



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR
MESTRADO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

**COMPORTAMENTO PREDATÓRIO DO CARANGUEJO *Menippe
nodifrons* STIMPSON, 1859 (DECAPODA: BRACHYURA:
MENIPPIDAE) SOBRE MOLUSCOS GASTRÓPODES EM
LABORATÓRIO**

GIVANILDO XIMENES SANTANA

FORTALEZA - CE
2005

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR
MESTRADO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

**COMPORTAMENTO PREDATÓRIO DO CARANGUEJO *Menippe
nodifrons* STIMPSON, 1859 (DECAPODA: BRACHYURA:
MENIPPIDAE) SOBRE MOLUSCOS GASTRÓPODES EM
LABORATÓRIO**

GIVANILDO XIMENES SANTANA

Dissertação submetida à coordenação do curso de
Pós-graduação em Ciências Marinhas Tropicais da UFC,
como parte dos requisitos para obtenção do título de
Mestre em Ciências Marinhas Tropicais

ORIENTADORA: PROFA. DRA. HELENA MATTHEWS-CASCON

FORTALEZA - CE

2005

Esta dissertação foi submetida à coordenação do curso de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Marinhas Tropicais, outorgado pela Universidade Federal do Ceará, e encontra-se à disposição dos interessados na Biblioteca do Instituto de Ciências do Mar da referida Universidade.

A transcrição de qualquer trecho desta dissertação é permitida, desde que seja feita de conformidade com as normas da ética científica.

Givanildo Ximenes Santana

Dissertação Aprovada em:

PhD. Helena Matthews-Cascon
Depto. de Biologia
Universidade Federal do Ceará
Orientadora

PhD. Antônio Aduino Fonteles Filho
Instituto de Ciências do Mar/LABOMAR
Universidade Federal do Ceará
Examinador

PhD. Ana de Fátima F. U. Carvalho
Depto. De Biologia
Universidade federal do Ceará
Examinadora

“Ninguém disse que foi fácil,
Ninguém nunca disse que seria tão difícil.”

(The Scientist – Coldplay)

“Prestarei o melhor serviço
de que sou capaz, porque
jurei a mim mesmo triunfar
na vida, e sei que o triunfo
é sempre resultado do
esforço consciente e
eficaz.”

(Mahatma Gandhi)

Ao meu avô
Odilon (*in memoriam*).

A DEUS,

Aos meus pais,
pelo amor que me concedem
em todos os momentos de minha vida.

Aos meus irmãos: Joseleno e Joseyla,
dedico carinhosamente.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi fruto de esforço não só de minha parte, mas de pessoas que me engrandeceram e me incentivaram nessa jornada, deram apoio e dedicação para que ele se concretizasse. Se algum dia eu puder agradecê-los, não somente nestas poucas linhas de pura emoção, mas também com meu esforço e meu conhecimento, estarei sempre ao lado deles. Espero que eu possa lembrar-me aqui de todos aqueles que fizeram e ainda fazem parte, de meus momentos mais inesquecíveis, com todo o meu respeito e sinceros agradecimentos.

À minha orientadora Profa. Helena Matthews-Cascon pelo incentivo e pela orientação, agradeço de coração, sua generosidade e paciência foram importantes para a conclusão dessa dissertação.

Ao Professor Adauto Fonteles Filho por seu grande conhecimento estatístico e pela sua ajuda nas horas críticas. Estatisticamente falando sou grande admirador de sua sapiência, é um conhecedor emérito dos assuntos mais diversos, e não posso deixar de agradecê-lo pelos ensinamentos.

À Professora Ana de Fátima F. U. Carvalho pela sua participação na banca examinadora e pelas sugestões no final deste trabalho, sua contribuição é sempre recheada de críticas construtivas que só fazem nos engrandecer.

Ao grande amigo e parceiro de faculdade, Marcos Leite (novamente fizemos que acreditassem em nosso pontecial).

Ao grande amigo, mentor, Carlos Lineu, sempre presente em todas as dificuldades dessa pesquisa e reconhecido pelo seu largo conhecimento em qualquer área da biologia.

Ao Grande amigo Luís Ernesto, se existe alguém capaz de enfrentar barreiras e tempo ruim, ainda não conheci como ele. Além de tudo, excelente

cientista. Foi sempre um prazer tê-lo como parceiro em todas as viagens de campo e nas discussões acadêmicas.

Ao meu amigo-irmão Sávio Nogueira, a vida nos ensinou que amizade é melhor do que qualquer outra coisa.

Aos caros colegas do curso de graduação Daniel Acyoli, Tito Lívio, Beth, Nathalie, Morgana Bruno, Carlão, e todos aqueles com que tive oportunidade de cursar as mesmas disciplinas.

À grande amiga Michelle Walker por nunca ter esquecido nossa amizade.

À sorridente Soraya Rabay do Laboratório de Zoologia, sempre disposta a ajudar .

Ao professor Paulo Cascon pelos pequenos detalhes observados e pelas piadas.

Aos caros amigos e colegas do curso de mestrado Isabel, Geraldo, Sérgio, Carol, Janaína, Guelson, Gleyre, Gualdino, Esaú (o bom baiano), P. A., André, Saulo e todos os outros com quem pude conviver nesses dois anos de estrada.

Ao amigo Leonardo também do mestrado, foi sempre indiscutivelmente uma pessoa verdadeira.

Aos professores e funcionários do Instituto de Ciências do Mar – Labomar que tiveram grande importância no direcionamento desse trabalho.

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Ceará (FUNCAP), e ao Dr. Vitorino, meu conterrâneo novarussense, obrigado.

À Professora. Cristina Rocha sempre incentivando nesse objetivo.

À Emília, Brunno e Camila Boareto que estarão sempre presentes nos meus momentos alegres.

Aos meus avós, Mariinha, Augusta e Chico Santana, obrigado pelas suas bençãos.

A todos os meus familiares que estão sempre me incentivando a preservar meus valores. Especialmente aos meus tios Antônio, Carlos Augusto e Onofre, pelos quais tenho muito apreço. A minha eterna tia mãe, Vanda, pelo seu carinho infinito.

Enfim, a todos que por ventura não foram citados mas que contribuíram de alguma maneira para a realização deste sonho.

This document was created with Win2PDF available at <http://www.daneprairie.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE TABELAS	xiv
RESUMO	xv
ABSTRACT	xvi
1. INTRODUÇÃO	01
1.1. <i>Predação entre braquiúros (caranguejos verdadeiros) e moluscos</i>	04
1.2. <i>Aspectos Bioecológicos do caranguejo <i>Menippe nodifrons</i></i>	09
1.3. <i>Aspectos Bioecológicos das espécies gastrópodes</i>	
<i>Stramonita haemastoma, Tegula viridula e Neritina virginea</i>	13
1.3.1. <i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	13
1.3.2. <i>Neritina virginea</i> (Linnaeus, 1758)	14
1.3.3. <i>Tegula viridula</i> (Gmelin, 1791)	15
2. OBJETIVOS	16
3. MATERIAIS E MÉTODOS	17
3.1. <i>Área de coleta</i>	17
3.2. <i>Coleta dos caranguejos (predadores)</i>	19
3.3. <i>Coleta dos moluscos gastrópodes (presas)</i>	20
3.4. <i>Experimento de preferência alimentar</i>	20
3.5. <i>Experimento de tempo de manipulação</i> <i>e manipulação das presas</i>	21
3.6. <i>Tamanho Crítico da presa</i>	23
3.7. <i>Análise Biomecânica das quelas</i>	25

4. RESULTADOS	26
4.1. <i>Preferência alimentar</i>	26
4.2. <i>Tempo de manipulação</i>	28
4.3. <i>Manipulação das presas</i>	31
4.4. <i>Tamanho crítico da presa</i>	33
4.5. <i>Análise Biomecânica das quelas</i>	33
5. DISCUSSÃO	36
5.1. <i>Preferência alimentar e Tempo de manipulação</i>	36
5.2. <i>Manipulação das presas, Tamanho crítico e Análise Biomecânica das quelas</i>	41
6. CONCLUSÕES	46
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

This document was created with Win2PDF available at <http://www.daneprairie.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.

LISTA DE FIGURAS

1. Vista dorsal do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons*. 09

2. Desenho esquemático do caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859. QM = Quela Maior com função de triturar ou esmagar - “*Crusher*” ou esmagadora; Qm = Quela menor com função de cortar ou descascar - “*Cutter*” ou cortadora. DM = dente molariforme. 10

3. Classificação sistemática para a espécie *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859. 12

4. Concha do molusco gastrópode *Stramonita haemastoma* (família Muricidae). 13

5. Concha do molusco gastrópode *Neritina virginea* (família Neritidae). 14

6. Concha do molusco gastrópode *Tegula viridula* (família Trochidae). 15

7. Localização da praia do Pacheco no litoral do Ceará, município de Caucaia. 18

8. Proporção de presas consumidas de *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula* pela espécie de caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Ordem de preferência: *Neritina virginea* > *Stramonita haemastoma* > *Tegula viridula*). 26

9. Número de presas consumidas de <i>Neirtina virginea</i> , <i>Stramonita haemastoma</i> e <i>Tegula viridula</i> entre machos e fêmeas do caranguejo <i>Menippe nodifrons</i> Stimpson, 1859.	27
10. Fotos das cicatrizes nas conchas predadas por <i>Menippe nodifrons</i> : (A, B, C, D) <i>Stramonita haemastoma</i> ; (E, F) <i>Tegula viridula</i> ; (G, H) <i>Neritina virginea</i> .	32
11. Características morfológicas e estruturais das quelas do caranguejo <i>Menippe nodifrons</i> .	34

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Tabela básica para obtenção dos valores dos postos correspondentes aos dados originais (tempo de predação).	29
Tabela 2. Transformação dos valores originais (tempo de predação) em postos, de acordo com o teste de Kruskal-Wallis.	30
Tabela 3. Valor do tamanho crítico da presa para as espécies <i>Stramonita haemastoma</i> , <i>Tegula viridula</i> e <i>Neritina virginea</i>	33
Tabela 4. Valores mínimos da vantagem mecânica ($L1/L2$; onde $L1$ = segmento do eixo fixo ao ponto de inserção no tendão do músculo maior; $L2$ = segmento do eixo fixo a ponta do dátilo) das duas quelas do caranguejo mão-grossa <i>Menippe nodifrons</i> . QM = quela maior; Qm = quela menor	35
Tabela 5. Características morfológicas e biomecânicas das quelas do caranguejo mão-grossa <i>Menippe nodifrons</i>	35

This document was created with Win2PDF available at <http://www.daneprairie.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.

**COMPORTAMENTO PREDATÓRIO DO CARANGUEJO *Menippe nodifrons*
STIMPSON, 1859 (DECAPODA: BRACHYURA: MENIPPIDAE) SOBRE
MOLUSCOS GASTRÓPODES EM LABORATÓRIO**

GIVANILDO XIMENES SANTANA

Foi realizado experimento em laboratório para observar a predação do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons* sobre três espécies de moluscos gastrópodes: *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*. Os aspectos observados foram de preferência alimentar do caranguejo, tempo de manipulação e manipulação das presas, tamanho crítico da presa, e ainda, a análise biomecânica das quelas dos caranguejos. Os caranguejos e os moluscos foram coletados na praia do Pacheco, localizada no município de Caucaia-Ce. *Menippe nodifrons* alimentou-se das três espécies de gastrópodes, com uma maior preferência alimentar por *N. virginea* (n = 62) em relação aos outros moluscos oferecidos *S. haemastoma* (n = 41) e *T. viridula* (n = 35). A predação pelos caranguejos foi maior sobre *S. haemastoma*, do que em *T. viridula*. Os machos predaram mais ativamente *Neritina virginea*, enquanto as fêmeas não tiveram preferência por nenhuma das presas oferecidas, predando-as indistintamente. O tempo de manipulação foi menor para *N. virginea* (44,2 min.) do que para *S. haemastoma* (106,1 min.) e *T. viridula* (120,7 min.). Os moluscos foram manipulados através de duas técnicas: esmagamento e descascamento. O esmagamento foi predominante em *Neritina virginea*, enquanto que o descascamento foi usualmente maior em *Tegula viridula* e *Stramonita haemastoma*. O tamanho crítico da presa foi menor para *N. virginea* (0,34), seguida por *S. haemastoma* (0,38) e *T. viridula* (0,50) respectivamente. O caranguejo *Menippe nodifrons* apresentou vantagem mecânica para as duas quelas (Quela Maior = 0,38) e (Quela menor = 0,32), que os classificam como especialistas em quebrar conchas mais resistentes e duras. As quelas são dimórficas e possuem dentições diferentes, com atividades funcionais distintas para quebrar as conchas dos moluscos. O comportamento predatório do caranguejo *Menippe nodifrons* está diretamente relacionado ao nível de especialização de suas quelas, das características morfológicas e vulnerabilidade de suas presas.

This document was created with Win2PDF available at <http://www.daneprairie.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.

**PREDATORY BEHAVIOR OF THE STONE CRAB *Menippe nodifrons* STIMPSON,
1859 (DECAPODA: BRACHYURA: MENIPPIDAE) ON THE GASTROPODS IN
LABORATORY INVESTIGATIONS**

GIVANILDO XIMENES SANTANA

Laboratory experiments were used to study the effect of the predation of the crab *Menippe nodifrons* on the gastropods *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* and *Neritina virginea*. Aspects studied were prey preference, handling time, predation techniques, prey critical size and chelal biomechanic analysis of the crabs. The crabs and the clams were collected in Pacheco beach, located in the city of Caucaia-Ce. *Menippe nodifrons* preferred *Neritina virginea* over both *Stramonita haemastoma* and *Tegula viridula*, and *Stramonita haemastoma* was strongly preferred over *Tegula viridula*, possibly because of differences in shell characteristics among the three species. The male crabs preyed more heavily upon *Neritina virginea* than on both gastropods *Stramonita haemastoma* and *Tegula viridula*, while the females had eaten indistinctly the three clams. There were differences in handling times between *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* and *Tegula viridula* (handling times: *N. virginea* < *S. haemastoma* < *T. viridula*). Crabs attacked snails using crushing and peeling techniques, the last was used only upon *S. haemastoma* and *T. viridula*. The mean critical size for *Neritina virginea* was significantly smaller than that for *Stramonita haemastoma*, which in turn was smaller than that for *Tegula viridula*. The claws of the crab *Menippe nodifrons* are well designed for breaking shells. *Menippe nodifrons* is heterochelous, having one larger crusher claw and one smaller less robust cutter claw. Due to their greater mechanical advantage, crusher claws are able to generate considerably greater forces than cutters. Differences in the morphological and mechanical features of crab claws reflect their function and account for many of the observed differences in prey handling techniques and foraging behavior. *Menippe nodifrons* seems to be specialised for attacking hard-shelled molluscan prey. The predatory behavior of the crab *Menippe nodifrons* is directly related to the level of specialization of its claws, of the morphological characteristics and vulnerability of its prey items.

This document was created with Win2PDF available at <http://www.daneprairie.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.

1. INTRODUÇÃO

Entre as espécies animais, os dois mais importantes fatores bióticos que influenciam a composição de uma comunidade são a competição e a predação. Esses fatores raramente ocorrem isolados, estão freqüentemente em interação e qualquer membro da comunidade pode modificar seus efeitos. Isso é claramente observado na zonação de espécies de recifes de arenito, bem como, na composição e diversidade de comunidades do litoral (Harris, 1990).

Além de competir por alimento e espaço, as espécies podem interagir diretamente através de relações alimentares, entre estas a predação. A maioria das espécies é tanto consumidoras de recursos como fonte protéica para outros consumidores, fato este importante para questionar se as populações são limitadas pelo que elas comem (efeito da competição) ou por quem essas populações são comidas (efeito da predação) (Begon *et al.*, 1998).

Segundo Pianka (1994) a predação é uma relação desarmônica que ocorre entre presa e predador, onde este último beneficia-se em detrimento do primeiro. O resultado dessa relação culmina com a morte da presa pelo predador, que a utiliza como seu alimento.

Estudos e modelos do sistema predador-presa em condições de laboratório e em campo sobre as táticas empregadas por predadores e presas são relatados para os mais diversos grupos animais (Roughgarden & Fieldman, 1975; Zaret & Kerfoot, 1975; Maly, 1975; Dickie, 1976; Virnstein, 1977; Collins & Watson, 1983; Hayes, 1983; Williams, 1992; Davenport *et al.*, 1992; Jakobsen & Hansen, 1997; Lawson *et al.*, 1998; Viitasalo & Rautio, 1998; Fernandes *et al.*, 1999; Steele & Lilly, 1999; Bodiou, 1999; Dorn & Mittelbach, 1999; Nilsson, 2001; González-Olivares & Ramos-Jiliberto, 2003; Kaewmanee & Tang, 2003; Kent *et al.*, 2003; Johnson & Agrawal, 2003; Aljetlawi *et al.*, 2004; Chalcraft & Resetarits, 2004; Fox, 2004; Quinn & Cresswell, 2004).

Muitas estratégias são desenvolvidas por ambas as partes na relação predador-presa ocasionando de certa forma, uma transformação gradual no curso evolutivo das espécies envolvidas. Remmert (1982) descreve que no curso da evolução, animais-presas desenvolveram numerosas estratégias, pelas quais escapam aos predadores. Os predadores por sua vez também passam por modificações estratégicas para aumentar a eficiência da predação. Para o autor (*op. cit.*) a coevolução do predador e da presa leva a um conjunto de adaptações pela presa para contrabalançar a técnica de ataque do predador, a qual evolui constantemente.

Pianka (1994) discorre sobre as adaptabilidades evolutivas que podem surgir tanto em predadores, como nas presas, devido à pressão seletiva exercida pela predação. Conforme o autor (*op. cit.*) predadores individuais que são mais ágeis para capturar a presa possuem mais recursos disponíveis à sua disposição e normalmente mostram mais eficiência e adaptabilidade, do que àqueles menos proficientes e aptos na captura da presa. Por sua vez, os membros de uma população de presas mais habilitados a escaparem de seus predadores normalmente demonstram ter uma vantagem seletiva dentro da população.

Para Begon *et al.* (1998) a predação é um processo importante, pois pode atuar como uma força seletiva e muitas das adaptações observadas nos diversos organismos têm sua explicação na interação predador-presa.

Embora nenhuma espécie esteja inteiramente livre de predação, todas têm escapado de alguns de seus predadores e parasitas em potencial pela evolução de mecanismos de defesa. Elas podem se tornar inacessíveis por se esconderem, fugirem ou por serem grandes demais (ou pequenas) para serem devoradas (Futuyma, 1992). Diversos invertebrados marinhos exibem uma grande variedade de tipos estruturais de metabólitos secundários ativos usados como defesa química contra predadores (Pereira & Soares-Gomes, 2002).

Alguns ecólogos acreditam que no sistema predador-presa podem ocorrer flutuações populacionais em ambas as espécies envolvidas, e que de certa forma, o predador exerce um controle sobre a população de presas.

Ricklefs (1996) ressalta que predadores extremamente eficientes podem eliminar suas populações de presas até a extinção e tornarem-se extintos eles mesmos. Porém, conforme Krebs & Davis (1996) é improvável que um predador leve sua presa à extinção porque se uma espécie de presa torna-se rara, devido à predação excessiva, o predador procurará outra espécie de presa. Dessa forma, como as adaptações para ingerir presas diferentes não são iguais, é pouco provável que um predador se torne especializado o suficiente para levar qualquer espécie à extinção.

Estudos sobre respostas funcionais e numéricas do predador e da dinâmica populacional das presas são extremamente importantes para o entendimento dos ciclos predador-presa e da estabilidade do sistema. Segundo Ricklefs (1996) cinco fatores tendem a proporcionar uma longa estabilidade a esse sistema:

1. A ineficiência do predador (ou aumento da capacidade de fuga ou de defesa da presa);
2. A limitação da população dependente da densidade ou limitações seja do predador ou da presa, de fatores externos à relação;
3. As fontes alternativas de alimento para o predador;
4. Os refúgios da predação nas baixas densidades de presas;
5. Os retardos de tempo reduzidos na resposta populacional do predador às mudanças na abundância de presas.

Conforme Dajoz (1973), quando as presas tornam-se abundantes os predadores tendem a aumentar sua fecundidade, dando em resultado flutuações de populações tanto em laboratório, quanto na natureza. Como consequência, o predador captura mais freqüentemente os indivíduos doentes, melhorando assim, a qualidade média da população de presas.

Acredita-se que o crescimento populacional dependente da densidade está relacionado integralmente àquele das interações entre predadores e suas presas ou, de um modo geral, entre consumidores e as espécies que eles consomem. Devido ao fato de que os consumidores se alimentam de uma população que cresce dinamicamente, sua capacidade de suporte não é uma constante, mas uma variável. À medida que a população da presa aumenta a do predador também o faz,

até que se torna tão abundante que a população da presa declina. As duas populações, então, limitam mutuamente suas densidades: a população da presa é limitada pela predação e a do predador pelo alimento (Futuyma, 1992).

Krebs & Davis (1996) discorrem sobre a demanda de energia envolvida no sistema predador-presa e observaram que a escolha ótima das presas depende dos valores energéticos, do tempo de manipulação e do tempo de busca empreendidos pelo predador. Para esses autores (*op. cit.*) as complexas adaptações e contra-adaptações que existem entre predadores e suas presas são testemunhas de sua longa coexistência e refletem o resultado de uma corrida armamentista através do tempo evolutivo.

Alguns dos autores supracitados (Remmert, 1992; Futuyma, 1992; Pianka, 1994) concordam que a importância da predação revela-se através dos meios pelos quais, presas e predadores, buscam aperfeiçoar suas técnicas de sobrevivência na natureza o máximo possível, e que assim, possam coexistir ao longo dos tempos.

1.1. *Predação entre braquiúros (caranguejos verdadeiros) e moluscos*

A predação é considerada um fator importante na regulação de espécies abundantes que compõem as comunidades bênticas marinhas. Os caranguejos braquiúros, também considerados “caranguejos verdadeiros”, possuem participação efetiva, como importantes predadores de moluscos gastrópodes e bivalves dentro dessas comunidades (Brousseau *et al.*, 2001).

Vários trabalhos têm sido realizados observando o comportamento predatório dos braquiúros sobre moluscos gastrópodes e bivalves (Jubb *et al.*, 1983; Arnold, 1984; Rangeley & Thomas, 1987; Brown & Haigh, 1992; Richardson & Brown, 1992; Seed & Hughes, 1997; Ekendahl, 1998; Leonard *et al.*, 1998; Yamada & Boulding, 1996, 1998; Yamada *et al.*, 1998; Boulding *et al.*, 1999; Palmer *et al.*, 1999; Ray-Culp *et al.*, 1999; Richards *et al.*, 1999; Smith *et al.*, 1999; Rochette & Dill, 2000; Rovero *et al.*, 2000; Cote *et al.*, 2001; Hughes & O'Brien, 2001; Walker, 2001; Walton *et al.*, 2002; Enderlein *et al.*, 2003; Harding, 2003; Matthews-Cascon, 2003).

Seed & Hughes (1995) enumeram algumas vantagens no estudo de aspectos comportamentais e fisiológicos dos crustáceos decápodes e na escolha desses organismos marinhos como objetos de intensas pesquisas, como por exemplo: são animais extremamente abundantes em águas costeiras e estuarinas; são de fácil adaptação às condições de laboratório e exibem padrões comportamentais que são claramente identificáveis.

Uma diversidade de espécies que habitam os mais variados ambientes marinhos interage através do sistema predador-presa. Em particular, nos costões rochosos e em praias de recifes de arenito observam-se diversos organismos marinhos que vivem e se alimentam uns dos outros.

Entre as espécies de invertebrados que interagem na faixa de costão rochoso e recifes de arenito ao longo dos ecossistemas costeiros, destacam-se os Brachyura, ou grupo dos caranguejos verdadeiros, e os Moluscos, especialmente gastrópodes e bivalves que co-habitam nesse ambiente. Algumas espécies de caranguejos da faixa entre marés são predadores potenciais de moluscos gastrópodes e bivalves, influenciando tanto na distribuição populacional quanto nas características fenotípicas de suas presas. Além do mais, predação de caranguejos sobre moluscos pode ser uma potente força seletiva reguladora na morfologia das conchas (Vermeij, 1977).

Sedd & Hughes (1997) realizaram estudos sobre o comportamento predatório e as características das quelas do “siri azul” *Callinectes sapidus* sobre o molusco *Geukensia demissa* e sobre o caranguejo “violinista” *Uca pugilator* em condições de laboratório. Esses autores observaram características como técnicas de predação, tempo de manipulação, e seleção do tamanho da presa. Em suas observações os autores encontraram que o tempo de manipulação aumenta com o tamanho da presa, e que diferenças no tamanho e na vantagem mecânica das quelas de *C. sapidus* entre os sexos não foram distintas.

Richards *et al.*, (1999) realizaram experimentos com *Carcinus maenas* para observar a predação desse caranguejo sobre duas espécies de moluscos bivalves: *Macoma balthica* e *Cerastoderma edule*. Esse estudo teve como objetivo, investigar se a ocorrência natural na densidade de *C. maenas* poderia reduzir significativamente a densidade dos bivalves.

Estudos em laboratório realizados por Brousseau *et al.*, (2001) com o caranguejo asiático de praia *Hemigrapsus sanguineus* mostraram que o comportamento predatório dessa espécie, sobre os juvenis dos moluscos comerciais *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* e *Cassostrea virginica*, sugerem que o caranguejo *H. sanguineus* tem um importante papel na reestruturação das comunidades dessas presas, em habitats nos quais ele é introduzido.

Mistri (2003) também realizou experimentos em condições de laboratório sobre a dinâmica do sistema predador-presa entre o caranguejo do mediterrâneo *Carcinus aestuarii* e o molusco *Musculista senhousia*. Este autor (*op. cit.*) procurou verificar os efeitos da variação na densidade das presas sobre os padrões alimentares do predador. Ele concluiu que em altas densidades de caranguejos, por causa de interferência mútua entre eles, a mortalidade de presas diminuía.

Efeitos de competição interespecífica e odor da presa foram estudados por Salierno *et al.*, (2003) para verificar a influência desses fatores sobre o comportamento predatório do caranguejo de ambiente rochoso *Cancer irroratus*. Os autores tiveram como objetivos verificar se o caranguejo respondia melhor a predação, na presença ou ausência de um competidor e dois tipos de odores do molusco *Geukensia demissa*; odor do corpo do molusco vivo e odor de extrato de tecidos do molusco morto. A presença de um competidor não influenciou nos aspectos alimentares de *C. irroratus*. Porém os odores das presas parecem influenciar sobre o comportamento alimentar dessa espécie de caranguejo.

Dentre as espécies de caranguejos xantídeos e menípídeos observados por Vermeij (1977) como importantes predadores de moluscos, destacam-se os pertencentes aos gêneros *Carpilus*, *Eriphia*, *Ozius*, *Lydia*, *Myomenippe*, *Batozius*, *Galene*, *Paragalene* e *Menippe*.

No gênero *Menippe*, Lindberg & Marshall (1984) observaram em experimentos que *M. mercenária* é uma espécie predadora de diversos tipos de moluscos possuidores de concha, e que estas são quebradas pelas grandes quelas desse caranguejo. Caranguejos do gênero *Menippe* são considerados formidáveis predadores por serem caranguejos de médio a grande porte (Bert, 1992), e principalmente por causa de suas quelas especializadas para quebrar e abrir conchas de muitos moluscos (Lindberg & Marshall, 1984).

Predadores braquiúros manipulam as conchas de suas presas, por tritura ou esmagamento da concha, ou ainda, por descascamento. A primeira consiste em comprimir a concha entre duas superfícies duras, como por exemplo, entre os dedos fixo e móvel das quelas de caranguejos. O segundo principal tipo de quebra é o descascamento, no qual a borda de crescimento da concha (o lábio externo nas conchas de gastrópodes e a superfície livre das valvas de bivalves) é atacada pelo predador. Começando pelo lábio, o predador quebra a concha pedaço por pedaço em direção ao ápice, até os tecidos serem expostos para o consumo (Palmer, 1979, 1999). Decápodes crustáceos moluscívoros têm mostrado possuir um importante papel no processo de evolução das conchas através da predação utilizando a técnica de “*Shell-crushing*” (Berteness & Cunningham, 1981).

Caranguejos que se alimentam de moluscos de conchas duras e resistentes, normalmente possuem quelas dimórficas (heteroquelia), sendo uma maior provida de estruturas fortes para triturar, e outra menor, menos robusta com funções para cortar. A quela maior é tipicamente constituída de grandes dentes molariformes, os quais podem empregar uma força substancial capaz de inibir a resistência das conchas. Em contraste, a quela menor possui pequenos dentes pontiagudos em forma de serra, especializados para corte ou para exercer a função de captura e manipulação das presas (Seed & Hughes, 1995).

Para Seed & Hughes, (1995) as características das quelas e o comportamento predatório de caranguejos moluscívoros variam globalmente. Quando comparados com caranguejos de águas temperadas, as espécies de águas tropicais são consideradas morfológica e biologicamente mais especializadas em atacar moluscos de conchas mais resistentes. Isso pode ser considerado, como uma prolongada e intensa coevolução entre esses caranguejos e suas respectivas presas (Hughes & Elner, 1989, West *et al.*, 1991).

Seed & Hughes (1995) relatam que os caranguejos quando se alimentam de moluscos possuidores de conchas mais resistentes, empregam uma variedade de táticas predatórias que dependem, sobretudo, do tamanho total, da forma e da relativa espessura da concha das presas. Estes autores (*op. cit.*) estudaram a morfologia e a estrutura mecânica das quelas de caranguejos moluscívoros de águas temperadas e tropicais para entender o funcionamento desses apêndices durante o processo de manipulação das presas. Os autores (*op. cit.*) constataram que determinadas espécies de caranguejos predavam os moluscos de forma seletiva. Onde, escolhendo presas de menores tamanhos esses predadores poderiam evitar possíveis riscos de danificação de suas quelas em conchas mais espessas e duras. Entretanto, outros fatores como maximização de energia e minimização do tempo de manipulação parecem estar associados à seleção do tamanho da presa pelo predador.

Investigações realizadas por Smallegange & Van Der Merr (2003) acerca da predação de caranguejos *Carcinus maenas* sobre o molusco *Mytilus edulis* mostraram que os caranguejos utilizavam técnicas de esmagamento ou descascamento dependendo do tamanho da presa, e que esta última técnica era utilizada quando os moluscos predados apresentavam um tamanho crítico que, aparentemente, coincidia com a máxima energia rentável fornecida pela presa. Esses autores reportam que, assim, a seleção da presa por caranguejos moluscívoros não é somente determinada pela energia de maximização, mas provavelmente sujeita também aos contratos impostos pelo risco de danificação de suas quelas ao capturar a presa.

1.2. Aspectos bioecológicos do caranguejo *Menippe nodifrons*

Menippe nodifrons Stimpson, 1859, (Figura 1) é uma espécie encontrada no litoral brasileiro, distribuído em quase toda a sua extensão, desde o Maranhão até a costa de Santa Catarina, estando distribuído ainda pelo Atlântico Ocidental (Florida, Antilhas, Norte da América do Sul, Guianas, Atlântico Oriental e África Tropical (Coelho, 1967, 1972; Melo, 1996). Esse caranguejo, característico de costão rochoso, recifes de arenito e estuário, pode ser encontrado no médio-litoral em praias de águas rasas e nas poças de marés; sob as rochas, entre fendas e pilares de atracadouros ou ainda, na base de plantas de mangue, madeira podre no solo e bancos de ostras (Coelho, 1967; Furtado-Ogawa, 1972; Fausto-Filho, 1976; Melo, 1996).



Figura 1. Vista dorsal do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons*.

Menippe nodifrons recebe diferentes nomes vulgares dependendo da região do litoral brasileiro onde é encontrado, porém os mais comuns são: dorminhoco, mão-grossa (Ceará), guaia, guaiá (São Sebastião-RJ), siriguajá (Maranhão) ou pata grossa (Fortim-CE).

Suas principais características morfológicas externas podem ser descritas como: cefalotórax mais extenso na largura que no comprimento, de forma ovalada transversalmente, possuindo na sua margem antero-lateral 4 espinhos angulares, sendo os 2 anteriores mais obtusos e os 2 posteriores mais agudos; quelas morfologicamente diferentes em tamanho (heteroquelia); a maior quela com um tubérculo em forma de dente na base do dedo fixo (dátilo) e pinças de cor preta; fronte estreita; apresentando uma coloração parda ou amarronzada e pereiópodos (patas locomotoras) com pequenos pêlos (Melo, 1996).

Coelho (1967) reporta essa espécie com coloração variando entre o róseo-alaranjado, arroxeadado ou amarronzado. A figura 2 mostra um desenho esquemático do caranguejo mão-grossa e suas duas quelas dimórficas, uma característica diferencial da espécie.

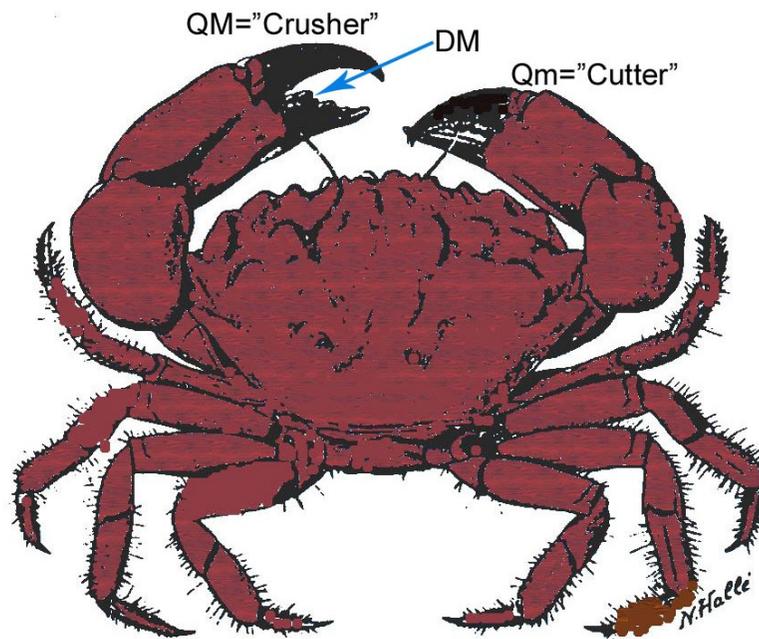


Figura 2. Desenho esquemático do caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859. QM = Quela Maior com função de triturar ou esmagar - “Crusher” ou esmagadora; Qm = Quela menor com função de cortar ou descascar - “Cutter” ou cortadora. DM = dente molariforme.

Menippe nodifrons é similar à outra espécie do gênero, muito comum no sul da Flórida *M. mercenaria*, porém é menor e mais arroxeadado, possuindo tubérculos ou pequenos sulcos na margem anterior de seu cefalotórax (Sullivan, 1979; Kaplan, 1982).

Relatos sobre a pesca do caranguejo *Menippe nodifrons* foram feitos por Oshiro (1999), que comenta sobre a comercialização dessa espécie na região litorânea da baía de Sepetiba do Estado do Rio de Janeiro, a autora relata que o caranguejo pode ser capturado manualmente, fazendo uso de pequenos pedaços de peixes como iscas para atraí-los.

No maranhão, Castro & Araújo (1978) descrevem sobre a pesca do caranguejo *Menippe nodifrons* em áreas estuarinas de São Luís, e que esta é chamada de “mariscagem”, sendo praticada durante o ano todo, em virtude da baixa-mar em marés de sizígia. A pesca é efetuada por homens, mulheres e crianças munidas de uma pequena vara de madeira medindo 50 cm de comprimento, anexada a um anzol na extremidade.

Trabalhos realizados com a espécie *Menippe nodifrons* ou caranguejo mão-grossa no Brasil são escassos (Castro & Araújo, 1978; Oshiro, 1999, Fransozo *et al.*, 1999), e o conhecimento sobre sua biologia e seus aspectos ecológicos são pouco conhecidos, particularmente aqueles relativos à sua dieta e seu comportamento predatório.

Em trabalhos anteriores o gênero *Menippe* (Sullivan, 1979; Lindberg & Marshall, 1984; Fransozo *et al.*; 1999; Oshiro, 1999) era citado como pertencente à família Xanthidae, porém em trabalhos mais recentes esse gênero passou a ser classificado em uma nova família denominada Menippidae. A figura 3 mostra a classificação sistemática para a espécie de caranguejo *Menippe nodifrons* conforme proposta baseada em Martin e Davis (2001).



Figura 3. Classificação sistemática para a espécie *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859.

1.3. Aspectos Bioecológicos das espécies gastrópodes *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*

1.3.1. *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1767)

Esse gastrópode da família Muricidae possui uma concha (Figura 4) com crenulações acentuadas na face interna do lábio externo, penetrando bastante na abertura, chegando a medir até 60 mm de comprimento. Columela e abertura da cor de salmão ou amareladas, manchas escuras entre as crenulações do lábio externo. Essa espécie ocorre bastante no litoral do Ceará em locais de pouca profundidade, sobre rochas e na zona de arrebenção (Matthews, 1968).

Stramonita haemastoma é carnívora e assim como outras espécies do gênero possuem um órgão perfurador denominado ABO (órgão perfurador acessório), localizado junto ao pé, utilizado na predação de outros moluscos (Matthews & Matthews-Cascon, 1987).

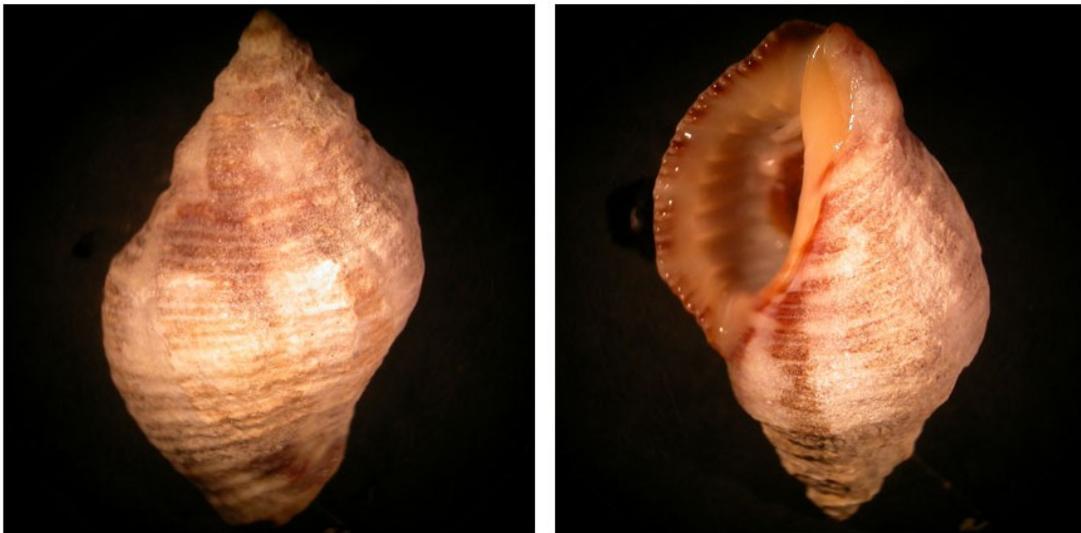


Figura 4. Concha do molusco gastrópode *Stramonita haemastoma* (família Muricidae).

1.3.2. *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758)

A concha (Figura 5) possui formato globular-ovóide, atingindo até 19 mm de comprimento; volta corporal lisa, representando a maior parte da concha. Abertura ovalada; lábio interno com dentes pequenos de formato e tamanho irregular; área parietal lisa, com acentuada convexidade; lábio externo com margem fina, espessado internamente por estreito calo. A coloração varia entre vermelho, amarelo-oliva, preto, branco, roxo e cinza, com listras axiais retas ou em zigue-zague ou com aspectos de escamas imbricadas com bordas pretas; opérculo liso, usualmente preto, ocasionalmente cinza ou esbranquiçado. Essa espécie é característica de zonas estuarinas, onde pode ser encontrada sobre fundos de lama ou raízes de mangue, sendo extremamente abundante. Pode ser encontrada em toda região norte e nordeste do Brasil, desde o Amapá ao estado da Bahia e estado do Rio de Janeiro (Matthews-Cascon *et al.*, 1990).



Figura 5. Concha do molusco gastrópode *Neritina virginea* (família Neritidae).

1.3.3. *Tegula viridula* (Gmelim, 1791)

Essa espécie pertencente à família Trochidae possui concha (Figura 6) globosa, profundamente umbilicada, 5 voltas corporais convexas, esculpura com linhas espirais nodulosas, pode apresentar uma coloração esverdeada com faixas marrons. Sua columela é arqueada com três ou quatro pequenos dentes, o lábio externo oblíquo, sendo essa espécie muito comum em substratos consolidados da zona entre marés, alimentando-se de algas e diatomáceas. No Brasil, ocorre do Ceará ao litoral de Santa Catarina (Rios, 1994).



Figura 6. Concha do molusco gastrópode *Tegula viridula* (família Trochidae).

2. OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo principal estudar o comportamento predatório do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 em condições de laboratório sobre três espécies de moluscos gastrópodes: *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Área de coleta

A praia do Pacheco (Figura 7) localiza-se no município de Caucaia-CE (Latitude 3° 44'- Longitude 38° 39') incluído na região metropolitana de Fortaleza, a uma distância aproximada de 13 Km do seu centro. Essa praia caracteriza-se por apresentar formações rochosas de recifes de arenito, acompanhadas por comunidades de macroalgas e diversos organismos marinhos.

Os recifes de arenito estão presentes no nordeste do Brasil e são conhecidos como “*beach rocks*”. Originam-se de um processo de calcificação de sedimentos “*in situ*”, na porção inferior das praias, podendo o sedimento ser calcário ou silicoso. A natureza do “cimento” é aragonítica acircular, ou calcita com forte teor em carbonato de magnésio. A rocha formada tem uma estratificação típica de sedimentos de praia e uma inclinação característica para o mar, sendo freqüentemente localizada num contato entre a água marinha e uma massa d’água salobra. Essas formações se apresentam sob forma de bandas paralelas correspondentes a uma variação do nível do mar ou a um deslocamento da linha de praia.

No Brasil essas formações aparecem principalmente na região entre o Cabo de São Roque e a desembocadura do Rio São Francisco, tendo correspondência com a formação “Barreiras”. Algumas formações podem também ser vistas nos litorais da Bahia e do Espírito Santo. Progressivamente essas formações diminuem em direção sul-norte, sendo que o máximo coralino ocorre entre Maceió e Recife (Pereira e Soares-Gomes, 2002).



Figura 7. Localização da praia do Pacheco no litoral do Ceará, município de Caucaia.

3.2. Coleta dos caranguejos (predadores)

Os caranguejos foram coletados manualmente nos meses de março e julho de 2004. Foi feito o uso de luvas e puçá de malha fina para a captura dos animais. Machos e fêmeas eram capturados aleatoriamente dentro de uma faixa de 500m, em uma direção paralela a linha da costa, compreendida entre o meso e o supra litoral. Os indivíduos se encontravam sob as rochas e no interior de fendas e pequenos canais entre os recifes de arenito. Após a captura os indivíduos eram acondicionados em recipiente contendo água marinha e em seguida levados ao Laboratório de Invertebrados Marinhos do Departamento de Biologia, na

Universidade Federal do Ceará. Os caranguejos foram aclimatizados em aquários de 5 litros com aeração artificial, contendo água salgada do mesmo local, em temperatura ambiente (37°C) e salinidade 35. Previamente, foi realizado um experimento piloto para a padronização e melhor escolha da metodologia empregada nos experimentos de preferência alimentar e de tempo de manipulação, bem como, para a seleção da classe de tamanho das presas e dos caranguejos (Richardson & Brown, 1992).

Todos os caranguejos e presas foram medidos com paquímetro de precisão 0,05 mm. Para os caranguejos foram medidos comprimento do cefalotórax (do sulco entre os pedúnculos oculares na margem anterior até o final da margem posterior) e largura do cefalotórax (entre as margens antero-laterais na altura do 3º espinho); comprimento da quela (da ponta do própodo ou dedo fixo até a linha de junção entre o carpo) e largura da quela (porção mais alargada da palma) das quelas maior e menor.

3.3. Coleta dos moluscos gastrópodes (presas)

As três espécies de presas foram coletadas na mesma área dos caranguejos. A coleta também foi realizada manualmente e os animais mantidos separados em sacos plásticos contendo água marinha. Só foram coletados espécimes que não possuíam conchas danificadas. Em seguida, os animais foram levados ao laboratório e colocados em aquários de 20 litros com aeração e nas mesmas condições físicas descritas para os caranguejos. As presas foram mensuradas da seguinte forma: *Stramonita haemastoma* foi medida da espira ao canal sifonal anterior; *Tegula viridula* e *Neritina virginea* da espira até o lábio externo.

3.4. Experimento de preferência alimentar

Para esse experimento foram capturados 23 caranguejos entre machos (n = 9) e fêmeas (n = 14), com comprimento do cefalotórax variando de 20 - 40 mm. Cada caranguejo foi colocado individualmente em um aquário (5L) e deixados por 48 h sem alimento. Após esse período foi acrescentado em cada aquário com apenas um caranguejo, as três espécies de presas ao mesmo tempo. Para cada molusco retirado após a predação, era verificado se a concha fora danificada ou se estava com cicatrizes, em seguida as conchas eram guardadas em sacos plásticos com um pouco de álcool 70% e as observações anotadas. O molusco predado era substituído por outro da mesma espécie logo em seguida. Esse experimento teve duração de um mês. As três presas foram padronizadas nos seguintes intervalos de classes: *Stramonita haemastoma* (10 – 25 mm); *Tegula viridula* (10 – 20 mm) e *Neritina virginea* (10 – 15 mm). Para verificação da presa preferida pelo caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons* foi utilizado o pacote estatístico BIOESTAT 2.0 (Ayres *et al.*, 2000), sendo aplicado nesse tratamento o teste X^2 (qui-quadrado) não-paramétrico para cálculo de proporções. Serão consideradas as seguintes hipóteses para o experimento de preferência alimentar:

H₀: Não existe preferência alimentar da espécie *Menippe nodifrons* por uma das presas *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* ou *Neritina virginea*.

H_a: Existe preferência alimentar da espécie *Menippe nodifrons* por uma das presas *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* ou *Neritina virginea*.

Entre os sexos as hipóteses a serem testadas para a preferência alimentar serão:

H₀: Não existe preferência alimentar em machos de *Menippe nodifrons* por *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* ou *Neritina virginea*.

H_a: Existe preferência alimentar em machos de *Menippe nodifrons* por *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*.

H₀: Não existe preferência alimentar em fêmeas de *Menippe nodifrons* por *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* ou *Neritina virginea*.

H_a: Existe preferência alimentar em fêmeas de *Menippe nodifrons* por *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* ou *Neritina virginea*.

3.5. Experimento de tempo de manipulação e manipulação das presas

Esse experimento foi realizado com 16 espécimes do caranguejo mão-grossa, onde 10 eram fêmeas e 6 machos. Assim como no experimento de preferência os caranguejos foram acondicionados em aquários individuais, nas mesmas condições descritas anteriormente. A duração do experimento também foi de 1 mês e as observações realizadas em intervalos de tempo entre duas e duas horas. Dessa vez, para cada caranguejo foi adicionada somente uma das três espécies de presas oferecidas. Cada uma das espécies de presas foi oferecida por 10 dias aos caranguejos até o final do experimento.

Para o tempo de manipulação foi observado o tempo de início da captura até a dispensa da concha do molusco. Em seguida, as conchas eram examinadas para se observar a efetividade da predação pelos caranguejos. Somente eram analisadas as conchas vazias e cicatrizadas ou parcialmente consumidas. O tempo foi marcado com o uso de relógio comum e calculado através da diferença entre os intervalos inicial e final da predação. Todos os tempos foram transformados de horas em minutos, para melhor efeito de organização dos dados.

Nesse experimento foram observadas ainda, as técnicas aplicadas de esmagamento (movimentos de quebra da concha) e descascamento (movimentos de raspagem e corte da concha) pelos caranguejos e como as quelas participam na manipulação das presas. Para análise estatística do tempo de manipulação foi realizado teste-t (*Student*) para avaliar se o sexo do caranguejo mão-grossa interfere no tempo de predação sobre os três tipos de presas oferecidas. A variável sob teste é o tempo de predação, medido em minutos, de machos e fêmeas do caranguejo mão-grossa sobre três tipos de presa (*Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*).

Para o experimento de tempo de manipulação serão testadas as seguintes hipóteses:

H_0 = machos e fêmeas utilizam o mesmo tempo de predação sobre *Stramonita haemastoma*

H_a = machos e fêmeas utilizam tempos de predação diferentes sobre *Stramonita haemastoma*

H_0 = machos e fêmeas utilizam o mesmo tempo de predação sobre *Tegula viridula*

H_a = machos e fêmeas utilizam tempos de predação diferentes sobre *Tegula viridula*

H_0 = machos e fêmeas utilizam o mesmo tempo de predação sobre *Neritina virginea*

H_a = machos e fêmeas utilizam tempos de predação diferentes sobre *Neritina virginea*

Também foi realizado o teste de KRUSKALL-WALLIS para avaliar se o tipo de presa (*Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*) interfere no tempo de predação pelo caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons*. A variável sob teste é o tempo de predação, medido em minutos, do caranguejo mão-grossa sobre três tipos de presa (*S. haemastoma*, *T. viridula* e *N. virginea*). As seguintes hipóteses serão testadas:

H_0 = o tempo de predação é igual sobre *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*

H_a = o tempo de predação é diferente sobre *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*

- Obtenção da variável padronizada:

Fórmula de cálculo da variável padronizada H para o teste de KRUSKALL-WALLIS:

$$H = \frac{12}{N(N-1)} \sum_{j=1}^k \frac{R_j^2}{N_j} - 3(N+1)$$

Onde,

k = número de tratamentos; N_j = número de repetições em cada tratamento, j;

N = número de repetições no conjunto dos tratamentos = $\sum N_j$;

R_j = soma dos postos no tratamento j.

Transformação dos dados para o teste de Kruskal-Wallis:

Aos valores do tempo de predação de 15 min. a 260 min. foram atribuídos pontos de 1 a 70 conforme os números numa escala ordinal crescente. Tendo em vista a repetição de alguns valores do tempo de predação, adota-se o seguinte procedimento: somam-se os números dos pontos correspondentes aos valores iguais, e tira-se uma média aritmética dos mesmos, sendo esta correspondente aos respectivos valores de pontos originais. Por exemplo, para o tempo de predação 20 min., que ocorreu duas vezes, obtém-se a média aritmética dos valores de ordem 2 e 3, ou seja, média igual a 2,5, que é atribuída igualmente aos dois tempos de 20 min.

3.6. *Tamanho Crítico da presa*

Esse parâmetro foi calculado através de uma razão simples entre a média dos tamanhos da largura (tamanho da volta corporal) das presas (LP) e dos comprimentos da quelas (QM) maiores dos caranguejos (Vermeij, 1976; Berteness & Cunningham, 1981; Boulding, 1984; Smallegange & Van Der Merr, 2003). Segundo Smallegange & Van Der Merr (2003), esse valor indica quantas vezes a largura da presa é maior que o comprimento da quela, e também, quanto esse parâmetro é importante na escolha das presas e na manipulação das mesmas. O tamanho crítico será usado para auxiliar na caracterização das técnicas aplicadas pelos caranguejos diante da forma da concha das três presas oferecidas.

Os valores desse parâmetro são adimensionais e indicam a partir de que valor *Menippe nodifrons* altera sua técnica de manipulação com o tamanho da presa. As conchas selecionadas foram as mesmas oferecidas no experimento de tempo de manipulação, assim como os caranguejos. As medidas das conchas foram

mensuradas antes destas serem colocadas com os caranguejos. Para cada espécie de presa *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea* foi calculado um valor para o tamanho crítico da presa.

Fórmula para cálculo do Tamanho crítico da presa:

$$TCP = LP/QM$$

Onde,

TCP = Tamanho crítico da presa;

LP = Média das larguras das presas *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*; QM = Média dos comprimentos das quelas maiores dos caranguejos.

3.7. Análise biomecânica das quelas

Nesse experimento foram observadas as características morfológicas e biomecânicas das duas quelas do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons*. As análises consistiram em descrever a forma da dentição localizada na superfície dos dedos fixo e do dátilo (móvel). Também foi realizado cálculo da vantagem mecânica ideal das quelas. A vantagem mecânica ideal (VMI) é um valor adimensional calculado através de uma razão simples $L1/L2$, onde L1 é a distância entre o ponto de rotação do dátilo (no eixo fixo) até o ponto de inserção do apodema (tendão dos grandes músculos das quelas) e L2 a distância do ponto de rotação até a ponta do dátilo.

Esse parâmetro está associado com o nível de especialização das quelas em quebrar conchas resistentes à predação por caranguejos moluscívoros (Seed & Hughes, 1995, 1997; Yamanda & Boulding, 1998), considera-se um valor de VMI > 0,3 para espécies de caranguejos com quelas especializadas em quebrar conchas duras e resistentes. Quando a VMI é menor que 0,3 os caranguejos são considerados pouco especialistas na quebra de conchas mais duras (Warner e Jones, 1976; Bronw *et al.*, 1979; Elner & Campbell, 1981). Foi calculado o valor da vantagem mecânica nas quelas de 18 caranguejos, entre machos (n = 09) e fêmeas (n = 09), em seguida calcularam-se as médias dos valores obtidos.

4. RESULTADOS

4.1. Preferência alimentar

A espécie *Menippe nodifrons* consumiu entre as três espécies de presas oferecidas por ordem de preferência: *Neritina virginea* (n = 62); em seguida *Stramonita haemastoma* (n = 41) e *Tegula viridula* (n = 35), o teste X^2 mostrou significância com valor igual a 8,73 para 2 graus de liberdade (g.l. = 2) para $\alpha = 0,05$ e $p = 0,0127$. Dessa forma, aceita-se a hipótese alternativa (H_a), de que existe preferência alimentar do caranguejo *M. nodifrons* por uma das presas, portanto a preferência ocorre em ordem crescente: *N. virginea* > *S. haemastoma* > *T. viridula*. A figura 8 mostra a proporção das três presas consumidas durante o experimento de preferência alimentar para a espécie *M. nodifrons*.

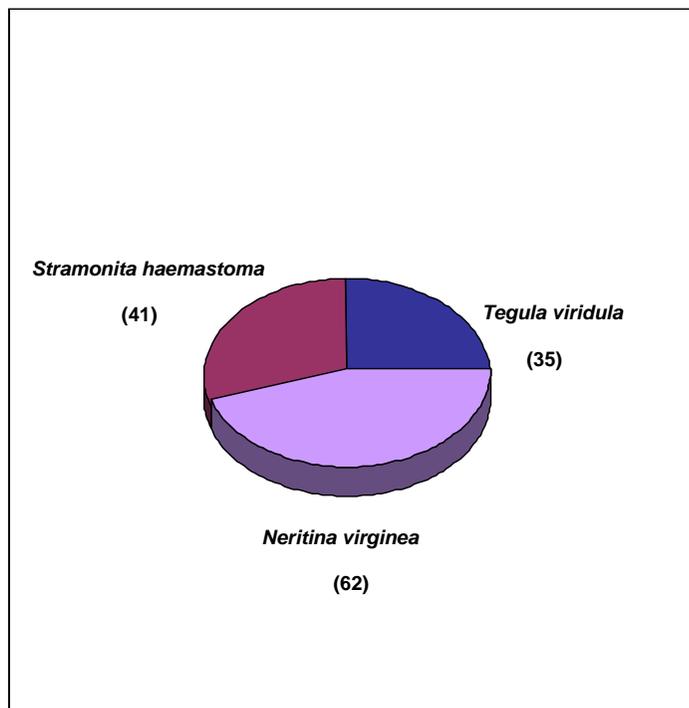


Figura 8. Proporção de presas consumidas de *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula* pela espécie de caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Ordem de preferência: *Neritina virginea* > *Stramonita haemastoma* > *Tegula viridula*).

A preferência alimentar observada entre machos de *Menippe nodifrons* (Figura 9), mostrou alta significância estatística com o teste X^2 , para o valor calculado igual a 16,28 com 2 graus de liberdade e $p < 0,01$. Dessa forma, aceita-se a hipótese alternativa (H_a) de que machos de *M. nodifrons* preferem uma das três presas oferecidas. A ordem de preferência alimentar entre machos do caranguejo mão-grossa por uma das presas foi a seguinte: *Neritina virginea* foi a presa preferida ($n = 34$), em seguida *Stramonita haemastoma* ($n = 15$) e *Tegula viridula* ($n = 10$).

Conforme o teste submetido para as fêmeas de *Menippe nodifrons*, não houve significância do teste X^2 , sendo o valor calculado ($X^2 = 0,17$) menor que o valor esperado para 2 graus de liberdade e $\alpha = 0,05$. Sendo Assim, aceita-se a hipótese nula (H_0). A hipótese nula afirma que fêmeas do caranguejo *M. nodifrons* não tiveram preferência alimentar por nenhuma das três presas oferecidas, selecionando-as igualmente durante a predação, *Stramonita haemastoma* ($n = 26$), *Tegula viridula* ($n = 25$) e *Neritina virginea* ($n = 28$).

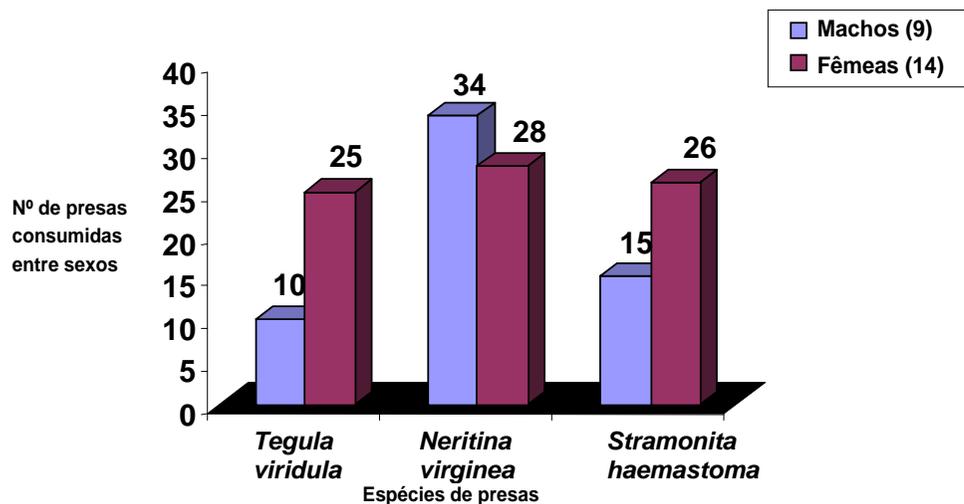


Figura 9. Número de presas consumidas de *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula* entre machos e fêmeas do caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859.

4.2. Tempo de manipulação

Os resultados da análise do **teste t** mostram que entre machos e fêmeas do caranguejo mão-grossa não houve significância estatística para a observação do tempo de predação sobre *Stramonita haemastoma* ($t = 0,505$; $P = 0,620$ n.s.), *Tegula viridula* ($t = - 0,088$; $P = 0,932$ n.s.) e *Neritina virginea* ($t = 0,056$; $P = 0,956$ n.s.). Dessa forma, aceita-se a hipótese nula (H_0) para cada uma das três presas, onde machos e fêmeas de *Menippe nodifrons* utilizam o mesmo tempo de predação para cada teste sobre *S. haemastoma*, *T. viridula* e *N. virginea*.

Considerando-se o teste de Kruskal-Wallis para avaliar se o tipo de presa (*Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*) interfere no tempo de predação pelo caranguejo *Menippe nodifrons*, os resultados mostram que a espécie utiliza tempos de predação diferentes (hipótese alternativa) sobre *S. haemastoma*, (106,1 min.), *T. viridula* (120,7 min.) e *N. virginea* (44,2 min.), com base no valor de $H = 39,85$ com elevada significância estatística, ao nível de 1% ($P < 0,01$), para G.L. = 2, aceitando-se a hipótese alternativa (H_a).

Tabela 1. Tabela básica para obtenção dos valores dos postos correspondentes aos dados originais (tempo de predação)

POSTOS DO TEMPO DE PREDACÃO					
Valor	Número de ordem	Posto	Valor	Número de Ordem	Posto
15	1	1	95	36	37,5
20	2	2,5	95	37	37,5
20	3	2,5	95	38	37,5
25	4	5	95	39	37,5
25	5	5	95	40	37,5
25	6	5	100	41	41,5
30	7	9	100	42	41,5
30	8	9	110	43	45
30	9	9	110	44	45
30	10	9	110	45	45
30	11	9	110	46	45
45	12	12	110	47	45
50	13	14	115	48	49
50	14	14	115	49	49
50	15	14	115	50	49
55	16	16	120	51	52
65	17	17,5	120	52	52
65	18	17,5	120	53	52
70	19	20	125	54	54,5
70	20	20	125	55	54,5
70	21	20	130	56	57,5
75	22	23	130	57	57,5
75	23	23	130	58	57,5
75	24	23	130	59	57,5
80	25	26,5	135	60	60,5
80	26	26,5	135	61	60,5
80	27	26,5	145	62	62
80	28	26,5	155	63	63
85	29	30	160	64	54
85	30	30	165	65	66,5
85	31	30	165	66	66,5
90	32	33	165	67	66,5
90	33	33	165	68	66,5
90	34	33	200	69	69
95	35	37,5	260	70	70

Tabela 2. Transformação dos valores originais (tempo de predação) em postos, de acordo com o teste de Kruskal-Wallis

<i>Stramonita haemastoma</i>		<i>Tegula viridula</i>		<i>Neritina virginea</i>	
Valor	Posto	Valor	Posto	Valor	Posto
130	57,5	130	57,5	80	26,5
120	52	115	49	50	14
90	33	110	45	55	16
165	66,5	95	37,5	30	9
100	41,5	130	57,5	80	26,5
115	49	165	66,5	25	5
75	23	160	54	30	9
165	66,5	125	54,5	25	5
50	14	110	45	45	12
125	54,5	130	57,5	50	14
70	20	115	49	20	2,5
110	45	110	45	30	9
75	23	95	37,5	95	37,5
95	37,5	90	33	30	9
100	41,5	200	69	70	20
95	37,5	95	37,5	30	9
120	52	165	66,5	15	1
85	30	135	60,5	20	2,5
145	62	80	26,5	80	26,5
90	33	85	30	25	5
65	17,5	65	17,5	TOTAL	259
120	52	260	70		
135	60,5	110	45		
TOTAL	969	75	23		
		85	30		
		70	20		
		155	63		
		TOTAL	1247		

4.3. Manipulação das presas

Menippe nodifrons manipulou as três espécies de presas usando técnicas de esmagamento e também de descascamento (Figura 10). A técnica de esmagamento consistiu em capturar a presa pela sua volta corporal (Figura 10 C, D) e abraçá-la, empurrando-a contra seu corpo. Enquanto isso, os primeiros e segundos pares de pereiópodos (patas locomotoras) auxiliavam na manipulação da presa e levavam os moluscos até os apêndices bucais (maxilípedes). A quela maior quebrava a concha dos gastrópodes entre o dedo fixo e o dátilo no meio da volta corporal, ou então, como ocorreu algumas vezes em *Stramonita haemastoma* (Figura 10 A, B), a concha dos moluscos era quebrada com essa quela através do ápice. Quando a presa era capturada, a quela menor era inserida na abertura labial da concha, enquanto o caranguejo tentava quebrá-la com a maior quela através da técnica de esmagamento. O esmagamento ocorreu em todas as presas, porém em *Neritina virginea* essa técnica foi predominante, não ocorrendo descascamento.

Por outro lado, em *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula* a técnica predominante foi o descascamento, ocorrendo o esmagamento poucas vezes (Figura 10 C, D, E, F). Ao fazerem uso da técnica de descascamento, os caranguejos reposicionavam a concha, inseriam o dedo fixo e o dátilo da quela maior entre a abertura do lábio externo da concha, apoiando a concha com a quela menor e os primeiros pares de pereiópodos. Algumas vezes, os caranguejos faziam uso da quela menor para aplicar o descascamento. Em seguida, eles raspavam e cortavam essa região do lábio externo da concha para facilitar a exposição do conteúdo visceral do gastrópode, que podia ser consumido total ou parcialmente pelos apêndices bucais. Quando as presas eram *S. haemastoma* e *T. viridula*, caranguejos menores sempre realizavam a técnica de descascamento, já os caranguejos maiores fizeram uso, algumas vezes, do esmagamento. Tanto os caranguejos grandes, como os pequenos utilizaram a técnica de esmagamento para predação *Neritina virginea* (Figura 10 G, H).

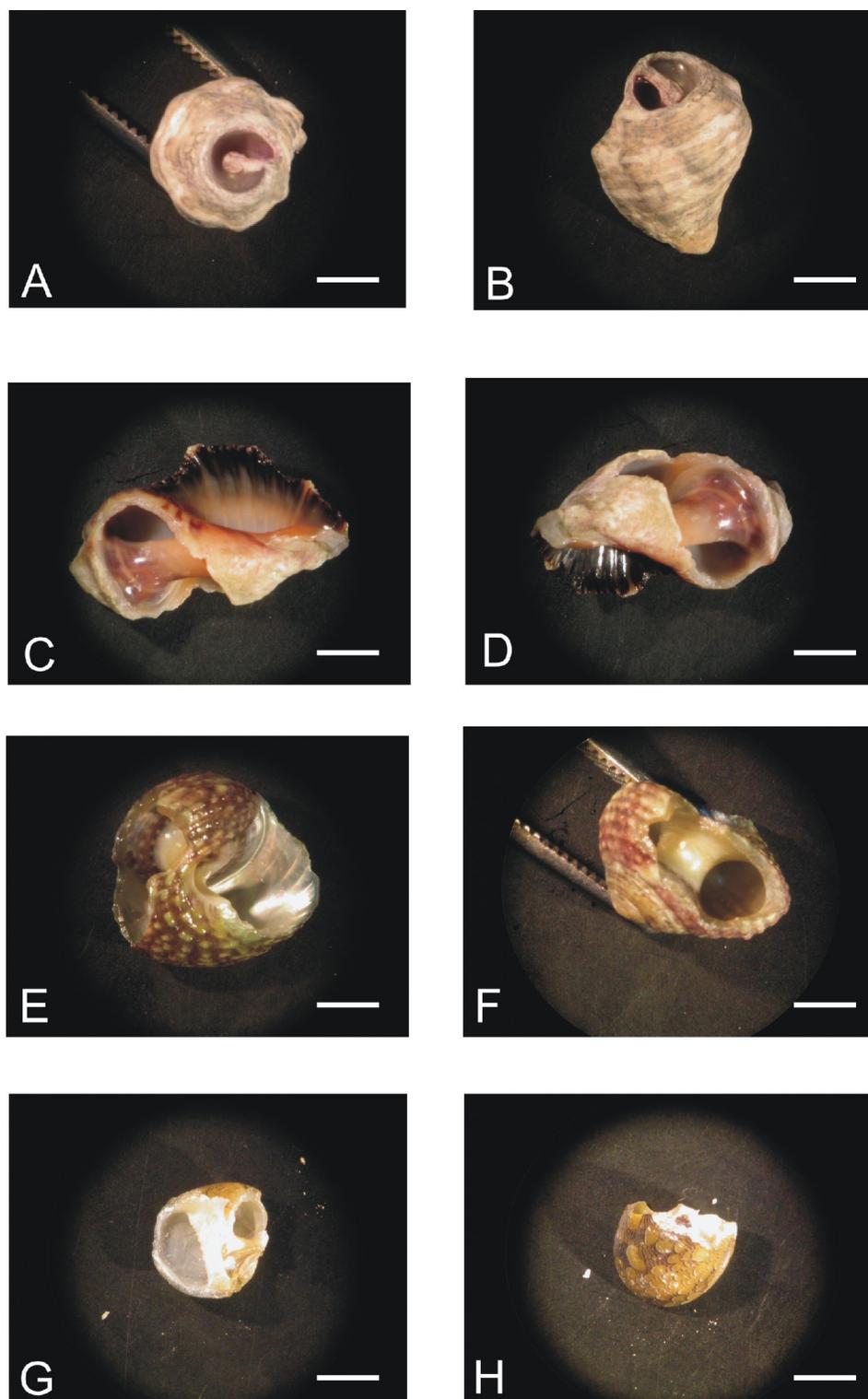


Figura 10. Fotos das cicatrizes nas conchas predadas por *Menippe nodifrons*: (A, B, C, D) *Stramonita haemastoma*; (E, F) *Tegula viridula*; (G, H) *Neritina virginea*. Escala 1 cm.

4.4. Tamanho crítico da presa

Os valores da tabela 3 abaixo mostram as médias para largura das presas *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea* e comprimento da quela maior do caranguejo *Menippe nodifrons*. O valor do tamanho crítico da presa (TCP) para cada espécie de gastrópode também está indicado na tabela. *N. virginea* foi a espécie que apresentou o menor tamanho crítico (TCP = 0,34), em seguida temos *S. haemastoma* (TCP = 0,38) e *T. viridula* (TCP = 0,5).

Tabela 3. Valor do tamanho crítico da presa para as espécies *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*

Presa	Média da largura da	Média do comprimento da quela	TCP
	presa	maior	
<i>Stramonita haemastoma</i>	12,82 mm	33,5 mm	0,38
<i>Tegula viridula</i>	16,61 mm	33,5 mm	0,50
<i>Neritina virginea</i>	11,40 mm	33,5 mm	0,34

4.5. Análise Biomecânica das quelas

As quelas de *Menippe nodifrons* são dimórficas e apresentam denticões distintas em suas superfícies internas dos dedos fixos (própodo) e dos dátilos (dedo móvel). Na base do dedo fixo da quela maior é observado um tubérculo bastante proeminente em forma de molar, o qual é chamado de dente molariforme (DM), seguido de outros tubérculos menores não pontiagudos. A superfície interna do dátilo (dedo móvel) também apresenta tubérculos menores e menos proeminentes do que aqueles encontrados no dedo fixo da quela maior (própodo). A quela menor apresenta denticões em forma de serra, tanto na parte interna do dátilo, como na superfície basal do dedo fixo. Os dentes são pequenos e pontiagudos. Nas quelas menores não se formam tubérculos em forma de molar como nas quelas maiores (Figura 11).

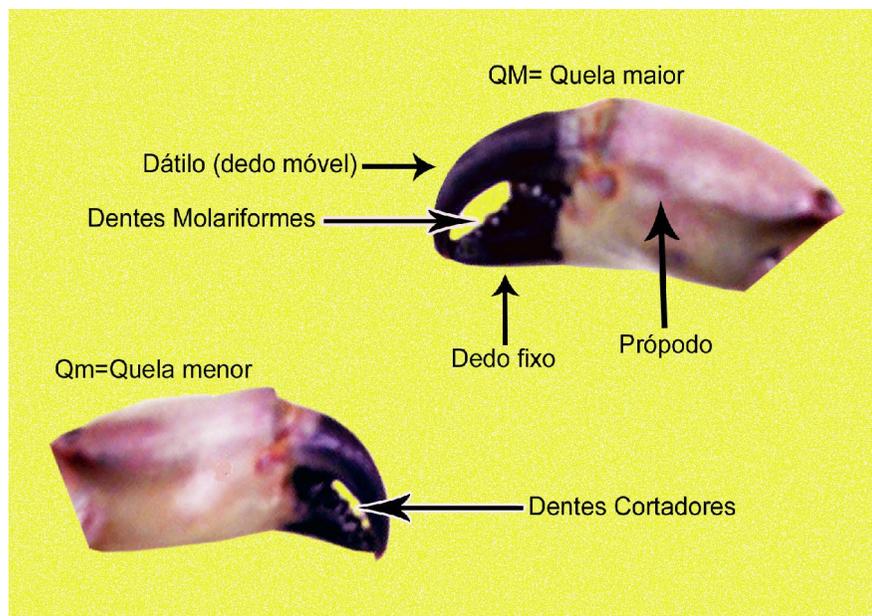


Figura 11. Características morfológicas e estruturais das quelas do caranguejo *Menippe nodifrons*.

O caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons* também apresentou diferenças no valor da vantagem mecânica (VM) calculado para as duas quelas (Tabela 4). Os resultados considerando-se o total entre machos e fêmeas da espécie foi de VM = 0,38 para a quela maior (QM) e VM = 0,32 para a quela menor (Qm). Dessa forma, o valor numérico da vantagem mecânica das quelas do caranguejo mão-grossa são maiores que 0,3 caracterizando-os como especialistas em quebra de conchas duras e resistentes.

Tabela 4. Valores mínimos da vantagem mecânica (L1/L2; onde L1 = segmento do eixo fixo ao ponto de inserção no tendão do músculo maior; L2 = segmento do eixo fixo a ponta do dátilo) das duas quelas do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons*. QM = quela maior; Qm = quela menor

	Vantagem Mecânica	
	QM	Qm
<i>Machos</i>	0,41	0,33
<i>Fêmeas</i>	0,36	0,31
Média VM	0,38	0,32

A tabela 5 mostra a correlação das características morfológicas das quelas de *Menippe nodifrons* e suas respectivas vantagens mecânicas, as técnicas de manipulação descritas anteriormente caracterizam a ação das quelas sobre as conchas dos moluscos predados.

Tabela 5. Características morfológicas e biomecânicas das quelas do caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons*

	Morfologia dos dentes	Tipo de Quela	Vantagem Mecânica	Ação sobre conchas de moluscos
Quela Maior (QM)	Molariformes	Esmagadora	0,38	Esmagamento "crushing"
Quela menor (Qm)	Pontiagudos	Cortadora	0,32	Corte "peeling"

5. DISCUSSÃO

5.1. Preferência alimentar e tempo de manipulação

A seleção do tamanho da presa é um importante componente no processo pelo qual, as comunidades são estruturadas pela predação (Sammerson & Perteson, 1984; Hines *et al.*, 1990). Alguns estudos sobre predação de moluscos por caranguejos têm mostrado que existe uma preferência, destes últimos, por presas de tamanhos menores ou intermediários, em relação as maiores (Sanches-Salazar *et al.*, 1987; Coombes & Seed, 1992; Juanes & Hartwick, 1990; Juanes, 1992; Brown & Haiht, 1992).

Diversos caranguejos moluscívoros, quase sempre, parecem adotar outro critério em oposição aquele do rendimento máximo da energia para seleção da presa. Por conta disso, os caranguejos predam então, moluscos menores e menos rentáveis (Juanes, 1992; Smallegance & Van Der Meer, 2003).

Existem fatores que possuem importante papel na seleção da presa por caranguejos incluindo-se: a relação entre tamanho do caranguejo e da presa, nível de saciedade, abertura da quela, força da quela, dentição e tempo de manipulação da presa (Yamada & Boulding, 1998).

Brown & Haight (1992) estudaram aspectos predatórios do caranguejo de ambiente rochoso (Stone Crab) *Menippe adina* sobre duas espécies de moluscos, a ostra *Cassostrea virginica* e o gastrópode *Stramonita (Thais) haemastoma*. Os autores observaram que os caranguejos preferiam alimentar-se de presas com tamanhos menores nas duas espécies oferecidas. Para os autores esse fato ocorreu principalmente, devido às limitações mecânicas impostas pelas quelas dos caranguejos ao manipularem presas de tamanhos maiores.

Sih (1987) reporta que muitos predadores evitam atacar presas que dificultam claramente a captura, manipulação ou ingestão através dos mais variados mecanismos de defesas. Diversas características da morfologia das conchas de bivalves e gastrópodes, através de estudos de predação têm sido relatadas como responsáveis por reduzir diretamente a vulnerabilidade dos moluscos ao ataque de seus predadores, como os caranguejos moluscívoros. Entre essas características

estão como as mais importantes: tamanho da presa, espessura da concha, altura da espira, presença de espinhos ou tubérculos, presença ou ausência de abertura larga na concha e forma da concha (Boulding, 1984; Vermeij, 1995).

De certa forma, a seleção do tamanho da presa é uma consequência da morfologia da quela dos caranguejos em relação à geometria das conchas. Por exemplo, *Cancer pagurus* usa dois métodos de abrir conchas de *Littorina littorea* dependendo da relação entre o diâmetro da concha da presa e da abertura da quela dos caranguejos (Lawton & Hughes, 1985).

Segundo Bertness & Cunningham (1981), tem sido sugerido que dentro de uma população as variações na espessura da concha de gastrópodes que se desenvolvem diretamente no litoral está correlacionada com a ocorrência de caranguejos predadores, tal que, indivíduos em populações sujeitas a forte predação possuem conchas mais espessas do que seus similares em populações onde a predação não é tão severa.

Caranguejos de regiões tropicais são considerados melhores adaptados às vulnerabilidades de suas presas, do que as espécies similares de zonas temperadas. Isso muito se deve ao longo período de co-evolução das espécies tropicais juntamente com suas presas, e também na existência de maiores especializações morfológicas nas quelas desses caranguejos (Vermeij, 1987; Hughes 1989).

No presente estudo o caranguejo mão-grossa *Menippe nodifrons* mostrou ter uma preferência maior por *Neritina virginea* nos experimentos realizados, em relação às outras duas presas oferecidas *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula*. A ocorrência desse comportamento, provavelmente está relacionada ao fato da presa preferida possuir características morfológicas, que a torna mais susceptível e vulnerável ao caranguejo quando comparada às duas outras espécies *S. haemastoma* e *T. viridula*. Dessa forma, a preferência do caranguejo mão-grossa por *N. virginea* dar-se de acordo com estudos já anteriormente realizados sobre o comportamento predatório de outros caranguejos moluscívoros alimentando-se de presas menores e mais vulneráveis (Davidson, 1986; Juanes & Hartwick, 1990;

Juanes, 1992; Brown & Haight, 1992; Richardson & Brown, 1992; Vermeij, 1995; Brousseau *et al.*, 2001; Smallegange & Van Der Meer, 2003).

Outro fator importante na escolha da presa por caranguejos moluscívoros está ligado ao risco de danificação total ou parcial de suas quelas, ou mesmo de estruturas especializadas que fazem parte destas, como tubérculos que auxiliam na quebra de conchas (Juanes & Hartwick, 1990; Juanes, 1992).

Para Juanes (1992) muitos crustáceos decápodes evitam o risco de danificarem suas quelas durante a predação de moluscos de conchas mais resistentes ao ataque de predadores escolhendo presas de tamanhos menores, pois caso contrário, as quelas poderiam perder sua funcionalidade em outras atividades importantes na vida desses animais como, por exemplo, a reprodução. A soma de todos esses fatores e características descritos anteriormente corrobora para elucidar a tendência do comportamento da espécie *Menippe nodifrons* na escolha da presa preferida entre os três gastrópodes oferecidos *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula*.

Entre os machos do caranguejo mão-grossa houve uma preferência maior destes, por *N. virginea* em relação às espécies *S. haemastoma* e *T. viridula*. Em contraposição, as observações realizadas com fêmeas não foram estatisticamente significantes o suficiente para apontar alguma preferência por uma das presas. Dessa forma, aceitou-se que as fêmeas do caranguejo mão-grossa escolheram as presas indistintamente. Esse comportamento entre machos do caranguejo mão-grossa pode ter como possível causa, o fato deles evitarem danificar suas quelas comendo uma presa mais fácil de ser quebrada a concha, não comprometendo o uso das mesmas em futuras atividades, como o acasalamento.

Juanes (1992) observa que para a maioria dos crustáceos decápodes, incluem-se aqui os braquiúros ou caranguejos “verdadeiros”, a danificação parcial ou total dos quelípodos (ou quelas) pode vir a ter um efeito ecológico de alta importância ao longo da vida desses animais. Esses efeitos implicam em mudanças nos hábitos alimentares, no comportamento predatório, no crescimento, nas trocas do exoesqueleto (ecdises), na regeneração de partes perdidas, nas taxas de

mortalidade e no sucesso reprodutivo (Davis *et al.*, 1978; Savage & Sullivan, 1978; Sekkelsten, 1988; Juanes & Hartwick, 1990).

Para Lee (1995), do ponto de vista evolutivo a importância funcional das quelas nos decápodos (principalmente os braquiúros), é regida por três grandes forças seletivas: comportamento alimentar, interações competitivas e hábitos reprodutivos. O autor (*op. cit.*) reporta que a integridade das quelas em machos de decápodos no sucesso de acasalamento pode resultar em três importantes processos: (a) a escolha das fêmeas por machos de quelas maiores; (b) a escolha da fêmea por um macho baseada no tamanho maior da quela, indica que esse é mais saudável e capaz de transmitir genes melhores; (c) a fêmea escolhe um macho pela sua superioridade frente a outros, quando eles competem para obter sucesso no acasalamento.

Ambos os fatores, danificação ou autotomia da quela em machos de diversas espécies de caranguejos tem um considerável efeito sobre o comportamento sexual e no sucesso de acasalamento deles (Sekkelsten, 1988; Smith, 1992; Juanes & Smith, 1995). Para Estes *et al.* (2003), o sucesso reprodutivo de todos os consumidores é influenciado pelo o que eles escolhem para comer, isso porque cada tipo de presa possui custos e benefícios inerentes à espécie predadora.

Provavelmente os machos tenham mostrado essa preferência por *Neritina virginea* pela vulnerabilidade dela a predação em relação às outras duas presas, e também para evitar o risco de terem as quelas danificadas e ficarem expostos aos efeitos indiretos ocasionados por esse problema. Dessa forma, eles asseguram uma maior chance de sucesso em atividades como o acasalamento ou na futura obtenção de um alimento de qualidade.

O tempo de manipulação das presas realizado nesse estudo, também pode explicar porque os caranguejos tiveram uma preferência maior por *Neritina virginea*. Entre as três espécies de gastrópodes oferecidos, o caranguejo mão-grossa levou menos tempo para manipular *N. virginea* do que *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula*. A minimização do tempo de predação na escolha da presa pode ter grande influência no comportamento predatório do caranguejo *Menippe nodifrons*. Se a escolha deste for por presas mais vulneráveis e fáceis de manipulação, obviamente,

a presa que oferecer tais características poderá ser a mais procurada, pois o tempo gasto na manipulação exercerá um papel muito importante no seu comportamento predatório.

De acordo com Davidson (1986) em seus estudos sobre o comportamento predatório do caranguejo *Ovalipes catharus* sobre moluscos, a variação no tempo de manipulação ocorreu quando caranguejos empregaram, para abrir as conchas, técnicas diferentes que dependiam, sobretudo, do tamanho da presa, da resistência e provavelmente da vulnerabilidade da presa.

Segundo Krebs & Davis (1996) a escolha ótima das presas depende dos valores energéticos, do tempo de manipulação e do tempo de busca. Esses autores relatam que quando são oferecidas ao caranguejo *Carcinus maenas* a chance de escolher entre diferentes tamanhos de mariscos, eles preferem o tamanho que fornece a maior taxa de retorno energético. Os caranguejos gastam muito tempo para quebrar e abrir com suas quelas os mariscos grandes, que, por isso, são menos rentáveis energeticamente do que as conchas preferidas, com tamanho intermediário, em termos de ganho de energia por unidade de tempo gasto com a manipulação. Sendo assim, se demorar muito tempo para encontrar um marisco de maior retorno energético, pode ser que o caranguejo consiga uma taxa total de ingestão de energia mais alta comendo alguns com tamanhos menos rentáveis.

De acordo com os estudos realizados por Brown & Haight (1992) sobre aspectos predatórios do caranguejo do golfo do México *Menippe adina* (Stone Crab), o tempo de manipulação dos caranguejos sobre *Stramonita (Thais) haemastoma* e *Cassostrea virginica* aumentou com o tamanho da presa. Esse aumento no tempo de manipulação provavelmente ocorreu devido às técnicas de manipulação empregadas esmagamento e descascamento nos diferentes tamanhos de presas oferecidas. Os caranguejos levaram mais tempo para manipular as presas quando o descascamento era utilizado em relação ao esmagamento.

Lawton & Hughes (1985) reportam que o método de descascamento para quebrar conchas de paredes espessas em gastrópodes aumenta exponencialmente com o comprimento da concha. Para *Menippe nodifrons* as observações encontradas estão de acordo com os estudos citados acima e também conforme os

relatados para o caranguejo *Ovalipes catharus* (Davidson, 1986) e para a espécie de caranguejo azul *Callinectes sapidus* (Seed & Hughes, 1997).

5.2. Manipulação das presas, Tamanho crítico e Análise Biomecânica das quelas

Diversos autores têm reportado sobre a eficiência das técnicas e métodos de manipulação de caranguejos sobre conchas de moluscos bivalves e gastrópodes (Boulding, 1984; Du Preez, 1984; Davidson, 1986; Johannesson, 1986; Juanes & Hartwick, 1992; Seed & Hughes, 1995, 1997; Yamada & Boulding, 1996, 1998; Palmer *et al.*, 1999; Smallegange & Van Der Meer, 2003).

O caranguejo *Menippe nodifrons* manipulou as presas usando principalmente duas técnicas de esmagamento e descascamento. O esmagamento (Zisper & Vermeij, 1978; Palmer, 1979) foi uma técnica de ataque mais eficiente e mais rápida para quebrar as conchas. Enquanto que o descascamento (Palmer, 1979) técnica que consistia em raspar e cortar foi utilizada quando os caranguejos tinham dificuldades maiores em quebrar os gastrópodes. Esta última técnica foi predominante em conchas de *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula*. O uso dessa técnica pelos caranguejos pode ter uma relação direta com as características morfológicas das conchas desses gastrópodes, pois quando os caranguejos utilizaram esse método o tempo de manipulação aumentou e as dificuldades de manipulação eram maiores. A técnica de esmagamento foi predominante em *Neritina virginea*. Esse fato por ter implicação na maior vulnerabilidade desse gastrópode diante da eficiência do caranguejo mão-grossa em capturá-la.

Bertness & Cunningham (1981) realizaram estudos sobre os métodos de predação de dois caranguejos moluscívoros *Eriphia squamata* e *Ozius verreauxii* pertencentes taxonomicamente ao mesmo grupo do caranguejo *Menippe nodifrons*. Os autores discorrem sobre as técnicas de esmagamento e descascamento, e relatam que entre as duas espécies de caranguejos os métodos de predação foram similares. Conforme os autores o esmagamento é usado pelos caranguejos de forma bem sucedida sobre conchas de tamanhos relativamente menores, enquanto o descascamento é manipulado em conchas de tamanhos maiores ou valores próximos ao tamanho crítico da presa.

Escavamento e descascamento são as táticas de predação usualmente mais comuns quando as presas são mais resistentes ao esmagamento (Du Preez, 1984; Seed & Hughes, 1995). Para *Menippe nodifrons* as técnicas e métodos empregados sobre as três espécies de presas são similares a estudos de predação para outras espécies de braquiúros (Berteness & Cunningham, 1981; Boulding, 1984; Davidson, 1986).

O tamanho crítico das presas *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula* pode ter influenciado na escolha da presa preferida e na técnica de manipulação observada para cada uma delas. *N. virginea* foi a presa com menor tamanho crítico e também a única a ter a concha quebrada por esmagamento. Para as outras duas espécies de presas, em *S. haemastoma* o tamanho crítico foi menor do que em *T. viridula*. Nessas duas presas os caranguejos manipularam muito mais vezes através de descascamento do que por esmagamento. Esse fato pode ter relação com as características das conchas desses gastrópodes e também pode ser efeito da limitação mecânica das quelas imposta pelo tamanho crítico das presas.

Smallegange & Van Der Meer (2003) reportaram que o tamanho crítico em caranguejos da espécie *Carcinus maenas* tem influência não só na escolha do tamanho de suas presas, como também nas técnicas utilizadas. Ou seja, eles observaram que os caranguejos mudavam de técnica quando o tamanho da presa apresentava um valor (tamanho crítico da presa), no qual a largura dos moluscos forçou os caranguejos a trocarem o método de esmagamento pelo de descascamento.

Estudos anteriores têm reportado que a largura dos moluscos é sem dúvida uma importante característica determinante na escolha da presa em outras espécies de caranguejos (Boulding, 1984) e nos decápodes (Griffiths & Seiderer, 1980).

Juanes (1992) descreve que a preferência por presas de pequenos tamanhos em moluscos bem abaixo do tamanho crítico que podem ser quebrados por esmagamento é uma característica de muitos caranguejos. Dessa forma, para esse estudo acredita-se que a escolha da presa preferida também foi influenciada pelo tamanho crítico e pelas técnicas de manipulação descrita para o caranguejo *Menippe nodifrons*.

Seed & Hughes (1997) descrevem que as quelas do caranguejo azul são extremamente heteroqueladas entre machos e fêmeas, e que essas, assim como as quelas de muitos outros caranguejos moluscívoros, são consideravelmente similares em termos de seus tamanhos relativos, características morfológicas e propriedades biomecânicas.

As quelas do caranguejo mão-grossa são biomecanicamente especializadas para quebrar moluscos de conchas duras e resistentes, essas características estão conforme estudos realizados para a morfologia das quelas de decápodes (Yamada & Boulding, 1998).

As características morfológicas das quelas do caranguejo mão-grossa são muito similares às observações realizadas para as quelas dos caranguejos da família xanthidae (Vermeij, 1995) e dos gêneros *Eriphia* e *Ozius* (Bertness e Cunningham, 1981; Seed & Hughes, 1995) e principalmente com as quelas de *Menippe mercenaria* e *Menippe adina* (Lindberg & Marshall, 1984; Brown & Haight, 1992).

A vantagem mecânica é definida por Seed & Hughes (1995) como um fator pelo qual a magnitude da força aplicada funciona como um sistema de alavanca, supondo que esse sistema opera como um eixo sem fricção (sem atrito), a vantagem mecânica pode ser calculada como a razão entre a porção L1 da alavanca (distância entre o eixo do dátilo e o ponto de inserção do apodema) e a porção L2 (distância entre o eixo e a ponta distal do dátilo). A razão permanece relativamente constante com o tamanho do caranguejo. A força aplicada pela quela até sua ponta aumenta com a vantagem mecânica, mas a velocidade e o intervalo de algum movimento resultante diminuem proporcionalmente.

Existe aparentemente um conflito entre a velocidade de fechamento da quela com a força de esmagamento aplicada. A intensidade da força varia de acordo com a posição ao longo do dátilo onde a presa é retida. Presas próximas ao eixo do dátilo estão significativamente sujeitas a vantagens mecânicas maiores e conseqüentemente, forças aplicadas nessas áreas são maiores do que nas regiões próximas da ponta do dátilo. Dessa forma, a razão L1/L2 representa o valor mínimo para a vantagem mecânica. Os autores (*op. cit.*) relataram a vantagem mecânica em

algumas famílias de caranguejos moluscívoros (Parthenopidae, Xanthidae, Grapsidae, Calappidae, Cancridae e Portunidae) e que diferenças nas características biomecânicas e morfológicas de suas quelas refletem claramente a função destas, e provavelmente explicam os contrastes no comportamento de manipulação reportado entre espécies diferentes. Caranguejos alimentando-se sobre presas que se movem rapidamente tendem a ter quelas rápidas operando em baixa vantagem mecânica, já caranguejos moluscívoros que predam moluscos bivalves e gastrópodes com resistente proteção, operam com alta vantagem mecânica (Seed & Hughes, 1995).

As quelas maiores ou “*crusher*” possuem vantagem mecânica maior que as quelas menores ou “*cutter*”. Assim, as quelas maiores aplicam uma poderosa força em pulsos lentos e prolongados, enquanto que as quelas menores possuem uma força menos poderosa, porém mais rápida (Seed & Hughes, 1995; 1997).

Caranguejos estendem-se em seus padrões alimentares de generalistas para especialistas sobre presas de conchas duras e resistentes. Os generalistas possuem quelas delgadas, com finos denticulos e vantagem mecânica ideal abaixo de 0,3. Ao contrario desses, os especialistas possuem no mínimo uma quela poderosa, com largos e grossos dentes molares e vantagem mecânica acima de 0,3 (Yamada & Boulding, 1998). Segundo Yamada & Boulding (1998), o caranguejo (Stone crab) *Menippe mercenaria* é extremamente um especialista em quebrar conchas duras e resistentes, apresentando uma vantagem mecânica muito alta da maior quela, em torno de 0,5.

Nesse estudo, o caranguejo *Menippe nodifrons* apresentou vantagem mecânica das duas quelas acima de 0,3 (V.A. = 0,38 para quela maior e V.A. = 0,32 para a quela menor). Além disso, o caranguejo mão-grossa possui duas quelas dimórficas que apresentam características distintas quanto a função em quebrar as conchas de moluscos. A quela maior possui características de estruturas fortes e dentições molariformes usadas para esmagar as conchas, já as quelas menores são estruturas mais delicadas, com dentes em forma de serra especializadas em raspagem, corte e captura da presa. Essas características estão de acordo com observações realizadas por Seed & Hughes (1995; 1997), para estudos descritos sobre a morfologia das quelas em algumas famílias de caranguejos moluscívoros

Parthenopidae, Xanthidae, Grapsidae, Calappidae, Cancridae, Portunidae e para a espécie *Callinectes sapidus*.

Analisando a vantagem mecânica das quelas do caranguejo mão-grossa e o tamanho crítico de cada presa, é provável que deva existir uma relação entre os valores desses dois parâmetros. Como a vantagem mecânica está correlacionada a força aplicada para quebrar as conchas de cada presa, provavelmente um valor do tamanho crítico maior ou igual ao da vantagem mecânica, implicará em uma forma de manipulação diferente das presas pelos caranguejos.

Quando se observa o valor do tamanho crítico de *Neritina virginea* em relação à vantagem mecânica da quela maior utilizada para quebrar sua concha, o resultado foi que esse valor apresentou-se menor ($TCP = 0,34 < VM \text{ da QM} = 0,38$) do que o valor da VM dessa quela. Em contrapartida, os valores de TCP das presas *Stramonita haemastoma* (0,38) e *Tegula viridula* (0,50) foram respectivamente, igual e maior do que o valor da VM (0,38) da quela maior do caranguejo mão-grossa. Esse fato possivelmente pode ter correlação com as técnicas de esmagamento e descascamento aplicadas pelos caranguejos. Dessa forma, mais estudos devem ser realizados para averiguação de uma possível relação entre a vantagem mecânica das quelas dos caranguejos e o tamanho crítico das presas, não somente para a espécie *Menippe nodifrons* como também para outros braquiúros moluscívoros.

Conforme essas características descritas, pode-se considerar que o caranguejo mão-grossa possui quelas bastante especializadas em capturar e quebrar a resistência das conchas dos três moluscos gastrópodes oferecidos e provavelmente de outras espécies de presas. Sendo assim, experimentos futuros em laboratório ou *in situ* sobre seus aspectos ecológicos podem vir a contribuir para o conhecimento da espécie, sobretudo, para verificar seu papel e sua importância dentro das comunidades, as quais, o caranguejo *Menippe nodifrons* faz parte.

6. CONCLUSÕES

1. A preferência alimentar de *menippe nodifrons* pelas presas foi em ordem crescente: *Neritina virginea* > *Stramonita haemastoma* > *Tegula viridula*.
2. *Neritina virginea* foi a presa preferida pelos machos de *Menippe nodifrons*, enquanto que fêmeas do caranguejo não tiveram preferência por nenhuma das três presas oferecidas, consumindo-as indistintamente.
3. Não houve diferença no tempo de manipulação das presas entre os sexos de *Menippe nodifrons*.
4. *Neritina virginea* é a presa que requer o menor tempo de manipulação pelo caranguejo mão-grossa ao consumi-la.
5. Entre as três presas oferecidas *Neritina virginea* foi a com o menor tamanho crítico.
6. *Menippe nodifrons* possui quelas dimórficas e com dentições distintas para esmagar e descascar as conchas dos moluscos gastrópodes.
7. O caranguejo mão-grossa possui quelas com alta vantagem mecânica (acima de 0,3) e especializadas em abrir conchas mais duras e resistentes de moluscos gastrópodes e bivalves.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALJETLAWI, A. A.; SPARREVIK, E.; LEONARDSSON, K. Prey-predator size-dependent functional response: derivation and recalling to the real world. *Journal of Animal Ecology*, v. 73, p. 239-252, 2004.

ARNOLD, W. The effects of prey size, predator size, and sediment composition on the rate of predation of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun, on the hard clam, *Mercenaria mercenaria* (Linné). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 80, p. 207-219, 1984.

AYRES, M.; AYRES, M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. S. BioEstat 2.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. *Sociedade Civil Mamirauá/CNPQ*, 255 p., Belém/Brasília, 2000.

BEGON, M.; HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R. *Ecology*. Blackwell Science, 1069 p., London, 1998.

BERT, T.M. Proceedings of a Symposium on Stone Crab (Genus *Menippe*) Biology and Fisheries. *Florida Marine Research Publications*, v. 50, p. 01-118, 1992.

BERTNESS, M. D. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 48, p. 01-16, 1980.

BERTNESS, M. D.; ELNER, R. W.; Foraging behaviour of a tropical crab *Calappa ocellata* Holthuis feeding upon the mussel *Brachidontes dominguisis* (Lamarck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 133, p. 93-101, 1989.

BODIOU, J. Y. Modalités de la prédation des copépodes benthiques par les poissons. *Vie et Milieu*, v. 49 (4), p. 301-308, 1999.

BOULDING, E. G. Crab-Resistant features of shells of burrowing bivalves: Decreasing vulnerability by increasing handling time. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 76, p. 201-223, 1984.

BOULDING, E. G.; HOLST, M.; PILON, V. Changes in selection on gastropods shell size and thickness with wave-exposure on Northeastern Pacific shores. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, v. 232, p. 217-239, 1999.

BROUSSEAU, D. J.; FILIPOWICZ, A.; BAGLIVO, J. A. Laboratory Investigations of effects of predator sex and size on prey selection by the Asian crab *Hemigrapsus sanguineus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 262, p. 199-210, 2001.

BROWN, S. C.; CASSUTO, S. R.; LOOS, R. W. Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. *J. Zool., Lond.*, v. 188, p. 143-159, 1979.

BROWN, K. M.; HAIGHT, E. The foraging ecology of the gulf of Mexico stone crab *Menippe adina* (Williams et Felder). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 160, p. 67-80, 1992.

CASTRO, A. C. L.; ARAÚJO, I. A. E. Aspectos biológicos do siri-guajá *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859, na Ilha de São Luís, Estado do Maranhão, Brasil. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, v. 9, p. 7-26, 1978.

CHALCRAFT, D. R.; RESEARITS, W. J. JR. Metabolic rate models and the substitutability of predator populations. *Journal of Animal Ecology*, v. 73, p. 323-332, 2004.

COELHO, P. A. Os crustáceos decápodos de alguns manguezais penambucanos. *Trab. Inst. Oceanogr. Univ. Fed. Pe. – Recife*, v. 7/8, p. 71-90, 1967.

COELHO, P. A.; RAMOS, M. A. A contribuição e a distribuição da fauna de decápodos do Litoral Leste da América do Sul entre as Latitudes de 5° N e 35° S. *Trab. Oceanogr. Lab. Ciênc. Mar.*, v. 13, p. 55-76, 1972.

COLLINS, C. T.; WATSON, A. Field Observations of Bird Predation on Neotropical Moths. *Biotropica*, v. 15 (1), p. 53-60, 1983.

COOMBES, M. R. A., SEED, R. Predation of the black mussel *Septifer virgalus* by the red-eyed crab *Eriphia laevimana smithii* (Xanthidae). *Asian Marine Biology*, v. 9, p. 245-258, 1992.

COTE, J.; RAKOCNSKI, C. F.; RANDALL, T. A. Feeding efficiency by juvenile blue crabs on two common species of micrograzer snails. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 264, p. 189-208, 2001.

DAJOZ, R. *Ecologia Geral*. EDUSP, 474 p., São Paulo, 1973.

DAVENPORT, J.; SPIKES, M.; THORNTON, S. M.; KELLY, B. O. Crab-eating the Diamondback Terrapin *Malaclemys terrapin*: Dealing with dangerous prey. *J. Mar. Ass. U. K.*, v. 72, p. 835-848, 1992.

DAVIDSON, R. J. Mussel selection by the paddle crab *Ovalipes catharus* (White): evidence of flexible foraging behaviour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 102, p. 281-299, 1986.

DAVIS, G. E.; BAUGHMAN, D. S.; CHAPMAN, J. D.; MACARTHUR, D.; PIERCE, A. C. Mortality associated with declawing stone crabs, *Menippe mercenaria*. Rep. T-522, South Florida Res. Ctr., Homestead, 1978.

DICKIE, L. M. Predation, Yield, and Ecological Efficiency in Aquatic Food Chains. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, v. 33, p. 313-316, 1976.

DORN, N. J.; MITTELBACH, G. G. More than predator and prey: A review of interactions between fish and crayfish. *Vie et Milieu*, v. 49 (4), p. 229-237, 1999.

DU PREEZ, H. H. Molluscan predation by *Ovalipes functatus* (De Haan) (CRUSTACEA: BRACHYURA: PORTUNIDAE). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 84, p. 55-71, 1984.

EKENDAHL, A. Colour polymorphic prey (*Littorina saxatilis* Olivi) and predatory effects of a crab population (*Carcinus maenas* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 222, p. 239-246, 1998.

ELNER, R. W.; CAMPBELL, A. Force, function, and mechanical advantage in the claw of the American lobster *Homarus americanus* (Decapoda: Crustacea). *J. Zool. London*, v. 173, p. 395-406, 1981.

ENDERLEIN, P.; MOORTHI, S.; RÖHRSCHEIDT, H.; WAHL, M. Optimal foraging versus shared doom effects: interactive influence of mussel size and epibiosis on predator preference. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 292, p. 231-242, 2003.

ESTES, J. A.; RIEDMAN, M. L.; STAEDLER, M. M.; TINKER, M. T.; LYON, B. E. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, v. 72, p. 144-155, 2003.

FAUSTO-FILHO, J. Primeira Contribuição ao Inventário dos crustáceos decápodos marinhos do nordeste brasileiro. *Arq. Est. Biol. Mar. univ. Fed. Ce.*, v. 6 (1), p. 31-37, 1976.

FERNANDES, T. F.; HUXHAM, M.; PIPER, S. R. Predator caging experiments: a test of the importance of scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 241, p. 137-154, 1999.

FOX, J. W. Modelling the joint effects of predator and prey diversity on total prey biomass. *Journal of Animal Ecology*, v. 73, p. 88-96, 2004.

FRANSOZO, A.; G. BERTINI & M. O. D. CÔRREA.. Population biology and habitat utilization of the stone crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Xanthidae) in Ubatuba region, Brazil. p.275-281. In: J.C. Vaupel Klein & F.R. Schram (Eds). *The Biodiversity Crisis and Crustacea. v.12. Crustacean Issues*. A.A. Balkema/Rotterdam, 1999.

FURTADO-OGAWA, E. Notas bioecológicas sobre a família Xanthidae no Estado do Ceará (Crustacea:Brachyura). *Arqui. Ciênc. do Mar*, V. 12 (2): p. 99-104, 1972.

FUTUYMA, D. J. *Biología Evolutiva*. SBG/CNPQ, 646 p., Ribeirão Preto, 1992.

GONZÁLEZ-OLIVARES, E.; RAMOS-JILIBERTO, R. Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey, fewer predators and enhanced stability. *Ecological Modelling*, v. 166, p. 135-146, 2003.

GRIFFITHS, C. L.; SEIDERER, J. L. Rock lobsters and mussels – limitations and preferences in a predator-prey interaction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 44, p. 95-109, 1980.

HARDING, J. M. Predation by blue crabs, *Callinectes sapidus*, on rapa whelks, *Rapana venosa*: possible natural controls for an invasive species? *in press*, 2003.

HARRIS, V. A. Sessile animals of the sea shore. Chapman & Hall, 379p., London, 1990.

HAYES, M. P. Predation on the Adults and Prehatching Stages of Glass Frogs (Centrolenidae). *Biotropica*, v. 15 (1), p. 74-76, 1983.

HINES, A. H.; HADDON, A. M.; WIECHERT, L. A. Guild structure and foraging impact of blue crabs epibenthic fish in a subestuary of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, v. 67, p. 105-126, 1990.

HUGHES, R. N. Foraging behaviour of a tropical crab: *Ozius verreauxii*. *Proc. R. Soc. London B.*, v. 237, p. 201-212, 1989.

HUGHES, R. N.; ELNER, R. W. Foraging behaviour of a tropical crab *Calappa ocellata* Holthuis feeding upon the mussel *Brachidontes domingensis* (Lamarck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 133, p. 93-101, 1989.

HUGHES, R. N.; O'BRIEN, N. Shore crabs are able to transfer learned handling skills to novel prey. *Animal Behaviour*, v. 61, p. 711-714, 2001.

HUGHES, R. N.; SEED, R. Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 193, p. 225-238, 1995.

JAKOBSEN, H. H.; HANSEN, P. J. Prey size selection, grazing and growth response of the small heterotrophic dinoflagellate *Gymnodinium* sp. And the ciliate *Balanion comatum*- a comparative study. *Marine Ecology Progress Series*, v. 158, p. 75-86, 1997.

JOHANNESSON, B. Shell morphology of *Littorina saxatilis* Olivi: the relative importance of physical factors and predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 102, p. 183-195, 1986.

JOHNSON, M. T. J.; AGRAWAL, A. A. The ecological play of predator-prey dynamics in an evolutionary theatre. *TRENDS in Ecology and Evolution*, v. 18 (11), p. 548-551, 2003.

JUANES, F. Why do Decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey? *Marine Ecology Progress Series*, v. 87, p. 239-249, 1992.

JUANES, F.; HARTWICK, E. B. Prey Size Selection in Dungeness Crabs: The effect of claw damage. *Ecology*, v. 71 (2), p. 744-758, 1990.

JUANES, F.; SMITH, L. D. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, v. 193, 197-223, 1995.

JUBB, C. A.; HUGHES, R. N.; RHEINALLT, T. Behavioural mechanisms of size-selection by crabs, *Carcinus maenas* (L.) feeding on mussels *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 66, p. 81-87, 1983.

KAEWMANEE, C.; TANG, I. M. Cannibalism in an age-structured predator-prey system. *Ecological Modelling*, v. 167, p. 213-220, 2003.

KAPLAN, E. H. A field guide to coral reefs of the caribbean and Florida including Bermuda and the Bahamas. Houghton Mifflin Co., 289 p., Boston, 1982.

KENT, A.; DONCASTER, C. P.; SLUCKIN, T. Consequences for predators of rescue and Allee effects on prey. *Ecological Modelling*, v. 162, p. 233-245, 2003.

KREBS, J. R.; DAVIS, N. B. Introdução à Ecologia Comportamental. Atheneu, 420 p., São Paulo, 1996.

LAWSON, J. W.; MAGALHÃES, A. M.; MILLER, E. H. Important prey species of marine vertebrate predators in the northwest Atlantic: proximate composition and energy density. *Marine Ecology Progress Series*, v. 164, p. 13-20, 1998.

LAWTON, P.; HUGHES, R. N. Foraging behaviour of the crab *Cancer pagurus* feeding on the gastropods *Nucella lapillus* and *Littorina littorea*: comparisons with optimal foraging theory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 27, p. 143-154, 1985.

LEE, S. Y. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 193, p. 161-176, 1995.

LEONARD, G. H.; BERTNESS, M. D.; YUND, P. O. Crab predation, Waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel *Mytilus edulis*. *Ecology*, v. 80 (1), p. 01-14, 1998.

LINDBERG, W.; MARSHALL, M. J. Species Profiles: Lifes Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (South Florida). U. S. Fish and Wildlife Service, U. S. Corps of Engineers, 17 p. Florida, 1984.

MALY, J. E. Interactions among the predatory rotifer *Asplanchna* and two prey, *Paramecium* and *Euglena*. *Ecology*, v. 56, p. 346-358, 1975.

MATTHEWS, H. R. Notas sobre o gênero *Thais* Roding, 1798 no nordeste brasileiro. *Arq. Est. Biol. Mar. Univ. Fed. Ceará*, v. 8 (1), p. 27-41, 1968.

MATTHEWS-CASCON, H. Comparison of the predatory behaviour of two populations of *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758) in the presence of the green crab *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758). *Thalassas*, v. 19 (1), p. 9-15, 2003.

MATTHEWS, H. R.; MATTHEWS-CASCON, H. Observação da predação de *Thais haemastoma floridana* (Conrad, 1837) sobre *Cassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828). *Arq. Ciên. Mar.*, v. 26, p. 47-50, 1987.

MATTHEWS-CASCON, H.; PINHEIRO, P. R. C.; MATTHEWS, H. R. A família Neritidae no norte e nordeste do Brasil (MOLLUSCA: GASTRPODA). *Caatinga*, v. 7, p. 44-56, 1990.

MELO, G. A. S. Manual de Identificação dos Brachyura (caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro. Plêiade/FAPESP. 603 p., São Paulo, 1996.

MISTRÌ, M. Foraging behaviour and mutual interference in the Mediterranean shore crab, *Carcinus aestuarii*, preying upon the immigrant mussel *Musculista senhousia*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 56, p. 155-159, 2003.

NILSSON, P. A. Predator behaviour and prey density: evaluating density-dependent intraspecific interactions on predator functional responses. *Journal of Animal Ecology*, v. 70, p. 14-19, 2001.

OSHIRO, L. M. Y. Aspectos reprodutivos do caranguejo guaiá *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Crustácea, Decapoda, Xanthidae) da Baía de Sepetiba (RJ). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 16 (3), p. 827-834, 1999.

PALMER, A. R. Fish predation and evolution of gastropod shell sculpture, experimental and geographical evidence. *Evolution*, v. 33, p. 697-713, 1979.

PALMER, A. R.; TAYLOR, G. M.; BARTON, E. Cuticle strenght and size-dependence of safety factors in Cancer crab claws. *Biol. Bull.*, v. 196, p. 281-294, 1999.

PEREIRA, R. C., SOARES GOMES, A. *Biologia Marinha*, Interciência, 363 p., 2002.

PIANKA, E. R. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins College Publishers, 486 p., New York, 1994.

QUINN, J. L.; CRESSWELL, W. Predator hunting behaviour and prey vulnerability. *Journal of Animal Ecology*, v. 73, p. 143-154

RANGELEY, R. W.; THOMAS, M. L. H. Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 108, p. 191-197, 1987.

RAY-CULP, M.; DAVIS, M.; STONER, A. W. Predation by xanthid crabs on early post-settlement gastropods: the role of prey size, prey density, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 240, p. 303-321, 1999.

REMERT, H. *Ecologia*. E.P.U. : SPRINGER: EDUSP, 335 p., São Paulo, 1982.

RICHARDS, M. G.; HUXHAM, M.; BRYANT, A. Predation: a causal mechanism for variability in intertidal bivalve populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 241, p. 159-197, 1999.

RICHARDSON, T. D.; BROWN, K. M. Predation risk and feeding in an intertidal predatory snail. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 163, p. 169-182, 1992.

RICKLES, R. E. *ECOLOGY*. W.H. Freeman and Company, 895 p., New York, 1990.

RIOS, E. C., *Seashells of Brazil*. FURG/Museu Oceanográfico, 330 p., 1994.

ROCHETTE, R.; DILL, L. M. Mortality, behaviour and the effects of predators on the intertidal distribution of littorinid gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 253, p. 165-191, 2000.

ROUGHGARDEN, J.; FELDMAN, M. Species Packing and Predation Pressure. *Ecology*, v. 56 p. 489-492, 1975.

ROVERO, F.; HUGHES, R. N.; CHELAZZI, G. When time is of the essence: choosing a currency for prey-handling costs. *Journal of Animal Ecology*, v. 69, p. 683-689, 2000.

SALIERNO, J. D.; REBACH, S.; CHRISTMAN, M. C. The effects of interspecific competition and prey odor on foraging behaviour in the rock crab *Cancer irroratus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 287, p. 249-260, 2003.

SANCHEZ-SALAZAR, M. E.; GRIFFITHS, C. L.; The effect of size and temperature on the predation of cookies *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus*

maenas (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 111, p. 181-193, 1987.

SAVAGE, T.; SULLIVAN, J. R. Growth and claw regeneration on the stone crab, *Menippe mercenaria*. *Florida Mar. Res. Plub.*, v. 32, Florida Dept. Nat. Res., St. Petersburg, 1978.

SEED, R.; HUGHES, R. N.; Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 193, p. 177-195, 1995.

SEED, R.; HUGHES, R. N. Chelal Characteristics and Foraging Behaviour of the crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 44, p. 221-229, 1997.

SEKKELSTEN, G. I. Effect of handicap on mating success in male shore crabs *Carcinus maenas*. *Oikos*, v. 51, p. 131-134, 1988.

SIH, A. Predators and Prey Lifestyles: An Evolutionary and Ecological Overview, p. 203-224, in Kerfoot, W. C. & Sih, A. (eds.), *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. *Trustees of Dartmouth College*, 383 p., New England, 1987.

SMALLEGANGE, I. M.; VAN DER MEER, J. Why do shore crabs not prefer the most profitable mussels? *Journal of Animal Ecology*, v. 72, p. 599-607, 2003.

SMITH, L. D. The effect of limb autotomy on mate competition in blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun. *Oecologia*, v. 89, p. 494-501, 1992.

SMITH, T. E.; YDENBERG, R. C.; ELNER, R. W. Foraging behaviour of an excavating predator, the red rock crab (*Cancer productus* Randall) on soft-shell clam (*Mya arenaria* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 238, p. 185-197, 1999.

STEELE, D. H.; LILLY, G. R. Predation by COD (*Gadus morhua*) on amphipod crustaceans in the northwestern atlantic. *Vie et Milieu*, v. 49 (4), p. 309-316, 1999.

SULLIVAN, J. R. The stone crab *Menippe mercenaria* in the Southwest Florida. USA Fishery, Fla. Mar. Res. Plub., v. 36, p. 01-37, 1979.

SUMMERSON, H. C.; PETERSON, C. H. Role of predation in organizing benthic communities of a temperate zone seagrass bed. Mar. Ecol. Prog. Ser., v. 15, p. 63-77, 1984.

VERMEIJ, G. J. Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. Nature, v. 260, p. 135-136, 1976.

VERMEIJ, G. J. Patterns in crab claw size: The geography of crushing. Syst. Zool., v. 26, p. 138-151, 1977.

VERMEIJ, G. J. Evolution and escalation: an ecological history of life. Princeton University Press, 544 p., Princeton, 1987.

VERMEIJ, G. J. A natural History of Shells. Princeton Science Library, 293 p., Princeton, 1995.

VIITASALO, M.; RAUTIO, M. Zooplanktivory by *Praunus flexuosus* (Crustacea: Mysicidae): functional responses and prey selection in relation to prey escape responses. Marine Ecology Progress Series, v. 174, p. 77-87, 1998.

VIRNSTEIN, R. W. The Importance of predation by crabs and fishes on the Benthic infauna in Chesapeake Bay. Ecology, v. 58, p. 1199-1217, 1977.

WALKER, S. E. Paleoecology of gastropods preserved in turbiditic slope deposits from the Upper Pliocene of Ecuador. Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, v. 166, p. 141-163, 2001.

WARNER, G. F.; JONES, A. R. Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura). J. Zool., Lond., v. 180, p. 57-68, 1976.

WALTON, W. C.; MACKINNON, C.; RODRIGUEZ, L. F.; PROCTOR, C.; RUIZ, G. M. Effect of an invasive crab upon a marine fishery: green crab, *Carcinus maenas*,

predation upon a venerid clam, *Katelysia scalarina*, in Tasmania (Australia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 272, p. 171-189, 2002.

WEST, K.; COHEN, A.; BARON, M. Morphology and Behaviour of crabs and gastropods from lake tanganyka. Africa: Implications for Lacustrine predator-prey coevolution. *Evolution*, v. 45, p. 589-607, 1991.

WILLIAMS, G. A. The effect of predation on the life histories of *Littorina obtusata* and *Littorina mariae*. *J. Mar. Ass. U. K.*, v. 72, p. 403-416, 1992.

YAMADA, S. B.; BOULDING, E. G. The role of highly mobile crab predators in the intertidal zonation of their gastropod prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 204, p. 59-83, 1996.

YAMADA, S. B.; BOULDING, E. G. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 220, p. 191-211, 1998.

YAMADA, S. B.; NAVARRETE, S. A.; NEEDHAM, C. Predation induced changes in behaviour and growth rate in three populations of the intertidal snail, *Littorina sitkana* (Philippi). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 220, 213-226, 1998.

ZARET, T. M.; KERFOOT, W. C.; Fish Predation on *Bosmina longirostris*: Body – Size Selection versus Visibility Selection. *Ecology*, v. 56, p. 232-237, 1975.

ZISPER, E.; VERMEIJ, G. J. Crushing Behaviour of tropical and temperate crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 31, p. 155-172, 1978.

This document was created with Win2PDF available at <http://www.daneprairie.com>.
The unregistered version of Win2PDF is for evaluation or non-commercial use only.