

DINÂMICA POPULACIONAL DO CARAMUJO MARINHO *Tegula viridula* (GMELIN, 1791) UTILIZANDO DOIS TIPOS DE DADOS: MARCAÇÃO E RECAPTURA E DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIAS

VANESSA FONTOURA DA SILVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Instituto de Biociências do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical).

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Soares Caetano

Coorientador: Prof. Dr. Ricardo Silva Cardoso

RIO DE JANEIRO

2014

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL)

**DINÂMICA POPULACIONAL DO CARAMUJO MARINHO *Tegula viridula*
(GMELIN, 1791) UTILIZANDO DOIS TIPOS DE DADOS: MARCAÇÃO E
RECAPTURA E DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIAS**

Aprovada em ____/____/____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Carlos Henrique Soares Caetano (Depto. de Zoologia - UNIRIO)

Prof. Dr. Marcelo Petracco (Instituto Oceanográfico - USP)

Prof. Dr. Abilio Soares Gomes (Depto. de Biologia Marinha - UFF)

Prof. Dr. Ricardo Silva Cardoso (Depto. de Ecologia e Recursos Marinhos - UNIRIO) -
Suplente

Prof. Dr. Flanklin Noel dos Santos (Depto. Educação e Ciências Humanas-UFES) - Suplente

RIO DE JANEIRO
2014

FICHA CATALOGRÁFICA

Silva, Vanessa Fontoura da.

S586 Dinâmica populacional do caramujo marinho *Tegula viridula*
(GMELIN, 1791) utilizando dois tipos de dados: marcação e recaptura de
distribuição de frequências / Vanessa Fontoura da Silva, 2014.
xi, 53 f. ; 30 cm

Orientador: Carlos Henrique Soares Caetano.

Coorientador: Ricardo Silva Cardoso.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade
Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2014.

1. Invertebrados - Populações. 2. Biologia marinha. 3. População
biológica. I. Caetano, Carlos Henrique Soares. II. Cardoso, Ricardo
Silva. III. Universidade Federal do Estado do Rio Janeiro. Centro de
Ciências Biológicas e de Saúde. Curso de Mestrado em Ciências
Biológicas. IV. Título.

CDD – 578.77

Aos meus pais,

Que realizaram todos os esforços possíveis
para tornar possível mais essa conquista.
Vocês sempre serão minha fonte de inspiração.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Eliane e José Carlos, por toda a confiança que depositaram em mim e apoio ao longo desses 7 anos de graduação e mestrado. Agradeço principalmente aos puxões de orelha em relação as minhas escolhas, pois a partir deles consegui refletir e ter ainda mais certeza e força para correr atrás do que eu almejo. Tenho eles como meu maior exemplo de que a vida não é fácil, mas que tudo é possível com trabalho e estudo.

Aos meus irmãos Sabrina e Cristiano que sempre estiveram ao meu lado me apoiando incondicionalmente ao longo dessa jornada.

Ao meu orientador e hoje amigo, Henrique, por todos os ensinamentos, conselhos e apoio ao longo desses 5 anos de trabalho, e por todas as colaborações ainda futuras. Me orgulho muito por ter feito parte da primeira geração do ZOOMAR.

Ao meu coorientador Ricardo, que somou o Henrique nessa orientação, agradeço por contribuir para que eu tivesse uma nova visão sobre a estatística aplicada às ciências, apesar das explicações sempre aceleradas, e por ter sido essencial ao longo dessa jornada.

Aos Doutores Abilio Soares, Marcelo Petracco e Flanklin Santos por aceitarem participar da banca de avaliação deste trabalho.

Não posso deixar de agradecer aos professores da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, em especial a Christina, Ana Telles, Paulo Costa e Adriana, pelos quais possuo grande admiração, e que certamente serviram de inspiração para as minhas escolhas.

Fiz grandes amigos ao longo dessa jornada, mas gostaria de agradecer a um em especial, Izidro, que sempre esteve ao meu lado nas horas mais difíceis, falando as palavras certas e não me deixando desistir. Obrigada mesmo por todo esse carinho e pelos papos com cerveja.

À família ZOOMAR (Jehjeh, Leo, Renatinho, Igor, Flavinha, Tarciso e Isa) por todos esses anos de convivência, auxílio nas coletas (sem vocês esse trabalho não existiria), trocas de ideias e lógico, congressos inesquecíveis. Acredito que em lugar nenhum do mundo vou encontrar um grupo tão unido, no meio dessa competição tão grande que existe na nossa carreira. Foi um prazer enorme estar com vocês e tenho certeza de que essas parcerias construídas ainda darão muitos frutos ao longo de nossas vidas profissionais. Um obrigada especial para Jéssica e Renatinho que foram grandes parceiros de produção; e a Flavinha a quem tive o prazer de ajudar a orientar e consequentemente aprender muito.

Aos amigos de mestrado que tornaram essa trajetória mais leve e fácil, mesmo em momentos complicados, foram apenas dois anos mas foi um encontro inesquecível. Gabi, Rodolfo, Aninha, Ju, Sorriso, Aline, Vivi, Maria Clara, Tati e Lud um muito obrigada pelas viagens, murinhos e congressos e principalmente pelas trocas de experiências.

Um obrigada especial as minhas grandes amigas de graduação Lorena, Laurinha, Vanessa, Morgana e Tay que estiveram sempre presentes, não só nos bons momentos mas nos momentos difíceis nos quais precisei de apoio. Espero ter vocês sempre na minha vida.

À Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro e seus funcionários por tudo o que me proporcionaram durante esses 7 anos em que estive na instituição.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado à mim concedida.

SUMÁRIO

BANCA EXAMINADORA.....	I
FICHA CATALOGRÁFICA	II
AGRADECIMENTOS	IV
SUMÁRIO	VI
LISTA DE FIGURAS.....	VIII
LISTA DE TABELAS	IX
RESUMO	X
ABSTRACT	XI
I. APRESENTAÇÃO GERAL.....	1
II. CAPÍTULO I.....	3
OBSERVAÇÕES DIRETAS SOBRE O CRESCIMENTO SÃO MAIS CONFIÁVEIS QUE INDIRETAS? AVALIAÇÃO UTILIZANDO O CARAMUJO MARINHO <i>Tegula viridula</i> COMO MODELO	3
1. INTRODUCTION	4
2. MATERIAL AND METHODS	6
2.1. Data sampling.....	6
2.2. Estimation of Von Bertalanffy growth function parameters	6
2.3. Comparison of methodologies.....	7
3. RESULTS	9
3.1. Estimation of Von Bertalanffy growth function parameters	9
3.2. Comparison of methodologies.....	18
4. DISCUSSION	21
5. REFERENCES	25
III. CAPÍTULO II.....	28
CARACTERÍSTICAS DA HISTÓRIA DE VIDA E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA DO CARAMUJO MARINHO <i>Tegula viridula</i> EM UMA PRAIA COM FRAGMENTOS ROCHOSOS NO SUDESTE DO BRASIL	28
1. INTRODUÇÃO	29
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	31
2.1. Área de estudo	31
2.2. Amostragem e procedimento de laboratório	31
2.3. Análise dos dados	32
3. RESULTADOS	35
3.1. Tamanho e estrutura da população e proporção sexual.....	35
3.2. Mortalidade e expectativa de vida.....	36
3.3. Relação entre peso e comprimento e Produção secundária	38
4. DISCUSSÃO	41
5. REFERÊNCIAS	46

IV. CONSIDERAÇÕES FINAIS	51
V. REFERÊNCIAS.....	53

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Indivíduos de *Tegula viridula* marcados durante o período de estudo. 2

CAPÍTULO I

Fig. 1. *Tegula viridula*. Seasonal curves fitted by Gómez-Defeo method for the first year (A), both years (B) and second year (C). 9

Fig. 2. *Tegula viridula*. A. Abundance of individuals (bars) and their follow up time (average of days $\pm$ SD; circles) by the number of recaptures; B. Length variance (bars) and average of days ($\pm$ SD; circles) in each of time of recapture; C. Frequency by length classes. 13

Fig. 3. *Tegula viridula*. Gulland-Holt plots for the: (A) first year, (B) second year and (C) both years. . 14

Fig. 4. *Tegula viridula*. Seasonal curves fitted by the blend of methods for the first year (A), second year (B) and both years (C). 17

Fig. 5. *Tegula viridula*. Seasonalized von Bertalanffy growth curves generated from Gulland-Holt, Gómez-Defeo and blend of methods. Comparison between the curves of the first year (A, D, G), second year (B, E, H) and both years (C, F, I). 19

Fig. 5. *Tegula viridula*. Seasonalized von Bertalanffy growth curves generated from Gulland-Holt, Gómez-Defeo and blend of methods. Comparison between the curves of the first year (A, D, G), second year (B, E, H) and both years (C, F, I). 20

CAPÍTULO II

Fig. 1. *Tegula viridula*. Abundância mensal ao longo do período de estudo. 35

Fig. 2. *Tegula viridula*. Variação temporal na estrutura populacional (distribuição de frequência por classes de tamanho). 35

Fig. 3. *Tegula viridula*. Curva de captura sobre os comprimentos convertidos a idade no primeiro ano (mai/10-abr/11) e no segundo ano (mai/11-mai/12). Os pontos sem preenchimento não foram utilizados para ajustar a regressão linear. 38

Fig. 4. *Tegula viridula*. Relação peso-comprimento para machos e fêmeas (A) e a população total (B). 39

Fig. 5. *Tegula viridula*. Distribuição da produção (círculos) e abundância (barras) por classes de comprimento no primeiro ano (A) e no segundo ano (B). 40

Fig. 6. Regressão linear entre a quantidade de meses em que ocorre o recrutamento em oito populações do gênero *Tegula* e a latitude de ocorrência. População de: ○ *T. funebris*, Washington, EUA (Paine, 1971); ● *T. funebris*, duas populações de Oregon, EUA (Cooper, 2010); ■ *T. funebris*, Cape Arago, Oregon, EUA (Frank, 1975, Moran, 1997); ▲ *T. eiseni* e *T. funebris*, São Diego, EUA (Frank, 1975, Wolf, 1991); □ *T. viridula*, São Paulo, Brasil (Righi, 1962); △ *T. viridula*, Rio de Janeiro, Brasil, (este estudo). As populações que apresentam recrutamentos ao longo de todo o ano, sem marcação sazonal, foram consideradas com 12 meses. 42

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Table 1. <i>Tegula viridula</i> . Von Bertalanffy growth function parameters and their corresponding growth performance (ϕ') calculated by using direct (Gulland-Holt and a blend of methods using tag-recapture data) and indirect methods. The t_0 are not shown for the Gulland-Holt analysis. The two years parameters were calculated using a compilation of data from the first and second years of sampling.	11
Table 2. Length of individuals of <i>Tegula viridula</i> , by recapture, followed by a longer period (more than 340 days). The variation of length and time between the first released (L_0 ; T_0) and the last recapture (L_r ; T_r) were also evaluated.....	16
Table 3. Von Bertalanffy growth function parameters (L_∞ and K) and growth performance (ϕ') estimated for the same mollusk specie using growth-increment and length-frequency data.	23

CAPÍTULO II

Tabela 1. Proporção entre machos e fêmeas e resultado do teste de significância Qui-quadrado (χ^2) para população de <i>Tegula viridula</i> da praia das Flexeiras, durante o período de maio de 2010 à maio de 2012.....	36
Tabela 2. Parâmetros de crescimento estimados para a população de <i>Tegula viridula</i>	37
Tabela 3. Estimativas da mortalidade para a população de <i>Tegula viridula</i> ao longo dos dois anos de estudo e resultado da comparação estatística (ANCOVA).	38
Tabela 4. Produção secundária (P), biomassa (B), e taxa de renovação (P/B) de <i>Tegula viridula</i>	40
Tabela 5. Parâmetros de crescimento da curva de von Bertalanffy para espécies da família Trochidae e para <i>Nassarius Vibex</i> : constante de crescimento (K), comprimento assintótico (L_∞), índice da performance de crescimento (ϕ'), expectativa de vida ($t_{máx}$).	43
Tabela 6. Produção (P: g PSLC m ⁻² ano ⁻¹), taxa de renovação (P/B: ano ⁻¹) e expectativa de vida ($t_{máx}$: ano) estimados para gastrópodes de praias arenosas e costões rochosos (adaptado de: Caetano, 2003, Petracco et al., 2013).....	45

RESUMO

Esta dissertação abordará diferentes aspectos da biologia populacional do caramujo marinho *Tegula viridula* (Gastropoda: Trochidae) usando como modelo uma população, amostrada durante dois anos, em uma praia protegida localizada na Ilha de Itacuruça (RJ) com os resultados sendo apresentados em dois capítulos. O primeiro capítulo tem como objetivo comparar as estimativas de crescimento calculadas por dois tipos de dados, direto (marcação e recaptura) e indireto (análise de progressão modal baseada em dados de frequências de comprimento mensais de uma população). Os parâmetros de crescimento estimados para a população através da função de von Bertalanffy sazonalizada pelos dois métodos tiveram diferenças no primeiro ano (Direto: $L_{\infty}=31.23\text{mm}$, $K=0.49\text{yr}^{-1}$, $C=0.20$, $Wp=\text{novembro}$; Indireto: $L_{\infty}=30.60\text{mm}$, $K=0.65\text{yr}^{-1}$, $C=0.29$, $Wp=\text{maio}$; ARSS: $F_{3,64} = 20.90$, $p = 0.000$) mas não tiveram diferença significativa no segundo ano (Direto: $L_{\infty}=27.40\text{mm}$, $K=0.85\text{yr}^{-1}$, $C=0.30$, $Wp=\text{março}$; Indireto: $L_{\infty}=27.29\text{mm}$, $K=1.00\text{yr}^{-1}$, $C=0.37$, $Wp=\text{março}$; ARSS: $F_{3,48} = 1.98$, $P = 0.130$). As dissimilaridades entre os métodos no primeiro ano podem estar relacionadas com um efeito causado pelo tamanho das amostras do método direto (primeiro ano: $n=142$, segundo ano: $n=773$). Essa afirmação é validada quando os dados dos dois anos são combinados e as diferenças entre os métodos são suavizadas (Direto: $L_{\infty}=27.44\text{mm}$, $K=0.84\text{yr}^{-1}$, $C=0.30$, $Wp=\text{março}$; Indireto: $L_{\infty}=28.84\text{mm}$, $K=0.83\text{yr}^{-1}$, $C=0.25$, $Wp=\text{março}$; ARSS: $F_{3,123} = 1.46$, $P = 0.228$). Análises que utilizam dados de marcação e recaptura são usualmente consideradas como fornecendo estimativas de crescimento mais precisas do que aquelas que utilizam dados indiretos, e também são reconhecidas por serem metodologias menos dependentes do tamanho da amostra sendo que essas duas suposições não foram confirmadas pelos resultados obtidos neste trabalho. Além disso, uma nova metodologia será proposta, combinando os dois métodos, assumindo o comprimento dos indivíduos recapturados como coortes e aplicando na análise de progressão modal. No segundo capítulo foram investigados: tamanho e estrutura da população, proporção sexual, mortalidade e expectativa de vida, relação entre peso e comprimento e produção secundária. Foram observados picos alternados de quedas na abundância ao longo dos dois anos e vários eventos de recrutamento. Houve diferença significativa entre a proporção sexual, em favor das fêmeas (1:1,3; χ^2 , $p<0,05$). O primeiro ano apresentou uma mortalidade maior e expectativa de vida menor ($5,56 \text{ ano}^{-1}$ / 3,01 anos) que no segundo ano ($5,16 \text{ ano}^{-1}$ / 3,04 anos). Machos de *T. viridula* exibiram um comprimento de concha significativamente maior que fêmeas padrão que não foi observado em relação ao peso que foi igual para os dois sexos. A taxa de renovação (P/B) foi maior no primeiro ano ($1,14 \text{ ano}^{-1}$) em relação ao segundo ($1,11 \text{ ano}^{-1}$). As diferenças encontradas entre os dois anos podem estar sendo reguladas por ajustes fenotípicos às mudanças físicas e disponibilidade de alimento.

ABSTRACT

In this Ms thesis some aspects from the population biology of the marine gastropod *Tegula viridula* will be discussed using as a model a population from a sheltered beach located in Itacuruça Island (RJ), sampled for two years. The results will be present in two chapters. The first chapter aims to compare the growth estimates calculated by two types of data, direct (mark-recapture) and indirect (modal progression analysis based on monthly length-frequency data of a population). The population parameters of seasonalized von Bertalanffy growth function estimated by the two methods had differences in the first year (Direct: $L_{\infty}=31.23\text{mm}$, $K=0.49\text{yr}^{-1}$, $C=0.20$, $Wp=\text{November}$; Indirect: $L_{\infty}=30.60\text{mm}$, $K=0.65\text{yr}^{-1}$, $C=0.29$, $Wp=\text{May}$; ARSS: $F_{3,64} = 20.90$, $p = 0.000$) but were not significantly different in the second year (Direct: $L_{\infty}=27.40\text{mm}$, $K=0.85\text{yr}^{-1}$, $C=0.30$, $Wp=\text{March}$; Indirect: $L_{\infty}=27.29\text{mm}$, $K=1.00\text{yr}^{-1}$, $C=0.37$, $Wp=\text{March}$; ARSS: $F_{3,48} = 1.98$, $P = 0.130$). The dissimilarities between the methods in the first year seems to be related to the sample size effect, especially in respect to direct method (first year: $n=142$, second year: $n=773$). Validating this statement, the data from both years were combined and the differences between the methods were softened (Direct: $L_{\infty}=27.44\text{mm}$, $K=0.84\text{yr}^{-1}$, $C=0.30$, $Wp=\text{March}$; Indirect: $L_{\infty}=28.84\text{mm}$, $K=0.83\text{yr}^{-1}$, $C=0.25$, $Wp=\text{March}$; ARSS: $F_{3,123} = 1.46$, $P = 0.228$). Mark-recapture analysis are usually considered to provide well growth estimates than indirect ones and are also assumed as a method that is less dependent on sample sizes. Furthermore a new methodology is being proposed combining the two methods, using the length of recaptured individuals as cohorts and applying the modal progression analysis. In the second chapter were investigated: the population structure and size, sexual ratio, mortality and life span, the weight and length relation and secondary production. There were observed Peaks in the abundance always alternating with falls through each year and several recruitment events. Sex ratio varied from 1:1 among the population study, presenting significantly more females than males (1:1.3; χ^2 , $p<0.05$). The first year exhibited higher mortality and lower life span ($5.56\text{ yr}^{-1} / 3.01\text{ yr}$) than the second ($5.16\text{ yr}^{-1} / 3.04\text{ yr}$). Males of *T. viridula* had a significantly higher shell length than females, but the weight did not shown differences between the genders. The turnover ratio (P/B) were higher in the first year (1.14 yr^{-1}) in relation with the second (1.11 yr^{-1}). Variations found between one year and another might be regulated by phenotypic adjustment in local conditions and food availability.

I. APRESENTAÇÃO GERAL

Uma população pode ser definida como um grupo de indivíduos de uma mesma espécie que vive em uma área com um tamanho que possibilite a sua dispersão e migração, e onde mudanças na estrutura são determinadas por processos de natalidade e mortalidade (Turchin, 2003). O estudo sobre qualquer tipo de mudança no número de indivíduos ou nas taxas de sobrevivência de uma população ao longo do tempo é denominado como “Dinâmica Populacional”. O tamanho da população e a taxa de sobrevivência podem ser afetados positivamente ou negativamente. A população pode sofrer acréscimos pela reprodução dos adultos, recrutamento de indivíduos jovens e crescimento dos indivíduos, o que leva ao incremento da biomassa. As quedas no número de indivíduos e biomassa, ocorrem devido à mortalidade natural e podem ser agravadas pela exploração. Em espécies que não sofrem pressão por exploração, ou sofrem em pequena escala, os prejuízos gerados pela mortalidade são moderados, fazendo com que a abundância da população fique em equilíbrio (Turchin, 2003; Townsend et al., 2010).

Os estudos da dinâmica de populações são de extrema importância, pois através deles podemos mediar e evitar diversos problemas. Algumas contribuições são que eles podem: (1) apresentar respostas de populações a perturbações ambientais; (2) auxiliar a controlar espécies ameaçadas de extinção; (3) auxiliar no gerenciamento do estoque pesqueiro; (4) prover informações que auxiliam na compreensão dos processos ecológicos e nas dinâmicas do ecossistema, como quando mudanças ecológicas ocorrem (King, 1995). Porém quando esses estudos não são realizados de forma precisa, estimativas errôneas podem ser aferidas, o que pode contribuir para a sobre pesca de algumas espécies, principalmente nos grupos que sofrem maior pressão como os peixes (Campana, 2001).

Segundo o último censo da vida marinha, no Brasil os moluscos junto com os crustáceos representam quase a metade das espécies que habitam a nossa região geográfica (Costello et al., 2010). Entretanto, mesmo com esforços de alguns programas como o amplo REVIZEE e outros mais recentes como SISBIOTA e ReBentos e alguns grupos de pesquisa, ainda existem muitas lacunas na biodiversidade do oceano brasileiro. No último censo foram reportadas poucas espécies exóticas para a nossa região e nenhuma espécies endêmica, o que provavelmente é uma consequência do pouco conhecimento da biodiversidade local. As duas principais ameaças da biodiversidade marinha da nossa região são a sobre pesca e a perda de habitat (Costello et al., 2010). Isso revela uma necessidade não só de conhecer mais sobre a biodiversidade presente em nosso oceano, mas de aprofundar estudos populacionais que podem auxiliar na contenção dessas ameaças, que se não ocorrer de forma correta pode dizimar populações e extinguir espécies, algumas antes mesmo de serem conhecidas.

Com isso em mente em março de 2010 iniciamos um projeto com o intuito de aprofundar o conhecimento, quase que inexistente, sobre a história de vida do caramujo marinho *Tegula viridula*. Essa espécie habita comumente ambientes rochosos na costa brasileira, se distribuindo do Ceará a Santa Catarina (Rios, 2009). Embora seja uma espécie frequente na costa brasileira não possui nenhum registro sobre aspectos básicos de sua biologia populacional como crescimento somático,

expectativa de vida e mortalidade. A princípio, o projeto tinha como intuito apenas descrever a biologia populacional dessa espécie, porém resolvemos testar metodologias de marcação a fim de incrementar as estimativas (Fontoura-da-Silva et al., 2013). A partir do momento que estabelecemos um método de marcação apropriado para um estudo de longa duração (Fig. 1) com a população, resolvemos então comparar os resultados estimados através da observação direta da população (marcação e recaptura) com os tradicionais dados de frequências de comprimento, metodologia mais frequente nos estudos da América do Sul (para maiores informações acerca do assunto ver capítulo I).

No capítulo I serão apresentados os resultados da comparação entre as estimativas dos parâmetros de crescimento de um método amplamente utilizado na América do sul (análise de progressão modal baseada em dados de frequências de comprimento mensais de uma população), com um tradicional método que utiliza dados de marcação e recaptura, porém pouco implementado nos trópicos devido as suas dificuldades operacionais. Após discutir, no capítulo I, a precisão de cada um dos métodos utilizando a população de *T. viridula* como modelo, o capítulo II terá como foco descrever aspectos da história de vida da espécie. No capítulo II serão descritas a flutuação e biologia populacional, produção secundária, e comparações entre o peso e comprimento de machos e fêmeas de *T. viridula*.



Fig. 1. Indivíduos de *Tegula viridula* marcados durante o período de estudo.

II. CAPÍTULO I

¹ OBSERVAÇÕES DIRETAS SOBRE O CRESCIMENTO SÃO MAIS PRECISAS QUE INDIRETAS? AVALIAÇÃO UTILIZANDO O CARAMUJO MARINHO *Tegula viridula* COMO MODELO

¹ Esse capítulo foi submetido em formato de artigo para o Periódico “*Estuarine, Coastal and Shelf Science*” com o título “Are direct observations on growth more reliable than indirect ones? Evaluation using a marine gastropod as a model”

1. INTRODUCTION

For marine populations there are three most common ways of estimating somatic growth: (1) using length-frequency data (indirect methods), (2) direct aging data and (3) via length increment data derived from tagging experiments. All approaches have some shortcomings: some criticism of the length-frequency method is about its subjective identification of cohorts (Gayanilo et al., 2005), aging methods are often imprecise and difficult to validate (Natanson et al., 2002), and individual growth may well be affected by tags and increase the population mortality (Walker et al., 2011). In spite of frequent criticism by its subjectivity, the methods for the analysis of length-frequency data have found, in the tropics, wider applications than the study of skeletal parts (direct aging), while tagging studies have generally been underutilized (Pauly, 1983; Henry and Jarne, 2007). Although mark-recapture data can provide detailed and high-quality information on the population biology, the costs of implementing this kind of study at large scales and temporal scales can be prohibitive for mostly, and thus, methods that can supply similar inference for unmarked population, such as length frequency data, are needed. Given this thought, studies for measure the efficiency of length-frequency methods yet are required.

Kirkwood (1983), proposing a method to estimate growth using length increment and age-length data together (this can be generated by length-frequency and aging data), raised the question of which different methodologies can be comparable without answering. Francis (1988a) tried to answer whether considering the fact that one model is based on expected length (age-at-length) and the other on observed length (mark-recapture), showing in his point of view that a direct comparison cannot be suitable. Recent studies tried to overcome this issue treating age at tagging as a random variable, but even in these studies, there is no certainty about this issue existence (Laslett et al., 2002; Everson et al., 2004; Everson et al., 2007). For Valkily (1990) and Peharda et al. (2007) this “issue” was not a barrier for the comparison of results generated from different methods. In their studies, the growth performance (ϕ') was used as assessment of quality of the growth parameters obtained for some mussel species in a tagging experiment comparing the resulting ϕ' with the ϕ' computed for other studies from the same species. These comparisons were made without worrying with the methodology used for obtaining the parameter. For them, the ϕ' index overcomes the problem of correlation between the different methods for determining the von Bertalanffy growth function (VBGF) constants.

Length frequency analysis incorporates a variety of different length-based methods, all of which produce estimates of growth. The methodology chosen for this research was the modal progression analysis based on monthly length-frequency data of a population, described by Gómez and Defeo (1999). This method has been widely applied in marine invertebrates of sandy beaches from South America (e.g., Cardoso et al., 2003; Petracco et al., 2013), where tagging studies for this groups are scarce.

To evaluate the tagging-recapture data, the traditional method of Gulland and Holt was selected (King, 1995). This methodology has been widely used not only in fishes (e.g., Thorson and Lacey, 1982; Sawant et al., 2013) but in marine invertebrates (e.g., Sprug, 1995; Peharda et al., 2013). Other methods were described after these, but had some issues, like Fabens (1965) and

Munro (1982), that did not account for seasonal oscillation, Appeldoorn (1987) that underestimate the asymptotic length (L_{∞}) (Urban and Tarazona, 1996) and GROTAG analysis (Francis, 1988b) that requires a considerable recapture data in relation with the others (Campana, 2001).

This study aims to compare the growth parameters estimated by two methodologies (Gulland-Holt and Gómez-Defeo) widely applied among the population biology evaluations. We tested the hypotheses that there were no differences between the parameters obtained from each method and that both make reliable estimations. We will also propose a new methodology, and probably more trustworthy in some cases, using the method described by Gómez-Defeo to estimate the growth parameters with basis on tag-recapture data.

For this comparison, we chose a population of the marine snail *Tegula viridula* as a model. *Tegula viridula* has a wide geographical distribution in the Brazilian coast – Ceará (2°53'S) to Santa Catarina (29°19'S) – also occurring in Panama, Suriname and Venezuela (Rios, 2009). This herbivore macrogastropod plays an important role in the marine trophic chain representing a link between producers (e.g., diatoms) and carnivorous consumers (e.g., crabs and other snails) (Turra et al., 2005; Santana et al., 2009) and also is sporadically consumed by humans in Brazil (Santos, 1982). Nevertheless, there are no published studies on the population dynamics of this species, therefore, here we will supply its first analysis.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Data sampling

This study was conducted on Flexeiras beach, Itacuruçá island, Sepetiba Bay, state of Rio de Janeiro, Brasil (22°56'S, 43°53'W). This beach extends for 350 meters, slopes smoothly, has low wave action, and can be characterized as a sheltered beach, according to the ranking system of McLachlan (1980). The sediment is mainly composed of sand (medium to coarse grain size), with rock fragments, and sea grass beds of *Halodule wrightii* (Caetano et al., 2008). Samples of *T. viridula* were collected with the aid of tweezers over a rectangular area measuring approximately 20 x 10 m, situated at the extreme end of the beach where rock fragments occur, in addition to sandy substratum. The individuals were collected during 25 consecutive months, from May 2010 through May 2012, by three collectors, always at low tide, until no more snails were found. The shell length (measure of the aperture until the last whorl of the shell) of the individuals was measured in the field with a vernier caliper (0.05 mm of accuracy) and a tag was fixed in the outer surface of the last whorl, opposite to the aperture (for more information, see Fontoura-da-Silva, 2013). In the first year not all individuals were marked but in the second all snails had it shell tagged. Afterwards, all specimens were returned to the environment.

To proceed analysis of somatic growth shell length data were treated as three different ways, each separately (first year: May/2010 to May/2011; second year: May/2011 to May 2012) and both years together.

2.2. Estimation of Von Bertalanffy growth function parameters

2.2.1. Length-frequency analysis

To perform the method suggested by Gómez and Defeo (1999) the length data were grouped into size classes (intervals of 1mm). The procedure suggested by these authors consists of (1) separating normally distribution components of size-frequencies by maximum likelihood, through the application of the routine NORMSEP of the FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FISAT II) program (Gayanilo et al., 2005), (2) imputing absolute ages to respective cohorts (lengths) and building an age-length key, (3) using the resulting age-length key to fit the von Bertalanffy growth function (VBGF) for seasonality by nonlinear least squares:

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

where L_t is the length at age t , L_{∞} is the asymptotic length, K is the curvature parameter, t_0 is the computed age at length zero, C is the parameter reflecting the intensity of seasonal growth oscillation, and WP is the time where growth is slowest (Pauly, 1984).

2.2.2. Tag-recapture analysis

The length increment data obtained from tagging experiments were analyzed by the method of Gulland and Holt (1959) that is implemented as a routine in the FISAT II program. This method uses a graph of annualized growth rate after tagging plotted against average length between tagging and recapture to calculate the von Bertalanffy growth function parameters, L_{∞} and K , as the following equation:

$$(L_2 - L_1)/(t_2 - t_1) = a + b[(L_2 + L_1)/2]$$

where L_1 is the length at initial reading, L_2 is the length at recapture, and t_2 and t_1 the corresponding dates. In the case that data increments were very irregular some points were removed from the analysis, which might have been produced by erroneous length readings during one of the surveys. As growth rate decreases with length, this plot has a negative slope, b , which is used to estimate the growth parameter K ($K = -b$). The intercept on the X-axis (where the growth rate is zero) is an estimate of L_{∞} and may be calculated as the negative of the Y-axis intercept, a , divided by the slope ($L_{\infty} = -a/b$) (King, 1995). A t -test was used to indicate whether the residuals of the plot could be separated into two periods of six months, hence suggesting seasonal oscillations; if the result was positive, a preliminary estimate of C and Wp was outputted (Pauly, 1984). To proceed this method all recaptured individuals were included in the analysis.

2.2.3. Blend of methods

In this study we will suggest a new applicability for the method described by Gómez and Defeo (1999), using the data obtained from mark and recapture experiment. We proceed as follows: (1) the individuals that were followed at least for six months were included in the analysis for estimating the parameters; (2) each individual followed was regarded as a cohort and, since we knew exactly the period between one recapture and another, we were able to assign absolute ages to relative lengths and thus to build an age-length key; (3) the age-length key was used to fit the VBGF for seasonality by nonlinear least squares.

2.3. Comparison of methodologies

The standard growth index ϕ' (phi prime: Pauly and Munro, 1984) was used as a measure of the overall growth performance for each year and methodology: $\phi' = 2\log_{10}(L_{\infty}) + \log_{10}(K)$. The growth performances (ϕ') obtained from each parameter calculated were compared, if the values of ϕ' were markedly different from the others, this would be considered as an indicator for a possible bias in the parameter estimation (Valkily, 1990).

To compare the VBGF fitted for each methodology, an analysis of the residual sum of squares (ARSS) was performed (Chen et al., 1992). To plot the VBGF curve for the parameters obtained from the Gulland-Holt method and enable its comparison with the other methodologies, some values were inferred: (1) the t_0 estimated through the Gómez-Defeo and the blend of methods were assumed when these methodologies were compared with the Gulland-Holt, as the value of t_0 is not estimated by

Gulland-Holt method; (2) the lengths used to generate the curve were the same used to fit the VBGF to each method, and the ages related with this lengths were evaluated using the growth parameters from the Gulland-Holt applied in the VBGF.

Francis (1988a) suggested that growth rates are the most appropriated approach to compare these methods. Also in order to compare the methods, growth rates for each method and period were estimated through the equation (according to Gayanilo et al., 2005): $GR = K(L_{\infty} - L_t)$, where K and L_{∞} are von Bertalanffy growth function parameters, and L_t is the most frequent length in the studied population, 19mm.

3. RESULTS

3.1. Estimation of Von Bertalanffy growth function parameters

3.1.1. Length frequency analysis

A total of 3789 individuals of *Tegula viridula* had their length measured between May/2010 and May/2012. The shell length of *T. viridula* ranged among 3.55 and 28.3 mm in the first year, and 2.6 and 24.8 mm in the second year. The growth parameters obtained using the method of Gómez-Defeo, were quite similar between the 2 years analyzed (Table 1). In the first and second year, no significant difference was observed in growth (ARSS: $F_{3,67} = 3.61$, $P = 0.16$) and growth performance (ϕ') showed small variation. The model VBGF with seasonal oscillation through nonlinear fitting explained more than 96.9% of the variance in the first year and 97% in the second year of *T. viridula* population.

In the curves, we can observe a weak intra-annual oscillation in growth that reflected slower growth in the late rainy season of the first ($C = 0.29$, $Wp = 0.45$ - May) and the early dry season of the second ($C = 0.25$, $Wp = 0.28$ - March) years (Fig. 1). In the fitted curve for the both years, we could note the parameters ranging between the ones calculated for each year (Table 1 and Fig. 1).

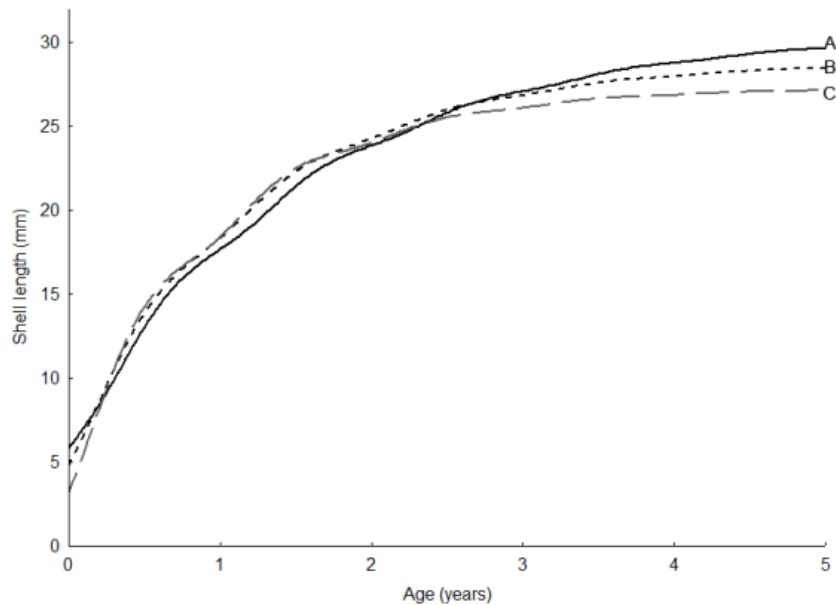


Fig. 1. *Tegula viridula*. Seasonal curves fitted by Gómez-Defeo method for the first year (A), both years (B) and second year (C).

Table 1. *Tegula viridula*. Von Bertalanffy growth function parameters and their corresponding growth performance (ϕ') calculated by using direct (Gulland-Holt and a blend of methods using tag-recapture data) and indirect methods. The t_0 are not shown for the Gulland-Holt analysis. The two years parameters were calculated using a compilation of data from the first and second years of sampling.

Methodology	Direct						Indirect		
	Gulland-Holt			Blend of methods			Gómez-Defeo		
Period	1 th Year	2 nd Year	Two years	1 th Year	2 nd Year	Two years	1 th Year	2 nd Year	Two years
L_{∞} (mm)	31.23	27.40	27.44	31.10	27.80	27.65	30.60	27.29	28.84
K (yr ⁻¹)	0.49	0.85	0.84	0.49	0.84	0.83	0.65	1.00	0.83
C	0.20	0.30	0.30	0.60	0.19	0.18	0.29	0.37	0.25
t_0	NA	NA	NA	-0.60	-0.27	-0.28	-0.38	-0.16	-0.28
Wp	November	March	March	July	September	September	May	March	March
ϕ'	2.68	2.80	2.80	2.68	2.81	2.80	2.78	2.87	2.84
GR (mm/month)	0.50	0.60	0.59	0.49	0.62	0.60	0.63	0.69	0.68
	N=142*	N=773*	N= 915*						

L_{∞} asymptotic length, K growth constant, t_0 initial condition parameter, C constant of seasonal growth oscillation, Wp is the winter point, NA not available; GR is the growth rate at 19mm; *Number of points in Gulland and Holt analysis.

3.1.2. Tag-recapture analysis

A total of 765 individuals of *T. viridula* were tagged and, among these, 362 were recaptured (49%), being 38% of the individuals recovered only once (Fig. 2A). In Figure 2A is possible to observe a pattern highlighted by Figure 2B, where the average of days between one recapture and another was always ~1 month. The variance in length decreases concomitantly with the increase of the time of monitoring of individuals (Fig. 2B). The occurrence of small individuals was scarce, which may be due to high rates of growth of the youngest snails (Fig. 2C).

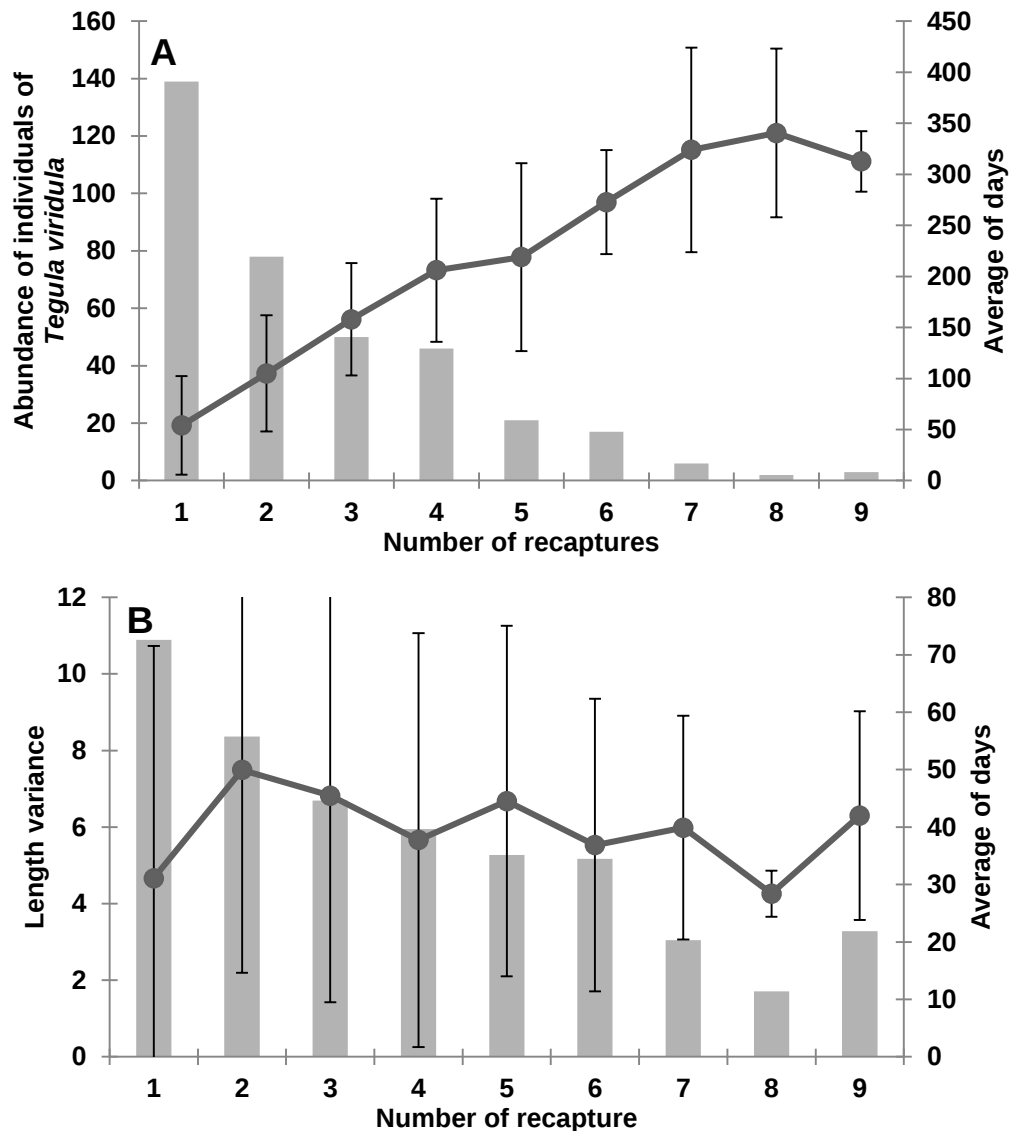


Fig. 2. *Tegula viridula*. A. Abundance of individuals (bars) and their follow up time (average of days $\pm$ SD; circles) by the number of recaptures; B. Length variance (bars) and average of days ($\pm$ SD; circles) in each of time of recapture; C. Frequency by length classes.

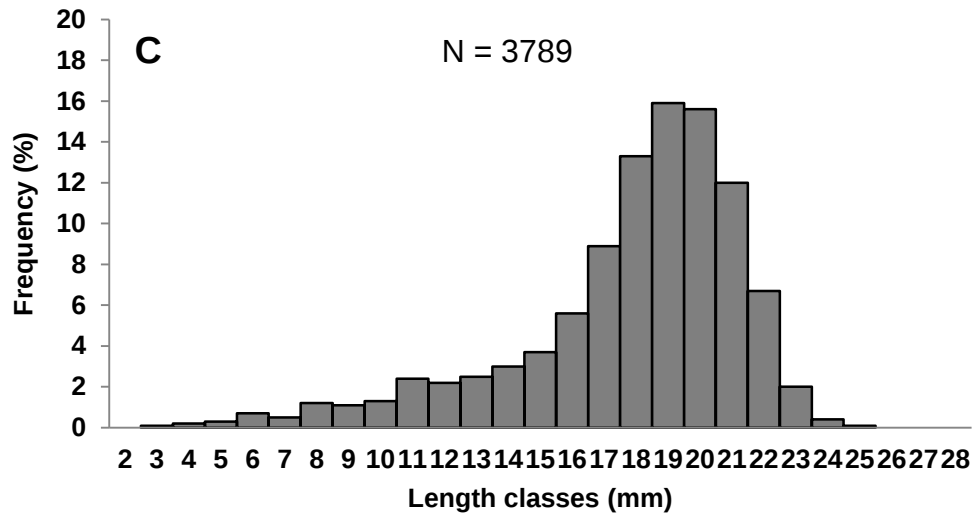


Fig. 2. *Tegula viridula*. A. Abundance of individuals (bars) and their follow up time (average of days $\pm$ SD; circles) by the number of recaptures; B. Length variance (bars) and average of days ($\pm$ SD; circles) in each of time of recapture; C. Frequency by length classes.

Between the recaptured ones, 223 were followed for at least three months and, among these, 12 were monitored for at least ~ 1 year and at most 530 days, being this last recaptured 6 times (see Table 2). Besides that, 3 individuals were recaptured 9 times, the longest monitoring. Regarding the length range, the smallest individual appeared in the second year, was released with 7.95 mm and was recaptured for the first time 27 days after with 9.05 mm (Growth rate = 0.041 mm/day), whereas the largest had 23.20 mm and was recaptured 88 days after with 23.4 mm (Growth rate = 0.002 mm/day), also in the second year. In the Gulland-Holt plots, we observed a declining trend in the growth rate with an increase in the average size of the snails (Fig. 3).

The estimated asymptotic lengths (L_{∞}) were not that variable, oscillating between 31.23 mm (first year) and 27.40 mm (second year), whilst the K ranged among 0.49 year⁻¹ and 0.85 year⁻¹ (Table 1). A weak intra-annual oscillation in growth for both years ($C = 0.20$, $C = 0.30$; for the first and second year respectively), reflecting a moderate alteration in growth during the rainy season of the first year ($Wp = \text{November}$) and the late rainy season of the second year ($Wp = \text{March}$) were registered (Table 1). When the data of both years were analyzed together, we could notice the similarities of the generated parameters with the ones of the second year. This observation can be a consequence of the different number of individuals marked and recaptured among the years (Table 1).

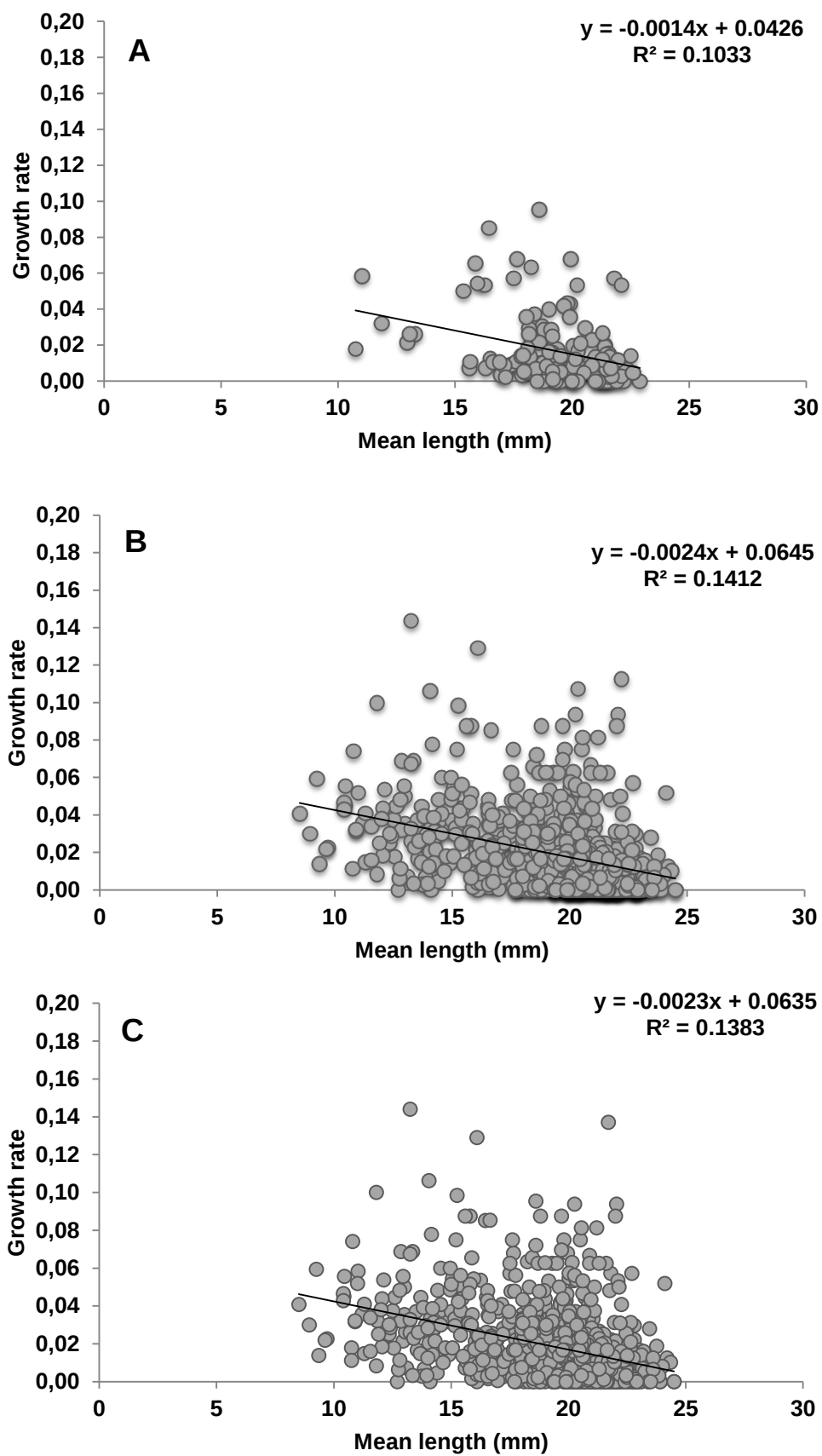


Fig. 3. *Tegula viridula*. Gulland-Holt plots for the: (A) first year, (B) second year and (C) both years.

Table 2. Length of individuals of *Tegula viridula*, by recapture, followed by a longer period (more than 340 days). The variation of length and time between the first released (L_0 ; T_0) and the last recapture (L_f ; T_f) were also evaluated.

Tag No.		Releasead	1 th recapture	2 nd recapture	3 rd recapture	4 th recapture	5 th recapture	6 th recapture	7 th recapture	8 th recapture	9 th recapture	Variation of length $L_f - L_0$	Variation of time $T_f - T_0$
332	Date	06/14/2011	07/14/2011	08/15/2011	09/08/2011	11/22/2011	12/08/2011	01/11/2012	02/27/2012	03/23/2012	05/24/2012		
	SL*	19.90	20.10	20.30	20.80	21.30	21.70	21.70	21.70	22.00	22.70	2.80	345
128	Date	04/18/2011	06/14/2011	07/14/2011	11/22/2011	12/08/2011	01/11/2012	02/27/2012	04/24/2012	05/24/2012			
	SL*	16.60	17.20	18.00	20.50	20.50	20.60	20.70	20.70	20.70		4.10	402
24	Date	06/26/2010	11/05/2010	12/03/2010	03/21/2011	06/14/2011	08/15/2011	09/11/2011	10/25/2011				
	SL*	16.00	18.30	19.15	19.70	20.40	20.80	21.00	21.20			5.20	486
165	Date	05/03/2011	06/14/2011	07/14/2011	09/11/2011	10/25/2011	11/22/2011	02/27/2012	05/24/2012				
	SL*	19.15	19.20	20.40	21.40	21.80	22.10	22.40	22.60			3.45	387
324	Date	06/14/2011	07/14/2011	10/25/2011	11/22/2011	12/08/2011	01/11/2012	04/24/2012	05/24/2012				
	SL*	9.75	11.10	13.00	13.20	14.90	16.70	17.80	18.90			9.15	345
75	Date	08/09/2010	09/08/2010	01/18/2011	02/17/2011	06/14/2011	07/14/2011	08/15/2011					
	SL*	16.90	17.00	17.30	19.20	19.80	19.80	20.10				3.20	371
50**	Date	06/26/2010	10/22/2010	03/21/2011	06/14/2011	11/22/2011	12/08/2011						
	SL*	20.80	21.50	21.90	23.10	24.10	24.30					3.50	530
166	Date	05/03/2011	06/14/2011	08/15/2011	09/11/2011	11/22/2011	04/24/2012						
	SL*	17.30	18.80	20.00	21.80	21.90	21.90					4.60	357
173	Date	05/03/2011	06/14/2011	12/08/2011	01/11/2012	05/24/2012							
	SL*	17.60	18.20	21.00	21.20	21.20						3.60	387
335	Date	06/14/2011	08/15/2011	09/11/2011	10/25/2011	05/24/2012							
	SL*	19.10	19.20	19.90	20.30	21.70						2.60	345
341	Date	06/14/2011	09/11/2011	02/27/2012	03/23/2012	05/24/2012							
	SL*	17.80	19.50	21.60	21.60	22.00						4.20	345
11	Date	06/26/2010	09/08/2010	06/14/2011									
	SL*	13.30	19.60	22.95								9.65	353

*Shell Length (mm); **The individual followed by longer time, 530 days

3.1.3. Blend of methods

A total of 23 and 29 individuals (cohorts) were selected for the first and second year analysis, respectively. This selection was based on the amount of time the individuals were followed through (more than six months) and a maximum possible of size ranges were covered in each of the years. There was no difference in the length of the snails selected between the study periods (t -student, $t = 0.145$, $df = 125$, $P = 0.884$).

The estimates of VBGF among the years showed some differences that would be confirmed by the statistical comparison (ARSS: $F_{3,126} = 24.54$, $P = 0.00$) and the values of ϕ' (Table 1). The model VBGF with seasonal oscillation fitted explained nearly 92% and 96% of variance in the first and second, respectively. Analyzing the curves, a moderate ($C = 0.60$, for the first year) to weak ($C = 0.19$, for the second year) intra-annual oscillation were observed in growth with a slower growth in the dry season for both years ($Wp = 0.65$ - July for first year; $Wp = 0.78$ - September for second year) (Fig. 4). In this method, when the parameters for both years are analyzed together, we can also observe the same pattern detected in Gulland-Holt parameters, which show similarities between the second year and the both year.

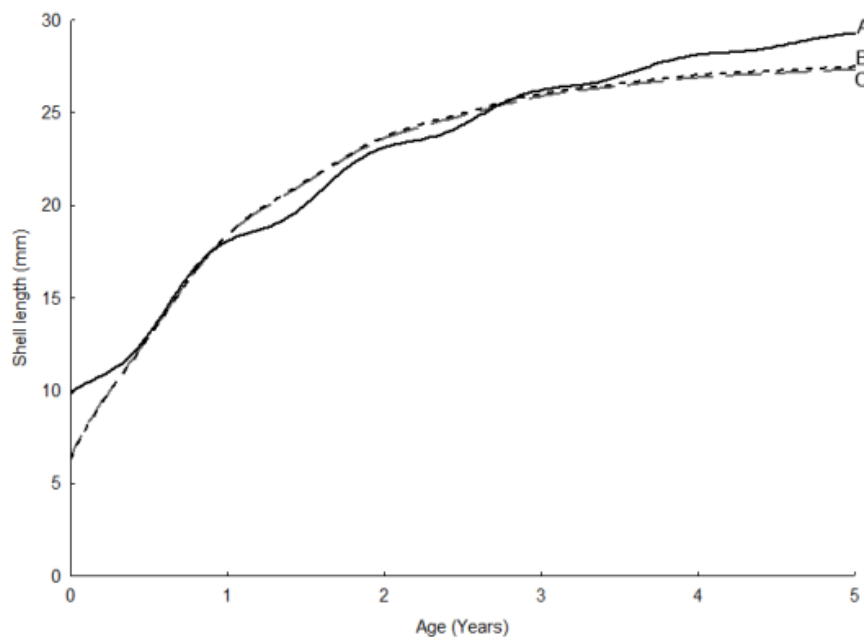


Fig. 4. *Tegula viridula*. Seasonal curves fitted by the blend of methods for the first year (A), second year (B) and both years (C).

3.2. Comparison of methodologies

When the growth curves of the blend of methods were compared with the other methods by years, we can identify the same pattern (Fig. 5). In the first year, differences between the estimates of Gulland-Holt and Gómez-Defeo methods were observed (ARSS: $F_{3,64} = 20.90$, $p = 0.000$), this also could be evidenced by the growth performance values (Table 1). Nevertheless, when we compare in the same period the blend of methods with the Gulland-Holt and Gómez-Defeo, there are no difference between them (ARSS: $F_{3,79} = 3.39$, $P = 0.171$; $F_{3,74} = 1.86$, $P = 0.144$, respectively). When we analyze the curves from the second year, it is possible to verify higher similarities between the methods (Fig. 5). It was evidenced by the statistical results that shown no differences between the methods (Gulland-Holt x Gómez-Defeo: $F_{3,48} = 1.98$, $P = 0.130$; Gulland-Holt x blend of methods: $F_{3,168} = 1.66$, $P = 0.177$; Gómez-Defeo x blend of methods: $F_{3,90} = 2.45$, $P = 0.068$) and by growth performances. The pattern observed for the comparisons in the second year are highlighted when the two years are analyzed together and the similarities between the methods are statistically evidenced via ARSS (Gulland-Holt x Gómez-Defeo: $F_{3,123} = 1.46$, $P = 0.228$; Gulland-Holt x blend of methods: $F_{3,201} = 0.94$, $P = 0.421$; Gómez-Defeo x blend of methods: $F_{3,161} = 1.95$, $P = 0.123$) and also noted in the ϕ' values (Table 1). When the growth rates (GR) estimated at 19 mm were analyzed it emphasized the same pattern already highlighted by the ARSS and ϕ' (Table 1).

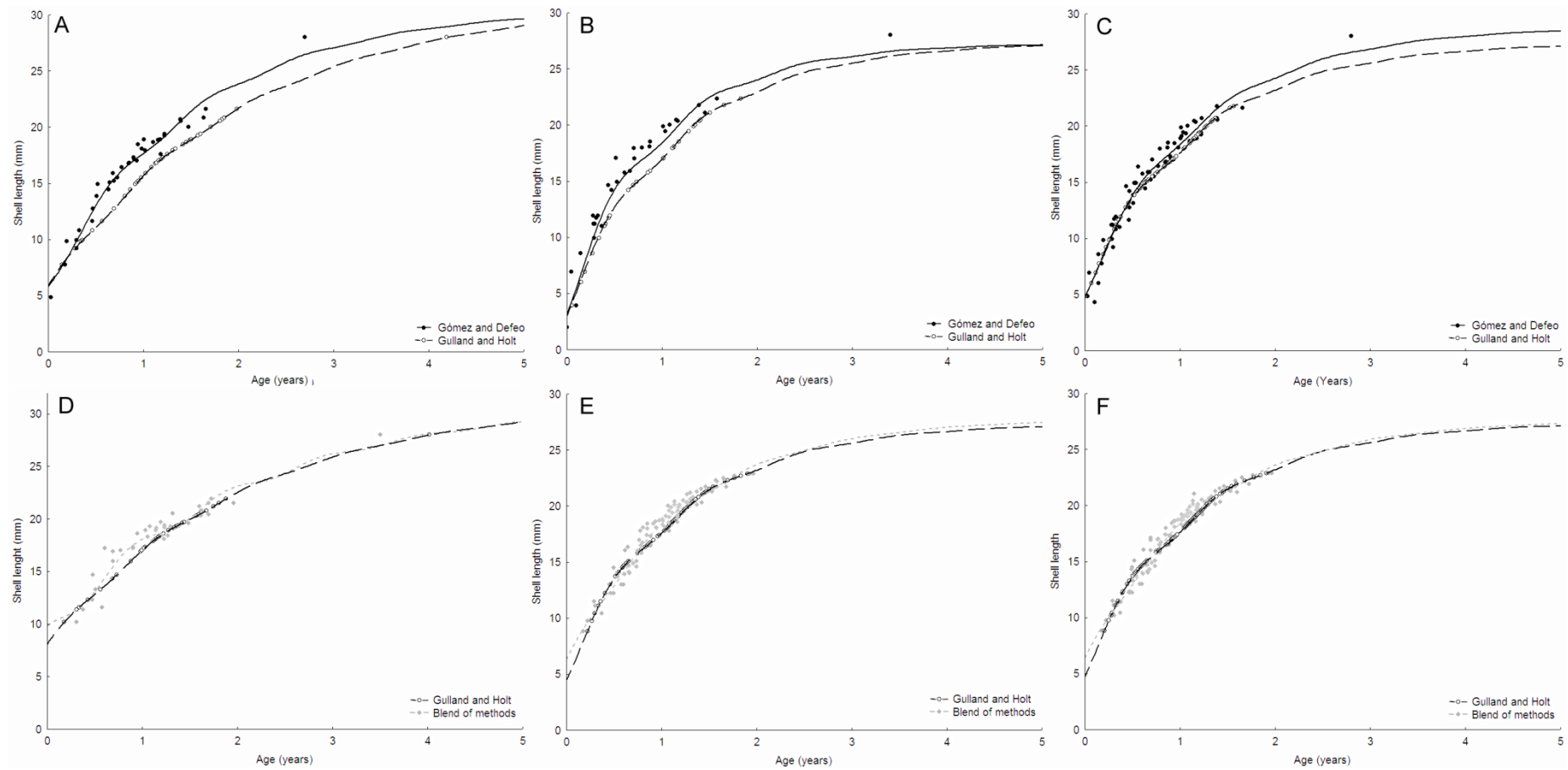


Fig. 5. *Tegula viridula*. Seasonalized von Bertalanffy growth curves generated from Gulland-Holt, GómeZ-Defeo and blend of methods. Comparison between the curves of the first year (A, D, G), second year (B, E, H) and both years (C, F, I).

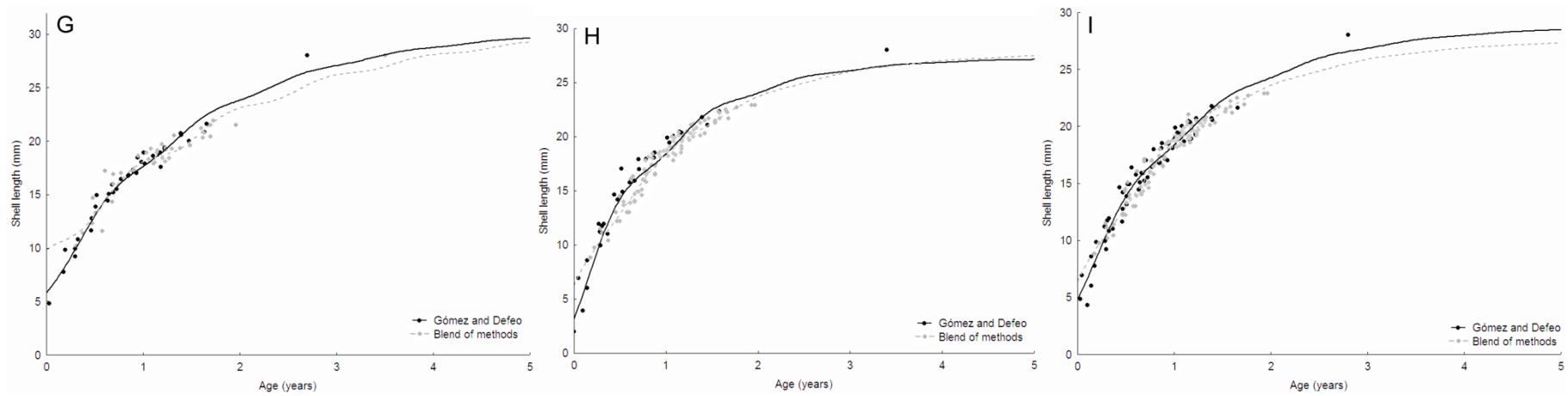


Fig. 5. *Tegula viridula*. Seasonalized von Bertalanffy growth curves generated from Gulland-Holt, Gómez-Defeo and blend of methods. Comparison between the curves of the first year (A, D, G), second year (B, E, H) and both years (C, F, I).

4. DISCUSSION

The higher L_{∞} and lower K for the analysis with mark-recapture data observed for each year, in relation with the Gómez-Defeo methodology, was already expected, because of the absence of younger tagged individuals with less than 7mm. For the population studied, the absence of small individuals was not a real problem, because these snails grow faster during the early stages. Therefore, larger individuals probably have a higher representativeness in the population (Fig. 2). The quality of mark and recapture data are directly related with each species life history characteristics (Ziegler, 2013).

The differences observed in the first year between the methodologies and between the first and second year of the blend of methods probably have the same cause. The number of individuals followed at the first year was highly reduced when compared with the second, as it is evident in the table 1. Additionally a wider range of lengths was covered on the second year. In the blend of methods, this difference was softened when it was compared with the estimates generated by the length-frequency method (ARSS: $p>0.05$), but not between the first and second year (ARSS: $p<0.05$). This adjustment can be explained by the fact that, in this methodology, we could select the individuals (cohorts), which were followed by the longest period; nonetheless, the dissimilarities did not completely disappear. The blend and Gulland-Holt methods showed the same pattern of resemblance between the second and both year, this is probably related to the fact that the data used for these two methodologies are from the tagging experiment. This similarity highlights how the size and composition of the data from tagging and recapture can influence the estimative. Ziegler (2013) proved that increasing the number of tagged individuals it is possible to reduce the bias and increase the precision of estimates. Nevertheless, in their study, the minimum number of individuals needed was employed as a situation-specific that depends on many factors, including population size and catch levels.

The growth rates estimated for 19 mm also presented the pattern exhibited above. In the first year the rates had a wider range between the methods, whereas in the second and both years together, the rates were closer. Even when we assume the argumentation of Francis (1988a), displaying the growth rates as a more appropriate method to compare parameters derived from different methodologies, the pattern presented by the other comparisons is emphasized. Francis (1988a) demonstrated that the differences between the methods were, in general, highlighted by growth rates, using this to ratify his argumentation that the methods are not comparable. Natanson et al., (2002) also refuted his idea observing a resemblance between the growth rates of mark and recapture and length-frequency.

Because of the differences amongst the results obtained in the first year through Gulland-Holt and Gómez-Defeo methods, we decided to propose a new methodology that would soften the divergence caused by the sample size. This new approach, called "blend of methods", suggests each individual observed through mark-recapture as a cohort, which should be considered for the estimate of the growth parameters by means of Gómez-Defeo method. Since only the most recaptured individuals (bigger cohorts - almost one year) were selected, it was possible to really diminish the

distinctions between both methodologies as well as disqualify an old criticism about the indirect method: that cohorts are conceived in a subjective way.

Both methodologies utilized showed to be a reliable tool for measure the somatic growth of individuals. Within some marine groups as fishes, it is usual to apply the two data in integrated methods or to use them together to validate the results of skeletal parts (Natanson et al., 2002; Eveson et al., 2004; Natanson et al., 2006; Polacheck et al., 2006). This applies to fish mainly because the data from mark and recapture normally complements the ones from indirect data. Length-frequency data are usually collect from fisheries institutes and the age range is over 7 years old not covering the youngest ones (Campana, 2001). This is not the case of most groups that habitually do not have institutes who monitor its population.

The marking technique chosen for this investigation did not affected the life-history traits of marked individuals. These can be proved by the mortality, which was even lower in the second year and by the population fluctuation that remained the same for the two years (see chapter 2 for more details). Furthermore, the tags did not appear to affect the displacement of individuals that were always released in one site and recaptured in another site of the studied area (personal obs.). This procedure seems also to have been succeed in another population biology study implemented on a threatened freshwater bivalve (see Fontoura-da-Silva et al., 2013 for more details). These issues could be, second Henry and Jarne (2007), the principal contributor for a possible bias in the results computed from tagging experiments.

In the bibliography is not easy to find studies with marine invertebrates that evaluate the growth of the same population using growth-increment data and length frequency data. In table 3 we tried to compile a few results of the two data for the same species of mollusks but most were not supplied by the same study. Comparing the growth performance of other mollusks estimated by monthly length-frequency data with the ones by mark and recapture data we can realize some differences and similarities between the methods (Table 3). The differences are probably due to the variances caused by the different locality and period that the study was performed (Cardoso and Defeo, 2004). The closest growth performances (ϕ') were pointed for the bivalve *Modiolus barbatus* where the parameters were estimated with data from the same locality and period (Peharda et al., 2007). For *Donax hanleyanus*, the growth performances were equal, but, in this case, this inference should be regarded with caution because the asymptotic length of the growth-increment data was not estimated, being assumed as the largest individual found (Herrmann, 2009).

Table 3. Von Bertalanffy growth function parameters (L_{∞} and K) and growth performance (ϕ') estimated for the same mollusk specie using growth-increment and length-frequency data.

Specie	Method	L_{∞} (mm)	K	ϕ'	Latitude	Source
Gastropoda						
<i>Busycon carica</i>	GI	159.50	0.08	3.31	33°20'N	Eversole et al. (2008)
	LF	213.10	0.12	3.74	31°56'N	Power et al. (2009)
<i>Concholepas concholepas</i>	GI	130.00	0.50	3.93	17°39'S	Rabí and Maraví (1997)
	LF	152-160	0.38-0.52	3.94-4.12	21°35'S	Wolff (2008)
<i>Littorina littorea</i>	GI	24.60	0.69	2.62	40°39'N	Barroso et al. (2007)
	LF	30.00	0.32	2.46	53°08'N	Hughes and Answer (1982)
<i>Strombus gigas</i>	GI	287-318	0.21-0.27	4.24-4.44	18°37'N	Navarrete (2001)
	LF	307.80	0.44	4.62	21°09'N	Navarrete et al. (2000)
<i>Tegula viridula</i>	GI	27.44	0.84	2.80	22°56'S	This study
	LF	28.84	0.83	2.84	22°56'S	
Bivalva						
<i>Donax hanleyanus</i>	GI	37.00	0.41	2.75	37°16'S	Herrmann (2009)
	LF	26.40	0.80	2.75	23°03'S	Cardoso and Veloso (2003)
<i>Modiolus barbatus</i>	GI	67.26	0.17	2.89	42°52'N	Peharda et al. (2007)
	LF	66.11	0.18	2.90	42°52'N	

GI: Growth increment; LF: length-frequency

For marine invertebrates, it is important the confirmation of trustworthiness of the indirect methods because, for these groups, tagging experiments have rarely been performed in relation with vertebrates, even outside the tropical zones (Strayer and Smith, 2003; Henry and Jarne, 2007). Gastropods, for example, had been used in mark-recapture studies 10 times less than in terrestrial vertebrates, for mussels the situation is not so different (Vilella et al., 2004; Henry and Jarne, 2007). For some benthic groups of tiny individuals (e.g. amphipods, isopods, polychaetes, scaphopods, gastropods), there is not even an accessible tagging method described for long-term studies in situ. With this necessity in mind, recently Zipkin et al. (2014) described a model for precise estimates of abundance and vital rates using data from unmarked individuals what was only available through approaches that rely on intensive mark and recapture data.

The length-frequency estimates that were once regarded with suspicion are proving to be as reliable as marking and recapture. Here we could see how the number of recaptured individuals can affect the growth-increment analysis, what may be an incentive to carry on new studies about this subject. We also proposed a blend of methods applying the mark and recapture data in the Gómez-Defeo method, that softened the discrepancy in the sample size between the years. This new

arrangement of methods can be an alternative in cases of a relatively small sample size, but to assert that more studies are needed.

5. REFERENCES

- Appeldoorn, R. 1987. Modification of a seasonally oscillating growth function for use with mark-recapture data. *ICES J. Mar. Sci.*, 43, 194-198.
- Barroso, C., Gonçalves, C., Moreira, M. H., 2007. Growth, reproductive cycle and penis shedding of *Littorina littorea* in the Ria de Aveiro (north-west Portugal). *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 87, 547-550.
- Caetano, C. H. S., Cardoso R. S., Braga C. M., Mattos, G., 2008. Marine Molluscs from Flexeiras beach, Rio de Janeiro state, Southeastern Brazil. *Strombus*, 15, 1-7.
- Campana, S. E., 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol.*, 59, 197-242.
- Cardoso, R. S., Defeo, O., 2004. Biogeographic patterns in life history traits of the Pan-American sandy beach isopod *Exciorolana braziliensis*. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 61, 3, 559-568.
- Cardoso, R. S., Veloso, V. G., Caetano, C. H. S., 2003. Life history of *Eremita brasiliensis* (Decapoda: Hippidae) on two beaches with different morphodynamic characteristics. *J. Coastal Res.*, 35, 392-401.
- Chen, Y., Jackson, D. A., Harvey, H. H., 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modelling fish growth data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 1228-1235.
- Eversole, A. G., Anderson, W. D., Isely, J., 2008. Age and growth of the knobbed whelk *Busysca carica* (Gmelin 1791) in South Carolina subtidal waters. *J. Shellfish Res.*, 27, 2, 423-426.
- Everson, J. P., Laslett, G. M., Polascheck, T., 2004. An integrated model for growth incorporating tag-recapture, length-frequency, and direct aging data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61, 292-306.
- Everson, J. P., Polascheck, T., Laslett, G. M., 2007. Consequences of assuming an incorrect error structure in von Bertalanffy growth models: a simulation study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 64, 602-617.
- Fabens, A. J., 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29, 265-289.
- Fontoura-da-Silva, V., Carneiro, J. B., Miyahira, I. C., Santos, S. B., Caetano, C. H. S., 2013. Mark-recapture methodology: a simple and inexpensive technique for the study of bivalves and gastropods in Brasil. *Tentacle*, 21, 13-16.
- Francis, R. I. C. C., 1988a. Are growth parameters estimated from tagging and age-length data comparable? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, 936-942.
- Francis, R. I. C. C., 1988b. Maximum likelihood estimation of growth and growth variability from tagging data. *New Zeal. J. Mar. Fresh.*, 22, 42-51.
- Gayanilo, F. C. Jr., Sparre, P., Pauly, D., 2005. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FISAT II). Revised version. User's guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries) No. 8., FAO, Rome.
- Gómez, J., Defeo, O., 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 182, 209-220.
- Gulland, J. A., Holt, S. J., 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *ICES J. Mar. Sci.*, 25, 47-49.

- Henry, P.Y., Jarne, P., 2007. Marking hard-shelled gastropods: tag loss, impact on life-history traits, and perspectives in biology. *Invertebr. Biol.*, 126, 138-153.
- Herrmann, M., 2009. Population dynamics of the surf clams *Donax hanleyanus* and *Mesodesma mactroides* from open-Atlantic beaches off Argentina. *Berichte zur Polar-und Meeresforschung*, 585. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven.
- Hugues, R. N., Answer, P., 1982. Growth, spawning and trematode infection of *Littorina littorea* (L.) from a exposed shore in North Wales. *J. Mollus. Stud.*, 48, 321-330.
- King, M., 1995. Fisheries Biology, assessment and management. Fishing News Books, Oxford.
- Kirkwood, G. P., 1983. Estimation of von Bertalanffy growth curve parameters using both length increment and age-length data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 1405-1411.
- Laslett, G. M., Everson, J. P., Polascheck, T., 2002. A flexible maximum likelihood approach for fitting growth curves to tag-recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59, 976-986.
- McLachlan, A., 1980. The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple system. *S. Afr. J. Sci.*, 76, 137-138.
- Munro, J. L., 1982. Estimation of the parameters of the von Bertalanffy growth equation from recapture data at variable time intervals. *ICES J. Mar. Sci.*, 40, 199-200.
- Natanson, L. J., Kohler, N. E., Ardizzone, D., Caillient, G. M., Wintner, S. P., Mollet, H. F., 2006. Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environ. Biol. Fish.*, 77, 367-383.
- Natanson, L. J., Mello, J. J., Campana, S. E., 2002. Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fish. B-NOAA*, 100, 266-278.
- Navarrete, A. J., 2001. Crecimiento del caracol *Strombus gigas* (Gastropoda: Strombidae) em cuatro ambientes de Quintana Roo, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 49, 1, 85-91.
- Navarrete, A. J., Domínguez-Viveros, M. Medina-Quej y, A., Oliva-Rivera, J. J. 2000. Crecimiento, mortalidad y reclutamiento del caracol *Strombus gigas* em Punta Gavilán, Q. Roó, México. *Ciencia Pesquera*, 14, 1-4.
- Pauly, D., 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fisheries Technical Paper No. 234*, 52p.
- Pauly, D., 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. *ICLARM Study Review*, 8, 325p.
- Pauly, D., Munro, J. L., 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte*, 2, 1-21.
- Peharda, M., Ezgeta-Balic, D., Davenport, J. Vrgoc, N., 2013. The potential for aquaculture of the bearded horse mussel (*Modiolus barbatus*) and Noah's Ark shell (*Arca noae*) in southern Croatia. *Aquacult. Int.*, 21, 639-653.
- Peharda, M., Richardson, C. A., Mladineo, I., Šestanović, S., Popović, Z., Vrgoč, N., 2007. Age, growth and population structure of *Modiolus barbatus* from Adriatic. *Mar. Biol.*, 151, 2, 629-638.
- Petracco, M., Camargo, R. M., Tardelli, D. T., Turra, A., 2013. Population biology of the gastropod *Olivella minuta* (Gastropoda, Olividae) on two sheltered beaches in southeastern Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.015>

- Polacheck, T., Eveson, J. P., Laslett, G. M., Pollock, K. H., Hearn W. S., 2006. Integrating catch-at-age and multiyear tagging data: combined Brownie and Petersen estimation approach in a fishery context. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 63, 534-548.
- Power, A. J., Sellers, C. J., Walker, R. L., 2009. Growth and sexual maturity of the knobbed whelk, *Busycon carica* (gmelin, 1791), from a commercially harvested population in coastal Georgia. *Occasional Papers of The University of Georgia Marine Extension Service*, 4.
- Rabí, M., Maraví, C., 1997. Growth curves and specific growth rate of *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789) (Gastropoda: Muricidae) in culture experiments. *Sci. Mar.*, 61, 2, 49-53.
- Rios, E., 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. 3ed. Evangraf, Rio Grande.
- Santana, G. X., Fonteles-Filho, A. A., Bezerra, L. E. A., Mathews-Cascon, H., 2009. Comportamento Predatório Ex situ do Caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Brachyura) sobre Moluscos Gastrópodes. *Panam. J. Aquat. Sci.*, 4, 3, 326-338.
- Santos, E., 1982. Moluscos do Brasil. Itatiaia Limitada, Belo Horizonte.
- Sawant, B., Chakraborty, S. K., Jaiswar, A. K., Panda, D., Bhagabati, S. K., Sawant, P. B., 2013. Population parameters of catfishes, *Arius caelatus* (Valenciennes, 1830) and *Arius tenuispinis* (Day, 1877) from Mumbai waters, Indian. *Indian J. Geomarine Sci.*, 42, 775-780.
- Sprug, M., 1995. Physiological energetics of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in lakes I. Growth and reproductive effort. *Hydrobiologia*, 304, 117-132.
- Strayer, D. L., Smith, D. R., 2003. A Guide to Sampling Freshwater Mussel Populations. American Fisheries Society. Monograph No. 8, Bethesda, Maryland.
- Thorson, T. B., Lacey, E. J. Jr., 1982. Age, growth rate and longevity of *Carcharhinus leucas* estimated from tagging and vertebral rings. *Copeia*, 1, 110-116.
- Turra, A., Denadai, M. R., Leite, F. P. P., 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 286, 279-291.
- Urban, H. J., Tarazona, J., 1996. Effects of El Niño/Southern Oscillation on the population (Bivalvia: Psammobiidae) from Bahía Independencia, Peru. *Mar. Biol.*, 125, 725-734.
- Valkily, J. M., 1990. Determination and comparison of growth in bivalves, with emphasis on the tropics and Thailand. PhD thesis. Univesity of Kiel, Germany.
- Villella, R.F., Smith, D.R., Lemarié, D.P., 2004. Estimating Survival and Recruitment in a Freshwater Mussel Population Using Mark-recapture Techniques. *Am. Midl. Nat.*, 151, 114–133.
- Walker, K. A., Trites, A. W., Haulena, M., Weary, M. D., 2011. A review of the effects of different marking and tagging techniques on marine mammals. *Wildlife Res.*, 39, 15-30.
- Wolff, M., 2008. Estimates of growth, mortality and recruitment of the Loco *Concholepas concholepas* (Bruguere, 1789) derived from a shell mound in Northern Chile. *Stud. Neotrop. Fauna E.*, 24, 2, 87-96.
- Ziegler, P. E., 2013. Influence of data and quantity from a multiyear tagging program on an integrated fish stock assessment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 70, 1031-1045.
- Zipkin, E., Thorson, J. T., See, K., Lynch, H. J., Grant, E. H. C., Kanno, Y., Chandler, R. B., Letcher, B. H., Royle, A. J., 2014. Modeling structured population dynamics using data from unmarked individuals. *Ecology*, 95, 1, 22-29.

III. CAPÍTULO II

²CARACTERÍSTICAS DA HISTÓRIA DE VIDA E PRODUÇÃO SECUNDÁRIA DO CARAMUJO MARINHO *Tegula viridula* EM UMA PRAIA COM FRAGMENTOS ROCHOSOS NO SUDESTE DO BRASIL

² Esse capítulo será submetido para o Periódico “*Helgoland Marine Research*” com o título de “Life history characteristics and secondary production of the marine snail *Tegula viridula* on a beach with rock fragments in southeastern Brazil”

1. INTRODUÇÃO

Diversos estudos focaram a dinâmica populacional da macrofauna de praias nas últimas décadas, porém a maior parte deles abordou relações da história de vida das populações de crustáceos, principalmente, em praias expostas (Gómez e Defeo, 1999; Fonseca et al., 2000; Defeo et al., 2001; Caetano et al., 2003; Petracco et al., 2003; Cardoso e Defeo, 2004; Caetano et al., 2006; Celentano et al., 2010; Defeo e McLachlan, 2011; Petracco et al., 2012). Se comparados a praias expostas, trabalhos sobre a biologia populacional da macrofauna de praias protegidas se tornam raros (Denadai et al., 2004; Yokoyama, 2010; Cardoso et al., 2011; Cabrini e Cardoso, 2012; Mattos e Cardoso, 2012; Petraco et al., 2013).

Na costa brasileira praias abrigadas são comumente observadas ao longo dos estados do Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná (Denadai et al., 2005; Cardoso et al., 2011; Petraco et al., 2013). Essas praias são caracterizadas por possuírem uma elevada variedade de ambientes e, em geral, uma rica fauna no entre marés, na qual moluscos e poliquetas são dominantes (Cardoso et al., 2011). Recentemente, Petraco et al. (2013) realizaram o primeiro estudo descrevendo como moluscos respondem a diferentes graus de exposição em praias abrigadas, relacionando fatores físicos ambientais há características da sua história de vida. Populações de organismos que habitam ambientes rochosos também são muito menos abordados se comparadas a ambientes arenosos (Ghilardi et al., 2008). Devido a essa questão, no Brasil ainda sabe-se muito pouco sobre a dinâmica populacional de indivíduos que habitam tanto ambientes rochosos quanto praias protegidas.

O filo Mollusca é o segundo mais diverso do mundo, com aproximadamente 100.000 espécies. Recentes descritas, conseqüentemente, apresentam os mais variados estilos de vida, padrões de distribuição geográfica, hábitos alimentares, entre outros aspectos (Haszprunar 2001, Caetano et al. 2007, Fontoura-da-Silva et al., 2013). Grande parte da riqueza de espécies dentre os moluscos (ca. 70-80%) está representada na classe Gastropoda (Brusca e Brusca, 2007).

A família Trochidae (Gastropoda: Vetigastropoda) reúne alguns dos gastrópodes mais antigos, com registros fósseis a partir do Triássico médio (aproximadamente 245 milhões) (Hickman e McLean, 1990). Dentre os troquídeos, as espécies do gênero *Tegula* tem recebido destaque em alguns estudos ecológicos sobre barreiras geográficas (Vermeij, 1989; Lindberg, 1991) e sobre o efeito das mudanças climáticas na atividade de espécies bentônicas marinhas (Yee e Murray, 2004; Stenseng et al., 2005; Byrnes et al., 2011). A utilização das espécies do gênero para abordar tais temas se deve a ampla distribuição geográfica do mesmo e ao importante papel de controle que essas espécies, como herbívoras, exercem sobre comunidades fitais (Hellberg, 1998; Byrnes et al., 2011). Sobre a história de vida (e.g. expectativa de vida, crescimento, distribuição de tamanho, reprodução) das espécies do gênero *Tegula* os estudos são escassos e o conhecimento é insatisfatório. O gênero compreende cerca de 40 espécies, contudo a grande maioria dos estudos sobre a história de vida trata de *Tegula funebris*, devido ao fato de ser um habitante comum e abundante no entre marés da costa dos EUA (Stohler, 1963; Darby, 1964; Stohler, 1964; Paine, 1971; Frank, 1975; Wright, 1975; Wolf, 1991; Cooper, 2010; Cooper e Shanks, 2011). Para as três espécies

que ocorrem na costa brasileira, *T. hotesseriana*, *T. patagonica* e *T. viridula* (Rios, 2009), não há nenhum registro disponível sobre aspectos básicos da história de vida desses organismos.

Tegula viridula é comumente encontrado em rochas do entremarés e no infralitoral raso do litoral brasileiro, onde possui ampla distribuição (2°53'S - 29°19'S), e nos litorais da Venezuela, Suriname e Panamá (Rios, 2009). Foram realizados apenas alguns trabalhos tendo *T. viridula* como foco, e sobre aspectos bastante descritivos de sua anatomia e alimentação (Moreira-Filho, 1960; Righi, 1962; Meirelles e Matthews-Cascon, 2003). *Tegula viridula* já foi utilizada para analisar temas tais como, interações ecológicas como competição e epibiose, metodologias para marcação de gastrópodes marinhos e, a utilização de conchas por diversas espécies de caranguejos ermitões como forma de abrigo, sendo inclusive a escolha preferencial para alguns (Turra e Leite, 2003; Turra e Denadai, 2006; Fantucci et al., 2008; Pereira et al., 2009; Fontoura-da-Silva et al., 2011; Fontoura-da-Silva et al., 2013). Sobre a ecologia de *T. viridula* sabe-se pouco ainda, apenas que desempenham um importante papel na cadeia trófica, sendo um elo entre produtores (e.g. diatomáceas) e macroconsumidores carnívoros (e.g. caranguejos, caramujos) e, que são utilizados esporadicamente como alimento por humanos (Moreira-Filho, 1960; Santos, 1982; Turra et al., 2005; Santana et al., 2009). Devido a essa importância e a sua ampla distribuição, revela-se a necessidade de estudos aprofundando aspectos populacionais do caramujo marinho *T. viridula*.

O objetivo desse estudo é fornecer informações sobre a história de vida da população do caramujo *T. viridula* residente de uma praia protegida do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Serão investigados: (1) tamanho e estrutura da população; (2) proporção sexual; (3) mortalidade e expectativa de vida; (4) relação entre peso e comprimento; (5) produção secundária.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A praia das Flexeiras (22°56'S, 43°53'W) está localizada na Ilha de Itacuruçá, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil. Segundo Cardoso et al. (2011), a praia apresenta 350m de largura e ~25 m de extensão, possui baixa ação de ondas, declive suave, o sedimento é principalmente constituído por areia (areia média e grossa) e, é caracterizada como uma praia protegida (*sensu* McLachlan, 1980). Em alguns trechos dessa praia podem ocorrer fragmentos de rochas e/ou bancos de gramas marinhas *Halodule wrightii*. Esse ambiente, por também possuir em seu sedimento fragmentos de rocha, abriga uma rica fauna, que pode ser consequência direta desta heterogeneidade ambiental (Caetano et al., 2008).

2.2. Amostragem e procedimento de laboratório

A população de *Tegula viridula* da praia das Flexeiras foi estudada por meio de coletas mensais iniciadas em maio de 2010 e com término em maio de 2012. Os indivíduos foram coletados em uma área retangular de cerca de 10 x 5 m situada numa das extremidades da praia onde se observa a presença de fragmentos de rocha em adição ao substrato arenoso. Foi realizada uma busca exaustiva por indivíduos ao longo da área retangular, sempre com o mesmo esforço amostral (duas pessoas). Todos os indivíduos coletados tiveram o comprimento de suas conchas aferido em campo com o auxílio de um paquímetro (precisão de 0,1mm), tiveram as suas conchas marcadas (ver Fontoura-da-Silva et al., 2013) e, posteriormente, foram devolvidos ao ambiente para que pudessem ser recapturados em futuras coletas. Todo mês foram selecionadas subamostras de 30 indivíduos de classes de tamanho distintas para serem utilizados na estimativa da relação peso x comprimento e determinação do sexo.

Os indivíduos conduzidos ao laboratório foram congelados em um freezer para que a coloração de suas gônadas fosse mantida. As conchas foram quebradas com o auxílio de um torno mecânico para o acesso as partes moles dos animais. Para a distinção entre machos e fêmeas, foi utilizada a coloração das gônadas conforme descrição feita por Righi (1962): machos – gônadas branco-cremoso, e fêmeas – gônadas verde claro.

Para as estimativas de peso seco livre de cinzas, as partes moles foram secas em estufa a 70°C por 24h, pesadas, e depois, incineradas em forno mufla a 600°C por 4 horas, e novamente pesadas. A diferença entre as duas pesagens foi considerada como sendo o peso seco livre de cinzas.

2.3. Análise dos dados

2.3.1. Tamanho e estrutura da população

Para avaliar a estrutura de comprimentos da população de *T. viridula*, os indivíduos foram separados mensalmente por classes de tamanho (foram agrupados a cada 1.00 mm).

O tamanho da população, para cada um dos anos, foi estimado através do método de Schnabel (King, 1995), que é utilizado para calcular o tamanho de uma população após diversas coletas, segundo a equação a seguir:

$$N^{\wedge} = \Sigma (CM) / \Sigma R$$

onde, C é o número total de indivíduos capturados na coleta, M é o número de indivíduos marcados antes da coleta e R é o número de indivíduos recapturados.

2.3.2. Mortalidade e expectativa de vida

A taxa de mortalidade instantânea (Z) foi calculada pelo método da curva de captura convertida em comprimento (Pauly et al., 1995) utilizando-se o programa FISAT ("FAO-ICLARM Stock Assessment Tools") (Gayanilo, 2005).

A mortalidade anual (A) foi calculada com base no valor de Z, segundo a equação a seguir:

$$A = 1 - e^{-Z}$$

Para a estimativa da expectativa de vida, foi utilizada a equação invertida de Von Bertalanffy (King, 1995) com base no comprimento que representa 99% da população, $L_{99\%}$ (Cardoso e Veloso, 1996).

Os parâmetros de crescimento utilizados para esses cálculos foram obtidos através do método descrito por Gómez e Defeo (1999) que dentre os outros dois métodos foi o que alcançou uma maior porcentagem de explicabilidade (ver capítulo I).

2.3.3. Relação entre peso e comprimento

A relação entre comprimento da concha e o peso seco livre de cinzas das partes moles foi determinada por meio do modelo linear, com os dados convertidos em logaritmo natural na equação:

$$\ln W = a + b \ln L,$$

onde W é o peso seco livre de cinzas das partes moles (g); L é o comprimento da concha (mm); e a e b são as constantes, intercepto e coeficiente angular da reta, respectivamente.

2.3.4. Produção secundária

A produção foi estimada através do método taxa de crescimento peso-específico (Crisp, 1984). Neste método a produção é calculada a partir das distribuições de frequência por comprimento obtidas de todas as amostras, da relação entre o peso e comprimento, e dos parâmetros calculados

pela função de crescimento de von Bertalanffy através do método do Gómez e Defeo (1999) (ver capítulo 1). A produção anual é calculada pela equação seguinte:

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

onde o f_i é a média anual de indivíduos em cada classe de comprimento i , m_i é a média da massa individual por cada classe de comprimento i , que é calculada pela através da média de comprimento em cada uma das classes, e, G_i é a taxa de crescimento massa específica em cada classe de crescimento i . O G_i é calculado pela seguinte equação:

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

onde b é o expoente da relação entre peso e comprimento, K e L_∞ são parâmetros de crescimento da função de von Bertalanffy, e L_i é o comprimento médio em cada uma das classes de comprimento i .

A relação P/B foi calculada pela relação entre a produção somática (P) e a média da biomassa (B).

2.3.5. Análises estatísticas

Todos os dados analisados tiveram a sua normalidade e homocedasticidade avaliadas e para todos os procedimentos estatísticos foi adotado nível de significância de 5% (Zar, 1999).

A ANOVA bifatorial foi utilizada para testar a hipótese nula de que não há diferença significativa entre a abundância de *T. viridula* ao longo dos meses e entre os anos.

A variação da razão sexual de *T. viridula* foi testada mensalmente através do χ^2 (Zar, 1999). O teste t foi usado para comparar o comprimento das conchas dos machos e das fêmeas de *T. viridula*.

Foi realizada uma análise de covariância (ANCOVA) para comparar a relação peso x comprimento entre machos e fêmeas, usando o comprimento como covariável. Os dados foram linearizados (transformação através de Log) para satisfazer as premissas da ANCOVA. Para comparar as taxas de mortalidade encontradas nos dois anos foi também realizada uma ANCOVA, usando a idade como covariável.

3. RESULTADOS

3.1. Tamanho e estrutura da população e proporção sexual

Ao longo do período de estudo (maio/10-maio/12), um total de 3789 indivíduos de *Tegula viridula* foram coletados e tiveram o seu comprimento aferido. O tamanho da população de *T. viridula* estimado através da marcação e recaptura para a Praia das Flexeiras foi de 1100 indivíduos. Na população podem ser observados picos quase sempre acompanhados por quedas na abundância da população (Fig. 1). A abundância de *Tegula viridula* entre os 2 anos e os meses não foi significativamente diferente (ANOVA Anos: $F_{1,1} = 23,4$, $P = 0,8934$; Meses: $F_{1,11} = 1988,0$, $P = 0,2176$).

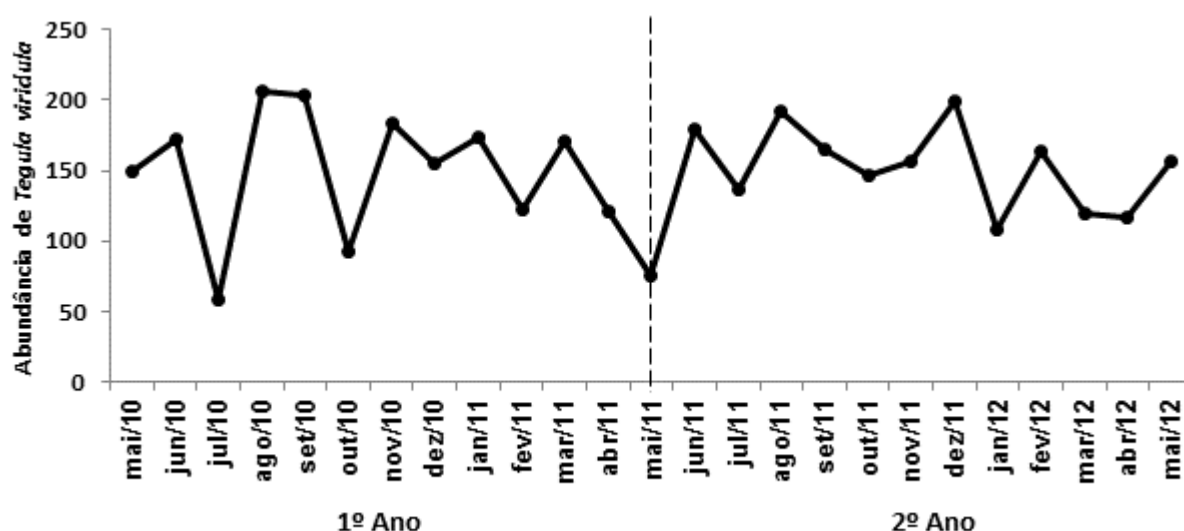


Fig. 1. *Tegula viridula*. Abundância mensal ao longo do período de estudo.

A classe de comprimento de 19mm foi predominante na maioria dos meses, sendo responsável, em média, por 16% dos indivíduos de toda a população ao longo dos meses analisados. Foram observados períodos de recrutamento ao longo de todo o ano, tendo entre eles um intervalo médio de dois meses (Fig. 2). Entretanto nos períodos de chuva, foram observados recrutamentos mais longos e/ou com espaçamento mais curto entre outubro e novembro de 2010, fevereiro e março de 2011 e novembro e dezembro de 2011.

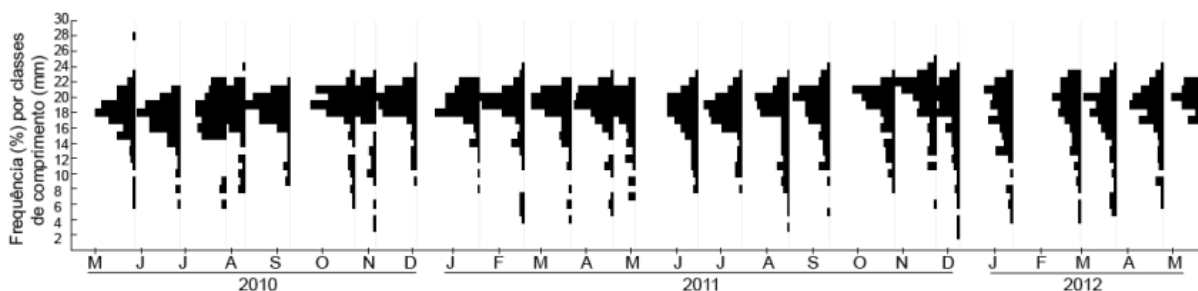


Fig. 2. *Tegula viridula*. Variação temporal na estrutura populacional (distribuição de frequência por classes de tamanho).

A proporção sexual entre machos e fêmeas diferiu significativamente de 1:1 nos meses de junho de 2010 e 2011 e em novembro de 2011 e maio de 2012, sempre à favor das fêmeas (Tabela 1). Em novembro de 2011 a diferença entre fêmeas e machos foi bastante acentuada (1:5). A proporção sexual da população total também apresentou uma predominância significativa de fêmeas, salientando o padrão encontrado em alguns meses ($\chi^2 = 15,11$; $P > 0,05$). A diferença entre o comprimento das conchas de machos e fêmeas foi significativa (Teste t : $t = -4,3883$; $gl = 800$; $p < 0,0000$), com os machos (Média= 17,81; DP= $\pm 3,15$) apresentando um comprimento médio da concha maior que as fêmeas (Média= 16,64; DP= $\pm 4,13$).

Tabela 1. Proporção entre machos e fêmeas e resultado do teste de significância Qui-quadrado (χ^2) para população de *Tegula viridula* da praia das Flexeiras, durante o período de maio de 2010 à maio de 2012.

1º Ano													
	Mai/10	Jun/10	Jul/10	Ago/10	Set/10	Out/10	Nov/10	Dez/10	Jan/11	Fev/11	Mar/11	Abr/11	Mai/11
Proporção	1:1,3	1:2,2	1:0,8	1:1	1:1,3	1:1,9	1:1,1	1:1	1:0,6	1:1,1	1:1,6	1:1,3	1:0,8
(M/F)	(21/28)	(11/25)	(18/15)	(16/16)	(19/26)	(13/25)	(14/16)	(15/15)	(19/12)	(14/16)	(13/21)	(13/17)	(15/13)
χ^2	0,99 ^{ns}	5,44 ^s	0,27 ^{ns}	0 ^{ns}	1,08 ^{ns}	3,79 ^{ns}	0,13 ^{ns}	0 ^{ns}	1,58 ^{ns}	0,13 ^{ns}	1,88 ^{ns}	0,53 ^{ns}	0,14 ^{ns}
2º Ano													
	Jun/11	Jul/11	Ago/11	Set/11	Out/11	Nov/11	Dez/11	Jan/12	Fev/12	Mar/12	Abr/12	Mai/12	Total
Proporção	1:2	1:1,7	1:1,3	1:1,06	1:1,3	1:5	1:1,06	1:0,7	1:1,3	1:1,07	1:1,4	1:2,2	1:1,3
(M/F)	(13/26)	(14/18)	(13/18)	(15/16)	(13/17)	(5/25)	(15/16)	(14/11)	(13/17)	(14/15)	(13/19)	(9/20)	(352/463)
χ^2	4,33 ^s	0,5 ^{ns}	0,81 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,53 ^{ns}	13,33 ^s	0,03 ^{ns}	0,36 ^{ns}	0,53 ^{ns}	0,03 ^{ns}	1,13 ^{ns}	4,17 ^s	15,11 ^s

s teste significativo ($p < 0,05$); ns teste não foi significativo ($p > 0,05$)

3.2. Mortalidade e expectativa de vida

Os menor indivíduo de *Tegula viridula* encontrado na população mediu 2,6 mm (dezembro de 2011) e o maior 28,3 mm (maio de 2010) (Tabela 2). Os parâmetros de crescimento estimados para a população de *T. viridula* foram estatisticamente significativos, com exceção do t_0 no segundo ano. Apesar da performance de crescimento (ϕ') ter sido um pouco mais elevada no segundo ano em relação ao primeiro, as curvas de crescimento não demonstraram diferenças significativas (ver capítulo I para maiores informações).

Tabela 2. Parâmetros de crescimento estimados para a população de *Tegula viridula*.

Parâmetros	1º Ano	P	2º Ano	P
* L_{∞} ($\pm$ SE)	30,60 (2,09)	0,0000	27,29 (1,26)	0,0000
* K ($\pm$ SE)	0,65 (0,10)	0,0000	1,00 (0,14)	0,0000
* C ($\pm$ SE)	0,29 (0,13)	0,0343	0,37 (0,16)	0,0299
* Wp ($\pm$ SE)	0,46 (0,07)	0,0000	0,28 (0,06)	0,0026
* t_0 ($\pm$ SE)	-0,38 (0,06)	0,0000	-0,16 (0,09)	0,0694
* r^2	96,9%		97%	
* ϕ'	2,78		2,87	
L_{min}	3,55		2,6	
$L_{máx}$	28,3		24,8	
$t_{máx}$	3,01		3,04	

*Parâmetros estimados no capítulo 1, através do método de Gómez e Defeo (1999); L_{∞} comprimento assintótico (mm), K parâmetro de curvatura (ano^{-1}), t_0 idade no comprimento zero (ano), C constante de oscilação sazonal no crescimento, Wp “winter point” – período do ano em que o crescimento é mais lento, ϕ' performance de crescimento, L_{min} menor indivíduo (mm), $L_{máx}$ maior indivíduo (mm), $t_{máx}$ expectativa de vida (ano).

A expectativa de vida de *T. viridula* foi menor no primeiro ano (3,01 anos) em relação ao segundo (3,04 anos) (Tabela II). Segundo os parâmetros populacionais calculados, os indivíduos da população de *T. viridula* alcançam o tamanho de ~19 mm em 1,76 anos no primeiro ano, o que indica que a maioria dos indivíduos presentes na praia das Flexeiras tinha <1,76 anos no primeiro ano. No segundo ano a maioria da população tinha <1,53 anos.

A taxa de mortalidade instantânea de *T. viridula* no primeiro ano ($5,56 \text{ ano}^{-1}$) foi significativamente maior que no segundo ano ($5,16 \text{ ano}^{-1}$) (Fig 3. e Tabela 3). Já a taxa de mortalidade anual foi de $0,994 \text{ ano}^{-1}$ no primeiro ano e $0,996 \text{ ano}^{-1}$ no segundo.

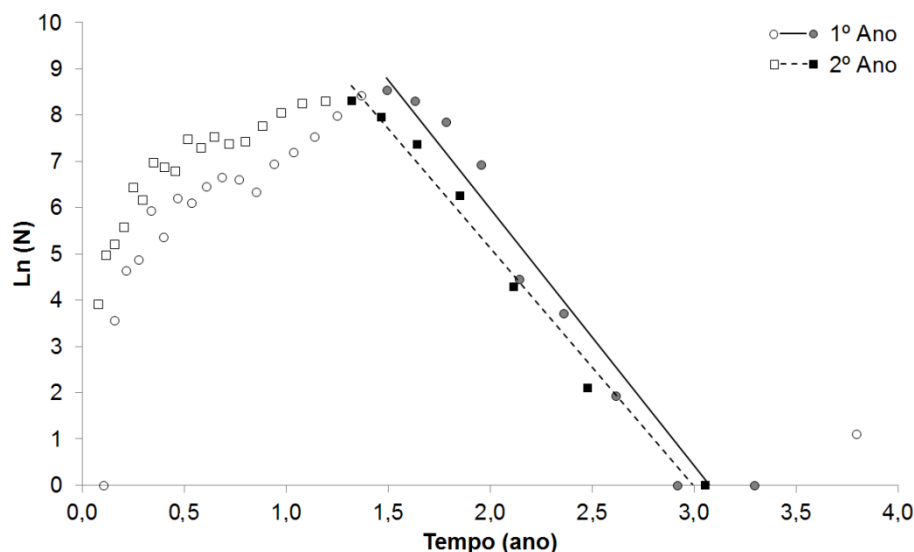


Fig. 3. *Tegula viridula*. Curva de captura sobre os comprimentos convertidos a idade no primeiro ano (mai/10-mai/11) e no segundo ano (mai/11-mai/12). Os pontos sem preenchimento não foram utilizados para ajustar a regressão linear.

Tabela 3. Estimativas da mortalidade para a população de *Tegula viridula* ao longo dos dois anos de estudo e resultado da comparação estatística (ANCOVA).

Parâmetros	1º Ano	P	2º Ano	P
G	17,11	0,0000	15,44	0,0000
Z(±SE)	5,56 (2,09)	0,0000	5,16 (1,26)	0,0000
R ²	0,95		0,98	
N	9		7	
A	0,99		0,99	

ANCOVA $F_{1,13} = 6,137$; $P = 0,028$

G intercepto da regressão; Z Taxa de mortalidade instantânea (ano^{-1}); A mortalidade anual (ano^{-1}).

3.3. Relação entre peso e comprimento e Produção secundária

A figura 4 apresenta os modelos lineares de relação peso/comprimento para machos e fêmeas e para a população total de *T. viridula*, indicando crescimento alométrico positivo do peso. Comparando-se os sexos, pode-se observar que os machos nas classes de tamanho iniciais apresentaram maior peso seco livre de cinzas do que as fêmeas da mesma classe de tamanho. Contudo, nas classes de tamanho maiores tal padrão se inverteu com as fêmeas apresentando maior peso seco do que os machos de tamanhos similares, porém a diferença entre os sexos não se mostrou significativa (ANCOVA: $F_{1,800} = 0,137$; $p=0,711$).

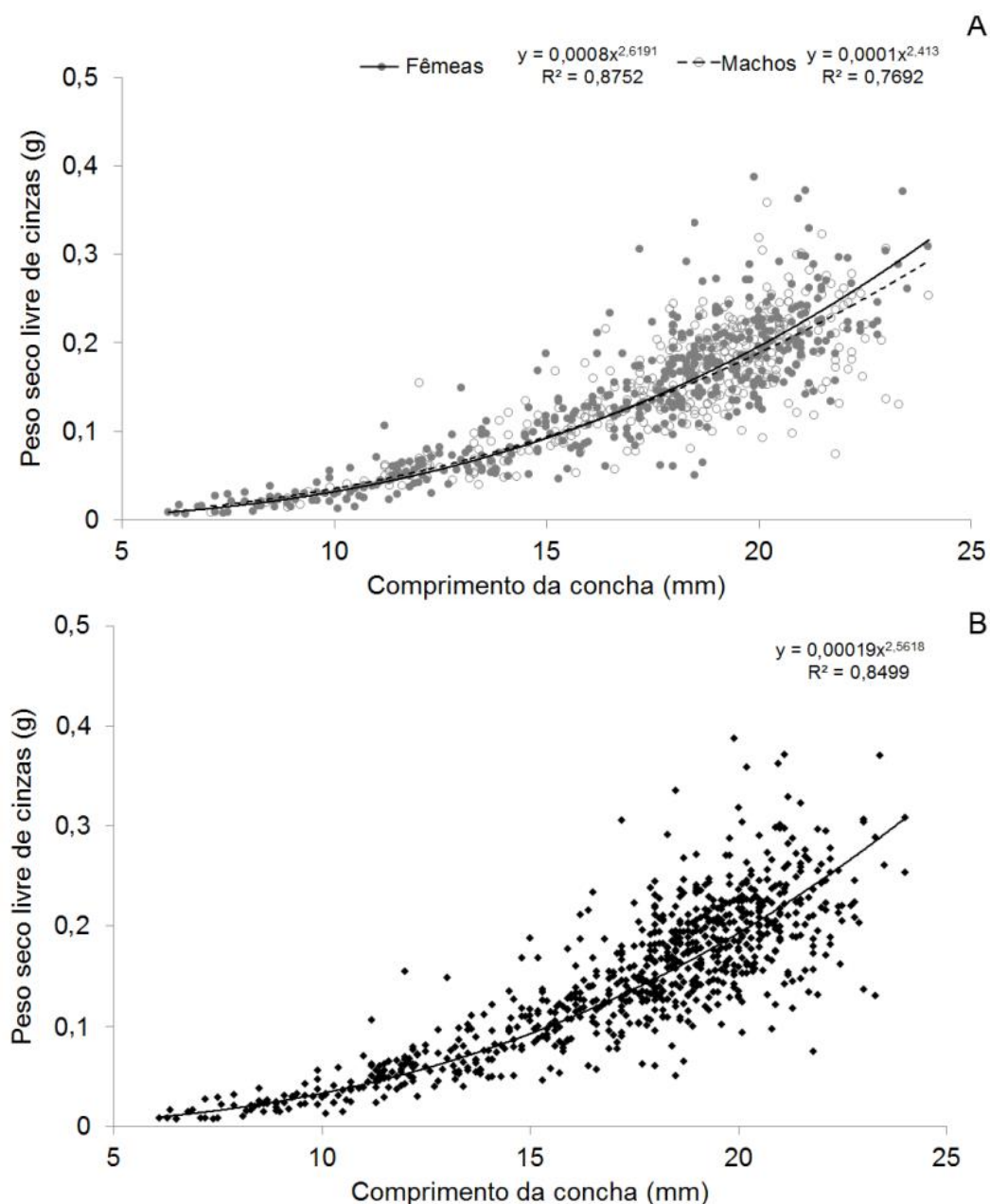
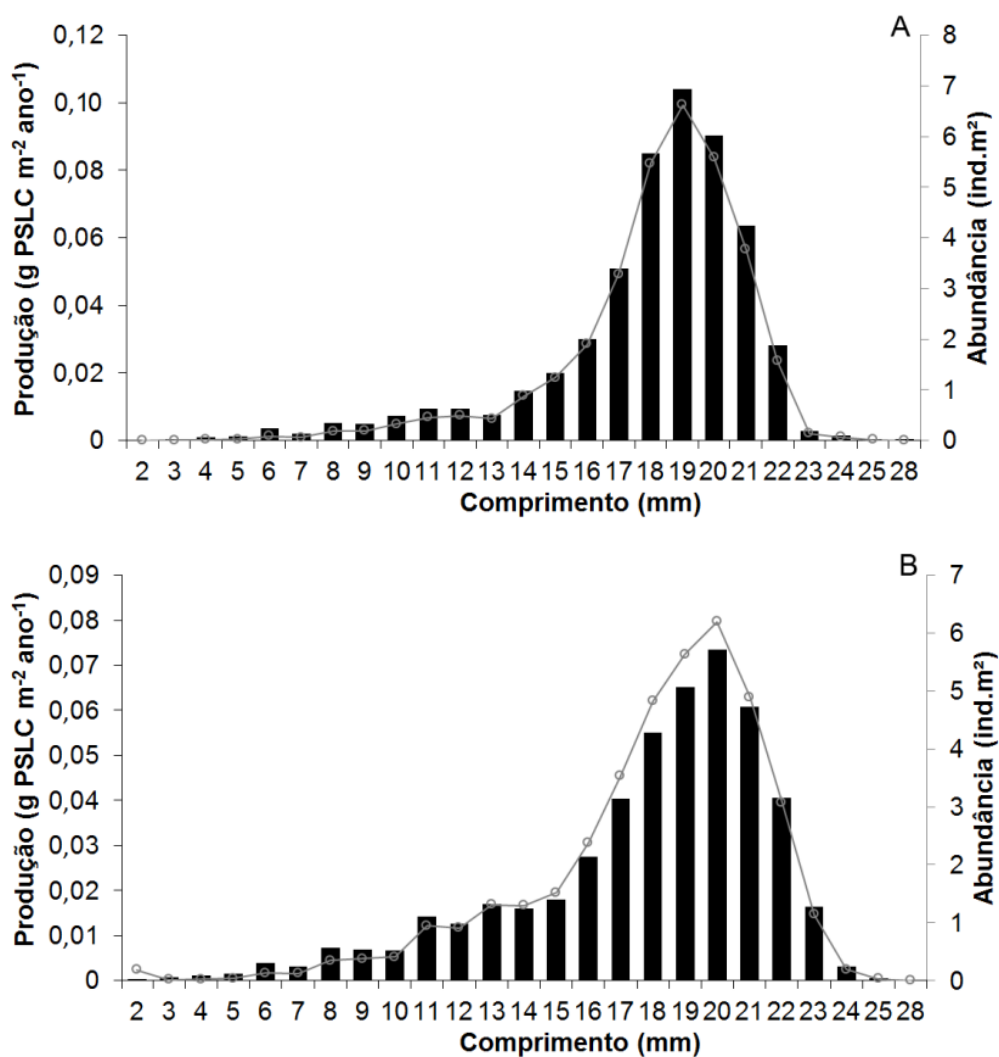


Fig. 4. *Tegula viridula*. Relação peso-comprimento para machos e fêmeas (A) e a população total (B).

A taxa de renovação (P/B) foi de 1,14 e 1,11 ano⁻¹ para o primeiro ano e segundo, respectivamente (Tabela 4). Os picos da produção secundária seguiram os da abundância de *T. viridula* (Fig. 5). Em ambos os anos o pico na produção ocorreu concomitantemente com o da abundância em 19 e 20 mm, respectivamente. Os indivíduos menores (2-4 mm) e os maiores (24-28 mm) contribuíram de forma similar para a produção da população em ambos os anos (1º ano: 0,1-0,2%; 2º ano: 0,5-0,5%).

Tabela 4. Produção secundária (P), biomassa (B), e taxa de renovação (P/B) de *Tegula viridula*.

Parâmetros	1º Ano	2º Ano
P (g PSLC m ⁻² ano ⁻¹)	1,20	1,02
B (g PSLC m ⁻²)	1,05	0,92
P/B (ano ⁻¹)	1,14	1,11

Fig. 5. *Tegula viridula*. Distribuição da produção (círculos) e abundância (barras) por classes de comprimento no primeiro ano (A) e no segundo ano (B).

4. DISCUSSÃO

Ao longo de todo o período de estudo foram observados picos e quedas de forma alternada. Esse resultado contrasta com o que foi observado para outras duas populações de *T. viridula* do estado de São Paulo, Brasil, onde ambas tiveram picos somente durante as estações de chuva (Denadai et al., 2000). O padrão cíclico observado, para a população da praia das Flexeiras, pode ocorrer devido a picos e quedas na população de seus predadores e/ou quedas e picos na oferta de alimento. Para outras espécies do gênero *Tegula* foi observado que seus predadores exercem forte pressão sobre a densidade, estrutura populacional e a escolha de habitat desses caramujos (Paine, 1969, Thornber, 2007). Além disso, sabe-se que interações biológicas podem exercer um papel de extrema importância da dinâmica das populações, o que ocorre de forma ainda mais acentuada em ambientes abrigados como a praia das Flexeiras (Defeo e McLachlan, 2005, Petracco et al., 2012).

O padrão de recrutamento ao longo do ano todo já foi apontado para outra população de *T. viridula* e outras duas espécies do gênero, *T. funebris* e *T. eiseni* (Righi, 1962; Frank, 1975; Wright, 1975; Wolf, 1991; Cooper, 2010). A reprodução contínua ao longo do ano maximiza o número de recrutas em populações que possuem tamanhos menores presentes em baixas latitudes. Em populações que atingem tamanhos maiores, presentes em regiões de altas latitudes, o padrão observado é inverso ocorrendo à reprodução em épocas específicas do ano para que ocorra um maior investimento no crescimento corporal. Esse padrão, comum para invertebrados, foi observado em populações de *T. funebris* ao longo de variadas latitudes da costa oeste dos EUA (Cooper e Shanks, 2011). De acordo com os registros, já realizados para o gênero *Tegula*, de quantidade de meses em que ocorre reprodução, foi possível verificar uma relação negativa entre a quantidade de meses e as latitudes, corroborando o padrão descrito acima (Fig. 6). Mesmo com a reprodução ocorrendo ao longo do ano todo, foi possível observar, nas estações de chuva, que entre alguns meses o recrutamento ocorreu de forma ininterrupta. Tal situação provavelmente é conduzida pelo fato da espécie possuir reprodução externa e fase larval o que torna esse evento dependente da água (Righi, 1962).

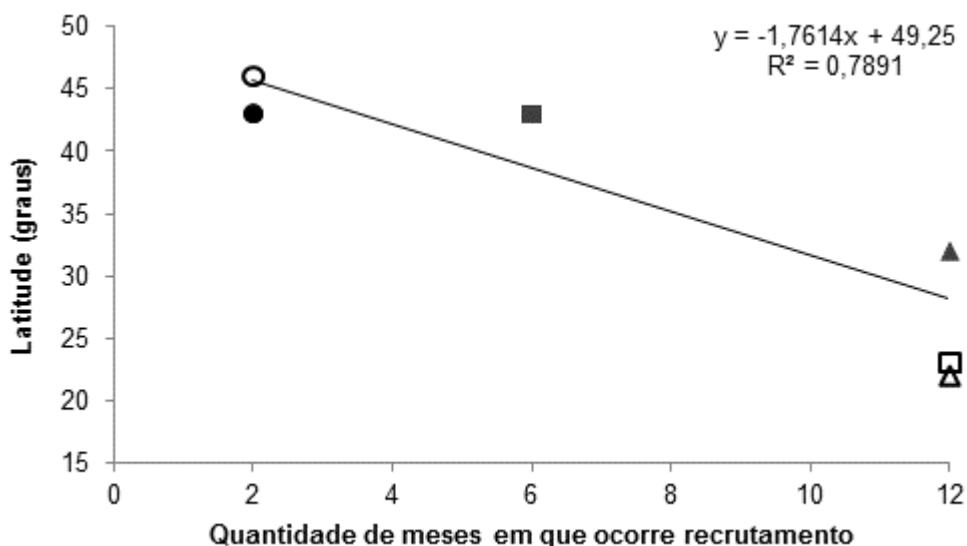


Fig. 6. Regressão linear entre a quantidade de meses em que ocorre o recrutamento em oito populações do gênero *Tegula* e a latitude de ocorrência. População de: ○ *T. funebris*, Washington, EUA (Paine, 1971); ● *T. funebris*, duas populações de Oregon, EUA (Cooper, 2010); ■ *T. funebris*, Cape Arago, Oregon, EUA (Frank, 1975, Moran, 1997); ▲ *T. eiseni* e *T. funebris*, São Diego, EUA (Frank, 1975, Wolf, 1991); □ *T. viridula*, São Paulo, Brasil (Righi, 1962); △ *T. viridula*, Rio de Janeiro, Brasil, (este estudo). As populações que apresentam recrutamentos ao longo de todo o ano, sem marcação sazonal, foram consideradas com 12 meses.

A proporção de machos e fêmeas diferiu significativamente de 1:1, padrão observado para maioria dos gastrópodes (Yusa, 2007), ocorrendo mais fêmeas do que machos (1:1,3). Esse padrão corrobora a observação feita por Righi (1962), de que há mais fêmeas que machos, em uma população de *T. viridula* do estado de São Paulo. Em moluscos o desvio em favor de um dos sexos pode ser explicado por diferenças na utilização de habitat entre os sexos, mudança do sexo em alguns estágios da vida, hermafroditismo, ocorrência de imposex entre as fêmeas e diferenças na mortalidade e maturidade sexual entre os sexos, dentre outras situações (ver Yusa, 2007 e Cardoso et al., 2010 para maiores informações). Para *T. funebris* foi notado que fêmeas são mais facilmente encontradas em ambientes expostos durante a maré baixa (Frank, 1975), o que poderia explicar a estimativa de uma proporção maior de fêmeas em relação a machos para *T. viridula*, já que os indivíduos foram coletados sempre na maré de sizígia.

Indivíduos de *T. viridula* examinados confirmaram o padrão já descrito por Righi (1962), no qual o dimorfismo sexual é bem reduzido sendo a diferença de coloração das gônadas a única expressão morfológica mais evidente sob inspeção do fenótipo. Em *T. funebris* há registro de que machos e fêmeas exibem diferentes colorações no pé muscular (Paine, 1969). Contudo, neste trabalho verificou-se que o comprimento médio das conchas dos machos foi significativamente maior que o das fêmeas (teste *t*, $P < 0,05$). A ocorrência de dimorfismo sexual em relação ao comprimento da concha já foi observada em outras espécies do gênero *Littorina* e as propostas de explicação encontradas na literatura são: (1) Os indivíduos podem não possuir distribuição randômica por

tamanho na área de ocorrência; (2) Pode existir uma competição intrasexual entre machos da espécie, onde machos maiores possuem uma maior produção de gametas e por isso obtém maior sucesso reprodutivo; (3) Maior investimento das fêmeas na produção de gametas em relação aos machos, ocasionando um menor investimento delas no crescimento (Cardoso et al., 2006). Para *T. viridula*, como a fecundação cruzada ocorre com a liberação de gametas masculinos e femininos na massa d'água (ou seja, a fecundação é externa e sem cópula e cortejamento) é improvável que ocorra competição sexual entre machos. Contudo, as duas outras possibilidades são potencialmente aplicáveis.

Os parâmetros populacionais estimados para *T. viridula* não demonstraram diferença significativa entre os dois anos. Os valores de K variaram de 0,65 a 1 ano⁻¹ no primeiro ano e segundo, respectivamente. Esses valores foram intermediários se comparados com os encontrados para outras duas espécies do mesmo gênero (*T. eiseni* e *T. funebris*) e foram similares com os da população de *Nassarius vibex* localizada na mesma praia (Tabela 5). Essas diferenças podem estar relacionadas a diferenças na latitude das áreas de estudo e aos níveis de tolerância física de cada espécie. Frank (1975) relacionou inversamente a taxa de crescimento com a latitude para populações de *T. funebris* do sul dos EUA até o Canadá. Quando usamos o ϕ' para comparar a intensidade de crescimento entre outras espécies da mesma família, podemos observar o mesmo padrão já observado para outros invertebrados marinhos, onde as localizadas em baixas latitudes crescem mais rápido do que as viventes em altas latitudes (Tabela 5) (Cardoso e Veloso, 2003; Cardoso e Defeo, 2004). Em todas as espécies estudadas do gênero foi observado um crescimento bastante acelerado em indivíduos mais jovens (Morris et al., 1980; Wolf, 1991).

Tabela 5. Parâmetros de crescimento da curva de von Bertalanffy para espécies da família Trochidae e para *Nassarius Vibex*: constante de crescimento (K), comprimento assintótico (L_{∞}), índice da performance de crescimento (ϕ'), expectativa de vida ($t_{\max}$).

Espécies	K	L_{∞} (mm)	ϕ'	$t_{\max}$	Latitude	Referência
<i>Turbo brunneus</i>	0,27-0,50	60-74	2,99-3,44		8°47'N	Ramesh et al. (2009)
<i>Cittarium pica</i>	0,19-0,28	104	3,31-3,48		9°34'N-10°55'N	Schmidt et al. (2002)
<i>Trochus niloticus</i>	0,36	122,3	3,73		13°16'S	Chauvet (2008)
<i>Tegula viridula</i>	0,65-1	30-27	2,78-2,87	3,01-3,04	22°56'S	Presente estudo
<i>Nassarius vibex</i> *	0,65-1,25	19-18	2,40-2,61	3,5-3	22°56'S	Cabrini e Cardoso (2012)
<i>Tegula eiseni</i>	0,38	17,02	2,04		32°40'N	Turk (1978)
<i>Tegula funebris</i>	0,48	24,35	2,45	5-6	32°40'N	Wright (1975)
<i>Tegula eiseni</i>	0,39	19,03	2,15		32°40'N-33°48'N	Wolf (1991)
<i>Tegula funebris</i>	0,40-1,10			5-30	36°50'N-48°80'N	Frank (1975)

* Estimativas para outro gastrópode presente na praia das Flexeiras, Ilha de Itacuruça, Rio de Janeiro.

Tegula viridula apresentou um padrão de crescimento sazonal com um crescimento lento no outono em ambos os anos. Esse padrão não parece estar relacionado diretamente com a reprodução, o que é comum em outros gastrópodes, já que a reprodução ocorre ao longo de todo o

ano com picos no final da primavera e ao longo do verão (Cabrini e Cardoso, 2012). Pode então estar ligado a variações na temperatura do oceano ou a redução na disponibilidade de alimento.

O menor indivíduo registrado para a população de *T. viridula* da praia das Flexeiras foi de 2,6 mm e o maior alcançou 28,3 mm. Esse é o maior espécime registrado até o momento para a espécie, que possui uma ampla ocorrência ao longo da costa brasileira, os maiores indivíduos encontrados até então tinham 23 mm (Latitude: 22°53'S) e 20 mm (Latitude: 3°42'S) (Menke, 1828; Matthews-Cascon e Lotufo, 2006). Na literatura disponível é possível observar que *Tegula atra* e *T. funebris* possuem os maiores registros de comprimento dentro do gênero, 62 mm (Latitude: 53°11'S) e 41,2 mm (Latitude: 33°58'N) respectivamente (Stohler, 1964; Castellanos e Landoni, 1989). O recrutamento de *T. viridula* deve ocorrer em torno de 2,6 mm, mesmo comprimento registrado para populações de *T. funebris* (Cooper e Shanks, 2011).

A expectativa de vida estimada para *T. viridula* variou pouco entre os anos sendo 3,01 no primeiro ano e 3,04 no segundo. Os valores encontrados são corroborados pelos indivíduos acompanhados através de marcação e recaptura pelos maiores períodos, onde o menor indivíduo tinha 9,75 mm e demorou 345 dias para alcançar 18,90 mm, enquanto que o maior tinha 20,80 mm e levou 530 dias para chegar a 24,30 mm, tendo assim o total de 2,40 anos (ver a tabela 2 do capítulo I para maiores informações). Para a espécie *T. funebris* já foram estimadas expectativas de vida que variam de 5 a 8 anos para animais mais ao sul da costa dos Estados Unidos e chegam a 30 anos para animais mais ao norte da costa (Tabela IV). De modo geral, há uma generalização de que animais habitantes de regiões de altas latitudes apresentam crescimento mais lento determinado pela baixa taxa de consumo do oxigênio em águas mais frias e, por isso, possuem altas expectativas de vida atingindo maiores tamanhos corporais (Cardoso e Veloso, 2003; Cardoso e Defeo, 2004).

A taxa de mortalidade no primeiro ano foi significativamente mais alta que no segundo ano. Uma possível explicação para tal fato é de que o índice de precipitação registrado para a região, no 1º ano (1753 mm, maior volume de 224 mm) foi muito maior que no 2º ano (1282 mm, maior volume de 104 mm), levando a uma alta variação nos fatores físicos do ambiente (Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia - INMET). Para outros gastrópodes já foram observadas relações entre a precipitação e a mortalidade e reprodução (Choi et al., 2004).

A maior produção estimada para *T. viridula* no primeiro ano foi devido a maior abundância e biomassa observada e a maior taxa de renovação (P/B) no primeiro ano pode ser atribuída a maior abundância de classes de tamanho maiores em relação a menores. O valor do P/B está atrelado a taxa de mortalidade (Z) e normalmente é bem próximo porém, como foram encontrados poucos indivíduos jovens nessa população o valor do P/B encontrado foi subestimado, problema que já foi observado em outras diversas populações de macrofaunas de praias de arenosas (Petracco et al., 2013). Poucos estudos sobre a produção secundária de populações de gastrópodes estão disponíveis em relação a bivalves, o que se torna ainda menos frequente quando se diz respeito a populações de praias protegidas (Petracco et al., 2013). Para algumas espécies de gastrópode marinho já foi evidenciado a tendência de que quanto maior é a taxa de renovação de uma população menor é sua expectativa de vida, o que é corroborado pelos resultados encontrados para *T. viridula* (Tabela 6).

Tabela 6. Produção (P: g PSLC m⁻² ano⁻¹), taxa de renovação (P/B: ano⁻¹) e expectativa de vida (t_{máx}: ano) estimados para gastrópodes de praias arenosas e costões rochosos (adaptado de: Caetano, 2003, Petracco et al., 2013).

Espécies	P	P/B	t _{máx}	Referência
<i>Bullia rhodostoma</i>	0,59	0,90	20	McLachlan e Van der Horst (1979)
<i>Hastula cinerea</i>	0,11-0,19	0,69-1,28	4,79-3,13	Petracco (2008)
<i>Nassarius vibex</i>	0,35-3,60	0,45-0,38	4-5	Yokoyama (2010)
<i>Olivancillaria vesica vesica</i>	0,17-0,21	1,02-1,06	4,28-4,99	Caetano et al. (2003)
<i>Olivella minuta</i>	0,02-0,08	1,06-1,91	1,82-1,50	Petracco et al. (2013)
<i>Tegula viridula</i>	1,02-1,20	1,11-1,14	3,04-3,01	Presente estudo
<i>Turbo sarmaticus</i>	1,18-3,66	0,48-0,69	7	McLachlan e Lombard (1980)

Em síntese, entre um ano e outro não foram observadas diferenças no padrão de flutuação da população de *T. viridula*. A proporção entre machos e fêmeas diferiu de 1:1, o que pode ser explicado pelo comportamento diferenciado entre os sexos evidenciado em outras espécies de *Tegula*, que tornam fêmeas mais suscetíveis a serem capturadas. O padrão de recrutamento ao longo de todo o ano já esperado para espécies do gênero encontrada em baixas latitudes foi confirmado. Os parâmetros populacionais não variaram significativamente de um ano para o outro. A expectativa de vida e o tamanho do maior espécimen encontrado para a população de *T. viridula*, seguiram os postulamentos previstos para populações de baixas latitudes. As diferenças na expectativa de vida, mortalidade e taxa de renovação, entre um ano e outro, também ratificaram observações já realizadas em outros trabalhos com gastrópodes marinhos. Futuros estudos analisando populações de praias com diferenças morfodinâmicas, concomitantemente, são essenciais para um melhor entendimento da influência dos fatores físicos sobre as características da história de vida apresentadas por essa espécie.

5. REFERÊNCIAS

- Brusca, G. J., Brusca, R. G., 2007. Invertebrados. 2ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Byrnes, J., Reed, C. D., Cardinale, B. J., Cavanaugh, K. C., Holbrooks, S. J., Schimitts, R. J. Climate-driven increases in storm frequency simplify kelp forest food webs. *Glob. Change Biol.*, 17, 2513-2524.
- Cabrini, T. M. B., Cardoso, R. S., 2012. Population biology of *Nassarius vibex* (Say, 1822) on a sheltered beach in southeastern Brazil. *J. Shellfish Res.*, 31, 808-815.
- Caetano, C. H. S., Cardoso R. S., Braga C. M., Mattos, G., 2008. Marine Molluscs from Flexeiras beach, Rio de Janeiro state, Southeastern Brazil. *Strombus*, 15, 1-7.
- Caetano, C. H. S., Cardoso, R. S., Veloso, V. G., Silva, E. S., 2006. Population Biology and Secondary Production of *Excirolana braziliensis* (Isopoda: Cirolanidae) in Two Sandy Beaches of Southeastern Brazil. *J. Coastal Res.*, 22, 4, 825 – 835.
- Caetano, C. H. S., Pimenta, A. D., Absalão, R. S., 2007. Filo Mollusca. In: Lavrado, H. P., Viana, M. S. (Eds.) Atlas de invertebrados marinhos da região central da zona econômica exclusiva brasileira – parte 1, Série Livros 25, p. 97-132. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- Caetano, C. H. S., Veloso, V. G., Cardoso, R. S., 2003. Population Biology and Secondary Production of *Olivancillaria vesica vesica* (Gmelin, 1791) (Gastopoda: Olividae) on a Southeastern Brazilian Sandy Beach. *J. Mollus. Stud.*, 69, 1, 67-73.
- Cardoso, R. S., Caetano, C. H. S., Cabrini, T. M. B. 2010. Imposex in imposexed females of marine gastropods: new record for *Nassarius vibex* from Brazil. *Braz. J. Biol.*, 69, 223-224.
- Cardoso, R. S., Costa, D. S., Loureiro, V. F., 2006. Mating behaviour of the marine snail *Littoraria flava* (Mollusca: Caenogastropoda) on a boulder shore of south-east Brazil. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 87, 947–952.
- Cardoso, R. S., Defeo, O., 2004. Biogeographic patterns in life history traits of the Pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 61, 3, 559-568.
- Cardoso, R. S., Mattos, G., Caetano, C. H. S., Cabrini, T. M. B., Galhardo, L. B., Meireis, F., 2011. Effects of environmental gradients on sandy beach macrofauna of a semi-enclosed bay. *Mar. Ecol.*, 33, 106-116.
- Cardoso, R. S., Veloso, V. G., 1996. Population biology and secondary production of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha beach, Brazil. *Mar. Ecol.*, 33, 106-116.
- Cardoso, R. S., Veloso, V. G., 2003. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high energy subtropical beach of Brazil. *Mar. Biol.*, 142, 1, 153-162.
- Castellanos, Z. A., Landoni, N., 1989. Catálogo descriptivo de la malacofauna marina magallánica 3. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Celentano, E. Gutiérrez, N., Defeo, O., 2010. Effects of morphodynamic and estuarine gradients on a sand beach mole crab demography and distribution: implications for source- sink habitat dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 398, 193-205.

- Chauvet, S. L. C., 2008. *Trochus niloticus* (Linnae, 1767) growth in Wallis Island. SPC Trochus Information Bulletin, 14, 2-6.
- Choi, Y. H., Bohan, D. A., Powerns, S. J., Wiltshire, C. W., Glen, D. M., Semenov, M. A., 2004. Modelling *Deroceras reticulatum* (Gastropoda) population dynamics based on daily temperature and rainfall. Agric. Ecosyst. Environ., 103, 3, 519-525.
- Cooper, E. E., 2010. Population biology and reproductive ecology of *Chlorostoma (Tegula) funebris*, an intertidal gastropod. PhD thesis, University of Oregon, USA.
- Cooper, E. E., Shanks, A. L., 2011. Latitude and coastline shape correlate with age-structure of *Chlorostoma (Tegula) funebris* populations. Mar. Ecol. Prog. Ser., 424, 133-143.
- Crisp, D. J., 1984. Energy flow measurements. In: Holme, N. A., McIntyre, A. D. (Eds.), Methods for Study of Marine Benthos. IBP Handbook No. 16. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 284-372.
- Darby, R. L., 1964. On growth and longevity in *Tegula funebris*. Veliger, 6S, 5-7.
- Defeo, O., Gómez, J., Lercari, D., 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in Sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. Mar. Ecol. Prog. Ser., 2012, 159-170.
- Defeo, O., McLachlan, A., 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser., 433, 29-41.
- Defeo, O., McLachlan, A., 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser., 433, 29-41.
- Denadai, M. R., Amaral, A. C. Z., Turra, A., 2004. Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). J. Nat. Hist., 38, 13, 13, 1695-1710.
- Denadai, M. R., Amaral, A. C. Z., Turra, A., 2005. Structure of molluscan assemblages in sheltered intertidal unconsolidate environments. Braz. Arch. Biol. Technol., 48 (5), 825-839.
- Denadai, M. R., Amaral, C. Z., Turra, A., 2000. Annual variation of the malacofauna on two intertidal sandy substrates with rock fragments in southeastern Brazil. Brazil. J. Oceanogr., 48, 2, 141-150.
- Fantucci, M. Z., Biagi, R., Mantelatto, F. L., 2008. Shell occupation by the endemic western Atlantic hermit crab *Isocheles sawayai* (Diogenidae) from Caraguatatuba, Brazil. Braz. J. Biol., 68, 4, 859-867.
- Fonseca, D. B., Veloso, V. G., Cardoso, R., 2000. Growth, mortality and reproduction of *Excirolana Brazilensis* Richardson, 1912 (Isopoda: Cirolanidae) on the Prainha beach (Rio de Janeiro, Brazil). Crustaceana, 73, 5, 535-545.
- Fontoura-da-Silva, V., Carneiro, J. B., Caetano, C. H. S., 2011. Epibiotic community of *Tegula viridula* (Gastropoda: Trochidae) in southeastern Brazil. Strombus, 18, 1-2, 1-14.
- Fontoura-da-Silva, V., Carneiro, J. B., Miyahira, I. C., Santos, S. B., Caetano, C. H. S., 2013. Mark-recapture methodology: a simple and inexpensive technique for the study of bivalves and gastropods in Brasil. Tentacle, 21, 13-16.
- Fontoura-da-Silva, V., Dantas, R. J. Caetano, C. H. S., 2013. Foraging tactics in Mollusca: A review of the feeding behavior of their most obscure classes (Aplacophora, Polyplacophora, Monoplacophora, Scaphopoda and Cephalopoda). Oecol. Aust., 17, 3, 358-373.

- Frank, P. W. 1975. Latitudinal variation in the life history features of the black turban snail *Tegula funebris* (Prodobranchia: Trochidae). Mar. Biol., 31, 181-192.
- Gayanilo, F. C. Jr., Sparre, P., Pauly, D., 2005. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FISAT II). Revised version. User's guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries) No. 8., FAO, Rome.
- Ghilardi, N. P, Pereira-Filho, G. H., Berchez, F., 2008. Current knowledge status of the ecology of hard bottom benthic communities in Brazil and the need for new approaches. Oecol. Bras., 12, 2, 197-205.
- Gómez, J., Defeo, O., 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. Mar. Ecol. Prog. Ser., 182, 209-220.
- Haszprunar, G., 2001. Mollusca (Molluscs). In: Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, EUA.
- Hellberg, M. E., 1998. Sympatric sea shells along the sea's shore: The geography of speciation in the marine gastropod *Tegula*. Evolution, 52, 5, 1311-1324.
- Hickman, C. S., McLean, J. H., 1990. Systematic revision and suprageneric classification of trochacean gastropods. Nat. Hist. Mus. Los. Ang., 35, 1-169.
- King, M., 1995. Fisheries Biology, assessment and management. Fishing News Books, Oxford.
- Lindberg, D. R., 1991. Marine biotic interchange between northern and southern hemispheres. Paleobiology, 17, 308-324.
- Matthews-Cascon, H., Lotufo, T. M. C., 2006. Biota marinha da costa oeste do Ceará. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Mattos, G., Cardoso, R. S., 2012. Population dynamics of two suspension-feeding bivalves on a sheltered beach in southeastern Brazil. Helgoland Mar. Res., 66, 393-400.
- McLachlan, A., 1980. The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple system. S. Afr. J. Sci., 76, 137-138.
- McLachlan, A., Lombard, H. W., 1980. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*, Veliger, 23, 221-229.
- McLachlan, A., van der Horst, G., 1979. Growth and reproduction of two molluscs from an exposed sandy beach. S. Afr. J. Zool., 14, 194-201.
- Meirelles, C. A. O., Matthews-Cascon, H., 2003. Relations between shell size and radula size in marine Prosobranchs (Mollusca: Gastropoda). Thalassas, 19, 2, 45-53.
- Menke, K. T., 1828. Synopsis Methodica Molluscorum. Author, Pyrmont.
- Moreira Filho, H., 1960. Diatomáceas no trato digestivo de *Tegula viridula* Gmelin. Boletim da Universidade Federal do Paraná (Botânica), 1, 1-23.
- Moran, A. L., 1997. Spawning and larval development of the black turban snail *Tegula funebris* (Prosobranchia: Trochidae). Mar. Biol., 128, 107-114.
- Morris, R. H., Abbott, D. P., Haderlie, E. C., 1980. Intertidal invertebrates of California. Stanford University Press, California.

- Paine, R. T., 1969. The *Pisaster-Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology*, 50, 6, 950-961.
- Paine, R. T., 1971. Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod *Tegula funebris*. *Limnol. Ocean.*, 16 (1), 86-98.
- Pauly, D., Munro, J. L., Abad, N., 1995. Comparison of age structure and length-converted catch curves of brown trout *Salmo trutta* in two French rivers. *Fish. Res.*, 22, 197-204.
- Pereira, P. H. C., Zancaner, J., Jacobucci, G. B., 2009. Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. *Revista Biotemas*, 22, 2, 65-75.
- Petracco, M., 2008. Produção secundária da macrofauna bentônica da zona entre-marés no segmento norte da praia do Uma, litoral sul do estado de São Paulo. PhD thesis. Universidade de São Paulo, Brazil.
- Petracco, M., Cardoso, R. S., Turra, A., Corbisier, T. N., 2012. Production of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae) on an exposed sandy beach in southeastern Brazil. *Helgoland Mar. Res.*, 66, 265-274.
- Petracco, M., Veloso, V. G., Cardoso, R. S., 2003. Population dynamics and secondary production of *Emerita brasiliensis* (Crustacea: Hippidae) at Prainha Beach, Brazil. *Mar. Ecol.*, 24, 3, 231-245.
- Petracco, M., Camargo, R. M., Tardelli, D. T., Turra, A., 2013. Population biology of the gastropod *Olivella minuta* (Gastropoda, Olividae) on two sheltered beaches in southeastern Brazil. *Estuar. Coast. Shelf S.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.015>
- Ramesh, R., Ravichandran, S., Rameshkumar, G., 2009. Analysis of age and growth rate of *Turbo brunneus*. *World J. Dairy Food Sci.*, 4, 1, 56-64.
- Righi, G. 1962. Sobre a morfologia de *Tegula viridula* (Gmelin, 1791) (Mollusca – Gastropoda). Ms thesis, Universidade de São Paulo, Brazil.
- Rios, E., 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. 3ed. Evagraf, Rio Grande.
- Santana, G. X., Fonteles-Filho, A. A., Bezerra, L. E. A., Mathews-Cascon, H., 2009. Comportamento Predatório Ex situ do Caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Brachyura) sobre Moluscos Gastrópodes. *Panam. J. Aquat. Sci.*, 4, 3, 326-338.
- Santos, E., 1982. Moluscos do Brasil. Itatiaia Limitada, Belo Horizonte.
- Schmidt, S., Wolff, M., Vargas, J. A., 2002. Population ecology and fishery of *Cittarium pica* (Gastropoda: Trochidae) on the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 50, 3-4, 1079-1090.
- Stenseng, E., Braby, C. E., George, N. S., 2005. Evolutionary and acclimation-induced variation in the thermal limits of heart function in congeneric. *Biol. Bull.*, 208, 138-144.
- Stohler, R., 1963. Studies on Mollusk populations. V. *Tegula rugosa* (A. Adams, 1853). *Veliger*, 5, 117-121.
- Stohler, R., 1964. Studies on mollusk populations. VI. *Tegula funebris* (A. Adams, 1855). *Veliger*, 6, 77-81.
- Thornber, C., 2007. Associational resistance mediates predator-prey interactions in a marine subtidal system. *Mar. Ecol.*, 28, 480-486.

- Turk, T. R., 1978. The ecological role of the predatory seastar *Astrometis sertulifera* in a San Diego, rocky intertidal community. PhD thesis, University of California, USA.
- Turra, A., Denadai, M. R., 2006. Microhabitat use by two rocky shore gastropods in an intertidal sandy substrate with rocky fragments. *Braz. J. Biol.*, 66, 1, 351-355.
- Turra, A., Denadai, M. R., Leite, F. P. P., 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 286, 279-291.
- Turra, A., Leite, F. P. P., 2003. The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 265, 155-163.
- Vermeij, G. J., 1989. Geographical restriction as a guide to the causes of extinction: the case of cold northern oceans during the Neogene. *Paleobiology*, 15, 335-356.
- Wolf, J. M., 1991. Population characteristics of *Tegula eiseni* in the lower Southern California Bight. Ms thesis, San Diego State University, USA.
- Wright, R. C., 1975. Variations in size structure along a latitudinal cline, growth rate and respiration in the snail *Tegula funebris*. Ms thesis, San Diego State University, USA.
- Yee, E. H., Murray, S. N., 2004. Effects of temperature on activity, food consumption rates, and gut passage times of seaweed-eating *Tegula* species (Trochidae) from California. *Mar. Biol.*, 145, 895-903.
- Yokoyama, L. Q., 2010. *Nassarius vibex* (Gastropoda, Nassariidae): crescimento e reprodução em bancos de mitilídeos de substrato areno-lamoso na costa sudeste do Brasil. PhD thesis, Universidade de São Paulo, Brazil.
- Yusa, Y., 2007. Causes of variation in sex ratio and modes of sex determination in the Mollusca - an overview. *Amer. Malac. Bull.*, 23, 1, 89-98.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ed. Prentice-Hall International Editions, New Jersey.

IV. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Métodos indiretos, baseados em distribuição de frequências, sempre sofreram críticas quanto a sua subjetividade e ao grau de interferências promovidas pelo pesquisador ao longo das distintas etapas de análises. Os métodos de marcação e recaptura sempre foram vistos como sendo mais confiáveis, visto que se fundamentam na observação direta de indivíduos de uma população. Nesta dissertação, foram comparados os parâmetros estimados por ambas as metodologias e verificou-se a não significância estatística entre as diferenças das estimativas obtidas.

O método indireto apesar se mostrou mais confiável que o método direto, especialmente quando o método direto é utilizado para amostras baseadas em um tamanho não satisfatório (N amostral pequeno). Ou seja, o método direto exibiu uma maior dependência do tamanho amostral com estudos para mensurar o tamanho mínimo de uma amostra sendo necessários.

Por conta desta diferença entre os resultados obtidos no primeiro ano (neste ano o número de indivíduos amostrados pelo método de marcação e recaptura foi bem reduzido, ver Capítulo I para detalhes), resolvemos propor uma nova metodologia para tentar amenizar as diferenças ocasionadas pelo tamanho da amostra. A nova metodologia propõe que cada indivíduo acompanhado, por meio de marcação e recaptura, seja uma coorte e que essas coortes sejam utilizadas para a estimativa dos parâmetros de crescimento através do método descrito por Gómez e Defeo (1999). Por meio desse método conseguimos amenizar as diferenças, pois foram apenas selecionados indivíduos que foram acompanhados/"recapturados" por um bom período (quase um ano), ou seja, coortes maiores. Esse novo método também acabou contornando a maior crítica destinada ao método indireto, de que as coortes são construídas de forma subjetiva.

Com relação a técnica de marcação e recaptura há um outro fator que também merece especial atenção: a escolha de uma forma de marcação adequada. A escolha da metodologia de marcação das espécies sempre foi vista como um fator essencial para uma boa estimativa, já que existem marcadores que podem afetar a história de vida de indivíduos, levando ao aumento da taxa de mortalidade (Henry e Jarne, 2007). O método adotado nesta dissertação (ver Capítulo I para detalhes) não parece ter afetado a população de *T. viridula*, já que a mortalidade não só não aumentou no segundo ano de estudo, como diminuiu significativamente. Adicionalmente, a abundância não diferiu significativamente entre os dois anos de estudo.

Foi possível observar uma flutuação populacional cíclica ao longo do período de estudo para *T. viridula*, o que pode estar relacionado com a densidade da população de seus predadores no ambiente. A proporção entre machos e fêmeas diferiu de 1:1, em favor das fêmeas, o que pode ser explicado simplesmente pelo fato de fêmeas serem mais facilmente encontradas do que machos durante a maré baixa. Machos apresentaram conchas significativamente maiores que as fêmeas da população, o que pode ter relação com a reprodução da espécie ou com a distribuição pela área por tamanho, que pode não ser randômica (ver Capítulo II).

A população da praia das Flexeiras confirmou os padrões já esperados para espécies de invertebrados de baixas latitudes, são eles: tamanhos menores e crescimento mais acelerados ocasionados por uma baixa expectativa de vida, e em consequência do menor investimento no

comprimento corporal, um maior investimento na reprodução, que ocorre ao longo de todo ano para maximizar o número de recrutas.

As expectativas de vida encontradas para a espécie (cerca de 3 anos) foram corroboradas pela observação em campo dos indivíduos marcados (ver Tabela 2, Capítulo I, indivíduos marcados como 50 e 324). O indivíduo 324 foi recapturado 7 vezes durante um intervalo de tempo de 345 dias e desde o comprimento 9,75 até 18,9mm. Já o indivíduo 50 foi recapturado 5 vezes durante um intervalo de tempo de 530 dias, com comprimentos se estendendo entre 20,8 até 24,3mm. Ou seja, se considerarmos os dois indivíduos a faixa de comprimentos compreendeu boa parte da amplitude de comprimentos para a população (de 9,75 a 18,9mm e 20,8 a 24mm), e o tempo somado equivale a quase 2,4 anos (875 dias). As taxas de renovação (P/B) encontradas, em cada um dos anos, para a população de *T. viridula* seguiram observações anteriores, para moluscos, de que são inversamente proporcionais a expectativa de vida.

Esse trabalho foi um primeiro passo para tentar entender um pouco melhor a história de vida de *Tegula viridula*. Para esclarecer algumas questões levantadas aqui são necessários mais estudos sobre a espécie, em diferentes ambientes, para compreender como essa espécie se porta sob a influência de diferentes fatores físicos.

V. REFERÊNCIAS

- Campana, S. E., 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol.*, 59, 197-242.
- Costello, M. J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P., 2010. A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PLoS ONE*, 5 (8), 1-15.
- Fontoura-da-Silva, V., Carneiro, J. B., Miyahira, I. C., Santos, S. B., Caetano, C. H. S., 2013. Mark-recapture methodology: a simple and inexpensive technique for the study of bivalves and gastropods in Brasil. *Tentacle*, 21, 13-16.
- Gómez, J., Defeo, O., 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 182, 209-220.
- Henry, P.Y., Jarne, P., 2007. Marking hard-shelled gastropods: tag loss, impact on life-history traits, and perspectives in biology. *Invertebr. Biol.*, 126, 138-153.
- King, M., 1995. *Fisheries Biology, assessment and management*. Fishing News Books, Oxford.
- Townsend, C. R., Begon, M., Harper, J. L., 2010. *Fundamentos em Ecologia*. 3ed. Artmed, Porto Alegre.
- Turchin, P., 2003. *Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Rios, E., 2009. *Compendium of Brazilian Sea Shells*. 3ed. Evangraf, Rio Grande.