

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
UNIVERSIDADE ESTADUAL DO RIO GRANDE DO SUL
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS:
ÊNFASE EM BIOLOGIA MARINHA E COSTEIRA**

LAURA PORTO HORNUNG

**UMA ANÁLISE DE TRAÇOS DE PREDACÃO EM BIVALVES MARINHOS:
UM ESTUDO DE CASO NA REGIÃO PRAIAL DE LA PALOMA, URUGUAI**

IMBÉ

2021

LAURA PORTO HORNUNG

**UMA ANÁLISE DE TRAÇOS DE PREDACÃO EM BIVALVES MARINHOS:
UM ESTUDO DE CASO NA REGIÃO PRAIAL DE LA PALOMA, URUGUAI**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, ênfase em Biologia Marinha na Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, em convênio com a Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Matias do Nascimento Ritter

IMBÉ

2021

CIP - Catalogação na Publicação

PORTO HORNUNG, LAURA
UMA ANÁLISE DE TRAÇOS DE PREDACÃO EM BIVALVES
MARINHOS: UM ESTUDO DE CASO NA REGIÃO PRAIAL DE LA
PALOMA, URUGUAI / LAURA PORTO HORNUNG. -- 2021.
37 f.
Orientador: Matias do Nascimento Ritter.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto
de Biociências, Curso de Ciências Biológicas: Biologia
Marinha e Costeira, Porto Alegre, BR-RS, 2021.

1. Predação. 2. Presa. 3. Predador. 4. Gastrópodes.
5. Bivalves. I. do Nascimento Ritter, Matias, orient.
II. Título.

Aos examinadores,

Este trabalho está formatado segundo “HENTGE, C. S. L. *et al.* **Manual de trabalhos acadêmicos e científicos: orientações práticas à comunidade universitária da UERGS**. Porto Alegre: UERGS, 2018. 106 p.”. O mesmo é baseado nas normas da ABNT.

LAURA PORTO HORNUNG

**UMA ANÁLISE DE TRAÇOS DE PREDACÃO EM BIVALVES MARINHOS:
UM ESTUDO DE CASO NA REGIÃO PRAIAL DE LA PALOMA, URUGUAI**

Monografia apresentada como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, ênfase em Biologia Marinha na Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, em convênio com a Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Matias do Nascimento Ritter

Aprovada em: / /

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Sabrina Coelho Rodrigues,
Universidade Federal de Uberlândia

Dr. Jorge Villegas-Martín,
Universidade do Vale do Rio dos Sinos

Dedico aos meus pais Claudia e Azaury e
também a minha avó Maria de Lourdes.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais que me incentivaram e apoiaram desde o início desta trajetória acadêmica, auxiliando e amparando sempre, além de proporcionarem meu ensino e esta experiência de vida. Obrigada por tudo que vocês são e por acreditarem em mim.

Aos meus parentes, principalmente a minha avó Maria de Lourdes, que faz questão de estar presente na minha vida mesmo de longe, demonstrando o maior carinho de vó do mundo.

As minhas amigas que estão presentes em todos os momentos, sejam eles de alegria ou tristeza. Obrigada pelo apoio, incentivo e parceria que levarei para vida. Sou grata principalmente a Caroline Alberton Torres, por ser a melhor amiga qualquer pessoa poderia ter.

Ao meu namorado Klaus Frohlich Brandão, por me incentivar e apoiar em tudo. Obrigada por estar presente neste ciclo da minha vida, por vibrar comigo e torcer.

Ao Dr. Jorge Villegas-Martín pelos aprendizados compartilhados sobre predação em moluscos. E, ao Prof. Fabrizio Scarabino pela doação e coleta do material, além do auxílio na revisão taxonômica das espécies.

Ao meu orientador, Matias do Nascimento Ritter, por acreditar no meu potencial, pela paciência, dedicação, incentivo, amizade, confiança e por ter me proporcionado tantas oportunidades neste mundo acadêmico. Muito obrigada!

RESUMO

A predação por perfuração é reconhecida pela presença de orifícios tipicamente preserváveis, sobre uma variedade de organismos, podendo ser preservados como completos ou incompletos. Os dois principais tipos de furos de predação reconhecidos (*Oichnus simplex* e *O. paraboloides*), realizados pelas duas famílias de gastrópodes Muricidae e Naticidae sobre bivalves e outros organismos, respectivamente, tem permitido a análise da forma, do tamanho e da posição dos furos, proporcionando a compreensão de alguns aspectos do comportamento dos predadores os quais provavelmente executaram a predação. O objetivo do presente trabalho foi analisar traços biológicos preservados em conchas de bivalves marinhos que remetem a interações ecológicas com outros organismos. Para tal, dezoito amostras de sedimento praial foram coletadas, utilizando quadrantes (0,35 x 0,35 m) e amostrando 0,05 m de profundidade (total de 0.006 m³ por amostra), ao longo da faixa praial de La Paloma (distrito de Rocha, Uruguai), em dois setores, sendo eles: Playa Del Faro e Laguna de Rocha. A espécie de bivalve utilizada como foco deste trabalho é a *Glycymeris longior*, devido a sua expressiva representatividade. Com o auxílio de um paquímetro digital (resolução de 0,01mm), foram mensurados: o comprimento, altura e a largura máxima das valvas de todos os espécimes coletados, analisados a ocorrência de traços de predação, a posição do furo, o sucesso (furo completos) do predador, ou fracasso (furos incompletos); nas conchas predadas foram mensurados os diâmetros internos (dI) e externo (dE) dos furos, identificando assim, os dois principais tipos de furos de predação. Além de análises como integridade da concha, ocorrência de bioerosão e os possíveis agentes bioerosivos, realizados também, nas demais espécies presentes na amostra. No total, 1399 espécimes de *Glycymeris longior* foram mensurados, sendo que (~21,3%, n=298) apresentam orifícios de perfuração. A frequência de predação, foi de ~42%. As conchas predadas apresentam diâmetro externo maior que o diâmetro interno. Dessa forma, todos os furos são aqui creditados a gastrópodes da família Naticidae (*Oichnus paraboloides*). O maior espécime predado apresenta tamanho corporal de 15,66mm e o menor de 1,73mm; o maior espécime não predado, 25,41mm e o menor 1,69mm. Conclui-se que a maior frequência de predação está associada a estados ontogenéticos mais juvenis das presas, podendo indicar que os gastrópodes predadores estão exercendo uma pressão seletiva do tipo *top-down* sobre os espécimes de *Glycymeris longior*.

Palavras-chave: Predação. Presa. Predador. Gastrópodes. Bivalves.

ABSTRACT

Drilling predation is recognized by the presence of typical preservation of drill holes, about a variety of organisms, which can be preserved as complete or incomplete. Two main types of predation drill are recognized holes (*Oichnus simplex* and *O. paraboloides*), which are attributed to gastropod of the two families Muricidae and Naticidae in bivalves and other organisms, respectively, allowed the analysis of the shape, size, and position of the drill holes, providing an understanding of the behavior of predators. The objective of this work was to analyze biological characteristics preserved in shells of marine bivalves that refer to ecological interactions with other organisms. For this purpose, eighteen samples of beach sediment were collected, using quadrants (0.35 x 0.35 m) and a 0.05 m depth sampling (total of 0.006 m³ per sample), along the La Paloma beach (District of Rocha, Uruguay), in two sectors, namely: Playa Del Faro and Laguna de Rocha. The bivalve species *Glycymeris longior* was used as the focus of this work, due to its expressive representation. With the aid of a digital caliper (0.01mm resolution), the length, height, and maximum width of the valves of all specimens were measured, as well as the occurrence of predation traces, drill hole position, success analyzing (complete drill holes), or failure (incomplete drill holes); in predated shells, the inner (dI) and outer (dE) diameters of the drill holes were measured, thus identifying the two main types of predation holes. In addition to analyzes such as shell integrity, the occurrence of bioerosion, and possible bioeroder agents, also performed on the other species present in the sample. In total, 1399 specimens of *Glycymeris longior* were measured, and (~21.3%, n=298) have drill holes. Predation frequency was ~42%. Predated shells have perforations with the outer diameter larger than the inner diameter (*Oichnus paraboloides*). Thus, all orifices are here credited to gastropods of the Naticidae family (*Oichnus paraboloides*). The largest prey specimen has a body size of 15.66mm and the smallest of 1.73mm; the largest non-predated specimen, 25.4mm, and the smallest 1.69mm. It is concluded that the higher frequency of predation is associated with more juvenile ontogenetic states of the prey, which may indicate that the predatory gastropods are exerting a selective pressure from top to bottom on specimens of *Glycymeris longior*.

Keywords: Predation. Prey. Predator. Gastropods. Bivalves.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Localização da área de estudo.....	20
Figura 2 – Imagem do quadrante (0,35 x 0,35 m) utilizado para realização de coletas.....	20
Figura 3 – Variáveis mensuradas no presente estudo, com base na concha do bivalve <i>Glycymeris longior</i> . A : Medidas de tamanho corporal, (H – altura e C – comprimento). B : Modelo esquemático, em orientação em corte transversal, da medida da largura da concha (L); C : Seta indicando um traço do tipo <i>Oichnus paraboloides</i> , e medidas do diâmetro interno (dI) e externo (dE). D : Representação de um furo incompleto (pf) e traços de bioerosão não predatórios (b). Escalas: 1 cm.....	22
Figura 4 – Relação entre tamanho corporal e comprimento da concha (A) e largura (B) da espécie <i>Glycymeris longior</i> , com indicação do valor de correlação linear (R^2) e significância estatística. A linha vermelha pontilhada representa o melhor modelo a partir das variáveis, criado a partir do pacote “lmodel2” no R (LEGENDRE, 2018)	25
Figura 5 – Distribuição de frequência do tamanho corporal de espécimes do bivalve <i>Glycymeris longior</i> predados e não predados.....	27
Figura 6 – Boxplot comparativo entre o tamanho corporal dos espécimes do bivalve <i>Glycymeris longior</i> predados e não predados.....	28
Figura 7 – Distribuição da frequência do diâmetro dos furos externos em relação aos quatro setores das valvas das conchas de <i>Glycymeris longior</i> , bem como os valores relativo de furos (%) em cada um, de acordo com abordagem setorial. A: setor 1. B: setor 2. C: setor 3. D: setor 4 (veja também a Figura 3)	29
Figura 8 – Gráfico de dispersão do diâmetro interno externo vs. o diâmetro interno de todos os espécimes predados de <i>Glycymeris longior</i> (A), conjuntamente com a distribuição de frequência do tamanho do diâmetro externo (B).....	30
Figura 9 – Gráfico mostrando a relação entre o tamanho corporal da presa e o diâmetro externo do furo de predação em <i>Glycymeris longior</i> . Dados apresentados após transformação logarítmica.....	31

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
1.1. OBJETIVOS.....	12
1.1.1 Objetivo Geral	12
1.1.2 Objetivos Específicos	13
2. REFERÊNCIAL TEÓRICO	13
2.1 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS.....	13
2.2 PREDACÃO POR PERFURAÇÃO.....	14
2.3 BIOEROSÃO.....	15
2.4 EVOLUÇÃO.....	15
2.5 COEVOLUÇÃO E ESCALAÇÃO.....	16
2.6 GASTRÓPODES - MURICIDAE E NATICIDAE.....	17
2.7 BIVALVES.....	18
3. MATERIAL E MÉTODOS	19
3.1 ÁREA DE ESTUDO	19
3.2 COLETAS.....	19
3.3 VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS.....	21
3.4 ESPÉCIE ALVO.....	22
3.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	23
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	24
5. CONCLUSÃO.....	32
REFERÊNCIAS	33

1. INTRODUÇÃO

O papel das interações ecológicas sobre os processos evolutivos tem sido, ao longo de diversas gerações de pesquisadores, um assunto de altivos debates, a despeito de ainda ser um campo controverso (STANLEY, 2007). Não obstante, a maior parte dos estudos tem se concentrado nas relações entre predadores e presas e sua importância evolutiva e ecológica no decorrer do tempo geológico (KOWALEWSKI, 2002; HARPER, 2006; HUNTLEY; KOWALEWSKI, 2007; CHOJNACKI, 2013; KLOMPMAKER *et al.*, 2019).

A predação tem, provavelmente, um dos papéis mais importantes no processo evolutivo desde a origem da vida. Além disto, ambas as hipóteses da coevolução e da escalada evolutiva (ou hipótese da escalação; *escalation*), demonstram que os predadores desempenham papel fundamental na estruturação dos ecossistemas em termos de pressão seletiva tanto atuais, quanto pretéritos (THOMPSON, 1998; DIETL, 2003; SANLEY, 2008; MARTINELLI *et al.*, 2015, 2016; KLOMPMAKER *et al.*, 2017). A predação pode ser categorizada, em ingestão, perfuração, pastagem e quebra pré-ingestão (STEER; SEMMENS, 2003; HARPER; KELLEY, 2012), realizadas por diversos táxons e de variadas formas, com importância crucial para o entendimento das interações ecológicas. Não obstante, a maioria das pesquisas sobre predação utilizando o registro fóssil, tem se focado em traços de predação por perfuração de gastrópodes (Gastropoda) sobre bivalves (Bivalvia), identificada pela presença de furos típicos; nas conchas dos bivalves (ALEXANDER *et al.*, 2003; HARPER, 2003; DIETL *et al.*, 2010; OTTENS *et al.*, 2012; CHATTOPADHYAYA; DUTTA, 2013; ZONNEVELD; GINGRAS, 2014; CHATTOPADHYAYA *et al.*, 2014, 2015), sendo relevantes para análises quantitativas, proporcionando avaliar as interações presa-predador no registro fóssil (HOFFMEISTER; KOWALEWSKI, 2001; DIETL, 2003; ZLATEV *et al.*, 2019).

Interessantemente, o registro fóssil marinho é rico em espécimes de moluscos e braquiópodes, sendo eles a principal fonte de dados paleontológicos sobre a predação, possibilitando a reconstrução de tendências evolutivas ao longo de toda a Era Fanerozoica (últimos ~542 milhões de anos) (HOFFMEISTER; KOWALEWSKI, 2001; KLOMPMAKER *et al.*, 2017). De forma igualmente importante, traços de perfuração descritos em associações recentes de moluscos têm permitido análises que auxiliam, adicionalmente, na compreensão de interações bióticas pretéritas (ZLATEV *et al.*, 2019). Os dois principais tipos de furos de predação reconhecidos (*Oichnus simplex* e *O.*

paraboloides), realizados pelas famílias de gastrópodes Muricidae e Naticidae sobre bivalves, respectivamente, tem permitido a análise da forma, do tamanho e da posição dos furos, proporcionando a compreensão de alguns aspectos dos predadores, tais como, comportamentais e evolutivos (HUNTLEY; KOWALEWSKI, 2007; KLOMPMAKER, 2009; VISSAGI *et al.*, 2012; MARTINELLI *et al.*, 2014; CHATTOPADHYAYA *et al.*, 2015; KLOMPMAKER *et al.*, 2015; PAHARI *et al.*, 2016). Além disso, os traços de predação podem ser ainda avaliados como completos e incompletos, indicando sucesso ou fracasso do predador, respectivamente. Este relativo fracasso predatório pode ocorrer devido à ineficiência do predador, à atuação dos limites mecânicos ocasionados por presas, interrupção da perfuração por agentes externos (DIETL; GREGORY, 2000; ZONNEVELD; GINGRAS, 2014; VISSAGI *et al.*, 2012), entre outros. Ainda, a posição dos traços fornece informações sobre o comportamento do predador no manuseio da presa (KOWALEWSKI, 2002; PAHARI *et al.*, 2016)

Nesse sentido, este estudo de caso visa identificar uma relação de seleção de tamanho entre presa-predador e identificar o organismo que realiza a predação; com base no tamanho do traço de predação e o tamanho da presa, assim como as características morfológicas do traço (medidas do diâmetro interno e externo), tendo em vista, que o diâmetro externo total dos furos, geralmente está associado ao tamanho do predador. Além disso, a proporção do tamanho do orifício de perfuração para o tamanho da presa, gera esta relação de proporção de tamanho predador-presa. (KLOMPMAKER *et al.*, 2017, 2019). Entretanto, as razões de tamanho presa-predador permanecem em alguma medida ainda desconhecidas.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo Geral

Analisar os traços predatórios preservados em conchas de bivalves marinhos que remetem a interações ecológicas com outros organismos, visando contribuir no refinamento das relações de tamanho entre predador e presa.

1.1.2 Objetivos Específicos

- 1) Identificar e quantificar os traços de predação em conchas de moluscos marinhos, com enfoque maior na espécie de bivalve *Glycymeris longior*, coletadas da região praias de La Paloma, departamento de Rocha, Uruguai;
- 2) Identificar o possível predador das marcas de predação com sua provável origem, normalmente associado à duas famílias de gastrópodes, Muricidae e Naticidae;
- 3) Integrar estes traços de predação com informações quantitativas, como tamanho, largura da concha, diâmetro do furo (interno e externo) e localização dos traços nas conchas;
- 4) Analisar a variação corporal dos possíveis predadores, através de análises de diâmetro externo;
- 5) Testar hipóteses quantitativas entre as marcas de predação efetiva com aquelas de predação interrompida (*repair scars*), estimando, assim, a efetividade da predação dos gastrópodes sobre estes moluscos;

2. REFERÊNCIAL TEÓRICO

2.1 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS

As interações ecológicas são relações entre os seres vivos, para obter recursos necessários para sua sobrevivência, podendo ser entre indivíduos da mesma espécie (intraespecífica) e entre espécies distintas (interespecífica). De acordo com Baumiller e Gahn (2002) e Huntley e Scarponi (2015), as interações interespecíficas são denominadas como antagônicas, como por exemplo o parasitismo e a predação, visto que, o aumento destas interações induziram tendências macroevolutivas no decorrer da escala geológica.

É possível identificar vestígios das interações ecológicas através dos esqueletos fósseis de presas, sendo os mais comuns: furos, fraturas, marcas e cicatrizes (KOWALEWSKI, 2002; ZONNEVELD; GINGRAS, 2014). Desse modo, é possível visualizar de forma indireta as interações presa-predador pretéritas, as quais refletem nos ecossistemas marinhos até os dias atuais; além disso, tais evidências proporcionam a compreensão dos padrões de predação, relação presa-predador, comportamento dos organismos e de eventos evolutivos relacionados, como as hipóteses de coevolução e escalção (e.g. KLOMPMAKER *et al.*, 2019).

2.2 PREDAÇÃO POR PERFURAÇÃO

A expressiva quantidade de informações advindas de registros fósseis ilustra a interação entre os predadores de perfuração e suas presas (HOFFMEISTER; KOWALEWSKI, 2001; KLOMPMAKER; KELLEY, 2015; KLOMPMAKER *et al.*, 2019). Os organismos que realizam predação, definidos por Bambach (2002), como aqueles que caçam ou prendem outros organismos que tenham a capacidade de fugirem ou se protegerem, para se alimentar. Com isso, ocorre a aniquilação da presa após o processo de predação (BAUMILLER; GAHN, 2002).

Essa forma de perfuração ocorre por diversos grupos carnívoros, deixando um furo típico nas conchas de bivalves e demais grupos, sendo principalmente realizado por gastrópodes naticídeos e muricídeos (KLOMPMAKER; KELLEY, 2015; ZONNEVELD; GINGRAS, 2014; KLOMPMAKER *et al.*, 2015). Os predadores de perfuração, adquirem acesso a parte interna das presas através da perfuração realizada pelo órgão raspador do aparelho bucal, denominado de rádula, que ocasiona a dissolução química e/ou mecânica do carbonato de cálcio, através de secreções ácidas localizadas nos órgãos perfurantes acessórios, na tentativa de abertura das valvas dos bivalves (HARPER; KELLEY, 2012). A dissolução química é proporcionada pela produção de íons de hidrogênio, que ao entrarem em contato com os íons de cálcio das valvas dos bivalves, ocasionam o processo de quebra. Estes furos preserváveis fornecem dados à compreensão de processos relacionados à predação, proporcionando uma das fontes menos ambíguas para o esclarecimento desta interação ecológica, com informações evolutivas e ecológicas sobre os organismos (HOFFMEISTER; KOWALEWSKI, 2001).

A predação por perfuração é reconhecida pela presença de orifícios de perfuração tipicamente preserváveis, que podem ser analisados como completos ou incompletos. Os furos completos são reconhecidos por tentativas bem-sucedidas realizadas por predadores, que conseguem penetrar totalmente toda a espessura da valva dos bivalves, enquanto os furos incompletos ocorreram por tentativas malsucedidas, com penetração sendo realizada parcialmente na espessura da valva (DIETL, 2000; OTTENS *et al.*, 2012). Com isso, o sucesso da predação por perfuração está associado a frequência dos furos completos, enquanto os furos incompletos representam um “proxy” de falha de predação, ocorrendo em alguns casos, sufocamento da presa após esse ataque incompleto (KOWALEWSKI, 2002; VISAGGI *et al.*, 2012).

2.3 BIOEROSÃO

A bioerosão é um processo de origem biológica que modifica bioclastos e superfícies carbonáticas rochosas; importante à paleoecologia, devido a suas aplicações demonstradas em interações de ambientes marinhos, ao apresentar traços característicos de fósseis (icnofósseis) (ERTHAL *et al.*, 2017). Através de estudos de bioerosão no registro fóssil, é possível identificar o agente causador, devido as suas características próprias (forma, tamanho, posição) (DIETL; KELLEY, 2006). Devido tanto à intensidade, quanto à forma de bioerosão, podem ser obtidos dados sobre paleoprodutividade, ambientes deposicionais e taxas de soterramento, pois os organismos apresentam traços específicos que auxiliam na sua identificação e/ou ambiente de ocorrência, sendo fundamentais para determinação paleoambiental. De forma geral, os organismos que realizam bioerosão, são fungos, algas, poliquetas, bivalves, foronídeos, briozoários, gastrópodes, cirripédios e ctenostomados (TAYLOR; WILSON, 2003, ERTHAL *et al.*, 2017), além de traços que não são possíveis identificar o causador.

2.4 EVOLUÇÃO

Segundo Conway Morris e Bengtson (1994) as perfurações de predação podem datar de momentos pré-cambrianos. Os traços de perfuração da Era Paleozoica, não obstante, são de braquiópodes, sendo substituído por gastrópodes (ROHR, 1991) a partir do Mesozoico (KOWALEWSKI *et al.*, 2000; HOFFMEISTER; KOWALEWSKI, 2001). De acordo com Hoffmeister *et al.* (2004), os dados paleozoicos são dominados por furos de predação em braquiópodes e dados pós-paleozoicos em moluscos; a mudança na preferência na dieta dos gastrópodes é evidenciada através das frequências de perfuração, demonstradas em nível mais alto nos moluscos do que em braquiópodes, desde o período Permiano, onde braquiópodes se tornam presas apenas na ausência dos moluscos. Além disso, demais motivos são citados por Klompmaker *et al.* (2017), tais como, os braquiópodes conterem menos conteúdo nutricional em comparação com os moluscos e maior tecido inorgânico, também, a proporção de moluscos se tornou mais abundante que os braquiópodes, proporcionando uma seleção de tamanhos menores, devido a hipótese de que pequenas presas de moluscos cenozóicos foram mais nutritivas que grandes braquiópodes paleozóicos.

É evidenciado que gastrópodes naticídeos e muricídeos são predadores ativos desde o início do período Cenozoico (KELLEY; HANSEN, 2003; HARPER, 2003; KELLEY; HANSEN, 2006). Não obstante, bivalves permianos apresentam orifícios de perfuração similares aos causados atualmente por essas duas famílias de gastrópodes (HOFFMEISTER *et al.*, 2004). Conforme Chattopadhyaya *et al.* (2015) a infaunalização dos bivalves ocorreu durante o Mesozoico, devido ao aumento da pressão de predação exercida sobre eles, com isso, Mondal e Harries (2013) e Mondal *et al.* (2019) apontaram, que padrões com relação a intensidade de predação por perfuração estão relacionados com o modo de vida dos organismos, sendo os moluscos infaunais os mais visados.

2.5 COEVOLUÇÃO E ESCALAÇÃO

Conforme Martinelli e colaboradores (2015), a predação é um processo chave que impulsiona a coevolução e a escalação. Dietl e Kelley (2002) citam a importância de avaliar todo o sistema predador-presa, considerando outras espécies que participam desta interação, pois tais espécies podem exercer uma pressão que auxiliam a defender ou anular hipóteses de coevolução ou escalação.

De acordo com Dietl (2003), a coevolução e a escalação são mecanismos fundamentais para ocorrência de corridas armamentistas entre predadores e presas. O aumento da razão entre o tamanho dos predadores em relação presas – ao longo dos períodos Ordoviciano e Quaternário – suportam a hipótese de escalação ao longo da era Fanerozoica, onde predadores de perfuração aumentam em tamanho e força, exercendo uma pressão de cima pra baixo (*top-bottom*), sendo metabolicamente mais ativos e fortes morfológicamente, impulsionando assim, respostas das presas em suas defesas, aumento de motilidade e escavação (Klompaker *et al.*, 2017). Além disso, respostas das presas, mudanças na sua morfologia, comportamento e ecologia, juntamente com o aprimoramento de suas defesas (armadura, toxicidade, coloração, aprimoramento do sistema sensorial) (Klompaker *et al.*, 2017).

Dawkins e Krebs (1979) utilizam a expressão “princípio do jantar vitalício”, para exemplificar que a pressão de predadores é mais forte sobre as presas do que a resposta das presas à predação, onde um ataque predatório falhado seria a perda de uma refeição e a falha da presa ocasionaria na mortalidade dos organismos. Conforme Alexander e

Dietl (2003), os predadores podem responder a seus inimigos (predadores ou espécies competidoras) mais do que suas presas.

A coevolução é definida como adaptação recíproca entre as espécies, ocorrendo a evolução de uma espécie em resposta a outra e, assim, sucessivamente (DIETL; KELLEY, 2002). Dietl (2003), por exemplo, cita o aumento da eficiência de captura do predador, devido a mudanças dos mecanismos utilizados para realização da predação, ocasionando uma resposta recíproca da presa, com relação ao aumento da espessura da concha, como forma de defesa. Desde o Cretáceo, iniciou-se a diversificação dos Naticidae infaunais, gerando uma resposta coevolutiva à infaunalização mesozoicas das presas, podendo também ser interpretada como escalção pelo fato dos gastrópodes Naticidae estarem respondendo aos seus predadores epifaunais (KLOMPMAKER *et al.*, 2017). Presas perigosas podem modificar consideravelmente os efeitos de escalção para coevolutivos, pois suas respostas defensivas podem ser recíprocas (HARPER; KELLEY, 2012).

2.6 GASTRÓPODES - MURICIDAE E NATICIDAE

A identificação taxonômica em nível de família é possível através de abordagens que auxiliam a desvendar qual predador realizou o traço de perfuração, como características dos furos. (MONDAL *et al.*, 2019). Diversos estudos apresentam as duas famílias de gastrópodes Muricidae e Naticidae, como os principais agentes de predação por perfuração dos oceanos modernos, com distinção em seus orifícios de perfuração em sua morfologia, determinantes para identificação através de furos preserváveis em conchas de bivalves marinhos; a família Muricidae apresenta características de furo com diâmetros (interno e externo) simétricos (*Oichnus simplex*), diferentemente da família Naticidae que apresenta valores opostos de diâmetros, tendo diâmetro externo maior que o diâmetro interno (*Oichnus paraboloides*), onde adquirem acesso as presas bivalves, atacando diretamente a concha. (ALEXANDER; DIETL, 2001; GREY *et al.*, 2005; KELLEY; HANSEN, 2006; HUNTLEY; KOWALEWSKI, 2007, KLOMPMAKER, 2009; KLOMPMAKER *et al.*, 2015; MONDAL *et al.*, 2019). É evidenciado que o tamanho do orifício de perfuração presente nas presas é correlacionado positivamente com o tamanho de predadores modernos (KLOMPMAKER; KELLEY, 2015).

Além das características morfológicas se distinguem entre as duas principais famílias de gastrópodes, existem outros fatores, por exemplo, Chojnacki (2013) salienta

que em muitos trabalhos sobre predação por perfuração, o enfoque tem sido na família Naticidae, pelo fato principalmente do formato único do orifício de perfuração. Alguns autores apontam que a família Naticidae tem hábito de vida infaunal, em águas rasas ou profundas, onde cavam o sedimento para se alimentar de presas, envolvendo-as e manipulando-as com a utilização dos pés no ajuste da posição preferencial selecionada para a perfuração (DIETL, 2002; KELLEY; HANSEN, 2003; KLOMPMAKER, 2009; VISSAGI *et al.*, 2013; CHATTOPADHYAYA *et al.*, 2014; PAHARI *et al.*, 2016), ou para sufocá-las (DIETL; KELLEY, 2013; MONDAL *et al.*, 2014).

A família Muricidae apresenta hábito de vida epifaunal, por outro lado, realizando perfuração em presas epifaunais, sem envolvê-las após sua detecção (HARPER; KELLEY, 2012). Eles rastejam sobre a superfície das presas, onde utilizam a rádula para raspagem e dissolução do carbonato de cálcio das conchas dos bivalves, dominando principalmente o substrato duro (CHATTOPADHYAYA *et al.*, 2014). De acordo com os autores Dietl (2002), Kelley e Hansen (2003) e Mondal e Harries (2013), os gastrópodes Muricidae podem desenterrar presas da infauna, eventualmente.

2.7 BIVALVES

Os bivalves atuais estão representados no registro fóssil com 76% dos gêneros (VALENTINE *et al.*, 2006), sendo presentes na dieta de diversos táxons de predadores, em razão de fornecem elevado valor nutritivo, pois apresentam musculatura adutora desenvolvida e pé relativamente grande. Além disso, existem diversas vantagens de predação os bivalves, tais como, serem cosmopolitas, estarem presentes em comunidades marinhas e de água doce, possuírem grande diversificação e sucesso adaptativo (MARTINELLI *et al.*, 2016), com raros casos de espécies tóxicas. As desvantagens de predação estes organismos são em razão da resposta rápida de fechamento das valvas, as quais servem como proteção à perturbação externa, dificultando a predação devido à força que exercem (HARPER; KELLEY, 2012).

Segundo Brusca *et al.* (2018), a estrutura corporal dos bivalves é constituída por duas valvas idênticas ou diferentes, compostas principalmente por calcita ou aragonita (CaCO_3 , FAINSTEIN, 2006), que possibilitam proteção da parte interna, constituída por manto, músculos paliais e adutores, brânquias, pé, massa visceral e partes modificadas do manto (tubos inalante e exalante). ZLATEV *et al.* (2019) enfatizaram, que os bivalves constroem suas conchas anexadas em matriz de proteína fibrosa, gerando suporte para a

parte interna. De acordo com Klompmaker e Kelley (2015), Martinelli *et al.* (2016) e Pahari *et al.* (2016), a ornamentação das conchas dos bivalves é uma característica importante à proteção dos organismos, podendo impedir a predação por perfuração, devido as funções realizadas como escavação, reforço da concha, manutenção no sedimento, entre outras finalidades.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo compreende o setor praiar de La Paloma, distrito de Rocha, Uruguai; localizado no sul da América do Sul. Em particular, duas áreas de interesse: i) Playa Del Faro (La Paloma), com conteúdo rochosos e localmente conhecida devido à expressiva acumulação de conchas; e ii) na faixa praiar da desembocadura da Laguna de Rocha. (Figura 1).

3.2. COLETAS

Dezoito amostras padronizadas de sedimento praiar foram coletadas no segundo semestre de 2018, de forma aleatória, utilizando quadrantes (0,35 x 0,35 m) e amostrando 0.05 m de profundidade (total de 0.006 m³ por amostra) (Figura 2), ao longo da faixa praiar de La Paloma (distrito de Rocha, Uruguai), em dois setores, sendo eles: Playa Del Faro (ponto 1) e Laguna de Rocha (ponto 2).

No ponto 1, foram coletadas quatorze amostras e no ponto 2 foram coletados quatro. De acordo com Kowalewski (2002), a amostragem direta em grande quantidade oferece informações representativas do registro fóssil analisado, possibilitando dados para análises quantitativas; com isso, foram coletados todos os espécimes presentes, de variados tamanhos e qualquer condição de preservação, enfatizando ainda que, podem ser enviadas espacial e temporalmente. Além disso, Ottens *et al.* (2012) apoiam a amostragem direta, com a utilização de um táxon específico para avaliar o padrão de perfuração.

Todas as conchas presentes no quadrante foram coletadas e armazenadas em sacos ZIP ou, preferencialmente, em potes, independente da espécie, para evitar qualquer dano

físico ao material. As amostras foram doadas e coletadas pelo Prof. Fabrizio Scarabino (Centro Universitario Regional del Este, Rocha, Universidad de La Republica, Uruguai). Todos os espécimes de moluscos serão tombados na coleção de Malacologia do Museu de Ciências Naturais do CECLIMAR (Centro de Estudos Costeiros Limnológicos e Marinhos), Campus Litoral Norte da UFRGS.

Figura 1: Mapa representando a América do Sul, com destaque à região praial de La Paloma, distrito de Rocha, Uruguai. Os dois pontos representados no mapa apresentam os locais da realização das coletas; o Ponto 1, localizado na Playa del Faro; e o Ponto 2, localizado na Laguna de Rocha.



Fonte: Autor (2021)

Figura 2: Quadrante (0,35 x 0,35 m) utilizado para realização das coletas.

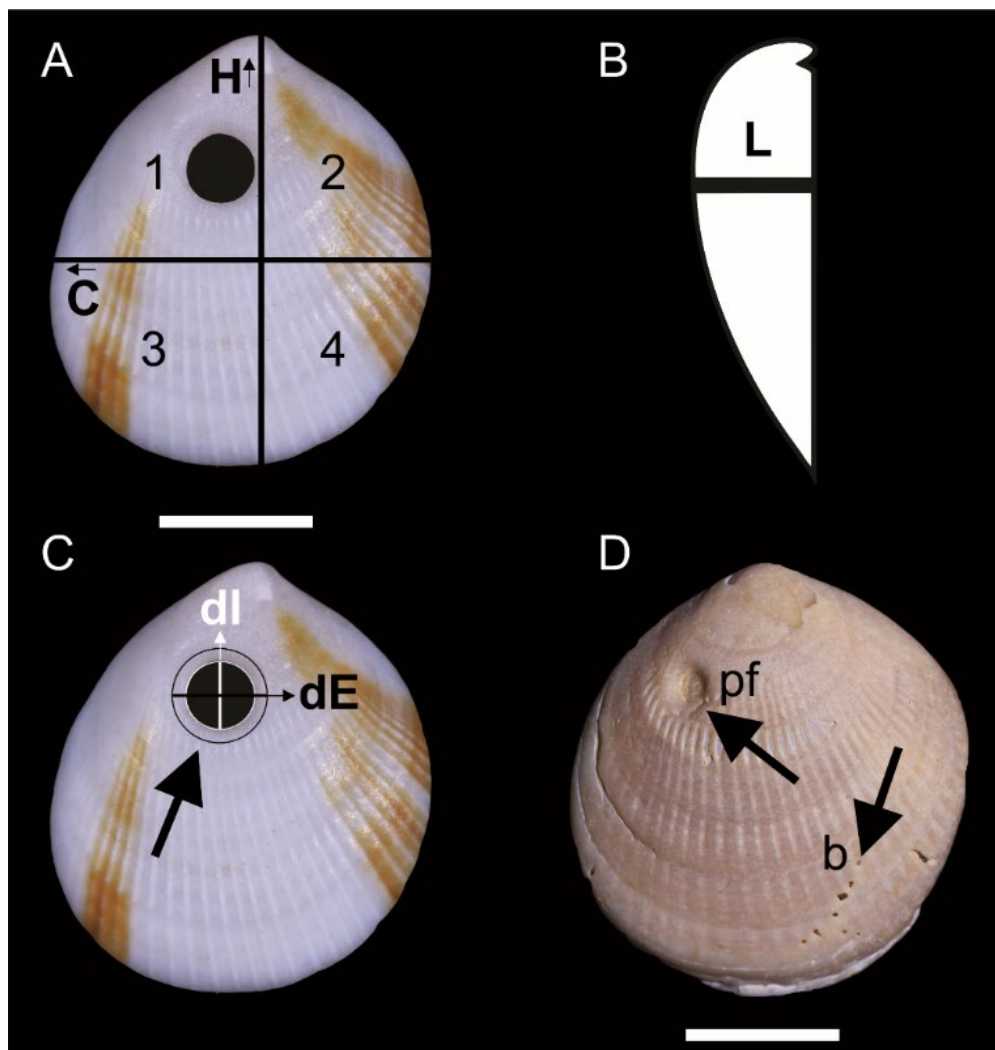


Fonte: Autor (2021)

3.3. VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS

Inicialmente, foi realizada a triagem dentro de bandejas, no laboratório de Sedimentologia do CECLIMAR (Centro de Estudos Costeiros Limnológicos e Marinhos, Campus Litoral Norte da UFRGS), com o descarte de materiais que não fizessem parte do conteúdo conchífero, como areia e cascalho. Após, a espécie foco deste trabalho, por apresentar elevada representatividade, *Glycymeris longior* (G. B. Sowerby I, 1833), foi isolada das demais espécies em diferentes sacos ZIP, para início das análises e medições. Com o auxílio de um paquímetro digital (resolução de 0,01mm), foram mensurados o comprimento (C), altura (H) e a largura (L) máxima das valvas (Figura 3A, B) de todos os espécimes, de acordo com Kosnik *et al.* (2006), em virtude de estas medidas proporcionarem uma estimativa do tamanho corporal, através da média geométrica. Além disso, foi verificado a ocorrência (1) de traços de predação, juntamente com a posição do furo (Figura 3A, C), analisada através da repartição das valvas em quadrantes e contagem da frequência de perfuração realizada em cada localidade, definida por Kowalewski (2002) como Abordagem Setorial, utilizado no trabalho de Chattopadhyaya e Dutta (2013). Os setores foram divididos em quatro quadrantes, nas conchas que apresentam o traço de predação e, também, analisando se ocorreu sucesso (furo completos) do predador, ou fracasso (furos incompletos) (Figura 3D), com base em estudos previamente publicados (KOWALEWSKI, 2002; OTTENS *et al.*, 2012; VISSAGI *et al.*, 2012; CHATTOPHADYAYA; DUTTA, 2013). Além disso, foi mensurado, nas conchas predadas, os diâmetros internos (dI) e externo (dE) dos furos (Figura 3C), identificando assim, os dois principais tipos de furos de predação (*Oichnus simplex* e *O. paraboloides*) (DIETL; KELLEY, 2006; WISSHAK *et al.*, 2015). Análises como integridade da concha (1 para valvas inteiras e 0 para conchas quebradas), ocorrência de bioerosão (Figura 3D) e os possíveis agentes bioerosivos também foram identificados (TAYLOR; WILSON, 2003). A análise da bioerosão tem como justificativa identificar outras interações ecológicas, além da predação. As demais espécies presentes nas amostras foram tentativamente identificadas ao menor nível taxonômico possível, e posteriormente, foram aplicadas todas as análises e medições igualmente àquelas realizadas na espécie *Glycymeris longior*.

Figura 3: Variáveis mensuradas no presente estudo, com base na concha do bivalve *Glycymeris longior*. **A:** Medidas de tamanho corporal, (H – altura e C – comprimento). **B:** Modelo esquemático, em orientação em corte transversal, da medida da largura da concha (L); **C:** Seta indicando um traço do tipo *Oichnus paraboloides*, e medidas do diâmetro interno (dI) e externo (dE). **D:** Representação de um furo incompleto (pf) e traços de bioerosão não predatórios (b). Escalas: 1 cm.



Fonte: Autor (2021)

3.4. ESPÉCIE ALVO

A espécie de bivalve alvo para este estudo e análise de traços de predação é a espécie *Glycymeris longior*, com a seguinte classificação taxonômica: Reino: Animalia; Filo: Molusca; Classe: Bivalvia; Subclasse: Autobranchia; Intraclasse: Pteriomorfia; Ordem: Arcida; Subfamília: Arcoidea; Família: Glycymerididae (MolluscaBase, 2021).

O gênero *Glycymeris* apresenta 147 espécies da família Glycymerididae. O gênero apresenta distribuição cosmopolita, com provável origem no período Cenozoico (GIMENEZ, 2017), com hábito de vida bentônico e preferencialmente fundo arenoso. Desde então, a família manteve sua morfologia de forma simples (THOMAS, 1976), de composição de carbonato de cálcio (FAINSTEIN, 2006). *Glymymeris longior* ocorre no Oceano Atlântico Sul e se distribui desde o Espírito Santo, Brasil (20 ° 19 ' S, 40 ° 20 ' W) ao Golfo de San Matías, Argentina (GIMENEZ, 2017).

3.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As análises se basearam em todos os espécimes presentes nas amostras das duas localidades, excluindo as conchas quebradas para o cálculo referente a média geométrica de tamanho corporal de cada indivíduo, pois, de acordo com Pruss *et al.* (2011), processos tafonômicos podem distorcer as amostras, com isso, conchas quebradas não representarem com precisão o tamanho corporal dos espécimes analisados, enviesando as análises. Com isso, com base em Kowalewski (2002), os fatores confiáveis de identidade taxonômica foram devidamente analisados. A exclusão foi realizada com base nos dados como integridade das valvas, anulando as que estavam representadas por 0 (conchas quebradas).

Os dados foram tabelados em duas planilhas do Excel®, sendo uma especificamente para espécie *Glycymeris longior*, com observações nas linhas e todas as variáveis listadas acima nas colunas. A frequência de perfuração foi calculada para *Glycymeris longior*. com base em Kowalewski (2002) e Chattopadhyaya e Dutta (2013), assim como, a frequência de perfuração incompleta, devido a todos os espécimes apresentarem valvas desarticuladas, com isso, foi realizada a divisão do número total de valvas perfuradas pela metade do número do total de valvas, utilizando a equação:

$$\text{Equação 1: } DF = ND/(N*0.5), \text{ onde}$$

DF: Frequência de perfuração; ND: Número de valvas com orifício de perfuração completo; N: Total de valvas perfuradas.

Para o cálculo referente à frequência de perfuração incompleta, foi realizada a divisão do número de valvas perfuradas com furos incompletos, pelo número total de valvas perfuradas.

Equação 2: IDF: NID/(NID+ND), onde

IDF: Frequência de perfuração incompleta; NID: Número de valvas com orifício de perfuração incompleto; ND: Número de valvas com orifício de perfuração completo.

A visualização do tamanho corporal, é ilustrado a partir de histogramas, gráficos de dispersão e de boxplots, através de análises numéricas realizadas em linguagem R (R Core Team, 2021).

O tamanho corporal dos espécimes da espécie-alvo foi comparado entre conchas predadas e não predadas. Para tal, o tamanho amostral desses dois grupos foi previamente equacionado (mesmo n amostral; HOLLAND, 2019). Após, foi realizado o test t , o qual compara a média das distribuições.

Todas as análises de correlação linear apresentadas foram realizadas com base no eixo principal reduzido (em inglês, *Reduced major axis* – RMA), uma vez que ela minimiza a variação residual em ambos os eixos, e, portanto, leva em conta possíveis erros de medição em ambos os eixos (SMITH, 2009). Tais análises foram realizadas através do pacote “lmodel2” no R (LEGENDRE, 2018).

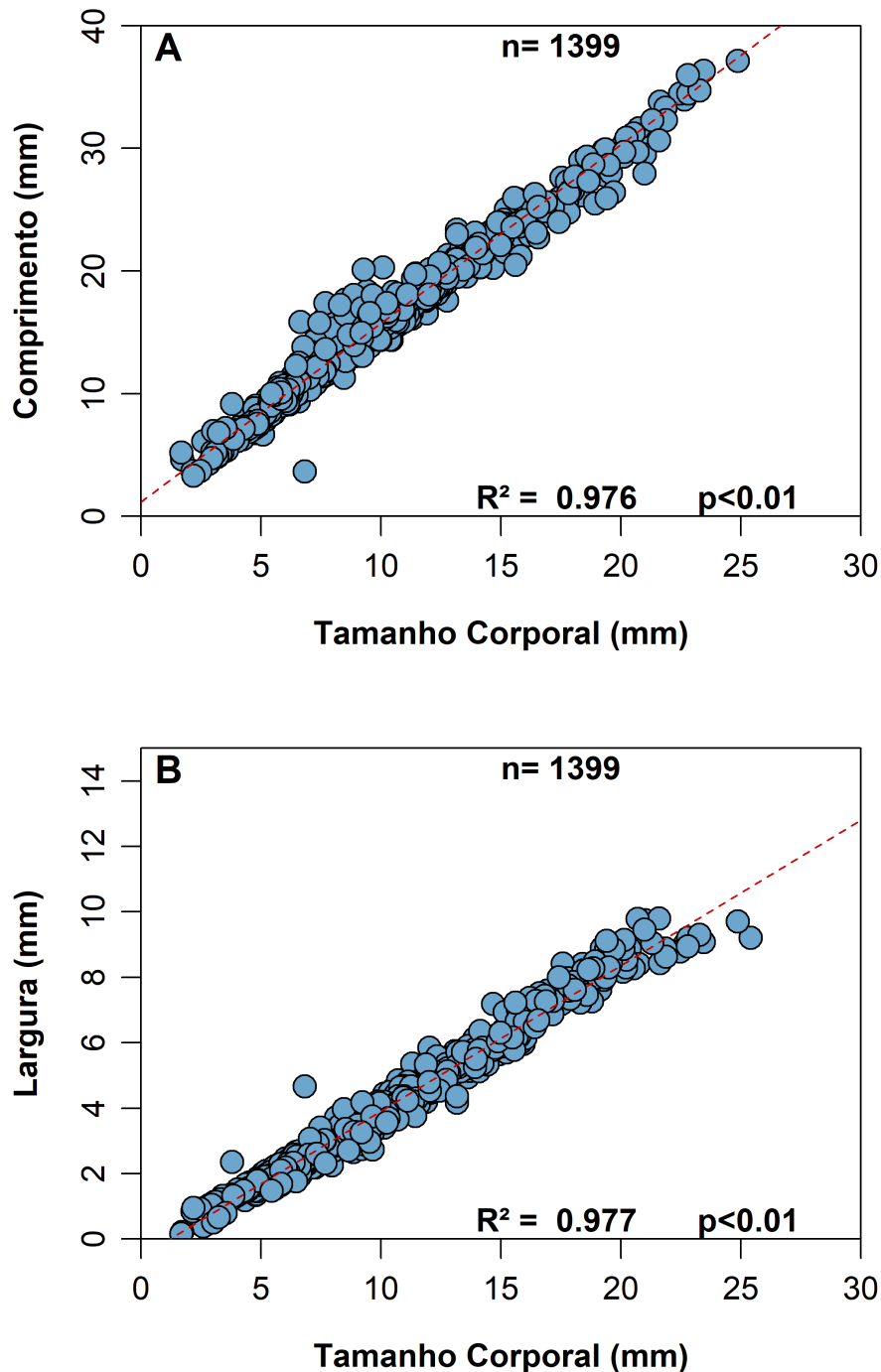
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

No total, 1520 espécimes de *Glycymeris longior* foram analisados, devido à baixa integridade de algumas valvas (fragmentadas), 121 foram excluídas para realização das análises, com isso, o valor total passou a ser de 1399 espécimes, sendo que (~21,3%, $n=298$) apresentaram orifícios de perfuração. A frequência de predação, com base na Equação 1, foi de ~42%. Todos os espécimes de conchas predadas apresentam diâmetro externo maior que o diâmetro interno. Dessa forma, todos os furos são aqui creditados a gastrópodes da família Naticidae (*Oichnus paraboloides*).

O tamanho corporal dos espécimes, calculado a partir do comprimento, altura e largura (Figura 4; KOSNIK *et al.*, 2006), variou de 1,69mm a 25,41mm. O maior espécime predado tinha um tamanho corporal de 15,66mm e o menor de 1,73mm. O maior espécime não predado tinha um tamanho corporal de 25,41mm e o menor 1,69mm (Figura 6). A média do tamanho corporal entre as conchas predadas e as não predadas se difere, com base no teste t ($p<0,001$), após descontar a variação do n amostral entre as conchas

predadas e não predadas, uma vez que esse teste estatístico é sensível a variação do tamanho amostral (Figuras 4 e 5).

Figura 4: Relação entre tamanho corporal e comprimento da concha (A) e largura (B) da espécie *Glycimeris longior*, com indicação do valor de correlação linear (R^2) e significância estatística. A linha vermelha pontilhada representa o melhor modelo a partir das variáveis, criado a partir do pacote “lmodel2” no R (LEGENDRE, 2018).



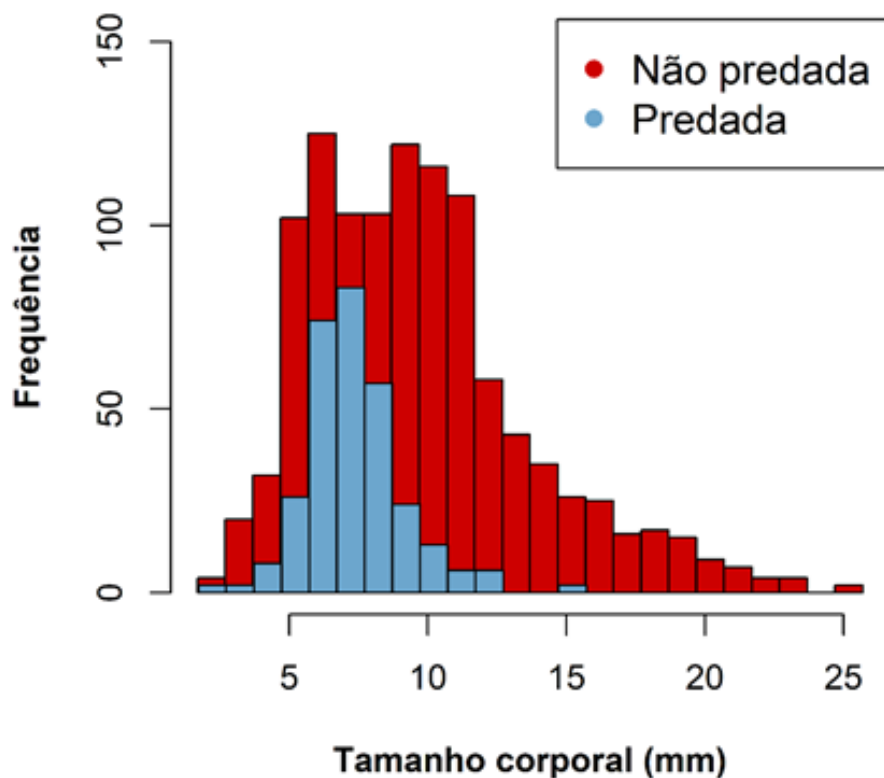
Fonte: Autor (2021)

Segundo Kowalewski (2002) e Martinelli *et al.* (2015), os fósseis perfurados podem apresentar um padrão preferencial de tamanho, sugerindo um comportamento seletivo de predadores de perfuração com relação ao tamanho. Os predadores muitas vezes são limitados pelo tamanho da presa, por conta do tempo necessário para manipular e habilidades próprias do predador, com isso, a frequência de perfuração de gastrópodes é influenciada pelo custo-benefício que presas selecionadas irão prover (KELLEY; HANSEN, 2003; MONDAL *et al.*, 2010; PAUL *et al.*, 2013; MARTINELLI *et al.*, 2015). De acordo com Chattopadhyaya e Baumiller (2009), o “limite de manuseio” exercido pelos predadores, que seria o “tamanho ideal da presa”, proporciona o ganho de energia líquida ideal, pois uma presa menor que o tamanho ideal não acomodaria conteúdo nutricional suficiente e uma presa maior ocasionaria ataques malsucedidos, devido às restrições fisiológicas do predador. Klompmaker *et al.* (2017), com base na variação de tamanho dos orifícios de perfuração, sugeriram que ocorreu um aumento de ~67 vezes do tamanho dos predadores entre o Ordoviciano e o Quaternário, com eles se tornando mais fortes por efeito da maior intensidade de outros predadores ativos e abundância de presas, não sendo evidenciado aumento no tamanho de presas.

Os furos incompletos estão representados em apenas 5 espécimes de *Glycymeris longior* (frequência de 2 %, Equação 2), podendo indicar alta taxa de sucesso dos predadores de perfuração. Conforme Chattopadhyaya e Dutta (2013), somente os fósseis que apresentarem furos completos podem dar precisão sobre o tamanho real do predador durante o sucesso da predação gerando interrupção do crescimento direto, visto que, os furos incompletos podem não ser letais, com provável crescimento da presa após o ataque, dificultando avaliações como a posição exata do ataque do predador no momento da predação. Diversas análises já foram feitas com relação aos motivos das perfurações malsucedidas. Para Kelley (1988), este aumento das frequências de perfurações incompletas, demonstram que mudanças morfológicas e comportamentais das presas, como espessura, mobilidade e capacidade defensiva, proporcionam vantagens de sobrevivência destes organismos. Kowalewski (2002) comenta, ainda, que o aumento das falhas de predadores, pode estar relacionado com a dificuldade com relação ao tamanho das presas. Chattopadhyay e Baumiller (2007), demonstraram em seu trabalho, que a presença incompleta de furos pode ser ocasionada devido a competição de predadores, resultando no abandono do predador na tentativa de perfuração. Hutchings e Herpert (2013), ainda, evidenciaram comportamento similar, para gastrópodes Naticidae, onde o aumento da competição é o causador da frequência de perfuração incompleta.

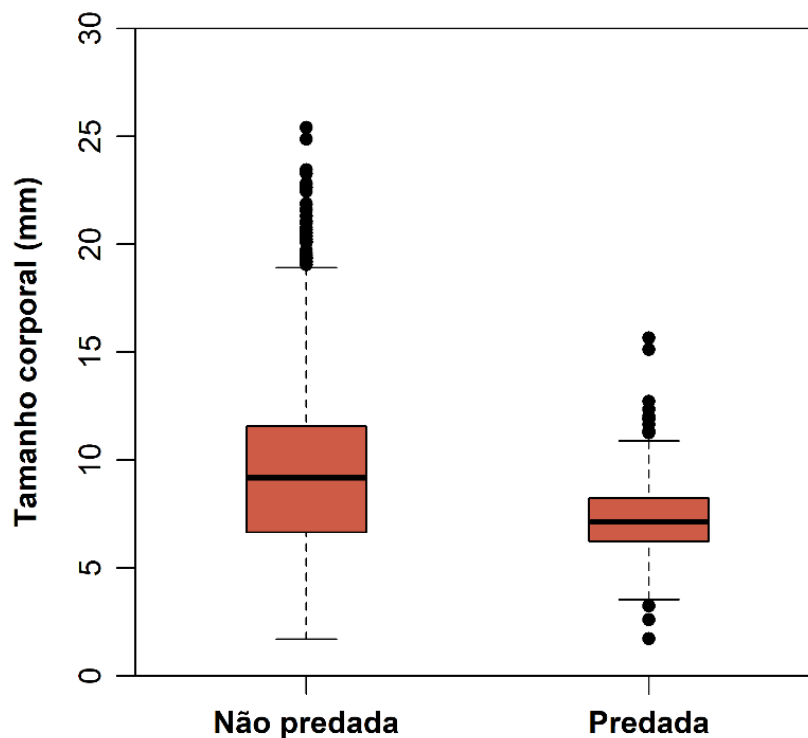
Chattopadhyay e Baumiller (2010) salientam, também que gastrópodes se tornam vulneráveis ao saírem com seus órgãos de suas conchas, podendo virarem vítimas dos seus predadores naturais, sofrendo riscos. Chattopadhyaya e Dutta (2013) enfatizam que, o tamanho das presas pode influenciar no aumento da proporção de furos incompletos, em virtude de necessitarem de um maior tempo investido por predadores para penetrarem organismos de maior espessura, com isso, aumenta a exposição por interrupção de fatores físicos, juntamente com possibilidade de fuga das presas ou de falha dos limites mecânicos do predador. Martinelli *et al.* (2016) citam que tamanhos maiores de presa tornam menos propensas a predação, pois o tamanho pode servir como proteção. A realização da perfuração das valvas dos bivalves ocorre de forma relativamente lenta, podendo levar dias para a realização completa, dependendo da espessura do local escolhido (KELLEY; HANSEN, 2003; ZLATEV *et al.*, 2019). Ishida (2004) aponta que os predadores que realizam a perfuração em um menor tempo, são favorecidos pela seleção natural, pelo fato de se exporem menos aos seus predadores e seres menos sujeitos a perda de suas presas.

Figura 5: Distribuição de frequência do tamanho corporal de espécimes do bivalve *Glycymeris longior* predados e não predados.



Fonte: Autor (2021)

Figura 6: *Boxplot* comparativo entre o tamanho corporal dos espécimes do bivalve *Glycymeris longior* predados e não predados.



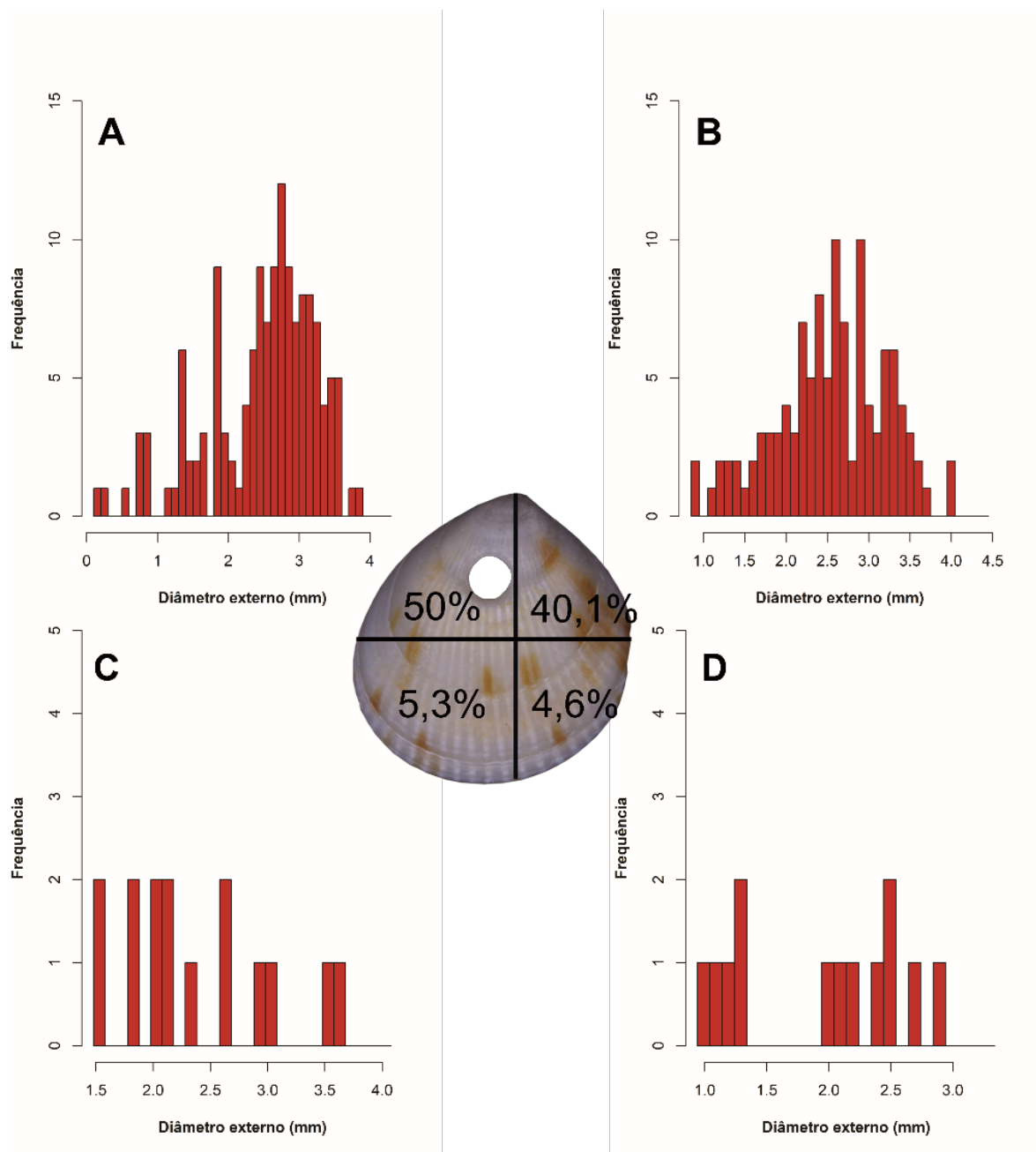
Fonte: Autor (2021)

O termo “abordagem setorial”, utilizado por Kowalewski (2002), se baseia no particionamento em setores das conchas dos bivalves, para melhor identificação da frequência de perfuração de cada setor, aponta ainda, que a seletividade por cada região auxilia a desvendar sua origem e no entendimento das preferências dos predadores através das informações fornecidas pelas perfurações, referências comportamentais dos predadores que os realizam.

Além disso, os estudos se concentram nos furos presentes em invertebrados marinhos, por conta da precisão das análises e frequência, proporcionando também, visualizar mudanças com relação a seletividade do local, para compreensão de modelos evolutivos Kowalewski (2002). Com isso, o particionamento do bivalve *Glycymeris longior* demonstrou diferenças sem relação aos setores (Figura 7), sendo o setor A, com maior frequência de perfuração (50%), seguido pelo setor B, também com expressiva quantidade (40,1%), já nos setores C e D, a frequência de perfuração é baixa, de 5,3% e

4,6%, respectivamente. Os maiores predadores e conseqüentemente maiores perfurações, também se concentraram nos setores 1 e 2 da concha (Figura 7A e B).

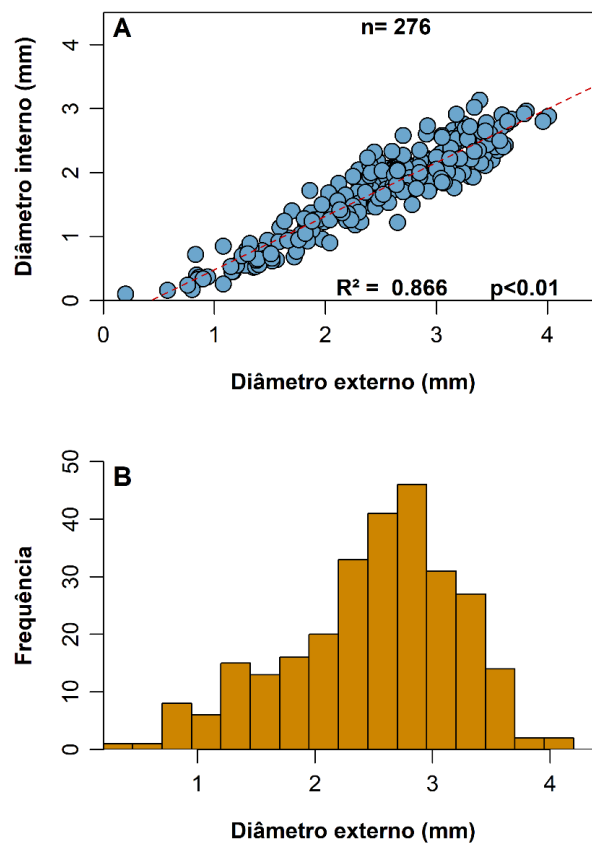
Figura 7: Distribuição da frequência do diâmetro dos furos externos em relação aos quatro setores das valvas das conchas de *Glycimeris longior*, bem como os valores relativo de furos (%) em cada um, de acordo com a abordagem setorial (KOWALEWSKI, 2002). A: setor 1. B: setor 2. C: setor 3. D: setor 4 (veja também a Figura 3).



Fonte: Autor (2021)

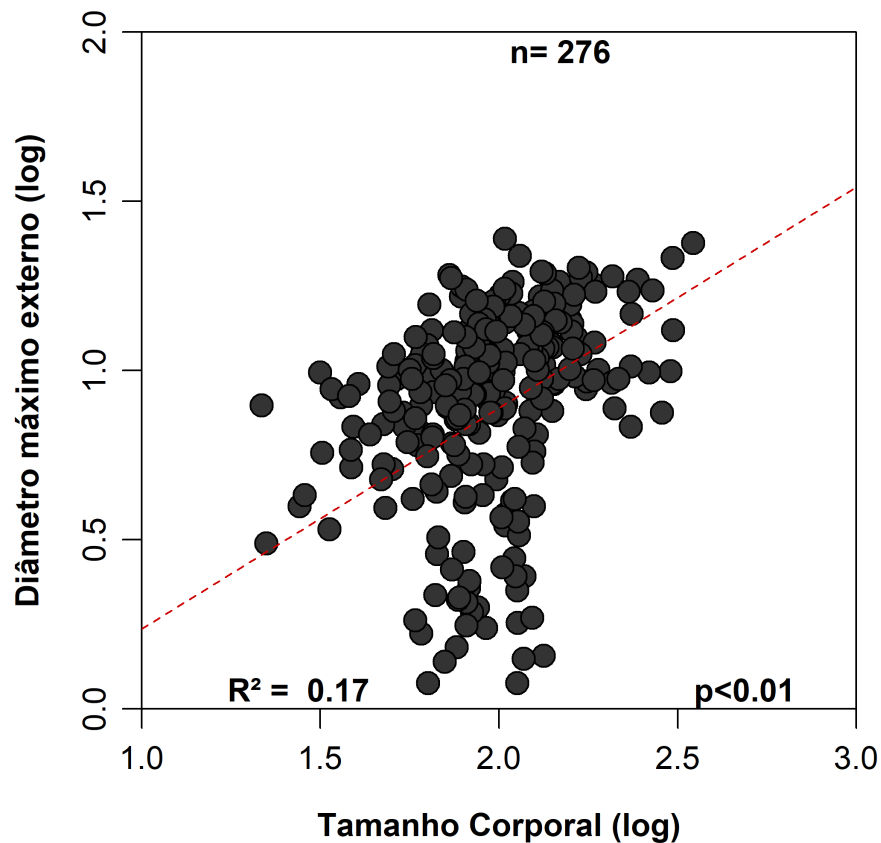
No total, 276 espécimes apresentam diâmetro externo e interno preservados (e possíveis de serem mensurados com paquímetro). Os diâmetros externo e interno são relativamente bem correlacionados (Figura 8A), sem indicativos de erros de medição. A maior frequência de diâmetro externo, como um proxy ao tamanho dos predadores, está mais representada no intervalo entre 2 mm e 3 mm (Figura 8B). Não houve correlação significativa entre o tamanho corporal da presa (*Glycymeris longior*) e o diâmetro do furo externo feito por gastrópodes naticídeos (Figura 9). Resultados semelhantes foram encontrados por Chattopadhyaya e Dutta (2013) para ostreídeos do Mioceno da Índia. Contudo, outros estudos já encontraram relações positivas e significativas entre essas duas variáveis, indicando que presas maiores são atacadas por predadores maiores (KELLEY, 1991, para bivalves; KLOMPMAKER *et al.*, 2015 para balanídeos), um padrão antagônico ao encontrado aqui.

Figura 8: Gráfico de dispersão do diâmetro externo vs. o diâmetro interno de todos os espécimes predados de *Glycymeris longior* (A), juntamente com a distribuição de frequência do tamanho do diâmetro externo (B).



Fonte: Autor (2021)

Figura 9: Gráfico mostrando a relação entre o tamanho corporal da presa e o diâmetro externo do furo de predação em *Glycymeris longior*. Dados apresentados após transformação logarítmica.



Fonte: Autor (2021)

A bioerosão não predatória, apresentou baixa frequência (8,02%), com número de espécimes bioerodidos igual a 122, sendo a maior frequência realizado por esponjas, 67,21% (n=82), seguindo de poliquetas, representados por 31,97% (n=39), e 0,82% (n=1) apresentavam ambos.

Diversas outras espécies de bivalves e gastrópodes foram identificadas nas amostras, juntamente com a espécie *Glycymeris longior*, sendo os bivalves: *Aequipecten tehuelchus* (1); *Agathistom patagonicum* (7); *Anomalocardia flexuosa* (12); *Bostrycapulus odites* (22); *Buccinanops cochlidium* (1); *Buccinastrum deformis* (1); *Corbula patagônica* (1); *Costoanachus sertulariarum* (1); *Crossostrea* sp. (1); *Diodora patagonica* (1); *Diplodonta vilardeboana* (20); *Donax hanleyanus* (39); *Erodona mactroides* (20); *Eucallista purpurata* (2); *Eutivela isabelleana* (20); *Lottia subrugosa*

(1); *Mactra guidoi* (10); *Mactra isaballeana* (109); *Mactra* spp. (2); *Mytilus* sp. (277); *Olivella tehuelcha* (1); *Ostrea puelchana* (3); *Ostrea spreta* (4); *Petrocolaria stellae* (1); *Plicatula gibbosa* (21); *Pododesmus rudis* (2); *Tivela dentaria* (16); *Transenpitar americana* (1) e *Veneridae indet* (1); e as de gastrópodes: *Costoanachis sertularium*, *Urosalpinx cala*; *Urosalpinx hanetti* e *Halistylus coluna*. As espécies que apresentaram furos de predação, foram: *Bostrycapulus odites*; *Donax hanleyanys*; *Eutivela isabelleana*; *Mactra isabelleana*; *Mytilus* sp.; *Ostrea spreta*; *Pododesmus rudis*; e *Transenpitar americana*.

5. CONCLUSÃO

Os traços de predação presentes na espécie *Glycymeris longior* (Bivalvia) está mais relacionada com a família Naticidae (Gastropoda), com presença de furos *Oichnus. paraboloides*. A predação efetiva (furos completos) foi mais expressiva em comparação com traços de predação interrompida. O setor da valva com a maior significância foi o 1, demonstrando uma possível preferência no comportamento e manuseio durante a predação, confirmando trabalhos prévios. Também foi evidenciado que predadores selecionam presas menores, estágios ontogenéticos mais juvenis, podendo indicar que os gastrópodes predadores estão exercendo uma pressão seletiva do tipo *top-down* sobre os espécimes de *Glycymeris longior*. Futuros estudos que envolvam uma análise mais completa dos dados aqui apresentados poderão ajudar ainda mais na elucidação das relações envolvendo as razões de tamanho predador-presa.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. R.; DIETL, G. P. The fossil record of shellbreaking predation on marine bivalves and gastropods. In: Predator-prey interactions in the fossil record (P.H. Kelley, M.Kowalewski & T.A. Hansen, eds). **Topics in Geobiology Series**, 20: 141–176, 2003.
- BAUMILLER, T. K.; GAHN, F. J. Fossil record of parasitism on marine invertebrates with special emphasis on the platyceratid-crinoid interaction. **The Paleontological Society Papers**, 8: 195-210, 2002.
- BAMBACH, R. Supporting predators: changes in the global ecosystem inferred from changes in predator diversity. The fossil record of predation. **Paleontological Society Papers**, 8: 8:319–352, 2002.
- BROMLEY, R. G. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. **Acta Geologica Hispanica**, 16:55–64, 1981.
- BRUSCA, R. C. *et al.* **Invertebrados**. 3ª edição. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 996 p., 2018.
- CHATTOPADHYAY, D.; BAUMILLER, T. K. An experimental assessment of feeding rates of the muricid gastropod, *Nucella lamellosa* and its effect on a cost —benefit analysis. **Journal of Shellfish Research**, 28: 1–7. 2009
- CHATTOPADHYAY, D.; BAUMILLER, T. K. Drilling under threat: an experimental assessment of the drilling behavior of *Nucella lamellosa* in the presence of a predator. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 352:257–266, 2007.
- CHATTOPADHYAY, D.; BAUMILLER, T. K. Effect of durophagy on drilling predation: a case study of Cenozoic molluscs from North America. **Historical Biology**, 22: 367–379, 2010.
- CHATTOPADHYAY, D; DUTTA, S. Prey selection by drilling predators: a case study from Miocene of Kutch, India. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 374: 187–196, 2013.
- CHATTOPADHYAY D; ZUSCHIN, M; TOMASOVYCH, A. Effects of a high-risk environment on edge-drilling behavior: inference from Recent bivalves from the Red Sea. **Paleobiology**, 40: 34–49, 2014.
- CHATTOPADHYAY, D; ZUSCHIN, M; TOMASOVYCH, A. How effective are ecological traits against drilling predation? Insights from recent bivalve assemblages of the northern Red Sea. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 440: 659–670, 2015.
- CHOJANACK, N. C; LEIGHTON, L. R. Comparing predatory drillholes to taphonomic damage from simulated wave action on a modern gastropod. **Historical Biology**, 26: 69–79, 2013.

CONWAY MORRIS, S; BENGTON, S. Cambrian predators: Possible evidence from boreholes. **Journal of Paleontology**, 68: 1–23, 1994.

DAWKINS, R; KREBS, J. R. Arms races between and within species. **Proc. R. Soc. Lond**, 205: 489 – 1959, 1979.

DIETL, G. P. Coevolution of a marine gastropod predator and its dangerous bivalve prey. **Biological Journal of the Linnean Society**, 80:409–436, 2003.

DIETL, G. P; DURHAM, S. R; KELLEY, P. H. Shell repair as a reliable indicator of bivalve predation by shell-wedging gastropods in the fossil record. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 296: 174-184, 2010.

DIETL, G. P. *et al.* Reduced competition and altered feeding behavior among marine snails after a mass extinction. **Science**, 306: 2229–2231, 2004.

DIETL, G. P; KELLEY, P. H. Can naticid gastropod predators be identified by the holes they drill? **Ichnos**, 13: 1–6, 2006.

DIETL, G. P; KELLEY, P. H. The fossil record of predator-prey arms races: Coevolution and escalation hypotheses. **The Paleontological Society Papers**, 8: 352–374, 2002.

DIETL, G. P. Successful and unsuccessful predation of the gastropod *Nucella lapillus* (Muricidae) on the mussel *Mytilus edulis* from Maine. **Veliger**, 43: 319–329, 2000.

ERTHAL, F. *et al.* Assinaturas tafonômicas em moluscos recentes e seu significado paleoambiental. **Terræ Didática**, 13: 5–30, 2017.

FAINSTEIN, C. *Glycymeris Longior*, shells, an alternative γ radiation reference detector. **Brazilian Journal of Physics**, 36: 90–92, 2006.

GIMENEZ, L. H. **Análisis esclerocronológico de *Glycymeris longior* (Sowerby, 1832): edad, estructura poblacional y evaluación de su potencial como archivo ambiental del Golfo San Matías (mar Argentino)**. Licenciatura en Biología Marina, Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Nacional del Comahue, 60 p., 2017.

HARPER, E. M. Assessing the importance of drilling predation over Paleozoic and Mesozoic. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 210: 185–198, 2003.

HARPER, E. M. Dissecting post-Paleozoic arms races. **Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 232: 322–343, 2006.

HARPER, E. M; KELLEY, P. H. Predation of bivalves. Part N, Revised, Volume 1, Chapter 22: **Treatise Online**, The University of Kansas, Paleontological Institute, 44:1–21, 2012.

HOFFMEISTER, *et al.* Drilling predation on Permian brachiopods and bivalves from the Glass Mountains, west Texas. **Acta Paleontologica Polonica**. 49 (3): 433–45, 2004.

- HOFFMEISTER, A. P; KOWALEWSKI, M. Spatial and environmental variation in the fossil record of drilling predation: A case study from the Miocene of Central Europe. **Palaios**, 16: 566–579, 2001.
- HOLLAND, S. M. Estimation, not significance. **Paleobiology**, 45: 1-6, 2019.
- HUNTLEY, J.W; KOWALEWSKI, M. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 104: 15006–15010, 2007.
- HUNTLEY, J.W; SCARPONI, D. Evolutionary and ecological implications of trematode parasitism of modern and fossil northern Adriatic bivalve. **Paleobiology**, 38: 40–51, 2015.
- KELLEY, P. H; HANSEN, T. A. Comparisons of class- and lower taxon-level patterns in naticid gastropod predation, Cretaceous to Pleistocene of the U.S. Coastal Plain. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 236:302–320, 2006.
- KELLEY, P. H; HANSEN, T. A. The fossil record of drilling predation on bivalves and gastropods. In P. H. Kelley, M. Kowalewski, & T. A. Hansen, eds., **Predator-Prey Interactions in the Fossil Record**. 20: 113–139, 2003.
- KELLEY, P. H. Predation by Miocene naticid gastropods of the Chesapeake Group: stereotyped and predictable. **Palaios**, 3: 436–448, 1988.
- KLOMPMAKER, A. A. *et al.* Increase in predator-prey size ratios throughout the Phanerozoic history of marine ecosystems. **Science**, 356: 1178–1180, 2017.
- KLOMPMAKER, A. A. *et al.* Predation in the marine fossil record: Studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. **Earth-Science Reviews**, 194: 472–520, 2019.
- KLOMPMAKER, A. A. *et al.* The fossil record of drilling predation on barnacles. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 426: 95–111, 2015.
- KLOMPMAKER, A. A; KELLEY, P. H. Shell ornamentation as a likely exaptation: evidence from predatory drilling on Cenozoic bivalves. **Paleobiology**, 4: 187–201, 2015.
- KLOMPMAKER, A. A. Thaphonomic bias on drill-hole predation intensities and paleoecology of pliocene mollusks from langenbroom (mill), the netherlands. **Palaios**, 24: 772–779, 2009.
- KOWALEWSKI, M. *et al.* Drill holes in shells of Permian benthic invertebrates. **Journal of Paleontology**, 74:532–543, 2000.
- KOWALEWSKI, M. The fossil record of predation: an overview of analytical methods. **The Paleontological Society Special Papers**, 8: 3–42, 2002.

KOWALEWSKI, M; HUNTLEY, J.W; Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record, **The National Academy of Sciences of the USA**, 104: 15006–15010, 2007.

LEGENDRE, P. lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-3. 2018.
<https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>

MARTINELLI, J. C; KOSNIK, M. A; MADIN, J. S; Encounter frequency does not predict predation frequency in tropical dead-shell assemblages. **Palaios**, 30: 818-82, 2015.

MARTINELLI, J. C; KOSNIK, M. A; MADIN, J. S; Passive defensive traits are not good predictors of predation for infaunal reef bivalves. **Palaios**, 31: 607–61, 2016.

MCQUAID, C. D. Feeding behaviour and selection of bivalve prey by *Octopus vulgaris* Cuvier. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 177: 187–202, 1994.

MOLLUSCABASE (2021). WoRMS Mollusca – WoRMS táxon details, *Glycymeris longior* (G.B. Sowerby I, 1833). Disponível em: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=504499>; Acesso em: 05-03-2021.

MONDAL *et al.* Latitudinal patterns of gastropod drilling predation intensity through time. **Palaios**, 34: 261, 2019.

MONDAL *et al.* Repair scars on *Macra violacea* from the eastern coast of India: a new classification and a model for describing shell breakage on bivalves: **Paleontologia Electronica**, 17: 1–13, 2014.

MONDAL, S; HARRIES, P. Prey selectivity by the predatory drilling gastropods: a Meso-Cenozoic perspective: **Geological Society of America Abstracts with Program**, 45: 315, 2013.

OTTENS, K. J; DIETL, G. P; KELLEY, P. H; STANFORD, S. D. A comparison of analyses of drilling predation on fossil bivalves: Bulk- vs. taxon-specific sampling and the role of collector experience. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 319-320: 84–92, 2012.

PAHARI, *et al.* Subaerial predation of naticidae gastropod perforation by *Natica tigrina* in Chandipur intertidal mollusc community, east coast of India. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 451: 110–123, 2016.

PAUL, *et al.* Predação em gastrópodes de turritelina recentes do subcontinente indiano e comparação com um banco de dados global revisado. **Malacologia**, 56: 193–213, 2013.

PEREIRA, A. P. **Aspectos taxômicos e paleoecológicos dos branquiópodes e moluscos (bivalves) da formação Inajá (devoniano), bacia do Jatobá (PE)**. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Dissertação de Mestrado, 128 p., 2011.

- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 16-08, 2020.
- ROHR, D. M. Borings in the shell of an Ordovician (Whiterockian) gastropod. **Journal of Paleontology**, 65: 687–688, 1991.
- STANLEY, S. M. An analysis of the history of marine animal diversity. **Paleobiology**, 33: 1–55, 2007.
- STANLEY, S. M. Predation defeats competition on the seafloor. **Paleobiology**, 34: 1–21, 2008.
- STEER, M. A; SEMMENS, J. M. Pulling or drilling, does size or species matter? An experimental study of prey handling in *Octopus dierythraeus* (Norman, 1992). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 290: 165–178, 2003.
- TAYLOR, P. D, WILSON, M.A. Paleoecologia e evolução do substrato duro marinho comunidades. **Earth-Sci. Rev.** 62, 1–103, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(02\)00131-9](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00131-9)
- THOMPSON, J. N. Rapid evolution as an ecological process. **Trends in Ecology & Evolution**, 13: 329–332, 1998.
- THOMAS, R. D. K. Gastropod predation on sympatric Neogene species of *Glycymeris* (Bivalvia) from the eastern United States. **Journal of Paleontology**, 50(3):488–499, 1976.
- VALENTINE J. W. *et al.* Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 103:6599–6604, 2006.
- VISAGGI, C. C. *et al.* Alternate modes of naticid predation: an experimental test of the influence of substrate depth on drilling behaviors. **Geological Society of America Abstracts with Programs** 149–15, 2012.
- ZLATEV, D. B *et al.* Clam community composition and prey shell size impacts moon snail (Gastropod: Naticidae) drilling frequencies in South Carolina, USA. **Marine Ecology**, 00:12526, 2019.
- ZONNEVELD, J.P; GRINGAS, M. K. *Sedilichnus*, *Oichnus*, *Fossichnus*, and *Tremichnus*: ‘small round holes in shells’ revised. **Journal of Paleontology**, 88(5):895–905.