

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

THAÍS FERNANDA MORETO

**FORMA E FUNÇÃO DAS TOCAS E DAS CHAMINÉS DE *UCA THAYERI*  
RATHBUN, 1900 (CRUSTACEA, OCYPODIDAE) NO MANGUEZAL DO RIO  
DAS GARÇAS, BAÍA DE GUARATUBA, PARANÁ**

CURITIBA

2013

THAÍS FERNANDA MORETO

**FORMA E FUNÇÃO DAS TOCAS E DAS CHAMINÉS DE *UCA THAYERI*  
RATHBUN, 1900 (CRUSTACEA, OCYPODIDAE) NO MANGUEZAL DO RIO  
DAS GARÇAS, BAÍA DE GUARATUBA, PARANÁ**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas área de concentração Zoologia. Orientadora: Dra. Setuko Masunari

CURITIBA

2013



Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação Zoologia



## TERMO DE APROVAÇÃO

*THAÍS FERNANDA MORETO*

### **“Forma e Função das Tocas e das Chaminés de *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea, Ocypodidae) no Manguezal do Rio das Garças, Baía de Guaratuba, Paraná”**

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas - Zoologia do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Banca Examinadora:

Professora Dra. SETUKO MASUNARI (Orientadora)

Professora Dra. TANIA MARCIA COSTA  
Membro Externo

Professora Dra. MARTA LUCIANE FISCHER  
Membro Interno

Curitiba, 25 de Fevereiro de 2013

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia/UFPR  
Setor de Ciências Biológicas - Departamento de Zoologia  
Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná  
Telefone/FAX +55 (0\*\*41) 3361-1641

“Dedico este trabalho aos meus pais e irmãos, Gelço, Juscinéia, Jéferson e Laís, pelo apoio, amor e compreensão; a minha avó Rita, pelas orações e exemplo de sabedoria; e aos demais familiares e amigos pelo auxílio fundamental para a conclusão desta etapa em minha vida.”

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela companhia durante toda minha caminhada. Pela força nos momentos difíceis e pelas graças concedidas.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Setuko Masunari pela orientação, auxílio e conhecimentos transmitidos.

À Capes pela bolsa concedida durante todo período do curso.

Ao Programa de Pós Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná pela estrutura oferecida durante o período do curso.

Ao IBAMA pela concessão da licença de coleta.

Ao diretor do Sistema Meteorológico do Estado do Paraná (SIMEPAR) pelos dados de temperatura média mensal do ar e pluviosidade.

Aos meus pais, Gelço e Juscinéia, que me deram a vida e me ensinaram a vivê-la com dignidade.

À minha avó Rita, pelas orações, pelo exemplo de caráter e luta.

Aos meus irmãos, Jéferson e Laís, pelo amor e por estarem sempre ao meu lado.

Aos amigos de laboratório, André Trevisan, Mariana Baptista Lacerda, Murilo Zanetti Marochi, Paola Macedo e Salise Brandt Martins pela amizade, apoio e por todas as discussões e ajudas concedidas, as quais foram fundamentais para o aprimoramento deste trabalho.

Aos amigos da turma de mestrado, em especial Renata, Carol, Ariane e Gustavo pela força e companheirismo durante esta caminhada.

A todos os demais colegas, professores e funcionários do departamento que direta ou indiretamente contribuíram para a execução desse trabalho.

Muito obrigada a todos!

*“Se você quer construir um navio, não chame as pessoas para juntar madeira ou atribua-lhes tarefas e trabalho, mas sim ensine-os a desejar a infinita imensidão do oceano”.*

Antoine de Saint-Exupery

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	viii
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	x
<b>LISTA DE QUADROS</b> .....	xi
<b>RESUMO</b> .....	12
<b>ABSTRACT</b> .....	13
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	14
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	19
2.1 ÁREA DE ESTUDO .....	19
2.2 VARIÁVEIS ABIÓTICAS .....	20
2.3 VARIÁVEIS BIÓTICAS E COMPORTAMENTAIS .....	20
2.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	26
<b>3. RESULTADOS</b> .....	29
3.1 VARIÁVEIS ABIÓTICAS .....	29
3.2 VARIÁVEIS BIÓTICAS E COMPORTAMENTAIS .....	32
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	53
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	66
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	67

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Baía de Guaratuba. Fotografia de satélite de 18/IV/1996 fornecida pela Intersat para a Engefoto. O ponto vermelho representa o local relativo de coleta dentro do manguezal do Rio das Garças..... 20
- Figura 2.** Experimento em campo. Seleção de tocas com e sem chaminé para refúgio dos caranguejos. Disposição dos quadrados transparentes, com a toca no centro dos mesmos. A: quadrado circundando uma toca com chaminé (ensaio 1). B: quadrado circundando uma toca sem chaminé (ensaio 2)..... 21
- Figura 3.** Experimento em campo. A influência das raízes de mangue na construção de tocas. Terrário contendo raízes artificiais (palitos de madeira) na metade esquerda e solo lamoso isento de estruturas na metade direita..... 23
- Figura 4.** Nomenclatura da morfologia da toca de *Uca thayeri*. DT, diâmetro de abertura da toca; VT, volume da toca; CTT, comprimento total da toca; CCC, comprimento com a curvatura; LH, largura horizontal; DC, diâmetro da câmara. Baseado em Lim & Diong, 2003..... 26
- Figura 5.** Manguezal do Rio das Garças. Temperaturas do ar e da água nos dias de coleta e das médias mensais do ar na região de Guaratuba (SIMEPAR, 2012)..... 29
- Figura 6.** Manguezal do Rio das Garças. Precipitação média mensal da região de Guaratuba (SIMEPAR, 2012) e das salinidades da água do rio nos dias de coleta..... 30
- Figura 7.** Manguezal do Rio das Garças. Salinidade da água do rio e da água contida no interior das tocas de *Uca thayeri* durante o período de estudo..... 31
- Figura 8.** Manguezal do Rio das Garças. Temperatura mensal do solo na superfície, 10 cm e 20 cm de profundidade durante o período de estudo..... 32
- Figura 9.** *Uca thayeri*. Depósito irregular de sedimento construído por macho..... 34
- Figura 10.** *Uca thayeri*. A: Toca construída por fêmea durante experimento em laboratório. B: Posição da toca construída por macho durante escavação..... 36



**Figura 11.** *Uca thayeri*. Correlação entre as dimensões das chaminés e a largura da carapaça dos respectivos caranguejos ocupantes. A. Altura. B. Diâmetro interno. C. Diâmetro externo..... 38

**Figura 12.** *Uca thayeri*. Número de tocas com chaminés nas três faixas de amostragem durante o período de estudo..... 39

**Figura 13.** *Uca thayeri*. Variações de formatos das tocas classificadas como em espiral..... 47

**Figura 14.** *Uca thayeri*. Correlação entre o volume e o comprimento total das tocas providas de chaminé..... 50

**Figura 15.** *Uca thayeri*. Análise discriminante das tocas em forma de espiral, vírgula e bastão..... 52

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** *Uca thayeri*. Número de machos e fêmeas que se adentraram e daqueles que não o fizeram em tocas com chaminé e sem chaminé..... 33
- Tabela 2.** *Uca thayeri*. Número de machos e fêmeas que construíram chaminés em condições de laboratório..... 33
- Tabela 3.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das chaminés construídas por machos, fêmeas e fêmeas ovígeras em campo. Letras iguais não indicam diferença significativa ( $p > 0,05$ )..... 34
- Tabela 4.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas (DE, DI e AL) mensuradas durante o período de estudo. Letras iguais entre os meses não apontam diferenças significativas ( $p > 0,05$ )..... 41
- Tabela 5.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas (DE, DI e AL) mensuradas durante o período de estudo entre as faixas de amostragem. ns, não significativo ( $p > 0,05$ )..... 41
- Tabela 6.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas (DE, DI e AL) mensuradas durante o período de estudo entre as faixas de amostragem. Letras iguais entre os meses de uma mesma faixa não apontam diferença significativa ( $p > 0,05$ ). ns, sem diferença em todos os meses na faixa ( $p > 0,05$ )..... 44
- Tabela 7.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas durante os períodos mais frios (maio a setembro) e mais quentes (outubro a janeiro) nas diferentes faixas de amostragem. Letras minúsculas iguais entre as faixas não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ) e letras maiúsculas iguais entre os períodos de uma mesma faixa não diferem significativamente ( $p > 0,05$ )..... 43
- Tabela 8.** *Uca thayeri*. Classes de comprimento total dos moldes das tocas providas de chaminé e sexo do respectivo ocupante registrados durante o período de estudo..... 49

## LISTA DE QUADROS

**Quadro 1.** Formas básicas do espaço interno das tocas com chaminés registradas neste estudo. ♀ = moldes com fêmeas; ♂ = moldes com machos; x = moldes com caranguejos cujo sexo não foi determinado; ♀♀ = presença de fêmeas ovíferas; câm = presença de tocas com câmaras terminais..... 46

## RESUMO

**Forma e função das tocas e das chaminés de *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea, Ocypodidae) no manguezal do Rio das Garças, Baía de Guaratuba, Paraná.** Uma descrição da forma e da função das chaminés e das tocas do chama-maré *Uca thayeri* foi realizada no manguezal do Rio das Garças, Baía de Guaratuba, PR. Experimentos em campo com liberações de machos e fêmeas em quadrados plásticos contendo tocas com e sem chaminés foram realizados para determinar o papel das mesmas. Em laboratório, foi observado o construtor das chaminés, se macho ou fêmea e, a influência das raízes dos mangues na construção das tocas. Para estudar a morfometria das chaminés, trabalhos de campo foram realizados mensalmente em uma área do manguezal, de abril/2011 a março/2012. A área estabelecida foi dividida em três faixas paralelas à margem do rio: externa (próxima da água), intermediária e interna; e as chaminés encontradas em cada faixa foram medidas quanto à sua altura (AL), diâmetro externo (DE) e diâmetro interno (DI) da abertura. Paralelamente ao estudo da morfometria das chaminés, em outra área do manguezal, as tocas com chaminé tiveram a sua morfologia interna moldada com parafina. De um total de 30 machos e 30 fêmeas utilizados nos experimentos, 28 machos e 26 fêmeas não ocuparam as tocas providas de chaminé, indicando que as chaminés atuam na proteção da toca contra caranguejos intrusos. Ambos os sexos são capazes de construir chaminés nas suas tocas, no entanto as fêmeas as constroem em maior proporção do que os machos e as fazem significativamente mais altas e com menores DE. A construção das tocas pela espécie foi significativamente associada a elementos estruturais (borda do terrário ou raízes artificiais=palitos de madeira) nos experimentos em laboratório, sugerindo que a espécie escava suas tocas próximas às raízes a fim de ganhar apoio estrutural. Foram medidas 602 chaminés durante o período de estudo, as quais apresentaram, em média, as maiores dimensões de DI e AL durante o período mais quente do ano (outubro a janeiro), sugerindo uma íntima associação entre estas estruturas e o período reprodutivo da espécie. Entretanto, não houve diferença significativa no número de tocas com chaminés entre as três faixas analisadas. As dimensões de DE, DI e AL das chaminés foram significativamente correlacionadas com a largura da carapaça dos caranguejos ocupantes. Foram obtidos moldes de 118 tocas, os quais foram agrupados em oito formatos distintos: espiral, vírgula, bastão (curto e longo), J, L, Y, Y invertido e paralelo ao substrato. O tamanho destes moldes (comprimento) e os seus formatos permitiram identificar dois períodos no ano: o primeiro nos meses frios (junho a setembro) caracterizado pela ocorrência de tocas curtas e em forma de bastão, as quais provavelmente tratam-se de tocas batumadas; e o segundo nos meses mais quentes (outubro a maio), caracterizado por tocas longas e integralmente abertas, o que deve estar relacionado com a interação mais dinâmica entre a toca e a superfície do solo com atividades de alimentação e reprodução.

**Palavras-chave:** chama-maré, comportamento do caranguejo, distribuição temporal.

## ABSTRACT

**Form and function of the burrows and the chimneys of the *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea, Ocypodidae) in the mangrove of Rio das Garças, Guaratuba Bay, Parana State.** A description of the form and function of the chimneys and the burrows of the fiddler crab *Uca thayeri* was performed in the mangrove of Rio das Garças, Guaratuba Bay, Paraná State. Field experiments releasing male and female crabs inside a plastic squares that limited an area containing two burrows (one provided with chimneys and other without this ornament) were realized in order to determine the role of the chimneys. In the laboratory, it was observed the builder of chimneys, whether male or female, and the influence of mangrove roots on the final form of burrows. For the survey of the chimney morphometry, field work was conducted monthly in a mangrove area from april/2011 to march/2012. The established area was divided into three belts parallel to the river: external (near the river water), intermediate and internal, and the chimneys found in each belt were measured for their height (AL), external diameter (DE) and internal diameter (DI). In another area of the mangrove, the burrows with chimney had their internal morphology molded with paraffin. From a total of 30 males and 30 females, 28 males and 26 females did not occupy burrows with chimney, indicating that chimneys act as a protection against intruder's crabs. Both sexes are able to build chimneys around their burrows, but females build most frequently and in significantly higher (AL) and lower DE than males. The construction of burrows was significantly associated with structural elements (walls of the terrarium or artificial root =chopsticks) in the laboratory experiments, suggesting that the species dig their burrows near to roots in order to get structural support. A total of 602 chimneys were measured during the study, whose dimensions of DI and AL were highest during the warm period of the year (October to January), suggesting a close association between these structures and the reproductive period of the species. However, no significant difference in the number of burrows with chimneys between the three belts was found. The dimensions of the chimneys were positively correlated with the carapace width of owner crabs. A total of 118 molds of internal architecture of burrow were obtained, which were grouped in eight distinct forms: spiral, rod-shaped (short and long), J, L, Y, Y inverted and parallel to the substrate. In cold months (June to September) burrows were shorter and rod-shaped, which probably consisted of closed burrows. On the other hand, in the warmer months (October to May) burrows are longer and fully open, which should be related with dynamic interaction of crabs between the soil surface and the activities of feeding and reproduction.

**Key words:** fiddler crab, crab behavior, temporal distribution.

## 1. INTRODUÇÃO

Os caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 são caracterizados por um forte dimorfismo sexual e evidente assimetria dos quelípodos dos machos. Estes apresentam um dos quelípodos bastante desenvolvido, o qual é utilizado no processo de corte, comportamento agonístico e defesa do território; o quelípodo menor é utilizado na alimentação. As fêmeas destes caranguejos possuem ambos os quelípodos pequenos e simétricos (semelhantes ao quelípodo menor dos machos), os quais se prestam às atividades alimentares (Crane, 1975). Nos países estrangeiros, estes caranguejos são popularmente conhecidos como “violinistas”, devido aos movimentos de aceno para frente e para trás com o quelípodo maior, lembrando um violinista executando uma música, e no Brasil são conhecidos como “chama-marés”, onde o movimento é interpretado como um sinal para provocar a subida da maré (Masunari & Swiech-Ayoub, 2003).

Atualmente, há 97 espécies de *Uca* descritas em todo o mundo (Rosenberg, 2001), as quais estão distribuídas na zona entremarés de estuários de clima tropical, subtropical e temperado. São animais geralmente de hábitos diurnos e ativos durante a maré baixa (Crane, 1975), realizando a maioria das suas atividades (alimentação, construção de tocas e corte) durante este período. Durante as marés altas, os caranguejos permanecem em suas tocas que são fechadas com lama (Christy, 1982; Wolfrath, 1992; Weis & Weis, 2004).

Crane (1975) classificou os caranguejos *Uca* em dois grupos, com base na distância entre os pedúnculos oculares e com base nos padrões

reprodutivos, envolvendo a utilização de tocas: espécies de “frente larga” e espécies de “frente estreita”.

As espécies de *Uca* conceituadas como “frente larga” são frequentemente encontradas na América e se acasalam no interior da toca dos machos. Desta forma, os machos cortejam, constroem ornamentações nas tocas e as defendem usando sinais visuais e acústicos complexos durante o período reprodutivo, o qual coincide com a receptividade das fêmeas. O sistema de acasalamento é baseado em recursos, e as fêmeas selecionam os machos com base na qualidade da sua toca. Estas fêmeas produzem grandes massas de ovos, que são incubados dentro da toca do macho por um período de aproximadamente 11 a 14 dias, durante o qual, interrompem a alimentação. As espécies de “frente estreita” ocorrem na região do Indo-Pacífico, com fêmeas ocupando e defendendo suas próprias tocas, as quais são utilizadas como local de abrigo e de reprodução, sendo a cópula rápida e realizada na superfície do solo. O sistema de acasalamento não é baseado em recursos, uma vez que as fêmeas exigem dos machos somente os espermatozoides para fertilizar os seus óvulos. Desta forma, os machos apresentam sinais visuais relativamente simples, utilizados com maior frequência em contextos agonísticos. As fêmeas produzem pequenas massas de ovos que ficam cobertos pelo abdômen e durante este período não interrompem a atividade alimentar (Crane, 1975; Christy, 1982; Salmon, 1987; Christy & Salmon, 1991).

As tocas dos caranguejos *Uca* são consideradas locais de refúgio e proteção contra predadores e adversidades ambientais, sendo também utilizadas durante o processo de muda, acasalamento e incubação dos ovos, quando os animais se encontram em estado vulnerável (Crane, 1975; Wolfrath,

1992). As fêmeas escavam suas tocas utilizando as pernas ambulatórias de ambos os lados do corpo, enquanto os machos as escavam somente com as pernas ambulatórias do lado do menor quelípodo. Este processo de escavação ajuda a promover a drenagem, oxidação, bioturbação e reciclagem dos nutrientes do sedimento (Wolfrath, 1992). Todo material resultante desta ação é carregado para fora do canal da toca, e depois depositado na superfície em forma de bolas de escavação, podendo estas ser ou não empilhadas na forma de estruturas ornamentais (Crane, 1975).

Crane (1975) descreveu três tipos de ornamentação na abertura das tocas: (1) chaminés que são construções esporádicas e semelhantes a um cilindro aberto circundando a abertura da toca, encontradas em 11 espécies de *Uca*: *Uca chlorophthalmus* Milne-Edwards, 1852, *Uca thayeri* Rathbun, 1900, *Uca cumulanta* Crane, 1943, *Uca stenodactylus* Milne-Edwards & Lucas, 1843, *Uca arcuata* De Han, 1835, *Uca coarctata* Milne-Edwards, 1852, *Uca dussumieri* Milne-Edwards, 1852, *Uca forcipata* Adams & White, 1848, *Uca urvillei* Milne-Edwards, 1852, *Uca vocator* Herbst, 1804 e *Uca tetragonon* Herbst, 1790, (2) pilares que são estruturas construídas com porções de sedimento empilhadas num dos lados da toca: *Uca beebei* Crane, 1941 e (3) capuzes que são arqueadas, com uma concavidade num dos lados da abertura da toca e construídos por machos de *Uca cumulanta* Crane, 1943, *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898, *Uca musica terpsichores* Crane, 1941, *Uca minax* Le Conte, 1855 e *Uca pugnax* Smith, 1870.

Depois de Crane (1975), mais onze espécies foram descritas como construtoras de ornamentações na abertura da toca: (1) chaminés, *Uca elegans* George & Jones (George & Jones, 1982), *Uca formosensis* Rathbun,



1921 (Shih et al., 2005), *Uca galapagensis* Rathbun, 1902 (Von Hagen, 1968), *Uca paradussumieri* Bott, 1973 (Ng & Sivasothi, 1999) e *Uca subcylindrica* Stimpson, 1859 (Thurman, 1984). (2) pilares, *Uca dorotheae* Crane, 1968 (Von Hagen, 1968), *Uca lactea*, De Haan, 1835 (Yamaguchi, 1971), *Uca latimanus* Rathbun, 1893 (Zucker, 1981) e (3) capuzes, *Uca musica* Rathbun, 1914 (Zucker, 1974), *Uca pugilator* Bosc, 1802 (Christy, 1982) e *Uca tangeri* Eydoux, 1835 (Müller, 1983).

Das 27 espécies de *Uca* consideradas construtoras de estruturas ornamentais na entrada das tocas, somente quatro são registradas no Brasil: *Uca cumulanta*, *Uca leptodactyla*, *Uca vocator* e *Uca thayeri* (Crane, 1975; Melo, 1996).

*Uca thayeri* é considerada uma espécie que possui frente de largura moderada, pois apresenta tanto características de espécies de “frente estreita” (comportamento e ecologia), como características de espécies de “frente larga” (fisiologia reprodutiva) (Salmon, 1987). Está confinada à região tropical e subtropical das Américas, sendo registrada na Flórida, Golfo do México, Antilhas, Guatemala, Panamá, Venezuela e no Brasil, desde o litoral do Maranhão até o estado de Santa Catarina. Habitam exclusivamente sedimentos lodosos e ocorrem preferencialmente em áreas sombreadas, onde desenvolvem a escavação de tocas (Crane, 1975; Melo, 1996).

Externamente, as tocas desta espécie podem apresentar ornamentações do tipo chaminé. As únicas informações publicadas sobre estas chaminés faziam parte de uma breve nota de Crane (1975) e Salmon (1987) que as relataram como construções resultantes, aparentemente, somente do trabalho de fêmeas reprodutivamente maduras. Recentemente, Gusmão-Junior

et al. (2012), observaram machos e fêmeas ocupando tocas com chaminés em campo. No entanto, resultados de laboratório sugerem que as chaminés construídas por machos sejam, provavelmente, resultado da deposição de pelotas de lama durante a construção da toca, e que somente as fêmeas são capazes de construir chaminés de formatos bem elaborados e definidos.

Em algumas espécies, as chaminés tendem a ser construídas por uma determinada classe de tamanho ou sexo. Em *Uca formosensis*, as chaminés são construídas principalmente por machos e raramente por fêmeas. A função da chaminé, nesta espécie é esconder o escavador (macho), enquanto ele expande a sua toca para a fêmea, que fará uso desta durante a incubação dos ovos (Shih et al., 2005). Em *U. arcuata*, juvenis e adultos de ambos os sexos participam da construção de chaminés. Segundo Wada & Murata (2000), o valor adaptativo da sua construção, é reduzir as taxas de caranguejos intrusos, conferindo proteção ao caranguejo residente. Para *Uca thayeri*, Gusmão-Junior et al. (2012), relataram que além de uma possível função defensiva, a chaminé, provavelmente, também possa atuar na manutenção de condições internas na toca.

Estudos sobre *Uca thayeri* incluem trabalhos de Salmon, 1987; Kellmeyer & Salmon, 2001; Weaver & Salmon, 2002; Christopher et al., 2008; Costa et al., 2006 e Bezerra & Matthews-Cascon, 2007, quanto ao seu aspecto reprodutivo; de Costa & Negreiros-Fransozo, 2003, quanto a sua dinâmica populacional, de Negreiros-Fransozo et al., 2003, quanto ao seu crescimento alométrico e de Gusmão-Junior et al., 2012, quanto a morfologia e função das chaminés das tocas. No Estado do Paraná, somente Masunari (2006) realizou

um estudo sobre a distribuição e abundância de espécies do gênero *Uca*, dentre elas *Uca thayeri*.

O presente estudo tem como objetivo descrever a forma e a função das tocas e das chaminés de *Uca thayeri*, bem como a sua distribuição temporal na Baía de Guaratuba, Estado do Paraná.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

A Baía de Guaratuba (25°52'S; 48°39'W) é o segundo maior sistema estuarino do litoral paranaense, e está inclusa na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaratuba. Este complexo estuarino é formado por rios afluentes que nascem no primeiro planalto do Estado do Paraná e por dois rios litorâneos, Descoberto e Boguaçu (Maack, 1968). Comunica-se com o mar por uma abertura de aproximadamente 500 metros de largura e prolonga-se para dentro do continente por cerca de 15 km, ocupando uma área de aproximadamente 45 km<sup>2</sup> e sendo margeado por vegetação típica de mangue (Chaves & Vendel, 1997).

Fatores abióticos da água, como salinidade e temperatura, apresentam variações sazonais, com valores extremos de temperatura no verão (28°C) e no inverno (15°C) (Silva, 2007). A salinidade varia de 0 a 35, com valores mais elevados no inverno (Chaves & Vendel, 2001).

As amostragens do presente estudo foram realizadas no manguezal do Rio das Garças (25°53'25,2''S; 48°38'43,0''W), situado na porção sul da Baía de Guaratuba (Fig. 1), nas imediações do Rio Boguaçu. A vegetação deste local é dominada por *Laguncularia racemosa* e o solo caracterizado como

lodoso e movediço, típico de manguezal e sempre sombreado pelas copas dos arbustos.



**Figura 1.** Baía de Guaratuba. Fotografia de satélite de 18/IV/1996 fornecida pela Intersat para a Engefoto. O ponto vermelho representa o local relativo de coleta dentro do manguezal do Rio das Garças.

## 2.2 VARIÁVEIS ABIÓTICAS

Medidas pontuais foram obtidas assim que se chegava a campo mensalmente das seguintes variáveis abióticas: temperatura do ar e da água do Rio das Garças com um termômetro de mercúrio, salinidade da água do rio e da água presente na toca com um refratômetro manual e temperatura do solo na superfície, a 10 e 20 cm de profundidade com um termômetro de solo. Dados de temperatura média do ar e de precipitação da região de Guaratuba foram obtidos junto ao SIMEPAR.

## 2.3 VARIÁVEIS BIÓTICAS E COMPORTAMENTAIS

### 2.3.1 Experimento em campo: seleção de tocas com e sem chaminé para refúgio dos caranguejos

Para testar se caranguejos (machos e fêmeas) seriam mais propensos a se aproximarem e entrarem em tocas com ou sem chaminés, experimentos em campo foram conduzidos em janeiro, fevereiro e março de 2012 (meses correspondentes ao verão), quando os animais estão em maior atividade fora das tocas. Para tanto, 60 caranguejos foram capturados manualmente do habitat natural e mantidos individualmente em baldes contendo um pouco de lodo e serrapilheira. Um quadrado de plástico transparente de 20 cm de lado e 8 cm de altura foi cravado levemente sobre o solo, de tal modo que ele contivesse uma toca provida de chaminé (ensaio 1) ou não (ensaio 2). Os quadrados foram dispostos de modo que a toca sempre permanecesse no seu centro (Fig. 2).



**Figura 2.** Experimento em campo. Seleção de tocas com e sem chaminé para refúgio dos caranguejos. Disposição dos quadrados transparentes, com a toca no centro dos mesmos. A: quadrado circundando uma toca com chaminé (ensaio 1). B: quadrado circundando uma toca sem chaminé (ensaio 2).

Os caranguejos foram liberados individualmente em um dos vértices do quadrado, para que a distância a percorrer até a toca (no centro) fosse sempre a mesma para todos. Foi utilizado o mesmo caranguejo para a dupla de ensaios (com chaminé e sem chaminé). No caso do caranguejo entrar na toca durante o primeiro ensaio, ele era novamente capturado para a liberação no segundo. As liberações foram realizadas com 30 machos e 30 fêmeas, sendo

cada liberação realizada em uma toca diferente e tendo estabelecido o tempo limite para a localização e penetração na toca de 2 minutos e 30 segundos; caso o animal permanecesse inativo neste período de tempo, o julgamento era encerrado e o animal devolvido para a natureza.

### **2.3.2 Experimento em laboratório: reconhecimento do sexo do caranguejo construtor da chaminé**

Para determinar o construtor da chaminé de uma toca, em dezembro/2011 e janeiro/2012, sete machos e sete fêmeas de *Uca thayeri* foram mantidos em três terrários (50 x 30 x 30 cm) contendo 15 cm de profundidade de lodo trazido do local de coleta. Foram realizados três tratamentos em cada mês: o primeiro contendo somente machos (n=5), o segundo contendo somente fêmeas (n=5) e o terceiro contendo machos (n=2) e fêmeas (n=2), totalizando 14 machos e 14 fêmeas analisados. No terceiro tratamento, o sexo do caranguejo construtor da chaminé foi determinado através da observação do ocupante da toca, já que não foi possível a observação do ato da construção.

### **2.3.3 Experimento em laboratório: a influência da presença de elementos estruturais na construção de tocas**

Para testar a hipótese de que caranguejos (machos e fêmeas) têm preferência em construir tocas próximas às estruturas compactadas, a fim de obter apoio estrutural, foram realizados experimentos em laboratório em setembro/2012 simulando solos naturais de manguezais com áreas providas de raízes e isentas das mesmas. Para tanto, foram utilizados três terrários (50 x

30 x 30 cm) contendo no fundo 15 cm de profundidade de solo lodoso trazido do local de coleta. Em uma das metades de cada terrário foram fincados palitos de madeiras simulando raízes de mangue do ambiente natural (cada raíz foi composta por três pares de palitos amarrados); a outra metade ficou livre destas estruturas. Dez caranguejos foram liberados no centro de cada terrário, de modo que, todos tivessem a mesma distância a percorrer até a metade escolhida (com raízes ou sem raízes artificiais). Após cinco dias (tempo suficiente para estabilização dos caranguejos nos terrários e construção das tocas), foi verificada a posição das tocas construídas (próxima às raízes artificiais ou às paredes do terrário ou na metade livre de tais estruturas) e as mesmas moldadas com parafina aquecida, conforme metodologia usada em campo (v. pág. 24). Foram utilizadas ainda para testar esta hipótese, as tocas construídas durante o experimento sobre o sexo do construtor da chaminé, realizado em janeiro/2012; nesta observação, os terrários não foram supridos com raízes artificiais, mas foram consideradas tocas construídas próximas às paredes ou no centro do terrário.



**Figura 3.** Experimento em laboratório. A influência das raízes de mangue na construção de tocas. Terrário contendo raízes artificiais (palitos de madeira) na metade esquerda e solo lamoso isento de estruturas na metade direita.

#### **2.3.4 Relação entre as dimensões da chaminé das tocas e a largura da carapaça dos caranguejos ocupantes**

Para a análise da relação entre o tamanho da chaminé das tocas e o tamanho do caranguejo, foram utilizados dados coletados durante novembro de 2007 e janeiro de 2008. As chaminés foram medidas quanto ao seu diâmetro externo de abertura (DE), diâmetro interno de abertura (DI) e altura da chaminé (AL). Após realizada a morfometria da chaminé, a toca foi inspecionada e o caranguejo ocupante da mesma teve o sexo reconhecido e a largura da carapaça (LC) medida com um paquímetro manual (precisão de 0,02 mm). Após este processo, os animais foram devolvidos ao ambiente de origem. As medidas das tocas sem ocupante foram descartadas.

#### **2.3.5 Flutuação anual do número de tocas com chaminés e flutuação temporal e espacial da forma das chaminés**

Uma área de cerca de 3 x 3 m foi estabelecida como local de estudo no interior do manguezal do Rio das Garças, a qual foi dividida em três faixas de 1 x 3 m paralelas à margem do rio: faixa externa (próxima à margem do rio), faixa intermediária e faixa interna. Tais faixas permaneceram fixas durante todo o período de estudo, onde as contagens e o estudo da morfometria das tocas com chaminés foram realizados, mensalmente, de abril de 2011 a março de 2012, durante as marés de sizígia. As chaminés foram medidas com auxílio de um paquímetro manual (precisão de 0,02 mm), no seu diâmetro externo da abertura (DE), diâmetro interno da abertura (DI) e altura da chaminé (AL).

#### **2.3.6 Morfologia interna das tocas com chaminés**



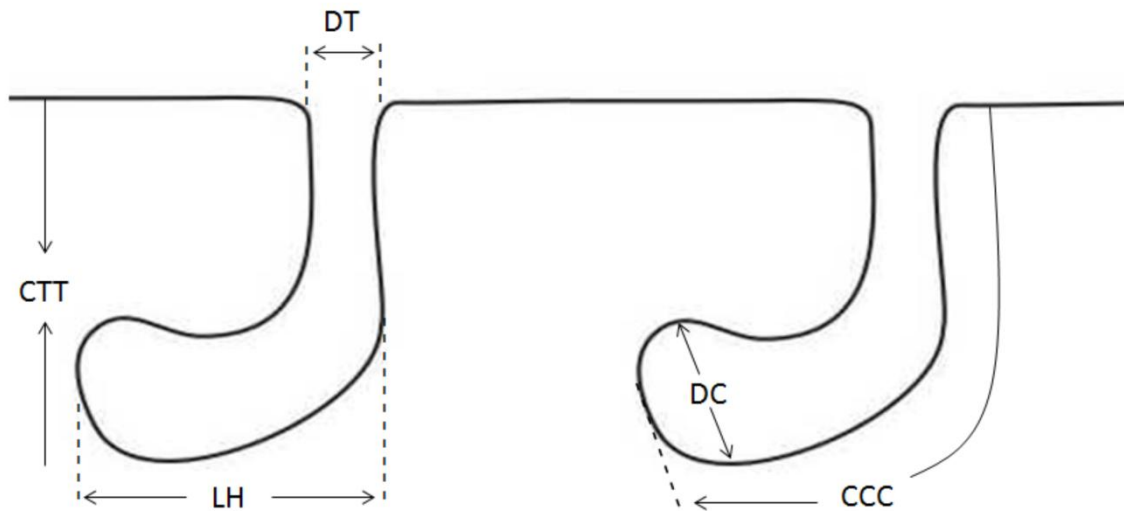
A morfologia interna das tocas foi analisada numa segunda área do manguezal do Rio das Garças, próxima ao local do estudo da morfologia externa das chaminés. No período de abril a setembro de 2011, dez tocas com chaminés foram escolhidas aleatoriamente e moldadas, enquanto de outubro de 2011 a março de 2012, passou-se a moldar 12 tocas com chaminés para análise da sua morfologia interna, das quais quatro em cada uma das faixas externa, intermediária e interna. Esta mudança na metodologia foi determinada para a análise de possíveis diferenças na morfologia interna das tocas entre as diferentes faixas de amostragem.

Cada toca escolhida para moldar foi identificada com um número e a morfometria realizada (DE, DI e AL). Em seguida, a água contida no interior de cada toca foi esgotada com uma pipeta Pasteur, e a toca preenchida com parafina liquefeita por aquecimento. Após o resfriamento da parafina que levou de 10-20 minutos, os moldes das tocas já solidificados foram cuidadosamente removidos do substrato com uma pá de jardinagem. Após, os moldes foram lavados em água corrente e medidos em laboratório.

Os caranguejos que tiveram suas tocas moldadas foram identificados quanto ao sexo previamente ao preenchimento com parafina ou posteriormente em laboratório, em caso do animal ter sido incorporado no molde de parafina.

Dependendo do formato do molde da toca, até cinco parâmetros puderam ser mensurados: (1) diâmetro de abertura da toca (DT) (já mensurado em campo), (2) comprimento total da toca (CTT) (considerando a chaminé como parte da toca), (3) comprimento com a curvatura (CCC), (4) largura horizontal (LH) e (5) diâmetro da câmara (DC) (região mais alargada da toca)

(Fig. 4). Além destas medidas, o volume das tocas (VT) foi tomado pelo método de deslocamento do líquido.



**Figura 4.** Nomenclatura da morfologia da toca de *Uca thayeri*. DT, diâmetro de abertura da toca; VT, volume da toca; CTT, comprimento total da toca; CCC, comprimento com a curvatura; LH, largura horizontal; DC, diâmetro da câmara. Baseado em Lim & Diong, 2003.

### 2.3.7 Morfologia interna das tocas sem chaminés

A morfologia interna das tocas sem chaminés foi realizada na mesma área do item 2.3.7. Os moldes destas tocas (n=27) foram obtidos em setembro/2012. Os procedimentos de campo e de morfometria foram realizados conforme metodologia já descrita acima.

## 2.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As variáveis abióticas de salinidade (da água do Rio e da água da toca) e de temperatura do solo (nas diferentes profundidades) foram testadas quanto à normalidade através do teste de Kolmogorov-Smirnov e foram normais, desta forma cada conjunto de dados foi analisado a partir da análise de variância unifatorial (ANOVA), com aplicação do teste “*a posteriori*” de Tukey nos casos de existências significativas ( $p < 0,05$ ).

Para comparação do número de caranguejos (machos e fêmeas) que entocaram ou não em tocas com chaminés e sem chaminés foi realizado o teste G (Williams) ( $p < 0,01$ ). A comparação do tempo gasto por machos e fêmeas para entrar nestas tocas foi realizado através do teste t ( $p < 0,05$ ).

As medidas das chaminés das tocas (DE, DI e AL) construídas por machos e fêmeas em laboratório, juntamente com os dados das chaminés de caranguejos observados em novembro/2007 e janeiro/2008 apresentaram normalidade e foram comparados estatisticamente a partir da análise de variância unifatorial (ANOVA). Nos casos de existência de diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) foi realizado o teste “*a posteriori*” de Tukey. Este mesmo teste foi utilizado para comparar o número de tocas construídas próximas a elementos estruturais ou distantes destes.

Para avaliar a relação entre o DE, DI e AL das chaminés das tocas com a largura da carapaça (LC – mm) de machos e fêmeas de *Uca thayeri* foi utilizada a correlação de Spearman ( $p < 0,05$ ).

Para comparar a flutuação anual da abundância das tocas com chaminés e a abundância das chaminés entre as faixas de amostragem, os dados foram agrupados por estação do ano para garantir a sua replicabilidade, e foram analisados a partir do teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. No caso de existência de diferenças significativas ( $p < 0,05$ ), realizou-se o teste “*a posteriori*” de Dunn.

Para comparar a morfometria das chaminés entre os períodos frio e quente foi utilizado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido do teste “*a posteriori*” de Dunn, quando com diferenças significativas.

Para comparar a morfometria das chaminés ao longo do ano e entre as faixas de amostragem, as medidas de DE, DI e AL foram testadas quanto à normalidade através do teste de Kolmogorov-Smirnov. Os dados normais (DE e DI) foram analisados através da análise de variância unifatorial (ANOVA) e nos casos de existência de diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) foi realizado o teste “*a posteriori*” de Tukey. Na falta dos pressupostos de normalidade (AL), os dados foram analisados através do teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e as médias com diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) foram comparadas através do teste “*a posteriori*” de Dunn.

Somente os moldes das tocas em forma de espiral, bastão e vírgula foram utilizados nas análises estatísticas, por apresentarem um número considerável (33, 36 e 37, respectivamente). Os demais moldes (J, L, Y e paralela ao substrato) foram raros, o que impossibilitou as análises conjuntas; as tocas com estes formatos foram somente descritas. Também, apenas as medidas comuns a estes três formatos de tocas (espiral, bastão e vírgula) puderam ser analisadas estatisticamente, sendo elas: diâmetro de abertura da toca (DT), largura horizontal (LH) e comprimento total da toca (CTT). Como as medidas do CTT e da LH não apresentaram normalidade, as comparações foram realizadas através do teste não paramétrico de Kruskal-Wallis. Uma análise discriminante foi realizada visando discriminar os padrões de tocas.

A correlação entre o volume e o comprimento dos moldes das tocas foi realizada por meio da correlação de Spearman ( $p < 0,05$ ).

As medidas dos moldes de parafina obtidos nas três faixas de amostragem foram comparadas através do teste de Kruskal-Wallis com

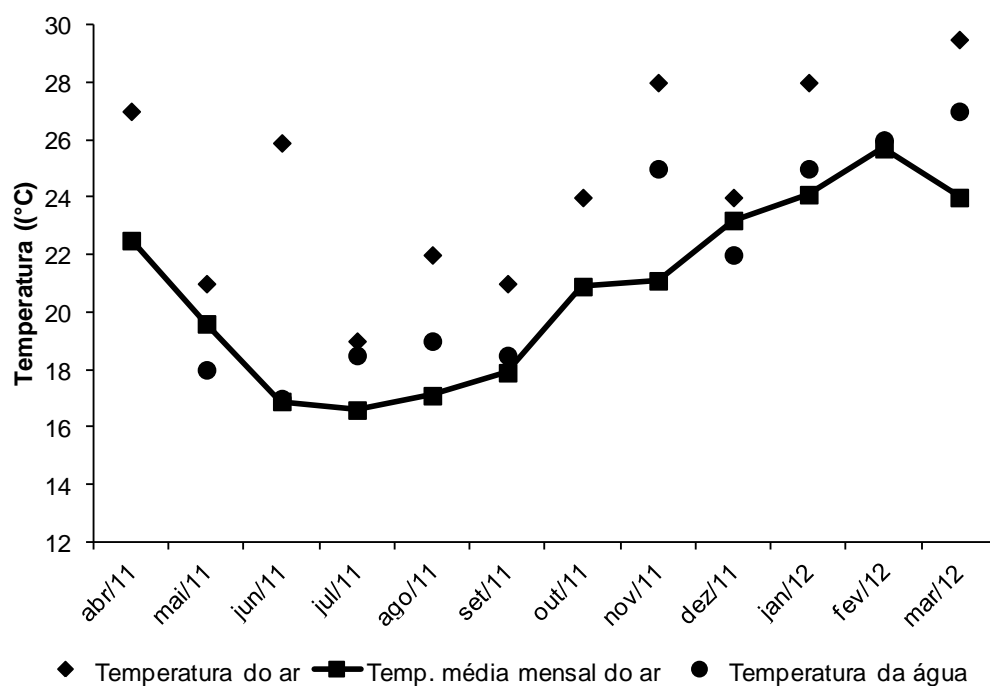
aplicação do teste “a posteriori” de Dunn, no caso de existência de diferenças significativas ( $p < 0,05$ ).

As análises foram realizadas no programa computacional BioEstat 5.0.

### 3. RESULTADOS

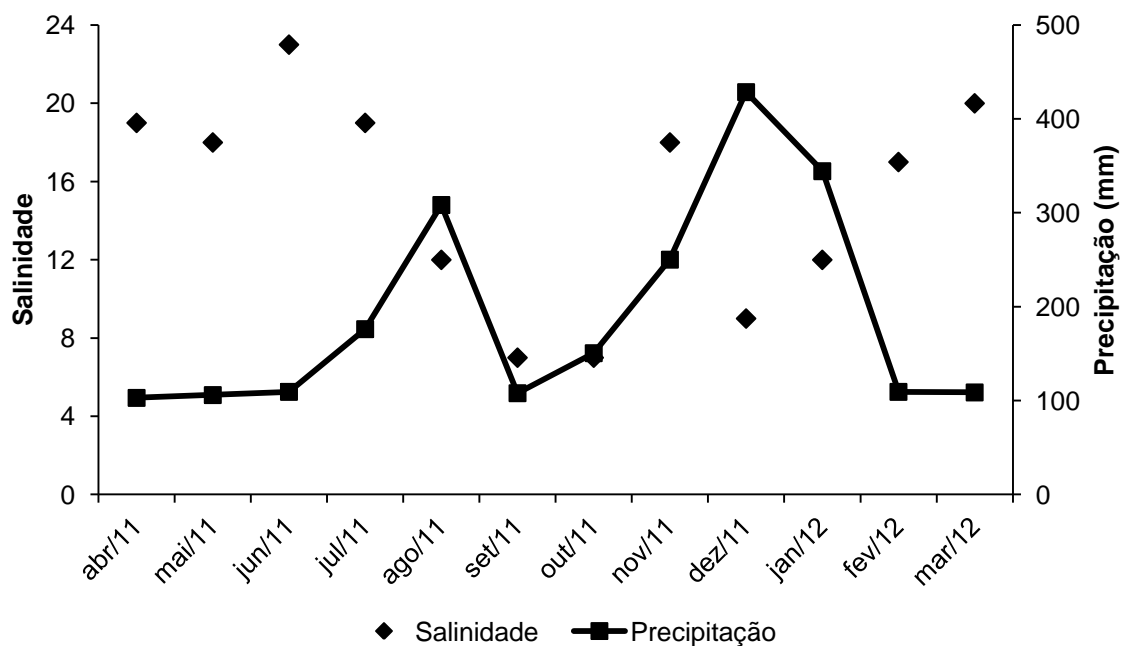
#### 3.1 VARIÁVEIS ABIÓTICAS

Os valores pontuais de temperatura do ar obtidos mensalmente durante o período de estudo oscilaram de 19,0°C (julho/2011) a 29,5°C (março/2012), enquanto os da água do Rio das Garças de 17,0°C (junho/2011) a 27,0°C (março/2012). Esses valores registrados em campo foram, na maioria, superiores às médias mensais do ar para a região de Guaratuba (SIMEPAR, 2012), que oscilaram de 16,6°C (julho/2011) a 25,8°C (fevereiro/2012) (Fig.5).



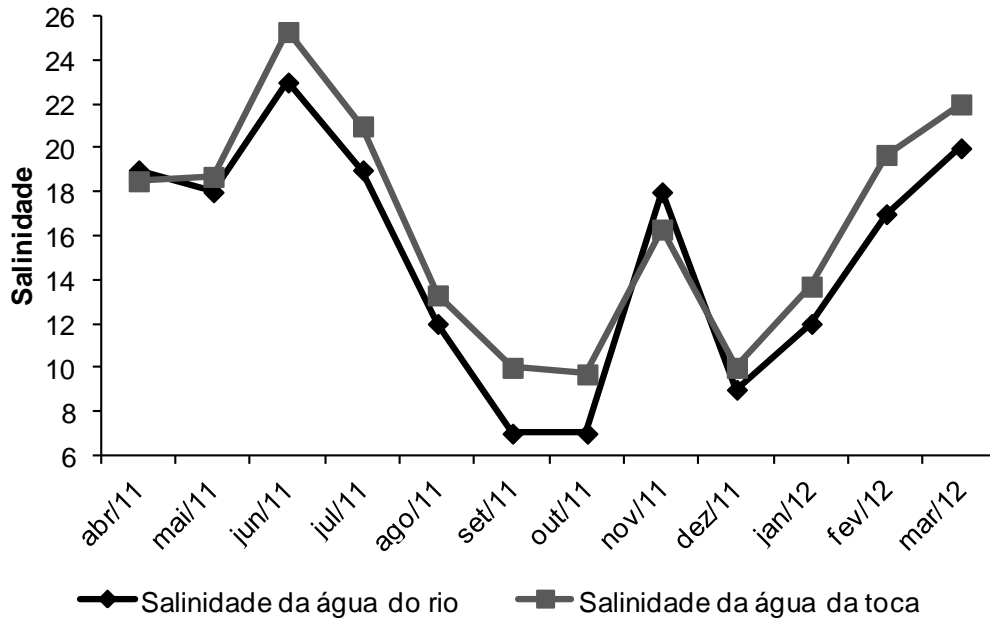
**Figura 5.** Manguezal do Rio das Garças. Temperaturas do ar e da água nos dias de coleta e das médias mensais do ar na região de Guaratuba (SIMEPAR, 2012).

A precipitação média mensal foi mínima em abril/2011 com 103,0 mm e máxima em dezembro/2011 com 428,6 mm (SIMEPAR, 2012). Por outro lado, a salinidade da água do rio variou de 7 (setembro e outubro/2011) a 23 (junho/2011), oscilando de modo inverso na maioria dos meses aos valores de precipitação (Fig. 6).



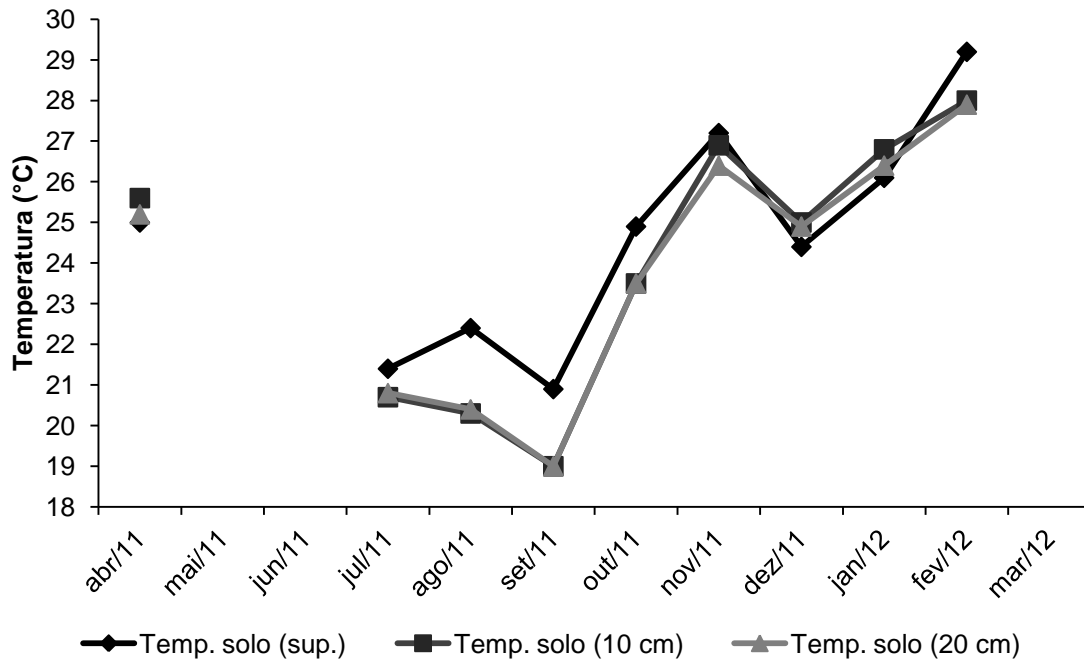
**Figura 6.** Manguezal do Rio das Garças. Precipitação média mensal da região de Guaratuba (SIMEPAR, 2012) e das salinidades da água do rio nos dias de coleta.

A salinidade da água contida no interior da toca variou de 9,7 em outubro/2011 a 25,3 em junho/2011. Com exceção de abril/2011 e novembro/2011, este parâmetro foi sempre pouco superior à salinidade da água do rio (Fig. 7), no entanto, sem diferença estatística significativa com a última ( $p > 0,05$ ). A oscilação anual de ambas as salinidades seguiu o mesmo padrão e não foram diferentes entre as estações do ano ( $p > 0,05$ ).



**Figura 7.** Manguezal do Rio das Garças. Salinidade da água do rio e da água contida no interior das tocas de *Uca thayeri* durante o período de estudo.

As temperaturas do solo não diferiram significativamente entre os três níveis de profundidade (superfície, 10 e 20 cm de profundidade) ( $p > 0,05$ ). Devido a esta falta de diferença significativa entre os dados, foi determinada e utilizada a temperatura do solo da superfície para as comparações e análises, a qual variou de 20,9°C em setembro/2011 a 29,2°C em fevereiro/2012 (Fig. 8). As temperaturas registradas durante os meses do inverno foram significativamente mais baixas do que àquelas registradas nas demais estações do ano ( $p < 0,05$ ).



**Figura 8.** Manguezal do Rio das Garças. Temperatura mensal do solo na superfície, 10 cm e 20 cm de profundidade durante o período de estudo.

## 3.2 VARIÁVEIS BIÓTICAS E COMPORTAMENTAIS

### 3.2.1 Experimento em campo: seleção de tocas com e sem chaminé para refúgio dos caranguejos

Caranguejos de ambos os sexos adentraram-se significativamente com maior frequência em tocas sem chaminé do que naquelas providas dela ( $p < 0,01$ ). De um total de 30 machos, 28 não entocaram naquelas com chaminé e apenas dois o fizeram e, nas tocas desprovidas de chaminé, 23 adentraram-se nas mesmas e apenas 7 não o fizeram ( $n=30$ ). Dentre as fêmeas, os números foram, respectivamente, 4 e 26 para as tocas providas de chaminé e, 26 e 4 para tocas sem chaminé (Tab. 1).



**Tabela 1.** *Uca thayeri*. Número de machos e fêmeas que se adentraram e daqueles que não o fizeram em tocas com chaminé e sem chaminé.

<b>Sexo</b>	<b>Chaminé</b>	<b>Entocados</b>	<b>Não entocados</b>	<b>Total analisado</b>	<b>Teste G (Willians)</b>
Macho	Presente	2	28	30	p < 0,01
	Ausente	23	7	30	p < 0,01
Fêmea	Presente	4	26	30	p < 0,01
	Ausente	26	4	30	p < 0,01

O tempo médio que os caranguejos levaram para localizar e entrar nas tocas sem chaminés foi significativamente menor para as fêmeas ( $31,88 \pm 20,95''$ ) do que para os machos ( $50,48 \pm 30,60''$ ) ( $p < 0,05$ ), enquanto que, em tocas com chaminés, o tempo médio dos machos ( $75,5 \pm 77,07''$ ) e das fêmeas ( $59,5 \pm 23,40''$ ) para realização desta atividade não diferiu significativamente ( $p > 0,05$ ).

### 3.2.2 Experimento em laboratório: reconhecimento do sexo do construtor da chaminé

Machos e fêmeas de *Uca thayeri* construíram chaminés em condições laboratoriais (Tab. 2).

**Tabela 2.** *Uca thayeri*. Número de machos e fêmeas que construíram chaminés em condições de laboratório.

<b>Terrário contendo</b>	<b>Número de caranguejos analisados</b>	<b>Número de chaminés construídas</b>
Somente fêmeas	10	8
Somente machos	10	1
Machos e fêmeas	4 e 4	0 e 3
<b>Total</b>	<b>28</b>	<b>12</b>

Entretanto, dos 14 machos analisados ( $LC = 20,85 \pm 1,34$  mm), somente um construiu chaminé na abertura da toca. Esta foi erguida cerca de 24 horas após a montagem do criadouro, apresentando 49,20 mm de DE, 24,46 mm de DI e 21,28 mm de AL. Das 14 fêmeas observadas ( $LC = 19,07 \pm 1,36$  mm), 11

construíram chaminés na entrada de suas tocas. O DE, DI e AL destas chaminés foram em média de  $40,16 \pm 2,12$  mm,  $20,33 \pm 1,30$  mm e  $24,42 \pm 2,92$  mm, respectivamente. Estes resultados, juntamente com os dados da morfometria das chaminés de machos, fêmeas e fêmeas ovígeras observados em campo em novembro/2007 e janeiro/2008 (Tab. 3), demonstram diferenças na morfologia entre as chaminés ocupadas por machos e fêmeas, e entre as chaminés ocupadas por machos e aquelas produzidas por fêmeas ovígeras: machos ocuparam chaminés mais baixas e com maiores DE, enquanto as fêmeas, principalmente as ovígeras, chaminés mais altas.

**Tabela 3.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das chaminés construídas por machos, fêmeas e fêmeas ovígeras em campo. Letras iguais não indicam diferença significativa ( $p > 0,05$ ).

Sexo	DE (Méd. $\pm$ D.P)	DI (Méd. $\pm$ D.P)	AL (Méd. $\pm$ D.P)	N	ANOVA
Macho	$46,02 \pm 6,48$	$20,86 \pm 2,49$	$21,53 \pm 4,87$	11	a
Fêmea	$43,36 \pm 4,92$	$19,65 \pm 2,06$	$23,32 \pm 6,97$	65	b
Fêmea ovígera	$43,39 \pm 4,55$	$20,07 \pm 2,17$	$27,44 \pm 8,56$	46	b

Além das chaminés, os machos de *Uca thayeri* também construíram em laboratório, depósitos irregulares de sedimento, os quais provavelmente foram amontoados de sedimento escavados durante a construção da toca (Fig. 9).



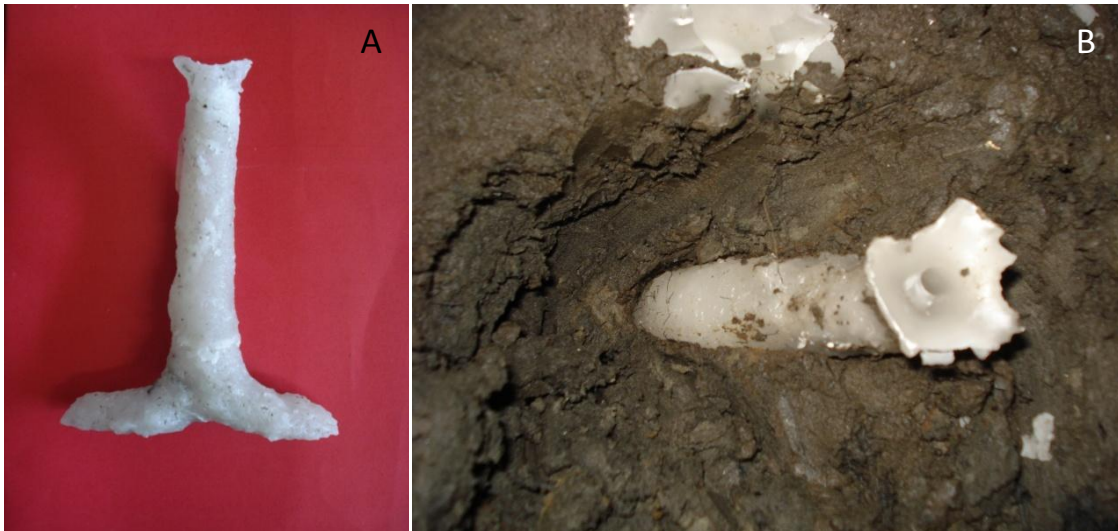
**Figura 9.** *Uca thayeri*. Depósito irregular de sedimento construído por macho.

### **3.2.3 Experimento em laboratório: a influência da presença de elementos estruturais na construção de tocas**

As tocas foram significativamente associadas a elementos estruturais (borda do terrário ou raízes artificiais=palitos de madeira) durante as observações em laboratório ( $p < 0,0001$ ). De um total de 47 tocas construídas (considerando as tocas construídas durante o experimento em janeiro/2012), 39 foram escavadas próximas a estas estruturas sólidas e somente oito foram construídas no centro do terrário e sem associação com qualquer estrutura.

Foram obtidos os moldes de 10 tocas associadas a estas estruturas compactas, sendo que sete foram construídas por machos, as quais apresentaram os formatos de vírgula ( $n=3$ ) e das letras L ( $n=2$ ), Y ( $n=1$ ) e H ( $n=1$ ) e três construídas por fêmeas, as quais tiveram formato de vírgula ( $n=1$ ), bastão ( $n=1$ ) e espiral ( $n=1$ ).

O diâmetro de abertura destas tocas variou de 20,07 a 23,73 mm, com uma média de  $21,44 \pm 1,39$  mm, e o comprimento total variou de 83,88 a 135,60 mm apresentando em média  $110,11 \pm 20,45$  mm. No entanto, o tamanho destas tocas pode ter sido limitado pela profundidade de lodo presente no terrário (15 cm). De fato, a toca com o formato de bastão, escavada por uma fêmea, teve sua profundidade máxima até o fundo do terrário, e provavelmente sem mais espaço para o seu alongamento, a expandiu para as laterais (Fig. 10A). Durante a escavação, também foi observado que as tocas construídas pelos machos apresentavam-se inclinadas em relação à superfície do substrato, logo após a abertura da toca, enquanto que aquelas construídas pelas fêmeas mostraram posição vertical (Fig. 10B).

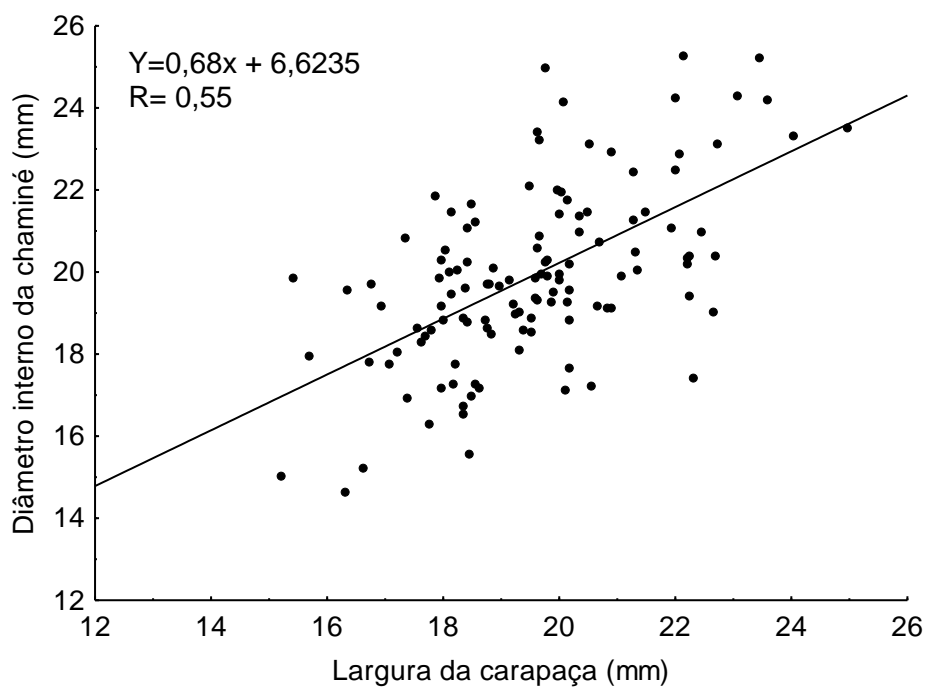
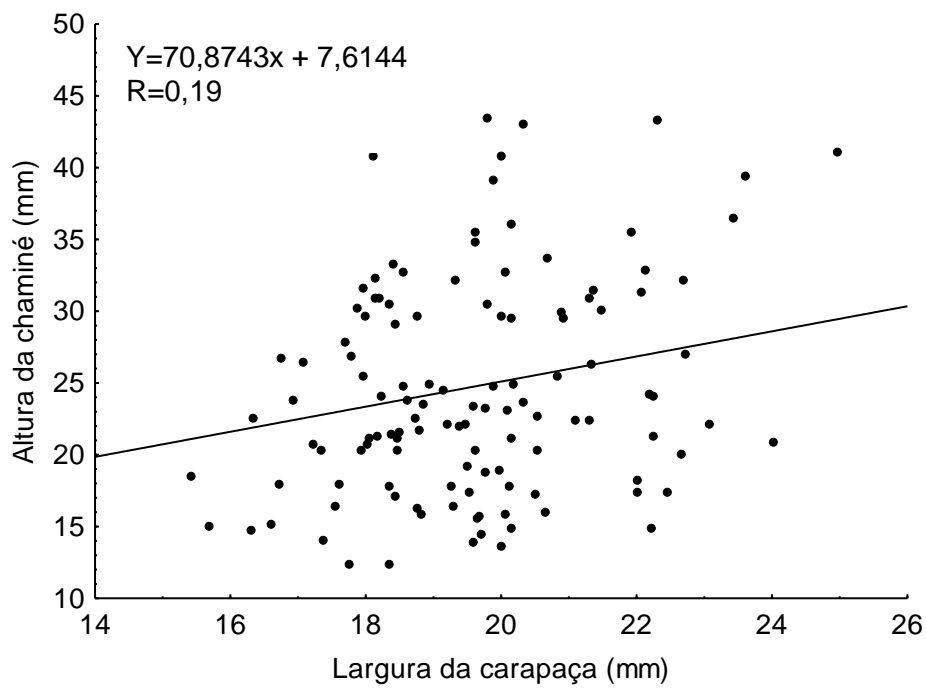


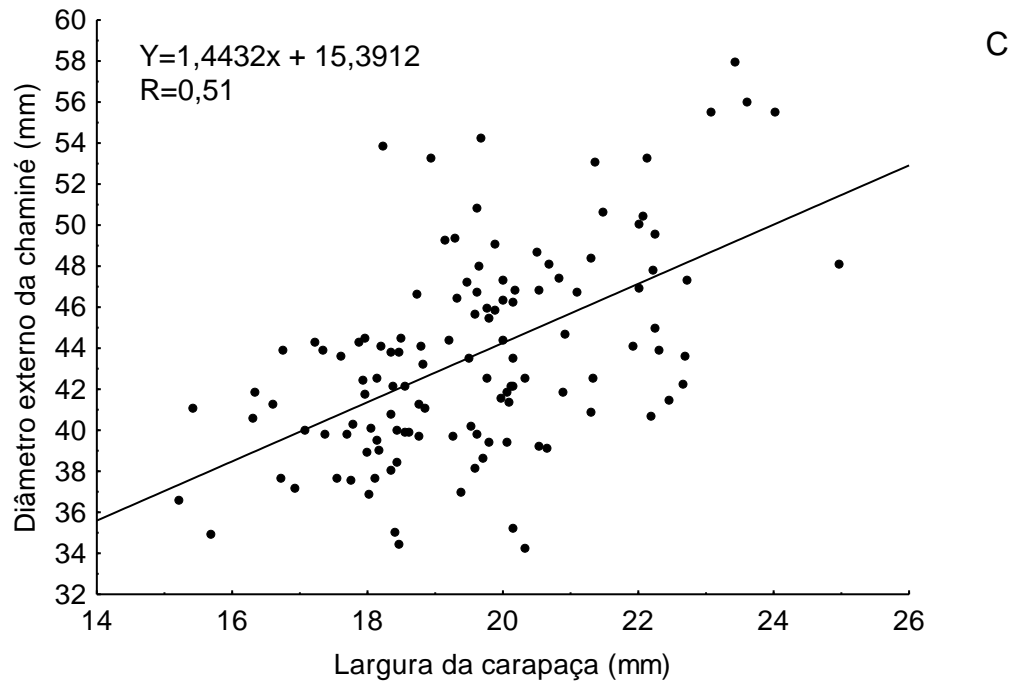
**Figura 10.** *Uca thayeri*. A: Toca construída por fêmea durante experimento em laboratório. B: Posição da toca construída por macho durante escavação.

Tal comportamento de construção de tocas próximas a elementos estruturais (raízes) também foram observados em campo, por ocasião do recolhimento dos moldes de parafina.

### **3.2.4 Relação entre as dimensões da chaminé das tocas e a largura da carapaça dos caranguejos ocupantes**

As dimensões de DE, DI e AL das chaminés das tocas foram significativamente correlacionadas com a largura da carapaça dos respectivos caranguejos ocupantes ( $p < 0,05$ ). No entanto, houve baixo coeficiente de correlação para a dimensão AL (Correlação de Spearman,  $n=122$ ;  $r=0,19$ ) e relativamente altos para DI e DE ( $r= 0,55$  e  $0,51$ , respectivamente) (Figs. 11A, 11B e 11C).





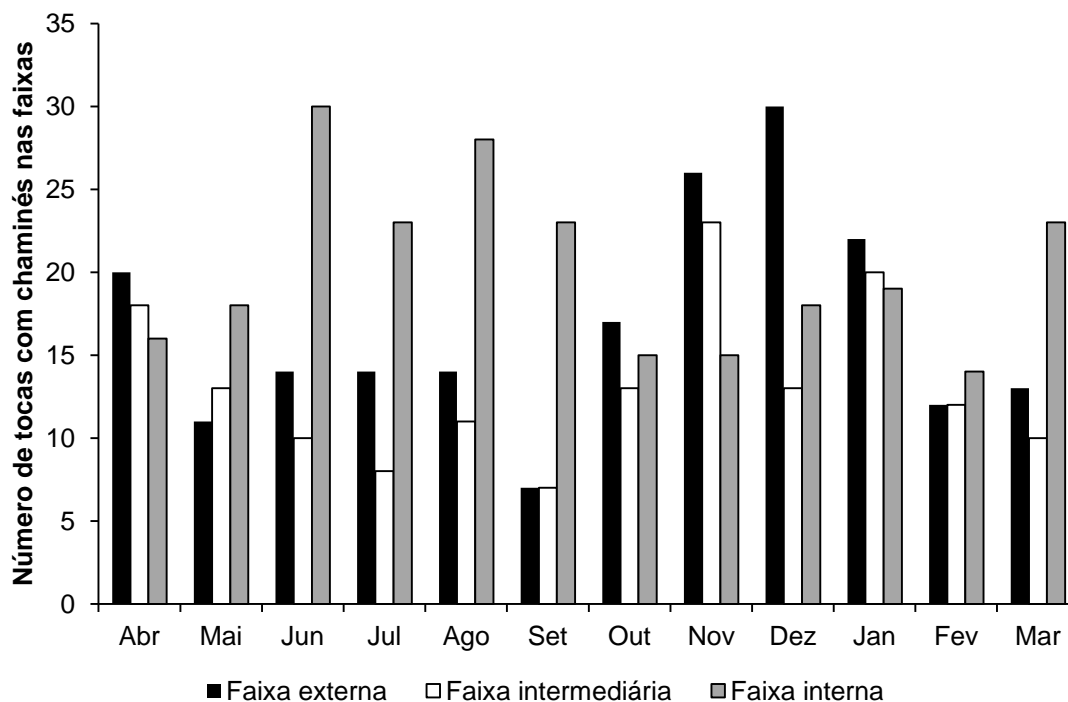
**Figura 11.** *Uca thayeri*. Correlação entre as dimensões das chaminés e a largura da carapaça dos respectivos caranguejos ocupantes. A. Altura. B. Diâmetro interno. C. Diâmetro externo.

### 3.2.5 Flutuação anual do número de tocas com chaminés e flutuação temporal e espacial da forma das chaminés

Foram registradas e medidas 602 chaminés das tocas de *Uca thayeri* (independente da presença ou ausência de caranguejos e do seu sexo) durante o período de estudo, das quais, 202 foram encontradas na faixa externa, 158 na faixa intermediária e 242 na faixa interna de amostragem, sem diferença significativa na abundância das três faixas ( $p > 0,05$ ).

Tocas com chaminés foram registradas durante todo o ano. De maio/2011 a setembro/2011 (período mais frio), as chaminés foram encontradas em maior número na faixa interna de amostragem, enquanto que, de outubro/2011 a janeiro/2012 (período mais quente), estas foram mais abundantes na faixa externa de amostragem (Fig. 12). No entanto, não houve

diferença estatística significativa na abundância das chaminés entre as estações do ano ( $p > 0,05$ ).



**Figura 12.** *Uca thayeri*. Número de tocas com chaminés nas três faixas de amostragem durante o período de estudo.

O diâmetro externo (DE) das chaminés das tocas de *Uca thayeri* variou de 31,88 mm (junho/2011 – faixa externa) a 58,42 mm (outubro/2011 – faixa externa), com uma média anual de  $43,50 \pm 4,89$  mm. Abril foi o mês cujo DE apresentou o menor valor médio:  $40,92 \pm 4,58$  mm, diferindo estatisticamente dos meses de junho, agosto e dezembro ( $p < 0,05$ ). As chaminés com os maiores DE médios foram encontradas em dezembro/2011, com  $45,50 \pm 4,15$  mm, diferindo estatisticamente do mês de julho ( $p < 0,05$ ) (Tab. 4).

A chaminé com o menor diâmetro interno (DI) foi encontrada na faixa intermediária de amostragem em março/2012, apresentando 15,62 mm. A chaminé com o maior diâmetro interno (30,48 mm) foi observada na faixa externa de amostragem em fevereiro/2012. A média anual foi de  $21,25 \pm 2,28$  mm. As chaminés com os maiores DI foram encontradas durante os meses do

verão, com janeiro/2012, apresentando em média as maiores dimensões de abertura  $22,64 \pm 2,60$  mm, diferindo estatisticamente das chaminés do mês de novembro e das chaminés dos meses do outono e do inverno ( $p < 0,05$ ). Agosto foi o mês em que as chaminés apresentaram os menores DI, diferindo significativamente dos meses de dezembro, janeiro e fevereiro (Tab. 4).

A altura da chaminé (AL) variou de 10,20 mm (junho/2011 – faixa externa) a 55,58 mm (novembro/2011 – faixa interna). Abril foi o mês que apresentou em média as chaminés mais baixas ( $18,63 \pm 5,27$  mm), diferindo significativamente de julho, agosto, janeiro, fevereiro e dos meses correspondentes à primavera. Depois de abril, as chaminés mais baixas foram encontradas em maio ( $20,89 \pm 5,78$ ), que diferiram estatisticamente de janeiro e também dos meses da primavera. Durante esta estação foram observadas em média as chaminés mais altas (outubro:  $27,85 \pm 6,10$ ; novembro:  $34,31 \pm 9,38$  e dezembro:  $29,97 \pm 7,77$ ), as quais diferiram significativamente de junho e dos meses do inverno (julho, agosto e setembro). Novembro e dezembro ainda foram diferentes estatisticamente de janeiro, fevereiro e março (meses do verão) e o mês de outubro diferente de março ( $p < 0,05$ ) (Tab. 4).

De um modo geral, as medidas de DE e AL mensuradas das chaminés das tocas foram em média maiores durante a primavera, diferindo estatisticamente das demais estações do ano ( $p < 0,05$ ). O DI das chaminés das tocas foram maiores durante o verão e diferiram estatisticamente do DI das tocas encontradas no outono e no inverno ( $p < 0,05$ ). No entanto, tais medidas não apresentaram diferenças estatísticas significativas no tamanho entre as faixas de amostragem ( $p > 0,05$ ) (Tab. 5).



**Tabela 4.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas (DE, DI e AL) mensuradas durante o período de estudo. Letras iguais entre os meses não apontam diferenças significativas ( $p > 0,05$ ).

Mês	Diâmetro externo (DE)				Diâmetro interno (DI)				Altura (AL)			
	Mín	Máx	Méd. $\pm$ D.P	ANOVA	Mín	Máx	Méd. $\pm$ D.P	ANOVA	Mín	Máx	Méd. $\pm$ D.P	Kruskal-Wallis
Abr	32,00	48,92	40,92 $\pm$ 4,58	a	16,60	26,38	21,29 $\pm$ 2,47	ab	11,48	42,14	18,63 $\pm$ 5,27	a
Mai	34,60	51,82	42,95 $\pm$ 4,15	abc	17,28	26,10	20,93 $\pm$ 2,16	ab	12,46	34,82	20,89 $\pm$ 5,78	ab
Jun	31,88	55,38	44,15 $\pm$ 5,39	bc	17,50	25,84	20,98 $\pm$ 2,14	ab	10,20	34,50	22,02 $\pm$ 5,92	abc
Jul	33,54	53,24	42,51 $\pm$ 4,65	ab	16,62	24,12	20,28 $\pm$ 2,35	ab	13,46	39,78	24,13 $\pm$ 5,93	bc
Ago	33,68	55,02	44,02 $\pm$ 5,53	bc	15,94	26,42	20,18 $\pm$ 2,35	a	13,62	35,42	22,79 $\pm$ 6,05	bc
Set	33,94	51,96	43,62 $\pm$ 5,34	abc	17,54	23,82	20,68 $\pm$ 1,80	ab	12,84	29,84	21,06 $\pm$ 4,54	abc
Out	33,04	58,42	43,22 $\pm$ 5,34	abc	17,72	26,34	21,48 $\pm$ 1,87	abc	15,82	42,70	27,85 $\pm$ 6,10	def
Nov	32,24	51,48	43,38 $\pm$ 4,54	abc	17,04	26,68	21,22 $\pm$ 1,90	ab	16,74	54,82	34,31 $\pm$ 9,38	f
Dez	34,10	54,92	45,50 $\pm$ 4,15	c	16,32	27,60	21,69 $\pm$ 2,28	bc	14,84	54,00	29,97 $\pm$ 7,77	ef
Jan	32,06	56,70	43,22 $\pm$ 5,04	abc	16,80	30,42	22,64 $\pm$ 2,60	c	10,42	46,40	23,99 $\pm$ 8,34	cd
Fev	34,32	55,28	43,48 $\pm$ 4,35	abc	18,00	30,48	21,71 $\pm$ 2,47	bc	12,08	41,70	23,46 $\pm$ 6,88	bcd
Mar	34,10	55,80	44,03 $\pm$ 4,71	abc	15,62	25,70	21,54 $\pm$ 2,24	abc	11,68	37,52	22,56 $\pm$ 6,82	abc

**Tabela 5.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas (DE, DI e AL) mensuradas durante o período de estudo entre as faixas de amostragem. ns, não significativo ( $p > 0,05$ ).

	Faixa externa	Faixa intermediária	Faixa interna	Kruskal-Wallis
<b>Diâmetro externo (DE)</b>	43,57 $\pm$ 5,06	42,75 $\pm$ 4,88	43,92 $\pm$ 4,71	ns
<b>Diâmetro interno (DI)</b>	21,37 $\pm$ 2,39	21,18 $\pm$ 2,31	21,22 $\pm$ 2,20	ns
<b>Altura (AL)</b>	24,59 $\pm$ 9,05	24,58 $\pm$ 8,43	24,83 $\pm$ 7,14	ns

O DE das chaminés observadas na faixa externa de amostragem diferiram estatisticamente entre os meses de abril e dezembro e entre junho e dezembro, sendo as chaminés das tocas encontradas em dezembro, as que apresentaram os maiores diâmetros:  $45,86 \pm 4,32$  ( $p < 0,05$ ). Nas demais faixas de amostragem (intermediária e interna), o DE das tocas não diferiu significativamente entre os demais meses do ano ( $p > 0,05$ ) (Tab. 6).

O DI não diferiu significativamente ao longo do ano na faixa externa de amostragem, mas ficaram evidentes maiores diâmetros de abertura durante os meses da primavera e do verão, quando comparados aos meses do outono e do inverno (Anexos: Tab. 3). Na faixa intermediária, janeiro foi o mês em que as chaminés apresentaram os maiores DI:  $23,66 \pm 2,64$  mm, diferindo estatisticamente de maio, julho, agosto, novembro e março ( $p < 0,05$ ), que apresentaram em média as chaminés com os menores DI. Já na faixa interna de amostragem, o DI das chaminés foi maior durante o mês de março ( $22,53 \pm 2,16$  mm), apresentando diferenças estatísticas com julho, agosto e setembro (inverno) ( $p < 0,05$ ) (Tab. 6).

As chaminés mais altas da faixa externa de amostragem foram observadas em novembro ( $34,68 \pm 10,96$  mm), dezembro ( $30,82 \pm 8,07$  mm) e outubro ( $27,96 \pm 6,34$  mm), correspondendo aos meses da primavera, os quais diferiram significativamente de abril ( $16,76 \pm 3,71$  mm), junho ( $18,11 \pm 4,94$  mm) e agosto ( $18,78 \pm 4,50$  mm), que apresentaram em médias as chaminés mais baixas ( $p < 0,05$ ). Abril ainda diferiu significativamente de fevereiro. Novembro apresentou diferenças estatísticas significativas com maio, janeiro e fevereiro, e dezembro diferiu de maio e julho ( $p < 0,05$ ). Na faixa intermediária, novembro também foi o mês cujas chaminés apresentaram as maiores alturas

( $34,17 \pm 8,28$  mm), diferindo significativamente de fevereiro e dos meses do outono e do inverno. Abril diferiu estatisticamente de outubro, dezembro e janeiro ( $p < 0,05$ ). Na faixa interna, as chaminés mais altas novamente foram encontradas durante a primavera: outubro ( $27,90 \pm 6,91$  mm), novembro ( $33,91 \pm 8,56$  mm) e dezembro ( $30,29 \pm 8,96$  mm). Novembro, que apresentou em médias as chaminés mais altas, diferiu significativamente de setembro e dos meses do outono e verão, o qual foi seguido por dezembro, que diferiu dos meses de abril, maio, janeiro e março ( $p < 0,05$ ) (Tab. 6).

As chaminés registradas durante os períodos mais frios (maio a setembro) apresentaram significativamente menores dimensões de DI e AL, do que aquelas registradas durante os períodos mais quentes (outubro a janeiro). O DE das chaminés das tocas diferiu entre os períodos somente na faixa externa de amostragem (Tab. 7).

**Tabela 7.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas durante os períodos mais frios (maio a setembro) e mais quentes (outubro a janeiro) nas diferentes faixas de amostragem. Letras minúsculas iguais entre as faixas não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ) e letras maiúsculas iguais entre os períodos de uma mesma faixa não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ).

Dimensão da chaminé	Período	Faixa externa	Faixa intermediária	Faixa interna
Diâmetro externo				
	Frio	$42,41 \pm 5,28$ a A	$43,21 \pm 4,52$ a A	$44,14 \pm 4,97$ a A
	Quente	$44,83 \pm 4,79$ a B	$43,03 \pm 5,09$ a A	$43,80 \pm 4,47$ a A
Diâmetro interno				
	Frio	$20,45 \pm 2,17$ a A	$20,66 \pm 2,20$ a A	$20,66 \pm 2,06$ a A
	Quente	$22,37 \pm 2,22$ a B	$21,74 \pm 2,48$ b B	$21,37 \pm 1,94$ b B
Altura				
	Frio	$19,83 \pm 5,57$ a A	$20,22 \pm 5,26$ a A	$24,51 \pm 5,40$ b A
	Quente	$29,73 \pm 9,48$ a B	$29,55 \pm 8,23$ a B	$28,01 \pm 8,92$ a B

**Tabela 6.** *Uca thayeri*. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) das dimensões das chaminés das tocas (DE, DI e AL) mensuradas durante o período de estudo entre as faixas de amostragem. Letras iguais entre os meses de uma mesma faixa não apontam diferença significativa ( $p > 0,05$ ). ns, sem diferença em todos os meses na faixa ( $p > 0,05$ ).

	Diâmetro externo (DE)				Diâmetro interno (DI)				Altura				Kruskal-Wallis
	Mês	Mín	Máx	Méd. $\pm$ D.P	Anova	Mín	Máx	Méd. $\pm$ D.P	Anova	Mín	Máx	Méd. $\pm$ D.P	
Faixa externa	Abr	32,00	48,72	40,76 $\pm$ 4,96	a	16,70	24,78	20,57 $\pm$ 2,16	ns	11,48	23,04	16,76 $\pm$ 3,71	a
	Mai	36,78	49,08	41,87 $\pm$ 3,82	ab	17,84	22,74	20,33 $\pm$ 1,62	ns	13,14	32,86	20,55 $\pm$ 6,49	a
	Jun	31,88	54,04	40,59 $\pm$ 5,14	a	17,50	24,26	20,11 $\pm$ 2,05	ns	10,20	24,82	18,11 $\pm$ 4,94	a
	Jul	33,54	53,24	44,17 $\pm$ 5,31	ab	16,62	24,00	20,63 $\pm$ 2,12	ns	13,46	39,78	21,62 $\pm$ 6,73	a
	Ago	33,68	54,82	43,89 $\pm$ 6,53	ab	17,52	26,42	20,40 $\pm$ 2,85	ns	13,62	30,48	18,78 $\pm$ 4,50	a
	Set	35,38	45,24	40,45 $\pm$ 3,75	ab	17,98	23,32	21,04 $\pm$ 2,15	ns	14,92	28,46	20,68 $\pm$ 4,61	abcd
	Out	33,04	58,42	43,92 $\pm$ 6,05	ab	19,22	24,68	21,16 $\pm$ 1,76	ns	18,02	37,62	27,96 $\pm$ 6,34	bcd
	Nov	36,70	51,00	44,76 $\pm$ 3,86	ab	18,68	26,68	21,52 $\pm$ 2,03	ns	20,70	54,82	34,68 $\pm$ 10,96	cd
	Dez	35,78	53,68	45,86 $\pm$ 4,32	b	16,32	27,18	22,06 $\pm$ 2,46	ns	16,70	54,00	30,82 $\pm$ 8,07	bcd
	Jan	35,00	56,70	44,24 $\pm$ 5,34	ab	19,24	30,42	22,67 $\pm$ 2,55	ns	14,68	46,40	23,76 $\pm$ 8,21	a
	Fev	34,32	55,28	44,74 $\pm$ 5,16	ab	18,00	30,48	21,91 $\pm$ 3,46	ns	15,78	32,20	24,16 $\pm$ 4,97	b
	Mar	38,00	48,64	42,80 $\pm$ 3,24	ab	23,62	23,62	21,20 $\pm$ 1,51	ns	11,94	32,70	21,40 $\pm$ 5,42	abcd
Faixa intermediária	Abr	33,80	48,92	41,10 $\pm$ 4,75	ns	16,60	24,54	21,44 $\pm$ 2,09	ab	11,92	42,14	18,64 $\pm$ 6,72	b
	Mai	37,00	46,20	42,14 $\pm$ 2,67	ns	17,28	25,42	20,65 $\pm$ 2,28	a	12,46	34,82	20,66 $\pm$ 6,53	ab
	Jun	38,82	51,00	45,69 $\pm$ 4,25	ns	18,52	24,26	20,78 $\pm$ 1,92	ab	15,32	30,86	19,76 $\pm$ 4,78	ab
	Jul	34,52	49,88	41,81 $\pm$ 3,86	ns	17,48	24,12	20,17 $\pm$ 2,15	a	14,82	31,40	21,88 $\pm$ 5,57	ab
	Ago	35,90	55,02	43,46 $\pm$ 6,20	ns	17,70	25,72	20,33 $\pm$ 2,52	a	14,94	29,50	20,65 $\pm$ 4,90	ab
	Set	39,82	47,80	43,16 $\pm$ 2,93	ns	17,54	23,82	21,58 $\pm$ 2,27	ab	12,84	22,20	17,50 $\pm$ 3,46	ab
	Out	33,72	49,22	41,38 $\pm$ 5,17	ns	18,56	26,34	21,27 $\pm$ 2,16	ab	19,78	36,08	27,64 $\pm$ 5,22	ac
	Nov	32,24	48,96	42,18 $\pm$ 5,28	ns	17,04	25,20	20,93 $\pm$ 1,98	a	22,28	54,04	34,17 $\pm$ 8,28	a
	Dez	34,10	54,92	45,19 $\pm$ 5,15	ns	18,10	27,60	21,31 $\pm$ 2,52	ab	21,68	40,00	24,56 $\pm$ 4,78	ac
	Jan	32,92	50,50	43,68 $\pm$ 4,53	ns	17,08	27,98	23,66 $\pm$ 2,64	b	13,80	40,20	26,78 $\pm$ 9,60	ac
	Fev	36,04	48,74	42,34 $\pm$ 4,66	ns	18,50	22,84	20,97 $\pm$ 1,22	ab	12,08	31,32	22,97 $\pm$ 5,99	ab
	Mar	34,10	49,60	42,00 $\pm$ 5,83	ns	15,62	21,86	19,71 $\pm$ 2,09	a	11,68	35,60	24,25 $\pm$ 9,10	abc
Faixa interna	Abr	35,48	46,40	40,94 $\pm$ 4,16	ns	17,64	26,38	22,01 $\pm$ 3,06	ab	13,94	29,02	20,97 $\pm$ 4,36	a
	Mai	34,60	51,82	44,20 $\pm$ 5,00	ns	17,58	26,10	21,49 $\pm$ 2,33	ab	13,44	30,82	21,27 $\pm$ 5,03	a
	Jun	37,44	54,32	45,29 $\pm$ 5,23	ns	18,20	25,84	21,46 $\pm$ 2,17	ab	16,70	32,82	24,61 $\pm$ 5,48	ab
	Jul	34,52	49,88	41,81 $\pm$ 3,86	ns	17,32	23,18	20,10 $\pm$ 1,70	a	17,92	34,52	26,45 $\pm$ 4,72	abc
	Ago	34,52	53,70	44,30 $\pm$ 4,89	ns	15,94	22,28	20,01 $\pm$ 2,08	a	15,42	33,68	25,63 $\pm$ 5,76	abc
	Set	34,32	51,96	44,73 $\pm$ 5,31	ns	18,34	23,49	20,30 $\pm$ 1,50	a	15,72	29,84	22,26 $\pm$ 4,37	ab
	Out	33,34	49,48	44,00 $\pm$ 4,55	ns	17,72	23,08	20,89 $\pm$ 1,57	ab	15,82	42,70	27,90 $\pm$ 6,91	abc
	Nov	35,52	50,92	42,59 $\pm$ 3,99	ns	17,82	24,28	21,13 $\pm$ 1,55	ab	20,22	55,58	33,91 $\pm$ 8,56	c
	Dez	40,50	51,44	45,93 $\pm$ 3,15	ns	18,90	24,30	21,34 $\pm$ 1,76	ab	14,84	46,68	30,29 $\pm$ 8,96	bc
	Jan	32,06	50,56	42,59 $\pm$ 5,29	ns	16,80	26,38	21,95 $\pm$ 2,56	ab	12,88	33,62	21,30 $\pm$ 6,31	a
	Fev	36,92	49,02	43,20 $\pm$ 2,98	ns	19,10	26,38	22,14 $\pm$ 2,08	ab	13,24	41,70	23,19 $\pm$ 9,29	ab
	Mar	37,70	55,80	45,61 $\pm$ 4,52	ns	17,58	25,70	22,53 $\pm$ 2,16	b	14,50	37,52	22,48 $\pm$ 6,57	a

## 2.7 Morfologia interna das tocas com chaminés

Um total de 124 tocas providas de chaminés de *Uca thayeri* foi moldado durante o período de estudo; destas, 118 foram utilizadas nas análises. As demais tiveram de ser excluídas em função do seu rompimento durante o recolhimento no campo, sem possível reconstituição em laboratório. Destas tocas não analisadas, duas foram relativamente grandes (cerca de duas vezes maiores do que a maior toca comum de *Uca thayeri*) e foram nomeadas como “gigantes”.

O Quadro 1 representa as oito formas básicas do espaço interno das tocas providas de chaminés que foram registradas neste estudo: Espiral<sup>1</sup> (n=33), vírgula<sup>2</sup> (n=37), bastão longo<sup>3</sup> ou curto<sup>4</sup> (n=36), J<sup>5</sup> (n=4), L<sup>6</sup> (n=5), Y<sup>7</sup> (n=1), Y invertido<sup>8</sup> (n=1) e paralela ao substrato<sup>9</sup> (n=1).

	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar
1	<sup>1</sup>		<sup>2</sup>									
2												
3									<sup>3</sup>			<sup>4</sup>
4												
5												
6												
7											<sup>5</sup>	
8		<sup>6</sup>										
9		<sup>7</sup>										
10		X	Gig.	Gig.	X							
11												
12							X		X		<sup>9</sup>	<sup>8</sup>
	♀♀							♀♀	♀♀	♀♀	♀♀	♀♀
	Câm	Câm					Câm	Câm	Câm	Câm	Câm	Câm

**Quadro 1.** Formas básicas do espaço interno das tocas com chaminés registradas neste estudo. ♀ = moldes com fêmeas; ♂ = moldes com machos; x = moldes com caranguejos cujo sexo não foi determinado; ♀♀ = presença de fêmeas ovíferas; câm = presença de tocas com câmaras terminais.

A maior toca deste estudo foi encontrada em maio/2011, com 194 mm de comprimento, a qual foi categorizada em forma de espiral. No entanto, estas tocas em espiral, nem sempre apresentaram o mesmo formato, mas foram agrupadas devido à presença desta característica. Portanto, foram encontrados pelo menos seis formatos diferentes de tocas espiraladas (Fig. 13). As demais tocas com este padrão sofreram apenas pequenas variações dos formatos mostrados abaixo.



**Figura 13.** *Uca thayeri*. Variações de formatos das tocas classificadas como em espiral.

O comprimento total destas tocas variou de 68,23 mm a 194 mm, com uma média de  $118,80 \pm 33,22$  mm de comprimento, sendo as tocas deste formato, as mais longas do estudo ( $p < 0,05$ ). A largura horizontal variou de  $63,97 \pm 23,38$  mm e o diâmetro de abertura foi em média  $20,92 \pm 2,48$  mm. Estas tocas foram as mais complexas e ocorreram nos meses de maior intensidade reprodutiva (outubro a maio), quando também foram registradas câmaras terminais, que consistiam de um leve alargamento do diâmetro da

toca na porção final da mesma. Fêmeas ovígeras foram, também, registradas dentro deste período (Quadro 1).

A menor toca foi encontrada em setembro/2011, apresentando 27,89 mm de comprimento e o padrão das tocas em bastão. A maior toca deste formato foi observada em março/2012 medindo 128,69 mm de comprimento. O tamanho médio destas tocas foi de  $52,76 \pm 25,18$  mm de comprimento e o diâmetro de abertura foi de  $19,49 \pm 2,19$  mm. Estas tocas mais curtas ocorreram nos meses mais frios (junho a setembro).

As menores e maiores tocas em forma de vírgula apresentaram 38,84 e 118,88 mm de comprimento, respectivamente, assim com as tocas em formato de L com 50,32 e 120,92 mm e J com 62,31 e 96,67 mm, respectivamente.

A toca com formato de Y foi encontrada em maio/2011 e a toca com formato de Y invertido encontrada em março/2012. Esta primeira apresentou diâmetro de abertura de 18,12 mm. Seus dois braços abriram-se para a superfície, mas apenas em uma das aberturas havia chaminé. O braço em que havia a chaminé (braço primário) apresentou 45 mm de comprimento, enquanto que o outro (braço secundário) apresentou 51,61 mm de comprimento. O comprimento total da toca foi de 68,56 mm. O molde com formato de Y invertido apresentou os dois braços voltados para baixo (v. quadro 1), com 21,3 mm de diâmetro de abertura e 123 mm de comprimento total.

A toca classificada como paralela ao substrato foi encontrada em fevereiro/2012 e era habitada por um macho da espécie. Esta toca apresentou 21,24 mm de diâmetro de abertura, com 88,86 mm de comprimento e 149,97 mm de largura horizontal.



Independentemente do formato em que foram classificadas, as tocas com chaminés encontradas neste estudo foram em média, mais longas durante os meses mais quentes (outubro a maio), e mais curtas durante os meses mais frios (junho a setembro) ( $p < 0,05$ ) (Tab. 8). Estas tocas mais curtas ( $< 70$  mm de comprimento) apresentaram em média  $19,50 \pm 2,15$  mm de diâmetro interno de abertura, o qual foi significativamente diferente e menor do que o diâmetro interno de abertura das tocas com tamanho superior a 70 mm de comprimento, que foi em média  $21,23 \pm 2,40$  mm.

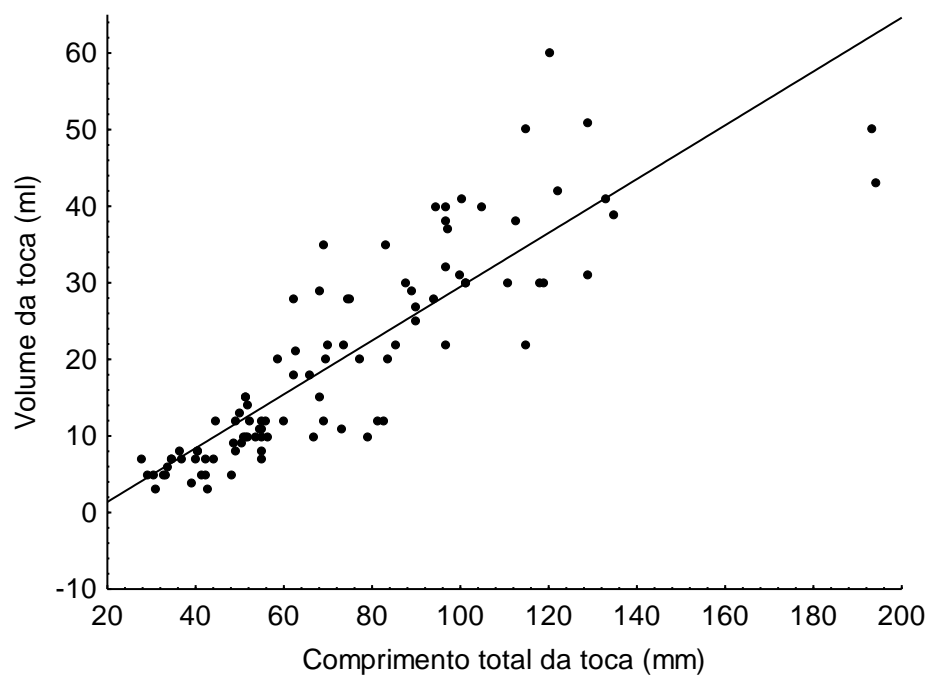
A tabela 8 apresenta e resume através de uma distribuição de classes de frequência o comprimento dos moldes das tocas com chaminés com os respectivos sexos encontrados neste estudo.

**Tabela 8.** *Uca thayeri*. Classes de comprimento total dos moldes das tocas providas de chaminé e sexo do respectivo ocupante registrados durante o período de estudo.

○ 27 – 70 mm ○ 71 – 130 mm ○ 131 – 194 mm  
 ○ Sem registro de animais. ● Fêmea. ● Macho. ○ Sexo desconhecido (somente pernas).

	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar
1	●	●	○	○	○	○	●	○	●	○	●	○
2	○	●	○	○	○	○	●	○	○	○	●	○
3		○	○	○	○	○	●	●	○	○	●	○
4		●	○	○	○	○	○	●	○	○	●	○
5		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
6		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
7		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
8		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
9		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
10		Exc.	Gig	Gig	Exc.	○	○	○	○	○	○	○
11							○	○	○	○	○	○
12							Exc.	○	Exc.	○	○	○

Dos 17 moldes mais profundos das tocas com chaminé de *Uca thayeri* (com mais de 120 mm de comprimento), 10 apresentavam caranguejos no seu interior, o que impossibilitou a mensuração dos seus volumes. O volume dos moldes completos e sem animais no seu interior variou de 5 ml (forma reta) a 60 ml (forma de Y invertido), o qual foi positivamente correlacionado com o comprimento total das tocas (Correlação de Spearman,  $n=97$ ;  $r=0,91$  e  $p < 0,05$ ).



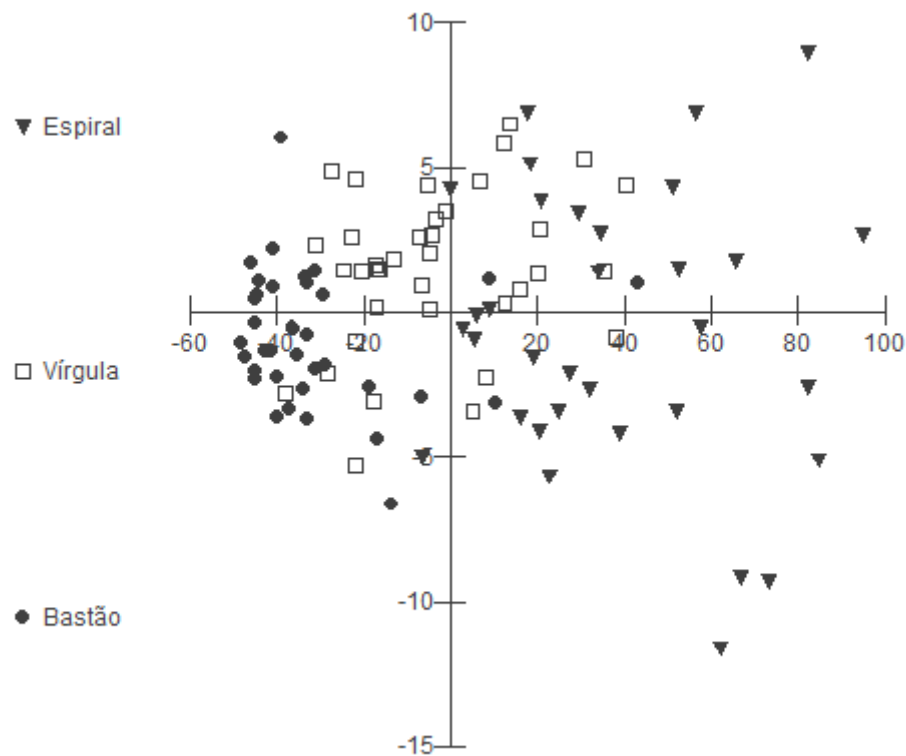
**Figura 14.** *Uca thayeri*. Correlação entre o volume e o comprimento total das tocas providas de chaminé.

Caranguejos incorporados aos moldes de parafina foram encontrados em janeiro ( $n=2$ ), fevereiro ( $n=4$ ), abril ( $n=2$ ), maio ( $n=6$ ), outubro ( $n=4$ ), novembro ( $n=2$ ) e dezembro ( $n=1$ ), totalizando em 21 moldes com animais. Destes, 13 apresentavam fêmeas, dois apresentavam machos e em seis casos, apenas as pernas do animal ficaram presas à parafina, impossibilitando a identificação do sexo. Os moldes contendo caranguejos pertenceram em sua

maioria às tocas em forma de espiral (n=16). Duas tocas em forma de vírgula apresentaram caranguejos incorporados aos moldes e apenas um caranguejo foi incorporado às tocas em forma de J, L e paralela ao substrato.

Das 118 tocas com chaminés moldadas, 18 apresentaram câmara terminal. Estas tocas foram encontradas de outubro a maio (um mês antes do início do período reprodutivo até um mês depois de ter sido encontrada a última fêmea ovígera) (v. quadro 1). O comprimento destas tocas foi de  $107,5 \pm 22,3$  mm, e o diâmetro da câmara das tocas variou de 24,71 mm (outubro) a 42,61 mm (março).

O diâmetro de abertura (DT), a largura horizontal (LH) e o comprimento total (CTT) das tocas em forma de bastão foram significativamente menores ( $19,48 \pm 2,19$  mm;  $21,44 \pm 9,01$  mm;  $52,76 \pm 25,18$  mm) do que estes mesmos parâmetros mensurados das tocas com formatos de espiral ( $20,92 \pm 2,48$ ;  $69,97 \pm 23,38$ ;  $118,80 \pm 33,22$  mm) e de vírgula ( $21,20 \pm 2,46$ ;  $43,12 \pm 14,98$  mm;  $71,54 \pm 20,84$  mm) ( $p < 0,05$ ). A análise discriminante mostrou diferenças entre as medidas destes três formatos de tocas, discriminando tais grupos.



**Figura 15.** *Uca thayeri*. Análise discriminante das tocas em forma de espiral, vírgula e bastão.

As tocas foram significativamente mais profundas (CTT) na faixa externa de amostragem ( $114,56 \pm 26,99$  mm) do que nas faixas intermediária ( $79,22 \pm 32,04$  mm) e interna ( $75,83 \pm 23,64$ ). A largura horizontal (LH) diferiu significativamente somente entre a faixa externa ( $63,66 \pm 30,75$  mm) e interna ( $45,43 \pm 21,82$ ). O comprimento com a curvatura das tocas (CCC) foi maior na faixa externa ( $158,18 \pm 36,43$ ) e diferiu significativamente das faixas intermediária ( $123,96 \pm 35,35$ ) e interna ( $121,95 \pm 29,88$ ) ( $p > 0,05$ ). O volume também foi maior na faixa externa ( $38,88 \pm 14,79$ ) e diferiu entre as faixas intermediária ( $21,40 \pm 10,93$ ) e interna ( $21,05 \pm 10,10$ ). O diâmetro de abertura e o diâmetro da câmara terminal das tocas não apresentaram diferenças significativas entre as faixas ( $p > 0,05$ ).

### 3.2.8 Morfologia interna das tocas sem chaminés

Um total de 27 tocas desprovidas de chaminés de *Uca thayeri* foi moldado em campo, em setembro/2012. Estas apresentaram seis dos oito formatos encontrados em tocas com chaminés, foram elas: vírgula (n=15), espiral (n=3), L (n=3), bastão (n=3), J (n=2) e paralela ao substrato (n=1).

O diâmetro de abertura destas tocas variou de 14,47 (J) a 23,67 mm (vírgula), com uma média de  $18,12 \pm 2,58$  mm. A toca mais curta e a mais profunda apresentaram o formato de vírgula com 49,12 e 177,00 mm de comprimento, respectivamente. A largura horizontal das tocas foi em média de  $53,66 \pm 19,68$  mm e variou de 23,36 (bastão) a 99,26 mm (espiral).

Câmaras terminais foram encontradas em tocas com os formatos de vírgula (n=3), espiral (n=2) e das letras J (n=1) e L (n=1), apresentando  $28,63 \pm 4,35$  mm.

## 4. DISCUSSÃO

As temperaturas da água e do ar registradas no presente estudo oscilaram conforme as condições meteorológicas de clima subtropical, com valores baixos durante o inverno e altos no verão. A maioria destes dados pontuais situou-se acima da média mensal da temperatura do ar para a região de Guaratuba (v. Fig. 5), em função da tomada das medidas terem sido realizadas durante o período diurno, quando as temperaturas são normalmente mais altas.

As salinidades pontuais obtidas nas coletas oscilaram durante o período de estudo de modo inverso aos valores de precipitação como previsto (v. Fig. 6). A amplitude de variação das salinidades da água do Rio das Garças e da

água do interior da toca apresentou-se dentro do limite de tolerância para *Uca thayeri*, que apresenta tendência ao eurihalismo, suportando salinidades de 4 a 32 (Masunari, 2006). Assim, como em um estudo realizado por Wolfrath (1992), a salinidade da água do rio não diferiu significativamente da salinidade encontrada no interior das tocas, embora estas tenham apresentado valores um pouco mais elevados. Este fato pode ser explicado através do fenômeno de exposição da área durante as marés baixas, quando não há drenagem de água para o interior das tocas. Desta forma, os sais são mantidos no substrato, deixando, portanto, a água da toca levemente mais salgada do que a água do rio.

As temperaturas do solo oscilaram no mesmo padrão das temperaturas do ar e não diferiram significativamente entre a superfície e as diferentes profundidades, mostrando que *Uca thayeri*, provavelmente não procura as tocas no solo como refúgio contra as oscilações de temperatura do ar. O solo do local do estudo esteve sempre sombreado pelas árvores, o que permitiu que não houvesse diferenças significativas nas temperaturas entre as diversas profundidades. Contrariamente, Powers & Cole (1976) relataram que a temperatura da toca de *Uca panacea* Novak & Salmon, 1974 diminui com o aumento da sua profundidade, fornecendo um importante refúgio para estes caranguejos na areia aberta. De fato, em condições de temperaturas extremas na superfície, como é o caso da Ilha Mustang, Estados Unidos, onde estes caranguejos são encontrados, em que a temperatura na superfície do solo pode chegar a 40,6°C (neste estudo, 29,2°C), a procura dos caranguejos por locais sombreados e o seu refúgio para o interior das tocas parece ser a estratégia mais provável.

Os resultados dos experimentos sobre a penetração dos caranguejos em tocas com ou sem chaminés para refúgio, sugerem que as chaminés atuam como um mecanismo de defesa da toca contra caranguejos intrusos. No entanto, a chaminé, provavelmente, não atua como barreira intransponível contra os mesmos, mas, serve para sinalização ou alerta de que determinada toca já tem dono e está ocupada. Autores como Wada & Murata (2000) e Slatyer et al. (2008) também relataram as chaminés como estruturas defensivas ou "barreiras" contra caranguejos intrusos de *Uca arcuata* e *Uca capricornis*. Para Gusmão-Junior et al. (2012), as chaminés construídas por *Uca thayeri* podem não estar somente limitadas à função de defesa da toca e de seus ocupantes, mas, também, estar relacionada à manutenção das condições internas da toca, como regulação da evaporação e teor interno de água. Entretanto, não há conclusões definitivas neste aspecto.

Segundo Crane (1975), as chaminés nas entradas das tocas de *Uca thayeri* são estruturas associadas à reprodução, e são construídas aparentemente, somente por fêmeas reprodutivamente maduras, durante os períodos de maré baixa e de maior intensidade reprodutiva. No entanto, em um estudo sobre o comportamento reprodutivo da espécie, Salmon (1987) observou que apenas 65% das fêmeas coletadas em tocas providas de chaminés eram ovígeras; e os machos da espécie nunca foram vistos construindo ou reparando tal estrutura e, raramente as ocuparam.

Neste estudo, machos e fêmeas de *Uca thayeri* foram encontrados ocupando tocas com chaminés no manguezal do Rio das Garças. Machos ocuparam 9% das tocas com chaminés, fêmeas ovígeras ocuparam 37,7% das tocas com chaminés e fêmeas não ovígeras ocuparam 53,3% das tocas com

chaminés. Embora significativamente diferente das chaminés das fêmeas (machos ocuparam e construíram chaminés mais baixas e com maiores DE), a comprovação da construção desta estrutura por machos em condições laboratoriais no presente estudo coincidem com as observações de Gusmão-Junior et al. (2012), que, até então era desconhecida na literatura. Os machos desta espécie ainda construíram (em laboratório), depósitos irregulares de sedimento, os quais, certamente, são amontoados de sedimento escavados durante a construção da toca como também encontrado e interpretado pelos autores acima citados.

As fêmeas (ovígeras ou não) ocuparam tocas com chaminés, tanto em campo (observação pessoal), quanto em laboratório, com maior frequência do que machos, sugerindo uma associação mais íntima com as referidas estruturas. Wada & Murata (2000), Slatyer et al. (2008) e Gusmão-Junior et al. (2012) também mencionaram a prevalência de fêmeas como construtoras de chaminés para de *Uca arcuata*, *Uca capricornis* e *Uca thayeri*, respectivamente. Segundo Slatyer et al. (2008), as fêmeas tendem a construir mais chaminés do que os machos, devido à sua baixa capacidade em combater caranguejos intrusos (de fato, durante experimentos de campo, as fêmeas entraram mais rapidamente nas tocas sem chaminés do que os machos, mostrando que, em condições ameaçadoras, a sua principal estratégia é o rápido refúgio, em função da sua maior fragilidade), além de serem capazes de alocar mais tempo e energia associados com a sua construção, por alimentarem-se mais eficientemente. Salmon (1987), já havia lançado a hipótese de que as chaminés construídas pelas fêmeas pudessem atuar na defesa da toca, devido



a um alargamento do mero (não encontrado nos machos), que proporcionam para as fêmeas melhores condições para a construção destas estruturas.

Como o comportamento reprodutivo de *Uca thayeri* segue a regra de espécies de frente estreita, as fêmeas ocupam e defendem suas próprias tocas, as quais são utilizadas como local de abrigo e de reprodução, mas, a cópula rápida é feita na superfície, próxima da entrada da sua toca. Desta forma, o sistema de acasalamento não é baseado em recursos, uma vez que as fêmeas exigem dos machos somente os espermatozoides para fertilizarem os seus óvulos e, portanto, os machos não precisam utilizar mecanismos específicos para a atração da fêmea (ex: construção de ornamentações na entrada das tocas ou sinais visuais e acústicos complexos), como realizados por machos de espécies de frente larga (Crane, 1975; Christy, 1982; Salmon, 1987; Christy & Salmon, 1991). Portanto, os machos de *Uca thayeri* que construíram chaminés neste estudo, provavelmente as fizeram com o intuito de proteger melhor a sua toca contra caranguejos intrusos, quando em condições de acasalamento próximo da superfície da toca da fêmea. A falta de investimento da grande maioria dos machos na construção de chaminés, possivelmente, está associada à defesa das suas tocas por meio de embate direto com o intruso utilizando o seu quelípodo hipertrofiado.

A correlação positiva encontrada entre as dimensões (DE, DI e AL) das chaminés das tocas e as das somáticas de *Uca thayeri* parece ser uma regra geral dentre as espécies do gênero. O mesmo resultado obtido por Lim & Diong (2003) no estudo com *Uca annulipes* sustenta esta hipótese. De fato, as maiores dimensões das chaminés das tocas registradas na primavera (DE e AL) e verão (DI), que são períodos de maior intensidade reprodutiva para *Uca*

*thayeri*, resultam de um maior tamanho somático dos caranguejos que atingem a maturidade sexual durante esta época (Mantelatto & Fransozo, 1996). As chaminés mais altas, provavelmente foram construídas por fêmeas ovígeras, que necessitam de maior proteção durante este período, e por isso, investem na construção de estruturas mais elaboradas.

Embora as chaminés das tocas de *Uca thayeri* tenham sido registradas durante o ano inteiro, as maiores frequências aconteceram nos meses de novembro a janeiro, que constituem a primeira metade do período de maior intensidade reprodutiva para a espécie (presença de fêmeas ovígeras de novembro a abril no manguezal do Rio das Garças, comunicação pessoal) e que segundo Costa & Negreiros-Fransozo (2003) são períodos em que as condições ambientais são mais favoráveis para o desenvolvimento das larvas planctônicas. Estes dados, portanto, corroboram a informação de Crane (1975) e Salmon (1987), sobre uma estreita relação entre estas estruturas e o período reprodutivo da espécie. Também, Gusmão-Junior et al. (2012) registraram maior frequência de fêmeas adultas e ovígeras da espécie em tocas providas de chaminés durante a primavera e o verão, no manguezal de Praia Grande, SP. No entanto, o fato de terem sido encontradas chaminés durante todo o ano, sugere que a sua construção possa estar relacionada primariamente como barreira contra intrusos e que durante o período reprodutivo, esta função se torna mais importante devido à necessidade de evitar eventuais perturbações por invasão das tocas que abrigam fêmeas incubando ovos, um período de alta vulnerabilidade para a espécie.

A tendência a uma maior abundância de tocas com chaminés observadas nas proximidades da água do rio durante o período reprodutivo

(primavera e início do verão) (v. Fig. 12) pode estar relacionada a um processo facilitador para as fêmeas ovígeras liberarem suas larvas prontamente nas águas do rio por ocasião da inundação pelas marés de sizígia (considerando que a maioria das chaminés foi construída por fêmeas). Corroborando esta inferência, o fato das chaminés das tocas da faixa externa (próxima da água) apresentarem um DI médio maior do que das demais faixas, indicando que fêmeas maiores e, portanto, de maior potencial reprodutivo, habitam a faixa mais próxima da água do rio. Vale lembrar que o DI é a dimensão de melhor correlação com a LC dos caranguejos (v. Fig. 12 B). Entretanto, a altura da chaminé também constitui uma importante dimensão na inferência do período reprodutivo, pois o valor médio dela foi cerca de 30% maior no período quente do que no período frio (v. Tab. 7).

Esta distribuição diferenciada foi relatada, também, por Lim & Diong (2003) com tocas de *Uca annulipes* (maiores diâmetros de abertura nas faixas mais próximas da água). Em um estudo com *Uca rapax*, Castiglioni & Negreiros-Fransozo (2006) encontraram fêmeas ovígeras em estágios finais de desenvolvimento embrionário migrando para áreas mais alagadas para realizarem a liberação larval. Os registros acima permitem deduzir que, fêmeas ovígeras de *Uca thayeri* ou fêmeas que acabaram de se acasalar constroem suas tocas providas de chaminés nas proximidades da água do rio, durante o período reprodutivo. Contrariamente, durante os períodos mais frios (maio a setembro), quando a intensidade reprodutiva é baixa, as chaminés foram mais abundantes na faixa interna de amostragem (longe do rio) (v. Fig. 12), mas o DI médio das mesmas foi similar em todas as faixas (v. Tab. 7). Tal distribuição pode estar associada ao assentamento de fêmeas jovens (provenientes das

coortes produzidas na primavera e verão anteriores) em qualquer parte do manguezal e, somente, aquelas ovíferas migrariam para a faixa externa com a finalidade acima referida. É preciso considerar também que, tal repartição de recurso dentre as diferentes categorias demográficas certamente é vantajosa para a espécie como um todo.

O tamanho e a morfologia das tocas dos caranguejos do gênero *Uca* variam consideravelmente dependendo da estação do ano, do tipo de substrato e do tamanho do caranguejo construtor (Wolfrath, 1992). Tocas sem ramificações e com uma única abertura para a superfície na forma das letras de J, L e I são conhecidos em *Uca pugnax* (Smith, 1870) (v. Katz, 1980), *Uca pugilator* (Bosc, 1802) (v. Christy, 1982), *Uca subcylindrica* (Stimpson, 1859) (v. Thurman, 1984), *Uca rapax* (Smith, 1870) (v. Genoni, 1991), *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (v. Wolfrath, 1992) e *Uca annulipes* (Milne Edwards, 1837) (v. Lim & Diong, 2003). No entanto, Genoni (1991) relatou que além das tocas descritas com o formato de J, *Uca rapax* constrói tocas ramificadas em formatos de Y, U e H.

De acordo com Christy (1982), os diferentes formatos de toca registrados para a espécie *Uca pugilator* podem estar relacionados às diferenças funcionais de cada toca, reconhecendo dois padrões: 1) tocas temporárias, caracterizadas por um canal simples, sem câmara terminal e utilizadas como refúgio contra predadores e adversidades ambientais e 2) tocas reprodutivas, caracterizadas pela presença de câmara terminal e ornamentações na abertura das tocas, utilizadas durante o período reprodutivo.

A maioria das tocas de *Uca thayeri* registradas neste estudo apresentou uma única abertura para a superfície com um único canal; estes podem ser

interpretados como local de permanência do caranguejo. Aquelas providas de câmaras terminais (18, no total), certamente funcionaram como local para incubação de ovos por fêmeas ovígeras; o registro destas tocas restrito ao período de maior intensidade reprodutiva da espécie (outubro a maio, v. Quadro 1) corrobora esta inferência.

Os diferentes formatos registrados no presente estudo (oito no total) sugerem que, tocas reprodutivas não são construídas a partir de um mesmo padrão nesta espécie, mas estas apresentam e exigem maiores tamanhos (em comprimento e presença de câmara incubadora) do que as tocas de permanência. Segundo Christy (1982) e Wolfrath (1992), tocas com maiores profundidades e câmaras terminais são consideradas mais estáveis durante a subida da maré por manterem as condições de umidade e oxigenação mais constantes e favoráveis para a incubação dos ovos pelas fêmeas ovígeras.

Há dois períodos distintos na forma da toca do presente estudo: o primeiro nos meses frios (junho a setembro, v. Quadro 1) caracterizado pela ocorrência de tocas curtas e em forma de bastão e o segundo no período mais quente (outubro a maio), caracterizado por tocas longas.

Os moldes obtidos nos meses frios (curtos e em forma de bastão) podem se tratar de tocas batumadas, nas quais, o caranguejo se refugia do frio no fundo das mesmas em profundidades superiores àquelas dos moldes encontrados e fecha com um tampão na parte superior da toca. Esta inferência tem base na falta de captura de caranguejos em 100 % dos referidos moldes. Portanto, estes constituiriam apenas a forma da toca na sua parte superior inabitada, incluindo o canal da chaminé. A favor desta hipótese, Wolfrath (1992) observou que as tocas de *Uca tangeri* em Ria Formosa, Portugal, foram

significativamente mais profundas durante o inverno e a primavera, sugerindo que este alongamento, principalmente durante o inverno, pode estar relacionado a um aumento na oferta de oxigênio dentro da toca, o que permitiria que os caranguejos permanecessem no seu interior por um longo período sem a necessidade da sua abertura para a troca de ar; tais tocas também sofreriam menor influência das condições climáticas (ex: chuvas e temperatura). Escavações das tocas de *Uca thayeri* do manguezal do Rio das Garças até profundidades maiores do que 15 cm certamente poderão confirmar esta suposição. No período quente (outubro a maio), as tocas se mostraram com formas complexas e integralmente abertas, o que deve estar relacionada com a interação mais dinâmica entre a toca e a superfície do solo com atividades de alimentação e reprodução.

Além do gênero *Uca*, outros ocipodídeos, como *Ocypode ceratophthalmus* têm registrado diferentes formatos de tocas. Segundo Lim et al., (2011), os caranguejos desta espécie constroem tocas no formato da letra J, e com o aumento do seu tamanho corpóreo, as tocas passam a assumir a forma de U e Y, respectivamente. Estas formas mais complexas, podem apresentar uma estratégia adaptativa de escape pelos caranguejos (saída rápida pela outra abertura da toca) quando em perigo. Provavelmente, as espécies de *Uca* que constroem tocas com este formato apresentam a mesma função de escape contra predadores. Segundo Chan et al., (2006), em Hong Kong, esta mesma espécie construiu tocas em espiral, as quais foram categorizadas como o formato mais complexo, constituindo-se de uma espiral, um canal único e uma câmara na região basal, sendo construídas somente por indivíduos adultos. Neste estudo, nem todas as tocas espirais apresentaram

câmaras terminais, mas certamente foram as formas mais complexas, apresentando os maiores tamanhos (comprimento), diâmetros de abertura e registradas durante o período de maior intensidade reprodutiva, sugerindo, que assim como em *Ocypode ceratophthalmus*, foram construídas por indivíduos de tamanhos maiores.

Segundo Genoni (1991), os caranguejos adultos de *Uca rapax* também escavam tocas mais profundas, enquanto os menores retiram apenas pequenas quantidades de sedimento de cada vez, resultando em tocas mais rasas. Tal diferença na morfologia das tocas de caranguejos de diferentes idades foi relacionada pelo autor com a disponibilidade de alimento no local. Ele considera que caranguejos de diferentes tamanhos não podem responder igualmente à fonte de alimento, devido às diferenças na eficiência de forrageamento, na assimilação de alimentos, ou na dominância de indivíduos maiores que pode limitar esta disponibilidade para caranguejos menores. Desta forma, quando a disponibilidade de alimento era baixa, os caranguejos menores escavavam mais tocas do que eles precisavam para sua necessidades fisiológicas e de proteção, a fim de aumentar as taxas de produção de alimento (uma vez que, esta atividade importa matéria orgânica para a superfície do solo que, sob condições oxidantes, promove o crescimento microbiano). Portanto, como a função destas tocas escavadas em excesso era somente promover a reciclagem dos nutrientes do sedimento, não havia necessidade do caranguejo gastar energia escavando tocas tão profundas (processo lento), mas sim tocas mais rasas (processo rápido e que permitiria maior quantidade de sedimento revolvido), pois, a matéria orgânica se encontra principalmente nas primeiras camadas de sedimento. No presente estudo, as

tocas mais rasas (formato de bastão) que foram consideradas batumadas, também, apresentaram os menores DI, mas estes caranguejos não mostraram indícios de revolvimento do sedimento para fins de crescimento bacteriano.

Os diferentes formatos de tocas que apresentam curvatura e as diferentes variações dentro destes formatos podem estar relacionados com a presença de estruturas compactas (neste estudo, raízes) que influenciam a atividade de escavação dos caranguejos, que ao encontrarem um obstáculo, tendem a mudar o trajeto da escavação, afetando a morfologia da toca. Tocas profundas (neste estudo, maioria em espiral) são tubos únicos e dificilmente se sustentariam sem um apoio, portanto, o formato espiral certamente é uma consequência do desvio do trajeto pela presença de raízes no solo. De fato, *Uca thayeri* tende a construir suas tocas próximas de estruturas compactas a fim de ganhar apoio estrutural. Este mesmo fato já foi observado em *Uca pugnax* por Bertness & Miller (1984), em *Uca rapax* por Genoni (1991) e em *Uca annulipes* por Lim & Heng (2007) e Lim & Rosiah (2007). Estes últimos autores ainda relataram que a presença destas estruturas compactas não só afetam a morfologia da toca, como também podem influenciar na escolha do local de sua construção, o que determina os padrões de distribuição e abundância da espécie.

As tocas com o formato de bastão longo (n=7), provavelmente representam as tocas mais difíceis de serem escavadas e habitadas pelos caranguejos, uma vez que, um tubo totalmente perpendicular e sem inclinação, dificulta a entrada e saída destes caranguejos, bem como o refúgio no seu interior. Contrariamente, as tocas com algum tipo de curvatura e inclinação (embora não tenha sido mensurados o grau desta inclinação no presente



estudo) tende a facilitar tais atividades realizadas pelos caranguejos que constroem este tipo de toca, as quais também podem ser melhores na retenção de água e oxigênio logo após a curvatura. Diferenças de inclinação da toca logo após a sua abertura ainda foram observadas entre as tocas construídas por machos (mais inclinadas) e fêmeas (mais verticais). Esta inferência pode ser atribuída ao fato do macho apresentar uma manobralidade mais restrita, devido ao quelípodo hipertrofiado e por isso, exigir um rumo mais gradual na descida de suas tocas. As fêmeas, por outro lado, apresentam ambos os quelípodos pequenos, o que as torna relativamente mais ágeis, mesmo em tocas com forma mais aguda, dados estes corroborados por Lim & Diong (2003) em um estudo com *Uca annulipes*.

Assim como neste estudo, Lim & Diong (2003) estudando uma população de *Uca annulipes* em uma ilha no sul de Singapura encontraram tocas significativamente mais volumosas e com maiores larguras horizontais na faixa externa de amostragem. Segundo estes autores, a presença de tocas com maiores volumes nas faixas mais próximas da água pode estar relacionada às necessidades fisiológicas do caranguejo, de manter maiores concentrações de oxigênio (provenientes da água que se acumula nas tocas) durante longos períodos de maré alta, em que permanecem submersos em suas tocas. Bertness & Miller (1984) também observaram maiores volumes para as tocas de *Uca pugnax* nas proximidades da borda da água, no entanto, não explicaram este fenômeno. Neste estudo, as tocas encontradas nas proximidades da água ainda apresentaram maiores profundidades e comprimento de curvatura, quando comparadas às demais faixas de amostragem. É plausível supor que, por ficar mais tempo submerso pela maré,

o sedimento encontrado neste local facilita a escavação de tocas mais profundas e com maior grau de complexidade pelos caranguejos, além de que, estas tocas fornecem ao caranguejo residente condições mais favoráveis.

Os dois moldes de tocas “gigantes” encontrados neste estudo, provavelmente foram escavados por espécies de caranguejos maiores que constroem galerias no substrato, e que tomaram posse de tocas com chaminés (construídas por indivíduos de *Uca thayeri*) e expandiram o seu interior. Dentre estas espécies, destaca-se *Ucides cordatus*, que é comumente encontrada no local de estudo (Kassuga, 2009).

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo permite levantar a hipótese de que as chaminés estão relacionadas primariamente com a defesa da toca contra caranguejos intrusos, e secundariamente, com o período reprodutivo de *Uca thayeri*, uma vez que foram observadas chaminés durante todo o período de estudo. Tais chaminés também estiveram intimamente mais relacionadas com as fêmeas, do que com os machos, sendo que estas constroem chaminés com maior frequência e as elaboram melhor do que os machos.

A preferência em construir tocas próximas a estruturas compactas (como as paredes do terrário ou raízes artificiais), também foi relatada e esteve associada ao fato do caranguejo ganhar apoio estrutural com esta atividade. A morfologia das tocas não seguiu um padrão na espécie, e aquelas mais profundas (maioria em espiral), certamente são consequências do desvio do trajeto pela presença de raízes no solo.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BERTNESS, M. D.; 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: 211-237.

BEZERRA, L. E. A.; MATTHEWS-CASCON, H. 2007. Population and reproductive biology of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea: Ocypodidae) in a tropical mangrove from Northeast Brazil. **Acta Oecologica**. 31: 251-258.

CASTIGLIONI, D. S.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2006. Ciclo reprodutivo do caranguejo violinista *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.

CHAN, B. K. K.; CHAN, K. K. Y.; LEUNG, P. C. M. 2006. Burrow architecture of the ghost crab *Ocypode ceratophthalma* on a sandy shore in Hong Kong. **Hydrobiologia**. 560: 43-49.

CHAVES, P. T. C.; VENDEL, A. L. 1997. Reprodução de *Stellifer rastrifer* (Jordan) (Teleostei, Sciaenidae) na baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 14 (1): 81-89.

CHAVES, P. T.; VENDEL, A. L. 2001. Baía de Guaratuba, Paraná: Um estudo de caso sobre ictiofauna em estuários. In: CHAVES, P. T.; VENDEL, A. L. (eds). **Reunião técnica sobre ictiologia em estuários**. Curitiba, p. 92-101.

CHRISTOPHER, C. E.; SALMON, M.; FORWARD JR, R. B. 2008. Is the hatching clock of fiddler crab larvae (*Uca thayeri*) phenotypically plastic?. **Journal of Crustacean Biology**. 28 (2): 328-333.

CHRISTY, J. H. 1982. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (Bosc). **Animal Behaviour**. 30: 687-694.

CHRISTY, J. H.; SALMON, M. 1991. Comparative Studies of Reproductive Behavior in Mantis Shrimps and Fiddler Crabs. **American Zoologist**. 31: 329-337.

COSTA, T. M.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2003. 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.; SILVA, S. M. J.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2006. Reproductive pattern comparison of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 and *U. uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**. 49 (1): 117-123.

CRANE, J. 1975. **Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca***. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 736p.

GENONI, G. P. 1991. Increased burrowing fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda: Ocypodidae) in response to low food supply. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 147: 267-285.

GEORGE, R. W.; JONES, D. S. 1982. A revision of the fiddler crabs of Australia (Ocypodinae: *Uca*). Records of the Western Australian Museum Supplement 14: 1-99.

GUSMÃO-JUNIOR, J. B. L.; MACHADO, G. B. O.; COSTA, T. M. 2012. Burrows with Chimneys of the Fiddler Crab *Uca thayeri*: Construction, Occurrence, and Function. **Zoological Studies**. 51 (5): 598-605.

KASSUGA, A. D. 2009. **Distribuição espacial dos juvenis do caranguejo-do-mangue, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea: Brachyura: Ucididae) e a fauna associada às galerias dos adultos nos manguezais de Cabaraquara, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil**. Dissertação de Mestrado em Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.

KATZ, L. C. 1980. Effects of Burrowing by the Fiddler Crab, *Uca pugnax* (Smith). **Estuarine and Coastal Marine Science**. II: 233-237.

KELLMAYER, K.; SALMON, M. 2001. Hatching rhythms of *Uca thayeri* Rathbun: timing in semidiurnal and mixed tidal regimes. **Journal of Experimental Marine and Ecology**. 260: 169-183.

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.; HENG, M. M. S. 2007. Mangrove micro-habitat influence on bioturbative activities and burrow morphology of the fiddler crab, *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Ocypodidae). **Crustaceana**. 80: 31-45.

LIM, S. S. L.; ROSIAH, A. 2007. Influence of pneumatophores on the burrow morphology of *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) (Brachyura, Ocypodidae) in the field and in simulated mangrove micro-habitats. **Crustaceana**. 80 (11): 1327-1338.

LIM, S. S. L.; YONG, A. Y. P.; TANTICHODOK, P. 2011. Comparison of burrow morphology of juvenile and young adult *Ocypode ceratophthalmus* from Sai Kaew, Thailand. **Journal of Crustacean Biology**. 31 (1): 59-65.

MAACK, R. 1968. **Geografia física do Estado do Paraná**. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 350p.

MANTELATTO, F. L. M.; FRANSOZO, A. 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. **Nauplius**. 4: 29-38.

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): 901-914.

MASUNARI, S.; SWIECH-AYOUB, B. P. 2003. Crescimento relativo em *Uca leptodactyla* Rathbun (Crustacea Decapoda Ocypodidae). **Revista Brasileira de Zoologia**. 20 (3): 487-491.

MELO, G. A. S. 1996. **Manual de Identificação dos Brachyuras (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo, Plêiade, 604p.

MÜLLER, V. K. 1983. Population biology, activity rhythms and distribution of *Uca tangeri* (Decapoda, Brachyura). **Zoologische Jahrbuecher Systematic**. 110: 221-266.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; COLPO, K. D.; COSTA, T. M. 2003. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. **Journal of Crustacean Biology**. 23: 273-279.

NG, P. K. L.; SIVASOTHI. 1999. **A guide to the mangroves of Singapore II: Animal diversity**. Singapore Science Centre.

NOVAK, A.; SALMON, M. 1974. *Uca panacea*, a new species of fiddler crab from the Gulf Coast of the United States. **Proceedings of the Biological Society of Washington**. 87 (28): 313-326.

POWERS, L. W.; COLE, J, F. 1976. Temperature variation in fiddler crab microhabitats. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 21: 141-157.

ROSENBERG, M. S. 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the genus *Uca*. **Journal of Crustacean Biology**. 21 (3): 839-869.

SALMON, M. 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.

SHIH, H.-T; MOK, H.-K; CHANG, H.-W. 2005. Chimney Building by Male *Uca formosensis* Rathbun, 1921 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) after Pairing: A New Hypothesis for Chimney Function. **Zoological Studies**. 44 (2): 242-251.

SILVA, U. A. T. 2007. **Recuperação populacional de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), através da liberação de formas imaturas em áreas antropicamente pressionadas**. Tese de Doutorado em Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.

SLATYER, R. A.; FOK, E. S. Y.; HOCKING, R.; BACKWELL, P. R. Y. 2008. Why do fiddler crabs build chimneys? **Biology letters**. 4: 616-618.

THURMAN, C. L. 1984. Ecological notes on fiddler crabs of south Texas, with special reference to *Uca subcylindrica*. **Journal of Crustacean Biology**. 4 (4): 665-681.

VON HAGEN, H. O. 1968. Studien an peruanischen Winkerkrabben (*Uca*). **Zoologische Jahrbuecher Systematic**. 95: 395-468.

WADA, K.; MURATA, I. 2000. Chimney building in the fiddler crab *Uca arcuata*. **Journal of Crustacean Biology**. 20 (3): 505-509.

WEAVER, A.; SALMON, M. 2002. Hatching rhythms of *Uca thayeri*: evidence for phenotypic plasticity. **Journal of Crustacean Biology**. 22 (2): 429-438.

WEIS, J. S.; WEIS, P. 2004. Behavior of four species of fiddler crabs, genus *Uca*, in southeast Sulawesi, Indonesia. **Hydrobiologia**. 523: 47-58.

WOLFRATH, B. 1992. Burrow of the fiddler crab *Uca tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. **Marine Ecology Progress Series**. 85: 237-243.

YAMAGUCHI, T. 1971. The courtship behavior of a fiddler crab, *Uca lactea*. **Kumamoto Journal Science**. 10: 13-37.

ZUCKER, N. 1974. Shelter building as a means of reducing territory size in the fiddler crab, *Uca terpsichores* (Crustacea: Ocypodidae). **American Midland Naturalist**. 91: 224-236.

ZUCKER, N. 1981. The role of hood-building in defining territories and limiting combat in fiddler crabs. **Animal Behaviour**. 29: 387-395.