GASTROPODA, LITTORINIDAE) EM UM AMBIENTE ENTREMARÉS

ALISSON SOUSA MATOS^{1,2}, HELENA MATTHEWS-CASCON^{1,2} E OSCAR CHAPARRO³

¹Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará, Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Bloco 909, Pici, Fortaleza - 60455760, Brasil;

²Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará, 3207, Meireles, Fortaleza - 60165081, Brasil.

³Instituto de Ciencias Marinas y Limnológicas, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

Resumo

Os gastrópodes da família Littorinidae tem sido foco de estudos ecológicos devido à sua grande diversidade e ampla distribuição geográfica. Estes moluscos vivem em fendas, fissuras no substrato, entre cracas vazias ou espaços dentro de aglomerados de mexilhões. Este trabalho teve como objetivo analisar a ocupação de cracas mortas por *Echinolittorina lineolata*, além de observar a proporção sexual dos indivíduos que ocupam às mesmas e verificar a taxa de consumo de oxigênio dos animais em condições submersa e emersa. O estudo foi realizado em campo e um experimento em laboratório. Em campo, por se tratar em um ambiente artificial, foram sorteados cinco pilares de um píer para cada amostragem durante treze meses. Na zona dominada pelas cracas, foi utilizado um amostrador quadrado de 20x20 cm para contabilizar as cracas mortas ocupadas por *E. lineolata*. Uma sub-amostra de indivíduos ocupando as cracas vazias foi coletada para verificar o sexo e o tamanho (altura da concha). Em laboratório, foi medida a Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO) em 24 indivíduos adultos em três tratamentos distintos a fim de verificar situações dos animais submersos e emersos. Os indivíduos de *Echinolittorina lineolata* ocuparam mais de 50% das cracas mortas em todo o período estudado. A razão sexual observada foi de duas fêmeas para um macho em todo o período. As fêmeas apresentaram maior altura e largura da concha em relação aos machos. A taxa maior de consumo de oxigênio foi quando os gastrópodes estiveram submersos. O uso das cracas, principalmente pelas fêmeas, pode estar relacionado com a proteção mecânica em maré alta e contra dessecação em maré baixa, porque os pilares estão diretamente expostos à ação das ondas nas marés altas e expostos aos ventos em marés baixas.

Palavras-chave: Ambiente artificial, Cirripédios, Gastrópodes, Litorínídeos.

INTRODUÇÃO

A distribuição dos caramujos que vivem nas zonas intertidais pode ser influenciada por vários fatores, como exposição às ondas, dessecação e temperatura (TAKADA, 1992). Apesar das condições físicas extremas na zona supralitoral, muitas espécies de gastrópodes têm-se adaptado com sucesso para vida nesta zona (LIM; LEE, 2009). Entretanto, as mudanças climáticas e os efeitos do aumento das temperaturas sobre esses animais afetam a sua distribuição e o uso do hábitat por esses organismos (CHAPPERON; LE BRIS; SEURONT, 2013; CHAPPERON; SEURONT, 2011a; SEURONT; NG, 2016).

Os organismos que vivem em ambientes entremarés são expostos ao ar diariamente e, portanto, devem evitar ou tolerar estresses ambientais (MORAN, 1999). Dentre estes organismos, os invertebrados submetidos a estresses periódicos, como a dessecação e irradiação UV, pH e baixos índices de oxigênio (PECHENIK et al., 2016; SEGURA et al., 2014). Assim, os fatores limitantes associados à exposição aérea em zonas entremarés e adaptações de espécies a esses fatores podem ser estudados pela investigação das características dos organismos que estão vivendo tanto no entremarés como no infralitoral (DIEDERICH et al., 2015). Uma das características fisiológicas que devem ser estudadas é a taxa de respiração, medida em termos de consumo de oxigênio, comumente usada como um índice para a taxa metabólica em animais aquáticos e terrestres (BRETT; GROVES, 1999).

Os moluscos gastrópodes intermareais vivem em fendas, como rachaduras, fissuras no substrato, entre cracas vazias ou espaços dentro de aglomerados de mexilhões (RAFFAELLI; HUGHES, 1978). Os gastrópodes vágeis, como os pateliformes e os litorinídeos, que vivem no alto da costa em superfícies de rochas abertas migram para baixo da costa, na zona dominadas por cracas, em diferentes estações (HARPER; WILLIAMS, 2001; MAK, 1996). Essa migração ocorre por busca de proteção contra ação das ondas (RAFFAELLI; HUGHES, 1978) ou contra predação (CATESBY; MCKILLUP, 1998; HUGHES; ELNER, 1979).

Os moluscos da família Littorinidae têm sido foco de vários estudos ecológicos devido à sua grande diversidade e ampla distribuição geográfica, sendo encontrados em substratos rochosos de regiões entremarés e em manguezais tropicais e subtropicais. No Brasil, as espécies de litorinídeos que ocorrem são *Littoraria angulifera* (Lamarck, 1822), *Littoraria flava* (King & Broderip, 1832), *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) e *Echinolittorina vermeij* (Bandel & Kadolsky, 1982) (REID, 1989; WILLIAMS; REID, 2004). A espécie *Echinolittorina lineolata* é encontrada em rochas nuas do supralitoral e entre cracas e bivalves mitilídeos, na parte superior e intermediária do mediolitoral (REID, 2009) e também em

substratos artificiais. Indivíduos dessa espécie podem ser encontrados entre cracas, dentro de carapaças vazias ou diretamente sobre a rocha (BORKOWSKI; BORKOWSKI, 1969).

Estudos têm sugerido que litorinídeos se beneficiam de habitats frescos, selecionando abrigos sombreados fornecidos por irregularidades na superfície da pedra, tais como fendas, ou a ser associada com organismos sésseis, como macroalgas e cracas (CARTWRIGHT; WILLIAMS, 2012; JONES; BOULDING, 1999). *Echinolittorina malaccana* (Philippi, 1847) e *Echinolittorina vidua* (Gould, 1859) selecionam cracas como habitats para se abrigar durante a estação quente em Hong Kong (CARTWRIGHT; WILLIAMS, 2012); e os refúgios mais quentes, como frestas das rochas, cracas, em vez de refúgios na costa foram preferidos por *Echinolittorina peruviana* durante períodos frios (SOTO; BOZINOVIC, 1998). Os litorinídeos, portanto, selecionam micro-habitats para moderar as temperaturas corporais apenas quando esses funcionam como refúgios térmicos (por exemplo, dependendo do dia, da maré e da estação) (CHAPPERON; SEURONT, 2011b; JONES; BOULDING, 1999; SOTO; BOZINOVIC, 1998). Experimentos de transferência sugerem que *E. lineolata* seleciona ativamente a região do mediolitoral, na qual o cirripédio *Chthamalus bisinuatus* (Pilsbry, 1916) é o invertebrado sésseil dominante, funcionando como substrato para o desenvolvimento do microfilme algal. Por serem animais raspadores do substrato, considerados herbívoros, alimentam-se de microalgas e do biofilme microbiano presente nas cracas (APOLINÁRIO; COUTINHO; BAETA-NEVES, 1999).

O objetivo do presente estudo foi analisar a ocupação de cracas mortas por *Echinolittorina lineolata* e observar qual a proporção sexual dos indivíduos que ocupam as mesmas. Também foi analisado o desempenho respiratório dos caramujos em três tratamentos distintos com a presença e ausência das cracas. As hipóteses testadas foram: (a) A ocupação das cracas mortas é temporal; (b) a proporção sexual dos indivíduos é de 1:1; (c) existe diferença nos tamanhos dos indivíduos considerando os sexos e; (d) os animais quando emersos têm menores taxas de consumo de oxigênio em relação aos submersos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi realizado em duas etapas, um em campo, com uma análise descritiva e uma etapa em laboratório, com um experimento. Em campo, o estudo foi realizado na praia da Pedra Rachada, no município de Paracuru, litoral oeste do Ceará (Figura 1). Esta praia apresenta

recifes de arenito, poças de marés e currais de pesca funcionais. Na Enseada de Paracuru, existe um terminal (píer) da Petrobrás que convém para abastecimento de óleo diesel e água potável, além de haver tráfego constante de rebocadores e lanchas para transporte (MATTHEWS-CASCON; LOTUFO, 2006). Como não há formações de costões rochosos verticais, os pilares desse píer foram escolhidos para as coletas, uma vez que eles simulam um ambiente com inclinação acentuada de 90 graus, com níveis de imersão distintos. Esta área de amostragem está inserida na Ecoregião Marinha Nordeste do Brasil (SPALDING et al., 2007), e possui temperatura média anual de 26,3°C, com máxima de 35°C, e precipitação média anual de 800mm, exposta aos efeitos das chuvas irregulares da região semiárida (ANJOS et al., 2018).

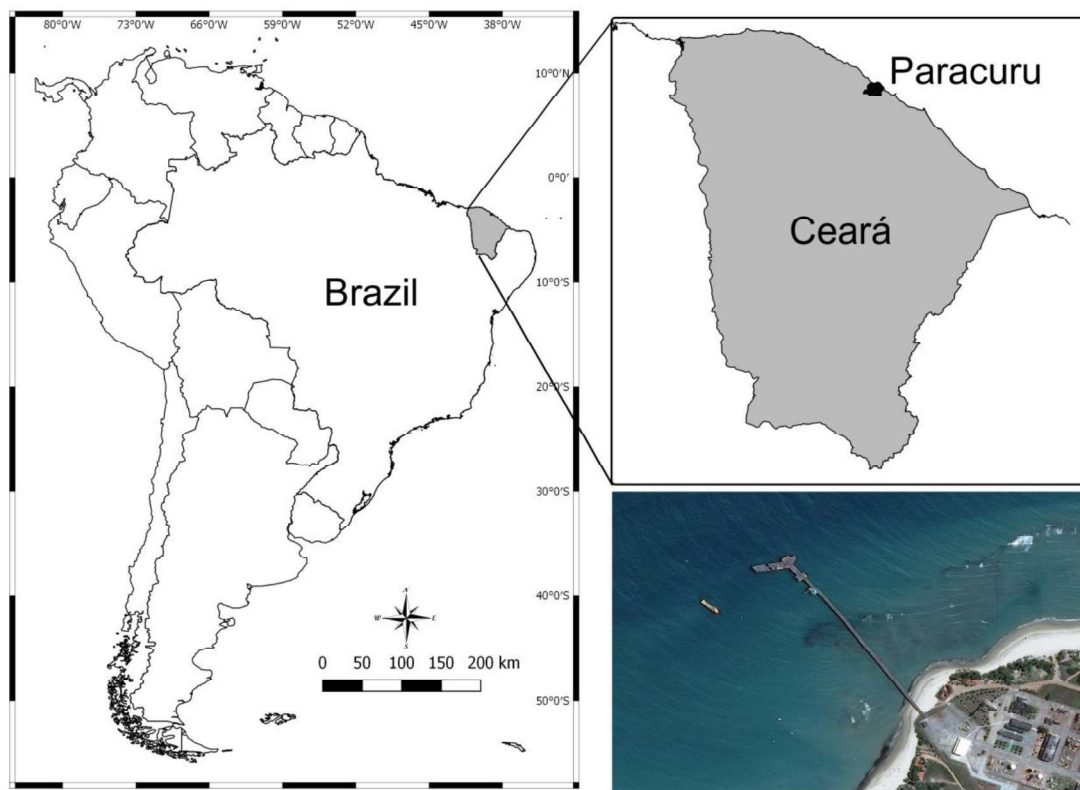


Figura 1: Mapa de localização da praia de Pedra Rachada no município de Paracuru, oeste de Ceará, nordeste do Brasil.

Delineamento amostral

Foram selecionados previamente 10 pilares, sendo que destes, cinco foram sorteados aleatoriamente para cada coleta, constituindo o universo amostral (Figura 2). Os pilares 1-10 foram previamente selecionados, saltando um pilar entre os selecionados para aumentar a área de amostragem. Os pilares foram marcados em campo com tinta óleo e foram sorteados pelo

Random (<https://www.random.org/>). Foram realizadas coletas mensais durante treze meses (março de 2016 a março de 2017). As coletas foram realizadas durante as marés baixas diurnas de sizígia, seguindo a tábua de marés publicada pela Diretoria de Hidrografia e Navegação da Marinha do Brasil (DHN, 2016). Os dados de pluviosidade foram obtidos pela Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME, 2018) e os dados de temperatura do ar e velocidades dos ventos foram obtidos pelo Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos (CPTEC/INPE, 2018).



Figura 2: Pilares do píer na praia de Pedra Rachada no município de Paracuru, oeste do Ceará, Brasil. Cinco destes pilares eram sorteados a cada amostragem mensal.

Foram utilizadas cinco réplicas amostrais, sendo cada pilar, uma réplica. Na zona dominada pelas cracas da espécie *Chthamalus bisinuatus* (Figura 3), foi disposto um amostrador quadrado de 20 x 20 cm, com 0.04 m² de área em cada pilar, onde foram contabilizadas todas as cracas mortas vazias (Figura 4). Deste universo amostral total de cracas mortas vazias, foram contadas quantas as cracas mortas ocupadas por *E. lineolata* (Figura 4). Uma sub-amostra de área 0.01m² foi sorteada dentro da área de 0.04m² para coleta dos indivíduos ocupando as cracas mortas vazias. Os animais foram coletados para análise das densidades, observar o sexo e a biometria por meio da altura e largura da concha. O material biológico foi coletado mediante licença do IBAMA/SISBIO (n° 53725-1).

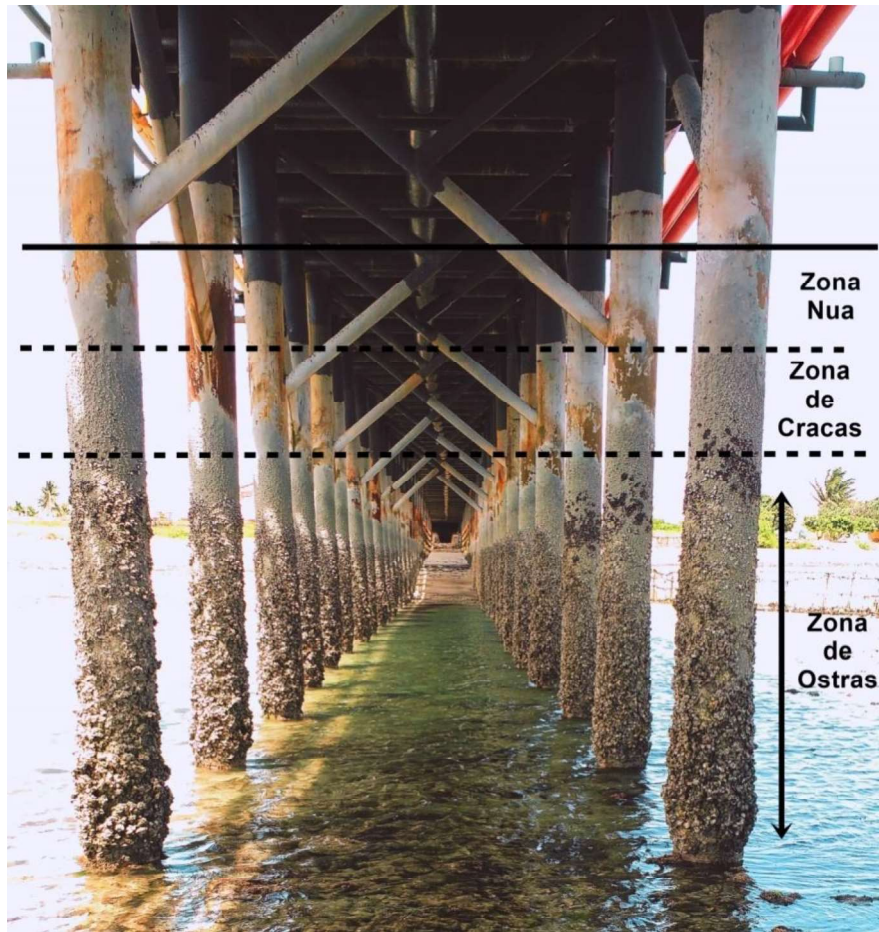


Figura 3: Zonaação nos pilares do píer na praia de Pedra Rachada no município de Paracuru, oeste do Ceará, Brasil. Amostragem realizada na zona de cracas da espécie *Chthamalus bisinuatus*.

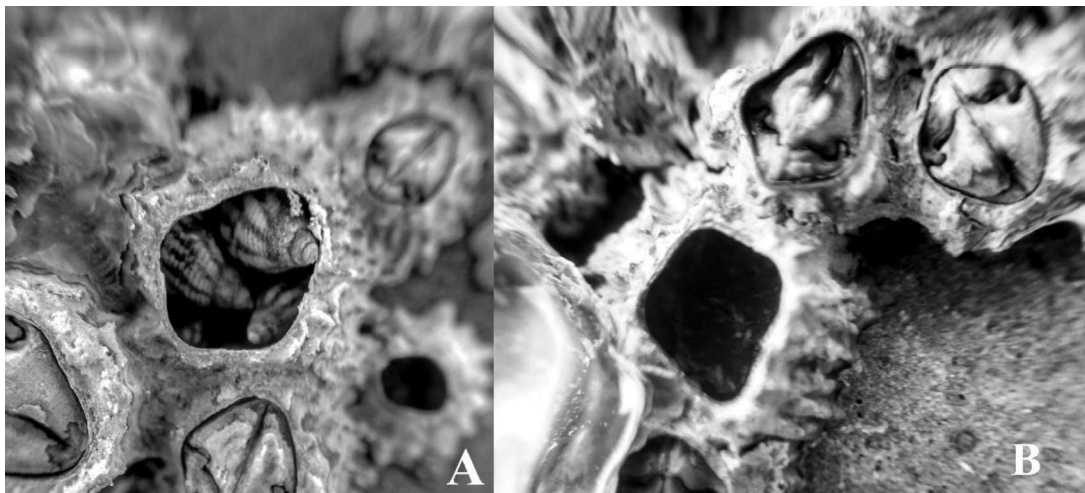


Figura 4: Amostras em campo das cracas utilizadas pelos indivíduos de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840). A) Cracas mortas ocupadas e; B) Cracas mortas vazias.

Em laboratório, os indivíduos foram fotografados em microscópio estereoscópico da marca LEICA EZ na objetiva de 8X com a vista ventral da concha. As medidas, altura e largura da concha, foram realizadas com auxílio do programa ImageJ. A altura total (HT) é a distância do ápice da concha até a extremidade da abertura da mesma e a largura total (LT) é a distância entre uma lateral e outra da concha. Ainda em laboratório, os caramujos foram identificados quanto aos sexos, onde foi observada a presença ou ausência de um pênis atrás do tentáculo direito na cabeça dos animais.

Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO)

A segunda etapa foi um experimento realizado em laboratório para quantificar o consumo de oxigênio dos animais. A Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO) foi quantificada em laboratório em 24 indivíduos adultos por cada tratamento. Os tratamentos foram: (A) os caramujos submersos com a presença de cracas vazias; (B) os caramujos expostos com a presença de cracas vazias e (C) os caramujos expostos sem as cracas. Para cada medição da TCO, todos os indivíduos adultos foram colocados dentro de uma câmara respirométrica de vidro de 8 mL hermeticamente fechada. No tratamento A, a câmara foi preenchida com água do mar filtrada (29° C e salinidade 38 ± 1) e o manejo dos animais dentro das câmaras, assim como o fechamento das mesmas, foi realizada debaixo da água para evitar a entrada de bolhas de ar. Nos tratamentos B e C, os animais foram colocados nas câmaras sem a presença de água, com o objetivo de verificar o consumo de oxigênio do ar (Figura 5). As câmaras de respiração foram cuidadosamente seladas com *parafilm* para evitar qualquer difusão do oxigênio para dentro das câmaras.

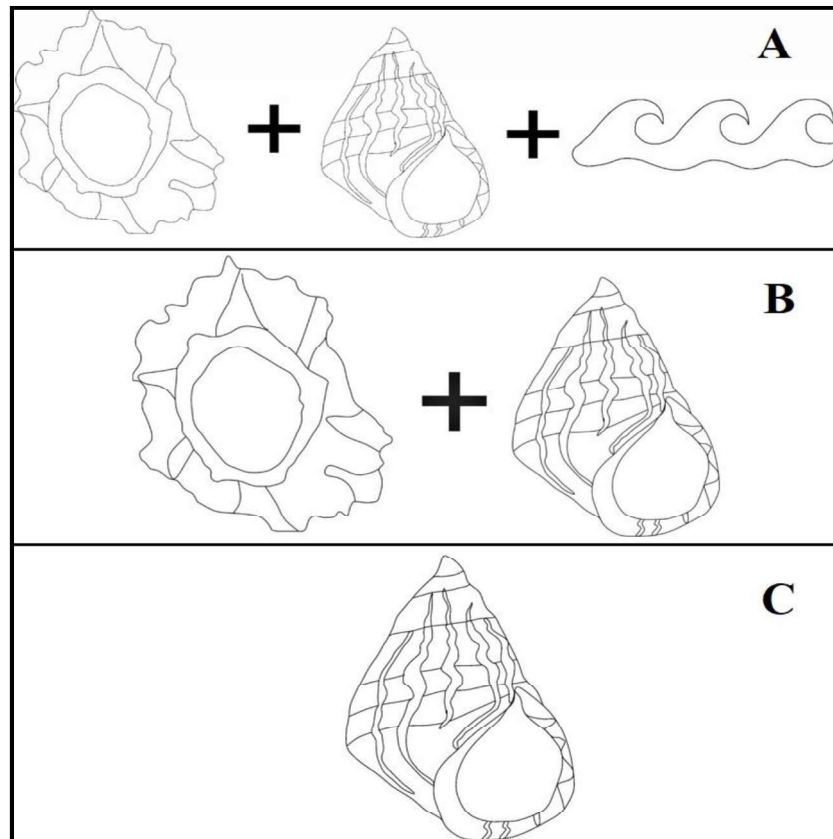


Figura 5: Modelo experimental utilizado para a Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO) de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840). (A) Tratamento A – indivíduos foram colocados em câmeras herméticas com presença das cracas e água do mar; (B) Tratamento B – apenas os indivíduos e as cracas mortas em câmeras herméticas, simulando exposição ao ar; (C) Tratamento C – apenas os indivíduos, sem as cracas, em câmeras herméticas, simulando exposição ao ar.

As leituras da concentração de oxigênio foram realizadas com o auxílio de um sensor de oxigênio Fibox 3 (Precision Sensing gmbH). As concentrações de oxigênio foram determinadas de forma não invasiva, medidas a cada hora por até 3 h. Durante cada conjunto de medições, dois aquários sem animais serviram como controles, mantidos paralelamente com condições iguais aos aquários experimentais.

Ainda em laboratório, os tecidos moles dos indivíduos foram secos em estufa a 60°C por 24h e depois pesados em balança analítica (0,0001g de precisão). O peso seco foi utilizado no cálculo das taxas de consumo de oxigênio dos organismos. As taxas de consumo de oxigênio medidos foram convertidos em um indivíduo de peso total seco "padrão", que foi de 0,0013625g (valor que corresponde ao peso médio dos animais utilizados nos experimentos), seguindo Bayne et al. (1987).

A TCO foi calculada a partir da fórmula: $TCO = (((C_0 - C_f) - PC) \times V) / T$.

Onde:

TCO = taxa de consumo de oxigênio,

C_0 = concentração inicial de oxigênio na câmara,

C_f = concentração final de oxigênio na câmara,

PC = valor médio de oxigênio dentro das câmaras de controle,

V = volume (L) de fluido nas câmaras e

Tempo = horas entre as medições.

Análise dos dados

Todos os dados foram verificados quanto à normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e a homogeneidade das variâncias (teste de Levene). A ocupação das cracas foi representada pela porcentagem do total das cracas mortas vazias ocupadas, obtida pela fórmula:

$$Ocupação (\%) = \frac{(N^\circ \text{ de cracas com caramujo} \times 100)}{N^\circ \text{ total de cracas mortas}}$$

Os dados de altura e a largura total dos indivíduos foram comparados entre os indivíduos pelo teste *t*-Student. A análise da razão sexual foi estimada para as frequências relativas de machos e fêmeas através do teste do qui-quadrado (χ^2).

Os dados de TCO foram analisados usando os testes de Shapiro-Wilk e Levene para determinar se os dados preenchem os pressupostos de normalidade e homocedasticidade, respectivamente. A análise não-paramétrica de Kruskal-Wallis foi utilizada para identificar diferenças nas taxas médias de consumo de oxigênio. Quando foram identificadas diferenças significativas entre os tratamentos, utilizou-se o teste Wilcoxon-Mann-Whitney *a posteriori* para determinar onde as diferenças se situam. Em todas as análises, foi utilizado um nível de significância de 0,05 a fim de determinar diferenças estatísticas significativas.

Todos os cálculos foram realizados usando o programa R (R CORE TEAM, 2017) que está disponível como software livre em <http://www.rproject.org>. Todas as análises foram realizadas com um nível de significância (α) de 95% (ZAR, 1999).

RESULTADOS

A pluviosidade registrada na área de estudo foi maior em abril de 2016 com 658,7 mm. Não foi registrada pluviosidade de julho de 2016 a janeiro de 2017 (Figura 6). A temperatura do ar aumentou de julho a dezembro de 2016, com picos máximos em março (28,1°C), novembro e dezembro, com 28,2 °C, respectivamente. Em relação à velocidade dos ventos, foi observado dois aumentos, um desde o início em março a julho de 2016 e outro de julho a setembro de 2016. O valor máximo de ventos observado foi em setembro de 2016 com 3,74 m/s e o valor mínimo em março de 2017 com 1,44 m/s.

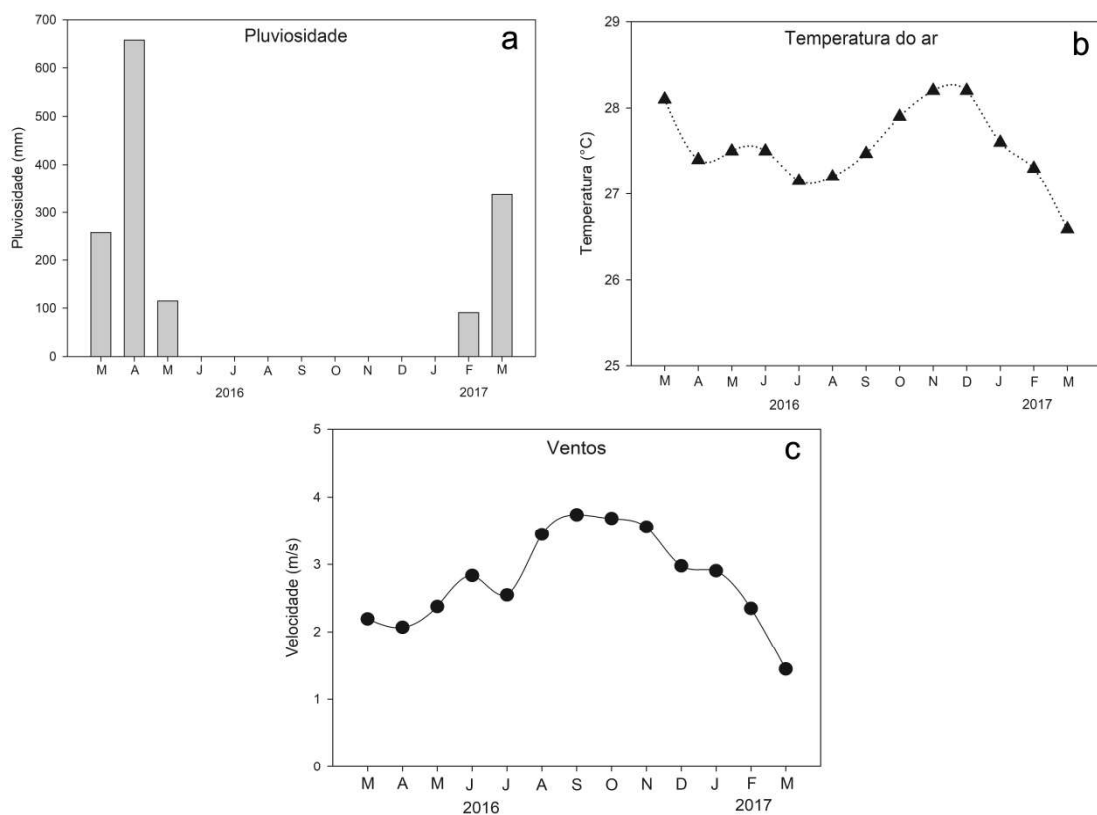


Figura 6: Variação temporal na pluviosidade (a), temperatura do ar (b) e velocidade dos ventos (c) em Paracuru, Ceará, Brasil. Barras cinza: pluviosidade (mm). Linha com triângulos: temperatura do ar (°C). Linha com pontos: velocidade dos ventos (m/s).

As densidades médias dos indivíduos de *Echinolittorina lineolata* coletados nas cracas vazias aumentaram de março a agosto de 2016 e diminuíram nos meses seguintes. A maior densidade registrada foi em julho de 2016 com 17 inds/0.01m² e a menor foi em março de 2016 com 8 inds/0.01m². Em todo o período estudado, os indivíduos de *E. lineolata* ocuparam mais de 50% das cracas mortas, com os maiores valores de ocupação, 77% e 68%, sendo registrados,

respectivamente, nos meses de março de 2016 e março de 2017 (Figura 7). A ocupação ocorreu de forma heterogênea, de forma que no período com maior ocupação também foi registrada menor densidade de indivíduos. Houve também maior ocupação em períodos com maiores densidades.

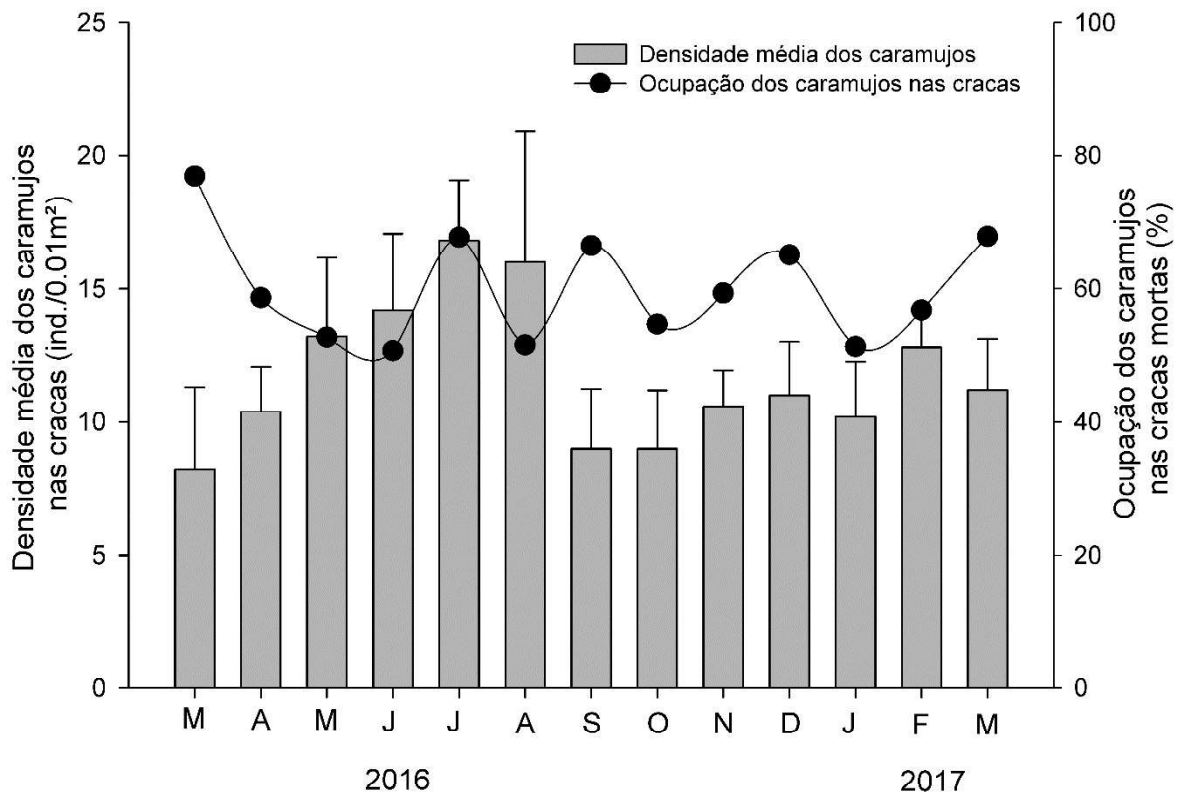


Figura 7: Densidade média dos caramujos nas cracas ocupadas (ind./0.01m² - barras cinza) e ocupação temporal dos caramujos (%) - linhas pretas) nas cracas mortas vazias por *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) em Paracuru, CE, Brasil.

Foi coletado um total de 753 indivíduos, sendo 240 machos e 436 fêmeas e 77 indivíduos indeterminados dentro das cracas vazias. A razão sexual observada para o período total foi de 1 macho para 2 fêmeas ($X^2 = 56,83$, $df = 1$, $p < 0.05$). Não houve diferença estatística na proporção sexual no período de dezembro de 2016 a março de 2017, sendo a proporção sexual de 1 macho para 1 fêmea (Tabela 1).

Tabela 1: Proporção sexual de machos e fêmeas de *Echinolittorina lineolata* (d'Orbigny, 1840) ocupando as cracas mortas vazias durante março de 2016 a março de 2017 em Paracuru, CE, Brasil.

Ano	Meses	N	Machos	Fêmeas	Sex ratio (X^2)	P value (X^2)
2016	Março	25	7	18	2.57	0.03*
	Abril	52	17	35	2.06	0.01*
	Maio	63	19	44	2.32	0.00*
	Junho	60	17	43	2.53	0.00*
	Julho	71	24	47	1.96	0.01*
	Agosto	63	19	44	2.32	0.00*
	Setembro	45	12	33	2.75	0.00*
	Outubro	48	16	32	2.00	0.02*
	Novembro	46	16	30	1.88	0.04*
	Dezembro	38	15	23	1.53	0.19
2017	Janeiro	45	23	22	0.96	0.88
	Fevereiro	64	33	31	0.94	0.80
	Março	56	22	34	1.55	0.11
Total		676	240	436	1.82	< 0.000*

*Diferença estatística significativa ($p < 0.05$)

As fêmeas apresentaram maior altura da concha em relação aos machos, com média de $3,61 \pm 0,93$ mm, enquanto que a média da altura nos machos foi de $3,24 \pm 0,66$ mm (Figura 7). Foi observada diferença estatística entre os tamanhos das fêmeas em relação aos machos ($t = -5,33$, $p < 0,0001$). Em relação a largura, os machos apresentaram média de $2,32 \pm 0,02$ mm e as fêmeas $2,72 \pm 0,03$ mm (Figura 8). As fêmeas também apresentaram largura total maior que os machos ($t = -8,29$, $p < 0,0001$).

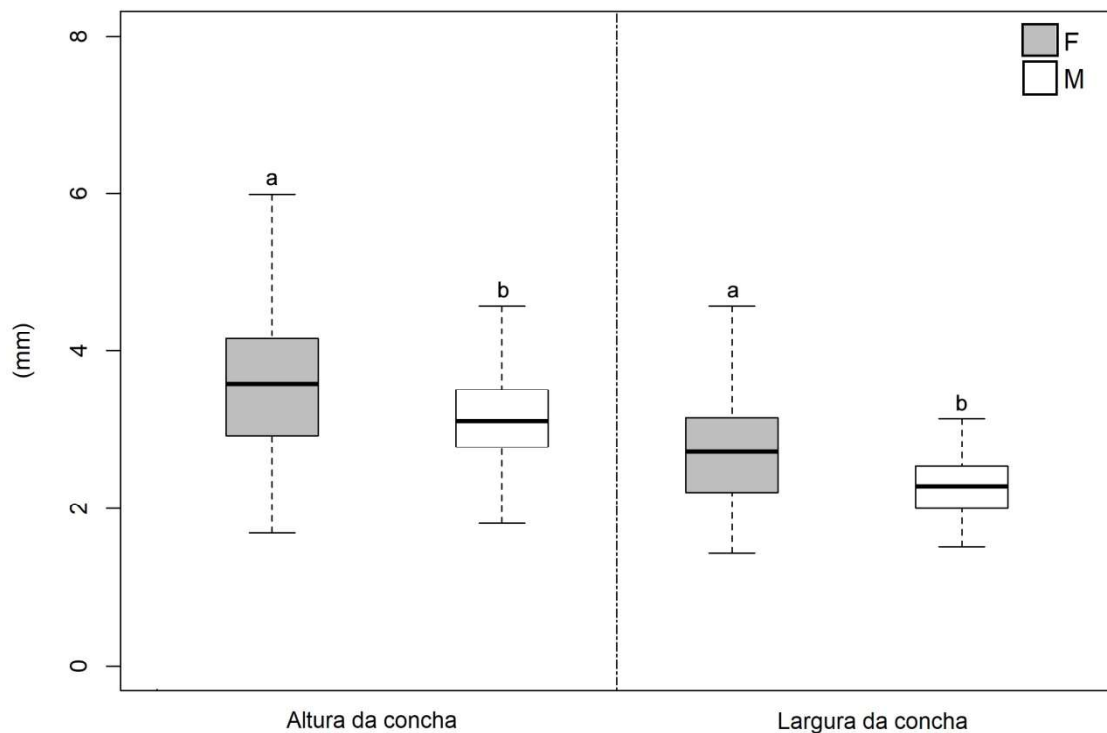


Figura 8: Altura e largura total das conchas (mm) dos machos (M) e das fêmeas (F) de *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) em Paracuru, CE, Brasil. Letras diferentes: diferença estatística significativa – Teste t-Student ($p < 0.05$).

Os indivíduos de *E. lineolata* exibiram taxa de consumo de oxigênio média no tratamento A (submerso) de $0,0046 \pm 0,0030$ mgO₂/L/ind, no tratamento B (expostos com as cracas) de $0,0002 \pm 0,0003$ mgO₂/L/ind e $0,0001 \pm 0,0002$ mgO₂/L/ind no tratamento C (expostos sem as cracas) (Figura 9). Foi observada diferença estatisticamente significativa na taxa de consumo de oxigênio, sendo o consumo maior nos indivíduos do tratamento A (submersos) do que nos outros expostos (com ou sem cracas) (Kruskal-Wallis, $H = 41,03$, $p < 0,0001$).

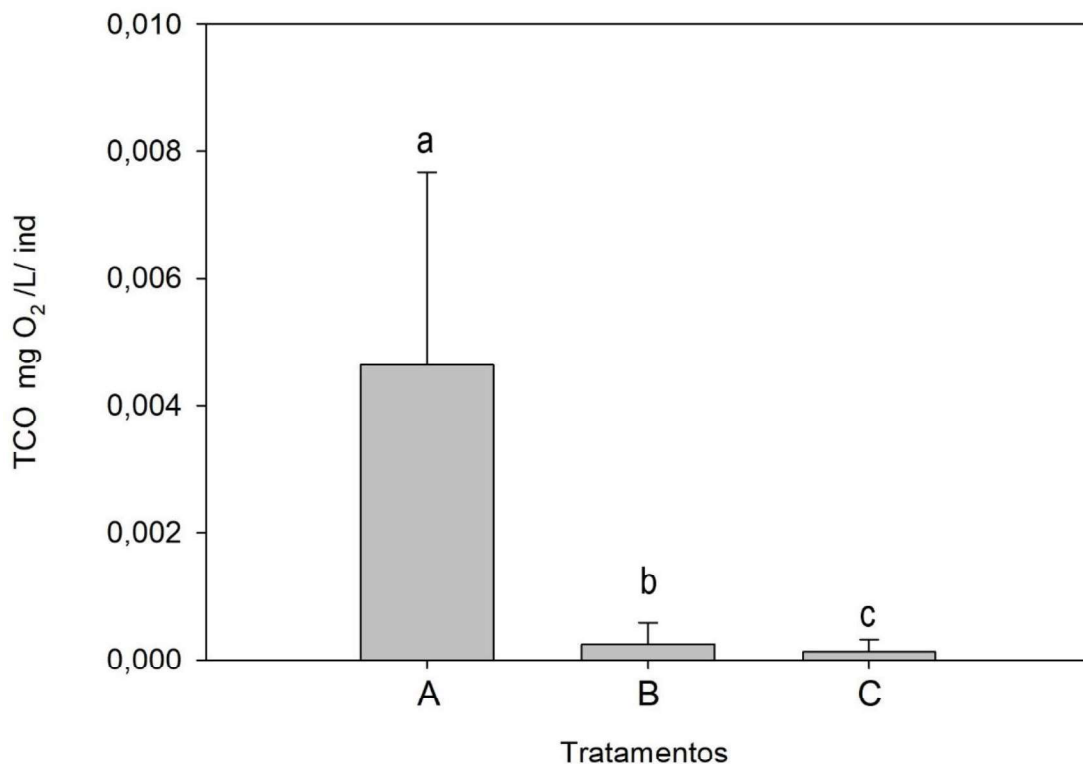


Figura 9: Taxa de Consumo de Oxigênio (TCO) de *Echinolittorina lineolata* (d’Orbigny, 1840) em três tratamentos distintos. (A) Indivíduos submersos com a presença de cracas mortas, (B) Indivíduos expostos ao ar com a presença de cracas mortas e (C) Indivíduos expostos ao ar sem as cracas mortas. Diferentes letras acima das barras indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as médias – teste *a posteriori* de Wilcoxon-Mann-Whitney.

DISCUSSÃO

Os gastrópodes *Echinolittorina lineolata* ocuparam as cracas mortas em todo o período de estudo, sendo que as fêmeas foram mais predominantes utilizando este recurso que os machos. As densidades de indivíduos dentro das cracas foram heterogêneas com a variação temporal e foi observado que as densidades independem da ocupação. A ocupação não seguiu um padrão homogêneo, sendo que quando os valores diminuíram, as densidades dos indivíduos aumentaram e vice-versa. Os litorínídeos selecionam cracas em busca de melhores condições de microclima, como foi observado em *Echinolittorina malaccana* e *E. vidua* (LIM; LEE, 2009). Estas espécies selecionam cracas como habitats para se abrigar durante o verão que é a estação quente em Hong Kong (CARTWRIGHT; WILLIAMS, 2012) e como observado em *Echinolittorina peruviana* durante períodos frios em latitudes médio-altas (SOTO; BOZINOVIC, 1998).

A busca pelas cracas também está relacionada à predação e a sobrevivência desses caramujos, como foi observado para o litorínídeo *Littoraria articulata* (CATESBY; MCKILLUP, 1998). As fêmeas por serem maiores em altura e largura que os machos estão mais suscetíveis a predação, como observado em indivíduos com maiores tamanhos que estavam fora das cracas (CATESBY; MCKILLUP, 1998), desta forma as cracas servem como proteção mecânica contra as ondas e possíveis predadores, como peixes. Apolinário et al. (1999) sugerem que a disponibilidade de alimento exerce um papel importante na seleção do hábitat dos gastrópodes estudados, que selecionam ativamente a região de cracas, como da espécie *Chthamalus bisinuatus*, para herbivoria de microalgas abundantes nessa zona.

Os cirripédios retêm alimento e facilitam a ocupação de outros organismos (CATESBY; MCKILLUP, 1998). Neste estudo, foi observada a maior ocupação pelas fêmeas nas cracas mortas vazias, desta forma, outro fator que pode ser considerado é que as cracas podem ser locais de desova para as fêmeas. Bueno et al. (2010) observaram que cápsulas de ovo de *E. lineolata* foram liberadas durante períodos de mar agitado, principalmente durante as marés do refluxo na zona dominante do cirripédio *Chthamalus bisinuatus*. A presença de indivíduos indeterminados (tamanho < 2mm) sugerem que as cracas servem como zona de recrutamento de indivíduos jovens, como também observado por Magalhães (1998) na região sudeste do Brasil. Catesby e McKillup (1998) sugerem que larvas de caramujos litorínídeos provavelmente terão sucesso no assentamento em resposta à presença de indivíduos adultos, fendas ou à presença de cracas.

Em relação ao consumo de oxigênio, os caramujos consumiram maior quantidade quando estavam submersos, apresentando maior atividade neste tratamento. Os caramujos litorínídeos alimentam-se quando os substratos estão úmidos ou quando estão submersos (NORTON et al., 1990) e durante esse tempo os gastrópodes exibem menos agregação. O consumo de oxigênio foi muito baixo quando os animais estavam emersos, porém foi observado que os caramujos apresentaram uma capacidade respiratória de consumo do oxigênio disponível no ar. O consumo de oxigênio quando os animais estavam emersos nas cracas, podem indicar que a presença de cracas, retém algum nível de umidade que é possível beneficiar os caramujos. O consumo de oxigênio é menor quando os animais sofrem algum tipo de estresse, como observado para larvas de moluscos (MONTORY et al., 2014), para crustáceos (ÁLVAREZ et al., 2004), para juvenis e adultos de peixes (LANKIN et al., 2008). Os organismos que vivem nas zonas entremarés e águas rasas ficam expostos às flutuações de temperatura, oxigênio dissolvido, salinidade e disponibilidade de alimento (ALLEN et al., 2012; DIEDERICH; PECHENIK, 2013).

No presente trabalho foram registrados os fatores abióticos de pluviosidade, temperatura do ar e velocidades dos ventos, que estão relacionados com a dessecação nas marés baixas. Em relação à temperatura do ar e velocidade dos ventos, os valores flutuaram durante todo o período e a ocupação dos caramujos nas cracas foi heterogênea, não seguindo um padrão proporcional. A pluviosidade registrada propõe que houve dois períodos, um seco e um chuvoso, sendo que nos períodos secos, que foram de julho a dezembro, apresentaram ocupações das cracas significativas. Assim, os fatores abióticos como a ação das marés e os bióticos como competição e predação podem ser mais determinantes na ocupação das cracas.

Caramujos litorínídeos são inativos, em substratos secos, e tendem a se agrupar em fendas, entre mexilhões e cracas ou outros microhabitats com alta heterogeneidade formando aglomerados em diferentes níveis de costa (CHAPMAN, 2000; DÍAZ; ERLANDSSON; MCQUAID, 2011). Algumas espécies, especialmente nas costas tropicais, estão ativas quando coberto por ondas nas marés altas, e são inativos durante a emersão (HODGSON, 1999; WILLIAMS; MORRITT, 1995). As espécies marinhas entremarés que vivem perto do limite superior desta zona freqüentemente persistem em condições essencialmente terrestres por horas, dias ou até mesmo semanas (MARSHALL; MCQUAID, 2011; MARSHALL; MCQUAID; WILLIAMS, 2010).

Em estudo com duas espécies de litorínídeos de manguezal, foi observado que o comportamento locomotor desses caramujos foi majoritariamente controlado fatores físicos relacionados ao estresse de dessecação (LEE; WILLIAMS, 2002). A atividade foi estimulada pela água, especialmente chuva, e também ocorreram à noite, ambas às vezes com e sem chuva. Esses litorínídeos não responderam à mudança de maré a menos que o substrato se tornasse úmido, pois eles ocorrem principalmente acima do mesolitoral (LEE; WILLIAMS, 2002). Muitos estudos têm sugerido que os estes caramujos se beneficiam do repouso em microhabitats frios, selecionando refúgios sombreados proporcionados por irregularidades na superfície da rocha, como fendas ou estar associado a organismos sésseis, como macroalgas e cracas (CARTWRIGHT; WILLIAMS, 2012; JONES; BOULDING, 1999; SOTO; BOZINOVIC, 1998). Neste estudo, as cracas vazias podem manter a umidade quando a maré se mantém baixa e a procura por esses animais em todo o período de estudo corrobora com a busca por refúgio térmico, sendo que durante todo o tempo as temperaturas do ar foram constantes.

Portanto, o uso das cracas, principalmente pelas fêmeas, pode estar relacionado com a proteção mecânica quando a maré está alta e contra dessecação nas marés baixas (CATESBY; MCKILLUP, 1998), uma vez que os pilares estão diretamente expostos à ação das ondas e dos ventos. As taxas de consumo de oxigênio indicam que os animais, quando emersos, se mantêm

em repouso com baixa atividade e apresentam alta atividade quando submersos, onde realizam o forrageio. Estudos futuros devem ser realizados a fim de identificar exatamente quais das variáveis ambientais às quais os organismos entremarés estão expostos, são responsáveis pelas respostas fisiológicas como o consumo de oxigênio.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, B. J. et al. Size-dependent temperature and desiccation constraints on performance capacity: Implications for sexual selection in a fiddler crab. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 438, p. 93–99, 2012.
- ÁLVAREZ, A. L. et al. Salinity stress test as a predictor of survival during growout in pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*). **Aquaculture**, v. 237, n. 1–4, p. 237–249, ago. 2004.
- ANJOS, D. C. et al. Microbial community and heavy metals content in soils along the Curu River in Ceará, Brazil. **Geoderma Regional**, v. 14, p. e00173, set. 2018.
- APOLINÁRIO, M.; COUTINHO, R.; BAETA-NEVES, M. H. Periwinkle (Gastropoda: Littorinidae) habitat selection and its impact upon microalgal populations. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 2, p. 211–218, 1999.
- BORKOWSKI, T. V.; BORKOWSKI, M. R. The *Littorina ziczac* species complex. **Veliger**, v. 11, p. 408–414, 1969.
- BRETT, J. R.; GROVES, T. D. D. Physiological energetics. In: **Fish physiology**. New York: Academic Press, 1999. p. 279–351.
- BUENO, M. et al. Retention-favorable timing of propagule release in barnacles and periwinkles. **Marine Ecology Progress Series**, v. 414, p. 155–165, 13 set. 2010.
- CARTWRIGHT, S. R.; WILLIAMS, G. A. Seasonal variation in utilization of biogenic microhabitats by littorinid snails on tropical rocky shores. **Marine Biology**, v. 159, n. 10, p. 2323–2332, 24 out. 2012.
- CATESBY, S. M.; MCKILLUP, S. C. The importance of crevices to the intertidal snail *Littoraria articulata* (Philippi) in a tropical mangrove forest. **Hydrobiologia**, v. 367, n. 1/3, p. 131–138, 1998.
- CHAPMAN, M. G. A comparative study of differences among species and patches of habitat on movements of three species of intertidal gastropods. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 244, p. 181–201, 2000.
- CHAPPERON, C.; LE BRIS, C.; SEURONT, L. Thermally mediated body temperature, water content and aggregation behaviour in the intertidal gastropod *Nerita atramentosa*. **Ecological Research**, v. 28, n. 3, p. 407–416, 2013.
- CHAPPERON, C.; SEURONT, L. Behavioral thermoregulation in a tropical gastropod: links

to climate change scenarios. *Global Change Biology*, v. 17, n. 4, p. 1740–1749, abr. 2011a.

CHAPPERON, C.; SEURONT, L. Space-time variability in environmental thermal properties and snail thermoregulatory behaviour. *Functional Ecology*, v. 25, n. 5, p. 1040–1050, out. 2011b.

CPTEC/INPE. **Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos.**

DHN. **Diretoria de Hidrografia e Navegação.** Disponível em: <www.dhn.mar.mil.br>.

DÍAZ, E. R.; ERLANDSSON, J.; MCQUAID, C. D. Detecting spatial heterogeneity in intertidal algal functional groups, grazers and their co-variation among shore levels and sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 409, n. 1–2, p. 123–135, 2011.

DIEDERICH, C. M. et al. Differences in feeding adaptations in intertidal and subtidal suspension - feeding gastropods: studies on *Crepidula fornicata* and *Crepidatella peruviana*. *Marine Biology*, v. 162, p. 1047–1059, 2015.

DIEDERICH, C.; PECHENIK, J. Thermal tolerance of *Crepidula fornicata* (Gastropoda) life history stages from intertidal and subtidal subpopulations. *Marine Ecology Progress Series*, v. 486, p. 173–187, 12 jul. 2013.

FUNCEME. **Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos.**

HARPER, K. D.; WILLIAMS, G. A. Variation in abundance and distribution of the chiton *Acanthopleura japonica* and associated molluscs on a seasonal, tropical, rocky shore. *Journal of Zoology*, v. 253, n. 3, p. S0952836901000279, mar. 2001.

HODGSON, A. N. The biology of siphonariid limpets (Gastropoda: Pulmonata). In: *Oceanography and Marine Biology*, An Annual Review. [s.l: s.n.]. p. 253–322.

HUGHES, R. N.; ELNER, R. W. Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *Journal of Animal Ecology*, v. 48, n. 1, p. 65–78, 1979.

JONES, K. M. M.; BOULDING, E. G. State-dependent habitat selection by an intertidal snail: The costs of selecting a physically stressful microhabitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 242, n. 2, p. 149–177, 1999.

LANKIN, K. F. et al. The effects of temperature, body size and growth rate on energy losses due to metabolism in early life stages of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *Marine Biology*, v. 155, n. 5, p. 461–472, 2 out. 2008.

LEE, O. H. K.; WILLIAMS, G. A. Locomotor activity patterns of the mangrove littorinids, *Littoraria arduiniana* and *L. melanostoma*, in Hong Kong. *Journal Molluscan Studies*, v. 68, p. 235–241, 2002.

LIM, S. S. L.; LEE, S. L. Vertical zonation and heat tolerance of three littorinid gastropods on a rocky shore at Tanjung Chek Jawa, Singapore. *Raffles Bulletin of Zoology*, v. 57, n. 2, p. 551–560, 2009.

MAGALHÃES, C. A. Density and shell-size variation of *Nodilittorina lineolata* (Orbigny,

1840) in the intertidal region in southeastern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 378, p. 143–148, 1998.

MAK, Y. **The ecology of high-zoned littorinids, *Nodilittorina trochoides*, *N. radiata* and *N. vidua* on rocky shores in Hong Kong.** [s.l.] University Hong Kong, 1996.

MARSHALL, D. J.; MCQUAID, C. D. Warming reduces metabolic rate in marine snails: adaptation to fluctuating high temperatures challenges the metabolic theory of ecology. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 278, n. 1703, p. 281–288, 2011.

MARSHALL, D. J.; MCQUAID, C. D.; WILLIAMS, G. A. Non-climatic thermal adaptation: implications for species' responses to climate warming. **Biology Letters**, v. 6, n. 5, p. 669–673, 2010.

MATTHEWS-CASCON, H.; LOTUFO, T. M. C. **Biota marinha da costa oeste do Ceará.** Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2006.

MONTORY, J. A. et al. Impact of short-term salinity stress on larval development of the marine gastropod *Crepidatella fecunda* (Calyptraeidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 458, p. 39–45, set. 2014.

MORAN, A. L. Size and Performance of Juvenile Marine Invertebrates: Potential Contrasts. **American Zoologist**, v. 39, p. 304–312, 1999.

NORTON, T. A. et al. Scraping a living: a review of littorinid grazing. **Hydrobiologia**, v. 193, n. 1, p. 117–138, mar. 1990.

PECHENIK, J. A. N. A. et al. Effects of Embryonic Exposure to Salinity Stress or Hypoxia on Post-metamorphic Growth and Survival of the Polychaete *Capitella teleta*. **Biological Bulletin**, v. 231, p. 103–112, 2016.

RAFFAELLI, D. G.; HUGHES, R. N. The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, n. 1, p. 71–83, 1978.

REID, D. G. The Comparative Morphology, Phylogeny and Evolution of the Gastropod Family Littorinidae. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 324, n. 1220, p. 1–110, 28 jul. 1989.

REID, D. G. The genus *Echinolittorina* Habe, 1956 (Gastropoda: Littorinidae) in the western Atlantic Ocean. **Zootaxa**, p. 1–103, 2009.

SEGURA, C. J. et al. Delayed effects of severe hypoxia experienced by marine gastropod embryos. **Marine Ecology Progress Series**, v. 510, p. 59–71, 2014.

SEURONT, L.; NG, T. P. T. Standing in the sun: infrared thermography reveals distinct thermal regulatory behaviours in two tropical high-shore littorinid snails. **Journal of Molluscan Studies**, v. 82, n. 2, p. 336–340, maio 2016.

SOTO, R. E.; BOZINOVIC, F. Behavioral thermoregulation of the periwinkle *Nodilittorina peruviana* inhabiting the rocky intertidal of central Chile: a laboratory and field study.

Revista Chilena de Historia Natural, v. 71, n. 5990, p. 375–382, 1998.

SPALDING, M. D. et al. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573–583, 1 jul. 2007.

TAKADA, Y. The migration and growth of *Littorina brevicula* on a boulder shore in Amakusa, Japan. In: **Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology**. London: The Malacological Society of London, 1992.

WILLIAMS, G. A.; MORRITT, D. Habitat partitioning and thermal tolerance in a tropical limpet, *Cellana grata*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 124, p. 89–103, 1995.

WILLIAMS, S. T.; REID, D. G. Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. **Evolution**, v. 58, n. 10, p. 2227–2251, 2004.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A espécie *Echinolittorina lineolata*, objeto de estudo desta tese, ocorre em toda a costa brasileira em ambientes consolidados naturais e artificiais. A partir dos resultados apresentados, pode-se concluir de forma geral sobre aspectos de desenvolvimento embrionário e larval e ecologia funcional.

Em conclusão, as desovas e o desenvolvimento larval misto de *E. lineolata* se encaixam no padrão descrito para o gênero *Echinolittorina* e outros caramujos da família Littorinidae. As descrições detalhadas fornecidas neste estudo complementam aspectos sobre reprodução do gênero *Echinolittorina*, sendo necessários estudos que indiquem tempos de desenvolvimento em ambientes de latitudes médias e altas para observar se são equivalentes a baixas latitudes, assim como o ciclo reprodutivo das espécies.

Analisando a morfometria da concha dos animais em diferentes latitudes da costa brasileira, pode-se concluir que o padrão dos tamanhos observado sofre influência da latitude, sendo as respostas espaciais locais associadas fortemente as variáveis morfométricas, como por exemplo, o substrato. Podemos considerar que o tamanho total e a largura, são variáveis morfométricas que podem diferir machos e fêmeas de modo genérico, porém uma análise complementar com morfometria geométrica pode aumentar os níveis de confiança de variação entre os sexos. Além disso, análises da variação latitudinal das histórias de vida, como taxas de crescimento, complementada com experimentos de laboratório, podem fornecer uma base mais robusta sobre e processos latitudinais em relação às populações de *E. lineolata* ao longo da costa brasileira.

Sobre as considerações da análise de uso de habitat, no presente estudo, sobre o uso das cracas mortas vazias, consideramos que o uso das cracas, principalmente pelas fêmeas, pode estar relacionado com a proteção mecânica quando a maré está alta e contra dessecação nas marés baixas, uma vez que os pilares estão diretamente expostos à ação das ondas e dos ventos. As taxas de consumo de oxigênio, utilizadas como indicador de fisiologia animal, indicaram que os animais, quando emersos, se mantêm em repouso com baixa atividade e apresentam alta atividade quando submersos, onde realizam o forrageio. Estudos futuros devem ser realizados a fim de identificar exatamente quais das variáveis ambientais às quais os organismos entremarés estão expostos, são responsáveis pelas respostas fisiológicas como o consumo de oxigênio.

Por fim, é necessário estudos com enfoque no recrutamento e assentamento larval para melhor compreensão da dinâmica populacional da espécie, assim como estudos sobre conectividade genética das populações na costa brasileira.