

**Comportamento, ritmo de atividade e arquitetura das  
galerias de *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e *Minuca rapax*  
(Smith, 1870)**

**Lucinice Ferreira Belúcio**

**2016**

LUCINICE FERREIRA BELÚCIO

**Comportamento, ritmo de atividade e arquitetura das galerias de *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e *Minuca rapax* (Smith, 1870)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento (NTPC) da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecoetologia.

**Orientador:** Prof. Dr. Amauri Gouveia Júnior

BELÉM-PA

2016

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)**  
Sistema de Bibliotecas da UFPA

---

Belúcio, Lucinice Ferreira

Comportamento, ritmo de atividade e arquitetura das galerias de *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e *Minuca rapax* (Smith, 1870) / Lucinice Ferreira Belúcio; orientador, Amauri Gouveia Junior. Belém, 2016.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, Belém, 2016.

1. Animais – Comportamento. 2. Ecologia animal. 3. Crustaceos (Caranguejo). 4. Video monitoramento. 5. Atividade circanual. I. Título.  
137 f.

CDD. 22. ed. 591.5

---



## Tese de Doutorado

**“Comportamento, ritmo de atividade e arquitetura das galerias de *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e *Minuca rapax* (Smith, 1870).”**

**Aluna: Lucinice Ferreira Belucio.**

**Data da Defesa: 22 de Novembro de 2016.**

**Resultado: Aprovada.**

**Banca examinadora:**

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Amauri Gouveia Junior (Orientador – UFPA).

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Raimundo Aderson Lobão de Souza (Membro – UFPA)

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Claudio Alberto Gellis de Mattos Dias (Membro – IFAP).

  
\_\_\_\_\_  
Prof.ª Dr.ª Clara Pantoja Ferreira (Membro – UFPA).

  
\_\_\_\_\_  
Prof.ª Dr.ª Janice Muriel Fernandes Lima da Cunha (Membro – UFPA).

## **Agradecimentos**

Ao Prof. Dr. Amauri Gouveia Júnior, pela minha orientação e pela confiança depositada no meu potencial de transformar idéias aparentemente inócuas em ciência. Sou grata pela amizade e apoio.

À Universidade Federal do Pará, pelo afastamento para realização de doutorado concedido durante o período de estudo, que facilitou o desenvolvimento das atividades de pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento (Ecoetologia), na pessoa da sua coordenadora Profa. Dra. Celina Magalhães, pelas facilidades oferecidas.

Aos membros da banca avaliadora, Prof. Dr. Raimundo Aderson Lobão de Souza, Profa. Dra. Clara Pantoja Ferreira, Prof. Dr. Claudio Alberto G. Mattos Dias e Profa. Dra. Janice Muriel Cunha, por aceitarem participar desta.

À Secretaria de Pesca e Aqüicultura (atual SEDAP), na pessoa do então Secretário Henrique Sawaki, pela permissão para utilização da área para pesquisa, bem como, pela infraestrutura que me foi colocada a disposição.

Aos funcionários da Estação Curupeté, na pessoa do Sr. João Costa, e aos demais servidores, pelo apoio logístico concedido ao projeto.

Meus sinceros agradecimentos aos meus alunos e companheiros do BIOAQUA (dos mais antigos aos mais recentes): Alberto, Elton, René, Flávia, Fernanda, Giselle, Juliane, Neemias, Jamilly, Luciana, Augusto, Clarissa, Alana, pela convivência, amizade, bom humor, e por todo auxílio prestado nas coletas de campo e análises de laboratório.

Ao amigo e “sempre-prestativo” Nascimento “Galo” por todo auxílio nas coletas de campo e transporte de material “faça sol ou faça chuva”.

Aos moradores da Vila de Curupeté, pelo auxílio e presteza demonstrados durante os trabalhos de campo, principalmente aos Srs. Ivanilson e Zico.

Ao meu amigo Expedito Guimarães Silva pelo otimismo e “apoio moral” e por atender ao meu pedido por bibliografia.

À minha família (Bene, Arthur e Alexei) pela compreensão durante os períodos de ausência, principalmente pelo apoio e incentivo que foram imprescindíveis durante todo o trabalho.

Aos meus pais, Francisco Belúcio (*in memoriam*) e Lucilinda Belúcio, e meus irmãos (Nice, Lúcio, Élcio, Valdo e Tita), que sempre me apoiaram e incentivaram em todos os momentos, que vieram a repercutir na conclusão de mais essa etapa de minha formação e de minha história de vida.

Parte da minha formação científica é decorrente de oportunidades oferecidas gratuitamente e desinteressadamente por pesquisadoras, que por seu verdadeiro exemplo de dinamismo e perseverança - além de muita paciência e valiosas discussões científicas, edificaram meu trajeto: Helena Matthews-Cascon, Cecília Zacagnini Amaral e Eloísa Helena Morgado.

Belúcio, Lucinice Ferreira. (2016) Comportamento, ritmo de atividade e arquitetura das galerias de *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e *Minuca rapax* (Smith, 1870). Tese de doutorado. Belém: Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, Universidade Federal do Pará. 137p.

## Resumo

Este estudo objetivou elaborar o orçamento comportamental, obter o nível de atividade anual na superfície, bem como a arquitetura das galerias das espécies *Uca maracoani* e *Minuca rapax*, que coexistem na região entremarés do manguezal de Cururuperé, Curuçá, Pará. Durante quatro períodos lunares, nos meses de outubro a dezembro de 2013, foram realizadas filmagens do comportamento das espécies para obtenção do orçamento. A atividade anual das espécies foi avaliada através de filmagens do número de animais ativos e de galerias em quatro estações ao longo do rio. Para avaliar a forma e distribuição das galerias foram feitos moldes de parafina liquefeita em duas estações com sedimento lodoso e lodo-arenoso. No etograma das espécies, foram registrados noventa e cinco comportamentos, agrupados nas categorias: Alimentar, Reprodutiva, Motora, Acústica, Territorial, Agonística, Mantenedora e *Grooming*. As seguintes categorias foram importantes para diferenciar o orçamento energético das espécies: Alimentar, Territorial, Acústica, Reprodutiva. No que diz respeito à diferenciação dos nichos de machos e fêmeas na mesma espécie, se destacam os comportamentos: Alimentar, Motora, Territorial, Manutenção, Acústica, Reprodutora, *Grooming*. O excesso de chuva (fevereiro) e a baixa umidade (novembro) influenciaram negativamente a atividade dos animais à superfície, enquanto que o clima no mês de junho permitiu uma maior atividade desses animais à superfície. Apesar de certa semelhança na arquitetura das galerias das duas espécies, as diferenças de volume e de profundidade sugerem que estas apresentam escalas individuais muito diferentes de influências no processo de bioturbação. No entanto, esse processo pode ser contrabalanceado pela densidade populacional de cada espécie e pela taxa de atividade das mesmas.

Belúcio, Lucinice Ferreira. (2016) Behavioral, activity rhythms and burrow architecture of *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e *Minuca rapax* (Smith, 1870). Doctoral Thesis. Belém: Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, Federal University of Para. 137p.

## Abstract

This study aimed to elaborate the behavioral budget and to obtain the level of annual activity on the surface as well as the shape of the galleries of *Uca maracoani* and *Minuca rapax*, which coexist in the intertidal region of the Curuperé mangrove, Curuçá, Pará. During four sequential lunar periods, from October to December of 2013, the behavior of the species was shot to obtain the budget. The annual activity of the species was evaluated by shooting the number of active animals and galleries at four sites along the river. To evaluate the shape and distribution of the galleries paraffin casts were obtained in two stations with mud sediment and sand-muddy. In the ethogram of the species, ninety-five behaviors were recorded, grouped into the categories: Feeding, Reproductive, Walking and Running, Acoustics and Sysmics, Territorial, Agonistic, Maintenance and Grooming. The following categories were important to differentiate the energy budget of the species: Feeding, Territorial, Acoustics, Reproductive. Considering the difference of niches of males and females of the same species, the following behaviors are noteworthy: Feeding, Walking and Running, Territorial, Maintenance, Acoustics and Sysmics, Reproductive, Grooming. A great amount of rainfall (February) and low humidity (October) decreased animals activity at the surface, while the climate in June allowed a higher activity of these animals at the surface. Despite some similarities in the architecture of the galleries of the two species, the differences in volume and depth suggest that they present individual scales that are very different from influences in the bioturbation process. However, this process can be counterbalanced by the population density of each species and its activity rate.



## Lista de Tabelas

- Tabela I.**  
*Breve descrição dos comportamentos da categoria **Motora**, obtidos para espécies de *Uca* em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)* 38
- Tabela II.**  
*Breve descrição dos comportamentos da categoria **Alimentar, territorial e Acústica** para espécies de chama-marés em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)* 39
- Tabela III.**  
*Breve descrição dos comportamentos da categoria **Agonística**, obtidos para espécies de chama-marés em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)* 40
- Tabela IV.**  
*Breve descrição dos comportamentos da categoria **Reprodutiva**, obtidos para espécies de chama-marés em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)* 41
- Tabela V.**  
*Breve descrição dos comportamentos da categoria **Mantenedora**, obtidos para espécies de chama-marés em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)* 42
- Tabela VI.**  
*Atividade de *Uca maracoani* (Latreille) (contagem de animais) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)* 94
- Tabela VII.**  
*Atividade de *Minuca rapax* (Smith) (contagem de animais) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)* 94
- Tabela VIII.**  
*Atividade de *Uca maracoani* (Latreille) (contagem de galerias grandes) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)* 94
- Tabela IX.**  
*Atividade de *Minuca rapax* (Smith) (contagem de galerias pequenas) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)* 95
- Tabela X.**  
*Resultado do teste de Kruskal-Wallis para *U. maracoani* (contagem de animais) seguida do teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F) para comparações múltiplas entre meses* 95

<b>Tabela XI.</b> <i>Resultado do teste de Kruskal-Wallis para U. maracoani (contagem de galerias) seguida do teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F) para comparações múltiplas entre meses</i>	96
<b>Tabela XII.</b> <i>Resultado do teste de Kruskal-Wallis para M.rapax (contagem de animais) seguido do teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F) para comparações múltiplas entre meses</i>	96
<b>Tabela XIII.</b> <i>Resultado do teste de Kruskal-Wallis para M.rapax (contagem de galerias) seguido do teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F) para comparações múltiplas entre meses</i>	96
<b>Tabela XIV.</b> <i>Variáveis morfológicas da arquitetura das galerias de Uca rapax nas estações amostradas</i>	113
<b>Tabela XV.</b> <i>Variáveis morfológicas da arquitetura das galerias de Minuca rapax na estação 1</i>	113
<b>Tabela XVI.</b> <i>Variáveis morfológicas da arquitetura das galerias de Minuca rapax na estação 4</i>	114

## Lista de Ilustrações

<b>Figura 1.</b> Desenho esquemático com a anatomia de um caranguejo <i>Uca</i> : (a) vista dorsal e (b) vista ventral.	6
<b>Figura 2.</b> <i>Uca maracoani</i> .	10
<b>Figura 3.</b> <i>Minuca rapax</i> .	11
<b>Figura 4.</b> Localização da área de estudo, no estuário de Curuçá, município de Curuçá, Pará, Brasil. Elaborado pela autora incluindo imagem de satélite adaptada de “Estuário de Curuçá”, Google Earth, 2016.	24
<b>Figura 5.</b> Localização das estações de observação, ao longo do rio Curuperé. Elaborado pela autora incluindo imagem de satélite adaptada de “Estação de Aqüicultura de Curuperé”, Google Earth, 2016.	25
<b>Figura 6.</b> Estação 1, localizada do lado esquerdo do rio Curuperé, com declive suave e sedimento lodoso (a) maré enchente e (b) baixamar.	26
<b>Figura 7.</b> Estação 2, localizada do lado direito do rio Curuperé, com declive suave e sedimento lodo-arenoso.	27
<b>Figura 8.</b> Estação 3, localizada do lado esquerdo do rio Curuperé, com declive suave e sedimento lodoso.	28
<b>Figura 9.</b> Estação 4, localizada do lado direito do rio Curuperé, com zona entremarés ampla, declive suave e sedimento lodo-arenoso.	29
<b>Figura 10.</b> Registro de dados durante a sessão de filmagem dos comportamentos para elaboração de etogramas.	36
<b>Figura 11.</b> Comportamentos comuns às duas espécies de <i>Uca</i> .	43
<b>Figura 12.</b> Comportamento motriz em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com atividades motoras.	44
<b>Figura 13.</b> Comportamento alimentar em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com atividades alimentares.	49
<b>Figura 14.</b> Estruturas nas galerias de: (a) domos em <i>U. maracoani</i> (Mc) e (b) abas em <i>M. rapax</i> (Rx)	53
<b>Figura 15.</b> Comportamento territorial em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com territorialismo.	54
<b>Figura 16.</b> Comportamentos de manutenção em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos manutenção.	59
<b>Figura 17.</b> Comportamentos de acústico e sísmico em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com atividades acústicas e sísmicas.	61
<b>Figura 18.</b> Vista da sequencia do aceno lateral linear.	65
<b>Figura 19.</b> Vista da sequencia do aceno lateral semi-flexionado.	65
<b>Figura 20.</b> Vista da sequencia do aceno oblíquo.	65
<b>Figura 21.</b> Vista da sequencia do aceno cíclico.	65
<b>Figura 22.</b> Vista da sequencia do aceno lateral-circular.	66
<b>Figura 23.</b> Vista da sequencia do aceno circular flexionado.	66
<b>Figura 24.</b> Vista da sequencia do aceno circular.	66

<b>Figura 25.</b> Comportamentos Reprodutivos em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.	68
<b>Figura 26.</b> Comportamentos Agonísticos em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.	70
<b>Figura 27.</b> (a) Limpeza dos pedúnculos ocelares com o terceiro maxilípodo, (b) Limpeza da quela hipertrofiada, (c) Limpeza de palpos com o quelípodo.	72
<b>Figura 28.</b> Comportamentos <i>Grooming</i> em <i>U. maracoani</i> (Mc) e <i>M. rapax</i> (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.	73
<b>Figura 29.</b> Fotografia de quadrado (a) filmado em campo e (b) sob análise em laboratório.	91
<b>Figura 30.</b> Dados de <i>U. maracoani</i> (linha contínua), de <i>M. rapax</i> (tracejada) e precipitação (barras) em Curuçá (Pará).	96
<b>Figura 31.</b> Dados merísticos tomados nos moldes de galeria	110
<b>Figura 32.</b> <i>Uca maracoani</i> . Variações de formatos das galerias.	112
<b>Figura 33.</b> <i>Uca rapax</i> : Variações de peso das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.	114
<b>Figura 34.</b> <i>Minuca rapax</i> : Profundidade de abertura das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.	115
<b>Figura 35.</b> <i>Minuca rapax</i> : Diâmetro de abertura das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.	115
<b>Figura 36.</b> <i>Minuca rapax</i> : Variações de volume das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.	116
<b>Figura 37.</b> <i>Minuca rapax</i> . Variações de formatos das galerias.	117

## Lista de Abreviaturas

F – frequência

T - tempo

m – macho

f - fêmea

j – juvenil

fig. – figura

p.ex. – por exemplo

sic – desta forma

s. str. – *sensu stricto*

m – metros

km – quilômetros

BM – Baixa Mar

Enc – Enchente

Vz – Vazante

SEDAP – PA– Secretaria de Estado de Aquicultura e Pesca

FE – frente estreita

FL – frente larga

## SUMÁRIO

Lista de Ilustrações	
Lista de Tabelas	
Lista de Abreviaturas	
<i>I Considerações Iniciais</i> .....	02
<b>1 ESTUDOS DO COMPORTAMENTO</b> .....	02
<b>2 ASPECTOS DA SISTEMÁTICA E MORFOLOGIA DOS DECAPODA</b> .....	<b>03</b>
<b>3 OS CARANGUEJOS CHAMA - MARÉS (GÊNERO <i>UCA</i>)</b> .....	05
<b>4 ESPÉCIES DE INTERESSE NESTE TRABALHO</b> .....	09
<b>4.1 <i>Uca maracoani</i> (Latreille, 1802-1803)</b> .....	09
<b>4.2 <i>Minuca rapax</i> (Smith, 1870)</b> .....	11
<b>REFERENCIAS</b> .....	12
<i>II Problemas, Objetivos e Hipóteses</i> .....	20
<b>1 PROBLEMAS</b> .....	21
<b>2 OBJETIVOS</b> .....	21
<b>2.1 Objetivo Geral</b> .....	21
<b>2.2 Objetivos Específicos</b> .....	21
<b>3 HIPÓTESES</b> .....	21
<i>III Métodos</i> .....	22
<b>1 ÁREA DE ESTUDO</b> .....	23
<b>1.1 Caracterização</b> .....	23
<b>1.2 Estações de Observação e Coleta</b> .....	25
<b>REFERENCIAS</b> .....	30
<i>IV Etograma para espécies do gênero <i>Uca</i>, com especial referência a <i>U. maraconi</i> e <i>M. rapax</i></i> .....	31
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	32
<b>2 MÉTODOS</b> .....	36
<b>2.1 Registro do Comportamento em Campo</b> .....	36
<b>2.2 Análise dos Clipes em Laboratório</b> .....	37
<b>2.3 Análise Estatística dos Dados</b> .....	37
<b>3 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	38
<b>3.1 Categorias e comportamentos</b> .....	38
<b>3.1.1 Comportamentos Motrizes</b> .....	42
<b>3.1.2 Comportamento Alimentar</b> .....	47

<b>3.1.3 Comportamento Territorial</b> .....	51
<b>3.1.4 Comportamentos de Manutenção</b> .....	56
<b>3.1.5 Sinalização Acústica e Sísmica</b> .....	59
<b>3.1.6 Comportamentos Reprodutivos</b> .....	62
3.1.6.1 Mudanças de cor.....	62
3.1.6.2 Corte .....	63
3.1.6.3 Cópula .....	66
<b>3.1.7 Comportamentos Agonísticos</b> .....	67
<b>3.1.8 Comportamentos de Grooming</b> .....	71
<b>4 CONCLUSÕES</b> .....	74
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	75
<b>V Atividade circanual de espécies do gênero <i>Uca</i></b> .....	89
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	90
<b>2 MÉTODOS</b> .....	91
2.1 Registro da Atividade em Campo .....	91
2.2 Análise em Laboratório .....	92
2.3 Análise Estatística dos Dados .....	92
<b>3 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	93
<b>4 CONCLUSÃO</b> .....	98
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	98
<b>VI Arquitetura das galerias de <i>Uca maracoani</i> (Latreille, 1802) e <i>Minuca rapax</i> (Smith, 1870)</b> .....	107
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	108
<b>2 MÉTODOS</b> .....	109
2.1 Trabalho de Campo .....	109
2.2 Análise em Laboratório .....	110
2.3 Análise Estatística dos Dados .....	111
<b>3 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	111
<b>3.1 A arquitetura galerias de <i>Uca maracoani</i></b> .....	111
3.1.1 Tipologia das galerias de <i>U. maracoani</i> .....	112
<b>3.2 Arquitetura das Galerias de <i>Minuca rapax</i></b> .....	112
3.2.1 Tipologia das galerias de <i>M. rapax</i> .....	116
<b>4 CONCLUSÃO</b> .....	118
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	119
<b>ANEXO I –</b> .....	130

## *I Considerações Iniciais*



Fotografia 1 - Zona entremarés do rio Curuperé durante a baixamar (2013)



## 1 ESTUDOS DO COMPORTAMENTO

Segundo Purves *et al.* (2002), a maioria das espécies animais pode ser identificada por seu comportamento. O comportamento é altamente adaptativo e, assim, não é de surpreender que muitos comportamentos sejam moldados pela seleção e sejam altamente específicos.

Nas últimas décadas, um movimento relativamente novo no estudo do comportamento animal, cuja tradição pode ser rastreada até Tinbergen e as quatro áreas de estudo (Causação, Desenvolvimento, Evolução e Função) se estabeleceu. Os pesquisadores voltaram seu interesse tanto aos fundamentos mecânicos do comportamento quanto às conseqüências da aptidão das características comportamentais. É mais amplo do que apenas um estudo de comportamento, mas também aborda questões de energética e fisiologia (Sinervo, *in prep.*).

Desse modo, buscam examinar como os organismos interagem em seus ambientes naturais (Krebs & Davies, 1987). Dessas interações podem resultar alterações que permitam a adaptação ao ambiente, incluindo a do próprio organismo, de suas interações ecológicas e sociais. Essas alterações comumente abrangem tanto aspectos ecológicos como evolutivos.

Certos grupos de organismos mostram-se particularmente interessantes em termos de adaptações e comportamentos e despertaram grande interesse para pesquisas, sendo as interações sociais, como a territorialidade, comportamento de fuga (relações presa-predador), comportamento alimentar (forrageamento) e a seleção de parceiros para acasalar, os comportamentos mais estudados nestes.

Segundo Zeil *et al.* (2006), caranguejos do gênero *Uca*, membros da famílias Ocypodidae, estão entre os mais recentemente animais marinhos que invadiram a terra. Portanto, exibem muitas adaptações à vida terrestre e grande complexidade e flexibilidade comportamental – para um invertebrado.

Após a descrição do gênero *Uca* por Rumphius, em 1705, este foi objeto de uma grande variedade de estudos. Sua anatomia singular despertou o interesse de diversos pesquisadores que realizaram estudos morfométricos para entender o crescimento relativo de caracteres sexuais secundários de diversas espécies no mundo (Huxley & Callow, 1933; Miller, 1973; Veitch, 1978; Von Hagen, 1987; Takeda & Murai, 1993; Rosenberg, 1997). O crescimento desproporcional da quela (pinça) hipertrofiada do macho os tornou organismos modelo em estudos de alometria.

Além disso, estes caranguejos desempenharam um papel central na nossa compreensão dos ritmos de atividade endógena, especialmente os que são governados por ciclos de marés. Desde então, o caranguejo *Uca* foi usado como uma ferramenta para pesquisas de aspectos isolados em vários campos da biologia.

A história de vida anfíbia de chama-marés torna o grupo de particular interesse filogeográfico devido tanto à falta de clareza sobre a relação entre duração de larvas pelágicas e conectividade genética quanto ao potencial de características oceanográficas para ditar a subdivisão da população de adultos terrestres (Wieman *et al.*, 2014).

Para Zeil *et al.* (2006), no entanto, possivelmente a contribuição mais importante que os *Uca* trouxeram para a ciência vem do fato de que seu rico repertório comportamental é desempenhado abertamente e dentro de um pequeno espaço que pode ser continuamente monitorado. Nesta sociedade animal em miniatura, podemos estudar em raros detalhes a ecologia comportamental, bem como os mecanismos de comportamento em condições naturais.

## **2 ASPECTOS DA SISTEMÁTICA E MORFOLOGIA DOS DECAPODA**

Caranguejos são membros da ordem Decapoda (Filo Arthropoda, Subfilo Crustacea, Classe Malacostraca), formada por animais que apresentam dez pereópodes (pernas articuladas) (Brusca & Brusca, 2007). O corpo é coberto por uma carapaça quitinosa, a qual varia em tamanho e cor, dependendo da espécie e gênero.

Os crustáceos decápodos (Ordem Decapoda Latreille, 1802) formam um táxon de alta diversidade, com cerca de 31.000 espécies e 10.000 recentes descritas de organismos distribuídos nos mais diferentes habitats dos ambientes marinhos, dulcícolas e terrestres (Sastry, 1983, Martin & Davis, 2001, De Grave *et al.*, 2009). São caracterizados, entre outros aspectos, pelo desenvolvimento de uma carapaça para incluir as câmaras branquiais e também pela modificação dos primeiros três pares de apêndices torácicos como maxilípodos, enquanto os cinco pares de apêndices torácicos remanescentes são os típicos pereópodos (McLaughlin, 1980). São tipicamente representados pelos caranguejos, siris, falsos caranguejos, ermitões, tatuís, camarões, lagostins e lagostas (McLaughlin, 1980).

Entre os inúmeros táxons que compõem a ordem Decapoda, está a infraordem Brachyura MacLeay, 1838, que constitui um grupo de alta significância entre os crustáceos marinhos (Ingle, 1993). São caracterizados por uma extensa variação morfológica do abdome e do télson, apresentando a maior diversidade entre os decápodos (McLaughlin, 1980).

As adaptações dos crustáceos ao ambiente terrestre têm estado envolvidas com mecanismos morfológicos, fisiológicos e comportamentais. Não só os braquiúros terrestres, mas também aqueles que habitam o litoral superior vêm enfrentando grandes problemas para permanecer neste habitat como: manter a continuidade dos processos reprodutivos e de desenvolvimento, bem como a regulação da temperatura e a baixa disponibilidade hídrica (Bliss, 1968). De acordo com Thurman II (1985), assim como para a baixa fecundidade e a baixa frequência de produção de ovos, as grandes massas de ovos foram adaptações paralelas das espécies que habitavam a terra. A frequência de reprodução *per capita* foi inversamente correlacionada à territorialidade.

Caranguejos da família Ocypodidae são animais gregários que, geralmente, possuem padrões complexos de comportamento social (Crane, 1975). Esta família de caranguejos braquiúros é constituída pelos gêneros *Macrophtalmus*, *Scopimera*, *Ilyoplax*, *Heloecius*, *Ucides*, *Ocypode* e *Uca*, sendo estes três últimos gêneros encontrados ao longo da costa brasileira (Melo, 1996).

A família Ocypodidae, a qual pertencem os caranguejo *Uca*, por sua vez é caracterizada por caranguejos semi-terrestres escavadores, com pedúnculos ocelares longos, região frontal estreita e pela presença de quelípodos desiguais. Na literatura mais recente, é composta por duas subfamílias, a Ocypodinae Rafinesque 1815, e a Ucinae Dana, 1851 (Ng *et al.*, 2008, Davie *et al.*, 2015).

Esta família, na literatura corrente, inclui três gêneros: *Ucides*, *Ocypode* e *Uca*. Ao primeiro pertence o mais bem conhecido caranguejo dos manguezais, o caranguejo-uçá – *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763). O segundo inclui o maria-farinha – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787), habitante de praias arenosas, e finalmente ao gênero *Uca*, os chama-marés. Contudo, Shih *et al.* (2016) usaram a porção 28S do rDNA nuclear, a 16S do rDNA mitocondrial e citocromo oxidase subunidade I como marcadores genéticos de 92 das 129 espécies conhecidas de Ocypodidae. Desse modo, propõem três subfamílias de Ocypodidae, com um rearranjo de alguns gêneros e espécies (ver a seguir).

### 3 OS CARANGUEJOS CHAMA-MARÉS (GÊNERO *UCA*)

Caranguejos do gênero *Uca* estão entre os crustáceos, e talvez entre os invertebrados, mais pesquisados do mundo. A presença de uma das quelas (pinças) acentuadamente maior, no macho, em contraste com as quelas diminutas em ambos os quelípodos da fêmea, e o movimento rítmico que os machos realizam com esta, chamou a atenção de um grande número de naturalistas desde que foram descritos por Rumphius, em 1705 (Crane, 1975).

Este movimento lembrando um violinista executando uma música, observado nos machos, lhes conferiu o nome popular de “*fiddler crabs*” (caranguejos-violinistas), nos países de língua inglesa. No Brasil, onde o movimento é interpretado como um aceno para gerar a subida da maré, eles são conhecidos como “chama-marés”.

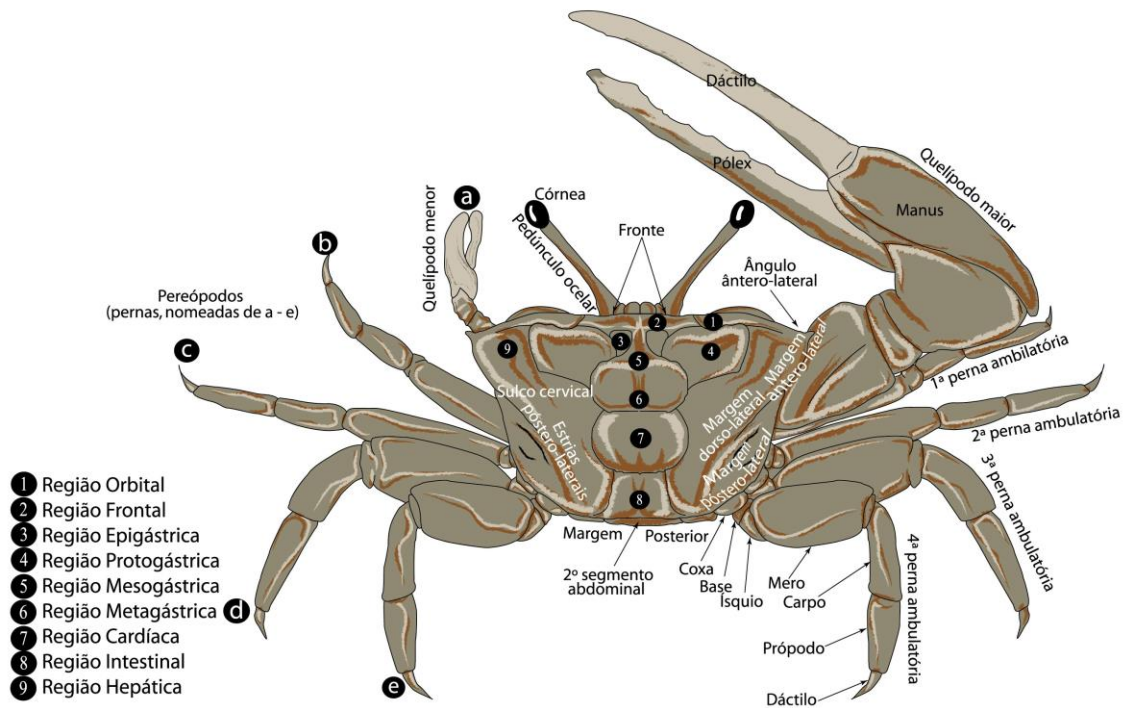
Os chama-marés são considerados caranguejos “verdadeiros”, ou seja, os mais “avançados” dos decápodos, pertencentes a infraordem Brachyura. O corpo é geralmente pequeno, largo e achatado, sendo caracterizado por possuir um abdômen flexionado sob o corpo, sem a cauda em forma de leque típica de outros crustáceos. Em todos, exceto em poucos e pequenos grupos, todos os cinco pares de pernas ambulatórias são grandes e o primeiro par consiste de quelas (Figura 1).

A maioria das espécies de caranguejos tem larvas planctônicas, sendo que somente uma infinitesimal fração das larvas liberadas sobrevive para assentar no sedimento e sofrer metamorfose até a forma juvenil. Os adultos são ativos na superfície durante a maré baixa, mas vivem em galerias no lodo e na areia da zona entremarés, dentro de colônias densas, de idades, sexo e espécies mistas, em área protegidas de marismas e florestas de mangue (Zeil, 2006, Hogarth, 2007, Allen & Levinton, 2014). Cada adulto defende sua própria galeria e uma pequena área à sua volta, alimentando-se de algas, bactérias e detritos na superfície do solo.

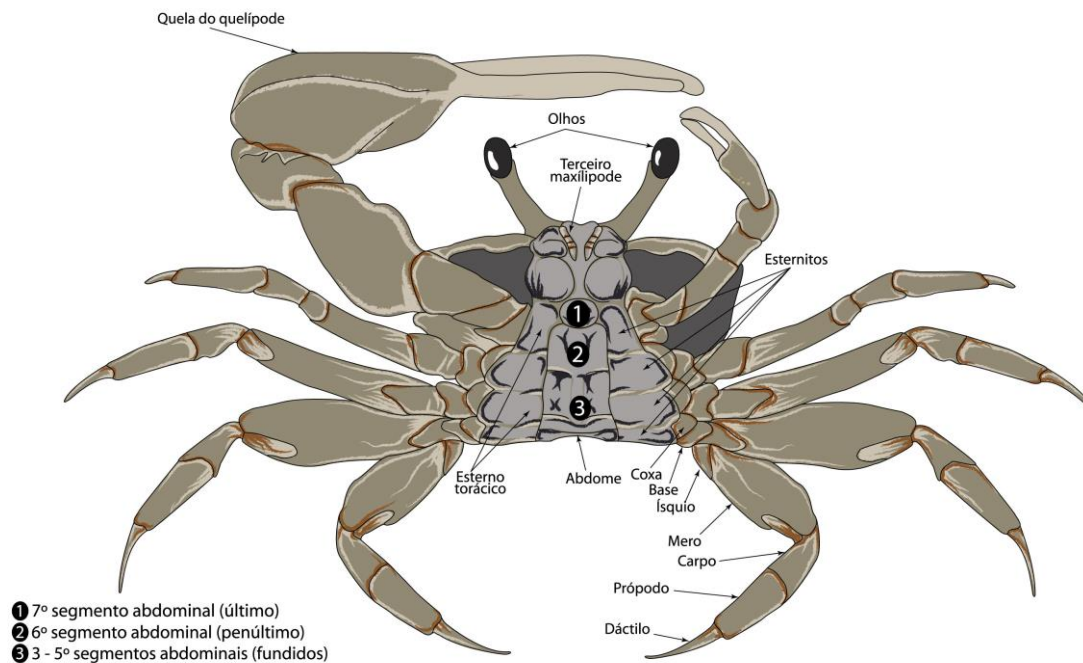
Muitas espécies são eurihalinas, tolerando amplas gamas de salinidade (Crane, 1975), e exibem alta fecundidade, com 30.000 - 50.000 ovos, associadas a altas taxas de mortalidade larval (Thorson 1950, Young & Chia, 1987).

Em outros aspectos morfológicos, as formas de todos *Uca* assemelham-se aos de muitos outros caranguejos costeiros. A carapaça é geralmente lisa e sempre convexa com cerca de quatro a seis lados. Suas divisões não estão profundamente separadas

umas das outras, embora, às vezes, as regiões branquiais projetem-se bem acima da superfície dorsal. Os olhos são pendunculados. As oito pernas ambulatórias, em uma visão geral, não são notáveis (Crane, 1975).



a)



b)

**Figura 1.** Desenho esquemático com a anatomia de um caranguejo *Uca*: (a) vista dorsal e (b) vista ventral.

Os caranguejos podem viver cerca 1,6 anos e adultos da maior espécie podem atingir um tamanho de corpo de cerca de 5 cm (Bedê, 2011).

Seu complexo comportamento social, característica marcante deste gênero, reflete-se na escolha pelas fêmeas de seus parceiros reprodutivos. Estas normalmente se apresentam nas diferentes populações em menor número que os machos (de Rivera, 2003).

Salmon (1987) sugeriu que espécies que acasalavam no subterrâneo apresentavam fêmeas com alta fecundidade (p.ex. *U. pugilator*) e que se, ao contrário, o acasalamento ocorria na superfície, as fêmeas produziam um baixo número de ovos (como em *U. vocans*). Desse modo, haveria uma estreita associação entre o local de acasalamento e incubação e a fecundidade.

Crane (1975) propôs e avaliou hipótese sobre a origem e dispersão do grupo a partir de um ancestral marinho subgênero *Thalassuca* (= *Gelasimus*) e concluiu que este teria surgido na região do Indo-Pacífico, onde ocorrem espécies com menor complexidade de comportamentos sociais e reprodutivos. Um estoque ancestral do subgênero *Celuca* (= *Leptuca*) teria migrado de volta ao Indo-Pacífico, explicando a presença desse grupo na região (= *Paraleptuca*). A partir dessa hipótese, Crane propôs a divisão do gênero em dois grupos, de acordo com a distância entre os pedúnculos ocelares (Crane, 1975).

Segundo Bezerra (2009), devido à semelhança entre várias espécies de *Uca*, a taxonomia do gênero é bastante complicada, principalmente com relação à identificação de algumas espécies. Entretanto, mais complicada ainda é a questão sistemática do grupo, com algumas propostas de classificação tendo sido apresentadas nos últimos anos.

De acordo com Shih *et al.* (2016), apesar de várias discussões sobre a possível parafilia do gênero (Salmon, 1983, Levinton *et al.*, 1996, Beinlich & von Hagen, 2006), os pesquisadores continuaram a usar apenas um nome de gênero para todas as espécies de chama-marés. As espécies de *Uca*, no entanto, têm sido comumente divididas em duas categorias, aquelas em que a margem frontal entre os pedúnculos ocelares é marcadamente estreita (frente estreita, ou FE), e aqueles com uma frente mais ampla triangular (frente larga ou FL). Ver Crane (1975), Rosenberg (2001), Beinlich & von Hagen (2006).

Portanto, em seu trabalho recente de revisão da família Ocypodidae, Shih *et al.* (2016) usaram como marcadores genéticos de 92 das 129 espécies de Ocypodidae conhecidas. Com base nos resultados, propõem o reconhecimento do *status* genérico completo para os subgêneros atualmente reconhecidos de caranguejos (*Uca*). Estes autores consideram que os caranguejos chama-marés claramente incluem dois grupos amplamente divergentes: um grupo (incluído nas regiões do Atlântico e leste do Pacífico *Uca* e *Afruca*) intimamente relacionados com *Ocypode* e não com os outros caranguejos chama-marés. E o segundo grupo, composto pelos restantes dos chama-marés (*Minuca*, *Leptuca* e *Petruca*, das regiões do Atlântico e leste do Pacífico, assim como, todos os táxons do Indo-Pacífico ocidental).

Desse modo, Shih *et al.* (2016) confirmam a estreita relação entre *Ocypode*, *Afruca* e *Uca* s. str. e apoiam a relação entre os dois grupos americanos FL, *Minuca* e *Leptuca*.

Os caranguejos chama-marés, maria-farinha (*ghostcrab*) e *Ucides* formam uma clade amplamente suportada, com três subclades principais tendo valores igualmente elevados de suporte. Estes três clados principais são tratados como subfamílias. As três subfamílias constituintes dos Ocypodidae são, portanto: Ocypodinae (*Afruca*, *Ocypode*, *Uca* s. Str.); Gelasiminae (*Austruca* Bott, 1973, *Cranuca* Beinlich & von Hagen, 2006, *Gelasimus* Latreille, 1817, *Leptuca* Bott, 1973, *Minuca* Bott, 1954, *Paraleptuca* Bott, 1973, *Petruca* Shih, Ng & Christy, 2015, *Tubuca*, *Xeruca* Shih, 2015); e Ucidinae Števíć, 2005 (*Ucides*).

Em relação às espécies incluídas em cada gênero, o arranjo de Ng *et al.* (2008) e estudos recentes foi seguido, com a adição de *U. virens* registrada como válida no website atualizado (Rosenberg, 2014). O grupo americano de frente larga com os subgêneros do Pacífico Indo-Occidental, formando um clado distinto, para o qual o nome de subfamília Gelasiminae Miers, 1886, está disponível, constitui o mais numeroso grupo. *Australuca* Crane, 1975, e *Hoplocypode* Sakai & Türkay, 2013, não são suportados, e são tratados como sinônimos de *Tubuca* Bott, 1973, e *Ocypode*, respectivamente. Todos os outros subgêneros de *Uca* são reconhecidos como gêneros completos.

No total, consideraram 104 espécies de chama-marés existentes e incluídas na análise.

## 4 ESPÉCIES DE INTERESSE NESTE TRABALHO

Na costa brasileira, Melo (1996) e Bezerra (2009), utilizando o arranjo tradicional, reconhecem 10 espécies do gênero *Uca*: *U. (Uca s. str.) maracoani* (Latreille, 1802); *U. (Minuca) thayeri* Rathbun, 1900; *U. (Minuca) burgersi* Holthuis, 1967; *U. (Minuca) mordax* Smith, 1870; *U. (Minuca) rapax* Smith, 1870; *U. (Minuca) victoriana* von Hagen, 1987 e *U. (Minuca) vocator* Herbst, 1804. *U. (Leptuca) uruguayensis* Nobili, 1901; *U. (Leptuca) cumulanta* Crane, 1943; *U. (Leptuca) leptodactyla* Rathbun, 1898.

Os experimentos aqui realizados foram delineados visando o estudo do comportamento e das interações com o ambiente de duas espécies do litoral do estado do Pará (Brasil) em condições de campo, quais sejam, *Uca (Uca s.str.) maracoani* (Latreille, 1802) e *Uca (Minuca) rapax* (Smith, 1870).

### 4.1 *Uca maracoani* (Latreille, 1802)

Esse caranguejo é conhecido popularmente, de acordo com a região do país, como maraquanim, chama-maré, tesoura, ciecié, maracauim e mão-no-olho. Essa espécie tem distribuição no Atlântico Ocidental (Venezuela, Trindade Tobago, Guiana e Brasil). No Brasil, *U. maracoani* ocorre no litoral dos Estados do Amapá, Pará, Maranhão, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná (Melo, 1996; Bezerra, 2009, Thurman *et al.*, 2013).

*Uca maracoani* (Fig. 2) ocorre em substratos lodosos ao longo em baías calmas e estuários, nas regiões inferior e média com superfícies não-vegetadas, próximas a manguezais (Crane, 1975, Masunari, 2006). Masunari (2006) comenta que a preferência por biótopos de salinidades mais altas é bem conhecida em *U. maracoani*, aliada sobretudo com solos lodosos perto dos manguezais e não dentro dos mesmos. Essa autora encontrou a espécie em locais com teores de matéria orgânica baixo.

Entre as espécies brasileiras do gênero *Uca*, apenas *Uca (U.) maracoani* (Latreille, 1802) apresenta a fronte estreita, sendo que esta característica é mais comumente encontrada em espécies do Indo-Pacífico.

*Uca (Uca) maracoani*, assim como as outras espécies de *Uca* possui caracteristicamente machos com duas quelas diferentes em tamanho e função (heteroquelia), onde a quela menor serve para alimentação enquanto a mais



desenvolvida acumula atividades de exibição para as fêmeas e interações agonísticas entre machos na defesa de territórios (Crane, 1975).



**Figura 2.** *Uca maracoani*.

*Uca maracoani* está entre as espécies maiores e mais pesadas do gênero, mas pode realizar deslocamentos rápidos por curtas distâncias. São bastante ativos durante o período diurno, mas nunca foram avistados durante o período noturno (Crane, 1975).

Quanto à nutrição, *U. maracoani* obtém seu alimento do sedimento dos manguezais, onde estão algas, fungos e etc. Os seus predadores naturais são, o guaxinim, o gambá, as aves como o guará e as garças. Tem papel ecológico de destaque como um dos elos da cadeia alimentar no manguezal.

Embora *Uca (U.) maracoani* seja uma espécie abundante, são poucos os estudos realizados com esta espécie: em geral abordam sua sistemática, filogenia ou aspectos do crescimento (Crane 1975, Rosenberg 2001, Masunari *et al.*, 2007, Hirose & Negreiros-Fransozo 2007, Negreiros-Fransozo *et al.* 2009, Costa, 2015), seus aspectos populacionais (Hirose, 2005; Hirose & Negreiros-Fransozo, 2007; Hirose & Negreiros-Fransozo, 2008; Di Benedetto & Masunari, 2009 e Azevedo *et al.* 2016) e Araujo Jr. *et al.*, (2011) aborda as consequências do comportamento de escavação da espécie (bioturbação) sobre o ecossistema de manguezal. Além de trabalhos que foram realizados para comparações de mais de uma espécie de *Uca* no Brasil, entre elas *U. (U.) maracoani* (Bezerra *et al.*, 2006; Masunari, 2006; e Koch *et al.*, 2005). Após os trabalhos desenvolvidos sobre o comportamento desta espécie por Crane (1958, 1975), somente Santos *et al.* (2016).

No Estado do Pará, a espécie *U. maracoani*, embora não apresente interesse comercial é ocasionalmente utilizada como fonte de alimento, e desempenha importante papel ecológico no ambiente estuarino.

#### 4.2 *Minuca rapax* (Smith, 1870)

Esta espécie possui ampla distribuição geográfica, podendo ser encontrada na costa atlântica das Américas, incluindo Estados Unidos, México, Guatemala, Honduras, Jamaica, Porto Rico, Ilhas Virgens, Colombia, Aruba, Antilhas, Venezuela, Guiana, Suriname e Brasil.

No Brasil, ocorre nos estados do Pará, Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro (Bezerra, 2009) e, segundo Melo (1996) até Santa Catarina. Recebe diversas denominações ao longo da costa brasileira além de chama-maré, sarará e siri-patola.

*M. rapax* (fig. 4) habita galerias lamosas e areno-lamosas na vizinhança de manguezais, ao longo de rios e riachos e em lagoas nas regiões tropicais e subtropicais. *Minuca rapax*, em margens de riachos e manguezais, capaz de colonizar ambientes com salinidades variadas, e também ocupar substratos com diversas características.



Figura 3. *Minuca rapax*.

De acordo com Melo (1996), a espécie *M. rapax* geralmente é a mais abundante do gênero, o que foi confirmado por Oshiro *et al.* (1998), na Baía de Sepetiba, e Bedê *et al.* (2008), no Manguezal do Itacuruçá (RJ). A ampla distribuição geográfica desta

espécie está provavelmente relacionada à sua grande tolerância e plasticidade às variações ambientais críticas (principalmente salinidade e dessecação), que permitem a ocupação de um grande espectro de habitats (Zanders & Rojas 1996b, Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2006a ).

Existem informações disponíveis sobre sua reprodução (Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2006a, b, c, Castiglioni *et al.*, 2008, Figueiredo *et al.*, 2008), fisiologia (McNamara & Moreira, 1983, Zanders & Rojas, 1996a, b, c.), crescimento e biologia populacional (Genoni 1985, 1991, Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2004, 2005).

Aspectos de seu comportamento, especialmente comunicação acústica foram pesquisados por Salmon (1971) Salmon & Kettler (1987) e display de aceno (Greenspan 1980).

Não obstante os inúmeros trabalhos publicados com *Uca*, as pesquisas ainda se concentram em espécies de regiões temperadas e, mais recentemente, algumas subtropicais. No Brasil, apesar de não serem muito numerosos, a maior parte dos estudos sobre *Uca* são de enfoque populacional, entre os quais se citam: Costa & Negreiros-Fransozo (2002), com *U. thayeri* no manguezal de Ubatuba, SP; Colpo & Negreiros-Fransozo (2004), com *U. vocator* em três localidades do litoral norte paulista; Koch *et al.* (2005) no Pará e o de Bezerra *et al.* (2006), no Ceará, ambos com *Uca maracoani* (Latreille, 1802-1803).

## REFERÊNCIAS

- Allen, B. J., & Levinton, J. S. (2014). Sexual selection and the physiological consequences of habitat choice by a fiddler crab. *Oecologia*, 176(1), 25–34.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-014-3002-y>
- Araújo Jr, J. M. C., Otero, X. L., Marques, A. G. B., Nóbrega, G. N., Silva, J. R. F., & Ferreira, T. O. (2011). Selective geochemistry of iron in mangrove soils in a semiarid tropical climate: effects of the burrowing activity of the crabs *Ucides cordatus* and *Uca maracoani*. *Geo-Marine Letters*, 32(4), 289–300.  
<https://doi.org/10.1007/s00367-011-0268-5>

- Azevedo, D. S., Silva, J. V. C. L., & Castiglioni, D. S. (2016). Population Biology of *Uca maracoani* in a Tropical Mangrove. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s41208-015-0008-0>
- Bedê, L. M. (2011). *Distribuição Espacial, Biologia Populacional dos caranguejos braquiúros (Crustacea, Decapoda) e Crescimento de Uca rapax (Smith, 1870) (Decapoda, Ocypodidae) no Manguezal de Jabaquara – Paraty – RJ*. UFRRJ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, 115p.
- Bedê, L. M., Oshiro, L. M. Y., Mendes, L. M. D., & Silva, A. A. (2008). Comparison of the population structure of the species of *Uca* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) in the mangrove of Itacuruçá, Rio Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(4), 601–607. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000400004>
- Beinlich, B. & Von Hagen, H. O. (2006). Materials for a more stable subdivision of the genus *Uca* Leach. *Zoologische Mededelingen*, 80: 9-32
- Benetti, A. S.; Negreiros-Fransozo, M. L. (2004). Relative growth of *Uca burgersi* (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in the southeastern Brazilian coast. *Iheringia (Zoologia)*, 94 (1): 67-72.
- Bezerra L. E. A.; Dias, C. B.; Santana, G. X. & Matthews-Cascon, H. (2006) Spatial distribution of fiddler crabs (genus *Uca*) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina*, 70: 759-766.
- Bezerra, L. E. A. (2009). Taxonomia, filogenia e biogeografia das espécies de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no Oceano Atlântico e Pacífico Oriental. Retrieved from <http://repositorio.ufpe.br:8080/xmlui/handle/123456789/8365>
- Bliss, D. (1968). Transition from water to land in decapod crustaceans. *American Zoologist*, 8: 355-392.
- Brusca, R. C. & Brusca, G. J. (2007). Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland.: [i]-xviii, 1-922.
- Castiglioni, D. da S., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2004). Comparative analysis of the relative growth of *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(1), 137–144. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752004000100023>
- Castiglioni, D. da S., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2005). Comparative population biology of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from two

subtropical mangrove habitats on the Brazilian coast. *Journal of Natural History*, 39(19), 1627–1640.

- Castiglioni, D.S. & M.L. Negreiros-Fransozo. (2006a). Biologia populacional do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodoidea), proveniente de uma área de manguezal degradado em Paraty, RJ, Brasil. *Atlântica*, 28 (2): 73-86.
- Castiglioni, D.S. & M.L. Negreiros-Fransozo. (2006b). Ciclo reprodutivo do caranguejo *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) habitante de um estuário degradado em Paraty, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23 (2): 331-339.
- Castiglioni, D.S. & M.L. Negreiros-Fransozo. (2006c). Physiologic sexual maturity of the Fiddler Crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in Ubatuba, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49 (2): 239-248.
- Castiglioni, D.S. & M.L. Negreiros-Fransozo; L.S.L. Greco; A.F. Silveira & S.O. SILVEIRA. (2008). Gonad development in females of fiddler crab *Uca rapax* (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) using macro and microscopic techniques. *Iheringia, Série Zoologia*, 97 (4): 505-510.
- Colpo, K. D. & Negreiros-Fransozo, M. L. (2002). Reproductive output of *Uca vocator* (Herbst, 1804) (Brachyura, Ocypodidae) from three subtropical mangroves in Brazil. *Crustaceana*, 76 (1):1-11.
- Colpo, K. D., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2004). Comparasion of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forests. *Scientia Marina*, 68 (1): 139-146.
- Costa, C. L. (2015). Maturidade sexual morfológica do caranguejo violinista *uca maracoani* (brachyura, ocypodidae) no manguezal do Rio Formoso, Pernambuco, Brasil. Dissertação (Mestrado em Saúde Humana e Meio Ambiente) – Universidade Federal de Pernambuco, CAV. Programa de Pós-Graduação em Saúde Humana e Meio Ambiente.
- Costa, T. M. & Negreiros-Fransozo, M. L. (2002). Population biology of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical South American mangrove area: results from transect and catch-per-unit- effort techniques. *Crustaceana*, 75(10): 1201- 1218.

- Crane, J. (1958). Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). *Zoologica*, 43(10): 113–130.
- Crane, J. (1975). *Fiddler Crabs of the World. Ocypodidae: Genus Uca*. Princeton University, Princeton, New Jersey, USA. 736 p.
- Davie P.J.F., Guinot, D. & Ng P.K.L. (2015) Systematics and classification of Brachyura. In: Castro P, Davie PJF, Guinot D, Schram FR & von Vaupel Klein JC (eds.), *Treatise on Zoology–Anatomy, Taxonomy, Biology–The Crustacea*, complementary to the volumes translated from the French of the *Traité de Zoologie* 9(C)(I), Decapoda: Brachyura (Part 1), Brill, Leiden: 1049–1130.
- DeGrave, S., Pentcheff, N. D., Ahyong, S. T., Chan, T-Y., Crandall, K. A., Dworschak, P. C. et al. (2009). A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans – *Raffles Bulletin of Zoology Suppl.* 21: 1-109.
- deRivera, C. E. (2003). Causes of a male-biased operational sex ratio in the fiddler crab *Uca crenulata*. *Journal of Ethology*, 21: 137–144.
- Di Benedetto, M. & Masunari, S. (2009). Estrutura populacional de *Uca maracoani* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná. *Iheringia. Série Zoologia*.
- Figueiredo, J.; G. Penha-Lopes; J. Anto; L. Narciso & J. Lin. (2008). Potential fertility and egg development (volume, water lipid and fatty acid content) through embryogenesis of *Uca rapax* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 28 (3): 528-523.
- 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. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90195-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90195-9)
- 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. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(91\)90186-Z](https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90186-Z)
- Greenspan, B. N. (1980). Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*. *Animal Behaviour*, 28(2): 387–392. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80047-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80047-9)
- Hirose, & Negreiros-Fransozo, M. L. (2007). Growth phases and differential growth between sexes of *Uca maracoani* Latreille, 1802-1803 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). *Gulf and Caribbean Research*, 19: 43-50.

- Hirose, G. L. & Negreiros-Fransozo, M. L. (2008). Population biology of *Uca maracoani* Latreille 1802- 1803 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) on the south – east of Brasil. *Pan – American Journal of aquatic Sciences* 3 (3): 373-383
- Hirose, G.L. (2005). Biologia de *Uca maracoani* Latreille 182-1803 (Brachyura, Ocypodidae) em uma área estuarina subtropical do sudeste brasileiro. 78p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista – Botucatu, São Paulo.
- Hogarth, P.J. (2007). *The Biology of Mangroves and Seagrasses* New York: Oxford University Press.
- Huxley, J.S., and F.S. Callow (1933). A note on the asymmetry of male fiddler-crabs (*Uca pugilator*). *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 129:379-392.
- Ingle, R. W. (1993) Hermit crabs of the northeastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. An illustrated key, Chapman & Hall, Natural History Museum Publications, London.
- Koch, V., Wolff, M., & Diele, K. (2005). Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 291: 177–188.  
<https://doi.org/10.3354/meps291177>
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1987). *An Introduction to Behavioural Ecology*, 2<sup>nd</sup> edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 389p.
- Levinton, J.; Sturmbauer, C.; Christy, J. Molecular data and biogeography: resolution of a controversy over evolutionary history of a pan-tropical group of invertebrates. *Journal Experimental Marine Biology Ecology*, 203: 117-131, 1996.
- Martin, J. W; Davis, G. E. (2001). *An Updated Classification of the Recent Crustacea*. Science Series, 39, Natural History Museum of Los Angeles, County.
- Masunari, S. (2006). Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4). Retrieved from <http://ojs.c3sl.ufpr.br/ojs/index.php/zoo/article/view/7083>
- Masunari, S., Dissenha, N., & Falcão, R. C. (2007). Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(4). Retrieved from <http://ojs.c3sl.ufpr.br/ojs/index.php/zoo/article/view/6921>

- McLaughlin, P. A. (1980). Comparative morphology of Recent Crustacea. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- McNamara, J. C., & Moreira, G. S. (1983). Ultrastructure of Chromatophores From the Fiddler Crabs *Uca rapax* (Smith) and *Uca uruguayensis* (Nobili) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 44(3): 301–309.  
<https://doi.org/10.1163/156854083X00479>.
- Melo, G.A.S. (1996). Manual de identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do litoral brasileiro. São Paulo: Editora Plêiade/FAPESP, 604 p.
- Miller, C. (1973). Growth in *Uca*, 1. Ontogeny of asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, 24: 119-131.
- Negreiros-Fransozo, M. L., Hirose, G. L., Fransozo, A., & Bolla, J., Eduardo A. (2009). First Zoeal Stage and Megalopa of *Uca (Uca) maracoani* (Decapoda: Brachyura), with Comments on the Larval Morphology of South-American Species of Ocypodidae. *Journal of Crustacean Biology*, 29(3): 364–372.  
<https://doi.org/10.1651/08-3087.1>
- Ng, P. K. L., D. Guinot, & P.J.F. Davie. (2008). Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of the extant Brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology, Suppl. 17*: 1–286.
- Oshiro, L.M.O.; R. Silva & Z.S. Silva. (1998). Composição da fauna de braquiúros (Crustacea, Decapoda) dos Manguezais da Baía de Sepetiba - RJ. *Nauplius*, Rio Grande, 6: 31-40.
- Purves, W. K.; Sadava, D.; Orians, G. H.; Heller, H. C. Vida (2002). A Ciência da Biologia, 6ª edição, Porto Alegre, editora Artmed., p. 1128.
- Rosenberg, M. S. (1997). Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology* 17:52-59.
- Rosenberg, M.S. (2001). The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*, Lawrence, 21 (3): 839-869.
- Rosenberg, M.S. (2014). Contextual cross-referencing of species names for fiddler crabs (genus *Uca*): An experiment in cyber-taxonomy. *PLoS ONE*, 9(7): e101704.
- Salmon, M. & M.K. Kettler. (1987). The importance of behavioral and biochemical differences between fiddler crab taxa, with special reference to *Uca rapax* (Smith) and *U. virens* (Salmon and Atsaiades). *Contributions in Marine Science* 30: 63-76.



- Salmon, M. (1971). Signal characteristics and acoustic detection by fiddler crabs, *Uca rapax* and *Uca pugilator*. *Physiological Zoology* 44 (4): 210-221.
- Salmon, M. (1983). Acoustic calling by fiddler and ghost crabs. *Biological Bulletin*, 184(2), 203–208.
- Salmon, M. (1987). On the reproductive behavior of the fiddler crab as *Uca thayeri*, with comparisons to *U. pugilator* and *U. vocans*: evidence for behavioral convergence. *Journal of Crustacean Biology* 7: 25-44.
- Santos, L. C. dos, Freire, F. A. de M., & Luchiari, A. C. (2016). The effect of audience on intrasexual interaction in the male fiddler crab, *Uca maracoani* (Latreille 1802–1803, Decapoda, Ocypodidae). *Journal of Ethology*, 1–8.  
<https://doi.org/10.1007/s10164-016-0495-3>
- Sastry, A. N. (1983). Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, F.J. & Vernberg, W.B. eds. *The Biology of Crustacea: Environmental adaptations*. New York, Academic Press, p.179-270.
- Shih, H.-T., Ng, P. K. L., Davie, P. J. F., Schubart, C. D., Türkay, M., Naderloo, R., Jones, D. & Liu, M.-Y. (2016). Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), based on phylogenetic relationships, with a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, sensu lato and its subgenera. *Raffles Bulletin of Zoology* 64, 139-175.
- Sinervo, B. *Behavioral Ecology: Genetics and Culture*. (in prep.). Text book with companion CD-ROM. Chapters 1-20 completed (proofing phase), CD-ROM scripting routines complete. online pdfs:[http://bio.research.ucsc.edu/~barrylab/classes/animal\\_behavior/BEHAVIOR.HTM](http://bio.research.ucsc.edu/~barrylab/classes/animal_behavior/BEHAVIOR.HTM)
- Takeda, S., & Murai, M. (1993). Asymmetry in Male Fiddler Crabs is Related to the Basic Pattern of Claw-waving Display.
- Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25:1-45.
- Thurman II, C. L. (1985). Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcylindrica* (Stimpson). *The Biological Bulletin*, 169(1): 215–229.

- Thurman, C.L., II, S.C. Faria, and J.C. McNamara (2013). The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records* 6:1-21.
- Veitch, L.G. (1978) Size, shape and allometry in *Uca*; A multivariate approach. *The Mathematical Scientist*, 3(1):35-45.
- Von Hagen, H. O. (1987). Morphology and waving display of a new species of *Uca* (Crustacea, Brachyura) from the State of Espirito Santo (Brazil). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut, Hamburg* 84:81-94.
- Wieman, A., Berendzen, P., Hampton, K., Jang, J., Hopkins, M., Jurgenson, J., Thurman, C. (2014). A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. *Marine Biology*, 161(1): 173–185. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2327-0>
- Yong CM, Chia FS (1987) Abundance and distribution of pelagic larvae as influenced by predation, behavior, and hydrographic factors. In Giese C, Pearse JS, Pearse VB (eds) *Reproduction of marine invertebrates*, Vol 9. Blackwell Scientific, Palo Alto, and The Boxwood Press, Pacific Grove, CA, p 385-463.
- Zanders, I. P., & Rojas, W. E. (1996a). Osmotic and ionic regulation in the fiddler crab *Uca rapax* acclimated to dilute and hypersaline seawater. *Marine Biology*, 125(2): 315–320. <https://doi.org/10.1007/BF00346312>
- Zanders, I. P., & Rojas, W. E. (1996b). Salinity effects on cadmium accumulation in various tissues of the tropical fiddler crab *Uca rapax*. *Environmental Pollution (Barking, Essex : 1987)*, 94(3), 293–9. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(96\)00095-4](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(96)00095-4)
- Zanders, I. P., & Rojas, W. E. (1996c). Transbranchial potentials and ion fluxes across isolated, perfused gills of *Uca rapax*. *Marine Biology*, 125(2): 307–314. <https://doi.org/10.1007/BF00346311>
- Zeil, J., Hemmi, J. M., & Backwell, P. R. Y. (2006). Fiddler crabs. *Current Biology*, 16(2):, R40–R41. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.01.012>

## *II Problemas, Objetivos e Hipóteses*



Fotografia 2- *Uca maracoani* no manguezal do rio Curuperé (2013)

## 1 PROBLEMAS

Qual a relação entre os comportamentos-resposta de duas espécies de caranguejos *Uca* sp. e seus ciclos de atividades? Em que medida estes organismos partilham seu nicho na zona entremarés?

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Demonstrar que os atos comportamentais de duas espécies de *Uca* sp., que suas distribuições sobrepostas na zona entremarés são qualitativa e quantitativamente diferentes, as permitindo partilhar o nicho ecológico.

### 2.2 Objetivos Específicos

- Estabelecer um modelo de repertório comportamental descritivo e quantitativo (etograma) para as espécies de caranguejo do gênero *Uca*, com especial referência às espécies *M. rapax* e *U. maracoani*, em condições de vida livre.
- Registrar e analisar o ritmo de atividade das espécies ao longo do ciclo anual.
- Caracterizar a morfologia e arquitetura das galerias das espécies em estudo.

## 3 HIPÓTESES

Por serem evolutivamente diferenciadas, espera-se que as espécies apresentem:

- Etogramas, qualitativa e quantitativamente diferentes.
- Variações na taxa de atividade ao longo do ciclo anual, que refletem adaptações diferenciadas para sobreviver e partilhar os recursos no mesmo ambiente.
- Galerias com arquiteturas diferentes, que refletem diferentes caminhos evolutivos.
- Variações nesta arquitetura em função da sazonalidade e do tipo de ambiente.

### *III Métodos*



Fotografia 3 - Observação e filmagem no rio Curuperé durante a baixamar. (2013)

# 1 ÁREA DE ESTUDO

## 1.1 Caracterização

A fim de determinar a área para a realização dos experimentos de campo, foram visitadas e inspecionadas áreas estuarinas do nordeste paraense, visando detectar a presença das espécies de interesse no local e condições logísticas adequadas.

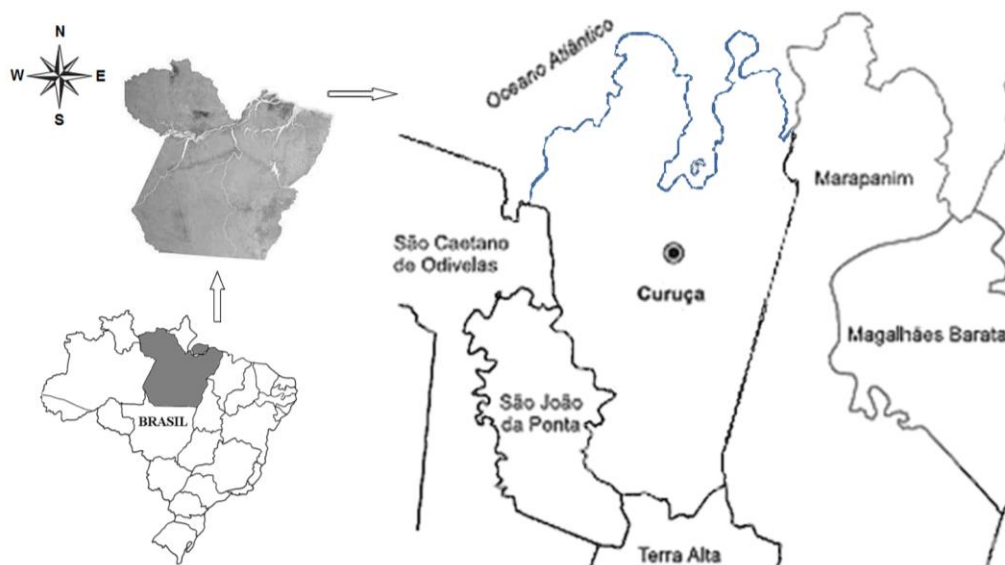
O local selecionado, o manguezal do rio Curuperé, margeia a Estação de Aqüicultura de Curuperé (SEDAP-PA), a qual se localiza a aproximadamente 6 km do centro da cidade de Curuçá (0°43'56,91"S e 47°51'05,07"W), importante e tradicional centro pesqueiro do Nordeste paraense (Figura 4).

No município, a exemplo de outras áreas do Nordeste paraense, as populações têm sua base de sustentação social e econômica nas relações com o mar, através da pesca tradicional, da coleta e do extrativismo, com métodos e técnicas de trabalho eminentemente simples (Furtado, 2001).

O município tem precipitações abundantes que ultrapassam os 2.000 mm anuais, sendo os meses mais chuvosos de janeiro a junho e menos chuvosos de julho a dezembro. Apresenta clima equatorial Amazônico tipo *Am* da classificação de Köppen caracterizado pelas temperaturas elevadas com média de 27 °C e amplitude térmica de 6 °C (SEPOF 2008).

Os rios possuem características de canais de marés, com amplas desembocaduras que sofrem grande influência marinha. Nestas condições, formam-se extensas planícies lamosas colonizadas por bosques de mangues (Senna & Sarmiento, 1996).

Nos bosques de mangue da área em estudo observou-se a presença de: mangue vermelho *Rhizophora mangle* L. (espécie dominante), com uma porcentagem variável de siriúbas (*Avicennia germinans* L. e *A. schaueriana* Stapp & Leechman), além da tinteira *Laguncularia racemosa* L. (Gaeten), na zona de transição foi observado a presença do mangue-de-botão *Conocarpus erecta*. Estas espécies também são citadas por Carvalho *et al.*, 1994; Menezes *et al.*, 1994.



**Figura 4.** Localização da área de estudo, no estuário de Curuçá, município de Curuçá, Pará, Brasil. Elaborado por BELÚCIO, L.F incluindo imagem de satélite adaptada de “Estuário de Curuçá”, Google Earth, 2016.

## 1.2 Estações de Observação e Coleta

As observações foram realizadas ao longo do rio Curupéré, sendo quatro estações de observação definidas, duas localizadas à margem esquerda do rio Curupéré e outras duas à margem direita (Figura 5).



**Figura 5.** Localização das estações de observação, ao longo do rio Curupéré. Elaborado pela autora incluindo imagem de satélite adaptada de “Estação de Aquicultura de Curupéré”, Google Earth, 2016.

As estações são descritas a seguir em função dos experimentos nelas realizados e de características:

### *Estação 1 (E1) — Comportamento, Taxa de Atividade e Arquitetura de Galerias*

Estação localizada no trecho médio do rio Curupéré, onde este apresenta cerca de 20 m de largura, junto ao trapiche principal da Estação de Aquicultura de Curupéré (SEDAP – PA). Com face voltada para o leste geográfico, apresenta zona entremarés não vegetada, protegida da força principal das marés, com cerca de 10 m, de declive suave ( $27^\circ$ ) e constituída por sedimento com predominância lodosa. Tendo recebido, anteriormente adaptações para a construção de um trapiche e abrigo de madeira, sofreu retirada de uma pequena parte da vegetação de mata ciliar (Figura 6).

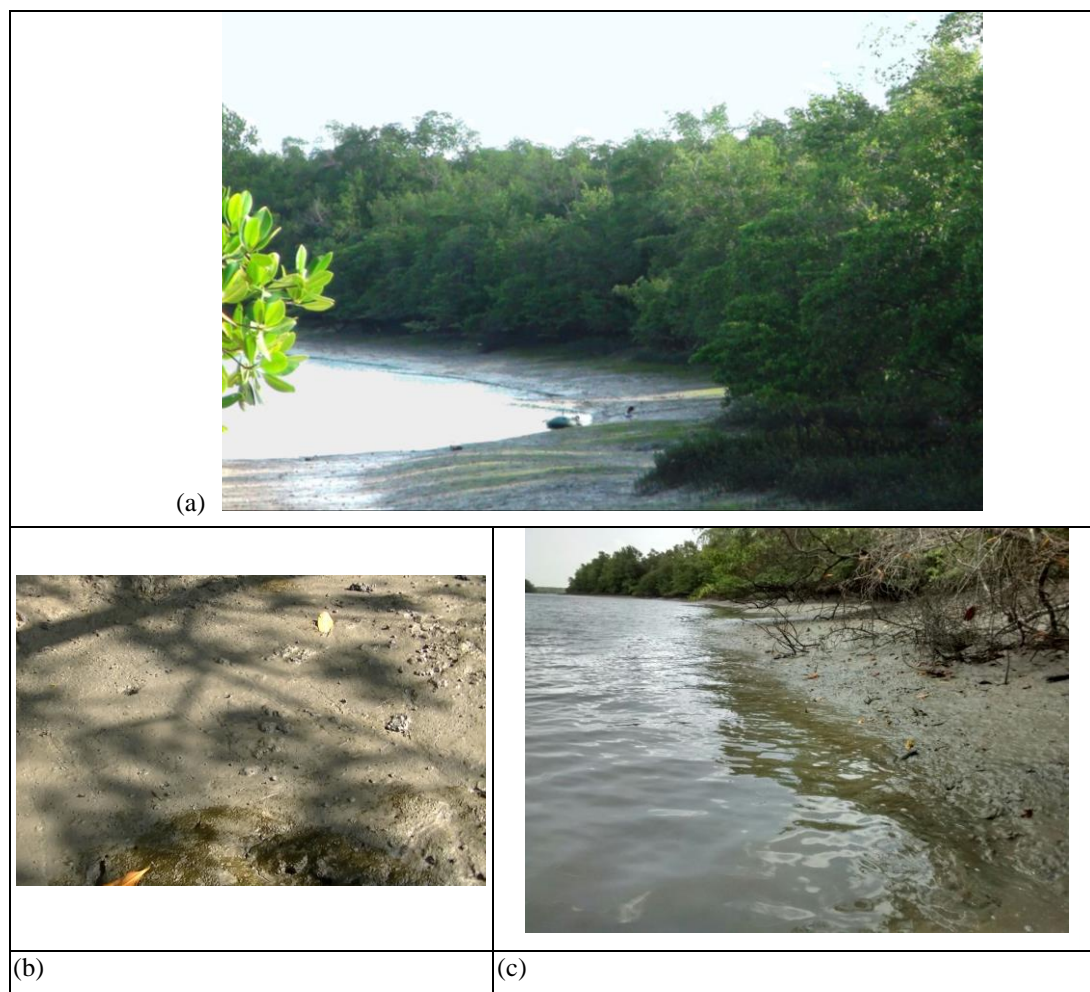




**Figura 6.** Estação 1, localizada do lado esquerdo do rio Curuperé, com declive suave e sedimento lodoso (a) e (b) baixamar e (c) maré enchente.

#### *Estação 2 (E2) — Taxa de Atividade*

Estação localizada no trecho médio do rio Curuperé, cerca de 300 m a jusante da *E1*, após forte meandro do rio. Com face voltada para o oeste geográfico, apresenta zona entremarés não vegetada, protegida da força principal das marés, com aproximadamente 15 m, de declive suave ( $25^\circ$ ) e constituída por sedimento lodo-arenoso (Figura 7).



**Figura 7.** Estação 2, localizada do lado direito do rio Curupéré: (a) com declive suave durante a baixamar, (b) sedimento lodo-arenoso e (c) durante a maré alta.

### *Estação 3 (E3) — Taxa de Atividade*

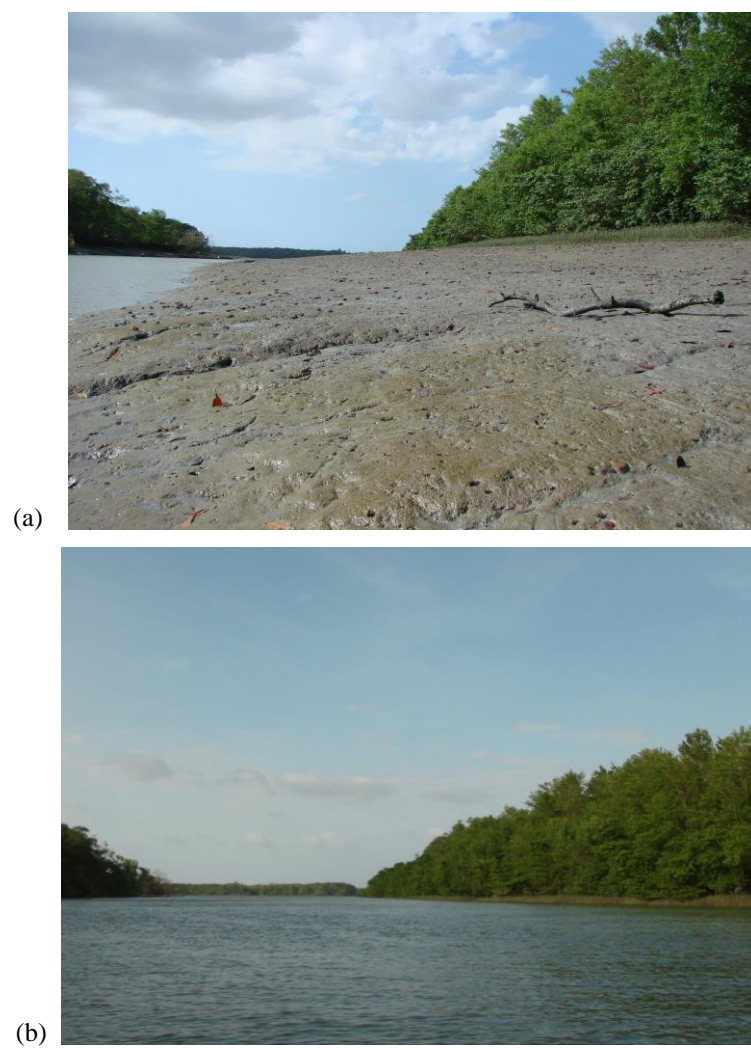
Estação localizada a aproximadamente 600 m a jusante da *E1*, no trecho baixo do rio Curupéré, onde este pode apresentar 40 m de largura. Com face voltada para o leste geográfico, apresenta zona entremarés não-vegetada, parcialmente protegida da força principal das marés, com cerca de 7 m, com declive abrupto ( $34^\circ$ ) e constituída por sedimento de predominância lodosa (Figura 8).



**Figura 8.** Estação 3, localizada do lado esquerdo do rio Curuperé, com declive abrupto e sedimento lodoso; (a) vista do perfil durante maré vazante, (b) sedimento lodoso, na baixamar e (c) vista frontal na maré enchente.

#### *Estação 4 (E4) — Comportamento, Taxa de Atividade e Arquitetura de Galerias*

Estação localizada no trecho baixo do rio Curuperé, onde este pode apresentar 65 m de largura. Localizada a cerca de 900 m a jusante da *E1*, nas proximidades da abertura de uma baía formada pela confluência com o rio Arapuri, com face voltada para o oeste geográfico. Apresenta ampla zona entremarés não vegetada, sujeita a maiores ações das marés, especialmente nos períodos de lançante, ainda assim, seu declive é suave ( $22^\circ$ ), com sedimento areno-lodoso (Figura 9).



**Figura 9.** Estação 4, localizada do lado direito do rio Curuparé, com zona entremarés ampla, declive suave e sedimento lodo-arenoso: (a) baixamar e (b) maré alta.

## REFERÊNCIAS

- Carvalho, E. A; Menezes, M.; Silva, N. S.M & Mello, C.F. Levantamento e identificação das espécies típicas dos manguezais dos municípios de Ananindeua, Curuçá e Soure no Estado do Pará. In: 46° Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (SBPC), 1994, Vitória. Anais da 46° Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (SBPC), 1994.
- Furtado, L. Ocupação humana do litoral amazônico. In: Prost, T; Mendes, A. (Org.). Ecosistemas costeiros: impactos e gestão ambiental. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001, p.133-144.
- Menezes, M.; Silva, N. S. M. & Carvalho, E.A. Predação em folhas dos gêneros *Rhizophora* e *Avicennia* no bosque de mangue do Rio Curuperé, Curuçá - PA. In: V Seminário de Iniciação Científica da UFPA, 1994, Belém. Anais do V Seminário de Iniciação Científica da UFPA, 1994.
- Senna, C. & Sarmiento, A. P. Aplicações do sensoriamento remoto no mapeamento geobotânico do litoral NE do Pará. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém: MPEG, 1996, v. 8, p. 137-155.
- Secretaria Executiva de Estado de Planejamento, Orçamento e Finanças (SEPOF). Relatório da diretoria de estudos, pesquisas e informações socioeconômicas. Belém, 2008.

*IV Etograma para espécies do gênero Uca, com especial referência a U. maracoani e M. rapax*



Fotografia 4 - Comportamento agonístico (Quela para fora) entre *M. rapax* e *U. maracoani* no manguezal de Curuperé, Curuçá, PA (2015).

## 1 INTRODUÇÃO

Os chama-marés constituem um grupo singular de caranguejos semi-terrestres e de ambientes marinhos rasos. Como os demais organismos da família Ocypodidae, são caranguejos escavadores, encontrados em mares temperados e tropicais ao redor do mundo. Apesar de algumas vezes serem classificados como “caranguejos terrestres” (Hartnoll, 1988), poucos deles realmente dispensam completamente a necessidade de inundação regular.

A literatura científica há muito demonstrou que são membros importantes da macrofauna de estuários e manguezais (Sasekumar, 1974, Jones, 1984, Giblock & Crain, 2013, Pereira, 2014). Eles são numerosos em substratos areno-lodosos e lodosos de praias marinhas, planícies lodosas entremarés estuarinas, lagunas, pântanos fluviais, manguezais, restingas, estuários e bancos de riachos.

Em seu tratado sobre o grupo, Crane (1975) reconheceu 91 formas entre espécies e subespécies. De acordo com Bezerra (2009), após mais de 30 anos (*sic*) do monumental trabalho de Crane (1975) sobre a sistemática e taxonomia das espécies de chama-maré, várias mudanças sistemáticas e taxonômicas foram propostas para o gênero *Uca*, sendo a maioria das formas tratadas como espécies válidas pelos autores subsequentes.

Atualmente, é reconhecida a ampla distribuição zoogeográfica do grupo, cobrindo regiões do Oeste Africano, Atlântico Ocidental, Pacífico Oriental e Indo-Pacífico, e o número de espécies aumentou consideravelmente: Naderloo *et al.* (2016) reconhecem 102 espécies e Shih *et al.* (2016), 104 espécies.

O grupo *Uca*, portanto, parece ter passado por um processo de especiação e diversificação ao entrar em uma nova “zona adaptativa”: a *zona entremarés* de habitats tropicais e temperados quentes, protegida da forte ação de ondas (por exemplo, riachos de maré dentro de estuários, manguezais) e orgânicamente rica em algas bentônicas, bactérias, ciliados e nemátodos intersticiais.

Segundo Schluter (2000), para que a divergência de uma linhagem ocorra, deve existir uma oportunidade para ocupar essa zona, talvez como resultado da ausência de concorrentes importantes, como também, a aquisição de uma “inovação-chave”, uma característica nova, que precipita a radiação adaptativa. De acordo com Miller (1961), os ocipodídeos, em geral, e os chama-marés (gênero *Uca*), especificamente, podem

dever seu sucesso à "invenção" de um eficiente aparelho trófico para colher essas fontes de energia.

É provável que uma combinação desta característica com outras, como forte tolerância a mudanças na salinidade, hábito de vida escavador, e vida planctônica, tenha lhes conferido o *status* de grupo mais bem sucedido em ambientes estuarinos.

Estabelecidas estas condições, inevitavelmente a radiação adaptativa segue-se à medida que nichos próximos são subdivididos por espécies que compartilham a invenção, mas são apropriadamente diversificadas em estrutura, fisiologia e comportamento (Salmon & Zucker, 1987). No caso dos chama-marés, sua radiação adaptativa, provavelmente está relacionada à extensão do habitat e das fontes de alimentação através de modificações de sua própria morfologia, comportamento, ecologia e fisiologia (Crane, 1975, Christy & Salmon, 1984).

Apesar do comportamento ímpar dos chama-marés terem sido o primeiro foco de interesse de naturalistas e pesquisadores (p.ex. Pearse, 1912, 1914, Dembowski, 1926, Verwey, 1930), somente Crane (1941) reconheceu inicialmente que os movimentos de aceno dos caranguejos eram típicos de cada espécie e que exerciam um papel fundamental no comportamento de corte.

Essas idéias se refletiram e se expandiram em seus trabalhos subsequentes (Crane, 1943a e b), nos quais a pesquisadora delineia as relações filogenéticas das espécies conhecidas deste gênero, apoiada em características comportamentais. O primeiro (Crane, 1943a), para espécies tropicais, encontradas na Venezuela, entre as quais *U. maracoani*, *U. mordax* e *M. rapax* e o segundo (Crane, 1943b), para espécies de região temperada (nordeste dos EUA).

Em 1955, Peters admitiu a variação nos tipos de aceno, especialmente na duração dos movimentos, exibidos por certas espécies de *Uca* e *Minuca*, no entanto, atribuiu à defesa de território seu papel principal.

Salmon & Stout (1962), Altevogt (1962, 1964), von Hagen (1962), Salmon (1965) realizaram estudos sobre a comunicação acústica entre indivíduos das espécies de *Uca*.

Crane (1957, 1958, 1966 e 1967), por sua vez, aprofundou suas pesquisas sobre o comportamento agonístico e os principais elementos de *display* das espécies do gênero. Em 1958, apresentou um etograma do comportamento de *U. maracoani*, utilizando animais marcados e mantidos em um terrário, com condições que simulavam alguns dos ritmos naturais. Desse modo, conseguiu apontar a existência de fases de



desenvolvimento e comportamento distintas, possivelmente influenciadas pelo ciclo hormonal do animal (territorial, reprodutiva, vagante e vagante agressivo) e, em 1967, um etograma do comportamento agonístico de *M. rapax*.

Estudos comparativos por Altevogt (1966, 1970), Salmon (1967) e avaliações de von Hagen (1975) mostraram que os sinais vibratórios dos machos também variam de uma espécie para outra no espectro de distribuição de energia e padrão temporal.

Finalmente em seu tratado de 1975, Crane descreveu as interações sociais destes animais, após observar espécies ao redor do mundo, neste são descritos dezesseis métodos diferentes de produção de sons, catorze “posturas” e movimentos de ameaça, treze componentes de luta e dezoito formas de exibição da quela maior.

A curiosidade inicial que levou a um grande interesse pelos comportamentos peculiares dos chama-marés desencadeou uma ampla gama de pesquisas científicas bem sucedidas sustentadas na diversidade e dominância destes animais nos estuários de todo o mundo e principalmente em seu rico repertório comportamental e social, acessíveis ao monitoramento em ambientes naturais ou em condições de laboratório.

Desse modo, os chama-marés têm sido os modelos mais utilizados em pesquisas sobre os mecanismos de comportamento em condições naturais, permitindo o acesso a detalhes raros de adaptação comparada e ecologia comportamental, como comportamento de fuga (relações presa-predador) (Hughes & Seed, 1995, Backwell *et al.*, 1998, Viscido & Wetthey, 2002), comportamento alimentar (forrageamento) (Valiela *et al.*, 1974, Robertson *et al.*, 1980, Weissburg, 1992, Reinsel & Rittschof, 1995, Takeda & Murai, 2003), seleção sexual e estratégias reprodutivas (Christy, 1980, 1982b, 1995, Greenspan, 1980, Backwell *et al.*, 1999; Allen & Levinton, 2007, Painting *et al.*, 2016, McCullough, Miller & Emlen, 2016), territorialidade (Zucker, 1981), comportamento agonístico (Crane, 1966, 1967; Hyatt & Salmon, 1978, 1979, Booksmythe *et al.*, 2010, Detto *et al.*, 2010, Jennions & Backwell, 1996; Pratt *et al.*, 2003) Muramatsu & Koga, 2016), adaptações e papel da visão em campo (Land & Layne, 1995a, b; Zeil & Al-Mutairi, 1996; Zeil & Zanker, 1997; Layne, 1998), comportamento de navegação (Layne & Barnes, 2003a,b, Hemmi & Zeil 2003a, b), reconhecimento intra e interespecífico (Detto *et al.* 2006) sinalização visual (Altevogt, 1978, Hyatt, 1977 e von Hagen, 1983, 1984, 1967) e acústica (Salmon, 1965, 1967, Salmon & Atsaide, 1968, von Hagen, 1983, Christy *et al.*, 2003; How *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2016) e de construção de galerias (Warren & Underwood, 1986; Nomann & Pennings, 1998; Skov & Hartnoll, 2001).

Esses trabalhos tem corroborado a hipótese inicial de Crane (1943a, b) de que, as espécies americanas apresentam um comportamento social e reprodutivo mais elaborado quando comparadas às espécies do Indo-Pacífico. Estas últimas tendem a ocorrer em áreas entremarés inferiores, geralmente em substratos lamosos, exibem acenos verticais simples e a cópula ocorre na superfície, próximo à galeria ocupada pela fêmea. As espécies americanas exibem acenos sofisticados, e a cópula ocorre na galeria ocupada pelo macho, o qual protege a fêmea que fica no interior da mesma durante o período de incubação.

Esse amplo corpo de conhecimentos, no entanto, assenta-se sobre um grande número de estudos tradicionais, os quais empregaram técnicas de observação em laboratório ou campo (com binóculos), realizadas com tecnologia primitiva e delineamento pouco aplicável a outras espécies, ou foram produzidas em cativeiro, o que segundo Christy & Walda (2015), dificultam o entendimento do valor adaptativo real dos comportamentos e padrões sociais observados.

Estudos etológicos enfatizam a importância de observar e comparar o comportamento dos organismos em seus ambientes ecológicos e sociais (Tinbergen, 1951). No Brasil, entretanto, o interesse por pesquisas com descrição de comportamento são raras e geralmente consistem abordagens simples e genéricas (p.ex. Mariscal, 2008; Rodrigues *et al.*, 2011) e os dados sobre o comportamento de espécies do gênero *Uca* são ainda escassos.

Apresentamos, portanto, um etograma de cunho descritivo e quantitativo para o gênero *Uca*, utilizando como base o repertório comportamental de duas espécies tropicais de ampla distribuição nas Américas, *Minuca rapax* e *U. maracoani*, observadas e filmadas em condições naturais. Ambas foram anteriormente observadas por Crane (1958 e 1967) em condições de semi-cativeiro.

Comparações de características comportamentais, entre populações de uma única espécie ou entre espécies estreitamente relacionadas podem revelar tendências evolutivas em adaptações comportamentais para diferentes ambientes e identificar como restrições impostas filogeneticamente pelo plano corporal e pela fisiologia limitam possíveis rotas de adaptação.

## 2 MÉTODOS

### 2.1 Registro do Comportamento em Campo

Os caranguejos foram filmados durante os períodos diurnos de marés baixas (marés de sizígia), nos meses de outubro a dezembro de 2013 e 2014, às margens do rio Curupeté (Figura 3). Registros adicionais foram feitos em 2015.

Os animais, que ocupavam uma porção lodosa da zona de entremarés não-vegetada, foram observados, fotografados e filmados ao longo do período de maré baixa, assim que o sedimento dessa área de entremarés ficava exposto.

A técnica de animal focal (Altmann, 1974) foi utilizada para registrar o comportamento de seis indivíduos machos e fêmeas (3 : 3) de cada espécie de *Uca* (*M. rapax* e *U. maracoani*) a cada hora durante períodos de baixamar de maré.

O registro dos comportamentos-resposta foi realizado usando filmadora digital full HD, com zoom ótico de até 70 vezes e zoom digital de até 320 vezes. Para o registro, o observador ao chegar no local, permanecia durante no mínimo dez minutos, antes do início da filmagem (tempo de habituação). As imagens obtidas foram analisadas em computador PC.

Foram utilizados 290 registros filmográficos com observações focais. Em geral, a sessão de filmagens começava aproximadamente 4 horas antes da maré mais baixa e terminava até 3 horas depois. A duração de cada sessão foi de cerca de cinco minutos, sendo que, em geral três minutos e 15 segundos foram quantificados. Anotações e fotografias (Figuras 10) foram feitas para registrar e identificar cada sessão de filmagem, incluindo: (i) Espécie; (ii) Número da sessão; (iii) Data (iv) Hora; (v) Horário da maré (vi) Sexo do animal e (vii) Intensidade luminosa.



**Figura 10.** Registro de dados durante a sessão de filmagem dos comportamentos para elaboração de etogramas.

A hora da baixamar padrão para cada dia de filmagem foi a prevista pelas Tábuas das Marés da Diretoria de Hidrografia e Navegação do Brasil da Marinha do Brasil (DHN), para a Ilha dos Guarás (município de Curuçá) para os anos 2013 a 2015.

## 2.2 Análise dos Clipes em Laboratório

Em laboratório, cada clipe foi observado em computador PC e os registros filmográficos (clipes de filmes) foram analisados. Num primeiro momento, foi realizada a observação e descrição básica do repertório comportamental dos machos e fêmeas gravados, sendo os elementos mais constantes retidos em um determinado período de treinamento.

Essa descrição foi complementada com dados de literatura (p.ex. Crane, 1975, 1957, 1966), que descrevem os comportamentos dessas e de outras espécies do mesmo gênero taxonômico; e resultou em uma lista de comportamentos (atividades, posições e posturas), as quais foram classificadas em categorias comportamentais mais abrangentes.

Num segundo momento, foi realizada a quantificação em frequência e duração dos comportamentos-resposta, considerando espécie e sexo do animal observado.

Desse modo uma lista, mais abrangente possível, foi feita para as espécies (etograma descritivo).

## 2.3 Análise Estatística dos Dados

As eventuais diferenças entre as frequências dos comportamentos denominadas  $F_{M\delta}$ ,  $F_{M\varphi}$ ,  $F_{R\delta}$ ,  $F_{R\varphi}$ , dos machos e fêmeas de *U. maracoani* e *M. rapax* respectivamente, e entre os tempos ( $T_{M\delta}$ ,  $T_{M\varphi}$ ,  $T_{R\delta}$ ,  $T_{R\varphi}$  de *U. maracoani* e *M. rapax* respectivamente), foram testadas através de uma Análise de variância (ANOVA) seguida, sempre que se justificar, de testes *a posteriori* de Tukey. H.S.D., a fim de detectar a origem dessas diferenças.

### 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.1 Categorias e comportamentos

Durante as análises dos registros filmográficos e de observações em campo, foram registrados noventa e cinco comportamentos, listados nas Tabelas I a V.

**Tabela I**

*Breve descrição dos comportamentos da categoria **Motora**, obtidos para espécies de *Uca* em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)*

<b>Categoria</b>	<b>Comportamento/Postura</b>	<b>Descrição</b>
<b>Motora</b>	Ficar Inerte ( <b>INE</b> )	Sem movimentos ativos, exceto pedúnculos oculares e palpos bucais.
	Agachar ( <b>AGA</b> )	Inclinar o corpo para frente, ou para a lateral, geralmente para entornar água residual. Este movimento permite que a parte ventral anterior do indivíduo fique em contato com a superfície do substrato
	Ficar em repouso ( <b>REP</b> )	Repousar o cefalotorax diretamente no substrato, sem apoio direto das pernas.
	Elevar o corpo ( <b>ELE</b> )	Erguer o corpo, esticando completamente as articulações das pernas ambulatoriais, os quais se distendem até suportarem o corpo apenas nas extremidades. Sincronizada com os acenos em alta intensidade.
	Deslocar-se ( <b>DES</b> )	Andar usando todos os pares de pernas (menos o primeiro par de pereiópodos), sem carregar sedimento.
	Recuar ( <b>REC</b> )	Caminhar em fuga, geralmente na diagonal para trás e com quelípodos levantados.
	Saltar ( <b>SAL</b> )	Elevar o corpo do chão, com pequenos impulsos verticais, em meio ao deslocamento, geralmente quando em fuga.
	Correr ( <b>COR</b> )	Deslocar-se muito rápido, geralmente em fuga.
	Rastejar (Rj)	Deslocar-se com o abdômen arrastando no sedimento.
	Redirecionar o corpo ( <b>RED</b> )	Mudar de postura ou direção sem se deslocar.
	Mover os membros ou corpo ( <b>MOV</b> )	Movimentar pernas, partes do corpo ou todo, sem se deslocar.
	Contornar a entrada da galeria ( <b>CEG</b> )	Mudar gradativamente a posição em torno da entrada da galeria para um melhor posicionamento, geralmente quando em vigília.
	Transpor a abertura da galeria ( <b>TEG</b> )	Passar sobre a abertura da galeria para o outro lado, quando em vigília para um melhor posicionamento.
	Ficar parcialmente dentro da galeria ( <b>PG</b> )	Manter parte do corpo dentro da galeria (ao entrar), geralmente quando em vigília.
	Entrar na galeria ( <b>EG</b> )	Locomover-se de modo a ficar com o corpo totalmente dentro da galeria, fora de observação.
	Reconhecer o ambiente ( <b>RAS</b> )	Observar o entorno antes de sair, geralmente com parte do corpo ainda no interior da galeria.
Sair da galeria ( <b>SAIR</b> )	Locomove-se de modo a ficar com o corpo totalmente fora da galeria e passível de observação.	
Posar ( <b>POS</b> )	Fica sem se mover e extraordinariamente lento para fugir, com corpo elevado, quelípodos estendidos para cima e para fora, e carapaça inclinada em direção ao sol.	

**Tabela II**

*Breve descrição dos comportamentos das categorias Alimentar, Territorial e Acústica, obtidos para espécies de Uca em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)*

<b>Categoria</b>	<b>Comportamento/Postura</b>	<b>Descrição</b>
<b>Alimentar</b>	Prospectar o sedimento ( <b>PROS</b> )	Utilizar pelo menos um dos quelípodos para recolher partículas de sedimento, pedaços do substrato e fragmentos de matéria orgânica.
	Ingerir alimento ( <b>Ing</b> )	Levar o material colhido durante a prospecção à cavidade bucal, na qual os palpos separam o material orgânico a partir das partículas de sedimento.
	Beber água ( <b>Beb</b> )	Mergulhar um dos quelípodos menores, flexionado em forma de concha, na água ou na poça de sedimento lodoso e leva rapidamente à região bucal.
	Entornar água residual ( <b>EAR</b> )	Agachar-se a fim de permitir que o líquido acumulado durante a ingestão seja derramado, da cavidade bucal.
	Expelir sedimento residual ( <b>ESR</b> )	Expelir o sedimento já processado e não utilizado na digestão da cavidade bucal.
<b>Territorial</b>	Construir galeria ( <b>CG</b> )	Escavar a sua galeria no sedimento, utilizando o quelípodo maior
	Ornamentar a galeria ou entorno ( <b>OG</b> )	Formar bola de sedimento, com a ajuda das patas locomotoras de um dos lados, sendo o do quelípodo menor nos machos, trazendo-a do interior da galeria e depositando-a a curta distância da entrada, caminhando com o lado livre para a frente. Quando da sua deposição esta bola de sedimento é passada sob o corpo em direção das patas livres. Toda a sequência é frequentemente repetida várias vezes.
	Fazer vigília de galeria ( <b>VIG</b> )	Ficar em postura de alerta na vizinhança imediata da entrada de uma galeria ou mesmo à entrada, estando frequentemente o indivíduo ligeiramente inclinado com as patas de um dos lados no seu interior, no caso dos machos normalmente as do lado do quelípodo menor.
	Invadir a galeria de outro indivíduo ( <b>InG</b> )	Entrar na galeria de outro animal, geralmente com a expulsão deste.
	Inspecionar galeria ( <b>IpG</b> )	Visitar ou colocar a quela ou pernas no interior galeria de outro indivíduo, para verificar sua adequação.
	Sofrer invasão ( <b>Sin</b> )	Ter sua galeria invadida
<b>Acústica</b>	Bater no chão ( <b>B</b> )	Movimentos rápidos geralmente executados pelo quelípodo menor flexionado em frente da região bucal ou pelas pernas ambulatórias, de que resulta a produção de som ao bater no substrato. Em algumas situações, pode utilizar o quelípodo hipertrofiado.
	Bater na carapaça ( <b>Bca</b> )	Movimentos rápidos geralmente executados pelo quelípodo menor ou pelas pernas ambulatórias em regiões da carapaça, de que resulta a produção de som.
	Estridular ( <b>Estr</b> )	O termo utilizado aos movimentos, que se suspeita resultem da justaposição, com a fricção, de duas partes anatômicas do mesmo indivíduo, e que produza sons.
	Fazer bolhas ( <b>FBo</b> )	Eliminar pequenos glóbulos de ar

Tabela III

Breve descrição dos comportamentos da categoria *Agonística*, obtidos para espécies de *Uca* em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)

<b>Categoria</b>	<b>Comportamento/Postura</b>	<b>Descrição</b>
<b>Agonística</b>	Aproximar-se ( <b>AP</b> )	Deslocar-se até à vizinhança de outro indivíduo.
	Pernas para cima ( <b>PC</b> )	Fêmea. Defesa. Entrar parcialmente na galeria e ficar com as pernas para cima.
	Ficar de costas ( <b>COS</b> )	Fêmea. Defesa. Posicionar-se de costas para um agressor em potencial.
	Perseguir ( <b>PER</b> )	Ataque. Deslocar-se no encaço de outro indivíduo, que foge após uma investida ou aproximação.
	Exibição de quela ( <b>EQ</b> )	Macho. Ameaça. Exibir pelo menos o quelípodo hipertrofiado estendido na direção de um potencial oponente, com a face exterior da quela visível, de qualquer que seja a direção. Se o oponente se aproximar por trás a curta distância o dono da galeria frequentemente roda para encará-lo. Se a maior distância, ele abre totalmente o apêndice exibindo a face lisa sem deslocar o corpo. Em situações de grande proximidade entre os oponentes, o quelípodo menor pode executar movimentos idênticos.
	Quelípodos paralelos ( <b>QP</b> )	Fêmea. Defesa. Levantar os dois quelípodos paralelos à altura da região oral.
	Quelípodo levantado ( <b>QL</b> )	Defesa. Levantar um dos quelípodos à altura da região oral, geralmente executado pelas fêmeas.
	Chutar ( <b>Ch</b> )	Ataque. Projetar rapidamente a 2ª ou 3ª perna contra oponente.
	Cruzar as pernas ambulatórias ( <b>CPer</b> )	Ataque e Defesa. Chutar e cruzar as pernas. Geralmente entre duas fêmeas, mas também entre macho e fêmea.
	Realizar Investida sem projeção de quela ( <b>ISQ</b> )	Macho. Ameaça. Projetar repetidamente o corpo em direção ao oponente, sem se deslocar ou alcançá-lo. Por vezes acompanhado de <b>ELE</b> , em movimento mais amplo, na direção do oponente. Geralmente ocorre quando, apesar da <b>EQ</b> do dono da galeria, o oponente permanece nas imediações desta.
	Realizar Investida ( <b>INV</b> )	Macho. Ameaça. Movimento semelhante ao anterior, mas com a tentativa, sem sucesso, de tocar o oponente com o quelípodo maior. Pode se seguir ao "carpo levantado" ou ao "apontar para a frente".
	Realizar Estocada ( <b>EST</b> )	Macho. Ataque. Movimento semelhante ao anterior, no qual o macho, realmente atinge o adversário com a quela hipertrofiada. Alta intensidade.
	Ficar em posição de luta ( <b>PL</b> ) ("Downpoint" Crane, 1975)	Macho. Defesa. Posicionar o quelípodo maior na vertical e completamente distendido, as extremidades da quela tocando o solo enquanto o segmento carpo-mão se eleva ao máximo. Postura típica de defesa de galeria e de grande tensão agonística, principalmente quando os indivíduos ficam muito próximos, após o oponente ter ignorado as advertências anteriores exibidas pelo dono da galeria. Muitas vezes precede uma luta.
	Arco frontal ( <b>AF</b> )	Macho. Posição de luta: Semelhante ao carpo levantado, exceto que o quelípodo está flexionado, dedos ligeiramente entreabertos, e paralelo ao chão, quase o tocando.
	Luta 1 -( <b>L1</b> )	Macho. Expor frente a frente ou colocar os quelípodos maiores em contato, avaliando o tamanho e força do oponente.
	Luta 2 ( <b>L2</b> )	Macho. Bater e dar empurrões de quela contra quela.
	Luta 3 ( <b>L3</b> )	Macho. Tentar encaixar as quelas hipertrofiadas.
	Luta 4 ( <b>L4</b> )	Macho. Cruzar quelas hipertrofiadas.
	Luta 5:( <b>L5</b> )	Macho. Segurar e arremessar o oponente.
	Sofrer ameaça ( <b>Sam</b> )	Sofrer intimidação através de sinais acústicos ou visuais.
	Sofrer agressão ( <b>SAg</b> )	Ser atacado fisicamente, p.ex. chute, estocada, cotovelada.
	Ser arremessado ( <b>Sar</b> )	Macho. Ser jogado pelo oponente, após o cruzamento de quelas.
	Ser empurrado ( <b>SE</b> )	Ser impelido por outro indivíduo.
Soterrar vizinho ( <b>SV</b> )	Ataque. Cobrir com terra a galeria do vizinho(a)	
Fugir/Ser perseguido(a) ( <b>F</b> )	Fuga. Abandonar o local ao ser importunado e perseguido.	
Esquivar-se ( <b>EV</b> )	Fuga. Desviar o corpo, diante de uma tentativa de agressão.	
Cotovelada ( <b>Cot</b> )	Macho. Ataque. Bater em outro indivíduo com a extremidade do grande carpo.	
Cotovelo para fora ( <b>CotF</b> )	Macho. Deixar, para fora da galeria, o carpo do quelípodo principal flexionado e projetado acima da superfície.	

Tabela IV

Breve descrição dos comportamentos da categoria **Reprodutiva**, obtidos para espécies de *Uca* em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)

<b>Categoria</b>	<b>Comportamento/Postura</b>	<b>Descrição</b>
<b>Reprodutiva</b>	Realizar aceno lateral-linear ( <b>ALL</b> )	Macho. Distender amplamente o quelípodo maior para o lado, no plano horizontal, e voltar à posição inicial de repouso.
	Realizar aceno lateral semi-flexionado ( <b>ASF</b> )	Macho. Distender parcialmente o quelípodo maior para o lado e volta à posição de repouso no mesmo plano. Esta sequência pode ser repetida diversas vezes.
	Realizar aceno lateral-circular ( <b>ALC</b> )	Macho. Distender o quelípodo maior cerca de 45° para o lado, no plano horizontal, realizar um breve movimento circular o, e por fim voltar à posição de repouso.
	Realizar aceno oblíquo ( <b>AO</b> )	Macho. Distender completamente o quelípodo maior obliquamente, a partir da posição de repouso no plano horizontal, e voltar a posição inicial de repouso.
	Realizar aceno circular ( <b>AC</b> )	Macho. Distender o quelípodo maior para o lado ou obliquamente para cima, depois levantá-lo acima do nível dos olhos, e por fim fletí-lo voltando à posição de repouso através de um arco alto sobre o corpo. Pode ser sincronizado com <b>AQM</b> e <b>ELE</b> , coincidindo com a elevação máxima do quelípodo maior.
	Realizar aceno circular flexionado ( <b>ACF</b> )	Macho. Realizar um breve movimento circular, sem distender o quelípodo.
	Aceno cíclico acima do cefalotórax ( <b>ACicl</b> )	Macho. Distender o quelípodo maior obliquamente para cima, o qual depois de levantado, não retorna a posição de repouso durante uma série de ondas. Display de alta intensidade característico de caranguejos grandes e pesados do subgênero <i>Uca</i> .
	Apresentar espasmos musculares ( <b>EM</b> )	Macho. Contração muscular involuntária, geralmente ocorre no retorno da quela hipertrofiada à posição de descanso, após o aceno em machos de <i>M. rapax</i> .
	Dançar (vaivém) ( <b>DAN</b> )	Macho. <i>Display</i> de alta intensidade em que o macho realiza um movimento estereotipado, de “vai e vem”, geralmente acompanhado pelo <b>AO</b> ou <b>ACicl</b> .
	Realizar aceno com quelípodo menor ( <b>AQM</b> )	Macho. O quelípodo menor pode executar um movimento semelhante e de forma sincronizada com o quelípodo maior em cada aceno. Geralmente em displays de alta intensidade.
	Deslocar-se em direção à fêmea (ou macho) ( <b>DD</b> )	Mover ao encontro de um indivíduo do sexo oposto.
	Conduzir ou indicar a entrada da galeria ( <b>Cd</b> )	Macho. Guiar ou indicar à fêmea a abertura da galeria.
	Pressionar a fêmea a entrar na galeria ( <b>PF</b> )	Macho. Tentar empurrar e forçar a fêmea a entrar na galeria
	Ser conduzida pelo macho para galeria ( <b>SCd</b> )	Fêmea. Se deixar conduzir pelo macho.
	Extender quela lateralmente ( <b>EQL</b> )	Macho. Ficar com a quela distendida lateralmente, no plano horizontal
Tentar virar a fêmea ( <b>TvF</b> )	Macho. Depois de alguns segundos ou minutos de acariciar, puxar ou bater com o chela menor, o macho tenta virar a fêmea de cabeça para baixo e mantê-la inclinada para o chão, usando somente as pernas ambulatórias, o quelípodo principal é mantido flexionado, em posição de repouso.	
Aceno de pernas ambulatórias ( <b>Aper</b> )	Macho. Levantar duas ou mais pernas ambulatórias em um lado, muitas vezes em um movimento de chute; Seus meros, entretanto, não fazem contato e conseqüentemente não há estridulação.	



Tabela V

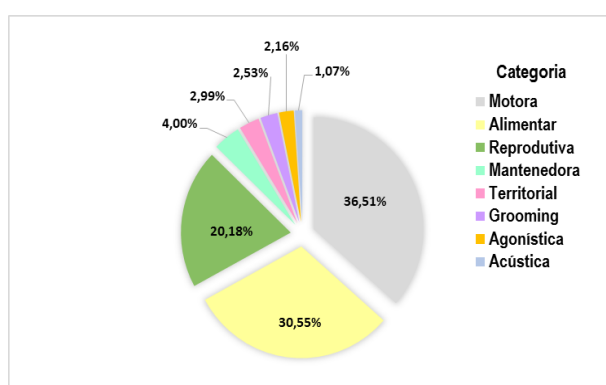
Breve descrição dos comportamentos da categoria *Mantenedora e Grooming*, obtidos para espécies de *Uca* em condições de campo, no manguezal do Curuperé (Curuçá, PA)

<b>Categoria</b>	<b>Comportamento/Postura</b>	<b>Descrição</b>
<b>Mantenedora</b>	Calcar ( <b>Calc</b> )	Amassar o sedimento (usando o 2º e o 3º par de pereiópodo), para consolidar ou incorporando-o ao sedimento circundante, geralmente próximo ou na abertura da galeria.
	Desagregar o sedimento ( <b>DS</b> )	Dissociar o sedimento (rosto-ventralmente do cefalotórax) usando movimentos de agitação do 3º par de maxilípodos e o 2º par de pereiópodos.
	Carrear sedimento ( <b>CS</b> )	Levantar uma porção de sedimento desagregado com o 3º par de maxilípodos e o 1º e 2º par de pereiópodos
	Dragar o sedimento enquanto se desloca ( <b>DrS</b> )	Caminhar empurrando sedimento em frente do cefalotórax usando o 1º, 2º e o 3º pereiópodos de um dos lados do corpo.
	Transporte de sedimento para dentro ( <b>TD</b> )	Transpor o sedimento para o interior da galeria
	Transporte de sedimento para fora ( <b>TF</b> )	Retirar o sedimento do interior da galeria
	Descarregar sedimento ( <b>DcS</b> )	Remover o sedimento de um lado para outro
	Rolar bolas de sedimento ( <b>RBo</b> )	Fazer girar o sedimento em forma de bola
	Realizar manutenção das paredes da galeria ( <b>Man</b> )	Conservar as paredes de sua toca
	Fechamento da galeria ( <b>FG</b> )	Com os apêndices locomotores de um dos lados, em uma massa de substrato à superfície e transportam-na até à entrada da galeria. Penetram então nela, sempre com o lado livre primeiro, sendo a entrada obstruída por um, tampão formado pelo substrato recolhido que é cuidadosamente amassado aos bordos da entrada por movimentos das pernas ocorrer noutros períodos da baixamar.
<b>Grooming</b>	Limpar pedúnculo ocelar com a quela ( <b>LPOQ</b> )	Utilizar a quela para limpeza do pedúnculo, especialmente da base
	Limpar pedúnculo ocelar com os palpos ( <b>LPOP</b> )	Utilização dos palpos para higienizar o pedúnculo, em geral, ao sair da galeria.
	Limpeza da quela ( <b>LQ</b> )	Escovar várias partes do cefalotórax, abdómen e todas as.
	Limpeza carapaça ( <b>LC</b> )	Limpar porções de sedimento, utilizando os 3ºs maxilípodos e as cerdas setais nas extremidades distais do 3º, 4º e 5º par de pereiópodos
	Limpar pernas ambulatórias (pereiópodos) ( <b>LPA</b> )	Esfregar as pernas ambulatórias, a fim de retirar o sedimento úmido que permanece entre elas, especialmente após o animal sair da galeria.
	Limpar palpos com as quelas ( <b>LPQ</b> )	O animal retira da região bucal (palpos) ou com um dos quelípodos menores
	Banhar-se ( <b>Ban</b> )	Molhar-se e/ou fazer limpeza e hidratação em poças de água, ainda presentes na região entremarés, em pequenos escorredouros do manguezal, ou mesmo, diretamente no curso de água principal.

O comportamento geralmente é um elo entre uma extensa cadeia de eventos fisiológicos. A análise dos registros filmográficos para *Minuca rapax* (fêmeas e machos) e *U. maracoani* (fêmeas e machos) resultou em um número total de noventa e seis (96) comportamentos-resposta que foram agrupados em oito (08) categorias funcionais: Alimentar, Motora, Reprodutiva, Acústica e Sísmica, Agonística, Territorial, Mantenedora e *Grooming*.

Do total de comportamentos (96) registrados, *Uca maracoani* apresentou maior diversidade de tipos (89) e *M. rapax* menor (84). Se comparados as suas respectivas fêmeas, os machos de ambas as espécies também apresentaram maior número de comportamentos-resposta, especialmente no que diz respeito aos *displays* de acenos.

Os comportamentos-resposta, setenta e nove (79) registrados para ambas as espécies estão representados por categoria funcional (Figura 11): Motora (36,51%), Alimentar (30,55%), Reprodutivas (20,18%) e os demais incluídos nas categorias: Mantenedora, Territorial, *Grooming* (higienizadora), Agonística e Acústica.



**Figura 11.** Comportamentos comuns às duas espécies de *Uca*.

### 3.1.1 Comportamentos Motrizes

Nesta categoria foram reunidos os comportamentos-resposta ligados à posição e/ou à postura do animal. No que diz respeito à posição, foram comuns os comportamentos como: **Deslocar** (andar), **Correr**, **Recuar**, **Saltar**, **Contornar**, e **Transpor** a entrada da galeria.

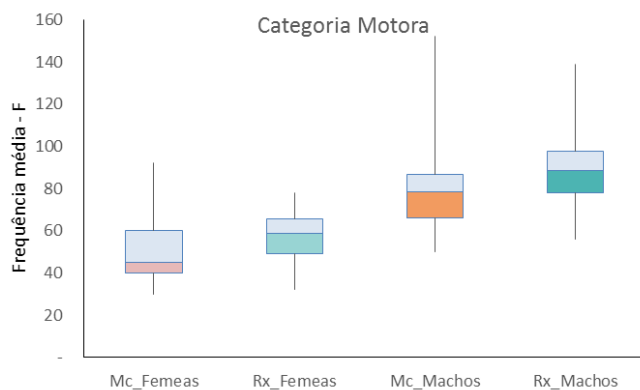
O deslocamento dos caranguejos é realizado sempre para os lados, estando associado principalmente aos padrões de busca de alimento do animal. Segundo Crane (1975) esses animais podem também **Correr** (deslocar-se rápido) por pequenas distâncias quando se faz necessário. Geralmente, isso acontece quando o animal se sente ameaçado. Nesse caso, o destino preferencial dos animais observados foi a abertura de suas galerias. Eventualmente, o animal, quando sob forte ameaça, buscava a entrada da galeria de outro indivíduo, chegando a adentrá-la, mesmo na presença do dono.

#### a) Diferenças Interespecíficas

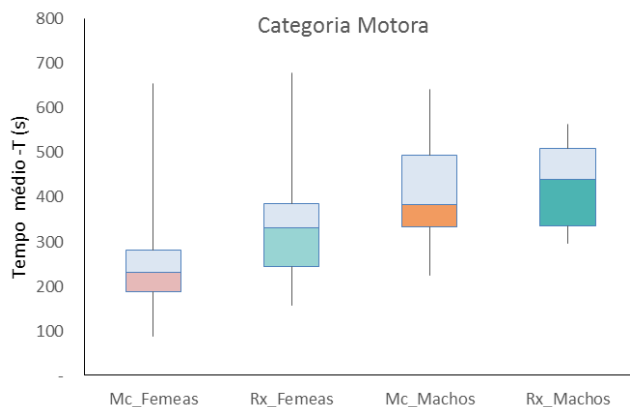
A maioria dos *Minuca rapax* e *U. maracoani* observados, realizava atividades no entorno de sua galeria, com paradas e deslocamentos periódicos, mas sem grandes incursões.

Apesar de haver diferenças entre os grupos testados tanto em frequência ( $F_{3,68}=17,475$ ,  $P<0,0001$ ), quanto no uso do tempo ( $F_{3,68}=8,257$ ,  $P<0,0001$ ), as diferenças interespecíficas não foram significativas (Fig.12a e 12b).

O macho de *M. rapax*, apesar de poderem ficar longas horas inertes, percorriam realizavam incursões mais frequentes, em geral para forrageio, e durante mais tempo. Essa relação está associada com a questão do forrageamento discutida de modo mais abrangente no tópico sobre alimentação.



(a)



(b)

**Figura 12.** Comportamento motriz em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com atividades motoras.

### b) Diferenças entre sexos

No que diz respeito às diferenças entre sexos, os machos realizaram incursões mais frequentes e por tempos mais longos (Fig.12a e 12b). Os machos das duas espécies se deslocam com mais frequência que as fêmeas ( $F_{Mc\delta} > F_{Mc\eta} = 5,2564$ ,  $Tk=2,634$ ,  $P<0,0001$ ;  $F_{Rx\delta} > F_{Rx\eta} = 4,716$ ,  $Tk=2,634$ ,  $P<0,0001$ ). O macho de maracoani se desloca por mais tempo que sua fêmea ( $T_{Mc\delta} > T_{Mc\eta} = 4,004$ ,  $Tk=2,634$ ,  $P<0,001$ ).

A diferença entre o *M. rapax* macho e sua fêmea em termos de tempo gasto com deslocamento, no entanto, não foi significativa ( $T_{R_{x\delta}} > T_{R_{x\eta}} = 2,178$ ,  $T_k=2,634$ ,  $P=0,140$ ) (Fig.12a e 12b). Esse resultado pode estar relacionado ao fato de as fêmeas de rapax, também se deslocam bastante em períodos “receptivos” para inspecionar galerias e observar machos em *display*.

Os comportamentos *Recuar*, *Saltar* e *Correr*, embora sejam atividades motoras estão mais relacionados com a função de defesa e fuga de predadores. Foi bastante frequente que os animais se sentissem ameaçados sem a presença real de predador (*Ameaça*), e também em função de condições externas (vento, chuva, queda de folhas e galhos, etc.) que geralmente se assemelham à presença de um predador aéreo. No entanto, algumas vezes, a presença de caranguejos de espécies predadoras não foi detectada pelo sujeito sob observação.

Hemmi & Zeil (2003) discutiram os fatores que agem como gatilho nessas situações em que o animal tem que avaliar se o risco é real, sob o ponto de vista das pistas sensoriais utilizadas por estes animais. Demonstrando que a resposta dos caranguejos residentes é independente da posição relativa do caranguejo e da “ameaça” em potencial, mas é fortemente afetada pela posição desta e pela direção do movimento em relação à galeria do caranguejo. Estes mesmos autores (Zeil & Hemmi, 2006) usando *U. vomeris*, como modelo, relacionaram estas formas de respostas à ecologia visual dos chama-marés, detentores de olhos com pedúnculos verticais.

Caranguejos *Uca* têm um campo visual de 360 graus, claramente dividido em hemicampos abaixo e acima do horizonte visual, permitindo discriminar conspecificos de predadores potenciais, que são objetos visuais maiores (como aves). Sua visão é baseada nos olhos compostos feitos de muitos omatídios que circundam a ponta dos pedúnculos ocelares sustentados acima da carapaça. Estes são detectores excelentes do movimento, mas pobres em resolução ótica. A melhor resolução é concentrada perto do equador visual todo o caminho ao redor dos olhos, alinhado com o horizonte visual, uma clara adaptação ao seu ambiente plano (Pope, 2005, Land & Layne, 1995, Zeil, G. Nalbach & H. Nalbach, 1986 e Zeil, Al-Mutairi, 1996).

No mundo das planícies lodosas, é essencial para a sobrevivência discriminar entre os predadores do tipo aéreos (p.ex. aves) e outros caranguejos, para tal os *Uca* utilizam padrões de movimento, tamanho e forma do objeto, fundo e contraste do objeto. Zeil et.al (2006) consideram que os longos pedúnculos são atributos importantes para a espécie, lhes conferindo fina adaptação à geometria local. Também Bonhaid (1970), ao comparar, os caranguejos *Uca* com os demais caranguejos estuarinos, que se que se adaptaram em áreas

florestadas e que possuem olhos pedunculados curtos e bem separados uns dos outros, na lateral da carapaça, permitindo a visão lateral, considera que o surgimento dos olhos pedunculados longos foi uma “inovação” vantajosa para os chama-marés, lhes conferindo a visão periscópica.

Os caranguejos chama-maré, também executam rotineiramente atividades que envolvem mudanças de postura, isto é, representam mudanças de parte do corpo do animal em relação a ele mesmo sem implicar em deslocamento: ***Ficar em repouso, Elevar o corpo, Rastejar, Redirecionar o corpo, Mover os membros do corpo, Agachar e Posar***. Alguns desses estão associados a aspectos fisiológicos, isto é, resultantes de atividades reflexas ou de manutenção de homeostase.

O exemplo mais claro é o ***Agachar***, que auxilia na respiração aérea dos caranguejos-violinistas e é condicionado pela manutenção da umidade na câmara branquial (Crane, 1975, Montague, 1980). Este comportamento ao aproximá-la do substrato úmido do manguezal, conjuntamente com visitas periódicas ao interior da galeria cujo terço inferior está inundado (Wolfrath, 1992) permite o normal funcionamento da atividade respiratória.

Hagen (1962) sugeriu que o ***Posar***, descrito por Pearse (1912, 1914a) e Crane (1975), poderia ser uma postura de ameaça ou parte do comportamento de corte. Jansen (1970), no entanto, relata que, pelo menos em populações de zonas temperadas de *U. tangeri*, este ocorre antes da muda, sendo devido a uma deficiência de água e de equilíbrio iônico. É somente durante as fases pré-ecdise que uma concentração hemolinfa crítica é encontrada em *U. tangeri*, e só durante este tempo o caranguejo é especialmente sensível à concentração no ambiente. *U. tangeri* regula a temperatura do corpo pela transpiração, extrusão de espuma bucal, e por se abrigar em locais de microclima favorável. A concentração da hemolinfa está correlacionada com fatores externos (salinidade, temperatura) e os processos de ecdise.

Os comportamentos ***Entrar, Sair, Ficar parcialmente dentro da galeria, Reconhecer o ambiente*** podem representar tanto mudança de posição como de postura.

O horário em que os primeiros animais saíam das galerias foi de até 4 horas antes do horário de Baixamar, a depender das condições oceanográficas locais, tendo sempre em vista apenas os animais localizados numa faixa restrita da região entremarés-não vegetada, e que as observações foram realizadas em condições de marés com pequenas alterações.

O tempo de imobilidade do animal ao sair era muito variável, podendo ser influenciado por fatores como a radiação solar, ou mesmo, grau de encharcamento do substrato, vento, predadores. Os quais não foram diretamente controlados nesta pesquisa.

Inúmeros animais passaram todo o período de observação sem se deslocar da entrada da galeria.

Wolfrath (1993) observou que o animal pode permanecer parcialmente numa galeria e que alguns animais fazem entradas e saídas, em intervalos curtos, sem razão aparente. O comportamento ***Reconhecer o ambiente***, portanto, é parte rotineira da vida do animal, como maneira de se manter em segurança. Este assim como, ***Inerte, Ficar parcialmente dentro da galeria, Contornar e Transpor a galeira*** envolvem, portanto, a atenção do animal em relação ao ambiente.

### 3.1.2 Comportamento Alimentar

Os *Uca* são detritívoros, alimentando-se de bactérias, algas e outros detritos orgânicos deixados na superfície pela maré (Teal, 1958, Altevogt, 1955, Altevogt, 1957, Miller, 1961, Robertson & Newell, 1982a and Robertson & Newell, 1982b). A maior parte dos nutrientes em uma dieta de caranguejo violinista vêm de algas microscópicas e protozoários misturados nos detritos. As diatomáceas bênticas são muitas vezes ingeridas, mas podem ser excretadas não-digeridas (Crane, 1975).

Os comportamentos ***Prospectar*** e ***Ingerir*** estão intimamente associados ao sucesso do forrageamento. O quelípodo menor é usado para repetidamente escavar e pegar pequenas quantidades de grãos (***Prospectar***) e levar o material da superfície para a cavidade bucal (***Ingerir***), onde o alimento é separado da fração mais grosseira de sedimento, pequenas partículas são suspensas e capturadas entre as cerdas dos apêndices alimentares, que realizam a extração dos nutrientes, mas as partículas maiores são expelidas e redepositadas na forma de peletes na superfície (Robertson and Newell, 1982a, Reinsel, 2004).

Em 1941, Crane sugeriu que há uma correlação entre a forma do aparato alimentar das espécies e o substrato em que habitam. Posteriormente, o comportamento alimentar e os mecanismos de seleção foram descritos por Altevogt (1956), tendo Miller (1961) examinado a morfologia e o papel das peças bucais no processo de seleção e Weissburg (1992, 1993) e Wolfrath (1992) outros padrões de forrageamento.

#### a) *Diferenças Interespecíficas*

A maioria dos *Minuca rapax* e *U. maracoani* observados, forrageava no entorno de sua galeria, com paradas e deslocamentos periódicos, mas sem grandes incursões. Zimmer-

Faust (1987) estudou a ecologia alimentar do caranguejo ocipodídeo *Scopimera inflata*. Ele demonstrou que (1) uma concentração de alimento que excede um valor limiar desencadeia atividade de alimentação, (2) uma grande diferença no valor de nutrientes entre os alimentos determina a preferência por um substrato de alimentação, e (3) a distância percorrida da galeria para alimentação é restringida pelas exigências de água e refúgio, que são normalmente fornecidos pela galeria.

No que diz respeito à morfologia, o aparato alimentar desses caranguejos tem diferentes estruturas que permitem que cada espécie se especialize no consumo diferenciado de partículas de tamanhos e substratos diferentes (argila, areia ou até rochas) (Crane, 1975, Icery e Jones, 1978, Rosenberg, 2002, Takeda & Murai, 2003 e Takeda *et al.*, 2004). Assim eles possuem peças bucais especializadas, com destaque para os três pares de maxílipedes para selecionar matéria orgânica fina no sedimento. (Miller, 1961, Robertson & Newell, 1982a, 1982b, Lim, 2004), sendo conhecidos como “consumidores por flotação” pelo seu modo de alimentação (Dye & Lasiak, 1986).

As duas espécies observadas, no entanto, ocupavam uma ampla faixa da entremarés média, constituída por sedimento lodoso, bastante homogêneo.

Colpo & Negreiro –Fransozo (2013) estudaram a diversidade morfológica das cerdas nos segundos maxílipedes das espécies de *Uca*, entre as quais *U. maracoani* e *M. rapax*, e demonstraram que as mesmas respondem por um complexo mecanismo de seleção e manipulação de partículas. Estes autores mostraram que as cerdas diferem em formas e curvaturas entre as espécies e que todas são capazes de manipular sedimentos com diferentes composições de tamanho.

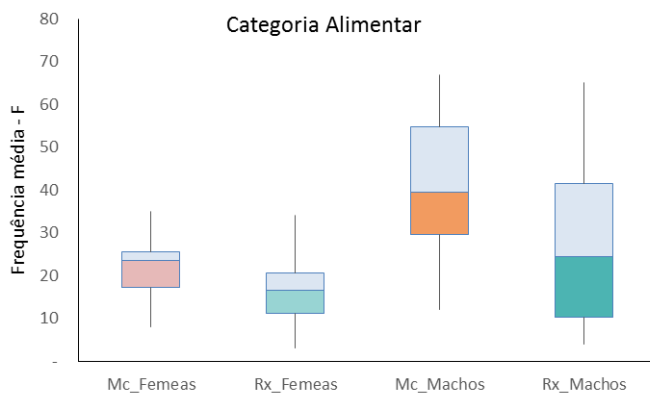
A variabilidade na curvatura e número de cerdas tipo 4 (em forma de colher), no entanto, foi a diferença estrutural mais importante entre os segundos maxílipedes das espécies estudadas por Colpo & Negreiros-Fransozo (2011), entre as quais *M. rapax* e *U. maracoani*. Eles mostram que a extremidade distal das cerdas com ponta de colher era moderadamente curvada na primeira (tipo 4B) e fortemente curvada na segunda (4D). Isso implicaria numa capacidade de raspar e limpar grãos mais eficiente em *U. maracoani*.

Essas diferenças morfológico-adaptativas respondem parte da questão pertinente sobre a coexistência das espécies no mesmo habitat. Pelo menos no que diz respeito à competição por recursos alimentares.

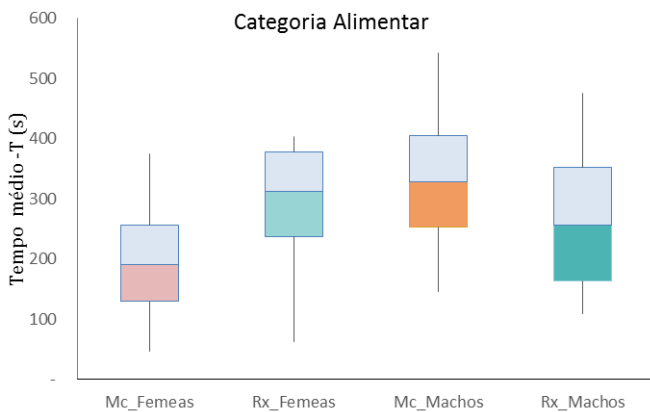
Desconsiderando os demais comportamentos da categoria alimentar, que demandaram um tempo muito baixo no orçamento energético das espécies, a frequência de ingestão foi em geral mais elevada no macho de *U. maracoani* do que no macho de *M. rapax*

( $F_{Mc\delta} > F_{Rx\delta} = 3,135$ ,  $T_k = 2,634$ ,  $P = 0,013$ ). A diferença entre as fêmeas das espécies não foi significativa, apesar de também mais elevada em maracoani ( $F_{Mc\text{♀}} > F_{Rx\text{♀}} = 1,180$ ,  $T_k = 2,634$ ,  $P = 0,641$ ) (Fig.13a).

Esse padrão se altera quando consideramos o tempo médio gasto em atividades alimentares, posto que não há diferença significativa entre o macho de *U. maracoani* e o macho de *M. rapax* ( $T_{Mc\delta} > T_{Rx\delta} = 1,709$ ,  $T_k = 2,634$ ,  $P = 0,327$ ). Além disso, as fêmeas de rapax, apesar de apresentarem frequências de ingestão mais baixa, gastam um tempo maior com a alimentação do que as fêmeas de maracoani ( $T_{Rx\text{♀}} > T_{Mc\text{♀}} = 2,673$ ,  $T_k = 2,634$ ,  $P = 0,045$ ).



(a)



(b)

**Figura 13.** Comportamento alimentar em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com atividades alimentares.

As espécies, portanto, apresentam adaptações comportamentais diferentes, que as diferenciam na frequência de ingestão ou no tempo usado para alimentação.



b) *Diferenças entre sexos*

Outra questão importante, no que diz respeito ao comportamento alimentar, está relacionada à menor taxa de ingestão, que a quela hipertrofiada impõe ao macho, uma vez que somente o quelípodo menor é usado na alimentação.

Weissburg (1992) considera que se a taxa de ingestão for afetada pela concentração de alimento, então a magnitude da diminuição no desempenho de alimentação do macho devido à presença da quela hipertrofiada também pode ser contingente no nível do recurso. Este autor sugere que de várias maneiras diferentes, através de três tipos de mecanismos para aumentar as taxas de ingestão em chama-marés: modificações, específicas do sexo, (i) morfológicas, (ii) fisiológicas ou (iii) comportamentais.

Modificações na morfologia bucal podem servir para aumentar a taxa de ingestão, aumentando a taxa de extração. Alternativamente, uma relação complexa entre vários componentes do sistema pode evitar alterações significativas no desempenho global de forrageamento de um sexo em relação ao outro. Esta é uma questão crítica nos estudos teóricos do comportamento de forrageamento.

No entanto, alterações morfológicas, específicas do sexo não foram detectadas no estudo de Colpo & Negreiros-Fransozo (2011). Em experimentos realizados com *U. pugnax*, Weissburg (1992) também não detectou diferenças fisiológicas, entre os sexos, na extração de nutrientes.

Alterações, específicas do sexo, na taxa de colherada, isto é, taxa na qual o alimento é transferido para a boca pelo quelípodo menor (número de movimentos que a quela menor faz para a boca com alimento,  $s^{-1}$ ) pode se constituir num mecanismo comportamental para aumentar a taxa de ingestão.

Em *U. maracoani*, a frequência, bem como o tempo gasto na alimentação foram mais altos nos machos do que nas fêmeas ( $F_{Mc\delta} > F_{Mc\phi} = 3,959$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P < 0,001$ ;  $T_{Mc\delta} > T_{Mc\phi} = 3,845$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P < 0,001$ ), indicando uma compensação comportamental, através de uma frequência maior e de um gasto superior de tempo, para a menor taxa de ingestão do mesmo, em função da quela hipertrofiada.

Em *M. rapax*, não houve diferença significativa na frequência e no tempo de alimentação entre os sexos. Outros mecanismos devem, portanto, funcionar como compensatórios.

Weissburg (1992) testou as diferenças entre machos e fêmeas de *U. pugnax*. A taxa de colherada aumentou com a concentração de alimentos, mas a taxa de extração caiu à medida

que os indivíduos foram alimentados mais rapidamente, e a extração tornou-se tempo-limitada. Desse modo, as fêmeas de *U. pugnax* apresentaram maiores taxas globais de colherada do que os machos e mantiveram maiores taxas de colherada, exceto em concentrações de alimentos muito baixas. As fêmeas também apresentaram taxas de extração mais altas com taxas de alimentação equivalentes. Em geral, devido à sua alimentação mais rápida, as fêmeas apresentaram uma estratégia de extração tempo-limitado, enquanto que, os machos foram limitados pela taxa de colheradas em baixos níveis de alimento, e pelo tempo de extração em níveis elevados de alimentos.

Os demais comportamentos desta categoria, *Entornar água residual* e *Expelir resíduos* estão na mesma categoria fisiológica do *Agachar*, e consistem em comportamentos instantâneos.

A *Ingestão de água*, somente foi filmada em *U. maracoani*, tendo ocorrido no início do período vazante em apenas uma dos períodos de observação. Zimmer-Faust (1987), ao estudarem a ecologia de *Scopimera inflata*, um caranguejo também depositívoro mencionou que o animal coleta água a partir do sedimento enquanto se alimenta usando tufos de cerdas entre as segundas e as terceiras pernas ambulatoriais.

### **3.1.3 Comportamento Territorial**

Embora os chama-marés sejam animais gregários, vivendo em populações, muitas vezes, com densidades elevadas, pouca cooperação social pode ser observada entre eles. Conforme já mencionado a galeria, desempenha um papel fundamental na sobrevivência destes animais. Estes túneis são utilizados para acasalamento, para escapar de temperaturas extremas e inundações, e como um refúgio de predadores e seu entorno como sítios para alimentação.

As galerias estão geralmente têm apenas uma abertura e são geralmente em forma de L (Ruppert & Barnes 1994). A profundidade das galerias pode chegar a 60 cm (Gosner, 1978), mas a maioria das espécies norte-americanas não cavam mais de 36 cm (Ruppert & Barnes, 1994). Galerias de algumas populações de chama-marés são mais prevalentes na zona entremaés superior da planície lodosa (Koch *et al.*, 2005).

Autores como Salmon (1967) e Araujo Jr. *et al.* (2011) citam os formatos padrão das galerias de *M. rapax* e *U. maracoani*, respectivamente, em comparação com o de outras. Segundo, estes autores as galerias mais profundas O formato das galerias das espécies são discutidos no capítulo final.

Cada indivíduo separa-se dos demais, escavando uma galeria. Esta juntamente com uma pequena área em seu entorno é defendida contra invasores coespecíficos de ambos os sexos. A territorialidade pode variar entre espécies e sexo e até mesmo entre fases diferentes do ciclo do animal. O delineamento experimental utilizado nesta pesquisa considerou os comportamentos mais frequentes e aleatoriamente obtidos pela observação de indivíduos da população, nem sempre sendo possível reconhecer a fase do ciclo (*sensu* Crane, 1958) em que o animal se encontrava (territorial, vagante, vagante agressivo, reprodutora).

Todos os comportamentos listados nessa categoria são, portanto, expressão da territorialidade desses animais.

O mais comum entre eles é *Fazer vigília*, uma vez que tem um viés duplo, a manutenção da área como território, e a proteção do próprio indivíduo. No caso, a frequência mais elevada deste comportamento, parece estar mais relacionada à fuga de ameaças.

Por outro lado, o registrado com menor frequência foi o *Construir galeria*. Em grande parte das observações os indivíduos utilizam galerias já existentes.

Crane (1975) relata que há uma grande variedade de tipos, de galeria de *Uca*, com arquiteturas e profundidades variadas, mas que o método de escavação é sempre o mesmo. O caranguejo escava apenas com as pernas do lado menor, que precedem o caranguejo na galeria e se curva em torno da massa escavada, formando um cesto. Todo o material das galerias é transportado pelo menos a uma curta distância da entrada.

Em nossas observações registramos macho de *Minuca rapax*, realizando construção de galerias com a quela principal, fato tido como exceção pela autora (Crane, 1975). A arquitetura das galerias das duas espécies, obtidas através de moldes, também no escopo deste trabalho é apresentada em outra sessão desta tese.

O comportamento de escavação difere de acordo com a espécie. Em *M. rapax*, o macho escava e defende a galeria, especialmente durante a época de reprodução (Pratt & McLain, 2006).

Foi também bastante comum observar machos maiores expulsando machos menores. Machos vagantes costumam *Inspecionar galerias*, rotineiramente colocando o quelípodo na mesma. Algumas das vezes visitam o interior da galeria, como se estivessem avaliando as condições para permanecerem ou não no local. Após a *Invasão*, o até então dono da galeria *Tenta retirar o invasor*, raramente sendo bem sucedido. O invasor, por sua vez, pode decidir não permanecer no local. Em poucos registros, a invasão de galeria realmente se concretizou.

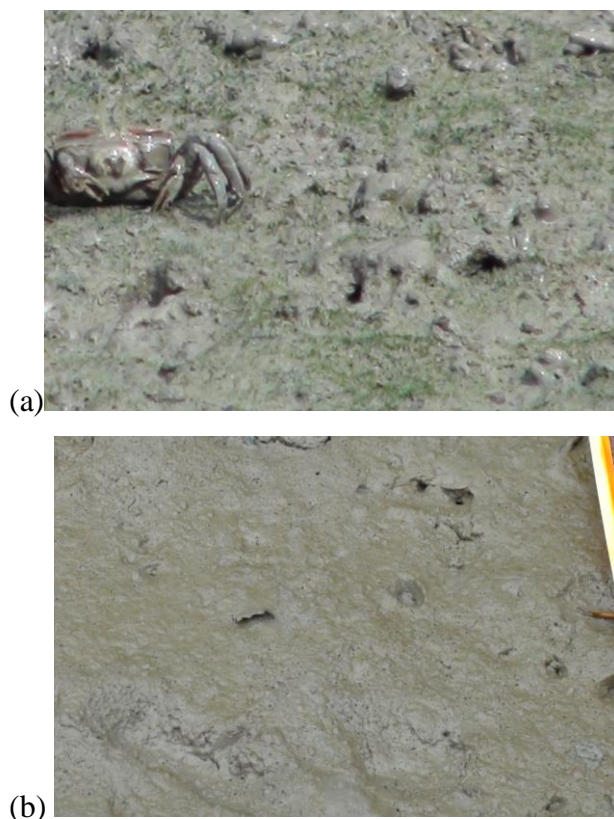
Alguns ocipodóideos constroem estruturas que afetam indiretamente sua defesa de territórios e galerias. Crane (1975) listou diversas estruturas que são construídas por

indivíduos das espécies do gênero: *Domos*, baixos e maciços, *Abas*, em torno da abertura da galeria, *Toldos* altos e largos e *Colunas* ou *Pilares* altos e estreitos. Estas estruturas e seus significados tem sido estudado mais extensamente por diversos autores entre os quais Zucker, (1974, 1981), Christy *et al.* (1988a, 2001, 2002).

Para Masunari (2012), estas estruturas são limitadas a algumas espécies. Rosenberg (2000) menciona que machos de 17 espécies do gênero constroem toldos, pilares, semi-cúpulas, beiradas ou rimas de lama ou areia em suas galerias.

Além dessas espécies, registramos jovens machos de *U. maracoani* em pequenos domos no sedimento, especialmente em sítios menos lodosos e pequenas abas em algumas galerias de *M. rapax* (Figura 14).

Masunari (2012) menciona que em algumas espécies tem objetivo de esconder a galeria de seus inimigos. Salmon & Hyatt (1983) menciona que domos, também conhecidos como toldos ou capuzes, são construídos exclusivamente por machos durante o período reprodutivo, mas sua função ainda permanece obscura.



**Figura 14.** Estruturas nas galerias de: (a) domos em *U. maracoani* (Mc) e (b) abas em *M. rapax* (Rx)

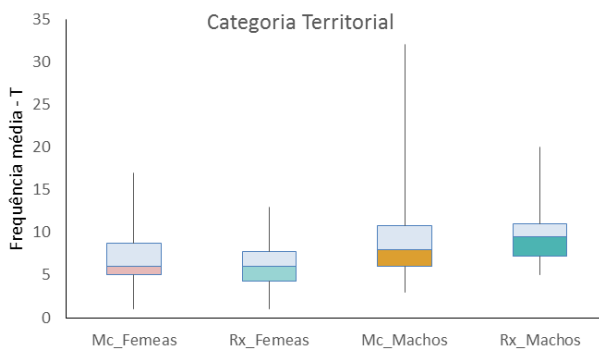
Segundo Christy & Wada (2015), os braquiúros são organismos que, expressam sua territorialidade de forma agressiva, excluindo ou tentando excluir competidores da área que contem o recurso defendido. As lutas (ver item Comportamento Agonístico) entre residentes

vizinhos também ocorrem (Hyatt & Salmon, 1978; Christy, 1980), mas são mais uma expressão de territorialidade do que a defesa da galeria (recurso).

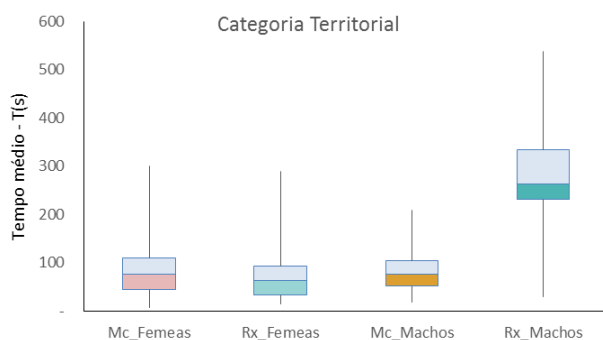
a) *Diferenças Interespecíficas*

A maioria dos indivíduos de ambas as espécies, forrageava no entorno de sua galeria, mantendo vigilância desta. Essa vigilância é geral exercida em meio a outras atividades como +o forrageio. *Uca maracoani*, no entanto, parece ser mais atento a invasores co-específicos machos e fêmeas. *M. rapax* macho, por outro lado, realiza ameaças e outras atitudes agonísticas contra qualquer invasor em potencial de seu território, incluindo machos e fêmeas de maracoani, e até mesmo, ornamentos (bolas de sedimento) deixados por animais da outra espécie em seu território. Essas diferenças não se expressam em termos de frequência, mas *M. rapax* faz maior uso do tempo na proteção e disputas pela galeria ( $T_{Rx\delta} > T_{Mc\delta} = 6,522$ ,  $T_k = 2,634$ ,  $P < 0,0001$ ). (Fig.15a e 15b).

(a)



(b)



**Figura 15.** Comportamento territorial em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com territorialismo.

Apesar de *Minuca rapax* demonstrar maior agressividade na defesa de seu território, esta espécie parece ter uma conexão mais frouxa com a galeria do que *U. maracoani*. Genoni (1991) mostrou que *M. rapax* podem escavar e defender mais de uma galeria.

Hemmi & Zeil (2003) estudaram os padrões de resposta de *U. vomeris* a um invasor em potencial, utilizando um caranguejo fantoche. Os autores consideraram que os animais desta espécie respondiam ao fantoche de modo semelhante ao que faziam com invasores reais. Quatro tipos de respostas foram apresentadas:

i) o caranguejo recua lentamente para sua galeria, sempre ficando mais perto desta do que o invasor. Este é o tipo mais comum de resposta;

ii) o caranguejo tenta primeiro bloquear o caminho do invasor e depois permite que ele passe por fora, ficando entre o invasor e a abertura da galeria;

iii) O caranguejo responde com atraso, permitindo inicialmente que o invasor fique mais próximo da galeria do que ele mesmo. Quando o caranguejo finalmente responde, pára assim que o invasor atinge seu ponto mais próximo à galeria e começa a se afastar pelo outro lado. O caranguejo fica imóvel até que o invasor se vire no final do seu percurso e se aproxime da galeria pela segunda vez. Desta vez o caranguejo retorna o mais perto possível da galeria, onde permanece até que o invasor passe do ponto mais próximo pela segunda vez, momento em que o caranguejo recomeça a forragear; e

iv) O caranguejo (fêmea) apresenta outra resposta tardia, começando no momento em que o invasor atingiu aproximadamente a mesma distância da galeria do que ele. Neste ponto, o macho, responde com um retorno rápido e completo para a sua galeria. Assim que o invasor muda de direção e retorna ao seu ponto de partida a fêmea deixa sua galeria para perseguir o invasor. Durante a perseguição, ela realiza **QP**, comportamento frequentemente observado durante interações agressivas entre fêmeas (von Hagen, 1993).

Em ambas as espécies o território é defendido através comportamentos agonísticos em escalada, que se iniciam com *displays* de ameaça e podem chegar a lutas ritualísticas ou, mesmo, com menor frequência com o uso da força. Esses comportamentos são mais amplamente discutidos no tópico sobre comportamentos agonísticos.

#### b) *Diferenças entre sexos*

A área defendida pela fêmea pode estar sobreposta à área do macho, que poderia implicar num menor investimento territorial por parte das fêmeas. Não houve diferença, entretanto, na frequência de comportamentos territoriais entre machos e fêmeas das espécies estudadas. Apesar disso, como mencionado *Minuca rapax* faz uso maior de tempo do que sua fêmea no controle de seu território ( $T_{R\alpha\delta} > T_{R\alpha\phi} = 6,810$ ,  $T_k = 2,634$ ,  $P < 0,0001$ ).

Apesar de *Minuca rapax* demonstrar maior agressividade na defesa de seu território, observações de fêmeas de *U. maracoani*, no entanto, podem se mostrar mais restritivas que as fêmeas de *M. rapax* ao compartilhamento do espaço. Registramos que estas executam um comportamento que denominamos de “soterrar vizinho(a)” (**SV**). Zucker (1977) descreve um comportamento semelhante para machos de *U. musica terpsichores*, no qual o macho em questão ameaça e expulsa o vizinho e depois preenche a galeria deste último com areia. Este comportamento foi denominando-o de “atividade de preenchimento de galeria e deslocamento do vizinho” e segundo o mesmo autor é uma atividade realizada no início de um determinado período de baixa maré por machos que vão gastar a maior parte do período em *display*. A remoção de vizinhos próximos e suas entradas de galeria pode servir para eliminar estímulos perturbadores.

No caso do **SV**, a fêmea de *U. maracoani* era de maior tamanho e provavelmente estabelecida na área há mais tempo, não realizou nenhum tipo de *display* agonístico, mas depositou todo o sedimento proveniente da limpeza de sua galeria sobre a abertura da galeria de uma fêmea vizinha de menor tamanho. Esta última que realizava forrageio no entorno da galeria, ao perceber a saída da “vizinha” carregando material corria e colocava o próprio corpo na entrada de sua galeria, na tentativa de evitar que esta fosse soterrada.

Esse comportamento surpreende, pois as fêmeas não mantêm áreas defendidas (exceto ao redor da vizinhança imediata de suas galerias). Elas se alimentam perto de sua entrada da galeria ou vagueiam. O comportamento errante é presumivelmente característico de fêmeas reprodutoramente receptivas (Crane, 1975), e ocorre com maior frequência durante os períodos de *display* masculino máximo (Zucker, 1976).

### **3.1.4 Comportamentos de Manutenção**

Após a construção da galeria, os chama-marés dedicam parte de sua rotina à mantê-la. A manutenção compreende três tipos de atividades: a ampliação da galeria, a substituição do sedimento úmido por sedimento mais firme e o fechamento.

Durante a ampliação, o caranguejo entra no túnel por períodos variáveis. Aparentemente dependendo da profundidade em que está escavando. À medida que o caranguejo escava, o sedimento retirado é trazido para a superfície (**transporte de sedimento para fora**), transportando-o nas pernas de um lado, podendo ser depositado na forma de pequenas bolas a curta distância da entrada da galeria. À medida que a galeria se aprofunda, o

caranguejo ao escavar pára momentaneamente na entrada antes de emergir para o terreno aberto (**RAS**) para depositar o material escavado. O caranguejo retorna imediatamente à sua galeria, freqüentemente entrando em uma direção ligeiramente diferente daquela em que a última saiu.

Algum tempo também é gasto empurrando peletes de sedimento escavado longe da entrada da galeria. Normalmente o caranguejo se alimenta enquanto faz isso.

Quando envolvidos na retirada do sedimento úmido do fundo da galeria, notamos que os esses animais o substituem por sedimento externo mais firme, em sequência bastante padronizada de ações: o animal sai colocando as pernas (livres) de um dos lados do corpo para fora e já trazendo a bola de sedimento molhado no outro grupo de pernas (que saem por último da galeria). Ao sair, continua com as pernas livres a frente e *carrea* o sedimento com as pernas do lado oposto. Se o volume for pequeno pode passar praticamente, despercebido ao observador, abaixo do corpo do animal. Logo a uma curta distância o material é simplesmente liberado (*descarregar*). O mesmo utiliza, então as pernas ambulatoriais para firmar o sedimento (*calcar*) e se desfazer de grãos que ainda permaneçam nas extremidades das pernas. Alguns indivíduos limpam o trajeto percorrido fazendo uma *dragagem* para evitar que o material retirado fique pelo caminho.

Uma vez que o animal pode passar períodos maiores que 24 horas sem sair da galeria é possível que ocorra acúmulo de nutrientes como fosfato e amônia provenientes do metabolismo de excreção do próprio animal e que deve ser retirado a cada vez que o animal emerge.

O preenchimento com sedimento mais firme é feito com agregados de sedimento. Muitas vezes é possível perceber o animal Tateando o sedimento (com os dáctilos das pernas ambulatorias), provavelmente selecionando o tipo de sedimento que levará para substituir o retirado. Uma vez feita a seleção, o animal utiliza as pernas num formado de cesta para *desagregá-lo*, em seguida *dragar* e finalmente *carrear* o sedimento, numa breve corrida para a galeria. A bola de sedimento coletado às vezes se torna quase tão grande quanto o corpo do próprio caranguejo. A bola é arrastada para a galeria e passada pela quela, maxilípedes e carapaça na parte bucal, para o lado de baixo das pernas do lado oposto. O caranguejo entra, então, na galeria, com o lado livre primeiro, carreando o sedimento para o interior (*transporte de sedimento para dentro*).

Kim (2010) observou que *U. capricornis* leva partículas que podem servir de alimento e que são processadas no interior da galeria, caso o animal fique muito tempo sem vir a superfície.



Às vezes, a bola de sedimento é depositada na entrada ou na parte superior da galeria. Nesse caso, o animal entra parcialmente na galeria e depois agrega o sedimento à parede (*manutenção* propriamente dita). O comportamento de manter as paredes da galeria firmes envolve um tempo menor do animal e pode ser associado ao ato de ornamentar as bordas e ou de colocar o tampão para obstruir a entrada (*fechar*), pouco antes da maré alta.

Quando a maré sobe, a maioria dos caranguejos entra em suas galerias, colocando um tampão de sedimento na entrada para evitar que a água inunde o túnel. Mesmo após o fechamento, pode-se perceber as pernas do animal ou mesmo seu movimento, selando o tampão, por um tempo variável do lado de dentro.

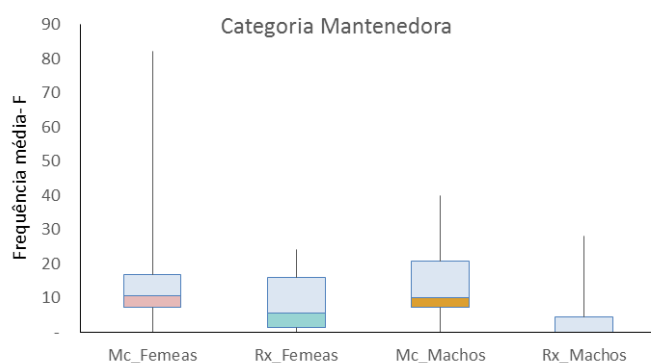
#### a) *Diferenças Interespecíficas*

Não foi possível detectar diferenças significativas entre as espécies, de frequência ou tempo, na execução destas atividades. Indivíduos de ambas as espécies precisam manter suas galerias, portanto, ambas as espécies fazem a manutenção da galeria raspando lama em uma bola com as pontas das pernas de um lado. Ambas as espécies entram e deixam a galeria lateralmente.

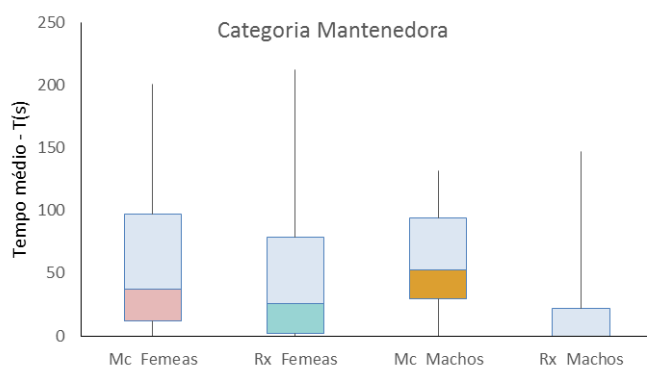
Os valores de frequência e tempo dos machos de rapax, no entanto, são bastante baixos. Esse animal realizou manutenção com pouca frequência e conseqüentemente por pouco tempo (Fig. 16a, 16b). Esse comportamento pode está relacionado ao fato sua menor fidelidade à galeria, visto costumar escavar mais de uma (Genoni, 1991). As fêmeas de maracoani, contrariamente realizam manutenção com frequências um pouco maiores ( $F_{Mc\text{♀}} > F_{Rx\text{♂}} = 3,351$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P < 0,007$ ) (Fig. 16a).

#### b) *Diferenças entre sexos*

Não foi possível detectar diferenças em termos de frequências e tempo entre os sexos, apesar de quase não termos registrado *M. rapax* macho em manutenção.



(a)



(b)

**Figura 16.** Comportamentos de manutenção em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos com territorialismo.

### 3.1.5 Sinalização Acústica e Sísmica

Visto que não realizamos gravações ou outro tipo de medida adequada e especialmente direcionada para o registro deste grupo de comportamentos, eles foram inseridos posteriormente no trabalho, a fim de abrigar uma série de comportamentos “estranhos” que estavam sem classificação ou que a princípio não sabíamos do que se tratavam. Muitos dos quais consistiam em movimentos rápidos, melhor percebidos quando ao rever os filmes em velocidade lenta, produzidos na presença de outros indivíduos, à entrada das galerias, em contextos diversos.

O *Bater no chão* foi o que apresentou maior diversidade de tipos de execução, provavelmente abriga vários movimentos diferentes, executados em diversos contextos e que, portanto, expressam diferentes comportamentos-resposta. A forma mais comum eram as “batidinhas no chão”, realizadas pelas fêmeas com o quelípodo menor à entrada da galeria ou na presença de indivíduo macho. Outro movimento foi o “bater dos dactilos no chão”,

movimento executado por machos ao bater em sequência os dácilos no chão, muito rápido e que aos olhos do observador parecem movimentos “nervosos” executados ao mesmo tempo. Finalmente, o “bater a extremidade da quela hipertrofiada no chão, como um martelo”, movimento executado por macho, após perder a galeria.

Segundo Crane (1975), alguns caranguejos chama-marés usam o quelípodo hipertrofiado também para produzir sons. Suas vibrações contra o solo podem indicar ameaça ou corte.

O *Bater na carapaça* foi registrado somente em *M. rapax* macho.

O *Estridular* também consiste de movimentos diversos, rápidos e muitas vezes quase imperceptíveis ao observador. Abriga comportamentos como o “esfregar dos meros das pernas ambulatórias entre si” (quando não estava executando limpeza) ou “na extremidade da carapaça na região frontal”.

Finalmente o *Fazer bolhas* é o mais dúbio deles, posto que as bolhas também podem consistir de uma resposta fisiológica utilizada para outros fins. Altevogt (1962), no entanto, estava convencido que este era um método de produção de som, sem dúvida, sob o controle do caranguejo, e servia como um sinal de aviso para os intrusos: Segundo esse autor o som é produzido por bolhas de ar, cercadas por de água das branquiais que aparecem ritmicamente a partir dos orifícios branquiais eferentes nos cantos exteriores distais do meri dos terceiros maxilípedos.

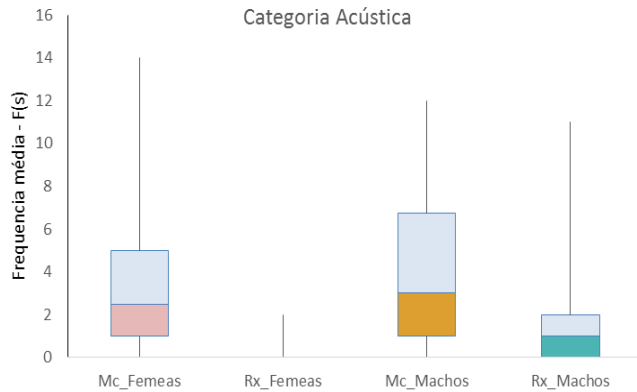
As bolhas não são tão profusas e extensas como aquelas, ocasionalmente, produzidas por fêmeas ovígeras, talvez, para a limpeza e aeração dos ovos, e por ambos os sexos em uma série de grapsóides, usado às vezes como um agente de limpeza (Schone & Schone, 1963) e, por vezes, como um regulador da temperatura corporal (Altevogt, 1969) e mecanismo de produção de som, descrito como componente no. 12 (Crane, 1975).

Segundo Crane (1975), até a época da confecção de seu livro, o *fazer bolhas* era conhecido apenas em machos de maracoani (subgênero *Uca*), mas em função das semelhanças sonoras produzidas na galeria sob condições semelhantes, parecia provável que ocorresse também em *Minuca*.

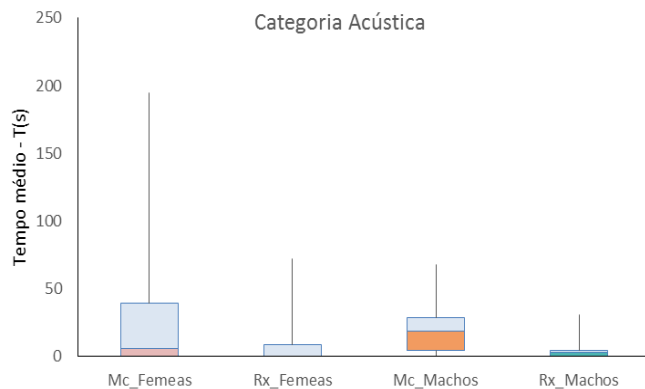
#### a) *Diferenças Interespecíficas*

Esses comportamentos necessitam de pesquisas e registros mais precisos. Uma pequena diferença, indicando uma maior frequência e tempo em *U. maracoani*, pode estar à maior conspícuidade desses animais, ao realizarem o *Fazer bolhas*. ( $F_{Mc\delta} > F_{Rx\text{♀}} = 4,022$ ,

$T_k=2,634$ ,  $P<0,001$ ;  $F_{Mc♀}>F_{Rx♀}=3,677$ ,  $T_k=2,634$ ,  $P<0,003$ ;  $T_{Mc♀}>T_{Rx♂}=3,174$ ,  $T_k=2,634$ ,  $P<0,012$ ;  $T_{Mc♀}T_{Rx♀}=2,677$ ,  $T_k=2,634$ ,  $P<0,045$ ) (Fig.17a e 17b).



(a)



(b)

**Figura 17.** Comportamentos Acústicos e Sísmicos em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.

### b) Diferenças entre sexos

Não foi possível estabelecer diferenças claras entre os sexos, devido à baixa frequência e inadequação dos registros.

Burkenroad (1947), Salmon (1965) e Salmon & Atsadies (1968) realizaram trabalhos pioneiros na área com chama-marés.

Guinot-Dumortier & Dumortier (1960) considera que entre os braquiúros, pelo menos sete famílias têm características morfológicas adequadas para a produção de sons. Esses sons podem ser produzidos, de forma mais direta, batendo uma quela contra outra (Von Hagen, 1964 e Mulstay, 1980), através de emissões de “ressonâncias” no interior do substrato (Salmon, 1965; Salmon & Atsadies, 1968), por vibrações musculares (Müller, 1989) ou por estridulação (Boon *et al.*, 2009),

Segundo Christy & Wada (2015), a exceção notável dos caranguejos fantasma e cham-marés e sua percepção de sinais sísmicos via órgãos cordontais (Salmon, 1983a), muito pouco se sabe sobre como os sinais nessa modalidade são percebidos (pêlos sensoriais e estatocistos são possibilidades), ou mesmo, sobre seu possível papel no comportamento de corte na maioria das espécies (Popper *et al.*, 2001; Clayton, 2008; Taylor & Patek, 2010).

No entanto, Christy & Wada (2015) sugerem que a pesquisa neste campo desacelerou substancialmente nos últimos anos (resumido por Popper *et al.*, 2001). Também Staaterman *et al.* (2011) consideram que em comparação com a extensa literatura sobre comportamentos acústicos em outros taxa marinhos, como os cetáceos, poucas investigações exploraram a comunicação acústica entre os invertebrados bentônicos, particularmente os crustáceos bentônicos.

### **3.1.6 Comportamentos Reprodutivos**

Segundo Di Benedetto & Masunari (2009) nas espécies de *Uca* a periodicidade reprodutiva é amplamente diversificada. Certas espécies se reproduzem o ano todo, outras em uma ou mais estações do ano e ainda outras, em uma estação específica (geralmente na primavera). Os Brachyura da região tropical geralmente se reproduzem continuamente devido à estabilidade das variáveis abióticas (Emmerson, 1994; Negreiros-Franozo *et al.*, 2002). O período reprodutivo é definido como o intervalo de tempo no qual as fêmeas ovígeras são encontradas na população (Cobo, *et al.*, 2002).

Existem trabalhos relevantes sobre os chama-marés em termos de sua seleção sexual, display, e comportamento de corte (ver Rosenberg, 2001 para revisão). Os comportamentos relacionados à biologia sexual, no entanto, são de observação demorada e se desenvolvem em consonância com ciclos, que podem exigir períodos de observação maiores do que aqueles aqui envolvidos.

Crane (1975) e Christy & Salmon (1984) consideram como características importantes, associadas à reprodução das espécies de *Uca*, as mudanças de cores e o local onde o acasalamento ocorre e a existência de padrões de display visuais e acústicos espécie-específicos e o acasalamento propriamente dito.

#### **3.1.6.1 Mudanças de cor**

Em observações de campo, foi possível notar que alguns machos de ambas as espécies sofrem alterações de cor no decorrer do ano. Apesar de naturalmente terem sua coloração

escondida pela lama, machos em display realmente expõem algumas regiões do corpo mais brilhantes.

Segundo Crane (1953), machos adultos em corte, em contraste com outros machos e, claro, com as fêmeas e jovens, mudam de cor diariamente após a exposição à luz solar, sendo necessário um curto período de tempo de exposição - de alguns minutos a uma hora ou mais. O caranguejo não se exhibe vigorosamente e completamente até que a cor completa de corte seja assumida, a ornamentação de corte sendo sempre mais brilhante do que qualquer outra fase encontrada na mesma espécie.

#### 3.1.6.4 Corte

Observações de campo mostraram que em ambas as espécies estudadas os machos apresentavam um tamanho maior.

Segundo Crane (1975), as fêmeas de *Uca* são quase sempre menores nas dimensões de sua carapaça que os machos da mesma espécie, e geralmente também menores do que muitos dos machos em exibição na parte efetivamente reprodutiva de uma população. As fêmeas com menos de dois terços do tamanho máximo do sexo feminino conhecidos em uma espécie, por vezes carregam os ovos, sendo o abdômen, aparentemente, sempre de amplitude do da fêmea adulta antes de fazê-lo. Pequenas, fêmeas imaturas são ocasionalmente cortejadas vigorosamente por machos maduros, geralmente com “alimentação”, e os pequenos machos com os maiores quelípodos de proporções menores às vezes tentam acasalar, aparentemente sem sucesso.

A corte é iniciada pelo macho e consiste em determinados movimentos da quela conhecidos como acenar (*wave, beckoning*).

As exibições visuais de corte e de defesa do território são chamadas de acenos e são caracterizadas pelo movimento do quelípode maior, sendo o comportamento social mais característico do grupo (Zeil & Hemmi, 2006) e um óbvio sinal visual (How *et al.*, 2007). O movimento de aceno pode ser dividido basicamente em três momentos distintos: movimento ascendente, ápice do aceno e movimento descendente. No entanto, entre as espécies de *Uca* existe uma ampla variação na forma como esses acenos são realizados (Crane, 1975), principalmente em relação à velocidade e a trajetória do movimento (Perez *et al.*, 2012).

Crane (1957) classificou os chama-marés em dois grupos considerando seus padrões de display visual (aceno): as espécies de frente estreita, com displays verticais e as formas de frente larga, com displays laterais mais complexos.

O aceno do quelípodo maior dos machos e outras formas de display foram descritos por muitos autores (Altevogt, 1957, Altevogt, 1957a, 1959, Crane, 1957, 1958, von Hagen, 1962, Pearse, 1914, Peters, 1955,, 1965). Salmon e Atsaiades (1968b) descreveram diferenças entre os *displays* de *U. virens* e suas outras espécies próximas (*U. longisignalis*, *M. rapax*, *U. burgersi*) encontradas nos Estados Unidos.

O aceno de ambas as espécies foi descrito em Crane (1975):

*i. O aceno em U. maracoani*

Em baixas intensidades o aceno é lateral linear, o quelípodo sendo distendido obliquamente para cima e para fora, em seguida, retorna diretamente para a posição, sem pausa e sem movimento circular. Em alta intensidade, o quelípodo sendo levantado acima do corpo, os dedos apontando para cima, e os círculos repetidos são descritos no ar, a figura sendo plana e paralela ao solo, em vez de os círculos obliquamente verticais usuais em acenos circulares laterais. Nos demais características, a exibição de baixa e alta intensidades são semelhantes: dactilo principal é mantido amplamente separado do pólex em todo; o quelípodo menor faz um movimento sincronizado com cada aceno; o corpo é erguido acima do solo nas pernas ambulatórias estendidas ao longo de uma série; um ou mais ambulatórias de cada lado são entretanto levantadas em acenos típicos da perna, talvez, auxiliar no equilíbrio. Durante a exibição do caranguejo também muitas vezes faz alguns passos de um lado para outro. Acenos de baixa intensidade é a uma taxa de cerca de 1 aceno a cada vários segundos; na intensidade alta cada aceno é completado em cerca de 1,0 a 1,5 segundos.

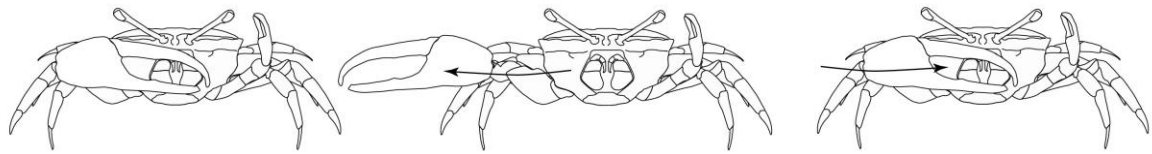
*ii. O aceno em M. rapax*

Aceno lateral, fracamente circular em baixas intensidades, frequentemente praticamente linear. Espasmos sempre presentes, tanto na subida como na descida do quelípodo maior, mais numeroso na subida que em qualquer outra espécie do gênero, e altamente variável, independente da localidade geográfica. Os espasmos variam entre 6 e 34 na descida e entre 2 de 8 na subida, tendo chegado a 42 em baixa intensidade (Rio de Janeiro, BR).

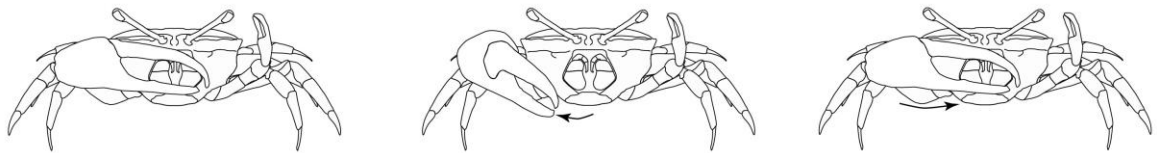
Considerando que as descrições dos acenos são, em geral, de difícil entendimento e que notamos uma variabilidade grande de subtipos dentre estes descritos pela autora em nossas observações. Apresentamos a seguir uma tipologia pictórica para os acenos por nós observados nas duas espécies:

iii. *Acenos em U. maracoani*

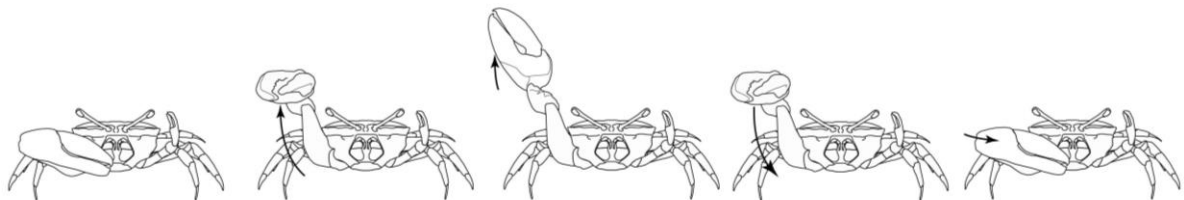
Foram registradas quatro subtipos de aceno em *U. maracoani* (Fig. 18 – 21). Os dois primeiros (lateral linear e lateral semi-flexionado), sempre encontrados em displays de baixa intensidade ou acompanhando o forrageio. O terceiro (oblíquo) podendo ser encontrado tanto em baixa como em alta intensidade. O quarto (cíclico) somente em *displays* de alta intensidade.



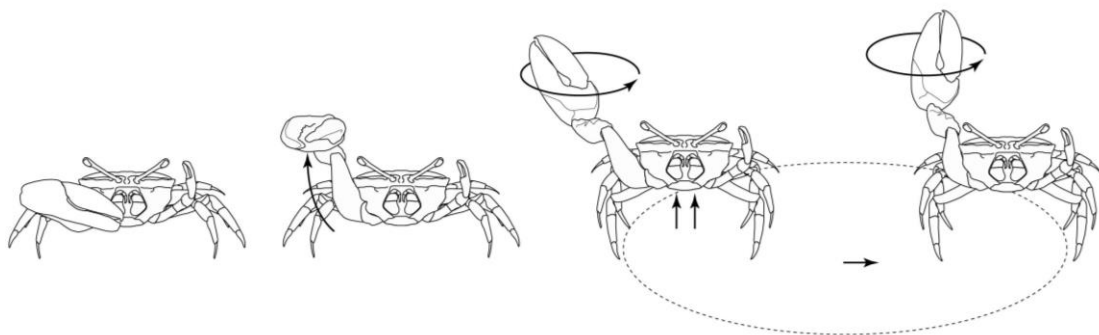
**Figura 18.** Vista da sequência do aceno lateral linear



**Figura 19.** Vista da sequência do aceno lateral semi-flexionado



**Figura 20.** Vista da sequência do aceno oblíquo



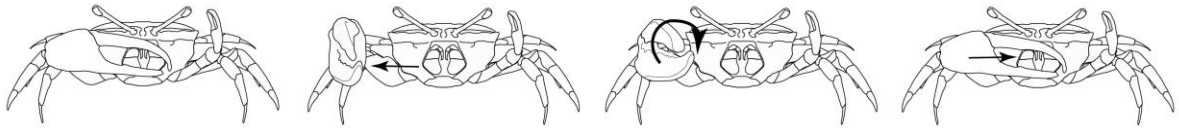
**Figura 21.** Vista da sequência do aceno cíclico

iv. *Acenos em M. rapax*

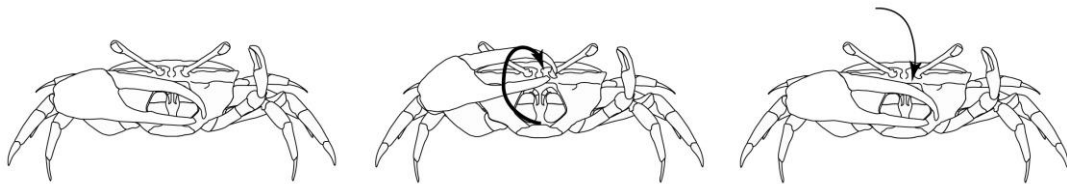
Foram registradas três subtipos de aceno em *M. rapax* (Fig. 22 – 24). Os dois primeiros (lateral-circular e circular flexionado), sempre encontrados em displays de baixa intensidade



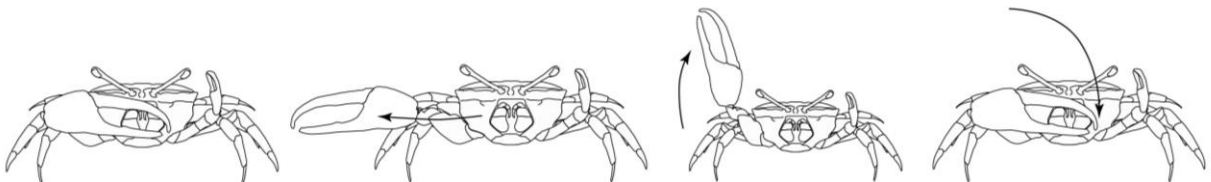
ou acompanhando o forrageio. O terceiro (circular) podendo ser encontrado tanto em baixa como em alta intensidade.



**Figura 22.** Vista da sequência do aceno lateral-circular



**Figura 23.** Vista da sequência do aceno circular flexionado



**Figura 24.** Vista da sequência do aceno circular

O aceno pode ser acompanhado por outros componentes como o *elevar de corpo* (ELE), *aceno de quelípodo menor* (AQ), *aceno de pernas ambulatórias* (Aper) e movimentos de “vai e vem” (*dançar*). A inclusão dos componentes se dá à medida que o *display* aumenta de intensidade. Esses movimentos permitem a exibição das partes brilhantes e coloridas do corpo do animal.

Gordon (1958) observou que algumas espécies de *Uca* são capazes de sincronizar seu aceno. Observamos que *M. rapax* pode formar disposição de leks nas área mais baixas da zona entremarés e sincronizar acenos de jovens machos.

### 3.1.6.5 Cópula

Não foi registrado, neste trabalho, nenhum caso de cópula a superfície, mas somente algumas tentativas, que foram rejeitadas por fêmeas não aquiescentes.

É importante destacar que não se espera observar cópula na superfície na espécie *Minuca rapax*, por se tratar de uma espécie de frente largar conforme descrita por Crane (1975).

Crane (1957) descreve o comportamento conforme se segue: “Em cada caso, foi precedido primeiro pela elaborada exibição do macho, e depois por acariciamento mútuo. O quelípodo maior não participa da cópula. Pensa-se que, na maioria dos casos, o acasalamento ocorre normalmente no subsolo, mas quando uma fêmea se torna aquiescente na entrada de sua galeria, que geralmente é muito pequena para um macho entrar, ele induz a se acasalar. Quando possível, porém, ele a conduz, por meio de um *display*, para segui-lo pela galeria dele. Mesmo no auge da estação de reprodução, os machos são bem sucedidos em apenas uma fração muito pequena de acasalamentos, e só depois de um *display* prolongado e muito interrompido, que às vezes é prolongada durante um período do dia”.

#### a) *Diferenças Interespecíficas*

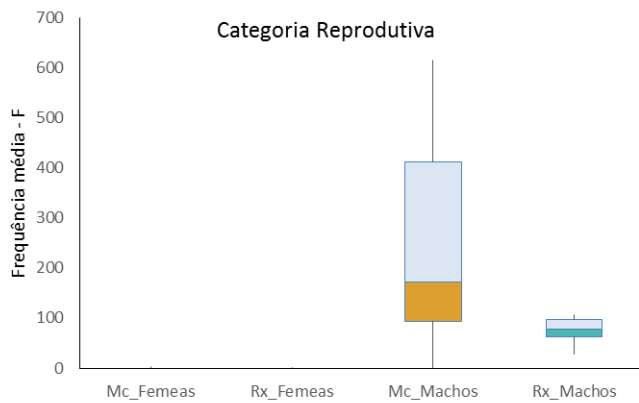
Em observações de campo, foi possível notar que alguns machos de *U. maracoani*, exibem colorações laranja mais forte, enquanto que, *M. rapax* fica com a região dorsal da carapaça com coloração “verde azinabre”.

Quanto aos tipos de acenos, *M. rapax* apresenta uma maior diversidade, porém *U. maracoani* agrega um maior número de componentes ao seu displays de alta intensidade, tais como *dançar*.

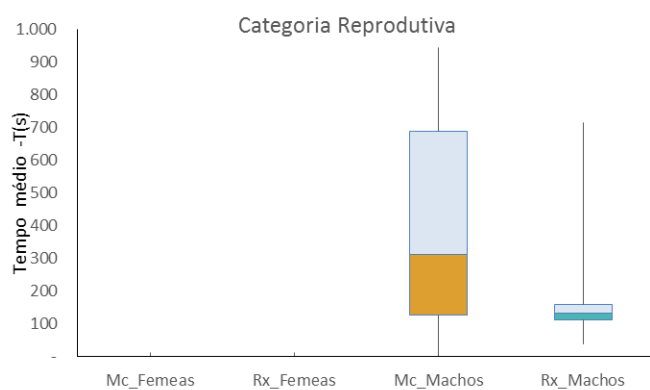
A frequência e o tempo desses comportamentos necessitam de pesquisas e registros de mais longo prazo. Apenas considerando o período de observação deste trabalho encontramos diferenças significativas na frequência e no tempo dedicado a comportamentos reprodutivos entre *U. maracoani* e *M. rapax*. ( $F_{Mc\delta} > F_{Rx\delta} = 4,742$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P < 0,0001$ ;  $T_{Mc\delta} > T_{Rx\delta} = 3,896$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P > 0,001$ ) (Fig.25a e 25b). É provável que *U. maracoani* na época das observações e filmagem de campo estivesse na época de reprodução.

#### b) *Diferenças entre sexos*

Não foram elecados comportamentos reprodutivos de destaque nas fêmeas. Estas agiam mais como audiência aos displays dos machos. Portanto, as frequências e tempos observados são resultado deste contexto.



(a)



(b)

**Figura 25.** Comportamentos Reprodutivos em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.

### 3.1.7 Comportamentos Agonísticos

Schone (1968) ao definir o termo "agonístico" incluiu, de modo operacional, o comportamento agressivo e defensivo e todos os graus de formas intermediárias. Isso é "comportamento agressivo", como quando um animal se aproxima de outro em uma atitude de ataque ou "comportamento defensivo", como quando se defende ou se é vítima ou evade do ataque. A concepção geral deste autor foi aqui mantida.

Exibições agressivas raramente consistem em um único padrão de ação realizado em uma intensidade típica (Morris, 1957). Em vez disso, em muitas espécies, a magnitude dos vários componentes da postura de exibição é continuamente variável em uma ampla faixa.

O segundo componente principal da visão etológica tradicional é que as exibições agressivas servem como um substituto para a luta, uma maneira alternativa e menos perigosa de avaliar a superioridade agressiva (Tinbergen, 1951). Dada a associação empírica entre comportamento de exibição e motivação agressiva, segue-se que o significado funcional de

exibições complexas e graduadas (escalonadas) reside em fornecer informações a um oponente sobre o estado agressivo interno do animal que exhibe.

Vários componentes de ameaça e intimidação foram registrados neste trabalho: Realizar Investida sem projeção de quela (**ISQ**), Realizar Investida (INV), Realizar Estocada (**EST**), Ficar em posição de luta (**PL**) ("*Downpoint*" Crane, 1975), Arco frontal (**AF**).

Alguns componentes são claramente comportamento de defesa: Exibição de quela (**EQ**), Quelípodos paralelos (**QP**), Quelípodo levantado (**QL**), Pernas para cima (**PC**), Ficar de costas (**COS**), Fugir/Ser perseguido(a) (**F**), Esquivar-se (**EV**).

Segundo Crane (1967), a evolução de qualquer padrão de comportamento social é resultado de uma variedade de fontes. As sequências claramente são formadas de componentes de padrões comportamentos alimentares, limpeza, luta, entre outros, que resultam em comportamentos deslocados que, no entanto, funcionam. Esses recebem modificações que os fazem mais conspícuos e exagerados (ritualizados) e se tornam um sinal de comunicação.

As relações agonísticas ocorrem principalmente entre machos da mesma espécie. Desse modo, os chama-marés machos primeiro agitam sua quela para mostrar seu tamanho e poder (Booksmythe et al., 2010). Em seguida, podem ocorrer interações mais agressivas, incluindo encostar e empurrar a quela do oponente, cruzar e segurar quelas, e suspender e arremessar o oponente.

Segundo Crane (1941), as lutas de fato ocorrem apenas nas ocasiões relativamente raras em que a ameaça falha.

Neste trabalho os componentes de luta de fato, apesar de raros, foram observados para as duas espécies:

*i. Luta em U. maracoani*

Os machos de *U. maracoani*, frequentemente exibem a quela, como sinal de ameaça geralmente a macho da mesma espécie. Em seguida, caso o oponente ignore, ele fica em posição de luta, a qual foi denominada por Crane (1975) de "*apontar para baixo*" (*downpoint*). Os animais medem as quelas (*luta 1*), esfregam (*luta 2*). Podendo, um dos dois animais se retirar em submissão, ou partir para luta mais intensa, onde as *quelas são cruzadas* e o animal pode ser arremessado.

O cruzamento de pernas ambulatórias (*CPer*) também pode ocorrer, quando os dactilos das pernas engancham as pernas do oponente.

ii. *Luta em U.rapax*

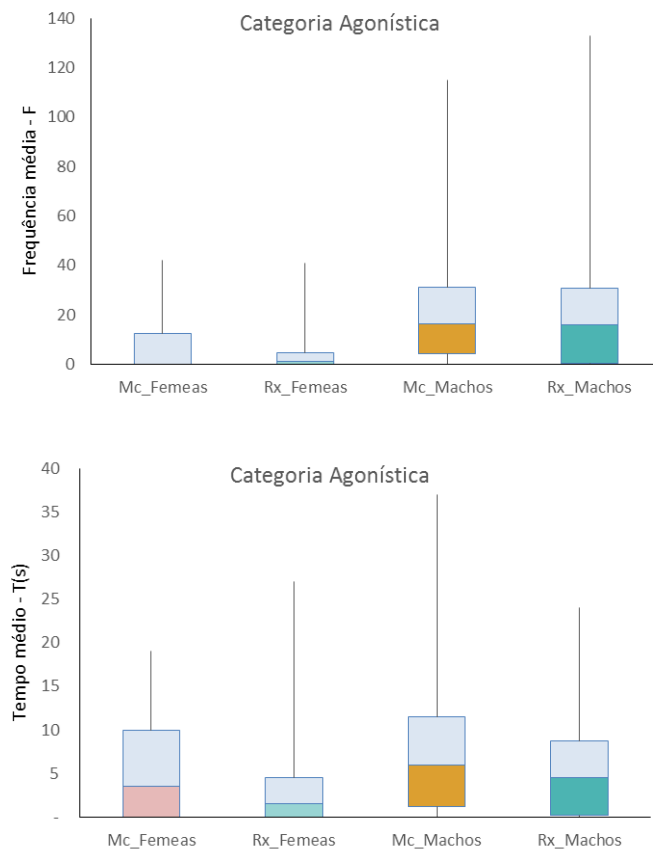
Assim como em *U. maracoani*, ocorrem ameaças e advertências, porém as agressões como *cotoveladas* e *estocadas* são mais frequentes. A luta tem geralmente maior número de componentes intermediários, entre “o encostar as queias” (*luta1*) e o “arremeço” (*luta 5*).

a) *Diferenças Interespecíficas*

Em observações de campo, foi possível notar que machos de *M. rapax* realizam investidas e estocadas contra machos e fêmeas de ambas as espécies.

A frequência e o tempo desses comportamentos necessitam de pesquisas e registros de mais longo prazo. Apenas considerando o período de observação deste trabalho não encontramos diferenças significativas na frequência e no tempo dedicado a comportamentos agonísticos entre *U. maracoani* e *M. rapax*. ( $F_{Mc\delta} > F_{Rx\delta} = 0,809$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P = 0,850$ ;  $T_{Mc\delta} > T_{Rx\delta} = 0,379$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P = 0,981$ ) (Fig.26a e 26b).

(a)



(b)

**Figura 26.** Comportamentos Agonísticos em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.

c) *Diferenças entre sexos*

As fêmeas se envolvem com menor frequência em disputas agonísticas. Em alguns casos, com outras fêmeas ou com machos jovens pela posse da galeria. Mas, em grande parte dos casos, como reação defensiva a machos que tentam acasalar ou deslocá-las do território. Não foram detectadas diferenças na frequência ou no tempo utilizado em comportamentos agonísticos entre machos e fêmeas da mesma espécie.

### 3.1.8 Comportamentos de Grooming

Muitas espécies de crustáceos decápodes gastam um tempo considerável envolvidos no grooming ou limpeza. Estas espécies têm uma variedade de estruturas e comportamentos que funcionam para evitar a incrustação do corpo por epizoitas e detritos particulados. Durante o grooming, o decapoda raspa seu exoesqueleto com tufo de cerdas serrilhadas e multidenticuladas. Estruturas sensoriais e respiratórias vitais, como antênulas, antenas, e brânquias, são as mais frequentemente manipuladas. Em algumas espécies, há acessos prolongados de grooming em que a carapaça e o abdômen são cuidadosamente escovados e esfregados (Bauer, 1981).

Nas espécies de *Uca* estudadas, os comportamentos de grooming mais comuns foram: ***Limpar o pedúnculo ocelar com os palpos maxilares***, ***Limpar a quela hipertrofiada*** com o quelípodo menor, ***Limpar as pernas ambulatórias***, ***Limpar os palpos*** com o quelípodo menor. Em menor frequência ocorreram: ***Limpar a carapaça*** com quelípodo menor e, ***Limpar pedúnculo ocelar*** com o quelípodo menor. E o mais raro de todos foi ***banhar-se*** (Fig. 26).

A limpeza era frequente durante as atividades de manutenção da galeria. A cada vez que o animal visitava sua galeria, normalmente com a câmara contendo sedimento úmido, os pedúnculos ocelares ficavam sujos de lama. Os pedúnculos eram constantemente limpos através de um movimento rápido, em que o animal coloca o endopodito do terceiro maxípodo sobre a cavidade orbital, e então os ocelos movem-se para o lado e para cima, enquanto a lama é removida.

A limpeza das pernas ambulatórias também esteve relacionada às atividades de manutenção, o animal ao sair da galeria tinha grumos de sedimento e bolhas de água e gordura aderidos entre as pernas. As pernas eram esfregadas entre si na tentativa de retirar a bolha de sujeira.

A limpeza dos palpos era feita com frequência durante o forrageio.

Segundo Schone (1956), essas limpezas são comuns em caranguejos que habitam planícies lodosas.



(a)



(b)



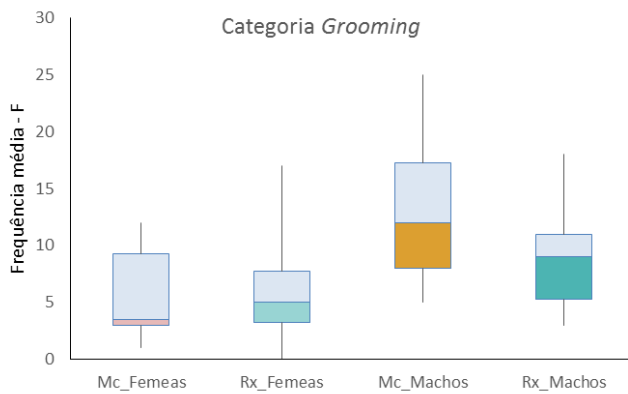
(c)

**Figura 27.** (a) Limpeza dos pedúnculos oclares com o terceiro maxilípodo, (b) Limpeza da quela hipertrofiada, (c) Limpeza de palpos com o quelípodo.

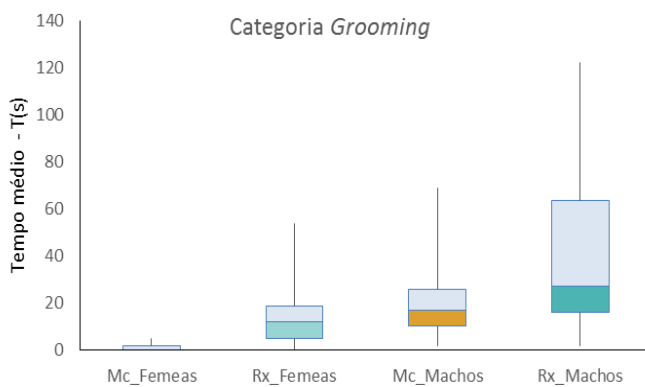
#### a) *Diferenças Interespecíficas*

O grooming foi observado com mais frequência em *U. maracoani* do que em *M. rapax*, embora esta diferença não tenha sido estatisticamente significativa ( $F_{Mc\delta} > F_{Rx\delta} = 2,599$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P = 0,059$ ). Alguns *M. rapax* macho, no entanto, passaram todo o período de amostragem na tentativa de se limpar de algum parasito, que lhe causava irritação no corpo (coceira) ( $T_{Rx\delta} > T_{Mc\delta} = 2,876$ ,  $Tk = 2,634$ ,  $P < 0,027$ ).

A diferença entre a frequência e o tempo de grooming entre as fêmeas de *M. rapax* e *U. maracoani* não foi significativa (Fig. 27a, 27b).



(a)



(b)

**Figura 28.** *Grooming* em *U. maracoani* (Mc) e *M. rapax* (Rx): (a) frequências e (b) tempos gastos.

*U. maracoani* costuma executar a limpeza do pendúculo ocelar usando os palpos, enquanto *M. rapax* o faz, com menos frequência e usa também o quelípodo menor. A limpeza das pernas ambulatórias e dos palpos foi registrada principalmente em *M. rapax*. O porte menor do animal contribuía para a fixação de bolhas de lama e água entre as pernas dos animais desta espécie. A obstrução dos palpos, por outro lado, deve estar relacionada às diferenças, relatadas no tópico alimentação, existente entre os aparelhos tróficos das espécies.

A limpeza da quela hipertrofiada é realizada com o quelípodo menor, nos machos e o animal pode dedicar longo tempo a essa atividade. Esta nos pareceu estar associada a um display de ameaça ou desafio a outro animal macho.

#### b) *Diferenças entre sexos*

Os machos realizam limpeza da quela hipertrofiada com o quelípodo menor. Em *M. rapax* macho, o animal pode dedicar longo tempo a essa atividade. No geral, esta pode estar associada à seleção de sexual de machos mais brilhantes, mas em *M. rapax*, esta nos pareceu associada a um *display* de ameaça ou desafio a outro animal macho.



Demonstrar que os atos comportamentais de duas espécies de *Uca* sp., que suas distribuições sobrepostas na zona entremarés são qualitativa e quantitativamente diferentes, as permitindo partilhar o nicho ecológico.

#### 4 CONCLUSÕES

Um etograma descritivo e quantitativo detalhado foi estabelecido para o gênero com base nas duas espécies propostas, *M. rapax* e *U. maracoani*, em condições de vida livre.

As características eco-etológicas marcantes deste grupo são quase que exclusiva e facilmente identificáveis: estreita relação com o habitat bentônico na zona entremarés, construção e utilização de galerias quase sempre individuais, as quais são objeto de disputa territorial, e cortejamento masculino, muitas vezes com formação de arenas.

Foram registrados 95 comportamentos-resposta agrupados em 08 categorias para machos e fêmeas, sendo que *U. maracoani* apresentou um maior número do que *M. rapax*.

Os dados descritivos dos animais se assemelharam aos já descritos na literatura, porém foram acrescentados novos comportamentos. Em relação ao comportamento de display reprodutivo foi possível detalhar novos subtipos, que diferenciam uma espécie da outra.

A caracterização dos padrões comportamentais como o alimentar, motor, reprodutivo, etc. de uma espécie é ferramenta fundamental como auxílio à gestão de um recurso ecológico, particularmente, por sua importância ecológica na cadeia alimentar dos ecossistemas dos manguezais.

Na maioria dos estudos informações detalhadas do comportamento global e da alocação de tempo está ausente, o que torna difícil estabelecer relação causal entre as estratégias alimentares, as arquiteturas das galerias e a ecologia geral. Utilizando o etograma, foi possível obter o orçamento em termos de frequência e tempo de cada espécie. As espécies aplicaram a maior parte de seu tempo em atividades de deslocamento e alimentação. A investigação funcional das espécies através da quantificação dos comportamentos forneceu dados sobre como ocorre a partilha de seus nichos alimentares, reprodutivos e territorial, entre outros.

É certo que outros comportamentos, no entanto, ainda restam a serem registrados e quantificados. Sendo necessário, para tal, aprofundar as análises dos etogramas com observações de condutas nos demais períodos e estações do ano, de animais em estados reprodutivos e de desenvolvimento diversos e bem definidos. Isso permitirá o melhor

entendimento dos padrões gerais de comportamento em relação à filogenia do grupo, principalmente porque conhecemos muito pouco sobre as afinidades entre as espécies ou suas tendências evolutivas passadas.

## REFERÊNCIAS

- Alcock, J. (2005). *Animal behavior*. 8ª ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Allen BJ, Levinton JS (2007) Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. *Funct. Ecol.*, 21:154–161
- Altevogt, R. (1955). Some studies on two species of Indian fiddler crabs, *Uca marionis nitidus* (Dana) and *U. annulipes* (Latr.). *Journal of the Bombay Natural History Society*, 52, 1-15.
- Altevogt, R. (1956). Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei Winkerkrabben. *Naturwissenschaften*, 43(4), 92–93. <https://doi.org/10.1007/BF00631878>
- Altevogt, R. (1957). Untersuchungen zur biologie, ökologie und physiologie indischer winkerkrabben. *Zeitschrift Für Morphologie Und Ökologie Der Tiere*, 46(1), 1–110.
- Altevogt, R. (1959). ökologische und ethologische studien an europas einziger winkerkrabbe *Uca tangeri*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 48(2), 123–146. <https://doi.org/10.1007/BF00407837>
- Altevogt, R. (1962). Akustische Epiphänomene im Sozialverhalten von *Uca tangeri* in Südsanien. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 26, 309-315.
- Altevogt, R. (1964). Ein antiphoner Klopfkode und eine neue Winkfunktion bei *Uca tangeri*. *Die Naturwissenschaften*, 51(24), 644–645. <https://doi.org/10.1007/BF00623690>
- Altevogt, R. (1966). Vibration als semantisches Mittel bei Crustaceen. *Wiss Z. Karl-Marx-Univ., Leipzig*, 15, 471.
- Altevogt, R. (1969). An ethological reproductive isolation mechanism in sympatric species of *Uca* (Ocypodidae) of the Eastern Pacific. *Forma et Functio*, 1, 238-249.
- Altevogt, R. (1970). Form und Funktion der vibratorischen Signale von *Uca tangeri* und *Uca inaequalis* (Crustacea, Ocypodidae). *Forma Functio*, 2, 178-187.
- Altevogt, R. (1978) Proto-fiddlers and fiddlers: Pathways to waving in Indian Brachyuran crabs. *Journal of the Bombay Natural History Society* 75(3):800–809.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227-266.

- Araújo Jr, J. M. C., Otero, X. L., Marques, A. G. B., Nóbrega, G. N., Silva, J. R. F. & Ferreira, T. O. (2011). Selective geochemistry of iron in mangrove soils in a semiarid tropical climate: effects of the burrowing activity of the crabs *Ucides cordatus* and *Uca maracoani*. *Geo-Marine Letters*, 32(4), 289–300. <https://doi.org/10.1007/s00367-011-0268-5>
- Backwell, P., Jennions, M., Passmore, N., & Christy, J. (1998). Synchronized courtship in fiddler crabs. *Nature*, 391(6662), 31–32. <https://doi.org/10.1038/34076>
- Backwell, P. R. Y., Christy, J. H., & Passmore, N. I. (1999). Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, 105(5), 415-421.
- Bauer, R. T. (1981). Grooming behavior and morphology in the decapod Crustacea. *Journal of Crustacean Biology*, 1(2), 153–173.
- Di Benedetto, M. (2007). *Biologia de Uca maracoani Latreille, 1802-1803 (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil* (Doctoral Dissertation, Universidade Federal Do Paraná).
- Bezerra, L. E. A. (2009). Taxonomia, filogenia e biogeografia das espécies de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Decapoda: Ocypodidae) no Oceano Atlântico e Pacífico Oriental. Retrieved from <http://repositorio.ufpe.br:8080/xmlui/handle/123456789/8365>
- Bonhaid, (1970). Sound production and reception in mangrove crabs *Perisesarma* spp.(Brachyura: Sesarmidae). *Aquatic Biology*, 5(2), 107-116.
- Booksmythe, I., Jennions, M. D., & Backwell, P. R. (2010). Investigating the ‘dear enemy’ phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal Behaviour*, 79(2), 419-423.
- Boon, P. Y., Yeo, D. C. J., & Todd, P. A. (2009). Sound production and reception in mangrove crabs *Perisesarma* spp.(Brachyura: Sesarmidae). *Aquatic Biology*, 5(2), 107-116.
- Burkenroad, M. D. (1947). Production of sound by the fiddler crab, *Uca pugilator* Bosc, with remarks on its nocturnal and mating behavior. *Ecology*, 28(4), 458-462.
- Christy, J.H. (1988) Attractiveness, mate choice and a sensory trap in the fiddler crab *Uca beebei*. *American Zoologist* 28(4):133A.
- Christy, J.H., P.R.Y. Backwell, and S. Goshima (2001) The design and production of a sexual signal: Hoods and hood building by male fiddler crabs *Uca musica*. *Behaviour* 138(9):1065–1083.

- Christy, J.H., P.R.Y. Backwell, S. Goshima, and T.J. 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. (1980).** *The mating system of the sand fiddler crab, Uca pugilator*. Cornell University, May.
- Christy, J. H. (1982). Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behaviour*, 30(3), 687–694. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80139-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80139-5)
- Christy, J. H. (1982b). Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (genus *Uca*): Test of an hypothesis. *Biological Bulletin* 163(2):251–263.
- Christy JH (1995) Mimicry, mate choice and the sensory trap hypothesis. *Am Nat* 146:171–181
- Christy, J. H., Baum, J. K., & Backwell, P. R. . (2003). Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Animal Behaviour*, 66(1), 89–94. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2196>
- Christy, J. H., & Salmon, M. (1984). Ecology and Evolution of Mating Systems of Fiddler Crabs (genus *Uca*). *Biological Reviews*, 59(4), 483–509.
- Christy, J. H. & Wada, K. (2015). Social Ethology in Brachyura. In P. Castro, P. J. F. Davie, D. Guinot, F. R. Schram, & Von Vaupel Klein, J.C. (Eds.), *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology – The Crustacea* (Vol. 9 Part C, pp. 417–468). Brill, Leiden.
- Clayton, D. (2008). Singing and dancing in the ghost crab *Ocypode platytarsus* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Journal of Natural History*, 42(3/4), 141–155. <https://doi.org/10.1080/00222930701840530>
- Cobo, V. J., Pinheiro, A. P., Freire, F. A. M., & Martins, I. A. (2002). Range extension of the geographic distribution of the lobsters (Palinuroidea) and crabs (Xanthoidea) in the Brazilian coast. *Nauplius*, 10(2), 155–158.
- Colpo, K. D., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2011). Sediment particle selection during feeding by four species of *Uca* (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 84(5/6), 721–734.
- Colpo, K. D., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2013). Morphological diversity of setae on the second maxilliped of fiddler crabs (Decapoda: Ocypodidae) from the southwestern Atlantic coast. *Invertebrate Biology*, 132(1), 38–45. <https://doi.org/10.1111/ivb.12004>

- Crane, J. (1941). Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. *Zoologica NY*, 26, 145–208.
- Crane, J. (1943a). Crabs of the genus *Uca* from Venezuela. *Zoologica NY*, 28, 33–44.
- Crane, J. (1943b). Display, breeding and relationships of fiddler crabs (*Brachyura*, Genus *Uca*) in the Northeastern United States. *Zoologica NY*, 28, 217–223.
- Crane, J. (1944). On the color changes of fiddler crabs (genus *Uca*) in the field. *Zoologica NY*, 29, 161–168.
- Crane, J. (1947). Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. XXXVIII. Intertidal brachygnathous crabs from the west coast of tropical America with special reference to ecology. *Zoologica NY*, 32(2), 69–95.
- Crane, J. (1957). Basic patterns of display in fiddler crabs (*Ocypodidae*, genus *Uca*). *Zoologica (NY)*, 42, 69–82.
- Crane, J. (1958). Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). *Zoologica*, 43(10), 113–130.
- Crane, J. (1966). Combat, Display and Ritualization in Fiddler Crabs (*Ocypodidae*, Genus *Uca*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 251(772), 459–472. <https://doi.org/10.1098/rstb.1966.0035>
- Crane, J. (1967). Combat and its ritualization in fiddler crabs (*Ocypodidae*) with special reference to *Uca rapax* (Smith). *Zoologica-New York*, 52(3), 49-.
- Crane J (1975) . Fiddler Crabs of the World (*Ocypodidae*: Genus *Uca*). Princeton, NJ: Princeton University Press. 736 p.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. (1978). Animal signals: information or manipulation. *Behavioural ecology: An evolutionary approach*, 2, 282-309.
- Dembowski, J. B. (1926). Notes on the Behavior of the Fiddler Crab. *The Biological Bulletin*, 50(3), 179–201.
- deRivera, C. E., & Vehrencamp, S. L. (2001). Male versus female mate searching in fiddler crabs: a comparative analysis. *Behavioral Ecology*, 12(2), 182–191. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.2.182>
- Detto, T., Backwell, P. R. Y., Hemmi, J. M., & Zeil, J. (2006). Visually mediated species and neighbour recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 273(1594), 1661–1666. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3503>

- Detto, T., Jennions, M. D., & Backwell, P. R. Y. (2010). When and why do territorial coalitions occur? Experimental evidence from a fiddler crab. *The American Naturalist*, 175(5), E119-125. <https://doi.org/10.1086/651588>
- Di Benedetto, M. & Masunari, S. (2009). Estrutura populacional de *Uca maracoani* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná. *Iheringia. Série Zoologia*.
- Dye, A. H., & Lasiak, T. A. (1986). Microbenthos, meiobenthos and fiddler crabs: trophic interactions in a tropical mangrove sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32(25), 9–264,.
- Emmerson, W. D. (1994). Seasonal breeding cycles and sex ratios of eight species of crabs from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, southern Africa. *Journal of Crustacean Biology*, 14(3):568-578.
- 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. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(91\)90186-Z](https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90186-Z)
- Giblock, S. M., & Crain, D. (2013). Fiddler Crabs (*Uca pugilator*) as Bioindicators of Environmental Health in Coastal Estuarine Communities of Beaufort, South Carolina. *Papers & Publications: Interdisciplinary Journal of Undergraduate Research*, 2, Article 13.
- Gordon, H. R. (1958). Synchronous claw-waving of fiddler crabs. *Animal Behaviour*, 6(3-4), 238-241.
- Gosner, K. L. (1978). Peterson field guides: Atlantic seashore. Boston. Houton Mifflin Company.
- Greenspan, B. N. (1980). Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*. *Animal Behaviour*, 28(2), 387–392. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80047-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80047-9)
- Guinot-Dumortier, D., & Dumortier, B. (1960). La stridulation chez les crabes. *Crustaceana*, 1(2), 117-155.
- Hagen, H. V. (1962). Freilandstudien zur sexual und Fortpflanzungs-biologie von *Uca tangeri* in Andalusien. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 51(6), 611–725. <https://doi.org/10.1007/BF00431425>
- Hagen, H.-v. (1967) Nachweis einer kinästhetischen Orientierung bei *Uca rapax*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 58(3):301–320.
- Hagen, H. V. (1975) Klassifikation und phylogenetische Einordnung der Lautäußerungen von Ocypodiden und Grapsiden (Crustacea, Brachyura). *Zeitschrift für zoologische*

- Systematik und Evolutionsforschung* 13(4):300–316. {Classification and evolution of sound production in Ocypodid and Grapsid crabs (Crustacea, Brachyura)}
- Hagen, H. O. (1983). Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. I. Waving display. *Behaviour*, 83(3), 229–250.
- Hagen, H.-O. von. (1984). Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. II. Vibration signals. *Behaviour*, 91(1), 204–227.
- Hagen, H.-O.von (1987) Morphologie und Winkbalz einer neuen *Uca*-Art (Crustacea, Brachyura) aus dem Staat Espirito Santo (Brasilien). *Mitteilungen aus dem hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 84:81–94. {Morphology and waving display of a new species of *Uca* (Crustacea, Brachyura) from the state of Espirito Santo (Brazil)}
- Hagen, H.-O. (1993). Waving Display in Females of *Uca polita* and of other Australian Fiddler Crabs. *Ethology*, 93(1), 3–20. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00974.x>
- Hartnoll, R. G. (1988). Evolution, systematics, and geographical distribution. *Biology of the land crabs*, 6, 54.
- Hemmi, J. M., & Zeil, J. (2003a). Burrow surveillance in fiddler crabs I. Description of behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 206(22), 3935–3950. <https://doi.org/10.1242/jeb.00632>
- Hemmi, J. M., & Zeil, J. (2003b). Burrow surveillance in fiddler crabs II. The sensory cues. *Journal of Experimental Biology* 206(22):3951–3961.
- How, M. J., Zeil, J., & Hemmi, J. M. (2007). Differences in context and function of two distinct waving displays in the fiddler crab, *Uca perplexa* (Decapoda: Ocypodidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(1), 137–148. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0448-5>
- Hughes, R. N., & Seed, R. (1995). Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193(1), 225–238.
- Huxley, J. S. (1914, September). 33. The Courtship-habits\* of the Great Crested Grrebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the Theory of Sexual Selection. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 84, No. 3, pp. 491–562). Blackwell Publishing Ltd.

- Hyatt, G.W. (1977) Field studies of size-dependent changes in waving display and other behaviour in the fiddler crab, *Uca pugilator* (Brachyura, Ocypodidae). *Marine Behaviour and Physiology* 4(4):283–292.
- Hyatt, G. W., & Salmon, M. (1978). Combat in the Fiddler Crabs *Uca Pugilator* and *U. Pugnax*: a Quantitative Analysis. *Behaviour*, 65(1), 182–211.  
<https://doi.org/10.1163/156853978X00602>
- Hyatt, G. W., & Salmon, M. (1979). Comparative statistical and information analysis of combat in the fiddler crabs, *Uca pugilator* and *U. pugnax*. *Behaviour*, 68(1), 1-23.
- Icely, J. D., & Jones, D. A. (1978). Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6(3), 315 IN3323-322IN5325.
- Jansen, P. (1970). Eco-physiological studies on the "posing" behaviour of *Uca tangeri*. *Forma Functio*, 2, 58-100.
- Jennions, M. D., & Backwell, P. R. (1996). Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(4), 293-306.
- Jones, D. A. 1984. Crabs of the mangal ecosystem, p. 89–109. In F. D. Por and I. Dor (eds.), *Hydrobiology of the Mangal*. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Koch, V., Wolff, M., & Diele, K. (2005). Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 177–188. <https://doi.org/10.3354/meps291177>
- Kim, T.W. (2010). Food storage and carrion feeding in the fiddler crab *Uca lactea*. *Aquatic Biology* 10(1):33–39.
- Land, M., & Layne, J. (1995a). The visual control of behaviour in fiddler crabs. II. Tracking control systems in courtship and defence. *Journal of Comparative Physiology A*, 177(1), 91–103. <https://doi.org/10.1007/BF00243401>
- Land, M., & Layne, J. (1995b). The visual control of behaviour in fiddler crabs. I. Resolution, thresholds and the role of the horizon. *Journal of Comparative Physiology A*, 177(1), 81–90.
- Layne, J. E. (1998). Retinal location is the key to identifying predators in fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Journal of Experimental Biology*, 201(15), 2253-2261.



- Layne, J. E., Barnes, W. J. P., & Duncan, L. M. (2003a). Mechanisms of homing in the fiddler crab *Uca rapax* 1. Spatial and temporal characteristics of a system of small-scale navigation. *Journal of Experimental Biology*, 206(24), 4413-4423.
- Layne, J. E., Barnes, W. J. P., & Duncan, L. M. (2003b). Mechanisms of homing in the fiddler crab *Uca rapax* 2. Information sources and frame of reference for a path integration system. *Journal of Experimental Biology*, 206(24), 4425-4442.
- Lim, S. S. (2004). A comparative study of some mouthpart adaptations of *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) and *U. vocans* (Linnaeus, 1758)(Brachyura, Ocypodidae) in relation to their habitats. *Crustaceana*, 77(10), 1245-1251.
- Mariscal, A.A. (2008). Arenas de exibição no caranguejo chamamaré *Uca* sp. (decapoda,ocypodidae). *Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica* 2008. Disponível em: [http://ecologia.ib.usp.br/curso/2008/pdf/I\\_ADRIANO.pdf](http://ecologia.ib.usp.br/curso/2008/pdf/I_ADRIANO.pdf). Acesso em 30 de novembro de 2011.
- Masunari, S. (2012) Hood construction as an indication of the breeding period of the fiddler crab *Uca (Leptuca) leptodactyla* Rathbun, 1898 (Decapoda, Ocypodinae) from Guaratuba Bay, southern Brazil. *Crustaceana* 85(10):1153–1169.
- McCullough, E. L., Miller, C. W., & Emlen, D. J. (2016). Why Sexually Selected Weapons Are Not Ornaments. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(10), 742–751.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.004>
- Miller, D.C. (1961) . The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica NY* 46:89–100.
- Montague, C. L. (1980). A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contrib Mar Sci*, 23, 25-55.
- Mulstay, R. E. (1980). Acoustic behavior in the purple marsh crab, *Sesarma reticulatum* Say (Decapoda, Grapsidae). *Crustaceana*, 39(3), 301-305.
- Muramatsu, D., & Koga, T. (2016). Fighting with an unreliable weapon: opponent choice and risk avoidance in fiddler crab contests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(5), 713-724.
- Naderloo, R., Schubart, C. D., & Shih, H.-T. (2016). Genetic and morphological separation of *Uca occidentalis*, a new East African fiddler crab species, from *Uca annulipes* (H. Milne Edward, 1837) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 262, 10–19.  
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2016.03.010>

- Negreiros-Fransozo, M.L., Fransozo, A. & Bertini, G. 2002. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) at a sandy beach in southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 157-161
- Nomann, B. E., & Pennings, S. C. (1998). Fiddler crab–vegetation interactions in hypersaline habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 225(1), 53-68.
- Painting, C. J., Splinter, W., Callander, S., Maricic, T., Peso, M., & Backwell, P. R. Y. (2016). Ladies First: Coerced Mating in a Fiddler Crab. *PLOS ONE*, 11(6), e0155707. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155707>
- Pearse, A. S. (1912) .The habits of fiddler crabs. *Philipp. J. Sci.*, (2 D) 7: 113-133.
- Pearse, A. S. (1914) Habits of fiddler crabs. *Ann. Rep. Smithson. Inst. for 1913*, 415-428.
- Pearse, A. S. (1914b) On the habits of *Uca pugnax* (Smith) and (*Uca pugilator* (Bosc). *Trans. Wisconsin Acad. Sci.*, 17: 791-802.
- Pereira, C. O. (2014, September 5). *Dinâmica populacional e produção secundária de uca (Brachyura: Ocypodidae) no estuário dos rios Piraquê-açú e Piraquê-mirim, ES, Brasil* (text). Universidade de São Paulo. Retrieved from <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/21/21134/tde-05012015-111517/>
- Perez, D. M., Rosenberg, M. S., & Pie, M. R. (2012). The evolution of waving displays in fiddler crabs (*Uca* spp., Crustacea: Ocypodidae). *Biol. J. Linn. Soc. Lond.*, 106, 307–
- Peters, H. M. (1955). Die winkgebärde von uca und minuca (brachyura) in vergleichend-ethologischer, -ökologischer und -morphologisch-anatomischer betrachtung. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 43(5), 425–500. <https://doi.org/10.1007/BF00407488>
- Pope, D.S. (2005). Waving in a crowd: fiddler crabs signal in networks. In: McGregor PK, editor. *Animal communication networks*. Cambridge: Cambridge University Press. 252–276.
- Popper, A. N., Salmon, M., & Horch, K. W. (2001). Acoustic detection and communication by decapod crustaceans. *Journal of Comparative Physiology A*, 187(2), 83–89. <https://doi.org/10.1007/s003590100184>
- Pratt, A. E., McLain, D. K., & Lathrop, G. R. (2003). The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. *Animal Behaviour*, 65(5), 945-955.
- Pratt, A. E., & McLain, D. K. (2006). How dear is my enemy: Intruder-resident and resident-resident encounters in male sand fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Behaviour*, 143(5), 597–617.

- Reinsel, K. A. (2004). Impact of fiddler crab foraging and tidal inundation on an intertidal sandflat: season-dependent effects in one tidal cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313(1), 1–17.
- Reinsel, K. A., & Rittschof, D. (1995). Environmental regulation of foraging in the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187(2), 269–287. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)00192-G](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)00192-G)
- Robertson, J.R., K. Bancroft, G.K. 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(1):67–83.
- Robertson, J. R., Fudge, J. A., & Vermeer, G. K. (1981). Chemical and live feeding stimulants of the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 53(1), 47–64. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90083-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90083-6)
- Robertson, J. R., & Newell, S. Y. (1982a). Experimental studies of particle ingestion by the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 59(1), 1–21. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90102-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90102-2)
- Robertson, J. R., & Newell, S. Y. (1982b). A study of particle ingestion by three fiddler crab species foraging on sandy sediments. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 65(1), 11-17.
- Rosenberg, M. S. (2000). *The comparative claw morphology, phylogeny, and behavior of fiddler crabs (Genus Uca)* (Doctoral dissertation, State University of New York at Stony Brook.)
- 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.
- Rosenberg, M. S. (2002). Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(2), 147-162.
- Ruppert, E. E., & Barnes, R. D. (1994). *Invertebrate Zoology*. Thomson Learning.
- Salmon, M., & Stout, J. F. (1962). Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. *Zoologica*, 47(3), 15-20.
- Salmon, M. (1965). Waving display and sound production in the courtship behavior of *Uca pugilator*, with comparisons to *U. minax* and *U. pugnax*. *Zoologica NY* 50:123–150.

- Salmon, M. (1967). Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (Genus *Uca*). *Animal Behaviour*, 15(4), 449–459. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(67\)90043-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(67)90043-7)
- Salmon, M. (1983). Acoustic calling by fiddler and ghost crabs. *Australian Museum Memoirs*, 18, 63–76.
- Salmon, M., & Atsaiades, S. P. (1968a). Behavioral, morphological and ecological evidence for two new species of fiddler crabs (Genus *Uca*) from the Gulf coast of the United States. *Proceedings of the Biological Society of Washington.*, 81, 275–289.
- Salmon, M., & Atsaiades, S. P. (1968b). Visual and Acoustical Signalling during Courtship by Fiddler Crabs (Genus *Uca*). *American Zoologist*, 8(3), 623–639. <https://doi.org/10.1093/icb/8.3.623>
- Salmon, M., & Hyatt, G. W. (1983). Spatial and temporal aspects of reproduction in North Carolina fiddler crabs (*Uca pugilator* Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 70(1), 21–43. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90146-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90146-6)
- Salmon, M., & Zucker, N. (1987). Interpreting differences in the reproductive behaviour of fiddler crabs (genus *Uca*). In: Chelazzi, G., & Vannini, M. (2013) *Behavioral adaptation to intertidal life* (pp. 387-407). *Behavioral adaptation to intertidal life* (Vol. 151). Springer.
- Santos, L. C. dos, Freire, F. A. de M., & Luchiari, A. C. (2016). The effect of audience on intrasexual interaction in the male fiddler crab, *Uca maracoani* (Latreille 1802–1803, Decapoda, Ocypodidae). *Journal of Ethology*, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10164-016-0495-3>
- Santos, L. C., Alencar, C., Freire, F. A. M., & Luchiari, A. C. (2015). Agonistic interactions in the male fiddler crab *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 at varying densities. *Crustaceana*, 88(6), 625–640.
- Sasekumar, A. (1974). Distribution of macrofauna on a Malayan macrove shore. *Journal of Animal Ecology*, 43:51-69.
- Schluter, D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. OUP Oxford.
- Schöne, H. (1961). Complex behavior. *The physiology of Crustacea*, 2, 465-520.
- Schöne, H. (1968). Agonistic and Sexual Display in Aquatic and Semi-Terrestrial Brachyuran Grabs. *American Zoologist*, 8(3), 641–654. <https://doi.org/10.1093/icb/8.3.641>
- Schöne, von H., & Schöne, H. (1963). Balz und andere Verhaltensweisen der Mangrovekrabbe *Goniopsis cruentata* Latr. und das Winkverhalten der eulitoralen

- Brachyuren. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 20(6), 641–656.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01180.x>
- Shih, H.-T., Ng, P. K. L., Davie, P. J. F., Schubart, C. D., Türkay, M., Naderloo, R., ... Liu, M.-Y. (2016). Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), based on phylogenetic relationships, with a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, sensu lato and its subgenera. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 64, 139–175.
- Skov, M. W., & Hartnoll, R. G. (2001). Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards). In J. P. M. Paula, A. A. V. Flores, & C. H. J. M. Franssen (Eds.), *Advances in Decapod Crustacean Research* (pp. 201–212). Springer Netherlands. Retrieved from [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-0645-2\\_22](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-0645-2_22)
- Staaterman, E. R., Clark, C. W., Gallagher, A. J., Claverie, T., & Patek, S. N. (2011). Rumbling in the benthos: acoustic ecology of the California mantis shrimp *Hemisquilla californiensis*. *Aquatic Biology*, 13(2), 97-105.
- Takeda, S., & Murai, M. (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 of experimental marine biology and ecology*, 287(2), 179-191.
- Takeda, S., Poovachiranon, S., & Murai, M. (2004). Adaptations for feeding on rock surfaces and sandy sediment by the fiddler crabs (Brachyura: Ocypodidae) *Uca tetragonon* (Herbst, 1790) and *Uca vocans* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia*, 528(1-3), 87-97.
- Taylor, J. R. A., & Patek, S. N. (2010). Crustacean seismic communication: heard but not present. *The use of vibrations in communication: properties, mechanisms and function across taxa. Research Signpost, Trivandrum, Kerala.*
- Teal, J. M. (1958). Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*, 39(2), 185-193.
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. New York: Oxford University Press, 348, 1-9.
- Valiela, I., & Teal, J. M. (1974). Nutrient limitation in salt marsh vegetation. *Ecol Halophytes*.
- Verwey J (1930) Einiges über die Biologie Ost-Indischer Mangrovenkrabben. *Treubia*, 12:167–261

- Viscido, S. V., & Wethey, D. S. (2002). Quantitative analysis of fiddler crab flock movement: evidence for 'selfish herd' behaviour. *Animal behaviour*, 63(4), 735-741.
- Warren, J. H., & Underwood, A. J. (1986). Effects of burrowing crabs on the topography of mangrove swamps in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 102(2-3), 223-235.
- Weissburg, M. (1992). Functional analysis of fiddler crab foraging: sex-specific mechanics and constraints in *Uca pugnax* (Smith). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156(1), 105–124. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90019-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90019-7)
- Weissburg, M.J. (1993) Sex and the single forager: Gender-specific energy maximization strategies in fiddler crabs. *Ecology* 74(2):279–291.
- Wolfrath, B. (1992). Burrowing of the fiddler crab *Uca tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85(3), 237–243.
- Wolfrath, B. (1993). Observations on the behaviour of the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology-Progress Series*, 100, 111–111.
- Zeil, J., G. Nalbach, and H.-O. Nalbach (1986) Eyes, eye stalks and the visual world of semi-terrestrial crabs. *Journal of Comparative Physiology* 159A(6):801–811.
- Zeil, J. & Al-Mutairi, M.M. (1996). The variation of resolution and of ommatidial dimensions in the compound eyes of the fiddler crab *Uca lactea annulipes* (Ocypodidae, Brachyura, Decapoda). *Journal of Experimental Biology*, 199(7):1569-1577.
- Zeil, J., & Zanker, J. M. (1997). A glimpse into crabworld. *Vision research*, 37(23), 3417-3426.
- Zeil, J., Hemmi, J. M., & Backwell, P. R. Y. (2006). Fiddler crabs. *Current Biology*, 16(2), R40–R41. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.01.012>
- Zimmer-Faust, R. K. (1987). Substrate Selection and Use by a Deposit-Feeding Crab. *Ecology*, 68(4), 955-970.
- Zucker, N. (1974). Shelter Building as a Means of Reducing Territory Size in the Fiddler Crab, *Uca terpsichores* (Crustacea: Ocypodidae). *The American Midland Naturalist*, 91(1), 224–236. <https://doi.org/10.2307/2424524>
- Zucker, N. (1976) Behavioral rhythms in the fiddler crab *Uca terpsichores*. Pp. 145–159 in *Biological Rhythms in the Marine Environment*, P.J. DeCoursey, ed., Volume 4. Columbia, SC: University of South Carolina Press.
- Zucker, N. (1977). Neighbor dislodgement and burrow-filling activities by male *Uca musica terpsichores*: a spacing mechanism. *Marine Biology*, 41(3), 281–286. <https://doi.org/10.1007/BF00394916>

Zucker, N. (1981). The role of hood-building in defining territories and limiting combat in fiddler crabs. *Animal Behaviour*, 29(2), 387–395. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80098-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80098-X)

## V Atividade Circanual de espécies do gênero *Uca* (*lato sensu*)



Fotografia 4- Casal de *Uca maracoani* durante a baixamar, no rio Curuperé (2013)



## 1 INTRODUÇÃO

Segundo Naylor (1988), os padrões de comportamento de animais sésseis e móveis de zonas entremarés freqüentemente consistem de seqüências rítmicas de movimentos, os quais são correlacionados com variáveis ambientais de periodicidade diária ou com a maré. Muitos desses ritmos são dirigidos somente por variáveis ambientais e, portanto, são respostas, mas outros ocorrem livremente em condições constantes sob o controle de “marca-passos fisiológicos” internos. Estes últimos são freqüentemente expressos por periodicidades que se aproximam daquelas definidas para variáveis geofísicas, por exemplo, ritmos circamarés, circadianos e circa-semilunares.

Os chama-marés ocupam um papel importante na ecologia de manguezais e são bons indicadores ambientais, uma vez que são sensíveis a contaminantes ambientais. Suas densidades populacionais são exemplo da alta produtividade dos pântanos costeiros. Autores como McCraith *et al.* (2003) descrevem ambientes com grande densidades de galerias entre 40 e 300 galerias por m<sup>2</sup> e produção estimada em 29 g/m<sup>2</sup> de peso seco para North Inlet (SC) (Krebs *et al.* 1974).

A partir de 1950, estes animais tornaram-se objetos-chave em pesquisas de ritmos biológicos e comportamento, dentre as quais podemos destacar: i) a influência dos ritmos circadianos (Abramowitz, 1937; Brown & Webb, 1949; Webb, 1950; Brown & Stephens, 1951), ii) a influência dos ritmos circamarés (Brown *et al.*, 1953; Fingerman, 1956); iii) a dispersão de melanina nas espécies; iv) os mecanismos envolvidos nos ritmos circadianos e circamarés (Brown *et al.*, 1954a, b, c; Palmer, 1973, 1988, 1989a, b, 1991 e Barnwell, 1966, 1968); v) a descrição das atividades e fases de comportamento (Crane, 1958); vi) os padrões de *display* visual e acústico (Salmon, 1962; Salmon, 1965; Salmon, 1967; Salmon & Atsides, 1968; Hyatt, 1977 e von Hagen, 1983, 1984); vii) a relação entre o ritmo lunar e as atividades, comportamento de cortejo e de construção de galeria de espécies tropicais de ucas (Zucker, 1978); viii) o significado adaptativo do ritmo semilunar de atividade de cortejo e de liberação de larvas (Christy, 1978, 1982a; Wheeler, 1978 e Bergin, 1981).

Esses animais exibem ritmo endógeno claramente sincrônico com os ritmos ambientais, visto que caranguejos que ocupam as áreas mais altas da zona entremarés, se recolhem às suas galerias em antecipação à chegada da água no nível em que se encontram ou da diminuição da luz.

Crane (1958) demonstrou que caranguejos *U. maracoani* mantidos em cativeiro, afastados das condições naturais do ritmo das marés, continuam a exhibir a sequência habitual de comportamentos de acordo com o mesmo horário dos seus congêneres em liberdade.

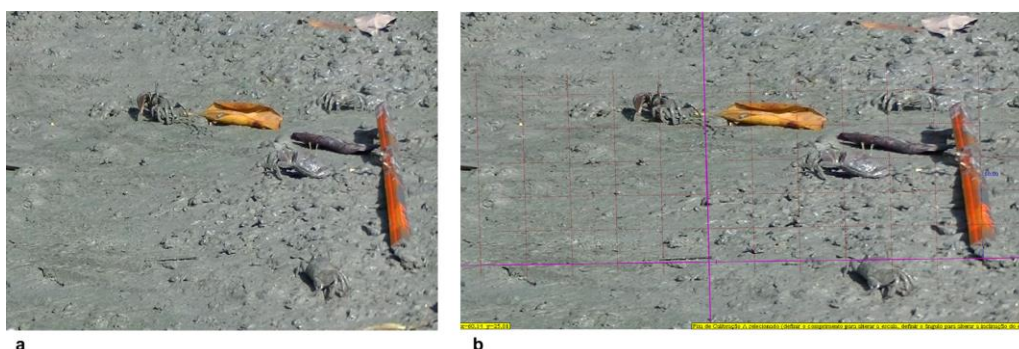
Em muita regiões temperadas, o ciclo anual das ucas conta com um período de hibernação em que os animais permanecem debaixo do lodo. No início da primavera (abril), os animais surgem à superfície, podendo iniciar pouco depois o cortejamento e o acasalamento, que se prolonga até ao início de agosto (Hagen, 1962). No outono (setembro), a atividade dominante passa a ser a alimentação e a partir de meados do mês, esses animais tornam-se novamente inativos. A variação da temperatura ao longo do ano é uma condicionante deste ciclo, embora provavelmente não seja o único.

Em condições equatoriais, porém, esses ritmos não são bem conhecidos. Nesta pesquisa utilizamos dados obtidos de filmagens de galerias e animais, como indicadores para obter o ritmo de atividade anual de duas espécies do gênero *Uca*, *M. rapax* e *U. maracoani*.

## 2 Métodos

### 2.1 Registro da Atividade em Campo

A atividade de cada espécie de *Uca*, considerando ambos os sexos, em relação ao ciclo anual, foi quantificada pela contagem de animais ativos (machos e fêmeas) de cada espécie e do número de aberturas de galerias em dezoito quadrados ( $0,25 \text{ m}^2$ ) durante a baixamar em intervalos de observação bimensais (Figura 29a).



**Figura 29.** Fotografia de quadrado (a) filmado em campo e (b) sob análise em laboratório.

As estações de coleta foram visitadas, enquanto descobertas em dois períodos diários, na maré vazante e na enchente, sendo do mesmo modo que para os etogramas utilizada a previsão da DHN (Ilha dos Guarás/ 2014 e 2015).

A quantificação das atividades foi realizada usando filmadora digital full HD, com zoom ótico de até 70 vezes e zoom digital de até 320 vezes. Para o registro, o observador ao chegar no local (Estações 1 – 4), permanecia durante no mínimo quinze minutos, antes do início da filmagem (tempo de habituação), realizada por pelo menos 150 minutos.

## ***2.2 Análise em Laboratório***

A análise das imagens filmadas em cada estação de coleta (Est. 1 – 4) foram analisadas nas seguintes etapas:

- Etapa 1: O clipe foi inicialmente inspecionado em player digital para identificação das espécies que permaneciam na área ( $0,25 \text{ m}^2$ ) durante a duração do clipe.
- Etapa 2: O clipe foi inspecionado em computador PC, utilizando o software Tracker (versão 4.0), que permitiu realizar contagens e medidas de animais e aberturas de galerias presentes na área delimitada em campo (correspondente a um quadrado de  $0,25 \text{ m}^2$ ). O número total de animais de cada espécie, de machos e fêmeas presentes em cada quadrado foi quantificado. Do mesmo modo, foi contabilizado o número de aberturas de galerias, sendo o tamanho das aberturas medido e classificado em três categorias: (i) Pequenas (P), de até 10 mm; (ii) Médias (M), acima de 10 mm e até 25 mm; e (iii) Grandes (G), maiores que 25 mm (Figura 8b).

## ***2.3 Análise Estatística dos Dados***

A partir das imagens geradas, foi determinado o número de animais ativos de cada espécie e a proporção de machos e fêmeas, por mês de observação e período do ano (chuvoso e seco) para cada estação de coleta.

Para detectar possíveis diferenças nos padrões de atividade das espécies entre estações de observação, níveis de maré e meses do ano. Foi utilizada a soma das observações de indivíduos de ambos os sexos.

Uma vez que os dados não seguiram os pressupostos para a realização de uma ANOVA, o teste de Kruskal-Wallis foi usado, seguido de um teste a posteriori de

comparações múltiplas de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner entre cada grupo (Hollander and Wolfe, 1999). Todas as diferenças foram consideradas significativas se  $p < 0.05$ .

### **3 Resultados e Discussão**

#### **3.1 Dados abióticos**

As marés locais são semidiurnas, com amplitude máxima de maré de cerca de 5,5 m e um mínimo de -0,3m (DHN, 2016). A vegetação de mangue desta área é dominada por *Rhizophora mangle* L. Também são importantes as espécies *Avicennia germinans* L., *Laguncularia racemosa* Gaerth e *Conocarpus erectum* L.. Encontramos as previsões de maré para Guará, publicadas pelo Departamento Nacional de Hidrografia (DHN) ) Para ser preciso dentro de  $\pm 20$  min do tempo real de maré alta e baixa no manguezal Curuperé. As amplitudes das marés foram consistentemente precisas também, embora ventos fortes e chuvas associadas a tempestades causassem discrepâncias ocasionais

Como esperado para a área equatorial, as temperaturas do ar, da água e do sedimento mostraram variações pequenas da variação. Outubro é o mês mais quente, com temperatura média de cerca de 27,4 ° C, enquanto março apresenta temperaturas mais suaves (25,9 ° C) (Fig. 3) (Climate-data.org, 2016). A temperatura da água no Curuperé durante as marés baixas variou de 26°C (Abril) a 31°C (Outubro) e temperatura do sedimento de 25°C (Abril) a 32°C (Outubro).

A salinidade da água apresentou fortes oscilações e variou entre 2,6 p.s.u. (Abril) às 35 p.s.u (outubro), que seguiu a precipitação sazonal. A precipitação média anual é de 2766 mm. Em outubro, que é o mês mais seco do ano, a precipitação é de aproximadamente 21 mm. A maioria das precipitações cai em março, com uma média de 536 mm (Fig. 4).

A área foi composta principalmente de silte, também argila e pequenas quantidades de areia muito fina.

#### **3.2 Atividade Annual de *Uca maracoani* e *Minuca rapax***

Os resultados das contagens de animais ativos obtidos para *Uca maracoani* e *Minuca rapax*, considerando ambos os sexos, em relação ao ciclo anual, são apresentados nas Tabelas VI-VII. As contagens de tocas grandes e pequenas são mostradas nas Tabelas VIII-IX.

**Tabela VI**

*Atividade de Uca maracoani (Latreille) (contagem de animais) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)*

Mês	N	Minimo	Maximo	Media	SD
Fevereiro	72	0,00	6,00	1,50	1,65
Abril	72	0,00	6,00	1,08	1,60
Junho	72	0,00	24,00	3,15	5,18
Agosto	72	0,00	6,00	0,67	1,19
Outubro	72	0,00	5,00	0,22	0,72
Dezembro	72	0,00	24,00	1,33	3,25

**Tabela VII**

*Atividade de Minuca rapax (Smith) (contagem de animais) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)*

Mês	N	Minimo	Maximo	Média	SD
Fevereiro	72	0,00	4,00	0,74	1,25
Abril	72	0,00	4,00	0,31	0,78
Junho	72	0,00	8,00	1,15	1,67
Agosto	72	0,00	1,00	0,11	0,32
Outubro	72	0,00	2,00	0,08	0,33
Dezembro	72	0,00	2,00	0,26	0,58

**Tabela VIII**

*Atividade de Uca maracoani (Latreille) (contagem de galerias grandes) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)*

Mês	N	Minimo	Maximo	Média	DP
Fevereiro	72	0,00	3,00	0,47	0,84
Abril	72	0,00	2,00	0,24	0,57
Junho	72	0,00	24,00	1,68	3,61
Agosto	72	0,00	4,00	0,25	0,71
Outubro	72	0,00	2,00	0,11	0,36
Dezembro	72	0,00	8,00	1,13	1,65

**Tabela IX**

Atividade de *Minuca rapax* (Smith) (contagem de galerias pequenas) no manguezal de Curuperé (Estado do Pará) durante o período de estudo (2014/2015)

Month	N	Minimo	Maximo	Média	DP
Fevereiro	72	0,00	160,00	16,64	23,26
Abril	72	0,00	70,00	16,57	18,80
Junho	72	1,00	288,00	42,86	58,35
Agosto	72	0,00	38,00	9,68	8,87
Outubro	72	0,00	49,00	8,03	7,45
Dezembro	72	0,00	49,00	11,94	11,96

Atividade animal em ambas as espécies foram mais elevadas em junho ( $3.15 \pm 5.18$  para *Uca maracoani* e  $1.15 \pm 1.67$  para *Minuca rapax*). Os valores mais baixos foram encontrados em Outubro,  $0.22 \pm 0.072$  para *Uca maracoani* e  $0.08 \pm 0.33$  para *Minuca rapax*. (Tables 10-11). As contagens de galerias seguiram a mesma tendência das contagens de animais, para *U. maracoani* ( $1.68 \pm 3.61$ , em junho e  $0.11 \pm 0.36$ , para outubro) e mais altas para *M. rapax* ( $42.86 \pm 58.35$  para outubro e  $8.03 \pm 7.45$  para junho).

Diferenças significativas entre a atividade de *Uca aracoani* em diferentes períodos (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ) e os resultados obtidos para o teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner's são apresentados nas Tabelas 10 e 11, para contagens de animais e galerias, respectivamente. Nas tabelas XII e XIII são apresentados os resultados das atividades de *M. rapax* em diferentes períodos (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ) e os resultados obtidos para o teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner, contagens de animais e aberturas de galerias, respectivamente.

**Tabela X**

Resultado do teste de Kruskal-Wallis para *U. maracoani* (contagem de animais) seguida do teste de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F) para comparações múltiplas entre meses

Kruskal-Wallis	K	DF	P	Significancia
	46,695	5	< 0,0001	Sim
	Frequencia	Soma Ordenada	Media Ordenada	Comparações Múltiplas S-D-CF
Fevereiro	72	18693,00	259,63	C
Abril	72	15721,00	218,35	B C
Junho	72	18660,50	259,17	C
Agosto	72	14272,50	198,23	B
Outubro	72	11109,00	154,29	A
Dezembro	72	15072,00	209,33	B C
Total	432			

**Tabela XI**

Resultado do teste de *Kruskal-Wallis* para *U. maracoani* (contagem de galerias) seguida do teste de *Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F)* para comparações múltiplas entre meses

<b>Kruskal-Wallis</b>	<b>K</b>	<b>DF</b>	<b>P</b>	<b>Significancia</b>
	46,695	5	< 0,0001	Sim
	<b>Frequencia</b>	<b>Soma Ordenada</b>	<b>Media Ordenada</b>	<b>Comparações Múltiplas S-D-CF</b>
<b>Fevereiro</b>	72	15695,00	217,99	B C
<b>Abril</b>	72	13739,50	190,83	A B
<b>Junho</b>	72	18833,00	261,57	C
<b>Agosto</b>	72	13450,00	186,81	A B
<b>Outubro</b>	72	12637,50	175,52	A
<b>Dezembro</b>	72	19173,00	266,29	C
<b>Total</b>	432			

**Tabela XII**

Resultado do teste de *Kruskal-Wallis* para *M. rapax* (contagem de animais) seguido do teste de *Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F)* para comparações múltiplas entre meses

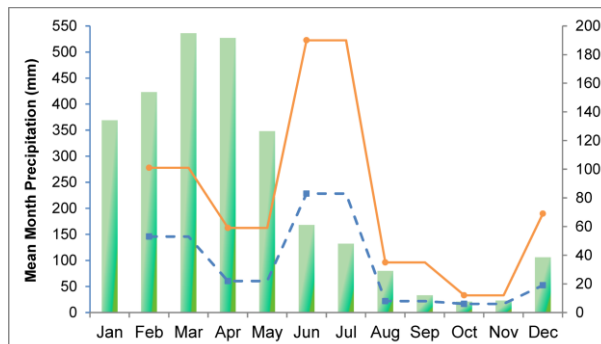
<b>Kruskal-Wallis</b>	<b>K</b>	<b>DF</b>	<b>P</b>	<b>Significancia</b>
	46,695	5	< 0,0001	Sim
	<b>Frequencia</b>	<b>Soma Ordenada</b>	<b>Media Ordenada</b>	<b>Comparações Múltiplas S-D-CF</b>
<b>Fevereiro</b>	72	17299,00	240,26	B C
<b>Abril</b>	72	14833,00	206,01	A B
<b>Junho</b>	72	19711,00	273,76	C
<b>Agosto</b>	72	13632,00	189,33	A
<b>Outubro</b>	72	13091,50	181,83	A
<b>Dezembro</b>	72	14961,50	207,80	A B
<b>Total</b>	432			

**Tabela XII**

Resultado do teste de *Kruskal-Wallis* para *M. rapax* (contagem de galerias) seguido do teste de *Steel-Dwass-Critchlow-Fligner test (S-D-C-F)* para comparações múltiplas entre meses

<b>Kruskal-Wallis</b>	<b>K</b>	<b>DF</b>	<b>P</b>	<b>Significancia</b>
	46,695	5	< 0,0001	Sim
	<b>Frequencia</b>	<b>Soma Ordenada</b>	<b>Media Ordenada</b>	<b>Comparações Múltiplas S-D-CF</b>
<b>Fevereiro</b>	72	16390,00	227,64	A B
<b>Abril</b>	72	15156,50	210,51	A
<b>Junho</b>	72	19572,50	271,84	B
<b>Agosto</b>	72	14395,00	199,93	A
<b>Outubro</b>	72	13350,00	185,42	A
<b>Dezembro</b>	72	14664,00	203,67	A
<b>Total</b>	432			

Na figura 30 constam os valores médios mensais para animais de cada observada juntamente com os dados das médias mensais de precipitação para Curuçá (PA). O ritmo de atividade de ambas as espécies seguiu as variações temporais da pluviosidade.



**Figura 30.** Dados de *U. maracoani* (linha contínua), de *M. rapax* (tracejada) e precipitação (barras) em Curuçá (Pará). **Fonte:** Estimativas de pluviosidade obtidas de **Climate-Data.org**

### *Atividade anual na superfície*

Wolfrath (1993) mostrou que a variação da temperatura ao longo do ano é claramente um fator condicionante do ciclo de atividade anual em espécies de zonas temperadas. Este estudo, no entanto, indicou que em condições equatoriais, o principal fator é a precipitação.

No início da estação chuvosa (dezembro) os animais mostram um aumento gradual da atividade na superfície do sedimento, com o aumento da precipitação (abril e maio), os animais diminuem consideravelmente suas atividades, mas ainda podem ser observados na estiagem seca durante a maré baixa.

Os meses de junho e julho parecem fornecer as condições ideais para o aumento da atividade na superfície do sedimento, devido à diminuição das chuvas e provavelmente ao enriquecimento do sedimento ocorrido durante a estação chuvosa. Estes fatores contribuem para o pico de atividade observado para ambas as espécies.

Durante os meses muito quentes e secos (agosto a novembro), a atividade dos animais na superfície é muito diminuída. *M. rapax* provavelmente realiza estivação em outubro.

De acordo com Crane (1958), os níveis de atividade nos ambientes entremarés são influenciados pela luminosidade, maré, temperatura, umidade na superfície do solo e precipitação. A atividade mais intensa ocorre em dias quentes e claros algumas horas antes e depois da maré baixa. Em condições adversas habitats extremamente secos, chuva, temperaturas desfavoráveis, submersão de habitat e escuridão, a atividade da população é suspenso e os indivíduos recuam e escodem-se nas galerias.



Koch (2005) descreve o ciclo reprodutivo dessas espécies para Bragança, também no litoral do estado do Pará, mas com características climáticas bastante diferentes, uma vez que o período mais seco ocorre em agosto. Portanto, como o ciclo de atividade das espécies parece se ajustar às condições de chuvas locais, as outras características, como os períodos reprodutivo e de recrutamento, também devem ser diferentes.

No que diz respeito à contagem de galerias, Genoni (1991) mostrou que *M. rapax* pode cavar e defender mais de uma toca, o que parece estar relacionado com o número comparativamente maior de pequenas tocas encontradas.

Embora a contagem de galerias grandes subestime claramente a atividade de *U. maracoani* e a contagem de pequenas galerias para superestimar a atividade de *M. rapax*, ambas apresentam variações que se ajustam ao ciclo de chuvas local e conseqüentemente ao ciclo da espécie em questão. Portanto, o número de galerias está diretamente relacionado com as espécies e suas atividades. Desta forma, eles também apresentam um ciclo circanual.

#### 4 CONCLUSÃO

Esses resultados apontam um ciclo de atividade bastante diferenciado na região equatorial amazônica em relação às demais regiões temperadas, ou mesmo, tropicais. A forte influência do ciclo pluvial parece interferir no ritmo de atividade desses animais durante os meses chuvosos (no caso fevereiro), enquanto que, no período mais seco, *U. rapax* provavelmente apresenta algum tipo de estivação.

O mês de junho, por outro lado, por se tratar de um período de transição apresenta condições adequadas para a atividade desses animais à superfície do sedimento. Isso pode estar relacionado a um clima mais brando e a um maior aporte de nutrientes disponibilizado no sedimento.

A atividade dos caranguejos é condicionada simultaneamente por todos esses ritmos: nictemeral, de marés, lunar e anual. A forma de ação de cada um destes ainda não é conhecida com rigor. Porém, sabe-se que os caranguejos *Uca* possuem um relógio interno que permite ajustar o seu comportamento em função das variações do meio determinadas por aquela influência.

Utilizamos uma técnica de gravação de vídeo para reconhecer as atividades anuais e documentamos um padrão rítmico em contagem de animais e de galerias para duas espécies de chama-marés na região equatorial. Os resultados mostram a viabilidade do vídeo para

monitoramento da atividade temporal de caranguejos em manguezais com difícil avaliação. Isso representa uma alternativa de método rápido e razoavelmente preciso e não-invasivo para estudos comportamentais e ecológicos de caranguejos.

## REFERÊNCIAS

- Abramowitz, AA (1937) The chromatophorotropic hormone of the Crustacea: Standardization, properties and physiology of the eye-stalk glands. *The Biological Bulletin*, 72(3):344-365
- Allen, BJ, Levinton, JS (2007) Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. *Functional Ecology*, 21(1):154–161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01219.x>
- Alongi, DM (2002) Present state and future of the world's mangrove forests. *Environ. Conserv.*, 29:331–349
- Alongi, DM (2008) Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuar Coast Shelf Sci.*, 76:1–13
- Arya, S, Trivedi, JN, Vachhrajani, KD (2014) Brachyuran Crabs as a Biomonitoring tool: A Conceptual Framework for Chemical Pollution Assessment. *International Research Journal of Environment Sciences*, 3(1):49-57. ISSN 2319–1414
- Aschenbroich, A, Michaud, E, Stieglitz, T, Fromard, F, Gardel, A, Tavares, M, Thouzeau, G (2016) Brachyuran crab community structure and associated sediment reworking activities in pioneer and young mangroves of French Guiana, South America. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 182:60-71
- Atkinson, RJA, Naylor, E (1973) Activity rhythms in some burrowing decapods. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 24(1–4): 192–201. <https://doi.org/10.1007/BF01609511>
- Barnwell, FH (1966) Daily and tidal patterns of activity in individual fiddler crab (Genus *Uca*) from the Woods Hole region. *The Biological Bulletin*, 130(1):1-17
- Barnwell, FH (1968) The role of rhythmic systems in the adaptation of fiddler crabs to the intertidal zone. *American Zoologist*, 8(3):569-583

- Barnwell, FH, Zinnel, KC (1984) The fiddler crab: A model for the study of internal desynchronization of circadian rhythms. Pp. 250–256 in *Chronobiology 1982-1983*, E. Haus, H.F. HF eds. Basel: S. Karger.
- Bedê, LM (2011) *Distribuição espacial, biologia populacional dos caranguejos braquiúros (crustacea, decapoda) e crescimento de Uca rapax (Smith, 1870) (Decapoda, Ocypodidae) no manguezal de Jabaquara – Paraty – RJ*. 115p
- Bergin, ME (1981) Hatching rhythms in *Uca pugilator* (Decapoda: Brachyura). *Marine Biology*, 63(2):151-158
- Bertness, MD, Miller, T (1984) The distribution and dynamics of **Uca pugnax** (Smith) burrows in a New England salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 83(3):211–237
- Brown, FA (1954) Persistent activity rhythms in the oyster. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 178(3):510-514
- Brown, FA, Bennett, MF, Marguerite WH (1954) Persistent daily and tidal rhythms of O<sub>2</sub>-consumption in fiddler crabs. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 44 (3): 477-505
- Brown, FA, Fingerman, M, Sandeen, MI, Webb, HM (1953) Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crab, *Uca pugnax*. *Journal of Experimental Zoology*, 123(1):29-60
- Brown, FA, Stephens, GC (1951) Studies of the daily rhythmicity of the fiddler crab, *Uca*. Modifications by photoperiod. *The Biological Bulletin*, 101(1):71-83
- Brown, FA, Webb, HM, Bennett, MF, Sandeen, MI (1954b) Temperature-independence of the frequency of the endogenous tidal rhythm of *Uca*. *Physiological Zoology*, 27(4):345–349
- Capparelli, M. V., Abessa, D. M., & McNamara, J. C. (2016). Effects of metal contamination in situ on osmoregulation and oxygen consumption in the mudflat fiddler crab *Uca rapax* (Ocypodidae, Brachyura). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, 185–186, 102–111.
- Chatterton, TD, Williams, BG (1994) Activity patterns of the New Zealand cancrid crab *Cancer novaezelandiae* (Jacquinot) in the field and laboratory. *Journal of Experimental*

*Marine Biology and Ecology*, 178(2):261–274 [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90040-X)

- Christy, JH (1978) Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis. *Science*, 199(4327):453-455
- Christy, JH (1982) Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (Genus *Uca*): test of an hypothesis. *The Biological Bulletin*, 163(2):251-263
- Citadin, M, Costa, TM, Netto, SA (2016) The response of meiofauna and microphytobenthos to engineering effects of fiddler crabs on a subtropical intertidal sandflat. *Austral Ecology*, 41(5): 572-579
- Crane, J (1958) Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). *Zoologica*, 43(10):113–130
- Crane, J (1975) *Fiddler Crabs of the World: Ocypodidae: Genus Uca*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Das, S, Vincent, JR (2009) Mangroves protected villages and reduced death toll during Indian super cyclone. *Proceedings of the National Academy of Science*, 106:7357–7360
- De Coursey, PJ (1983) Biological timing. In. *Behaviour and ecology* Vol. 7: The Biology, of Crustacea. Edited by DE, Bliss, Academic Press, New York. Pp:107-162
- de la Iglesia,HO, Rodríguez,EM, Dezi,RE (1994) Burrow plugging in the crab **Uca uruguayensis** and its synchronization with photoperiod and tides. *Physiology & Behavior*, 55(5):913–9
- Ellison, AM (2008) Managing mangroves with benthic diversity in mind: moving beyond roving banditry. *Journal of Sea Research*, 59:2–15
- Ferreira, CP, Belúcio, LF, Souza, RAL (2013) Manguezais: Frágeis e ameaçados. In: Raimundo Aderson Lobão de Souza. (Org.). *Ecosistemas Aquáticos: Bases para o Conhecimento*. 1ed. Belém: Edefra, 1:85-108
- Fingerman, M (1956) Phase difference in the tidal rhythms of color change of two species of fiddler crab. *Biological Bulletin* 110(3):274-290
- Flambot, FC (1988) *Aqüicultura: indicadores de salinidade da água na microrregião do Salgado*. Belém: Banco da Amazônia, 43 p

- Hagen, HV (1962) Freilandstudien zur sexual und Fortpflanzungs-biologie von *Uca tangeri* in Andalusien. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 51(6): 611–725  
<https://doi.org/10.1007/BF00431425>
- Hollander, M and Wolfe, DA (1999) *Nonparametric Statistical Methods*, 2nd edition. Wiley, New York, NY.
- How, MJ, Hemmi, JM, Zeil, J, Peters, R (2008) Claw waving display changes with receiver distance in fiddler crabs, *Uca perplexa*. *Animal Behaviour*, 75:1015–1022
- Hunter, E, Naylor, E (1993) Intertidal migration by the shore crab *Carcinus maenas*. *Ecol. Prog. Ser.*, 101: 131-138
- Hyatt, GW (1977) Field studies of size-dependent changes in waving display and other behavior in the fiddler crab, *Uca pugilator* (Brachyura, Ocypodidae). *Marine & Freshwater Behaviour, Phy*, 4(4):283-292
- INMET (1992) *Normas climatológicas (1961-1990)*. Instituto Nacional de Meteorologia, Brasília
- Koch V, Wolff, M (2002) Energy budget and ecological role of mangrove epibenthos in the Caeté estuary, North Brazil, *Mar Ecol Prog Ser*, 228:119–30.
- Krebs, CT, Valiela, I, Harvey, GR, Teal, JM (1974) Reduction of field populations of fiddler crabs by uptake of chlorinated hydrocarbons. *Marine Pollution Bulletin*, 5(9): 140-142
- Kristensen, E (2008) Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *J Sea Res*, 59(1–2): 30–43. **2**
- Lim, SSL, Diong, CH (2003) 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*, 76:1055–1069
- Lim, SSL, Kalpana, S (2011) Maxilliped-setation adaptations to habitat and sexual dimorphism of feeding claws in *Uca perplexa* and *U. vomeris*. *Journal of Crustacean Biology*, 31(3):406–412
- Litulo, C (2005a) Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical East African mangrove (Mozambique). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62:283–290

- Litulo C (2005b) Population structure and reproductive biology of the fiddler crab **Uca inversa** (Hoffman, 1874) (Brachyura: Ocypodidae). *Acta Oecologica*, 27(3):135–141
- Machado, GBO, Gusmao-Junior, JBL, Costa, TM (2013) Burrow morphology of **Uca uruguayensis** and **Uca leptodactylus** (Decapoda: Ocypodidae) from a subtropical mangrove forest in the western Atlantic. *Integrative Zoology*, 8(3):307–314
- Masunari S, Dissenha N, Falcão RC (2005) Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixo Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Rev Bras Zool*, 22(4):974–983
- McCraith, BJ, Gardner, LR, Wethey, DS, Moore, WS (2003) The effect of fiddler crab burrowing on sediment mixing and radionuclide profiles along a topographic gradient in a southeastern salt marsh. *Journal of Marine Research*, 61(3):359–390
- Macintosh, D.J. 1988. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *Symposium of the Zoology Society of London*, 59: 315–341.
- Melo, GAS (1996) *Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. Plêiade, São Paulo, 604p
- Naylor, E (1976) Rhythmic behaviour and reproduction in marine animals. In *Adaptation to environment*, Edited by: Newell, RC: 393–429. London: Butterworth & Co. Ltd
- Naylor, E (1988) Clock-controlled behaviour in intertidal animals. In *Behavioral adaptation to intertidal life* (pp. 1–14). Springer US
- Naylor, E (1985) Tidally rhythmic behaviour of marine animals. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 39:63–93
- Oliveira, LPH (1939) Alguns factores que limitam o habitat de varias especies de carangueijos do genero **Uca** Leach (Decapoda: Ocypodidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 34(4):519–526. {Observations on the habitat of the genus **Uca** fiddler-crabs (Decapoda: Ocypodidae)}
- Palmer, J D (1963) "Circa-tidal" activity rhythms in fiddler crabs. Effect of light intensity. (Abstracts of Seminar Papers presented at The Marine Biological Laboratory, *Biological Bulletin*, 125(2): 387
- Palmer, JD (1964) A persistent, light-preference rhythm in fiddler crab, *Uca pugnax* and its possible adaptive significance. *American Naturalist*, 98(903):431–434

- Palmer, JD (1971) Comparative studies of circadian locomotory rhythms in four species of terrestrial crabs. *American Midland Naturalist*, 85: 97–107
- Palmer, JD (1974) *Biological clocks in marine organisms: the control of physiological and behavioural tidal rhythms*. John, W, Sons, New York: 173 pp
- Palmer, JD (1989) Comparative studies of tidal rhythms. VII. The circalunidian locomotor rhythm of the brackish-water fiddler crab, *Uca minax*. *Marine Behaviour and Physiology*, 14(3): 129-143
- Palmer, JD (1991) Contributions made to chronobiology by studies of fiddler crab rhythms. *Chronobiology International*, 8(2):110–130
- Qureshi, NA, Saher, NU (2012) Burrow morphology of three species of fiddler crab (**Uca**) along the coast of Pakistan. *Belgian Journal of Zoology*, 142(2):114–126
- Rahman, LM (2000) *The Sundarbans: A Unique Wilderness of the World*; USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-15-VOL-2; USDA Forest Service: Ogden, UT, USA pp:143–148
- Robertson, AI (1986) Leaf-burying crabs: Their influence on energy flow and export from mixed mangrove forests (*Rhizophora* spp.) in northeastern Australia. *J Exp Mar Bio Ecol* 102(340): 237–48.
- Robertson, JR, Bancroft, K, Vermeer, GK, Plaisier, K (1980) Experimental studies on the foraging behavior of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 44(1):67–83
- Rönnbäck, P (1999) The ecological basis for economic value of seafood production supported by mangrove ecosystems. *Ecological Economics*, 29:235–252
- Salmon, M, Atsides, SP. (1968). Visual and acoustical signalling during courtship by fiddler crabs (genus *Uca*). *American Zoologist*, 8(3):623-639
- Salmon, M (1967) Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (genus *Uca*). *Animal Behaviour*, 15(4): 449-459
- Secretaria Executiva de Estado de Planejamento, Orçamento e Finanças (SEPOF) (2008) *Relatório da diretoria de estudos, pesquisas e informações socioeconômicas*. Base de dados estatísticos do Estado. Belém
- SEPOF (2008) *Base de dados estatísticos do Estado*. disponível em: . 121

- Skov, MW, Vannini, MJ, Shunula, P, Hartnoll, RG, Cannicci, S (2002) Quantifying the density of mangrove crabs: Ocypodidae and Grapsidae. *Marine Biology*, 141(4):725–732
- Skov, MW, Hartnoll, RG (2001) Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab **Uca annulipes** (H. Milne Edwards). *Hydrobiologia*, 449(1–3):201–212
- Smith, TJ III, Boto, KG, Frusher, SD, Giddins, RL (1991) Keystone species and mangrove forest dynamics: the influence of burrowing by crabs on Keystone species soil nutrient status and forest productivity. *Estuar Coast Shelf Sci.*, 33 (419–32)
- Souza Filho, PWM, Martins, ESF, Costa, FR (2006) Using mangroves as a geological indicator of coastal changes in the Bragança macrotidal flat, Brazilian Amazon: a remote sensing data approach. *Ocean coast. Mgmt*, 49:462-475
- Souza-Filho, PW (2005) Costa de manguezais de macro-maré da Amazônia: cenários morfológicos, mapeamento e quantificação de áreas usando dados e sensores remotos. *Revista Brasileira de Geofísica*, 23(4):427- 435
- Stillman, JH, Barnwell, FH (2004) Relationship of daily and circatidal activity rhythms of the fiddler crab, *Uca princeps*, to the harmonic structure of semidiurnal and mixed tides. *Marine Biology*, 144(3):473–482
- Teal, JM (1958) Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology* 39(2):185–193
- Thurman, C. L., Faria, S. C., & McNamara, J. C. (2013). The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 6. <https://doi.org/10.1017/S1755267212000942>
- Von Hagen, HO (1983) Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. I. Waving display. *Behaviour*, 83(3):229-250
- Von Hagen, HO (1984) Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. II. Vibration signals. *Behaviour*, 91(1):204-227
- Webb, HM (1950) Diurnal variations of response to light in the fiddler crab, *Uca*. *Physiological Zoölogy*, 23(4): 316-337
- Webb, HM, Brown Jr, FA (1965) Interactions of diurnal and tidal rhythms in the fiddler crab, *Uca pugnax*. *Biological Bulletin*, 129(3):582–591



- Wheeler, DE (1978) Semilunar hatching periodicity in the mud fiddler crab *Uca pugnax* (Smith). *Estuaries*, 1(4): 268-269
- Wolfrath, B (1992) Burrowing of the fiddler crab *Uca tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. *Marine Ecology Progress Series*, 85(3):237–243
- Wolfrath, B (1993) Observations on the behaviour of the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Marine Ecology-Progress Series*, 100:111–111.
- Zar, JH (2010) *Bioestatistical Analysis*. 5<sup>th</sup> ed. Upper Saddle River, N.J.: Prentice Hall, Inc., 944p
- Zeil, J, Layne, JE (2002) Path integration in fiddler crabs and its relation to habitat and social life. Pp. 227–246 in *Crustacean Experimental Systems in Neurobiology*, K. Wiese, ed. Berlin: Springer
- Zucker, N (1978) Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-building tropical fiddler crabs (genus *Uca*). *Biological Bulletin*, 155(2): 410-424

***VI Arquitetura das galerias de Uca maracoani (Latreille, 1802-1803) e Minuca rapax (Smith, 1870)***



Fotografia 5- Casal de *Uca maracoani* durante a baixamar, no rio Curuperé (2015)

## 1 INTRODUÇÃO

Os sedimentos marinhos mostram uma organização em pequena escala altamente estruturada (Watling, 1989). Os microorganismos, meiofauna e macrofauna são os principais agentes produtores da matriz orgânica que liga o sedimento, secretam muco e produzem revestimento orgânico ou trilhas de muco nas paredes das galerias.

Uma galeria pode ser uma escavação temporária feita por um organismo, enquanto ele realiza seu trajeto através do sedimento ou estabelece-se no substrato a partir da coluna de água, ou pode ser simplesmente linhas com muco para impedir que a parede ceda durante o curto intervalo de tempo que é ocupada (Jones & Jago, 1993). Em ambos os casos, a atividade da construção da galeria provavelmente terá um efeito substancial sobre a estrutura do sedimento, uma vez que a natureza coesiva da matriz é rompida (Jumars & Nowell, 1984) e a água intersticial é misturada (Aller *et al.*, 1983; Thayer, 1983). Escavadores ativos e, portanto, particularmente em altas densidades podem aumentar as taxas de erosão e mobilidade de sedimento (Posey, 1987).

Segundo Qureshi & Saher (2013), as galerias são importantes para os caranguejos chama-marés por uma série de funções, que lhes permite adotar uma existência semi-terrestre e evitar estresses ambientais, por meio de comportamento (Atkinson & Taylor, 1988).

Caranguejos escavam galerias no sedimento, para evitar a ação excessiva das ondas e amenizar a ação de temperaturas quentes e frias no ambiente e evitar a dessecação (Hyatt & Salmon, 1979; Bertness & Miller, 1984; Lim & Diong, 2003). As galerias fornecem um refúgio contra predadores aéreos e terrestres durante os períodos de exposição e dos predadores aquáticos durante as inundações, a água para as necessidades fisiológicas, e também locais para a muda e reprodução (Hyatt & Salmon, 1979; Katz, 1980; Christy, 1982; Thurman de 1984; Bertness & Miller, 1984; Genoni, 1991; Lim & Diong, 2003; Lim, 2006; Milner *et al.*, 2010, Smith & Miller 1973; Koga *et al.*, 2001).

Segundo Milner *et al.* (2010), as galerias são um recurso vital, e são também usadas durante a reprodução como sítio de acasalamento e incubação (Backwell & Passmore 1996). O território ao redor da galeria dos caranguejos chama-marés consiste de uma pequena área da superfície do sedimento que é utilizada, tanto como uma fonte de alimento (matéria orgânica depositada sobre o sedimento a cada maré alta), quanto como uma plataforma para os *displays* de acasalamento (Crane 1975). Territórios são, portanto, essenciais para a sobrevivência e reprodução em ambos os sexos.

As funções ecológicas do comportamento de escavação em ecossistemas têm recebido atenção crescente nas últimas décadas. No entanto, as descrições do comportamento real de escavação não são frequentes na literatura. Assim, segundo Grifhs & Suchanek (1991), é difícil estabelecer relação causal entre as estratégias alimentares, as arquiteturas das galerias e a ecologia geral.

O registro e descrição do comportamento e a distribuição das atividades de *Uca* em relação ao ciclo de maré e anual, bem como, o levantamento de dados sobre a arquitetura das galerias dessas espécies podem ser relacionadas com suas atividades de escavação. O conhecimento detalhado do comportamento de *Uca* também pode fornecer uma visão sobre seus hábitos de forrageamento. Estudos sobre a morfologia de galerias do caranguejo são, no entanto, em menor número se comparados aos estudos da sua fisiologia e dinâmica de populações.

As descrições da arquitetura da galeria de algumas espécies de *Uca* foram realizadas por diversos autores (Braithwaite & Talbot, 1972; Katz, 1980, Lim & Diong, 2003 e De, 2015), utilizando diferentes materiais para sua confecção. A identificação da arquitetura e morfologia da galeria pode ter aplicações relevantes no estudo de espécies simpátricas, a exemplo das espécies abordadas neste trabalho, *Minuca rapax* e *Uca maracoani*, que coexistem em alguns sítios, sendo difícil determinar que galeria pertence a cada espécie.

## 2 MÉTODOS

### 2.1 Trabalho de Campo

Neste estudo, foram obtidos dados sobre a arquitetura das galerias de *M. rapax* e *U. maracoani*, a partir de moldes de parafina, que resultou na solução mais adequada para o ambiente e tipo de sedimento encontrado.

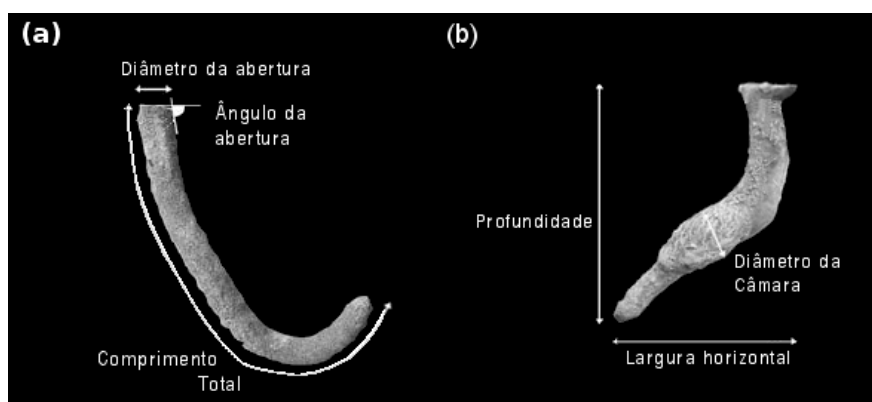
Foram consideradas para estudo galerias ativas, ou seja, aquelas com traços de atividade de caranguejo recente. As coletas foram realizadas em vários períodos de maré baixa de sizígia durante os meses chuvosos (março a junho de 2015) e secos (outubro a dezembro de 2015).

Indivíduos de cada uma das duas espécies foram observados em campo e as entradas de suas respectivas galerias foram marcadas com pequenas bandeiras com cores e números, de acordo com a espécie, sexo, tamanho e zona em que se encontravam.

Uma solução de parafina liquefeita foi então cuidadosamente despejada até encher completamente a galeria. Após pelo menos 20 minutos de secagem, foram cuidadosamente escavadas por todos os lados na tentativa de se obter um material o mais íntegro possível.

## 2.2 Análise em Laboratório

Os moldes resultantes foram fotografados com seus respectivos rótulos, sendo medidas as características morfométricas apresentadas na Figura 31



**Figura 31.** Dados merísticos tomados nos moldes de galeria.

Com auxílio de um paquímetro (0,1 mm), foram tomados os seguintes dados merísticos:

- Diâmetro de abertura da galeria ( $\Phi_{ag}$ )
- Profundidade da galeria ( $P_{fg}$ )
- Comprimento total da galeria - incluindo curvatura ( $C_{cg}$ )
- Largura horizontal ( $L_{hg}$ )
- Diâmetro da câmara ( $\Phi_{cam}$ )

O peso ( $P_g$ ) e volume ( $V_g$ ) da galeria também foram medidos com uma balança digital semi-analítica e por deslocamento de líquido, respectivamente.

Sempre que o animal estava presente no molde, a largura da carapaça ( $L_{car}$ ) e o comprimento da quela ( $C_q$ ), no caso de machos, foram medidos e o sexo do animal foi confirmado.

## 2.3 Análise Estatística dos Dados

Todos os dados descritivos são representados como média  $\pm$  desvio padrão (dp). As diferenças estatísticas foram consideradas significativas quando  $P < 0,05$ .

Os caranguejos capturados nos moldes foram correlacionados à sua galeria. O teste de correlação de Pearson foi utilizado para determinar as relações entre as variáveis morfométricas das galerias e o tamanho do animal, representado pela largura da carapaça ( $L_{car}$ ).

As diferenças entre estações de coleta (Est. 1 e Est. 4); estratos (inferior, médio e superior) e períodos sazonais (chuvoso e seco) foram testadas através de análises de variância de dois fatores.

Em todos os casos, os dados foram testados para normalidade e homogeneidade de variância antes da análise. O teste de comparação pareado de Tukey *a posteriori* foi realizado quando o efeito principal dos testes da ANOVA foram significativos para as variáveis medidas nos moldes em relação à estação, estrato e sazonalidade.

## 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 3.1 A arquitetura galerias de *Uca maracoani*

A arquitetura das galerias está altamente associada com as características dos ocupantes, embora fatores extrínsecos também devam ser considerados, e sua descrição pode fornecer estimativas sobre a bioturbação gerada por espécies de *Uca* em florestas de mangue.

Em termos de distribuição, as galerias dos caranguejos *Uca* são bem distribuídas ao longo de toda a extensão vertical e horizontal da zona entremarés não-vegetada de todas as estações estudadas.

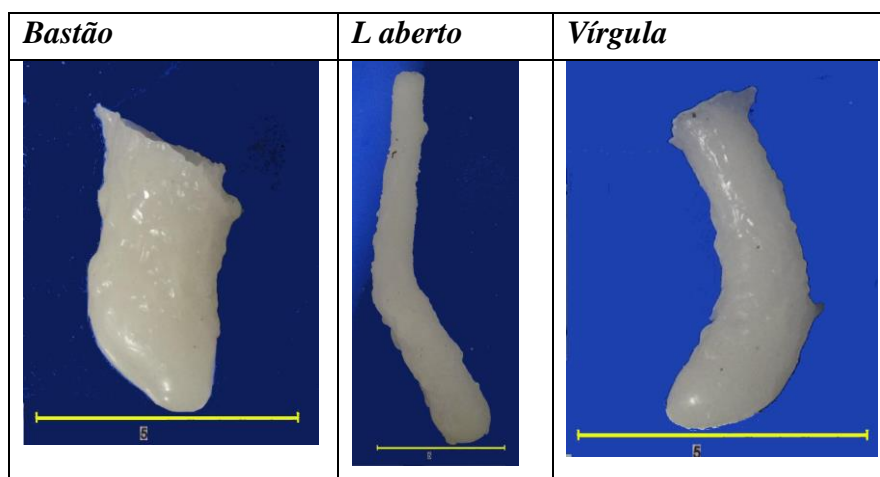
As aberturas das galerias do caranguejo são ovaladas lembrando um formato de feijão ou circulares, algumas vezes formando uma pequena projeção denominada na literatura de “chaminé”.

Na Estação 1, foram obtidos 108 moldes, enquanto que, na Estação 4 foram 122. Dentre os 230 moldes confeccionados, 115 foram feitos nos meses chuvosos e igual número nos meses secos. Devido ao porte dos animais, dificilmente um animal era capturado nos moldes.

### 3.1.1 Tipologia das galerias de *U. maracoani*

Para *U. maracoani*, os tipos de arquitetura de galeria mais comuns encontrados foram: bastão longo, bastão curto, forma de L e forma de J.

A galeria apresenta uma câmara principal que, em geral fica posicionada na extremidade, apresentando uma relativa homogeneidade de formas para cada sexo, sendo mais comuns os bastões nas fêmeas e forma de L nos machos (Figura 32).



**Figura 32.** *Uca maracoani*. Variações de formatos das galerias.

As galerias eram inclinadas com um ângulo aproximado de 45° e com uma profundidade máxima de 362 mm, na Estação 1 do período seco.

## 3.2 Arquitetura das Galerias de *Minuca rapax*

Assim como para a espécie *U. maracoani*, as galerias de *Minuca rapax*, estão distribuídas ao longo de toda a extensão vertical e horizontal da zona entremarés não-vegetada de todas as estações estudadas. Suas aberturas apresentaram formato aproximadamente circular.

Foram obtidos 195 moldes de galerias de *Minuca rapax* durante o período de estudo. Os dados descritivos das variáveis morfométricas das galerias obtidas para essa espécie são representados na Tabela XIV.

**Tabela XIV.**

*Variáveis morfológicas da arquitetura das galerias de *Minuca rapax* nas estações amostradas*

<b>Variáveis</b>	<b>N</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>	<b>Média (<math>\pm</math>dp)</b>
Peso (g)	195	0,79	56,10	6,74 $\pm$ 7,75
Profundidade (mm)	195	18,45	234,05	81,89 $\pm$ 37,144
Diâmetro Abertura (mm)	195	0,20	19,88	5,54 $\pm$ 3,417
Comprimento Total (c/ curvatura) (mm)	195	18,14	326,72	101,54 $\pm$ 51,335
Diâmetro Câmara (mm)	195	1,51	32,96	12,85 $\pm$ 6,199
Largura (horizontal) (mm)	195	0,06	125,52	28,38 $\pm$ 16,782
Volume (ml)	1950	0,78	64,08	9,34 $\pm$ 9,994

As galerias apresentaram alterações consideráveis nas variáveis mensuradas, especialmente em no peso (6,74  $\pm$  7,75) e no volume (9,34  $\pm$  9,994).

Na Estação 1, foram obtidos 110 moldes, sendo 62 no período chuvoso e 48 no seco. Na Estação 4, foram conseguidos 85 moldes, sendo 47, do período chuvoso e 38 do seco. Os dados descritivos são apresentados nas Tabelas 14 e 15, respectivamente.

Algumas alterações podem ser notadas entre as variáveis destas estações: A estação 4 apresenta galerias com maior profundidade e volume, enquanto que, a estação 1 apresenta diâmetro de abertura e largura horizontal superiores (Tabelas X e XI5).

**Tabela XV**

*Variáveis morfológicas da arquitetura das galerias de *Minuca rapax* na estação 1*

<b>Variáveis</b>	<b>N</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>	<b>Média (<math>\pm</math>dp)</b>
Peso (g)	110	0,79	43,84	5,12 $\pm$ 6,530
Profundidade (mm)	110	18,45	144,15	67,04 $\pm$ 27,353
Diâmetro Abertura (mm)	110	1,17	19,88	5,99 $\pm$ 3,659
Comprimento Total (c/ curvatura) (mm)	110	18,14	326,72	89,92 $\pm$ 49,731
Diâmetro Câmara (mm)	110	1,51	31,37	11,89 $\pm$ 6,080
Largura (horizontal) (mm)	110	6,36	125,52	28,86 $\pm$ 19,281
Volume (ml)	110	0,78	38,62	7,34 $\pm$ 8,971

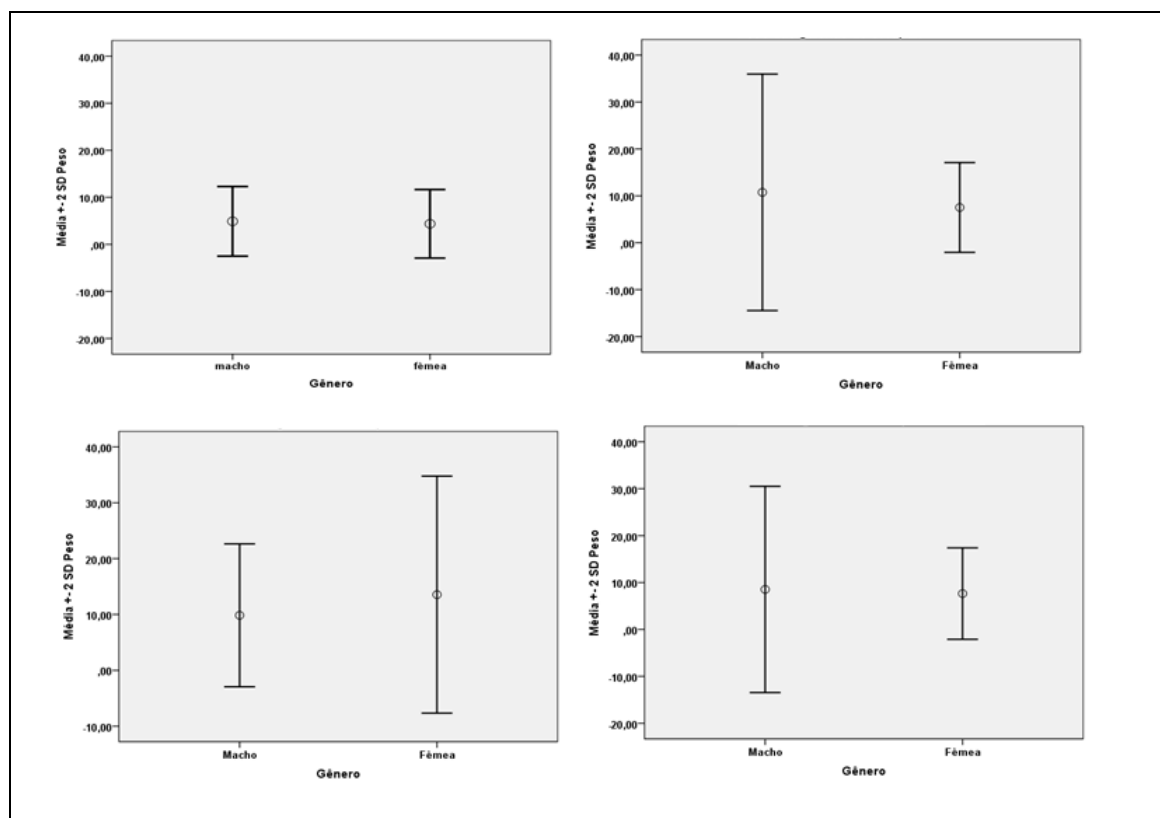


Tabela XVI

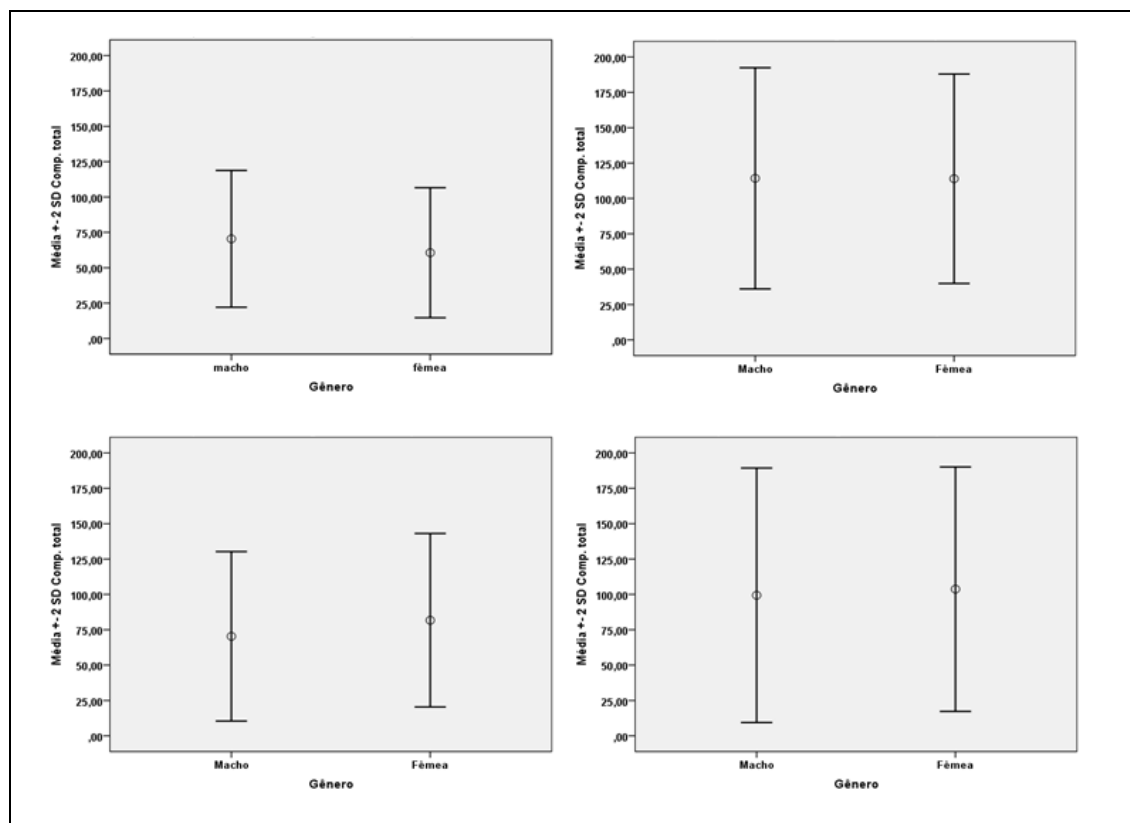
Variáveis morfológicas da arquitetura das galerias de *Minuca rapax* nas estação 4.

Variáveis	N	Mínimo	Máximo	Média ( $\pm dp$ )
Peso (g)	85	0,30	56,10	8,82 $\pm$ 8,707
Profundidade (mm)	85	22,14	234,05	101,10 $\pm$ 38,412
Diâmetro Abertura (mm)	85	0,20	16,81	4,97 $\pm$ 3,000
Comprimento Total (c/ curvatura) (mm)	85	23,58	324,93	116,58 $\pm$ 49,712
Diâmetro Câmara (mm)	85	2,56	32,96	14,08 $\pm$ 6,168
Largura (horizontal) (mm)	85	0,06	64,68	27,75 $\pm$ 12,935
Volume (ml)	85	0,75	64,08	11,93 $\pm$ 10,688

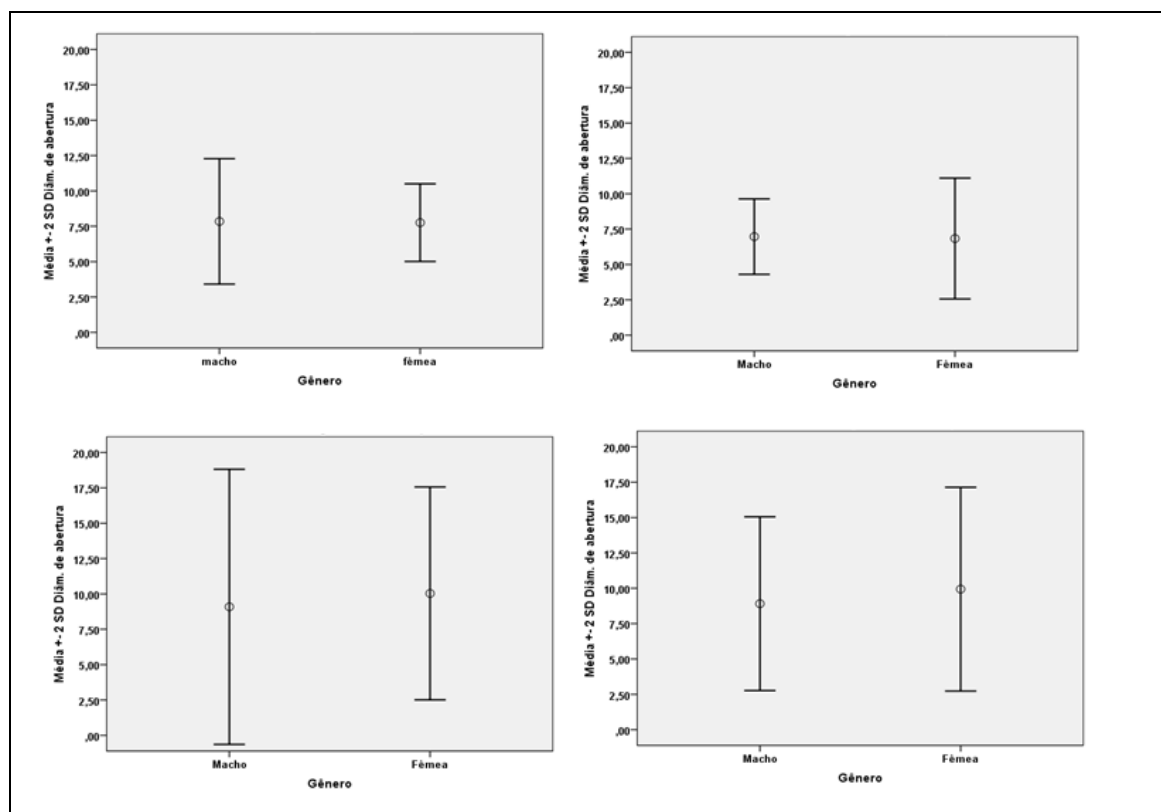
Quando se considera as diferenças das galerias em função do sexo, não há alterações expressivas nas médias e sim na amplitude dos valores obtidos para cada sexo (Figuras 33 – 36). As diferenças entre os sexos em relação às características das galerias podem refletir dimorfismo sexual dentro do grupo e estão provavelmente relacionadas ao fato de que as fêmeas usam as galerias para reprodução.



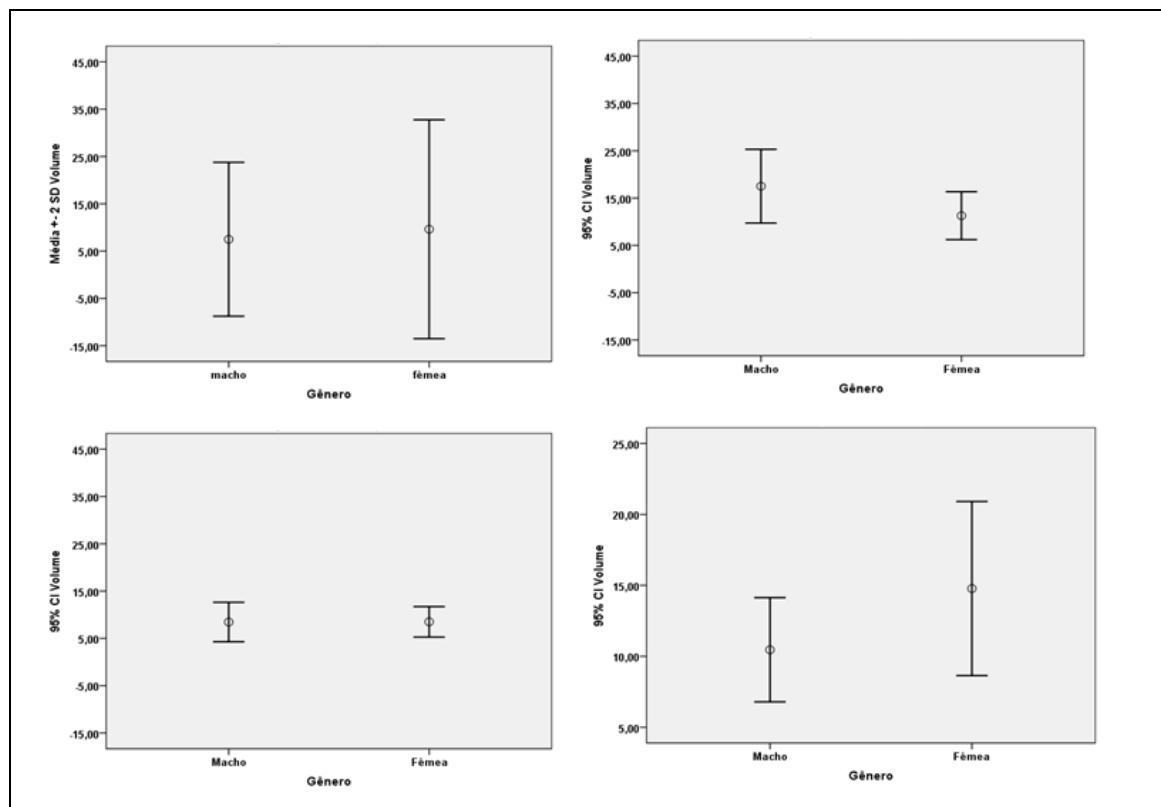
**Figura 33.** *Minuca rapax*: Variações de peso das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.



**Figura 34.** *Minuca rapax*: Variações de profundidade das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais



**Figura 35.** *Minuca rapax*: Diâmetro de abertura das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.



**Figura 36.** *Minuca rapax*: Volume das galerias de machos e fêmeas, entre estações de coleta e períodos sazonais.

Quando se considera as diferenças das galerias em função da sazonalidade, não há alterações expressivas nas médias, mas há diferenças na amplitude dos valores.

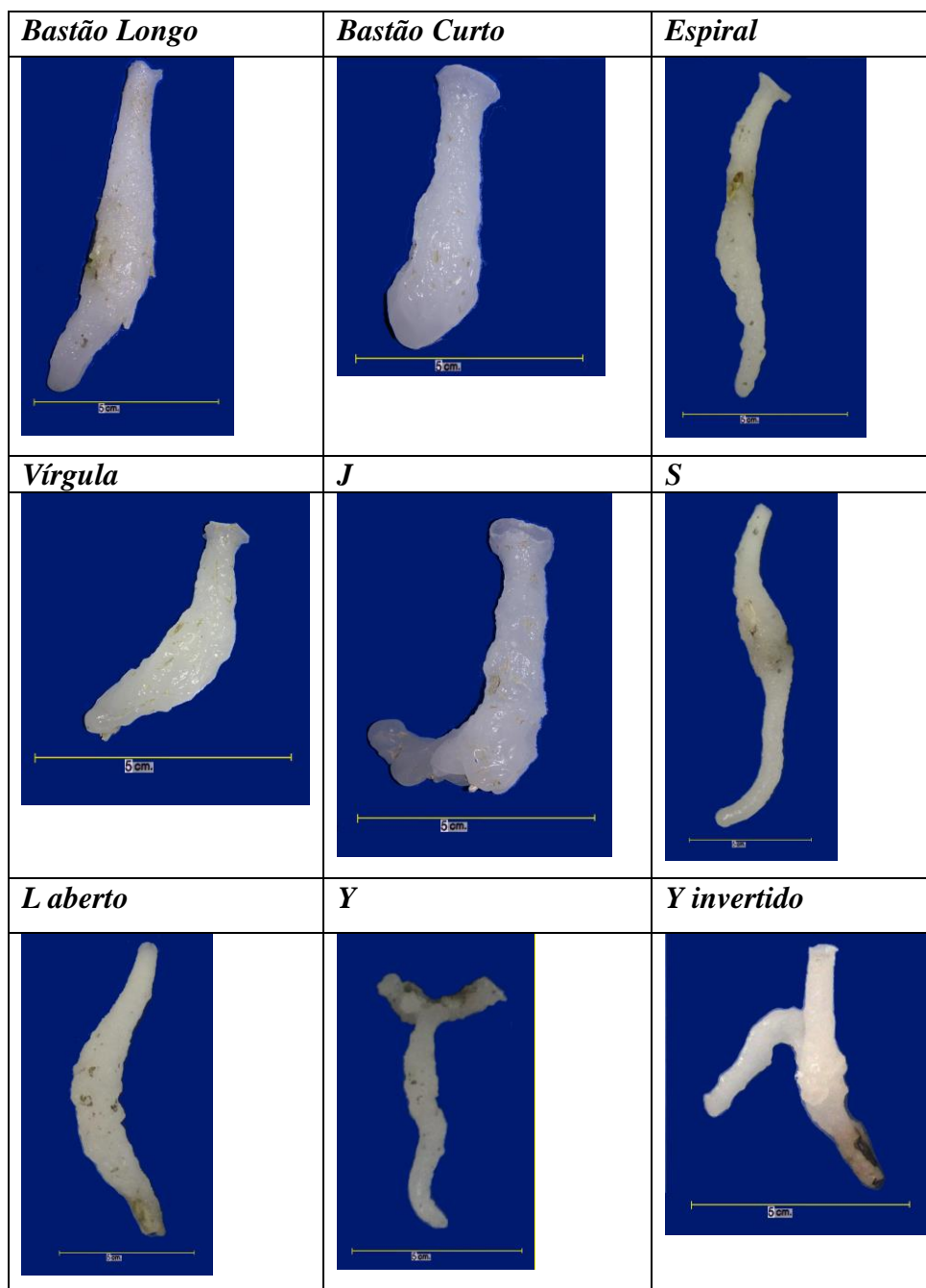
### 3.2.1 Tipologia das galerias de *M. rapax*

A forma da galeria variou de formas lineares, espiral a indefinidas. Uma câmara principal fica posicionada no meio ou na extremidade da galeria. Em alguns casos um ramo acessório pode ser encontrado.

Essencialmente, a galeria consiste em alguns eixos verticais, que descende a partir de uma abertura na parte superior do sedimento. Os eixos levam até uma câmara ovalada geralmente no meio ou na extremidade. Essas câmaras raramente se apresentaram interligadas por túneis horizontais ou oblíquos.

Esta arquitetura pode indicar que a alimentação depositívora é o mecanismo de alimentação mais plausível (Griffis e Suchánek, 1991; Nickell e Atkinson, 1995). O suporte para esta hipótese é dado por medições, que indicam taxas de escavação relativamente altas e por observações isoladas de processamento de sedimentos.

Foram identificadas, além de formas não-definidas, os seguintes tipos de arquitetura de galeria: bastão curto, bastão longo, espiral, vírgula, J (letra jota), L (letra ele aberta), S (letra esse), Y (letra ipsilon) e forma de Y invertido (Figura 37).



**Figura 37.** *Minuca rapax*. Variações de formatos das galerias

Do total de 195 moldes, o caranguejo hospedeiro foi capturado em 50 casos (30 machos e 20 fêmeas). Em função do método adotado, todas as tocas encontravam-se

habitadas, em geral, com um único animal, porém em alguns casos foram encontrados indivíduos do mesmo ou de sexo diferentes na mesma toca.

Os caranguejos eventualmente capturados nos moldes tiveram as larguras de suas carapaças (LC) medidas. O comprimento da carapaça de caranguejos tiveram correlações positivas significativas com diâmetro de abertura toca (coeficiente de correlação de Pearson = 0,68,  $p < 0,0001$ ), profundidade toca (coeficiente de correlação de Pearson = 0,4,  $p < 0,002$ ) e o volume toca (0,68,  $p = 0,001$ ).

O diâmetro da abertura ( $\Phi$  abertura) foi de 8,49 ( $\pm 3,28$ ). Não foi encontrada diferença significativa entre as médias do diâmetro das aberturas das duas estações, sendo as aberturas das tocas da estação 1, localizada na área mais lodosa ligeiramente superior à da estação 4. O diâmetro da galeria não foi constante ao longo do eixo, com estreitamentos em pontos variados, tornando-se maior à medida que a toca desceu mais profundamente no solo.

O diâmetro da abertura e a sua altura foram correlacionados com a largura da carapaça (LC). A correlação entre o diâmetro da abertura e o comprimento da carapaça ( $r = 0,1623$ ,  $df = 25$ ,  $P < 0,01$ ) foi muito fraca. Desse modo, o tamanho do caranguejo habitante da galeria, não podem ser prontamente preditas pelo o diâmetro da abertura.

De modo geral, não houve diferença significativa entre a altura da galeria dos machos e das fêmeas. Porém, nota-se um ligeiro aumento da altura da galerias das fêmeas em relação aos machos no período seco, coincidente com um possível período estivação desses animais.

#### 4 CONCLUSÕES

De acordo com Cintrón & Schaeffer-Novelli (1983), os sedimentos do manguezal possuem características variáveis devido às suas diferentes origens. Esses substratos podem ser oriundos da decomposição de folhas, galhos e restos de animais, produtos de rochas de diferentes naturezas. O substrato do manguezal geralmente possui alto teor de matéria orgânica e de sal, são moles e de coloração cinza escuro (Odum, 1988).

*Minuca rapax* e *Uca maracoani* mantêm galerias e escavam ativamente o sedimento e sendo consumidores de detrito são importantes mediadores da transformação da matéria orgânica e dinâmica de nutrientes nos manguezais. O comportamento de escavação é fundamental para o revolvimento do solo, criando corredores que facilitam a penetração de água e produção de lodo nas áreas entremarés, ajudando assim a colonização por plantas terrestres (Cannicci *et al.* 2008).

A construção de galerias é um comportamento que provavelmente evoluiu em indivíduos que vivem no médio litoral superior de regiões costeiras. A escavação fornece proteção contra predadores e drenagem, além de fornecer abrigo e disponibilidade de água constante (Jones, 1984).

Warner (1969) classificou os caranguejos dos manguezais neotropicais em três grupos com base no seu comportamento escavador: (1) espécies que cavam e ocupam suas próprias galerias; (2) espécies que usam galerias escavadas por outras espécies; (3) espécies diferentes que vivem associadas e ocupam um sistema de galerias conjuntas no substrato lodoso - "corredores de caranguejos" - aparentemente, não escavado por uma espécie em particular.

Ambas as espécies estudadas estão no primeiro grupo, desempenhando um papel ativo como escavadoras e modificadoras do sedimento do manguezal.

Apesar de certa semelhança na forma geral das galerias das duas espécies, as diferenças de volume e de profundidade entre *U. maracoani* e *M. rapax* sugerem que estas apresentam escalas individuais muito diferentes de influências no processo de bioturbação. As quais, no entanto, podem ser contrabalanceadas pela densidade populacional de cada espécie e pela taxa de atividade das mesmas.

A galeria (toca) é de vital importância para a sobrevivência de *Uca maracoani* e *Uca rapax*, pois é um recurso que fornece proteção contra predadores, dessecação durante a maré baixa e geralmente é utilizada como território, para cópula.

## REFERÊNCIAS

- Abramowitz, A.A. (1937). The chromatophorotropic hormone of the Crustacea: Standardization, properties and physiology of the eye-stalk glands. *Biological Bulletin*, 72(3): 344-365.
- Alcock, J. (2005) *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 8<sup>th</sup> ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 600p.
- Altevogt, R. (1956). Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei Winkerkrabben. *Naturwissenschaften*, 43(4): 92-93.
- Atkinson, R.J.A., and A.C. Taylor (1988) Physiological ecology of burrowing decapods. Pp. 201–226 in *Aspects of Decapod Crustacean Biology*, A.A. Fincham and P.S. Rainbow, eds. Oxford: Clarendon Press.

- Backwell, P.R.Y.; Jennions, M.D.; Christy, J.H. & Passmore, N.I. (1999). Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, Berlin, 105: 415-421.
- Backwell, P.R.Y., and 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(6):407–416.
- Barnes, R.S.K. & Hughes, R.N. (1999). *An introduction to marine ecology*. London: Blackwell, 288p.
- Barnwell, F.H. (1966). Daily and tidal patterns of activity in individual fiddler crab (genus *Uca*) from the Woods Hole region. *Biological Bulletin*, 130(1): 1-17.
- Barnwell, F.H. (1968). The role of rhythmic systems in the adaptation of fiddler crabs to the intertidal zone. *American Zoologist*, 8(3): 569-583.
- Bergin, M. E. (1981). Hatching rhythms in *Uca pugilator* (Decapoda: Brachyura). *Marine Biology*, 63: 151-158.
- Bertness, M.D., and T. Miller (1984) The distribution and dynamics of *Uca pugnax* (Smith) burrows in a New England salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 83(3):211–237.
- Bezerra, L.E.A. & Matthews-Cascon, H. (2006). Population structure of the fiddler crab *Uca leptodactyla* Rathbun 1898 (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Thalassas* (Santiago de Compostela), 22: 65-74.
- Bezerra, L.E.A.; Dias, C.B.; Santana, G.X & Matthews-Cascon, H. (2006). Spatial distribution of fiddler crabs (genus *Uca*) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina*, 70: 759-766.
- Bott, R. (1973). Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uca*-Arten (Decapoda: Ocypodidae). *Senckenbergiana biologica*, 54(4-6): 315-325.
- Braithwaite, C.J.R. & Talbot, M.R. (1972). Crustacean burrows in the Seychelles, Indian Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 11(4), 265–285.
- Brown, F.A.Jr. ; Fingerman, M.; Sandeen, M.I & Webb, H.M. (1953a). Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crab, *Uca pugnax*. *Journal of Experimental Zoology*, 123:29-60.
- Brown, F.A.Jr.; Bennett, M. F & Webb, H.M. (1953b). Endogenously regulated diurnal and tidal rhythms in metabolism in *Uca pugnax*. *Biological Bulletin*, 105 (2): 371.
- Brown, F.A.Jr.; Bennett, M. F. & Webb, H. M. (1954a). Persistent daily and tidal rhythms of O<sub>2</sub>-consumption in fiddler crabs. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 44(3): 477-506.
- Brown, F.A.Jr.; Fingerman, M. & Hines, M.N. (1954b). A study of the mechanism involved in shifting of the phases of the endogenous daily rhythm by light stimuli. *Biological Bulletin*, 106(3): 308-317.

- Brown, F.A.Jr.; Webb, H.M.; Bennett, M.F. & Sandeen, M.I. (1954c). Temperature-independence of the frequency of the endogenous tidal rhythm of *Uca*. *Physiological Zoölogy*, 27(4): 345-349.
- Brown, F.A.Jr. & Stephens, G.C. (1951). Studies of the daily rhythmicity of the fiddler crab, *Uca*. Modifications by photoperiod. *Biological Bulletin*, 101:71-83.
- Brown, F.A.Jr. & Webb, H.M. (1949). Studies of the daily rhythmicity of the fiddler crab, *Uca*. Modifications by light. *Physiological Zoölogy*, 22 (2): 136-148.
- Brusca, R.C. & Brusca, G.J. (2007). *Invertebrados*. 2<sup>a</sup> ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 936p.
- Cannicci S, Burrows D, Fratini S, Smith TJ III, Offenbergl J, Dahdouh-Guebas F (2008) Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: a review. *Aquat Bot* 89: 186–200
- Carvalho, A.M.A. (2011). Etologia e comportamento social. Disponível em: <http://www.pet.vet.br/puc/etologiaecomportamento.pdf>. Acesso em: 30 de novembro de 2011.
- Christy, J.H. (1978). Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: A hypothesis. *Science*, 199: 453-455.
- Christy, J.H. (1980). The Mating System of the Sand Fiddler Crab, *Uca pugilator*. 1980. 322f (Ph.D Thesis). Ithaca, NY: Cornell University.
- Christy, J.H. (1982a). Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (genus *Uca*): Test of an hypothesis. *Biological Bulletin*, 163(2): 251-263.
- Christy, J.H. (1982b). Burrow structure and use in the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc). *Animal Behaviour*, 30(3):687-694.
- Christy, J.H. & Salmon, M. (1984). Ecology and evolution of mating systems of fiddler crab (Genus *Uca*). *Biol. Rev.*, Cambridge, 59:483-509.
- Cintrón, G. & Schaeffer-Novelli, Y., 1983, Introduccion a la ecologia del manglar. Oficina Regional de Ciencia y Tecnologia de la UNESCO para America Latina y el Caribe – ROSTLAC, Montevideo, Uruguay, 109p.
- Colpo, K.D. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2004). Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forests. *Scientia Marina*, 68(1):139-146.
- Coohill, T.P.; Bartell, C. K. & Fingerman, M. (1970). Relative effectiveness of ultraviolet and visible light in eliciting pigment dispersion directly in melanophores of the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Physiological Zoölogy*, 43: 232-239.
- Costa, T.M. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2002). Population biology of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical South American mangrove area: Results from transect and catch-per-unit-effort techniques. *Crustaceana*, 75(10):1201-1218.



- Costa, T.M. (2000). *Ecologia de caranguejos semiterrestres do gênero Uca (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) de uma área de manguezal, em Ubatuba (SP)*. 2000. 121f. (Tese de Doutorado). São Paulo: Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- Crane, J. (1941). Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XXVI. Crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. *Zoologica NY*, 26: 145-208.
- Crane, J. (1958). Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). *Zoologica NY*, 43:113-130.
- Crane, J. (1966). Combat, display and ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, v. 251, p. 459-472.
- Crane, J. (2015). *Fiddler Crabs of the World: Ocypodidae: Genus Uca*. Princeton University Press.
- Crane, J. (1967). Combat and its ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae) with special reference to *Uca rapax* (Smith). *Zoologica NY*, 52: 49-77.
- Crane, J. (1975). *Fiddler crabs of the world*. Princeton: Princeton University Press. 736p.
- Del-Claro, K. (2004). *Comportamento Animal - Uma introdução à ecologia comportamental*. Jundiaí – SP: Editora Conceito, 132p.
- De, C. (2015). Burrowing and mud-mound building life habits of fiddler crab *Uca lactea* in the Bay of Bengal coast, India and their geological and geotechnical importance. *Palaeontologia Electronica*, 1–22.
- Devi, V.U. (1987). Heavy metal toxicity to fiddler crabs, *Uca annulipes* Latreille and *Uca triangularis* (Milne Edwards): Tolerance to copper, mercury, cadmium, and zinc. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 39(6): 1020-1027.
- Ferraz, M.R. (2011). *Manual de Comportamento Animal*. 1a ed. Rio de Janeiro: Rubio, 216 p.
- Ferreira, C.P. (1989). *Manguezais do Estado do Pará. Fauna de galerias perfuradas por teredos em toras de Rhizophora*. 1989. 162f. (Tese de Doutorado). São Paulo: Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- Fingerman, M. (1956). Phase difference in the tidal rhythms of color change of two species of fiddler crab. *Biological Bulletin*, 110(3): 274-290.
- Fingerman, M. & Fingerman, S. W. (1977a) Antagonistic actions of dopamine and 5-hydroxytryptamine on color changes in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 58C(2):121-127.
- Fingerman, M. & Fingerman, S.W. (1977b). Possible involvement of dopamine in the release of red pigment concentrating hormone in the fiddler crab *Uca pugilator*. (Xth International Pigment Cell Conference Abstracts). *Yale Journal of Biology and Medicine*, 50(5):554.

- 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.
- Greenspan, B.N. (1980). Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*. *Animal Behaviour*, 28(2): 387-392.
- Hagen, H.-O. V. (1967). Nachweis einer Kinästhetischen orientierung bei *Uca rapax*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 58(3), 301–320.
- Hair, J.; Black, W; Anderson, R. & Tatham, R. (2005). Análise multivariada de dados. Porto Alegre: ArtMed, 596p.
- Hanumante, M.M. & Fingerman, M. (1981a). Inhibitory effect of histamine on the release of melanin dispersing hormone in the fiddler crab *Uca pugilator*. (Abstracts of the Annual Meeting of the American Society of Zoologists, Animal Behavior Society, Crustacean Society, Society of Protozoologists, and the Society of Systematic Zoology, December 27-30, 1981). *American Zoologist*, 21(4)1011.
- Hanumante, M.M. & Fingerman, M. (1981b). Responses of the melanophores of the fiddler crab, *Uca pugilator*, to drugs affecting nonadrenergic neurotransmission: Further evidence for norepinephrine as a neurotransmitter triggering release of melanin-dispersing hormone. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 70C(1): 27-34.
- Hines, M.N. (1954). A Tidal rhythm in behavior of melanophores in autotomized legs of *Uca pugnax*. *Biological Bulletin*, 107(3): 386-396.
- Hogarth, P. (2007). *The Biology of mangroves and seagrasses*, 2<sup>nd</sup> Ed. Oxford: Oxford University Press, 273p.
- Holthuis, L.B. (1959). The Crustacea Decapoda of Suriname (Dutch Guiana). *Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden*, 44:1-296.
- Hopkins, P.M. (1999a). The roles of ecdysteroid hormones, retinoids, and other growth factors in the control of limb regeneration in the fiddler crab *Uca pugilator*. (Abstracts of the Annual Meeting of the American Society for Integrative and Comparative Biology, January 4-8, 2000). *American Zoologist*, 39(5):Abstract 87A.
- Hopkins, P.M., Chung, A. C.-K. & Durica, D.S. (1999b). Limb regeneration in the fiddler crab, *Uca pugilator*: Histological, physiological and molecular considerations. *American Zoologist*, 39(3):513-526.
- Huxley, J.S. & Callow, F.S. (1933). A note on the asymmetry of male fiddler-crabs (*Uca pugilator*). *W. Roux Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 129: 379-392.
- Hyatt, G. W. Field studies of size-dependent changes in waving display and other behaviour in the fiddler crab, *Uca pugilator* (Brachyura, Ocypodidae). *Marine Behaviour and Physiology*, v. 4, n. 4, p. 283-292, 1977.
- Hyatt, G. W. & Salmon, M. Combat in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *U. pugnax*: A quantitative analysis. *Behaviour*, v. 65, p. 182-211, 1978.

- Hyatt, G. W. & Salmon, M. Comparative statistical and information analysis of combat in fiddler crabs, *Uca pugilator* and *U. pugnax*. *Behaviour*, v. 68, p. 1-23, 1979.
- Icely, J. D. & Jones, D. A. (1978). Factors affecting the distribution of genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Londres, 6(3):315-325,.
- Ismail, A.; Badri, M. A. & Ramlan, M. N. (1991). Heavy metal contamination in fiddler crabs (*Uca annulipes*) and hermit crabs (*Clibanarius sp.*) in a coastal area of northern peninsular Malaysia. *Environmental Technology*, 12(10):923-926.
- Jennions, M. D & Backwell, P. R. Y. (1996). Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57(4):293-306.
- Jones DA. 1984. Crabs of the Mangal Ecosystem in Hydrobiology of the Mangal: The Ecosystem of Mangrove Forest. *J Mar Sci* 11 (4): 210215 Jones & Jago (1993).
- Jumars PA, Nowell ARM (1984) Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *Am Zool* 24:45–55 Katz, L. C. (1980). Effects of burrowing by the fiddler crab, *Uca pugnax* (Smith). *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11(2), 233–237.
- Koch, V., Wolff, M., & Diele, K. (2005). Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 177–188. <https://doi.org/10.3354/meps291177>
- Koga, T., P.R.Y. Backwell, J.H. Christy, M. Murai, and E. Kasuya (2001) Male-biased predation of a fiddler crab. *Animal Behaviour* 62(2):201–207. Krebs, C. T.; Valiela, I.; Harvey, G. R. & Teal; J. M. (1974). Reduction of field populations of fiddler crabs by uptake of chlorinated hydrocarbons. *Marine Pollution Bulletin*, 5(9):140-142.
- Land, M. & Layne, J. E. (1995a) The visual control of behaviour in fiddler crabs I. Resolution, thresholds and the role of the horizon. *Journal of Comparative Physiology*, 177A(1): 81-90.
- Land, M. & Layne, J. E. (1995b). The visual control of behaviour in fiddler crabs II. Tracking control systems in courtship and defense. *Journal of Comparative Physiology*, 177A(1): 91-103.
- Layne, J. E. (1998). Retinal location is the key to identifying predators in fiddler crabs (*Uca pugilator*). *Journal of Experimental Biology*, 201(15): 2253-2261.
- Layne, J. E., Barnes, W. J. P., & Duncan, L. M. J. (2003). Mechanisms of homing in the fiddler crab *Uca rapax* 1. Spatial and temporal characteristics of a system of small-scale navigation. *Journal of Experimental Biology*, 206(24), 4413–4423.

- Layne, J. E., Barnes, W. J. P., & Duncan, L. M. J. (2003). Mechanisms of homing in the fiddler crab *Uca rapax* 2. Information sources and frame of reference for a path integration system. *Journal of Experimental Biology*, 206(24): 4425–4442.
- Levinton, J. S. & Judge, M. L. (1993). The relationship of closing force to body size for the major claw of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Functional Ecology*, 7(3): 339-345.
- Levinton, J. S.; Judge, M. L. & Kurdziel, J. P. (1995). Functional differences between the major and minor claws of fiddler crabs (*Uca*, family Ocypodidae, order Decapoda, subphylum Crustacea): A result of selection or developmental constraint? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193(1-2): 147-160.
- Lim, S. S. L. & Diong, C. H. (2003). 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. (2006) Fiddler crab burrow morphology: How do burrow dimensions and bioturbative activities compare in sympatric populations of *Uca vocans* (Linnaeus, 1758) and *U. annulipes* (H. Milne Edwards, 1837)? *Crustaceana* 79(5):525–540
- Mariscal, A.A. (2008). Arenas de exibição no caranguejo chamamaré *Uca* sp. (decapoda,ocypodidae). *Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica* 2008. Disponível em: [http://ecologia.ib.usp.br/curso/2008/pdf/I\\_ADRIANO.pdf](http://ecologia.ib.usp.br/curso/2008/pdf/I_ADRIANO.pdf). Acesso em 30 de novembro de 2011.
- Mccraith, B. J.; GARDNER, L. R.; WETHEY, D. S. & MOORE, W. S. (2003). The effect of fiddler crab burrowing on sediment mixing and radionuclide profiles along a topographic gradient in a southeastern salt marsh. *Journal of Marine Research*, 61(3): 359-390.
- Melo, G.A.S. (1996). *Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro*. São Paulo: Plêiade/FAPESP 604p.
- Miller, D.C. (1961). The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica NY*, 46: 89-100.
- Miller, D.C. (1973). Growth in *Uca*, 1. Ontogeny of asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, 24(1) 119-131.
- Naylor, E. (1987). Temporal aspects of adaptation in the behavioural physiology of marine animals. In: R. Z. Klekowski, E. Styczynska-Jurewicz, and L. Falkowski (eds.). *Proc. 21st Eur. mar. Biol. Symp.*, Gdansk, 14-19 September 1986. Polish Academy of Sciences, Institute of Oceanology, Ossolineum, Wroclaw, p. 123–135.
- Naylor, E. (1988). Clock-controlled behaviour in intertidal animals, p. 1-14. In: Chelazzi, G.; Vannini, M. (eds.) *Behavioral Adaptation to Intertidal Life: Proceedings of a NATO Advanced Research Workshop on Behavioral Adaptation to Intertidal Life, held May 19-24, 1987*. New York: Plenum Press.
- Nychell & Atkison. (1995). Growth in *Uca*, 1. Ontogeny of asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, 24(1) 119-131.

- Ono, Y. (1965). On the ecological distribution of ocypoid crabs in the estuary. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E (Biology)*, v. 4E, n. 1, p. 1-60.
- Odum, E. P.. Ecologia. Trad. Christopher J. Tribe. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A, 1988.
- Palmer, J. D. (1963a) "Circa-tidal" activity rhythms in fiddler crabs. Effect of light intensity. (Abstracts of Seminar Papers presented at The Marine Biological Laboratory, 1963) *Biological Bulletin*, 125(2): 387.
- Palmer, J. D. (1964). A persistent, light-preference rhythm in fiddler crab, *Uca pugnax* and its possible adaptive significance. *American Naturalist*, 98(903):431-434.
- Palmer, J.D. (1988). Comparative studies of tidal rhythms. VI. Several clocks govern the activity of two species of fiddler crabs. *Marine Behaviour and Physiology*, 13(2): 201-219.
- Palmer, J.D. (1989a). Comparative studies of tidal rhythms. VII. The circalunidian locomotor rhythm of the brackish-water fiddler crab, *Uca minax*. *Marine Behaviour and Physiology*, 14(3): 129-143.
- Palmer, J.D. (1989b). Comparative studies of tidal rhythms. VIII. A translocation experiment involving circalunidian rhythms. *Marine Behaviour and Physiology*, 14( 4): 231-243.
- Palmer, J.D. (1991). Contributions made to chronobiology by studies of fiddler crab rhythms. *Chronobiology International*, 8(2): 110-130.
- Pope, D.S. (2000). Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Berlin, 47: 432-437.
- Posey, M. H. (1987). Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 99-104
- Qureshi, NA, Saher, NU (2012) Burrow morphology of three species of fiddler crab (**Uca**) along the coast of Pakistan. **Belgian Journal of Zoology** 142(2):114–126
- Rodrigues, P.A.P., Barbosa-Oliveira, C.; Stuart, J. & Rocha, R.A. (2008). O caranguejo *Uca* (Crustacea: Decapoda) - chama-maré ou chama-mulher? Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica 2008. Disponível em: [http://ecologia.ib.usp.br/curso/2008/pdf/O\\_02\\_04.pdf](http://ecologia.ib.usp.br/curso/2008/pdf/O_02_04.pdf). Acesso em 30 de novembro de 2011.
- Rosenberg, M.S. (1997). Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 17: 52-59.
- Rosenberg, M.S. (2014). Contextual cross-referencing of species names for fiddler crabs (genus *Uca*): An experiment in cyber-taxonomy. *PLoS ONE*, 9 (7): e101704.
- 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.

- Rumphius, G.E. 1705. D'Amboinsche rariteitkamer, behelzende eene beschryvinge van allerhande zoo weeke als harde schaalvisschen, te weeten raare krabben, kreeften, en diergelyke zeedieren, als mede allerhande hoorntjes en schulpen, die men in d'Amboinsche zee vindt: daar beneven zommige mineraalen, gesteenten, en soorten van aarde, die in d'Amboinsche, en zommige om- leggende eilanden gevonden worden.: 1st Ed: i-xxviii, 1-340, frontispiece, pls 1-60. (second and third editions in 1740 and 1741).
- Salmon, M. (1962). Courtship and sound production in the sand fiddler, *Uca pugilator*. *American Zoologist*, 2: 553.
- Salmon, M. (1965). Waving display and sound production in the courtship behavior of *Uca pugilator*, with comparisons to *U. minax* and *U. pugnax*. *Zoologica NY*, 50: 123-150.
- Salmon, M. (1967). Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (Genus *Uca*). *Animal Behaviour*, 15(4), 449–459.
- Salmon, M. (1987). On the reproductive behavior of the fiddler crab *Uca thayeri*, with comparisons to *U. pugilator* and *U. vocans*: Evidence for behavioral convergence. *Journal of Crustacean Biology*, 7(1): 25-44.
- Salmon, M. & Atsoides, S. P. (1968). Visual and acoustical signalling during courtship by fiddler crabs (genus *Uca*). *American Zoologist*, 8: 623-639.
- Salmon, M. (1971). Signal Characteristics and Acoustic Detection by the Fiddler Crabs, *Uca rapax* and *Uca pugilator*. *Physiological Zoology*, 44(4): 210–224.
- Salmon, M. & Kettler, M. K. (1987). The importance of behavioral and biochemical differences between fiddler crab taxa, with special reference to *Uca rapax* (Smith) and *U. virens* (Salmon and Atsoides). *Contributions in Marine Science*, 30: 63–76.
- Salmon, M. & Zucker, N. (1987). The evolution of fiddler crabs an alternative hypothesis. (Abstracts of the Annual Meeting of the American Society of Zoologists, Animal Behavior Society, The Crustacean Society, International Association Society of Astacology, and the Society of Systematic Zoology, December 27-30, 1987). *American Zoologist*, 27(4): 36A.
- Salmon, M.; Hyatt, G. W.; McCarthy, K. & Costlow, J. D., Jr. 1978. Display specificity and reproductive isolation in the fiddler crabs, *Uca panacea* and *U. pugilator*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48: 251-276.
- Salmon, M.; Ferris, S. D.; Johnston, D.; Hyatt, G. W & Whitt, G. S. (1979). Behavioral and biochemical evidence for species distinctiveness in the fiddler crabs, *Uca speciosa* and *U. spinicarpa*. *Evolution*, 33(1):182-191.
- Smith, W.K., and P.C. Miller (1973) The thermal ecology of two south Florida fiddler crabs: *Uca rapax* Smith and *U. pugilator* Bosc. *Physiological Zoology* 46(3):186–207.
- Snowdon, J.A. (1999). The microbiology of honey- meeting your buyers' specifications (Why they do what they do). *American Bee Journal*, 1:51-60.
- Takeda, S. & Murai, M. (1993). Asymmetry in male fiddler crabs is related to the basic pattern of claw-waving display. *Biological Bulletin*, 184(2): 203-208.

- Teal, J. M. (1958). Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*, 39(2):185-193.
- Trinkaas-Randall, V. E. (1982). Regeneration of transplanted chelae in two species of fiddler crabs (*Uca pugilator* and *Uca pugnax*). *Journal of Experimental Zoology*, 224(1):13-24.
- Veitch, L. G. (1978). Size, shape and allometry in *Uca*; A multivariate approach. *The Mathematical Scientist*, 3: 35-45.
- Vernberg, W.B. & O'hara, J. (1972). Temperature-salinity stress and mercury uptake in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29(10):1491-1494.
- Vernberg, F.J., & Tashian, R.E. (1959). Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. I. Thermal death limits. *Ecology*, 40(4):, p. 589-59.,
- Vernberg, W. B., & F. J. Vernberg. (1968). Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. X. The influence of temperature on cytochrome-C oxidase activity. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 26(2): 499-508.
- von Hagen, H.-O. (1983). Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. I. Waving display. *Behaviour*, 83: 229-250.
- von Hagen, H.-O. (1984). Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. II. Vibration signals. *Behaviour*, 91(1-3): 204-228.
- von Hagen, H.-O. (1987). Allometric growth in two populations of *Uca tangeri* from the Guadalquivir estuary (Andalusia). *Investigación Pesquera (Barcelona)* 51(Suppl 1):443-452.
- Watling, L. (1989). Small-scale features of marine sediments and their importance to the study of deposit feeding. In *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*, Vol. 31 (Lopez, G., Taghon, G. & Levinton, J., eds), Springer-Verlag, New York, pp. 269-290.
- Warner, G.F. (1969) The occurrence and distribution of crabs in a Jamaican mangrove swamp. *Journal of Animal Ecology* 38(2):379-389.
- Webb, H. M. (1950). Diurnal variations of response to light in the fiddler crab, *Uca*. *Physiological Zoölogy*, 23(4): 316-337.
- Weis, J. S. (1977). Limb regeneration in fiddler crabs: Species differences and effects of methylmercury. *Biological Bulletin*, 152(2): 263-274.
- Weis, J. S. & Kim, K. (1988). Tributyltin is a teratogen in producing deformities in limbs of the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 17(5): 583-587.
- Weissburg, M.J. (1992). Functional analysis of fiddler crab foraging: Sex-specific mechanics and constraints in *Uca pugnax* (Smith). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156(1): 105-124.

- Weissburg, M.J. (1993). Sex and the single forager: Gender-specific energy maximization strategies in fiddler crabs. *Ecology*, 74(2): 279-291.
- Wheeler, D.E. (1978). Semilunar hatching periodicity in the mud fiddler crab *Uca pugnax* (Smith). *Estuaries*, 1(4): 268-269.
- Whiting, N.H. & Moshiri, G.A. (1974). Certain organism-substrate relationships affecting the distribution of *Uca minax* (Crustacea: Decapoda). *Hydrobiologia*, 44:4: 481-493.
- Wolfrath, B. (1992). Burrowing of the fiddler crab *Uca tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. *Marine Ecology Progress Series*, 85(3): 237-243.
- Yamaguchi, T. (1977). Studies on the handedness of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Biological Bulletin*, 152(3): 424-436.
- Zar, J.H. (2010). *Bioestatistical Analysis*. 5<sup>th</sup> ed. Upper Saddle River, N.J.: Prentice Hall, Inc., 944p.
- Zeil, J. & Al-Mutairi, M.M. (1996). The variation of resolution and of ommatidial dimensions in the compound eyes of the fiddler crab *Uca lactea annulipes* (Ocypodidae, Brachyura, Decapoda). *Journal of Experimental Biology*, 199(7):1569-1577.
- Zeil, J. & Zanker, J.M. (1997). A glimpse into crabworld. *Vision Research*, 37(23): 3417-3426.
- Zucker, N. (1978). Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-building tropical fiddler crabs (genus *Uca*). *Biological Bulletin*, 155(2): 410-424.
- Zucker, N. (1981). The role of hood-building in defining territories and limiting combat in fiddler crabs. *Animal Behaviour*, 29(2): 387-395.



ANEXO I – Análise de variância **Categoria Alimentar (Frequência)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	5329,264	1776,421	9,667	< <b>0,0001</b>
Erro	68	12496,056	183,766		
Total corrigido	71	17825,319			

Calculado contra o modelo  $Y=Média(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Femeas	23,222	5,139	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Mc_Femeas	17,889	3,959	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Machos	14,167	3,135	2,634	<b>0,013</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Rx_Femeas	9,056	2,004	2,634	<b>0,197</b>	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	3,722	0,824	2,634	0,843	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	5,333	1,180	2,634	0,641	Não
Valor crítico d de Tukey:				3,725	

Análise de variância **Categoria Alimentar (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	179694,255	59898,085	5,180	<b>0,003</b>
Erro	68	786362,206	11564,150		
Total corrigido	71	966056,461			

Calculado contra o modelo  $Y=Média(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Tempo):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Mc_Femeas	137,831	3,845	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Machos	61,278	1,709	2,634	0,327	Não
Mc_Machos vs Rx_Femeas	41,999	1,172	2,634	0,647	Não
Rx_Femeas vs Mc_Femeas	95,832	2,673	2,634	<b>0,045</b>	<b>Sim</b>
Rx_Femeas vs Rx_Machos	19,279	0,538	2,634	0,949	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	76,553	2,136	2,634	0,152	Não
Valor crítico d de Tukey:				3,725	

Análise de variância **Categoria Motora (Frequência)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	19232,778	6410,926	17,475	< <b>0,0001</b>
Erro	68	24947,000	366,868		
Total corrigido	71	44179,778			

Calculado contra o modelo  $Y=Média(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Rx_Machos vs Mc_Femeas	39,056	6,117	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Rx_Femeas	33,556	5,256	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Mc_Machos	8,944	1,401	2,634	0,503	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	30,111	4,716	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Femeas	24,611	3,855	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Femeas vs Mc_Femeas	5,500	0,861	2,634	0,825	Não

Valor crítico d de Tukey: 3,725

Análise de variância Categoria **Motora (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	337386,206	112462,069	8,257	< <b>0,0001</b>
Erro	68	926165,390	13620,079		
Total corrigido	71	1263551,597			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Rx_Machos vs Mc_Femeas	175,220	4,504	2,634	<b>0,000</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Rx_Femeas	84,721	2,178	2,634	0,140	Não
Rx_Machos vs Mc_Machos	19,444	0,500	2,634	0,959	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	155,775	4,004	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Femeas	65,276	1,678	2,634	0,343	Não
Rx_Femeas vs Mc_Femeas	90,499	2,326	2,634	0,102	Não

Valor crítico d de Tukey: 3,725

Análise de variância Categoria **Territorial (Frequencia)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	132,333	44,111	2,168	0,100
Erro	68	1383,444	20,345		
Total corrigido	71	1515,778			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Rx_Machos vs Rx_Femeas	3,333	2,217	2,634	0,129	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	2,500	1,663	2,634	0,351	Não
Rx_Machos vs Mc_Machos	0,611	0,406	2,634	0,977	Não
Mc_Machos vs Rx_Femeas	2,722	1,811	2,634	0,277	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	1,889	1,256	2,634	0,594	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	0,833	0,554	2,634	0,945	Não
Valor crítico d de Tukey:			3,725		

Análise de variância Categoria **Territorial (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	465467,284	155155,761	21,715	< <b>0,0001</b>
Erro	68	485861,769	7145,026		
Total corrigido	71	951329,053			

Calculado contra o modelo  $Y=Média(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Rx_Machos vs Rx_Femeas	191,889	6,810	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Mc_Machos	183,778	6,522	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Mc_Femeas	180,666	6,412	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	11,223	0,398	2,634	0,978	Não
Mc_Femeas vs Mc_Machos	3,112	0,110	2,634	1,000	Não
Mc_Machos vs Rx_Femeas	8,111	0,288	2,634	0,992	Não
Valor crítico d de Tukey:			3,725		

Análise de variância Categoria **Manutenção (Frequencia)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	2018,833	672,944	4,285	<b>0,008</b>
Erro	68	10679,778	157,056		
Total corrigido	71	12698,611			

Calculado contra o modelo  $Y=Média(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Femeas vs Rx_Machos	14,000	3,351	2,634	<b>0,007</b>	<b>Sim</b>
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	8,889	2,128	2,634	0,155	Não
Mc_Femeas vs Mc_Machos	3,667	0,878	2,634	0,816	Não
Mc_Machos vs Rx_Machos	10,333	2,474	2,634	0,073	Não
Mc_Machos vs Rx_Femeas	5,222	1,250	2,634	0,598	Não
Rx_Femeas vs Rx_Machos	5,111	1,224	2,634	0,614	Não
Valor crítico d de Tukey:			3,725		

Análise de variância Categoria **Manutenção (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	19022,213	6340,738	2,096	0,109
Erro	68	205710,850	3025,160		
Total corrigido	71	224733,064			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Machos	38,944	2,124	2,634	0,156	Não
Mc_Machos vs Rx_Femeas	4,778	0,261	2,634	0,994	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	0,221	0,012	2,634	1,000	Não
Mc_Femeas vs Rx_Machos	38,723	2,112	2,634	0,160	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	4,556	0,249	2,634	0,995	Não
Rx_Femeas vs Rx_Machos	34,167	1,864	2,634	0,253	Não
Valor crítico d de Tukey:			3,725		

|

Análise de variância Categoria **Acústica (Frequência)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	181,778	60,593	7,201	<b>0,000</b>
Erro	68	572,222	8,415		
Total corrigido	71	754,000			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Femeas	3,889	4,022	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Machos	2,444	2,528	2,634	0,065	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	0,333	0,345	2,634	0,986	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	3,556	3,677	2,634	<b>0,003</b>	<b>Sim</b>
Mc_Femeas vs Rx_Machos	2,111	2,183	2,634	0,138	Não
Rx_Machos vs Rx_Femeas	1,444	1,494	2,634	0,447	Não

Valor crítico d de Tukey: 3,725

Análise de variância Categoria **Acústica (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	16270,955	5423,652	3,913	<b>0,012</b>
Erro	68	94246,803	1385,982		
Total corrigido	71	110517,758			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Femeas vs Rx_Machos	39,389	3,174	2,634	<b>0,012</b>	<b>Sim</b>
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	33,223	2,677	2,634	<b>0,045</b>	<b>Sim</b>
Mc_Femeas vs Mc_Machos	21,334	1,719	2,634	0,322	Não
Mc_Machos vs Rx_Machos	18,056	1,455	2,634	0,470	Não
Mc_Machos vs Rx_Femeas	11,889	0,958	2,634	0,774	Não
Rx_Femeas vs Rx_Machos	6,167	0,497	2,634	0,960	Não

Valor crítico d de Tukey: 3,725

Análise de variância Categoria **Reprodutiva (Frequencia)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	695141,264	231713,755	21,326	<b>&lt; 0,0001</b>
Erro	68	738846,389	10865,388		
Total corrigido	71	1433987,653			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Femeas	240,778	6,930	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Mc_Femeas	240,500	6,922	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Machos	164,778	4,742	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Rx_Femeas	76,000	2,187	2,634	0,137	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	75,722	2,179	2,634	0,139	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	0,278	0,008	2,634	1,000	Não

Valor crítico d de Tukey: 3,725

Análise de variância Categoria **Reprodutiva (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	1968759,329	656253,110	19,713	< <b>0,0001</b>
Erro	68	2263780,278	33290,886		
Total corrigido	71	4232539,607			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Femeas	403,611	6,636	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Mc_Femeas	403,611	6,636	2,634	< <b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Machos	236,944	3,896	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Rx_Femeas	166,667	2,740	2,634	<b>0,038</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Mc_Femeas	166,667	2,740	2,634	<b>0,038</b>	<b>Sim</b>
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	0,000	0,000	2,634	1,000	Não

Valor crítico d de Tukey: 3,725

Análise de variância Categoria **Agonística (Frequencia)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	261,389	87,130	1,501	0,222
Erro	68	3948,111	58,060		
Total corrigido	71	4209,500			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Femeas	5,167	2,034	2,634	0,186	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	3,556	1,400	2,634	0,504	Não
Mc_Machos vs Rx_Machos	2,056	0,809	2,634	0,850	Não
Rx_Machos vs Rx_Femeas	3,111	1,225	2,634	0,613	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	1,500	0,591	2,634	0,935	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	1,611	0,634	2,634	0,921	Não

Análise de variância Categoria **Agonística (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	4878,739	1626,246	2,891	<b>0,042</b>
Erro	68	38246,481	562,448		
Total corrigido	71	43125,220			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Rx_Femeas	18,667	2,361	2,634	0,095	Não
Mc_Machos vs Mc_Femeas	16,889	2,136	2,634	0,152	Não
Mc_Machos vs Rx_Machos	3,000	0,379	2,634	0,981	Não
Rx_Machos vs Rx_Femeas	15,667	1,982	2,634	0,205	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	13,889	1,757	2,634	0,303	Não
Mc_Femeas vs Rx_Femeas	1,778	0,225	2,634	0,996	Não
Valor crítico d de Tukey:				3,725	

Análise de variância Categoria **Grooming (Frequencia)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	575,597	191,866	8,772	<b>&lt; 0,0001</b>
Erro	68	1487,278	21,872		
Total corrigido	71	2062,875			

Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Mc_Machos vs Mc_Femeas	7,278	4,669	2,634	<b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Femeas	6,444	4,134	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Machos	4,000	2,566	2,634	0,059	Não
Rx_Machos vs Mc_Femeas	3,278	2,103	2,634	0,163	Não
Rx_Machos vs Rx_Femeas	2,444	1,568	2,634	0,404	Não
Rx_Femeas vs Mc_Femeas	0,833	0,535	2,634	0,950	Não
Valor crítico d de Tukey:			3,725		

Análise de variância Categoria **Grooming (Tempo)**:

Fonte	GL	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	Pr > F
Modelo	3	14736,077	4912,026	11,538	<b>&lt; 0,0001</b>
Erro	68	28949,330	425,725		
Total corrigido	71	43685,407			

*Calculado contra o modelo  $Y = \text{Média}(Y)$*

**Esp\_Gen / Tukey (HSD) / Análise das diferenças entre as categorias com um intervalo de confiança de 95% (Frequência):**

Contraste	Diferença	Diferença padronizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
Rx_Machos vs Mc_Femeas	39,444	5,735	2,634	<b>0,0001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Rx_Femeas	27,111	3,942	2,634	<b>0,001</b>	<b>Sim</b>
Rx_Machos vs Mc_Machos	19,778	2,876	2,634	<b>0,027</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Mc_Femeas	19,667	2,859	2,634	<b>0,028</b>	<b>Sim</b>
Mc_Machos vs Rx_Femeas	7,333	1,066	2,634	0,711	Não
Rx_Femeas vs Mc_Femeas	12,333	1,793	2,634	0,285	Não
Valor crítico d de Tukey:			3,725		