

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS

**CONSEQUÊNCIAS GEOMÉTRICAS DE PROCESSOS DEPENDENTES DE  
DENSIDADE EM MEXILHÕES E SUA INFLUÊNCIA NA  
BIODIVERSIDADE DE COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS**

Candidato: Daniel Gonçalves da Fonseca

Orientador: Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka

São Carlos/SP

2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS

**CONSEQUÊNCIAS GEOMÉTRICAS DE PROCESSOS DEPENDENTES DE  
DENSIDADE EM MEXILHÕES E SUA INFLUÊNCIA NA  
BIODIVERSIDADE DE COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS**

Candidato: Daniel Gonçalves da Fonseca

Orientador: Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

São Carlos/SP

2018

Gonçalves da Fonseca , Daniel

CONSEQUÊNCIAS GEOMÉTRICAS DE PROCESSOS  
DEPENDENTES DE DENSIDADE EM MEXILHÕES E SUA  
INFLUÊNCIA NA BIODIVERSIDADE DE COSTÕES ROCHOSOS  
TROPICAIS / Daniel Gonçalves da Fonseca . -- 2018.

147 f. : 30 cm.

Tese (doutorado)-Universidade Federal de São Carlos, campus São Carlos,  
São Carlos

Orientador: Marcel Okamoto Tanaka

Banca examinadora: Luciano Elsinor Lopes, Victor Satoru Saito, Gustavo  
Muniz Dias, Ronaldo Adriano Christofolletti

Bibliografia

1. Self-Thinning. 2. Variação Morfométrica . 3. Engenharia  
Ecossistêmica . I. Orientador. II. Universidade Federal de São Carlos. III.  
Título.

Ficha catalográfica elaborada pelo Programa de Geração Automática da Secretaria Geral de Informática (SIn).

DADOS FORNECIDOS PELO(A) AUTOR(A)

Bibliotecário(a) Responsável: Ronildo Santos Prado – CRB/8 7325



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais

---

**Folha de Aprovação**

---

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado do candidato Daniel Gonçalves da Fonseca, realizada em 25/05/2018:

---

Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka  
UFSCar

---

Prof. Dr. Luciano Elsinor Lopes  
UFSCar

---

Prof. Dr. Victor Satoru Saito  
UFSCar

---

Prof. Dr. Gustavo Muniz Dias  
UFABC

---

Prof. Dr. Ronaldo Adriano Christofolletti  
UNIFESP

Certifico que a defesa realizou-se com a participação à distância do(s) membro(s) Gustavo Muniz Dias, Ronaldo Adriano Christofolletti e, depois das arguições e deliberações realizadas, o(s) participante(s) à distância está(ao) de acordo com o conteúdo do parecer da banca examinadora redigido neste relatório de defesa.

---

Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka

Para minha esposa Fabiana,  
estarei sempre ao seu lado.

## *Agradedimentos*

---

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka. Foi um privilégio ver um pouquinho através de seus olhos. Obrigado por compartilhar seu conhecimento sem vaidades. Obrigado por mostrar o que é ser apaixonado pelo que faz. Obrigado pela super paciência que teve em todos os momentos. Agradeço pelo exemplo diário.

Aos professores que participaram da qualificação: Profa. Dra. Andréa L. T. de Souza, Prof. Dr. Luciano Lopes, Prof. Dr. Marco Batalha e Prof. Dr. Ronaldo Christofolletti vocês contribuíram muito.

Aos professores que se disponibilizaram para participar da defesa: Prof. Dr. Victor Satoru Saito, Prof. Dr. Luciano Lopes, Prof. Dr. Marco Batalha, Prof. Dr. Ronaldo Christofolletti, Prof. Dr. Gustavo Muniz Dias, Profa. Dra. Fosca Pedini P. Leite, Profa. Dra. Maria Elina Bichuette e ao Prof. Dr. Juliano Corbi. Tenho certeza que a contribuição de vocês será de grande importância.

Aos professores do Departamento de Ciências Ambientais da UFSCar, em especial: Profa. Dra. Andréa L. T. de Souza; Prof. Dr. Vandoir Bourscheidt, Prof. Dr. Luis Moschini, Prof. Dr. Renata Bovo Peres, Prof. Dr. Celso Maran e Prof. Dr. Juliano Gonçalves.

Aos professores: Prof. Dr. Gustavo Carvalho, Profa. Dra. Patricia Ferreira e Prof. Dr. Danilo Muniz da Silva. Cada dia em sala de aula com vocês foi um enorme aprendizado.

À Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite, sem suas aulas de identificação, com todo cuidado e atenção, não seria capaz de levar adiante este trabalho.

Aos colegas Pedro Longo (gastropodas) e Hélio Checon (poliquetas), obrigado por tirar minhas dúvidas na identificação. Vocês ajudaram muito!

Ao pessoal do laboratório de Biotecnologia, em especial à Daniela. Obrigado por disponibilizar o equipamento do laboratório.

À Profa. Dra. Odete Rocha e ao Valdecir Lucca, obrigado por disponibilizar o equipamento e o laboratório.

Ao Prof. Dr. Carlos Wilmer por me ajudar a fazer o mapa da área de estudo.

Ao amigo Danilo Janczur pela ajuda em campo.

Aos funcionários do PPGCAM e DCAM: Vinicius, Anderson e Regina sempre dispostos a ajudar.

Aos tantos amigos de laboratório feitos durante os anos. Toshi, Chico, Xuxu, Victinho, Danilo Balthazar, Roger, Jana, Danilo Muniz, Liseth, Raul, Lu, Cá, Tha, Raimunda e muitos outros.....obrigado pela alegria compartilhada.

Aos amigos-irmãos que sempre estão ao meu lado: Harry, Dea, Titi, Lucão, Ju e Gu. Nossas diferenças é que nos une.

À família da Fá, obrigado por tudo!!! Sempre me animo ao lado de vocês.

À minha família!

À minha esposa Fabiana. Obrigado por me inspirar e alegrar mesmo nos dias mais difíceis. Obrigado por seu carinho. Que sorte a minha !!!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

## Lista de Figuras

---

- Figura 1.** Manchas de mexilhões dominando a zona do mediolitoral no costão rochoso da praia do Matarazzo, Ubatuba-SP..... 7
- Figura 2.** Camadas de indivíduos sobrepostos em leitos de mexilhões formando “hummocks” (como indicado pela seta)..... 9
- Figura 3.** Mapa indicando a localização dos dois costões rochosos utilizados no estudo (1: Matarazzo, 2: Barra)..... 19
- Figura 4.** Dimensões lineares da concha analisadas neste estudo e características morfológicas utilizadas para diferenciar as espécies. A - *Brachidontes darwinianus* e B - *Brachidontes solisianus*. Figura modificada de Tanaka & Magalhães (1999). ..... 32
- Figura 5.** Gráfico de dispersão dos pontos para as relações  $B-Ne - im-Lp$  e  $B-Ne - p-Lp$  com ajuste OLS para *B. darwinianus* e *B. darwinianus* - sem outlier (amostra 19). Números adjacentes aos pontos ● representam o número das amostras e números adjacentes as linhas cheias representam os valores de biomassa em escala logarítmica. .... 40
- Figura 6.** Representação gráfica para a espécie *B. darwinianus* - sem outlier da sobreposição entre os coeficientes estimados ( $\beta$ ) com três métodos de ajuste de regressão (OLS, NL1, NL2), dois métodos de medidas (linha preta = projeção em paralelepípedo, linha vermelha = análise de imagens), quatro coeficientes teóricos de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ : dois métodos, OLS vs RMA; duas medidas, paralelepípedo vs imagens), e os coeficientes de limitação por espaço ( $\beta_{SST}$ ) e alimento ( $\beta_{FST}$ ) disponíveis na literatura..... 43
- Figura 7.** Representação gráfica para a espécie *B. solisianus* da sobreposição entre os coeficientes estimados ( $\beta$ ) com três métodos de ajuste de regressão (OLS, NL1, NL2), dois métodos de medidas (linha preta = projeção em paralelepípedo, linha vermelha = análise de imagens), quatro coeficientes teóricos de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ : dois métodos, OLS vs RMA; duas medidas, paralelepípedo vs imagens), e os coeficientes de limitação por espaço ( $\beta_{SST}$ ) e alimento ( $\beta_{FST}$ ) disponíveis na literatura. .... 45
- Figura 8.** (A) Relações entre largura e área ocupada por indivíduo e (B) relações entre largura e volume obtido por análise de imagens para indivíduos da subamostra de *B. darwinianus* e *B. solisianus*. As equações específicas para cada uma das relações são apresentadas. Todos os valores são plotados em escala logarítmica..... 68
- Figura 9.** Histograma com a distribuição dos dados de volume individual, obtidos pelos métodos de projeção em paralelepípedo ( $V_p$ ) e análise de imagens ( $V_{im}$ ) para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). ..... 72

**Figura 10.** Gráfico de dispersão para relação bidimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação entre altura-comprimento ( $SH/SL$ ) em função da densidade, e gráficos de dispersão da relação tridimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação  $SH/SL$  em função das variáveis de adensamento: densidade efetiva ( $Ne$ ) e o número de camadas ( $L$ ), obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*)..... 76

**Figura 11.** Gráfico de dispersão para relação bidimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação entre largura-comprimento ( $SW/SL$ ) em função da densidade. E gráficos de dispersão da relação tridimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação  $SW/SL$  em função das variáveis de adensamento: densidade efetiva ( $Ne$ ) e o número de camadas ( $L$ ), obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*)..... 80

**Figura 12.** Gráfico de dispersão para relação bidimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação entre volume-comprimento ( $V/SL$ ) obtido pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens ( $Vp/SL$  e  $Vim/SL$ ) em função da densidade. E gráficos de dispersão da relação tridimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação  $Vp/SL$  e  $Vim/SL$  em função das variáveis de adensamento: densidade efetiva ( $Ne$ ) e o número de camadas ( $L$ ), obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*)..... 84

**Figura 13.** Exemplo de imagens da projeção apical da concha de *B. darwinianus* utilizada para estimar a área individual pelo método de análise de imagens. .... 113

**Figura 14.** Diagrama de ordenação produzido pela Análise de Correspondência Canônica para *B. darwinianus* para o modelo 2. As espécies estão representadas em vermelho, as parcelas amostras em preto e as variáveis de arquitetura estrutural por vetores em azul ( $LnNe-p$  e  $LnLp$  = logaritmo da densidade efetiva e número de camadas obtidos pelo método de projeção em paralelepípedo;  $CV-SL$  = coeficiente de variação do comprimento)..... 126

**Figura 15.** Diagrama de ordenação produzido pela Análise de Correspondência Canônica para *B. solisianus* para o modelo 2. As espécies estão representadas em vermelho, as parcelas amostras em preto e as variáveis de arquitetura estrutural por vetores em azul ( $LnNe-p$  e  $LnLp$  = logaritmo da densidade efetiva e número de camadas obtidos pelo método de projeção em paralelepípedo;  $CV-SL$  = coeficiente de variação do comprimento;  $LnSed$  = logaritmo da quantidade de sedimento nas parcelas)..... 126

## Lista de Tabelas

---

**Tabela 1.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP e, valores Mínimos e Máximos) das dimensões das conchas dos mexilhões (comprimento, altura e largura; cm) e dos parâmetros usados nas estimativas do modelo tridimensional para ambas as espécies e medidas do estudo (projeção em paralelepípedo:  $Ne - p$ ,  $Sp$  e  $Lp$ ; e análise de imagens,  $Ne - im$ ,  $Sime Lim$ )..... 38

**Tabela 2.** Estimativas do expoente teórico de limitação por espaço da relação  $V = k S \delta$ , para ambas as espécies e medidas do estudo (projeção em paralelepípedo e análise de imagens), obtidas através de linearização logarítmica da relação:  $\beta_{T-SST}$  estimado, intervalo de confiança de 95% e  $R^2$  ajustado. .... 39

**Tabela 3.** Estimativas dos coeficientes da relação B- $Ne$ -L para *B. darwinianus* com ambas as medidas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens): parâmetros estimados, intervalo de confiança de 95% e  $R^2$  ajustado. .... 41

**Tabela 4.** Estimativas do expoente da relação B- $Ne$ -L para *B. darwinianus* sem outlier com ambas as medidas do número de camadas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens): parâmetros estimados, intervalo de confiança de 95% e  $r^2$  ajustado..... 43

**Tabela 5.** Estimativas do expoente da relação B- $Ne$ -L para *B. solisianus* com ambas as medidas do número de camadas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens): parâmetros estimados, intervalo de confiança e  $r^2$  ajustado. .... 45

**Tabela 6.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP; Coeficiente de Variação=CV); valores mínimos (Min.) e máximos (Máx.) das dimensões das conchas dos mexilhões (comprimento, altura e largura; cm), volume ( $cm^3$ ) das conchas; parâmetros usados nas estimativas dos modelos: densidade ( $N$ ; ind./ $cm^2$ ), densidade efetiva ( $Ne$ ; ind./ $cm^2$ ) e número de camadas ( $L$ ), para os dois métodos (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) e para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*)..... 74

**Tabela 7.** Parâmetros das análises de regressão linear simples ( $\beta Y/X = \beta_0 + \beta_1 N$ ) e das análises de regressões lineares múltiplas ( $\beta Y/SX = \beta_0 + \beta_1 Ne + \beta_2 L$ ) com os dois métodos de medidas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) descrevendo as mudanças no coeficiente de inclinação das relações altura-comprimento ( $SH/SL$ ) e largura-comprimento ( $SW/SL$ ) em função das variáveis independentes (densidade; densidade efetiva e número de camadas) para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*)..... 79

**Tabela 8.** Parâmetros da análise de regressão linear simples ( $\beta V/SL = \beta_0 + \beta_1 N$ ) e das análises de regressões lineares múltiplas ( $\beta V/SL = \beta_0 + \beta_1 Ne + \beta_2 L$ ) com o método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens descrevendo as mudanças no

coeficiente de inclinação da relação  $V_p/SL$  e  $V_{im}/SL$  em função das variáveis independentes para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). ..... 83

**Tabela 9.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP; Coeficiente de Variação=CV) e valores Mínimos (Min.) e Máximos (Máx.) das medidas de arquitetura estrutural dos leitos de mexilhões (densidade  $N$ , ind./cm<sup>2</sup>; densidade efetiva  $N_e$ , ind./cm<sup>2</sup>; número de camadas  $L$ ; comprimento individual médio por amostra  $SL$ , cm; coeficiente de variação do comprimento médio CV- $SL$ ; quantidade de sedimento por amostra, gramas); para os dois métodos do estudo (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) e para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). ..... 117

**Tabela 10.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP; Coeficiente de Variação=CV) e valores Mínimos (Min.) e Máximos (Máx.) dos descritores da macrofauna associada: Abundância; Riqueza por Rarefação; Índice de Shannon; Índice de Gini-Simpson, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). ..... 118

**Tabela 11.** Parâmetros das análises de regressões múltiplas ( $\ln \text{Abund.} = k + \beta X_1 + \beta X_2 \dots$ ) dos três modelos testados, descrevendo as mudanças no logaritmo da abundância da macrofauna associada em função das variáveis independentes que podem entrar no modelo (densidade  $N$ ; densidade efetiva  $N_e$ ; número de camadas  $L$ ; logaritmo da quantidade de sedimento por amostra  $\ln \text{Sed}$ ; logaritmo do comprimento médio por amostra  $\ln SL$ ; coeficiente de variação do comprimento CV- $SL$ ) para as duas espécies do estudo. .... 120

**Tabela 12.** Parâmetros das análises de regressões múltiplas ( $\text{Riq. Rar.} = k + \beta X_1 + \beta X_2 \dots$ ) dos três modelos testados no estudo, descrevendo as mudanças na riqueza de espécies por rarefação da macrofauna associada em função das variáveis independentes que podem entrar no modelo (densidade  $N$ ; densidade efetiva  $N_e$ ; número de camadas  $L$ ; logaritmo da quantidade de sedimento por amostra  $\ln \text{Sed}$ ; logaritmo do comprimento médio por amostra  $\ln SL$ ; coeficiente de variação do comprimento CV- $SL$ ), para as duas espécies do estudo. .... 121

**Tabela 13.** Parâmetros das análises de regressões múltiplas ( $\text{índ. diversidade} = k + \beta X_1 + \beta X_2 \dots$ ) dos três modelos testados no estudo, descrevendo as mudanças nos índices de diversidade (Shannon e Gini-Simpson) da macrofauna associada em função das variáveis independentes que podem entrar no modelo (densidade  $N$ ; densidade efetiva  $N_e$ ; número de camadas  $L$ ; logaritmo da quantidade de sedimento por amostra  $\ln \text{Sed}$ ; logaritmo do comprimento médio por amostra  $\ln SL$ ; coeficiente de variação do comprimento CV- $SL$ ) para as duas espécies do estudo. .... 123

**Tabela 14.** Resultado da ACC entre as características de arquitetura estrutural e a abundância de táxons da macrofauna associada. Modelo correspondente = Modelo;

Variáveis não correlacionadas que entraram no modelo = Variáveis; % de variação explicada pela arquitetura estrutural = % Inercia restringida; % de variação explicada no primeiro eixo da ACC = ACC; % de variação explicada no segundo eixo da ACC = ACC 2; valor de F = F; valor P = P. .... 125

<i>Formato da Tese</i> .....	1
<i>Resumo</i> .....	2
<i>Abstract</i> .....	4
<b>1. Introdução Geral</b> .....	6
<b>1.1 Área de Estudo</b> .....	18
<b>1.2 Referências</b> .....	20
<b>2. Avaliação de métodos de estimativas e evidências de self-thinning em duas espécies coexistentes de mexilhões de costões rochosos tropicais</b> .....	24
<b>2.1 Introdução</b> .....	24
<b>2.2 Materiais e métodos</b> .....	31
2.2.1 Procedimento Amostral .....	31
2.2.2 Medidas para obter os parâmetros de self-thinning .....	32
2.2.3 Análise de Dados .....	35
<b>2.3. Resultados</b> .....	37
2.3.1 Estimativas dos coeficientes teóricos de self-thinning para limitação por espaço (SST) .....	38
2.3.2 Comparações dos ajustes do modelo .....	39
<b>2.4 Discussão</b> .....	46
<b>2.5 Referências</b> .....	54
<b>3. Efeitos do adensamento na variação morfométrica de mexilhões: Incorporando o efeito de múltiplas camadas nas estimativas de densidade</b> ....	57
<b>3.1 Introdução</b> .....	57
<b>3.2 Materiais e métodos</b> .....	62
3.2.1 Procedimento amostral .....	62
3.2.2 Plasticidade morfométrica .....	63
3.2.3 Medidas de adensamento .....	64
3.2.4 Análise de Dados .....	68
<b>3.3 Resultados</b> .....	71
3.3.1 Relação Altura (SH) / Comprimento (SL) .....	74
3.3.2 Relação Largura (SW)/Comprimento (SL).....	77
3.3.3 Relação Volume (V) / Comprimento (SL) .....	81

3.4 Discussão .....	86
3.5 Referências .....	96
4. Mexilhões como engenheiros ecossistêmicos em pequena escala: efeitos estruturais na fauna associada .....	103
4.1 Introdução .....	103
4.2 Materiais e métodos .....	109
4.2.1 Procedimento amostral .....	109
4.2.2 Medidas de adensamento .....	110
4.2.3 Análise de Dados .....	113
4.3 Resultados .....	116
4.3.1 Arquitetura estrutural.....	116
4.3.2 Descritores da Macrofauna .....	117
4.3.3 Estrutura física e descritores da macrofauna .....	118
4.3.4 Composição da Macrofauna.....	123
4.4. Discussão .....	127
4.5 Referências .....	136
5. Considerações Finais .....	145

## *Formato da Tese*

---

Esta tese se inicia com uma Introdução Geral que fornece o embasamento conceitual necessário para o entendimento de todos os três capítulos que se seguem. A área do estudo foi a mesma para todos os capítulos e por isso é apresentada apenas na introdução do trabalho. Para facilitar o envio, os três capítulos foram redigidos em formato de periódicos científicos.

Dentro de cada capítulo, o leitor vai perceber a semelhança na seção Materiais e Métodos, onde descrevemos as estimativas e cálculos das principais medidas utilizadas. No entanto, entre capítulos, esta seção apresenta diferenças em relação às particularidades e objetivos de cada capítulo. No final da tese está disponível a seção Considerações Finais, onde apresento as principais observações geradas por esta tese.

Para facilitar a leitura, figuras, tabelas e alguns materiais suplementares foram inseridas no corpo do texto.

Comunidades de costões rochosos representam um importante componente da biodiversidade de regiões costeiras, mas estão sujeitas a impactos ambientais resultantes de atividades antrópicas. Desta forma, a compreensão dos mecanismos envolvidos na regulação das populações destes organismos é necessária para prever respostas aos diversos impactos aos quais estas comunidades estão sujeitas. Na região entremarés, mexilhões formam faixas de dominância que podem abrigar alta diversidade de organismos associados. O adensamento em populações de mexilhões, devido à intensidade da competição intraespecífica, pode resultar em processos de auto desbaste (“self-thinning” - ST) que afetam a morfometria individual e, conseqüentemente, a disponibilidade de habitat para a fauna associada. Esta tese é composta por três capítulos focados em incorporar os efeitos da formação de camadas de indivíduos nesta cadeia de efeitos (ST - morfometria individual - disponibilidade de habitat). No primeiro capítulo avaliamos a relação de ST em duas espécies simpátricas de mexilhões com diferentes tolerâncias ambientais, utilizando um modelo tridimensional com medidas de adensamento que incorporam a presença de camadas. O modelo tridimensional descreveu melhor as respostas biométricas ao aumento da densidade em relação aos modelos bidimensionais tradicionalmente usados para descrever a relação de ST, ao incorporar o número de camadas e uma medida de densidade efetiva. No segundo capítulo as mesmas medidas foram utilizadas para avaliar a influência do aumento da densidade na variação morfométrica dos mexilhões. Novamente, indicadores de densidade derivados do modelo tridimensional foram mais efetivos em estimar a competição intraespecífica quando há sobreposição de indivíduos no costão rochoso. A formação de camadas pode atuar como mecanismo de alívio competitivo e favorecer o crescimento dos mexilhões. No terceiro capítulo avaliamos se estes novos indicadores biométricos derivados do modelo tridimensional de ST seriam melhores descritores da estrutura das comunidades associadas aos leitos de mexilhões. Verificamos que, mesmo em escala reduzida (10 cm), as camadas adicionam

estruturas físicas que influenciam a distribuição da fauna e favorecem sua abundância e riqueza. Portanto, a utilização de medidas tradicionais de densidade pode resultar na incapacidade de detectar efeitos de processos densidade-dependentes em populações com sobreposição espacial de indivíduos. Novos modelos que descrevem melhor o empacotamento dos indivíduos podem contribuir para melhor compreensão não apenas das respostas populacionais ao aumento da densidade, mas também proporcionar melhor descrição da diversidade da fauna associada.

**Palavras-chave:** costões rochosos tropicais; mexilhões; competição intraespecífica; processos densidade-dependentes; auto-desbaste; plasticidade morfológica; engenharia ecossistêmica.

## *Abstract*

---

Rocky shore communities represent an important component of the biodiversity in coastal regions, but are subject to environmental impacts resulting from anthropogenic activities. Thus, understanding the mechanisms involved in regulating the populations of these organisms is necessary to predict responses to the various impacts to which these communities are subject. In the intertidal zone, mussels form bands that can harbor high diversity of associated organisms. Density increases in mussel populations, due to the intensity of intraspecific competition, can result in self-thinning processes (ST) that affect individual morphometry and, consequently, habitat availability for the associated fauna. This thesis consists of three chapters focused on incorporating the effects of the formation of individual layers in this cascade of effects (ST - individual morphometry - habitat availability). In the first chapter, we evaluated the relation of ST in two sympatric species of mussels with different environmental tolerances, using a tridimensional model with density measurements that incorporate the presence of layers. The tridimensional model better described the biometric responses to density increases in relation to the bidimensional models traditionally used to describe the ST relation, by incorporating the number of layers and a measurement of effective density. In the second chapter, the same measurements were used to evaluate the influence of density increase on the morphometric variation of the mussels. Again, density indicators derived from the tridimensional model were more effective in estimating intraspecific competition when there was overlap of individuals in the rocky shore. The layers can act as a mechanism of competitive relief and favor the growth of mussels. In the third chapter, we evaluated whether these new biometric indicators derived from the tridimensional ST model would be better descriptors of the structure of communities associated with mussel beds. We found that, even at a reduced scale (10 cm), the layers add physical structures that influence the distribution of the fauna and favor their abundance and richness. Therefore, the use of traditional density measures may result in the inability to detect effects of density-dependent processes in populations

with spatial overlap of individuals. New models that better describe the packaging of individuals can contribute to a better understanding not only of population responses to increased density, but also provide a better description of the diversity of the associated fauna.

**Keywords:** tropical rocky shore; mussels; intraspecific competition; density dependent processes; self-thinning; morphometric plasticity; ecosystem engineering.

## *1. Introdução Geral*

---

Costões rochosos são caracterizados pela dominância de organismos sésseis que formam faixas conspícuas na região do mediolitoral, resultando em forte dominância espacial (Stephenson & Stephenson, 1949; Underwood, 1981; Christofolletti et al., 2011; Chappuis et al., 2014). Os padrões de dominância podem ser influenciados por fatores bióticos e abióticos, como no caso dos limites verticais das faixas de tolerância (Bustamante et al., 1997, Bertness et al., 2006, Bryson et al., 2014). Por exemplo, para os organismos sésseis, os limites superiores são geralmente determinados por fatores abióticos, enquanto os limites inferiores são geralmente determinados por fatores bióticos, como competição interespecífica e predação (Connell, 1961; Bulleri, 2009). Mesmo dentro das faixas de dominância, a ação de predadores e de perturbações pode liberar recursos (espaço), o que impede a dominância do substrato por uma ou poucas espécies e possibilita a ocorrência de espécies menos competitivas, portanto, contribuindo para o aumento da diversidade das comunidades (Paine, 1966; Dayton, 1971; Menge, 1976; Menge & Farrell, 1989; Paine & Levin, 1981; Power et al., 1996; Cockrell et al., 2015; Hull & Bourdeau, 2017).

Cracas e mexilhões são organismos geralmente dominantes em comunidades de costões rochosos do mediolitoral (Petersen et al., 1986) (Fig. 1). O padrão de dominância espacial, nestes organismos, resulta de processos demográficos complexos que podem ocorrer em diferentes escalas espaciais, desde o desenvolvimento e transporte larval, assentamento, recrutamento, crescimento e reprodução (Roughgarden et al., 1988; Raimondi, 1990; Menge et al., 2010). Considerando-se apenas processos que ocorrem no próprio costão rochoso, o

assentamento (chegada de novos indivíduos) e o recrutamento (sobrevivência de indivíduos que alteram seu hábito de vida de plactônico para bentônico) são determinantes da densidade inicial das populações (Connell, 1985; Menge, 1991; Bryson et al., 2014). Diversos fatores podem influenciar estes dois processos sendo que, quando o recrutamento é alto, processos dependentes de densidade passam a ser determinantes na regulação das populações, influenciando fortemente a estrutura das comunidades (Connell, 1985; Underwood & Fairweather, 1989; Gutiérrez et al., 2003; Cockrell et al., 2015).



**Figura 1.** Manchas de mexilhões dominando a zona do mediolitoral no costão rochoso da praia do Matarazzo, Ubatuba-SP.

A regulação das populações ocorre através de processos bióticos, mas em costões rochosos processos abióticos (perturbações naturais) podem contribuir para a supressão de indivíduos e reduzir as densidades populacionais (Sousa, 1984). No caso de mexilhões, por exemplo, o assentamento e recrutamento podem ocorrer

tanto em substrato primário (rochoso) quanto em substrato secundário, quando colonizam as superfícies de outros indivíduos já instalados no costão rochoso (McGrath et al., 1988; Le Corre et al., 2013). Ao colonizar o substrato primário ou secundário em altas densidades, o crescimento dos indivíduos pode aumentar o adensamento de tal forma que pode ocorrer a formação de múltiplas camadas de organismos sobre o costão rochoso, possibilitando o aumento do número de indivíduos que pode ocorrer numa dada área do costão rochoso (Seed & Suchanek, 1992). A formação de múltiplas camadas pode ser localizada ou extensiva no costão rochoso. Por exemplo, em alguns casos o padrão de colonização e crescimento dos indivíduos pode levar à formação de manchas de múltiplas camadas em microescala espacial (cm), denominadas “hummocks” (Fig. 2). A formação de hummocks ajusta a densidade de mexilhões que mantém contato com o substrato primário, mas estes aglomerados podem ser posteriormente retirados da população pela ação de ondas (Gutiérrez et al., 2015), aumentando as taxas de renovação de indivíduos e a estabilidade populacional (Tanaka & Magalhães, 2002). Por outro lado, a formação de múltiplas camadas pelos mexilhões pode ser extensiva, recobrando maiores áreas do costão rochoso e possibilitando o aumento do adensamento de mexilhões (Guiñez, 2005).



**Figura 2.** Camadas de indivíduos sobrepostos em leitos de mexilhões formando “hummocks” (como indicado pela seta).

O adensamento de organismos sésseis em costões rochosos, como cracas, mexilhões e tunicados, desencadeia um processo de supressão gradativa dos menores indivíduos, resultante do aumento dos efeitos da competição intraespecífica (Hughes & Griffiths, 1988; Guiñez & Castilla, 1999, 2001). Nestes sistemas, é possível que as densidades iniciais das populações estejam acima da capacidade suporte e, conforme os indivíduos crescem, um efeito combinado de mortalidade e plasticidade morfométrica possibilite o ajuste das densidades à disponibilidade de recursos no local (Vandermeer & Goldberg, 2003). Assim, em populações com alta densidade inicial, é possível que o crescimento dos indivíduos seja desigual, de tal forma que alguns crescem mais que os outros devido a processos de competição intraespecífica assimétrica; estes indivíduos com menor crescimento são gradualmente suprimidos da população, resultando numa redução da densidade, até que a densidade final esteja de acordo com a capacidade suporte do ambiente, num processo conhecido como self-thinning (auto-desbaste) (Vandermeer & Goldberg, 2003). Este processo

foi inicialmente descrito para plantas, onde diversos estudos mostraram que a relação entre o tamanho (massa) médio máximo do indivíduo em relação à densidade populacional, ambos em escala logarítmica, resultava numa relação linear com coeficiente angular de  $-3/2$  (Westoby, 1984).

A teoria para o self-thinning (ST) foi primeiramente sintetizada no modelo geométrico de Yoda et al. (1963): considerando cada planta como um cubo de lado  $x$  (crescimento isométrico), a área de sua face é  $x^2$  e o volume  $x^3$ ; se a área da parcela plantada for  $A$  e todos os espaços estiverem preenchidos, então a densidade ( $N$ ) é:

$$N = A/x^2 \tag{1}$$

Considerando a biomassa do indivíduo  $w$  como equivalente ao volume do cubo:

$$w = x^3 \tag{2}$$

Rearranjando-se as equações (1) e (2) em função de  $x$  temos, respectivamente:

$$x = A^{1/2}N^{-1/2} \tag{3}$$

$$x = w^{1/3} \tag{4}$$

Igualando-se (3) e (4) e resolvendo, temos:

$$w = A^{3/2}N^{-3/2} \quad (5)$$

Multiplicando-se os dois lados pelo logaritmo neperiano:

$$\ln w = 3/2 \ln A - 3/2 \ln N \quad (6)$$

A equação (6) representa uma linha reta com inclinação de  $-3/2$  em um gráfico de  $\ln w$  em função de  $\ln N$ , de forma que o coeficiente angular tem o mesmo valor dos coeficientes obtidos a partir de dados empíricos (Vandermeer & Goldberg, 2003), conforme discutido acima. Estudos posteriores encontraram valores diferentes do valor teórico de  $-3/2$ , questionando seu potencial de generalização, uma vez que diferentes condições ambientais e limitação por outros recursos além do espaço poderiam influenciar a relação ST (e.g., Westoby, 1984; Weller, 1987; Zeide, 2010). De qualquer forma, estes mesmos autores, destacam que estudos encontrando o valor teórico de  $-3/2$  são comumente encontrados, sugerindo que o modelo geométrico de empacotamento dos organismos sugerido por Yoda et al. (1963) tem aplicação em muitos casos, mesmo considerando-se as plantas como cubos (Westoby, 1984; Weller, 1987).

No caso de animais, o principal recurso na competição intraespecífica seria o alimento, sendo sua taxa de aquisição relacionada à sua taxa metabólica; usando este

raciocínio, Begon et al. (1986) sugeriram um outro valor teórico para o coeficiente de ST, específico para o caso do alimento ser o recurso limitante. Como a taxa metabólica de animais tende a ser proporcional à (massa individual)<sup>0,75</sup>, então a taxa metabólica média de uma população deveria ser proporcional à (massa média =  $m$ )<sup>0,75</sup>; além disso, a taxa metabólica deveria também ser proporcional à quantidade média de alimento consumida por indivíduo,  $F/N$ , onde  $F$  é a quantidade total de alimento consumido e  $N$  é a densidade da população. A partir destas relações, Begon et al. (1986) propuseram que:

$$F/N \propto m^{0,75} \quad (7)$$

Se a quantidade de alimento for constante:

$$m \propto N^{-4/3} \quad (8)$$

Multiplicando os dois lados pelo logaritmo neperiano ( $c$  é uma constante):

$$\ln m = c - 4/3 \ln N \quad (9)$$

Sendo assim, o coeficiente angular  $-4/3$  seria o coeficiente correto para avaliar ST se o alimento fosse o recurso limitante (Begon et al. 1986). Este modelo parte da premissa que a taxa metabólica é uma constante, mas Latto (1994) aponta que o coeficiente de 0,75 é um valor médio, com grande variação de valores acima e

abaixo desta média, tanto entre como dentro de espécies (amplitude de 0,05 a 1,35). Latto (1994) sugere que o coeficiente teórico de ST relacionado à limitação de alimento deveria ser mais flexível, igual a  $-1/b$ , onde  $b$  seria o coeficiente angular da relação entre  $\ln(\text{metabolismo})$  e  $\ln(\text{massa corporal})$ , e deveria ser estimado para cada estudo específico. Como a relação entre a taxa metabólica e a massa corporal pode ser bem variável entre diferentes organismos, o modelo a ser ajustado poderia ser linear, não-linear, isométrica ou alométrica (Glazier, 2005). Entretanto, conhecemos apenas o estudo de Jonsson (2017), que acompanhou experimentalmente o desenvolvimento de grilos e conseguiu estimar o coeficiente teórico de limitação por alimento. De modo geral, a maioria dos estudos que avaliou ST em relação à limitação por alimento considerou o coeficiente de  $-4/3$  proposto por Begon et al. (1986).

Em populações de costões rochosos, diversos estudos consideraram que organismos sésseis como cracas e mexilhões poderiam apresentar relações de ST, uma vez que sua densidade pode alcançar altos valores e os organismos podem apresentar plasticidade de tamanhos em resposta as condições ambientais e recursos existentes, especialmente espaço (Wetthey, 1983; Hughes & Griffiths, 1988). No caso de cracas, que geralmente ocorrem em uma única camada e sempre crescem perpendicularmente ao substrato, a aplicação do modelo geométrico de Yoda et al. (1963) é mais direta, mas, no caso de mexilhões, que podem crescer em diversos ângulos em relação ao substrato e comumente formam camadas, esta aplicação é mais difícil, e diferentes métodos foram propostos para se considerar estes fatores de variação. Em seu estudo pioneiro, Hughes & Griffiths (1988) mostraram que tanto

cracas quanto mexilhões apresentam relação entre massa média individual e densidade consistente com a teoria de ST. Os autores encontraram para estes grupos valores próximos a  $-3/2$ , sugerindo que diferenças observadas em relação a este valor teórico poderiam decorrer de crescimento alométrico e formação de múltiplas camadas, o que retardaria o efeito do aumento da densidade nas taxas de mortalidade (Hughes & Griffiths, 1988). O modelo geométrico de Yoda et al. (1963) considera o crescimento das copas das árvores numa perspectiva bidimensional (camada única), então a formação de múltiplas camadas pelos mexilhões incluiria uma terceira dimensão para a determinação da densidade.

Guiñez & Castilla (1999) desenvolveram um modelo tridimensional de ST de forma a incorporar explicitamente as múltiplas camadas no crescimento e mortalidade dos organismos. O modelo previu com sucesso efeitos dependentes da densidade em mexilhões na costa do Chile, assim como o efeito do espaço como principal recurso limitante. O modelo foi posteriormente modificado pelos autores para incluir o conceito de densidade efetiva, que seria a densidade esperada caso todos os indivíduos fossem dispostos em uma única camada, tendo sido usado com sucesso para detectar relações de ST em tunicados (Guiñez & Castilla, 2001) e mexilhões (Guiñez et al., 2005; Guiñez 2005), em costões rochosos. A formação de múltiplas camadas em bancos de mexilhões de costões rochosos não ocorre homoganeamente, podendo haver grande variação espacial entre sítios e entre populações, desde a ocorrência de manchas locais (e.g., hummocks - Gutiérrez et al., 2015) a variações em maiores escalas espaciais (Guiñez, 2005). Modelos de ST foram posteriormente testados usando-se mexilhões cultivados em linhas de maricultura,

para avaliar quais fatores seriam limitantes para estas populações, espaço ou alimento (e.g., Cubillo et al, 2012). Tanto modelos bidimensionais quanto tridimensionais mostraram que a limitação por espaço nestes sistemas é um importante fator contribuindo para a dependência de densidade na dinâmica populacional destas populações, com a formação de múltiplas camadas de mexilhões sobre as linhas.

No sudeste brasileiro, os mexilhões comumente encontrados no mediolitoral pertencem ao gênero *Brachidontes*, com maior frequência de ocorrência de *B. solisianus*, enquanto *B. darwinianus* ocorre em locais com água doce, seja em estuários ou em costões onde haja escoamento de água doce (Tanaka, 2005). Quando as duas espécies co-ocorrem nos mesmos costões, geralmente há uma partição espacial do costão, com dominância de *B. solisianus* no mediolitoral superior e em regiões com maior salinidade e dominância de *B. darwinianus* no mediolitoral inferior e regiões com menor salinidade (Nalesso, 1988, Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Os mexilhões respondem diferencialmente às perturbações, sendo que *B. darwinianus* tem maior velocidade de reocupação do espaço, enquanto *B. solisianus* demora mais tempo para reocupar as clareiras formadas, com menor mobilidade dos organismos (Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Assim, é possível que o efeito da limitação do espaço seja diferente para cada uma das espécies consideradas e, portanto, a dinâmica populacional pode diferir entre as duas espécies.

Os mexilhões têm importante papel no fluxo de energia de costões rochosos, sendo consumidos por predadores como gastrópodes, estrelas-do-mar e caranguejos (Hull & Bourdeau, 2017). Além disso, propiciam substrato secundário para diversos

organismos de forma que, além de propiciar habitat e recurso alimentar para a fauna associada (Jungerstam et al., 2014), aumenta a complexidade do habitat (Gutiérrez et al., 2003; Bloch et al., 2016). Desta forma, a compreensão dos fatores que influenciam a dinâmica populacional destes mexilhões é de grande importância para se compreender a dinâmica das comunidades de costões rochosos do sudeste brasileiro, assim como suas respostas a impactos antrópicos como poluição, alterações climáticas e introdução de espécies não-nativas (Cabral-Oliveira et al., 2014; Mislan et al., 2014; Alexander et al., 2015; Bloch et al., 2016; Sorte et al., 2017).

Assim, o objetivo geral do presente estudo foi avaliar se populações de *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* apresentam respostas de self-thinning com o aumento da densidade, e se as alterações geométricas resultantes deste processo podem influenciar a complexidade estrutural do habitat formado pela matriz de mexilhões para a fauna associada.

No capítulo 1, testamos a hipótese que ocorre competição intraespecífica em bancos monoespecíficos de cada uma das espécies de *Brachidontes*, avaliando a biomassa resultante em diferentes densidades de organismos de costões rochosos onde as duas espécies eram encontradas. Para tanto, estimativas do modelo tridimensional de ST foram usadas para determinar se o espaço ou o alimento eram fatores limitantes para o crescimento dos indivíduos. Foram usadas duas metodologias para se determinar a área ocupada pelos mexilhões, considerando-se diferentes estimativas geométricas (melhores explicadas no Capítulo 1). Na avaliação da hipótese do espaço ser limitante, foram usados tanto os coeficientes teóricos dados na literatura, como também foram calculados coeficientes teóricos esperados

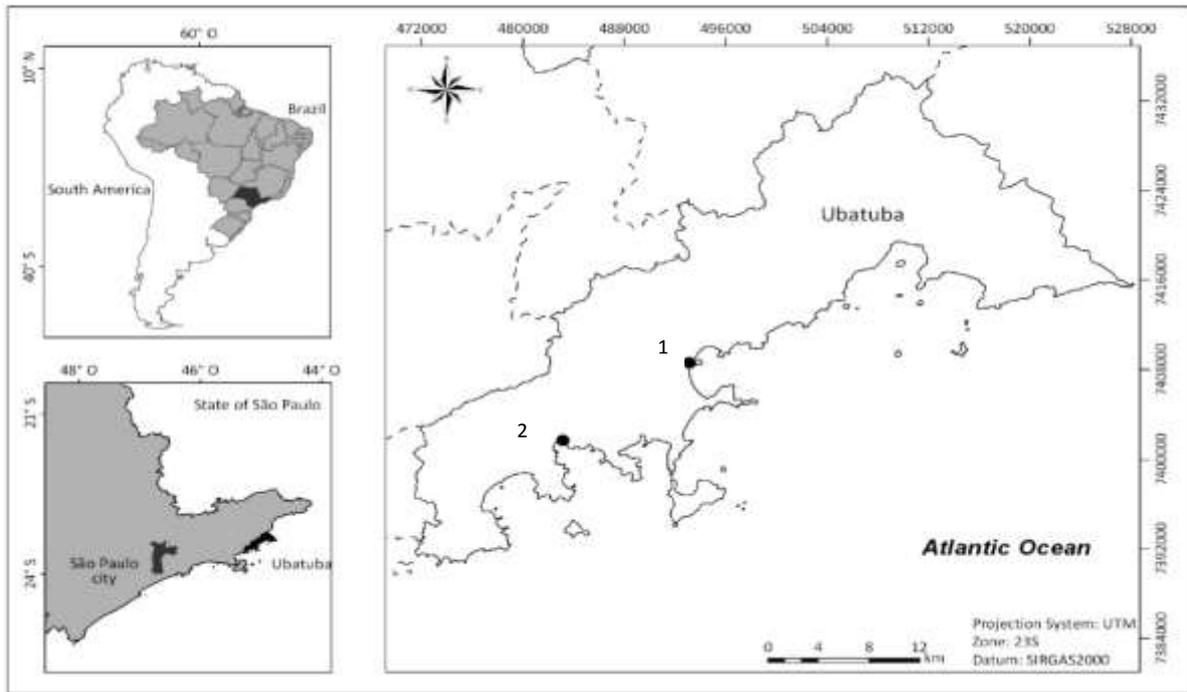
para cada uma das espécies, de acordo com a alometria das conchas de cada uma delas. Além disso, foram testados diferentes métodos de ajustes de regressão ao modelo tridimensional para avaliar sua influência nos padrões detectados.

No capítulo 2, foi avaliada a hipótese que a densidade de mexilhões resulta em uma norma de reação da forma dos organismos. Para determinar o grau de adensamento local, foram usadas as estimativas de densidade, densidade efetiva e número de camadas, sendo que as duas últimas consideram a formação de múltiplas camadas. Foram usadas duas metodologias para se estimar a densidade efetiva e o número de camadas; projeção em paralelepípedo e análise de imagens (melhor explicadas no Capítulo 2). Assim, foi possível avaliar como diferentes medidas de adensamento explicam as variações nas relações morfométricas dos mexilhões, especificamente as relações entre largura, altura e comprimento da concha.

No capítulo 3, avaliamos como processos densidade dependentes mediados pela adição de estrutura física (formação de camadas) influenciam a macrofauna associada a mexilhões em costões rochosos tropicais. Verificamos como a presença de camadas influencia o tamanho dos mexilhões e diferentes estimativas de densidade, além de verificar o efeito da sedimentação decorrente destas alterações na complexidade do habitat na estrutura das comunidades de invertebrados associados aos bancos de mexilhões.

## 1.1 Área de Estudo

O estudo foi conduzido em costões rochosos das praias da Barra ( $23^{\circ} 25' 57.1''$  S,  $45^{\circ} 04' 05.2''$  W) e Matarazzo ( $23^{\circ} 29' 40.4''$  S,  $45^{\circ} 09' 53''$  W), localizadas no município de Ubatuba, distante 222 km da Capital do Estado, costa norte do Estado de São Paulo, região sudeste do Brasil (Fig. 3). Os costões rochosos são considerados moderadamente expostos da ação das ondas (Tanaka & Magalhães, 2002; Rocha, 2008; Rocha et al., 2010). Costões moderadamente expostos frequentemente apresentam alta densidade de mexilhões (Seed, 1968). A praia da Barra está localizada no setor sul do município, na Baía de Fortaleza, no estuário do Rio Escuro, onde grandes blocos de granito abrigam, na zona do entremarés, comunidades dominadas por populações simpátricas de mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus*, sendo *B. darwinianus* mais abundante nas faixas inferiores e nas áreas mais próximas ao rio (Tanaka & Magalhães, 2002). Matarazzo está localizado no setor central do município, na Baía de Ubatuba, no estuário do Rio Grande de Ubatuba, onde comunidades dominadas por mexilhões dominam grandes blocos de granito, *B. darwinianus* em áreas mais próximas ao rio e *B. solisianus* em áreas mais expostas ao mar. De acordo a classificação de Köeppen, o clima da região é tropical sem estação seca (AF) (Alvares et al., 2013). A região apresenta duas marés baixas no período de 24 horas, com amplitude de cerca 1.5 m.



**Figura 3.** Mapa indicando a localização dos dois costões rochosos utilizados no estudo (1: Matarazzo, 2: Barra).

## 1.2 Referências

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L.M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711-728.
- Alexander, M. E., Adams, R., Dick, J. T., & Robinson, T. B. (2015). Forecasting invasions: resource use by mussels informs invasion patterns along the South African coast. *Marine Biology*, 162, 0.
- Begon, M., Firbank, L., & Wall, R. (1986). Is there a self-thinning rule for animal populations? *Oikos*, 46, 122-124.
- Bertness, M.D., Crain, C.M., Silliman B.R., Bazterrica, M.C, Reyna, M.V., Hildago, F., & Farina, J.K. (2006). The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs*, 76, 439-460.
- Bloch, C. P., & Klingbeil, B. T. (2016). Anthropogenic factors and habitat complexity influence biodiversity but wave exposure drives species turnover of a subtropical rocky inter- tidal metacommunity. *Marine Ecology*, 37, 64-76.
- Bryson, E. S., Trussell, G. C., & Ewanchuk, P. J. (2014). Broad- scale geographic variation in the organization of rocky intertidal communities in the Gulf of Maine. *Ecological Monographs*, 84, 579-597.
- Bustamante, R.H., Branch, G.M., & Eekhout, S. (1997). The influences of physical factors on the distribution and zonation patterns of South African rocky-shore communities. *South Africa Journal of Marine Science*, 18, 119-136.
- Bulleri, F. (2009). Facilitation research in marine systems: state of the art, emerging patterns and insights for future developments. *Journal of Ecology*, 97, 1121-1130.
- Cabral-Oliveira, J., Mendes, S., Maranhão, P., & Pardal, M. A. (2014). Effects of sewage pollution on the structure of rocky shore macroinvertebrate assemblages. *Hydrobiologia*, 726, 271-283.
- Chappuis, E., Terradas, M., Cefali, M. E., Mariani, S., & Ballesteros, E. (2014). Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 147, 113-122.
- Christofoletti, R.A., Takarashi, C.K., Oliveira, D.O., & Flores, A.A.V. (2011). Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. *Journal of Marine Biology Association United Kingdom*, 91, 961-967.
- Cockrell, M. L., Bernhardt, J. R., & Leslie, H. M. (2015). Recruitment, abundance, and predation on the blue mussel (*Mytilus edulis*) on northeastern estuarine rocky shores. *Ecosphere*, 6, 1-24.
- Connell, J.H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42, 710-23.

- Connell, J. H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93, 11-45.
- Cubillo, A.M., Fuentes-Santos, I., Peteiro, L.G., Fernández-Reiriz, M.J., & Labarta, U. (2012). Evaluation of self-thinning models and estimation methods in multilayered sessile animal populations. *Ecosphere*, 3, art. 71.
- Dayton, P. K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41, 351-389.
- Glazier, D. S. (2005). Beyond the '3/4-power law': variation in the intra-and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews*, 80, 611-662.
- Guiñez, R. (2005). A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*, 40, 1-6.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (1999). A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *The American Naturalist*, 154, 341-357.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (2001). An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology*, 82, 2331-2341.
- Guiñez, R., Petraitis, P.S., Castilla, J.C. & Kaitela, V. (2005). Layering, the effective density of mussels and mass-density boundary curves. *Oikos*, 110, 186-190.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers - the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79-90.
- Gutiérrez, J.L., Palomo, M.G., Bagur, M., Arribas, L.P., & Soria, S.A. (2015). Wave action limits crowding in intertidal mussel. *Marine Ecology Progress Series*, 518, 153-163.
- Hughes, R.N., & Griffiths, C. L. (1988). Self-Thinning in barnacles and mussels: The geometry of Packing. *The American Naturalist*, 132, 484-491.
- Hull, W. W., & Bourdeau, P. E. (2017). Can crabs kill like a keystone predator? A field-test of the effects of crab predation on mussel mortality on a northeast Pacific rocky shore. *PloS one*, 12, 1-17.
- Jonsson, T. (2017). Metabolic theory predicts animal self-thinning. *Journal of Animal Ecology*, 86, 645-653.
- Jungerstam, J., Erlandsson, J., McQuaid, C. D., Porri, F., Westerbomb, M., & Kraufvelin, P. (2014). Is habitat amount important for biodiversity in rocky shore systems? A study of South African mussel assemblages. *Marine Biology*, 161, 1507-1519.
- Latto, J. (1994). Evidence for a self-thinning rule in animals. *Oikos*, 69, 531-534.

- Le Corre, N., Martel, A. L., Guichard, F., & Johnson, L. E. (2013). Variation in recruitment: differentiating the roles of primary and secondary settlement of blue mussels *Mytilus spp.* *Marine Ecology Progress Series*, 481, 133-146.
- Nalesso, R. C. (1988). Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do estado de São Paulo, 152. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Instituto de Biologia, UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas.
- McGrath, D., King, P. A., & Gosling, E. M. (1988). Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 47, 103-106.
- Menge, B.A. (1976). Organization of the New England Rocky intertidal community: Role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*, 46, 355-393.
- Menge, B. A. (1991). Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 146, 69-100.
- Menge, BA, & Farrel, T.M. (1989). Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: Test of an environmental stress model. *Advances in Ecology Research*, 19, 189-262.
- Menge, B.A., Foley, M.M., Pamplin, J., Murphy, G., Pennington, C. (2010). Supply-side ecology, barnacle recruitment, and rocky intertidal community dynamics: Do settlement surface and limpet disturbance matter? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 392, 160-175.
- Mislan, K. A. S., Helmuth, B., & Wethey, D. S. (2014). Geographical variation in climatic sensitivity of intertidal mussel zonation. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 744-756.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 65-75.
- Paine, R.T., & Levin, S. A. (1981). Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, 51, 145-178.
- Petersen, J. A., Sutherland, J. P., & Ortega, S. (1986). Patch dynamics of mussel beds near São Sebastião (São Paulo), Brazil. *Marine Biology*, 93, 389-393.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., ... & Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, 46, 609-620.
- Raimondi, P. T. (1990). Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecological Monographs*, 60, 283-309.

- Roughgarden, J., Gaines, S., & Possingham, H. (1988). Recruitment dynamics in complex life cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85, 7418.
- Seed, R., & Suchanek, T.H. (1992). Population and community ecology of *Mytilus*. In *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*, (ed. E.M. Gosling), pp. 87-169. Amsterdam: Elsevier Science Publ. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, no. 25.
- Sorte, C. J., Davidson, V. E., Franklin, M. C., Benes, K. M., Doellman, M. M., Etter, R. J., ... & Menge, B. A. (2017). Longterm declines in an intertidal foundation species parallel shifts in community composition. *Global Change Biology*, 23(1), 341-352.
- Sousa, W.P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 353-391.
- Stephenson, T.A., & Stephenson A. (1949). The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 37,289-305.
- Tanaka, M. O. (2005). Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48, 115-119.
- Tanaka, M. O., & Magalhães, C. A. (2002). Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 151-158.
- Underwood, A.J. (1981). Structure of rocky shore intertidal community in New South Wales: Patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Experimental Marine Biology and Ecology*, 51, 57-85.
- Underwood, A. J., & Fairweather, P. G. (1989). Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology & Evolution*, 4, 16-20.
- Vandermeer, J.H., & Goldberg, D.E. (2003). *Population Ecology: First Principles* (2nd ed.). Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press Princeton.
- Westoby, M. (1984). The Self-Thinning Rule. *Advances in Ecological Research*, 14, 167-225.
- Weller, D. E. (1987). A reevaluation of the  $-3/2$  power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, 57, 23-43.
- Wethey, D. S. (1983). Geographic limits and local zonation: the barnacles *Semibalanus (Balanus)* and *Chithamalus* in New England. *Biological Bulletin*, 165, 330-341.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., & Hozumi, H. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*, 14, 107-129.
- Zeide, B. (2010). Comparison of self-thinning models: an exercise in reasoning. *Trees*, 24, 1117-1126.

## 2. Avaliação de métodos de estimativas e evidências de self-thinning em duas espécies coexistentes de mexilhões de costões rochosos tropicais

### 2.1 Introdução

O crescimento dos indivíduos em uma população diminui a disponibilidade de espaço e alimento, e aumenta o efeito da competição intraespecífica para os indivíduos. Em altas densidade, à medida que os indivíduos crescem pode ocorrer um aumento nas taxas de mortalidade, e gerar uma relação negativa entre a massa individual média por área ( $m$ ) ou, alternativamente, a biomassa por área ( $B$ ), e o número de indivíduos por área ( $N$ ), resultando em valores máximos de biomassa por unidade de área para uma dada densidade (Yoda et al., 1963; Westoby, 1984). A relação entre a biomassa máxima e a densidade populacional é denominada relação de self-thinning (ST) da população (Yoda et al., 1963; Osawa & Sugita, 1989). De acordo com Yoda et al. (1963), esta relação poderia ser descrita usando o seguinte modelo bidimensional não-linear:

$$m = kN^{\beta-1} \quad (1)$$

onde  $m$  é massa média individual,  $N$  é a densidade populacional,  $k$  é o intercepto e  $\beta$  é o coeficiente de self-thinning (Yoda et al., 1963). Posteriormente, Westoby (1984) considerou que, como  $m$  e  $N$  não são medidas independentes (Weller, 1987), a biomassa total ( $B$ ) deveria ser usada nos modelos, resultando na seguinte equação (modelo bidimensional  $B$ - $N$ ):

$$B = kN^{\beta} \quad (2)$$

Diversas evidências teóricas e empíricas da relação ST foram encontradas quando o modelo bidimensional foi aplicado a populações vegetais, sendo sugerida

a regra de self-thinning, onde  $\beta_{SST} = -1/2$  (Westoby, 1984; Weller, 1987), referindo-se à limitação por espaço (SST, space-regulated self-thinning) como principal recurso limitante para o crescimento dos indivíduos. Baseada na teoria de empacotamento geométrico de Yoda et al. (1963), SST assume que: (i) o formato do corpo não muda ao longo do crescimento (crescimento isométrico), (ii) a população ocupa apenas uma camada no espaço, (iii) a população ocupa 100% da área amostral e, (iv) o espaço é o fator limitante, ou seja, a densidade populacional é inversamente relacionada à área individual ocupada ( $N\alpha S^{-1}$ ) (Westoby, 1984; Weller, 1987; Osawa & Sugita, 1989; Guiñez, 2005).

No caso de populações animais, Begon et al. (1986) sugeriram que a limitação por alimento seria mais importante que a limitação por espaço; considerando que o fluxo de energia através da população tende a ser constante e a taxa metabólica é proporcional à quantidade média de alimento consumido por indivíduo, estes autores propuseram o coeficiente teórico  $\beta_{FST} = -1/3$  para a relação ST quando a biomassa total é considerada e as populações são limitadas por alimento (FST, food-regulated self-thinning).

Portanto, os valores  $\beta_{SST} = -1/2$  e  $\beta_{FST} = -1/3$  fornecem valores teóricos esperados para determinar se as populações são limitadas por recurso (espaço ou alimento), pois valores estimados ( $\beta$ ) menores que estes valores teóricos indicam que o tamanho dos indivíduos tem pouca relação com a densidade e, portanto, não deve estar havendo limitação de recursos para seu crescimento. No caso de animais sésseis comumente encontrados em costões rochosos como cracas, mexilhões, tunicados e outros, o ajuste aos modelos também permite determinar qual o fator

populacional limitante (espaço ou alimento), ao se comparar os valores obtidos empiricamente para  $\beta$  nos estudos em relação aos valores teóricos ( $\beta_{SST}$  e  $\beta_{FST}$ ) (Guiñez, 2005; Cubillo et al., 2012b).

Estudos iniciais avaliando a relação ST em populações de animais sésseis como cracas e mexilhões utilizaram o modelo bidimensional ( $B-N$ ) (Hughes & Griffiths, 1988). Porém, além do crescimento alométrico, populações adensadas de organismos sésseis de costões rochosos frequentemente apresentam sobreposição entre indivíduos, resultando na formação de múltiplas camadas sobre o substrato. Mesmo quando o crescimento alométrico e o empacotamento em multicamadas são adicionados ao modelo bidimensional (e.g., Fréchette & Lefaiivre 1990; Fréchette et al., 1992), o aumento da área superficial disponível para os indivíduos promovido pelo empacotamento em multicamadas gera estimativas superestimadas de  $\beta$  (Guiñez & Castilla, 1999; Guiñez, 2005; Guiñez et al., 2005).

Trabalhando com populações de mexilhões, Guiñez & Castilla (1999) desenvolveram um novo modelo para explorar padrões de ST de populações sésseis. Os autores incorporaram o efeito das múltiplas camadas e crescimento alométrico nas estimativas de self-thinning ao adicionar o número de camadas ( $L$ ) ao modelo bidimensional ( $B-N$ ):

$$B = kL^{1-\beta}N^\beta \quad (3)$$

Onde  $L = S/A_s$ , sendo  $S$  a área ocupada por todos indivíduos da parcela e  $A_s$  a área amostral (Guiñez & Castilla, 1999). O modelo tridimensional resultante ( $B-N-L$ ) assume que a densidade ( $N$ ) é inversamente proporcional à área projetada ( $S$ ) e diretamente proporcional ao número de camadas ( $L$ ), ou seja,  $N \propto LS^{-1}$  (Guiñez &

Castilla, 2001). Entretanto, a relação direta entre o número de camadas ( $L$ ) e a densidade ( $N$ ) impede comparações entre o expoente estimado e os expoentes teóricos que representam limitação por espaço e alimento (Guiñez & Castilla, 2001; Filgueira et al., 2008) e, assim, Guiñez & Castilla (2001) desenvolveram um novo modelo tridimensional ( $B$ -  $N_e$ - $L$ ):

$$B = kN_e^\beta L \quad (4)$$

onde  $N_e$ , a densidade efetiva, resulta da combinação entre o número ( $N$ ) e área ocupada pelos indivíduos ( $S$ ), e foi definida como a densidade esperada se os indivíduos ocupassem apenas uma camada ( $N_e = N/L$ ) (Guiñez & Castilla, 2001; Guiñez, 2005; Guiñez et al., 2005).

A adição do crescimento alométrico ao modelo deu-se tanto através da incorporação da área efetiva quanto pela modelagem da relação alométrica para a estimativa dos coeficientes esperados de  $\beta$  no caso de limitação do espaço. Guiñez & Castilla (1999) consideraram que as condições ambientais locais podem influenciar as relações alométricas, então o coeficiente teórico  $\beta_{SST}$  poderia não refletir apropriadamente o valor esperado, pois uma das premissas de Yoda et al. (1963) era justamente de crescimento isométrico. Assim, o novo modelo tridimensional ( $B$ -  $N_e$ - $L$ ) permitiu a comparação do coeficiente estimado da relação de ST não apenas com os coeficientes esperados no caso de limitação por espaço ( $\beta_{SST}$ ) e alimento ( $\beta_{FST}$ ), mas também com coeficientes estimados para outras populações de espécies sésseis (Guiñez, 2005).

Existem poucos estudos avaliando a relação ST em populações de animais sésseis, e nenhum estudo ainda foi feito em sistemas tropicais, impedindo

generalizações sobre os processos envolvidos. Além disso, a comparação entre diferentes estudos é dificultada não apenas porque para organismos sésseis marinhos como mexilhões diferentes sistemas têm sido estudados (por exemplo, costão rochoso *vs* sistemas de cultivo em cordas suspensas), mas também porque diferentes métodos são usados para se estimar os valores de  $\beta$  (Cubillo et al., 2012b). O ajuste aos modelos teóricos de ST pode ser realizado usando-se diferentes métodos estatísticos, como modelos lineares, não lineares, entre outros, o que pode resultar em diferentes estimativas para serem comparadas aos valores esperados (Lobon-Cervia & Mortensen 2006; Zhang et al., 2005; Cubillo et al., 2012b). No caso de mexilhões, diferentes métodos podem ser usados para se quantificar a área projetada por indivíduo. Por exemplo, o modelo de Yoda et al. (1963) considerava cada indivíduo como um cubo; na formulação de Guiñez & Castilla (1999), os autores assumiram que cada mexilhão estaria contido num paralelepípedo, sendo a área projetada obtida pelo produto da largura  $\times$  altura da concha. Filgueira et al. (2008) consideraram que o método do paralelepípedo poderia superestimar a área projetada de cada mexilhão porque os espaços entre mexilhões, que poderiam ser ocupados por outros indivíduos, não eram considerados, e que seria melhor usar a área da projeção apical do mexilhão ao substrato, obtida através de imagens digitais. As diferentes abordagens geométricas de Guiñez & Castilla (1999) e Filgueira et al. (2008) resultam em diferentes coeficientes teóricos, ao menos para a única espécie com estudo comparativo até o momento, *Mytilus galloprovincialis* crescendo em linhas de maricultura na Espanha (Filgueira et al., 2008, Cubillo et al. 2012b). Entretanto, nada se sabe sobre a performance destas medidas em outros sistemas,

onde diferentes densidades e disponibilidade de alimento podem influenciar as relações alométricas das populações (Alunno-Bruscia, 2001).

No Brasil, as populações de Mytilidae *Brachidontes darwinianus* (Orbigny, 1846) e *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) frequentemente dominam a região entremarés, sendo que *B. solisianus* apresenta uma distribuição geográfica mais ampla em toda a costa leste do Atlântico, do México ao Uruguai (Petersen et al., 1986), enquanto *B. darwinianus* ocorre em locais com ocorrência de água doce no costão ou em estuários (Nalesso et al., 1992; Tanaka, 2005), e tem sua distribuição geográfica mais restrita, ocorrendo do Rio de Janeiro até o limite norte da Patagônia (Avelar & Narchi, 1984). Quando co-ocorrem no mesmo costão, *B. darwinianus* tende a ocupar as regiões mais baixas do mesolitoral e áreas de menor salinidade, enquanto *B. solisianus* tende a ocupar regiões mais altas do mesolitoral e regiões mais distantes das fontes de água doce como estuários, apesar de poderem também ocorrer conjuntamente na mesma faixa de dominância (Nalesso, 1988; Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Diferenças verticais na ocupação do costão sugerem que estas populações estão sujeitas a diferentes condições ambientais e possam ser limitadas por diferentes fatores (Suchanek, 1985). Além disso, ambas as espécies formam leitos aglomerados monoespecíficos ou co-específicos fortemente empacotados, onde, em resposta à alta competição intra ou interespecífica, os indivíduos podem se sobrepor formando aglomerados locais com multicamadas (hummocks) (Hughes & Griffiths 1988; Seed & Suchanek, 1992). Estas características indicam que a competição intraespecífica pode ser importante para estas espécies, sendo uma excelente oportunidade para se avaliar as relações de ST em diferentes

condições ambientais, e avaliar como diferentes métodos influenciam as estimativas dos coeficientes de SST para mexilhões em costões rochosos.

Portanto, o principal objetivo deste trabalho foi estimar a relação de ST usando-se diferentes métodos estatísticos e geométricos para populações de duas espécies de mexilhões de costões rochosos numa região tropical, fornecendo dados para futuras comparações com outras populações e espécies vivendo em diferentes sistemas. Para isto, nós: (i) com base na relação entre volume ( $V$ ) e área ocupada por indivíduo ( $S$ ), estimamos o coeficiente teórico de limitação por espaço para as duas espécies e os comparamos com os coeficientes clássicos disponíveis na literatura; (ii) com base no modelo tridimensional ( $B-N_e-L$ ) estimamos o coeficiente de ST e comparamos as estimativas obtidas com três tipos de ajuste do modelo (linear, não-linear restrito e não-linear irrestrito) seguindo-se Cubillo et al. 2012b; (iii) comparamos também os coeficientes de ST estimados com os dois tipos de medidas de área individual projetada (projeção em paralelepípedo e análise de imagens); e, (iv) determinamos o fator competitivo limitante para cada uma das populações (*B. darwinianus* e *B. solisianus*), comparando a performance de cada coeficiente estimado por diferentes ajustes e métodos.

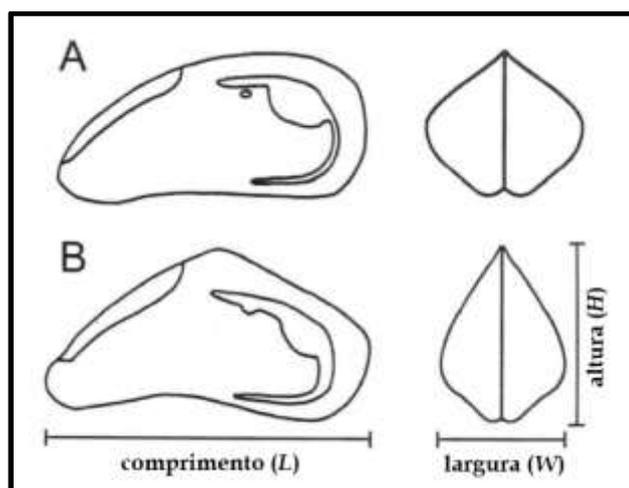
## 2.2 Materiais e métodos

### 2.2.1 Procedimento Amostral

A amostragem foi conduzida durante as marés baixas no inverno austral (Agosto) de 2014. Todas as amostras foram coletadas dentro da mesma maré. Para testar nossas hipóteses, em cada costão, dez amostras foram coletadas raspando-se quadrados de 10 x 10 cm dentro de manchas com 100% de cobertura de *B. darwinianus* e outros dez quadrados dentro de manchas com 100% de cobertura de *B. solisianus*. Para maximizar a variação nas densidades de mexilhões, as amostras foram coletadas em cinco áreas com ocorrência de hummocks formando múltiplas camadas e em cinco áreas imediatamente adjacentes a estas áreas, sem a ocorrência de hummocks. Apesar de ter sido registrado que a formação de hummocks pode contribuir para a redução da densidade em populações de *Brachidontes rodriguezii* através de seu deslocamento pela ação de ondas (Gutiérrez et al. 2015), as praias consideradas no presente estudo são abrigadas e, assim, não necessariamente ocorre este fenômeno. Hummocks apresentam uma situação adequada para estudos de ST que buscam determinar o fator competitivo em populações de mexilhões, já que envolve competição intraespecífica e formação de camadas devido a processos densidade-dependentes (Hughes & Griffiths 1988; Seed & Suchanek, 1992). Todas as amostras foram coletadas no meio da faixa de domínio em que cada espécie apresentava bancos monoespecíficos. Os mexilhões foram raspados da rocha usando uma espátula, e posteriormente lavados através de uma peneira de malha 250 µm.

### 2.2.2 Medidas para obter os parâmetros de self-thinning

O tamanho individual dos mexilhões foi definido por meio de 3 dimensões lineares da concha: comprimento da concha ( $SL$ ; cm; eixo antero-posterior máximo), altura ( $SH$ ; cm; eixo dorso-ventral máximo) e largura ( $SW$ ; cm; eixo lateral máximo), que foram medidas com um paquímetro com precisão de 0,1 mm (Fig. 4). Indivíduos menores que 4 mm foram considerados recrutas e não entraram nas estimativas do estudo. A biomassa por unidade amostral ( $B$ ) foi obtida após secagem dos mexilhões em estufa a 40°C até estabilização do peso, que foi determinado com balança de precisão (0,001 g).



**Figura 4.** Dimensões lineares da concha analisadas neste estudo e características morfológicas utilizadas para diferenciar as espécies. A - *Brachidontes darwinianus* e B - *Brachidontes solisianus*. Figura modificada de Tanaka & Magalhães (1999).

Os indivíduos foram contados para estimar a densidade por amostra ( $N$ ; número de indivíduos por 100 cm<sup>2</sup>). Para estimar a densidade efetiva de cada amostra ( $N_e$ ; ind/cm<sup>2</sup>), definida como a densidade esperada se todos os indivíduos da amostra ocorressem como uma única camada (Guiñez & Castillha, 2001), a densidade foi dividida pela área superficial efetiva ( $N_e = N/S$ ).

Portanto, para contabilizar o empacotamento em multicamadas, a área superficial efetiva ( $S$ ), que é a superfície projetada por todos os indivíduos caso estivessem arranjados em uma única camada (Guiñez et al., 2005), deve ser estimada. Seguindo Cubillo et al. (2012b), dois métodos foram utilizados para estimar  $S$ , e ambos assumem que o eixo antero-posterior é disposto perpendicularmente ao substrato. O primeiro método considera que o espaço ocupado por um mexilhão está contido em um paralelepípedo (Guiñez & Castilla, 1999, 2001), e a área projetada por cada mexilhão é obtida pelo produto da largura e altura da concha ( $SW \times SH$ ). A área superficial efetiva ( $S_p$ ; cm<sup>2</sup>) é então calculada como a somatória das áreas de todos os mexilhões da amostra. Correspondentemente, a densidade efetiva ( $N_e$ ), ou número médio de indivíduos por camada ( $N_{e-p} = N / S_p$ ), e o número de camadas ( $L_p = N / N_{e-p}$ ) foram calculados para cada amostra de acordo Guiñez & Castilla (2001). O volume individual foi calculado para a projeção em paralelepípedo como o produto do comprimento, altura e largura da concha ( $V_p = SW \times SH \times SL$ ).

Contudo, mexilhões podem formar matrizes complexas com várias camadas de sobreposição, onde os indivíduos ocupam o espaço vazio entre conchas. Neste cenário, a projeção em paralelepípedo, definida como o espaço exclusivo ocupado por cada indivíduo, pode superestimar a área real ocupada ao não considerar a sobreposição entre indivíduos (Filgueira et al., 2008). Assim, devido à posição predominante dos mexilhões no substrato, Filgueira et al. (2008) propôs o uso da análise de imagens da projeção apical da concha sobre o substrato para determinar a área individual ocupada. Para tanto, foram obtidas fotografias digitais de subamostras de mexilhões com uma câmara Canon EOS Digital Rebel XTi, com

resolução de 10,1 Mp. As subamostras cobriram toda a amplitude de tamanhos (comprimento da concha) encontrada para *B. darwinianus* (35 indivíduos, variando em comprimento de 0,499 até 3,981 cm) e *B. solisianus* (20 indivíduos, variando em comprimento de 0,401 até 1,654 cm). A área individual projetada no substrato de cada indivíduo da subamostra foi obtida com o programa de análise de imagens Image J (Schneider et al., 2012). A área dos indivíduos da população foi obtida pela equação alométrica que relaciona a área ocupada ( $s$ ) e a largura das conchas ( $SW$ ) dos indivíduos da subamostra (*B. darwinianus*:  $\log s = 0,019 \times \log SW^{1,813}$ ,  $N = 35$ ,  $R^2 = 0,99$ ,  $P = 0,006$ ; *B. solisianus*:  $\log s = -0,203 \times \log SW^{1,472}$ ,  $N = 20$ ,  $R^2 = 0,97$ ,  $P < 0,0001$ ). A área total ocupada por amostra ( $S_{im}$ ; cm<sup>2</sup>) foi estimada pela soma das áreas individuais ( $s$ ) dos mexilhões de cada amostra. Correspondentemente, a densidade efetiva ( $N_{e-im} = N / S_{im}$ ) e o número de camadas ( $L_{im} = N / N_{e-im}$ ) foram calculadas. Para estimar o volume individual de cada mexilhão, o volume individual da subamostra foi obtido como o volume de água deslocada depois de colocar o mexilhão com as valvas bem fechadas em um recipiente contendo água em volume conhecido (Cubillo et al., 2012a). Devido à dificuldade em mensurar corretamente a variação de volume em indivíduos muito pequenos, apenas indivíduos maiores do que 0,7 cm foram considerados na subamostra (*B. darwinianus*: 32 indivíduos variando em comprimento de 0,780 até 3,981 cm; *B. solisianus*: 15 indivíduos variando em comprimento de 0,716 até 1,654 cm). O volume individual para o restante da população foi então obtido pela equação alométrica que relaciona o volume ( $V$ ) e o comprimento da concha ( $SL$ ) dos indivíduos da subamostra (*B.*

*darwinianus*:  $\log V_{im} = -1,161 \times \log SL^{3,046}$ ,  $N = 32$ ,  $R^2 = 0,97$ ,  $P < 0,001$ ; *B. solisianus*:  
 $\log V_{im} = -1,043 \times \log SL^{2,474}$ ,  $N = 15$ ,  $R^2 = 0,90$ ,  $P < 0,001$ ).

### 2.2.3 Análise de Dados

Como utilizamos dois métodos para estimar a área individual ocupada (projeção em paralelepípedo e análise de imagens), antes de avaliar os modelos e coeficiente de ST, utilizamos o teste de amostras pareadas de Wilcoxon para comparar as densidades efetivas ( $N_e$ ) obtidas através dos métodos de projeção em paralelepípedo e a análise de imagens. O mesmo procedimento foi realizado para comparar os números de camadas ( $L$ ) obtidos através dos dois métodos.

Tradicionalmente, os coeficientes teóricos de self-thinning são usados para determinar o recurso limitante, espaço ( $\beta_{SST} = -1/2$ ) ou alimento ( $\beta_{FST} = -1/3$ ) (Guiñez et al., 2005). Porém, coeficientes teóricos são sensíveis às variações ambientais e às características de cada população, sendo necessárias estimativas próprias destes coeficientes para uma correta determinação do fator limitante (Cubillo et al., 2012b). Em estudos com mexilhões, o coeficiente teórico para limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ ) é estimado pela relação alométrica entre o volume e área ocupada por cada mexilhão ( $\beta_{T-SST} = 1 - \delta$ ); assim, nós usamos a relação alométrica linearizada tanto para os parâmetros estimado com a medida de projeção em paralelepípedo ( $\log V_p = \log k + \delta \log S_p$ ) quanto para os parâmetros obtidos com a medida de análise de imagens ( $\log V_{im} = \log k + \delta \log S_{im}$ ) para se obter  $\beta_{T-SST}$  (Cubillo et al., 2012b). Onde  $k$  é o intercepto e  $\delta$  o coeficiente da relação utilizado para determinar o coeficiente teórico para limitação por espaço ( $\beta_{T-SST} = 1 - \delta$ ).

Dois tipos de ajustes foram utilizados para estimar o  $\beta_{T-SST}$ : (i) mínimos quadrados ordinários (OLS); e, (ii) regressão modelo II, conhecida também como Reduced Major Axis (RMA), uma vez que ambas variáveis estavam sujeitas a erro, conforme Cubillo et al. (2012b). Não há estimativas do coeficiente teórico para limitação alimentar (FST) que considere a variação metabólica de populações de mexilhão (Guiñez, 2005; Filgueira et al., 2008), então aqui consideramos o coeficiente clássico da literatura ( $\beta_{FST} = -1/3$ ) para ambas populações do estudo.

Várias técnicas de regressão têm sido utilizadas para ajustar o modelo tridimensional de self-thinning. Contudo, comparações entre as estimativas obtidas com diferentes ajustes ainda são poucas (Cubillo et al., 2012b). Portanto, nós ajustamos o modelo tridimensional ( $B-N_e-L$  - descrito na Equação 4) com três tipos de ajustes: (i) linear ( $\log B = \log k + \beta \log N_e + \lambda \log L$ ); (ii) não linear restrito, com  $\lambda = 1$  ( $B = kN_e^\beta L^{(\lambda=1)}$ ), e (iii) não linear não restrito, com  $\lambda$  a ser estimado ( $B = kN_e^\beta L^\lambda$ ). Onde  $k$  é o intercepto da relação,  $\beta$  é o coeficiente de inclinação relacionado a densidade efetiva e utilizado como o coeficiente de ST, e  $\lambda$  é coeficiente de inclinação da relação relacionado ao número de camadas. Os ajustes foram denominados neste estudo como: (i) linear = OLS; (ii) não linear restrito = NL1, e (iii) não linear não restrito = NL2. De acordo com a equação (4), o modelo prevê que  $\lambda = 1$ , mas Cubillo et al. (2012b) sugere o ajuste do modelo não restrito para avaliar se esta premissa é verdadeira para a população sendo analisada.

Quando o ajuste preenchia as premissas do modelo  $B-N_e-L$ , o intervalo de confiança do coeficiente estimado ( $\beta$ ) foi comparado por sobreposição aos valores do coeficiente teórico estimado para competição por espaço ( $\beta_{SST-p}$  e  $\beta_{SST-im}$ ) e limitação

por alimento ( $\beta_{\text{FST}}$ ) para determinar qual o fator limitante para cada uma das populações. As análises foram realizadas com os softwares Systat 13.0 e RMA (Bohonak & van der Linde, 2004).

### 2.3. Resultados

Um total de 5.685 indivíduos de *B. darwinianus* e 12.689 indivíduos de *B. solisianus* foram amostrados e utilizados nas estimativas de ST. A espécie *B. darwinianus* foi maior em comprimento, altura e largura quando comparado a espécie *B. solisianus* (Tabela 1). Para as duas espécies, a área superficial estimada com a medida de projeção em paralelepípedo foi maior que a área estimada pela medida de análise de imagens ( $S_p > S_{im}$ , teste unilateral de Wilcoxon  $P < 0,0001$ ) (Tabela 1). O número de camadas seguiu o mesmo padrão ( $L_p > L_{im}$ , teste unilateral de Wilcoxon  $P < 0,0001$ ), enquanto o padrão oposto foi observado para a densidade efetiva ( $N_{e-p} < N_{e-im}$ , teste unilateral de Wilcoxon, *B. darwinianus*  $P < 0,005$ ; *B. solisianus*  $P < 0,0001$ ) (Tabela 1).

**Tabela 1.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP e, valores Mínimos e Máximos) das dimensões das conchas dos mexilhões (comprimento, altura e largura; cm) e dos parâmetros usados nas estimativas do modelo tridimensional para ambas as espécies e medidas do estudo (projeção em paralelepípedo:  $N_{e-p}$ ,  $S_p$  e  $L_p$ ; e análise de imagens,  $N_{e-im}$ ,  $S_{im}$  e  $L_{im}$ ).

Variável	<i>B. darwinianus</i>				<i>B. solisianus</i>			
	Média	DP	Mínimo	Máximo	Média	DP	Mínimo	Máximo
Comp. (SL)	1,414	0,738	0,400	3,999	0,840	0,281	0,400	1,680
Altura(SH)	0,722	0,362	0,190	2,259	0,402	0,103	0,180	0,780
Larg. (SW)	0,527	0,283	0,108	2,000	0,344	0,127	0,120	0,830
$N_{e-im}$	2,520	0,788	1,319	4,482	7,335	1,359	4,712	9,891
$N_{e-p}$	2,174	1,021	0,954	5,004	6,685	1,449	4,149	9,654
$S_{im}$	112,560	35,689	70,585	206,766	96,280	11,139	79,506	117,986
$S_p$	135,793	42,467	89,742	247,867	106,291	12,454	86,086	130,500
$L_{im}$	1,126	0,357	0,706	2,068	0,963	0,111	0,795	1,180
$L_p$	1,358	0,425	0,897	2,479	1,063	0,125	0,861	1,305

### 2.3.1 Estimativas dos coeficientes teóricos de self-thinning para limitação por espaço (SST)

Nós utilizamos dois tipos de ajustes (OLS e RMA) para estimar o coeficiente teórico (SST) da relação alométrica log-transformada entre volume individual e área ocupada por indivíduo ( $V = k S^\delta$ ). Como duas medidas foram utilizadas para estimar o volume individual e área ocupada por indivíduo (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) nós obtivemos um total de quatro coeficientes teóricos de SST para cada espécie (OLS- $\beta_{T-SST-p}$  e OLS- $\beta_{T-SST-im}$ , RMA- $\beta_{T-SST-p}$  e RMA- $\beta_{T-SST-im}$ ). Tanto para *B. darwinianus* quanto para *B. solisianus* todas as estimativas do coeficiente teórico alométrico SST foram significativamente menores quando comparados aos coeficientes clássicos da literatura para competição por espaço SST ( $\beta_{SST} = -0.50$ ) e alimento FST ( $\beta_{FST} = -0.33$ ) (Tabela 2). Além disso, independentemente da espécie, quando usamos os dados obtidos com a medida de análise de imagens as estimativas do coeficiente teórico de limitação por espaço

obtidas com o ajuste OLS (OLS- $\beta_{T-SST-im}$ ) foram significativamente menores que as demais (Tabela 2).

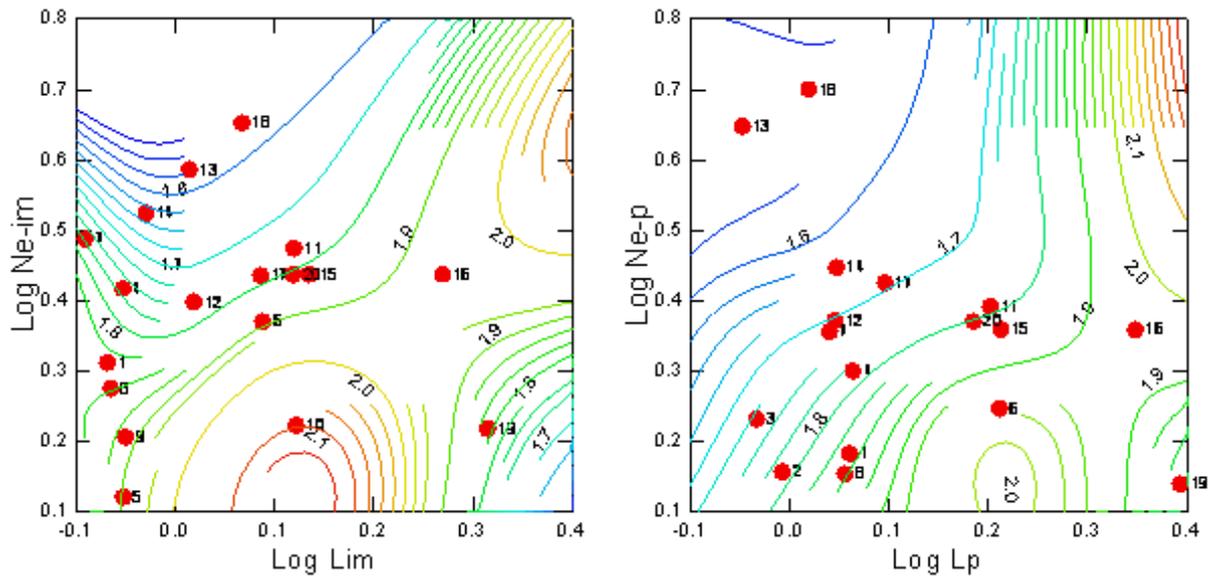
**Tabela 2.** Estimativas do expoente teórico de limitação por espaço da relação  $V = k S^\delta$ , para ambas as espécies e medidas do estudo (projeção em paralelepípedo e análise de imagens), obtidas através de linearização logarítmica da relação:  $\beta_{T-SST}$  estimado, intervalo de confiança de 95% e  $R^2$  ajustado.

Estatística	<i>B. darwinianus</i>				<i>B. solisianus</i>			
	OLS-p	RMA-p	OLS-im	RMA-im	OLS-p	RMA-p	OLS-im	RMA-im
$\beta_{T-SST}$	-0,528	-0,543	-0,638	-0,541	-0,530	-0,547	-0,671	-0,584
IC 95%	-0,530	-0,545	-0,647	-0,548	-0,531	-0,549	-0,680	-0,590
IC 2,5%	-0,527	-0,542	-0,629	-0,535	-0,528	-0,545	-0,663	-0,577
$R^2$	0,998	0,995	0,960	0,947	0,998	0,995	0,960	0,950

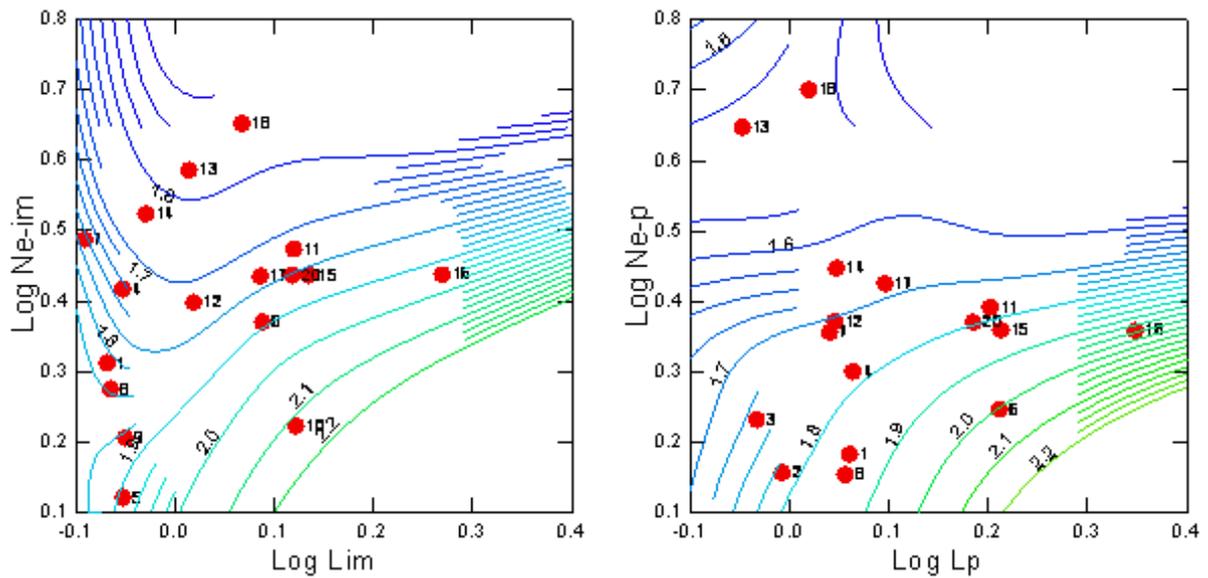
### 2.3.2 Comparações dos ajustes do modelo

A premissa de  $\lambda = 1$  imposta pelo modelo não foi encontrada para *B. darwinianus* independentemente da medida utilizada (Tabela 3). Entretanto, uma das amostras (19) foi consistentemente identificada como outlier nas análises (studentized residual = -3,023; Figura 5).

*B. darwinianus*



*B. darwinianus* - sem outlier (amostra 19)



**Figura 5.** Gráfico de dispersão dos pontos para as relações  $B-N_{e-im}-L_p$  e  $B-N_{e-p}-L_p$  com ajuste OLS para *B. darwinianus* e *B. darwinianus* - sem outlier (amostra 19). Números adjacentes aos pontos (●) representam o número das amostras e números adjacentes as linhas cheias representam os valores de biomassa em escala logarítmica.

**Tabela 3.** Estimativas dos coeficientes da relação  $B-N_e-L$  para *B. darwinianus* com ambas as medidas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens): parâmetros estimados, intervalo de confiança de 95% e  $R^2$  ajustado.

<i>Brachidontes darwinianus</i>						
Estatística	projeção em paralelepípedo			análise de imagens		
	Ne-OLS	Ne-NL1	Ne-NL2	Ne-OLS	Ne-NL1	Ne-NL2
Log( $k$ )	1,885	1,776	1,898	2,072	*	2,045
IC <sub>2.5%</sub>	1,795	1,646	1,778	1,928		1,86
IC <sub>9.5%</sub>	1,976	1,876	1,992	2,216		2,174
$\beta$	-0,493	-0,399	-0,483	-0,75		-0,637
IC <sub>2.5%</sub>	-0,710	-0,807	-0,786	-1,108		-1,056
IC <sub>9.5%</sub>	-0,275	0,009	-0,180	-0,391		-0,217
$\lambda$	0,514	1	0,458	0,346	1	0,296
IC <sub>2.5%</sub>	0,188		0,101	-0,038		-0,096
IC <sub>9.5%</sub>	0,839		0,815	0,730		0,687
$R^2$	0,689	0,459	0,586	0,509		0,441

\* não foi possível estimar a relação de ST com ajuste NL1 quando o outlier (amostra 19) estava presente.

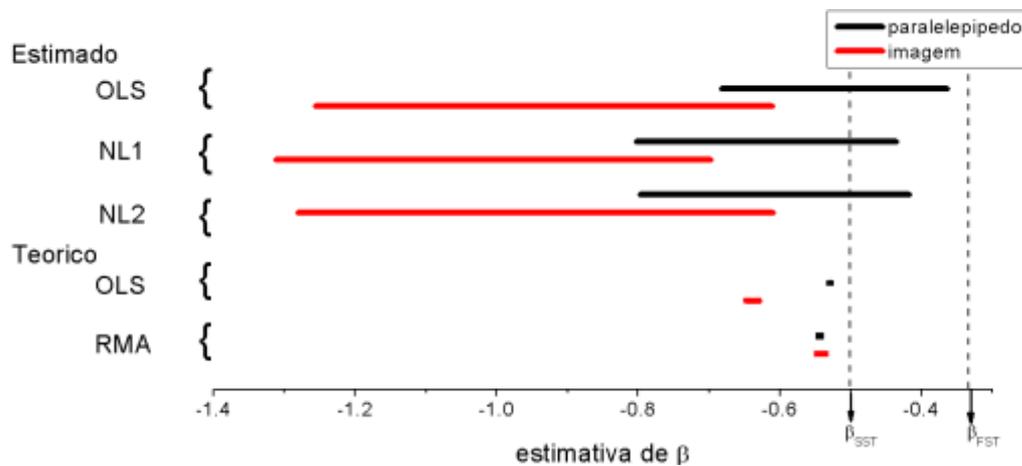
Ao repetir a análise sem o outlier, a premissa de  $\lambda = 1$  foi cumprida independentemente do método de regressão ou medida geométrica utilizada (Tabela 4), com intervalo de confiança de  $\lambda$  variando entre 0,509 e 1,063 para projeção em paralelepípedo e 0,279 e 1,059 para análise de imagens (ver ICs de  $\lambda$  na Tabela 4). Portanto, posteriormente aqui nós analisamos *B. darwinianus* sem o outlier. Os diferentes métodos de ajustes de regressão aplicados não interferiram nas estimativas do modelo  $B-N_e-L$ , levando a coeficientes similares (ver ICs de  $\beta$  na Tabela 4, Figura 6). A maior sobreposição entre os intervalos de confiança de  $\beta_p$  e  $\beta_{im}$  foram observadas quando o modelo tridimensional foi ajustado com o método não linear não restrito (NL2) (ver ICs de  $\beta$  na Tabela 4, Figura 6). Apesar dos modelos terem sido consistentemente melhor ajustados considerando-se as medidas obtidas pelo método do paralelepípedo ( $R^2$  variando entre 0,844 e 0,859), quando comparados com os ajustes dos modelos obtidos pelo método da imagem ( $R^2$  variando entre 0,685 e 0,725), os coeficientes estimados não diferiram

significativamente entre as medidas devido à sobreposição entre os intervalos de confiança (ver ICs de  $\beta$  na Tabela 4, Figura 6).

Comparações entre o coeficiente estimado da relação  $B-N_{e-p}-L_p$  ( $\beta_p$ ) e os coeficientes teóricos de limitação por espaço OLS- $\beta_{T-SST-p}$  e RMA- $\beta_{T-SST-p}$  e alimento ( $\beta_{FST}$ ) indicaram a competição por espaço como fator limitante para *B. darwinianus* (Figura 6). Neste caso, o intervalo de confiança dos valores de  $\beta_p$  estimados pelos três métodos de ajuste incluíram os valores de OLS- $\beta_{T-SST-p}$  e RMA- $\beta_{T-SST-p}$  estimados, mas não incluem o valor de  $\beta_{FST}$  (Tabelas 2 e 4, Figura 6). Por outro lado, apesar de também indicar a competição por espaço como fator limitante, o intervalo de confiança dos coeficientes estimados da relação  $B-N_{e-im}-L_{im}$  ( $\beta_{im}$ ) incluíram os valores de OLS- $\beta_{T-SST-p}$  apenas quando os métodos de regressão linear (OLS) e não linear não restrito (NL2) foram usados. Já quando comparados ao RMA-  $\beta_{T-SST-im}$ , não observamos sobreposição entre o intervalo de confiança do  $\beta_{im}$  estimado com nenhum dos métodos de ajuste, e não fomos capazes de determinar o fator competitivo limitante para a espécie (Figura 6).

**Tabela 4.** Estimativas do expoente da relação B- $N_e$ -L para *B. darwinianus* sem outlier com ambas as medidas do número de camadas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens): parâmetros estimados, intervalo de confiança de 95% e  $r^2$  ajustado.

<i>Brachidontes darwinianus</i> - sem outlier						
Estatística	projeção em paralelepípedo			análise de imagens		
	Ne-OLS	Ne-NL1	Ne-NL2	Ne-OLS	Ne-NL1	Ne-NL2
Log( $k$ )	1,877	1,877	1,885	2,147	2,165	2,152
IC <sub>2.5%</sub>	1,811	1,823	1,818	2,017	2,037	2,019
IC <sub>95%</sub>	1,943	1,925	1,943	2,278	2,263	2,254
$\beta$	-0,522	-0,619	-0,607	-0,933	-1,005	-0,945
IC <sub>2.5%</sub>	-0,682	-0,803	-0,797	-1,256	-1,312	-1,281
IC <sub>95%</sub>	-0,363	-0,435	-0,417	-0,610	-0,697	-0,609
$\lambda$	0,786	1	0,929	0,669	1	0,850
IC <sub>2.5%</sub>	0,509		0,662	0,279		0,473
IC <sub>95%</sub>	1,063		1,197	1,059		1,227
$r^2$	0,844	0,859	0,857	0,685	0,725	0,725



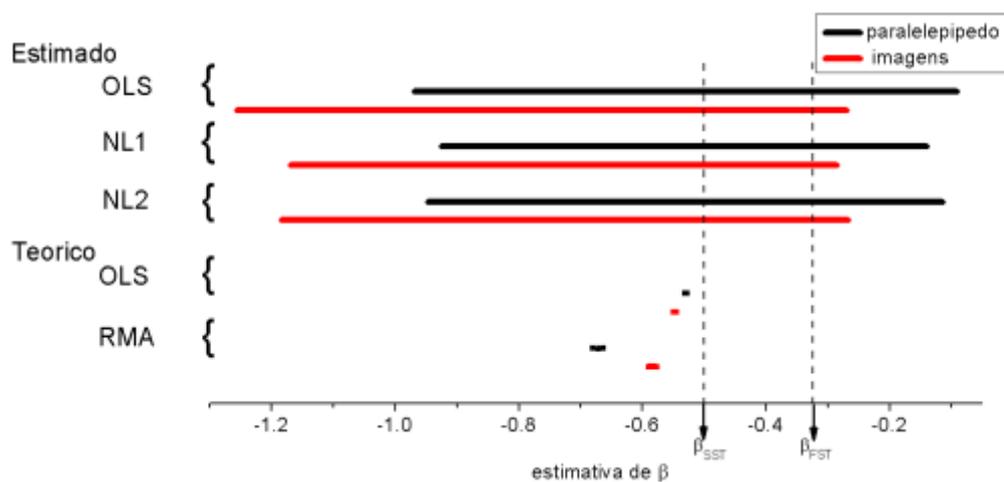
**Figura 6.** Representação gráfica para a espécie *B. darwinianus* - sem outlier da sobreposição entre os coeficientes estimados ( $\beta$ ) com três métodos de ajuste de regressão (OLS, NL1, NL2), dois métodos de medidas (linha preta = projeção em paralelepípedo, linha vermelha = análise de imagens), quatro coeficientes teóricos de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ : dois métodos, OLS vs RMA; duas medidas, paralelepípedo vs imagens), e os coeficientes de limitação por espaço ( $\beta_{SST}$ ) e alimento ( $\beta_{FST}$ ) disponíveis na literatura.

Para a espécie *B. solisianus*, a premissa  $\lambda = 1$  também foi cumprida independentemente do método de regressão ou medida usada (Tabela 5). Os diferentes métodos de ajustes de regressão aplicados também não interferiram nas estimativas do modelo  $B-N_e-L$ , resultando em coeficientes similares, com alta sobreposição dos intervalos de confiança (Tabela 5, Figura 7). Novamente, o método não linear não restrito (NL2) apresentou maior sobreposição entre os intervalos de confiança de  $\beta_p$  e  $\beta_{im}$  (Tabela 5, Figura 7). Em relação à medida geométrica utilizada, os ajustes do modelo com a medida de paralelepípedo foram levemente melhores ( $R^2_p > R^2_{im}$ , Tabela 5), mas os coeficientes estimados foram sobrepostos e não diferiram significativamente entre as medidas (ver ICs de  $\beta$  na Tabela 5, Figura 7).

Comparações entre os expoentes estimados das relações  $B-N_{e-p}-L_p$  e  $B-N_{e-im}-L_{im}$  e os expoentes teóricos de limitação por espaço e alimento (Figura 7) indicaram que tanto a competição por espaço quanto por alimento são fatores limitantes para *B. solisianus*; apesar dos valores estimados de  $\beta$  serem próximos dos valores esperados ( $\beta_{T-SST}$ ), especialmente no caso do método de projeção em paralelepípedo, a grande amplitude dos intervalos de confiança registrada para os dois métodos incluiu os valores esperados de  $\beta$  (Tabela 2 e Tabela 5, Figura 7).

**Tabela 5.** Estimativas do expoente da relação  $B-N_e-L$  para *B. solisianus* com ambas as medidas do número de camadas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens): parâmetros estimados, intervalo de confiança e  $r^2$  ajustado.

<i>Brachidontes solisianus</i>						
Estatística	projeção em paralelepípedo			análise de imagens		
	Ne-OLS	Ne-NL1	Ne-NL2	Ne-OLS	Ne-NL1	Ne-NL2
Log( $k$ )	1,872	1,882	1,88	2,138	2,115	2,113
IC <sub>2.5%</sub>	1,506	1,338	1,223	1,714	1,282	1,170
IC <sub>95%</sub>	2,239	2,116	2,130	2,562	2,331	2,389
$\beta$	-0,530	-0,532	-0,530	-0,762	-0,727	-0,726
IC <sub>2.5%</sub>	-0,969	-0,925	-0,947	-1,256	-1,170	-1,185
IC <sub>95%</sub>	-0,091	-0,140	-0,114	-0,269	-0,285	-0,267
$\lambda$	1,056	1	1,020	0,983	1	0,953
IC <sub>2.5%</sub>	0,224		0,128	0,147		0,065
IC <sub>95%</sub>	1,887		1,913	1,819		1,842
$r^2$	0,522	0,547	0,547	0,496	0,528	0,529



**Figura 7.** Representação gráfica para a espécie *B. solisianus* da sobreposição entre os coeficientes estimados ( $\beta$ ) com três métodos de ajuste de regressão (OLS, NL1, NL2), dois métodos de medidas (linha preta = projeção em paralelepípedo, linha vermelha = análise de imagens), quatro coeficientes teóricos de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ : dois métodos, OLS vs RMA; duas medidas, paralelepípedo vs imagens), e os coeficientes de limitação por espaço ( $\beta_{SST}$ ) e alimento ( $\beta_{FST}$ ) disponíveis na literatura.

## 2.4 Discussão

Os resultados deste estudo indicam que a dependência de densidade pode limitar as populações das duas espécies de *Brachidontes* estudadas, e que o modelo tridimensional proposto por Guíñez & Castilla (1999, 2001) pode contribuir para a determinação do fator competitivo limitante de espécies simpátricas que coexistem em costões rochosos tropicais. O coeficiente teórico de limitação por espaço estimado diferiu dos valores clássicos da literatura para as duas espécies, sendo a seleção do método de ajuste importante nestas estimativas. Na maioria dos casos, o método de regressão utilizado nas estimativas do modelo  $B-N_e-L$  não influenciou a determinação do fator competitivo limitante. Já a medida geométrica utilizada influenciou a determinação do fator limitante para a espécie *B. darwinianus*.

As estimativas do coeficiente teórico de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ ) para *B. darwinianus* e *B. solisianus* foram significativamente menores do que o coeficiente teórico clássico disponível na literatura ( $\beta_{SST}$ ). Estes resultados confirmam a necessidade do cálculo do expoente teórico para cada desenho experimental e população estudada, como anteriormente sugerido por Cubillo et al. (2012b). Em relação ao método de regressão utilizado para estimar o coeficiente teórico, quando o ajuste OLS foi usado em estimativas com os parâmetros obtidos pela medida de análise de imagens, a relação entre volume ( $V_{im}$ ) vs área ( $S_{im}$ ) foi mais íngreme, e coeficientes teóricos significativamente menores foram observados (OLS- $\beta_{T-SST-im}$ : *B. darwinianus* = -0,638; *B. solisianus* = -0,671). Como o mesmo não foi observado para estimativas com a medida de análise de imagens com o ajuste RMA (RMA- $\beta_{T-SST-im}$ : *B. darwinianus* = -0,541; *B. solisianus* = -0,584), atribuímos a diferença de resultados ao

método de ajuste (OLS *vs* RMA) e não à medida geométrica utilizada (projeção em paralelepípedo *vs* análise de imagens).

Estudos com populações vegetais já criticaram o uso do ajuste OLS para estimativas dos parâmetros da relação de ST (ver mais em Zhang et al., 2005), e o ajuste RMA é considerado mais adequado quando as duas medidas (volume e área ocupada) podem variar (LaBarbera, 1989). Aqui apresentamos a primeira comparação entre os métodos de ajustes OLS e RMA nas estimativas do coeficiente teórico clássico de limitação por espaço em populações sésseis, e nossos resultados indicam que estimativas do coeficiente teórico com OLS podem influenciar a determinação do fator competitivo limitante. Por exemplo, para a medida de análise de imagens, quando comparamos o coeficiente teórico ( $OLS-\beta_{T-SST-im} = -0,638 \pm 0,009$ ) com o coeficiente estimado com o ajuste linear ( $OLS-\beta_{im} = -0,933 \pm 0,323$ ) ou com o não linear não restrito ( $NL2-\beta_{im} = -0,933 \pm 0,336$ ), determinamos que o espaço é o fator limitante para *B. darwinianus*, conclusão diferente da que chegamos quando comparamos o coeficiente estimado com o ajuste RMA ( $RMA-\beta_{T-SST-im} = -0,541$ ) com os coeficientes de ST para medidas com análise de imagens ( $\beta_{im}$ ), com qualquer dos ajustes aplicados ao modelo tridimensional. Portanto, independentemente da medida utilizada, não recomendamos que as estimativas do coeficiente teórico de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ ) de populações de mexilhões sejam obtidas com o ajuste de OLS, sendo o ajuste RMA o mais apropriado.

Os coeficientes da relação de self-thinning ( $\beta$ ) não foram influenciados pelo método de ajuste: linear (OLS); não linear restrito (NL1) e não linear não restrito (NL2). Mais do que isso, além da inclinação, as estimativas do intercepto ( $k$ ) e o

ajuste da relação de ST ( $r^2$ ) também foram similares entre os diferentes métodos de ajustes aplicados ao modelo tridimensional ( $B-N_e-L$ ). Nossos resultados corroboram o estudo de Cubillo et al. (2012b) com *Mytilus galloprovincialis* crescendo em linhas de maricultura na Espanha, onde os diferentes métodos de regressão aplicados (linear; não linear restrito; não linear não restrito e função de fronteira não estocástica - stochastic frontier function, STT) forneceram estimativas equivalentes para a curva da relação  $B-N_e-L$ . A comparação com outros estudos é dificultada pelos diferentes métodos de ajuste estatístico (e.g. RMA - Guiñez & Castilla 2001 e Filgueira et al., 2008; regressão linear robusta - Lachance-Bernard et al., 2010; modelo dinâmico - Fuentes-Santos et al., 2014), mas os resultados do presente estudo e de Cubillo et al. (2012b) indicam que os resultados são comparáveis, independentemente do método utilizado. Estes resultados sinalizam que para estudos da relação de ST com modelo tridimensional, focados em determinar o fator competitivo limitante mais do que a dinâmica competitiva populacional, comparações entre coeficientes estimados por métodos lineares e não-lineares possam ser realizadas, facilitando comparações entre estudos e populações. Entretanto, para *B. darwinianus* e *B. solisianus*, o método de ajuste não linear não restrito (NL2) foi o que apresentou maior sobreposição entre os coeficientes teóricos estimados para as duas medidas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) e, na maioria dos casos, também apresentou o melhor ajuste aos dados. Portanto, sugerimos o uso do método de regressão não linear não restritivo (NL2) em estimativas da relação de ST que tenham como foco determinar o fator limitante para a população; este método oferece ainda a vantagem de não exigir a

transformação prévia dos dados, mantendo a variância e a distribuição de probabilidades original dos dados.

Diferente do encontrado em estudos anteriores (Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b), aqui a amplitude dos intervalos de confiança levou à sobreposição entre os coeficientes estimados com as duas medidas geométricas, independentemente do método de regressão utilizado. Entretanto, para *B. darwinianus*, a determinação do fator limitante foi influenciada pela medida geométrica. Quando o coeficiente estimado com a medida de análise de imagens ( $\beta_{im}$ ) é comparado com coeficiente teórico de limitação por espaço estimado com ajuste OLS (OLS- $\beta_{T-SST-im}$ ) apenas os métodos de ajuste OLS e NL2 indicam que a espécie é limitada pelo espaço, e quando  $\beta_{im}$  é comparado com RMA- $\beta_{T-SST-im}$ , independentemente do ajuste, não fomos capazes de determinar o fator competitivo limitante. Como descrito acima o ajuste RMA é mais adequado para se estimar o coeficiente teórico de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$ ). Portanto, para a espécie *B. darwinianus* não fomos capazes de determinar o fator competitivo limitante quando utilizamos a medida geométrica de análise de imagens.

Trabalhos anteriores com *Mytilus galloprovincialis* crescendo em linhas de maricultura na Espanha, indicam que a medida de projeção em paralelepípedo superestima a área real ocupada quando comparada com a medida de análise de imagens, resultando em valores subestimados do coeficiente  $\beta$  (e.g.:  $\beta_p = -0,620 \pm 0,024$  vs  $\beta_{im} = -0,320 \pm 0,027$  - Filgueira et al., 2008; OLS- $\beta_p = -0,523 \pm 0,81$  vs OLS- $\beta_{im} = -0,277 \pm 0,69$  - Cubillo et al., 2012b). Apesar dos autores considerarem a medida de análise de imagens uma medida mais realista da área ocupada por cada mexilhão,

a capacidade de explicação do modelo nestes trabalhos foi similar entre as duas medidas (e.g.:  $R^2_p = 0.98$  vs  $R^2_{im} = 0.98$  - Filgueira et al., 2008; com o modelo  $B-N-L_p$  e  $L_{im}$ :  $R^2_p = 0.9332$  vs  $B-N-L_{im}$   $R^2_{im} = 0.9333$  - Cubillo et al., 2012b), ou ligeiramente melhor com projeção em paralelepípedo para estimativas do coeficiente teórico de limitação por espaço ( $\beta_{T-SST}$   $R^2_p = 0.954$  vs  $R^2_{im} = 0.943$  - Cubillo et al., 2012b). Aqui, em todos os casos as estimativas da relação de ST foram melhores ajustadas quando os parâmetros do modelo foram obtidos com o método de projeção do paralelepípedo ( $R^2_p > R^2_{im}$ ), sendo que para *B. darwinianus* a capacidade de explicação dos modelos com projeção em paralelepípedo ( $R^2_p$ : OLS = 0,844; NL1 = 0,859; NL2 = 0,857) foi bem melhor quando comparada a dos modelos com a análise de imagens ( $R^2_{im}$ : OLS = 0,685; NL1 = 0,725; NL2 = 0,725). Além disso, nossos resultados indicam valores maiores do coeficiente estimado para a medida de projeção em paralelepípedo quando comparado às estimativas com análise de imagens (por exemplo, *B. darwinianus* = OLS- $\beta_p = -0,522 \pm 0,160$  vs OLS- $\beta_{im} = -0,933 \pm 0,323$ ), ao contrário do encontrado em comparações anteriores (e.g. Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b). Talvez as diferenças na estrutura (e.g. crescimento limitado pelo substrato) e dinâmica (e.g. influência da variação da maré e sedimentação) existentes entre as linhas de cultivos de maricultura e populações de mexilhões se desenvolvendo em costões rochosos influencie a seleção da medida geométrica a ser utilizada. Por exemplo, em costões rochosos o processo de sedimentação pode influenciar na sobreposição entre os indivíduos ao preencher os espaços vazios entre mexilhões (massa média do sedimento por amostra: *B. darwinianus* = 43.662 g; *B. solisianus* = 35.516 g), o que tornaria a medida de

paralelepípedo uma medida mais realista da área ocupada. O fato é que para determinarmos a medida geométrica mais adequada para estimativas de ST novos estudos focados em comparações entre os diferentes sistemas devem ser realizados, assim como sugerido por Cubillo et al. (2012b). Porém, destacamos que a medida do paralelepípedo foi usada com sucesso no estudo de ST em mexilhões de costões rochosos em outros locais (Guiñez & Castilla, 1999, 2001).

As sobreposições entre os coeficientes estimados e os coeficientes teóricos (Fig. 7 e 8) sugerem que *B. darwinianus* pode ser limitada pela competição por espaço, enquanto *B. solisianus* pode ser limitado tanto pelo espaço quanto pelo alimento. Isto reflete o comportamento ecológico-evolutivo que permite a coexistência destas duas espécies simpátricas em costões rochosos tropicais. Quando coexistentes, *B. darwinianus* domina a região inferior e *B. solisianus* a região superior do mesolitoral (Nalesso, 1988; Tanaka, 2005). Mais próximos à linha baixa da maré, indivíduos de *B. darwinianus* ficam mais tempo imersos e em contato com a matéria particulada concentrada, portanto, tem maior acesso a alimento, nutrientes e condições físicas mais amenas (Seed, 1969; Suchanek, 1985). Provavelmente livres da competição por alimento (Schmidt et al., 2012), principal limitante para o crescimento (Labarta et al., 1997), *B. darwinianus* apresenta maiores taxas de crescimento quando comparado a *B. solisianus* (Nalesso, 1988). Mexilhões, quando crescem, empurram seus vizinhos coespecíficos, expandindo a mancha e, portanto, seu domínio espacial (Petraits, 1995). Assim, *B. darwinianus* possui maior capacidade de ocupar espaços vazios e ampliar seu domínio (Tanaka & Magalhães, 2002), deslocando *B. solisianus* para regiões mais altas do costão. Mais adaptados a regiões

altas, onde a alta salinidade e dessecação dificultam o avanço de *B. darwinianus* (Nalesso, 1988), *B. solisianus* restringe espacialmente, limitada pela competição biótica abaixo e pela competição biótica e fatores abióticos acima, o espaço se torna o principal recurso limitante para *B. darwinianus*. Entretanto, apesar de *B. solisianus*, ser melhor adaptado às condições estressantes em regiões mais altas, tem acesso limitado ao alimento devido ao tempo reduzido de imersão nas faixas altas do costão, sendo então limitados tanto pela disponibilidade de alimento, quanto pela presença de *B. darwinianus*. Assim, quando coexistentes, estas espécies limitam o domínio espacial de cada espécie para as faixas onde estão mais adaptadas.

Portanto, o presente estudo mostrou que populações de mexilhões em costões rochosos tropicais podem estar sujeitas a processos dependentes de densidade, resultando em relações significativas de self-thinning para duas espécies sujeitas a diferentes condições e disponibilidade de recursos. Desenvolvimentos metodológicos recentes para o estudo de self-thinning em populações de mexilhões têm focado no estudo de linhas de maricultura para maximizar a produção, mas o presente estudo mostrou que em costões rochosos as condições podem ser diferentes, e diferentes métodos podem resultar em melhores ajustes. A compreensão dos fatores que influenciam a dinâmica populacional destes organismos em costões rochosos é importante para se prever as respostas destas comunidades a impactos antrópicos e alterações em longo prazo como mudanças climáticas. Para melhorar a capacidade de previsão, mais estudos são necessários para avaliar a generalidade dos resultados aqui encontrados, assim como os fatores

que influenciam a densidade das espécies nas diferentes fases de seu desenvolvimento, como a colonização, recrutamento e interações biológicas.

## 2.5 Referências

- Alunno-Bruscia, M., Bourget, E., & Fréchette, M. (2001). Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Marine Ecology Progress Series*, 219, 177–188.
- Alunno-Bruscia, M., Petraitis, P. S., Bourget, E., & Fréchette, M. (2000). Body size-density for *Mytilus edulis* in an relationship experimental situation food-regulated situation. *Oikos*, 90, 28–42.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L.M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711–728.
- Avelar, W. E. P., & Narchi, W. (1983), Behavioral aspects of *Brachidontes darwinianus* (Orbigny, 1846) and *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) (Bivalvia, Mytilidae) in response to a salinity gradient. *Iheringia Série Zoologia*, 63, 125-132.
- Begon, M., Firbank, L., & Wall, R. (1986). Is There a Self-Thinning Rule for Animal Populations? *Oikos*, 46, 122–124.
- Bohonak, A. J., & Van der Linde, K. (2004). RMA: Software for Reduced Major Axis regression, Java version. Website: <http://www.kimvdlinde.com/professional/rma.html>.
- Cubillo, A.M., Peteiro, L.G., Fernández-Reiriz, M.J., & Labarta, U. (2012a). Density-dependent effects on morphological plasticity of *Mytilus galloprovincialis* in suspended culture. *Aquaculture*, 338-341, 246-252.
- Cubillo, A.M., Fuentes-Santos, I., Peteiro, L.G., Fernández-Reiriz, M.J., & Labarta, U. (2012b). Evaluation of self-thinning models and estimation methods in multilayered sessile animal populations. *Ecosphere*, 3, art. 71.
- Filgueira, R., Peteiro, L.G., Labarta, U., & Fernández-Reiriz, M. J. (2008). The self-thinning rule applied to cultured populations in aggregate growth matrices. *Journal of Molluscan Studies*, 74, 415–418.
- Fréchette, M., Aitken, A. E., & Pagé, L. (1992). Interdependence of food and space limitation of a benthic suspension feeder: consequences for self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 83, 55–62.
- Fréchette, M., & Lefaivre, D. (1990). Discriminating between food and space limitation in benthic suspension feeders using self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 65, 15–23.
- Fuentes-Santos, I., Cubillo, A. M., Fernández-Reiriz, M. J., & Labarta, U. (2014). Dynamic self-thinning model for sessile animal populations with multilayered distribution. *Reviews in Aquaculture*, 6, 115–127.

- Guiñez, R. (2005). A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*, 40, 1-6.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (1999). A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *The American Naturalist*, 154, 341-357.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (2001). An Allometric Tridimensional Model of Self-Thinning for a Gregarious Tunicate. *Ecology*, 82, 2331-2341.
- Guiñez, R., Petraitis, P.S., Castilla, J.C. & Kaitela, V. (2005). Layering, the effective density of mussels and mass-density boundary curves. *Oikos*, 110, 186-190.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers - the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79-90.
- Hughes, R.N., & Griffiths, C. L. (1988). Self-Thinning in barnacles and mussels: The geometry of Packing. *The American Naturalist*, 132, 484-491.
- Labarta, U., Fernández-Reiríz, M.J., & Babarro, J. M. (1997). Differences in physiological energetics between intertidal and raft cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology Progress Series*, 152, 167-173.
- LaBarbera, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 97-111.
- Latto, J. (1994). Evidence for a self-thinning rule in animals. *Oikos*, 69, 531-534.
- Lachance-Bernard, M., Daigle, G., Himmelman, J. H., & Fréchette, M. (2010). Biomass-density relationships and self-thinning of blue mussels (*Mytilus* spp.) reared on self-regulated longlines. *Aquaculture*, 308, 34-43.
- López, J.L., Mosquera, E., Fuentes, J., Marina, A., Vázquez, J., & Alvarez, G. (2001). Two-dimensional gel electrophoresis of *Mytilus galloprovincialis*: differences in protein expression between intertidal and cultured mussels. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 149-156.
- Nalesso, R. C. (1988). Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do estado de São Paulo, 152. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Instituto de Biologia, UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas.
- Osawa, A., & Sugita, S. (1989). The self-thinning rule: another interpretation of Weller's results. *Ecology*, 70, 279-283.
- Petraitis, P. S. (1995). The role of growth in maintaining spatial dominance by mussels (*Mytilus Edulis*). *Ecology*, 76, 1337-1346.

- Schmidt, W., O'Shea, T., & Quinn, B. (2012) The effect of shore location on biomarker expression in wild *Mytilus spp.* and its comparison with long line cultivated mussels. *Marine Environmental Research*, 80, 70–76.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., & Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671-675.
- Seed, R. (1969) The ecology of *Mytilus edulis* L (Lamelli-branchiata) on exposed rocky shores. II. Growth and mortality. *Oecologia*, 3, 317-350.
- Seed, R., & Suchanek, T.H. (1992). Population and community ecology of *Mytilus*. In *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*, (ed. E.M. Gosling), pp. 87-169. Amsterdam: Elsevier Science Publ. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, no. 25.
- Suchanek, T.H. (1985) Mussels and their role in structuring rocky shores communities. Pages 70-96 in P.G. Moore and R. Seed, editors. *The ecology of rocky shores*. Hodder and Stoughton, London, England.
- Tanaka, M. O. (2005). Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48, 115–119.
- Tanaka, M. O., & Magalhães, C. A. (2002). Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 151-158.
- Westoby, M. (1984). The Self-Thinning Rule. *Advances in Ecological Research*, 14, 167-225.
- Weller, D. E. (1987). A reevaluation of the  $-3/2$  power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, 57, 23–43.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., & Hozumi, H. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*, 14, 107-129.
- Zhang, L., Bi, H., Gove, J. H., & Heath, L. S. (2005). A comparison of alternative methods for estimating the self-thinning boundary line. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1507–1514.

### ***3. Efeitos do adensamento na variação morfométrica de mexilhões: Incorporando o efeito de múltiplas camadas nas estimativas de densidade***

---

#### **3.1 Introdução**

A plasticidade fenotípica consiste na capacidade de um genótipo em expressar diferentes fenótipos em resposta às condições bióticas e abióticas do ambiente (Fordyce, 2006). Importante para o sucesso dos organismos, em especial àqueles que habitam locais imprevisíveis e/ou com ampla distribuição geográfica, a plasticidade fenotípica permite que os indivíduos se adaptem a novas condições ambientais (Fordyce, 2006; Agrawal, 2001; Whitman & Agrawal, 2009). Embora possa se manifestar na bioquímica, fisiologia, comportamento e história de vida, o conceito de plasticidade é frequentemente associado a variações morfométricas resultantes de alterações na forma dos organismos (Agrawal, 2001; Whitman & Agrawal, 2009). Conhecido por plasticidade morfométrica, este processo é geralmente desencadeado por mudanças graduais ou lentas no ambiente, pode ser reversível dependendo da espécie e, mesmo sendo um processo passivo, permite o ajuste ao ambiente em tempo real, aumentando a sobrevivência e as chances de reprodução do indivíduo (Whitman & Agrawal, 2009; Turcotte & Levine, 2016).

Em mexilhões, a plasticidade morfométrica pode ser desencadeada por uma variedade de fatores bióticos e abióticos (Seed, 1968; Cubillo et al, 2012a) ocorrendo em micro (e.g., regimes de micro maré - Moschino et al., 2015), meso (e.g., exposição às ondas - Steffani & Branch, 2003) e macroescala (e.g, distribuição latitudinal Márquez et al., 2018). Por exemplo, a variação morfométrica já foi relacionada a processos ontogênicos (Stirling & Okumus, 1994; Márquez et al., 2018), respostas a variações ambientais como exposição às ondas e altura da maré (Seed, 1968; Bertness

& Grosholz, 1985; Franz, 1996; Steffani & Branch, 2003; Moschino et al., 2015), exposição a predadores (Reimer et al., 1995; Reimer & Tedengreen, 1996; Leonard et al., 1999) e densidade de coespecíficos (Seed, 1968; Alunno-Bruscia et al., 2001; Cubillo et al., 2012a). Embora as interações entre estes fatores não devam ser negligenciadas, estudos com o gênero *Mytilus* indicam que a densidade de coespecíficos é o fator predominante em determinar as variações morfométricas em mexilhões (Seed, 1968; Alunno-Bruscia et al., 2000; Alunno-Bruscia et al., 2001; Cubillo et al., 2012a).

Mexilhões são conhecidos por frequentemente formar leitos com alta densidade de indivíduos e dominar a região do entremarés em costões rochosos de todo o mundo (Sucheneck, 1985; Bertness & Grosholz, 1985). Estes agregados favorecem o domínio populacional ao aumentar sua resiliência a perturbações (e.g., batimento de ondas) e sua resistência às mudanças ambientais (e.g., dessecação) (Iwasaki, 1994; Iwasaki, 1995; van de Koppel et al., 2008). Porém, o crescimento nestes ambientes adensados submete os indivíduos aos custos da competição por alimento (exploração) e/ou espaço (interferência) com outros mexilhões (Seed, 1968; Bertness & Grosholz, 1985). O aumento na intensidade da competição dentro destes agrupamentos é responsável por desencadear variações morfométricas que resultam em alívio dos efeitos dependentes da densidade (Fréchette & Lefavre, 1990; Fréchette et al., 1992).

Os efeitos da densidade sobre a morfologia dos mexilhões têm sido bem estudados, sendo o conhecimento adquirido utilizado na elaboração de estratégias de gerenciamento e aumento de produtividade em sistemas de cultivo de mexilhões

(Lauzon-Guay et al., 2005). Estudos com populações do gênero *Mytilus* crescendo em costões rochosos (Seed, 1968), laboratório (Alunno-Bruscia et al., 2001) ou sistemas de cultivo (Cubillo et al., 2012a), indicam que mexilhões crescendo em alta densidade são mais alongados e estreitos quando comparados àqueles crescendo em ambientes menos adensados, apesar de haver algumas exceções (e.g., Lauzon-Guay et al. 2005). Estes estudos tradicionalmente utilizam a densidade ( $N$ ) como medida de adensamento, calculada como a razão entre o número de indivíduos e área amostral, considerando o espaço bidimensional como recurso limitante para os indivíduos. Entretanto, os recursos limitantes não são bidimensionais e as interações competitivas frequentemente envolvem comportamento complexo e mecanismos fisiológicos (Begon et al., 1986). Além disso, o espaço bidimensional não incorpora os efeitos da formação de múltiplas camadas de indivíduos na relação entre a densidade e a plasticidade morfométrica.

A formação de múltiplas camadas de indivíduos é frequente nos leitos de mexilhões (Suchanek, 1985; Seed & Suchanek, 1992; Guiñez & Castilla, 1999). Em escala local, os processos de assentamento e recrutamento são responsáveis pela densidade de indivíduos em costões rochosos (Connell, 1985). No caso dos mexilhões, estes dois processos ocorrem tanto em substrato primário, na colonização de rocha nua, quanto em substrato secundário, quando os indivíduos colonizam a superfície de outros indivíduos já instalados no costão (McGrath et al., 1988; Tanaka & Magalhães, 1999; Le Corre et al., 2013). Estes processos geralmente resultam em leitos altamente adensados, onde o crescimento dos mexilhões pode levar à

formação de múltiplas camadas de organismos, devido ao processo de empacotamento dos indivíduos (Hughes & Griffiths, 1988; Guíñez, 2005).

A formação de múltiplas camadas de indivíduos é resultado de intensa competição intraespecífica (Seed, 1968; Okamura, 1986; Guíñez & Castilla, 1999), e pode atuar como fonte de mortalidade de mexilhões (Tanaka & Magalhães, 2002; Guíñez, 2005). Por outro lado, a formação de camadas pode adicionar espaço para os indivíduos (Hughes & Griffiths, 1988; Fréchette & Lefraivre, 1990), facilitar o acesso ao alimento para os indivíduos que estão na camada superior, no caso de mexilhões em leitos arenosos (Liu et al., 2012), e reduzir os custos de produção de bisso (Bertness & Grosholz, 1985) e suporte estrutural (Bertness et al., 1998). A capacidade em influenciar a intensidade da competição intraespecífica sugere que os efeitos da formação de múltiplas camadas de indivíduos devam ser incorporados por estudos focados em compreender os efeitos dependentes da densidade em populações de mexilhões (Guíñez, 2005).

Estes efeitos já foram incorporados em estudos de “*self-thinning*” (auto-debaste), que objetivam avaliar os efeitos da densidade de indivíduos na massa, ou biomassa, média por unidade de área. Guíñez & Castilla (1999; 2001), trabalhando com mexilhões e tunicados na costa do Chile, desenvolveram um modelo tridimensional que incorpora os efeitos do empacotamento através das medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ), que é a densidade de indivíduos se estes ocupassem apenas uma camada, e o número de camadas ( $L$ ). Desde então, estudos de “*self-thinning*” com populações de mexilhões têm mostrado que essas duas medidas juntas explicam maior variação e são mais adequadas para avaliar os efeitos dependentes

da densidade do que a medida de densidade ( $N$ ) tradicionalmente utilizada (e.g. Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b), que poderia resultar em inabilidade em detectar os reais padrões dependentes da densidade em populações de mexilhões com múltiplas camadas (Guiñez & Castilla, 1999, 2001; Guiñez, 2005; Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b).

No sudeste brasileiro, os mexilhões comumente encontrados na região do entremarés pertencem ao gênero *Brachidontes*, com maior frequência de ocorrência de *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846), enquanto *B. darwinianus* (Orbigny, 1846) ocorre em locais com água doce, seja em estuários ou em costões onde haja escoamento de água doce (Nalesso, 1992; Tanaka, 2005). Quando as duas espécies coocorrem nos mesmos costões, geralmente há uma partição espacial do costão, com dominância de *B. darwinianus* no entremarés inferior e regiões com menor salinidade e *B. solisianus* no entremarés superior e em regiões com maior salinidade (Nalesso, 1988, Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Ambas espécies podem apresentar a formação de múltiplas camadas em suas regiões de domínio (Tanaka & Magalhães, 1999). Entretanto, estas espécies respondem diferencialmente às perturbações, sendo que *B. darwinianus* tem maior velocidade de crescimento e reocupação do espaço, enquanto *B. solisianus* demora mais tempo para crescer e reocupar as clareiras formadas, apresentando menor mobilidade dos organismos (Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Dessa forma, é possível que estas populações estejam sujeitas a diferentes condições ambientais e possam ser limitadas por diferentes fatores (Suchanek, 1985), o que pode resultar em diferentes efeitos do adensamento na plasticidade morfométrica entre as duas espécies.

Portanto, o objetivo deste trabalho foi avaliar a eficiência de diferentes medidas de adensamento em explicar a plasticidade morfométrica dos mexilhões das espécies *B. darwinianus* e *B. solisianus*. Para isto, nós: (i) avaliamos se a densidade, densidade efetiva e número de camadas influenciam diferentemente as relações morfométricas nos indivíduos de *B. darwinianus* e *B. solisianus*; (ii) avaliamos se o método pelo qual as medidas de densidade efetiva e número de camadas são estimadas influencia a performance destas medidas (iii) avaliamos se o adensamento afeta de forma diferente a plasticidade morfométrica de duas espécies simpátricas de mexilhões que coexistem em costões rochosos tropicais (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). Os resultados não são de interesse apenas para populações de mexilhões, mas podem também contribuir para a compreensão dos efeitos da competição para populações que apresentem sobreposição espacial de indivíduos. Além disso, estudos com espécies simpátricas ajudam a revelar como espécies com modos de vida semelhante desenvolvem diferenças comportamentais, fisiológicas ou estruturais que permitam a divisão do ambiente e possibilitem a coexistência.

### **3.2 Materiais e métodos**

#### *3.2.1 Procedimento amostral*

A amostragem foi conduzida durante as marés baixas no inverno austral (Agosto) de 2014, sendo todas as amostras coletadas dentro da mesma maré. Para avaliar a influência de diferentes medidas de adensamento na plasticidade morfométrica dos mexilhões das espécies *B. darwinianus* e *B. solisianus*, dez amostras foram raspadas dentro das faixas de domínio monoespecífico de *B. darwinianus* e dez amostras nas faixas de domínio monoespecífico de *B. solisianus* (cada amostra

consistiu em quadrados com  $10 \times 10 \text{ cm} = 100 \text{ cm}^2$ ). Para cada espécie, cinco das amostras foram coletadas em áreas com ocorrência de hummocks e cinco amostras em áreas imediatamente adjacentes, sem a ocorrência de hummocks. Hummocks são caracterizados por aglomerados de indivíduos em múltiplas camadas, que ocorrem em resposta ao empacotamento de indivíduos em alta densidade (Hughes & Griffiths, 1988; Seed & Suchanek, 1992). Estes aglomerados oferecem oportunidade para estudos focados em avaliar efeitos do adensamento de indivíduos em populações sésseis de costões rochosos (Bertness et al., 1998). Por outro lado, é esperado que nas áreas adjacentes, sem a presença de hummocks, o número de indivíduos seja inferior e forneça um gradiente de densidade que permita avaliar os efeitos do adensamento. Os mexilhões foram raspados da rocha usando uma espátula, e posteriormente lavados através de uma peneira de malha  $250 \mu\text{m}$ .

### 3.2.2 Plasticidade morfométrica

As medidas de forma e tamanho individual dos mexilhões foram obtidas seguindo-se Seed (1968), através de três dimensões lineares da concha: comprimento ( $SL$ ; cm; eixo antero-posterior máximo), altura ( $SH$ ; cm; eixo dorso-ventral máximo) e largura ( $SW$ ; cm; eixo lateral máximo), que foram medidas com um paquímetro (precisão = 0,01 mm). Estas medidas foram usadas para calcular as seguintes relações morfométricas:  $SH/SL$  e  $SW/SL$ . A relação entre volume ( $V$ ) e comprimento ( $SL$ ) dos indivíduos também foi calculada ( $V/SL$ ). Dois métodos foram utilizados para estimar o volume de cada indivíduo, e serão descritos na próxima seção junto às medidas de empacotamento correspondentes a cada um deles. Devido ao

tamanho reduzido e aos mínimos efeitos de compressão dentro do leito, indivíduos menores que 4 mm foram considerados como recrutas e não entraram em nenhuma das estimativas.

### 3.3.3 Medidas de adensamento

Para testar a hipótese que o adensamento de indivíduos afeta a morfologia das espécies de mexilhões *B. darwinianus* e *B. solisianus*, avaliamos a influência da densidade sobre as relações morfométricas descritas na seção anterior. A densidade ( $N$ ) considera a razão entre o número de indivíduos dentro da amostra ( $n$ ) e a área amostral ( $A$ ) ( $N = n/A$ ). Portanto, em cada amostra os indivíduos foram contados e a densidade por amostra estabelecida ( $N$ ; número de indivíduos por 100 cm<sup>2</sup>). A densidade é a medida tradicionalmente utilizada para testar a influência do adensamento sobre as relações morfométricas em populações de mexilhões (e.g., Lauzon-Guay et al., 2005; Cubillo et al., 2012a). A densidade de recrutas não foi contabilizada já que o tamanho reduzido destes indivíduos exerce mínimos efeitos de compressão dentro do leito de mexilhões (Iwasaki, 1994).

Entretanto, como leitos de mexilhões frequentemente apresentam a formação de múltiplas camadas de indivíduos, a densidade pode não ser a melhor medida para representar os efeitos do adensamento em populações de mexilhões (ver mais em Guíñez & Castilla, 1999; 2001; Guíñez, 2005). Para incorporar os efeitos da formação de múltiplas camadas na morfometria dos mexilhões, nós utilizamos as medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ). A densidade efetiva é definida como a densidade esperada se os indivíduos dentro da amostra ocorressem

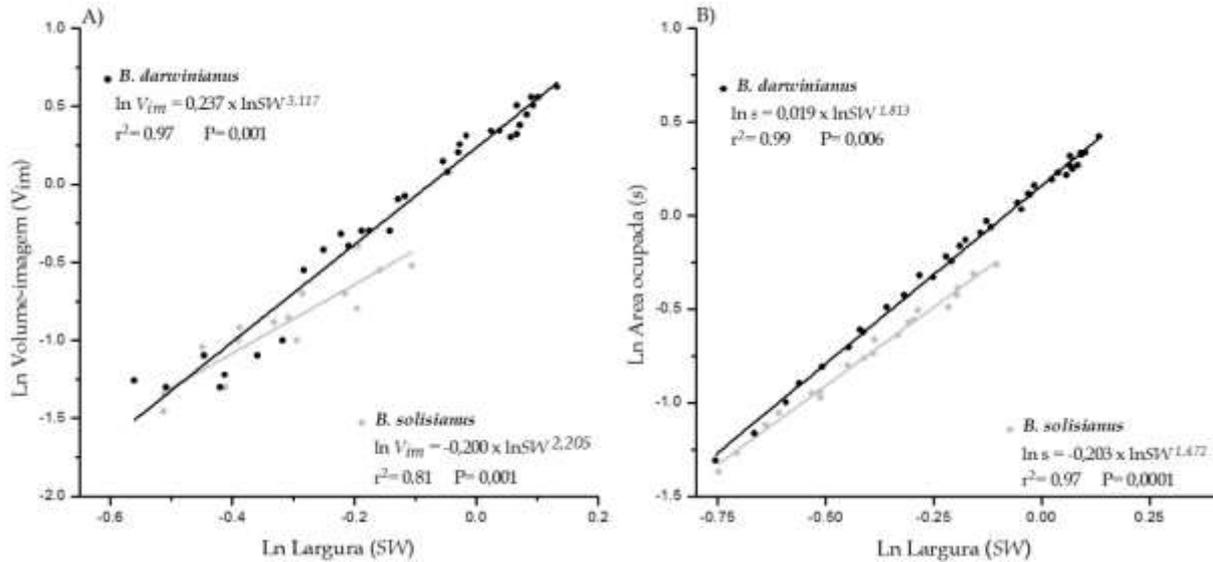
em uma única camada, sendo ela calculada como a razão entre a densidade ( $N$ ) e a área superficial ocupada pelos indivíduos da amostra ( $S$ ) ( $N_e = N/S$ ) (Guiñez & Castillha, 2001). Já o número de camadas é calculado como a razão entre densidade ( $N$ ) e a densidade efetiva ( $N_e$ ) ( $L = N/N_e$ ) (Guiñez & Castilla, 1999; 2001).

Portanto, a estimativa da área superficial ocupada pelos indivíduos ( $S$ ), que é a superfície projetada por todos os indivíduos caso estivessem arranjados em uma única camada, deve ser realizada para contabilizar os efeitos da formação de múltiplas camadas de indivíduos (Guiñez et al., 2005). Para testar se o método pelo qual as medidas de adensamento são estimadas afeta sua capacidade em avaliar os efeitos do adensamento na plasticidade morfométrica dos mexilhões, seguimos Cubillo et al. (2012b). Portanto, dois métodos foram utilizados para estimar  $S$ , sendo que ambos assumem que o eixo antero-posterior é disposto perpendicularmente ao substrato. O primeiro, o método de projeção em paralelepípedo, considera que o espaço ocupado por um mexilhão está contido em um paralelepípedo (Guiñez & Castilla, 1999, 2001), sendo a área projetada por cada indivíduo o produto da largura e altura da concha ( $SW \times SH$ ). A somatória das áreas de cada um dos indivíduos é então utilizada para calcular a área superficial ocupada pelos mexilhões da amostra ( $S_p$ ; cm<sup>2</sup>). Posteriormente, a densidade efetiva ( $N_e$ ), ou número médio de indivíduos por camada ( $N_{e-p} = N/S_p$ ), e o número de camadas ( $L_p = N/N_{e-p}$ ), correspondentes ao método, foram calculados para cada amostra de acordo Guiñez & Castilla (2001). O produto do comprimento, altura e largura da concha ( $V_p = SW \times SH \times SL$ ) foi utilizado para calcular o volume individual para o método de projeção em paralelepípedo.

No entanto, mexilhões podem apresentar várias camadas de sobreposição, onde os espaços vazios entre conchas são preenchidos por indivíduos. Neste cenário, a área individual estimada pelo método de projeção em paralelepípedo, pode superestimar a área real ocupada por não considerar a sobreposição entre indivíduos (Filgueira et al., 2008). Assim, Filgueira et al., (2008), considerando a posição predominante dos mexilhões no substrato, propôs o uso da análise de imagens da projeção apical da concha sobre o substrato para determinar a área individual ocupada - método de análise de imagens. Para as estimativas do método de análise de imagens, foram obtidas fotografias digitais de subamostras de mexilhões com uma câmara Canon EOS Digital Rebel XT<sub>i</sub>, com resolução de 10,1 Mp. As subamostras focaram em cobrir a amplitude total de tamanhos (comprimento da concha) encontrada para *B. darwinianus* (35 indivíduos, variando em comprimento de 0,499 até 3,981 cm) e *B. solisianus* (20 indivíduos, variando em comprimento de 0,401 até 1,654 cm). Então, a área individual projetada por cada indivíduo da subamostra foi obtida com o programa de análise de imagens Image J (Schneider et al., 2012). Posteriormente, a área individual dos outros mexilhões amostrados foi estimada pela equação alométrica que relaciona a área ocupada ( $s$ ) e a largura das conchas ( $SW$ ) dos indivíduos da subamostra (*B. darwinianus*:  $\log s = 0,019 \times \log SW^{1,813}$ ,  $N = 35$ ,  $R^2 = 0,99$ ,  $P = 0,006$ ; *B. solisianus*:  $\log s = -0,203 \times \log SW^{1,472}$ ,  $N = 20$ ,  $R^2 = 0,97$ ,  $P < 0,0001$ ) (ver Capítulo 1, Figura 2). A área total ocupada pelos indivíduos da amostra ( $S_{im}$ ; cm<sup>2</sup>) foi estimada pela soma das áreas individuais ( $s$ ) dos mexilhões de cada amostra. A densidade efetiva ( $N_{e-im} = N / S_{im}$ ) e o número de camadas ( $L_{im} = N / N_{e-im}$ ), correspondentes ao método de análise de imagens, foram

então calculados. Para estimar o volume individual de cada mexilhão na amostra, o volume individual dos mexilhões da subamostra foi obtido como o volume de água deslocada depois de colocar o mexilhão com as valvas bem fechadas em um recipiente contendo água em volume conhecido (Seed, 1968; Cubillo et al., 2012a). Apenas indivíduos maiores do que 0,7 cm foram considerados na subamostra, devido à dificuldade em mensurar corretamente a variação de volume em indivíduos muito pequenos (*B. darwinianus*: 32 indivíduos variando em comprimento de 0,780 até 3,981 cm; *B. solisianus*: 15 indivíduos variando em comprimento de 0,716 até 1,654 cm). O volume individual para os mexilhões de cada amostra foi então obtido pela equação alométrica que relaciona o volume ( $V$ ) e a largura da concha ( $SW$ ) dos indivíduos da subamostra (*B. darwinianus*:  $\log V_{im} = 0,237 \times \log SW^{3,117}$ ,  $N = 32$ ,  $R^2 = 0,967$ ,  $P < 0,001$ ; *B. solisianus*:  $\log V_{im} = -0,200 \times \log SW^{2,205}$ ,  $N = 15$ ,  $R^2 = 0,814$ ,  $P < 0,001$ ) (Figura 8).

Ao utilizarmos diferentes métodos geométricos para obter as medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ) e número de camadas ( $L$ ) para populações de duas espécies de mexilhões de costões rochosos em uma região tropical, esperamos fornecer dados para futuras comparações com outras populações crescendo em diferentes sistemas.



**Figura 8.** (A) Relações entre largura e área ocupada por indivíduo e (B) relações entre largura e volume obtido por análise de imagens para indivíduos da subamostra de *B. darwinianus* e *B. solisianus*. As equações específicas para cada uma das relações são apresentadas. Todos os valores são plotados em escala logarítmica.

### 3.2.4 Análise de Dados

Primeiramente calculamos o coeficiente de inclinação da reta das relações morfométricas para cada uma das parcelas amostradas. Para tanto, a relação entre cada par de variáveis Y e X ( $SH/SL$ ;  $SW/SL$ ;  $V/SL$ ) foi estimada usando-se a seguinte equação alométrica, ajustada usando-se regressão linear por mínimos quadrados ordinários:

$$\log Y = k + \beta \log X \quad (1)$$

onde  $k$  e  $\beta$  são constantes, sendo  $k$  o intercepto da reta e  $\beta$  o coeficiente de inclinação da reta. Para *B. darwinianus* obtivemos 20 coeficientes de inclinação representando as regressões realizadas em cada uma das amostras, enquanto para *B. solisianus*, como duas amostras foram perdidas, foram estimados 18 coeficientes de inclinação para cada uma das relações. Os coeficientes de inclinação da reta representando a relação

entre volume-comprimento dos indivíduos em cada parcela foi estimado para os dois métodos, uma vez que o volume individual ( $V$ ) foi estimado pelos métodos de projeção em paralelepípedo ( $V_p$ ) e análise de imagens ( $V_{im}$ ).

Para testar a hipótese que o adensamento de indivíduos influencia as relações morfométricas das espécies estudadas, nós utilizamos regressões lineares de mínimos quadrados ordinários. Para isso, os coeficientes de inclinação das relações alométricas descritas acima ( $\beta$ ) foram tratados como variáveis dependentes e as medidas de adensamento ( $N$  e  $N_e + L$ ) tratadas como variáveis independentes.

Para descrever os efeitos da medida de densidade ( $N$ ) nos coeficientes de inclinação das relações alométricas de cada parcela ( $\beta$ ), utilizamos o modelo linear simples:

$$\beta = \beta_0 + \beta_1 \log N \quad (2)$$

onde  $\beta_0$  e  $\beta_1$  são constantes que representam o intercepto e o coeficiente de inclinação da reta da relação entre coeficientes de inclinação ( $\beta$ ) e a densidade ( $N$ ).

Para avaliar a performance das medidas de adensamento, densidade efetiva e número de camadas ( $N_e + L$ ), avaliamos os efeitos destas medidas nos coeficientes de inclinação das relações alométricas de cada parcela ( $\beta$ ). Neste caso, o modelo linear múltiplo “*stepwise*” foi utilizado:

$$\beta = \beta_0 + \beta_1 \log N_e + \beta_2 \log L \quad (3)$$

onde  $\beta_0$ ,  $\beta_1$  e  $\beta_2$  são constantes que representam o intercepto, o coeficiente de inclinação da reta associado a  $N_e$  ( $\beta_1$ ) e o coeficiente de inclinação da reta associado a  $L$  ( $\beta_2$ ), respectivamente.

Também avaliamos se o método pelo qual  $N_e$  e  $L$  são estimados influencia a capacidade destas medidas em descrever a variação nas relações morfométricas. Portanto, as análises foram realizadas com as medidas obtidas pelos dois métodos utilizados no estudo: projeção em paralelepípedo ( $N_{e-p} + L_p$ ) (Guiñez & Castilla, 1999; 2001); e análise de imagens ( $N_{e-im} + L_{im}$ ) (Filgueira et al., 2008).

Como utilizamos dois métodos para obter as medidas de adensamento, antes de realizamos as regressões múltiplas verificamos se as medidas obtidas com os diferentes métodos realmente diferiam. Para isso nós utilizamos o teste de amostras pareadas de Wilcoxon, e comparamos a densidade efetiva ( $N_{e-p}$  vs  $N_{e-im}$ ) e o número de camadas ( $L_p$  vs  $L_{im}$ ) obtidos com a projeção em paralelepípedo e a análise de imagens. Também testamos a correlação entre as variáveis independentes  $N_e$  e  $L$ . Neste caso, usamos o coeficiente de correlação de Pearson, com nível de significância corrigido pelo índice de Bonferroni. As variáveis não foram correlacionadas para nenhuma das espécies: *B. darwinianus* (projeção em paralelepípedo:  $r = -0,238$ ,  $P = 0,311$ ; análise de imagem:  $r = 0,092$ ,  $P = 0,697$ ) e *B. solisianus* (projeção em paralelepípedo:  $r = -0.323$ ,  $P = 0.190$ ; análise de imagem:  $r = -0.088$ ,  $P = 0.725$ ).

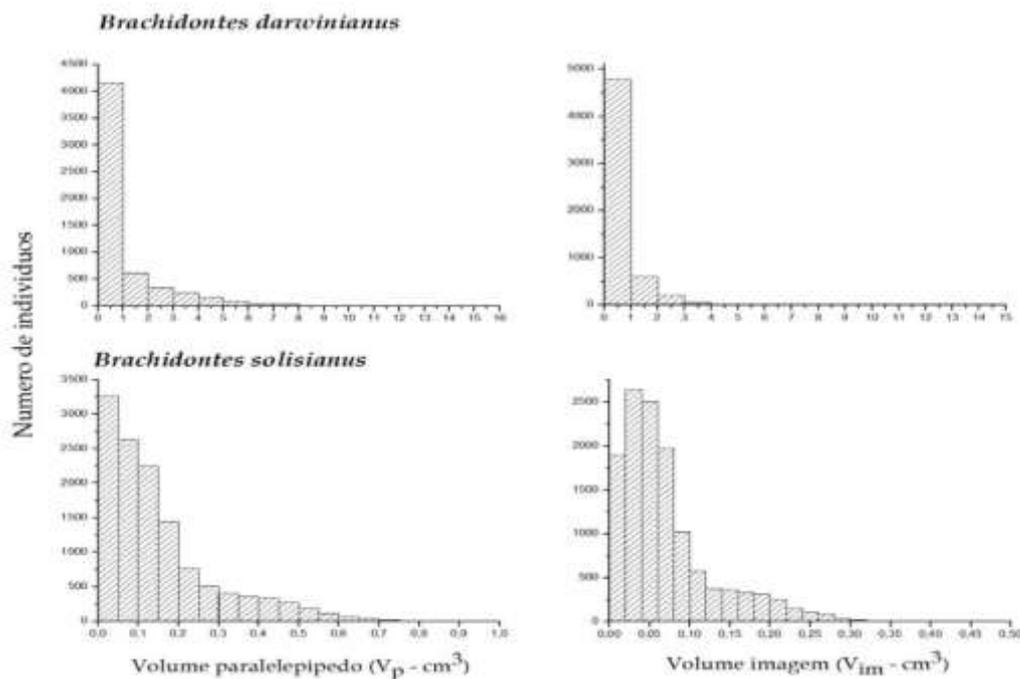
Todas as variáveis foram previamente transformadas para logaritmo, e a normalidade das variáveis e dos resíduos foram testadas usando-se o teste de Kolmogorov-Smirnov. Gráficos dos resíduos em função dos valores esperados foram

inspecionados visualmente para detectar tendências provocadas pela violação das premissas ou qualquer outro parâmetro não considerado no modelo (Box et al., 1978). Em nenhum dos casos, a análise de resíduos detectou violações das suposições feitas para modelos lineares. Além disso, utilizamos a padronização dos resíduos para detectar possíveis outliers, os quais foram definidos como pontos distantes mais do que três desvios padrões da média dos resíduos (Lauzon-Guay, et al., 2005). Todos os outliers encontrados foram retirados do conjunto de dados, e as análises foram realizadas novamente; para *B. darwinianus* a amostra 19 foi retirada de todas as estimativas que envolviam a avaliação da influencia do adensamento nas relações largura-comprimento e volume-comprimento (volume obtido com projeção em paralelepípedo e análise de imagens), os outros padrões verificados não foram alterados. Todas as análises foram realizadas com o software Systat 13.0.

### **3.3 Resultados**

Um total de 5.685 indivíduos de *B. darwinianus* e 12.689 indivíduos de *B. solisianus* foram amostrados. A espécie *B. darwinianus* foi 1,9 vezes maior em comprimento do que *B. solisianus*, variando de 0,4 a 3,99 cm, enquanto *B. solisianus* variou de 0,4 a 2,11 cm (Tabela 6). Em relação à altura e largura, *B. darwinianus* foi maior 2,9 e 2,2 vezes do que *B. solisianus*, respectivamente, variando de 0,19 a 2,26 cm em altura e 0,11 a 2,00 cm em largura, enquanto *B. solisianus* variou 0,16 a 0,78 cm em altura e 0,12 a 0,9 cm em largura (Tabela 6). Quando o volume foi obtido pelo método de projeção em paralelepípedo ( $V_p$ ), *B. darwinianus* foi em média 6,7 vezes maior em volume que *B. solisianus*, variando de 0,01 a 15,70 cm<sup>3</sup>, enquanto *B.*

*solisianus* variou de 0,01 a 0,92 cm<sup>3</sup> ( $V_p$ ) (Tabela 6, Figura 9). Essa diferença foi ainda maior quando o volume foi obtido pelo método de análise de imagens ( $V_{im}$ ), medida mais acurada de volume individual. Neste caso, *B. darwinianus* foi em média 7 vezes maior em volume que *B. solisianus*, variando de 0,002 a 14,97 cm<sup>3</sup>, enquanto *B. solisianus* variou de 0,006 a 0,42 cm<sup>3</sup> (Tabela 6, Figura 9).



**Figura 9.** Histograma com a distribuição dos dados de volume individual, obtidos pelos métodos de projeção em paralelepípedo ( $V_p$ ) e análise de imagens ( $V_{im}$ ) para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

Em relação às medidas de adensamento, a densidade ( $N$ ) foi 2,5 vezes menor em *B. darwinianus* quando comparado a *B. solisianus*, variando de 1,17 a 5,24 indivíduos por cm<sup>2</sup> (ind./cm<sup>2</sup>) enquanto *B. solisianus* variou de 4,55 a 10,00 ind./cm<sup>2</sup> (Tabela 6). A densidade efetiva ( $N_e$ ) em *B. darwinianus* foi 3,07 (projeção em paralelepípedo) e 2,09 (análise de imagem) vezes menor que em *B. solisianus*. Para *B. darwinianus* a densidade efetiva variou de 0,954 a 5,004 ind./cm<sup>2</sup> quando obtido pelo método de projeção em paralelepípedo ( $N_{e-p}$ ), e 1,319 a 4,482 ind./cm<sup>2</sup> quando

obtido pelo método de análise de imagens ( $N_{e-im}$ ), enquanto nas amostras de *B. solisianus* a densidade efetiva variou de 4,149 a 9,654 ind./cm<sup>2</sup> para  $N_{e-p}$  e 4,712 a 9,891 ind./cm<sup>2</sup> para  $N_{e-im}$ .

O número de camadas em *B. darwinianus* foi 0,528 ( $L_p$ ) e 0,570 ( $L_{im}$ ) vezes maior, quando comparado a *B. solisianus*. O número de camadas nas amostras de *B. darwinianus* variou de 0,897 a 2,479 ( $L_p$ ), e 0,706 a 2,068 ( $L_{im}$ ), enquanto nas amostras de *B. solisianus* o número de camadas variou de 0,861 a 1,305 para  $L_p$  e de 0,795 a 1,180 para  $L_{im}$  (Tabela 6).

Independentemente da espécie, a densidade efetiva foi menor quando a medida foi obtida pelo método de projeção em paralelepípedo ( $N_{e-p} < N_{e-im}$ , teste unilateral de Wilcoxon, *B. darwinianus*:  $P < 0,005$ ; *B. solisianus*:  $P < 0,0001$ ). O padrão oposto foi observado para o número de camadas, onde maiores valores foram obtidos pelo método de projeção em paralelepípedo quando comparado com aos obtidos pela medida de análise de imagens ( $L_p > L_{im}$ , teste unilateral de Wilcoxon para ambas as espécies:  $P < 0,0001$ ) (Tabela 6).

**Tabela 6.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP; Coeficiente de Variação=CV); valores mínimos (Mín.) e máximos (Máx.) das dimensões das conchas dos mexilhões (comprimento, altura e largura; cm), volume (cm<sup>3</sup>) das conchas; parâmetros usados nas estimativas dos modelos: densidade (N; ind./cm<sup>2</sup>), densidade efetiva ( $N_e$ ; ind./cm<sup>2</sup>) e número de camadas ( $L$ ), para os dois métodos (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) e para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

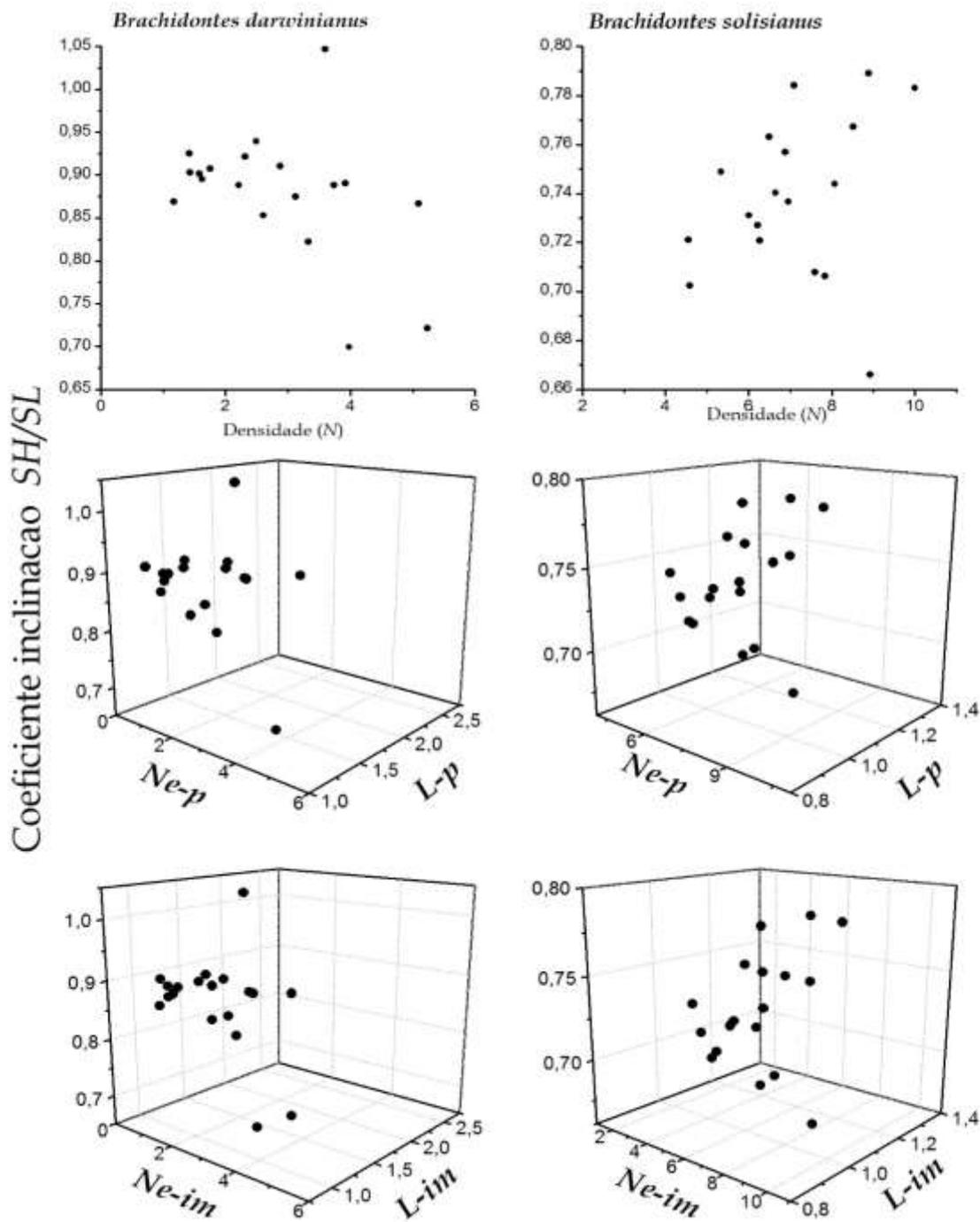
Variável	<i>Brachidontes darwinianus</i>					<i>Brachidontes solisianus</i>				
	Média	DP	CV	Mín.	Máx.	Média	DP	CV	Mín.	Máx.
<i>Medidas morfológicas</i>										
<i>SL</i>	1,41	0,74	0,52	0,40	3,99	0,84	0,28	0,33	0,40	1,68
<i>SH</i>	0,72	0,36	0,50	0,19	2,26	0,40	0,10	0,26	0,18	0,78
<i>SW</i>	0,53	0,28	0,54	0,11	2,00	0,34	0,13	0,37	0,12	0,83
( $V_p$ )	1,01	1,52	1,50	0,01	15,71	0,15	0,14	0,92	0,01	0,92
( $V_{im}$ )	0,50	0,90	1,81	0,01	14,97	0,07	0,06	0,83	0,01	0,42
<i>Medidas de adensamento</i>										
$N$	2,84	1,20	0,42	1,17	5,24	7,05	1,49	0,21	4,55	10,00
$N_{e-p}$	2,17	1,02	0,47	0,95	5,00	6,68	1,45	0,22	4,15	9,65
$N_{e-im}$	2,52	0,79	3,13	1,32	4,48	7,33	1,36	0,19	4,71	9,89
$L_p$	1,36	0,43	0,31	0,90	2,48	1,06	0,13	0,12	0,86	1,31
$L_{im}$	1,13	0,36	0,32	0,71	2,07	0,96	0,11	0,12	0,80	1,18

### 3.3.1 Relação Altura (*SH*) / Comprimento (*SL*)

Para a espécie *B. darwinianus* o coeficiente de inclinação da relação entre altura-comprimento ( $\beta$ -*SH/SL*) variou de 0,699 a 1,047 e o ajuste da relação ( $r^2$  *SH/SL*) variou de 0,905 a 0,992 (Apêndice 1). A densidade ( $N$ ) não teve efeito significativo na relação entre a altura (*SH*) e comprimento (*SL*) dos mexilhões ( $r^2 = 0,089$ ,  $P = 0,108$ ) (Tabela 7, Figura 9). Por outro lado, a densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ) tiveram efeitos significativos sobre os coeficientes da relação *SH/SL*, independentemente destas medidas terem sido obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo ou pelo método de análise de imagem (Tabela 7, Figura 9). Porém, quando obtidas com o método de projeção em paralelepípedo a variação na relação morfométrica foi melhor explicada pelo modelo de regressão múltipla com as duas

variáveis ( $r^2 = 0,547$ ). Neste caso, a densidade efetiva ( $N_{e-p}$ ) influenciou negativamente o coeficiente da relação entre altura e comprimento, enquanto o número de camadas ( $L_p$ ) influenciou positivamente (Tabela 7). Por outro lado, para o método de análise de imagens, apenas a densidade efetiva afetou negativamente os coeficientes da relação alométrica ( $r^2 = 0,341$ ), e o efeito do número de camadas não foi significativo. Em outras palavras, quanto maior  $N_{e-im}$  menor a altura em relação ao comprimento do indivíduo.

Para a espécie *B. solisianus* o coeficiente de inclinação da relação entre altura-comprimento ( $\beta SH/SL$ ) variou de 0,666 a 0,789 e o ajuste da relação ( $r^2 SH/SL$ ) variou de 0,806 a 0,967 (Apêndice 1). Nenhuma das medidas de adensamento utilizadas teve efeitos significativos sobre a relação entre a altura ( $SH$ ) e comprimento ( $SL$ ) (Tabela 7, Figura 9). Esse resulta indica que o adensamento de indivíduos não foi suficiente para influenciar a relação entre altura e comprimento da espécie *B. solisianus*. Não conseguimos ajustar o modelo de regressão múltipla que inclui a densidade efetiva e o número de camadas, independentemente do método utilizado para se obter as medidas de adensamento, aos dados (Tabela 7, Figura 10). Entretanto, destacamos que o coeficiente de variação das densidades foi baixo, independentemente da medida de adensamento considerado (Tabela 6).



**Figura 10.** Gráfico de dispersão para relação bidimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação entre altura-comprimento ( $SH/SL$ ) em função da densidade, e gráficos de dispersão da relação tridimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação  $SH/SL$  em função das variáveis de adensamento: densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ), obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

### 3.3.2 Relação Largura (SW)/Comprimento (SL)

Para a espécie *B. darwinianus* o coeficiente de inclinação da relação entre largura-comprimento ( $\beta$  SW/SL) variou de 0,959 a 1,294 e o ajuste da relação ( $r^2$  SW/SL) variou de 0,899 a 0,994 (Apêndice 1). Todas as medidas de adensamento tiveram efeito significativo na relação entre largura (SW) e comprimento (SL) dos mexilhões (Tabela 7). Os coeficientes das regressões para densidade e densidade efetiva foram bastante similares e, em todos os casos, influenciaram positivamente o coeficiente da relação alométrica ( $\beta_1 : N = 0,099; N_{e-p} = 0,091; N_{e-im} = 0,089$ ), ou seja, quanto maior a densidade, ou densidade efetiva, mais largo o indivíduo (Figura 11). O número de camadas também influenciou positivamente o coeficiente da relação entre largura e comprimento, independentemente do método utilizado ( $\beta_2 : L_p = 0,131; L_{im} = 0,113$ ), indicando que esta medida também influencia o crescimento dos indivíduos em largura (Figura 11). Todos os modelos explicaram proporções similares da variação no coeficiente de inclinação da relação SW/SL, sendo que a densidade foi a medida que explicou maior proporção de variação ( $r^2 = 0,339$ ), seguido pelo modelo com densidade efetiva e número de camadas obtidos pela medida de projeção em paralelepípedo ( $r^2 = 0,315$ ) e, por último, o modelo com as duas variáveis obtidas pela medida de análise de imagens ( $r^2 = 0,301$ ) (Tabela 7, Figura 11).

Para a espécie *B. solisianus* o coeficiente de inclinação da relação entre largura-comprimento ( $\beta$  SW/SL) variou de 0,891 a 1,081 e o ajuste da relação ( $r^2$  SW/SL) variou de 0,843 a 0,980 (Apêndice 1). A densidade ( $N$ ) não teve efeito significativo na relação entre a largura (SW) e comprimento (SL) dos mexilhões ( $r^2 < 0,001, P > 0,500$ )

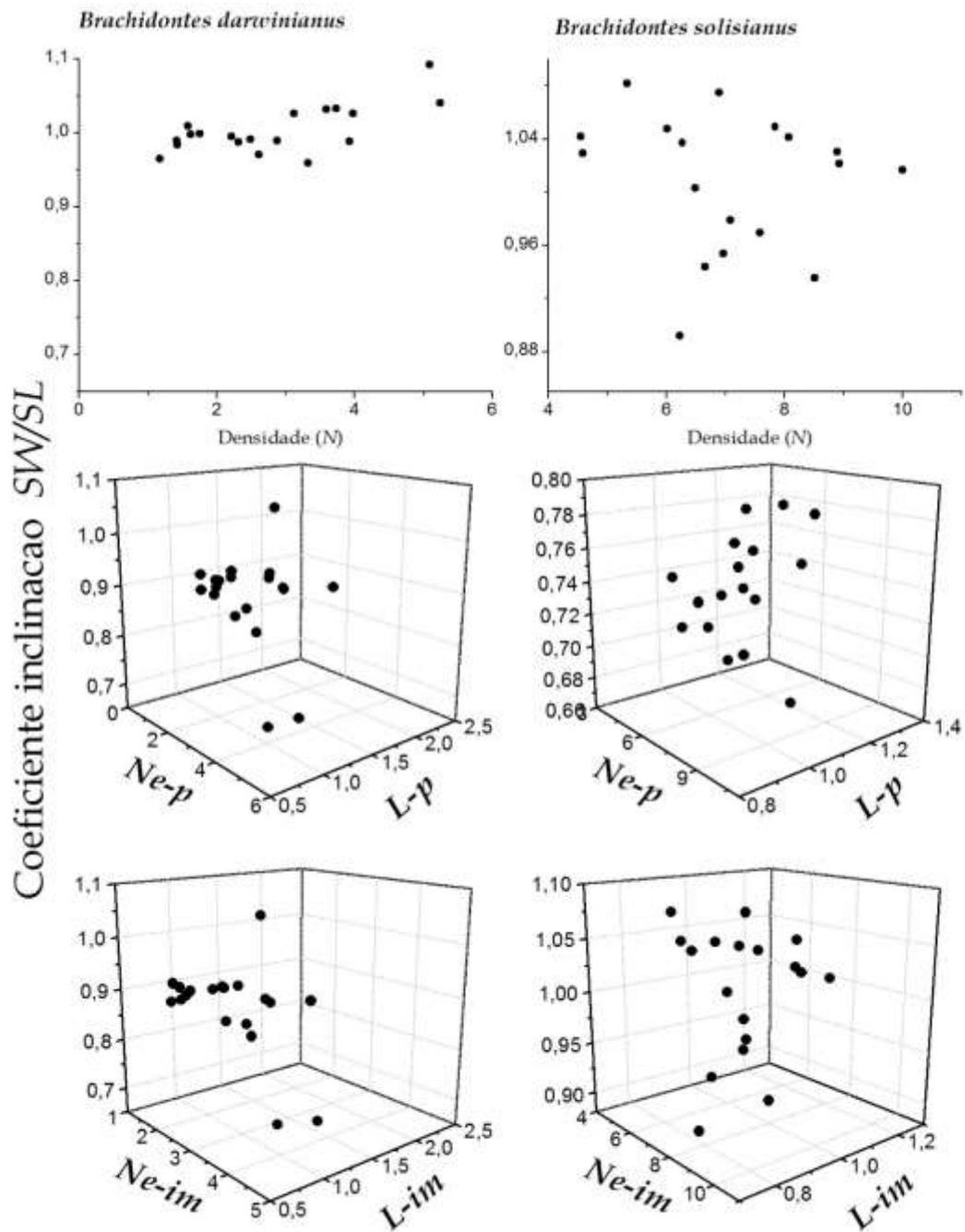
(Tabela 7, Figura 11). Já quando utilizamos a densidade efetiva e o número de camadas como medidas de adensamento, encontramos efeitos significativos sobre a relação  $SW/SL$ , independentemente do método pelo qual as medidas foram obtidas (Figura 11). Porém, quando obtidas com o método de projeção em paralelepípedo, a variação no coeficiente da relação foi influenciada positivamente apenas pelo número de camadas, e a densidade efetiva não apresentou efeitos significativos (Tabela 7). No caso do método de análise de imagens, o modelo com as duas variáveis é o que explica maior proporção de variação na relação  $SW/SL$  ( $r^2 = 0,254$ ;  $P = 0,043$ ), com efeito negativo da densidade efetiva e positivo do número de camadas (Tabela 7). Em outras palavras, o número de camadas favorece o crescimento em largura, enquanto  $N_{e-im}$  afeta negativamente a largura de *B. solisianus*. As medidas de densidade efetiva e número de camadas obtidas pelo método de análise de imagens são as que explicam maior proporção de variação na relação alométrica ( $r^2 = 0,254$ ), seguida do número de camadas obtido pelo método de projeção em paralelepípedo ( $r^2 = 0,246$ ) (Tabela 7).

**Tabela 7.** Parâmetros das análises de regressão linear simples ( $\beta Y/X = \beta_0 + \beta_1 N$ ) e das análises de regressões lineares múltiplas ( $\beta Y/SX = \beta_0 + \beta_1 N_e + \beta_2 L$ ) com os dois métodos de medidas (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) descrevendo as mudanças no coeficiente de inclinação das relações altura-comprimento ( $SH/SL$ ) e largura-comprimento ( $SW/SL$ ) em função das variáveis independentes (densidade; densidade efetiva e número de camadas) para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

Medidas	<i>Brachidontes darwinianus</i>					<i>Brachidontes solisianus</i>				
	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$r^2$	P	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$r^2$	P
<i>Altura-comprimento (SH/SL)</i>										
<i>N</i>	0,938	-0,14		0,089	0,108	0,659	0,094		0,019	0,266
$N_{e-p} + L_p$	0,934	-0,253	0,191	0,547	0,000	s.ajust	-	-	s.ajust	s.ajust
$N_{e-im} + L_{im}$	1,007	-0,331	Ø	0,341	0,004	s.ajust	-	-	s.ajust	s.ajust
<i>Largura -comprimento (SW/SL)</i>										
<i>N</i>	0,964	0,099		0,339	0,005	1,086	-0,092		0	0,5
$N_{e-p} + L_p$	0,963	0,091	0,131	0,315	0,019	0,996	Ø	0,539	0,246	0,021
$N_{e-im} + L_{im}$	0,967	0,089	0,113	0,301	0,022	1,227	-0,246	0,399	0,254	0,043

(Ø) A variável correspondente ao parâmetro não entrou no modelo.

(s.ajust) Não foi possível ajustar os dados ao modelo de regressão múltipla.



**Figura 11.** Gráfico de dispersão para relação bidimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação entre largura-comprimento ( $SW/SL$ ) em função da densidade. E gráficos de dispersão da relação tridimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação  $SW/SL$  em função das variáveis de adensamento: densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ), obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

### 3.3.3 Relação Volume ( $V$ ) / Comprimento ( $SL$ )

Para realizar comparações entre os dois métodos utilizados para se obter as medidas de adensamento, o volume individual também foi obtido pelos métodos de projeção em paralelepípedo ( $V_p$ ) e análise de imagens ( $V_{im}$ ). Assim, para verificar como as medidas de aglomeração influenciam o coeficiente de inclinação da regressão entre volume ( $V$ ) e comprimento da concha ( $SL$ ), utilizamos em cada modelo a densidade efetiva e o número de camadas obtido pelo mesmo método que o volume. Portanto, o modelo que utiliza a densidade como medida de adensamento foi comparado separadamente com o modelo que utiliza as medidas de densidade efetiva e número de camadas. Primeiro com as medidas obtidas pela projeção em paralelepípedo e depois com as medidas obtidas pelo método de análise de imagens (Figura 12).

#### $(V_p \times SL)$ - Projeção em paralelepípedo

Para a espécie *B. darwinianus* o coeficiente de inclinação da relação entre volume<sub>p</sub>-comprimento ( $\beta V_p/SL$ ) variou de 2,723 a 3,328 e o ajuste da relação ( $r^2 SH/SL$ ) variou de 0,940 a 0,998 (Apêndice 2). A densidade ( $N$ ) não teve efeito significativo na relação entre o volume ( $V_p$ ) e o comprimento ( $SL$ ) dos mexilhões ( $r^2 = 0,024$ ,  $P = 0,247$ ) (Tabela 8, Figura 12). Por outro lado, tanto a densidade efetiva ( $N_{e-p}$ ) quanto o número de camadas ( $L_p$ ), influenciaram significativamente a relação  $V_p/SL$  ( $r^2 = 0,453$ ,  $P = 0,002$ ) (Tabela 8, Figura 12). Neste caso, a densidade efetiva influenciou negativamente ( $N_{e-p}$ :  $\beta_1 = -0.198$ ) e o número de camadas positivamente ( $L_p$ :  $\beta_2 = 0,550$ ) o coeficiente da relação entre volume e comprimento (Figura 12).

Indicando que o aumento no número de indivíduos atua negativamente sobre o volume dos mexilhões, mas, por outro lado, o aumento no número de camadas alivia os efeitos da competição intraespecífica e favorece o crescimento em volume.

Para a espécie *B. solisianus* o coeficiente de inclinação da relação entre volume<sub>p</sub>-comprimento ( $\beta V_p/SL$ ) variou de 2,618 a 2,832 e o ajuste da relação ( $r^2 V_p SL$ ) variou de 0,946 a 0,993 (Apêndice 2). Nenhuma das medidas de adensamento utilizadas ( $N$  ou  $N_{e-p} + L_p$ ) influenciou significativamente a relação entre volume ( $V_p$ ) e o comprimento ( $SL$ ) dos mexilhões (Tabela 8, Figura 12). Entretanto, apesar de explicar pequena proporção da variação na relação  $V_p/SL$  ( $r^2 = 0,165$ ), verificamos uma tendência de aumento no volume dos mexilhões relacionada ao aumento na densidade efetiva ( $r^2 = 0,165$ ;  $P = 0,053$ ;  $\beta_1 = 0,522$ ) (Tabela 8).

#### *(V<sub>im</sub>/SL) - Análise de imagens*

Para a espécie *B. darwinianus*, o coeficiente de inclinação da relação entre volume<sub>im</sub>-comprimento ( $\beta V_{im}/SL$ ) variou de 2,985 a 4,000 e o ajuste da relação ( $r^2 V_{im}/SL$ ) variou de 0,863 a 0,994 (Apêndice 2). A relação entre o volume ( $V_{im}$ ) e o comprimento ( $SL$ ) dos mexilhões foi significativamente influenciada pelas medidas de adensamento de indivíduos (Tabela 8, Figura 12). A densidade ( $N$ ) influenciou positivamente a relação entre volume e comprimento ( $\beta_1 = 0,291$ ), explicando 33% da variação (Tabela 8, Figura 12). O modelo com densidade efetiva e número de camadas também influenciou positivamente a relação  $V_{im}/SL$  ( $\beta_1 = 0,269$ ;  $\beta_2 = 0,320$ , respectivamente), ou seja,  $N_{e-im}$  e  $L_{im}$  favorecem o crescimento individual em

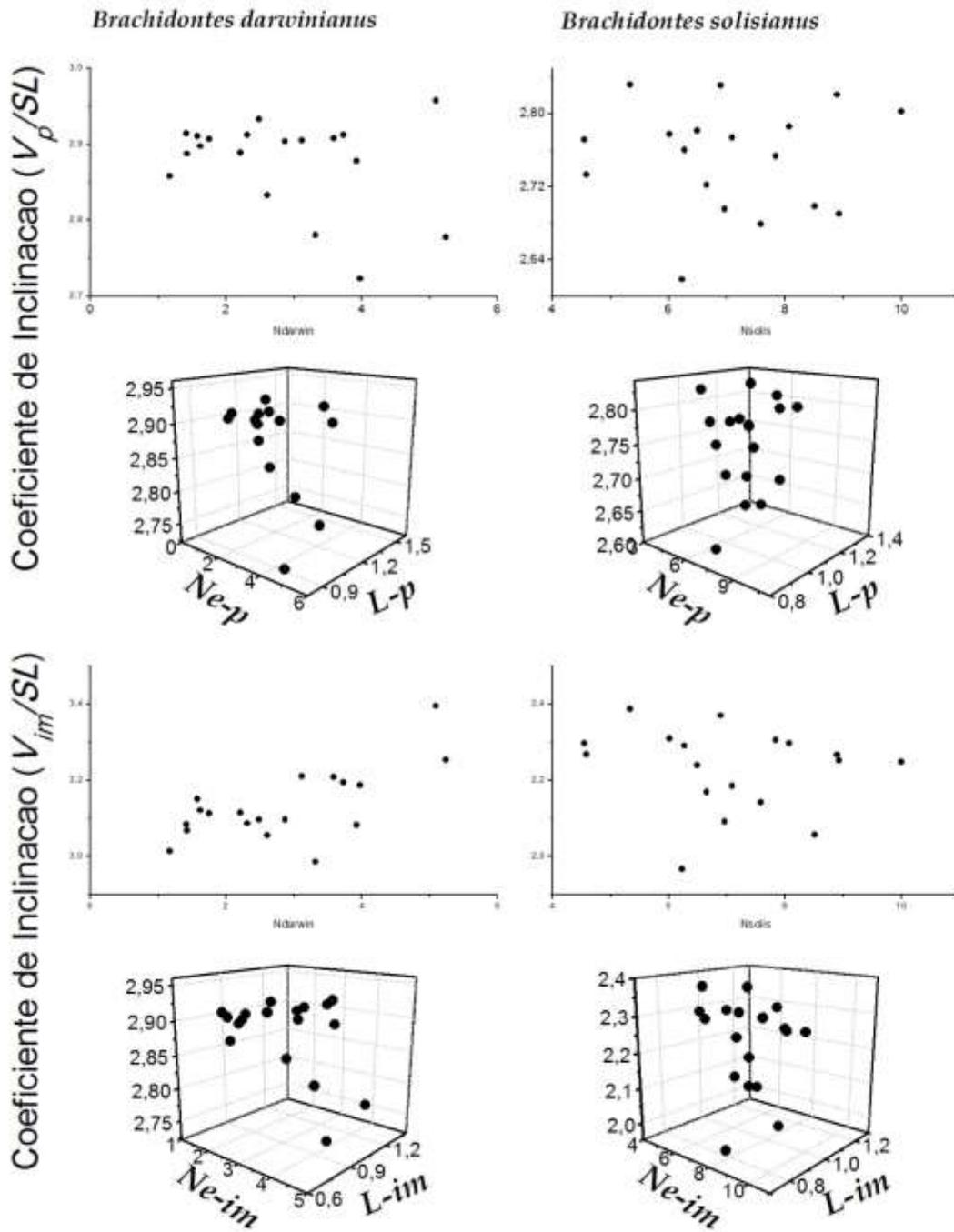
volume. Porém, neste caso uma menor proporção na variação da relação foi explicada ( $r^2 = 0,290$ ,  $P = 0,025$ ) (Tabela 8, Figura 12).

Para a espécie *B. solisianus* o coeficiente de inclinação da relação entre volume<sub>im</sub>-comprimento ( $\beta V_{im}/SL$ ) variou de 1,967 a 2,387 e o ajuste da relação ( $r^2 V_{im}/SL$ ) variou de 0,831 a 0,979 (Apêndice 2). Nenhuma das medidas de adensamento ( $N$  ou  $N_{e-im} + L_{im}$ ) influenciou significativamente a relação entre volume ( $V_{im}$ ) e o comprimento ( $SL$ ) dos mexilhões (Tabela 8, Figura 12). Apesar de não influenciar a relação, o modelo com densidade efetiva e número de camadas foi capaz de explicar 21% da variação na relação. Já o modelo que considera apenas a densidade como medida de aglomeração não explicou variação nesta relação (Tabela 8).

**Tabela 8.** Parâmetros da análise de regressão linear simples ( $\beta V/SL = \beta_0 + \beta_1 N$ ) e das análises de regressões lineares múltiplas ( $\beta V/SL = \beta_0 + \beta_1 N_e + \beta_2 L$ ) com o método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens descrevendo as mudanças no coeficiente de inclinação da relação  $V_p/SL$  e  $V_{im}/SL$  em função das variáveis independentes para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

Medida	<i>Brachidontes darwinianus</i>					<i>Brachidontes solisianus</i>				
	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$R^2$	p	$\beta_0$	$\beta_1$	$\beta_2$	$R^2$	p
Paralelepípedo ( $V_p/SL$ )										
$N$	2,913	-0,085		0,024	0,247	2,763	-0,014		0	0,929
$N_{e-p} + L_p$	2,897	-0,198	0,55	0,453	0,002	2,739	0,522	Ø	0,165	0,053
Imagem ( $V_{im}/SL$ )										
$N$	3,013	0,291		0,330	0,006	2,415	-0,221		0,000	0,447
$N_{e-im} + L_{im}$	3,021	0,269	0,320	0,290	0,025	2,692	-0,522	0,745	0,212	0,065

(Ø) A variável correspondente ao coeficiente da regressão não entrou no modelo que explica maior proporção de variação na relação.



**Figura 12.** Gráfico de dispersão para relação bidimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação entre volume-comprimento ( $V/SL$ ) obtido pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens ( $V_p/SL$  e  $V_{im}/SL$ ) em função da densidade. E gráficos de dispersão da relação tridimensional entre o coeficiente de inclinação ( $\beta$ ) da relação  $V_p/SL$  e  $V_{im}/SL$  em função das variáveis de adensamento: densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ), obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo e análise de imagens, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

(V/SL) - Projeção em paralelepípedo vs Análise de imagens

Para *B. darwinianus*, os resultados obtidos indicam que o melhor método a ser utilizado para as estimativas de densidade efetiva e número de camadas. Quando comparamos a capacidade dos modelos em explicar a variação na relação V/SL, o modelo que utiliza a densidade efetiva e o número de camadas obtidos pela projeção em paralelepípedo ( $r^2=0,453$ ) explica maior variação do que o modelo com a medida de densidade ( $r^2 = 0,024$ ) (Tabela 8). Já, quando comparamos a capacidade de explicar a variação do modelo com a densidade efetiva e o número de camadas obtidos pela análise de imagens ( $r^2 = 0,290$ ) com o modelo com a medida de densidade ( $r^2 = 0,330$ ), o último explica maior proporção na variação (Tabela 8). Quando comparamos todos os modelos, o modelo com maior capacidade em explicar a variação na relação entre volume e comprimento foi o que utiliza como medida de aglomeração a densidade efetiva e número de camadas obtidos com projeção em paralelepípedo, seguido pelo modelo que utiliza apenas a densidade, e, por último, o modelo com densidade efetiva e número de camadas obtidos pela análise de imagens (Tabela 8).

Para a espécie *B. solisianus*, independentemente do método utilizado para se obter o volume, nenhuma das medidas de adensamento influenciou significativamente a relação V/SL (Tabela 8).

### 3.4 Discussão

Nossos resultados indicam que a densidade ( $N$ ) não é a melhor medida para avaliar os efeitos de adensamento nas relações morfométricas de populações de mexilhões com múltiplas camadas de indivíduos crescendo em costões rochosos tropicais. Quando a densidade foi utilizada como medida de adensamento, observamos efeitos significativos apenas em alguns dos indicadores morfométricos para a espécie *B. darwinianus* ( $SW/SL$ ;  $V_{im}/SL$ ), e nenhum efeito significativo para os indicadores da espécie *B. solisianus*. Por outro lado, quando a densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ) foram usadas conjuntamente como medida de adensamento, verificamos efeitos significativos em todos indicadores morfométricos para *B. darwinianus*, e na relação entre largura-comprimento ( $SW/SL$ ) para *B. solisianus*. Além disso, com exceção da relação entre largura-comprimento de *B. darwinianus*, os modelos incluindo  $N_e$  e  $L$  explicaram maior proporção de variação morfométrica quando comparado com  $N$ . Estes resultados indicam que estas variáveis representam melhor os efeitos do adensamento e da inibição exercida pelos vizinhos imediatos experimentados por mexilhões crescendo em populações com múltiplas camadas.

As medidas que representam os efeitos do adensamento, densidade ( $N$ ) e densidade efetiva ( $N_e$ ), influenciaram os indicadores morfométricos sempre na mesma direção e, em alguns casos, com intensidade similar (e.g., relação largura-comprimento de *B. darwinianus*  $\beta_1: N = 0,099$ ;  $N_{e-p} = 0,091$ ;  $N_{e-im} = 0,089$ ). Para *B. darwinianus*, a densidade efetiva afetou negativamente as relações entre altura-comprimento ( $N_{e-p}: SH/SL$ ,  $\beta_1 = -0,253$ ) e volume-comprimento ( $N_{e-p}: V_p/SL$ ,  $\beta_1 = -$

0,198), e positivamente a relação entre largura-comprimento ( $N_{e-p}: SW/SL$ ,  $\beta_1=0,091$ ). Em outras palavras, o aumento da intensidade competitiva por espaço e alimento resultaram em mexilhões mais alongados ( $< \beta SH/SL$ ), menos volumosos ( $< \beta V/SL$ ) e mais achatados ( $> \beta SW/SL$ ) quando comparados aos indivíduos crescendo em locais menos adensados. Estes resultados corroboram estudos anteriores (e.g., Seed, 1968; Lauzon-Guay et al., 2005; Cubillo et al., 2012a), onde o aumento na intensidade competitiva resultou em mexilhões alongados, com posição de filtragem mais elevada (Seed & Suchanek, 1992), e mais tempo para crescer sem que sejam restringidos por seus vizinhos (Lauzon-Guay et al., 2005). Por outro lado, diferente do encontrado anteriormente (e.g., Seed, 1968), em ambientes adensados os mexilhões tornaram-se mais achatados (mais largos). A variação morfométrica reflete respostas adaptativas às mudanças ambientais (Seed & Suchanek, 1992) e favorece atributos que mantenham as proporções ótimas e otimizem a sobrevivência individual (Banavar et al., 1999). Portanto, para contrabalancear os efeitos negativos na altura, *B. darwinianus* parece investir seu crescimento em largura e assim contribuir para a manutenção da capacidade alimentar, já que em mexilhões compactados a alimentação pode ser comprometida se o espaço da cavidade interna da concha for muito reduzido (Reimer & Tedengren, 1996). Além disso, é possível que o formato mais achatado contribua para a resistência da concha, sendo bastante útil nas regiões inferiores de costões rochosos ocupadas por *B. darwinianus* (Nalesso, 1992; Tanaka, 2005), onde o batimento de ondas e a predação podem ser mais intensos (Suchanek, 1985). Entretanto, os efeitos negativos na altura ( $\beta_1= -0,253$ ) superam em 2,8 vezes os efeitos positivos em largura ( $\beta_1= 0,091$ ), indicando que o

tamanho tridimensional dos mexilhões está sendo afetado pelo adensamento. Isso é comprovado pelos efeitos negativos observados na relação volume-comprimento ( $\beta_1 = -0,198$ ); estes efeitos sinalizam redução no volume em resposta à compressão física exercida pelo adensamento. Já para *B. solisianus*, verificamos efeitos do adensamento apenas na relação largura-comprimento ( $SW/SL$ ). Neste caso, o número de indivíduos afeta negativamente  $SW/SL$ ; em outras palavras, os mexilhões foram mais finos em locais adensados, corroborando estudos anteriores (e.g., Seed, 1968; Alunno-Bruscia, 2000; Lauzon-Guay, 2005; Cubillo et al., 2012a). Entretanto, o coeficiente de variação para as medidas de densidade ( $CV: N = 0,21$ ) e densidade efetiva ( $CV: N_{e-p} = 0,22; N_{e-im} = 0,19$ ) foram bem mais baixos que para *B. darwinianus*, sugerindo que a ausência de outras relações observada para *B. solisianus* pode ser devido a um menor intervalo de variação da densidade, com todas as parcelas sujeitas a altos valores de adensamento.

Em todos os casos onde o efeito foi significativo, o número de camadas afetou positivamente as relações morfométricas. Assim, independentemente dos efeitos relacionados ao número de indivíduos, a formação de camadas atuou como mecanismo de alívio competitivo e favoreceu o crescimento dos indivíduos das duas espécies estudadas. Estes resultados corroboram trabalhos anteriores que indicam que a formação de múltiplas camadas pode retardar os efeitos do adensamento no crescimento dos indivíduos (Hughes & Griffiths, 1988), facilitando o acesso ao alimento para os indivíduos do topo (mexilhões crescendo em fundo arenoso - Liu et al., 2012) e reduzindo os custos individuais com produção de bisso (Bertness & Grosholz, 1985) e suporte estrutural (Bertness et al., 1998). Além disso, observamos

em campo que estes emaranhados de bisso e indivíduos sobrepostos formam pequenas barreiras que retardam o escoamento de água pelo costão rochoso. Novos estudos focados em avaliar o papel da formação de camadas em amenizar os efeitos da exposição ao ar e do aumento de temperatura sobre os leitos de mexilhões podem ser úteis para se compreender os efeitos positivos deste comportamento.

Entretanto, interações entre organismos sésseis são melhor interpretadas como o balanço entre componentes positivos e negativos dependentes de condições físicas e biológicas locais (Cubillo et al., 2012a). Anteriormente, a presença de camadas foi considerada indicativo de aumento no nível de competição intraespecífica, seja por interferência física e/ou limitação de alimento (Guiñez & Castilla, 1999), e também responsável por aumentar a mortalidade ao facilitar o deslocamento de indivíduos pela ação das ondas (Gutierrez, et al., 2015). Neste contexto, os efeitos positivos associados à presença de camadas aqui observados podem estar relacionados ao baixo número de camadas encontrados em nossas amostras. Enquanto estudos anteriores registraram cinco ou seis camadas em leitos de *Mytilus californianus* (Suchanek, 1985), cinco camadas em *Brachidontes purpuratus* (Guinez et al., 2005), quatro em *Mytilus galloprovincialis* (Hosomi, 1985) e três camadas em *Perumytilus purpuratus* (Alvarado & Castilla, 1996), nós observamos média de  $1,358 \pm 0,425$  camadas nas amostras de *B. darwinianus* e média  $1,063 \pm 0,125$  para *B. solisianus* (número de camadas obtido pelo método de projeção em paralelepípedo -  $L_p$ ). Isso sugere que a presença de camadas em baixo número pode atuar como mecanismo de alívio competitivo individual e facilitar o crescimento dos indivíduos, porém, o aumento no número destas camadas pode representar

aumento nos efeitos da competição intraespecífica sobre os indivíduos, ou, em combinação com a ação das ondas, exercer controle da densidade populacional pelo deslocamento dos aglomerados. Portanto, a formação de camadas afeta a competição entre indivíduos coespecíficos e deve ser incorporada por estudos focados em avaliar os efeitos do adensamento em populações com sobreposição espacial de indivíduos.

Nós também avaliamos se o método pelo qual a densidade efetiva e o número de camadas são obtidos (projeção em paralelepípedo *vs* análise de imagens) influencia a capacidade destas medidas em explicar a variação nos indicadores morfométricos. Apesar dos estudos com “*self-thinning*” indicarem que a seleção do método mais adequado pode estar relacionada ao sistema estudado (projeção em paralelepípedo: estudos em costões rochosos - Guinez & Castilla, 1999, 2001; análise de imagens: estudos em mitilicultura em cordas - Filgueira et al., 2008; Cubillo et al, 2012b), comparações formais entre estes métodos ainda são poucas, e novos estudos devem ser realizados para clarear esta questão (Cubillo et al., 2012b; Capítulo 1). Para *B. darwinianus*, as medidas obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo explicaram maior proporção de variação em todos os indicadores morfológicos. Por exemplo, a variação explicada por  $N_{e-p} + L_p$  foi 60% maior que  $N_{e-im} + L_{im}$  na relação entre altura e comprimento ( $SH/SL$ ) e 56% maior na relação entre volume e comprimento ( $V/SL$ ). Já *B. solisianus* apresentou pouca diferença entre os métodos, e quando diferenças foram observadas (a análise de imagens explicou 28% mais variação do que a projeção em paralelepípedo para a relação entre  $V/SL$ ), a explicação adicional parece simplesmente ser devido ao número de variáveis

incluídas nos modelos. Enquanto o modelo que explicou menor variação inclui apenas uma variável ( $N_{e-p}$ :  $r^2 = 0,17$ ) o modelo que explicou maior variação possui duas ( $N_{e-im} + L_{im}$ :  $r^2 = 0,21$ ), sugerindo que a seleção do método teve pouca influência nos padrões encontrados para *B. solisianus*.

Apesar de não influenciar *B. solisianus*, os padrões encontrados para *B. darwinianus* indicam que o método de projeção em paralelepípedo pode ser o mais adequado para estudos em costões rochosos. Desenvolvido para populações de mexilhões *Perumytilus purpuratus* de costões rochosos da região central do Chile (Guiñez & Castilla, 1999), este método trata cada mexilhão como um paralelepípedo e desconsidera os espaços vazios entre os indivíduos. Estudos de mexilhões em mitilicultura em cordas, onde os indivíduos frequentemente ocupam o espaço vazio entre conchas, criticam o uso deste método e o consideram uma medida superestimada da área real ocupada pelos mexilhões, o que, conseqüentemente, resulta em estimativas enviesadas das medidas de densidade efetiva e número de camadas (Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b). Entretanto, as diferenças entre os métodos de projeção em paralelepípedo e análise de imagens podem ser úteis para se incorporar as diferenças ecológicas em costões rochosos em relação à mitilicultura em corda. Por exemplo, em costões rochosos o batimento de ondas aumenta a produção de bisso para fixação (Steffani & Branch, 2003). Além disso, a ação das marés favorece o acúmulo de grandes quantidades de sedimento, principalmente nas regiões inferiores do entremarés (Avelar & Narchi, 1983), isso vem a corroborar a quantidade de sedimento encontrado nas amostras coletadas nas regiões inferiores do entremarés, ocupadas por *B. darwinianus*, que variou entre 1,1 e

199,8 g de massa seca, enquanto, nas regiões superiores, ocupadas por *B. solisianus*, a quantidade de sedimento variou entre 10,2 e 77,3g (dados não publicados). É esperado que o emaranhado de bisso e sedimento, frequente nos leitos de mexilhões de costões rochosos, restrinja a ocupação dos espaços vazios por outros indivíduos, aproximando as estimativas obtidas com método de projeção em paralelepípedo a área real ocupada. Portanto, este método pode representar melhor as condições encontradas em costões rochosos quando comparado ao método de análise de imagens.

Por outro lado, quando os mexilhões crescem em cordas suspensas, as condições são favoráveis ao ganho de produtividade (Lauzon-Guay, et al., 2005), de modo que os espaços vazios entre indivíduos sejam preenchidos, predominantemente, por outros indivíduos. Nestes sistemas, o método de análise de imagens, desenvolvido para populações de *Mytilus galloprovincialis* de sistemas de culturas em cordas na Espanha (Filgueira et al., 2008), pode fornecer medidas mais precisas da área real ocupada e, portanto, estimativas mais acuradas de densidade efetiva e número de camadas (Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b).

*B. darwinianus* apresentou plasticidade em resposta ao adensamento para todos os indicadores morfométricos aqui avaliados. Frequentemente encontrada fixa às faixas inferiores de costões rochosos ou outros substratos próximos a estuários, *B. darwinianus* ocorre na foz dos rios e vai cedendo lugar a outras espécies com o aumento da salinidade em direção ao mar (Nalesso, 1988; Nalesso et al., 1992). Estes indivíduos estão sujeitos não apenas às variações das marés, mas também às variações diárias na salinidade, tendo desenvolvido plasticidade fenotípica

(morfológica e fisiológica) como estratégia de adaptação às condições de estresse fisiológico severo (Nalesso et al., 1992). De fato, indivíduos de *B. darwinianus* são capazes de se adaptar rapidamente a variações de salinidade (Avelar & Narchi, 1983); experimentos indicam que estes mexilhões podem sobreviver abertos e filtrando, em alguns casos liberando gametas, em faixas de salinidade que variam de 10% a 35% (Nalesso, 1988). Dessa forma, é esperado que estes mexilhões estejam aptos a aproveitar a alta disponibilidade de alimento proporcionada pelo maior tempo de imersão nas zonas inferiores do entremarés, independentemente das variações na salinidade local, resultando nas, já observadas, altas taxas de crescimento e rápida ocupação de manchas (Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Altas taxas de crescimento podem resultar em compressão física, principal responsável pelas variações morfométricas em ambientes adensados (Seed, 1968; Hosomi, 1985), possivelmente desencadeando a plasticidade morfométrica como resposta individual de alívio competitivo para *B. darwinianus*.

Já para a espécie *B. solisianus*, não encontramos resultados consistentes da plasticidade morfométrica em resposta ao adensamento, e apenas a relação entre largura-comprimento foi afetada. As parcelas amostradas apresentaram densidades bem mais altas quando comparadas com as de *B. darwinianus*, resultando em menor variação das densidades amostradas. De fato, mesmo que a relação  $SH/SL$  não tenha sido influenciada, os valores observados de  $\beta$  foram bem menores (0,666 a 0,789) que os observados por Tanaka & Magalhães (1999) em diferentes praias da região (0,810 a 0,950), sugerindo que os efeitos aqui observados sejam localizados. Por outro lado, Nalesso (1988), baseada no estudo de Grime (1979) com plantas, considerou *B.*

*solisianus* uma espécie estrategista S, ou seja, vive em locais onde os fatores estocásticos estressantes (e.g., altas temperaturas da rocha e limitação de alimento) podem ser limitantes ao crescimento e reprodução, dando origem aos padrões observados aqui. Como *B. solisianus* ocorre apenas em áreas de alta salinidade, nas faixas superiores do entremarés, onde as condições de dessecação e temperatura são estressantes, suas taxas metabólicas podem ser menores em relação a *B. darwinianus* (Nalesso, 1988). Além disso, o acesso ao alimento para esta espécie é reduzido devido aos curtos intervalos disponíveis para alimentação durante a maré alta, o que é comprovado pelo desenvolvimento de estômago elaborado e cílios sensitivos nas correntes ciliares de alimentação desta espécie (Avelar & Narchi, 1984b). Portanto, *B. solisianus* deve alocar mais energia na aquisição de características de resistência, que permitam suportar o grande estresse enfrentado nas faixas altas do médio litoral (e.g., dessecação e falta de alimento), do que no crescimento. Isso é confirmado pela comparação de tamanho médio entre as espécies (comprimento médio: *B. solisianus*  $0,84 \pm 0,28$ ; *B. darwinianus*  $1,41 \pm 0,74$ ) e as taxas inferiores de crescimento e ocupação de manchas (Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Assim, a compressão física pode não ter sido suficiente para resultar em diferenças morfométricas, pois a variação ocorre se oferecer alguma vantagem na performance, caso contrário será apenas um custo ecológico (Agrawal, 2001). Por exemplo, Reimer & Tedengren, (1996) trabalhando com efeitos da predação nas conchas de *Mytilus edulis* se desenvolvendo em laboratório, indicaram que as variações morfométricas são induzidas apenas se o alerta a predadores indica que o número de predadores excedeu um certo limite.

Este estudo mostra que, apesar de tradicionalmente utilizada, a densidade ( $N$ ) parece não ser a medida mais adequada para estudos que tenham como objetivo avaliar os efeitos do adensamento na variação morfométrica de mexilhões. Com exceção de um dos indicadores, as medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ) e número de camadas ( $L$ ) foram capazes de explicar maior proporção de variação, sendo, portanto, medidas mais representativas dos efeitos da competição intraespecífica experimentada por mexilhões crescendo em leitos com múltiplas camadas. Para costões rochosos, a performance destas medidas é melhor quando obtida pelo método de projeção em paralelepípedo, porém, o sistema a ser avaliado parece influenciar significativamente a escolha pelo método mais adequado. Enquanto *B. darwinianus* apresenta plasticidade morfométrica em resposta ao adensamento, *B. solisianus* é pouco afetada. A capacidade de adaptação às condições de estresse e alimentação, existentes nas faixas de ocupação predominante de cada uma das espécies simpátricas, afeta as taxas de crescimento e, conseqüentemente, a compressão física experimentada pelos indivíduos.

### 3.5 Referências

- Agrawal, A. A. (2001). Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294 (5541), 321–326.
- Alunno-Bruscia, M., Bourget, E., & Fréchette, M. (2001). Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Marine Ecology Progress Series*, 219, 177–188.
- Alunno-Bruscia, M., Petraitis, P. S., Bourget, E., & Fréchette, M. (2000). Body size-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental situation food-regulated situation. *Oikos*, 90, 28–42.
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728.
- Alvarado, J.L., & Castilla, J.C. (1996). Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 133, 135-141.
- Avelar, W. E. P., & Narchi, W. (1983). Behavioral aspects of *Brachidontes darwinianus darwinianus* (Orbigny, 1846) and *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) (Bivalvia, Mytilidae) in response to a salinity gradient. *Iheringia*, 63, 125-132.
- Avelar, W. E. P., & Narchi, W. (1984). Functional anatomy of *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) (Bivalvia, Mytilidae). *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo*, 8, 215-237.
- Banavar, J.R., Maritan, A., & Rinaldo, A. (1999). Size and form in eficiente transportation networks. *Nature*, 399, 130-132.
- Begon, M., Firbank, L., & Wall, R. (1986). Is there a self-thinning rule for animal populations? *Oikos*, 46, 122–124.
- Bertness, M. D. & Grosholz, E. (1985). Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*: The costs and benefits of an aggregated distribution. *Oecologia*, 67(2), 192–204.
- Bertness, M. D., Gaines, S. D. & Yeh, S. M. (1998). Making mountains out of barnacles: The dynamics of acorn barnacle hummocking. *Ecology*, 79(4), 1382-1394.
- Box, G. E. P., Hunter, W. G., & Hunter, J. S. (1978). Statistics for experiments: an introduction to design, data analysis and model building. John Wiley & Sons: New York, pp. 653.
- Connell, J. H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93, 11–45.

- Cubillo, A.M., Peteiro, L.G., Fernández-Reiriz, M.J., & Labarta, U. (2012a). Density-dependent effects on morphological plasticity of *Mytilus galloprovincialis* in suspended culture. *Aquaculture*, 338-341, 246-252.
- Cubillo, A.M., Fuentes-Santos, I., Peteiro, L.G., Fernández-Reiriz, M.J., & Labarta, U. (2012b). Evaluation of self-thinning models and estimation methods in multilayered sessile animal populations. *Ecosphere*, 3, art. 71.
- Filgueira, R., Peteiro, L.G., Labarta, U., & Fernández-Reiriz, M. J. (2008). The self-thinning rule applied to cultured populations in aggregate growth matrices. *Journal of Molluscan Studies*, 74, 415-418.
- Fordyce, J.A. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 2377-2383.
- Franz, D. R. (1996). Size and age at first reproduction of the ribbed mussel *Geukensia demissa* (Dillwyn) in relation to shore level in a New York salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 205, 1-13.
- Fréchette, M., & Lefaivre, D. (1990). Discriminating between food and space limitation in benthic suspension feeders using self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 65, 15-23.
- Fréchette, M., Aitken, A. E. & Pagé, L. (1992). Interdependence of food and space limitation of a benthic suspension feeder: consequences for self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 83(1), 55-62.
- Grime, J.P. (1979). Primary strategies in plants. *Transactions of the Botanical Society of Edinburg*, 43(2), 151-160.
- Guiñez, R. (2005). A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*, 40, 1-6.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (1999). A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *The American Naturalist*, 154, 341-357.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (2001). An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology*, 82, 2331-2341.
- Gutiérrez, J.L., Palomo, M.G., Bagur, M., Arribas, L.P., & Soria, S.A. (2015). Wave action limits crowding in an intertidal mussel. *Marine Ecology Progress Series*, 518, 153-163.
- Hosomi, A. (1985). On the persistent trend of constant biomass and the constant total occupation area of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *Venus Japanese Journal of Malacology*, 44, 33-48.

- Hughes, R.N., & Griffiths, C. L. (1988). Self-Thinning in barnacles and mussels: The geometry of packing. *The American Naturalist*, 132(4), 484–491.
- Iwasaki, K. (1994). Distribution and bed structure of the two intertidal mussels, *Spetifer virgatus* (Wiegmann) and *Hormomya mutabilis* (Gould). *Puublications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 36 (4), 223-247.
- Iwasaki, K. (1995). Comparison of mussel bed community between two intertidal mytilids *Spetifer virgatus* and *Hormomya mutabilis*. *Marine Biology*, 123, 109-119.
- Lauzon-Guay, J.-S., Hamilton, D.J, & Barbeau, M.A. (2005). Effect of mussel density and size on the morphology of the blue mussel (*Mytilus edulis*) grown in suspended culture in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture*, 249, 265-274.
- Le Corre, N., Martel, A. L., Guichard, F., & Johnson, L. E. (2013). Variation in recruitment: differentiating the roles of primary and secondary settlement of blue mussels *Mytilus spp.* *Marine Ecology Progress Series*, 481, 133–146.
- Leonard, G.H., Bertness, M.D., & Yund, P.O. (1999). Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Ecology*, 80(1), 1-14.
- Liu, Q.-X., Weerman, E.J., Herman, P.M.J., Olf, H., & van de Koppel, J. (2012). Alternative mechanisms alter the emergent properties of self-organization in mussel beds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1739), 2744–2753.
- Márquez, F., Adami, M. L., Trovant, B., Nieto-Vilela, R. A., & González-José, R. (2018). Allometric differences on the shell shape of two scorched mussel species along the Atlantic South American Coast. *Evolutionary Ecology*, 32(1), 43–56.
- McGrath, D., King, P. A., & Gosling, E. M. (1988). Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 47, 103–106.
- Moschino, V., Bressan, M., Cavaleri, L., & Da Ros, L. (2015). Shell-shape and morphometric variability in *Mytilus galloprovincialis* from micro-tidal environments: responses to different hydrodynamic drivers. *Marine Ecology*, 36(4), 1440–1453.
- Nalesso, R. C. (1988). Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do estado de São Paulo, 152. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Instituto de Biologia, UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas.
- Nalesso, R.C., Duarte, L. F. L., & Mendes, E. G. (1992). Phenotypic plasticity in *Brachidontes darwinianus* (Bivalvia: Mytilidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(2), 245-249.
- Okamura, B., 1986. Group living and the effects of spatial position in aggregations of *Mytilus-edulis*. *Oecologia*, 69 (3), 341–347.

- Reimer, O., Olsson, B., & Tedengren, M. (1995). Growth, physiological rates and behaviour of *Mytilus edulis* exposed to the predator *Asterias rubens*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 25, 233-244.
- Reimer, O. & Tedengren, M. (1996). Phenotypical improvement of morphological defences in the mussel *Mytilus edulis* induced by exposure to the predator *Asterias rubens*. *Oikos*, 75, 383-390.
- Rocha, T.C.F. (2008). Mapeamento da sensibilidade ambiental do litoral de Ubatuba-SP a vazamento de petróleo. Dissertação de Mestrado em Geociências e Meio Ambiente, Instituto de Geociências e Ciências Exatas de Rio Claro, UNESP - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, pp. 116.
- Rocha, T.C.F., Dias-Brito, D., & Milanelli, J.C.C. (2010). Mapeamento da sensibilidade ambiental do litoral de Ubatuba-SP a vazamento de petróleo. *Revista Brasileira de Cartografia*, 63(1), 157-170.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., & Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671-675.
- Seed, R. (1968). Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of Marine Biological Association UK*, 48, 561-584.
- Seed R., & Suchanek, T.H. (1992). Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (eds). *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture*, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 87-163.
- Steffani, C. N., & Branch, G. M. (2003). Growth rate, condition, and shell shape of *Mytilus galloprovincialis*: responses to wave exposure. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 197-209.
- Stirling, H., & Okumus, I. (1994). Growth, mortality and shell morphology of cultivated mussel (*Mytilus edulis*) stocks cross-planted between two Scottish sea lochs. *Marine Biology*, 119, 115-123.
- Suchanek, T.H. (1985). Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: Moore, P.G. & Seed, R. (eds). *The ecology of rocky coasts*, Columbia University Press, New York. pp. 70-96.
- Tanaka, M. O. (2005). Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(1), 115-119.
- Tanaka, M. O., & Magalhães, C. A. (1999). Morphometric species recognition in *Brachidontes darwinianus* e *Brachidontes solisianus* (Bivalvia: Mytilidae). *The Veliger*, 42(3), 267-274.
- Tanaka, M. O., & Magalhães, C. A. (2002). Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 151-158.

Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(10), 803–813.

van de Koppel, J., Gascoigne, J. C., Theraulaz, G., Rietkerk, M., Mooij, W. M. & Herman, P. M. J. (2008). Experimental evidence for spatial self-organization and its emergent effects in mussel bed ecosystems. *Science*, 322, 739–742.

Whitman, D.W., & Agrawal, A.A. (2009). What is phenotypic plasticity and why is it important? In: Whitman, A.A., & Ananthakrishnan, T.N. (eds). *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers: Enfield, pp. 1-63.

**Apêndice 1.** Tabela com os resultados das regressões lineares simples das relações entre altura-comprimento (*SHxSL*) e largura-comprimento (*SWxSL*) para cada uma das amostras das espécies estudadas (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). Os parâmetros da regressão também estão contidos na tabela: (k) intercepto; ( $\beta$ ) coeficiente de inclinação da relação; ( $r^2$ -adj) coeficiente de determinação ajustado; (p) probabilidade de significância.

Praia	Espécie	Hummock	Amostra	n	<i>SHxSL</i>				<i>SWxSL</i>			
					k	$\beta$	$r^2$ -adj	P	k	$\beta$	$r^2$ -adj	P
Barra	B.dar	sem	1	174	-0,155	0,908	0,991	< 0,01	-0,448	0,999	0,994	< 0,01
Barra	B.dar	sem	2	141	-0,174	0,925	0,991	< 0,01	-0,433	0,989	0,994	< 0,01
Barra	B.dar	sem	3	156	0,139	0,901	0,990	< 0,01	-0,447	1,010	0,991	< 0,01
Barra	B.dar	sem	4	231	-0,180	0,922	0,993	< 0,01	-0,431	0,988	0,993	< 0,01
Barra	B.dar	sem	5	117	-0,104	0,869	0,975	< 0,01	-0,405	0,965	0,990	< 0,01
Barra	B.dar	com	6	286	-0,162	0,910	0,988	< 0,01	-0,439	0,990	0,993	< 0,01
Barra	B.dar	com	7	249	-0,188	0,940	0,991	< 0,01	-0,440	0,991	0,992	< 0,01
Barra	B.dar	com	8	158	-0,138	0,895	0,991	< 0,01	-0,438	0,998	0,992	< 0,01
Barra	B.dar	com	9	143	-0,161	0,904	0,989	< 0,01	-0,430	0,984	0,994	< 0,01
Barra	B.dar	com	10	218	-0,132	0,888	0,991	< 0,01	-0,435	0,995	0,995	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	11	389	-0,170	0,890	0,977	< 0,01	-0,440	0,989	0,961	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	12	261	-0,142	0,853	0,953	< 0,01	-0,362	0,971	0,958	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	13	395	-0,028	0,699	0,969	< 0,01	-0,398	1,027	0,978	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	14	312	-0,167	0,875	0,952	< 0,01	-0,499	1,027	0,951	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	15	371	-0,148	0,889	0,981	< 0,01	-0,468	1,033	0,977	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	16	506	-0,139	0,867	0,971	< 0,01	-0,563	1,092	0,965	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	17	332	-0,123	0,822	0,931	< 0,01	-0,356	0,960	0,952	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	18	516	-0,048	0,721	0,968	< 0,01	-0,419	1,041	0,978	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	19	337	-0,346	1,047	0,906	< 0,01	•	•	•	•
Mataraz	B.dar	com	20	357	-0,147	0,880	0,984	< 0,01	-0,467	1,032	0,979	< 0,01
Barra	B.sol	sem	1	532	-0,068	0,749	0,956	< 0,01	-0,449	1,082	0,968	< 0,01
Barra	B.sol	sem	2	706	-0,108	0,784	0,935	< 0,01	-0,377	0,979	0,929	< 0,01
Barra	B.sol	sem	3	998	-0,128	0,783	0,941	< 0,01	-0,412	1,017	0,939	< 0,01
Barra	B.sol	sem	4	455	-0,029	0,702	0,953	< 0,01	-0,383	1,029	0,955	< 0,01
Barra	B.sol	sem	5	882	-0,127	0,789	0,906	< 0,01	-0,428	1,031	0,923	< 0,01
Barra	B.sol	com	6	601	-0,060	0,731	0,921	< 0,01	-0,432	1,048	0,932	< 0,01
Barra	B.sol	com	7	646	-0,080	0,763	0,926	< 0,01	-0,390	1,003	0,925	< 0,01
Barra	B.sol	com	8	804	-0,078	0,744	0,937	< 0,01	-0,424	1,041	0,925	< 0,01
Barra	B.sol	com	9	452	-0,047	0,721	0,948	< 0,01	-0,406	1,042	0,953	< 0,01
Barra	B.sol	com	10	689	-0,083	0,737	0,806	< 0,01	-0,353	0,954	0,843	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	11	661	-0,093	0,740	0,937	< 0,01	-0,410	0,944	0,944	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	12	846	-0,116	0,767	0,933	< 0,01	-0,347	0,936	0,927	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	13	779	-0,049	0,706	0,956	< 0,01	-0,424	1,049	0,969	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	14	688	-0,085	0,757	0,968	< 0,01	-0,450	1,075	0,981	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	15	757	-0,051	0,708	0,922	< 0,01	-0,383	0,970	0,934	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	16	618	-0,068	0,727	0,935	< 0,01	-0,296	0,892	0,928	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	17	886	-0,014	0,666	0,951	< 0,01	-0,408	1,021	0,968	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	18	624	-0,046	0,721	0,962	< 0,01	-0,412	1,037	0,973	< 0,01

• Amostra foi considerada como outliers sendo então excluída das análises.

**Apêndice 2.** Tabela com os resultados das regressões lineares simples das relações entre volume-comprimento ( $VxSL$ ) para os métodos de projeção em paralelepípedo ( $VxSL$ ) e análise de imagens ( $VxSL$ ) para cada uma das amostras das espécies estudadas (*B. darwinianus* e *B. solisianus*). Os parâmetros da regressão também estão contidos na tabela: (k) intercepto; ( $\beta$ ) coeficiente de inclinação da relação; ( $r^2$ -adj) coeficiente de determinação ajustado; (p) probabilidade de significância.

Praia	Specie	Hummock	Amostra	n	$Vp \times SL$				$Vim \times SL$			
					k	$\beta$	$r^2$ -adj	P	k	$\beta$	$r^2$ -adj	P
Barra	B.dar	sem	1	174	-0,696	2,907	0,998	< 0,01	-1,163	3,113	0,994	< 0,01
Barra	B.dar	sem	2	141	-0,693	2,914	0,998	< 0,01	-1,145	3,084	0,994	< 0,01
Barra	B.dar	sem	3	156	-0,675	2,910	0,997	< 0,01	-1,125	3,150	0,990	< 0,01
Barra	B.dar	sem	4	231	-0,701	2,912	0,998	< 0,01	-1,146	3,086	0,993	< 0,01
Barra	B.dar	sem	5	117	-0,683	2,858	0,997	< 0,01	-1,135	3,014	0,991	< 0,01
Barra	B.dar	com	6	286	-0,702	2,904	0,998	< 0,01	-1,166	3,096	0,992	< 0,01
Barra	B.dar	com	7	249	-0,697	2,933	0,998	< 0,01	-1,162	3,097	0,991	< 0,01
Barra	B.dar	com	8	158	-0,682	2,897	0,998	< 0,01	-1,134	3,121	0,991	< 0,01
Barra	B.dar	com	9	143	-0,704	2,888	0,997	< 0,01	-1,153	3,067	0,994	< 0,01
Barra	B.dar	com	10	218	-0,685	2,889	0,998	< 0,01	-1,137	3,114	0,994	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	11	389	-0,730	2,878	0,991	< 0,01	-1,169	3,081	0,961	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	12	261	-0,681	2,833	0,991	< 0,01	-0,987	3,055	0,953	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	13	395	-0,700	2,723	0,994	< 0,01	-0,924	3,187	0,978	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	14	312	-0,763	2,905	0,984	< 0,01	-1,231	3,210	0,946	< 0,01
Mataraz	B.dar	sem	15	371	-0,693	2,913	0,994	< 0,01	-1,112	3,193	0,973	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	16	506	-0,742	2,957	0,990	< 0,01	-1,226	3,395	0,963	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	17	332	-0,696	2,780	0,990	< 0,01	-0,991	2,986	0,945	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	18	516	-0,701	2,778	0,991	< 0,01	-0,939	3,254	0,975	< 0,01
Mataraz	B.dar	com	19	337	•	•	•	•	•	•	•	•
Mataraz	B.dar	com	20	357	-0,701	2,907	0,995	< 0,01	-1,116	3,209	0,975	< 0,01
Barra	B.sol	sem	1	532	-0,686	2,832	0,991	< 0,01	-1,010	2,387	0,967	< 0,01
Barra	B.sol	sem	2	706	-0,719	2,774	0,982	< 0,01	-1,074	2,186	0,926	< 0,01
Barra	B.sol	sem	3	998	-0,739	2,802	0,983	< 0,01	-1,071	2,248	0,936	< 0,01
Barra	B.sol	sem	4	455	-0,680	2,733	0,989	< 0,01	-0,979	2,268	0,952	< 0,01
Barra	B.sol	sem	5	882	-0,734	2,821	0,976	< 0,01	-1,077	2,267	0,917	< 0,01
Barra	B.sol	com	6	601	-0,714	2,778	0,979	< 0,01	-1,048	2,310	0,929	< 0,01
Barra	B.sol	com	7	646	-0,702	2,782	0,978	< 0,01	-1,050	2,238	0,919	< 0,01
Barra	B.sol	com	8	804	-0,716	2,786	0,980	< 0,01	-1,044	2,296	0,924	< 0,01
Barra	B.sol	com	9	452	-0,690	2,772	0,989	< 0,01	-1,002	2,297	0,950	< 0,01
Barra	B.sol	com	10	689	-0,744	2,695	0,947	< 0,01	-1,079	2,091	0,831	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	11	661	-0,779	2,722	0,984	< 0,01	-1,139	2,169	0,942	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	12	846	-0,760	2,699	0,980	< 0,01	-1,109	2,056	0,921	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	13	779	-0,718	2,754	0,989	< 0,01	-1,029	2,306	0,966	< 0,01
Mataraz	B.sol	sem	14	688	-0,704	2,831	0,993	< 0,01	-1,027	2,371	0,980	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	15	757	-0,757	2,679	0,981	< 0,01	-1,113	2,141	0,932	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	16	618	-0,746	2,619	0,984	< 0,01	-1,092	1,967	0,925	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	17	886	-0,734	2,690	0,989	< 0,01	-1,052	2,251	0,965	< 0,01
Mataraz	B.sol	com	18	624	-0,701	2,760	0,992	< 0,01	-1,027	2,291	0,972	< 0,01

• Amostra foi considerada como outliers sendo então excluída das análises.

#### *4. Mexilhões como engenheiros ecossistêmicos em pequena escala: efeitos estruturais na fauna associada*

---

##### *4.1 Introdução*

Engenheiros ecossistêmicos são organismos capazes de criar, manter ou modificar os habitats presentes na paisagem (Jones et al., 1994; Jones et al., 1997). A presença destes organismos adiciona complexidade física ao ambiente que, direta ou indiretamente, aumenta a heterogeneidade ambiental e influencia a disponibilidade de recursos para outras espécies (Jones et al., 1994; Jones et al., 1997; Jones et al., 2010; Byers et al., 2006). Quando criam manchas com condições diferentes das pré-existentes, espécies engenheiras podem remodelar a paisagem em diversas escalas e influenciar a distribuição de espécies (Jones et al., 1997; Wright et al., 2002; Wright et al., 2006; Braeckman et al., 2014). Apesar da complexa rede de causas e efeitos dificultar o desenvolvimento de generalizações (Wright & Jones, 2006; Gutiérrez & Jones, 2008; Olff et al., 2009; Nishijima et al., 2016), em geral, engenheiros são considerados facilitadores que favorecem a diversidade biológica tanto em seu aspecto taxonômico (Wright et al., 2002; Bruno et al., 2003; Wright et al., 2004; Wright et al., 2016) quanto funcional (Erwin, 2008; Donadi et al., 2015). Engenheiros ecossistêmicos podem ter fortes efeitos ecossistêmicos como é o caso de outros processos ecológicos bem conhecidos (e.g., cascatas tróficas), de forma que estes facilitadores podem potencialmente contrabalancear os efeitos negativos da atividade humana (Hastings et al., 2007; Romero et al., 2014) e das mudanças climáticas na fauna associada (Wright & Jones, 2006; McAfee et al., 2016). Conseqüentemente,

engenheiros ecossistêmicos têm atraído a atenção de estudos voltados a elaboração de estratégias de gerenciamento e monitoramento ambiental (Bruno et al., 2003; Hastings et al., 2007; Braeckman et al., 2014; Sanders et al., 2014).

Dominantes em comunidades de costões rochosos de todo o mundo, (Seed, 1968; Suchanek, 1985; Seed, 1996) mexilhões são reconhecidamente engenheiros ecossistêmicos (Gutierrez et al., 2003; Adami et al., 2004; Jones et al., 2010; Romero et al., 2014). Os efeitos de engenharia destes organismos são decorrentes da atividade biológica (e.g., consumo de larvas por filtragem e biodepósito criados pelo acúmulo de fezes e pseudofezes), e, principalmente, da complexidade estrutural adicionada pelo aglomerado de conchas (Crooks & Khim, 1999; Seed, 1996; Gutiérrez et al., 2003). Apesar de inicialmente deslocarem outras espécies por exclusão competitiva (Paine & Levin, 1981), a estrutura física adicionada fornece substrato secundário que facilita a fixação de organismos (Kostylev et al., 2001; Adami et al., 2004), disponibiliza refúgios contra predadores e estresse físico (e.g., reduz os efeitos da ação das ondas e dessecação) e interferem no transporte de partículas e solutos no ambiente (e.g., altera hidrodinâmica e aumenta estabilização do sedimento) (Seed, 1996; Crooks & Khim, 1999; Gutiérrez et al., 2003; Borthagaray & Carranza, 2007; Prado & Castilla, 2006; Ape et al., 2018). Seus efeitos podem diferir em diferentes escalas espaciais devido a combinações peculiares com características ambientais dentro da paisagem (e.g., variação latitudinal, ação das ondas e amplitude da maré) (Seed, 1968; Suchanek, 1985; Kostylev & Erlandson, 2001; Ape et al., 2018). A estrutura física adicionada é de fato a principal responsável

por disponibilizar condições diferentes das preexistentes (Crooks & Khim, 1999; Prado & Castilla, 2006; Adami et al., 2004; Borthagaray & Carranza, 2007), ao ponto de permitir que comunidades inteiras existam quando comparado as existentes nas manchas nuas do costão rochoso (Silliman et al., 2011).

Assim como para outros engenheiros ecossistêmicos (Jones et al., 2010), a estrutura física adicionada por mexilhões é influenciada por processos densidade-dependentes (Kostylev & Erlandson, 2001). Através da competição intraespecífica, estes processos podem determinar as taxas de crescimento e resistência das manchas a distúrbios (Tokeshi & Romero, 1995; Menge et al., 2008), afetando a área superficial disponível para a fauna (Bothagaray & Carranza, 2007). Por exemplo, o número de indivíduos, através do tamanho das manchas, afeta a estrutura da fauna associada (Tsuchida & Nishihira, 1985), enquanto as taxas de crescimento, através da ocupação de espaço, afetam a sucessão da comunidade de costões rochosos (Tokeshi & Romero, 1995; Tanaka & Magalhaes, 2002). Mesmo em escala reduzida (e.g., 10 cm) os processos densidade-dependentes podem desencadear alta variação na estrutura física e afetar as interações biológicas (e.g. competição) e abióticas individuais (e.g., topografia e hidrodinâmica) (Lawrie & McQuaid, 2001). Em pequena escala, estudos indicam que a fauna é influenciada principalmente pela estrutura adicionada pelos traços individuais das conchas (e.g., tamanho individual) e pelas características estruturais dos agregados (e.g., número de indivíduos) (Commito & Rusignuolo, 2000; Gutiérrez et al., 2003; McAfee et al., 2016). Estes estudos tradicionalmente utilizam a densidade ( $N$ ) como medida de

adensamento, calculada como a razão entre o número de indivíduos e área amostral, esta medida considera o espaço bidimensional como recurso limitante para os indivíduos. Entretanto, os recursos limitantes para os mexilhões não são bidimensionais e as interações competitivas frequentemente envolvem comportamento complexo e mecanismos fisiológicos (Begon et al., 1986). Além disso, o espaço bidimensional não incorpora os efeitos da formação de múltiplas camadas de indivíduos na relação entre a densidade e a estrutura física adicionada.

Os padrões de recrutamento e assentamento dos mexilhões (McGrath et al., 1988; Le Corre et al., 2013) frequentemente resultam na formação de múltiplas camadas de indivíduos no leito (Seed & Suchanek, 1992), que podem ocorrer de forma extensa ou mesmo em microescala (cm) nos costões rochosos. Estas camadas adicionam espaço tridimensional aos mexilhões, influenciando processos densidade-dependentes que afetam a morfologia (e.g., comprimento) e o número de mexilhões no local (Hughes & Griffiths, 1988; Fréchette & Lefaivre, 1990; Fréchette et al., 1992; Guíñez & Castilla, 1999, 2001). Além disso, Commito & Rusignuolo (2000), trabalhando com populações de *Mytilus edulis* em fundos arenosos, indicam que a formação de camadas influencia a dimensão fractal topográfica ao adicionar estrutura física aos leitos. Além de aumentar a área superficial disponível (Morse et al., 1985), a adição destas estruturas influencia a hidrodinâmica (Gutiérrez et al., 2015), a sedimentação e a disponibilidade de recursos microtopográficos (Crooks & Khim, 1999). Portanto, não considerar os efeitos da formação de camadas pode resultar em

inabilidade em detectar os reais padrões de distribuição da fauna associada a mexilhões.

Focados em avaliar os efeitos da densidade de indivíduos na massa, ou biomassa, média por unidade de área (“*self-thinning*”), Guiñez & Castilla (1999; 2001), trabalhando com mexilhões e tunicados na costa do Chile, desenvolveram um modelo tridimensional que incorpora a formação de camadas através das medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ), que é a densidade de indivíduos se estes ocupassem apenas uma camada, e o número de camadas ( $L$ ). Quando comparadas às medidas de densidade, estas duas medidas juntas explicam maior variação e são mais adequadas para avaliar os efeitos densidade dependentes nas manchas de mexilhões (Filgueira et al., 2008; Cubillo et al., 2012b). Além disso, a medida do número de camadas ( $L$ ) pode incorporar os efeitos da estrutura física adicionada pelo empacotamento de mexilhões em múltiplas camadas. Prado & Castilla (2006), trabalhando com a fauna associada a populações de *Perumytilus purpuratus* na costa Chilena, utilizaram esta medida ( $L$ ). Entretanto, estes autores restringiram-se a comparar os efeitos das camadas ao da presença/ausência de algas nas manchas e a variação na hidrodinâmica e sedimentação local. Não conhecemos estudos que utilizaram as medidas de densidade efetiva e número de camadas para avaliar os efeitos na fauna associada, e ainda comparar a performance destas medidas as medidas tradicionais de adensamento (densidade e comprimento individual).

Nos costões rochosos do sudeste brasileiro, duas espécies de mexilhões geralmente dominam a zona entremarés, *Brachidontes darwinianus* (Orbigny,

1846) e *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) (Tanaka, 2005). *B. darwinianus* geralmente encontra-se associado a locais com água doce, seja em estuários ou em costões onde haja escoamento de água doce, enquanto *B. solisianus* ocorre com maior frequência e ganha espaço em direção ao mar (Nalesso, 1992; Tanaka, 2005). Quando coocorrem, geralmente há uma partição espacial do costão, com dominância de *B. darwinianus* no entremarés inferior e regiões com menor salinidade e *B. solisianus* no entremarés superior e em regiões com maior salinidade (Nalesso, 1988, Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Devido às características ecológicas e habitat dominante, *B. darwinianus* atinge maiores tamanhos e apresenta taxas altas de crescimento e recuperação do espaço, já *B. solisianus* atinge menores tamanho e menores taxas de crescimento e recuperação (Tanaka & Magalhães, 2002; Tanaka, 2005). Embora as diferentes condições de dessecação, salinidade e disponibilidade de alimento não permitam comparações entre a fauna associada a *B. darwinianus* e *B. solisianus* (Suchanek, 1985), estas duas espécies simpátricas de mexilhões são controladas por processos densidade dependentes distintos que serão úteis para o objetivo do estudo.

Portanto, neste estudo nós avaliamos como processos densidade dependentes mediados pela adição de estrutura física nos costões influenciam a macrofauna associada a mexilhões em costões rochosos tropicais. Para isso testamos (i) a performance de diferentes medidas densidade dependentes (densidade, densidade efetiva, número de camadas, tamanho individual e coeficiente de variação do tamanho individual) em explicar a variação na

macrofauna associada as manchas de *B. darwinianus* e *B. solisianus* (ii) se o método pelo qual as medidas de densidade efetiva e o número de camadas, são obtidas influencia sua performance (iii) a performance da medida de sedimentação que reflete os efeitos da estrutura física e atividade biológica (biodepósitos) dos mexilhões. Este estudo é baseado no conceito de engenharia ecossistêmica, podendo adicionar conhecimentos integrativos e comparativos (Jones et al., 1997; Romero et al., 2014) de considerável valor para a conservação e gerenciamento (Wright & Jones, 2006; Caliman et al., 2013).

## **4.2 Materiais e métodos**

### *4.2.1 Procedimento amostral*

A amostragem foi conduzida durante as marés baixas no inverno austral (Agosto) de 2014. Em cada uma das praias, nas zonas do entremarés, dez quadrantes de 10 x 10 cm (100 cm<sup>2</sup>) foram raspados no meio das faixas de domínio monoespecífico de *B. darwinianus* e dez amostras nas faixas de domínio monoespecífico de *B. solisianus*. Em cada costão, um trecho com 10 m foi selecionado na faixa de domínio de cada espécie e cinco pontos selecionados aleatoriamente. Então, o local mais próximo ao ponto sorteado que apresentasse aglomerados de mexilhões em múltiplas camadas (“*hummocks*”) foi amostrado. As outras cinco amostras foram coletadas em áreas imediatamente adjacentes, sem a ocorrência de *hummocks*. Estes aglomerados oferecem oportunidade para estudos focados em avaliar efeitos do adensamento de indivíduos em múltiplas camadas em populações sésseis de costões rochosos (Bertness et al.,

1998). Além disso, é esperado que nas áreas adjacentes, sem a presença de hummocks, o número de indivíduos seja inferior, fornecendo um gradiente de densidade que permita avaliar os efeitos do adensamento.

Os mexilhões, o sedimento e a macrofauna associada foram raspados da rocha usando uma espátula. Posteriormente, inseridos em potes plásticos devidamente etiquetados, onde foram fixados e transportados até o Laboratório do Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos-SP. No laboratório todo o material foi lavado em peneira de malha 250  $\mu\text{m}$ . Após separados, os mexilhões foram contados e o comprimento de cada indivíduo medido com paquímetro (precisão = 0,01 mm). Devido ao tamanho reduzido e aos mínimos efeitos de compressão dentro do leito, indivíduos menores que 4 mm foram considerados como recrutas e não entraram em nenhuma das estimativas (Iwasaki, 1994). Já a macrofauna retida foi separada do material remanescente com auxílio de microscópio e identificados até o menor nível taxonômico possível (Apêndice 1). Por fim, o peso seco do sedimento por amostra foi obtido ao secar o material remanescente em estufa a 60°C até que o peso se estabilizar.

#### 4.2.2 Medidas de adensamento

Para avaliar como o adensamento de indivíduos explica a variação nos descritores da macrofauna associada as espécies de mexilhões *B. darwinianus* e *B. solisianus*, utilizamos a medida de densidade ( $N$ ). Tradicionalmente utilizada, esta medida é baseada na razão entre o número de indivíduos dentro da amostra ( $n$ ) e a área amostral ( $A$ ) ( $N = n/A$ ). A densidade por amostra foi

estabelecida ( $N$ ; número de indivíduos por 100 cm<sup>2</sup>) através da contagem do número de indivíduos presentes em cada amostra.

Porém, devido ao empacotamento de indivíduos em múltiplas camadas, a medida de densidade pode não ser a que melhor expressa as características estruturais dos aglomerados de mexilhões (Guiñez & Castilla, 1999; 2001; Guínez, 2005). Na busca por melhor representar os efeitos do adensamento e da estrutura física adicionada nós utilizamos as medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ) e o número de camadas ( $L$ ). A densidade efetiva é obtida pela razão entre a densidade ( $N$ ) e a área superficial ocupada pelos indivíduos da amostra ( $S$ ) ( $N_e = N/S$ ) e representa a densidade esperada se os indivíduos da amostra ocorressem em uma única camada (Guiñez & Castillha, 2001). Já o número de camadas é obtido pela razão entre densidade ( $N$ ) e a densidade efetiva ( $N_e$ ) ( $L = N/N_e$ ) (Guiñez & Castilla, 1999; 2001).

Independentemente da medida ( $N_e$  ou  $L$ ), a estimativa da área superficial ocupada pelos indivíduos ( $S$ ) deve ser obtida (Guiñez et al., 2005). Seguindo Cubillo et al. (2012), utilizamos dois métodos para estimar  $S$ , sendo que ambos assumem que o eixo antero-posterior de cada mexilhão é disposto perpendicularmente ao substrato. O primeiro, o método de projeção em paralelepípedo, trata cada mexilhão como um paralelepípedo (Guiñez & Castilla, 1999, 2001), sendo obtido como o produto da largura e altura de cada indivíduo ( $SW \times SH$ ). A somatória das áreas de cada um dos indivíduos é então utilizada para calcular a área superficial ocupada pelos mexilhões de cada amostra ( $S_p$ ; cm<sup>2</sup>). Posteriormente, a densidade efetiva ( $N_{e-p} = N/S_p$ ), e o

número de camadas ( $L_p = N / N_{e-p}$ ), correspondentes ao método de projeção em paralelepípedo, foram calculados para cada amostra de acordo Guíñez & Castilla (2001).

No entanto, o método de projeção em paralelepípedo é considerado uma medida superestimada da área real ocupada pelos mexilhões da amostra, já que não considera a frequente sobreposição entre indivíduos (Filgueira et al., 2008). Filgueira e seus colaboradores (2008) propuseram então o método de análise de imagens. Neste caso, o uso da análise de imagens da projeção apical da concha sobre o substrato é utilizado para estimar a área individual ocupada por cada indivíduo. Aqui as estimativas do método de análise de imagens, foram obtidas fotografias digitais de subamostras de mexilhões com uma câmara Canon EOS Digital Rebel XT<sub>i</sub>, com resolução de 10,1 Mp (Fig. 13). Subamostras, focadas em cobrir a amplitude total de tamanhos (comprimento da concha) encontrada para *B. darwinianus* (35 indivíduos, variando em comprimento de 0,499 até 3,981 cm) e *B. solisianus* (20 indivíduos, variando em comprimento de 0,401 até 1,654 cm). A área individual projetada por cada indivíduo da subamostra foi então obtida com o auxílio do programa de análise de imagens Image J (Schneider et al., 2012). Posteriormente, a área individual dos mexilhões amostrados foi estimada pela equação alométrica que relaciona a área ocupada ( $s$ ) e a largura das conchas ( $SW$ ) dos indivíduos da subamostra (*B. darwinianus*:  $\log s = 0,019 \times \log SW^{1,813}$ ,  $N = 35$ ,  $R^2 = 0,99$ ,  $P = 0,006$ ; *B. solisianus*:  $\log s = -0,203 \times \log SW^{1,472}$ ,  $N = 20$ ,  $R^2 = 0,97$ ,  $P < 0,0001$ ) (ver Capítulo 1 e 2). A área total ocupada pelos indivíduos da amostra ( $S_{im}$ ; cm<sup>2</sup>) foi estimada pela soma das

áreas individuais ( $s$ ) dos mexilhões de cada amostra. A densidade efetiva ( $N_{e-im} = N / S_{im}$ ) e o número de camadas ( $L_{im} = N / N_{e-im}$ ), correspondentes ao método de análise de imagens, foram então calculados.



**Figura 13.** Exemplo de imagens da projeção apical da concha de *B. darwinianus* utilizada para estimar a área individual pelo método de análise de imagens.

#### 4.2.3 Análise de Dados

Para avaliar a performance de diferentes medidas em explicar a variação na macrofauna associada, consideramos as seguintes medidas: densidade ( $N$ ); densidade efetiva ( $N_e$ ); número de camadas ( $L$ ), comprimento individual médio por amostra ( $SL$ ); coeficiente de variação do comprimento ( $CV-SL$ ) e a quantidade de sedimento na amostra ( $LnSed$ ). Antes de realizarmos as análises utilizamos o coeficiente de correlação de Pearson ( $P < 0.05$ ) para testar a correlação entre as variáveis. Para *B. darwinianus*, as variáveis comprimento individual médio por amostra ( $SL$ :  $r^2 = -0.610$ ) e sedimentação ( $LnSed$ :  $r^2 = 0.834$ ) foram correlacionadas com as medidas relacionadas ao número de indivíduos na amostra e não entraram nas análises posteriores. Já para *B. solisianus* o

comprimento médio por amostra foi correlacionado com as medidas relacionadas ao número de indivíduos ( $r^2 = -0.738$ ) e ficou fora dos modelos.

Como descritores da estrutura da macrofauna associada consideramos as seguintes variáveis: abundância total, riqueza de táxons por rarefação (Sanders, 1968; Hurlbert, 1971) e os índices de diversidade de Shannon e de Gini-Simpson. A abundância representa o número de indivíduos da macrofauna por amostra (100 cm<sup>2</sup>). Nós usamos o índice de Shannon e o índice de Gini-Simpson pelas diferenças entre os índices em relação ao peso dado aos táxons dominantes e raros (Jost, 2006).

Para testar a performance de diferentes medidas em explicar a variação na macrofauna associada, nós utilizamos regressões lineares múltiplas de mínimos quadrados ordinários. Para isso, os descritores da macrofauna (abundância, riqueza por rarefação e índices de diversidade) foram tratados como variáveis dependentes e as medidas de arquitetura estrutural ( $N$ ,  $CV-SL$  e  $LnSed$ ) tratadas como variáveis independentes, conforme a equação 1.

$$\text{Descritor Macrofauna} = k + \beta_1 \log N + \beta_2 \log CVSL + \beta_3 \log Sed \quad (1)$$

Para avaliar a performance das medidas que incorporam a formação de múltiplas camadas, a medida de densidade foi substituída pelas medidas de densidade efetiva e número de camadas ( $N_e + L$ ), no modelo linear múltiplo (equação 2):

$$\text{Descritor Macrof.} = k + \beta_1 \log N_e + \beta_2 \log L + \beta_3 \log CVSL + \beta_4 \log Sed \quad (2)$$

O método pelo qual  $N_e$  e  $L$  foram obtidos também foi avaliado em relação à capacidade em descrever a variação nos descritores da macrofauna. Portanto, as análises foram realizadas com as medidas obtidas pelos métodos de projeção em paralelepípedo ( $N_{e-p} + L_p$ ) (Guiñez & Castilla, 1999; 2001) e análise de imagens ( $N_{e-im} + L_{im}$ ) (Filgueira et al., 2008).

Para todas as regressões, os gráficos dos resíduos em função dos valores esperados foram inspecionados visualmente para detectar tendências provocadas pela violação das premissas ou qualquer outro parâmetro não considerado no modelo (Box et al., 1978). Além disso, utilizamos a padronização dos resíduos para detectar possíveis outliers, os quais foram definidos como pontos distantes mais do que três desvios padrões da média dos resíduos (Lauzon-Guay et al., 2005)

Para avaliar a capacidade destas medidas em explicar a variação na composição da macrofauna usamos a Análise de Correspondência Canônica (ACC). A análise de correspondência canônica foi realizada usando o software R (R Development Core Team 2007), com o uso da função *cca* (Análise de Correspondência Canônica) do pacote “vegan” (Oksanen et al., 2009)

Em todos os casos, antes de realizarmos as análises as suposições normalidade foram checadas (Kolmogorov-Smirnov); nós usamos a transformação de  $\text{Log}(x+1)$  quando necessário. As variáveis que representam a arquitetura estrutural foram previamente selecionadas através do teste de correlação de Pearson ( $P < 0.05$ ), ausência de outliers e teste de normalidade

(Legendre & Legendre, 1998). Todas as variáveis ambientais foram previamente normalizadas para a ACC e os dados de abundância foram log-transformados.

### 4.3 Resultados

#### 4.3.1 Arquitetura estrutural

Um total de 5.685 indivíduos de *B. darwinianus* e 12.689 indivíduos de *B. solisianus* foram amostrados. A espécie *B. darwinianus* foi 2,5 vezes menor em densidade ( $N$ ) quando comparado a *B. solisianus*, apresentando coeficiente de variação 2 vezes maior (Tabela 9). A densidade efetiva em *B. darwinianus* foi 3,07 (projeção em paralelepípedo -  $N_{e-p}$ ) e 2,09 (análise de imagem -  $N_{e-im}$ ) vezes menor quando comparado a *B. solisianus*, com coeficiente de variação 2,170 e 1,647 vezes maior, respectivamente (Tabela 9). Independentemente da espécie, a densidade efetiva obtida pelo método de projeção em paralelepípedo foi menor do que quando obtida pela análise de imagens ( $N_{e-p} < N_{e-im}$ , teste unilateral de Wilcoxon, *B. darwinianus*:  $P < 0,005$ ; *B. solisianus*:  $P < 0,0001$ ). Em relação ao número de camadas, *B. darwinianus* foi 1,27 ( $L_p$ ) e 1,17 ( $L_{im}$ ) vezes maior quando comparado a *B. solisianus*, com coeficiente de variação 2,260 e 2,750 vezes maior, respectivamente (Tabela 9). Também observamos valores maiores para as duas espécies quando estas medidas foram obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo ( $L_p > L_{im}$ , teste unilateral de Wilcoxon para ambas as espécies:  $P < 0,0001$ ) (Tabela 9). Todas as medidas de adensamento apresentaram maior coeficiente de variação nas amostras de *B. darwinianus* quando comparado as amostras de *B. solisianus* (Tabela 9).

O comprimento individual médio dos mexilhões em cada uma das amostras de *B. darwinianus* foi 1,584 vezes maior do que nas amostras de *B. solisianus* (Tabela 9). O coeficiente de variação do comprimento também foi obtido para cada uma das amostras e utilizado como medida relacionada aos traços individuais das conchas dos mexilhões aqui estudados. Neste caso, *B. darwinianus* mostrou maior variação no tamanho quando comparado a *B. solisianus*, apresentando coeficiente de variação 1,391 vezes maior (Tabela 9). A quantidade de sedimento encontrada por amostra foi em média 1,342 vezes maior em *B. darwinianus* quando comparado a *B. solisianus*, com variação 2,362 vezes maior nas amostras da primeira espécie.

**Tabela 9.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP; Coeficiente de Variação=CV) e valores Mínimos (Min.) e Máximos (Máx.) das medidas de arquitetura estrutural dos leitos de mexilhões (densidade  $N$ , ind./cm<sup>2</sup>; densidade efetiva  $N_e$ , ind./cm<sup>2</sup>; número de camadas  $L$ ; comprimento individual médio por amostra  $SL$ , cm; coeficiente de variação do comprimento médio  $CV-SL$ ; quantidade de sedimento por amostra, gramas); para os dois métodos do estudo (projeção em paralelepípedo e análise de imagens) e para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

Medidas	<i>Brachidontes darwinianus</i>					<i>Brachidontes solisianus</i>				
	Média	DP	CV	Mín.	Máx.	Média	DP	CV	Mín.	Máx.
$N$	2,840	1,200	0,420	1,170	5,240	7,050	1,490	0,210	4,550	10,00
$N_{e-p}$	2,170	1,020	0,470	0,950	5,000	6,680	1,450	0,220	4,150	9,650
$N_{e-im}$	2,520	0,790	0,313	1,320	4,480	7,330	1,360	0,190	4,710	9,890
$L_p$	1,360	0,430	0,310	0,900	2,480	1,060	0,130	0,120	0,860	1,310
$L_{im}$	1,130	0,360	0,320	0,710	2,070	0,960	0,110	0,120	0,800	1,180
$SL$	1,276	0,121	0,095	0,799	1,941	0,805	0,112	0,139	0,661	0,973
$CV-SL$	0,217	0,050	0,230	0,118	0,292	0,156	0,051	0,325	0,076	0,244
$LnSed$	43,661	57,146	1,309	1,058	199,811	32,516	18,027	0,554	10,182	77,283

#### 4.3.2 Descritores da Macrofauna

Um total de 3.517 indivíduos foram amostrados associados a *B. darwinianus* e 5.761 associados a *B. solisianus*. Nas amostras de *B. darwinianus* encontramos 49 táxons, sendo que os dominantes foram Capitellidae (26,78%),

Nematoda (17,63), Actiniidae (9,75), *Parhyale hawaiiensis* (9,58) e *Balanus sp.* (7,99) (Apêndice 1). Já nas amostras de *B. solisianus* encontramos 60 táxons, sendo que os dominantes foram Nematoda 52,75%, Capitellidae 11,30%, Actiniidae 7,89% e *Lottia sp.* 5,97% (Apêndice 1). A abundância média de indivíduos e a riqueza por rarefação foi 1,681 e 1,758 vezes menor, respectivamente, nas amostras de *B. darwinianus* quando comparado a *B. solisianus* (Tabela 10). Em relação aos índices de diversidade, os índices de Shannon e de Gini-Simpson foram similares para *B. darwinianus* e *B. solisianus* (Tabela 10). *B. darwinianus* apresentou menor coeficiente de variação em todos os descritores da macrofauna quando comparado a *B. solisianus*.

**Tabela 10.** Medidas de tendência central (média) e de dispersão dos dados (Desvio Padrão=DP; Coeficiente de Variação=CV) e valores Mínimos (Mín.) e Máximos (Máx.) dos descritores da macrofauna associada: Abundância; Riqueza por Rarefação; Índice de Shannon; Índice de Gini-Simpson, para as duas espécies do estudo (*B. darwinianus* e *B. solisianus*).

Medidas	<i>Brachidontes darwinianus</i>					<i>Brachidontes solisianus</i>				
	Média	DP	CV	Mín.	Máx.	Média	DP	CV	Mín.	Máx.
<i>Abundância</i>	175,850	166,346	0,946	30,000	573,000	295,722	162,797	0,551	88,00	767,00
<i>Riq. Raref.</i>	6,792	1,645	0,242	3,998	11,191	11,941	4,426	0,371	6,486	20,00
<i>Ind. Shannon</i>	1,583	0,330	0,208	1,041	2,308	1,594	0,493	0,309	0,887	2,446
<i>Ind. Simpson</i>	0,707	0,094	0,133	0,551	0,841	0,632	0,179	0,283	0,297	0,882

#### 4.3.3 Estrutura física e descritores da macrofauna

##### *Abundância*

Para *B. darwinianus* os três modelos utilizados no estudo influenciaram a abundância da macrofauna associada. O modelo 1 (Eq. 1), com número mínimo de parâmetros possíveis e maior capacidade de explicação da variação na abundância (mod. 1: AIC = 8,793;  $r^2 = 0,615$ ), incluiu apenas a densidade como variável independente (Tabela 11). Neste caso, a densidade afetou

positivamente a abundância da macrofauna ( $\beta N = 1,757$ ), ou seja, quanto maior o número de mexilhões maior o número de indivíduos associados. Os modelos 2 e 3 (E.q 2 - projeção em paralelepípedo e análise de imagens) com número mínimo de variáveis independentes (AIC: mod. 2 = 11,944; mod. 3 = 11,661) também incluíram apenas as medidas: densidade efetiva e o número de camadas. Estes modelos apresentaram capacidade inferior ao modelo 1 em explicar a variação na abundância (mod. 2  $r^2 = 0,593$ ; mod. 3  $r^2 = 0,599$ ) (Tabela 11). Nos dois casos, a densidade efetiva e o número de camadas influenciaram positivamente a variável resposta, ou seja, quanto maior o número de mexilhões e a sobreposição espacial de indivíduos, maior o número de indivíduos associados aos mexilhões. Porém, quando obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo, a densidade efetiva e o número de camadas afetaram de forma similar a abundância (mod. 2:  $N_{e-p} = 1,774$  e  $L_p = 1,710$ ), enquanto, quando obtidas pelo método de análise de imagens, o número de camadas mostrou maior influência sobre a macrofauna (mod. 3:  $N_{e-im} = 1,590$  e  $L_{im} = 1,947$ ).

Para *B. solisianus* os três modelos influenciaram a abundância de organismos associados. Como as medidas de adensamento não influenciaram significativamente o descritor, independentemente do modelo, o ajuste com número mínimo de parâmetros possíveis e maior capacidade de explicação da variação na abundância (mod. 1, 2 e 3: AIC = 1,831;  $r^2 = 0,399$ ) incluiu apenas o coeficiente de variação do comprimento ( $CV-SL$ ) e a sedimentação ( $LnSed$ ) como variáveis independentes (Tabela 11). Neste caso, o coeficiente de variação do

comprimento influenciou significativamente de forma positiva a abundância ( $\beta$  CV-SL = 4,914), enquanto a sedimentação influenciou negativamente ( $\beta$  LnSed = -0,662) (Tabela 11).

**Tabela 11.** Parâmetros das análises de regressões múltiplas (Ln Abund. =  $k + \beta X_1 + \beta X_2 \dots$ ) dos três modelos testados, descrevendo as mudanças no logaritmo da abundância da macrofauna associada em função das variáveis independentes que podem entrar no modelo (densidade N; densidade efetiva Ne; número de camadas L; logaritmo da quantidade de sedimento por amostra LnSed; logaritmo do comprimento médio por amostra LnSL; coeficiente de variação do comprimento CV-SL) para as duas espécies do estudo.

Modelo	k	$\beta$ (N/Ne)	$\beta$ (L)	$\beta$ (LnSL)	$\beta$ (LnSed)	$\beta$ (CV-SL)	r <sup>2</sup>	P	AIC
<b><i>Brachidontes darwinianus</i></b>									
mod. 1	1,328	1,757		v.c.	v.c.	f.mod.	0,615	<0,001	8,793
mod 2	1,328	1,774	1,710	v.c.	v.c.	f.mod.	0,593	<0,001	11,944
mod 3	1,385	1,590	1,947	v.c.	v.c.	f.mod.	0,599	<0,001	11,661
<b><i>Brachidontes solisianus</i></b>									
mod 1	2,596	f.mod.		v.c.	-0,662	4,914	0,399	0,009	1,831
mod 2	2,596	f.mod.	f.mod.	v.c.	-0,662	4,914	0,399	0,009	1,831
mod 3	2,596	f.mod.	f.mod.	v.c.	-0,662	4,914	0,399	0,009	1,831

(v.c.) a variável não entrou no modelo por estar correlacionada a outras variáveis

(f.mod.) a variável entrou no modelo de regressão múltipla mas não entrou na seleção do modelo com melhor capacidade de explicar variação da variável resposta

### *Riqueza de Espécies por Rarefação*

Para *B. darwinianus* não conseguimos ajustar os modelos 1 e 3 aos dados de riqueza de espécies por rarefação e apenas o modelo 2 influenciou o descritor (mod. 2: P = 0,008) (Tabela 12). Para este modelo o melhor ajuste (mod. 2: AIC = 62,845; r<sup>2</sup> = 0,305), incluiu apenas o número de camadas obtido pelo método de projeção em paralelepípedo ( $L_p$ ), como variável independente. Neste caso,  $L_p$  afetou positivamente a riqueza por rarefação (mod. 2:  $\beta$  = 6,201), ou seja, quanto maior o número de camadas maior o número de espécies na amostra (Tabela 12). Este resultado indica ainda que o método pelo qual as medidas de densidade efetiva e número de camadas são obtidas podem influenciar a capacidade em avaliar os efeitos da estrutura física na macrofauna associada.

Para *B. solisianus* não conseguimos ajustar o modelo 1 aos dados. Nos modelos 2 e 3, o número de camadas (*L*) foi a única variável incluída nos modelos com melhor ajuste (mod. 2: AIC = 107,705 e  $r^2 = 0,131$ ; mod. 3: AIC = 108,49 e  $r^2 = 0,092$ ) (Tabela 12). Entretanto, independentemente do modelo, os efeitos negativos de *L* na riqueza de espécies por rarefação, não foram suficientes para resultar em padrões significativos (mod.2:  $P = 0,078$ ; mod. 3:  $P = 0,119$ ) (Tabela 12).

**Tabela 12.** Parâmetros das análises de regressões múltiplas ( $Riq. Rar. = k + \beta X_1 + \beta X_2...$ ) dos três modelos testados no estudo, descrevendo as mudanças na riqueza de espécies por rarefação da macrofauna associada em função das variáveis independentes que podem entrar no modelo (densidade *N*; densidade efetiva *Ne*; número de camadas *L*; logaritmo da quantidade de sedimento por amostra *LnSed*; logaritmo do comprimento médio por amostra *LnSL*; coeficiente de variação do comprimento *CV-SL*), para as duas espécies do estudo.

Modelo	k	$\beta$ (N/Ne)	$\beta$ (L)	$\beta$ (LnSL)	$\beta$ (LnSed)	$\beta$ (CV-L)	$r^2$	P	AIC
<b><i>Brachidontes darwinianus</i></b>									
mod. 1	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	80,349
mod. 2	5,83	n.s.	6,201	v.c.	v.c.	f.mod	0,305	0,008	62,845
mod. 3	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	80,349
<b><i>Brachidontes solisianus</i></b>									
mod. 1	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	108,400
mod. 2	12,801	f.mod	-36,418	v.c.	f.mod	f.mod	0,131	0,078	107,705
mod. 3	11,296	f.mod	-35,539	v.c.	f.mod	f.mod	0,092	0,119	108,490

(v.c.) a variável não entrou no modelo por estar correlacionada a outras variáveis.

(f.mod.) a variável entrou no modelo de regressão múltipla mas não entrou na seleção do modelo com melhor capacidade de explicar variação da variável resposta.

(s.ajust) não foi possível ajustar o modelo.

### Índices de Diversidade

Para *B. darwinianus* não conseguimos ajustar os modelos 1 e 3 para o índice de diversidade de Shannon. O modelo 2 com melhor ajuste incluiu apenas a medida  $L_p$  como variável independente (mod. 2: AIC = 15,961;  $r^2 = 0,085$ ) (Tabela 13). Entretanto, apesar dos efeitos positivos,  $L_p$  não influenciou significativamente o indicador da macrofauna ( $P = 0,113$ ) (Tabela 13). Em

relação ao índice de diversidade de Gini-Simpson, não conseguimos ajustar nenhum dos modelos aos dados para *B. darwinianus* (Tabela 13).

Para *B. solisianus* não conseguimos ajustar nenhum dos modelos ao índice de diversidade de Shannon. Por outro lado, fomos capazes de ajustar os modelos 2 e 3 aos dados do índice de diversidade de Gini-Simpson. Independentemente do modelo, o melhor ajuste incluiu as medidas de densidade efetiva, quantidade de sedimento e coeficiente de variação do comprimento como variáveis independentes (mod. 2: AIC = -2,869 e  $r^2 = 0,126$ ; mod. 3: AIC = -3,091 e  $r^2 = 0,137$ ). Entretanto, apesar dos efeitos negativos (mod. 2:  $\beta N_{e-p} = -0,815$  e  $\beta CV-SL = -2,992$ ; mod. 3:  $\beta N_{e-im} = -0,985$  e  $\beta CV-SL = -3,064$ ) e positivos (mod. 2:  $\beta LnSed = 0,532$ ; mod. 3:  $\beta LnSed = 0,556$ ) relacionados as variáveis independentes, nenhum dos modelos influenciou significativamente o indicador da macrofauna.

**Tabela 13.** Parâmetros das análises de regressões múltiplas (índ. diversidade =  $k + \beta X_1 + \beta X_2 \dots$ ) dos três modelos testados no estudo, descrevendo as mudanças nos índices de diversidade (Shannon e Gini-Simpson) da macrofauna associada em função das variáveis independentes que podem entrar no modelo (densidade N; densidade efetiva  $N_e$ ; número de camadas L; logaritmo da quantidade de sedimento por amostra LnSed; logaritmo do comprimento médio por amostra LnSL; coeficiente de variação do comprimento CV-SL) para as duas espécies do estudo.

Modelo	k	$\beta$ (N/ $N_e$ )	$\beta$ (L)	$\beta$ (LnSL)	$\beta$ (LnSed)	$\beta$ (CV-SL)	r <sup>2</sup>	P	AIC
<b><i>Brachidontes darwinianus</i></b>									
<i>Índice de Shannon</i>									
mod. 1	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	16,033
mod. 2	1,468	f.mod	0,993	vc	vc	fm	0,085	0,113	15,961
mod. 3	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	16,033
<i>Índice de Simpson</i>									
mod. 1	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	-34,112
mod. 2	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	-34,112
mod. 3	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	-34,112
<b><i>Brachidontes solisianus</i></b>									
<i>Índice de Shannon</i>									
mod. 1	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	29,395
mod. 2	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	29,395
mod. 3	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	29,395
<i>Índice de Simpson</i>									
mod. 1	s.ajust	-	-	-	-	-	s.ajust	s.ajust	-7,147
mod. 2	0,992	-0,815	f.mod	vc	0,532	-2,992	0,126	0,190	-2,869
mod. 3	1,149	-0,985	f.mod	vc	0,556	-3,064	0,137	0,176	-3,091

(vc) a variável não entrou no modelo por estar correlacionada a outras variáveis.

(f.mod) a variável entrou no modelo de regressão múltipla mas não entrou na seleção do modelo com melhor capacidade de explicar variação da variável resposta.

(s.ajust) não foi possível ajustar o modelo.

#### 4.3.4 Composição da Macrofauna

Para *B. darwinianus* os três modelos utilizados no estudo explicaram a variação na composição da macrofauna associada. Os três modelos avaliados incluem as mesmas variáveis, divergindo apenas em relação as medidas de adensamento ( $N$  vs  $N_e + L$ ) e, no caso dos modelos 2 e 3, em relação ao método pelo qual estas medidas foram obtidas (projeção em paralelepípedo vs análise de imagens). Em todos os casos, como exceção das variáveis de sedimentação (*LnSed*) e comprimento individual médio (*SL*), correlacionadas ao número de

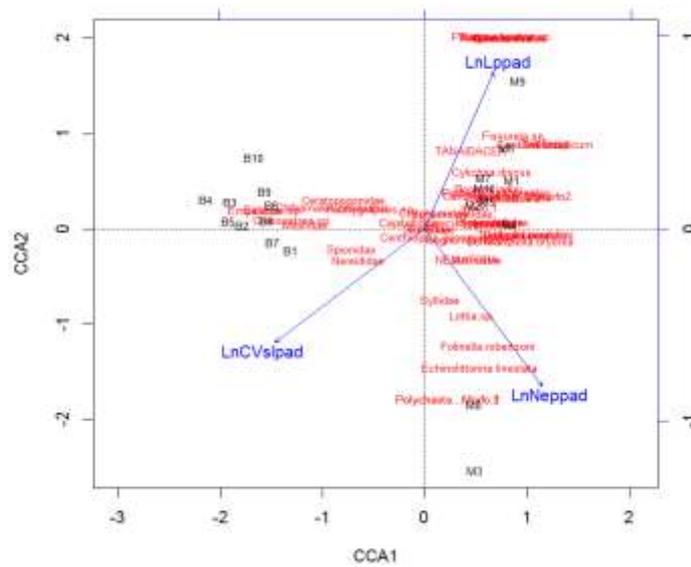
indivíduos, todas as variáveis incluídas mostraram influenciar significativamente a composição da macrofauna ( $P < 0.05$ ). Sendo o modelo 2, com medidas de adensamento obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo, o que mostrou maior capacidade em explicar a variação (42,03%) (Tabela 14). Neste caso, o primeiro eixo da ACC explicou 26,60% sendo positivamente correlacionado com o número de camadas ( $L_p$ ) e negativamente correlacionado com a densidade efetiva ( $N_{e-p}$ ) e o coeficiente de variação do comprimento ( $CV-SL$ ) (Figura 14). O segundo eixo explicou 10,30% e foi positivamente correlacionado com  $L_p$  e  $N_{e-p}$  e negativamente correlacionado com  $CV-SL$  (Figura 14).

Para *B. solisianus* os três modelos utilizados no estudo explicaram a variação na composição da macrofauna associada. Neste caso, a variável comprimento individual médio ( $SL$ ) foi correlacionada com o número de indivíduos e ficou fora dos modelos. Assim como descrito anteriormente, os três modelos incluem as mesmas variáveis divergindo apenas em relação as medidas de adensamento e método pelo qual estas medidas foram obtidas. Entretanto, as medidas de adensamento não mostraram influencia significativa em nenhum dos modelos, sendo a variação na composição explicada apenas pela quantidade de sedimento nas amostras e pelo coeficiente de variação do comprimento. Conseqüentemente, os modelos avaliados apresentaram capacidade similar em explicar a variação na composição, divergindo apenas devido ao maior número de variáveis incluídas nos modelos 2 e 3 (% inercia restringida: mod. 1 = 27%; mod. 2 = 33,9 %; mod. 3 = 34%) (Tabela 15). Baseado

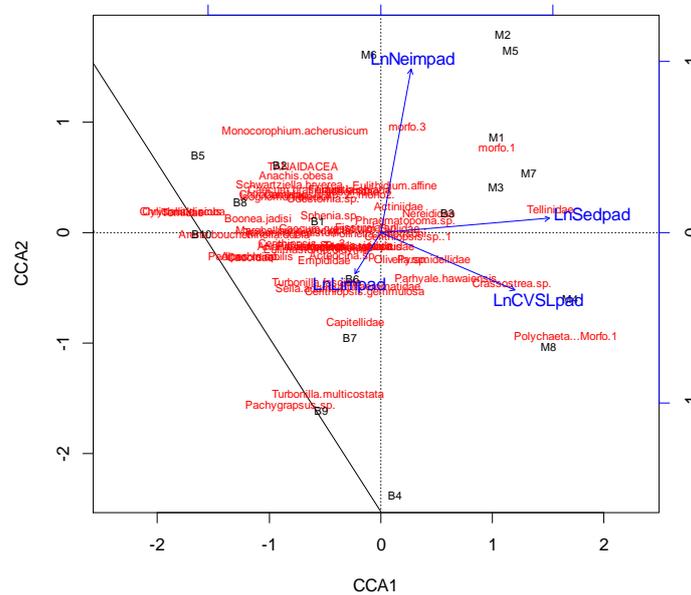
no modelo 3, capaz de explicar maior porcentagem da variação, o primeiro eixo da ACC (CCA 1) explicou cerca de 15% da variação, sendo positivamente correlacionado com a quantidade de sedimento (*LnSed*) e negativamente correlacionado com o coeficiente de variação do comprimento (*CV-SL*) (Figura 15). O segundo eixo explicou cerca de 7% da variação e foi positivamente relacionado com *LnSed* e *CV-SL* (Figura 14).

**Tabela 14.** Resultado da ACC entre as características de arquitetura estrutural e a abundância de táxons da macrofauna associada. Modelo correspondente = Modelo; Variáveis não correlacionadas que entraram no modelo = Variáveis; % de variação explicada pela arquitetura estrutural = % Inercia restringida; % de variação explicada no primeiro eixo da ACC = ACC; % de variação explicada no segundo eixo da ACC = ACC 2; valor de F = F; valor P = P.

Modelo	Variáveis	% Inercia restringida	ACC 1	ACC 2	F	P
<b><i>Brachidontes darwinianus</i></b>						
mod.1		0.340	0.259	0.080	4.382	0.001
	<i>N</i>				4.941	0.005
	<i>CV-SL</i>				4.023	0.005
mod.2		0.423	0.266	0.103	3.909	0.001
	<i>Ne-p</i>				3.332	0.010
	<i>L-p</i>				2.230	0.030
	<i>CV-SL</i>				4.023	0.005
mod. 3		0.414	0.261	0.091	3.778	0.001
	<i>Ne-im</i>				2.732	0.005
	<i>L-im</i>				3.410	0.005
	<i>CV-SL</i>				4.023	0.005
<b><i>Brachidontes solisianus</i></b>						
mod.1		0.270	0.150	0.074	1.729	0.004
	<i>N</i>				1.232	0.205
	<i>Sed</i>				2.778	0.005
	<i>CV-SL</i>				2.042	0.010
mod. 2		0.339	0.151	0.077	1.668	0.001
	<i>Ne-p</i>				1.367	0.140
	<i>L-p</i>				1.188	0.250
	<i>Sed</i>				2.778	0.005
	<i>CV-SL</i>				2.042	0.010
mod. 3		0.340	0.151	0.078	1.676	0.002
	<i>Ne-im</i>				1.396	0.105
	<i>L-im</i>				1.089	0.420
	<i>Sed</i>				2.778	0.005
	<i>CV-SL</i>				2.042	0.005



**Figura 14.** Diagrama de ordenação produzido pela Análise de Correspondência Canônica para *B. darwinianus* para o modelo 2. As espécies estão representadas em vermelho, as parcelas amostras em preto e as variáveis de arquitetura estrutural por vetores em azul ( $LnNe-p$  e  $LnLp$  = logaritmo da densidade efetiva e número de camadas obtidos pelo método de projeção em paralelepípedo;  $CV-SL$  = coeficiente de variação do comprimento).



**Figura 15.** Diagrama de ordenação produzido pela Análise de Correspondência Canônica para *B. solisianus* para o modelo 2. As espécies estão representadas em vermelho, as parcelas amostras em preto e as variáveis de arquitetura estrutural por vetores em azul ( $LnNe-p$  e  $LnLp$  = logaritmo da densidade efetiva e número de camadas obtidos pelo método de projeção em paralelepípedo;  $CV-SL$  = coeficiente de variação do comprimento;  $LnSed$  = logaritmo da quantidade de sedimento nas parcelas).

#### 4.4. Discussão

Este estudo indica que as medidas de densidade efetiva ( $N_e$ ) e, principalmente, número de camadas ( $L$ ) são úteis em explicar os efeitos de engenharia ecossistêmica de mexilhões na fauna associada. Embora estas medidas tenham apresentado pouca variação nas manchas de *B. solisianus*, dificultando a visualização de possíveis efeitos na macrofauna, nas manchas de *B. darwinianus* a medida de número de camadas foi a que apresentou melhor performance em explicar a variação na maioria dos descritores.

A abundância da macrofauna foi influenciada por fatores diferentes nas manchas de *B. darwinianus* e *B. solisianus*. Nas manchas de *B. darwinianus* a medida de densidade, tradicionalmente utilizada, superou as medidas de adensamento que incorporam a formação de múltiplas camadas, sendo a que melhor explicou a variação no descritor ( $r^2$ :  $N = 61,5$ ;  $N_{e-p} + L_p = 59,3$ ;  $N_{e-im} + L_{im} = 59,9$ ). A abundância de táxons pode ser favorecida em manchas de mexilhões (e.g., Commito et al., 2008; McAfee et al., 2016). Muitas destas espécies se beneficiam dos espaços intersticiais criados entre os indivíduos (Borthagary & Carranza, 2007). Interstícios aumentam a complexidade estrutural do substrato, disponibilizando maior área superficial para colonização (Morse et al., 1985; Commito & Rusignuolo, 2000) e refúgios para os indivíduos (Romero et al., 2014). Como engenheiros ecossistêmicos podem amenizar os efeitos de interações biológicas, como competição e predação (Jones et al., 1994, 1997; Commito et al., 2008; McAfee et al., 2016; Adami et al., 2018), principalmente em ambientes tropicais, onde o número de espécies é

maior (Bruno et al., 2003). O espaço adicionado pelo aumento no número de indivíduos parece amenizar a intensidade de interações biológicas negativas (e.g., competição) ao adicionar mais espaço e refúgios através dos interstícios. Embora a medida de densidade seja a que melhor explica a variação na abundância da macrofauna, as medidas de densidade efetiva e número de camadas, independentemente do método pelo qual foram obtidas, explicaram juntas proporção similar da variação deste descritor nas amostras de *B. darwinianus*.

Já nas manchas de *B. solisianus*, embora ocupadas por alto número de indivíduos, a baixa variação observada em todas as medidas de adensamento parece ter dificultado a identificação da possível relação entre número de mexilhões e a abundância da macrofauna ( $N$  por  $cm^2$ = *B. darwinianus*: média =  $2.84 \pm 1.20$  DP; *B. solisianus*:  $7.05 \pm 1.49$  DP). Por outro lado, o coeficiente de variação do comprimento individual ( $CV-SL$ ) influenciou positivamente, e a sedimentação negativamente o descritor. Considerando que *B. solisianus* frequentemente ocupa as regiões mais altas do costão rochosos (Nalesso, 1988; Tanaka, 2005), onde o estresse por temperatura é mais intenso (Suchanek, 1985), o “trade-off” entre taxa de crescimento e estresse termal (regra de Bergmann - Blackburn et al., 1999), e a capacidade limitada de dispersão da fauna associada aos mexilhões (aproximadamente  $2 m^2$ , conforme Jungerstam et al., 2014), é esperado que os indivíduos que colonizam estas manchas apresentem tamanho reduzido, portanto, capazes de aproveitar o espaço adicionado pela variação no comprimento individual. Além disso, manchas

adensadas com indivíduos pequenos, como as do mexilhão *B. solisianus*, são mais efetivas em amenizar as condições de estresse termal (e.g., Bertness, 1989 – cracas; McAfee et al., 2016 – ostras), e mesmo um leve aumento na área superficial disponível parece facilitar a colonização indivíduos submetidos a alta intensidade de dessecação. Já a sedimentação, embora tenha favorecido a abundância de táxons dominantes (e.g., poliquetas) associados as manchas de *Perumytilus purpuratus* (Prado & Castilla, 2006) e *Mytilus edulis* (Koivisto & Westerbohm, 2010), nas manchas de *B. solisianus* o acúmulo de sedimento parece reduzir a complexidade estrutural e, conseqüentemente, a área disponível para colonização.

A riqueza de espécies associadas às manchas de mexilhões foi influenciada significativamente apenas pelo número de camadas obtido pela projeção em paralelepípedo ( $L_p$ ), e apenas nas manchas de *B. darwinianus*. Devido à ação das ondas, exposição à temperatura e risco de dessecação, costões rochosos são considerados ambientes altamente estressantes (Suchanek, 1985; Romero et al., 2014). Nestes ambientes, os efeitos da engenharia ecossistêmica na riqueza de espécies são frequentemente intensos e desencadeados principalmente pela amenização das condições de estresse e facilitação no recrutamento e assentamento de novas espécies (Hacker & Gaines, 1997; Silliman et al. 2011; Romero et al., 2014; Wright & Gribben, 2017). Além de aumentar a complexidade estrutural adicionando mais espaço e refúgios, as camadas de mexilhões afetam a hidrodinâmica local (Crooks & Khim, 1999). Nossas observações em campo sugerem que estes aglomerados de

conchas, sedimento e bisso criam barreiras físicas no tapete de mexilhões que podem retardar o escoamento da água (reduzindo assim a dessecação) e reduzir o efeito da ação das ondas na macrofauna (disponibilizando abrigo). Quando facilitadores reduzem a ação de fatores que limitam sua distribuição, invertebrados podem explorar uma proporção maior de recursos disponíveis e aumentar a amplitude de seu nicho realizado (Bruno et al., 2003). Portanto, a formação de camadas parece ser capaz amenizar o estresse ambiental de forma a permitir que novas espécies ampliem seu nicho e colonizem as manchas de *B. darwinianus*.

Embora não tenha tido efeitos significativos, o número de camadas também foi a única variável a influenciar a riqueza de espécies nas amostras de *B. solisianus*. A ausência de efeitos significativos associadas a estas manchas pode, novamente, estar relacionado a baixa variação nas medidas de adensamento. Por exemplo, em *B. darwinianus* as medidas de densidade efetiva e número de camadas obtidos com a projeção em paralelepípedo apresentaram coeficientes de variação duas vezes maior (CV:  $N_{e-p} = 0,470$ ;  $L_p = 0,310$ ), quando comparado ao observado entre as amostras de *B. solisianus* (CV:  $N_{e-p} = 0,220$ ;  $L_p = 0,120$ ). A baixa variação possivelmente resultou em manchas com complexidade estrutural e área disponível bastante similares entre si. Quando os fatores abióticos mediados pela engenharia estão disponíveis de maneira similar o efeito dos facilitadores será também similar entre as manchas (Wright & Jones, 2006). Além disso, embora tenha afetado a abundância da macrofauna, o aumento na área superficial adicionado pela variação no comprimento

individual (*CV-SL*) parece não ser suficiente para gerar condições que permitam que novas espécies ampliem seu nicho e ocupem a mancha de *B. solisianus*. Em acordo, Borthagaray & Carranza (2007) não encontraram efeitos do comprimento dos mexilhões (media e desvio padrão), mesmo dentro de manchas com diferentes espécies de mexilhões (*Brachidontes rodriguesii*, *Mytilus edulis platensis* e *Perna perna*), e atribuíram os efeitos na riqueza da macrofauna a relação esperada entre o adensamento de mexilhões e aumento da área disponível.

Em relação aos índices de diversidade (índice de Shannon e índice de Gini-Simpson) não encontramos influência significativa de nenhuma das medidas utilizadas no estudo, independentemente da espécie de mexilhão avaliada. Mexilhões influenciam fortemente a estrutura de comunidades de costões rochosos (Suchanek, 1985; Seed, 1996; Menge, 1995; Hacker & Gaines, 1997; Gutiérrez et al., 2003), a ponto de permitir que comunidades inteiras existam quando comparado a manchas nuas (Silliman et al., 2011). Seus efeitos são mediados principalmente pela adição de estruturas físicas (Crooks & Khim, 1999; Norling, & Kautsky, 2007; Ape et al., 2018), que podem ser escala dependentes (Commito & Rusignuolo, 2000; Lawrie & McQuaid, 2001; Adami et al., 2004; Borthagaray & Carranza, 2007). Aqui, mesmo com a formação de camadas, a variação na estrutura física entre as manchas parece ter sido insuficiente para influenciar a diversidade de espécies. De fato, outros trabalhos têm indicado que pequenas diferenças na estrutura dos mexilhões, tais como número de camadas (e.g., Prado & Castilla, 2006) e tamanho individual (e.g.,

McAfee et al., 2016) podem ser insuficientes para influenciar a diversidade da macrofauna associada.

Corroborando a possibilidade de baixa variação estrutural entre as manchas, embora não tenha influenciado de forma significativa, nas amostras de *B. darwinianus* o número de camadas, variável que adiciona maior complexidade as manchas em nosso estudo (Commito & Rusinuolo, 2000), variou entre 0,900 e 2,480, favorecendo a diversidade, possivelmente por conta de seus efeitos na riqueza de espécies, e explicou a pequena variação observada no índice de diversidade de Shannon ( $L_p$ :  $r^2 = 0,085$ ;  $P = 0,113$ ). Por outro lado, nas amostras de *B. solisianus*, onde o número de camadas foi inferior e variou de 0,860 a 1,310, esta medida não mostrou nenhum efeito na diversidade. Em escala similar à abordada em nosso estudo (15 x 15 cm), Prado & Castilla (2006), comparando manchas de mexilhões *Perumytilus purpuratus* crescendo em costões rochosos Chilenos, também não encontraram relação entre a diversidade de espécies e o número de camadas. Embora o número de camadas também tenha sido baixo (variou de 0,970 a 1,470), os autores atribuíram os resultados à uniformização da comunidade provocada pelo aumento na densidade de espécies dominantes em locais com maior número de camadas. Entretanto, nós sugerimos que os efeitos da formação de camadas na diversidade da macrofauna associada devam ser melhores investigados. Baseado nos números de camadas encontrados em estudos anteriores: cinco ou seis camadas em leitos de *Mytilus californianus* (Suchanek, 1985); cinco camadas em *Brachidontes purpuratus* (Guiñez et al., 2005); quatro em *Mytilus*

*galloprovincialis* (Hosomi, 1985); três camadas em *Perumytilus purpuratus* (Alvarado & Castilla, 1996), acreditamos que a complexidade estrutural adicionada possa disponibilizar condições que favoreçam a diversidade da macrofauna. Como diversas espécies de engenheiros ecossistêmicos apresentam sobreposição espacial de indivíduos (e.g., cracas e ostras), avaliar esta questão pode clarear o entendimento da relação entre a formação de camadas e a diversidade da fauna associada.

Já a composição de espécies foi influenciada por todas medidas que entraram no modelo. Nas manchas de *B. darwinianus*, como comprimento médio e sedimento foram correlacionadas com outras medidas, as medidas de adensamento (densidade  $N$ , densidade efetiva  $N_e$  e número de camadas  $L$ ) e variação de tamanho ( $CV-SL$ ), influenciaram a composição da comunidade. Já nas manchas de *B. solisianus*, como comprimento médio foi correlacionado a outras medidas, as medidas de complexidade estrutural ( $N$ ,  $N_e$ ,  $L$  e  $CV-SL$ ) e a sedimentação influenciaram a macrofauna. Vários estudos indicam que a presença de manchas de mexilhões favorece o domínio de alguns táxons como poliquetas e nematodas (e.g., Adami et al., 2004; Borthagaray & Carranza, 2007; Norling & Kautsky, 2007; Koivisto & Westerborn, 2010; Ape et al., 2018), táxons dominantes nas amostras de *B. darwinianus* e *B. solisianus*. Mesmo quando comparado a manchas vizinhas com complexidade similar (e.g. cracas e ostras - Borthagaray & Carranza, 2007) mexilhões amenizam as condições de estresse físico (e.g., ação das ondas e dessecação), disponibilizar local para fixação (e.g. maior área disponível), e favorecem o domínio destes táxons. Além disso, o

sedimento enriquecido pela atividade biológica dos mexilhões pode fornecer biodepósitos que disponibilizam habitat e alimento para determinados táxons (Seed, 1996; Norling & Kautsky, 2007; Koivisto & Westerboom, 2010) tornando o sedimento importante para a fauna associada.

Aqui também avaliamos se o método pelo qual a densidade efetiva e o número de camadas são obtidos (projeção em paralelepípedo *vs* análise de imagens) influencia a capacidade destas medidas em explicar a variação nos descritores da macrofauna. Embora estudos indiquem que a eficiência destes métodos possa ser dependente do sistema avaliado, comparações formais ainda são poucas, e novos estudos devem ser realizados para clarear esta questão (Cubillo et al., 2012; Capítulos 1 e 2). Apesar da baixa variação em todas as medidas de adensamento observada nas manchas de *B. solisianus* dificultar afirmações mais consistentes, nas manchas de *B. darwinianus*, quanto obtidas pelo método de projeção em paralelepípedo as medidas mostraram capacidade em explicar maior variação nos descritores da comunidade. Por exemplo, o número de camadas obtido com a projeção em paralelepípedo foi a única medida que explicou variações na riqueza de espécies e, embora não tenha sido significativo, também no índice de diversidade de Shannon. Nestes dois casos, não foi possível ajustar os modelos quando as medidas foram obtidas pelo método de análise de imagens (Tabelas 4 e 5). Desenvolvido para populações de mexilhões *Perumytilus purpuratus* de costões rochosos da região central do Chile (Guiñez & Castilla, 1999), o método de projeção em paralelepípedo para ser de fato o mais eficiente para estudos focados em avaliar os efeitos do

empacotamento de mexilhões em múltiplas camadas em costões rochosos. É esperado que o emaranhado de bisso e sedimento, frequente nos leitos de mexilhões de costões rochosos, restrinja a ocupação dos espaços vazios por outros indivíduos, aproximando as estimativas obtidas com método de projeção em paralelepípedo a área real ocupada.

Este estudo confirma que processos densidade dependentes são importantes mediadores da estrutura física adicionada pelos arranjos espaciais de aglomerados de conchas. Mesmo variações na complexidade física ocorrendo em escalas reduzidas (10 cm) podem afetar as comunidades associadas a leitos de mexilhões tanto nas faixas inferiores (*B. darwinianus*) quanto nas faixas superiores (*B. solisianus*) do mesolitoral de costões rochosos tropicais. Assim como sugerido por diversos autores (e.g., Gutiérrez et al., 2003) mexilhões são de fato organismos chave nos costões rochosos e não podem ser negligenciados quando o objetivo for a conservação destes sistemas. A utilização de medidas mais sensíveis às variações mostrou ser útil na avaliação dos efeitos dos mexilhões como engenheiros ecossistêmicos, clareando padrões que poderiam não ser vistos na ausência destas medidas. Novos estudos podem se aproveitar das medidas de densidade efetiva e número de camadas para clarear a compreensão dos efeitos de engenheiros ecossistêmicos que apresentem sobreposição espacial de indivíduos.

#### 4.5 Referências

- Adami, M. L., Tablado, A., & Gappa, L. (2004). Spatial and temporal variability in intertidal assemblages dominated by the mussel *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny, 1846). *Hydrobiologia*, 520, 49-59.
- Adami, M., Schwindt, E., Tablado, A., Calcagno, J., Labraga, J. C., & Orensanz, L. (2018). Intertidal mussel beds from the South-western Atlantic show simple structure and uniform appearance: does environmental harshness explain the community? *Marine Biology Research*, 0(0), 1-17.
- Ape, F., Sarà, G., Airoidi, L., Mancuso, F. P., & Mirto, S. (2018). Influence of environmental factors and biogenic habitats on intertidal meiofauna. *Hydrobiologia*, 807, 349-366.
- Alvarado, J.L., & Castilla, J.C. (1996). Tridimensional matrices of mussels *Perumytilus purpuratus* on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 133, 135-141.
- Begon, M., Firbank, L., & Wall, R. (1986). Is There a Self-Thinning Rule for Animal Populations? *Oikos*, 46(1), 122-124.
- Bertness, M. D. (1989). Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology*, 70(1), 257-268.
- Bertness, M. D., Gaines, S. D., & Yeh, S. M. (1998). Making mountains out of barnacles: The dynamics of acorn barnacle hummocking. *Ecology*, 79(4), 1382-1394.
- Borthagaray, A. I., & Carranza, A. (2007). Mussels as ecosystem engineers: Their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica*, 31, 243-250.
- Box, G. E. P., Hunter, W. G., & Hunter, J. S. (1978). *Statistics for experiments: an introduction to design, data analysis and model building*. John Wiley & Sons: New York, pp. 653.
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J., & Loder, N. (1999). Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5(4), 165-174.
- Braeckman, U., Rabaut, M., Vanaverbeke, J., Degraer, S., & Vincx, M. (2014). Protecting the Commons: the use of Subtidal Ecosystem Engineers in Marine Management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(2), 275-286.

- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3), 119–125.
- Byers, J. E., Cuddington, K., Jones, C. G., Talley, T. S., Hastings, A., Lambrinos, J. G., ... Wilson, W. G. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(9), 493–500.
- Caliman, A., Carneiro, L. S., Leal, J. J. F., Farjalla, V. F., Bozelli, R. L., & Esteves, F. A. (2013). Biodiversity effects of ecosystem engineers are stronger on more complex ecosystem processes. *Ecology*, 94(9), 1977–1985.
- Commito, J. A., & Rusignuolo, B. R. (2000). Structural complexity in mussel beds: The fractal geometry of surface topography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 255(2), 133–152.
- Commito, J. A., Como, S., Grupe, B. M., & Dow, W. E. (2008). Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: Biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366, 70–81.
- Crooks, J. A., & Khim, H. S. (1999). Architectural vs. biological effects of a habitat-altering exotic mussel, *Musculita senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 204, 53–75.
- Cubillo, A. M., Fuentes-Santos, I., Peteiro, L. G., Fernandez-Reiriz, M. J., & Labarta, U. (2012). Evaluation of self-thinning models and estimation methods in multilayered sessile animal populations. *Ecosphere*, 3(8), 1–23.
- Donadi, S., van der Heide, T., Piersma, T., van der Zee, E. M., Weerman, E. J., van de Koppel, J., ... Klemens Eriksson, B. (2015). Multi-scale habitat modification by coexisting ecosystem engineers drives spatial separation of macrobenthic functional groups. *Oikos*, 124, 1502–1510.
- Erwin, D. H. (2008). Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(6), 304–310.
- Filgueira, R., Peteiro, L.G., Labarta, U., & Fernández-Reiriz, M. J. (2008). The self-thinning rule applied to cultured populations in aggregate growth matrices. *Journal of Molluscan Studies*, 74, 415–418.
- Fréchette, M., Aitken, A. E., & Pagé, L. (1992). Interdependence of food and space limitation of a benthic suspension feeder: consequences for self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 83 (1), 55–62.

- Fréchette, M., & Lefaivre, D. (1990) Discriminating between food and space limitation in benthic suspension feeders using self-thinning relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 65, 15–23.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (1999). A tridimensional self-thinning model for multilayered intertidal mussels. *The American Naturalist*, 154(3), 341–357.
- Guiñez, R., & Castilla, J. C. (2001). An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology*, 82(8), 2331–2341.
- Guiñez, R., Petraitis, P.S., Castilla, J.C., & Kaitela, V. (2005). Layering, the effective density of mussels and mass-density boundary curves. *Oikos*, 110(1), 186–190.
- Gutiérrez, J. L., & Jones, C. G. (2008). Ecosystem Engineers. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers - the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79-90.
- Gutiérrez, J.L., Palomo, M.G., Bagur, M., Arribas, L.P., & Soria, S.A. (2015). Wave action limits crowding in intertidal mussel. *Marine Ecology Progress Series*, 518, 153-163.
- Hacker, S. D., & Gaines, S. D. (1997). Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 78(7), 1990–2003.
- Hastings, A., Byers, J. E., Crooks, J. A., Cuddington, K., Jones, C. G., Lambrinos, J. G., ... Wilson, W. G. (2007). Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters*, 10, 153-164.
- Hosomi, A. (1985). On the persistent trend of constant biomass and the constant total occupation area of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *Venus Japanese Journal of Malacology*, 44, 33-48.
- Hughes, R.N., & Griffiths, C. L. (1988). Self-Thinning in barnacles and mussels: The geometry of packing. *The American Naturalist*, 132(4), 484–491.
- Hurlbert, S. H. (2014). The nonconcept of species diversity : A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52(4), 577–586.
- Iwasaki, K. (1994). Distribution and bed structure of the two intertidal mussels, *Spetifer virgatus* (Wiegmann) and *Hormomya mutabilis* (Gould). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 36 (4), 223-247.

- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Byers, J. E., Crooks, J. A., Lambrinos, J. G., & Talley, T. S. (2010). A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, *119*, 1862–1869.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, *69*, 3373-386.
- Jones, C. G., Lawron, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, *78*(7), 1946–1957.
- Jost, L., (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, *113*, 363–375.
- Jungerstam, J., Erlandsson, J., McQuaid, C. D., Porri, F., Westerbom, M., & Kraufvelin, P. (2014). Is habitat amount important for biodiversity in rocky shore systems? A study of South African mussel assemblages. *Marine Biology*, *161*(7), 1507–1519.
- Koivisto, M. E., & Westerbom, M. (2010). Habitat structure and complexity as determinants of biodiversity in blue mussel beds on sublittoral rocky shores. *Marine Biology*, *157*, 163–1474.
- Kostylev, V., & Erlandsson, J. (2001). A fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds. *Marine Biology*, *139*(3), 497–506.
- Lauzon-Guay, J., Hamilton, D. J. , & Barbeau, M. A. (2005). Effect of mussel density and size on the morphology of blue mussels (*Mytilus edulis*) grown in suspended culture in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture*, *249*, 265–274.
- Lawrie, S. M., & Mcquaid, C. D. (2001). Scales of mussel bed complexity: structure, associated biota and recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *257*, 135–161.
- Le Corre, N., Martel, A. L., Guichard, F., & Johnson, L. E. (2013). Variation in recruitment: differentiating the roles of primary and secondary settlement of blue mussels *Mytilus* spp. *Marine Ecology Progress Series*, *481*, 133–146.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical ecology. (2 eds) Amsterdam, Elsevier Press, pp. 87-169. 2 ed. inglesa. Elsevier, pp. 1-835.
- McAfee, D., Cole, V. J., & Bishop, M. J. (2016). Latitudinal gradients in ecosystem engineering by oysters vary across habitats. *Ecology*, *97*(4), 929–939.
- McGrath, D., King, P. A., & Gosling, E. M. (1988). Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, *47*, 103–106.

- Menge, B. A., Chan, F., & Lubchenco, J. (2008). Response of a rocky intertidal ecosystem engineer and community dominant to climate change. *Ecology Letters*, 11(2), 151–162.
- Menge, B. A. (1995). Indirect effects in intertidal communities. *Ecological Monographs*, 65(1), 21-74.
- Morse, D. R., Lawton, J. H., Dodson, M. M., & Williamson, M. H. (1985). Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314(3), 1282–1287.
- Nalesso, R. C. (1988). Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estúrios do litoral do estado de São Paulo, 152. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Instituto de Biologia, UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas.
- Nalesso, R. C., Duarte, L. F. L., & Mendes, E. G. (1992). Phenotypic plasticity in *Brachidontes darwinianus* (Bivalvia: Mytilidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 52 (2), 245-249.
- Nishijima, S., Takimoto, G., & Miyashita, T. (2016). Autochthonous or allochthonous resources determine the characteristic population dynamics of ecosystem engineers and their impacts. *Theoretical Ecology*, 9, 117-127.
- Norling, P., & Kautsky, N. (2007). Structural and functional effects of *Mytilus edulis* on diversity of associated species and ecosystem functioning. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 163–175.
- Oksanen, J. et al., (2009). Vegan: Community Ecology Package, *R package version 1.15-4*.
- Olf, H., Alonso, D., Berg, M. P., Eriksson, B. K., Loreau, M., Piersma, T., & Rooney, N. (2009). Parallel ecological networks in ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 364(1755–1779).
- Paine, R. T., & Levin, S. A. (1981). Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, 51(2), 145–178.
- Prado, L., & Castilla, J.C. (2006). The bioengineer *Perumbytilus purpuratus* (Mollusca: Bivalvia) in central Chile: biodiversity, habitat structural complexity and environmental heterogeneity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86, 417-421.

- Romero, G. Q., Gonçalves-Souza, T., Vieira, C., & Koricheva, J. (2014). Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 90 (3), 877-890.
- Sanders, D., Jones, C. G., Thébault, E., Bouma, T. J., van der Heide, T., van Belzen, J., & Barot, S. (2014). Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos*, 123(5), 513-524.
- Schneider, C. A., Rasband, W.S., & Eliceiri, K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671-675.
- Seed, R. (1968). Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 48, 561-584.
- Seed, R. (1996). Patterns of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 76, 203-210.
- Seed, R., & Suchanek, T.H. (1992). Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (eds.) *The mussel Mytilus: Ecology, Physiology, Genetics and Culture*. Amsterdam, Elsevier Press, pp. 87-169.
- Silliman, B. R., Bertness, M. D., Altieri, A. H., Griffin, J. N., Bazterrica, M. C., Hidalgo, F. J., ... Reyna, M. V. (2011). Whole-community facilitation regulates biodiversity on patagonian rocky shores. *PLoS One*, 6(10), 1-10.
- Suchanek, T. H. (1985). Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: Moore, P.G. & Seed, R. (eds). *The ecology of rocky coasts*, Columbia University Press, New York. pp.70-96.
- Tanaka, M. O. (2005). Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(1), 115-119.
- Tanaka, M. O., & Magalhães, C. A. (2002). Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 151-158.
- Tokeshi, M., & Romero, L. (1995). Filling a gap: dynamics of space occupancy on a mussel-dominated subtropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 119, 167-176.
- Tsuchiya, M., & Nishihira, M. (1985). Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 25, 71-81.

Wright, J. T., & Gribben, P. E. (2017). Disturbance-mediated facilitation by an intertidal ecosystem engineer. *Ecology*, *98*(9), 2425–2436.

Wright, J. P., & Jones, C. G. (2006). The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *BioScience*, *56*(3), 203–209.

Wright, J. T., Gribben, P. E., & Latzel, S. (2016). Native ecosystem engineer facilitates recruitment of invasive crab and native invertebrates. *Biological Invasions*, *18*(11), 3163–3173.

Wright, J. P., Gurney, W. S. C., & Jones, C. G. (2004). Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos*, *105*, 336–348.

Wright, J. P., Jones, C. G., & Flecker, A. S. (2002). An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, *132*(1), 96–101.

**Apêndice 1.** Abundância relativa (em porcentagem) de táxons da macrofauna associada amostrada em leitos de mexilhões da espécie *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus*.

<i>Brachidontes darwinianus</i>			<i>Brachidontes solisianus</i>		
Ordem	Familia/Espécie	Ab. Rel. (%)	Ordem	Familia/Espécie	Ab. Rel. (%)
CAPITELLIDA	Capitellidae	26,784	NEMATODA	Nematoda	52,751
NEMATODA	Nematoda	17,629	CAPITELLIDA	Capitellidae	11,300
ACTINIARIA	Actiniidae	9,753	ACTINIARIA	Actiniidae	7,898
AMPHIPODA	<i>Parhyale hawaiiensis</i>	9,582	PATELLOGASTROPODA	<i>Lottia sp.</i>	5,971
SESSILIA	<i>Balanus sp.</i>	7,990	PHYLLODOCIDA	Nereididae	4,721
TANAIDACEA	morfo 1	4,123	LITTORINIMORPHA	<i>Caecum ryssotitum</i>	3,506
PATELLOGASTROPODA	<i>Lottia sp.</i>	3,782	PHYLLODOCIDA	Syllidae	2,916
PHYLLODOCIDA	Nereididae	3,185	ISOPODA	Sphaeromatidae	1,736
DIPTERA	Chironomidae	3,042	LITTORINIMORPHA	<i>Echinolittorina lineolata</i>	1,510
PHYLLODOCIDA	Syllidae	2,275	ARCHAEOGASTROPODA	<i>Eulithidium affine</i>	0,920
AMPHIPODA	Melitidae	1,990	AMPHIPODA	<i>Parhyale hawaiiensis</i>	0,885
LITTORINIMORPHA	<i>Caecum ryssotitum</i>	1,820	MYOIDA	<i>Sphenia sp.</i>	0,868
OSTREIDA	<i>Crassostrea sp.</i>	1,166	SPIONIDA	Spionidae - morfo 1	0,486
MYOIDA	<i>Sphenia sp.</i>	1,080	HETEROSTROPHA	<i>Boonea jadisi</i>	0,451
ISOPODA	Sphaeromatidae	0,910	DIPTERA	Chironomidae	0,365
ISOPODA	morfo 1	0,881	HETEROSTROPHA	Pyramidellidae	0,330
SPIONIDA	Spionidae	0,682	SESSILIA	<i>Chthamalus bisinuatus</i>	0,312
LITTORINIMORPHA	<i>Echinolittorina lineolata</i>	0,512	CAENOASTROPODA	<i>Cerithiopsis sp.</i>	0,312
SESSILIA	<i>Chthamalus bisinuatus</i>	0,398	LITTORINIMORPHA	<i>Caecum brasiliicum</i>	0,295
OSTREIDA	<i>Isognomon bicolor</i>	0,284	MALACOSTRACA	morfo 1	0,243
DECAPODA	<i>Pachygrapsus sp.</i>	0,256	LITTORINIMORPHA	Caecidae	0,226
HETEROSTROPHA	Pyramidellidae	0,227	HETEROSTROPHA	<i>Fargoa bushiana</i>	0,226
LITTORINIMORPHA	<i>Schwartziella bryerea</i>	0,227	HETEROSTROPHA	<i>Folinella robertsoni</i>	0,191
CEPHALASPIDEA	<i>Cylichna discus</i>	0,227	CAENOASTROPODA	<i>Cerithiopsis gemmulosa</i>	0,139
HETEROSTROPHA	<i>Boonea jadisi</i>	0,199	LITTORINIMORPHA	<i>Parviturboides interruptus</i>	0,139
LITTORINIMORPHA	Caecidae	0,085	HETEROSTROPHA	<i>Turbonilla penistoni</i>	0,122
HETEROSTROPHA	<i>Folinella robertsoni</i>	0,085	HETEROSTROPHA	<i>Chrysallida nioba</i>	0,087
LITTORINIMORPHA	Naticidae	0,085	NEOGASTROPODA	<i>Anachis sp.</i>	0,069
BIVALVIA	morfo 1	0,057	HETEROSTROPHA	<i>Turbonilla fasciata</i>	0,069
LITTORINIMORPHA	<i>Caecum brasiliicum</i>	0,057	HETEROSTROPHA	<i>Turbonilla multicosata</i>	0,069
ARCHAEOGASTROPODA	<i>Fissurella sp.</i>	0,057	LITTORINIMORPHA	<i>Schwartziella bryerea</i>	0,069
LITTORINIMORPHA	Rissoinidae	0,057	CEPHALASPIDEA	<i>Cylichna discus</i>	0,069
BIVALVIA	Tellinidae	0,057	COLLEMBOLA	<i>Anurida maritima</i>	0,052
DIPTERA	Empididae	0,028	CAENOASTROPODA	<i>Marshallora nigrocincta</i>	0,052
SABELLIDA	<i>Phragmatopoma sp.</i>	0,028	OSTREIDA	<i>Isognomon bicolor</i>	0,052
SPIONIDA	Spionidae - morfo 1	0,028	TANAIDACEA	morfo 1	0,035
SPIONIDA	Spionidae - morfo 2	0,028	OSTREIDA	<i>Crassostrea sp.</i>	0,035
ARCHITECTIBRANCHIA	Architectonicidae	0,028	SPIONIDA	Spionidae - morfo 2	0,035
CAENOASTROPODA	<i>Cerithiopsisidae - morfo 1</i>	0,028	ARCHITECTIBRANCHIA	Architectonicidae	0,035
CAENOASTROPODA	<i>Cerithiopsis gemmulosa</i>	0,028	CAENOASTROPODA	<i>Cerithiopsis sp. - morfo 2</i>	0,035
NEOGASTROPODA	<i>Anachis sp.</i>	0,028	LITTORINIMORPHA	Naticidae	0,035
PULMONATA	<i>Pedipes mirabilis</i>	0,028	NEOGASTROPODA	<i>Olivella sp.</i>	0,035
HETEROSTROPHA	<i>Fargoa bushiana</i>	0,028	LITTORINIMORPHA	Rissoinidae	0,035

HETEROSTROPHA	<i>Turbonilla penistoni</i>	0,028	CAENOGASTROPODA	<i>Finella dubia</i>	0,035
NEOGASTROPODA	<i>Olivella sp.</i>	0,028	AMPHIPODA	<i>Monocorophium acherusicum</i>	0,017
ARCHAEOGASTROPODA	<i>Eulithidium affine</i>	0,028	DECAPODA	<i>Pachygrapsus transversus</i>	0,017
CAENOGASTROPODA	<i>Finella dubia</i>	0,028	GASTROPODA	<i>Arene boucheti</i>	0,017
LITTORINIMORPHA	Tornidae	0,028	LITTORINIMORPHA	Assimineidae	0,017
BIVALVIA	Semelidae	0,028	ARCHAEOGASTROPODA	<i>Fissurela sp.</i>	0,017
			CAENOGASTROPODA	<i>Cerithiopsis sp. - morfo 3</i>	0,017
			CAENOGASTROPODA	<i>Seila adamsii</i>	0,017
			NEOGASTROPODA	<i>Anachis obesa</i>	0,017
			NEOGASTROPODA	<i>Costoanachis sparsa</i>	0,017
			HETEROSTROPHA	<i>Odostomia sp.</i>	0,017
			HETEROSTROPHA	<i>Eulimastoma didyma</i>	0,017
			LITTORINIMORPHA	<i>Alvania auberiana</i>	0,017
			LITTORINIMORPHA	Tornidae	0,017
			CEPHALASPIDEA	<i>Acteocina sp.</i>	0,017
			ARCHAEOGASTROPODA	<i>Tegula viridula</i>	0,017
			BIVALVIA	morfo 1	0,017

---

## 5. Considerações Finais

---

Dominantes em comunidades de costões rochosos do mediolitoral de todo o mundo, mexilhões são espécies-chave na gestão destes sistemas. Portanto, compreender os processos competitivos que influenciam a distribuição e dinâmica populacional destes organismos contribui para o entendimento da estrutura das comunidades de costões rochosos, assim como suas respostas a impactos antrópicos como poluição, alterações climáticas e introdução de espécies não-nativas. Neste contexto, esta tese teve como objetivo analisar como processos densidade-dependentes influenciam a dinâmica populacional, plasticidade morfométrica e a estrutura física disponibilizada por duas espécies simpátricas de mexilhões crescendo em costões rochosos tropicais.

Nossa principal contribuição para o melhor entendimento dos efeitos densidade-dependentes na dinâmica de mexilhões e na distribuição da macrofauna associada foi incorporar os efeitos da sobreposição espacial de indivíduos nestas avaliações. Embora estudos de self-thinning com populações já utilizassem medidas que incorporam a formação de camadas em suas estimativas (densidade efetiva + número de camadas), nós conseguimos, com um estudo empírico, evidenciar a ocorrência deste processo em populações simpátricas de mexilhões de costões rochosos tropicais, limitadas por recursos diferentes (*B. darwinianus* = espaço; *B. solisianus* = espaço + alimento).

Além disso, nós também utilizamos as medidas de densidade efetiva e número de camadas, provenientes de modelos tridimensionais de self-thinning, para representar a competição intraespecífica e a estrutura física adicionada na presença de empacotamento de indivíduos em múltiplas camadas. Estas medidas mostraram ser mais representativas e eficazes do que a medida tradicional de densidade. Por exemplo, avaliando os efeitos do adensamento na morfometria de mexilhões, encontramos que a presença de camadas funciona como mecanismos de alívio competitivo, permitindo que os indivíduos cresçam por mais tempo. Os efeitos da densidade sobre a morfometria dos mexilhões têm sido bem estudados, sendo o conhecimento aqui adquirido útil na elaboração de estratégias de gerenciamento e aumento de produtividade em sistemas de cultivo de mexilhões.

Quando utilizada para representar a estrutura física adicionada pela presença de camadas nos leitos de mexilhões, novamente as medidas mostraram ser úteis. O número de camadas foi à medida que melhor representou os efeitos estruturais adicionadas pela sobreposição de indivíduos na distribuição da macrofauna associada, mesmo em escala reduzida (10 cm). Por exemplo, descobrimos que esta medida apresenta relação positiva com a riqueza de espécies nas manchas de *B. darwinianus*. Além de adicionar conhecimentos integrativos e comparativos para estudos de engenharia ecossistêmica estes resultados são de considerável valor para a conservação e gerenciamento. Entender como fatores densidade-dependentes afetam a dinâmica populacional de mexilhões em costões rochosos e, conseqüentemente,

a macrofauna associada, é importante para se prever as respostas destas comunidades a impactos antrópicos e alterações em longo prazo (e.g., mudanças climáticas).

Os resultados aqui encontrados evidenciam que a competição intraespecífica tem fortes efeitos na estrutura populacional de duas espécies com ampla distribuição em costões rochosos do litoral brasileiro. Estes métodos podem ser úteis para se compreender a dinâmica e estrutura populacional de outras espécies sésseis de costões rochosos, especialmente ao longo de grandes gradientes espaciais como em diferentes latitudes.

Os métodos aqui estudados podem também contribuir para a melhoria das técnicas de cultivo de mexilhões, possibilitando determinar, por exemplo, a densidade ótima para se produzir mexilhões da espécie *Perna perna*, comumente cultivada no país. Da mesma forma, os modelos tridimensionais de self-thinning possibilitam o estudo de populações que apresentam sobreposição espacial de indivíduos, podendo então contribuir para se compreender diferentes sistemas biológicos.