

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL – UFRGS
UNIVERSIDADE ESTADUAL DO RIO GRANDE DO SUL – UERGS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÊNFASE EM GESTÃO MARINHA
E COSTEIRA

VALENTINA SILVA DOS SANTOS

INTERAÇÕES PARASITISMO-HOSPEDEIRO E SUAS IMPLICAÇÕES À
PALEOECOLOGIA: UM ESTUDO DE CASO NO LITORAL SUL DO BRASIL.

OSÓRIO

2021

VALENTINA SILVA DOS SANTOS

**INTERAÇÕES PARASITISMO-HOSPEDEIRO E SUAS IMPLICAÇÕES À
PALEOECOLOGIA: UM ESTUDO DE CASO NO LITORAL SUL DO BRASIL.**

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

Orientador: Prof. Dr. Matias do Nascimento Ritter

OSÓRIO

2021

CIP - Catalogação na Publicação

Silva dos Santos, Valentina
Interações parasitismo-hospedeiro e suas
implicações à paleoecologia: um estudo de caso no
litoral sul do Brasil. / Valentina Silva dos Santos.
-- 2021.
36 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: Gestão
Ambiental Marinha e Costeira, Porto Alegre, BR-RS,
2021.

1. Interações. 2. Registro fóssil. 3. Moluscos. 4.
Litoral Norte do Rio Grande do Sul. I. do Nascimento
Ritter, Matias, orient. II. Título.

VALENTINA SILVA DOS SANTOS

**INTERAÇÕES PARASITISMO-HOSPEDEIRO E SUAS IMPLICAÇÕES À
PALEOECOLOGIA: UM ESTUDO DE CASO NO LITORAL SUL DO BRASIL.**

Monografia apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas com Ênfase em Gestão Marinha e Costeira na Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Universidade Estadual 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 à minha avó Irene e ao meu avô
Luiz Carlos (*in memoriam*).

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais e irmão, que em momento algum me permitiram pensar em mudar de rumo e por serem porto seguro, por me proporcionarem viver esse momento. Obrigada por me mostrarem que com esforço e dedicação tudo é possível e que não há nada que não podemos fazer juntos.

À minha grande e linda família, vocês são exemplos de perseverança e a razão pela qual busco fazer o melhor sempre. Obrigada por me mostrarem que com o apoio uns dos outros podemos conquistar o mundo, que não há nada melhor no mundo que a nossa roda de chimarrão e que não importa onde estivermos a força do feito ecoará em nós.

Aos amigos que viveram comigo as minhas alegrias, que me ajudaram a superar minhas derrotas, que comemoram o meu sucesso e me permitiram retribuir esses momentos. Serei sempre grata por tudo que compartilhamos. Especialmente os meus meninos, as minhas amigas de verdade e aos amigos que ganhei ao longo dos últimos anos.

Ao meu companheiro de todos os momentos e maior incentivador, Lucas do Amaral Freitas. Obrigada por ser abrigo e por estar presente.

Aos colegas de turma 10, seus agregados e os “bixos” que adotei pelo caminho, pelos campos, trabalhos, confraternizações e mates que dividimos.

Ao meu orientador, Matias do Nascimento Ritter, por me mostrar um caminho apaixonante, pela amizade e principalmente pela confiança no meu trabalho e por ver em mim potencial.

Aos professores Felipe Caron e Fábio Lameiro, por estarem sempre dispostos a dividirem seus conhecimentos e um chimarrão. Ao professor Fernando Erthal por compartilhar seus conhecimentos e ser um incentivador. Ao professor Daniele Scarponi pelas contribuições a este trabalho.

Às universidades públicas por oferecerem este curso único, ao Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos (CECLIMAR) e seus integrantes, que fazem esse lugar ser acolhedor em momentos difíceis e proporcionam momentos alegres.

A todos que em algum momento ouviram a palavra das conchinhas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento parcial desse trabalho através do projeto “Paleobiologia da Conservação: combinando programas ecológicos de longa duração com a Paleontologia” (processo nº 422766/2018-6). À Pró-Reitoria de Extensão pela bolsa de extensão. À FAURGS pela bolsa de iniciação científica (Projeto: 4619-1).

RESUMO

Traços associados ao parasitismo recuperados do registro fóssil ainda são raros, muito embora representem uma interação ecologicamente importante. A maioria das espécies animais hospeda pelo menos um parasita endêmico, além de muitas outras espécies de parasitas relativamente generalistas. O parasitismo é ubíquo na biosfera e, em contraste com a predação, sabemos muito pouco de sua história no registro fóssil. A compreensão dessa interação traz informações relevantes, pois sua maior prevalência pode estar associada a períodos de aumento relativo do nível do mar e mudanças de temperatura. Este trabalho tem como objetivo avaliar a prevalência de possíveis traços de parasitismo preservados em conchas de moluscos comumente encontradas ao longo do setor praiado do litoral norte do Rio Grande do Sul. Para tal, foram coletadas 27 amostras padronizadas de 0,05 m³ de material sedimentar e conchas de moluscos, ao longo de cerca de 135 km de costa, entre os municípios de Torres e Palmares do Sul, simulando setores retrogradantes e prográdantes no registro fóssil Quaternário. Foram identificadas 12 espécies de moluscos. Contudo, os traços associados ao parasitismo foram encontrados somente em valvas de *Donax hanleyanus* Philippi, 1847, espécie que apresentou a maior frequência relativa. Esses traços foram induzidos provavelmente por parasitas trematódeos digenéticos, que possuem um complexo ciclo de vida, com até três hospedeiros, infestando os bivalves no segundo estágio de hospedeiro intermediário, obtendo nutrientes das gônadas de seus hospedeiros. A prevalência foi calculada por meio da divisão do número total de indivíduos infestados pelo número total de espécimes (para cada setor da costa). O teste *t* foi empregado, após equidade do *n* amostral, para comparar o tamanho corporal médio dos indivíduos infestados com aqueles não infestados. Os valores de prevalência foram 0,55 para o setor retrogradante e 0,59 para as áreas prográdantes, sendo probabilisticamente iguais (teste Mann-Whitney-Wilcoxon após transformação arco seno, $p = 0.956$). A prevalência entre as valvas também foi verificada, não obtendo diferença significativa ($p > 0,05$). O tamanho corporal dos indivíduos infestados, comparativamente aos não infestados, não apresentou diferenças significativas ($p > 0,05$). A média para os indivíduos infestados foi de 16,99 mm e para os indivíduos não infestados 17,08 mm. Em relação aos setores, apenas o setor retrogradante apresentou diferença significativa em relação ao tamanho corporal ($p < 0,05$). O padrão encontrado para estudos conduzidos no Mar Mediterrâneo – alta prevalência de trematódeos infestando bivalves em setores retrogradantes – não foi aqui identificado para o litoral sul brasileiro, o que evidencia a importância da realização de estudos sistemáticos sobre essa temática.

Palavras-chave: Interações. Registro Fóssil. Moluscos. Litoral Norte do Rio Grande do Sul.

ABSTRACT

Parasitism-likely traces retrieved from the fossil record are still rare, even though they represent an ecologically key interaction. Most species host at least one endemic parasite, in addition to many other relatively generalist parasitic species. Parasitism is ubiquitous in the biosphere and, in contrast to predation, we yet lack knowledge regarding its history in the fossil record. Understanding this interaction brings relevant information, as its higher prevalence may be associated with periods of sea-level rise and global temperature changes. This work aims to evaluate the prevalence of parasite-traces preserved in mollusk shells commonly recovered along the foreshore sector of the northern coast of Rio Grande do Sul. To this purpose, 27 standardized samples of 0.05 m³ of sedimentary material and molluscan shells were gathered, along about 135 km of coast, between the counties of Torres and Palmares do Sul, simulating retrograding and prograding settings in the Quaternary fossil record. Twelve species of mollusks were identified. However, the parasitism traces were reached out only in *Donax hanleyanus* Philippi, 1847 valves — the species that presented the highest frequency. These traces were probably induced by digenetic trematode parasites, which have a complex life cycle, with up to three hosts, infesting the bivalves in the second stage of the intermediate host, obtaining nutrients from their hosts' gonads. The prevalence was calculated by dividing the total number of infested individuals by the total number of specimens (for each sector of the coast). The t-test was used, after the *n* standardization, to compare the average body size of the infested individuals with those non infested. Prevalence values were significantly similar (Mann-Whitney-Wilcoxon test after sine arc transformation, $p=0.956$) in samples associated with retrograding (0.55) and prograding settings (0.59). The prevalence between the valves was also verified, with no significant differences ($p > 0.05$). The body size of infested and non-infested individuals reached similar values ($p > 0.05$). The average body size for infested individuals was 16.99 mm while for non-infested individuals was 17.08 mm. Regarding the coastal sectors, only the retrograding sector showed a significant difference concerning body size ($p < 0.05$). The pattern found for studies carried out in the Mediterranean Sea — high prevalence of trematodes infesting bivalve in retrograding sectors —, was not identified here for the Southern Brazilian coast, which highlights the importance of carrying out more studies on the subject.

Keywords: Taphonomy. Interactions. Fossil Record. Mollusks. North Coast of Rio Grande do Sul.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Localização da área de estudo.....	15
Figura 2 – Localização dos pontos de coleta da área sul, setor retrogradante.....	19
Figura 3 – Imagem do quadrante utilizado para as coletas.....	20
Figura 4 – Localização dos pontos de coleta da área norte, setor progradante.	20
Figura 5 – Medidas do tamanho corporal (altura – H; comprimento – C) de uma concha direita (v.d.) do molusco bivalve <i>Mactra isabelleana</i> d'Orbigny, 1846. Escala: 5 mm.	21
Figura 6 – Valva direita do molusco bivalve <i>Donax hanleyanus</i> . Em A é ilustrado a área em os traços normalmente são encontrados, acima da linha palial; em B as setas indicam em detalhe os traços de parasitas trematódeos digenéticos. Escalas: 5 mm.	24
Figura 7 – Valva do molusco bivalve <i>Chamelea gallina</i> , exibindo traços de parasitas trematódeos digenéticos, destacados pelas setas. Escala: 5 mm.	25
Figura 8 – Gráfico de dispersão ilustrando o comportamento do tamanho corporal em relação ao comprimento (ambos em mm) de todas as conchas de <i>Donax hanleyanus</i> coletadas nesse estudo, com destaque à intersecção da média dos eixos.....	27
Figura 9 – Histograma comparativo do tamanho corporal entre os indivíduos de <i>Donax hanleyanus</i> infestados e não infestados.....	27
Figura 10 – <i>Boxplots</i> do tamanho corporal dos indivíduos infestados e não infestados.	28

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
2 REFERENCIAL TEÓRICO	11
2.1 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS	11
2.2 PARASITISMO.....	11
2.3 PARASITISMO NO REGISTRO FÓSSIL.....	12
3 MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1 ÁREA DE ESTUDO	15
3.1.1. Contexto Geológico	16
3.2. COLETAS	18
3.3 TAXONOMIA E VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS	21
3.4 ANÁLISES NUMÉRICAS	21
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	23
5 CONCLUSÃO.....	29
REFERÊNCIAS.....	30

1 INTRODUÇÃO

As interações ecológicas representam um modo de compreender processos evolutivos ocorridos no decorrer do tempo. Segundo Huntley e Scarponi (2012), estudos a respeito da teoria da evolução postulam que as interações antagônicas, tais como parasitismo e predação, são promotoras da seleção natural e que essas interações são capazes de produzir tendências macroevolutivas ao longo do tempo.

Para Poulin e Morand (2000), o parasitismo é um dos estilos de vida mais exitoso entre os organismos, considerando a frequência em que evolui e sua riqueza de espécies existentes. Ainda de acordo com Littlewood e Donovan (2003), os parasitas são capazes de afetar a estrutura das populações de seus hospedeiros, sem interferência dos ecossistemas ou da biologia da espécie alvo. Segundo Huntley e Scarponi (2015), grande parte das espécies é hospedeira de pelo menos um parasita endêmico, além de inúmeros outros, sendo o parasitismo amplamente difundido na biosfera.

Quando se trata do estudo da interação parasita-hospedeiro no registro fóssil, encontramos traços que representam o resultado da ação do parasita sobre o hospedeiro, uma vez que o registro do parasita em si é dificilmente encontrado, em função do seu baixo potencial de preservação, devido ser um organismo de corpo mole (KOWALEWSKI, 1997; LITTLEWOOD; DONOVAN, 2003; HUNTLEY, 2007; HUNTLEY; SCARPONI, 2012; LEUNG, 2017). Os parasitas acometem uma grande variedade de invertebrados no registro fóssil, como por exemplo os parasitas isópodes que induzem a intumescência das brânquias de crustáceos decápodes (KLOMPMAKER *et al.*, 2014), os gastrópodes da família Platyceratidae que perfuram seus hospedeiros crinóides para obterem seus nutrientes (BAUMILLER; GAHN, 2002) e poliquetas espionídeos que deixam traços em forma de U em conchas de braquiópodes (RODGRIGUES *et al.*, 2008). Não obstante, os estudos são majoritariamente concentrados em moluscos, nos quais os traços podem ser produzidos pelo crescimento de estruturas nas conchas – o que indica que a interação ocorreu com o molusco ainda vivo –, sabendo que os diferentes grupos de parasitas possuem traços diagnósticos, é possível realizar a identificação do parasita presente no hospedeiro (ITUARTE; CREMONTE; ZELAYA, 2005; HUNTLEY, 2007; HUNTLEY; SCARPONI, 2012; HUNTLEY; DE BAETS, 2015).

De acordo com Huntley e Scarponi (2012), ainda que parasitas se encontrem em maior número e diversidade do que predadores, apenas a relação entre presa e predador é relativamente bem conhecida no registro fóssil (e.g. KLOMPMAKER *et al.*, 2017, 2019). Embora o baixo potencial de preservação seja um fator que limita o entendimento dessa

interação, os traços deixados pelos parasitas em seus hospedeiros podem ser analisados e mensurados. Não obstante, os organismos infestados por parasitas podem ter tamanho discrepantes relativos aqueles não parasitados, sugerindo uma resposta mediada por essa interação (HUNTLEY, 2007).

Desta forma, este trabalho visa identificar e quantificar a prevalência de traços de parasitismo preservados em conchas de moluscos comumente encontradas ao longo do setor praiado do litoral norte do Rio Grande do Sul. Buscando não apenas reportar dados inéditos localmente, mas também por revelar informações acerca de como a interação ocorre em áreas externas ao mar Mediterrâneo, uma vez que são escassos estudos similares globalmente. Não obstante, uma maior prevalência relativa do parasitismo parece estar relacionada com cenários de mudanças de temperatura e do nível relativo do mar – fatores importantes à habitabilidade da zona costeira –, sendo capaz também de exercer influência sobre a cadeia trófica onde estão inseridos (LAFFERTY *et al.*, 2008; SCARPONI *et al.*, 2017). A hipótese é de que a prevalência de traços de parasitismo seja táxon-dependente e relativamente maior em setores retrogradantes do litoral norte do Rio Grande do Sul.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS

As interações ecológicas são classificadas em antagônicas e simbióticas. As interações antagônicas compreendem comportamentos de exploração entre as espécies, que é o caso do parasitismo e da predação. As interações simbióticas consistem em mutualismo e comensalismo. Ambas as interações podem induzir processos evolutivos, sendo o que as diferencia é que enquanto o predador aniquila sua presa, o parasita faz uso de seu hospedeiro, podendo ou não ocasionar a sua morte (CLARKE, 1954; BAUMILLER; GAHN, 2002).

Segundo Huntley (2007), as interações como a parasita-hospedeiro e predador-presa foram ferramentas que subsidiaram os princípios da Teoria do Escalonamento (VERMEIJ, 1987), assim como a Hipótese da Rainha Vermelha (VAN VALEN, 1973). De acordo com Vermeij (1994), na Teoria do Escalonamento, parte da evolução ocorre devido a eficácia do inimigo em afetar a capacidade reprodutiva, ferir ou até mesmo matar a sua presa. Para Stanley (2008), a hipótese da Rainha Vermelha foi formada para elucidar o motivo aparente dos táxons superiores terem maior probabilidade de extinção. Ainda, de acordo com Vermeij (1994), ambas teorias são próximas, devido a importância que dão para as interações ao longo do tempo.

Embora a interação parasita-hospedeiro demonstre bem o mecanismo de seleção natural, já conhecido, a interação presa-predador tem concentrado a maior parte das investigações até o momento (e.g. VERMEIJ, 1977; KELLEY; KOWALEWSKI; HANSEN, 2003; HUNTLEY; KOWALEWSKI, 2007; STANLEY, 2008). Isso se deve, provavelmente, ao registro fóssil da interação presa-predador estar relativamente melhor representado (FARRAR *et al*, 2020).

2.2 PARASITISMO

Definições mais específicas de parasitismo postulam que o organismo deve passar parte de sua vida sobre ou dentro de outro organismo, além de se alimentar sem matar seu hospedeiro, para ser considerado um parasita, o que acaba por diminuir as estimativas de diversidade, porém sabe-se que a diversidade de parasitas está relacionada a diversidade de hospedeiros. (POULIN; MORAND, 2000, 2014; HECHINGER; LAFFERTY, 2005). Hechinger e Lafferty (2005) alegam que os hospedeiros exercem o papel de habitat e de dispersores para os parasitas, exemplificando que uma abundância de hospedeiros deve acarretar uma abundância de parasitas.

Segundo Littlewood e Donovan (2003), o parasitismo pode afetar as populações de diversas formas, alguns exemplos são a feminilização, redução da fecundidade e diversas doenças. Além destas condições, também acarreta eventos de extinção, especiação e de elevação das taxas de evolução. Lafferty *et al.* (2009) alertaram para os impactos dos parasitas às teias tróficas, pois os parasitas podem intervir no fluxo de energia, alterando a intensidade das interações, modificando, assim, a produtividade. Os mesmos autores alertam para o fato de que os parasitas são raramente incluídos em estudos que envolvem teias tróficas, levando em consideração seus ciclos de vida e papel que exercem na teia (LAFFERTY *et al.*, 2009).

Segundo Mouritsen e Poulin (2005), os parasitas são capazes de influenciar a estrutura e funcionamento das comunidades de invertebrados marinhos, especialmente em sedimentos inconsolidados. Outro fator pertinente é que os parasitas afetam certas habilidades de seus hospedeiros, como por exemplo, a capacidade de se locomover, o que pode acarretar mudanças na abundância das espécies hospedeiras e em suas interações (MOURISTSEN; POULIN, 2005; HUDSON; DOBSON; LAFFERTY, 2006). Devemos considerar também a influência da temperatura na manutenção das interações, a transmissão de parasitas entre populações, se afetada por uma mudança climática, pode perturbar o modo que essas interações ocorrem, ocasionando epidemias, amplificando os riscos de extinção dos hospedeiros (HUDSON; DOBSON; LAFFERTY, 2006).

De acordo com Littlewood e Donovan (2003), para obterem êxito, os parasitas precisam estar adaptados as defesas de seu hospedeiro. Studer, Thieltges e Poulin (2010) salientam que as condições ambientais atuam fortemente sobre o parasita e que estes são dependentes de seus hospedeiros para completarem seu ciclo de vida e uma mudança nas condições alteraria a interação. Em trabalhos como os de Mouritsen e Poulin (2005) e Studer, Thieltges e Poulin (2010), os autores demonstram que o aumento da temperatura, ocasionada pelas mudanças climáticas, é capaz de interferir no ciclo de vida de parasitas trematódeos, principalmente em estágios infecciosos. Ainda se tratando de mudanças climáticas, Marcogliese (2016), ressalta que o uso de apenas uma espécie de parasita ou somente uma parte do seu ciclo de vida, pode induzir a previsões equivocadas em relação a respostas sobre mudanças climáticas.

2.3 PARASITISMO NO REGISTRO FÓSSIL

Conforme Littlewood e Donovan (2003), por mais que seja difícil identificar os parasitas no registro fóssil, eles podem ser o alicerce para o conhecimento da origem e dispersão dos parasitas em filos extintos e existentes. Leung (2017) explica que mesmo que se verifique

diversos tipos de traços de múltiplos parasitas, são as marcas ou diferenças morfológicas no hospedeiro que podem apontar pistas da origem da interação.

Os trabalhos que tratam sobre fósseis corporais de parasitas são incomuns, pois estão limitados até agora a sítios de preservação excepcional de fósseis (*Konservate-Lagerstätten*) (e.g. MAAS *et al.*, 2006), ainda mais quando associados ao registro do hospedeiro, precisamos atentar que para realizar estudos que envolvam a interação parasita-hospedeiro, devem ser seguidos métodos paleoecológicos, observação de espécimes modernos e fósseis associando a análises quantitativas (DE BAETS; LITTLEWOOD, 2015; LEUNG, 2017). Além do uso dos traços para o estudo do parasitismo no registro fóssil, uma das maneiras é o emprego dos coprólitos, porém se detém mais aos artrópodes e parasitas terrestres (DE BAETS; LITTLEWOOD, 2015).

Morris (1981), em seu trabalho, demonstrou como o parasitismo se comporta ao longo do registro fóssil com diferentes grupos de organismos – entre eles os moluscos –, como os parasitas evoluíram e sua possível origem. Os dados de seu trabalho apresentam o registro de parasitas tendo início no Paleozoico, em consonância com as recentes observações de Leung (2017). Entretanto, ambos os autores apontam o surgimento de traços de parasitas em moluscos apenas para o período Triássico. Ruiz e Lindberg (1989) se dedicaram ao estudo dos parasitas trematódeos, sendo os primeiros a descrever trematódeos no registro fóssil, indicando que a interação com esses parasitas pode trazer informações paleoambientais e evolutivas de seus hospedeiros.

De Baets e Littlewood (2015) elaboraram um extenso capítulo de revisão que reúne informações sobre o registro fóssil do parasitismo e técnicas para seu estudo. Trabalhos como o de Baumiller e Gahn (2002) descreveram como o parasitismo ocorre com ênfase na interação entre gastrópodes extintos da família Platyoceratidae e crinoides, exemplificando o que é preciso para distinguir o parasitismo de outras interações e como é capaz de influenciar na evolução das espécies. Estudos realizados em busca de abranger essas interações também foram realizados com braquiópodes, onde a interação ocorre com parasitas poliquetas (*Spionidae*), descrevendo a morfologia dos traços encontrados e como a Tafonomia pode influenciar na sua identificação (RODRIGUES *et al.*, 2008). Existem também estudos onde o grupo alvo são os crustáceos, podendo os mesmos ser parasitas ou hospedeiros, destacando que o vestígio mais notável dessas interações seria inchaço das brânquias (KLOMPMAKER; BOXSHALL, 2015).

Trabalhos recentes como de Scarponi *et al.* (2017), analisaram a associação entre valores de prevalência e eventos estratigráficos correlacionados a momentos de máxima inundação causados por mudanças climáticas no registro fóssil, que podem indicar um possível

cenário análogo ao futuro, caso as alterações causadas no “Antropoceno” continuem em curso. Ainda, podemos destacar o recente trabalho de Farrar *et al.* (2020), onde foram analisados equinoides desde o Jurássico até o Recente, descrevendo diversos traços de parasitas e predadores, facilitando futuros estudos sobre a ecologia e evolução dessas interações.

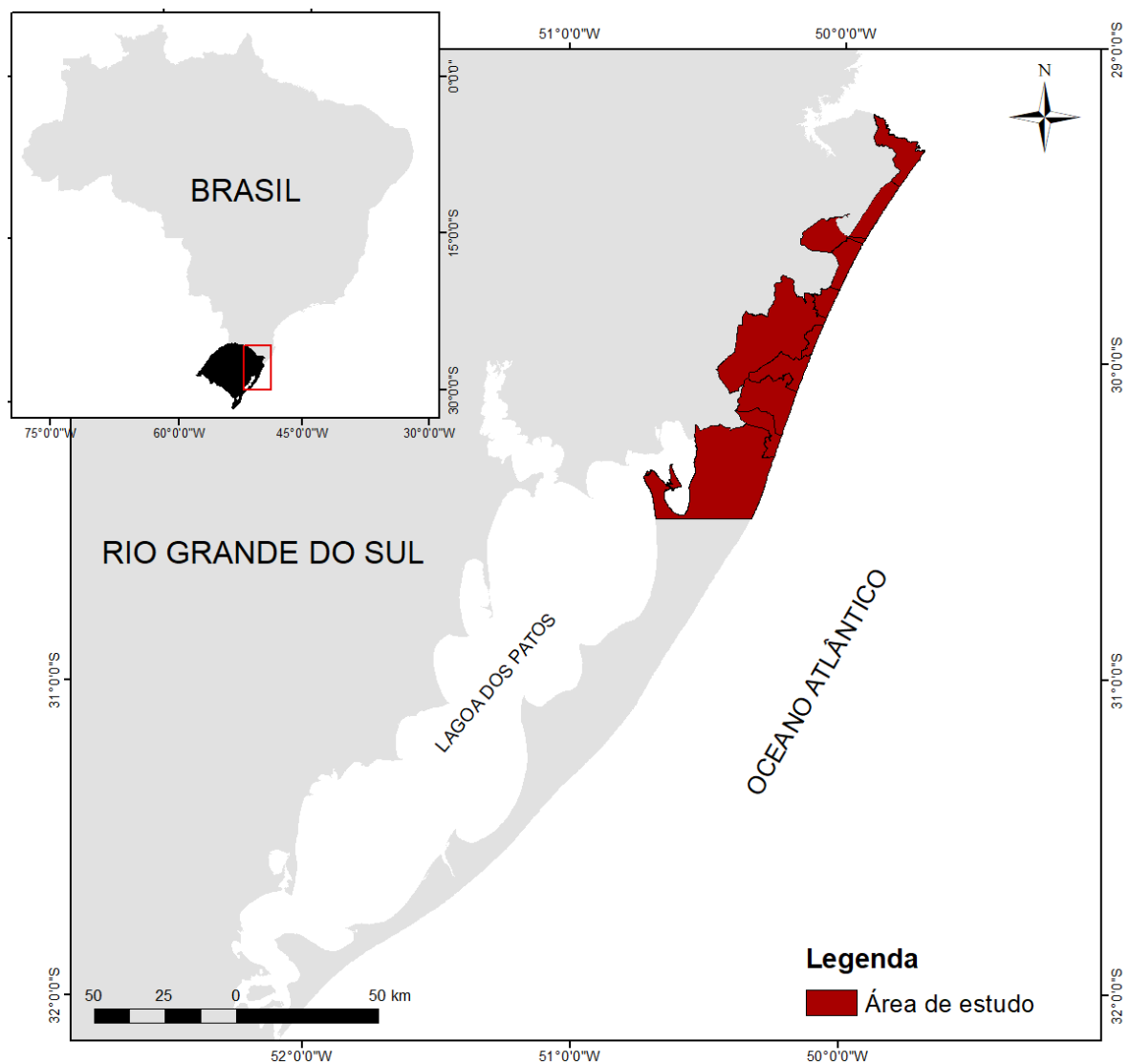
Porém, como já citado brevemente, a maioria dos estudos nos últimos anos – envolvendo os traços de parasitismo no registro fóssil – têm se concentrado nos moluscos, sobretudo bivalves (e.g. HUNTLEY, 2007; HUNTLEY *et al.*, 2014; HUNTLEY; SCARPONI, 2015; SCARPONI *et al.*, 2017). Embora os estudos com foco nas interações tiveram um relativo aumento recentemente, ainda são raros, mesmo com uma indiscutível importância à sociedade. Nessa temática, esse estudo soma-se aos esforços prévios no aumento de nossa compreensão sobre essas interações.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

A localização da área estudo se concentra nos municípios de Torres, ao norte; e Palmares do Sul, ao sul (Figura 1), setor norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. Essa porção emersa da Bacia de Pelotas, concentra sedimentos majoritariamente terrígenos desde sua formação no Cretáceo Inferior, abrigando um dos registros mais completos de sedimentação do Quaternário, exposto na sua porção mais recente na Planície Costeira (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000).

Figura 1 – Localização da área de estudo.



Fonte: Autor (2020).

A costa apresenta orientação NE-SW, possuindo um regime de micromarés com uma amplitude média de 0,5 metros regida por condições astronômicas. A ocorrência de marés meteorológicas pode, contudo, ultrapassar o nível do mar até 1,3 metros. A costa é exposta a ondas de *swell* e ondas formadas por ventos marítimos, dessa forma o transporte e deposição dos sedimentos, se dá basicamente pela ação das ondas (DILLENBURG *et al.*, 2000; BUCHMANN *et al.*, 2009; DILLENBURG *et al.*, 2009). Segundo Tomazelli, Dillenburg e Villwock (2000), as ondas de *swell* que chegam à costa por SE, transportam sedimento em direção ao norte; já as ondas marinhas (E e NE) e de tempestade (E e SE), gerem processos erosivos e deposicionais.

O clima na Planície Costeira é temperado úmido, as chuvas são bem distribuídas. No litoral norte ocorre as maiores precipitações, devido sua proximidade com as escarpas da Serra Geral. O vento predominante vem de NE, com velocidade média de anual de 0,6 m/s, predominante nos meses de primavera e verão; ventos de W-SW ocorrem nos meses de outono e inverno (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000; TRAVESSAS; DILLENBURG; CLEROT, 2005; DILLENBURG *et al.*, 2009).

3.1.1. Contexto Geológico

A Planície Costeira do Rio Grande do Sul possui dois sistemas deposicionais: o Sistema de Leques Aluviais e o Sistema Laguna-Barreira. O Sistema de Leques Aluviais se originou pelos processos de transporte, como por exemplo, a queda de blocos que se desprenderam da encosta das terras altas, e que escalonam para depósitos transportados e assentam-se em aluviões (VILLWOCK; TOMAZELLI, 2007). As fácies dos Leques Aluviais são compostas por cascalhos, lamas e areias (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000). O sistema sofreu influência das variações climáticas que alteravam suas condições de áridas para úmidas, (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000; VILLWOCK; TOMAZELLI, 2007).

Segundo Tomazelli e Villwock (2000), os Sistemas Laguna-Barreira se formaram devido aos ciclos de oscilações glácio-eustáticas, durante máximos transgressivos no Quaternário. O Sistema Laguna-Barreira I é o mais antigo e o mais interior, sendo formado no decorrer do primeiro evento transgressivo-regressivo durante o Pleistoceno, esteve ativo em um momento em que a Planície Costeira era reduzida e hoje se encontra preservado na porção noroeste. Estimativas recentes demonstram que este sistema, bem como os demais, pode ter idades diferentes das estimadas pelos trabalhos pioneiros, sendo assim, este sistema pode ter sido formado há 325 ka. (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000; TOMAZELLI;

VILLWOCK, 2000; VILLWOCK; TOMAZELLI, 2007; LOPES *et al.*, 2010; ROSA, 2012; DILLENBURG; BARBOZA, 2014). De acordo com Tomazelli e Villwock (2000), mesmo que as primeiras estruturas sedimentares não existam mais nos afloramentos, podemos encontrar traços fósseis associados a raízes.

O Sistema Laguna-Barreira II foi formado no segundo evento transgressivo-regressivo durante o Pleistoceno, tendo sua idade estimada em 200 ka, conforme trabalhos recentes, este evento foi responsável pelo primeiro isolamento da Lagoa Mirim, por meio de um sistema de ilha-barreira. O registro desse sistema é bem preservado em sua porção norte, onde se encontram fácies praias e eólicas. Ainda podemos ressaltar um episódio de transgressão, onde os corpos lagunares avançaram sobre os leques aluviais, formando terraços de abrasão, que são os marcadores desta transgressão. (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000; TOMAZELLI; VILLWOCK, 2000; VILLWOCK; TOMAZELLI, 2007; BUCHMANN *et al.*, 2009; LOPES *et al.*, 2010; ROSA, 2012; DILLENBURG; BARBOZA, 2014).

O Sistema Laguna-Barreira III teve origem devido ao terceiro evento transgressivo-regressivo do Pleistoceno, há 125 ka, sendo a barreira mais bem preservada. É formada por fácies arenosas de ambientes praias e marinhos, cobertas por depósitos eólicos. Este sistema atuou fortemente na formação de um sistema lagunar, que hoje constitui grande parte da Lagoa dos Patos. Podemos destacar que em seus afloramentos, ocorre a presença de icnofósseis correspondentes a tubos de *Ophiomorpha* e moldes de conchas de moluscos, o que indica que o nível do mar estava cerca de 6-8 metros acima do atual (TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000; TOMAZELLI; VILLWOCK, 2000; VILLWOCK; TOMAZELLI, 2007; BUCHMANN *et al.*, 2009).

O Sistema Laguna-Barreira IV é o mais recente, tendo se formado no decorrer do Holoceno, cerca de 7 ka, durante as fases finais da Transgressão Marinha Pós-Glacial, tendo seu pico transgressivo há ~6 ka, com o nível do mar 2-4 metros acima do atual. Este sistema ocupa toda a extensão da costa atual, possuindo duas projeções submersas em direção à bacia e duas reentrâncias em direção ao continente (DILLENBURG *et al.*, 2000; TOMAZELLI; DILLENBURG; VILLWOCK, 2000; VILLWOCK; TOMAZELLI, 2007; DILLENBURG *et al.*, 2009).

Dillenburg *et al.* (2000) separaram a costa em cinco setores, baseado em dados já publicados de outros autores, com adição de imagens aéreas e de satélite. Além de separar os setores, Dillenburg *et al.* (2000) demonstraram que a barreira evoluiu de maneiras diferentes, podendo ser classificadas em progradantes, retrogradantes e estacionárias. Estes dados ainda foram atualizados por Dillenburg *et al.* (2009). No que concerne às porções estacionárias,

podem ser encontradas onde a linha de costa muda de côncava para convexa, podendo ser vista em Balneário Dunas Altas e Xangri-lá (BUCHMANN *et al.*, 2009; DILLENBURG; BARBOZA, 2014).

O primeiro setor abrange a área de Torres à Tramandaí, exibindo uma linha de costa relativamente côncava, indicando uma barreira regressiva, que durante um momento de progradação foi revestida por depósitos eólicos em forma de campos de dunas transgressivos, que são representados pelos trechos de Torres à Xangri-lá com dunas relíquias e de Xangri-lá à Tramandaí com dunas ativas; no Balneário Curumim se encontra a maior progradação encontrada no setor (4,7 km) (DILLENBURG *et al.*, 2000; DILLENBURG *et al.*, 2009; DILLENBURG; BARBOZA, 2014).

O segundo setor compreende a área de Tramandaí à Mostardas, onde a linha de costa é ligeiramente convexa em direção à bacia, com dunas transgressivas que chegam até a barreira Pleistocênica. A oeste da barreira se encontram seções transgressivas, que indicam o máximo comprimento que a barreira atingiu, ao leste se encontram depósitos eólicos sobre os depósitos praias, demonstrando um momento regressivo. No trecho que corresponde ao Balneário Jardim do Éden, são encontrados afloramentos de lamas lagunares, o que aponta que a transgressão se deu por um balanço negativo de sedimentos. de forma similar para um trecho no município de Cidreira, que é afetado por energia de ondas mais altas e possui uma elevada taxa de retrogradação (DILLENBURG *et al.*, 2000; TRAVESSAS; DILLENBURG; CLEROT, 2005; DILLENBURG *et al.*, 2009).

O setor 3 corresponde a área de Mostardas à Estreito, retrata uma barreira transgressiva, sendo formado por dunas transgressivas. Apresenta afloramentos de lamas e turfeiras lagunares, o que revela o caráter erosivo da costa no setor no decorrer do tempo, além disso possui afloramentos da barreira Pleistocênica (DILLENBURG *et al.*, 2000; DILLENBURG *et al.*, 2009). O setor 4 representa uma barreira regressiva entre Estreito e Verga, com a maior registro de progradação da costa, porém as dunas transgressivas são raras (DILLENBURG *et al.*, 2000; DILLENBURG *et al.*, 2009). O setor 5 abrange Verga até o Chuí, onde são encontradas dunas transgressivas, lama lagunar e turfás expostas na orla. Ao fim do trecho no Chuí, a barreira se torna do tipo acoplada, onde os depósitos lagunares e transgressivos foram totalmente erodidos (DILLENBURG *et al.*, 2000; BUCHMANN *et al.*, 2009; DILLENBURG *et al.*, 2009).

3.2. COLETAS

Em abril de 2019 foram realizadas coletas em onze pontos entre os municípios de Tramandaí e Balneário Dunas Altas, em Palmares do Sul, sendo denominada de área sul, onde predominam setores retrogradantes (Figura 2), a cada 5 km na face da praia, com o uso de um quadrante de 1 m², sendo coletados todos os moluscos presentes na superfície (até 1 cm) e armazenados em potes (Figura 3). Pós campo as amostras foram lavadas, dispostas em bandejas para secagem e novamente acondicionadas em potes com a identificação do ponto de coleta no Laboratório de Sedimentologia (UFRGS-CECLIMAR), seguido das análises em microscópio estereoscópio sob o ponto de vista taxonômico (e.g., WIGGERS, 2003; PIMPÃO, 2004; RIOS, 2009). Em junho de 2019 foram realizadas coletas em dezesseis pontos entre os municípios Imbé e Torres, sendo denominada área norte, onde predominam setores progradantes (Figura 4), seguindo o protocolo de coleta idêntico ao da região sul. Todos os moluscos serão ainda devidamente tombados na coleção de Mollusca do Museu de Ciências Naturais do CECLIMAR, Campus Litoral Norte da UFRGS.

Figura 2 – Localização dos pontos de coleta da área sul, setor retrogradante.



Fonte: Autor (2020). Basemap - ArcGIS Pro.

Figura 3 – Imagem do quadrante utilizado para as coletas.



Fonte: Autor (2019).

Figura 4 – Localização dos pontos de coleta da área norte, setor progradante.

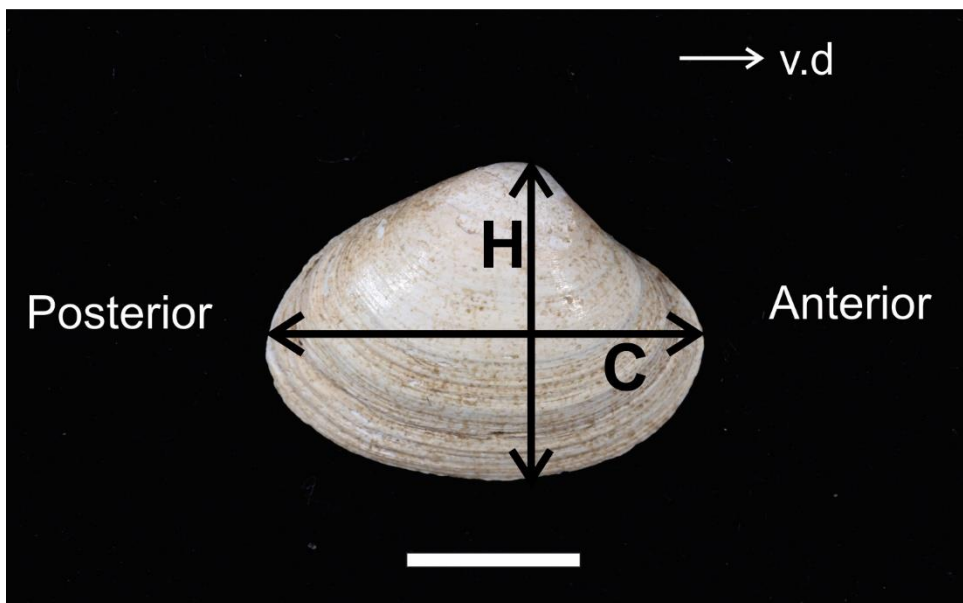


Fonte: Autor (2020). Basemap - ArcGIS Pro.

3.3 TAXONOMIA E VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS

Os espécimes de moluscos encontrados foram identificados ao menor nível taxonômico exequível, de acordo com Wiggers (2003), Pimpão (2004) e Rios (2009). Em todas as conchas foram tomadas medidas de comprimento (C) e altura (H) máxima, em milímetros (Figura 5), por meio de um paquímetro digital, com erro de até 0,1 mm. A partir dessas medidas, foi estimado o tamanho corporal para cada espécime, através da média geométrica, método já consolidado, de acordo com Kosnik *et al.* (2006). O tamanho corporal foi calculado para todas as valvas com baixo grau de fragmentação (<10%, ZUSCHIN; STACHOWITSCH; STANTON, 2003). O uso do tamanho corporal visa aumentar a replicabilidade de futuros estudos, uma vez que o tamanho corporal pode ser estimado para diferentes grupos taxonômicos (e.g., HEIM *et al.*, 2017).

Figura 5 – Medidas do tamanho corporal (altura – H; comprimento – C) de uma concha direita (v.d.) do molusco bivalve *Mactra isabelleana* d'Orbigny, 1846. Escala: 5 mm.



Fonte: Autor (2020).

3.4 ANÁLISES NUMÉRICAS

Cada espécime foi analisado em microscópio estereoscópio quanto a presença de possíveis traços de interação por parasitas, através da verificação de marcas de reparo. Existem dois tipos de parasitas que comumente deixam seus traços em moluscos: i) os parasitas

trematódeos, que são conhecidos por produzirem traços ovalados e *blisters*; e ii) alguns poliquetas que produzem traços em forma de tubos, conhecidos por *U-shape*, podendo também apresentar na parte interna da concha estruturas denominadas *mud-blisters* (BLAKE; EVANS 1972; RUIZ; LINDBERG, 1989). A busca por traços foi executada tanto na parte interna quando externa das valvas, onde cada espécime foi classificado de acordo com a presença ou ausência de traços e quanto ao tipo de traço. A prevalência de infestação foi calculada por meio da divisão do número total de indivíduos infestados pelo número total de espécimes (para cada setor da costa). Para assegurar que apenas indivíduos fossem contabilizados, o número de organismos foi estimado como o número de valvas fechadas mais as valvas desarticuladas que apresentaram a maior frequência: diretas ou esquerdas.

Para verificar uma possível seletividade da prevalência de parasitas em relação ao tamanho do hospedeiro, foi realizado um teste *t* para comparar o tamanho corporal médio dos indivíduos com traços com aqueles sem traços preservados. Como o teste *t* é sensível ao tamanho amostral (HOLLAND, 2019), antes de executar o teste, a amostra com maior *n* foi reamostrada ao tamanho da menor amostra sem substituição. Esse mesmo teste foi realizado para cada setor da costa (progradante ou retrogradante), para analisar se esse padrão pode ser específico para um determinado setor. A prevalência de parasitismo foi comparada entre os dois setores através do teste não-paramétrico de Mann-Whitney-Wilcoxon, após transformação em arco seno, a qual minimiza valores extremos na distribuição. Todas as análises e os gráficos foram executados em linguagem R (R Core Team, 2020).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ao total, 658 conchas de moluscos bivalves foram coletadas, divididas em 12 espécies (Tabela 1). Entre os setores, o progradante foi o que apresentou a maior riqueza de espécies, nove, enquanto o setor retrogradante apresentou seis espécies. Quanto a frequência das espécies, nos dois setores, a espécie *Donax hanleyanus* Philippi, 1847 foi a que apresentou a maior frequência relativa (Tabela 1), bem como a única espécie a apresentar traços de parasitismo, restrito a trematódeos (Figura 6). Traços associados à poliquetas não foram encontrados.

Tabela 1 – Relação das espécies encontradas em cada setor e sua respectiva frequência relativa (Fr) em %.

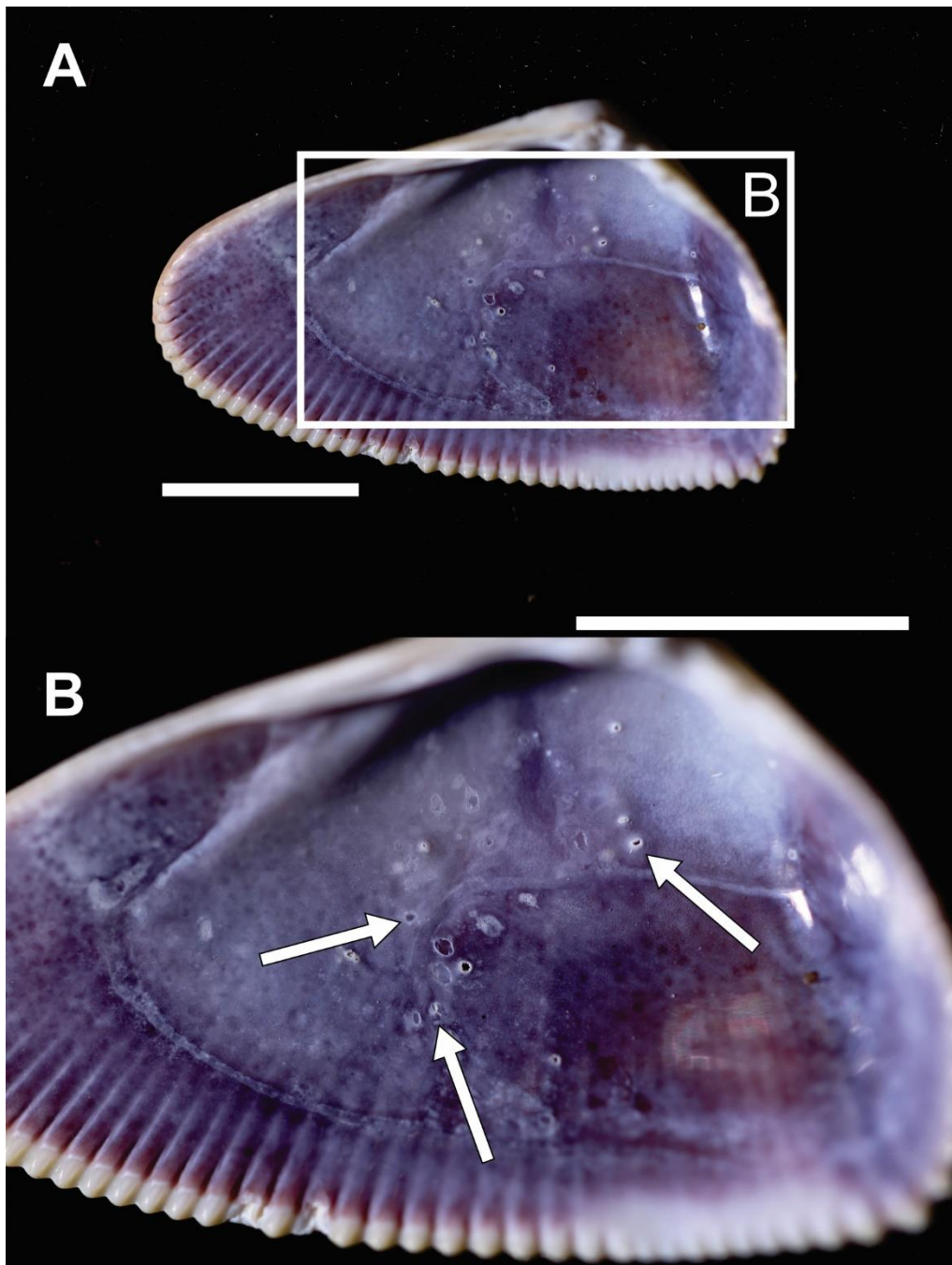
Espécies	Progradante - Fr (%)	Retrogradante - Fr (%)
<i>Amarilladesma mactroides</i>	0,6 %	0,6 %
<i>Anadara brasiliiana</i>	0,0 %	0,3%
<i>Anadara chemnitzii</i>	0,6 %	0,0 %
<i>Anomalocardia flexuosa</i>	0,0 %	0,3 %
<i>Chione cancellata</i>	0,3 %	0,0 %
<i>Divalinga quadrisulcata</i>	0,3 %	0,0 %
<i>Donax hanleyanus</i>	95,4 %	90,7 %
<i>Eucalista purpurata</i>	0,3 %	0,0 %
<i>Lunarca ovalis</i>	0,0 %	0,3 %
<i>Mactra isabelleana</i>	2,0 %	7,7 &
<i>Pitar rostratus</i>	0,3 %	0,0 %
<i>Tivela</i> sp.	0,3 %	0,0 %
Total	100 % (n=345)	100% (n=313)

Fonte: Autor (2020).

Os traços encontrados em *Donax hanleyanus* (Figura 6), estão provavelmente associados a trematódeos digenéticos da família Gymnophallidae. Estes parasitas possuem um ciclo de vida com até três hospedeiros, infestando os moluscos bivalves no segundo estágio de hospedeiro intermediário, sendo as metacercárias que induzem o crescimento das estruturas que dão forma aos traços (RUIZ; LINDBERG, 1989). Para confirmar a origem dos traços, conchas de bivalves de *Donax hanleyanus* foram comparadas com conchas de *Chamelea gallina*

(Linnaeus, 1758) (Figura 7), oriundas de estudos prévios no Mar Mediterrâneo (SCARPONI *et al.*, 2017), espécimes doados pelo *Department of Biological, Geological and Environmental Sciences - University of Bologna (UNIBO)*, Bologna, Itália. A ocorrência de traços somente em valvas de *Donax hanleyanus*, indica uma forte seleção taxonômica, já apontada por Huntley e Scarponi (2012).

Figura 6 – Valva direita do molusco bivalve *Donax hanleyanus*. Em A é ilustrado a área em os traços normalmente são encontrados, acima da linha palial; em B as setas indicam em detalhe os traços de parasitas trematódeos digenéticos. Escalas: 5 mm.



Fonte: Autor (2020).

Figura 7 – Valva do molusco bivalve *Chamelea gallina*, exibindo traços de parasitas trematódeos digenéticos, destacados pelas setas. Escala: 5 mm.



Fonte: Autor (2020).

Dentre os 464 indivíduos de *Donax hanleyanus*, 268 indivíduos possuem ocorrência de traços, sendo que as valvas direitas foram as mais abundantes, apresentando 412 valvas. Consequentemente, o número de indivíduos foi contabilizado por espécimes que apresentam as valvas fechadas mais as valvas direitas. O valor de prevalência obtido é de 0,5775. Quando comparado aos trabalhos de Huntley *et al.* (2014) e Huntley e Scarponi (2015), que analisaram bivalves holocênicos e recentes, o valor que obtivemos é ligeiramente mais alto, podendo estar relacionado com a disponibilidade de hospedeiros. A prevalência para o setor predominantemente retrogradante é de 0.5584 e para o setor predominantemente progradante é de 0.5965. Embora os setores apresentem valores distintos, quando comparados estatisticamente, não há diferença significativa (Mann-Whitney-Wilcoxon, $p > 0,05$). Com os dados apresentados aqui, podemos inferir que mais fatores podem interferir nos valores de

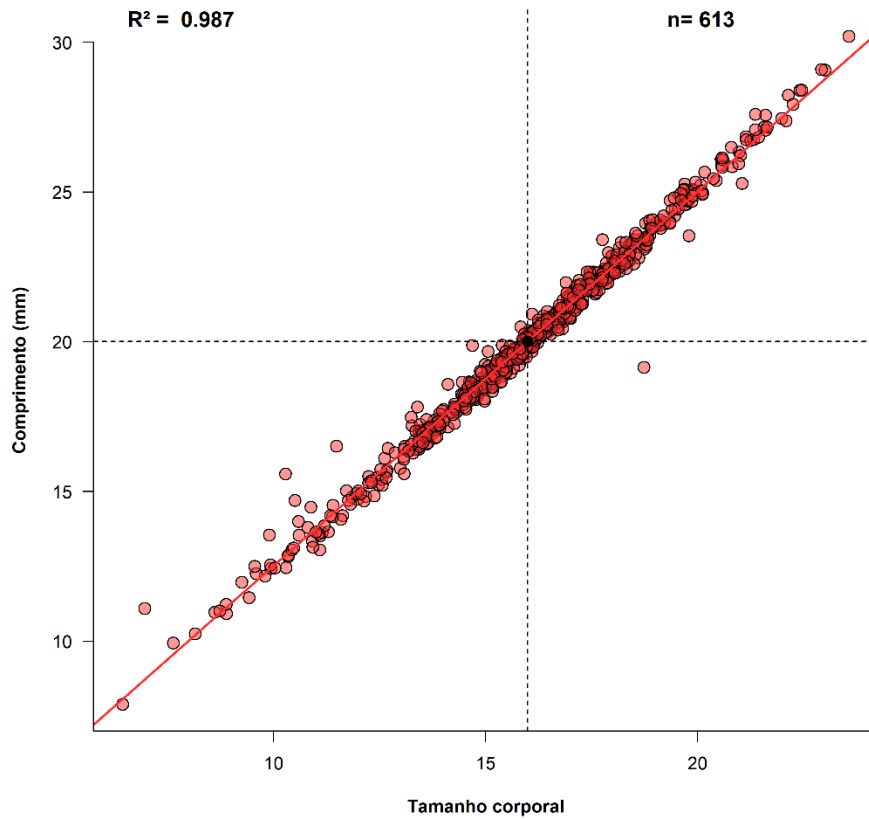
prevalência. Scarponi *et al.* (2017) atentaram para o fato de que não apenas o aumento do nível relativo do mar pode acarretar o aumento da prevalência. Marcogliese (2016) elucida que os trematódeos são ótimos modelos para estudar as mudanças climáticas, se tratando de aumento na temperatura, mas ressalta que não apenas este aspecto deve ser considerado, fatores como salinidade, precipitação, eutrofização e a acidificação dos oceanos também precisam ser avaliados, para que possamos melhor entender como estes parasitas se comportam no decorrer do registro fóssil, bem como atualmente.

A prevalência entre as valvas foi apurada, com propósito de verificar se os trematódeos possuem uma preferência entre valvas esquerdas ou direitas em nosso litoral. Como resultado não se obteve diferença significativa (teste *t*, $p > 0,05$). Huntley (2007), em consonância, também encontrou que não há preferência por valvas.

O tamanho corporal mostrou-se comparável ao comprimento das conchas ($R^2=0.987$), validando seu uso no caso de *Donax hanleyanus*, uma espécie com morfometria da concha mais alongada (Figura 8). Comparando o tamanho corporal dos indivíduos infestados por trematódeos e os não infestados, não houve diferença significativa (teste *t*, $p > 0,05$). A média para os indivíduos infestados foi de 16,99 mm enquanto para os indivíduos não infestados foi de 17,08 mm (Figura 9). Estes resultados demonstram que não houve preferência de tamanho corporal para a infestação. Os tamanhos corporais encontrados podem estar enviesados devido à coleta de tamanhos maiores por pessoas que frequentam os locais amostrados, uma vez que a coleta de conchas é uma prática recorrente em nível mundial (KOWALEWSKI; DOMENECH; MARTINELL, 2014).

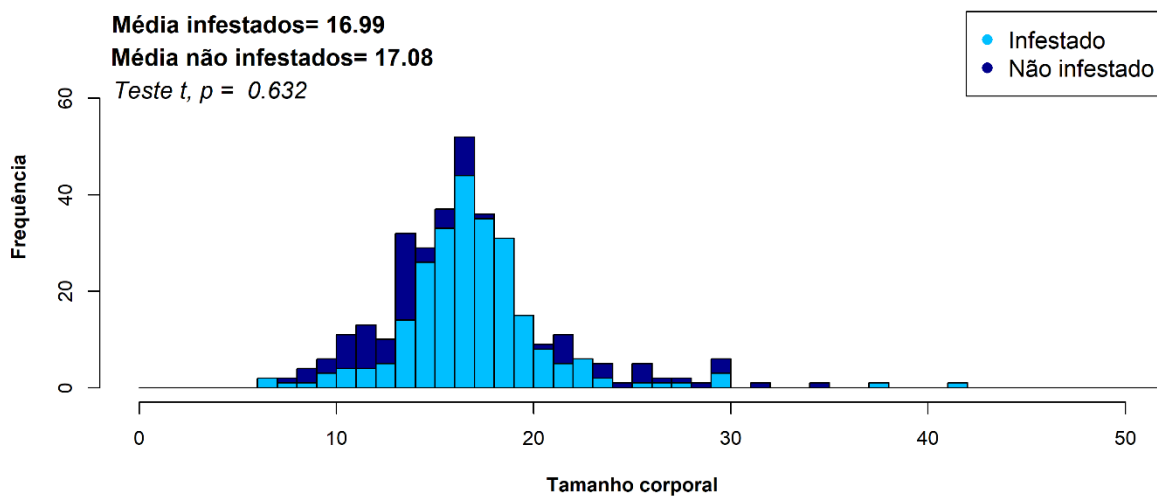
Os parasitas trematódeos se alimentam das gônadas dos bivalves, podendo acarretar a sua castração ou fazer com que invistam a energia que seria usada na reprodução, para crescer, provocando gigantismo (RUIZ; LINDBERG, 1989; SORENSEN; MINCHELLA; 2001). Contudo, Sorensen e Minchella (2001), também explicam que os parasitas podem retardar o crescimento do hospedeiro durante um período e acelerar em outro, devido ao desvio de recursos que o parasita exige. Sorensen e Minchella (2001) ainda salientam que o nanismo deve ser um indicador da infestação por trematódeos, e que essa diferença nas taxas de crescimento é mais esperada em populações estáveis, que já possuem taxas mais lentas e por isso serviriam para demonstrar as respostas dos hospedeiros as condições ambientais.

Figura 8 – Gráfico de dispersão ilustrando o comportamento do tamanho corporal em relação ao comprimento (ambos em mm) de todas as conchas de *Donax hanleyanus* coletadas nesse estudo, com destaque à intersecção da média dos eixos.



Fonte: Autor (2020).

Figura 9 – Histograma comparativo do tamanho corporal entre os indivíduos de *Donax hanleyanus* infestados e não infestados.

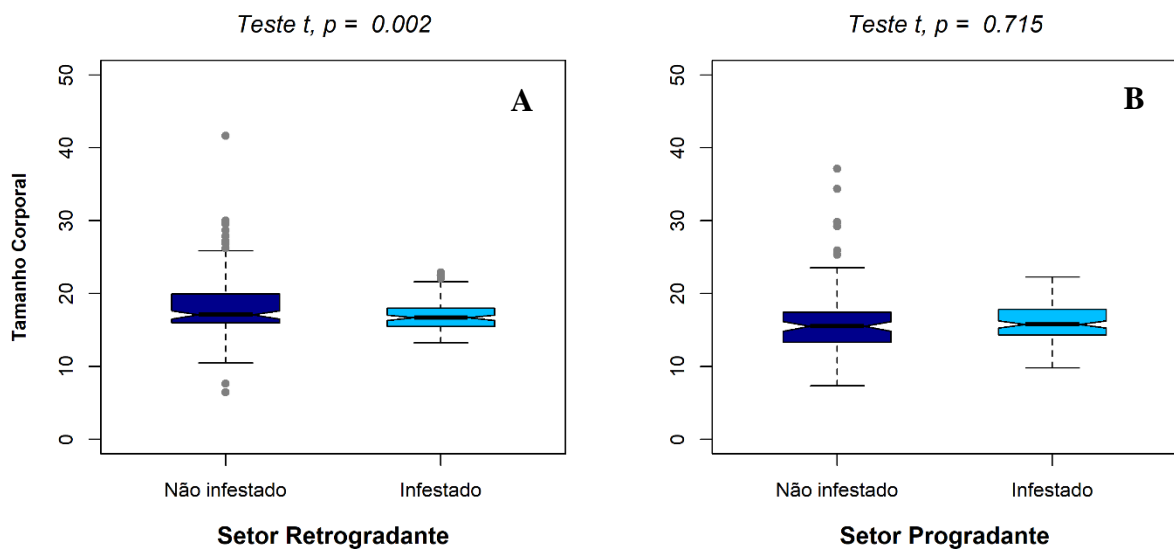


Fonte: Autor (2020).

Outro ponto que podemos considerar, tendo em vista que os parasitas utilizam as gônadas dos hospedeiros para obtenção de nutrientes (RUIZ; LINDBERG, 1989), são os tamanhos em que os indivíduos de *Donax hanleyanus*, atingem a maturidade sexual, quando suas gônadas já estão desenvolvidas. Gil e Thomé (2004), demonstraram que o comprimento da concha pode estar relacionado a maturação das gônadas, o que pode ter influenciado os tamanhos amostrados, uma vez que nem todos os indivíduos já atingiram a maturidade e seu tamanho de concha.

O tamanho corporal de indivíduos infestados e não infestados, também foi comparado entre os setores retrogradantes e progradantes. Para o setor retrogradante houve diferença significativa (teste *t*, $p < 0,05$) (Figura 10a), o resultado dos tamanhos corporais obtidos para este setor está de acordo com estudos realizados no Mar Mediterrâneo, que demonstram uma preferência dos parasitas por hospedeiros maiores e apresenta maiores prevalências para o setor retrogradante (HUNTLEY; SCARPONI, 2012, 2015; HUNTLEY *et al.*, 2014; SCARPONI *et al.*, 2017). Já para os setores progradantes não se obteve diferença significativa (teste *t*, $p > 0,05$) (Figura 10b).

Figura 10 – *Boxplots* do tamanho corporal dos indivíduos infestados e não infestados.



Fonte: Autor (2020).

5 CONCLUSÃO

A interação entre parasitismo-hospedeiro está presente no litoral sul do Brasil, comprovado pela presença de traços induzidos por parasitas trematódeos digenéticos, as quais suas formas provavelmente indicam que pertencem a família Gymnophallidae. A ocorrência da interação ressalta a importância desses tipos de estudos à Paleoecologia, pois tendo conhecimento das características e condições presentes no registro fóssil, podemos utilizar dessas informações para avaliar tendências atuais e futuras. Tendo em vista que a convergência atual prevê aumentos consideráveis da temperatura média global e do nível relativo do mar, investigando a interação nos ambientes atuais podemos acompanhar como a interação está respondendo a essas possíveis alterações. Neste trabalho, os valores de prevalência para os setores indicam que configurações retrogradantes e progradantes não obtiveram valores distintos significativos, um padrão que ainda precisa ser mais bem compreendido com amostras fósseis, tema de estudos futuros. Confirmamos, em consonância com trabalhos prévios, uma provável seletividade taxonômica dos parasitas trematódeos e demonstramos que não existe diferença significativa (probabilística) no que concerne aos tamanhos de indivíduos infestados ou não infestados, embora para o setor retrogradante esse padrão foi demonstrado.

Em suma, os resultados apresentados e discutidos aqui reforçam a importância de estudos que avaliem de forma quantitativa a interação parasitismo-hospedeiro, visto a enorme gama de informações que podemos inferir em um cenário de mudanças globais.

REFERÊNCIAS

- BAUMILLER, T. K.; GAHN, F. J. Fossil record of parasitism on marine invertebrates with special emphasis on the platyoceratid-crinoid interaction. **The Paleontological Society Papers**, v. 8, p. 195-210, 2002.
- BLAKE, J. A.; EVANS, J. D. Polydora and related genera (Polychaeta: Spionidae) as borers in mollusk shells and other calcareous substrates. **Veliger**, v. 15, p. 235-249, 1973.
- BUCHMANN, F. S. *et al.* Panorama geológico da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. In: RIBEIRO, A.M.; BAUERMANN, S.G.; SCHERER, C.S. (org.). **Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos**. 1. ed. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2009. p. 35-56.
- CLARKE, George Leonard. **Elements of ecology**. 3. ed. Nova York: LWW, 1954, 227 p.
- D'ORBIGNY, A.D, 1834–1847, Mollusques, in C.P. Bertrand (ed.), **Voyage dans l’Amerique Meridionale (Le Bresil, La Republique Orientale de L’Uruguay, La Republique Argentine, La Patagonie, La Republique du Chili, La Republique de Bolívia, La Republique du Perou)**, execute pendant les annees 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833: Chez Ve. Levrault, Paris, Livraison 82, p. 489-528.
- DE BAETS, K.; LITTLEWOOD, D. T. J. The importance of fossils in understanding the evolution of parasites and their vectors. In: **Advances in parasitology**. Academic Press, 2015. 151 p.
- DILLENBURG, S. R.; BARBOZA, E. G. The strike-fed sandy coast of Southern Brazil. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 388, n. 1, p. 333-352, 2014.
- DILLENBURG, S.R. *et al.* The Holocene Coastal Barriers of Rio Grande do Sul. In: DILLENBURG, Sérgio R., HESP, Patrick A. (org.), **Geology and Geomorphology of Holocene Coastal Barriers of Brazil**. Lecture Notes in Earth Sciences 107. Springer, Berlin, 2009, p. 53-91.
- DILLENBURG, S. R. *et al.* Influence of antecedent topography on coastal evolution as tested by the shoreface translation-barrier model (STM). **Journal of Coastal Research**, v. 16, n. 1, p. 71-81, 2000.
- FARRAR, L. *et al.* Characterization of traces of predation and parasitism on fossil echinoids. **Palaios**, v. 35, n. 5, p. 215-227, 2020.
- GIL, G. M.; THOMÉ, J. W. Proporção sexual e comprimento de concha na primeira maturação sexual em *Donax hanleyanus* Philippi (Bivalvia, Donacidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 2, p. 345-350, 2004.
- HECHINGER, R. F.; LAFFERTY, K. D. Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1567, p. 1059-1066, 2005.

HEIM, N. A. *et al.* Hierarchical complexity and the size limits of life. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1857, 20171039, 2017.

HOLLAND, S. M. Estimation, not significance. **Paleobiology**, v. 45, n. 1, p. 1-6, 2019.

HUDSON, P. J.; DOBSON, A. P.; LAFFERTY, K. D. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 7, p. 381-385, 2006.

HUNTLEY, J. W. Towards establishing a modern baseline for paleopathology: trace-producing parasites in a bivalve host. **Journal of Shellfish Research**, v. 26, n. 1, p. 253-259, 2007.

HUNTLEY, J. W.; DE BAETS, K. Trace fossil evidence of trematode—bivalve parasite—host interactions in deep time. *In*: ROLLINSON, D.; STOTHARD, R. **Advances in Parasitology**. Academic Press, 2015, p. 201-231.

HUNTLEY, J. W. *et al.* A complete Holocene record of trematode–bivalve infection and implications for the response of parasitism to climate change. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 51, p. 18150-18155, 2014.

HUNTLEY, J. W.; KOWALEWSKI, M. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 38, p. 15006-15010, 2007.

HUNTLEY, J. W.; SCARPONI, D. Evolutionary and ecological implications of trematode parasitism of modern and fossil northern Adriatic bivalves. **Paleobiology**, v. 38, n. 1, p. 40-51, 2012.

HUNTLEY, J. W.; SCARPONI, D. Geographic variation of parasitic and predatory traces on mollusks in the northern Adriatic Sea, Italy: implications for the stratigraphic paleobiology of biotic interactions. **Paleobiology**, v. 41, n. 1, p. 134-153, 2015.

ITUARTE, C.; CREMONTE, F.; ZELAYA, D. G. Parasite-mediated shell alterations in Recent and Holocene sub-Antarctic bivalves: the parasite as modeler of host reaction. **Invertebrate Biology**, v. 124, n. 3, p. 220-229, 2005.

KELLEY, P.; KOWALEWSKI, M.; HANSEN, T. A. **Predator-prey interactions in the fossil record**. Springer Science & Business Media, 2003. v. 20, p. 783.

KLOMPMAKER, A. A.; BOXSHALL, G. A. Fossil crustaceans as parasites and hosts. *In*: ROLLINSON, D.; STOTHARD, R. **Advances in Parasitology**. Academic Press, 2015, p. 233-289.

KLOMPMAKER, A. A. *et al.* Increase in predator-prey size ratios throughout the Phanerozoic history of marine ecosystems. **Science**, v. 356, n. 6343, p. 1178-1180, 2017.

KLOMPMAKER, A. A. *et al.* Parasites in the fossil record: a Cretaceous fauna with isopod-infested decapod crustaceans, infestation patterns through time, and a new ichnotaxon. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, e92551, 2014.

- KLOMPMAKER, A. A. *et al.* Predation in the marine fossil record: studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. **Earth-Science Reviews**, v. 194, p. 472-520, 2019.
- KOSNIK, M. A. *et al.* Quantifying molluscan body size in evolutionary and ecological analyses: maximizing the return on data-collection efforts. **Palaios**, v. 21, n. 6, p. 588-597, 2006.
- KOWALEWSKI, M. The reciprocal taphonomic model. **Lethaia**, v. 30, n. 1, p. 86-88, 1997.
- KOWALEWSKI, M.; DOMÈNECH, R.; MARTINELL, J. Vanishing clams on an Iberian beach: local consequences and global implications of accelerating loss of shells to tourism. **PLoS ONE**, v. 9, e83615, 2014.
- LAFFERTY, K. D. *et al.* Parasites in food webs: the ultimate missing links. **Ecology Letters**, v. 11, n. 6, p. 533-546, 2008.
- LEUNG, T. L. F. Fossils of parasites: what can the fossil record tell us about the evolution of parasitism? **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 410-430, 2017.
- LITTLEWOOD, D. T. J.; DONOVAN, S. K. Fossil parasites: a case of identity. **Geol. Today**, v. 19, p. 136-142. 2003.
- LOPES, R. P. *et al.* ESR dating of Pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geological evolution of the coastal plain, Rio Grande do Sul, southern Brazil. **Quaternary International**, v. 212, n. 2, p. 213-222, 2010.
- MAAS, A. *et al.* The 'Orsten'—more than a Cambrian Konservat-Lagerstätte yielding exceptional preservation. **Palaeoworld**, v. 15, n. 3-4, p. 266-282, 2006.
- MARCOGLIESE, D. J. The distribution and abundance of parasites in aquatic ecosystems in a changing climate: more than just temperature. **Integrative and Comparative Biology**, v. 56, n. 4, p. 611-619, 2016.
- MORRIS, S. C. Parasites and the fossil record. **Parasitology**, v. 82, n. 3, p. 489-509, 1981.
- MOURITSEN, K. N.; POULIN, R. Parasites boost biodiversity and change animal community structure by trait-mediated indirect effects. **Oikos**, v. 108, p. 344-350, 2005.
- PHILIPPI, R.A. Versuch einer systematischen Eintheilung des Geschlechtes Trochus. **Zeitschrift für Malakozoologie**, v. 4, p. 3-11, p. 17-26, 1847.
- PIMPÃO, D.M. **Moluscos bivalves da plataforma externa e talude superior ao largo de Rio Grande**. 2004. 190 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.
- POULIN, R.; MORAND, S. The Diversity of Parasites. **The Quarterly Review of Biology**, v. 75, n. 3, p. 277-293, 2000.
- POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite biodiversity**. Smithsonian Institution, 2014. p. 216.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. Disponível em:

RIOS, E. C. **Compendium of Brazilian sea shells**. Rio Grande: Evangraf, 2009. 676 p.

RODRIGUES, S. C. *et al.* Biotic interaction between spionid polychaetes and bouchardiid brachiopods: Paleoeological, taphonomic and evolutionary implications. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 53, n. 4, p. 657-668, 2008.

ROSA, M.L.C.C. **Geomorfologia, Estratigrafia de Sequências e Potencial de Preservação dos Sistemas Laguna-Barreira do Quaternário Costeiro do Rio Grande do Sul**. 2012. 251 f. Tese (Doutorado) - Inst. Geoc. Univ. Fed. do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

RUIZ, G. M.; LINDBERG, D. R. A fossil record for trematodes: extent and potential uses. **Lethaia**, v. 22, n. 4, p. 431-438, 1989.

SCARPONI, D. *et al.* Surges in trematode prevalence linked to centennial-scale flooding events in the Adriatic. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, 5732, 2017.

SORENSEN, R. E.; MINCHELLA, D. J. Snail–trematode life history interactions: past trends and future directions. **Parasitology**, v. 123, n. 7, p. S3-S18, 2001.

STANLEY, S. M. Predation defeats competition on the seafloor. **Paleobiology**, v. 34, n. 1, p. 1-21, 2008.

STUDER, A.; THIELTGES, D. W.; POULIN, R. Parasites and global warming: net effects of temperature on an intertidal host–parasite system. **Marine Ecology Progress Series**, v. 415, p. 11-22, 2010.

TOMAZELLI, L. J.; DILLENBURG, S. R.; VILLWOCK, J. A. Late Quaternary geological history of Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 3, p. 474-476, 2000.

TOMAZELLI, L. J.; VILLWOCK, J. A. O cenozóico costeiro do rio grande do sul. *In*: HOLZ, M; ROS, L.F. (org.). **Geologia do Rio Grande do Sul**. 2000. p. 375-406.

TRAVESSAS, F. A.; DILLENBURG, S. R.; CLEROT, L. C. P. Estratigrafia e evolução da barreira holocênica do Rio Grande do Sul no trecho Tramandaí-Cidreira. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 57, p. 57-73, 2005.

VAN VALEN, L. M. A new evolutionary law. **Evolutionary Theory**. v. 1, p. 1-30, 1973.

VERMEIJ, G. J. **Evolution and Escalation**: an ecological history of life. Princeton: Princeton Univ. Press, 1987. 544 p.

VERMEIJ, G. J. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. **Paleobiology**, v. 3, n. 3, p. 245-258, 1977.

VERMEIJ, G. J. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 25, n. 1, p. 219-236, 1994.

VILLWOCK, J. A.; TOMAZELLI, L. J. Planície costeira do Rio Grande do Sul: gênese e paisagem atual. *In*: BECKER, F. G.; Ricardo Aranha RAMOS, R. A.; MOURA, L. A. (org.). **Biodiversidade**: Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul. Brasília: Ministério do Meio Ambiente - MMA/SBF, 2007, v. 1, p. 20-33.

WIGGERS, F. **Moluscos gastrópodes da plataforma continental externa e talude continental ao largo da laguna dos Patos-Rio Grande do Sul, Brasil**. 2003. 128 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.

ZUSCHIN, M.; STACHOWITSCH, M.; STANTON JR. Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments: **Earth-Science Review**, v. 63, p. 33-82. 2003.