

Universidade Estadual Paulista

Instituto de Biociências

**Ecologia do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898  
(Crustacea, Ocypodidae) em bancos de areia estuarinos no litoral norte do  
Estado de São Paulo**

Rosana Carina Flores Cardoso

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr.<sup>a</sup> Maria Lucia Negreiros-Fransozo

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, “Campus” de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas – Área de Concentração Zoologia.

Botucatu - SP

-2007-

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE  
AQUISIÇÃO E TRATAMENTO  
DA INFORMAÇÃO  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE  
BOTUCATU - UNESP

*Bibliotecária responsável: Selma Maria de Jesus*

Cardoso, Rosana Carina Flores.

Ecologia do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) em bancos de areia estuarinos no Litoral Norte do estado de São Paulo, Brasil / Rosana Carina Flores Cardoso. - 2007.

Tese (doutorado) – Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2007.

Orientadora: Maria Lucia Negreiros Fransozo.

Assunto CAPES: 20400004

1. Caranguejo - Ecologia 2. Caranguejo - População

CDD 595.3842

Palavras-chave: Distribuição Ecológica, Tocas, Bolas de alimentação; Bolas de escavação; *Uca leptodactyla*.

*Aos meus pais, Homero e  
Corina e meus irmãos, Rose  
e Júnior pelos exemplos,  
incentivos e amor.*

## *Agradeco*

Em especial, à minha orientadora Profa. Dra. Maria Lucia Negreiros Fransozo, pela amizade, confiança, dedicação, incentivo para realização deste trabalho. Pela ética, profissionalismo, exemplos e ensino durante todo o período de convivência.

Ao Prof. Dr. Adilson Fransozo, pela amizade, sugestões, dicas profissionais fundamentais na minha formação e logística de sua residência em Ubatuba.

Ao Conselho Nacional do Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo auxílio financeiro concedido para realização deste trabalho e de minha formação.

À FAPESP pelo financiamento de equipamentos laboratoriais e de veículos utilizados no desenvolvimento deste trabalho.

Aos funcionários do Curso de Pós-graduação: Sergio P. Vicentini, Sôzinha B. R. Ciccone, Luciene J. Tobias e Maria Helena, pela atenção e apoio.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia: Flávio da Silva, Hamilton A. Rodrigues, Talitha J. N. Manigel, Mário J. Pisani e Juliana Ramos pela amizade, disponibilidade e facilidades proporcionadas nestes seis anos de convivência. Em especial, à Juliana, pelo profissionalismo e supercompetência; ao Sr. Pisani, pelos desenhos apresentados neste trabalho e ao Flávio, por todo o apoio técnico.

Ao Prof. Dr. Raoul Henry do Departamento de Zoologia, pela concessão de seus laboratórios para as análises de sedimento e sugestões em algumas etapas deste trabalho.

À Prof. Dra. Lidia Raquel de Carvalho do Departamento de Bioestatística, que pacientemente auxiliou nas análises estatísticas deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Carlos Rocha e à Profa. Dra. Terue Cristina Kihara do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo, pelas sugestões e ensinamentos para as análises dos organismos da meiofauna, fundamentais para realização deste trabalho.

Aos amigos Valter Cobo e Marisa Cardoso, pelo carinho, incentivo, ensinamentos e acolhida não só na Universidade de Taubaté, como também em suas vidas.

Aos amigos do laboratório sempre dispostos em ajudar, fazendo que o dia a dia rico em amizades verdadeiras e incentivos constantes: Adriane Braga, Aline Benetti, Antônio Castilho, Bruna Talmelli, Bruno Pralon, Graziela Valença, Gustavo Hirose, Karine Colpo, Kátia Hiroshi, Marila Martinez, Mateus Lopes, Michele Furlan, Patrícia Hoffmann, Patrícia Mendes, Rafael Gregati, Ricardo, Sabrina Simões, Stella Maris J. da Silva, Eduardo Bolla Jr e Juliana.

A todos que ajudaram incessantemente nas coletas: Adriane, Aline, Antônio, Bruno, Gustavo (Japa), Karine, Maria Lucia, Mateus, Michele, Patrícia, Rafael (Gab), Rafael (Xuxa), Ricardo (Násia), Sabrina, Stella, Kátia e não desanimaram mantendo-se firmes e resistentes, apesar dos mosquitos, mutucas, marés, água fria, muito sol, muitas pazadas, muito peso e enfim, muito trabalho.

Ao Sr. Oiham, motorista da Unesp, pela disponibilidade e atenção em uma de nossas coletas.

Às colegas Juliana e Marila pelo auxílio na análise granulométrica das bolas de alimentação.

Ao amigo Gustavo pelo auxílio no mapa e esquema dos transectos.

Ao amigo Rafael (Xuxa) pelo carinho que me auxílio com as ilustrações.

Aos amigos Patrícia Fumis e Rafael Mortari pelo carinho, amizade, incentivo e momentos de alegria.

Aos amigos que Botucatu me presenteou e pelo convívio: Denise C. Santana, Renato Castro, Silvia M. C. Casanova, Daniela Carvalho, Alexandre Godoy, Juliano Boeck, Camile Fernandes, Eliane Ambrósio, Tâmara Pinto, Lívia, Ana Adelina, Marisa e Paulo.

Aos amigos que já não estão em Botucatu, mas não esquecerem o verdadeiro valor da amizade: Ana Pessin, Anelise Burns, Daniela Castiglioni, Cecília M. G. Ocampo, Mônica Chacur, Tânia M. Costa, Karine Colpo, Allysson P. Pinheiro, Daniela Oliveira, Ursulla Souza.

Aos amigos de Taubaté: Valter Cobo, Marisa Cardoso, Itamar, Eduardo, Samara de Paiva Barros, Douglas F. R. Alves, Felipe B. Gomes e Maria Célia Villac.

Aos colegas de trabalho e coordenação do Instituto São José pelo apoio para a finalização deste trabalho.

Às “Danielas”, amigas e irmãs do coração: Daniela Castiglioni que mesmo de longe, sempre foi incentivo e carinho durante a realização deste trabalho. E Daniela C. Ferreira pelo companheirismo, convivência, amizade, incentivo e pelos momentos incríveis e inesquecíveis na nossa casa.

À amiga Silvia Casanova, o maior presente de Botucatu, pelo carinho, apoio e amizade incondicional.

À amiga Patrícia Hoffmann, pela amizade, carinho, incentivo, apoio constante e incansável. Pelo auxílio durante as correções deste trabalho e revisão das referências. Enfim, por estar sempre a meu lado.

Ao Marcelo, pelo amor, atenção, apoio e, principalmente, por ter me agüentado durante fase de redação.

Enfim peço desculpas se esqueci alguém, mas sou agradecida a todos os amigos que compartilharam, ajudaram, forcejaram durante a realização deste trabalho.

Obrigada, Meu Deus pela força e sua presença em minha vida!

## Sumário

Considerações Iniciais.....	8
Referências.....	16

### **Capítulo 1: Distribuição ecológica do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em bancos de areia estuarinos, no Litoral Norte do Estado de São Paulo**

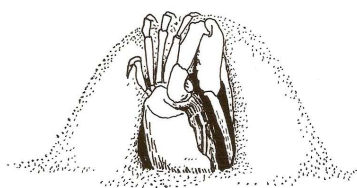
Resumo.....	23
Abstract.....	24
Introdução.....	25
Material e Métodos.....	28
Resultados.....	35
Discussão.....	66
Referências.....	80

### **Capítulo 2: Morfologia externa das tocas do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em banco de areia estuarino, no Litoral Norte do Estado de São Paulo**

Resumo.....	90
Abstract.....	91
Introdução.....	92
Material e Métodos.....	97
Resultados.....	103
Discussão.....	124
Referências.....	141

**Capítulo 3: Morfologia interna das tocas do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em banco de areia estuarino, no Litoral Norte do Estado de São Paulo**

Resumo.....	150
Abstract.....	151
Introdução.....	152
Material e Métodos.....	154
Resultados.....	157
Discussão.....	163
Referências.....	170
<b>Considerações finais.....</b>	<b>174</b>



## *Considerações Iniciais*

---



O fenômeno das marés é um dos fatores influentes no ambiente estuarino e na biologia dos organismos que ocupam este ambiente. Além de estabelecer a zonação nos estuários, influencia também as atividades nictimerais dos organismos e promove o transporte de material orgânico e inorgânico para ambientes adjacentes. Sendo assim, tem ação direta na produtividade de ecossistemas estuarinos, como manguezais e marismas (Macintosh, 1988; Schaeffer-Novelli & Citrón, 1994 e Miranda *et al.*, 2002).

Estes ecossistemas são considerados favoráveis ao estabelecimento e desenvolvimento de populações que integram a comunidade estuarina, abrigando inúmeras espécies de bactérias, fungos, líquens, plantas e animais (Odum & Heald, 1972 e Lacerda *et al.*, 1993).

De acordo com Schaeffer-Novelli (1995), os manguezais suportam uma fauna temporária, que passa um período do seu ciclo de vida ou visita este ecossistema devido às disponibilidades alimentares e de abrigo. Os manguezais apresentam também uma fauna residente, a qual é dominada por espécies de moluscos e crustáceos, que ocupam os habitats de acordo com suas capacidade de tolerar as alterações de salinidade, temperatura e umidade e, ainda, pelas características e disponibilidade das áreas (Aveline, 1980; Jones, 1984 e Paula *et al.*, 2003).

Dentre os crustáceos, as famílias de Brachyura registradas em estuários brasileiros são Portunidae, Xanthidae, Grapsidae e Ocypodidae, sendo estas duas últimas consideradas as mais representativas (Jones, 1984; Melo, 1985 e *sensu* Števcíć, 2005).

A maioria dos representantes estuarinos da família Ocypodidae está classificada na subfamília Ocypodinae, no gênero *Uca* Leach, 1814. Atualmente, noventa e sete espécies de *Uca* foram registradas, as quais estão amplamente distribuídas nas regiões tropical, subtropicais e temperadas do mundo (Rosenberg, 2001). Estes caranguejos habitam marismas, manguezais e bancos estuarinos, descobertos durante a maré baixa, com diferentes tipos de substrato e em distintas concentrações orgânicas, sendo que neste substrato se alimentam e escavam suas tocas. (Crane, 1975; Macintosh, 1988; Mouton & Felder, 1995 e Colpo, 2005).

No gênero *Uca*, o dimorfismo sexual é evidente. As fêmeas destes caranguejos possuem os quelípodos pequenos e simétricos, os quais se prestam às atividades alimentares. Os machos possuem um dos quelípodos bastante desenvolvido, o qual é utilizado no processo de corte, interações com outros machos e defesa do território; o outro quelípodo, menor, é utilizado para alimentação (Crane, 1975; Yamaguchi, 1977 e Christy & Salmon, 1984). Devido ao comportamento de acenar dos machos com o quelípodo

hipertrofiado, a este gênero foram atribuídos os nomes populares como caranguejo “violinista”, “chama-maré” ou “xié”.

Assim como maioria das atividades dos caranguejos do gênero *Uca*, atividade alimentar acontece ao redor de suas tocas no período de maré baixa. Durante esta atividade, estes caranguejos comedores de depósito extraem o alimento pinçando com os quelípodos alimentares nas primeiras camadas de substrato, aproximadamente, cinco milímetros de espessura (episubstrato). Na região distal do própodo destes quelípodos alimentares ficam retidas porções de sedimento, que contém as partículas orgânicas e inorgânicas. Subseqüentemente, estas porções são conduzidas às peças bucais. Nos maxilípedes, um conjunto de cerdas realiza um processo de separação mecânica das partículas, no qual as cerdas escovam as partículas do sedimento e parte da água da câmara branquial promove a separação das partículas orgânicas e inorgânicas por flutuação. Desta forma, as frações minerais mais finas do sedimento e matéria orgânica selecionadas são ingeridas e as frações mais grosseiras são devolvidas e distribuídas ao ambiente em forma de bolas alimentares (Matthews, 1930; Miller, 1961; Crane, 1975; Icely & Jones, 1978; Wolfrath, 1992 b e Colpo, 2005).

Crane (1975) descreveu um comportamento diferenciado na busca de alimento para duas espécies de *Uca*, *U. pugilator* (Bosc, 1802) e *U. tangeri* (Eydoux, 1835), o “*droving*”, o qual não ocorre nas imediações das tocas. A autora definiu “*droving*” como sendo agregações de caranguejos de ambos os sexos, habitantes de zonas entremarés altas, que se movem para as baixas em busca de alimento, já que essas são mais ricas em microrganismos quando comparada com as altas. Ou ainda, como um comportamento migratório de pequenos grupos de caranguejos, por aproximadamente 100 metros, em busca de um novo território e estabelecendo-se no novo local.

Alguns autores consideram que a quantidade de alimento disponível no sedimento seja determinante na distribuição e na ocupação do habitat pelos caranguejos chama-marés (Miller, 1961; Whiting & Moshiri, 1974; Caravello & Cameron, 1987; Paula *et al.*, 2003 e Pralon, 2007). No entanto, a distribuição destes caranguejos pode ser influenciada pela capacidade de extração dos alimentos nos distintos sedimentos ocupados pelo gênero, em consequência do aparato das cerdas existentes nas peças bucais (Miller, 1961; Thurman II, 1987; Costa & Negreiros-Fransozo, 2001; Colpo, 2005 e Bezerra *et al.*, 2006).

A distribuição dos caranguejos ocipodídeos, além de ser influenciada pela disponibilidade alimentar e pela morfologia das peças bucais, sofre interferências da complexidade do habitat, do fotoperíodo, de características do sedimento e das variações

constantes de salinidade, temperatura, umidade e amplitude das marés do ambiente estuarino. Essa distribuição ainda pode ser afetada por fatores intrínsecos de cada espécie, como as adaptações para tolerar tais mudanças ambientais, comportamentos, taxas populacionais e interações, como predação e competição (Teal, 1958; Crane, 1975; Ringold, 1979; Colby & Fonseca, 1984; Genoni, 1985; Jaramillo & Lunecke, 1988; Genoni, 1991; Mouton & Felder, 1996; Paula *et al.*, 2003; Ribeiro *et al.*, 2004 e Colpo, 2005).

A atividade alimentar e a de escavação das tocas resultam na perturbação do sedimento e, conseqüentemente, causam impactos diretos e indiretos no substrato e na comunidade estuarina. Os caranguejos ocipodídeos são considerados capazes de afetar as concentrações de matéria orgânica e de reduzir as quantidades de algas, microfauna e meiofauna dos sedimentos estuarinos durante a atividade alimentar (Robertson *et al.*, 1980; Robertson *et al.*, 1981; Hoffman *et al.*, 1984; Dye & Lasiak, 1986; Ólafsson & Moore, 1992; Wolfrath, 1992 b; Ólafsson & Ndaró, 1997 e Reinsel, 2004).

De acordo com Bell *et al.* (1978), na região das tocas dos caranguejos do gênero *Uca* há um aumento do suprimento alimentar em decorrência da atividade microbiana nas bolas de alimentação e nas fezes desses caranguejos. Dittman (1996) considerou tal fato como uma resposta positiva à atividade de perturbação do sedimento pela escavação das tocas. Botto & Iribarne (2000) relataram que atividade de construção e reparo das tocas favorece a reciclagem de nutrientes do substrato, principalmente, pelo transporte nos pereiópodos de sedimento provenientes da escavação do interior da toca para a superfície.

Para Oliveira *et al.* (1999), as bolas de escavação trazidas à superfície não são dispostas ao acaso, mas sim seguindo um comportamento de interação com os outros caranguejos, ou seja, com os caranguejos ocupantes das tocas vizinhas.

As tocas dos caranguejos chama-marés são classificadas como tocas temporárias ou reprodutivas. As tocas temporárias são utilizadas por juvenis, como lugares de refúgio das adversidades ambientais e contra predadores, ainda como locais de muda. As tocas reprodutivas são defendidas por machos adultos de algumas espécies de *Uca* e utilizadas durante a corte, acasalamento e incubação dos ovos, internamente são dotadas de câmara terminal (Christy, 1982 a).

Desta maneira, as áreas escolhidas para construção das tocas são locais de umidade, compactação e textura do sedimento específicas para cada espécie. Além disso, o local de escavação deve possibilitar a estabilidade estrutural e micro-ambiental interna da toca (Christy, 1982 a; Wolfrath, 1992 a e Costa & Negreiros-Fransozo, 2001).

Crane (1975) conceituou dois grupos de caranguejos chama-marés baseada no critério morfológico da distância entre os pedúnculos oculares e padrões reprodutivos, envolvendo a utilização das tocas.

As espécies de caranguejos do gênero *Uca* que possuem “frente larga” são comumente encontrados na América e se acasalam no interior das tocas dos machos. Estes caranguejos machos de “frente larga” exibem ciclo reprodutivo semilunar, tornam-se de coloração corpórea mais brilhante, cortejam, lutam, constroem ornamentações nas tocas e defendem suas tocas ativamente durante o período reprodutivo, o qual coincide com a receptividade das fêmeas. As fêmeas são consideradas promíscuas, dedicam-se pouco à defesa da toca, produzem grandes posturas de ovos, os quais são incubados no interior da toca do macho. A incubação que pode durar, aproximadamente, duas semanas e as fêmeas interrompem a atividade alimentar. Entretanto, estas fêmeas não possuem um ciclo reprodutivo sincronizado, pois podem estar receptivas ao acasalamento tanto a cada período semilunar quanto a cada período lunar ou ainda, num período de aproximadamente 42 dias. Contrariamente ao grupo de “frente larga”, as fêmeas de espécies de caranguejos chama-marés do grupo descrito como de “frente estreita” possuem coloração semelhante a dos machos e defendem suas tocas de caranguejos intrusos de ambos os sexos. A cada ciclo semilunar, estas fêmeas produzem pequenas massas de ovos que ficam cobertas pelo abdômen, alimentam-se e mantêm as demais atividades nictimerais durante o período de incubação. Os machos de “frente estreita” caminham pelo substrato, defendem suas tocas e acasalam, geralmente, na superfície (Crane, 1975; Christy, 1982 a e b; Salmon, 1984 e Christy & Salmon, 1991).

De acordo com Crane (1941 e 1975), as tocas são importantes para o comportamento de corte, principalmente, para as espécies de “frente larga”, pois os caranguejos chama-marés constroem distintos tipos de ornamentações externas de sedimento nas tocas, que podem induzir a entrada das fêmeas nas tocas dos machos, sendo assim um atrativo visual (Yamaguchi, 1971). Powers & Cole (1976) e Christy (1988) associam estas estruturas a territorialidade dos caranguejos construtores e interações agonísticas com outros machos das tocas vizinhas.

Chakrabarti *et al.* (2006) sugeriram que bolas de escavação, de alimentação, ornamentações na toca dos ocipodídeos são bons parâmetros comparativos em estudos paleoecológicos por promover elucidacões a respeito da natureza, textura do sedimento superficial e do ambiente intertidal do registro fóssil. Entretanto, as variações na estrutura

interna das tocas atuais dificultariam a interpretação do fóssil, pois esses podem, também, ser registros de outros organismos aquáticos.

Diante das atribuições aos caranguejos chama-marés na dinâmica da comunidade estuarina, fatores influentes na distribuição dos mesmos e comportamentos elaborados em função das tocas, o presente estudo visa elucidar alguns aspectos da distribuição e morfologia das tocas de uma das dez espécies do gênero *Uca* registradas no Brasil, *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Figura 1).

A população de *U. leptodactyla* selecionada para o desenvolvimento do estudo ocupa áreas arenosas descobertas pela maré vazante às margens do rio Ubatumirim (23°20'S e 44°53'W), Ubatuba, São Paulo, Brasil. Nestas áreas, *U. leptodactyla* é a única espécie de Brachyura encontrada, o que facilitou o reconhecimento das tocas.

*Uca leptodactyla* considerada por Crane (1975) e Rosenberg (2001) uma espécie de “frente larga” e do subgênero *Celuca*, sendo registrada na Florida, Golfo do México, Venezuela e no Brasil, desde o litoral do Pará até Santa Catarina (Melo, 1996). Esta espécie é encontrada em áreas ensolaradas de águas salinas e sedimentos arenosos, mais secos e menos lodosos que os ocupados por outras espécies de *Uca*. Geralmente, são áreas inundadas pela maré alta às margens dos manguezais ou de ilhas em mar aberto (Matthews, 1930; Coelho, 1965 e Von Hagen, 1972).

As tocas de *U. leptodactyla* atingem, aproximadamente, 20 centímetros de profundidade e externamente podem ter ornamentações de areia do tipo “hoods” ou cúpulas semicirculares (Matthews, 1930; Crane, 1975 e Christy, 1988). Tais ornamentações foram consideradas por Matthews (1930) como uma proteção para reter a umidade da abertura da toca. Entretanto, Crane (1975) questionou tal sugestão, devido às construções serem exclusivas de machos do subgênero *Celuca*, sendo assim as fêmeas ficariam com suas tocas exposta à dessecação. Von Hagen (1972) relatou que a ornamentação em cúpula semicircular construída por *U. leptodactyla* teria a função de guiar os machos a retornarem as suas tocas, quando eles saem para cortejar as fêmeas.

Matthews (1930) e Von Hagen (1972) descreveram que as bolas de alimentação de *U. leptodactyla* são distribuídas em formato radial ao redor da toca, porém não há relatos sobre as bolas de escavação.

Em estudos laboratoriais, Moline & Netzer (2000) relataram que a espécie permanece ativa em aquários que simulem o ciclo de marés e podendo ser utilizada em futuros trabalhos experimentais, que avaliem os mecanismos influentes sobre os caranguejos chama-marés.

Cardoso (2003) avaliando populações naturais de *U. leptodactyla* em estuários de Ubatuba, São Paulo, determinou alguns aspectos populacionais, como o recrutamento e período reprodutivos contínuos. Além da proporção sexual, fecundidade e densidade desta espécie.

Outros estudos sobre a espécie relatam a preferência por habitar áreas arenosas ressecadas, possivelmente, pela maior área bucal e pela presença de cerdas nas peças bucais características para extração de alimento neste tipo de sedimento (Thurman II, 1987; Costa & Negreiros-Fransozo, 2001; Colpo, 2005 e Bezerra *et al.*, 2006).

O primeiro capítulo deste trabalho descreve a distribuição espacial e temporal das tocas e dos caranguejos desta espécie em bancos de areia, descobertos durante a maré baixa na desembocadura do rio Ubatumirim, Ubatuba, SP, relacionando com alguns fatores ambientais e a abundância de organismos da meiofauna, considerado por Hoffman *et al.* (1984) como recurso alimentar dos caranguejos chama-marés.

O segundo capítulo trata da morfologia externa das tocas de machos e fêmeas de *U. leptodactyla*, avaliando o diâmetro das tocas, a produção e arranjos das bolas de escavação e de alimentação. Oliveira *et al.* (1999) verificaram que as bolas de escavação produzidas por machos de *Uca tangeri* foram distribuídas mais afastadas de suas tocas, quando comparado com o arranjo das fêmeas da mesma espécie, indicando que o estilo do arranjo atua reduzindo os encontros agressivos entre os machos e delimita as áreas territoriais. No entanto, até o momento não existem estudos que avaliem a distribuição das bolas de alimentação dos caranguejos ocipodídeos e nem de espécies que ocorrem na fauna brasileira. Este capítulo visou avaliar, também, o arranjo das bolas de alimentação, devido a intrigante distribuição das mesmas ao redor da toca, descrita por Matthews (1930) e Von Hagen (1972) para *U. leptodactyla*. Além disso, o segundo capítulo avaliou, ainda, alguns fatores que poderiam influenciar na presença da ornamentação em formato de cúpula semicircular nas tocas de *U. leptodactyla*.

No terceiro capítulo, investigou-se a morfologia interna das tocas em diferentes estações do ano e as possíveis variações decorrentes da ornamentação.

Nas considerações finais tentou-se abranger os resultados em uma síntese conclusiva sobre a ecologia do caranguejo chama-maré *U. leptodactyla* no local de estudo.

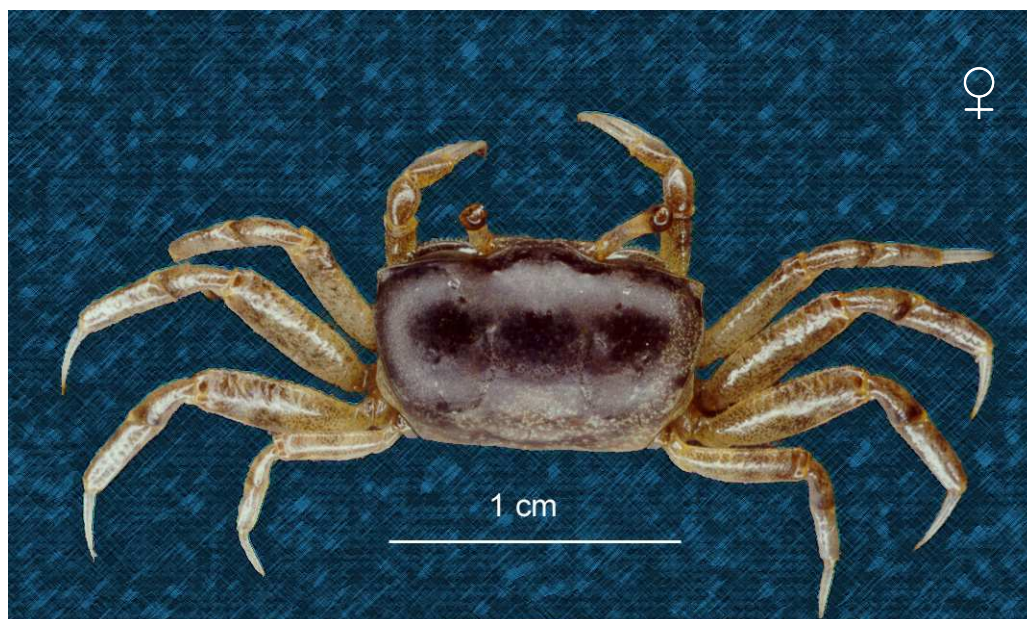


Figura 1 - *Uca leptodactyla*. Vista dorsal dos exemplares adultos, macho e fêmea.

**Referências**

- AVELINE, L. C. 1980. Fauna de manguezais brasileiros. *Revista Brasileira de Geografia*, 42 (2): 786-821.
- BELL, S. S.; M. C. WATSIN & B. C. COUL. 1978. Biogenic structure and its effects on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 35: 99-107.
- BEZERRA, L. E. A.; C. D. DIAS; G. X. SANTANA & H. MATTHEWS-CASCON. 2006. Spatial distribution of fiddler crab (genus *Uca*) in tropical mangroves of northeast Brazil. *Scientia Marina*, 70 (4): 1-8.
- BOTTO, F. & O. IRIBARNE. 2000. Constraints effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 141-151.
- CARAVELLO, H. E. & G. N. CAMERON. 1987. The effects of sexual selection on the foraging behaviour of the Gulf Coast fiddler crab, *Uca panacea*. *Animal Behaviour*, 35: 1864-1874.
- CARDOSO, R. C. F. 2003. *Biologia populacional comparativa de Uca leptodactyla Rathbun, 1898 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) nos manguezais dos rios Indaia e Ubatumirim, Ubatuba, SP*. 118p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- CHAKRABARTI, A.; R. CHAKRABARTI & G. HERTWEK. 2006. Surface traces and bioturbate texture from burrowing crabs: an indicator of subtropical to tropical tidal flat environments. *Senckenbergiana maritima*, 36 (1): 19-27.
- CHRISTY, J. H. 1982 a. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behavior*, 30: 681-694.
- CHRISTY, J. H. 1982 b. Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (Genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biological Bulletin*, 163: 251-263.
- CHRISTY, J. H. 1988. Pillar function in the fiddler crab *Uca beebei* (I): Effects on male spacing and aggression. *Ethology*, 78: 53-71.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Behavior*, 30: 687-694.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1991. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler crabs. *American Zoologist*, 31: 329-337.

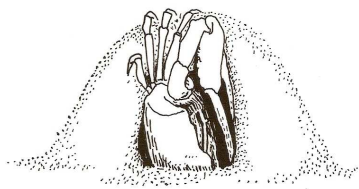


- COELHO, P. A. 1965. Os crustáceos decápodos de alguns manguezais pernambucanos. *Trabalhos do Instituto Oceanográfico. Universidade de Pernambuco, Recife*, 7/8: 71-90.
- COLBY, D. R. & M. S. FONSECA. 1984. Population dynamics, spatial dispersion and somatic growth of sand fiddler crab *Uca pugilator*. *Marine Ecology Progress Series*, 16: 269-279.
- COLPO, K. D. 2005. *Morfologia de apêndices alimentares de caranguejos do gênero Uca Leach, 1814 (Crustacea, Ocypodidae) e sua implicação na extração de alimentos a partir de substratos distintos*. 151p. Tese de doutorado. UNESP- Botucatu, São Paulo.
- COSTA, T. M. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 2001. Morphological adaptation of the second maxilliped in semiterrestrial crabs of the genus *Uca* Leach, 1814 (Decapoda, Ocypodidae) from a subtropical Brazilian mangrove. *Nauplius*, 9 (2): 123-131.
- CRANE, J. 1941. Eastern Pacific expedition of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the genus *Uca* from the West Coast of Central America. *Zoologica, New York*, 26: 145-208, pls. 1-9.
- CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca*. New Jersey: Princenton University Press, 736p.
- DITTMANN, S. 1996. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 134: 119-130.
- DYE, A. H. & T. A. LASIAK. 1986. Microbenthos, meiobenthos and fiddler crabs: trophic interactions in a tropical mangrove sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 32: 259-264.
- GENONI, G. P. 1985. Food limitation in salt marsh fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 87 (1): 97-110.
- GENONI, G. P. 1991. Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147 (2): 267-285.
- HOFFMAN, J. A., J. KATZ & M. D. BERTNESS. 1984. Fiddler crab deposit-feeding and meiofaunal abundance in salt marsh habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 82: 161-174.

- ICELY, J. D. & D. A. JONES. 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on the east African shore. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 6: 315-325.
- JARAMILLO, E. & K. LUNECKE. 1988. The role of sediments in the distribution of *Uca pugilator* (Bosc) and *Uca pugnax* (Smith) (Crustacea, Brachyura) in a salt marsh at Cape Cod. *Meeresforschung*, 32 (1): 46-52.
- JONES, D. A. 1984. *Crabs of the mangal ecosystem*. In: Por & Dor. *Hidrobiology of the mangal*. Boston: W. Junk Publishers Boston. p.89-109.
- LACERDA, L. D.; J. E. CONDE; C. ALARCON; R. ALVAREZ-LEON; P. R. BACON; L. D'CROZ; B. KJERFVE; J. POLAINA & M. VANNUCCI. 1993. Mangrove Ecosystems of latin America and the Caribbean: a Summary. In: *Consevation and sustainable utilization of mangrove forests in Latin America and Africa regions*, 2: 1-42.
- MACINTOSH, D. J. 1988. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 315-341.
- MATTHEWS, L. H. 1930. Notes on the fiddler crab, *Uca leptodactyla*, Rathbun. *Annals and Magazine of Natural History*, 10 (5): 659-663.
- MELO, G. A. S. 1985. *Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral sudeste do Brasil, São Paulo*. 251p. Tese de doutorado em Zoologia – Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- MELO, G. A. S. 1996. *Manual de Identificações dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo: Plêiade. 603p.
- MILLER, D. C. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*, 46: 89-101.
- MIRANDA, L. B. DE; B. M. CASTRO & B. KJERFVE. 2002. Princípios de Oceanografia Física de Estuários. São Paulo: Ed. Universidade de São Paulo, 410p.
- MOLINE, A. B. & S. A. NETZER. 2000. Fiddler crab rhythm and blues: Daily and tidal rhythms of *Uca leptodactyla* in a saltwater aquarium. *Proceedings of the National Conference on Undergraduate Research*: 1-6.
- MOUTON, E. C. JR. & D. L. FELDER. 1995. Reproduction of the fiddler crabs *Uca longisignalis* and *Uca spinicarpa* in a Gulf of Mexico Salt Marsh. *Estuaries*, 18(3): 469-481.

- MOUTON, E. C. JR. & D. L. FELDER. 1996. Burrows distributions and population estimates for the fiddler crabs *Uca spinicarpa* and *Uca longisignalis* in a Gulf of Mexico salt marsh. *Estuaries*, 19 (1): 51-61.
- ODUM, W. E. & E.J. HEALD. 1972. Trofic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletim Marine Science*, 22: 671-738.
- ÓLAFSSON, E. & C. G. MOORE. 1992. Effects of macroepifauna on developing nematode and harpacticoid assemblages in a subtidal muddy habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 84: 161-171.
- ÓLAFSSON, E. & S. G. M. NDARO. 1997. Impact of the mangrove crabs *Uca annulipes* and *Dotilla fenestrata* on meiobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 225-231.
- OLIVEIRA, R. F.; P. K. MCGREGOR; F. R. L. BURFORD; M. R. CUSTÓDIO & C. LATRUFFE. 1999. Functions of mudballing behaviour in the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Animal Behaviour*, 55: 1299-1309.
- PAULA, J.; M. DORNELAS & A. FLORES. 2003. Stratified settlement and moulting competency of brachyuran megalopae in Ponta Rase mangrove swamp, Inhaca Island (Mozambique). *Estuarine Coastal Shelf Science*, 56: 325-337.
- POWERS, L. W & J. F. COLE. 1976. Temperature variation in fiddler crab microhabitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 21: 141-157.
- PRALON, B. G. N. 2007. *Distribuição espacial dos decapoditos e caranguejos juvenis num estuário tropical*. 135p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- REINSEL, K. A. 2004. Impact of fiddler crab foraging and inundation on an intertidal sandflat: season-dependent effects in one tide cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313: 1-17.
- RIBEIRO, P. D.; O. O. IRIBARNE; D. NAVARRO & L. JAUREGUY. 2004. Environmental heterogeneity, spatial segregation of prey, and the utilization of southwest Atlantic mudflats by migratory shorebirds. *Ibis*, doi:10.1111/j.1474-919x.2004.00301.
- RINGOLD, P. 1979. Burrowing, root mat density, and the distribution of fiddler crabs in the Eastern United States. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 36: 11-21.
- ROBERTSON, J. R; K. BANCROFT; G. VERMEER & K. PLAISIER. 1980. Experimental studies on the foraging behavior of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44: 67-83.

- ROBERTSON, J. R.; J. A. FUDGE & G. VERMEER. 1981. Chemical and live feeding stimulant of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 53: 47-64.
- ROSENBERG, M. S. 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*, 21(3): 839-869.
- SALMON, M. 1984. The courtship, aggression and mating system of a "primitive" fiddler crab (*Uca vocans*: Ocypodidae). *Transactions Zoological Society London*, 37: 1-50.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1995. *Manguezal, ecossistema entre a terra e o mar*. São Paulo: Caribbean Ecological Research, 64p.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. & G. M. CITRÓN. 1994. Manguezais brasileiros: uma síntese sobre os aspectos históricos (séculos XVI a XIX) zonação, estrutura e impactos ambientais. *In: III Simpósio de Ecossistema da Costa Brasileira*, 1: 333-341.
- ŠTEVČIĆ, Z. 2005. The reclassification of Brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Fauna Croatica*, 14 (1): 1-59.
- TEAL, J. M. 1958. Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*, 39: 185-193.
- THURMAN II, C. L. 1987. Fiddler crab (Genus *Uca*) of eastern México (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 53 (1): 94-105.
- VON HAGEN, H. O. 1972. *Uca leptodactyla* (Ocypodidae) - Balz. *Encyclopedia Cinematographica*, Institut für den Wissenschaftlichen Film (Göttingen) (Film E), 1421: 3-19.
- WHITING, N. H. & G. A. MOSHIRI. 1974. Certain organism-substrate relationship affecting the distribution of *Uca minax* (Crustacea: Decapoda). *Hydrobiologia*, 44 (4): 481-493.
- WOLFRATH, B 1992 a. Burrowing by the fiddler crab *Uca tangeri* in Ria Formosa in Portugal and its influence on the sediment structure. *Marine Ecology Progress Series*, 85: 237-243.
- WOLFRATH, B 1992 b. Field experiments on feeding of European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 90: 39-43.
- YAMAGUCHI, T. 1971. Courtship behavior of *Uca lactea* (De Haan, 1835). *Kumamoto Journal of Science Biology*, 10 (1): 13-37.
- YAMAGUCHI, T. 1977. Studies on the handedness of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Biological Bulletin*, 152: 424-436.



# Capítulo 1

---

---

**Distribuição ecológica do caranguejo chama-maré**  
***Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em**  
**bancos de areia estuarinos, no Litoral Norte do Estado de**  
**São Paulo**

## Resumo

A distribuição das populações estuarinas está sob influência dos fatores bióticos e/ou abióticos do ecossistema. Este estudo avalia a distribuição ecológica dos caranguejos chama-marés da espécie *Uca leptodactyla* e suas tocas, em dois bancos de areia da desembocadura do rio Ubatumirim, Ubatuba, SP. As amostragens foram realizadas da primavera de 2003 ao inverno de 2004 em três transectos em cada área (transecto 1: próximo a margem do rio; transecto 2: no centro do banco; transecto 3: na borda do bosque do manguezal). Em cada transecto foi realizado o censo de tocas e amostragem dos caranguejos, de organismos da meiofauna, de sedimento do substrato e das bolas de alimentação de *U. leptodactyla*, para a avaliação da textura e teor de matéria orgânica. A salinidade da água do rio, temperatura do ar e do substrato também foram verificadas. Os fatores ambientais do sedimento e abundância da meiofauna foram relacionados com a densidade de tocas e caranguejos por análise de regressão linear múltipla. O tamanho dos caranguejos de área I e II não diferiu significativamente, sugerindo que ambas as áreas oferecem recursos similares que favorecem o crescimento dos mesmos. As densidades de tocas e de caranguejos foram semelhantes nas duas áreas de amostragem, sugerindo a presença de um caranguejo por toca. A distribuição agregada de tocas e caranguejos, as semelhanças observadas na abundância de organismos da meiofauna, nos teores de matéria orgânica e nas texturas do sedimento do substrato também podem ter influenciado as densidades semelhantes de tocas e caranguejos entre as áreas. O transecto 1 da área II apresentou as melhores condições de alimentares e de temperatura para o recrutamento juvenil, construção de tocas e permanência dos caranguejos, fato que elevou a densidades destas variáveis registrados na área II, até mesmo quando avaliado sazonalmente. No entanto, as densidades de tocas e caranguejos registradas na área I foram equivalentes as da área II somente durante o outono, possivelmente, pelo aumento do recrutamento na área I. A análise da composição meiofaunística das bolas de alimentação revelou as distintas densidades e predominância de táxons diferenciados em relação à mesma análise realizada no substrato, sugerindo a ingestão deste recurso alimentar pelos caranguejos. As variáveis ambientais do sedimento e a densidade da meiofauna quando relacionadas com a densidade de tocas e com a densidade de caranguejos indicaram uma associação significativa. A granulometria foi semelhante nas áreas, desta forma não foi considerada determinante na distribuição de *U. leptodactyla*. A temperatura e disponibilidade alimentar do sedimento parecem ter maior influência na distribuição desta população do que os demais parâmetros analisados.

Palavras-chave: distribuição ecológica, caranguejo, toca, meiofauna.

**Abstract**

The distribution of estuarine populations is under the influence of biotic and/or abiotic factors of the ecosystem. This study evaluated the ecological distribution fiddler crabs *Uca leptodactyla* and their burrows in two sand banks at the mouth of Ubatumirim River, Ubatuba, São Paulo, Brazil. The samplings were taken from spring 2003 to summer 2004 at three transects in each area (transect 1: nearby the river margin; transect 2: at the center of the bank; transect 3: at borderline of the mangrove forest). In each transect, the number of burrows was registered as well as the sampling of the crabs, meiofauna organisms, substrate sediment and feeding pellets of *U. leptodactyla*, for texture and organic matter content evaluation. The salinity of the river water, air and substrate temperature were also measured. The environmental factors of the sediment and meiofauna abundance were associated with the burrows and crabs density by multiple linear regression analysis. The size of the crabs of areas I and II did not differ significantly, suggesting that both areas offer similar resources to help the crabs growing. The burrows and crabs density were similar in those sampling areas, suggesting presence of one crab per burrow. The aggregate distribution of crabs and burrow, the similarities observed among abundance of meiofauna organisms, organic matter content and textures of sediment of substrate might also influenced the similar densities of burrows and crabs among the areas. The transect I of area II showed the best temperature and feeding conditions to the juvenile recruitment, burrows building and permanence of the crabs, increasing the density of these variables registered in area II, even if evaluated seasonally. However, the burrows and crabs densities registered in area I were similar to the area II only in fall, possibly, by the increase of the recruitment in area I. The analysis of meiofauna feeding pellets revealed the distinct densities and predominance of distinguished taxa in relation to the same analysis performed in substrate, suggesting that the ingestion of this feeding resource by the crabs. The environmental variables of sediment and density of meiofauna, when associated with burrows and crabs densities indicated a significant association. Substrate texture was similar among areas, suggesting that this variable was not determinant for the distribution of *U. leptodactyla*. The temperature and food availability in sediment showed to be more influent on the distribution of this population than other analyzed parameters.

Key-words: ecological distribution, crab, burrow, meiofauna.



## Introdução

No sedimento do ambiente estuarino, diferentes assembléias bentônicas ocupam distintos habitats desde regiões lamacentas a arenosas em variáveis condições ambientais. Assim, a distribuição espacial e temporal de uma população bentônica pode ser afetada por perturbações no substrato, sendo essas ambientais, como tempestades, inundações das marés, flutuações de temperatura e salinidade; ou biológicas, que afetam dimensões de centímetros a metros, como assentamento, recrutamento, predação e atividades que envolvam o processamento do sedimento, entre elas migração dos organismos intersticiais e construção de tocas. Ambas perturbações podem causar efeitos nos recursos disponíveis no habitat, gerando heterogeneidade no substrato (Lee *et al.*, 1977; Wolfrath, 1992 a e b; Netto & Lana, 1994; Coul, 1999 e Lim *et al.*, 2005).

O padrão espacial de uma população é o arranjo dos indivíduos em uma determinada área, em conjunto com os fatores bióticos e abióticos, como competição, predação, complexidade do habitat, disponibilidade de alimento, luz e água (Krebs & Davis, 1993; Krebs, 2001; Paula *et al.*, 2003; Ribeiro *et al.*, 2004 e Townsend *et al.*, 2006). De acordo com Begon *et al.* (1996) e Townsend *et al.* (2006), os membros de uma população podem apresentar três padrões de distribuição espacial: ao acaso, regular e agregado. O padrão ao acaso ocorre quando há a possibilidade de um organismo ocupar qualquer lugar no habitat, independente da ocorrência dos outros. Regular, quando os indivíduos estão uniformemente espaçados. Agregado, quando há a tendência de atração entre os indivíduos a certas partes do ambiente.

Dentre as populações de macrobentônicas habitantes do ambiente estuarino, as de Crustacea Brachyura são as mais representativas, das quais se destacam as famílias Portunidae, Xanthidae, Grapsidae e Ocypodidae, sendo essas duas últimas abundantes nos estuários brasileiros (Jones, 1984; Melo, 1985 e Števíć, 2005). De acordo com Melo (1996) os caranguejos da família Ocypodidae são representados no Brasil por *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) e por dez espécies do gênero *Uca* Leach, 1814: *U. burgersi* Holthius, 1967, *U. cumulanta* Crane, 1943, *U. leptodactyla* Rathbun, 1898, *U. maracoani* (Latreille, 1802-1803), *U. mordax* (Smith, 1870), *U. rapax* (Smith, 1870), *U. thayeri* Rathbun, 1900, *U. uruguayensis* Nobili, 1901, *U. victoriana* (Von Hagen, 1987) e *U. vocator* (Herbst, 1804).

Os caranguejos do gênero *Uca*, popularmente chamados de caranguejos chamarés, caranguejos violinistas ou xiés, são reconhecidos pelo dimorfismo sexual, hábito

alimentar detritívoro e atividade de construção de tocas em manguezais, marismas e bancos de areia estuarinos (Yamaguchi, 1977 e Christy & Salmon, 1984). Durante a atividade alimentar e a escavação das tocas, os caranguejos chama-marés provocam a bioturbação do sedimento com a produção de bolas de alimentação e de escavação, favorecendo assim a reciclagem de nutrientes no ambiente estuarino (Botto & Iribarne, 2000 e Wolfrath, 1992 b).

De acordo com Miller (1961), a distribuição ecológica das populações de *Uca* pode ser determinada pelas habilidades das espécies em obter os recursos alimentares necessários, como matéria orgânica particulada e organismos do microbentos e meiofauna, para a sobrevivência no ambiente estuarino (Dittmann, 1996 e Reinsel, 2004). A ocupação de distintas texturas de sedimentos pode ser determinada pela capacidade de extração de alimentos, cuja é definida pelas cerdas das peças bucais que cada espécie possui (Miller, 1961 e Colpo, 2005).

Para Crane (1975), além das características morfológicas dos caranguejos chama-marés, aspectos populacionais e comportamentais também definem a distribuição das espécies e até mesmo a coexistência das mesmas. Esta autora ressalta ainda o comportamento migratório, o “*droving*”, para as espécies *Uca pugilator* (Bosc, 1802) e *Uca tangeri* (Eydux, 1835), como sendo um dos fatores mais influentes na distribuição dos caranguejos.

A distribuição espacial dos caranguejos chama-marés nos habitats estuarinos tem influência de diversos fatores, entre eles destacam-se: (i) preferência de determinados tipos de sedimento em função da granulometria e/ou disponibilidade e qualidade do alimento; (ii) resistência à salinidade e tempo de exposição na maré baixa; (iii) morfologia das peças bucais; (iv) competição entre as espécies coexistentes (Teal, 1958; Icely & Jones, 1978; Thurman II, 1987; Mouton & Felder, 1996; Costa & Negreiros-Franozo, 2001; Colpo, 2005 e Bezerra *et al.*, 2006). Além da distribuição, estes fatores podem influenciar também alguns aspectos populacionais como densidade, tamanho e crescimento dos caranguejos, taxas reprodutivas e recrutamento (Colby & Fonseca, 1984; Genoni, 1985; Caravello & Cameron, 1987; Genoni, 1991 e Mouton & Felder, 1996).

Neste estudo avaliou-se a distribuição ecológica das tocas e dos caranguejos da espécie *Uca leptodactyla*, em duas áreas arenosas da desembocadura do rio Ubatumirim, Ubatuba, SP, investigando a densidade sazonal de tocas e de caranguejos ao longo do gradiente de umidade do rio, relacionando-as com a abundância dos organismos da

meiofauna, teor de matéria orgânica e tamanho do grão do sedimento das bolas de alimentação e do substrato, além da temperatura do substrato.

## Material e Métodos

### Local de estudo

O estudo foi desenvolvido em bancos de areia descobertos pela maré baixa, às margens da foz do rio Ubatumirim (23°20'S e 44°53'W), situado na cidade de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo (Figura 1).

Conforme a classificação de Pritchard (1967) *apud* Pralon (2007), o estuário formado pelo rio Ubatumirim pode ser descrito como um estuário de planície costeira, sendo de profundidade rasa e circulação das águas dominada pela ação das marés. As marés registradas na região são semidiurnas com amplitude raramente ultrapassando 1,5 metros. Silva (2005) e Pralon (2007) consideraram este estuário como verticalmente homogêneo quanto à salinidade.

Negreiros-Fransozo *et al.* (2000) caracterizaram o manguezal formado pelo rio Ubatumirim como jovem e de alta produtividade. Tais autores registraram a ocorrência das halófitas lenhosas, *Rhizophora mangle* Linnaeus, *Laguncularia racemosa* (Linnaeus) e *Avicennia shaueriana* Stapf & Leechman e, também, de outras espécies vegetais como *Hibiscus tiliaceus* (Linnaeus) e *Spartina sp.*

No presente estudo, o banco de areia exposto pela maré baixa nomeado de área I estava localizado na confluência de dois braços do rio Ubatumirim e considerado como margem direta do trecho analisado, por ser comparado com a margem oposta (área II). A área I recebia ação direta das águas fluviais e das marés, ainda era mais plana que a área II. A área II, margem direita, mais protegida das marés e da ação direta do aporte hídrico de um dos braços do rio, possuía uma faixa as margens do rio de vegetação característica de mangue, dominada por mudas em desenvolvimento de *L. racemosa* (Linnaeus).

### *Amostragem e procedimentos laboratoriais*

As amostragens de *Uca leptodactyla* foram realizadas durante a primavera de 2003, verão, outono e inverno de 2004, na área I e II utilizando-se três transectos paralelos ao leito do rio, de acordo com o gradiente de umidade. O primeiro transecto foi estabelecido próximo à margem do rio (transecto 1); o segundo, no centro do banco de areia (transecto 2) e o terceiro, na borda do bosque do manguezal (transecto 3). Cada transecto constou de

três quadrados com área igual a  $0,25\text{m}^2$ , na margem direita do braço do rio (área I) e de cinco quadrados na margem esquerda do mesmo trecho do rio (área II) (Figura 1). A distância entre os quadrados foi estipulada em 1,5 metros.

Nos distintos quadrados de cada transecto foram registrados o número de tocas construídas por *U. leptodactyla* e número de caranguejos desta espécie.

Os caranguejos foram capturados, armazenados em sacos plásticos etiquetados (quadrado e data de coleta) e congelados. No laboratório, os caranguejos foram descongelados à temperatura ambiente, identificados, mensurados quanto ao comprimento do cefalotórax com paquímetro de precisão (0,01 mm) e a classificados quanto ao sexo (tamanho dos quelípodos e caracteres sexuais secundários presentes no abdômen) e fase de maturação (juvenis e adultos, conforme Cardoso & Negreiros Fransozo, 2004).

As temperaturas do ar ( $^{\circ}\text{C}$ ) e do sedimento foram registradas, utilizando-se termômetro de coluna de mercúrio. A salinidade da água do rio Ubatumirim foi verificada com auxílio de um refratômetro específico. Esses fatores ambientais foram monitorados sazonalmente no começo, meio e fim de cada coleta (três repetições), exceto a temperatura do sedimento que foi medida em cada transecto. A salinidade da água intersticial não pode ser verificada devido à inexistência da água na profundidade de 50 cm.

Para a caracterização sazonal do teor de matéria orgânica e da composição granulométrica do substrato e das bolas de alimentação nos transectos, de cada quadrado foram amostradas aproximadamente 10 g da camada superficial do substrato, tendo aproximadamente 5 mm de espessura, e 3 a 10g de bolas de alimentação. Essas amostras foram armazenadas em saco plástico etiquetado (data e local) e congeladas para evitar a degradação da matéria orgânica, até o momento da análise. No laboratório, as amostras foram descongeladas à temperatura ambiente e submetidas à secagem em estufa a  $60^{\circ}\text{C}$ , por aproximadamente 48 horas, ou até obtenção de peso seco constante.

As amostras do sedimento seco foram acondicionadas em cadinhos de porcelana calcinados e levadas à mufla a  $500^{\circ}\text{C}$  durante três horas. Em seguida, foram transferidas para um dessecador e permaneceram no mesmo até atingirem a temperatura ambiente. As amostras livres das cinzas (ie. matéria orgânica) foram pesadas e pela diferenças de pesos inicial e final obtiveram-se os teores de matéria orgânica do sedimento em gramas que foram transformados em porcentagens.

Na análise granulométrica foram utilizadas as amostras incineradas. As amostras de substrato foram transferidas para os cadinhos, pesadas e submetidas a um conjunto de peneiras sobrepostas com malhas decrescentes, agitadas por 10 minutos em agitador

Produtest. Em seguida, o conteúdo retido em cada peneira foi pesado separadamente. As amostras do sedimento das bolas de alimentação foram subamostradas em 0,015g, as quais foram distribuídas em lâmina quadriculada e os grãos presentes em 8 quadrados desta marcação foram medidos sob estereomicroscópio óptico (Zeiss SV6) equipado com sistema de imagem (Axiovision-Zeiss), acoplado a um microcomputador, quanto aos diâmetros maior e menor, sendo assim calculado o tamanho médio do grão.

O padrão de textura sedimentológica adotado foi a Escala Americana (Wentworth, 1922), para determinar a porcentagem de cada fração de sedimento obtido: Cascalho (>2,0mm); Areia muito grossa (1,0 [--- 2,0 mm); Areia grossa (0,5 [--- 1,0 mm); Areia média (0,25 [--- 0,5 mm); Areia fina (0,125 [--- 0,25 mm); Areia muito fina (0,0625 [--- 0,125 mm) e Silte + argila (<0,0625mm).

Para determinar a tendência central média da granulometria do sedimento de cada transecto, os limites das classes da escala foram transformadas para phi ( $\phi$ ), pela utilização da fórmula:

$$\phi = -\log_2 d;$$

onde, d é o diâmetro do grão em milímetros, conforme Suguio (1973); seguindo a escala: cascalho -2 [ -- -1; areia muito grossa -1 [ -- 0; areia grossa 0 [ -- 1; areia média 1 [ -- 2; areia fina 2 [ -- 3; areia muito fina 3 [ -- 4; silte e argila 4 [ -- 5. A partir dos valores de phi calculados para cada malha das diferentes peneiras, pode-se determinar o  $\phi$  de cada amostra através das curvas de frequência acumulada.

Obteve-se a tendência central, para cada transecto, pela fórmula:

$$M_z = \frac{\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84}}{3}$$

sendo,  $\phi_{16}$  uma média razoável para o terço mais grosseiro da amostra e  $\phi_{84}$  para o terço mais fino, enquanto  $\phi_{50}$  fornece a média do terço intermediário, dando assim uma visão mais completa da curva de distribuição, de acordo com Suguio (1973).

O grau de seleção das amostras, também chamado de desvio padrão distinto inclusivo, foi obtido por meio da fórmula (Suguio, 1973):

$$\sigma_i = \frac{\phi_{84} - \phi_{16}}{4} + \frac{\phi_{95} - \phi_5}{6,6}$$

Uma escala qualitativa foi usada para a descrição do grau de seleção de sedimento (Suguio, 1973), que apresenta os seguintes limites:

$\sigma_I$  menor que 0,35 = muito bem selecionado;

0,35 a 0,50 = bem selecionado;

0,50 a 1,00 = moderadamente selecionado;

1,00 a 2,00 = pobremente selecionado;

2,00 a 4,00 = muito pobremente selecionado;

$\sigma_I$  maior que 4,00 = extremamente mal selecionado.

Para a análise da composição quantitativa dos animais constituintes da meiofauna, amostras do substrato e de bolas de alimentação foram coletadas em cada quadrado. As amostras de substrato foram realizadas com um cilindro plástico de 20 mm de diâmetro, até uma profundidade de 5 mm e as de bolas de alimentação equivaliam ao mesmo volume das amostras de substrato e foram recolhidas com auxílio de pincel de cerdas macia, número 18 e espátula. No laboratório, cada amostra foi conservada em álcool 70% em frasco de vidro etiquetado externamente. Tomou-se o cuidado de utilizar álcool 70%, preparado com água filtrada em malha medido 50  $\mu\text{m}$ , para evitar a contaminação das amostras por eventuais organismos da meiofauna contido na água usada para a preparação. Posteriormente, iniciou-se a extração da meiofauna do sedimento por decantação seguida de peneiramento, de acordo com Kihara (2003). Cada amostra foi agitada levemente para homogeneizar a mistura (sedimento e conservante), provocando a passagem dos animais da meiofauna depositados no sedimento para o líquido sobrenadante. Em seguida, a amostra foi deixada em repouso por alguns segundos, para que as partículas mais pesadas do sedimento decantassem no fundo do frasco. O sobrenadante foi submetido a um conjunto de peneiras sobrepostas com malhas decrescentes (500, 250, 125, 65 e 50  $\mu\text{m}$ ). Esse procedimento foi repetido sete vezes para cada amostra. As peneiras foram lavadas delicadamente em água corrente filtrada por malha de 50  $\mu\text{m}$ , evitando danos aos animais, e com auxílio de pisseta com álcool 70%, o material retido nas peneiras com malhas de: 250, 125, 65 e 50  $\mu\text{m}$  foi recolhido em frascos e corados com Rosa de Bengala. Os organismos foram quantificados e identificados em placa quadriculada sob esteromicroscópio óptico utilizando-se estiletos ou pipetas de ponta fina, e transportados para recipientes separados, onde foram conservados em álcool 70%.

### Análise dos dados

O número total de tocas registradas e de caranguejos capturados nos bancos de areia do rio Ubatumirim foram comparados por teste  $t$  ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996). Comparações da densidade de tocas e caranguejos também foi realizada entre e dentro das áreas amostradas (I e II) pela Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

O padrão espacial das tocas e dos caranguejos da população de *U. leptodactyla* foi analisado a partir do Índice de Morisita (Id) e do Índice de Morisita Padronizado (Ip). Se o Id for significativamente menor que um, representa o padrão uniforme; se maior que um, o padrão agregado, e se for igual a um, padrão aleatório (Krebs, 1998). Para determinar a significância foi utilizado o teste de Qui-quadrado ( $\chi^2$ ). O índice de Morisita Padronizado (Ip) tiver valor menor que zero, indica o padrão uniforme; igual a zero, aleatório e maior que zero, agregado.

A densidade de tocas, de caranguejos, de caranguejos adultos e juvenis foi comparada entre os transectos de cada área e entre as áreas de um mesmo transecto por Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

O tamanho médio dos caranguejos foi comparado entre os transectos em cada área por Análise de variância ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996). O teste  $t$  foi utilizado para comparar o tamanho dos caranguejos de cada área estudada ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

As análises sazonais foram realizadas para a população comparando cada uma das variáveis registradas ao longo das estações (número de tocas, total de caranguejos, adultos e juvenis) pelo uso de Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

Os fatores ambientais salinidade da água do rio e temperatura do ar foram comparados entre as estações do ano pela utilização de Análise de variância ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996). A temperatura do sedimento foi comparada entre os transectos amostrais e sazonalmente por Análise de variância, complementadas pelo teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

Os teores de matéria orgânica do substrato e do sedimento que compunha as bolas de alimentação foram avaliados entre as áreas, entre os transectos e sazonalmente por Análise de variância, complementadas pelo teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).



Análise de variância também foi utilizada para avaliar o número de animais da meiofauna/cm<sup>3</sup> do substrato e das bolas de alimentação entre as áreas I e II ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

As avaliações do número total de animais da meiofauna/cm<sup>3</sup> do substrato das áreas amostradas foram realizadas entre os transectos e entre as estações do ano por Análises de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls, com nível de significância 5% (Zar,1996).

Avaliações sazonais e entre os transectos foram realizadas em cada área de amostragem e entre as áreas pelo uso de Análise de variância, complementadas pelo teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar,1996).

A Regressão múltipla foi utilizada para a relação entre os números de toca e caranguejos/m<sup>2</sup> e o número de animais da meiofauna/cm<sup>3</sup> e os fatores ambientais referentes ao substrato, sendo esses: temperatura, textura ( $\phi$ ) e teor de matéria orgânica. As variáveis dependentes ( $y$ ) para cada regressão foram o número de tocas e de caranguejos; e as variáveis independentes ( $x$ ), o número de animais da meiofauna, temperatura, textura ( $\phi$ ) e teor de matéria orgânica do substrato.

Figura 1: Mapa do litoral paulista, indicando os bancos de areia às margens do rio Ubatumirim, Ubatuba, SP. Esquema da Área I, margem direita e área II, margem esquerda, e a localização dos transectos amostrais realizados em cada área.

## Resultados

### *Tocas e caranguejos*

Durante o período de amostragem foram registradas em média  $23,68 \pm 15,93$  tocas/m<sup>2</sup> construídas por *Uca leptodactyla* e  $19,95 \pm 14,28$ /m<sup>2</sup> caranguejos desta espécie nos bancos de areia do rio Ubatumirim. O teste *t* não indicou diferenças significativas entre o número de tocas e caranguejos ( $p=0,104$ ).

Na área I,  $17,30 \pm 11,50$ /m<sup>2</sup> tocas foram encontradas e na II,  $26,70 \pm 16,60$ /m<sup>2</sup>, as quais diferiram significativamente entre si (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p=0,000$ ) (Figura 2). O número médio de caranguejos também diferiu entre as áreas amostradas (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p=0,000$ ). Esta mesma análise indicou que, tanto na área I como na II, o número de tocas e caranguejos não difere significativamente ( $p>0,05$ ) (Figura 2).

O número de tocas oscilou de 4 a 64/m<sup>2</sup>. Esta variação resultou num *I<sub>p</sub>* de 0,5021 e *R* de 12,80, indicando o padrão de distribuição espacial agregado. O mesmo padrão foi evidenciado para os caranguejos, cujo número variou de 0 a 56/m<sup>2</sup>, *I<sub>p</sub>* de 0,0503 e *R* de 11,7. Tanto tocas como caranguejos mantiveram esse padrão de distribuição ao longo das estações do ano (tocas: Primavera: *I<sub>p</sub>*= 0,5121; Verão: *I<sub>p</sub>*=0,5036; Outono: *I<sub>p</sub>*= 0,5136; Inverno: *I<sub>p</sub>*= 0,5163 e caranguejos: Primavera: *I<sub>p</sub>*= 0,5206; Verão: *I<sub>p</sub>*=0,5069; Outono: *I<sub>p</sub>*= 0,5037; Inverno: *I<sub>p</sub>*= 0,5115).

A densidade de tocas e de caranguejos nos transectos 1 foi maior que nos demais transectos, no entanto, não diferiu significativamente do transecto 2 (Análise de variância,  $p>0,05$ ) (Tabela I). Observando separadamente as áreas amostradas, verificou-se que na área I o número médio de tocas e de caranguejos não diferiram significativamente entre os transectos (Análise de variância,  $p>0,05$ ) (Tabela II). Na área II, o maior número de tocas e de caranguejos ocorreu no transecto 1, seguido do 2 e, posteriormente, com menor densidade, o transecto 3 (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ) (Tabela II). O transecto 1, na área II, possuía maior densidade de tocas e caranguejos que o mesmo transecto na área I (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ) (Tabela II).

O número de caranguejos adultos e juvenis não diferiu significativamente entre os transectos na área I (Análise de variância,  $p>0,05$ ), e na área II ambas categorias

demográficas foram registradas em maiores densidades no transecto 1 (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela III).

A tabela IV informa as medidas descritivas de cada categoria demográfica dos caranguejos amostrados em cada área de estudo. O tamanho médio dos caranguejos (CC-mm) não diferiu significativamente entre os transectos em cada área (Análise de variância,  $p = 0,118$ ) (Figura 3). O tamanho dos caranguejos também não diferiu significativamente entre as áreas estudadas (CC médio: área I =  $5,20 \pm 0,93$  mm e área II =  $5,07 \pm 1,11$ ; teste  $t$ ,  $p = 0,297$ ).

Para a população de *U. leptodactyla*, o número de tocas, total de caranguejos (incluindo juvenis e adultos) e de adultos não diferiram sazonalmente (Análise de variância; tocas,  $p = 0,635$ ; total de caranguejos,  $p = 0,605$ ; adultos,  $p = 0,076$ ). No entanto, o número de juvenis variou entre as estações, com menor registro durante o verão (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls;  $p = 0,037$ ) (Figura 4).

A densidade de tocas na área I variou sazonalmente, sendo no outono o maior registro de tocas/m<sup>2</sup> (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela V). Na área II, não ocorreram diferenças significativas entre as estações do ano (Análise de variância,  $p > 0,05$ ) (Tabela V). Somente durante outono a densidade de toca foi significativamente semelhante entre as duas áreas amostradas (Análise de variância,  $p > 0,05$ ) (Tabela V).

O número médio de caranguejos/m<sup>2</sup> variou significativamente entre as estações do ano na área I e II, com maiores densidades durante o outono e verão, respectivamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela V).

O número médio de caranguejos adultos/m<sup>2</sup> diferiu significativamente entre as estações na área I e II (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela VI). Comparando-se as áreas dentro de uma mesma estação do ano verificou-se que a densidade de caranguejos adultos não diferiu durante a primavera e inverno (Análise de variância,  $p > 0,05$ ) (Tabela VI). Durante o outono na área I, o número de caranguejos adultos e juvenis foi maior que o encontrado nas demais estações (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ), e na área II, o número de juvenis/m<sup>2</sup> não diferiu significativamente entre as estações (Tabela VI).

As tocas e os caranguejos registrados nos transectos não diferiram sazonalmente em número/m<sup>2</sup> nos bancos de areia do rio Ubatumirim (Análise de variância,  $p > 0,05$ ) (Tabela

VII). Entretanto, o número de tocas e caranguejos diferiu entre os transecto durante a primavera, outono e inverno (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela VII).

Na área I, a densidade de tocas variou significativamente entre as estações apenas no transecto 2 (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela VIII). Nesta mesma área não foi encontrada diferença significativa entre os transectos numa mesma estação do ano (Análise de variância  $p > 0,05$ ) (Tabela VIII). Na área II, registrou-se variação sazonal significativa no transecto 3, o qual apresentou as menores densidades de tocas em relação aos demais transectos dentro da mesma estação (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela VIII).

O número de caranguejos/m<sup>2</sup> capturados em cada transecto na área I não diferiu significativamente na mesma estação do ano (Análise de variância,  $p > 0,05$ ) (Tabela IX). Variações significativas foram encontradas entre as estações nos transectos 1 e 2 (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela IX). Na área II, a densidade de caranguejos variou sazonalmente em cada transecto, sendo que as maiores foram registradas na primavera, verão e inverno no transecto 1, primavera, outono e inverno no 2, e no verão no 3 (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela IX). Observa-se que, durante o inverno, não foram capturados caranguejos no transecto 3.

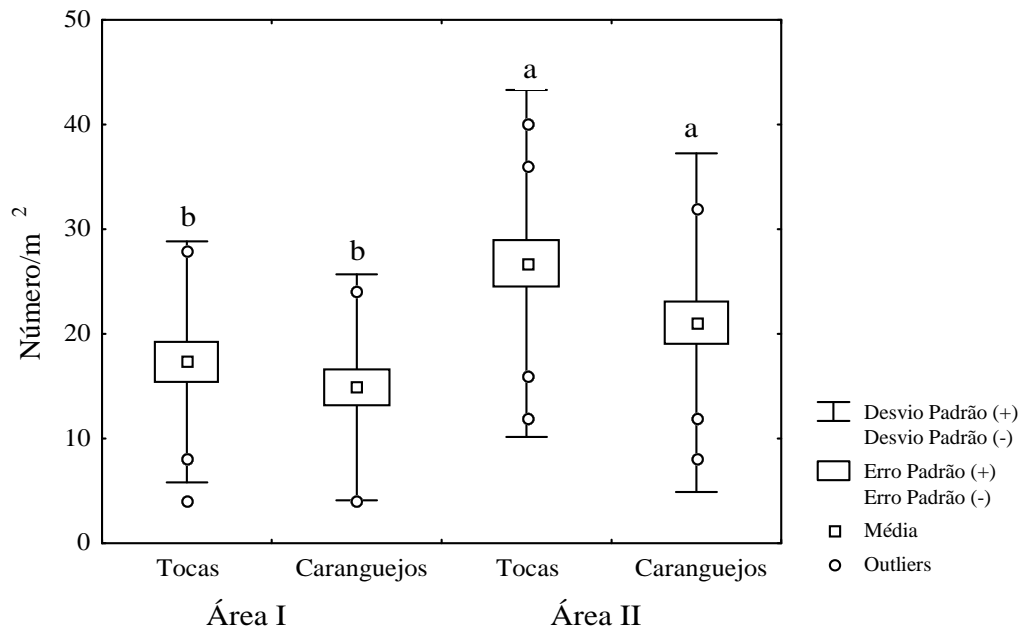


Figura 2: *Uca leptodactyla*. Número de tocas e caranguejos/m<sup>2</sup> registrados nas áreas I e II do estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

Tabela I: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de tocas, total de caranguejos, caranguejos adultos e juvenis/m<sup>2</sup> registrados nos transectos realizados nos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Variáveis	Transectos		
	1	2	3
Tocas	41,25 ± 27,04 a	31,12 ± 14,21 a	13,75 ± 7,73 b
Caranguejos	26,13 ± 14,65 a	20,13 ± 14,13 a	7,88 ± 7,50 b
Caranguejos adultos	20,13 ± 13,42 a	15,75 ± 13,09 a	6,13 ± 6,09 b
Caranguejos juvenis	5,88 ± 5,56 a	4,13 ± 5,52 a	1,38 ± 2,98 b

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum na mesma linha não diferem significativamente (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

Tabela II: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de tocas e caranguejos/m<sup>2</sup> registrados três nos transectos em cada área de amostragem dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Variáveis	Transectos	Áreas	
		I	II
Tocas	1	18,00 ± 11,63 b A	55,20 ± 23,85 a A
	2	21,00 ± 15,92 b A	37,20 ± 8,91 a B
	3	15,67 ± 8,08 a A	12,60 ± 7,49 a C
	1	15,33 ± 8,15 b A	32,60 ± 13,93 a A
	2	18,00 ± 14,92 a A	21,40 ± 13,87 a B
	3	12,67 ± 7,40 a A	5,00 ± 6,07 b C

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam as áreas de um mesmo transecto. As letras maiúsculas nas colunas comparam os transectos da mesma área dentro de cada variável.

Tabela III: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de caranguejos adultos e juvenis/m<sup>2</sup> registrados nos transectos em cada área de amostragem dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Categorias demográficas	Transectos	Áreas	
		I	II
Caranguejos adultos	1	13,33 ± 7,30 b A	24,20 ± 14,71 a A
	2	13,00 ± 8,72 a A	17,40 ± 15,09 a B
	3	10,67 ± 4,92 a A	3,40 ± 5,07 b C
Caranguejos juvenis	1	1,67 ± 2,67 b A	8,40 ± 5,34 a A
	2	4,67 ± 7,20 a A	3,80 ± 4,40 a B
	3	2,00 ± 3,62 a A	1,00 ± 2,55 a C

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam as áreas de um mesmo transecto. As letras maiúsculas nas colunas comparam os transectos da mesma área dentro de cada categoria demográfica.



Tabela IV: *Uca leptodactyla*. Medidas descritivas para cada categoria demográfica amostrada na área I e II do estuário do rio Ubatumirim.

Área	Categoria demográfica	N	CC médio $\pm$ desvio padrão	CC mínimo	CC máximo
I	Machos juvenis	18	3,84 $\pm$ 0,54	2,87	4,56
	Machos adultos	59	5,59 $\pm$ 0,67	4,63	7,33
	Fêmeas juvenis	09	3,08 $\pm$ 0,87	2,03	4,18
	Fêmeas adultas	51	5,54 $\pm$ 1,02	4,58	7,35
II	Machos juvenis	40	3,54 $\pm$ 0,71	2,15	4,58
	Machos adultos	147	5,64 $\pm$ 0,57	4,60	7,00
	Fêmeas juvenis	25	3,21 $\pm$ 0,64	1,64	4,15
	Fêmeas adultas	77	5,27 $\pm$ 0,63	4,20	6,64

N= número de caranguejos amostrados; CC= comprimento do cefalotórax

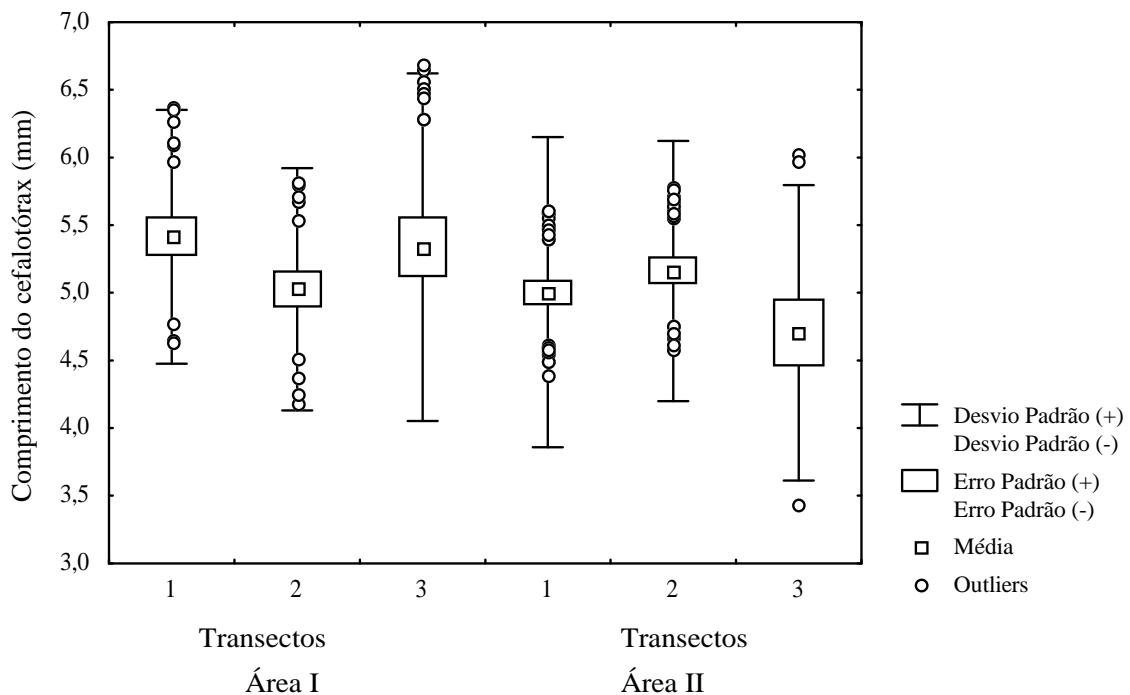


Figura 3: *Uca leptodactyla*. Variação do tamanho médio (Comprimento do cefalotórax - mm) dos caranguejos amostrados em cada transecto nas áreas I e II do estuário do rio Ubatumirim (Análise de variância,  $p=0,118$ ).

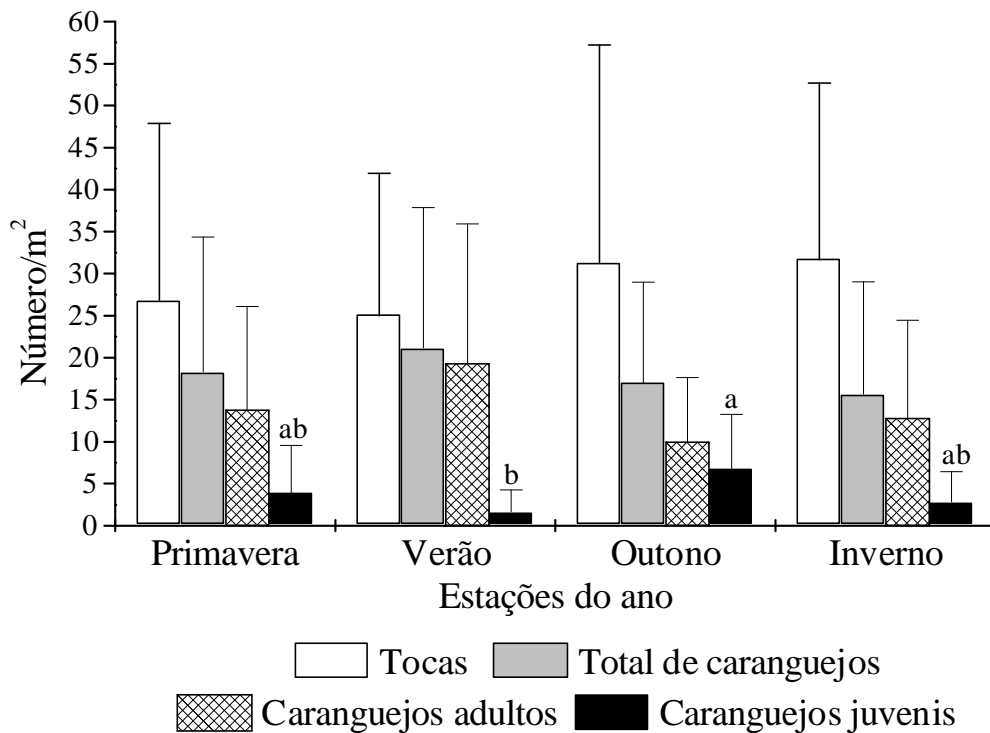


Figura 4: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de tocas, do total de caranguejos (adultos e juvenis), de adultos e de juvenis/m<sup>2</sup> registrados na população do estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

Tabela V: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de tocas e caranguejos/m<sup>2</sup> registrados sazonalmente em cada área de amostragem dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Variáveis	Estações	Áreas	
		I	II
Tocas	Primavera	12,89 ± 4,37 b BC	35,20 ± 22,74 a A
	Verão	8,89 ± 4,37 b C	34,67 ± 13,91 a A
	Outono	31,56 ± 14,89 a A	31,20 ± 31,21 a A
	Inverno	19,56 ± 7,33 b B	38,93 ± 23,35 a A
Caranguejos	Primavera	11,11 ± 4,37 a BC	22,67 ± 18,92 a AB
	Verão	6,67 ± 2,00 b C	29,87 ± 15,48 a A
	Outono	26,67 ± 11,14 a A	21,20 ± 8,31 a AB
	Inverno	16,89 ± 9,75 a B	14,93 ± 15,38 a B

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam as áreas de uma mesma estação. As letras maiúsculas nas colunas comparam estações da mesma área dentro de cada variável.

Tabela VI: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de caranguejos adultos e juvenis/m<sup>2</sup> registrados sazonalmente em cada área de amostragem dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Categorias demográficas	Estações	Áreas	
		I	II
Caranguejos adultos	Primavera	10,67 ± 4,47 a AB	15,73 ± 15,00 a B
	Verão	6,22 ± 2,11 b B	27,20 ± 16,51 a A
	Outono	16,89 ± 5,21 a A	5,87 ± 5,63 b C
	Inverno	15,56 ± 9,26 a AB	11,20 ± 12,85 a B
Caranguejos juvenis	Primavera	0,44 ± 1,33 b B	5,87 ± 6,39 a A
	Verão	0,44 ± 1,33 a B	2,40 ± 2,95 a A
	Outono	8,89 ± 6,57 a A	5,60 ± 6,20 a A
	Inverno	1,33 ± 2,00 a B	3,73 ± 4,13 a A

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam as áreas de uma mesma estação. As letras maiúsculas nas colunas comparam estações da mesma área dentro de cada categoria demográfica.

Tabela VII: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de tocas e caranguejos/m<sup>2</sup> registrados sazonalmente em cada transecto amostrado nos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Variáveis	Estações	Transectos		
		1	2	3
Tocas	Primavera	42,50 ± 26,27 a A	27,00 ± 13,65 ab A	11,00 ± 3,55 b A
	Verão	30,00 ± 16,56 a A	30,50 ± 19,24 a A	14,50 ± 10,46 a A
	Outono	29,50 ± 14,33 a A	38,50 ± 11,89 a A	12,00 ± 8,00 b A
	Inverno	49,00 ± 26,68 a A	28,50 ± 10,35 b A	17,50 ± 7,07 b A
Caranguejos	Primavera	32,50 ± 19,41 a A	14,50 ± 8,54 ab A	8,00 ± 5,24 b A
	Verão	26,00 ± 17,50 a A	27,00 ± 19,33 a A	10,50 ± 6,39 a A
	Outono	18,00 ± 5,66 ab A	23,00 ± 14,93 a A	10,00 ± 10,90 b A
	Inverno	28,00 ± 10,47 a A	16,00 ± 9,80 b A	3,00 ± 4,66 c A

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam os transectos numa mesma estação. As letras maiúsculas nas colunas comparam estações no mesmo transecto dentro de cada variável.

Tabela VIII: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de tocas/m<sup>2</sup> registrados sazonalmente em cada transecto amostrado na área I e II nos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Áreas	Estações	Transectos		
		1	2	3
I	Primavera	12,00 ± 6,93 a A	12,00 ± 4,00 a B	14,70 ± 2,31 a A
	Verão	10,67 ± 4,62 a A	9,33 ± 6,11 a B	6,67 ± 2,31 a A
	Outono	30,70 ± 14,05 a A	44,00 ± 14,42 a A	20,00 ± 6,93 a A
	Inverno	18,70 ± 10,07 a A	18,70 ± 2,31 a B	21,30 ± 10,07 a A
II	Primavera	60,80 ± 8,20 a A	36,00 ± 6,93 b A	8,80 ± 1,79 c B
	Verão	41,60 ± 4,56 a A	43,20 ± 9,55 a A	19,20 ± 10,73 b A
	Outono	28,80 ± 16,10 a A	35,20 ± 10,35 a A	7,20 ± 3,35 b B
	Inverno	67,20 ± 9,55 a A	34,40 ± 8,29 b A	15,20 ± 4,38 c AB

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam os transectos numa mesma estação. As letras maiúsculas nas colunas comparam estações no mesmo transecto dentro de cada área.

Tabela IX: *Uca leptodactyla*. Número médio e desvio padrão de caranguejos/m<sup>2</sup> registrados sazonalmente em cada transecto amostrado na área I e II nos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Áreas	Estações	Transectos		
		1	2	3
I	Primavera	10,67 ± 6,11 a	9,33 ± 2,31 a	13,33 ± 4,62 a
		B	B	A
	Verão	6,67 ± 2,31 a	5,33 ± 2,31 a	8,00 ± 0,00 a
		B	B	A
	Outono	22,70 ± 2,31 a	36,00 ± 14,42 a	21,30 ± 9,24 a
		A	A	A
	Inverno	21,33 ± 6,11 a	21,33 ± 12,22 a	8,00 ± 4,00 a
		A	AB	A
II	Primavera	45,60 ± 8,29 a	17,60 ± 9,63 b	4,80 ± 1,79 c
		A	A	B
	Verão	37,60 ± 9,21 a	40,00 ± 9,38 a	12,00 ± 8,00 b
		A	B	A
	Outono	15,20 ± 5,22 a	15,20 ± 9,12 a	3,20 ± 3,35 b
		B	A	B
	Inverno	32,00 ± 10,95 a	12,80 ± 7,69 b	0,00 c
		A	A	B

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam os transectos numa mesma estação. As letras maiúsculas nas colunas comparam estações no mesmo transecto dentro de cada área.

*Fatores ambientais*

Quanto aos fatores ambientais analisados, a salinidade da água do rio variou 2 a 22 psu e não diferiu significativamente ao longo das estações (primavera:  $7,33 \pm 5,03$ ; verão:  $14,67 \pm 9,45$ ; outono:  $8,33 \pm 4,16$ ; inverno:  $13,67 \pm 8,50$ ) (Análise de variância,  $p=0,526$ ). A temperatura do ar oscilou de 21,5 a 28,0°C e não foram evidenciadas diferenças significativas sazonais (primavera:  $26,00 \pm 2,00$ ; verão:  $26,20 \pm 0,76$ ; outono:  $23,70 \pm 1,15$ ; inverno:  $27,3 \pm 1,15$ ) (Análise de variância,  $p=0,060$ ).

A temperatura média do sedimento não diferiu entre os transectos na área I (Análise de variância,  $p=0,461$ ). No entanto, na área II foram evidenciadas diferenças significativas entre os transectos (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p=0,010$ ) (Figura 5).

Analisando-se a temperatura média do sedimento na área I, verificou-se que não ocorreram diferenças significativas entre os transectos amostrados em cada estação e nem sazonalmente entre os transectos (Análise de variância,  $p=0,461$ ) (Tabela X).

Na área II, durante o verão foram registradas as maiores temperaturas (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p=0,000$ ), apesar de não terem sido evidenciadas diferenças sazonais no transecto 1 (Tabela X). As variações de temperatura também foram registradas entre os transectos em cada estação, tendo o transecto 3 as temperaturas mais elevadas (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p=0,002$ ) (Tabela X).

A tendência central e o grau de seleção do substrato indicaram na área I a predominância de areia fina, moderadamente selecionada, e na área II, areia muito fina e muito bem selecionada (Tabela XI). A composição granulométrica das bolas de alimentação, tanto da área I como II, foi classificada como areia fina, moderadamente selecionada (Tabela XI).

Nas amostras de substrato analisadas em cada transecto verificou-se que em todos os transectos da área I predominou areia fina e na área II, areia muito fina. Já nas análises do sedimento que compunham as bolas de alimentação, a areia fina predominou em todos os transectos em ambas áreas (Figura 6 e 7).

O teor total de matéria orgânica do substrato não diferiu significativamente entre os transectos e o mesmo resultado foi registrado na análise do sedimento das bolas de alimentação. Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls, somente



indicou diferenças entre os teores de matéria orgânica do substrato e do sedimento das bolas de alimentação do transecto 1 ( $p=0,039$ ) (Figura 8).

O teor de matéria orgânica do sedimento da camada superficial não diferiu significativamente do registrado nas bolas de alimentação, tanto na área I como na II (Análise de variância,  $p>0,05$ ) (Porcentagem do teor de matéria orgânica na área I, substrato:  $2,13 \pm 1,74$  %; bolas de alimentação:  $1,76 \pm 1,42$  %; e na área II, substrato:  $2,25 \pm 1,96$  %; bolas de alimentação:  $1,67 \pm 1,04$  %;  $p=0,182$ ).

Os teores de matéria orgânica substrato e das bolas de alimentação da área I permaneceram sem variações significativas ao longo das estações do ano (Análise de variância,  $p>0,05$ ) (Figura 9). Na área II, no substrato e nas bolas de alimentação foram registradas diferenças significativas sazonais, com maiores teores durante o inverno (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ) (Figura 9).

A figura 10 representa o teor médio de matéria orgânica do substrato e do sedimento das bolas de alimentação registrado nos transectos em cada área de amostragem. O teor de matéria orgânica entre sedimentos que compunham o substrato e as bolas de alimentação amostrados na área I não diferiu significativamente (Análise de variância,  $p>0,05$ ). Na área II, o sedimento da camada superficial do transecto 1 possuiu o maior teor de matéria orgânica que as demais amostras de substrato e de bolas de alimentação (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ).

A quantidade de matéria orgânica registrada no substrato e nas bolas de alimentação não diferiu entre as áreas I e II (Análise de variância,  $p<0,05$ ), exceto a do substrato do transecto 1 da área II que difere das demais amostras.

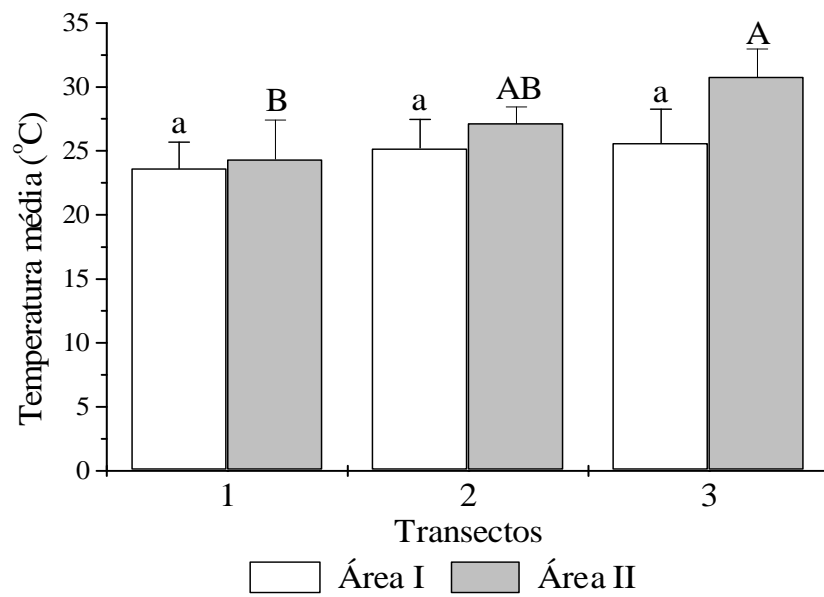


Figura 5: Valores médios e desvios padrão da temperatura do sedimento nos transectos amostrados na área I e II no estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas comparam as temperatura na área I e letras maiúsculas, na área II.

Tabela X: Valores médios e desvios padrão da temperatura do sedimento ( $^{\circ}\text{C}$ ) nos transectos amostrados na área I e II durante as estações do ano no estuário do rio Ubatumirim.

Áreas	Transectos	Estações			
		Primavera	Verão	Outono	Inverno
I	1	25,30 $\pm$ 0,25 a A	25,60 $\pm$ 0,32 a A	24,30 $\pm$ 1,52 a A	24,80 $\pm$ 1,61 a A
	2	25,70 $\pm$ 0,31 a A	26,00 $\pm$ 0,60 a A	24,00 $\pm$ 2,00 a A	25,70 $\pm$ 1,53 a A
	3	26,20 $\pm$ 0,72 a A	26,50 $\pm$ 1,36 a A	24,00 $\pm$ 2,00 a A	27,00 $\pm$ 1,00 a A
II	1	25,00 $\pm$ 0,50 a B	27,60 $\pm$ 0,52 a B	23,70 $\pm$ 3,51 a C	25,80 $\pm$ 0,29 a B
	2	26,00 $\pm$ 0,45 b B	28,30 $\pm$ 1,52 a B	25,70 $\pm$ 1,53 b B	25,70 $\pm$ 1,53 b B
	3	28,70 $\pm$ 1,53 b A	33,70 $\pm$ 1,53 a A	28,70 $\pm$ 0,58 b A	29,70 $\pm$ 0,58 b A

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam as estações num mesmo transecto. As letras maiúsculas nas colunas comparam os transectos da mesma estação dentro de cada área.

Tabela XI: Valores de phi ( $\phi$ ) que expressam a tendência central e o grau de seleção da composição granulométrica do substrato e das bolas de alimentação em cada área de estudo no estuário do rio Ubatumirim.

Sedimentos	Áreas	Tendência central média ( $\phi$ )	Categoria*	Grau de seleção ( $\sigma$ )	Categoria*
Substrato	I	2,73	Areia fina	0,64	moderadamente selecionado
	II	3,34	Areia muito fina	0,23	muito bem selecionado
Bolas de alimentação	I	2,81	Areia fina	0,64	moderadamente selecionado
	II	2,91	Areia fina	0,56	moderadamente selecionado

\* = classificação conforme Suguio (1973).

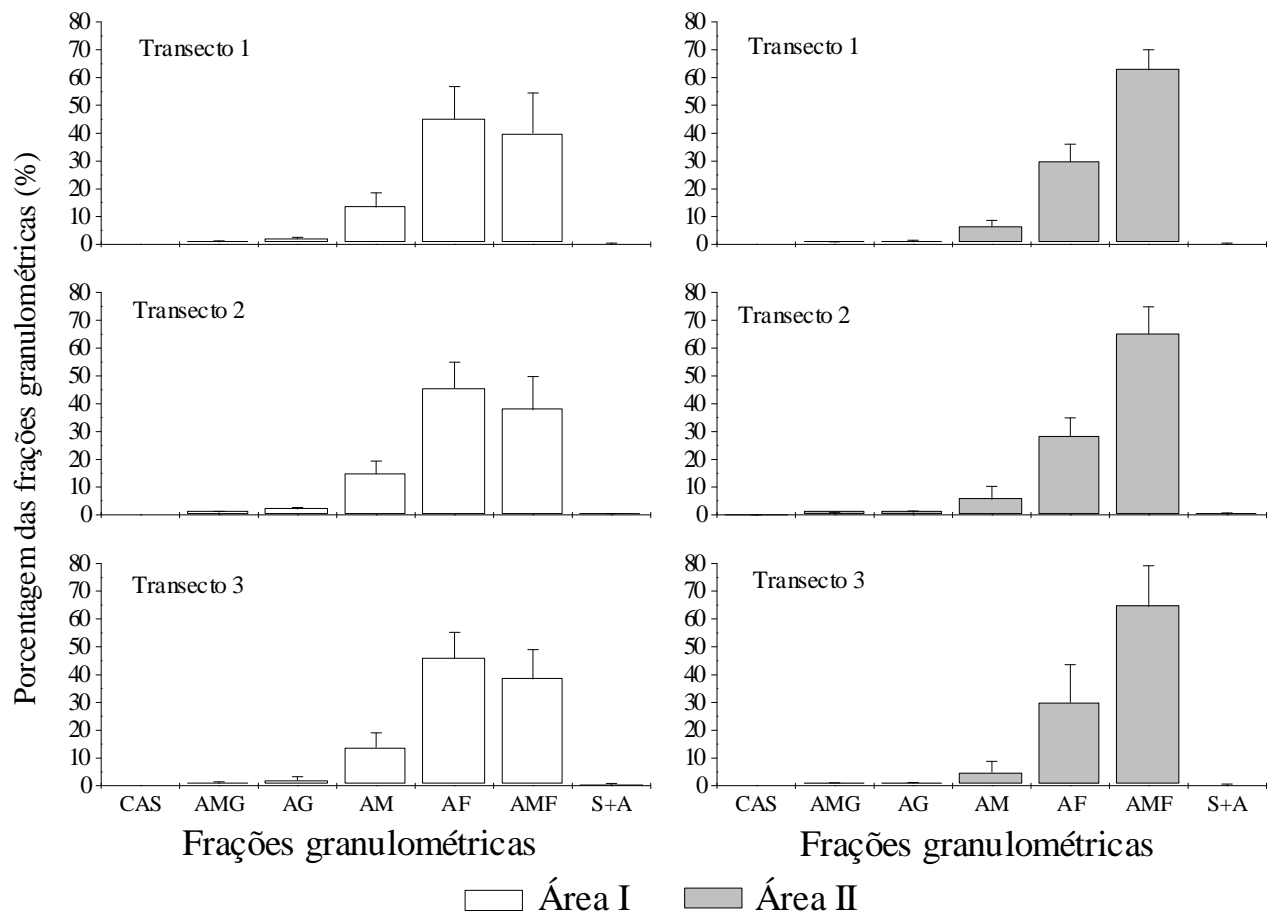


Figura 6: Caracterização da textura do sedimento (média e desvio padrão) do substrato em cada transecto da área I e II no estuário do rio Ubatumirim (CAS= cascalho, AMG= areia muito grossa, AG= areia grossa, AM= areia média, AF = areia fina, AMF= areia muito fina e S+A= silte e argila).

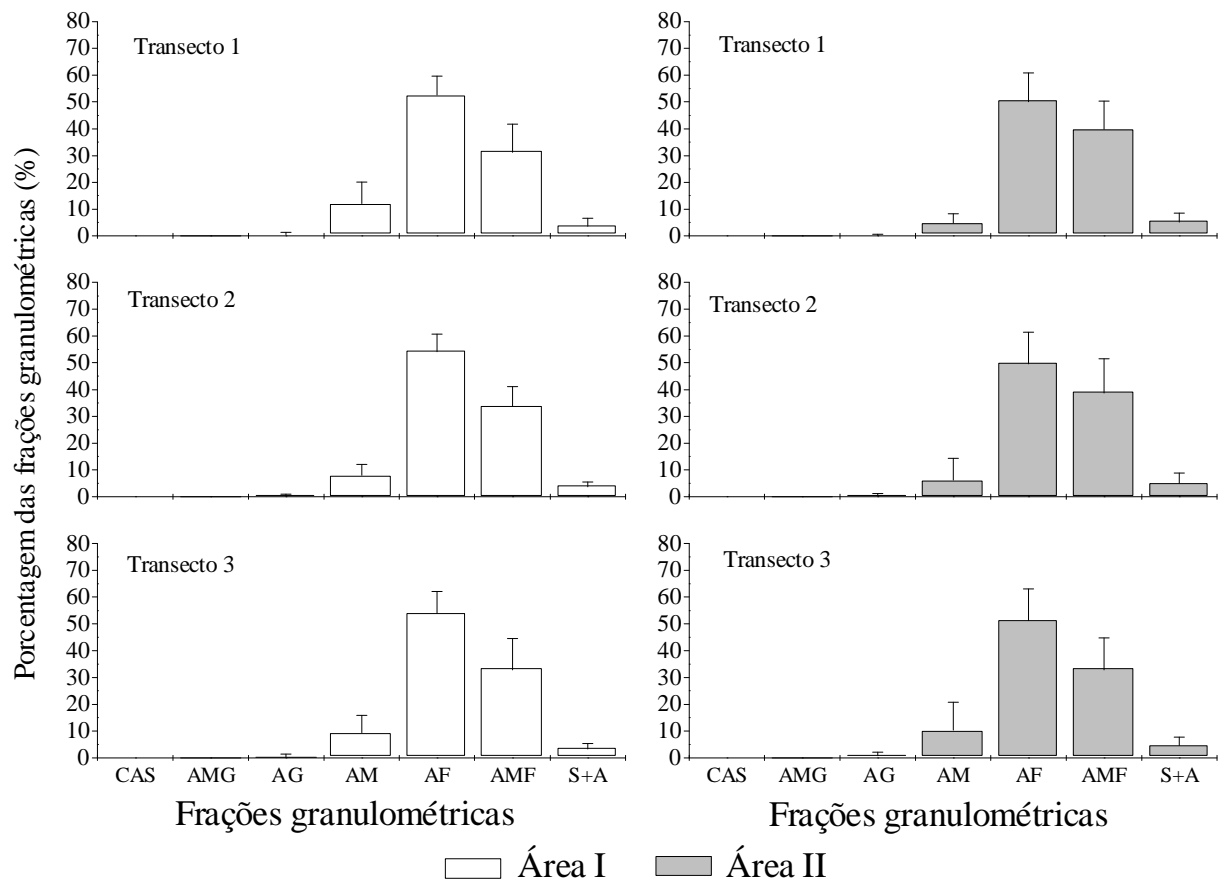


Figura 7: Caracterização da textura do sedimento (média e desvio padrão) das bolas de alimentação produzidas por *Uca leptodactyla*, em cada transecto da área I e II no estuário do rio Ubatumirim (CAS= cascalho, AMG= areia muito grossa, AG= areia grossa, AM= areia média, AF = areia fina, AMF= areia muito fina e S+A= silte e argila).

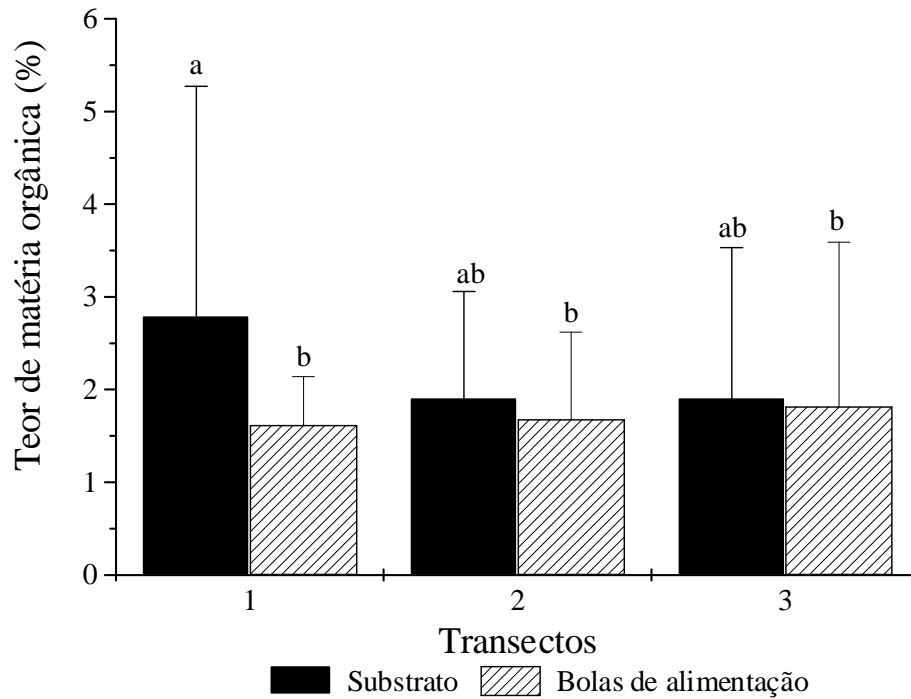


Figura 8: Caracterização do teor de matéria orgânica (porcentagem média e desvio padrão) do substrato e bolas de alimentação nos transectos realizados no estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de Variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

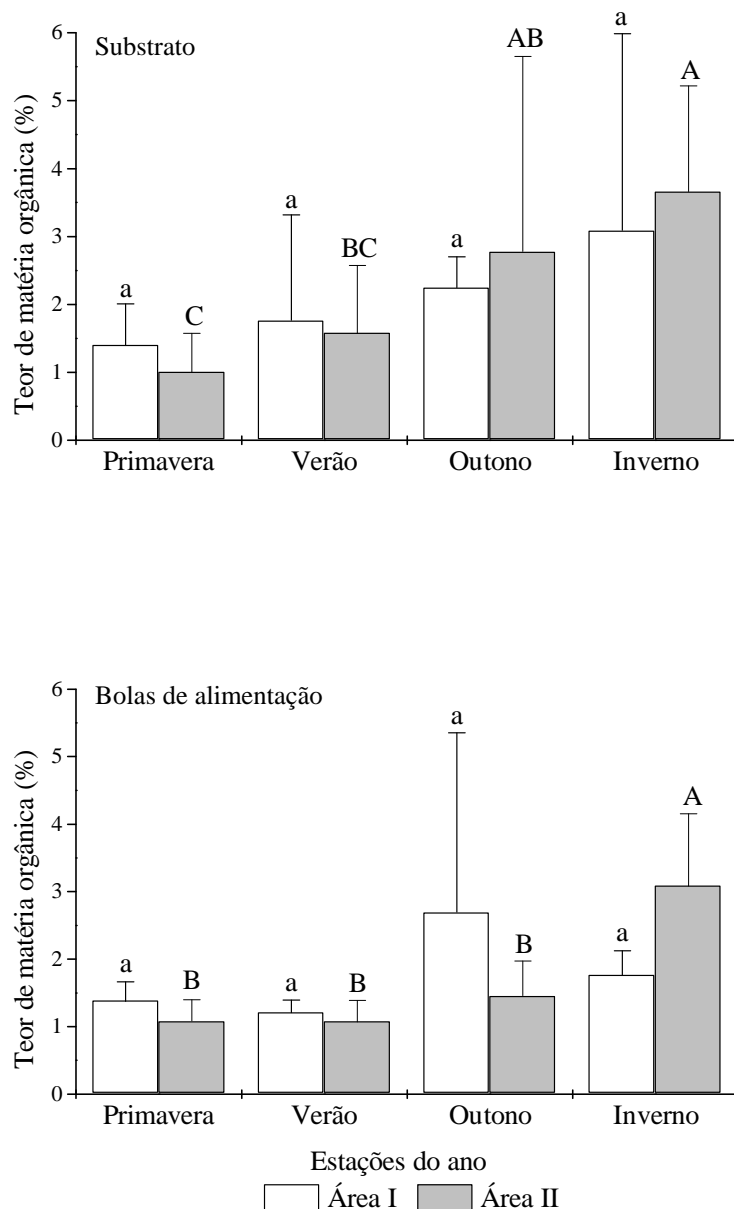


Figura 9: Caracterização do teor de matéria orgânica (porcentagem média e desvio padrão) sazonal do substrato e bolas de alimentação em cada área estudada no estuário do rio Ubatumirim. As comparações foram realizadas entre as estações do ano dentro de cada área de estudo. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de Variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ), letras minúsculas comparam área I e maiúsculas, área II.



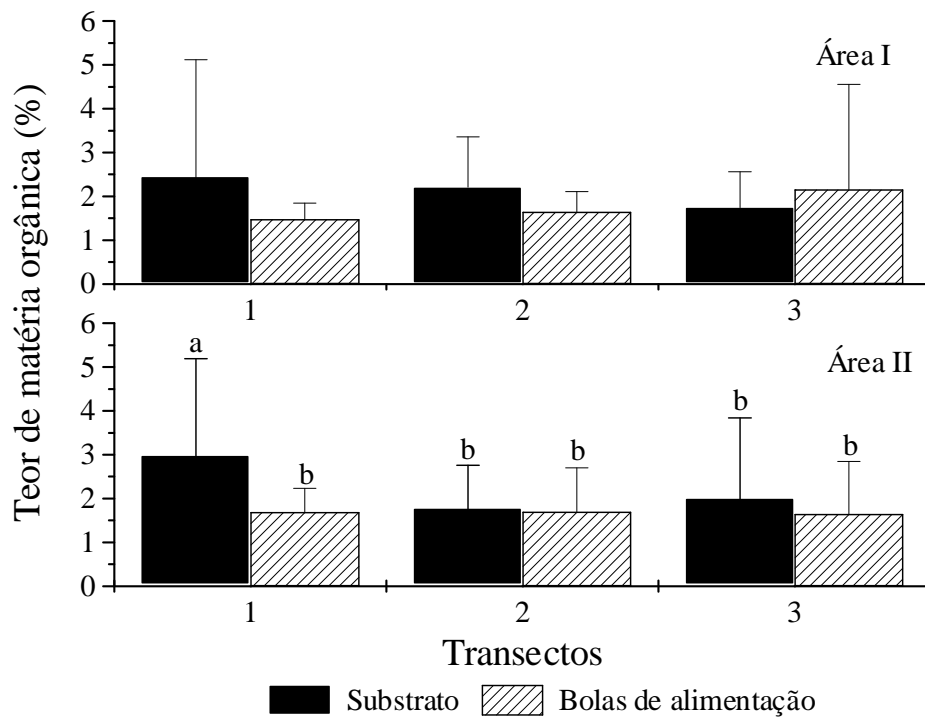


Figura 10: Caracterização do teor de matéria orgânica (porcentagem média e desvio padrão) dos transectos na área I e II no estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente para a área II (Análise de Variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). Na área I, o teor de matéria orgânica não diferiu significativamente.

## Meiofauna

Os organismos mais abundantes no substrato dos bancos de areia do rio Ubatumirim foram os nematóides, compreendendo 47,83% do número de total; a seguir de foraminíferos (36,31%), ostrácodos (12,59%), insetos na fase larval (1,19%) e outros (<1,0%), os quais possuíam representantes de ácaros, bivalves, gastrópodes, anfípodos, copépodos, isópodos, tanaidáceos, poliquetas e ainda, ovos e partes de animais não identificáveis, totalizando 2,08%.

Na área I, os nematóides também foram os mais abundantes (43,23%), seguido dos foraminíferos (34,69%), ostrácodos (18,79%) e outros (3,29%). Na área II, 50,26% foi o registro de nematóides, 37,15% de foraminíferos, 9,32% de ostrácodos, 1,67% de insetos e 1,59% de outros.

No sedimento das bolas de alimentação 93,71% da meiofauna era composta por foraminíferos; 3,85% de ostrácodos e 2,44% de outros táxons com registro menor de 1%, sendo esses bivalves, gastrópodes, nematóides, insetos, poliquetas, copépodos e isópodos.

O número de organismos da meiofauna registrados no substrato e nas bolas de alimentação não diferiram significativamente entre as áreas de amostragem. Entretanto, as densidades de meiofauna no substrato e nas bolas de alimentação em ambas áreas de amostragem diferiram significativamente entre si (Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p=0,000$ ) (Figura 11).

A análise da meiofauna amostrada no substrato dos transectos dos bancos de areia indicou que o transecto 1 possuía um número maior de indivíduos da meiofauna que os demais transectos, embora não tenha diferido significativamente do transecto 2 (Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $p=0,042$ ) (Figura 12). Sazonalmente, também foi verificada diferença significativa, sendo o outono a estação com o maior registro da densidade de meiofauna (Análise de variância, complementada por Student-Newman-Keuls,  $p=0,017$ ) (Figura 13).

Em ambas as áreas de estudo, o outono permaneceu sendo a estação com o maior número de organismos/cm<sup>3</sup> (Análise de variância, complementada por Student-Newman-Keuls,  $p=0,017$ ) (Figura 14).

Analisando a densidade da meiofauna nos distintos transectos nas duas áreas de amostragem foi possível identificar que na área I não ocorreram diferenças significativas entre os transectos (Análise de variância,  $p=0,817$ ). Na área II, o transecto 1 teve a maior

abundância de organismos meiobênticos diferindo significativamente do transecto 3 (Análise de variância, complementada por Student-Newman-Keuls,  $p=0,017$ ) (Figura 15).

A Tabela XII apresenta o número médio de organismos da meiofauna/cm<sup>3</sup> amostrados sazonalmente em cada transecto nas áreas de estudo. Nota-se que na área I não foram identificadas diferenças significativas entre os transectos numa mesma estação (Análise de variância,  $p>0,05$ ). Na área II, o transecto 1 permaneceu com maior densidade de meiofauna registrada ao longo das estações do ano, não diferindo significativamente durante a primavera e outono dos demais transectos (Análise de variância,  $p>0,05$ ).

Diferenças significativas sazonais foram evidenciadas entre os transectos em ambas áreas, sendo as amostras do outono, as mais densas (Análise de variância, complementado por Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ), exceto no transecto 3, na área II (Tabela XII).

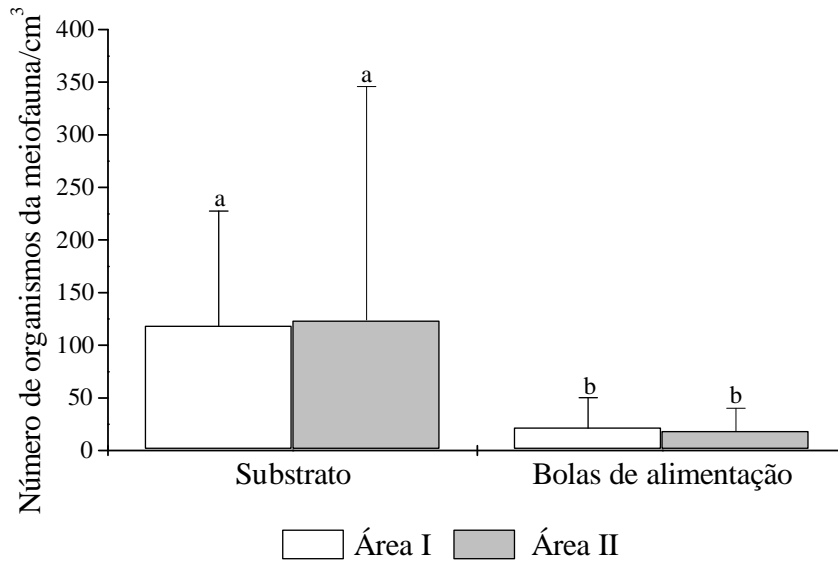


Figura 11: Número médio e desvio padrão da meiofauna/cm<sup>3</sup> no substrato e nas bolas de alimentação produzidas por *U. leptodactyla* amostrados nos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

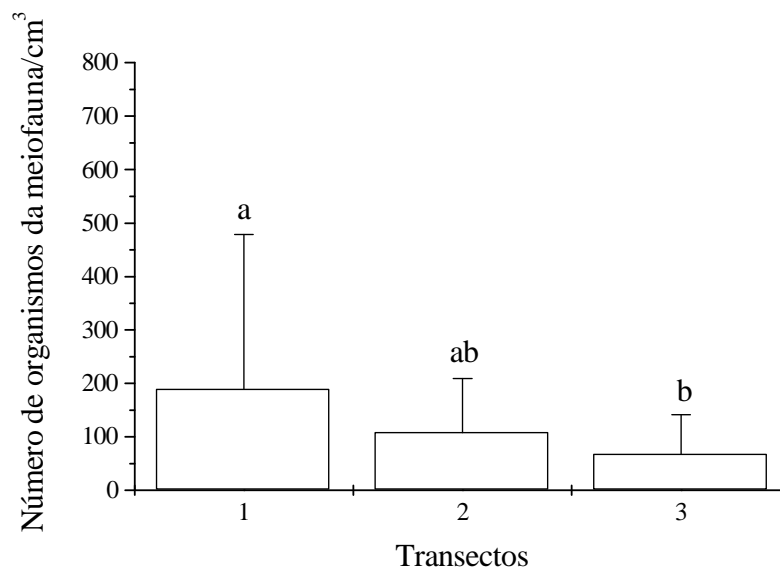


Figura 12: Número médio e desvio padrão da meiofauna/cm<sup>3</sup> no substrato amostrado nos transectos dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

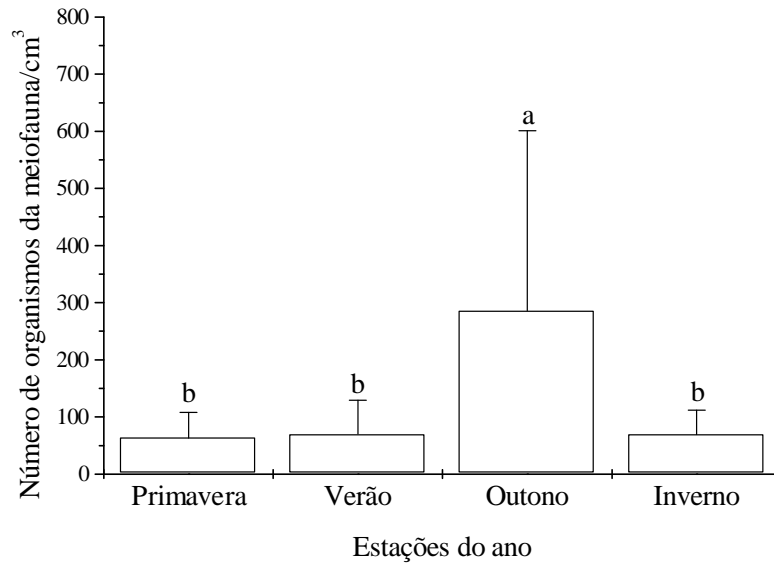


Figura 13: Número médio e desvio padrão da meiofauna/cm<sup>3</sup> no substrato amostrado sazonalmente dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementada pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

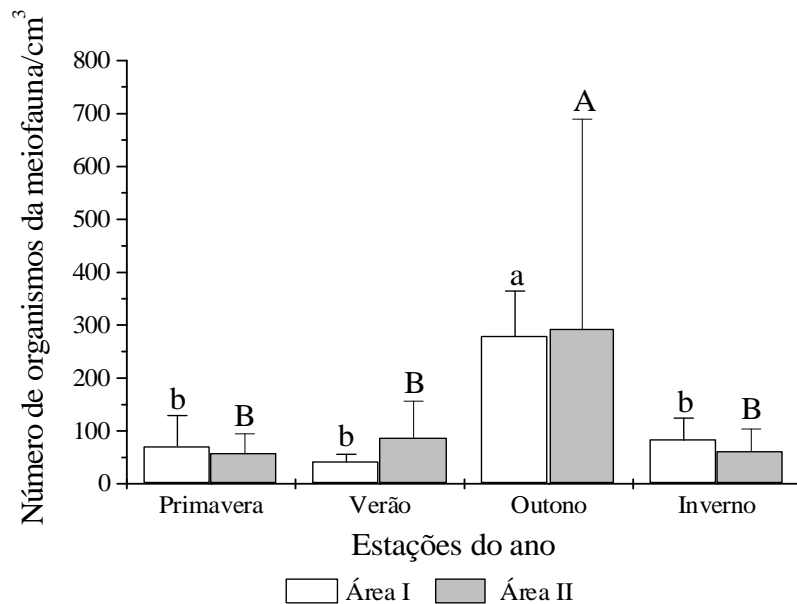


Figura 14: Número médio e desvio padrão da meiofauna/cm<sup>3</sup> no substrato amostrado em cada estação do ano na área I e II no estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas comparam a área I e letras maiúsculas, a área II.

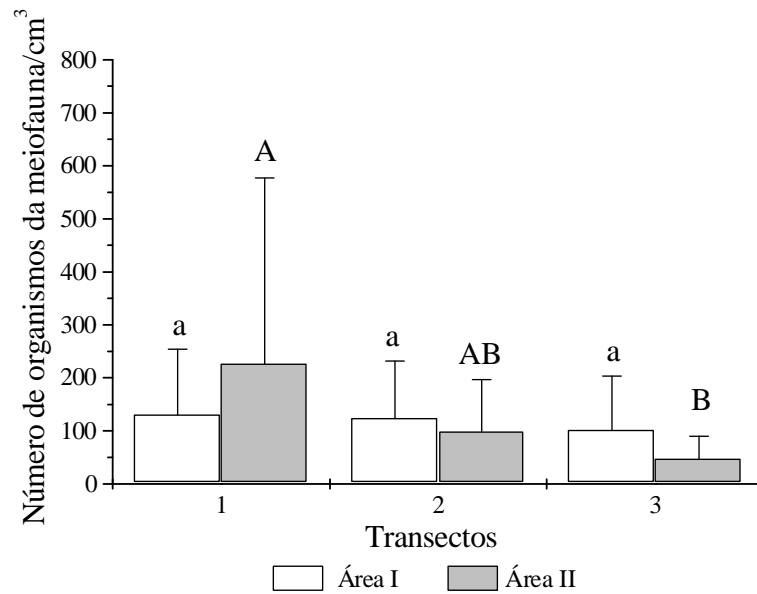


Figura 15: Número médio e desvio padrão da meiofauna/cm<sup>3</sup> no substrato amostrado nos transectos na área I e II no estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas comparam a área I e letras maiúsculas, a área II.

Tabela XII: Número médio e desvio padrão da meiofauna/cm<sup>3</sup> no substrato dos transectos amostrados na área I e II durante as estações do ano no estuário do rio Ubatumirim.

Áreas	Transectos	Estações			
		Primavera	Verão	Outono	Inverno
I	1	52,23 ± 20,79 b A	42,82 ± 6,36 b A	317,12 ± 87,41 a A	108,45 ± 50,24 a A
	2	82,10 ± 97,90 b A	39,29 ± 21,20 b A	280,66 ± 47,12 a A	91,75 ± 28,31 b A
	3	82,34 ± 46,73 b A	43,05 ± 16,98 b A	236,43 ± 47,12 a A	47,76 ± 23,52 b A
II	1	97,82 ± 25,94 b A	104,88 ± 51,18 b A	645,63 ± 534,42 a A	56,04 ± 44,73 b A
	2	41,64 ± 23,24 b B	92,88 ± 100,20 b A	201,99 ± 116,41 a B	61,12 ± 37,72 b A
	3	32,04 ± 24,21 a B	64,08 ± 54,31 a A	25,83 ± 24,04 a B	65,07 ± 55,39 a A

Valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas nas linhas comparam as estações num mesmo transecto. As letras maiúsculas nas colunas comparam os transectos da mesma estação dentro de cada área.

*Relação entre a densidade de tocas, de caranguejos, de animais da meiofauna e fatores ambientais.*

Os fatores ambientais do sedimento e a densidade da meiofauna/cm<sup>3</sup> quando relacionados com a densidade de tocas/m<sup>2</sup> dos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim apresentaram associação significativa quanto à textura do substrato ( $p=7,124E-09$ ), temperatura do sedimento ( $p=0,000$ ), teor de matéria orgânica ( $p=0,003$ ) e meiofauna ( $p=0,011$ ) (Regressão múltipla;  $r=0,63$ ;  $r^2=0,39$ ;  $p=2,513E-09$ ;  $F=14,75$ ). A equação que expressa a relação é:

$$T = 0,26 - (2,90ts) + (0,19m) + (7,78\phi) + (0,74 mo)$$

onde: T= número de tocas/m<sup>2</sup>;  $ts$ = temperatura do sedimento;  $m$ = número de animais da meiofauna/cm<sup>3</sup>;  $\phi$ = phi e  $mo$ = teor de matéria orgânica no substrato.

As mesmas variáveis quando relacionadas com número de caranguejos/m<sup>2</sup> também apresentaram associação significativa para todos os fatores, sendo meiofauna ( $p=1,502E-05$ ), temperatura do sedimento ( $p=1,742E-05$ ), matéria orgânica ( $p=0,000$ ) e textura do sedimento ( $p=0,014$ ) (Regressão múltipla;  $r=0,59$ ;  $r^2=0,35$ ;  $p=6,709E-08$ ;  $F=12,05$ ). Sendo expressa pela equação:

$$C = 4,93 - (4,65ts) + (0,47m) + (4,28\phi) - (1,24mo)$$

onde: C= número de caranguejos/m<sup>2</sup>.

Analisando-se cada área de estudo, observou-se que o número de tocas/m<sup>2</sup> da área I relaciona-se significativamente com o teor de matéria orgânica do substrato ( $p<0,05$ ) (Regressão múltipla;  $r=0,78$ ;  $r^2=0,62$ ;  $p=3,070E-06$ ;  $F=12,72$ ) (Tabela XIII), e na área II, com a temperatura do sedimento e meiofauna ( $p<0,05$ ) (Regressão múltipla;  $r=0,63$ ;  $r^2=0,40$ ;  $p=1,00E-09$ ;  $F=9,12$ ) (Tabela XIII).

A análise de regressão múltipla indicou que a densidade de caranguejos/m<sup>2</sup> relaciona-se com o número de animais da meiofauna/cm<sup>3</sup> na área I ( $p<0,05$ ), onde  $r=0,72$ ;  $r^2=0,53$ ;  $p=8,63E-05$ ;  $F=8,60$ . Na área II relacionou-se com temperatura do sedimento, meiofauna e teor de matéria orgânica ( $p<0,05$ ) ( $r=0,63$ ;  $r^2=0,40$ ;  $p=1,01E-05$ ;  $F=9,11$ ) (Tabela XIII).



Tabela XIII: Valores da análise de regressão múltipla ( $\alpha= 0,05$ ) realizada entre o número de tocas e de caranguejos com os fatores ambientais e organismos da meiofauna em cada área de estudo no estuário do rio Ubatumirim.

Áreas	Variáveis dependentes (y)	Variáveis independentes (x)	p	t
I	Número de tocas	temperatura do sedimento	0,166	-1,417
		número de organismos da meiofauna	0,214	1,268
		phi ( $\phi$ )	0,574	0,568
		teor de matéria orgânica no substrato	9,04E-05 *	4,497
	Número de caranguejos	temperatura do sedimento	0,867	-0,169
		número de organismos da meiofauna	0,031 *	2,254
		phi ( $\phi$ )	0,167	1,416
		teor de matéria orgânica no substrato	0,133	1,543
II	Número de tocas	temperatura do sedimento	7,401E-06 *	-4,950
		número de organismos da meiofauna	0,000 *	3,971
		phi ( $\phi$ )	0,107	1,639
		teor de matéria orgânica no substrato	0,574	0,565
	Número de caranguejos	temperatura do sedimento	1,180E-05 *	-4,819
		número de organismos da meiofauna	0,000 *	4,192
		phi ( $\phi$ )	0,670	0,388
		teor de matéria orgânica no substrato	0,002 *	-3,209

\* = valores significativos para regressão múltipla ( $\alpha= 0,05$ ).

## Discussão

De acordo com Aveline (1980), as áreas de desembocadura dos rios, constituintes dos estuários, são abundantes de vida animal, apesar das alterações de salinidade, temperatura, umidade, frequentes no ambiente regido pelo ciclo de marés e impõem limitações aos organismos bentônicos estuarinos devido às condições estressantes de sobrevivência que estão sujeitos (Bliss, 1968 e Macintosh, 1988). Além desses fatores, fotoperíodo, viabilidade de alimento, substrato adequado, predação, parasitismo, competição, a capacidade de exposição ao ar, de extração do alimento e a ontogenia dos organismos tem sido determinantes, principalmente, para os crustáceos Brachyura na escolha do habitat (Teal, 1958; Crane, 1975; Jones, 1980; Spivak *et al.*, 1994; Coul, 1999 e Ribeiro *et al.*, 2004).

A escolha do habitat pelos Brachyura varia de acordo com as adaptações que permitem a esses caranguejos tolerar as variações ambientais no estuário, assim como pelas características e disponibilidade das áreas a serem ocupadas (Spivak *et al.*, 1994 e Paula *et al.*, 2003). Para os caranguejos da família Ocypodidae, a complexidade estrutural do habitat, quanto à presença ou não de vegetação, que serviriam de refúgio, parece não influenciar na decisão de ocupar e/ou construir as tocas num determinado local (Paula *et al.*, 2003). Entretanto, a viabilidade alimentar, textura e umidade relativa do substrato são fundamentais para a escolha do habitat pelos caranguejos chama-marés (Botto & Iribarne, 2000; Costa & Negreiros-Fransozo, 2001; Bezerra *et al.*, 2006 e Pralon, 2007).

Aspectos comportamentais também influenciam a ocupação do habitat, logo a distribuição da população de caranguejos. Algumas espécies de ocipodídeos ocupam locais distintos para a construção de tocas e para alimentação durante o mesmo ciclo de maré, caracterizando o comportamento de “*droving*”; sendo as áreas de alimentação ricas em matéria orgânica. Outros ocipodídeos alimentam-se nas imediações da toca, sem a necessidade de deslocarem-se no ambiente durante o período de maré baixa, ficando assim menos suscetível a predação (Crane, 1975; Robertson *et al.*, 1980 e Colby & Fonseca, 1984). Desta forma, estudos populacionais que avaliam a densidade de tocas para estimar a de caranguejos são não recomendados para a família Ocypodidae. Macia *et al.* (2001), comparando técnicas para estimar a densidade populacional do caranguejo chama-maré *Uca annulipes* (Milne-Edwards, 1837), constataram que a contagem de tocas pode superestimar a população em até 25% e o censo visual pode subestimar em 40%. Macintosh (1988) e Colpo (2001) obtiveram conclusões similares para populações de

caranguejos chama-marés da Malásia e Brasil, respectivamente. A densidade superior de tocas em relação ao número de caranguejos pode ser influência do comportamento de “*droving*”, da coexistência das espécies e da complexidade da toca (Crane, 1975; Murai *et al.*, 1982 e Macia *et al.* 2001). Aspey (1978) relata que a coexistência de *Uca pugnax* (Smith, 1870) e *Uca pugilator* promove influências na densidade tocas, isto é, o número de tocas de *U. pugilator* é reduzido quando comparado com a densidade das tocas de *U. pugnax*. Para a população de *Uca leptodactyla* avaliada neste estudo, o número de tocas e caranguejos foram considerados equivalentes. Tal fato, provavelmente, seja explicado pela presença monoespecífica de *U. leptodactyla* nos bancos de areia do estuário do rio Ubatumirim, construção de toca simples com uma única abertura (ver capítulo 3) e ausência de “*droving*” para essa espécie (Crane, 1975), desta maneira a densidade populacional pode ser estimada pela contagem das tocas.

Os caranguejos comedores de depósito podem exibir preferência para construir suas tocas em substratos mais adequados, com textura e compactação ideais, onde as condições físicas do sedimento seriam relativamente estáveis. Assim, o microhabitat selecionado para construção das tocas nem sempre seria necessariamente mesmo local de alimentação (Crane, 1975; Murai *et al.*, 1982 e Atkinson & Taylor, 1988). A preferência pela textura do sedimento para construção de tocas foi relatada por Jaramillo & Lunecke (1988) que analisaram a distribuição de *U. pugnax* e *U. pugilator* e verificaram que *U. pugilator* constroem suas tocas em qualquer tipo de sedimento, enquanto, *U. pugnax* cava somente em sedimentos lamosos. Spivak *et al.* (1994) registraram que ambientes mais adequados para escavar tocas são preferidos por caranguejos de diversas faixas etárias e, principalmente, por fêmeas ovígeras, que constroem suas tocas em sedimento seco com predomínio de silte e argila. Estes autores sugeriram que o local determinado para a construção da toca depende de condições do próprio caranguejo como a resistência à temperatura, estresse salino e à dessecação, bem como das condições de umidade, compactação e tamanho do grão do substrato. Alberto & Fontoura (1999) atribuíram a área ideal de construção das tocas pelos caranguejos *Ocypode quadrata* características de estabilidade pela proximidade da água, porém abrigadas da ação direta das ondas. Lim & Diong (2004) verificaram que zona entremarés e as temperaturas atingidas pelo substrato durante a maré baixa afetam a profundidade das tocas de *Uca annulipes*. Gregati (2005) destacou que o estabelecimento e a distribuição de uma população de caranguejos numa área de manguezal podem ser influenciados pela preferência por um determinado tipo de

sedimento, devido o comportamento de emergir das tocas a cada maré baixa e a necessidade de construir tocas em lugares considerados estáveis.

Na população de *U. leptodactyla* dos bancos estuarinos de Ubatumirim foram registradas tocas nos três transectos amostrados ao longo das estações do ano, pois a espécie ativa durante todo ano. No entanto, os registros do transecto 1 da área II, quanto a densidade de tocas e caranguejos, indicaram que este foi preferencial para a construção de tocas por *U. leptodactyla*, subseqüentemente, de permanência e recrutamento da espécie. Provavelmente, devido à proximidade da margem do rio e a existência da vegetação marginal, a umidade relativa do sedimento arenoso seja mais elevada neste transecto que nos demais. Apesar da falta da análise da umidade relativa do substrato no presente estudo, era nítida a diferença da umidade do sedimento ao longo dos transectos na área II, sempre maior umidade observada foi no transecto 1. Esta umidade pode ter gerado uma maior estabilidade estrutural do sedimento nas margens do rio Ubatumirim, que por sua vez pode favorecer a estrutura interna das paredes da toca de *U. leptodactyla*. Além da estabilidade, umidade também é benéfica ao estabelecimento da comunidade da infauna, a qual interfere na escolha do habitat pelos caranguejos pela potencialidade alimentar desses organismos (Dittmann, 1996 e Ólafsson & Ndaró, 1997).

Conforme Ndaró & Ólafsson (1999) e Coul (1999), a abundância, a composição e a distribuição das espécies da meiofauna são controladas, principalmente, pelo tamanho do grão do sedimento, temperatura, salinidade, umidade, concentrações de oxigênio e alimento. Os organismos dessa comunidade são considerados bioindicadores por exibirem alta sensibilidade às atividades antropológicas, como a poluição dos estuários. Tais invertebrados atuam nos sedimentos estuarinos facilitando a mineralização da matéria orgânica, assim aumentando a reciclagem de nutrientes, bem como na teia trófica desse ambiente e são considerados um dos grupos mais importantes da infauna (Ólafsson & Moore, 1990 e Coul, 1999).

A atividade de construir tocas pelos ocipodídeos favorece a reciclagem de nutrientes, oxidação, oxigenação pela bioturbação do sedimento com a produção de bolas de escavação de toca trazidas à superfície (Dittmann, 1996; Botto & Iribane, 2000; Meziane *et al.*, 2002 e Gribsholt *et al.*, 2003). Estes caranguejos estimulam o estabelecimento e o crescimento de organismos microbianos e da meiofauna, aumentando assim o suplemento alimentar para os caranguejos (Hoffman *et al.*, 1984; DePatra & Levin, 1989; Genoni, 1991; Wolfrath, 1992 a e b; Coul, 1999 e Dittmann, 1996). Conforme Dittmann (1996), o processo de escavação de tocas pelos ocipodídeos desestabiliza o habitat, embora essa

perturbação do sedimento favoreça o aumento da densidade dos organismos da meiofauna na toca, principalmente, de nematóides. Bell *et al.* (1978) revelaram que tal fato ocorre devido ao aumento do suprimento alimentar na região das tocas dos caranguejos chama-marés, originado dos organismos microbianos das bolas de alimentação e fezes.

Acredita-se que durante a atividade de escavação e reparo das tocas, os caranguejos beneficiam-se ingerindo os organismos intersticiais e a matéria orgânica contida no sedimento (Genoni, 1991). Desta maneira, tal atividade pode ser considerada vantajosa, devido ao aumento do suprimento alimentar e por evitar a competição por alimento com outros caranguejos (Macintosh, 1988 e Genoni, 1991). Enfim, a distribuição da tocas de *U. leptodactyla* na área II em Ubatumirim sugere um reflexo da presença em abundância dos organismos da meiofauna e aporte de matéria orgânica maior.

O padrão de distribuição agregado é, geralmente, registrado em populações naturais, nas quais os indivíduos formam agrupamentos em certas partes do ambiente, decorrentes de comportamentos diferenciados entre os mesmos, da heterogeneidade ambiental, de dispersão e recursos alimentares limitados (Colby & Fonseca, 1984; Sétamou *et al.*, 2000, Raup & Stanley, 1978 *apud* Gregati, 2005 e Townsend *et al.*, 2006). De acordo com Powers (1975), o padrão de distribuição agregado registrado em populações de *Uca* pode mudar em resposta as alterações sazonais da amplitude de maré. Colby & Fonseca (1984) estudando *U. pugilator*, espécie caracterizada pelo comportamento de “*droving*”, verificaram que a distribuição da população habitante no banco estuarino de Shackleford, na Carolina do Norte, EUA, pode variar de acordo com as estações do ano, em consequência da atividade reprodutiva. A densidade desses caranguejos chama-marés variou de 34 a 65/m<sup>2</sup> e o índice de Morisita registrado foi de aproximadamente 0,60 para fêmeas e 0,74 para machos. Ambos os sexos enquadrando-se no padrão agregado independente da estação do ano, entretanto valores inferiores, aos aqui apresentados, foram registrados por estes mesmos autores durante os meses da primavera e do verão. Os autores evidenciaram que o fato coincidia com o período reprodutivo da espécie, indicando que a alteração do comportamento no deslocamento dos caranguejos no banco em busca de parceiros afetava a distribuição. No presente estudo, tanto tocas como os caranguejos *U. leptodactyla* dos bancos estuarinos do rio Ubatumirim foram classificados no padrão agregado, independente da estação do ano, o que poderia ser plausível as sugestões de Colby & Fonseca (1984), já que conforme essa população possui o período reprodutivo contínuo, devido à presença de fêmeas ovígeras em todos os meses de amostragem e acentuada intensidade reprodutiva durante o verão (Cardoso, 2003 e Figueira *et al.*, 2003).

No entanto, estudos que avaliassem a dinâmica populacional da meiofauna e do microfítobentos, que são considerados recursos alimentares dos caranguejos chama-marés, possivelmente, esclareceriam os demais motivos da distribuição ecológica desses caranguejos.

Findlay (1981) realizando um estudo da distribuição espacial da meiofauna (em escala de centímetros) em áreas estuarinas, revelou que a esses animais também distribuíssem em agregados, assim como seus recursos alimentares (microfauna), como relatou Jörgensen (1977). A distribuição espacial também pode ser inferida ao recrutamento seletivo das espécies, constituintes da meiofauna, as características do perfil do habitat e a textura do substrato (Lee *et al.*, 1977 e Medeiros, 1997). A distribuição temporal, geralmente, está associada às ressacas, precipitações, marés, interações tróficas e dinâmica das próprias populações da comunidade meiofaunística, além de fatores antropológicos como turismo e despejo de efluentes de esgoto doméstico (Moellman, 2003).

Botto & Iribarne (1999) descreveram que o padrão de distribuição dos organismos da meiofauna foi afetado pela presença da toca de *Chasmagnathus granulatus* Dana, 1851, devido à estrutura da toca propiciar a colonização de organismos da meiofauna, principalmente por nematóides. No entanto, Ólafsson (1992) sugeriu que as causas das distribuições agregadas ainda não sejam bem esclarecidas, porém os recursos alimentares e o recrutamento parecem ser um dos aspectos que exercem influências na distribuição dos animais estuarinos. Nos bancos de areia de Ubatumirim, foram registradas as maiores densidades da meiofauna durante o outono, bem como um aumento do teor de matéria orgânica nesta estação, seguida do inverno, o que poderia ser um indício de recrutamento desses organismos, porém para afirmar tal fato haveria a necessidade de um estudo focado na dinâmica da meiofauna e, principalmente, dos aspectos que possam causar interferências nesta comunidade.

A distribuição dos caranguejos *Uca* também é influenciada pela quantidade de alimento disponível no sedimento e por sua capacidade de extração de alimento de diferentes tipos de sedimento (Miller, 1961 e Macintosh, 1988). Bem como, sofre interferências da densidade populacional, taxas reprodutivas, recrutamento, crescimento e tamanho dos caranguejos constituintes da população (Caravello & Cameron, 1987; Genoni, 1985 e Genoni, 1991). Os caranguejos chama-marés são capazes de alterar o comportamento de escavação de tocas, de acordo com a quantidade e qualidade de alimento viável no sedimento, e, conseqüentemente, a densidade populacional sofre

influências, i.e., áreas ricas em suprimento alimentar tendem a ser mais densas que as menos ricas (Genoni, 1985; Genoni; 1991 e Mouton & Felder, 1996). Colpo (2001) relatou que a disponibilidade alimentar em sedimentos de manguezais do sudeste brasileiro afeta o tamanho, o potencial reprodutivo e a densidade populacional do caranguejo chama-maré *Uca vocator*.

As variações ao longo das estações do ano no teor de matéria orgânica do sedimento e meiofauna registradas em Ubatumirim poderiam gerar heterogeneidade do ambiente e distintas disponibilidades alimentares sazonais, no entanto, não foram registradas variações sazonais no número de tocas e caranguejos nos bancos estuarinos do rio Ubatumirim e o padrão de distribuição dos mesmos, que manteve-se agregado, corroborando com os relatos de Crane (1975) da ausência do comportamento de “*droving*” para *U. leptodactyla*, a qual constrói a toca e se alimenta na mesma área. Entretanto, o número de caranguejos juvenis variou sazonalmente, com registro da maior densidade durante o outono, indicando o pico de recrutamento desta população, justificando o aumento na densidade de tocas e caranguejos, principalmente, na área I durante esta estação, tendo as densidades equivalentes as registradas na área II. Cardoso (2003) também considerou os meses desta estação os de maior intensidade do recrutamento, o que foi registrado pela utilização de duas técnicas de amostragens, quadrado e esforço de captura.

Pralon (2007), avaliando a distribuição espacial de caranguejos juvenis em áreas de vegetação no mesmo estuário aqui estudado, verificou que os juvenis são abundantes durante o outono e a maioria pertence à família Ocypodidae. Os ocipodídeos parecem se distribuir em função ao teor de matéria orgânica no substrato e da amplitude das marés, e não pelo tamanho do grão do sedimento. O mesmo autor destacou que os grupos demográficos desta família distribuem-se de maneira gradual em relação à linha d’água, sugerindo que as margens sejam locais preferenciais para o assentamento e, sucessivamente, de recrutamento. Dray & Paula (1998) analisando a distribuição do ocipodídeo, *Dotilla fenestrata* (Hilgendorf, 1869), também relatam a predominância de juvenis próximos à região inferior da zona entremarés na costa oeste da Ilha de Inhaca. Os resultados obtidos, principalmente, por Pralon (2007) são semelhantes aos relatados neste estudo, enfaticamente, na área II onde foi evidente a maior densidade de recrutas e maior teor de matéria orgânica no transecto da margem do rio Ubatumirim, embora não tenha sido evidenciada variação nos tamanhos dos caranguejos entre os transectos, somente um decréscimo gradual da densidade de tocas e de caranguejos, ao longo dos transectos. Apesar de diferentes escalas utilizadas e aspectos fisiográficos entre as áreas do presente

estudo e de Pralon (2007), a comparação é possível devido os ocipodídeos serem capazes de assentar em áreas estruturalmente complexas ou em simples, de características homogêneas (Paula *et al.*, 2003), como nos bancos de areia da embocadura do rio Ubatumirim, confirmado pelo padrão contínuo de recrutamento novamente registrado. A redução gradual da densidade de tocas e caranguejos em relação à linha da maré também foi registrada por Alberto & Fontoura (1999) na praia de Pinhal, RS, sendo que os juvenis de *O. quadrata* também mantêm a preferência por ocupar o ambiente entremarés inferior. Genoni (1991) verificou que os caranguejos chama-marés juvenis são mais sensíveis a viabilidade alimentar no substrato que os adultos. No entanto, Botto & Iribarne (1999) evidenciaram que os juvenis dos caranguejos escavadores *Chasmagnathus granulatus* e *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 não a causam efeito na comunidade meiofaunística às margens do Mar Chiquita, na Argentina.

Além da disponibilidade dos recursos alimentares, características do substrato têm sido consideradas importantes na distribuição dos caranguejos detritívoros. Miller (1961) sugeriu que a capacidade dos caranguejos do gênero *Uca* em habitar diferentes tipos de substratos no ambiente estuarino é dependente das cerdas bucais que cada espécie possui, conseqüentemente, influencia a distribuição desses caranguejos. Thurman II (1987) verificou que o tamanho da região bucal de dez espécies de caranguejos chama-marés é relacionado com o tamanho dos grãos de sedimento habitado pelas mesmas. Costa & Negreiros-Fransozo (2001) verificaram que a distribuição espacial de algumas espécies de *Uca* registradas no litoral Norte Paulista sofre influência do tamanho das partículas do sedimento em decorrência do aparato de cerdas bucais. Recentemente, Bezerra *et al.* (2006) retomou a confirmação da teoria proposta Miller (1961) para as espécies *U. leptodactyla*, *U. maracoani* (Latreille, 1802-1803), *U. rapax* (Smith, 1870), *U. thayeri* Rathbun, 1900, num manguezal do nordeste brasileiro. Embora Colpo (2005) tenha relatado que a dimensão da região oral, o grau de curvatura e quantidade de cerdas bucais não seriam fatores determinantes da distribuição espacial para os caranguejos ocipodídeos, sugerindo que outros fatores também atuem na distribuição destes caranguejos. Pois, de acordo com a mesma autora os padrões descritos anteriormente para o gênero não foram registrados em três das nove espécies brasileiras avaliadas por microscopia eletrônica de varredura. No entanto, a autora relatou que observou que as populações de *Uca* parecem ter preferências por determinados tipos de substrato no ambiente. No presente estudo, o tamanho dos grãos do sedimento não foi considerado determinante na distribuição de *U. leptodactyla* dentro de cada banco de areia, pois o sedimento arenoso caracteriza ambas



áreas amostradas (área I, composta predominantemente por areia fina e a II, de areia muito fina) sem alterações ao longo dos transectos, sugerindo que distribuição desta população pode ser influenciada por outros fatores ambientais e/ou biológicos.

A preferência de *U. leptodactyla* em habitar sedimentos arenosos foi anteriormente relatada por Matthews (1930), Coelho (1965), Von Hagen (1972) e Thurman II (1987). Atualmente, Costa & Negreiros-Fransozo (2001) e Bezerra *et al.* (2006) demonstraram que *U. leptodactyla* tem menor afinidade em ocupar locais com areia muito fina e maior com frações granulométricas de cascalho, areias grossa, média e fina, devido à presença de cerdas em formato de colher no segundo par de maxilípedes. Segundo Colpo (2005), a presença desta espécie em sedimento arenoso é relacionada ao grau curvatura acentuado do ápice destas cerdas, classificadas pela autora como cerdas plumodenticuladas do tipo 4 C e 4 D, características de espécies tipicamente de locais arenosos. Assim, o maior número de tocas e de caranguejos *U. leptodactyla* registrada na área II, poderia indicar uma preferência da espécie pela granulometria mais fina, porém esta densidade foi influenciada pela alta concentração de tocas e caranguejos no transecto 1 desta área, as margens do rio Ubatumirim.

No ambiente estuarino, a zona entremarés por sofrer submersão e emersão cíclicas torna-se uma região de variações constantes de temperatura, salinidade, umidade e de ressuspensão e sedimentação, principalmente, nas camadas mais superiores do substrato. Além das marés, as ações das ondas, do vento e do aporte fluvial também provocam as inconstâncias ambientais e afetam o transporte de material inorgânico e orgânico dentro do ecossistema, assim como para os adjacentes. Desta forma, a hidrodinâmica do local é um dos principais fatores atuantes na composição da textura do sedimento, que por sua vez, afeta a quantidade de matéria orgânica retida no mesmo (Schaeffer-Novelli & Citrón, 1994; Lacerda *et al.*, 1993 e Botto & Iribarne, 2000). Conseqüentemente, dentro do ecossistema pode existir locais com distintos graus de energia, i.e., áreas protegidas ou não da influência direta desses fatores ambientais. Sendo assim, os locais protegidos podem possuir uma maior estabilidade sedimentar com granulometria fina e com alto teor de matéria orgânica, por ser considerado um ponto de deposição do material em suspensão e estabelecimento de organismos bentônicos (Lacerda *et al.*, 1993; Emerson, 1991; Netto & Lana, 1994; Corbisier *et al.*, 1997 e Moellmann, 2003). De acordo com Reinsel (2004), o movimento das correntes de marés sobre o sedimento causa a erosão e suspendem a microflora e a meiofauna bêmicas.

As diferentes granulométricas dos bancos de areia registradas no presente trabalho podem ser um reflexo desta dinâmica. A área I por receber ação direta das marés e das águas fluviais de ambos os braços do rio Ubatumirim pode ser considerada um ponto de exportação de material no estuário, devido à ausência de vegetação e textura do sedimento registrada. Em contraposto, a área II seria um local de deposição, mais protegida das marés e da ação direta de um dos braços do rio, tanto por sua localização a margem esquerda do trecho analisado como pela presença da barreira de *Laguncularia racemosa*, o que evita a exportação de material, promovendo assim a retenção de partículas de sedimento fino e, principalmente, de matéria orgânica na margem do rio (transecto 1). Desta forma, o aporte de matéria orgânica no transecto 1 da área II, além de ser material orgânico particulado retido, pode ser originado serrapilheira de algumas folhas de *L. racemosa*, do microfitobentos e demais organismos bentônicos estabelecidos (micro e meiofauna) neste local pela disponibilidade dessas partículas como fonte de alimento. Conseqüentemente, na área II foram registrados o maior teor de matéria orgânica e as maiores densidades de tocas, caranguejos e organismo da meiofauna, que decrescem gradualmente com a distância da linha d'água. Para Ringold (1979), tais fatores como a variação da densidade da vegetação (*Spartina alternatiflora* (Loisel)), da disponibilidade de alimento, tamanho do grão do sedimento, capacidade de extração de alimento e competição entre as espécies pode refletir na distribuição e na abundância de tocas e caranguejos *U. pugnax*. Mouton & Felder (1996) revelaram que as áreas com vegetações tipicamente estuarinas tendem a ter maior densidade de tocas tanto de *Uca spinicarpa* Rathbun, 1900 como de *Uca longisignalis* Salmon & Atsides, 1968.

As variações granulométricas registradas neste estudo também foram em relação às bolas de alimentação e o substrato. Tais evidências confirmam a procedência do sedimento das bolas de alimentação, oriundas da ingestão das partículas de tamanhos menores e devolução das maiores pelos caranguejos chama-marés durante a atividade de alimentação, corroborando com análises granulométricas estomacais da espécie investigadas por Colpo (2005) e por observações pessoais. Apesar das similaridades do teor de matéria orgânica entre ambos tipos de sedimento, a quantidade de organismos da meiofauna registrada nas bolas de alimentação foi inferior a do substrato superficial, sugerindo a ingestão de grandes quantidades desses organismos. Bem como a fragmentação dos mesmos, devido à dominância diferenciada dos táxons encontrada nos distintos sedimentos. No entanto, ainda são necessários estudos que avaliem o conteúdo estomacal dos caranguejos violinistas e a microfauna e microfitobentos do sedimento do substrato e das bolas de alimentação.

Robertson & Newell (1982) descreveram que o tamanho dos caranguejos chama-marés está relacionado com a eficiência de ingerir grandes quantidades de partículas inorgânicas, mas não tendo efeito no tamanho dessas partículas e, conseqüentemente, ingerem com maior eficiência os ciliados e as bactérias. Wolfrath (1992 b) constatou que o tamanho de partículas que compunha as bolas de alimentação são maiores e com teor de matéria orgânica menor que as porções ingeridas de sedimentos, analisadas pelas fezes de *Uca tangeri*. Comprovando assim que os caranguejos chama-marés agem como ativadores da reciclagem da matéria orgânica no ambiente estuarino pela atividade alimentar nos grãos de sedimento, na qual esses grãos são “escovados” pelas cerdas bucais, as maiores partículas devolvidas ao ambiente na forma de bolas de alimentação e a parte orgânica e as menores partículas ingeridas, subseqüentemente excretadas ricas em matéria orgânica particulada (Miller, 1961 e Wolfrath, 1992 b). Dye & Lasiak (1986) também verificaram que as bolas de alimentação de *Uca vocans* (Linnaeus, 1758) e *Uca polita* Crane, 1975 continham menor quantidade de bactérias que o sedimento, 31% e 45% respectivamente. Meziane *et al.* (2002) verificaram redução das bactérias e algas diatomáceas nas bolas de alimentação de *U. vocans*, *U. lactea* e *Scopimera globosa* De Haan, 1835 em relação ao sedimento, sugerindo que estes ocipodídeos são eficientes na seleção do recurso alimentar durante a atividade alimentar. Estes mesmos autores também evidenciaram que as fezes destes caranguejos enriqueceram a superfície do sedimento, além de serem ricas em nitrogênio são substratos disponíveis para colonização por microorganismos decompositores.

Os caranguejos comedores de depósito e escavadores de tocas atuam na reciclagem da matéria orgânica, pois as áreas habitadas tendem a ser rica em quantidade de matéria orgânica, influenciando assim a quantidade de água intertiscial, a penetrabilidade, a permeabilidade do substrato e suas características químicas (Botto & Iribarne, 2000). De acordo com Dray & Paula (1998), a dinâmica dos sedimentos nos bancos de areia também promove uma maior abundância de caranguejos *D. fenestrata* próximos à linha d’água, como conseqüência da maior disponibilidade alimentar neste nível. Hemmi (1989) relatou que independente da competição intraespecífica, as populações do ocipodídeo *Macrophthalmus japonicus* De Haan, 1833, tendem ser densas em áreas com alta viabilidade alimentar.

Anteriormente, Whiting & Moshiri (1974) verificaram, experimentalmente, que *Uca minax* Le Conte, 1855 prefere ocupar substratos com altas concentrações de matéria orgânica. Ringold (1979) verificou que os caranguejos chama-marés *U. pugnax* preferem

ocupar as regiões mais próximas à linha d'água. No presente estudo resultados similares foram registrados, quando se observa à associação entre a densidade de tocas, de caranguejos, de animais da meiofauna, matéria orgânica e textura do substrato. Analisando cada área de amostragem essas associações foram mantidas, sugerindo assim que a população de *U. leptodactyla* dos bancos de areia do rio Ubatumirim seguem um padrão de distribuição influenciado pelos fatores, que indicam a disponibilidade de alimento. Além desses, é destacável a temperatura do substrato que também afeta a presença dos caranguejos, de suas tocas e também da meiofauna, conforme relatado por Macintosh (1988); Latruffe *et al.* (1999); Wolfrath (1992 a) e Coul (1999).

Reinsel & Rittschof (1995) relataram que os fatores físicos e biológicos geram as regiões alimentares na zona entremarés, assim os caranguejos chama-marés preferem habitar as zonas mais baixas, próximas à linha d'água que sejam úmidas e que contenham no mínimo 1% em matéria orgânica, logo também são preferidas para construção de tocas. Conforme estes autores, as condições alimentares favoráveis que desencadeiam o comportamento alimentar e que permitem a completa penetração dos quelípodos alimentares na superfície são teor de matéria orgânica mínimo, o grau de saturação em água do sedimento e o tamanho do grão do substrato, predominantemente, composto por diâmetros de 0,125 mm e 0,250 mm. Os fatores analisados em Ubatumirim se enquadram nos aspectos favoráveis para alimentação de *U. leptodactyla*, principalmente, no que se refere à área II. Nesta área, o transecto 1 foi mais denso em tocas e caranguejos, o mais rico em matéria orgânica, com o maior número de animais da meiofauna e com temperaturas similares aos demais transectos. Exceto ao transecto 3 desta mesma área, no qual a temperatura do substrato foi a mais alta e teve a menor densidade de caranguejos e meiofauna. Conforme Dye (1978) *apud* Reinsel (2004), o estresse termal e o risco de dessecação durante a maré baixa induz alguns táxons da meiofauna, como nematóides, copépodos e poliquetas, a migrar verticalmente no sedimento. Desta maneira, a migração vertical não pode ser descartada no transecto 3 na área II, pois as amostragens foram realizadas durante o período de maré baixa e após o início da atividade alimentar de *U. leptodactyla*, considerando ainda que a composição da meiofauna registrada foi semelhante as relatadas em outros estudos, nos quais foi observada a dominância dos nematóides, principalmente, na camada superior do substrato, seguido por foraminíferos e copépodos (Hoffman *et al.*, 1984; Corbisier *et al.*, 1997; Ólafsson & Ndaró, 1997; Botto & Iribarne, 1999; Coul, 1999; Netto & Galluci, 2003; Kihara, 2003; Reinsel, 2004).

A interação trófica dos caranguejos chama-marés ainda requer estudos para seja compreendido, mas se sabe que a atividade alimentar afeta a quantidade de matéria orgânica, a densidade e a composição taxonômica de microalgas e meiofauna. Robertson *et al.* (1980) declararam que *U. pugilator* é capaz de avaliar a quantidade de alimento disponível no substrato e ajustar sua atividade alimentar, assim a intensidade alimentar dessa espécie é associada à viabilidade e quantidade do recurso alimentar. Os mesmos autores, experimentalmente, revelaram que esses caranguejos podem remover acima de 70% do alimento viável, que foi avaliado pela quantidade de clorofila *a* e ATP no substrato e nas bolas de alimentação, num único período de alimentação. Robertson *et al.* (1981) indicaram que a atividade alimentar de *U. pugilator* deve ser otimizada devido ao tempo restrito de exposição dos bancos estuarinos durante a maré baixa e é estimulada, principalmente, pela presença de diatomáceas, seguido de bactérias e ciliados. Posteriormente, Robertson & Newell (1982) registraram que essa espécie pode remover 60% das bactérias em sedimentos arenosos. Macroalgas, microalgas, gramíneas estuarinas e o teor de matéria orgânica do sedimento fino também foram reduzidos por *Uca tangeri* em Ria Formosa em Portugal (Wolfrath, 1992 b).

A eficiência da atividade alimentar também foi avaliada em *U. pugnax* por Hoffman *et al.* (1984), em caixas experimentais de inclusão e exclusão da espécie pela análise quantitativa da composição da meiofauna. Ao fim dos experimentos, os autores observaram que na ausência dos caranguejos chama-marés, a meiofauna teve um aumento na densidade dez vezes mais do que nas caixas de inclusão, predominantemente, de nematóides e crustáceos. Desta forma, a macrofauna residente comedora de depósito pode ter influências na comunidade meiofaunística pela predação ou pela perturbação do substrato (Ólafsson & Morre, 1992). Dye & Lasiak (1986) obtiveram resultados similares a Hoffman *et al.* (1984), durante a exclusão de *U. vocans* e *Uca polita*, porém um aumento registrado da meiofauna foi apenas de duas a cinco vezes a mais que na presença dos caranguejos de ambas as espécies. Ólafsson & Ndaró (1997), experimentalmente, indicaram que a atividade alimentar de *U. annulipes* regulou a densidade de copépodos harpacticóides, mas não afetou a assembléia de nematóides, embora tenha inibido o assentamento de nematóides colonizadores que não sejam adaptados à perturbação da atividade alimentar. Reinsel (2004), também numa análise experimental, revelou que os caranguejos chama-marés foram capazes de reduzir 40% do teor de matéria orgânica, 20% dos níveis de clorofila *a* e 60% da densidade da meiofauna, embora possam variar ao longo das estações do ano. A atividade alimentar destes caranguejos foi máxima durante o verão,

decaindo durante o inverno quando os caranguejos foram menos ativos, período no qual a meiofauna recuperou-se. Assim a autora sugeriu que a atividade alimentar dos caranguejos pode afetar as populações meiofaunísticas pela ação direta da predação e/ou indireta pela perturbação no sedimento provocada pela a atividade. O efeito da atividade alimentar dos caranguejos chama-marés teve um acúmulo ao longo do tempo, não sendo eliminado pela ação de um ciclo de maré, e somente após seis horas essa comunidade volta a se reconstituir.

Alterações na comunidade meiofaunística podem ser geradas tanto pela ação da atividade alimentar como pela construção e reparo das tocas, como foi evidenciado por Botto & Iribarne (1999) nas populações de *Chasmagnathus granulatus* e *Cyrtograpsus angulatus*, as quais causam uma redução, principalmente, na assembléia de nematóides pela atividade alimentar, porém a construção e reparo das tocas favorecem o assentamento de nematóides. No presente estudo realizado com a população de *U. leptodactyla* somente pode-se evidenciar as distintas densidades e táxons diferenciados da meiofauna presentes no substrato e nas bolas de alimentação, o que sugerem a ingestão deste recurso alimentar, predominantemente dos nematóides. Nas análises realizadas neste estudo pode-se observar que os transectos nos quais foram registradas altas densidades de tocas e os caranguejos, também foram encontradas as maiores densidades dos organismos da meiofauna. No entanto, estudos experimentais que avaliassem o impacto da atividade alimentar dos caranguejos chama-marés registrados no Brasil seriam determinantes para o entendimento da ecologia dos mesmos.

A população de *U. leptodactyla*, avaliada nesse estudo, ocupou os distintos transectos realizados nos bancos do rio Ubatumirim constantemente ao longo das estações do ano, sugerindo que a textura do sedimento para essa população não pode ser considerada determinante na distribuição espaço-temporal. No entanto, a temperatura do sedimento e disponibilidade alimentar, avaliada pelo teor de matéria orgânica do sedimento e análise quantitativa dos organismos da meiofauna parecem influenciar a distribuição espacial desta população, demonstrada pela preferência dos caranguejos em recrutar, construir de tocas e permanecer durante o período de maré baixa, alimentando-se e realizando demais interações comportamentais nestes locais. A distribuição temporal, além de sofrer as regências desses mesmos fatores, foi afetada pelas características da própria população como período reprodutivo e de recrutamento, ainda não sendo descartável as influências de outros fatores ambientais e biológicos não avaliados neste estudo.

As condições favoráveis à distribuição da população de *U. leptodactyla* parecem ser as mesmas para as fundamentais para o estabelecimento e permanência das populações meiofaunísticas, onde tais fatores possibilitam que esta seja mantida, mesmo com as interações tróficas e perturbações causadas pelos caranguejos, como sugerido por DePatra & Levin, 1989; Dittmann, 1996, Ólafsson & Ndaró, 1997 e Reinsel, 2004. Desta forma, a distribuição desses caranguejos chama-marés ultrapassa as associações reveladas neste trabalho, pois incluem desde a relação trófica a dinâmica populacional dos organismos coexistentes com *U. leptodactyla* e a interação ambiental, que merecem futuros estudos.

Para os próximos estudos realizados com populações de *U. leptodactyla* que ocupem áreas semelhantes a Ubatumirim e que não compartilhem nicho com outras espécies de construtoras de tocas poderão ser avaliadas quanto a densidade populacional pelo censo visual das tocas, sem perturbar o sedimento pela escavação das tocas causando assim um impacto mínimo no ambiente e otimizando o tempo do trabalho de campo, devido as restrições do ciclo da maré e dificuldades de escavação nos sedimentos constituintes de áreas estuarinas e manguezal.

**Referências**

- ALBERTO, R. M. F. & N. F. FONTOURA. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do Litoral Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 59 (1): 1-18.
- ASPEY, W. 1978. Fiddler crab behavioral ecology: Burrows density in *Uca pugnax* (Smith) and *Uca pugilator* (Bosc) (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 34 (3): 235-243.
- ATKINSON, R. J. A. & A. C. TAYLOR. 1988. Physiology ecology of burrowing decapods. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 201-226.
- AVELINE, L. C. 1980. Fauna de manguezais brasileiros. *Revista Brasileira de Geografia*, 42 (2): 786-821.
- BEGON, M.; J. I. HARPER, C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3<sup>rd</sup> ed. Blackwell, Oxford. 1092p.
- BELL, S. S.; M. C. WATSIN & B. C. COUL. 1978. Biogenic structure and its effects on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 35: 99-107.
- BEZERRA, L. E. A.; C. D. DIAS; G. X. SANTANA & H. MATTHEWS-CASCON. 2006. Spatial distribution of fiddler crab (genus *Uca*) in tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina*, 70 (4): 1-8.
- BLISS, D. 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. *American Zoologist*, 8: 355-92.
- BOTTO, F. & O. IRIBARNE. 1999. Effects of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241: 263-284.
- BOTTO, F. & O. IRIBARNE. 2000. Constratins effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 141-151.
- CARAVELLO, H. E. & G. N. CAMERON. 1987. The effects do sexual selection on the foraging behaviour of the Gulf Coast fiddler crab, *Uca panacea*. *Animal Behavior*, 35: 1864-1874.
- CARDOSO, R. C. F. 2003. *Biologia populacional comparativa de Uca leptodactyla Rathbun, 1898 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) nos manguezais dos rios Indaiá e*



- Ubatimirim, Ubatuba, SP*. 118p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- CARDOSO, R. C. F. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 2004. A comparison of the allometric growth in *Uca leptodactyla* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from two subtropical estuaries. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 733-735.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Behavior*, 30: 687-694.
- COELHO, P. A. 1965. Os crustáceos decápodos de alguns manguezais pernambucanos. *Trabalhos do Instituto Oceanográfico. Universidade de Pernambuco, Recife*, 7/8: 71-90.
- COLBY, D. R. & M. S. FONSECA. 1984. Population dynamics, spatial dispersion and somatic growth of sand fiddler crab *Uca pugilator*. *Marine Ecology Progress Series*, 16: 269-279.
- COLPO, K. D. 2001. *Biologia Populacional Comparativa de Uca vocator (Herbst, 1804) em três localidades do litoral norte paulista*. 104 p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- COLPO, K. D. 2005. *Morfologia de apêndices alimentares de caranguejos do gênero Uca Leach, 1814 (Crustacea, Ocypodidae) e sua implicação na extração de alimentos a partir de substratos distintos*. 151p. Tese de doutorado. UNESP- Botucatu, São Paulo.
- CORBISIER, T. N.; E. C. P. M. DE SOUZA & B. B. EICHLER. 1997. Distribuição espacial do meiobentos e do microfítobentos na Enseada do Flamengo, Ubatuba, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia*, 57 (1): 109-119.
- COSTA, T. M. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 2001. Morphological adaptation of the second maxilliped in semiterrestrial crabs of the genus *Uca* Leach, 1814 (Decapoda, Ocypodidae) from a subtropical Brazilian mangrove. *Nauplius*, 9 (2): 123-131.
- COUL, B. C. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*, 21: 327-343.
- CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca*. New Jersey: Princenton University Press, 736p.

- DePATRA, K. D. & L. A. LEVIN. 1989. Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crabs burrows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125: 173-192.
- DITTMANN, S. 1996. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 134: 119-130.
- DRAY, T. & J. PAULA. 1998. Ecological aspects of the populations of the crab *Dotilla fenestrata* (Hilgendorf, 1869) (Brachyura: Ocypodidae), in tidal flats of Inhaca Island (Mozambique). *Journal of Natural History*, 32: 1525-1534.
- DYE, A. H. & T. A. LASIAK. 1986. Microbenthos, meiobenthos and fiddler crabs: trophic interactions in a tropical mangrove sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 32: 259-264.
- EMERSON, C. W. 1991. A method for the measurement of below sediment transport and passive faunal transport on intertidal sandflats. *Estuaries*, 14: 361-371.
- FIGUEIRA, R.; R. C. F. CARDOSO & M. L. NEGREIROS-FRANZOZO. 2003. Comparação do potencial reprodutivo de *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Brachyura, Ocypodidae) em dois manguezais do litoral Norte Paulista, Ubatuba, SP. *Anais de trabalhos completos do VI Congresso de Ecologia do Brasil*: 262-264.
- FINDLAY, S. E. G. 1981. Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud and sandflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 12: 471-484.
- GENONI, G. P. 1985. Food limitation in salt marsh fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda : Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 87 (1): 97-110.
- GENONI, G. P. 1991. Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 147 (2): 267-285.
- GREGATI, R. A. 2005. *Ecologia do caranguejo escavador Chasmagnathus granulatus Dana, 1851 (Decapoda, Grapsoidea) numa área de manguezal no sudeste do Brasil*. 94 p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- GRIBSHOLT, B.; J. E. KOSTKA & E. KRISTENSEN. 2003. Impact of fiddler crabs and plant roots on sediment biogeochemistry in a Georgia saltmarsh. *Marine Ecology Progress Series*, 259: 237-251.

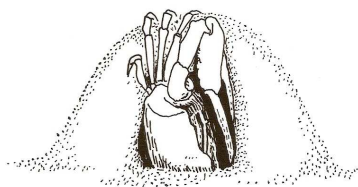
- HEMMI, Y. 1989. Life-history patterns in two forms of *Macrophthalmus japonicus* (Crustacea, Brachyura). *Marine Biology*, 101: 53 - 60.
- HOFFMAN, J. A.; J. KATZ & M. D. BERTNESS. 1984. Fiddler crab deposit-feeding and meiofaunal abundance in salt marsh habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 82: 161-174.
- ICELY, J. D. & D. A. JONES. 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on the east African shore. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 6: 315-325.
- JARAMILLO, E. & K. LUNECKE. 1988. The role of sediments in the distribution of *Uca pugilator* (Bosc) and *Uca pugnax* (Smith) (Crustacea, Brachyura) in a salt marsh at Cape Cod. *Meeresforschung*, 32 (1): 46-52.
- JONES, D. A. 1984. *Crabs of the mangal ecosystem*. In: Por & Dor. *Hidrobiology of the mangal*. Boston: W. Junk Publishers Boston. p.89-109.
- JONES, M. B. 1980. Reproductive ecology of the estuarine burrowing mud crab *Helice crassa* (Grapsidae). *Estuarine and coastal Marine Science*, 433-443.
- JÖRGENSEN, B. B. 1977. Bacterial sulfate reduction within reduced microniches of oxidized marine sediments. *Marine Biology*, 41: 7-17.
- KIHARA, T. C. 2003. *Diversidade dos copépodes harpacticóides da meiofauna marinha do litoral norte do estado de São Paulo*. 159p. Tese de doutorado. USP. São Paulo, São Paulo.
- KREBS, C. J. 1998. *Ecology Methodology*. Menlo Park: Benjamin Cummings, 577p.
- KREBS, C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. New York: Harper Collins College Publishers, 695p.
- KREBS, J. R. & N. B. DAVIS. 1993. *Introdução à ecologia comportamental*. São Paulo: Atheneu, 420p.
- LACERDA, L. D.; J. E. CONDE; C. ALARCON; R. ALVAREZ-LEON; P. R. BACON; L. D'CROZ; B. KJERFVE; J. POLAINA & M. VANNUCCI. 1993. Mangrove Ecosystems of latin America and the Caribbean: a Summary. In: *Consevation and sustainable utilization of mangrove forests in Latin America and Africa regions*, 2: 1-42.
- LATRUFFE, C.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 1999. Visual signalling and sexual selection in male fiddler crabs *Uca tangeri*. *Journal Marine Ecology Progress Series*, 189: 223-240.

- LEE, J. J. ; J. H. TIETJEN; C. MASTROPAOLO & H. RUBIN. 1977. Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna. *Helgoland Marine Research*, 30 (1-4): 272-282
- LIM, S. S. L. & C. H. DIONG. 2004. Burrow-morphological characters of the fiddler crab, *Uca annulipes* (H. Milne-Edwards, 1837) and ecological correlates in a Lagoonal Beach on Pulau Hantu, Singapore. *Crustaceana*, 76 (9): 1055-1069.
- LIM, S. S. L.; P. S. LEE & C. H. DIONG. 2005. Influence of biotope characteristics on the distribution of *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) and *U. vocans* (Linnaeus, 1758) (Crustacea: Bachyura: Ocypodidae) on Palau Hantu Besar, Singapore. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 53 (1): 111-114.
- MACIA, A.; I. QUINCARDETE & J. PAULA. 2001. A comparison of alternative methods for estimating population density of the fiddler crab *Uca annulipes* at Saco Mangrove, Inhaca Island (Mozambique). *Hydrobiologia*, 449: 213-219.
- MACINTOSH, D. J. 1988. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 315-341.
- MATTHEWS, L. H. 1930. Notes on the fiddler crab, *Uca leptodactyla*, Rathbun. *Annals and Magazine of Natural History*, 10 (5): 659-663.
- MEDEIROS, L. R. A. 1997. *Nematofauna de praia arenosa da ilha Anchieta, São Paulo*. 388p. Tese de doutorado. USP- São Paulo, São Paulo.
- MELO, G. A. S. 1985. *Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral sudeste do Brasil, São Paulo*. 251p. Tese Doutorado em Zoologia – Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- MELO, G. A. S. 1996. *Manual de Identificações dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo: Plêiade. 603p.
- MEZIANE, T.; M. C. SANABE; M. TSUCHIYA. 2002. Role of fiddler crabs of a subtropical intertidal flat on the fate of sediment fatty acids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 270: 191-201.
- MILLER, D. C. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*, 46: 89-101.
- MOELLMAN, A. M. 2003. *Variação espacial e temporal da meiofauna de duas praias arenosas do estado de São Paulo e efeito do turismo sobre a meiofauna e os nematoda durante o verão*. 155p. Tese de doutorado. USP. São Paulo, São Paulo.

- MOUTON, E. C. JR. & D. L. FELDER. 1996. Burrows distributions and population estimates for the fiddler crabs *Uca spinicarpa* and *Uca longisignalis* in a Gulf of Mexico salt marsh. *Estuaries*, 19 (1): 51-61.
- MURAI, M.; S. GOSHIMA & Y. NAKASONE. 1982. Some behavioral characteristics related to food supply and soil texture of burrowing habitats observed on *Uca vocans vocans* and *U. lactea perplexa*. *Marine Biology*, 66: 191-197.
- NDARO, S. & E. ÓLAFSSON. 1999. Soft-bottom fauna with emphasis on nematode assemblage structure in a tropical intertidal lagoon in Zanzibar, eastern Africa: I. spatial variability. *Hydrobiologia*, 405: 133-148.
- NEGREIROS-FRANZOZO, M. L.; M. M. CHACUR; C. M. GUERRERO-OCAMPO; A. L. D. REIGADA; K. D. COLPO & F. J. GUIMARÃES. 2000. Caracterização ecológica de seis áreas de manguezais do litoral norte Paulista como subsídio ao estudo de caranguejos braquiúros. *Anais do Mangrove 2000 - Sustentabilidade de Estuários e Manguezais: Desafios e Perspectivas*.
- NETTO, S. A. & F. GALLUCI. 2003. Meiofauna and macrofauna communities in mangrove of Santa Catarina, South Brazil. *Hydrobiologia*, 505: 159-170.
- NETTO, S. A. & P. C. LANA. 1994. Effects of sediment disturbance on the structure of benthic fauna in a subtropical tidal creek of southeastern Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 239-247.
- ÓLAFSSON, E. 1992. Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: the effects of decaying macrofauna. *Oecologia*, 90: 37-42.
- ÓLAFSSON, E. & C. G. MOORE. 1990. Control of meiobenthic abundance by macroepifauna in a subtidal muddy habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 65: 241-249.
- ÓLAFSSON, E. & C. G. MOORE. 1992. Effects of macroepifauna on developing nematode and harpacticoid assemblages in a subtidal muddy habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 84: 161-171.
- ÓLAFSSON, E. & S. G. M. NDARO. 1997. Impact of the mangrove crabs *Uca annulipes* and *Dotilla fenestrata* on meiobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 225-231.
- PAULA, J.; M. DORNELAS & A. FLORES. 2003. Stratified settlement and moulting competency of brachyuran megalopae in Ponta Rase mangrove swamp, Inhaca Island (Mozambique). *Estuarine Coastal Shelf Science*, 56: 325-337

- POWERS, L. W. 1975. Fiddler crabs in a nontidal environment. *Contributions in Marine Science*, 19: 67-78.
- PRALON, B. G. N. 2007. *Distribuição espacial dos decapoditos e caranguejos juvenis num estuário tropical*. 135p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- REINSEL, K. A. 2004. Impact of fiddler crab foraging and inundation on an intertidal sandflat: season-dependent effects in one tide cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313: 1-17.
- REINSEL, K. A. & D. RITTSCHOFF. 1995. Environmental regularion of foraging in the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187: 269-287.
- RIBEIRO, P. D.; O. O. IRIBARNE; D. NAVARRO & L. JAUREGUY. 2004. Environmental heterogeneity, spatial segregation of prey, and the utilization of southwest Atlantic mudflats by migratory shorebirds. *Ibis*, doi:10.1111/j.1474-919x.2004.00301.
- RINGOLD, P. 1979. Burrowing, root mat density, and the distribution of fiddler crabs in the Eastern United States. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 36: 11-21.
- ROBERTSON, J. R; K. BANCROFT; G. VERMEER & K. PLAISIER. 1980. Experimental studies on the foraging behavior of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44: 67-83.
- ROBERTSON, J. R; J. A. FUDGE & G. VERMEER. 1981. Chemical and live feeding stimulant of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 53: 47-64.
- ROBERTSON, J. R. & S. Y. NEWELL. 1982. Experimental studies of particle ingestion by the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 59 (1): 1-21.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. & G. M. CITRÓN. 1994. Manguezais brasileiros: uma síntese sobre os aspectos históricos (séculos XVI a XIX), zonação, estrutura e impactos ambientais. *In: III Simpósio de Ecossistema da Costa Brasileira*, 1: 333-341.
- SÉTAMOU, M.; F. SCHULTHESS, H. M. POUHLING & C. BORGEMEISTER. 2000. Spatial distribution and sampling plans for *Mussidia nigrivenella* (Lepidoptera: Pyralidae) on cultivated and wild host plants in Benin. *Environmental Entomology*, 29 (6): 1216-1225.

- SILVA, S. M. J. 2005. *Relação entre o suprimento larval e a taxa de assentamento em caranguejos intertidais da região de Ubatuba (SP)*. 99p. Dissertação de mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- SPIVAK, E.; K. ANGER; T. LUPPI; C. BAS & D. ISMAEL. 1994. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). *Helgoländer Meeresunters.* 48: 59 - 78.
- ŠTEVČIĆ, Z. 2005. The reclassification of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Fauna Croatica*, 14 (1): 1-59.
- SUGUIO, K. 1973. *Introdução a sedimentologia*. São Paulo: EDUSP. 312p.
- TEAL, J. M. 1958. Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*, 39: 185-193.
- THURMAN II, C. L. 1987. Fiddler crab (Genus *Uca*) of eastern México (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 53 (1): 94-105.
- TOWNSEND, C. R.; M. BEGON & J. L. HARPER. 2006. *Fundamentos de Ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 592p.
- VON HAGEN, H. O. 1972. *Uca leptodactyla* (Ocypodidae) - Balz. Encyclopedia Cinematographica, Institut für den Wissenschaftlichen Film (Göttingen) (Film E), 1421: 3-19.
- WENTWORTH, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*, 30: 377-392.
- WHITING, N. H. & G. A. MOSHIRI. 1974. Certain organism-substrate relationship affecting the distribution of *Uca minax* (Crustacea: Decapoda). *Hydrobiologia*, 44 (4): 481-493.
- WOLFRATH, B 1992 a. Burrowing by the fiddler crab *Uca tangeri* in Ria Formosa in Portugal and its influence on the sediment structure. *Marine Ecology Progress Series*, 85: 237-243.
- WOLFRATH, B 1992 b. Field experiments on feeding of European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 90: 39-43.
- YAMAGUCHI, T. 1977. Studies on the handedness of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Biological Bulletin*, 152: 424-436.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662p.



## *Capítulo 2*

---



**Morfologia externa das tocas do caranguejo chama-maré  
*Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em  
banco de areia estuarino, no Litoral Norte do Estado de  
São Paulo**

## Resumo

O caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* habita áreas estuarinas e realiza suas atividades de reparo da toca, alimentação, corte e demais interações comportamentais durante período de maré baixa. Este estudo avalia a produção e arranjo das bolas de escavação de tocas e alimentação por machos e fêmeas de *U. leptodactyla*, além de verificar alguns fatores que possam influenciar a presença da ornamentação nas tocas. As amostragens sazonais foram realizadas de abril de 2005 a março de 2006, utilizando-se a técnica dos quadrados dispostos sobre o banco de areia, descoberto pela maré baixa, no estuário do rio Ubatumirim, Ubatuba, SP. Em cada quadrado, foram registrados o número de tocas com e sem ornamentação, as distâncias da abertura da toca até os aglomerados de bolas de escavação e de alimentação, o diâmetro das bolas de alimentação, o diâmetro das tocas (DT), do tamanho das ornamentações e da distância das tocas mais próximas dessas tocas ornamentadas. Os caranguejos amostrados foram identificados quanto à espécie, sexo e fase de maturidade. O comprimento (CC) e a largura do cefalotórax (LC) foram medidos com paquímetro digital. Um total de 341 tocas foi analisado. As bolas de escavação e alimentação são distribuídas em dois tipos de arranjo: aglomerado único e em vários aglomerados. Machos e fêmeas produzem a mesma quantidade de bolas de escavação, porém os machos tendem distribuí-las em único aglomerado e mais distante de suas tocas do que as fêmeas. A maior produção de bolas de alimentação registrada foi para as fêmeas e essas bolas são arranjadas em vários aglomerados. Os machos parecem manter a tendência de distribuição em único aglomerado, também, para as bolas de alimentação. Sugere-se que para os machos, os arranjos atuem como barreira física a seus caranguejos vizinhos e uma tentativa de expansão de território, ficando assim visualmente mais expostos. Para as fêmeas, as bolas parecem atuar como simplesmente produto do reparo da toca e da alimentação das mesmas. Os machos constroem tocas com maior abertura do que as fêmeas e, também, possuem um tamanho corpóreo maior. Apesar dessas diferenças, apenas uma equação ( $DT = 1,12CC + 1,30$ ,  $r^2 = 0,80$ ) foi descrita para a população de *U. leptodactyla*. Desta forma, a medida do diâmetro das tocas não seria um parâmetro para a estimativa populacional desta espécie. As ornamentações das tocas analisadas foram mais largas do que altas, sendo registradas durante o inverno, primavera e verão, em marés de sizígia. Essas tocas sempre foram construídas por machos com a coloração esbranquiçada, de tamanho similar e com vizinhos mais próximos das mesmas categorias demográficas aos machos não construtores e em áreas de densidade semelhante às das tocas sem ornamentação. As bolas de escavação produzidas pelos machos construtores de ornamentação são arranjadas mais distantes que as dos não construtores, sugerindo uma delimitação de território. Entre a concavidade da abertura da cúpula semicircular (frente) e o aglomerado de bolas de escavação foi observado um espaço livre de bolas ou qualquer outro obstáculo, no qual se observou marcas no substrato feita pela ação dos pereiópodos durante a construção da ornamentação. Assim, sugere-se que as ornamentações nas tocas são construídas em uma periodicidade semilunar e podem ser consideradas como um guia visual para as fêmeas indicando o local preciso das tocas durante o processo de corte.

Palavras-chave: bolas de alimentação, bolas de escavação, cúpula semicircular, toca.

## Abstract

The fiddler crab *Uca leptodactyla* lives in estuarine areas and performs its activities of burrow repair, feeding, courtship and other behavior interactions during the low tide. This study evaluates the production and arrangement of burrow and feeding pellets for males and females of *U. leptodactyla*, and verifies some factors that may influence the presence of hood on burrows. The seasonal sampling were taken from April 2005 to March 2006, using the square technique on sand bank, air exposed during low tide, at the estuary of Ubatumirim River, Ubatuba, São Paulo, Brazil. In each square, the number of burrows with and without ornamentation, the distances between the mouth of the burrow and the agglomerated of burrow and feeding pellets, the diameter of the feeding pellets, the burrows diameter (BD), the size of the hoods and the distance of closest burrows from the ornamented ones were registered. The sex and maturity phase of crabs sampled were identified. The carapace length (CL) and width (CW) were measured with digital caliper. A total of 341 burrows was analyzed. The burrow and feeding pellets were distributed in two types: single or various agglomerates. Fiddler crabs males and females produced the same amount of burrow pellets, but males tend to distribute them in single agglomerate and more far away from their burrows than females. The greatest production of feeding pellets was registered to females and those pellets were arranged in various agglomerates. Males seem to keep the tendency of distribution in single agglomerate also to feeding pellets. For males it's suggested that the arrangements plays as physical barrier to the neighbor crabs and as attempt to territory expansion, staying this way, more visibly exposed. For females, the pellets seem to play as simply product of burrowing repair and as feeding. Males build burrows with larger aperture then females, and also, have a larger body. In spite of these differences, just one equation ( $BD = 1.12CL + 1.30$   $r^2 = 0.80$ ) were described to the population of *U. leptodactyla*. This way, the size of burrows aperture wouldn't be a parameter for a population estimative of these species. The burrow ornamentations analyzed were wider than higher, and were registered during winter, spring and summer, in spring tide. Such burrows always were built by males with whitish coloration, of similar size and with closer neighbors from the same demographic category to the non-building males and in areas of similar density to the burrows without hood. The burrow's pellets produced by building ornamentation's males were placed more far away than the pellets of non-building males, suggesting a territorial delimitation. Between the hood and the agglomerate of burrow's pellets were observed a space free of pellets or any other obstacle, in which were observed signs on substrate done by action of pereopods during the hood built. Such fact suggested that the burrow's ornamentations are built in a semilunar periodicity and can be considered as a visual guide to female, showing precise place of burrows during the courtship and to other males.

Key-words: feeding pellets, burrow's pellets, hood, burrow.

## Introdução

Os caranguejos semiterrestres estuarinos enfrentam diariamente as variações ambientais impostas pelo meio, como alterações de temperatura e salinidade. Desta forma, adequaram a maioria de suas atividades de maneira sincronizada com o ritmo ambiental, tais como atividade alimentar, construção da toca, corte, estação reprodutiva e liberação larval balanceadas com o ciclo de marés (12,4 horas), ciclo diurno (24 horas- claro e escuro), ciclo semilunar a cada 14,8 dias, lunar de 29,6 dias e anuais (Bliss, 1968 e Warner, 1977).

As famílias de *Brachyura* semiterrestre mais representativas registradas em áreas estuarinas brasileiras são Grapsidae e Ocypodidae (Jones, 1984; Melo, 1985 e Števcíć, 2005). Os representantes estuarinos da família Ocypodidae são pertencentes ao gênero *Uca* Leach, 1814, característico pelo dimorfismo sexual evidente, atividade alimentar e construção de tocas.

Atividade alimentar dos caranguejos *Uca* ocorre durante o período de maré baixa nas primeiras camadas de substrato, utilizando os quelípodos pequenos conduzem porções de substrato até as peças bucais. As peças bucais realizam a seleção mecânica das partículas orgânicas e inorgânicas, assim as frações mais finas do sedimento e as orgânicas são ingeridas e as demais frações, sendo estas minerais e mais grosseiras, são distribuídas no sedimento em forma de bolas alimentares (Matthews, 1930; Miller, 1961; Crane, 1975; Icelly & Jones, 1978 e Wolfrath, 1992 b).

A maioria dos caranguejos semiterrestres exerce as atividades junto às tocas e estas atividades são regidas pelo ciclo de marés (Macintosh, 1988). As tocas são consideradas lugares de refúgio e proteção contra predadores e inconstâncias ambientais, sendo utilizadas durante o processo de muda, de acasalamento, incubação dos ovos e de recrutamento (Bliss, 1968 e Atkinson & Taylor, 1988). Os caranguejos chama-marés emergem de suas tocas a cada maré baixa, reparam suas tocas, alimentam-se, realizam corte e visitas freqüentes no interior da mesma, para renovar a água da cavidade branquial mantendo também a temperatura corpórea. Algumas espécies constroem ornamentações na entrada da toca durante maré baixa diurna (Smith & Miller, 1973; Crane, 1975; Warner, 1977 e Eshky *et al.*, 1996). Crane (1975) relatou que para as espécies de *Uca* as tocas têm duas principais funções: fornecer abrigo e ser o centro da área defendida em fase de demonstração, como durante a corte e aceno realizado pelos machos.

De acordo com Christy (1982 a), os caranguejos chama-marés possuem tocas temporárias que são construídas, principalmente, por juvenis e utilizadas contra predadores, adversidades ambientais e durante a muda; e tocas reprodutivas usadas durante a corte, cópula e incubação dos ovos, por algumas espécies. Geralmente, as tocas reprodutivas são defendidas por machos adultos e possuem câmara terminal.

A construção e reparo das tocas realizadas pelos caranguejos do gênero *Uca* a cada ciclo de maré são consideradas atividades de perturbação e reciclagem de nutrientes (química) do sedimento de marismas e manguezais. Tais atividades podem durar até 1/3 do período de maré baixa e ter em média 4000cm<sup>3</sup>/m<sup>2</sup> de sedimento perturbado ao mês (Wolfrath, 1992 b; Oliveira *et al.*, 1999 e Botto & Iribarne, 2000). A cada maré baixa, os caranguejos chama-marés reparam a abertura de suas tocas, carregando para a superfície nos pereiópodos bolas de sedimento provenientes da escavação no interior das tocas e as dispõem nas imediações das tocas na superfície. Tal comportamento já foi considerado, simplesmente, como sendo um processo de escavação e as bolas de escavação, produtos deste. Recentemente, estudos com *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) sugerem que a produção e arranjo de bolas de escavação são mais interessantes e complexos que um mero comportamento de escavação (Latruffe *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 1999; Burford *et al.*, 2000, 2001 a, b e c).

Além das bolas de escavação e alimentação, os caranguejos chama-marés produzem diferentes tipos de ornamentação de sedimento na abertura da toca. Crane (1975) descreveu as diferentes estruturas construídas por *Uca*, sendo: (1) chaminés (“chimney”), as construções esporádicas semelhantes a um muro circundando toda a abertura da toca, características do subgênero *Deltuca*, pelo menos construídas por fêmeas ovígeras de *Uca arcuata* De Haan, 1835, *Uca forcipata* (Adams & White, 1848), *Uca urvellei* (Milne-Edwards, 1852) e algumas populações de *Uca coarctata* Milne-Edwards, 1852, incluindo juvenis. Este tipo de estrutura foi registrado também em algumas populações de *Uca (Amphiuca) chlorophthalmus* Milne-Edwards, 1852 e espécies da América U. (*Borboruca*) *thayeri umbratila* Crane, 1941, *Uca thayeri* Rathbun, 1900 e *Uca (Minuca) vocator vocator* (Herbst, 1804). (2) Pilares (“pillars”), estruturas parecendo inacabadas com porções de sedimento empilhadas ao lado da toca; e (3) cúpulas em semicírculo (“hoods”), aquelas que são consideradas o pilar bem desenvolvido, arqueado e com uma concavidade num dos lados protegendo a abertura da toca. Esses dois últimos tipos de ornamentação de toca são encontrados construídos por machos do subgênero *Celuca*, destacando as espécies *Uca cumulanta* Crane, 1943, *Uca beebei* Crane, 1941, *Uca latimanus* Rathbun, 1893, *Uca*

*leptodactyla* Rathbun, 1898, *Uca musica terpsichores* Crane, 1941 e de *Minuca*, no qual inclui somente registros para *Uca minax* Le Conte, 1855 e *Uca pugnax* (Smith, 1870).

Além das quinze espécies descritas por Crane (1975) como construtoras de ornamentações na abertura da toca. Christy (1988) e Christy *et al.*, (2002) incluíram onze espécies por também realizarem atividade de construção de ornamentações durante a maré baixa, sendo elas: *Uca annulipes* (Milne-Edwards, 1837), *Uca crenulata* Lockington, 1877, *Uca dorotheae* Von Hagen, 1968, *Uca galapagensis* Rathbun, 1902, *Uca lactea* (De Haan, 1835), *Uca musica* Rathbun, 1914, *Uca panacea* Novak & Salmon, 1974, *Uca perplexa* Milne-Edwards, 1837, *Uca pugilator* (Bosc, 1802), *Uca stenodactylus* Milne-Edwards & Lucas, 1843 e *U. tangeri*.

Atualmente, das noventa e sete espécies de *Uca* descritas por Rosenberg (2001), vinte e seis são consideradas construtoras de estruturas ornamentais nas tocas, dessas somente quatro espécies, *U. cumulanta*, *U. leptodactyla*, *U. thayeri* e *U. vocator*, ocorrem nos estuários brasileiros (Crane, 1975; Christy, 1988, Christy *et al.*, 2002 e Melo, 1996).

Os pilares e as cúpulas em semicírculo não têm relação específica com a atividade de cópula na superfície, mas sim em caso de cópula no interior da toca do macho, o qual induz a entrada da fêmea. Assim sendo, são características das espécies do gênero *Uca* com frente larga e tendo a possível função de indicar para a fêmea o local de entrada na toca do macho, após o mesmo entrar na toca ao final da seqüência de exibição de corte (Crane, 1941 e 1975).

As ornamentações, pilares e cúpulas em semicírculo, são construídas com sedimentos raspados da superfície ao redor da toca e carregado com os pereiópodos dos caranguejos até a abertura da mesma, onde são empilhados e moldados pelo caranguejo construtor. A área em frente dessas ornamentações é, cuidadosamente, limpa pelo caranguejo construtor, ficando desprovida de bolas de alimentação ou de escavação ou de qualquer partícula grosseira como pedaços de concha ou de graveto. Neste reduzido território, de aproximadamente de 180° em relação à toca, o caranguejo realiza suas atividades, principalmente, a corte (Zucker, 1974; Christy, 1988 e Yamaguchi *et al.*, 2006).

Zucker (1974) considerou para *U. terpsichores* que as cúpulas em semicírculo são construídas em locais de alta densidade de caranguejos, por estímulo da presença de outros caranguejos. Essa ornamentação promove a redução da taxa de agressão entre os caranguejos vizinhos e do tamanho do território, qual é restrito à área frontal da toca, diferentemente da área dos não construtores que precisam defender uma área maior ao redor da toca (360°). Christy (1988) confirmou as propostas de Zucker (1974) para *U.*

*musica*, a qual é construtora de cúpulas em semicírculo. Entretanto, o mesmo autor relatou para a espécie *U. beebei*, construtora de pilares, que os caranguejos machos com tocas ornamentadas são mais agressivos e realizam suas atividades num território mais amplo ao redor toca. Embora tais diferenças detectadas para essas duas espécies, ambas populações estudadas por Christy (1988) aumentam o número de tocas ornamentadas proporcionalmente ao número de caranguejos realizando corte e, tanto cúpulas semicirculares como pilares tem função visual, pois os machos construtores destas ornamentações ficam visualmente mais destacados do que os demais, aumentando assim suas chances de obter sucesso reprodutivo.

Durante a atividade de escavação das tocas e de alimentação, o caranguejo chama-maré *U. leptodactyla* distribui as bolas de escavação e alimentação ao redor da toca em uma pilha semicircular. Geralmente, as bolas de alimentação possuem um arranjo diferenciado em raios perpendiculares à toca, em formato semelhante de uma estrela (Matthews, 1930 e Von Hagen, 1972). Estes mesmos pesquisadores ressaltaram como sendo outra característica distinguível da morfologia externa das tocas de *U. leptodactyla*, a presença de ornamentação em formato de cúpula semicircular, a qual é construída com areia da superfície do redor da toca que é raspada e carregada até a abertura da toca com os pereiópodos. Durante a construção da ornamentação, as bolas de sedimento raspado são empilhadas e moldadas com os pereiópodos do lado do corpo que possui o quelípodo hipertrofiado. Matthews (1930) descreveu que as tocas desses caranguejos chama-marés atingem, aproximadamente, 20 centímetros de profundidade e são construídas, predominantemente, em lugares ensolarados. Desta forma, sugeriu que a ornamentação em cúpula semicircular teria por objetivo proteger a abertura da toca do sol, mantendo a temperatura e umidade no interior da toca. Entretanto, Crane (1941) relatou que somente os machos de *U. leptodactyla* constroem a ornamentação e assim questionou o relato de Matthews (1930) pela necessidade dos juvenis e das fêmeas também precisarem da proteção contra a dessecação. Powers & Cole (1976) avaliaram as variações da temperatura da toca de *U. panacea* e *Uca virens* Salmon & Atsides, 1968 e constataram que os primeiros centímetros da abertura da toca sofrem influências da temperatura externa e que tocas com ornamentações atingem maiores temperaturas que as desprovidas de ornamentação. Von Hagen (1972) sugeriu que a ornamentação em cúpula semicircular construída por *U. leptodactyla* teria a função de guiar os machos a retornar a suas tocas quando eles saem para cortejar as fêmeas.

Do mesmo modo que as demais espécies de *Uca* que ocorrem no Brasil, *U. leptodactyla* realiza a maioria das atividades nictimerais durante o período de maré baixa. Entretanto, a produção de bolas durante a escavação da toca e alimentação para esta espécie é bastante intrigante, devido ao fato da distribuição das bolas serem distinguíveis a observação humana, como o já relatado por Matthews (1930) e Von Hagen (1972). Desta forma, considerando a possível existência de um padrão de produção e arranjo das bolas de escavação e de alimentação diferenciado entre machos e fêmeas, um dos objetivos do presente estudo é verificar a existência destas diferenças para esse caranguejo chama-maré, avaliando a produção e arranjo das bolas de escavação da toca e de alimentação, o tamanho corpóreo do caranguejo (comprimento do cefalotórax e largura e comprimento do terceiro par de maxilípedes), número e tamanho de bolas produzidas, distância dos aglomerados em relação à toca do caranguejo produtor e tamanho da abertura da toca.

A densidade de caranguejos é um fator que determina a construção de tocas ornamentadas, sendo tal fato diretamente influenciado pelo número de caranguejos vizinhos machos capazes de realizar corte (Zucker, 1974 e Christy, 1988). Desta forma, o presente estudo visa, também, determinar alguns fatores que podem influenciar a construção de tocas ornamentadas pelos caranguejos *U. leptodactyla*, avaliando o sexo do caranguejo construtor de tocas com cúpulas semicirculares, a periodicidade da construção de tocas ornamentadas quanto à fase da lua e estação do ano, a distribuição das bolas de escavação produzidas pelos caranguejos construtores de ornamentação, medidas morfométricas desses caranguejos (comprimento e largura do cefalotórax) e de suas construções de cúpulas em semicírculo (altura, diâmetro basal e diâmetro da abertura da toca).



## Material e Métodos

### *Local de estudo*

Este estudo foi realizado em bancos de areia expostos durante a maré baixa na desembocadura do estuário do rio Ubatumirim (23°20'S e 44°53'W), Ubatuba, São Paulo, Brasil. O sedimento dos bancos é composto, predominantemente, por areia fina e muito fina, com grãos muito bem e moderadamente selecionados (ver capítulo 1). O caranguejo chama-maré, *Uca leptodactyla*, é o único Brachyura a ocupar esse ambiente.

### *Amostragens e Procedimentos laboratoriais*

As amostragens foram realizadas sazonalmente no período de abril de 2005 a março de 2006, em três transectos dispostos paralelamente ao rio, conforme o gradiente de umidade. O primeiro transecto foi estabelecido a margem do rio (transecto 1); o segundo, no centro do banco de areia (transecto 2) e o terceiro, na borda do bosque do manguezal (transecto 3). Cada transecto constou de três quadrados com área igual a 0,25m<sup>2</sup>. O trabalho de campo só teve início após o pico máximo de maré baixa, de acordo com as tábuas das marés (Unináutica) e em dias não chuvosos, para garantir atividade dos caranguejos e integridade física das bolas de escavação, de alimentação e da ornamentação da tocas de *U. leptodactyla*.

Em cada quadrado, as tocas de *U. leptodactyla* foram numeradas, identificadas por bandeiras com seu respectivo número e medidas com paquímetro digital, quanto ao diâmetro interno da abertura (DT) e distância da toca mais próxima de cada toca avaliada. Posteriormente, todas as tocas foram caracterizadas pela presença ou ausência de bolas de escavação e/ou de alimentação, tipo de agrupamento das mesmas e presença de cúpula em semicírculo (“hood”) (Figura 1).

No campo, para cada toca foram registrados os seguintes dados: o número total de bolas de escavação e de alimentação; a distância do centro de agrupamento de bolas; largura da base (LBC) e altura da cúpula em semicírculo (AC), utilizando um paquímetro de precisão de 0,1 mm (Figura 2). Quando as bolas estavam dispostas em único aglomerado ao redor da toca, mesurava-se a distância da toca até o agrupamento de bolas,

sendo elas de escavação ou de alimentação; e quando haviam vários aglomerados foram medidas as distâncias do localizado mais próximo e do mais distante. Aleatoriamente, 10 bolas de escavação e 10 de alimentação foram medidas quanto ao diâmetro utilizando-se paquímetro de precisão de 0,1 mm e, posteriormente, os diâmetros médio e mediano foram calculados.

No caso da presença de ornamentação na toca, somente cúpulas semicirculares, com a construção completa, foram medidas. A finalização da ornamentação foi determinada a partir do momento que o caranguejo construtor cessava a adição de sedimento na mesma, tal cuidado foi tomado para evitar a amostragem de ornamentações inacabadas que poderiam enviesar os dados.

Na seqüência, a toca foi escavada e o caranguejo encontrado no interior da mesma foi capturado e levado ao laboratório. Para esse caranguejo capturado verificou-se o sexo e a coloração (escura ou esbranquiçada); a largura (LC- mm) e o comprimento do cefalotórax (CC- mm) foram medidos com paquímetro digital de precisão 0,01mm; e a largura (LM-mm) e o comprimento (CM-mm) do terceiro maxilípede direito, foram medidos sob estereomicroscópio óptico (Zeiss SV6) equipado com sistema de imagem (Axiovision-Zeiss), acoplado a um microcomputador.

#### *Análises dos dados*

O número de tocas registrado com único ou vários tipos de aglomerados de bolas de escavação e de alimentação foi comparado entre os sexos dos caranguejos e dentro do mesmo sexo por meio de análise de proporções multinomiais ( $\alpha= 0,05$ ) (Curi & Moraes, 1981).

As distâncias registradas para os distintos tipos de agrupamentos das bolas de escavação (único aglomerado, vários aglomerados, sendo o mais próximo e o mais distante) em relação à toca foram comparadas por análise de variância, complementada por teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha= 0,05$ ) (Zar, 1996). Esta análise também foi utilizada para comparar as distâncias dos distintos tipos de agrupamentos das bolas de escavação registradas em tocas com e sem cúpulas em semicírculo. Não foi possível de realizar as comparações das bolas de alimentação entre as tocas com a característica presença da

cúpula em semicírculo, devido ao baixo número de caranguejos construtores dessa ornamentação em atividade de alimentação.

Para avaliar as distâncias dos agrupamentos de bolas de alimentação utilizou-se a análise de Kruskal-Wallis complementada por teste de Dunn ( $\alpha=0,05$ ) (Zar, 1996).

O coeficiente de variação (CV) foi aplicado nas distâncias entre as tocas e os distintos tipos de aglomerados de bolas de escavação nas diferentes fases de maturidade de cada sexo, de acordo com Cardoso & Negreiros Fransozo (2004).

A distância de cada tipo de aglomerado de bolas de escavação (único, vários – mais próximo e o mais distante da toca) foi comparada entre os sexos pela utilização de teste  $t$  ( $\alpha=0,05$ ) e para os aglomerados de bolas de alimentação foi utilizado o teste de Mann-Whitney ( $\alpha=0,05$ ) (Zar, 1996), para avaliar o arranjo das bolas produzidas por machos e fêmeas.

Para verificar a existência de variações na produção de bolas de escavação e de alimentação entre fêmeas e machos, o número de bolas produzidas foi comparado entre os sexos pelo teste Mann-Whitney ( $\alpha=0,05$ ), em análises distintas conforme o tipo de bola. O comprimento do cefalotórax (CC-mm) destes caranguejos fêmeas e machos produtores de bolas de escavação foi comparado por teste Mann-Whitney ( $\alpha=0,05$ ), o mesmo teste foi aplicado para os produtores de bolas de alimentação (Zar, 1996). Posteriormente, o tamanho dos caranguejos (CC-mm) foi relacionado com a produção de bolas de escavação pela correlação de Spearman ( $\alpha=0,05$ ) e com o diâmetro médio (mm) das bolas de escavação pela correlação de Pearson ( $\alpha=0,05$ ). O tamanho das bolas produzidas por fêmeas e machos foi comparado pelo teste  $t$  ( $\alpha=0,05$ ), tanto as de escavação como as de alimentação (Zar, 1996).

A correlação do comprimento do cefalotórax (CC-mm) dos caranguejos fêmeas e machos produtores de bolas de alimentação com o número dessas bolas produzidas por cada sexo foi estudada por meio da correlação de Spearman ( $\alpha=0,05$ ). As relações do diâmetro mediano dessas bolas com a largura e com o comprimento do terceiro maxilípede foram realizadas pela correlação de Spearman ( $\alpha=0,05$ ).

A correlação de Spearman ( $\alpha=0,05$ ) foi aplicada na relação entre o diâmetro das tocas de *U. leptodactyla* e o comprimento do cefalotórax (CC-mm) desses caranguejos, que tiveram a abertura da toca medida. O teste Mann-Whitney ( $\alpha=0,05$ ) foi utilizado

para comparação entre os diâmetros das tocas (DT- mm) e tamanho de fêmeas e machos (CC-mm), que tiveram suas tocas medidas quanto o diâmetro. A relação entre o comprimento do cefalotórax e o diâmetro da abertura da toca (DT vs. CC) foi expressa pelo uso da regressão linear ( $y = ax + b$ ) para cada sexo, onde a variável independente ( $x$ ) utilizada foi CC, a variável dependente ( $y$ ), DT;  $a$ , representa a constante angular e  $b$ , o coeficiente linear. Retas descritas por essa regressão para fêmeas e para machos foram comparadas por análise de Covariância ( $\alpha = 0,05$ ) (Zar, 1996).

O número de tocas com ornamentação foi comparado entre as estações do ano e, também, entre as fases da lua pela utilização de análise de proporções multinomiais ( $\alpha = 0,05$ ) (Curi & Moraes, 1981). A presença e a ausência das tocas com cúpula em semicírculo foram avaliadas dentro de cada fase da lua foi avaliada por teste de qui-quadrado ( $\chi^2$ ) ( $\alpha = 0,05$ ) (Zar, 1996).

Para a análise da densidade de tocas estimou-se o número tocas/m<sup>2</sup>, multiplicando-se os registros dos quadrados (área de 0,25 m<sup>2</sup>) por 4. A densidade de tocas registradas em quadrados com pelo menos uma toca com cúpula semicircular foi comparada com a densidade verificada em quadrados sem tocas ornamentadas pelo uso do teste  $t$  ( $\alpha = 0,05$ ) (Zar, 1996).

A distância das tocas mais próximas foi comparada entre tocas com e sem a cúpula semicircular (teste  $t$ ,  $\alpha = 0,05$ ) (Zar, 1996). O número de caranguejos de cada categoria demográfica (macho juvenil e adulto, fêmea juvenil e adulta) registrado nas tocas mais próximas foi comparado quanto à presença e ausência de cúpula semicircular por análise de proporções multinomiais ( $\alpha = 0,05$ ) (Curi & Moraes, 1981).

O tamanho dos caranguejos (CC - mm) não construtores de cúpula em semicírculo e de construtores; e o diâmetro de suas tocas foram comparados entre si pelo teste  $t$  ( $\alpha = 0,05$ ) (Zar, 1996).

As correlações entre o tamanho dos caranguejos e o tamanho das cúpulas em semicírculo foram verificadas pela correlação de Spearman ( $\alpha = 0,05$ ) e as relações expressas por regressão linear ( $y = ax + b$ ), onde  $x$  foi a medida corpórea dos caranguejos e  $y$  referente as medidas da cúpula em semicírculo.

Todos os dados analisados foram avaliados quanto à normalidade pelo uso de teste de Shapiro-Wilk e a homocedastidade pelo teste de Levene ( $\alpha = 0,05$ ) (Zar, 1996).

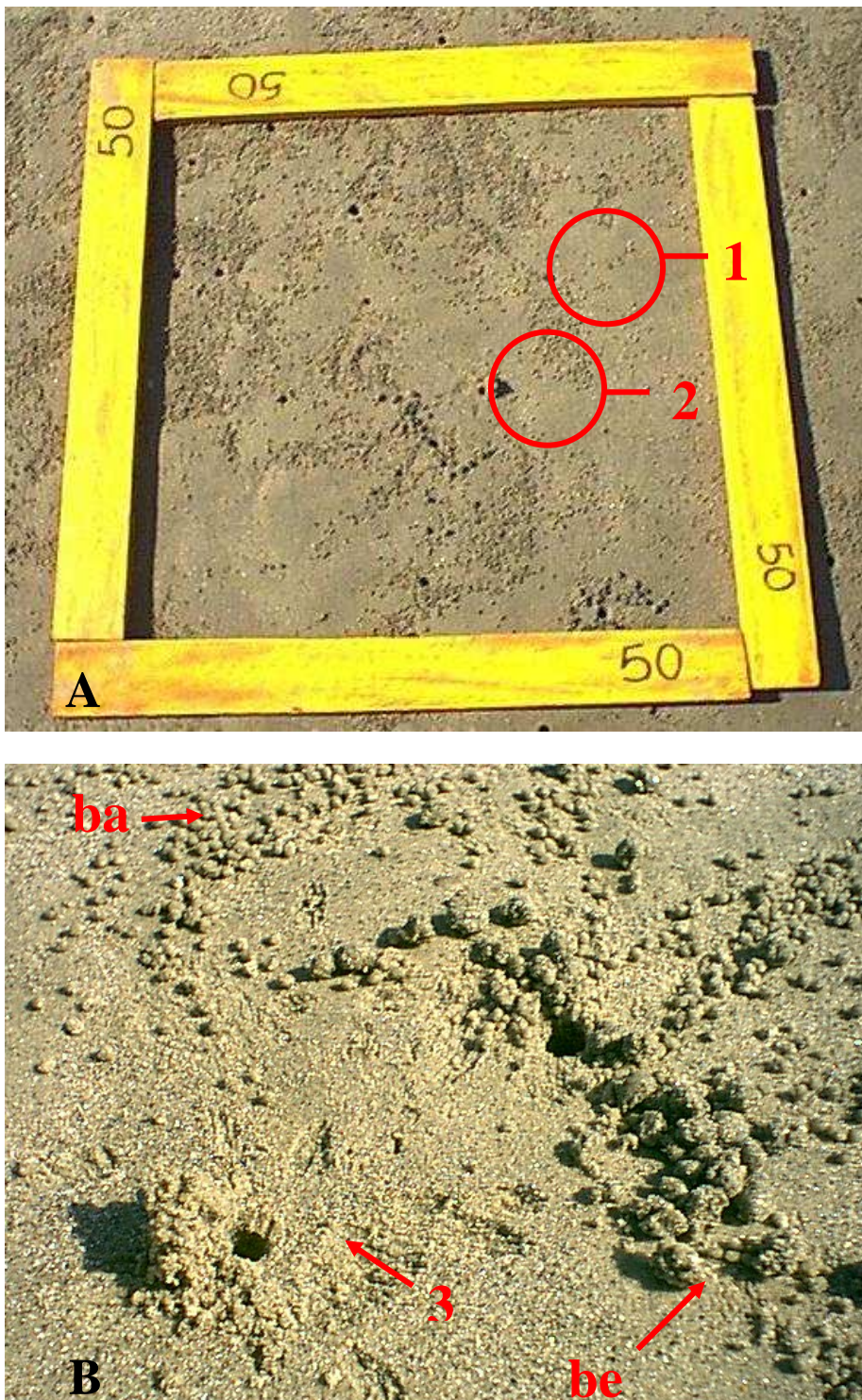


Figura 1: *Uca leptodactyla*. A= quadrado (50cmx50cm) utilizado para a amostragem no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim, 1= toca sem cúpula; 2= toca com cúpula em semicírculo; B= detalhes da vista externa da toca, 3= abertura da toca. be= bolas de escavação e ba= bolas de alimentação,

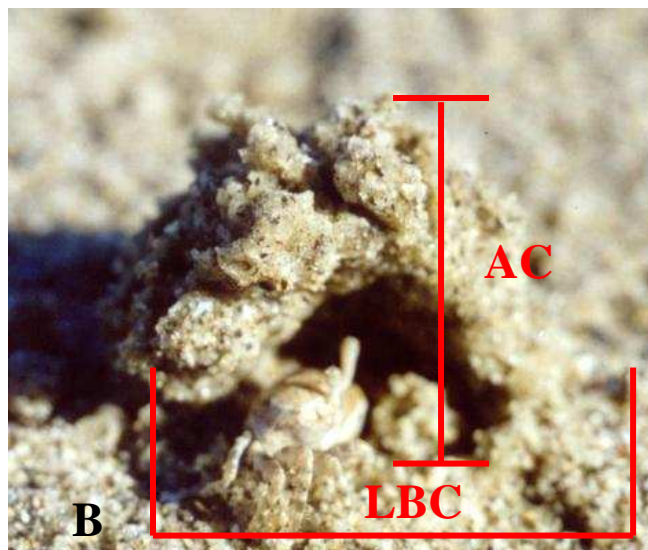
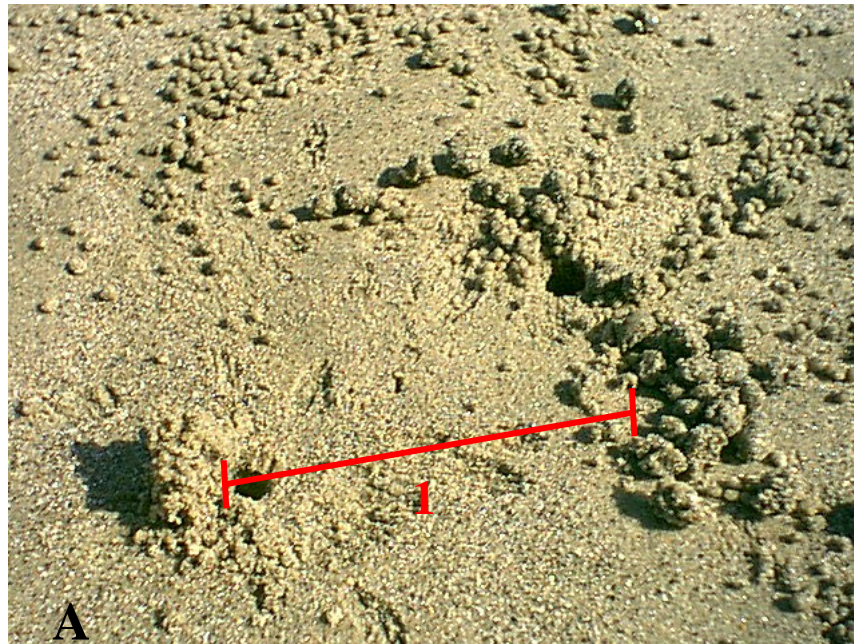


Figura 2: *Uca leptodactyla*. A= detalhes da vista externa da toca, 1= distância medida entre a toca e o centro de agrupamento de bolas; B= toca com cúpula em semicírculo, AC= altura da cúpula e LBC= largura basal da cúpula.

## Resultados

Durante o período de amostragem foram observadas 341 tocas, as quais 214 eram habitadas por machos e 127 por fêmeas de *Uca leptodactyla*. Os números de tocas com bolas de escavação, alimentação e cúpulas em semicírculo estão expressos na tabela I.

Tabela I: *Uca leptodactyla*. Número de tocas registradas durante o período de amostragem no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Bolas de alimentação	Número de tocas			
	Sem cúpula em semicírculo		Com cúpula em semicírculo	
	Bolas de escavação		Bolas de escavação	
	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Presente	20	21	74	3
Ausente	72	108	37	6

### BOLAS DE ESCAVAÇÃO

Das 138 tocas que estavam com bolas de escavação recém produzidas, 69 tocas pertenciam a fêmeas e 69 a machos.

A proporção de tocas de *U. leptodactyla* com um único aglomerado diferiu significativamente entre fêmeas e machos (Análise de proporções multinomiais, N= 77;  $p < 0,05$ ; Tabela II). O mesmo ocorreu quando se comparou a distribuição em vários aglomerados entre os sexos (Análise de proporções multinomiais, N= 58;  $p < 0,05$ ; Tabela II). Comparando-se os tipos de aglomerados dentro do mesmo sexo, notou-se que não houve diferença significativa entre os tipos de arranjos produzidos pelas fêmeas ( $p > 0,05$ ). Enquanto os machos tenderam a arranjar suas bolas de escavação em único aglomerado (Análise de proporções multinomiais,  $p < 0,05$ ; Tabela II).

As distâncias registradas para os distintos centros de agrupamentos de bolas de escavação diferem significativamente entre si (Análise de variância complementada por teste de Student-Newman-Keuls, N= 138,  $p = 0,000$ ) (Figura 3). Tais diferenças também foram evidenciadas quando os tipos de distribuição de aglomerados foram analisados

dentro de cada sexo ( $p= 0,0001$ ) (Tabela III), exceto no acaso de aglomerado único e mais próximo, para os machos.

Os machos de *U. leptodactyla*, que agruparam as bolas de escavação em um único aglomerado, tenderam a formar esses agrupamentos em média mais distantes de suas tocas que as fêmeas (teste *t*,  $p<0,05$ ) (Tabela III). Tal diferença também foi verificada entre as distâncias dos aglomerados mais próximos e dos mais distantes quando comparadas entre os sexos (teste *t*,  $p<0,05$ ) (Tabela III).

A figura 4 contém os distintos padrões de distribuição de bolas de escavação produzidas pelos caranguejos machos e fêmeas.

O coeficiente de variação (CV) calculado para as distâncias das tocas de machos juvenis com os aglomerados em único agrupamento de bolas de escavação foi de 40,19%, para as tocas de machos adultos de 17,75%, de fêmeas juvenis 27,74% e adultas 29,53%. Quando as bolas estavam em vários aglomerados, o CV em tocas de machos juvenis foi de 27,63% em aglomerados mais próximos e de 54,79% em mais distantes, para as de machos adultos de 14,92% e 38,74%, para mais próximos e mais distantes, respectivamente. As distâncias mensuradas para as tocas de fêmeas tiveram coeficientes de variação maiores em relação aos demais analisados (mais próximo, fêmeas juvenis CV= 55,14%; fêmeas adultas CV= 46,64%; e mais distante, fêmeas juvenis CV= 57,76%; fêmeas adultas CV= 41,81%)

O número mediano de bolas de escavação produzidas e o comprimento do cefalotórax de *U. leptodactyla* não diferiram significativamente entre os sexos (Mann-Whitney,  $p>0,05$ ) (Tabela IV). Bem como, não foi observado correlações significativas entre a produção de bolas e o tamanho dos caranguejos de ambos os sexos (Correlação de Spearman,  $p>0,05$ ) (Tabela IV). O tamanho médio das bolas de escavação trazidas a superfície pelas fêmeas foi de  $3,81 \pm 1,17$  mm e pelos machos de  $4,37 \pm 0,92$  mm, os quais não diferiram significativamente entre os sexos (teste *t*,  $p= 0,22$ ).

O comprimento do cefalotórax ( $5,0 \pm 1,2$  mm) e o diâmetro médio das bolas de escavação ( $4,3 \pm 1,0$  mm) tiveram uma correlação positiva significativa (Correlação de Pearson,  $N= 51$ ;  $r= 0,54$  e  $p= 0,0003$ ). Avaliando as diferenças entre os sexos, o tamanho dos caranguejos machos ( $CC= 5,2 \pm 1,2$  mm) e fêmeas ( $CC= 4,3 \pm 1,0$  mm) correlacionado com diâmetro médio das bolas (diâmetro das bolas produzidas por machos=  $4,4 \pm 0,9$  mm e por fêmeas=  $3,9 \pm 1,2$  mm) resultaram uma correlação positiva, porém baixa para os



machos (Correlação de Pearson, Machos, N= 29, r= 0,39 e p= 0,03; Fêmeas, N= 22, r= 0,73 e p= 0,007).

Tabela II: *Uca leptodactyla*. Proporção de tocas com bolas de escavação distribuídas em único ou em vários aglomerados observadas no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Sexo	Proporção de tocas		Análise de proporções multinomiais
	Único aglomerado	Vários aglomerados	
Fêmeas	0,44	0,56	ns
Machos	0,71	0,29	**
Análise de proporções multinomiais	*	*	

\* : difere significativamente entre os sexos dentro do mesmo tipo de distribuição de aglomerado; \*\*: difere significativamente entre os tipos de aglomerados de bolas de escavação produzidas em cada sexo; e ns: não há diferença significativa (Análise de proporções multinomiais;  $\alpha= 0,05$ ).

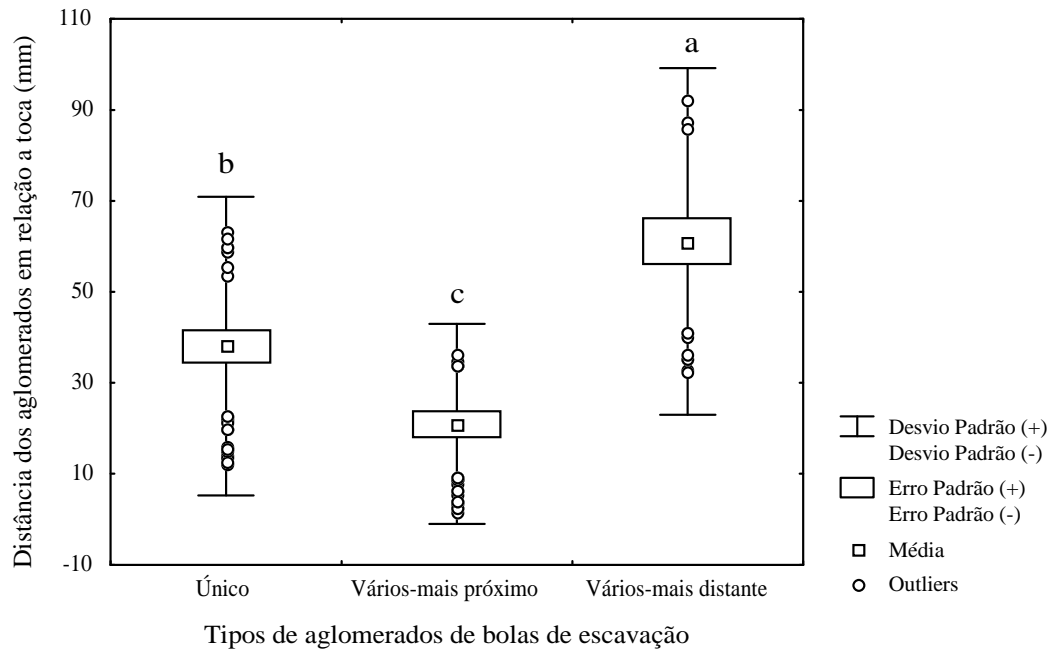


Figura 3: *Uca leptodactyla*. Distância média do centro dos aglomerados de bolas de escavação, em relação à toca observada. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

Tabela III: *Uca leptodactyla*. Distância média e desvio padrão (mm) dos distintos tipos de aglomerados de bolas de escavação, observada no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Sexo	Tipos de aglomerados		
	Único	Vários	
		Mais próximo	Mais distante
Fêmeas	26,90 ± 25,66 b	16,68 ± 12,60 c	53,32 ± 25,66 a
Machos	44,80 ± 35,43 B	28,85 ± 31,99 B	75,42 ± 51,91 A
teste <i>t</i>	P= 0,02	p= 0,04	p= 0,03

Os valores seguidos de pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). As letras minúsculas comparam os aglomerados referentes às fêmeas, enquanto, as letras maiúsculas os dos machos

Tabela IV: *Uca leptodactyla*. Número mediano de bolas de escavação produzido e tamanho mediano dos caranguejos (Comprimento do cefalotórax –CC mm) amostrados no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Sexo	Número de Bolas de escavação	CC (mm)	Coeficiente de correlação
	Mediana (1 <sup>o</sup> e 3 <sup>o</sup> quartil)	Mediana (1 <sup>o</sup> e 3 <sup>o</sup> quartil)	
Fêmeas	45,0 (25,7; 81,5)	5,6 (4,8; 5,9)	-0,25
Machos	27,0 (15,5; 63,0)	5,7 (4,9; 6,2)	-0,08

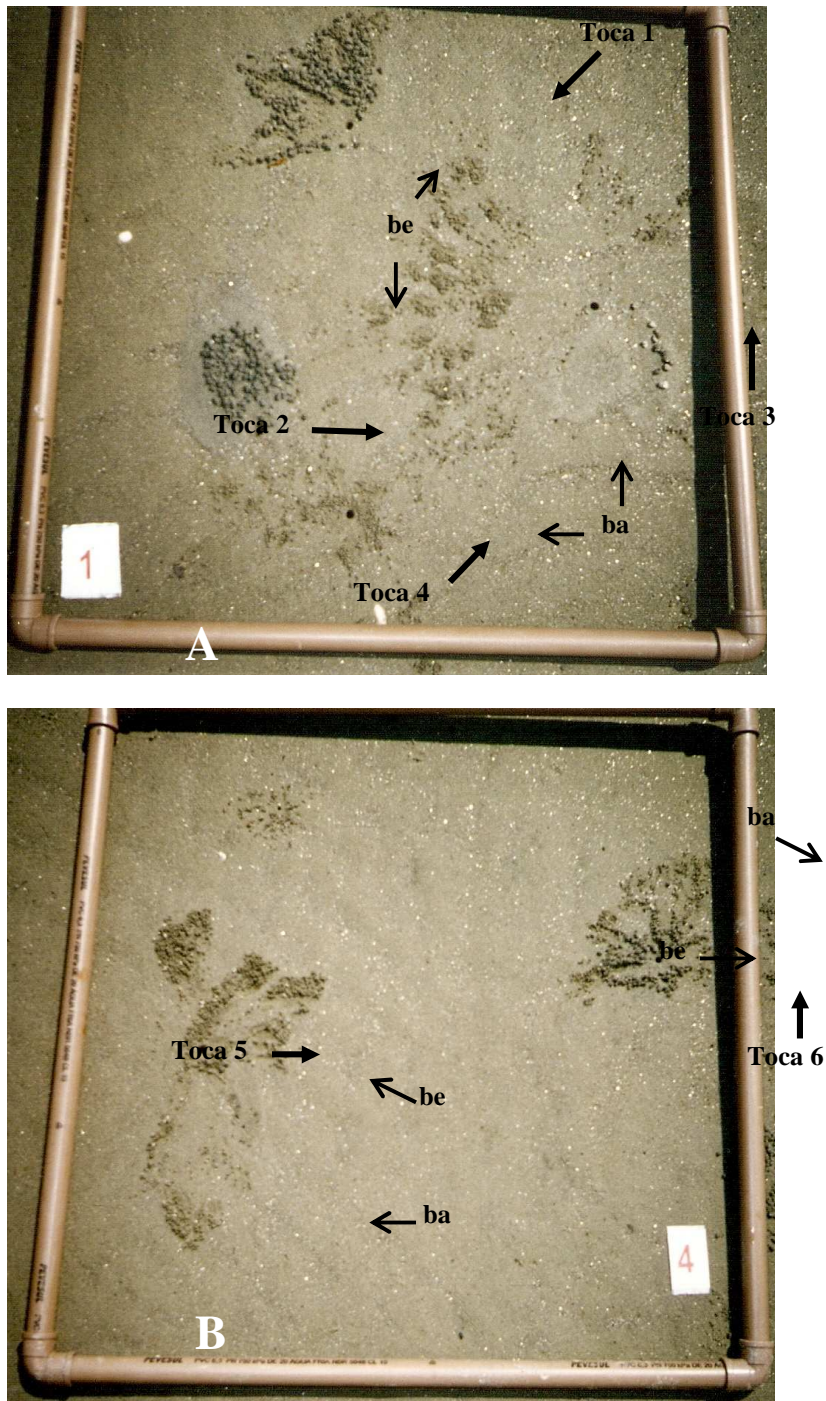


Figura 4: *Uca leptodactyla*. Vista parcial dos quadrados amostrais (50 cm x 50 cm); be= Bolas de escavação; ba= Bolas de alimentação. A= quadrado 1; Toca 1= de caranguejo macho com bolas de escavação dispostas em vários aglomerados; Toca 2= de macho com bolas de escavação dispostas em único aglomerado; Toca 3= de macho com bolas de alimentação em vários aglomerados; Toca 4= de fêmea com bolas de alimentação em vários aglomerados. B= quadrado 4; Toca 5= de fêmea com bolas de escavação dispostas em único aglomerado; Toca 6= de fêmeas com bolas de escavação dispostas em vários aglomerado.

## BOLAS DE ALIMENTAÇÃO

As bolas de alimentação foram verificadas em 223 tocas, das quais 111 eram fêmeas e 112 de machos.

A proporção de tocas com um único aglomerado de bolas de alimentação (N= 70) e com vários aglomerados (N= 153) diferiu significativamente entre fêmeas e machos (Análise de proporções multinomiais,  $p < 0,05$ ; Tabela V).

As fêmeas tenderam a distribuir as bolas de alimentação em vários aglomerados (Análise de proporções multinomiais,  $p < 0,05$ ) em formato radial ao redor da toca (Figura 4 e 5). Entretanto, notou-se que os machos arranjam as bolas tanto em único aglomerado e como em vários, não tendo assim diferenças significativas entre os tipos de aglomerados (Análise de proporções multinomiais,  $p > 0,05$ ; Tabela V) (Figura 4).

Analisando-se as distâncias dos três tipos de aglomerados de bolas de alimentação em relação à abertura da toca de *U. leptodactyla*, verificou-se que existem diferenças significativas entre essas distâncias (Análise de Kruskal-Wallis, complementada por teste de Dunn, N= 218;  $p = 0,000$ ) (Figura 6).

Nas tocas de fêmeas foram registrados bolas de alimentação dispostas em único aglomerado e em vários, do tipo mais próximos e mais distantes. A distância do aglomerado disposto mais distante foi significativamente maior quando comparado com medidas observadas para os agrupamentos mais próximo e único. Para as tocas dos machos também foram observadas as maiores medidas para os aglomerados de bolas de alimentação mais distantes. No entanto, este maior espaço registrado entre as tocas dos caranguejos machos e os aglomerados mais distantes não diferiu significativamente da distância registradas para as bolas arranjadas em um único aglomerado (Análise de Kruskal-Wallis, complementada pelo teste de Dunn,  $p = 0,00$ ) (Tabela VI).

As maiores distâncias entre a abertura da toca e aglomerados de bolas de alimentação foram registradas sempre para os machos de *U. leptodactyla* (teste de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ), embora não tenha sido verificada a existência de diferença significativa entre os agrupamentos dispostos mais distantes produzidos por cada sexo (teste de Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ) (Tabela VI).

Na tabela VII observa-se que as fêmeas de *U. leptodactyla* produziram maior número mediano de bolas de alimentação que os machos (teste de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ), embora não tenha sido registrado diferença significativa entre o tamanho mediano (comprimento do cefalotórax) desses caranguejos e nem entre o tamanho médio das bolas de alimentação produzidas (por fêmeas =  $1,65 \pm 0,39$  mm; e por machos =  $1,77 \pm 0,31$ ) (teste *t*,  $p = 0,31$ ). A produção de bolas e o tamanho de fêmeas e de machos correlacionam-se positivamente, apesar do coeficiente de correlação ter sido menor que 0,5 (Correlação de Spearman,  $p < 0,05$ ) (Tabela VII).

O diâmetro mediano das bolas de alimentação (1,8 [1,6; 2,0]) correlacionaram-se positivamente com a largura (LM = 1,5 [1,2; 1,8]) e o comprimento (CM = 2,4 [1,8; 2,8]) do terceiro maxilípede (Correlação de Spearman,  $N = 33$ ; LM:  $r = 0,79$  e  $p = 0,00$ ; CM:  $r = 0,75$  e  $p = 0,00$ ).

Tabela V: *Uca leptodactyla*. Proporção de tocas com bolas de alimentação, distribuídas em único ou em vários aglomerados, observadas no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Sexo	Proporção de tocas		Análise de proporções multinomiais
	Único aglomerado	Vários aglomerados	
Fêmeas	0,11	0,89	**
Machos	0,52	0,48	ns
Análise de proporções multinomiais	*	*	

\* : difere significativamente entre os sexos dentro do mesmo tipo de distribuição de aglomerado por Análise de proporções multinomiais ( $p < 0,05$ ), \*\*: difere significativamente entre os tipos de aglomerados de bolas de alimentação no mesmo sexo por Análise de proporções multinomiais ( $p < 0,05$ ); e ns: não há diferença significativa (Análise de proporções multinomiais,  $p > 0,05$ ).



Figura 5: *Uca leptodactyla*. Vista externa das toca com bolas de alimentação distribuídas em formato radial.

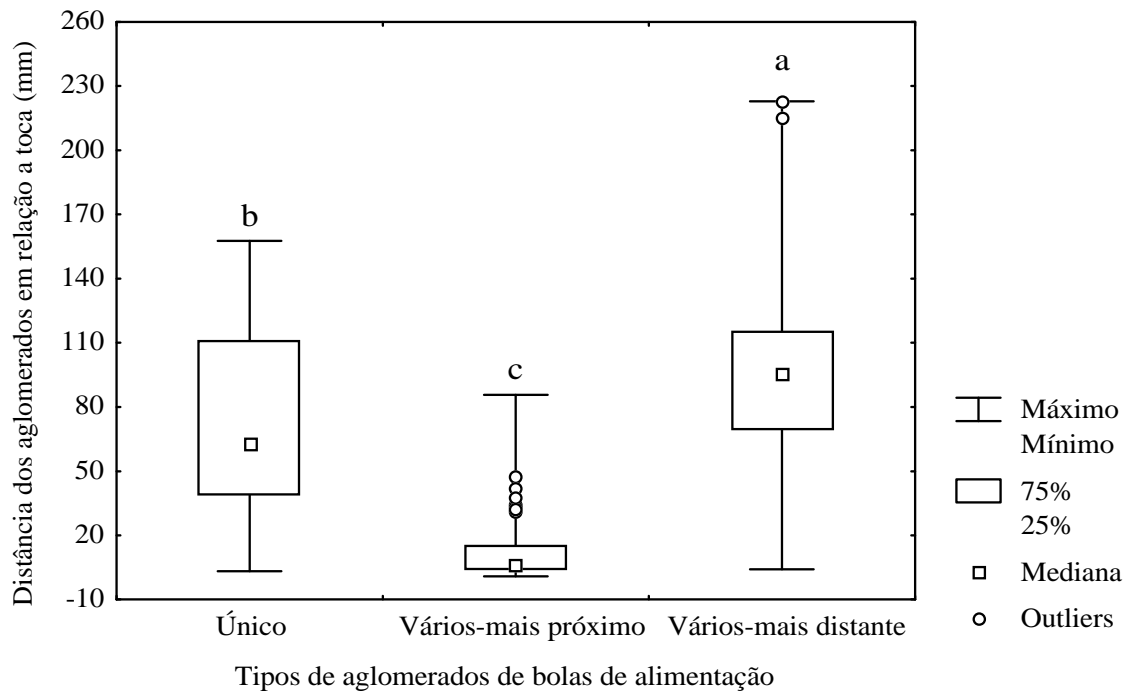


Figura 6: *Uca leptodactyla*. Distância mediana (mm) do centro dos aglomerados de bolas de alimentação em relação à abertura da toca. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de Kruskal-Wallis, complementada pelo teste de Dunn,  $\alpha=0,05$ ).



Tabela VI: *Uca leptodactyla*. Distância mediana e quartis (mm) dos distintos tipos de aglomerados de bolas de alimentação, observada no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Sexo	Tipos de aglomerados		
	Único	Vários	
		Mais próximo	Mais distante
Fêmeas	31,5 (7,5; 61,5) b	4,5 (3,1; 10,4) b	90,0 (60,6; 122,9) a
Machos	68,0 (43,5; 114,9) A	15,6 (7,3; 36,6) B	100,5 (73,2; 113,9) A
Mann-Whitney	*	*	ns

Valores com pelo menos uma letra em comum na linha não diferem significativamente. (Análise de Kruskal-Wallis, complementada por teste de Dunn,  $\alpha= 0,05$ ). \*: difere significativamente entre os sexos dentro de um mesmo tipo de aglomerado; ns: não difere significativamente (Mann-Whitney,  $\alpha= 0,05$ )

Tabela VII: *Uca leptodactyla*. Número mediano de bolas de alimentação produzidas e tamanho mediano dos caranguejos (Comprimento do cefalotórax –CC mm), amostrados no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Sexo	Número de bolas de alimentação	CC (mm)	Coeficiente de correlação
	Mediana (1 <sup>o</sup> e 3 <sup>o</sup> quartil)	Mediana (1 <sup>o</sup> e 3 <sup>o</sup> quartil)	
Fêmeas	154,0 (60,0; 326,0)	5,2 (4,5; 5,8)	0,43
Machos	45,0 (21,0; 223,5)	5,7 (5,1; 6,1)	0,42
Mann-Whitney	*	ns	

\* = difere significativamente número mediano entre os sexos (Análise de Mann-Whitney,  $p<0,05$ ); ns= não significativo

### TAMANHO DA ABERTURA DA TOCA SEM CÚPULA EM SEMICÍRCULO

O diâmetro da toca e comprimento do cefalotórax foram correlacionados positivamente pela correlação de Spearman (N=175;  $r = 0,77$ ;  $p = 0,000$ ).

O teste Mann-Whitney indicou diferença significativa entre o diâmetro mediano da abertura das tocas de fêmeas e machos ( $p < 0,05$ ) (Figura 7), bem como revelou distintos tamanhos dos caranguejos construtores de tais tocas (teste Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ) (Figura 8).

A regressão linear da relação comprimento do cefalotórax e diâmetro da abertura da toca (DT vs CC) foi descrita tanto para fêmeas (DT =  $1,14CC + 1,19$ ;  $r^2 = 0,85$ ; N = 50) como para machos (DT =  $1,10CC + 1,45$ ;  $r^2 = 0,73$ ; N = 125). No entanto, não foi observada diferenças significativa entre tais retas (Análise de Covariância;  $p > 0,05$ ). Desta forma, uma única regressão (DT =  $1,12CC + 1,30$ ;  $r^2 = 0,80$ ; N = 175) foi descrita para a população de *U. leptodactyla* (Figura 9).

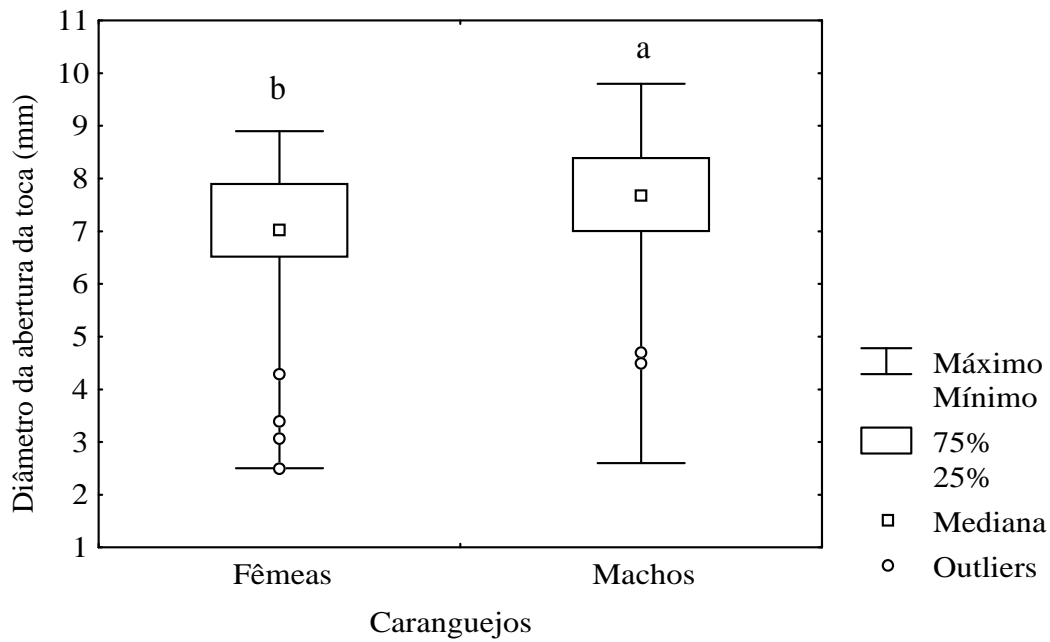


Figura 7: *Uca leptodactyla*. Diâmetro mediano (mm) da abertura das tocas construídas no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (teste Mann-Whitney,  $\alpha=0,05$ ).

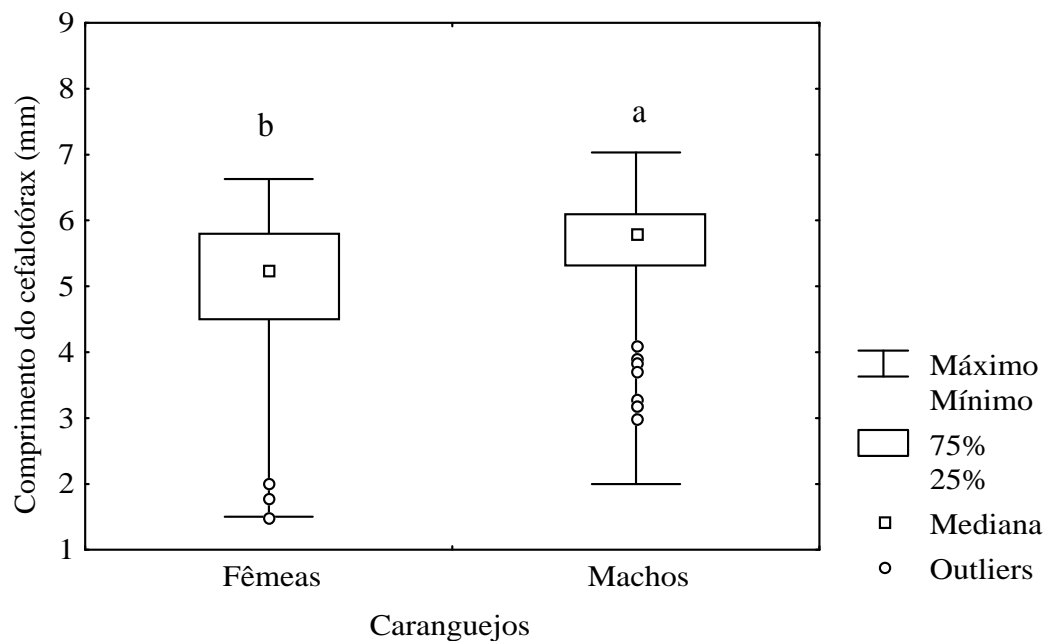


Figura 8: *Uca leptodactyla*. Tamanho mediano (CC-mm) dos caranguejos construtores das tocas submetidas à medida do diâmetro de abertura. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (teste Mann-Whitney,  $\alpha=0,05$ ).

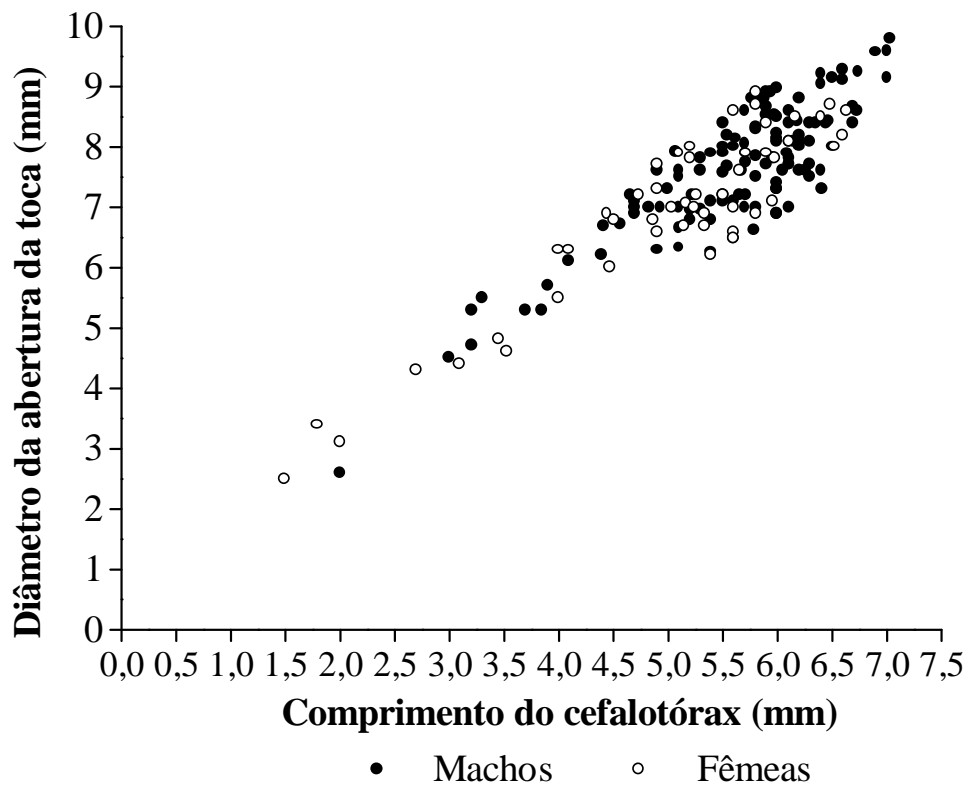


Figura 9: *Uca leptodactyla*. Dispersão de pontos para a relação morfométrica entre o comprimento do cefalotórax de machos e fêmeas e o diâmetro da abertura da toca (DT vs. CC).

## TOCAS COM CÚPULA EM SEMICÍRCULO

As cúpulas em semicírculo foram registradas em 120 tocas. Tais estruturas foram construídas exclusivamente por machos adultos de coloração esbranquiçada brilhante, principalmente, na carapaça. O quelípodo hipertrofiado destes machos o tom amarelo fluorescente predominava. Machos habitantes de tocas não ornamentadas possuíam tom alaranjado no quelípodo hipertrofiado e coloração semelhante ao sedimento, isto é, tom areia nos pereiópodos e carapaça.

O maior registro de tocas com cúpulas por  $m^2$  ocorreu no verão, diferindo significativamente do inverno e primavera. Durante o outono não foi registrada a ocorrência de tocas ornamentadas (Análise de proporções multinomiais,  $\alpha=0,05$ ) (Figura 10).

As tocas com ornamentações foram observadas somente nos períodos de fases de lua cheia e nova (Análise de proporções multinomiais,  $p<0,05$ ). Nas demais fases (minguante e crescente) não foram registradas este tipo de tocas (Figura 11). A proporção de tocas sem e com cúpula em semicírculo analisadas durante a lua cheia diferiu significativamente (Figura 9,  $\chi^2=1,12$ ). Durante as amostragens em lua nova todas as tocas observadas tinham a ornamentação semicircular.

A densidade média de tocas registradas em quadrados com pelo menos uma toca com cúpula semicircular foi de  $21,60 \pm 17,30/m^2$ . Esta densidade média não diferiu significativamente da registrada em quadrados que não possuíam tocas ornamentadas ( $20,40 \pm 15,30/m^2$ ) (teste  $t$ ,  $p=0,7629$ ).

A distância média das tocas mais próximas das tocas com ou sem a cúpula semicircular não diferem significativamente entre si (teste  $t$ ,  $p=0,0759$ ) (Figura 12).

Diante do resultado que, somente machos adultos constroem ornamentação na toca, optou-se analisar do número de caranguejos vizinhos mais próximos somente em tocas de machos adultos com e sem ornamentação. O número de caranguejos vizinhos das distintas categorias demográficas não diferiu significativamente entre tocas de machos adultos com e sem ornamentação (Análise de proporções multinomiais,  $p>0,05$ ) (Tabela VIII). Dos 72,22% dos machos adultos que eram vizinhos mais próximos dos caranguejos construtores de cúpula semicircular, 53,70% possuíam tocas ornamentadas e 18,52% não.

As bolas de escavação das tocas desses machos estavam arranjadas em único aglomerado com distâncias maiores em relação à toca que as distribuídas por machos não construtores de cúpula em semicírculo (Análise de variância, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $N= 77$ ;  $p= 0,000$ ) (Figura 13).

Entre a toca com cúpula e as bolas de escavação produzidas pelo macho construtor foi registrado um espaço vazio, isto é, um espaço limpo sem qualquer sinal de bolas de escavação e/ou alimentação, no qual se observou marcas (ranhuras) no substrato feitas pela ação dos pereiópodos durante a escavação do sedimento, para construção da cúpula em semicírculo (Figura 14). Os machos observados neste estudo posicionavam-se, geralmente, neste espaço vazio, em frente à concavidade da cúpula em semicírculo até o limite de distribuição das bolas de escavação durante a corte e demais interações.

O comprimento do cefalotórax (CC) dos caranguejos machos construtores de ornamentação variou de 4,70 mm a 7,04 mm, com tamanho médio de  $5,97 \pm 0,50$  mm, a largura do cefalotórax (LC) de 7,60 mm a 11,60 mm, média de  $9,83 \pm 0,75$  mm. O diâmetro da abertura das tocas com cúpula oscilou entre 6,00 mm a 11,60 mm ( $8,65 \pm 1,34$  mm); a largura basal das cúpulas em semicírculo (LBC) de 13,20 mm a 21,50 mm ( $17,27 \pm 1,81$  mm) e a altura da cúpula em semicírculo (AG) de 10,52 mm a 13,00 mm ( $14,13 \pm 1,34$  mm). A proporção entre da altura e largura basal da cúpula foi 1:1,12.

Comparando o comprimento do cefalotórax (CC) dos caranguejos machos adultos não construtores de cúpula em semicírculo ( $CC= 5,84 \pm 0,54$  mm) com o CC - mm dos machos construtores ( $CC= 5,97 \pm 0,50$  mm) verificou-se que não houve diferença significativa (teste  $t$ ,  $p= 0,2900$ ). No entanto, o mesmo teste revelou que o diâmetro da abertura das tocas dos machos não construtores ( $DT= 7,88 \pm 0,78$ mm) foi significativamente menor que o diâmetro registrado nas tocas dos construtores ( $DT= 8,65 \pm 1,34$  mm) (teste  $t$ ,  $p= 0,0002$ ).

As relações corpóreas dos caranguejos construtores com as medidas de largura basal e altura das cúpulas em semicírculo que evidenciaram correlações positivas e significativas foram o comprimento do cefalotórax (CC) e largura da base da cúpula (LBC) (Correlação de Spearman,  $N= 100$ ;  $r= 0,81$  e  $p= 0,0000$ ), regressão linear descrita por  $LBC= 3,35CC - 2,71$ ;  $r^2= 0,67$ ; e largura do cefalotórax (LC) e altura da cúpula (AC) (Correlação de Spearman,  $N= 102$ ;  $r= 0,63$  e  $p= 0,0000$ ), regressão linear  $AC= 1,27LC + 1,61$ ;  $r^2= 0,51$  (Figura 15).

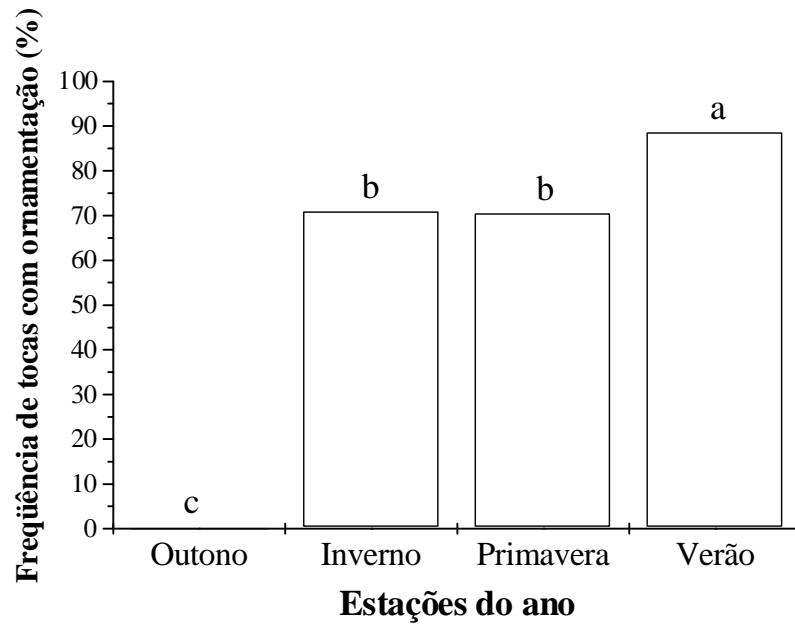


Figura 10: *Uca leptodactyla*. Frequência de tocas ornamentadas (%) registrada por m<sup>2</sup> em cada estação do ano. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de proporções multinomiais,  $\alpha=0,05$ ).

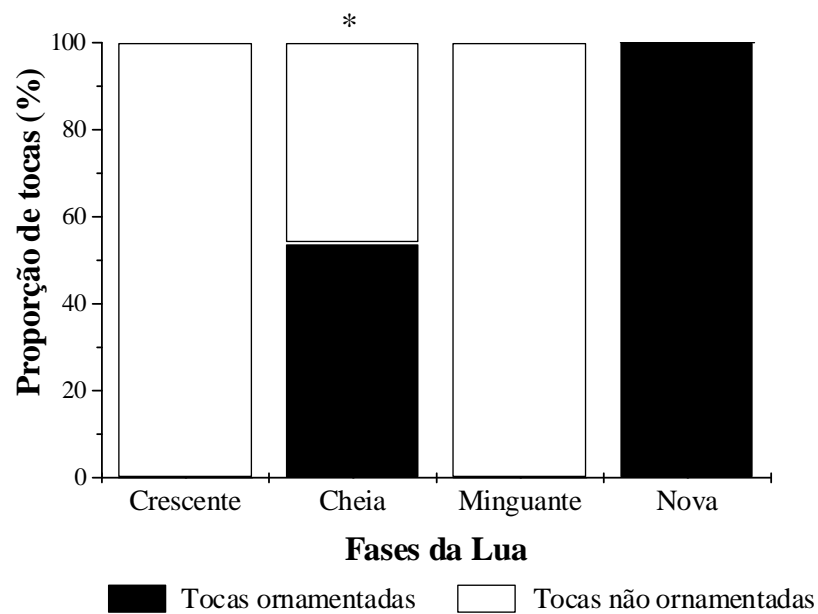


Figura 11: *Uca leptodactyla*. Proporção (%) de tocas amostradas com e sem ornamentação em cada fase da lua. \* = diferença significativa entre a proporção de tocas com e sem cúpulas em semicírculo durante a lua cheia ( $\chi^2 < 3,84$ ).

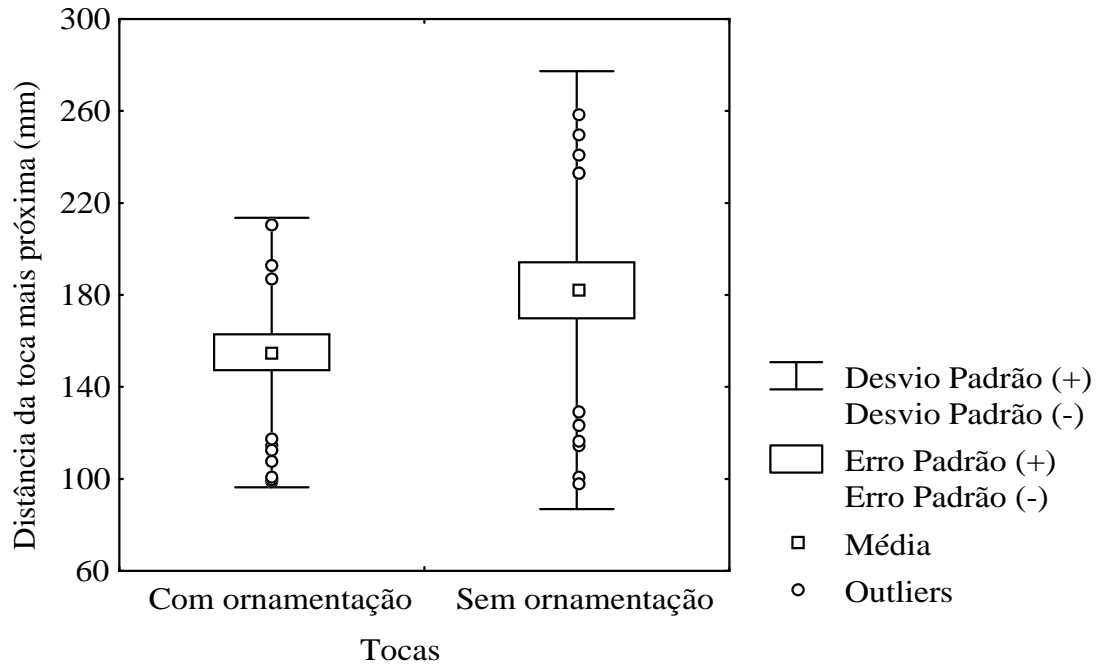


Figura 12: *Uca leptodactyla*. Distância média das tocas mais próximas das tocas com e sem ornamentação, registradas no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim (teste  $t$ ,  $p=0,0759$ ).

Tabela VIII: *Uca leptodactyla*. Proporção de tocas de machos adultos com e sem ornamentação em relação às tocas mais próximas habitadas por distintas categorias demográficas.

Categorias vizinhos	Proporção de tocas de machos adultos dos		Análise de proporções multinomiais
	ípula semicircular		
	Presente	Ausente	
Macho adulto	0,72	0,79	ns
Macho juvenil	0,07	0,05	ns
Fêmea adulta	0,18	0,09	ns
Fêmea juvenil	0,02	0,07	ns

As comparações foram realizadas entre as colunas; ns: não há diferença significativa (Análise de proporções multinomiais,  $\alpha=0,05$ ).



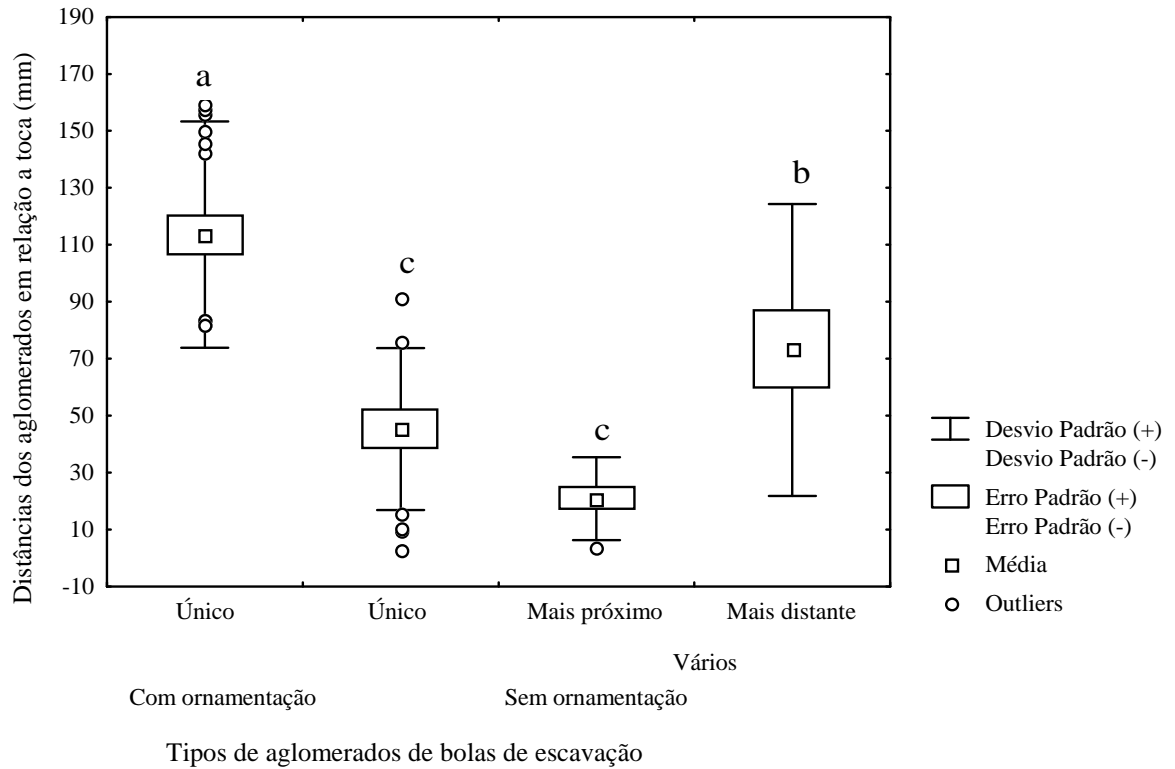


Figura 13: *Uca leptodactyla*. Distância média do centro de aglomerados de bolas de escavação em relação à toca de machos adultos sem e com cúpulas. Barras com pelo menos uma letra em comum não diferem significativamente (Análise de variância, complementado por pelo teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ).

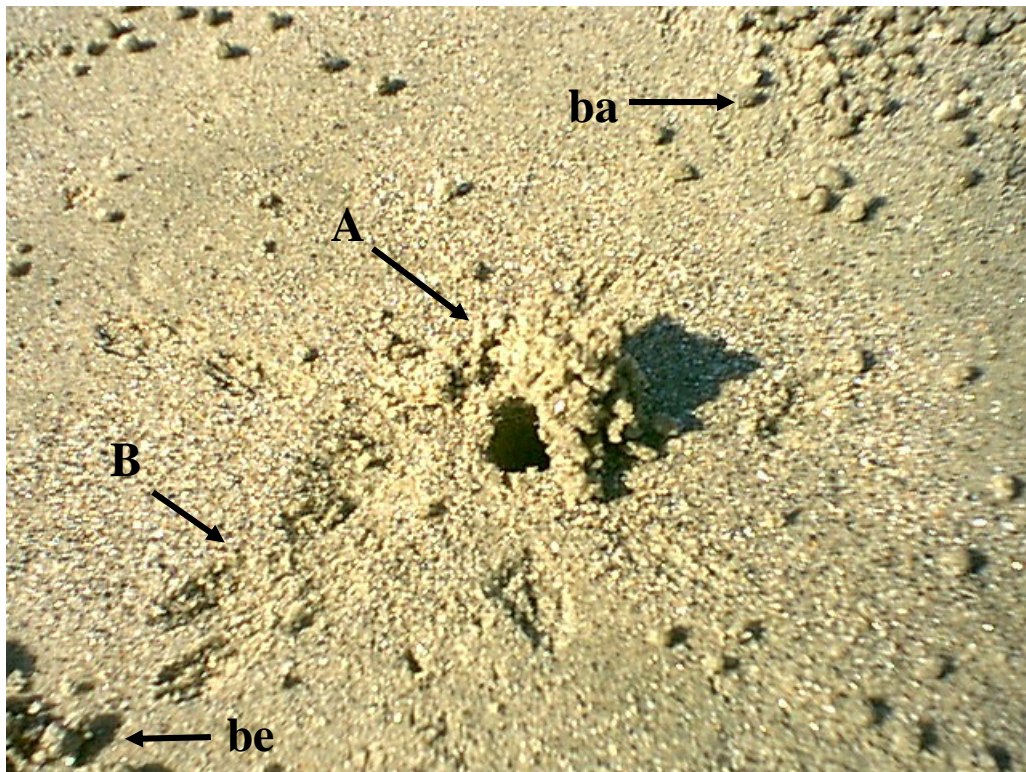


Figura 14: *Uca leptodactyla*. Detalhes da vista externa da toca ornamentada. A: indica a construção finalizada em cúpula semicircular; B: as ranhuras realizadas pelos machos no substrato para a obtenção de sedimento para a construção da ornamentação na área considerada como “Território de aceno”; be: Bolas de escavação e ba: Bolas de alimentação produzidas pelo macho construtor da ornamentação.

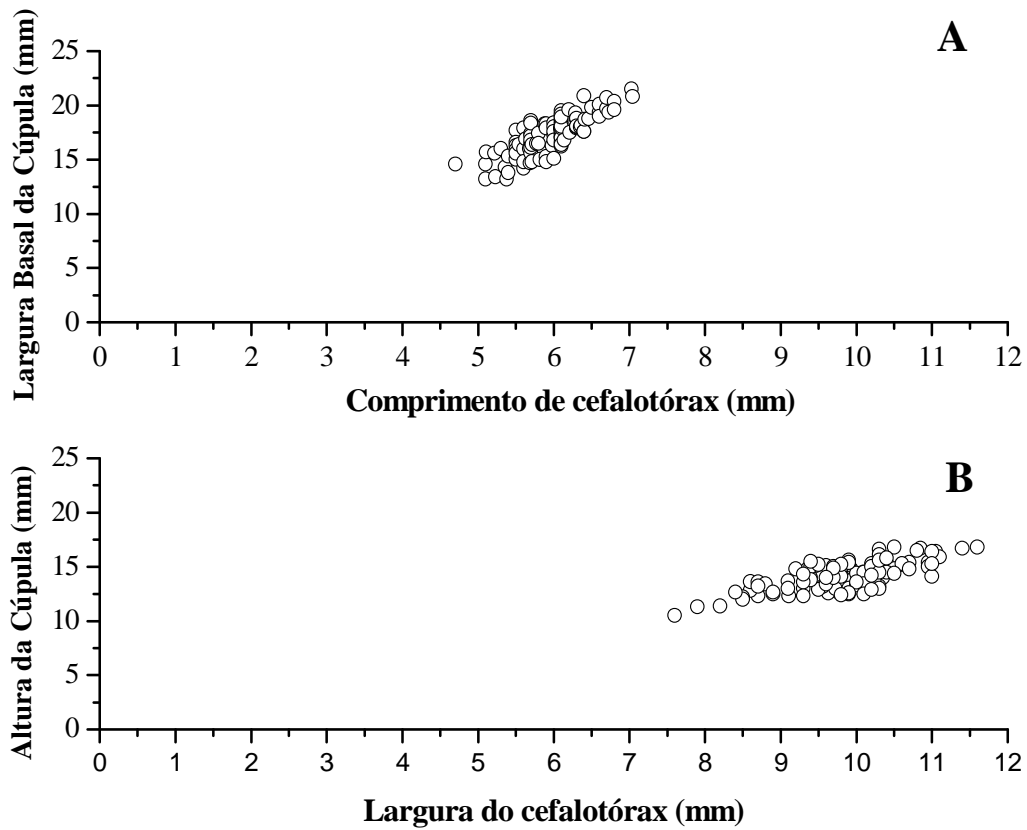


Figura 15: *Uca leptodactyla*. Dispersão de pontos para a relação morfométrica entre (A) o comprimento do cefalotórax e a largura da base da cúpula em semicírculo (LBC vs. CC) e (B) largura do cefalotórax e altura da cúpula em semicírculo (AC vs. LC).

## Discussão

Os caranguejos do gênero *Uca* são conhecidos por suas atividades de construção de tocas e de alimentação durante o período de maré baixa em manguezais, marismas e bancos de areia de todo o mundo. Essas atividades promovem a bioturbação do sedimento com a produção de bolas de escavação de toca trazidas à superfície e com bolas de alimentação, moldadas e descartadas após a extração das partículas orgânicas na cavidade bucal desses caranguejos e, assim, favorecendo a reciclagem de nutrientes nestes ecossistemas (Miller, 1961; Valiela *et al.*, 1974; Wolfrath, 1992 b; Botto & Iribarne, 2000 e Yamaguchi & Ogata, 2000).

As bolas de escavação e alimentação, até recentemente, eram consideradas meros produtos da escavação, reparo das tocas e sobras da alimentação dos caranguejos chama-marés. Entretanto, algumas pesquisas foram realizadas, principalmente, com *Uca tangeri* e *Uca annulipes*, indicando que tais construções têm função comportamental. Oliveira *et al.* (1999) estudando uma população de *U. tangeri* e Burford *et al.* (2001 a) de *U. annulipes* registraram um padrão diferenciado no arranjo das bolas de escavação e produzidas por cada sexo, no qual os machos as distribuem em formato de semicírculo em frente às tocas e as fêmeas formam pequenos aglomerados ao redor da abertura da toca. Wolfrath (1993) observou que as bolas de alimentação de *U. tangeri* são distribuídas por estes caranguejos chama-marés ao redor da toca num raio de aproximadamente de 1m, após 1 a 1,5 h de maré baixa. No presente estudo, as fêmeas de *Uca leptodactyla* distribuem suas bolas de escavação tanto em um único como em vários aglomerados. Enquanto as bolas de alimentação, geralmente, em vários aglomerados em formato radial ao redor da toca, como já descrito por Matthews (1930) e Von Hagen (1972) para esta mesma espécie. Entretanto, os machos tendem a arranjar as bolas de escavação em um único aglomerado, bem como distribuem as de alimentação em único agrupamento, com maior frequência que as fêmeas.

Conforme as análises realizadas, neste trabalho, é evidente a existência de um padrão preferencial por machos no arranjo das bolas de escavação de toca, o que pode ser evidenciado pelos baixos coeficientes de variação (CV) registrados para os machos adultos, tanto em aglomerado único como nos mais próximos da toca e pela distância semelhante registrada desses mesmos aglomerados até as tocas. Desse modo, parece existir uma distância mínima limite para a distribuição das bolas de escavação em um comportamento estereotipado dos machos. Entretanto, para as fêmeas o CV superior a 25% no arranjo das bolas, parece indicar que este realmente seja resultado da escavação das

tocas, enquanto, que para os machos o mesmo envolveria funções adicionais, como de atração da fêmea e qualidade da toca conforme sugerido por Oliveira *et al.* (1999) e Latruffe *et al.* (1999) ambos para *U. tangeri*. Burford *et al.* (2001 c) também encontraram o padrão estereotipado para os machos, quando avaliaram em distintos períodos de maré a distribuição das bolas de escavação de machos de *U. tangeri*, registrando um CV de 17,8%.

Os distintos estilos de produção e distribuição das bolas de escavação registrados para cada sexo foram questionados por Burford *et al.* (2001 b), quando observaram, em estudos prévios, que fêmeas de *U. tangeri* arranjavam as bolas de escavação de forma similar ao arranjo realizado por machos da mesma espécie e decidiram investigar os possíveis motivos da mudança de comportamento dessas fêmeas. Tais pesquisadores verificaram que a distância do arranjo das bolas distribuídas pelas fêmeas era semelhante à distância determinada pelos machos. No entanto, quanto ao número de bolas estas fêmeas, que constroem tocas com estilo de machos, mantêm o padrão de produção encontrado para as fêmeas. Burford *et al.* (2001 b) verificaram que essa variação comportamental, possivelmente, não teria interferência do ciclo lunar, profundidade e densidade das tocas, diferentes tipos de substratos, tamanho e/ou estágio reprodutivo das fêmeas. Desta forma, estes autores sugeriram que a alteração no estilo de arranjo das bolas poderia dificultar a distinção sexual do caranguejo morador da toca e, conseqüentemente, tais fêmeas evitariam serem molestadas pelos machos e reduziriam assim os custos com os machos inconvenientes. O registro de fêmeas de *U. leptodactyla* arranjando as bolas de escavação e de alimentação em único aglomerados como a maioria dos machos, poderia sugerir que essas tendem a realizar o arranjo semelhante ao dos machos pelos mesmos motivos que as fêmeas de *U. tangeri*, porém a afirmativa somente poderia ser comprovada com um estudo experimental, fisiológico e parasitológico das fêmeas, o que não foi realizado neste trabalho.

Durante o processo de corte e acasalamento, as tocas dos caranguejos machos do gênero *Uca* são consideradas o centro do território, o qual é defendido, inicialmente, por sinais acústicos, sinais visuais de ameaça e acenos, realizados pelo quelípodo hipertrofiado. O tamanho da área defendida ao redor da toca varia de acordo com o tamanho de cada espécie, tamanho atingido pelo caranguejo residente da toca, disponibilidade do alimento e grau de adensamento do biótopo (Crane, 1975 e Pope, 2000). Os confrontos entre machos ocorrem em qualquer parte deste território, predominantemente, próximos à abertura da toca ou na fronteira dos territórios entre machos vizinhos. Geralmente, os machos

residentes vencem as lutas com machos intrusos (sem tocas) (Hyat & Salmon, 1978; Jennions & Backwell, 1996 e Latruffe *et al.*, 1999).

As interações agressivas são descritas, principalmente, durante a fase de escavação e reparo da toca. Entretanto, durante a fase de corte o território passa a ter interesse secundário, conseqüentemente, há diminuição dos confrontos e um aumento da intensidade de acenos para conquistar a fêmea (Latruffe *et al.*, 1999 e Burford *et al.*, 2001 c). Oliveira *et al.* (1999) em experimentos removendo as bolas de escavação de *U. tangeri*, verificaram que as mesmas atuam reduzindo os encontros agressivos entre os caranguejos machos e delimitam as áreas territoriais, considerando que os machos distribuem as bolas mais afastadas de suas tocas que as fêmeas. No presente estudo, as bolas de escavação e de alimentação dos machos de *U. leptodactyla*, também, são arranjadas mais distante que as produzidas pelas fêmeas, independente do tipo de aglomerado. Tal comportamento sugere que os machos tenham como objetivo expandir o seu território e, conseqüentemente, tornar-se mais visíveis durante o processo de corte e interações com outros machos, pois de acordo com Oliveira *et al.* (1999), as bolas de escavação não são barreiras visuais entre machos, mas sim barreiras físicas que delimitam o território de cada caranguejo.

As distâncias atingidas no arranjo das bolas de machos e fêmeas de *U. leptodactyla* poderiam ser um indicativo do tamanho do caranguejo produtor. No entanto, neste estudo essa hipótese não seria bem aceita, pois machos e fêmeas possuem tamanhos corpóreos semelhantes e distâncias da distribuição de bolas diferentes, exceto para as bolas de alimentação arranjadas em agrupamentos mais distantes.

O tamanho do caranguejo chama-maré influencia o tamanho da bola de sedimento retirada do interior da toca no momento da escavação e o número de bolas está diretamente relacionado à profundidade da toca. No entanto, os distintos substratos habitados pelos caranguejos afetam o estilo de arranjo das bolas, porém não afetam a distância na qual essas bolas são arranjadas (Burford *et al.*, 2001 b e c). Para *U. leptodactyla*, o tamanho corpóreo das fêmeas pode influenciar o tamanho da bola de escavação. Para os caranguejos machos, essa evidência não foi tão marcante, possivelmente, pela presença da heteroquelia, o que poderia dificultar a formação das bolas de escavação, mesmo estas sendo produzidas e trazidas à superfície pelos pereiópodos do lado contrário à lateralidade do quelípodo hipertrofiado, apesar das bolas produzidas por cada sexo serem consideradas de tamanhos semelhantes. Matthews (1930) descreveu que as bolas de escavação produzidas por *U. leptodactyla* atingem aproximadamente 7,5 milímetros de tamanho e são distribuídas a uma distância de 70 a 100 milímetros. No presente estudo, os valores registrados foram

menores, possivelmente, por diferenças de granulometria, compactação e penetrabilidade nos substratos, o que afeta a capacidade de escavação do caranguejo e conseqüentemente, o estilo e o tamanho das bolas como proposto por Burford *et al.* (2001 b) para *U. tangeri*.

Para muitas espécies de caranguejos, assim como também para os caranguejos chama-marés a decisão de acasalar é tomada pela fêmea, a qual é influenciada por dois fatores: o comportamento de corte, realizado por movimentos repetitivos com o quelípodo hipertrofiado pelos machos e as construções resultantes da escavação do sedimento e arranjos ao redor da entrada da toca. Tais fatores carregam informações a respeito da qualidade do macho e/ou da toca, como profundidade, a qual pode ser assimilada por outros caranguejos (Oliveira & Custódio, 1998; Oliveira *et al.*, 1999 e Latruffe *et al.*, 1999).

A profundidade da toca, geralmente, é considerada uma informação importante, porque tocas que são mais profundas possuem câmaras de incubação, estrutura mais estável durante a subida da maré e um microclima com umidade ou condições de oxigenação favoráveis (Christy, 1982 a e Wolfrath, 1992 a). Conforme Latruffe *et al.* (1999), uma avaliação externa da toca seria vantajosa para as fêmeas, as quais poderiam evitar a entrada na toca e até mesmo uma cópula forçada. Estes autores sugerem que a melhor resposta da fêmea na atividade de escolha perante os indicativos de qualidade da toca é provocada por uma interação entre tamanho do quelípodo hipertrofiado do macho, taxa de movimento de corte com o quelípodo, distância e número de bolas de escavação, sem a necessidade de entrar na toca do mesmo. Oliveira *et al.* (1999) observaram experimentalmente que machos com diferentes números de bolas de escavação recebem o mesmo número de visitas por fêmeas, e que essa informação (número das bolas de escavação) não é utilizada isoladamente pela fêmea na escolha de um parceiro, mas sim pela interação dos fatores como movimento de corte pelo quelípodo, tamanho do quelípodo, presença ou ausência e distância das bolas de escavação, corroborando com as sugestões de Latruffe *et al.* (1999).

O número e o tamanho de bolas de escavação produzidas por *U. leptodactyla* não podem ser considerados indicativos na diferenciação sexual do construtor da toca e de qualidade em termos de profundidade, pois o número e tamanho de bolas não diferiram entre os sexos e o número não foi correlacionado positivamente com o tamanho dos caranguejos. Desta forma, para as fêmeas, provavelmente, não seria viável distinguir pelo número de bolas de escavação se a toca é habitada por um macho ou por outra fêmea, e nem avaliar o tamanho do caranguejo construtor da toca. Tal distinção poderia ser

influenciada pela distância das bolas de escavação, bem como pelas bolas de alimentação, considerando que os machos sempre dispõem seus produtos de escavação e alimentação mais afastados que as fêmeas, independente do tipo de aglomerado, em conjunto com os movimentos de corte.

Assim como as demais espécies do gênero, *U. leptodactyla* também se alimenta extraindo os nutrientes nas primeiras camadas de substrato utilizando os quelípodos menores durante o período de maré baixa. Na cavidade bucal as partículas orgânicas são sorteadas e ingeridas e as partículas inorgânicas (sedimentares) são devolvidas ao ambiente no formato de bolas de alimentação (Miller, 1961). A hipertrofia de um dos quelípodos dos machos é considerada uma desvantagem na obtenção de alimento e vantajosa durante o processo de corte e interações de combate e defesa do território (Christy & Salmon, 1984; Jennions & Backwell, 1996 e Yamaguchi & Ogata, 2000).

Conforme Caravello & Cameron (1987), os caranguejos machos e fêmeas da espécie *Uca panacea* têm a mesma capacidade de extração de alimento do substrato e produzem número de bolas de alimentação semelhantes. Além disso, estes autores relatam que os caranguejos machos ingerem uma quantidade de matéria orgânica equivalente à ingerida pelas fêmeas, o que poderia ser compensado por diferenças morfológicas e/ou comportamentais entre os sexos. Os machos de *U. panacea* observados possuíam o dátilo do quelípodo menor mais longo e realizavam movimentos mais rápidos com esse quelípodo que as fêmeas, além de realizar a atividade alimentar em áreas mais ricas em nutrientes e por mais tempo. Valiela *et al.* (1974) concluíram que machos e fêmeas de *Uca pugnax*, também, produzem quantidades similares de bolas de alimentação e ingerem quantidades semelhantes de alimento. Yamaguchi (2000), avaliando as diferenças sexuais quanto à alimentação de *Uca lactea*, registrou que a frequência de movimentação do quelípodo alimentar destes caranguejos chama-marés machos durante a condução de substrato até a região bucal era menor que a verificada para as fêmeas. Entretanto, os quelípodos destes machos eram 10% mais largos e mais longos que os quelípodos das fêmeas, sendo capaz de suportar uma maior quantidade de sedimento, compensando assim a hipertrofia e a menor frequência de movimentos com o quelípodo alimentar. Yamaguchi & Ogata (2000) registraram semelhanças morfológicas entre os sexos no segundo par de maxilípedes de *U. lactea*, quanto ao tamanho e número de cerdas. Colpo (2005) analisou a morfologia dos quelípodos alimentares e do segundo par de maxilípedes de nove espécies de *Uca*, incluindo *U. leptodactyla*. Para esta espécie, essa autora registrou crescimento isométrico similar dos quelípodos alimentares com medidas proporcionais entre altura e



comprimento desses apêndices, o que implicaria numa capacidade de condução de alimento até a boca similar entre os sexos de *U. leptodactyla*. A mesma autora ainda registrou que o número de cerdas presentes no segundo par de maxilípedes foi, também, semelhante entre machos e fêmeas desta espécie, indicando que ambos os sexos teriam capacidade de extração do alimento dentre os grãos inorgânicos de sedimento equivalente. Tais resultados sugeriram que as características morfológicas avaliadas parecem não compensar a desvantagem do uso somente de um quelípodo pelos machos.

Avaliando as bolas de alimentação produzidas por *U. leptodactyla* durante a realização deste estudo, verificou-se que as fêmeas produziram maior número de bolas do que os machos, porém com tamanhos similares. Considerando as morfologias semelhantes registradas por Colpo (2005) e que as amostragens foram realizadas durante o período de maré baixa e em quadrados (onde eram coletados os caranguejos sem a discriminação do sexo), machos e fêmeas tiveram teoricamente o mesmo tempo de exposição de maré baixa para suas atividades, a diferença encontrada pode estar relacionada ao tempo gasto pelos machos para a realização de corte e interações com outros machos, como confrontos, defesa da toca e do território.

O tamanho corpóreo de *U. leptodactyla* e a produção das bolas de alimentação foram correlacionados positivamente, podendo indicar que a capacidade de alimentação é influenciada pelo tamanho do caranguejo. Assim como, o tamanho das bolas pode ser proporcional ao tamanho do terceiro maxilípede. Robertson & Pfeiffer (1982), estudando populações dos caranguejos ocipodídeos *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) e *Uca pugilator*, verificaram que o tamanho da área bucal destes caranguejos determina o tamanho das bolas de alimentação produzidas e que a taxa de alimentação depende, também, de fatores como temperatura, umidade e composição do substrato e das condições fisiológicas requeridas por cada espécie.

As tocas dos caranguejos são consideradas local de refúgio e proteção contra predadores potenciais e de condições ambientais adversas, sendo utilizadas para muda, acasalamento, incubação dos ovos, recrutamento dos juvenis e umedecer as brânquias durante a maré baixa (Bliss, 1968, Atkinson & Taylor, 1988 e Wolfrath, 1992 a). Alguns estudos de estimativas populacionais de caranguejos chama-marés avaliaram a densidade e o tamanho da abertura das tocas (Mouton & Felder, 1996; Nobbs & McGuinness, 1999 e Macia *et al.*, 2001). Entretanto, Macia *et al.* (2001), comparando técnicas para estimar a densidade populacional de *U. annulipes*, constataram que a contagem de tocas pode

superestimar a população em até 25%, devido o fato de existir tocas inabitadas e/ou tocas com duas aberturas.

Outras estimativas como influências na composição química e estrutural no ambiente estuarino e tamanho dos caranguejos de uma população podem ser verificadas pela avaliação do tamanho da toca dos caranguejos. Wolfrath (1992 a) avaliou o volume e área da parede interna das tocas de *U. tangeri* pela mensuração do diâmetro da abertura externa e comprimento da toca, constatando que a atividade de escavação é um processo considerado perturbador do sedimento do Ria Formosa em Portugal, favorecendo a oxigenação do solo e reciclagem de nutrientes. De acordo com Takeda & Kurihara (1987), as dimensões das tocas dos Brachyura, principalmente, o diâmetro da toca pode expressar informações sobre o tamanho corpóreo dos construtores. Takeda *et al.* (1996) estudaram as distintas estruturas da toca construídas pelo ocipodídeo *Dotilla myctiroides* (Milne-Edwards, 1852) e verificaram que tocas com “igloo” e verticais são construídas em comportamentos de escavação diferentes e que ambas são diretamente influenciadas pelo tamanho corpóreo do caranguejo construtor. Alberto & Fontoura (1999) utilizaram censo indireto pela contagem de tocas para analisar a distribuição e estrutura etária do ocipodídeo de *O. quadrata*, devido à existência da relação entre a largura do cefalotórax e o diâmetro da toca. Lourenço *et al.* (2000) revelaram distintas relações entre o comprimento do cefalotórax dos caranguejos e o diâmetro das galerias para machos e fêmeas de *U. tangeri*, apesar de não terem encontrado diferenças entre o tamanho desses caranguejos. Estes autores concluíram que os machos possuem tocas maiores que as fêmeas devido à presença do quelípodo hipertrofiado e comportamentos diferenciados para cada sexo, e sugeriram que a relação favoreceria o estudo populacional sem a necessidade de capturar os caranguejos e/ou provocar interferências no habitat deste caranguejo chama-maré, em Portugal. Relação entre caranguejos pertencentes ao gênero *Uca* e diâmetro da toca, também, foi registrada por Burford *et al.* (2001 c) e por Takeda & Murai (2003). Machos e fêmeas de *U. leptodactyla* avaliados no presente estudo, que tiveram suas tocas medidas quanto ao diâmetro, apesar de possuírem tamanhos corpóreos e diâmetro de tocas distintos, foram correlacionados positivamente e expressam apenas uma regressão descrita para a população. Considerando tal fato, sugere-se que algumas características das populações de *U. leptodactyla* podem ser estimadas pela mensuração das tocas, como taxas de recrutamento, tamanhos dos caranguejos e estrutura etária. Entretanto, os aspectos que se referem à proporção sexual, não devem ser tratados com essa técnica, pois podem ser

duvidosos pela ausência de um modelo de regressão para cada sexo e tamanho da abertura das tocas dos machos e das fêmeas se sobrepõe em algumas dimensões.

Durante o período reprodutivo dos caranguejos chama-marés há registros de alterações morfológicas e comportamentais, principalmente, para os machos, os quais alteram sua cor, aumentam a intensidade dos acenos, modificam o padrão dos movimentos de aceno com o quelípodo hipertrofiado, constroem tocas diferenciadas com câmaras terminais, ornamentações e inclinação da toca que facilita a entrada (Yamaguchi, 1971; Zucker, 1974; Crane, 1975; Salmon, 1984; Takeda, 2006 e Yamaguchi *et al.*, 2006). Yamaguchi (1971) avaliando o comportamento reprodutivo de *U. lactea*, verificou que a periodicidade reprodutiva foi intimamente relacionada com a atividade dos caranguejos na superfície, com a cópula no interior da toca e com a construção de ornamentação na entrada da toca dos machos, o que ocorreu num intervalo de 14 a 15 dias. Entretanto, o número de caranguejos ativos desta espécie e de tocas ornamentadas variaram, também, de acordo com a temperatura, insolação, chuva e ciclo de maré. Zucker (1974) identificou que durante o período reprodutivo e processo de corte os caranguejos machos de *Uca terpsichores* tornam-se brancos brilhantes e constroem ornamentações na abertura de suas tocas. Crane (1975) complementa relatando que machos de algumas espécies de *Uca* possuem a capacidade de alterar a cor de seu corpo em alguns minutos depois de uma luta com outro macho ou após a captura durante um trabalho de pesquisa, além dos motivos reprodutivos. Zucker (1986), observando quatro espécies de *Uca* do subgênero *Celuca*, relatou que *Uca musica terpsichores* e *Uca latimanus* durante a atividade de corte constroem cúpula em semicírculo e alteram sua cor críptica para um tom branco brilhante. Greenspan (1982), monitorando alguns aspectos reprodutivos de *U. pugnax*, observou que caranguejos machos em atividade de corte, tocas ornamentadas, fêmeas com o opérculo do gonóporo descalcificado e fêmeas ovígeras ocorrem durante as fases da lua nova e cheia, classificando o ciclo reprodutivo como semilunar, com picos próximos a maré de sítigia. Murai *et al.* (1982) descreveram que as fêmeas de *Uca vocans* (Linnaeus, 1758) ficam mais claras durante o período reprodutivo e peregrinam no marisma, sugerindo que tal característica seria uma maneira de indicar a receptividade reprodutiva e desencorajar a corte de machos de menor porte. Christy (1988) detectou que o pico máximo de ornamentações na toca de *Uca beebei* ocorre em baixa mar de maré de sítigia tanto em lua nova como em cheia. No entanto, não constatou sincronia entre os fatores de construção de pilares, corte e ciclo semilunar, apesar das fêmeas terem postura e incubação dos ovos caracterizados como ciclo semilunar. Zeil & Hofmann (2001) identificaram que as cores da

carapaça dos caranguejos machos e fêmeas de *Uca vomeris* Mc Neill, 1920, principalmente, nos tons branco e azul contrastam com o substrato do marisma e que esses caranguejos são capazes de alterar sua cor em alguns minutos. Christy *et al.* (2001) registraram que a corte e construção de cúpulas semicircular nas tocas dos machos de *Uca musica* ocorrem bissemanalmente com picos próximo as fases da lua nova e cheia. Estes autores relataram também que os machos construtores de cúpulas em semicírculo tornam-se brancos e brilhantes no período de maré baixa durante a construção. Tais machos construtores passam maior parte do tempo da maré baixa cortejando as fêmeas e pouco tempo se alimentando. Christy *et al.* (2002) sugeriram que a cúpula em semicírculo, a coloração branca brilhante dos machos de *U. musica*, acenos enérgicos com o quelípodo hipertrofiado e outros movimentos contribuíram para o sucesso reprodutivo destes machos. Kim *et al.* (2004), recentemente, registraram que os machos de *U. lactea* começam a construção das cúpulas com formato de semicírculo no início do período reprodutivo em presença da fêmea e ressaltaram o uso da ornamentação como um sinal sexual.

O período reprodutivo da população de *U. leptodactyla* no estuário de Ubatumirim foi registrado como contínuo com registro de fêmeas ovígeras em todas as estações do ano, com menor proporção de ovígeras no verão. Entretanto, tais fêmeas encontradas nesta estação possuíam maior fecundidade que as das demais estações (Cardoso, 2003 e Figueira *et al.*, 2003). Os machos adultos esbranquiçados de *U. leptodactyla* construíram as tocas com ornamentação em formato de cúpula semicircular no período de lua nova e cheia durante todas as estações, exceto no outono. A maior proporção de tocas ornamentadas foi registrada no verão. Comparando com os resultados obtidos por Cardoso (2003) e Figueira *et al.* (2003) e, ainda, corroborando com os demais autores que registraram a sincronia reprodutiva com a alteração da cor do caranguejo e construção de ornamentações, supõe-se que a coloração branca dos machos de *U. leptodactyla* (exclusivamente registrada em adultos e construtores) e as cúpulas em semicírculo sejam um indicativo da disponibilidade reprodutiva destes machos em ciclo semilunar. O verão pode ser considerado a estação de maiores investimentos na reprodução, tanto em atração da fêmea como pela maior fecundidade registrada.

Crane (1975) já havia descrito que durante a atividade reprodutiva a cada maré baixa os machos de *U. leptodactyla* exibem um branqueamento, geralmente, em toda a carapaça e que se estende para todos os apêndices. Tal fase branca é algumas vezes precedida por um estágio de tom amarelo, o qual escala da cor laranja a limão claro. A alteração da cor dos machos de *U. leptodactyla* para claros e brilhantes quando em presença da fêmea foi

descrita por Von Hagen (1972). Christy & Salmon (1991) relataram que machos de caranguejo chama-maré de frente larga, na qual *U. leptodactyla* está inclusa conforme a classificação proposta por Crane (1975), exibem atividade reprodutiva em ciclo semilunar e ficam com tons claros no corpo, lutam, cortejam e defendem sua toca reprodutiva. Esse período coincide com a receptividade sexual das fêmeas, as quais são atraídas para o interior da toca do macho, na qual acontecerá o acasalamento.

De acordo com Christy & Salmon (1991), assim que a fêmea das espécies de *Uca* classificadas como de frente larga entra na toca do macho, ele constrói um tampão (“plug”) de sedimento no canal da toca, que leva ao exterior. Desta maneira, o casal permanece junto no interior da toca por um período que pode variar de um a três dias. Após o acasalamento e postura dos ovos pela fêmea, o macho abre a toca e sai para a superfície. A fêmea permanecerá no interior da toca incubando os ovos, sem se alimentar por aproximadamente duas semanas até o momento da eclosão larval, o que ocorre em sincronia com o ciclo de maré de sizígia, isto é, marés de maior amplitude que favorecem a exportação das larvas para o mar. Desta forma, uma fêmea fecundada no primeiro ciclo semilunar do macho, só estará receptiva no próximo mês, caracterizando para as fêmeas um ciclo lunar (Christy, 1982 b; Salmon, 1984; Salmon *et al.*, 1986; Paula, 1989; O’Connor, 1991 e Christy & Salmon, 1991).

As ornamentações construídas nas tocas por caranguejos machos de chama-maré atuam como um atrativo visual para as fêmeas durante o processo de corte no período reprodutivo (Yamaguchi, 1971). Cúpulas em semicírculo, chaminés e outros objetos verticais são considerados mais atrativos para os caranguejos que os objetos horizontais junto ao substrato, sendo que as cúpulas em semicírculo formam uma imagem de contraste escuro vertical na linha do horizonte de tom claro, favorecendo a aproximação das fêmeas (Christy *et al.*, 2001). Tais evidências foram relatadas também por Crane (1975), esta autora sugere que os objetos escuros verticais seriam mecanismo de atração da fêmea mais eficazes do que objetos claros e planos ao substrato. Desta maneira, a concavidade registrada na cúpula em semicírculo construída pelos caranguejos chama-marés machos favorece atração da fêmea por gerar um efeito escuro e vertical no substrato. Além de ser considerado como um posto guia seguro para estas fêmeas como proposto por Landgdon & Herrnkind (1985).

Layne (1998), experimentalmente, avaliando o comportamento de estímulo visual de fuga de *U. pugilator* em relação a um possível predador, evidenciou que objetos escuros em superfície clara foram mais efetivos para provocar o escape dos caranguejos que os

claros na superfície de tom escuro do ambiente estuarino. Essa combinação, objeto de tom claro sobre o substrato escuro, causou uma menor taxa de fuga desse caranguejo, indicando que os objetos claros não foram compreendidos como predadores. Facilitando, assim, a diferenciação de um predador e um caranguejo conspecífico no ângulo de visão de acima de 20° e abaixo dos olhos no nível do horizonte (Land & Layne, 1995 e Layne, 1998).

Christy *et al.* (2003 b) testaram a influência das cúpulas em semicírculo construídas pelos caranguejos machos da espécie *U. musica* e de diferentes objetos de tons escuro e claro simulando a ornamentação na atividade de escolha das fêmeas pelo macho para acasalar e verificaram que fêmeas aproximaram-se com maior frequência de tocas de machos que tinham ornamentação de tons escuro, independente dessas serem construídas ou experimentais. A menor incidência de visitas às tocas foi registrada naquelas que possuíam ornamentação experimental de tom claro, assim estes autores concluíram que o pobre contraste dos objetos claros nos bancos de areia e o melhor contraste dos escuros afetam a escolha de companheiro pelas fêmeas. Takeda (2006) relata diferenças comportamentais em machos de *Uca perplexa*, evidenciando que os caranguejos podem discriminar cores ou luminosidade. Fatores estes que atuam como um sinal visual, promovem modificações em atitudes e movimento com o quelípodo maior. Nesta mesma pesquisa o autor verificou que fêmeas mais claras, que caminham no substrato escuro do marisma, foram cortejadas com maior frequência. Desta forma, a cor clara pode ser um indicativo para os machos da disponibilidade reprodutiva da fêmea.

A cúpula em semicírculo construída por *U. leptodactyla* é da cor do substrato, areia clara, a concavidade da cúpula gera sombra que pode ser identificada pelos demais caranguejos como um objeto escuro, o que conforme Layne (1998) provocaria um sinal de alerta. No entanto, os caranguejos machos construtores da cúpula, registrados neste estudo, apresentavam coloração branca, principalmente, na carapaça, os quais durante a corte e demais interações posicionam-se em frente da concavidade da cúpula gerando, possivelmente, um contraste claro no fundo escuro. Conseqüentemente, sendo reconhecidos como caranguejo e não um predador, podendo assim aumentar a chance de ser reconhecido pelos caranguejos vizinhos e aceito pelas fêmeas. De acordo com Christy *et al.* (2003 b), objetos claros em bancos de areia são de menor interesse às fêmeas. Desta forma, para a população de *U. leptodactyla*, a construção de ornamentação pelos caranguejos machos, a alteração de cor destes machos, o comportamento de posicionar-se em frente da concavidade das cúpulas podem ser vantajoso, pois favoreceria sua visualização pela fêmea e, conseqüentemente, aumentando as chances de ser escolhido e

ter sucesso reprodutivo. Pode-se supor que a ornamentação construída por *U. leptodactyla* atue como um sinal visual nas interações comportamentais entre machos e fêmeas. Von Hagen (1972) mencionou, também, que as cúpulas semicirculares de *U. leptodactyla* poderiam ser consideradas como um posto guia para auxiliar os machos a retornar a toca durante a corte.

Crane (1975) sugeriu que as ornamentações do tipo pilares e cúpulas semicirculares são sinalizações da presença do caranguejo macho no ambiente, os quais são potencialmente capazes de acasalar. Christy (1988) descreveu que os caranguejos machos de *Uca musica* construtores de ornamentação ficam visualmente mais destacados que os demais machos. Estes caranguejos construtores são menos agressivos, passam a maior parte do tempo de exposição em frente sua cúpula semicircular cortejando e, ainda defendem uma área equivalente à metade da área dos machos sem cúpula. Este autor sugeriu que a ornamentação seria um sinal físico e guia que aumenta a probabilidade dos machos serem escolhidos pelas fêmeas receptivas sexualmente.

Além da cor e luminosidade, o aceno realizado com o quelípodo hipertrofiado (“waving”) favorece os caranguejos machos de *U. perplexa* junto à ornamentação da toca, pois como os caranguejos são capazes de observar objetos acima do nível dos olhos pedunculados, esse movimento pode favorecer os machos durante o processo de corte. Machos menores podem ser confundidos com machos de tamanho maior, durante o ato de levantarem mais alto seu quelípodo (Murai & Backwell, 2005 e Takeda, 2006). Conforme Land & Layne (1995), o movimento de aceno com o quelípodo hipertrofiado realizado pelos caranguejos machos de *U. pugilator* invade a zona de visão referente a de visualização do predador. Tal movimento faz com que a fêmea que estava caminhando, pare, mas não corra para longe (ficando quase imóvel), sendo assim o primeiro sinal de presença do macho não seria ignorado. Assim, o macho inicia a segunda etapa, na qual ele corre com os quelípodos posicionados para baixo em direção da fêmea e tenta encorajá-la a entrar em sua toca e, posteriormente, redimensionando a atividade de aceno. Christy & Kreuster (1997) *apud* Layne (1998) revelaram que o macho de *U. musica*, algumas vezes, pode perseguir a fêmea, induzindo que a mesma visite a sua toca. Esses autores registraram que os machos realizam um alto e, incomum, súbito movimento com o quelípodo hipertrofiado e, alternativamente, constroem cúpula em formato semicircular na entrada de suas tocas e sobem nesta ornamentação. Ambos comportamentos sugeriram que têm o efeito de amedrontar as fêmeas de *U. musica*, fazendo com que as fêmeas entrem nas tocas dos machos e, conseqüentemente, o mesmo tendo sucesso reprodutivo com essas fêmeas.

De acordo com Christy (1995), tais comportamentos caracterizam uma armadilha sensorial, na qual o macho explora o sistema sensorial da fêmea, que foi desenvolvido para identificar a presença e a ausência do predador, assim o macho intencionalmente mímico a esse comportamento de predação aumenta o seu sucesso reprodutivo. Christy *et al.* (2003 a), avaliando a resposta de orientação de *U. musica* e *U. beebei* na simulação da predação, verificaram que as fêmeas preferem durante a fuga abrigar-se em toca com cúpula semicircular. Estes autores sugeriram que a proteção fornecida pelas tocas ornamentadas tende a diminuir o risco de predação pela facilidade de orientação até o abrigo (toca). Machos de *U. musica* podem ser beneficiados pelo uso de uma armadilha sensorial, ao acenar mais alto com o quelípodo hipertrofiado simulando o predador. Desta maneira, as cúpulas em semicírculo seriam atrativas para fêmeas receptivas por fornecerem segurança contra o predador, independente da procura de um parceiro para acasalar, as quais interpretam a ornamentação como redução do risco de predação.

Yamaguchi *et al.* (2006), avaliando a construção das cúpulas semicirculares e o uso do território de *U. lactea*, sugeriram que a ornamentação pode ser usada como uma orientação da localização precisa da toca, principalmente durante a corte. O caranguejo macho, quando visualiza uma fêmea caminhando e se alimentando no substrato (“fêmea andarilha”), realiza movimentos com o quelípodo maior, posteriormente, abandona seu território junto à toca e vai em direção dessa fêmea. Quando a fêmea mostra interesse por um determinado macho, ele retorna a sua toca orientado pela ornamentação e a fêmea o segue. O macho entra rapidamente e sai da toca na tentativa de encorajar a fêmea a entrar. Neste intervalo, que o macho está no interior de sua toca, a ornamentação serviria como um guia visual para a fêmea saber o local exato da entrada da toca. Acredita-se que a fêmea é atraída, primeiramente, pelos acenos vigorosos do macho e não, pela ornamentação.

Conforme Zuker (1974), os machos de *U. terpsichores* defendem toda a área ao redor da toca (360°) num raio de 7 a 10 cm. Os machos que constroem cúpula semicircular na abertura da toca delimitam suas atividades à frente da concavidade da ornamentação, numa área de 180°. Christy (1988) também relata a mesma configuração de território de caranguejos machos de *U. musica* construtores e não construtores de ornamentações. Ambos autores citados relatam que a densidade das tocas com cúpula semicircular é proporcional ao número de caranguejos realizando corte e diminuem a taxa de agressividade entre os machos vizinhos.



Yamaguchi *et al.* (2006), descreveu que os caranguejos machos de *U. lactea* alimentam-se e realizam os acenos com quelípodo hipertrofiado numa área delimitada ao redor de sua toca, essa área pode variar de acordo com a atividade de construção da ornamentação. Machos com cúpula semicircular realizam suas atividades na área em frente da ornamentação e, dificilmente, direcionam-se para a parte de trás, sendo que gastam a maior parte do tempo acenando e pouco tempo se alimentando. Conforme estes autores, o território do macho construtor é uma área sempre livre de bolas de escavação ou de alimentação, de pedaços de conchas e de partículas grosseiras, caracterizada como uma área limpa, com ranhuras feitas pelos pereiópodos durante a escavação do sedimento para a construção da ornamentação e denominada pelos estes autores como “Território de Aceno” (“*Waving Ground*”). No presente estudo, para os caranguejos machos construtores verificou-se a presença desta área, com as ranhuras no substrato feitas pela ação dos pereiópodos na escavação do sedimento para construção da cúpula em semicírculo, corroborando com relatos feitos por Matthews (1930) e Von Hagen (1972). Em tal área foi registrada a maior distância do arranjo das bolas de escavação e baixo número de tocas com bolas de alimentação em relação aos machos não construtores. Essa diferença sugere que machos construtores tentam expandir seu território distribuindo as bolas de escavação mais distante que os não construtores, possivelmente, na intenção de igualar o tamanho do território ao do macho não construtor. Como já suposto neste estudo, as bolas de escavação podem atuar como uma barreira física, que delimita o território de cada caranguejo, corroborando com as hipóteses de Oliveira *et al.* (1999).

O sucesso reprodutivo dos caranguejos chama-marés depende diretamente do número de fêmeas que o macho consegue atrair e da fecundidade dessas fêmeas, a qual é influenciada pelo tamanho das fêmeas, conseqüentemente, correlacionado com o tamanho do macho; e indiretamente influenciado pelo processo corte, acenos, tamanho do território, estrutura e ornamentação da toca (Greenspan, 1980 e Zucker, 1986). O tamanho do caranguejo macho indica a sua qualidade, pois machos maiores são menos vulneráveis a predação, mais fortes e mais hábeis na competição pela fêmea, refletindo na qualidade estável da toca de acasalamento (Pratt *et al.*, 2003).

Conforme Backwell *et al.* (1995), os pilares ornamentais nas tocas de *U. beebei*, provavelmente, são indicativos seguros da qualidade do macho construtor. Para tal conclusão, esses autores realizaram o experimento no marisma Rodman flat, Pananá, utilizando caixas experimentais com número conhecidos de caranguejos machos construtores de pilares, não construtores e fêmeas, os quais foram amostrados

aleatoriamente no ambiente. Algumas caixas receberam suplemento de alimento controlado diariamente e outras permaneceram somente com a disponibilidade alimentar disponível no marisma (controle). Nas caixas, onde o alimento foi dosado, o número de pilares construídos foi o dobro do registrado no controle; assim os autores sugeriram que o caranguejo construtor é melhor nutrido que os demais. Backwell *et al.* (1995) concluíram que todos os machos têm o potencial para a construção, diferindo somente no seu estado nutricional. Colpo (2001) verificou que o tamanho atingido pelos caranguejos chama-marés da espécie *Uca vocator* em manguezais do litoral do estado de São Paulo é diretamente proporcional à disponibilidade alimentar nos sedimentos.

Wada & Murata (2000) relataram que interações entre os caranguejos podem influenciar no sucesso reprodutivo de *Uca arcuata*, os quais competem ativamente por tocas. As tocas sem ornamentação são invadidas pelos caranguejos chama-marés com maior frequência que as que possuem chaminé, indicando que as chaminés reduzem a competição entre os caranguejos, favorecendo o sucesso reprodutivo dos machos. Pois, o tempo que era dispensado em defender a toca pode ser direcionado para a atividade de corte, uma vez que a construção da ornamentação coincide com a atividade reprodutiva da espécie. Os caranguejos machos adultos de *U. leptodactyla* construtores ou não de cúpula em formato semicircular avaliados no presente estudo possuem o mesmo tamanho corpóreo, bem como habitavam em semelhantes densidades e suas tocas estavam em distâncias similares ao vizinho mais próximo, independente do sexo ou maturidade deste caranguejo vizinho. Assim analisando em relação ao tamanho dos machos, a densidade e seus vizinhos, todos caranguejos (machos adultos) seriam capazes de realizar a construção. Entretanto, algum fator não investigado neste estudo pode estar influenciado a determinação da construção, como por exemplo, a condição nutricional de cada macho, presença de parasitas ou/e desenvolvimento gonadal.

Christy *et al.* (2001) verificaram que as cúpulas semicirculares construídas pelos machos de *U. musica* são tão altas como largas (1:1,44) e que o tamanho das cúpulas em semicírculo construídas sofrem influência do tamanho do macho construtor. Machos maiores constroem cúpulas semicirculares mais altas e largas. Kim *et al.* (2004) registraram cúpulas semicirculares das tocas de *U. lactea*, também, com largura basal ( $26,7 \pm 5,6$  mm) em média maior que a altura ( $17,6 \pm 5,0$  mm). O diâmetro da entrada dessas tocas foi correlacionado com a largura da carapaça dos caranguejos, e esse diâmetro varia ao longo das estações do ano, apesar da correlação positiva entre o diâmetro e o tamanho dos caranguejos construtores, altura e largura das cúpulas em

semicírculo. Yamaguchi *et al.* (2006) identificaram na população de *U. lactea* que o tamanho da cúpula em semicírculo depende do tamanho do caranguejo macho construtor ( $AC = 0,39591 + 1,5110LC$ ;  $r^2 = 0,408$  e  $LBC = 0,84414 + 2,0111LC$ ;  $r^2 = 0,322$ ). A proporção entre a altura e largura basal da cúpula foi de 1:1,34.

As cúpulas semicirculares registradas para os machos de *U. leptodactyla* parecem ser mais estreitas que as de *U. musica* e *U. lactea*, porém mantêm o formato de serem mais largas que altas (1:1,12). O diâmetro maior da abertura da toca encontrado nas tocas ornamentadas pode facilitar a entrada na toca, como sugerindo por Yamaguchi *et al.* (2006), para inclinações diferenciadas de aproximadamente  $56,5^\circ$  da abertura da toca que favorecem a movimentação do caranguejo sem danificar a ornamentação. Conforme as análises realizadas neste estudo o tamanho dos caranguejos *U. leptodactyla* construtores influenciam o tamanho da construção da cúpula em semicírculo. Sugerindo assim, que além da hipótese dessa ornamentação, possivelmente, atuar como um posto visual, também, possa indicar a qualidade do macho construtor e, conseqüentemente, tendo implicações diretas no sucesso reprodutivo desta espécie. Para Christy *et al.* (2002), o sucesso reprodutivo do caranguejo construtor consiste na resposta da fêmea à presença de ornamentação da toca.

A intrigante distribuição e produção de bolas durante a escavação da toca e atividade de alimentação da população de *U. leptodactyla* parece ficar evidente nas diferenças entre os sexos, encontradas nos distintos arranjos e não só distinguíveis a observação humana. O presente estudo revela que existe uma padronização na disposição das bolas e que esta pode ser uma informação importante, como um complemento visual da comunicação entre os integrantes da população. Bem como, o tamanho da abertura da toca pode informar características da população, como abundância e densidade. As cúpulas em formato semicircular podem atuar também como um sinal visual no reconhecimento sexual entre os caranguejos chama-marés. A distribuição das bolas de escavação de tocas ornamentadas pode ser uma tentativa de expansão de território. A densidade de tocas, sexo, maturidade e distância da tocas do vizinho mais próximo não determinam a decisão ou a capacidade do caranguejo macho adulto de construir ou não ornamentação na toca. Entretanto, estudos experimentais ou que avaliassem a influência do padrão de arranjo das bolas e da construção de ornamentações nos aspectos da ecologia comportamental desta espécie, seriam de grande importância para o avanço do conhecimento da biologia dos caranguejos chama-marés. Tais estudos poderiam ser complementados por análises dos ciclos

reprodutivos de machos e fêmeas, como histologia de gônadas, análise dos distintos níveis de calcificação do gonóporo das fêmeas e observações em campo, de acordo as fases da lua e ciclo de maré.

## Referências

- ALBERTO, R. M. F. & N. F. FONTOURA. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do Litoral Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 59 (1): 1-18.
- ATKINSON, R. J. A. & A. C. TAYLOR. 1988. Physiological ecology of burrowing decapods. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 201-226.
- BACKWELL, P. R. Y.; M. D. JENNIONS; J. H. CHRISTY & U. SCHOBER. 1995. Pillar building in the fiddler crab *Uca beebei*: evidence for a condition-dependent ornament. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 185-192.
- BLISS, D. 1968. Transition from water to land in decapod crustaceans. *American Zoologist*, 8: 355-92.
- BOTTO, F. & O. IRIBARNE. 2000. Constrains effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 141-151.
- BURFORD, F. R. L.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 2000. The sequence of mudball placement by male fiddler crabs, *Uca tangeri*. *Etologia*, 81: 53-55.
- BURFORD, F. R. L.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 2001 a. Intersexual difference mudballs of *Uca annulipes*. *Journal of the Marine Biological Association do the United Kingdom*, 81: 353-354.
- BURFORD, F. R. L.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 2001 b. Male-like mudballing behavior of some female fiddler crab (*Uca tangeri*). *Journal Ethology*, 19: 97-103.
- BURFORD, F. R. L.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 2001 c. Mudballing revisited: Further investigations into the construction behaviour of male *Uca annulipes*. *Behaviour*, 138: 221-234.
- CARAVELLO, H. E. & G. N. CAMERON. 1987. The effects of sexual selection on the foraging behaviour of the Gulf Coast fiddler crab, *Uca panacea*. *Animal Behaviour*, 35: 1864-1874.
- CARDOSO, R. C. F. 2003. *Biologia populacional comparativa de Uca leptodactyla Rathbun, 1898 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) nos manguezais dos rios Indaiá e Ubatumirim, Ubatuba, SP*. 118p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- CARDOSO, R. C. F. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 2004. A comparison of the allometric growth in *Uca leptodactyla* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from two

- subtropical estuaries. *Journal of the Marine Biological Association do the United Kingdom*, 84: 733-735.
- CHRISTY, J. H. 1982 a. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behavior*, 30: 681-694.
- CHRISTY, J. H. 1982 b. Adaptative significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (Genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biological Bulletin*, 163: 251-263.
- CHRISTY, J. H. 1988. Pillar function in the fiddler crab *Uca beebei* (I): Effects on male spacing and aggression. *Ethology*, 78: 53-71.
- CHRISTY, J. H. 1995. Mimicry, mate choice and the sensory trap hypothesis. *American Naturalist*, 146: 171-181.
- CHRISTY, J. H.; P. R. Y. BACKWELL & S. GOSHIMA. 2001. The design and production of a signal: hoods and hood building by male fiddler crabs *Uca musica*. *Behavior*, 138: 1065-1083.
- CHRISTY, J. H.; P. R. Y. BACKWELL; S. GOSHIMA & T. KREUTER. 2002. Sexual selection for structure building by courting male fiddler crabs: an experimental study of behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology*, 13 (3): 366-374.
- CHRISTY, J. H.; P. R. Y. BACKWELL & U. SCHOBER. 2003 a. Interspecific attractiveness of structure built by courting male fiddler crabs: experimental evidence of sensory trap. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53: 84-91.
- CHRISTY, J. H.; J. K. BAUN & P. R. Y. BACKWELL. 2003 b. Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Animal Behaviour*, 66: 89-94.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Behavior*, 30: 687-694.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1991. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler crabs. *American Zoologist*, 31: 329-337.
- COLPO, K. D. 2001. *Biologia Populacional Comparativa de Uca vocator (Herbst, 1804) em três localidades do litoral norte paulista*. 104p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- COLPO, K. D. 2005. *Morfologia de apêndices alimentares de caranguejos do gênero Uca Leach, 1814 (Crustacea, Ocypodidae) e sua implicação na extração de alimentos a partir de substratos distintos*. 151p. Tese de doutorado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- CRANE, J. 1941. Eastern Pacific expedition of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the genus *Uca* from the West Coast of Central America. *Zoologica, New York*, 26: 145-208, pls. 1-9.

- CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca*. New Jersey: Princenton University Press, 736p.
- CURI, P. R. & R. V. MORAES. 1981. Associação, homogeneidade e contrastes entre proporções e tabelas contendo distribuições multinomias. *Ciência e Cultura*, 33 (5): 712-722.
- ESHKY, A. A.; A. C. TAYLOR & R. J. A. ATKINSON. 1996. The effects of temperature on aspects of respiratory physiology of the semi-terrestrial crabs, *Uca inversa* (Hoffmann) and *Metopograpsus messor* (Forskål) from the Red Sea. *Comparative Biochemistry Physiology*, 114 A (4): 297-304.
- FIGUEIRA, R.; R. C. F. CARDOSO & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 2003. Comparação do potencial reprodutivo de *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Brachyura, Ocypodidae) em dois manguezais do litoral Norte Paulista, Ubatuba, SP. *Anais de trabalhos completos do VI Congresso de Ecologia do Brasil*: 262-264.
- GREENSPAN, B. N. 1980. Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*. *Animal Behaviour*, 28: 387-392.
- GREENSPAN, B. N. 1982. Semi-monthly reproductive cycles in male and female fiddler crab *Uca rapax*. *Animal Behaviour*, 30: 1084-1092.
- HYAT, G. W. & M. SALMON. 1978. Combat in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *Uca pugnax*: a quantitative analysis. *Behaviour*, 65: 182-211.
- ICELY, J. D. & D. A. JONES. 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea, Ocypodidae) on an East African shore. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6: 315-325.
- JENNIONS, M. D. & P. R. Y. BACKWELL. 1996. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal Linnean Society*, 57: 293-306.
- JONES, D. A. 1984. *Crabs of the mangal ecosystem*. In: Por & Dor. *Hidrobiology of the mangal*. Boston: W. Junk Publishers Boston. p.89-109.
- KIM, T. W.; J. H. CHRISTY & J. C. CHOE. 2004. Semidome building as sexual signaling in the fiddler crab *Uca lactea* (Brachyura: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 24 (4): 673-679.
- LAND, M. & J. E. LAYNE. 1995. The visual control of behaviour in fiddler crabs. I. Resolution, thresholds and the role of the horizon. *Journal of Comparative Physiology A*, 177: 81- 90.

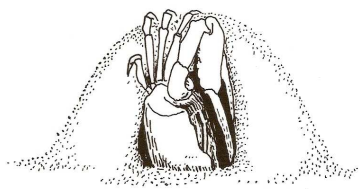
- LANDGDON, J. W. & W. F. HERRNKIND. 1985. Visual shape discrimination in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Marine Behavior and Physiology*, 11: 315-325.
- LATRUFFE, C.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 1999. Visual signalling and sexual selection in male fiddler crabs *Uca tangeri*. *Journal Marine Ecology Progress Series*, 189: 223-240.
- LAYNE, J. E. 1998. Retinal location is the key to identifying predators in fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Journal of Experimental Biology*, 201: 2253-2261.
- LOURENÇO, R.; J. PAULA & M. HENRIQUES. 2000. Estimating the size of *Uca tangeri* (Crustacea: Ocypodidae) without massive crabs capture. *Scientia Marine*, 64: 437-439.
- MACIA, A.; I. QUINCARDETE & J. PAULA. 2001. A comparison of alternative methods for estimating population density of the fiddler crab *Uca annulipes* at Saco Mangrove, Inhaca Island (Mozambique). *Hydrobiologia*, 449: 213-219.
- MACINTOSH, D. J. 1988. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 315-341.
- MATTHEWS, L. H. 1930. Notes on the fiddler crab, *Uca leptodactyla*, Rathbun. *Annals and Magazine of Natural History*, 10 (5): 659-663.
- MELO, G. A. S. 1985. *Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral sudeste do Brasil, São Paulo*. 251p. Tese de doutorado em Zoologia – Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- MELO, G. A. S. 1996. *Manual de Identificações dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo: Plêiade. 603p.
- MILLER, D. C. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*, 46: 89-101.
- MOUTON, E. C. JR. & D. L. FELDER. 1996. Burrows distributions and population estimates for the fiddler crabs *Uca spinicarpa* and *Uca longisignalis* in a Gulf of Mexico salt marsh. *Estuaries*, 19 (1): 51-61.
- MURAI, M & P. R. Y. BACKWELL. 2005. More signalling for earlier mating: conspicuous male claw waving in the fiddler crab, *Uca perplexa*. *Animal Behaviour*, 70: 1093-1097.
- MURAI, M.; S. GOSHIMA & Y. NAKASONE. 1982. Some behavioral characteristics related to food supply and soil texture of burrowing habitats observed on *Uca vocans vocans* and *U. lactea perplexa*. *Marine Biology*, 66: 191-197.



- NOBBS, M. & K. A. McGUINNESS. 1999. Developing methods for quantifying the apparent abundance of fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) in mangrove habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24: 43-49.
- O'CONNOR, N. J. 1991. Flexibility in timing of the metamorphic molt by fiddler crab megalopae *Uca pugilator*. *Marine Ecology Progress Series*, 68: 243-247.
- OLIVEIRA, R. F. & M. R. CUSTÓDIO. 1998. Claw size, waving display and female choice in the European fiddler crab, *Uca tangeri*. *Ethology Ecology Evolution*, 10: 241-245.
- OLIVEIRA, R. F.; P. K. MCGREGOR; F. R. L. BURFORD; M. R. CUSTÓDIO & C. LATRUFFE. 1999. Functions of mudballing behaviour in the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Animal Behaviour*, 55: 1299-1309.
- PAULA, J. 1989. Rhythms of larval release of decapod crustaceans in the Mire estuary, Portugal. *Marine Biology*, 100: 309-312.
- POPE, D. S. 2000. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47: 432-437.
- POWERS, L. W & J. F. COLE. 1976. Temperature variation in fiddler crab microhabitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 21: 141-157.
- PRATT, A. E.; D. K. McLAIN & G. R. LATHROP. 2003. The assessment game in sand fiddler crab contest for breeding burrows. *Animal Behaviour*, 65: 945-955.
- ROBERTSON, J. R. & W. J. PFEIFFER. 1982. Deposit-feeding by the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 56: 165-177.
- ROSENBERG, M. S. 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*, 21(3): 839-869.
- SALMON, M. 1984. The courtship, aggression and mating system of a "primitive" fiddler crab (*Uca vocans*: Ocypodidae). *Transactions Zoological Society London*, 37: 1-50.
- SALMON, M.; W. H. SEIPLE & S. G. MORGAN. 1986. Hatching rhythms of fiddler crabs and associated species at Beaufort, North Carolina. *Journal of Crustacean Biology*, 6: 24-36.
- SMITH, W. K. & P. C. MILLER. 1973. The thermal ecology of two South Florida fiddler crabs: *Uca rapax* Smith and *U. pugilator* Bosc. *Physiological Zoology*, 46: 186-207.
- ŠTEVČIĆ, Z. 2005. The reclassification of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Fauna Croatica*, 14 (1): 1-59.

- TAKEDA, S. 2006. Behavioural evidence for body colour signaling in the fiddler crab *Uca perplexa* (Brachyura: Ocypodidae). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 521-527.
- TAKEDA, S. & Y. KURIHARA. 1987. The distribution and abundance of *Helice tridens* (De Haan) burrows and substratum conditions in a northeastern Japan salt marsh (Crustacea: Brachyura). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 107: 9-19.
- TAKEDA, S.; M. MATSUMASA; H. S. YONG & M. MURAI. 1996. "Igloo" construction by the ocypodid crab, *Dotilla myctiroides* (Milne-Edwards) (Crustacea; Brachyura): the role of an air chamber when burrowing in a saturated sandy substratum. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 198: 237-247.
- TAKEDA, S. & M. MURAI. 2003. Morphological and behavioural adaptations to the rocky substrate by the fiddler crab *Uca panamensis* (Stimpson, 1859): preference for feeding substratum and feeding mechanism. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 287: 179-191.
- VALIELA, I.; D. F. BABIEC; W. ATHERTON; S. SEITZINGER & C. KREBS. 1974. Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). *Biological Bulletin*, 147: 652-660.
- VON HAGEN, H. O. 1972. *Uca leptodactyla* (Ocypodidae) - Balz. Encyclopedia Cinematographica, Institut für den Wissenschaftlichen Film (Göttingen) (Film E), 1421: 3-19.
- WADA, K. & I. MURATA. 2000. Chimney building in the fiddler crab *Uca arcuata*. *Journal of Crustacean Biology*, 20 (3): 505-509.
- WARNER, G. F. 1977. *The Biology of Crabs*. London: Elek Science London, 202p.
- WOLFRATH, B 1992 a. Burrowing by the fiddler crab *Uca tangeri* in Ria Formosa in Portugal and its influence on the sediment structure. *Marine Ecology Progress Series*, 85: 237-243.
- WOLFRATH, B 1992 b. Field experiments on feeding of European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 90: 39-43.
- WOLFRATH, B. 1993. Observations on the behaviour of the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 100: 111-118.
- YAMAGUCHI, T. 1971. Courtship behavior of *Uca lactea* (De Haan, 1835). *Kumamoto Journal of Science Biology*, 10 (1): 13-37.
- YAMAGUCHI, T. 2000. Sexual differences in feeding by the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan). *Crustacean Research*, 29: 121-132.

- YAMAGUCHI, T. & R. OGATA. 2000. Studies of the first and second maxillipeds of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Crustacean Research*, 29: 133-142.
- YAMAGUCHI, T.; Y. HENMI & S. TAKEDA. 2006. Hood building and territory usage in the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan, 1835). *Crustaceana*, 78 (9): 1117-1141.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662p.
- ZEIL, J. & M. HOFMANN. 2001. Signals from “Crabworld”: cuticular reflections in a fiddler crab colony. *The Journal of Experimental Biology*, 204: 2561-2569.
- ZUCKER, N. 1974. Shelter building as a means of reducing territory size in the fiddler crab, *Uca terpsishores* (Crustacea: Ocypodidae). *The American Midland Naturalist*, 91(1): 224-236.
- ZUCKER, N. 1986. On courtship patterns and the size at which male fiddler crab (Genus *Uca*) begin to court. *Bulletin of Marine Science*, 38(2): 384-388.



## *Capítulo 3*

---

**Morfologia interna das tocas do caranguejo chama-maré  
*Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em  
banco de areia estuarino, no Litoral Norte do Estado de  
São Paulo**

## Resumo

Algumas espécies de *Brachyura* possuem o hábito de cavar tocas, visando utilizá-las como abrigo em condições ambientais externas, como também para proteger-se de predadores. Estas tocas ainda podem ser utilizadas durante a fase reprodutiva como local de incubação dos ovos pelas fêmeas. Este estudo descreve a morfologia interna das tocas do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* e identifica a existência de variações sazonais, sendo que estas tocas externamente podem ou não ser ornamentadas por cúpulas em formato semicircular. A população de *U. leptodactyla* foi avaliada no período de abril de 2005 a agosto de 2006, em um banco de areia na margem direita do rio Ubatumirim, Ubatuba, SP. Aleatoriamente, as tocas dos caranguejos desta espécie foram preenchidas com gesso, para obtenção do molde interno. Após a secagem do gesso, os moldes foram retirados do substrato por escavação e medidos com paquímetro digital, quanto aos parâmetros: diâmetro da entrada da toca (DT); comprimento total vertical (CTV); comprimento do pescoço (CP); comprimento com a curvatura (CCC); largura horizontal (LH); comprimento (CCT); largura (LCT) e altura (ACT) da câmara terminal, diâmetro da entrada da câmara terminal (DCT); ângulo entre a superfície e o pescoço da toca (AP) e ângulo de curvatura interna (AC), entre o pescoço e câmara terminal. As comparações foram realizadas para cada variável entre as tocas de machos construtores de cúpula semicircular, de machos não construtores de ornamentação e de fêmeas; e entre as estações do ano, considerando as distintas categorias construtoras de tocas. Um total de 136 tocas de caranguejos adultos foi moldada e medida, sendo possível descrever três tipos de tocas: tocas ornamentadas, tocas não ornamentadas de machos e tocas de fêmeas. As tocas dos adultos de *U. leptodactyla* mediram  $131,5 \pm 26,9$  mm, variando de 85,5 a 204,0 mm de comprimento total vertical. Estas possuem uma abertura para a superfície em canal único que, gradativamente, com a profundidade, aumenta o diâmetro até atingir uma câmara terminal. Esta câmara terminal mediu de  $64,2 \pm 17,4$  mm de comprimento médio, de  $26,5 \pm 8,4$  mm de largura de  $24,5 \pm 7,4$  mm de altura. As variáveis DT, CTV, CP e AC não diferiram entre os três tipos de tocas e o CCC foi semelhante entre as tocas com e sem ornamentação. Medidas relacionadas com a câmara terminal (LH, CCT, LCT, ACT e DCT) foram maiores nas tocas ornamentadas, sugerindo a cópula no interior da toca e a permanência de fêmeas ovígeras durante o período de incubação dos ovos. Possivelmente, a presença da cúpula semicircular seja, para as fêmeas, um indicativo de uma toca com maior câmara terminal e, conseqüentemente, melhor estabilidade estrutural, garantindo a postura e incubação dos ovos com segurança. As tocas ornamentadas possuem AP menor que os ângulos registrados nas demais tocas, possivelmente, para facilitar a entrada do macho na toca durante uma situação ameaçadora, como na presença de predador ou de outro macho competidor. Esta inclinação diferenciada pode facilitar também entrada das fêmeas durante a escolha de um macho para o acasalamento, já que para ambos os sexos a cúpula dificultaria a entrada em um canal perpendicular com a superfície. As diferenças sazonais somente foram registradas na LCT e ACT de tocas ornamentadas com maiores dimensões durante o verão, o que poderia indicar maiores investimentos reprodutivos nesta estação. As características morfológicas das tocas registradas indicaram que *U. leptodactyla* constrói tocas com câmara terminal, possivelmente, influenciada pelo período reprodutivo contínuo desta população.

Palavras-chave: toca, cúpula semicircular, câmara terminal.

## Abstract

Some species of Brachyura have the habit of digging burrows to use as shelter in extreme environment conditions, as also to defend from predators. The burrows of crabs can be employed during phase reproductive as local of egg's incubation for females. This study described the internal morphological of burrows of the fiddler crab *Uca leptodactyla*, identified the seasons variety and presence of hoods these burrows. A population of *U. leptodactyla* was evaluated in a period from April 2005 to August 2006. Randomly, the burrows of fiddler crabs were filled with gypsum to obtain of internal mold. After gypsum gets dried, the molds were removed from the substrate excavating and measured with a digital caliper. The measured dimensions were the following: burrows aperture diameter (DT); total vertical length (CTV); neck length (CP); curvature burrow length (CCC), horizontal width (LH), terminal chamber length (CCT), width (LCT), height (ACT) and aperture diameter (DCT), angle between descending neck of burrow and substrate surface (AP), and internal curved angle (AC), between the neck and terminal chamber. The comparisons were performed for each variable between the burrows hood's males builder, burrows non-ornamented males and females; and among year seasons year. A total of 136 burrows of adult fiddler crabs was analyzed, being possible to described three burrow types: males ornamented burrows, males non-ornamented burrows and females burrows. The burrows of adults *U. leptodactyla* measured  $131.5 \pm 26.9$  mm, varying from 85.5 to 204.0 mm of total vertical length. Theses burrows have an aperture in a single channel that increases gradually with the depth. These terminal chambers measured  $64.2 \pm 17.4$  mm of length,  $26.5 \pm 8.4$  mm of width,  $24.5 \pm 7.4$  mm of height. The variables DT, CTV, CP and AC did not differ among three burrow types and the CCC was similar between ornament and non-ornament burrows. Dimensions related with the terminal chamber (LH, CCT, LCT, ACT and DCT) were major in ornamented burrows, suggesting the occurrence of the mating in inner burrows and remaining of the ovigerous females during incubation periods. Possibly, the presence of hood could be an indicative for females of a burrow with major terminal chamber and, consequently, greater structural stability to warrant protection for eggs posture and incubation. The ornamented burrows have NA minor than the angles registered in other burrows, possibly, by make easy the entrance of males during threatening situation, as in presence of predator or competing male. This inclination could also facilitate the entrance of females during the male choice for mating, once the hood difficult the entrance for both sexes in perpendicular channel with surface. The season's difference were only registered by LCT and ACT of ornamented burrows during summer, suggesting that major reproductive investments occurred during this season. The morphological characters of burrows indicated that *U. leptodactyla* built burrows with terminal chamber, probably, influenced by continuous reproductive period in this population.

Key- words: burrow, hood, terminal chamber.

## Introdução

O hábito de escavar o sedimento é uma característica de diversos crustáceos decápodos. As escavações realizadas são consideradas informações importantes para o conhecimento de diversas características de seus construtores e ocupantes, desde o modo de vida, comportamento de escavar, estrutura e até mesmo aspectos da ecologia e fisiologia dos habitantes (Atkinson & Taylor, 1988).

Escavação é definida como a movimentação de um animal realizada no substrato, produzindo rastros ou tocas, refletindo distintos comportamentos e morfologias características. Rastros seriam, simplesmente, marcas da passagem do animal pelo substrato e tocas seriam marcas da atividade de movimentação do animal dentro de substratos não consolidados (Frey, 1973 *apud* Atkinson & Taylor, 1988). Chakrabarti *et al.* (2006) relata que as variações nas formas de escavação e modo de vida dos animais aquáticos atuais dificultam a interpretação de fósseis, por não informar com precisão o tipo de registro: rastro ou toca.

De acordo com Warner (1977), os caranguejos escavadores são classificados em dois tipos principais: os “*Back-burrowers*” e os “*Side-burrowers*”. Os “*Back-burrowers*” são encontrados na região do infralitoral e não são hábeis cavadores. Geralmente, trabalham o sedimento arenoso semifluído inclinando o corpo e cavando com os pereiópodos, formando canais. Assim enterram-se, deixando a mostra somente olhos e antenas. A maioria desses caranguejos realiza escavação, principalmente, para ocultar-se durante os períodos que estão inativos, caracterizando uma estrutura temporária. Contrariamente, os caranguejos “*Side-burrowers*” são capazes de construir tocas ditas como genuínas, que são utilizadas por dias ou até semanas. Esses caranguejos, predominantemente, são semiterrestres e utilizam os pereiópodos de um dos lados do corpo para cavar o sedimento. Durante a escavação, moldam o sedimento em forma de bolas (bolas de escavação), que são carregadas para fora do canal da toca e depositadas na superfície ao redor da abertura da mesma, podendo ou não ser empilhadas na forma de pirâmides, pilares, cúpulas ou chaminés.

Essa atividade de escavação realizada pelos caranguejos semiterrestres promove a drenagem, oxidação, bioturbação do sedimento, o aumento da taxa de reciclagem de nutrientes e crescimento dos organismos da infauna (Hoffman *et al.*, 1984; Wolfrath, 1992; Dittmann, 1996; Botto & Iribarne, 2000; Kinoshita, 2002; Meziane *et al.*, 2002 e Gribsholt *et al.*, 2003).



As tocas dos caranguejos semiterrestres podem variar em tamanho, orientação e complexidade da estrutura, podendo ser em formato de cano simples ou túneis com uma única abertura para a superfície, descritas em forma das letras “J”, “L” e “I”, e com duas aberturas em “H”, “U” e “Y”. Tais estruturas podem constituir um sistema de toca, que consiste em uma ou mais tocas ramificadas em túneis extensos interligados entre si com uma ou muitas aberturas para a superfície. Geralmente, essas características são influenciadas pelo tamanho do caranguejo construtor, tipo de substrato e nível da água (Hayasaka, 1935; Crane, 1975; Warner, 1977; Atkinson & Taylor, 1988; Genoni, 1991 e Wolfrath, 1992).

Os caranguejos estuarinos do gênero *Uca* Leach, 1814, conhecidos como chama-maré ou violinistas ou xié, são característicos “*Side-burrowers*”, pois possuem o hábito de construir tocas sem ramificações e com abertura única, sendo essas ornamentadas ou não por bolas de escavação. Suas tocas são utilizadas por períodos variáveis de um dia a semanas, principalmente, como refúgio contra predadores, competidores e condições ambientais adversas, devido a estabilidade dessas condições internamente à toca (Warner, 1977; Atkinson & Taylor, 1988; Macintosh, 1988; Wolfrath, 1992 e Nascimento & Larrazábal, 2000). As tocas também são usadas durante o processo de muda, recrutamento e atividades reprodutivas, como incubação dos ovos e corte, na qual são consideradas como o centro do território do caranguejo chama-maré macho, fato predominante nas espécies de “*fronte larga*” (Crane, 1975; Christy & Salmon, 1984; Yamaguchi, 1987).

Nas populações dos caranguejos chama-marés podem ser registradas dois padrões de tocas: tocas temporárias construídas, principalmente, por juvenis e utilizadas como abrigo contra predadores, adversidades ambientais e durante a atividade de muda; e tocas reprodutivas, que possuem câmara terminal e são usadas durante a corte, cópula e incubação dos ovos, por algumas espécies de *Uca* de “*fronte larga*”. Geralmente, essas tocas são construídas por caranguejos machos ativos sexualmente, que freqüentemente constroem pilares, chaminés, cúpulas semicirculares próximos à abertura destas tocas, e que as defendem de outros machos competidores, predominantemente, com interações agonísticas (Crane, 1975 e Christy, 1982).

Considerando a arquitetura diferenciada existente nos padrões das tocas de caranguejos do gênero *Uca*, este estudo teve por objetivo descrever a morfologia interna das tocas de *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898, investigando tocas construídas por machos e fêmeas, com e sem cúpula semicircular e a existência das variações sazonais dessas estruturas.

## Material e Métodos

As amostragens foram realizadas sazonalmente no período de abril de 2005 a agosto de 2006, em dias não chuvosos no banco de areia exposto na maré baixa, composto por predominantemente por areia fina, com grãos moderadamente selecionados (ver capítulo 1), na margem direita do rio Ubatumirim (23°20'S e 44°53'W), Ubatuba, São Paulo, Brasil.

No banco de areia, aleatoriamente, as tocas de *Uca leptodactyla* foram numeradas com bandeiras, registradas quanto a presença ou não de cúpula em semicírculo em planilha de campo e, posteriormente, preenchidas com gesso de secagem rápida dissolvido em água. Após o gesso estar seco, iniciava-se o processo de escavação utilizando-se pás de jardinagem, para a retirada do molde de gesso das tocas.

Os caranguejos que tiveram suas tocas moldadas foram identificados quanto ao sexo, em observação prévia ao preenchimento com gesso ou durante a escavação do molde ou pela destruição posterior do molde no laboratório.

Os moldes de gesso das tocas foram desenhados e medidos com paquímetro de precisão (0,01mm), quanto: ao diâmetro da entrada da toca (DT), comprimento total vertical (CTV), comprimento do pescoço (CP) (região do canal reto de entrada da toca até antes da curvatura interna), comprimento com a curvatura (CCC) (perímetro ao lado oposto ao ângulo de curvatura), largura horizontal (LH), comprimento (CCT), largura (LCT) e altura (ACT) da câmara terminal, diâmetro (DCT) da entrada câmara terminal, ângulo (AP) entre a superfície e o pescoço da toca, adjacente a câmara terminal e ângulo de curvatura (AC) interna entre o pescoço e câmara terminal (Figura 1).

As análises comparativas das tocas foram realizadas para cada uma das medidas morfométricas por meio de análise de variância complementada por teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar, 1996), considerando três grupos distintos de tocas de caranguejos adultos: machos construtores de ornamentação, machos não construtores e fêmeas (não ovígeras). Devido à dificuldade de moldar tocas de juvenis, poucas foram moldadas e tiveram as medidas descritivas de CTV, CP, CCT, DCT realizadas.

Para estimar o tamanho dos caranguejos utilizou-se a regressão descrita para a população em estudo, proposta no capítulo 2,  $DT = 1,12CC + 1,30$ , onde DT é o diâmetro da toca e CC, o comprimento do cefalotórax dos caranguejos em milímetros. O tamanho estimado dos caranguejos foi comparado por análise de variância ( $\alpha=0,05$ ) (Zar, 1996).

As variações sazonais das medidas morfométricas (CCC; CCT; LCT; ACT; DCT; AP e AC) foram analisadas para cada tipo de toca registrado neste estudo pela utilização da análise de variância complementada por teste de Student-Newman-Keuls ( $\alpha=0,05$ ) (Zar, 1996). As demais variáveis (DT; CTV; CP e LH) não foram comparadas sazonalmente, devido ao baixo número de tocas com essas medidas completas em algumas estações, impossibilitando a aplicação confiável da análise estatística.

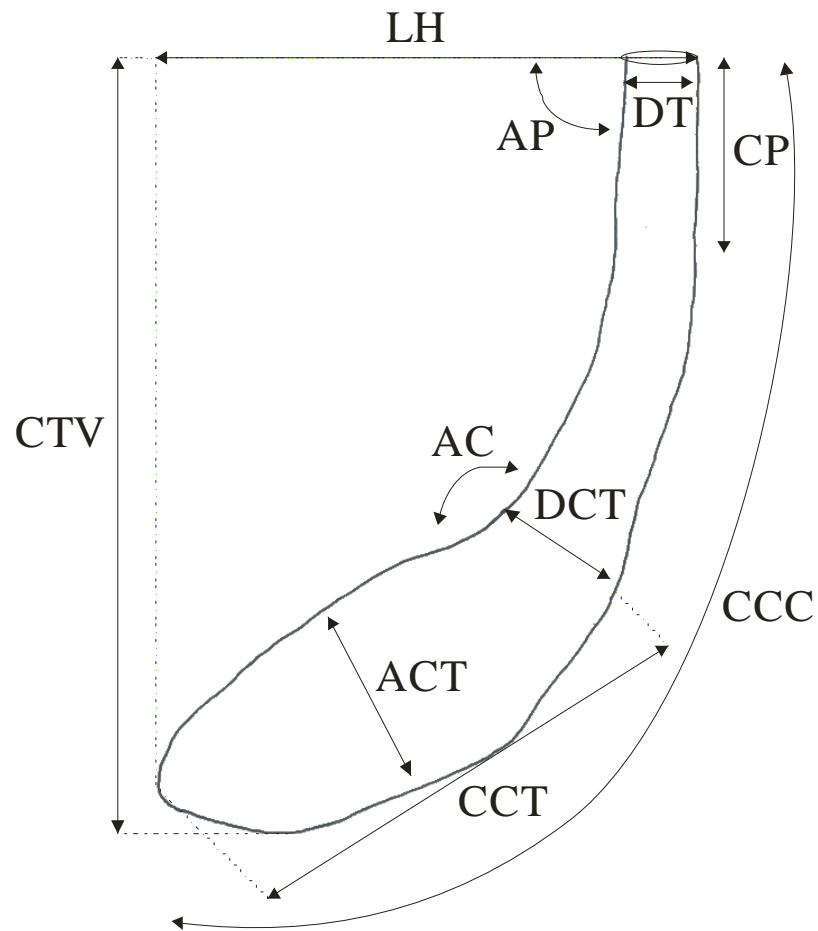


Figura 1: Nomenclatura da morfologia da toca de *Uca leptodactyla*. DT, diâmetro da entrada da toca; CTV, comprimento total vertical; CP, comprimento do pescoço; CCC, comprimento com a curvatura; LH, largura horizontal; CCT, comprimento e ACT, altura da câmara terminal; DCT, diâmetro da entrada câmara terminal; AP, ângulo entre a superfície e o pescoço da toca; AC, ângulo de curvatura interna entre o pescoço e câmara terminal.

## Resultados

Um total de 136 tocas de caranguejos adultos de *Uca leptodactyla* foram moldadas, sendo que 64 eram ocupadas por machos construtores de cúpula em semicírculo, 26 por machos em tocas não ornamentadas, 22 por fêmeas não ovígeras, 2 por fêmeas ovígeras e 22 não foi possível identificar o sexo do morador da toca.

As tocas dos caranguejos adultos de *U. leptodactyla* mediram  $131,5 \pm 26,9$  mm, variando de 85,5 a 204,0 mm de comprimento total, apresentavam formato de “J” e possuíam abertura única. O canal da toca é único, não ramificado, com inclinação variável com a superfície, dependendo da presença da ornamentação, que gradativamente, com a profundidade, o diâmetro do canal aumentava até atingir uma câmara terminal, com comprimento médio de  $64,2 \pm 17,4$  mm, altura de  $24,5 \pm 7,4$  mm, largura de  $26,5 \pm 8,4$  mm. Todas as tocas moldadas eram habitadas por apenas um caranguejo.

A figura 2 representa as três formas distintas de tocas que foram registradas neste estudo. Nas tocas com molde semelhante a figura 2-A foram encontradas fêmeas não-ovígeras, na tipo da figura 2-B machos não construtores de ornamentação e nas 2-C machos construtores de cúpulas semicirculares. Em duas tocas, com ornamentação e características de tocas de machos construtores de cúpulas, foram capturadas fêmeas ovígeras com ovos em estágio embrionário inicial.

As tocas dos tipos das figuras 2-A e 2-B foram registradas em todas as estações do ano, entretanto, tocas com ornamentações construídas por machos (tipo figura 2-C) foram registradas durante o inverno, primavera e verão.

O diâmetro da toca (DT), comprimento total vertical (CTV), comprimento do pescoço (CP) e ângulo de curvatura (AC) não diferiram significativamente entre machos construtores de ornamentação, não construtores e fêmeas (ANOVA,  $p > 0,05$ ) (Tabela I).

O comprimento com a curvatura (CCC) registrado nas tocas com e sem ornamentação foi similar (ANOVA,  $p > 0,05$ ). Enquanto, as tocas sem ornamentação não diferiram significativamente das tocas das fêmeas (ANOVA,  $p > 0,05$ ). A largura horizontal (LH), o comprimento da câmara terminal (CCT) e o diâmetro da câmara terminal (DCT) foram significativamente maiores nas tocas ornamentadas quando comparadas com as tocas não ornamentadas de machos e fêmeas (ANOVA, complementada por teste de Student-Newman-Keuls,  $p < 0,05$ ) (Tabela I).

A tabela I também demonstra que a altura (ACT) e a largura (LCT) da câmara terminal não diferiram significativamente entre as tocas dos machos construtores e não

construtores (ANOVA,  $p>0,05$ ). O ângulo do pescoço (AP) em relação à superfície das tocas ornamentadas foi menor significativamente que os registrados nas demais tocas (ANOVA, complementada por teste de Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ) (Tabela I) (Figura 3). O AP foi medido o adjacente à câmara terminal, sendo que nas tocas com cúpulas semicirculares foi possível observar que este ângulo coincidia com o posicionamento da ornamentação (Figura 3 A).

Observando as variações das dimensões do diâmetro da entrada da toca (DT) e da entrada na câmara terminal (DCT) (Tabela I), verificou-se que: em tocas ornamentadas, o DCT médio foi 92,0% maior do que DT médio; em tocas não ornamentadas de machos foi de 65,9%; e em tocas de fêmeas foi de 36,8% (Figura 4).

Os tamanhos estimados dos caranguejos de cada grupo construtor de tocas não diferem significativamente (ANOVA,  $p=0,96$ ). O comprimento do cefalotórax estimado dos caranguejos machos construtores de tocas com cúpulas semicirculares mediu  $6,71 \pm 0,93$  mm, variando de 5,91 a 9,86 mm, o dos caranguejos machos de tocas não ornamentadas mediram  $6,70 \pm 1,19$  mm, variando de 5,92 a 10,63 mm e as fêmeas  $6,64 \pm 0,79$  mm, com o menor comprimento do cefalotórax de 5,5 mm e o maior de 7,91mm.

Somente seis tocas de caranguejos juvenis foram medidas, as quais possuíam CTV médio de  $23,0 \pm 10,9$  mm; CP de  $10,0 \pm 5,2$  mm; CCT de  $10,6 \pm 5,2$  mm e DCT de  $4,7 \pm 1,6$  mm.

As medidas CCC, CCT, DCT, AC e AP analisadas em cada tipo de toca não variaram significativamente entre as estações do ano (ANOVA,  $p>0,05$ ) (Tabela II). A altura (ACT) e largura (LCT) da câmara terminal das tocas não ornamentadas construídas por machos e das tocas de fêmeas ao longo das estações atingiram valores médios semelhantes (ANOVA,  $p>0,05$ ). Somente as tocas ornamentadas dos machos variaram sazonalmente, sendo que os maiores ACT e LCT foram registrados durante o verão (ANOVA, complementada por teste de Student-Newman-Keuls,  $p<0,05$ ) (Tabela II).

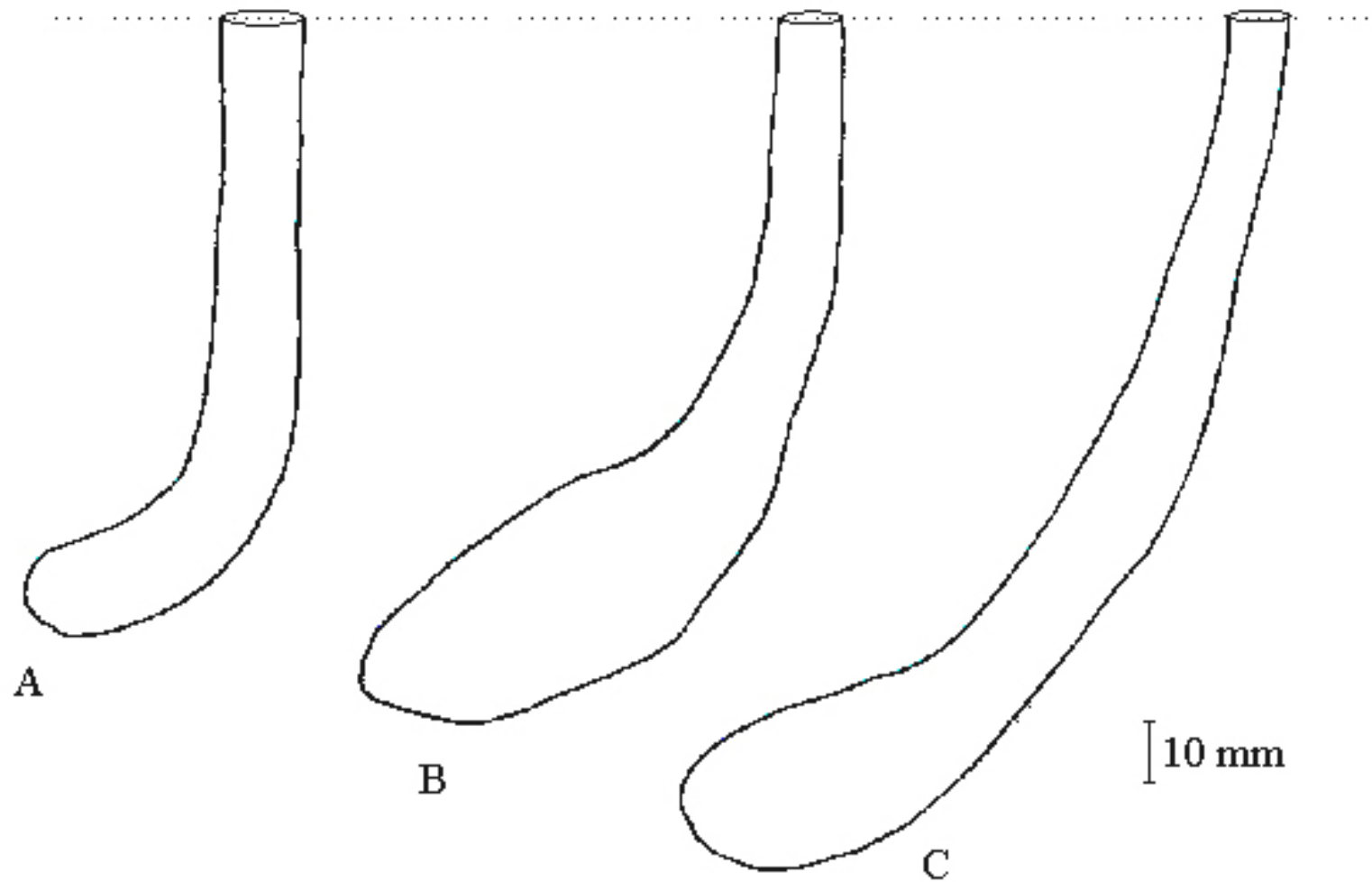


Figura 2: *Uca leptodactyla*. Perfil dos padrões de tocas construídas as quais foram moldadas durante os trabalhos de campo no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim. A, tocas de fêmeas não-ovígeras; B, tocas de machos não construtores de ornamentação; C, tocas de machos construtores de cúpulas semicirculares.

Tabela I: *Uca leptodactyla*. Medidas descritivas dos moldes de gesso das tocas no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Variáveis	Tocas ornamentadas			Tocas de machos sem ornamentação			Tocas de Fêmeas			ANOVA
	Mínimo	Máximo	Média±DP	Mínimo	Máximo	Média±DP	Mínimo	Máximo	Média±DP	p
DT	6,8	12,3	8,8 ± 1,0 a	6,6	13,2	8,8 ± 1,3 a	7,2	10,1	8,7 ± 0,9 a	0,960
CTV	85,5	195,8	131,7 ± 26,0 a	90,0	204,0	137,4 ± 31,4 a	97,0	186,5	123,7 ± 26,2 a	0,428
CP	43,1	115,3	68,7 ± 15,5 a	44,3	152,2	80,4 ± 29,7 a	28,9	140,1	71,7 ± 27,7 a	0,139
CCC	122,7	231,6	173,0 ± 26,8 a	59,7	241,3	163,5 ± 13,07 ab	103,8	206,8	145,3 ± 33,5 b	0,032
LH	33,2	135,1	83,7 ± 26,5 a	16,7	95,9	56,6 ± 24,2 b	15,8	94,5	48,1 ± 19,8 b	0,000
CCT	39,9	107,2	69,9 ± 14,9 a	26,7	85,0	60,8 ± 16,5 b	18,9	97,3	50,2 ± 17,5 c	0,000
LCT	20,2	46,1	28,9 ± 5,5 a	10,1	48,1	26,7 ± 10,4 a	8,4	42,6	17,9 ± 9,5 b	0,000
ACT	13,9	42,7	26,8 ± 5,5 a	9,6	36,6	24,0 ± 6,9 a	8,7	44,9	18,4 ± 9,5 b	0,000
DCT	11,3	22,6	16,9 ± 2,1 a	11,1	20,1	14,6 ± 2,8 b	9,0	16,2	11,9 ± 2,0 c	0,000
AP	52,0	80,0	67,0 ± 7,9 b	86,0	94,0	90,3 ± 1,64 a	68,0	105,0	89,9 ± 6,5 a	0,000
AC	115,0	170,0	156,8 ± 9,9 a	132,0	174,0	158,4 ± 96,0 a	130,0	170,0	156,3 ± 9,2 a	0,776

DT, diâmetro da toca; CTV, comprimento total vertical; CP, comprimento do pescoço; CCC, comprimento com a curvatura; LH, largura horizontal; CCT, comprimento da câmara terminal; LCT, largura da câmara terminal; ACT, altura da câmara terminal; DCT, diâmetro da entrada câmara terminal; AP, ângulo entre a superfície e o pescoço da toca; e AC, ângulo de curvatura. Médias com pelos menos uma letra semelhante não diferem significativamente entre os grupos de tocas registrados (Análise de variância, complementada por teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). DP= desvio padrão. Os valores descritos para AP e AC são em graus ( $^{\circ}$ ), as demais em milímetros (mm).



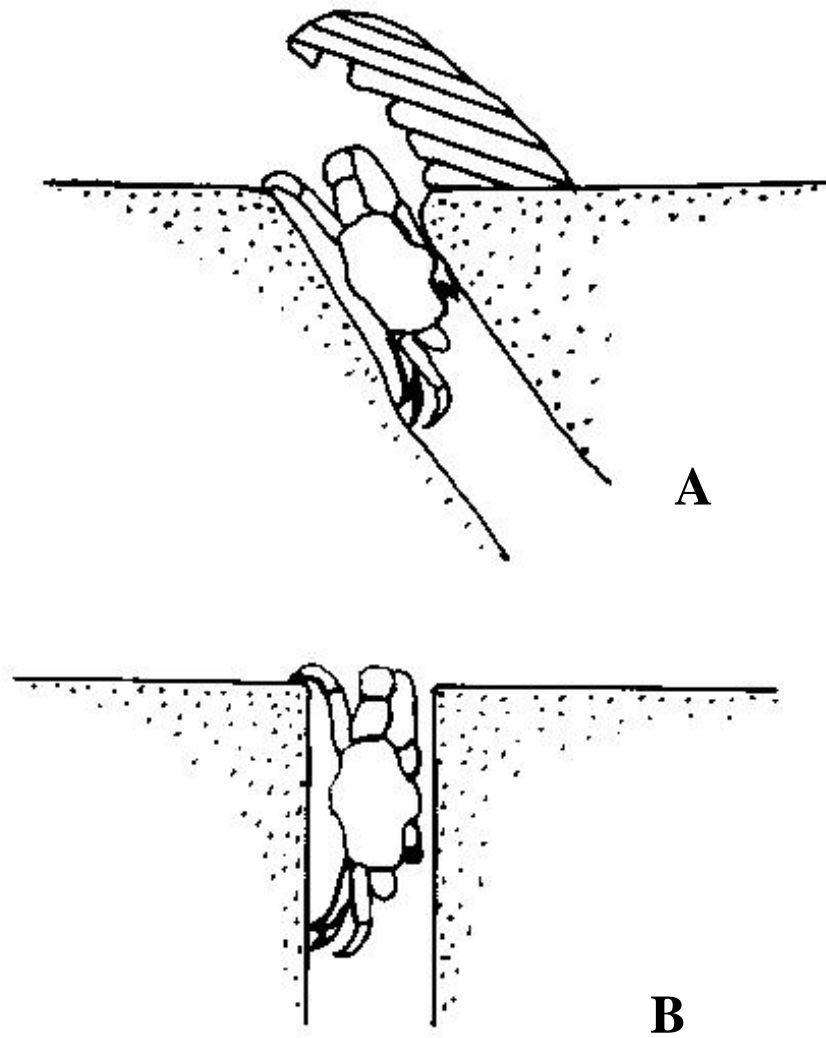


Figura 3: *Uca leptodactyla*. Esquema da posição dos machos durante a entrada em tocas. A, toca ornamentada com macho no início do pescoço; B, toca sem ornamentação com macho no início do pescoço (modificado de Yamaguchi *et al.*, 2006).

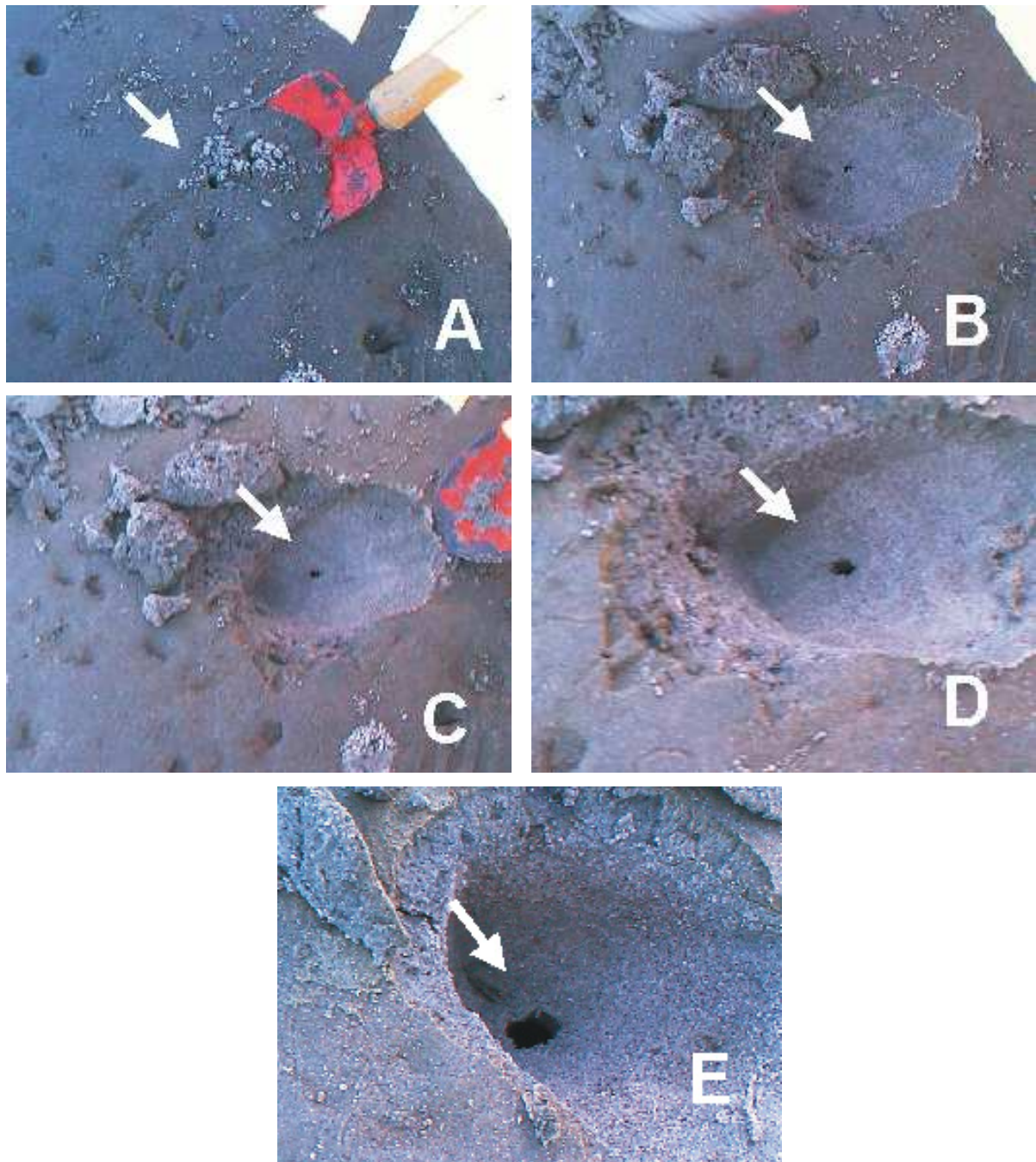


Figura 4: Demonstração da escavação da toca de *Uca leptodactyla*. A seta indica a abertura da toca (A); o canal (ou pescoço) da toca (B, C e D) e em E, a abertura da câmara terminal.

Tabela II: *Uca leptodactyla*. Medidas descritivas sazonais dos moldes de gesso das tocas no banco de areia do estuário do rio Ubatumirim.

Tipos de tocas	Variáveis	Estações do ano				ANOVA <i>p</i>
		Outono	Inverno	Primavera	Verão	
		Média±DP	Média±DP	Média±DP	Média±DP	
Ornamentadas de machos	CCC		198,2 ± 26,0 a	172,6 ± 20,7 a	181,7 ± 26,4 a	0,112
	CCT		61,5 ± 10,0 a	66,0 ± 15,0 a	74,0 ± 14,1 a	0,058
	ACT	Não há registro	22,7 ± 0,0 b	23,5 ± 4,8 b	30,5 ± 3,8 a	0,000
	LCT		25,6 ± 0,0 b	27,4 ± 4,5 b	30,6 ± 6,0 a	0,009
	DCT		16,3 ± 2,0 a	16,8 ± 2,4 a	16,9 ± 1,8 a	0,896
	AP		61,6 ± 9,1 a	66,3 ± 8,0 a	68,4 ± 7,4 a	0,091
	AC		158,0 ± 8,0 a	156,1 ± 11,7 a	158,3 ± 7,2 a	0,715
Não ornamentadas de machos	CCC	185,7 ± 49,1 a	158,1 ± 68,0 a	156,4 ± 21,1 a	153,1 ± 26,0 a	0,786
	CCT	64,7 ± 6,7 a	56,2 ± 19,7 a	60,3 ± 18,7 a	79,1 ± 10,0 a	0,141
	ACT	25,0 ± 7,4 a	20,4 ± 5,4 a	26,2 ± 7,6 a	21,5 ± 0,0 a	0,223
	LCT	28,4 ± 13,5 a	22,5 ± 9,1 a	29,3 ± 9,8 a	30,2 ± 0,0 a	0,470
	DCT	12,5 ± 1,2 a	14,8 ± 2,1 a	15,8 ± 3,3 a	12,4 ± 1,1 a	0,057
	AP	89,5 ± 1,7 a	90,9 ± 1,5 a	89,7 ± 0,5 a	90,4 ± 0,5 a	0,192
	AC	161,8 ± 9,1 a	156,0 ± 13,1 a	157,3 ± 5,7 a	160,0 ± 0,0 a	0,573
Fêmeas	CCC	166,2 ± 33,9 a	118,7 ± 8,7 a	145,3 ± 31,8 a	159,4 ± 35,4 a	0,116
	CCT	46,8 ± 7,9 a	57,0 ± 20,1 a	39,9 ± 13,5 a	47,5 ± 21,2 a	0,610
	ACT	24,2 ± 14,8 a	13,7 ± 2,1 a	12,9 ± 1,2 a	22,4 ± 10,2 a	0,154
	LCT	23,9 ± 9,7 a	14,2 ± 5,3 a	13,1 ± 1,0 a	22,0 ± 13,5 a	0,239
	DCT	12,7 ± 1,2 a	11,7 ± 3,1 a	10,5 ± 0,0 a	13,7 ± 2,4 a	0,415
	AP	93,0 ± 6,7 a	89,3 ± 1,6 a	88,5 ± 4,8 a	92,2 ± 5,8 a	0,058
	AC	151,8 ± 16,5 a	156,3 ± 5,2 a	161,0 ± 0,0 a	158,7 ± 8,7 a	0,549

CCC, comprimento com a curvatura; CCT, comprimento da câmara terminal; LCT, largura da câmara terminal; ACT, altura da câmara terminal; DCT, diâmetro da entrada câmara terminal; AP, ângulo entre a superfície e o pescoço da toca; e AC, ângulo de curvatura. As comparações foram realizadas entre as estações para cada variável dos grupos de tocas registrados neste estudo. Médias com pelos menos uma letra semelhante não diferem significativamente entre as estações do ano, no mesmo grupo de toca (Análise de variância, complementada por teste de Student-Newman-Keuls,  $\alpha=0,05$ ). DP= desvio padrão. Os valores descritos para AP e AC são em graus ( $^{\circ}$ ), as demais em milímetros (mm).

## Discussão

As características das tocas dos caranguejos chama-marés aparentemente variam de espécie para espécie, dependendo dos níveis de predação, sistema social, viabilidade alimentar e propriedades do substrato, que afetam a estabilidade da toca (Atkinson & Taylor, 1988; Macintosh, 1988; Genoni, 1991 e Wolfrath, 1992).

As tocas dos caranguejos do gênero *Uca*, geralmente, são construídas em sedimentos lamosos e arenoso-lamosos, descritas em forma de “L” ou “J” e consistem em única estrutura vertical, que pode ser levemente inclinada. (Warner, 1977; Genoni, 1991 e Lim & Diong, 2004). Powers & Cole (1976), analisando a variação de temperatura de tocas de algumas espécies de caranguejos chama-marés, descreveram tocas em formato de “I” e “J” com profundidade máxima de 25 a 30 cm. Genoni (1991), pesquisando uma população de *Uca rapax* (Smith, 1870) num marisma na Florida, relatou que a maioria das tocas são estruturas não ramificadas, de ângulo em relação a superfície, variando de 60° a 80°, profundidade entre 1,0 a 11,0 cm e formato de “J”, mas também registrou tocas ramificadas em “Y”, “U” e “H”. De acordo com este mesmo autor, tais características evidenciaram que a complexidade das estruturas das tocas depende de fatores como tipo de substrato, viabilidade dos recursos alimentares e densidade populacional. Wolfrath (1992) registrou que as tocas do caranguejo chama-maré *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) são individuais e sempre construídas com o mesmo formato. Essas tocas eram constituídas por um canal (pescoço) de aproximadamente 10 cm de comprimento, seguido de uma curvatura de 45°, logo uma descida íngreme, finalizando em uma câmara com diâmetro de 8 a 10 cm, tendo comprimento total variando de 10 a 100 cm. Tais dimensões dependem do tamanho do caranguejo, estação do ano e localização no Ria Formosa, Portugal. As tocas de *Uca leptodactyla* registradas neste estudo possuem formato da letra “J”, com uma única abertura para a superfície e canal único que, gradativamente, com a profundidade, aumenta o diâmetro até atingir uma câmara terminal, da mesma forma que as demais tocas descritas para o gênero.

Em outros ocipodídeos, como *Ilyoplax formosensis* Rathbun, 1921 estudado por Haysaka (1935), também, foram registradas tocas simples, sem ramificações em forma de “J”. Entretanto, os registros das tocas de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) indicam tocas mais complexas em “Y” e “U”, podendo ter pescoço descendente em espiral e próximo à abertura foi descrito uma ramificação, com função de escape. Essas tocas também podem apresentar uma porção terminal um pouco mais alargada e em curva,

tendendo para a horizontalidade (Haysaka, 1935; Hill & Hunter, 1973; Warner, 1977 e Alberto & Fontoura, 1999).

De acordo com Christy (1982), os distintos formatos de toca registrados para a espécie *Uca pugilator* (Bosc, 1802) podem ser atribuídos pelas diferenças funcionais de cada toca. Este autor descreveu dois padrões de tocas, sendo tocas temporárias aquelas caracterizadas por um canal simples, sem câmara terminal e utilizadas como refúgio contra predadores e adversidades ambientais, geralmente, quando os caranguejos não estão em período reprodutivo. Durante este período, as tocas são descritas como reprodutivas. Estas tocas reprodutivas possuem algumas características mais complexas, como presença de câmara terminal, local de cópula e incubação dos ovos, e podem ter ornamentações, que auxiliam o macho residente na defesa de sua toca de machos competidores.

Em todas as tocas moldadas no presente estudo observou-se a presença da porção terminal dilatada, caracterizando a presença de câmara terminal, assim, considerando os padrões de tocas propostos por Christy (1982), os adultos *U. leptodactyla* somente construiriam tocas reprodutivas. No entanto, as porções terminais e a profundidade das tocas podem ser influenciadas pelo tempo de permanência dos caranguejos na toca, isto é, quanto maior for o tempo de habitação, maior será a porção terminal e mais profunda será a toca (Warner, 1977 e Wolfrath, 1992). Assim, sugere-se que a presença das câmaras terminais nas tocas de *U. leptodactyla* seja influenciada pelo período reprodutivo contínuo registrado para esta população por Cardoso (2003). Ainda podendo ser relacionada ao tempo maior de habitação destes caranguejos do que a espécie *U. pugilator*, pesquisada por Christy (1982), o que merece estudos futuros.

Lim & Diong (2004) sugeriram que os caranguejos machos constroem tocas maiores que as fêmeas, por habitarem mais tempo na mesma toca e pela necessidade de um espaço mais amplo devido às diferenças morfológicas, tanto pelo quelípodo hipertrofiado como pela carapaça maior. Considerando que o tamanho estimado de *U. leptodactyla* foi semelhante entre os três grupos de caranguejos, os quais tiveram suas tocas moldadas, o tamanho corpóreo não pode ser considerado como influente na presença da câmara terminal, mas o quelípodo maior dos machos pode ter influência no tamanho da câmara, pois as tocas das fêmeas possuíam as menores câmaras terminais.

A maioria das espécies do gênero *Uca*, que possui “fronte larga”, exhibe o comportamento de acasalar no interior da toca dos machos, onde as fêmeas permanecem durante o período de incubação de grandes massas de ovos (Crane, 1975). Durante a atividade de corte, as fêmeas de “fronte larga” são atraídas para o interior das tocas dos

machos, onde acontecerá a cópula. Os machos entram posteriormente as fêmeas e constroem um tampão no canal das tocas, que leva ao exterior, permanecendo juntos por aproximadamente três dias. Após a cópula e exteriorização da massa de ovos, as fêmeas permanecem até duas semanas incubando os ovos e os machos, imediatamente, desobstruem as tocas e vão para a superfície. Em seguida constroem uma nova toca e dão continuidade as atividades de corte, atraindo outras fêmeas; ou, caso esses continuem nas mesmas tocas que as fêmeas ovígeras, cavam outra câmara para a futura companheira. Desta forma, um macho pode acasalar com até três fêmeas, em uma única toca a cada ciclo reprodutivo semilunar, sendo considerados seqüenciais poligâmicos (Christy, 1982; Christy, 1983; Christy & Salmon, 1984 e Christy & Salmon, 1991). Koga *et al.* (1993) sugeriram que esse comportamento de atrair a fêmea para sua toca e somente sair da câmara terminal após a postura dos ovos poderia ser uma garantia de paternidade.

O caranguejo chama-maré *U. leptodactyla* foi considerada por Crane (1975) como uma espécie de “frente larga”. Na população avaliada no presente estudo, as tocas foram de profundidade similares (Comprimento Total Vertical), comprimento do pescoço (CP), ângulo de curvatura do pescoço com a câmara terminal (AC), diâmetro da abertura (DT) e sazonalmente, exceto quanto às medidas de altura e largura da câmara terminal. As medidas similares podem ser devido ao tipo de substrato ser o mesmo, conseqüentemente, todos os grupos de caranguejos avaliados neste estudo enfrentaram as mesmas barreiras físicas, como granulometria e compactação do substrato; e/ou pelos caranguejos construtores serem da mesma fase de maturação (adultos) e de tamanhos semelhantes. As semelhanças podem ser elucidadas também pelas mesmas condições de inundações do ciclo de maré que a população de *U. leptodactyla* estava sujeita e condições climáticas, já que esta espécie é ativa em todas as estações do ano, bem como por características intrínsecas da própria espécie.

Thurman II (1984) verificou que a profundidade das tocas de *Uca subcilindrica* (Stimpson, 1859) aumenta com a distância da margem da Laguna Salado, no México. Wolfrath (1992) relatou que a variação na profundidade das tocas de *U. tangeri* pode ser influenciada pela zona intertidal e estação do ano, pois tocas durante o inverno e primavera são mais profundas do que no verão, provavelmente, pela inatividade na superfície desta espécie durante o inverno. Lim & Diong (2004) sugeriram que a variação da profundidade das tocas de *Uca annulipes* (Milne-Edwards, 1837) é dependente da localização dentro da zona intertidal e reflexo das temperaturas atingidas pelo substrato durante a maré baixa.

A escolha por um parceiro para acasalar realizada pelo caranguejo fêmea é um processo que considera várias informações do macho e da toca do mesmo. Greenspan (1980) destacou que a escolha depende de características percebidas visualmente pelas fêmeas, como a corte do macho e a estrutura da toca. Latruffe *et al.* (1999) e Oliveira *et al.* (1999) verificaram que a escolha por um macho é uma interação dos indicativos da qualidade da toca, que inclui movimentos de corte, tamanho do quelípodo hipertrofiado do macho, distância, número e presença de bolas de escavação dispostas ao redor da toca. Além disso, o sucesso reprodutivo do macho pode ter contribuição de artifícios visuais como ornamentações na abertura das tocas e coloração diferenciada do corpo (Yamaguchi, 1971; Christy *et al.*, 2001 e 2002).

Conforme os resultados do capítulo 2, as distâncias dos aglomerados de bolas de escavação e alimentação, provavelmente, associada os movimentos de corte realizado pelo quelípodo hipertrofiado do macho, presença da cúpula semicircular e alteração da coloração corpórea dos caranguejos machos podem ser usados como atrativos visuais durante a atividade de corte pelos machos de *U. leptodactyla*. Entretanto, o número das bolas de escavação não poderia ser utilizado, devido à ausência de produção diferenciada entre os sexos. Essa produção de bolas de escavação semelhante para os machos e fêmeas justifica as profundidades semelhantes das tocas registradas neste capítulo. Burford *et al.* (2001 a e b) relataram que o arranjo e o número de bolas de escavação produzidas por *U. tangeri* são informações sobre o macho ou qualidade da toca ou de ambos. Sendo que, pelo número de bolas, as fêmeas poderiam estimar a profundidade das tocas, concordando com as observações de Oliveira *et al.* (1999) que verificaram a preferência das fêmeas *U. tangeri* de acasalar com machos produtores de maior número de bolas de escavação. Latruffe *et al.* (1999) relataram que as fêmeas teriam vantagens em observar as características externas da toca do macho em atividade de corte, pois não precisaria entrar na mesma e, conseqüentemente, não sofreriam uma cópula forçada, desta forma sinalizações visuais são consideradas indicativos da qualidade da toca pela fêmea.

As tocas mais profundas são consideradas estruturalmente mais estáveis durante a subida da maré e por manter as condições de umidade e oxigenação constantes e favoráveis, além de possuírem câmaras de incubação (Christy, 1982 e Wolfrath, 1992). Christy (1983) sugeriu que os caranguejos chama-marés fêmeas não escolhem os machos pelo tamanho avantajado ou por possuírem as maiores tocas, mas sim consideram as tocas grandes como ambientes mais estáveis, diminuindo as chances de ocorrer um colapso estrutural durante a inundação da maré e garantindo, assim, um local de qualidade para a

incubação dos ovos. Backwell & Passmore (1996) registraram que as fêmeas de *U. annulipes* preferem tocas menores e mais compactas, sendo garantia de estabilidade estrutural. No entanto, relataram que essas tocas mesmo sendo menores, devem possuir um tamanho suficiente para que ocorra a cópula. Koga *et al.* (2000) relataram que as tocas de acasalamento dos caranguejos machos são maiores que demais tocas de *Uca tetragonon* (Herbst, 1790), sugerindo que o espaço disponível nestas facilitaria a proteção das grandes massas de ovos produzidas pelas fêmeas. Assim essas fêmeas, que acasalam na toca, escolhem machos com tocas maiores e, conseqüentemente, se beneficiam pelo tamanho da toca durante a postura e incubação dos ovos.

As tocas ornamentadas de *U. leptodactyla* possuíam câmaras terminais mais compridas e com maior diâmetro de entrada que tocas não ornamentadas (tanto as de machos e como as de fêmeas), conseqüentemente, as tocas foram mais compridas (CCC) e mais largas horizontalmente (LH), apesar do comprimento com a curvatura ser semelhante ao das tocas não ornamentadas por machos. As câmaras ainda eram mais altas, largas que as tocas construídas por fêmeas. Essas câmaras terminais maiores sugerem que as tocas ornamentadas são caracteristicamente tocas reprodutivas como o proposto Christy (1982). Desta forma, as estruturas externas das tocas de *U. leptodactyla* podem ser consideradas atrativos visuais apresentados à fêmea, pelos quais a mesma pode avaliar a qualidade da estrutura interna da toca, no caso, a câmara de incubação e até mesmo a entrada desta câmara, que foi quase o dobro do diâmetro da toca ou ainda do tamanho (Comprimento da carapaça) do macho construtor.

Cardoso (2003) registrou que esta população de *U. leptodactyla* possui o período reprodutivo contínuo ao longo das estações do ano, apesar do número reduzido de fêmeas ovígeras no verão. Entretanto, estas possuíam maior fecundidade quando comparadas com as das demais estações (Figueira *et al.*, 2003). Neste trabalho, no capítulo 2 foi registrada a maior proporção de tocas com cúpulas semicirculares durante o verão e nesse capítulo, nesta mesma estação, as câmaras das tocas ornamentadas foram mais altas e largas que as moldadas nas outras estações. Considerando as evidências descritas por Cardoso (2003), Figueira *et al.* (2003) e resultados obtidos o capítulo 2, bem como a construção de câmaras terminais maiores pelos machos com tocas ornamentadas registradas neste estudo. Sugere-se que durante o verão a população de *U. leptodactyla* realize maiores investimentos reprodutivos, com o propósito de aumentar a taxa de acasalamento e o sucesso reprodutivo. Desta forma, estudos que avaliassem sazonalmente o número de acasalamentos, formação



de casais e desenvolvimento gonadal seriam importantes para a confirmação destas possibilidades.

Durante a realização deste estudo apenas dois moldes de tocas, sendo essas ornamentadas, tinham fêmeas ovígeras, as quais possuíam ovos em estágio embrionário inicial, possivelmente, recém exteriorizados. O baixo número de tocas moldadas ocupadas por ovígeras confirmam as sugestões de Christy (1982) e Christy & Salmon (1991). As fêmeas de *U. leptodactyla*, possivelmente, acasalam na interior das tocas dos caranguejos machos, permanecendo no interior das mesmas durante todo o período de incubação dos ovos. Cardoso (2003), estudando esta mesma população por duas metodologias de amostragem, constatou que nas amostras realizadas em quadrados, que tinham toda sua área ( $0,25 \text{ m}^2$ ) escavada por aproximadamente 30 cm de profundidade, o número de fêmeas ovígeras foi maior do que o amostrado por esforço de captura, no qual a era realizada a escavação somente das tocas abertas. Os resultados obtidos no presente estudo e por Cardoso (2003) corroboram com Christy (1982), que os caranguejos machos, após a cópula, abandonam suas tocas e constroem outras ou escavam uma nova câmara terminal. As fêmeas ovígeras permanecem na câmara terminal das antigas tocas dos machos, as quais tiveram o canal tampado pelos machos ou destruído pela ação das marés, e desta forma essas tocas não possuem abertura para o exterior. Castiglioni *et al.* (2007) atribuíram o baixo número de fêmeas ovígeras de *U. rapax* com ovos em estágio embrionário inicial amostrados no manguezal do rio Ubatumirim, à incubação no interior da toca.

Christy (1982) registrou que as tocas temporárias de *U. pugilator* mediram  $9,80 \pm 3,44$  cm de profundidade e com ângulo em relação à superfície de  $79^\circ$ , variando de  $47^\circ$  a  $90^\circ$ . As tocas reprodutivas foram mais profundas com profundidade média de  $27,10 \pm 6,69$  cm e ângulo médio de  $41^\circ$  (28 a  $52^\circ$ ). De acordo com este autor, inclinações menores entre as tocas e a superfície favorecem a profundidade e caracterizam tocas reprodutivas, sugerindo que o ângulo menor pode auxiliar o macho na defesa da toca. Yamaguchi *et al.* (2006) avaliaram a taxa de reconstrução de cúpulas semicirculares de *U. lactea* e registraram que a maioria dos machos reconstruía as ornamentações na mesma posição que aquelas destruídas para a realização do experimento. Assim, resolveram investigar o interior da toca e verificaram que a inclinação média do canal com a superfície eram de  $56,5^\circ$ , sendo a menor inclinação de  $50^\circ$  e a maior de  $80^\circ$ . Desta maneira, evidenciaram que a direção da cúpula semicircular dependia da inclinação do pescoço da toca e que comportamento favorecia o macho em manter o território constante. Nas tocas com cúpula semicircular de *U. leptodactyla*, o ângulo registrado entre o pescoço e a superfície foi

agudo e menor do que os das tocas de machos não construtores de ornamentação e de fêmeas e sempre coincidiu com o posicionamento da cúpula semicircular. Tais resultados sugerem que a inclinação diferenciada possa facilitar a entrada do macho na toca durante uma situação ameaçadora, como na presença de predador ou de outro macho competidor e pela tentativa de manter o seu território protegido com eficácia. Esta inclinação pode também facilitar a entrada das fêmeas durante a escolha de um macho para acasalar, já que em ambos a cúpula dificultaria a entrada em um canal perpendicular com a superfície.

As angulações das tocas de *U. leptodactyla* de machos não construtores de cúpula semicircular e de fêmeas tenderam a perpendicularidade, indicando assim mais uma das características de tocas temporárias, como o registrado por Christy (1982) para *U. pugilator* e por Lim & Diong (2004) para *U. annulipes*.

Os resultados do presente estudo indicam que as tocas construídas por *U. leptodactyla*, são dotadas de câmara terminal, possivelmente, em decorrência do período reprodutivo contínuo desta população. Bem como, evidenciam que os sinais visuais (ver capítulo 2), como alteração da cor do macho, distribuição das bolas de escavação e alimentação, e cúpulas semicirculares utilizadas para reconhecimento sexual, também podem ser indicativo do tamanho e/ou da qualidade da toca dos machos. Desta forma, sendo possível que as fêmeas, mesmo sem entrar nas tocas dos machos, tenham a garantia que a toca ornamentada possua uma câmara de tamanho adequado para a cópula e incubação posterior da grande massa de ovos, e estabilidade e segurança estrutural. No entanto, estudos que avaliassem o tempo de habitação de *U. leptodactyla* na mesma toca, tempo de incubação dos ovos pelas fêmeas, frequência de cópulas no interior da toca e de visita das fêmeas às tocas ornamentadas dos machos iriam contribuir para o entendimento das morfologias interna e externa das tocas.

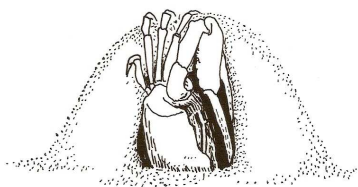
## Referências

- ALBERTO, R. M. F. & N. F. FONTOURA. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do Litoral Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 59 (1): 1-18.
- ATKINSON, R. J. A. & A. C. TAYLOR. 1988. Physiological ecology of burrowing decapods. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 201-226.
- BACKWELL, P. R. Y. & N. I. PASSMORE. 1996. Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab *Uca annulipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 407-416.
- BOTTO, F. & O. IRIBARNE. 2000. Constratins effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51: 141-151.
- BURFORD, F. R. L.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 2001 a. Male-like mudballing behavior of some female fiddler crab (*Uca tangeri*). *Journal Ethology*, 19: 97-103.
- BURFORD, F. R. L.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 2001 b. Mudballing revisited: Further investigations into the construction behaviour of male *Uca annulipes*. *Behaviour*, 138: 221-234.
- CARDOSO, R. C. F. 2003. *Biologia populacional comparativa de Uca leptodactyla Rathbun, 1898 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) nos manguezais dos rios Indaiá e Ubatumirim, Ubatuba, SP*. 118p. Dissertação de Mestrado. UNESP - Botucatu, São Paulo.
- CASTIGLIONI, D. S.; M. L. NEGREIROS FRANSOZO & R. C. F. CARDOSO. 2007. Breeding season and molt cycle of the fiddler crab *Uca rapax* (Brachyura, Ocypodidae) in a Subtropical Estuary, Brazil, South America. *Gulf Caribbean Research*, 19: 11-20.
- CHAKRABARTI, A.; R. CHAKRABARTI & G. HERTWEKC. 2006. Surface traces and bioturbate texture from bubbler crabs: an indicator of subtropical to tropical tidal flat environments. *Senckenbergiana maritima*, 36 (1): 19-27.
- CHRISTY, J. H. 1982. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behavior*, 30: 681-694.
- CHRISTY, J. H. 1983. Female choice in the resource-defense mating system of the sand fiddler crab, *Uca pugilator*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12: 169-180.

- CHRISTY, J. H.; P. R. Y. BACKWELL & S. GOSHIMA. 2001. The design and production of a signal: hoods and hood building by male fiddler crabs *Uca musica*. *Behavior*, 138: 1065-1083.
- CHRISTY, J. H.; . R. Y. BACKWELL; S. GOSHIMA & T. KREUTER. 2002. Sexual selection for structure building by courting male fiddler crabs: an experimental study of behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology*, 13 (3): 366-374.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crab (genus *Uca*). *Biological Review*, 59: 483-509.
- CHRISTY, J. H. & SALMON, M. 1991. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler crabs. *American Zoologist*, 31: 329-337.
- CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca*. New Jersey: Princenton University Press, 736p.
- DITTMANN, S. 1996. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 134: 119-130.
- FIGUEIRA, R.; R. C. F. CARDOSO & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 2003. Comparação do potencial reprodutivo de *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Brachyura, Ocypodidae) em dois manguezais do litoral Norte Paulista, Ubatuba, SP. *Anais de trabalhos completos do VI Congresso de Ecologia do Brasil*: 262-264.
- GENONI, G. P. 1991. Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 147: 267-285.
- GREENSPAN, B. N. 1980. Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*. *Animal Behaviour*, 28: 387-392.
- GRIBSHOLT, B.; J. E. KOSTKA & E. KRISTENSEN. 2003. Impact of fiddler crabs and plant roots on sediment biogeochemistry in a Georgia saltmarsh. *Marine Ecology Progress Series*, 259: 237-251.
- HAYASAKA, I. 1935. The burrowing activities of certain crabs and their e geologic significance. *The American Midland Naturalist*, 16: 99-103.
- HILL, G. W. & R. H. HUNTER. 1973. Burrows of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius) on the Barrier Islands, South-Central, Texas Coast. *Journal of Sedimentary Petrology*, 43(1): 24-30.
- HOFFMAN, J. A., J. KATZ & M. D. BERTNESS. 1984. Fiddler crab deposit-feeding and meiofaunal abundance in salt marsh habitat. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 82: 161-174.

- KINOSHITA, K. 2002. Burrow structure of the mud shrimp *Upogebia major* (Decapoda: Thalassinidae: Upogebiidae). *Journal of Crustacean Biology*, 22 (2): 474-480.
- KOGA, T.; Y. HENMI & M. MURAI. 1993. Sperm competition and the assurance of underground copulation in the sand-bubbler crab, *Scopimera globosa* (Brachyura: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 13: 134-137.
- KOGA, T.; M. MURAI.; S. GOSHIMA & S. POOVACHIRANON, 2000. Underground mating in the fiddler crab *Uca tetragonon*: the association between female life history traits and male mating tactics. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 248: 35-52.
- LATRUFFE, C.; P. K. MCGREGOR & R. F. OLIVEIRA. 1999. Visual signalling and sexual selection in male fiddler crabs *Uca annulipes*. *Journal Marine Ecology Progress Series*, 189: 223-240.
- LIM, S. S. L. & C. H. DIONG. 2004. Burrow-morphological characters of the fiddler crab, *Uca annulipes* (H. Milne-Edwards, 1837) and ecological correlates in a Lagoonal Beach on Pulau Hantu, Singapore. *Crustaceana*, 76 (9): 1055-1069.
- MACINTOSH, D. J. 1988. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 315-341.
- MEZIANE, T.; M. C. SANABE; M. TSUCHIYA. 2002. Role of fiddler crabs of a subtropical intertidal flat on the fate of sediment fatty acids. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 270: 191-201.
- NASCIMENTO, J. L. X. & M. E. L. LARRAZÁBAL. 2000. Alimentação de aves limícolas em Barra de Cunhaú, Canguaretama, Rio Grande do Norte. *Melopsittacus*, 3 (3): 91-109.
- OLIVEIRA, R. F.; P. K. MCGREGOR; F. R. L. BURFORD; M. R. CUSTÓDIO & C. LATRUFFE. 1999. Functions of mudballing behaviour in the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Animal Behaviour*, 55: 1299-1309.
- POWERS, L. W & J. F. COLE. 1976. Temperature variation in fiddler crab microhabitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 21: 141-157.
- THURMAN II, C. L. 1984. Ecological notes on fiddler crabs of south Texas, with special reference to *Uca annulipes*. *Journal of Crustacean Biology*, 4 (4): 665-681.
- WARNER, G. F. 1977. *The Biology of Crabs*. London: Elek Science London, 202p.
- WOLFRATH, B. 1992. Burrowing by the fiddler crab *Uca tangeri* in Ria Formosa in Portugal and its influence on the sediment structure. *Marine Ecology Progress Series*, 85: 237-243.

- YAMAGUCHI, T. 1971. Courtship behavior of *Uca lactea* (De Haan, 1835). *Kumamoto Journal of Science Biology*, 10 (1): 13-37.
- YAMAGUCHI, T. 1987. Evidence of actual copulation in the burrow in the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan, 1835)(Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 71(5): 565-570.
- YAMAGUCHI, T.; Y. HENMI & S. TAKEDA. 2006. Hood building and territory usage in the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan, 1835). *Crustaceana*, 78 (9):1117-1141.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662p.



## *Considerações Finais*

---

A distribuição de tocas do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* apresenta associações significativas com a textura do substrato, seguida da temperatura, teor de matéria orgânica e abundância da meiofauna no mesmo. Considerando que as áreas de estudo (os bancos de areia) são homogêneas com relação à textura granulométrica do substrato não foi determinar a distribuição ecológica de tocas e de caranguejos baseando-se na composição granulométrica das áreas estudadas.

Assim a temperatura do substrato parece ser o fator mais influente na escolha do local para a construção das tocas por esta espécie. Desta forma, as tocas construídas em locais com as temperaturas não muito elevadas são favorecidas pela umidade do sedimento, a qual fornece maior estabilidade estrutural as mesmas, em relação às tocas construídas em sedimento mais seco, conseqüentemente, mais instáveis.

A temperatura ainda, juntamente com disponibilidade alimentar no sedimento pode elucidar as razões para a distribuição ecológica desta população, o que pode ser demonstrado pelas densidades elevadas de tocas, de caranguejos e de recrutas no transecto com as maiores densidades de meiofauna e teor de matéria orgânica e, ainda, pela própria dinâmica populacional, como período reprodutivo e recrutamento. Evidências estas, indicadas pela associação dos caranguejos da população com a meiofauna, posteriormente com a temperatura, matéria orgânica e textura do sedimento. Porém outros estudos que abrangessem a influência de outros fatores ambientais e biológicos, tais como umidade relativa, penetrabilidade do substrato, fitobentos e microfauna do sedimento, não avaliados neste estudo, seriam de grande valia para o entendimento da ecologia desta espécie.

Das áreas amostradas, somente a área II parece ser estratificada, ou seja, com distintas características de abundância de organismos da meiofauna, temperatura e teor de matéria orgânica do sedimento e, conseqüentemente, diferentes densidades de tocas e caranguejos chama-marés.

A área I, mesmo sazonalmente, permaneceu constante em suas características de sedimento, bem como de meiofauna, tocas e caranguejos, tendo somente algumas variações provenientes da própria dinâmica populacional de *U. leptodactyla*. Também outros resultados que devem ser ressaltados são as condições ambientais e bióticas registradas na área I semelhantes as do transecto 2 da área II, indicando assim que são favoráveis para o estabelecimento e permanência desta população. O transecto 1 da área II parece conter as condições ótimas para esta população, pois no mesmo foram registrados os maiores teores de matéria orgânica, elevadas abundâncias de organismos meiofaunísticos, de tocas e de *U. leptodactyla*.



As similaridades relatadas entre as áreas amostradas quanto à densidade de toca e de caranguejos, tamanhos de caranguejos sugerem que ambos locais foram favoráveis para o estabelecimento e crescimento dos caranguejos.

As condições determinantes à distribuição da população de *U. leptodactyla* parecem ser as mesmas favoráveis aos organismos da meiofauna. Assim a presença das populações de meiofauna, presas potenciais, também influenciam a população deste caranguejo chama-maré, que por sua vez, causa perturbações no sedimento durante a escavação das tocas. A atividade de escavação é considerada benéfica tanto para os organismos da meiofauna quanto para os caranguejos chama-maré, pois permite a permanência dos organismos da meiofauna, bem como possibilita a alimentação durante esta atividade, evitando assim competidores por alimento com outros caranguejos.

A avaliação da textura sedimentos, do teor de matéria orgânica e dos organismos da meiofauna no substrato e nas bolas de alimentação indica a extração das partículas orgânicas e sua ingestão juntamente com as partículas mais finas de sedimento por *U. leptodactyla*, devido à textura, matéria orgânica e alteração de táxon dominante da meiofauna nas bolas de alimentação. No entanto, ainda são requeridos estudos que avaliem a interação trófica e o impacto da atividade alimentar das espécies de caranguejos chama-marés registrados no Brasil. Os conhecimentos existentes sobre outras espécies do gênero *Uca* indicam que a atividade alimentar afeta a quantidade de matéria orgânica, a densidade e a composição de microalgas e meiofauna, e sugerem uma relação entre estes organismos e as atividades de escavação e alimentação dos caranguejos ocipodídeos.

Estudos futuros sobre a avaliação da abundância e densidade populacionais de *U. leptodactyla* poderão ser realizados utilizando-se do censo visual das tocas, devido estas terem apenas uma abertura para o exterior e densidade semelhante a dos caranguejos. Desta maneira, evitar-se-ia a perturbação do ambiente pela escavação do sedimento, porém existiria a necessidade da espécie ser a única construtora de tocas a ocupar determinada área de amostragem.

Além desta facilidade do censo visual, a análise da medida da abertura da toca pode informar característica como tamanho dos caranguejos construtores das tocas e conseqüentemente, a distribuição etária populacional e períodos de recrutamento, quando avaliados ao longo do ano. No entanto, não seria possível verificar as taxas de proporção sexual, devido à existência de uma única equação para a população, que descreve a relação entre o comprimento do cefalotórax e diâmetro de abertura da toca. Essa mesma análise das tocas também não poderia ser empregada em estudos reprodutivos, pois as fêmeas

ovígeras ocupam, possivelmente, câmaras terminais de tocas de machos sem canais de abertura externa (ou pescoço) durante todo o período de incubação dos ovos, sendo inativas na superfície.

A atividade dos caranguejos chama-maré *Uca leptodactyla* na superfície produz a padronização na disposição das bolas de escavação e alimentação. Esse arranjo quando realizado pelos machos foi distribuído mais distante do que aqueles arranjados pelas fêmeas. No entanto, a avaliação dessas características não seria segura para estudos populacionais, quanto à proporção sexual. Pois, ainda há a necessidade de estudos das bolas de escavação e alimentação em substratos com diferentes texturas do que a encontrada nas áreas estudadas no estuário do rio Ubatumirim.

As cúpulas semicirculares das tocas da espécie em estudo também não são recomendáveis para a avaliação da proporção sexual da população. Pois, mesmo as ornamentações serem construídas, exclusivamente, por caranguejos machos, durante um mesmo período de maré baixa podem ser registradas tocas não ornamentadas construídas por machos e fêmeas. Desta maneira, a análise da proporção de caranguejos machos na população pelo censo de tocas ornamentadas iria subestimar o número de caranguejos machos. Além disso, as tocas ornamentadas foram registradas durante a primavera, verão e inverno em marés de sizígia.

As bolas de escavação, alimentação e as cúpulas em formato semicircular podem ser informações importantes, no complemento visual da comunicação entre os integrantes da população, atuando também no reconhecimento sexual entre os caranguejos.

As ornamentações, também, podem ser consideradas um indicativo, para a fêmea, tanto da qualidade e tamanho das tocas, pois estas possuem uma câmara terminal maior, o que representaria estabilidade estrutural e micro-ambiental, garantindo a incubação dos ovos com segurança, principalmente durante o verão quando foram registradas as maiores dimensões de câmaras terminais em tocas ornamentadas. As construções de cúpulas semicirculares pelos caranguejos machos, possivelmente, seja realizada de maneira sincronizada com a receptividade reprodutiva das fêmeas.

A distribuição das bolas de escavação dessas tocas ornamentadas pode ser uma tentativa de expansão de território pelo caranguejo construtor, já que o mesmo tem um território reduzido, quando comparado com o de machos não construtores de cúpula semicircular.

A declividade na entrada dessas tocas podem ser facilitar a entrada tanto de macho e de fêmeas, já que a cúpula dificultaria a entrada em um canal perpendicular com a superfície.

Fatores como densidade de tocas, sexo, maturidade e distância da tocas do vizinho mais próximo não determinam a decisão ou a capacidade do caranguejo macho adulto de construir ou não ornamentação na toca.

Estudos futuros que avaliassem a influência do arranjo das bolas de escavação e alimentação e da construção das ornamentações poderiam ser complementados com a investigação do ciclo reprodutivo de *U. leptodactyla*, pelas análises histológicas das gônadas de ambos os sexos e dos distintos níveis de calcificação do gonóporo das fêmeas.

Na análise interna da tocas foi possível verificar que *U. leptodactyla* constrói tocas em formato da letra “J” com comprimento variando de 85,5 a 204,0 mm e são dotadas de câmara terminal. A presença de câmara terminal em todas as tocas dos caranguejos adultos pode ser em decorrência do período reprodutivo contínuo desta população e/ou por características da própria espécie. Porém, para o entendimento dessas características ainda são necessários estudos que avaliem o tempo de permanência dos caranguejos na mesma toca e de incubação dos ovos pelas fêmeas, e a frequência de cópulas no interior dos distintos tipos de tocas registrados neste trabalho.