

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
Instituto de Ciências do Mar
Mestrado em Ciências Marinhas Tropicais

Distribuição Espacial e Aspectos Populacionais de
Caranguejos do Gênero *Uca* Leach, 1814 (Crustacea:
Decapoda: Ocypodidae) no Manguezal
do Rio Pacoti (Aquiraz - CE)

Luiz Ernesto Arruda Bezerra

N.Cham. D 595.3842 B469d
Autor: Bezerra, Luis Ernes
Titulo: Distribuição espacial e aspectos



13844135

Ac. 72729

BLCM

Fortaleza - CE
2005



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

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ASPECTOS POPULACIONAIS DE
CARANGUEJOS DO GÊNERO *Uca* Leach, 1814 (CRUSTACEA :
DECAPODA : OCYPODIDAE) NO MANGUEZAL
DO RIO PACOTI (AQUIRAZ – CE)**

LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA
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.


LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA

Dissertação Aprovada em: 28/2/2005



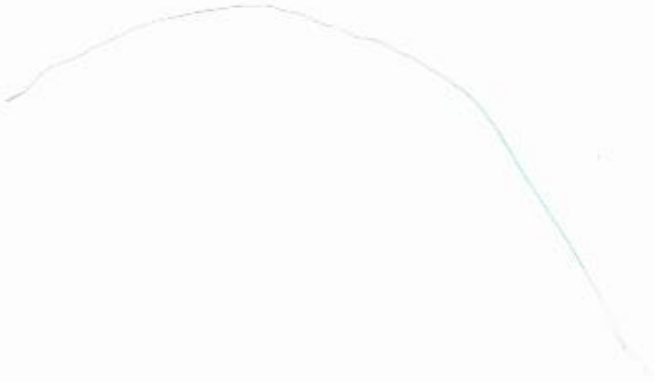
Dra. Helena Matthews-Cascon
Depto. de Biologia
Universidade Federal do Ceará
Orientadora



Dr. Petrônio Alves Coelho
Depto. de Oceanografia
Universidade Federal de Pernambuco
Examinador



Dr. Tito Monteiro da Cruz Lotufo
Depto. Engenharia de Pesca
Universidade Federal do Ceará
Examinador



"Fui no mangue catar lixo,
pegar caranguejo,
conversar com urubu"

Chico Science (1966 -1997)
Cantor e compositor

Ao professor Paulo Secchin Young
(*in memoriam*) pelos serviços prestados
à carcinologia brasileira, dedico.

AGRADECIMENTOS

Ao final de mais uma jornada, gostaria de agradecer a todos aqueles que, de certa forma, contribuíram para que eu chegasse até aqui, em especial:

À minha orientadora, Professora Helena Matthews-Cascon, por ter aceitado me orientar em um estudo com crustáceos, simplesmente por acreditar na minha capacidade de realizar o trabalho; pelo apoio incondicional em todos os momentos, pelo entusiasmo constante e contagiante e, principalmente, pelo exemplo que é como professora e pesquisadora;

Ao Professor Paulo Cascon, a quem eu costumo chamar de "co-orientador" que, com sua serenidade e competência, me ajudou a esclarecer os mais diversos tipos de dúvidas que surgiram ao longo desse estudo; e pelas valiosas correções e sugestões dos manuscritos, que muito engrandeceram este trabalho;

À Professora Vânia Maria Maciel Melo ("minha eterna orientadora") pelo apoio e estímulo constantes para com a minha formação acadêmica, por seu entusiasmo e pelas preciosas revisões dos capítulos desse trabalho;

Ao Professor Tito Monteiro da Cruz Lotufo, por estar sempre disposto a esclarecer as mais diversas questões que lhe são dirigidas, pelas preciosas sugestões e, principalmente, pela imensurável ajuda (mais uma vez!!) com os testes estatísticos;

Ao Professor Petrônio Alves Coelho, por ter aceitado participar dessa banca e por toda a atenção a mim dispensada quando da minha estada em seu laboratório na UFPE. Pela confirmação da identificação das espécies de *Uca* utilizadas nesse trabalho e pelas valiosas sugestões;

Ao Professor Carlos Litulo, da Universidade de Mozambique, por ter prontamente respondido meus e-mails com sugestões e informações que muito enriqueceram este estudo;

Ao grande amigo e fiel escudeiro Givanildo Ximenes Santana (Gil) pela força nos momentos difíceis e pela preciosa ajuda no campo, sem a qual não teria sido possível a realização desse trabalho ("como quisiera poder vivir sin aire");

A Carolina Braga Dias pela amizade e companheirismo em todos os momentos ao longo dessa caminhada; e pela ajuda incondicional, principalmente com as análises abióticas. Carol, se não fosse sua cooperação e apoio, muito do que está aqui não teria sido realizado;

A todos do Laboratório de Geologia e Geomorfologia Costeira e Oceânica (LGCO) da Universidade Estadual do Ceará, em especial à Professora Lidriana Pinheiro e aos estudantes Paulo Henrique (PH) e Tatiana Falcão (Tati) pela ajuda nas análises sedimentológicas e pela forma carinhosa com a qual me receberam em seu laboratório, o qual eu adotei como uma segunda casa;

Ao Técnico do Instituto Nacional de Pesquisas Hidrográficas da Marinha do Brasil (INPH) e do LGCO/UECE Aluisio Soares Araújo, pela realização dos perfis topográficos e pelas animadas e engrandecedoras conversas sobre dinâmica costeira e portuária;

Ao biólogo do LABOMAR e grande amigo Wilson Franklin Júnior, pela ajuda com a identificação inicial dos exemplares de *Uca* e pelas sugestões em várias etapas deste trabalho; desde o início, com a escolha da metodologia até os momentos finais, com a estatística;

A professora Cristina Rocha de Almeida Barreira, pelas contribuições neste e em outros trabalhos, e pelas importantes sugestões e considerações feitas ao Capítulo III;

A todos da turma de Mestrado em Ciência Marinhas Tropicais de 2003, Marcos Leite ("Marquinhos"), André, Galdino, Isabel, Gleire, Janaina, Lucélia, Sérgio, Geraldo, Esaú, Guelson e Leonardo, pela amizade e companheirismo;

A todos do Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará (LIMCE) do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará, Soraya Rabay, Lilian Rosado, Emmanuele Fontenele, Amanda Silvino, Sula Salani, Carolina Martins, Inês Xavier e, em especial, ao Marcelo Oliveira (Tony) pela ajuda com os cálculos estatísticos;

Ao Amigo Rodrigo César, pela amizade ao longo desses anos e por me aturar nos momentos difíceis (você sabe do que eu estou falando!!!);

A Rossana de Aguiar Cordeiro pela força em vários momentos dessa caminhada, pelo carinho, compreensão, atenção, companheirismo e, principalmente, por tudo o que representa pra mim ("você é assim....");

A todos do Instituto de Ciências do Mar, Rosangela, Jandeilson, Jaqueline, Graça pela forma carinhosa com a qual sempre me trataram durante esses anos de curso no LABOMAR;

À amiga Paula Jimenez, pelo apoio, atenção, carinho e pelas coisas em comum;

Aos amigos Ítalo Braga, Carlos Augusto e Daniel Cassiano, pela amizade e apoio constantes;

Aos meus pais Francisco Luiz dos Santos Bezerra e Maria Goretti Arruda Bezerra, por todo o apoio e estímulo que me encorajam e permitem seguir adiante nessa longa carreira escolhida por mim, e ao meu irmão Gustavo Arruda Bezerra, pelo exemplo de competência e dedicação.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE TABELAS	xvi
RESUMO	xviii
ABSTRACT	ix
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	1
CAPÍTULO I	2
RESUMO	3
ABSTRACT	4
1. O ecossistema manguezal	5
1.1. <i>Considerações gerais</i>	5
1.2. <i>A flora e fauna dos manguezais</i>	6
1.3. <i>Os manguezais no Estado do Ceará</i>	7
1.4. <i>O manguezal do Rio Pacoti</i>	9
2. Características gerais dos caranguejos do gênero <i>Uca</i>	11
2.1. <i>Considerações gerais</i>	11
2.2. <i>Sistemática</i>	14
2.3. <i>Evolução e biogeografia</i>	17
2.4. <i>Caracterização das espécies em estudo</i>	21
CAPÍTULO II	27
RESUMO	28
ABSTRACT	29
1. INTRODUÇÃO	30
2. OBJETIVOS	32
3. MATERIAIS E MÉTODOS	33
3.1. <i>Área de estudo</i>	33
3.2. <i>Métodos de amostragem</i>	34
3.3. <i>Análise sedimentológica</i>	34
3.4. <i>Perfis topográficos</i>	35

3.5. <i>Morfologia do 2º maxilípede</i>	36
3.6. <i>Análise estatística</i>	36
4. RESULTADOS	37
4.1. <i>Sedimentologia</i>	37
4.2. <i>Topografia</i>	37
4.3. <i>Teor de matéria orgânica e umidade</i>	41
4.4. <i>Distribuição espacial</i>	42
4.5. <i>Morfologia do 2º maxilípede</i>	46
5. DISCUSSÃO	48
6. CONCLUSÕES	53
CAPÍTULO III	54
RESUMO	55
ABSTRACT	56
1. INTRODUÇÃO	57
2. OBJETIVOS	59
3. MATERIAIS E MÉTODOS	60
3.1. <i>Área de estudo</i>	60
3.2. <i>Métodos de amostragem</i>	61
3.3. <i>Análise laboratorial</i>	61
3.4. <i>Análise estatística</i>	62
4. RESULTADOS	63
4.1. <i>Estrutura populacional</i>	63
4.2. <i>Densidade absoluta</i>	66
4.3. <i>Biologia reprodutiva</i>	67
4.3.1. <i>Período reprodutivo</i>	67
4.3.2. <i>Fecundidade</i>	67
5. DISCUSSÃO	70
5.1. <i>Estrutura populacional</i>	70
5.2. <i>Densidade absoluta</i>	72
5.3. <i>Biologia reprodutiva</i>	73
6. CONCLUSÕES	76

CAPÍTULO IV	77
RESUMO	78
ABSTRACT	79
1. INTRODUÇÃO	80
2. OBJETIVOS	82
3. MATERIAIS E MÉTODOS	83
3.1. <i>Área de estudo</i>	83
3.2. <i>Métodos de amostragem</i>	84
3.3. <i>Análise laboratorial</i>	84
3.4. <i>Análise estatística</i>	85
4. RESULTADOS	86
5. DISCUSSÃO	93
6. CONCLUSÕES	97
CONSIDERAÇÕES FINAIS	98
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	99
APÊNDICE	114

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

1. Localização do Rio Pacoti no Estado do Ceará, Brasil. 10
2. Exemplar macho de *Uca maracoani*. 11
3. Representação esquemática da morfologia da frente. A) Espécie de frente estreita. B) Espécie de frente larga. a. Largura da frente; b. comprimento do pedúnculo ocular (Modificado de Crane, 1975). 15
4. Exemplar de *Uca maracoani* com o corpo completamente submerso, exceto os olhos. 15
5. Relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Uca* (Rosenberg, 2002). 20
6. *Uca maracoani*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-D Animal com 36,5 mm de largura de carapaça. E-F Animal com 35 mm de largura de carapaça. 23
7. *Uca leptodactyla*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-D) Animal com 8,5 mm de largura de carapaça. E-F) Animal com 9 mm de largura de carapaça. 24
8. *Uca thayeri*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-F) animal com 30 mm de comprimento de carapaça. 25
9. *Uca rapax*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-D) Animal com 20 mm de largura de carapaça. E-F) Animal com 25 mm de largura de carapaça. 26

CAPÍTULO II

1. Região estuarina do Rio Pacoti no Estado do Ceará, Nordeste do Brasil. 33
2. Resultados das análises granulométricas efetuadas para cada quadrado nos oito transectos (T1 a T8) amostrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras negras Q1; barras brancas Q2 e barras hachuriadas Q3. c-cascalho, amg-areia muito fina, ag-areia grossa, am-areia média, af-areia fina, amf-areia muito fina e s/a- silte e argila. 38
- 3A. Perfis topográficos dos transectos 1, 2 e 4 amostrados durante o estudo no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 39
- 3B. Perfis topográficos dos transectos 6 a 8 amostrados durante o estudo no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 40
4. Distribuição de frequência das espécies de *Uca* nos quadrados amostrados de cada transecto no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: *U. leptodactyla*, barras brancas: *U. thayeri*, barras hachuriadas: *U. rapax* e barra cinza: *U. maracoani*. Quadrado 1 (Q1): Periferia do manguezal; Quadrado 2 (Q2): Região central do transecto; Quadrado 3 (Q3): Região junto ao leito do Rio. T: Transectos; n: Número total de animais. 44
5. Vista dorsal do 2º maxilípede das espécies em estudo. A) *U. leptodactyla*; a. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 2 mm. B) *U. rapax*; b. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 5 mm. C) *U. thayeri*; c. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 8 mm. D) *U. maracoani*; c. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 10 mm. 47

CAPÍTULO III

1. Localização do estuário do Rio Pacoti no Estado do Ceará, Nordeste do Brasil.	60
2. Tamanho médio dos exemplares de <i>U. thayeri</i> coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas (ovígeras e não ovígeras).	65
3. Frequência de tamanho de <i>U. thayeri</i> coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas (ovígeras e não ovígeras).	65
4. Média pluviométrica mensal (barras) da região do manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil e salinidade do Rio Pacoti (linha).	68
5. Frequência de tamanho de <i>U. thayeri</i> no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil nos períodos chuvoso e seco. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas.	68
6. Frequência de fêmeas ovígeras em relação ao número de fêmeas não ovígeras coletadas no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e agosto de 2004.	69
7. Regressão linear da largura da carapaça pelo número de ovos de <i>U. thayeri</i> do manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.	69

CAPÍTULO IV

1. Localização do estuário do Rio Pacoti no Estado do Ceará, Nordeste do Brasil.	83
2. Tamanho médio de <i>U. leptodactyla</i> coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas.	89
3. Frequência de tamanho de <i>U. leptodactyla</i> coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; Barras brancas: fêmeas.	89
4A. Frequências de tamanho de <i>U. leptodactyla</i> coletados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e fevereiro de 2004. Barras pretas: machos, barras brancas: fêmeas não ovígeras e barras hachuradas: fêmeas ovígeras. n: número de animais.	90
4B. Frequências de tamanho de <i>U. leptodactyla</i> coletados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre março e agosto de 2004. Barras pretas: machos, barras brancas: fêmeas não ovígeras e barras hachuradas: fêmeas ovígeras. n: número de animais.	91

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

1. Quantificação das principais áreas de Mangue no estado do Ceará. (Adaptado de Miranda *et al.*, 1988). 8
2. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros de acordo com Crane (1975). 16
3. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Bott (1973). 17
4. Divisão do gênero *Uca* proposta por Rosenberg (2001). 19

CAPÍTULO II

1. Percentual de matéria orgânica do substrato nos 24 pontos de coleta no Manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 41
2. Percentual de umidade do substrato nos 24 pontos de coleta no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 42
3. Coeficientes de correlação resultantes da correlação de Spearman efetuada entre os percentuais de matéria orgânica (MO) e umidade do substrato e as espécies de *Uca* estudadas no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 45
4. Coeficientes de correlação resultantes da correlação de Spearman entre as espécies de *Uca* estudadas no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 45

CAPÍTULO III

1. *Uca thayeri* – número total, razão sexual e razão entre os lados do grande quelípodo dos machos de indivíduos coletados mensalmente no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e agosto de 2004. 64
2. Densidade (número de animais/m²) total e por transecto de caranguejos da espécie *Uca thayeri* amostrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, de setembro de 2003 a agosto de 2004. 66

CAPÍTULO IV

1. *Uca leptodactyla* – número total, razão sexual e razão entre os lados do grande quelípodo dos machos de indivíduos coletados mensalmente no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e agosto de 2004. 88
2. Densidade (número de animais/m²) total e por transecto de caranguejos da espécie *Uca leptodactyla* amostrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. 92

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ASPECTOS POPULACIONAIS DE CARANGUEJOS DO GÊNERO *Uca* Leach, 1814 (CRUSTACEA : DECAPODA : OCYPODIDAE) NO MANGUEZAL DO RIO PACOTI (AQUIRAZ – CE) Dissertação de Mestrado. Autor: Luis Ernesto Arruda Bezerra. Orientadora: Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon.

RESUMO

Os fatores ambientais que regulam a distribuição espacial das espécies de caranguejos do gênero *Uca* encontrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil (3° 43' 02"S / 38° 32' 35"W), foram estudados no período de setembro de 2003 a agosto de 2004. A biologia populacional das duas espécies mais abundantes na área (*U. thayeri* e *U. leptodactyla*) foi analisada quanto à estrutura etária, biologia reprodutiva, densidade absoluta, razão sexual e razão entre os lados do quelípodo desenvolvido. Oito transectos foram estabelecidos em uma área de manguezal próxima à foz do rio, onde dois eram sorteados e visitados mensalmente. Em cada transecto 10 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²) foram amostrados. Os espécimes de *Uca* coletados eram identificados, sexados, medidos, quantificados e anotados quanto ao lado do quelípodo desenvolvido. Análises sedimentológicas foram feitas em 3 quadrados de cada transecto. Perfis topográficos dos transectos também foram realizados. A morfologia do 2º maxilípode das espécies encontradas foi estudada como suporte à análise da distribuição ecológica. Os resultados revelaram que a distribuição das espécies está intimamente relacionada ao tipo de substrato: *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentaram afinidades por sedimentos arenosos, enquanto *U. thayeri* e *U. maracoani* por sedimentos finos. Quanto aos teores de matéria orgânica e umidade, *U. leptodactyla* apresentou correlação negativa para matéria orgânica e positiva para umidade. Já *U. rapax* apresentou correlação positiva para matéria orgânica e negativa para umidade. *U. thayeri* apresentou correlação positiva com os dois fatores enquanto *U. maracoani* apresentou correlação negativa com os fatores testados. *U. leptodactyla* é encontrado em simpatria com as espécies *U. rapax* e *U. maracoani*, enquanto *U. thayeri* não foi encontrado em simpatria com nenhuma outra espécie. A análise da morfologia do 2º maxilípode evidenciou a associação com o substrato; as espécies *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentaram várias cerdas especializadas em forma de colher, enquanto *U. maracoani* e *U. thayeri* apresentaram poucas cerdas com essa morfologia. Quanto à biologia populacional, *U. thayeri* apresenta uma estrutura populacional bi-modal, com o período reprodutivo ocorrendo em sincronia com a época de chuvas na região. Já a população de *U. leptodactyla* apresenta uma distribuição uni-modal, com indivíduos juvenis sendo reportados em todo o período de estudo, sugerindo que essa população apresente reprodução contínua ao longo do ano, embora o pequeno número de fêmeas ovígeras coletado não permita elucidar seu pico de atividade reprodutiva. A razão sexual, assim como a razão entre os lados do quelípodo desenvolvido das duas espécies não apresentaram desvios significativos da proporção 1:1. A densidade média de *U. thayeri* foi de 8 animais/m² enquanto a de *U. leptodactyla* foi de 17 animais/m².

Palavras – chave: Gênero *Uca*; distribuição espacial; aspectos populacionais.

SPATIAL DISTRIBUTION AND POPULATION BIOLOGY OF FIDDLER CRABS (OCYPODIDAE, GENUS *UCA*) IN A TROPICAL MANGROVE FROM NORTHEAST, BRAZIL Master thesis. Author: Luis Ernesto Arruda Bezerra. Advisor: Prof. Dr. Helena Matthews-Cascon. Instituto de Ciências do Mar, Universidade Federal do Ceará.

ABSTRACT

The spatial distribution of fiddler crabs (*U. leptodactyla*, *U. maracoani*, *U. rapax* and *U. thayeri*) in a tropical mangrove from Northeast Brazil (3° 43' 02"S / 38° 32' 35"W) was described, and the preference of substrate characteristics for each specie was examined. In addition, the population biology of the two more abundant species (*U. leptodactyla* and *U. thayeri*) was investigated. Eight transects were delimited in a mangrove area of Pacoti river. On each transect, ten 0.25 m² squares were sampled on a monthly basis during low tide periods from September 2003 to August 2004. The sediment of three squares at each transect was analyzed for grain size, organic matter and humidity. Morphology of the second maxilliped was studied considering the number of spoon spines to support the ecological distribution of the species. The results indicate that spatial distribution of the crabs can, in part, be explained by a relationship with sediment thickness, humidity and organic matter content. *U. leptodactyla* and *U. rapax* were found on coarse sediments and *U. thayeri* and *U. maracoani* on muddy substratum. In respect of humidity and organic matter content, *U. leptodactyla* showed positive correlation for organic mater and negative correlation for humidity. *U. rapax* correlated positively with organic matter and negatively for humidity. *U. thayeri* exhibited positive correlation for both factors and *U. maracoani* was negative for each one. The analisys of the second maxilliped revealed the intimate relation of fiddler crabs with the substrate. *U. leptodactyla* and *U. rapax* showed a high count of spoon spines while *U. maracoani* and *U. thayeri* showed a low count of the spines. The population analysis for *U. thayeri* showed that overall size frequency distribution was bimodal with ovigerous females present during the rainy period, indicating the seasonal breeding reproduction for this specie. On the other hand, *U. leptodactyla* showed an unimodal size frequency distribution, indicating that the breeding took place year-round. However, the small number of ovigerous females collected didn't allow the elucidation of the peak of egg-bearing females. The overall sex ratio did not differ significantly from the expected 1:1 ratio, as well as the handness for the both species. The density of crabs was 8 animals/m² for *U. thayeri* and 17 animals/m² for *U. leptodactyla*.

Keywords: Fiddler crabs; spatial distribution; population biology.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

O manguezal é um ecossistema peculiar que abriga uma diversificada fauna de animais, principalmente de crustáceos. Entre os crustáceos braquiúros, 6 famílias possuem representantes no ambiente de manguezal, sendo os Grapsidae e Ocypodidae os mais numerosos em termos de espécies. Com referência particular aos Ocypodidae existem 3 subfamílias: Ocypodinae com os gêneros *Ocypode* Weber, 1795, *Ucides* Rathbun, 1897 e *Uca* Leach, 1814; Macrophthalminae com o gênero *Macrophthalmus* e Scorpimerinae com os gêneros *Scorpimera* e *Dotilla*.

Na costa brasileira, somente a subfamília Ocypodinae está registrada e é representada pelos gêneros *Ocypode* (típicos de praias arenosas), *Ucides* e *Uca* (encontrados em áreas de manguezal). A maioria das espécies de Ocypodidae que ocorrem na América do Sul pertence ao gênero *Uca*.

A radiação adaptativa das espécies de *Uca* nas Américas é caracterizada por uma ocupação das zonas intertidais e supratidais e pela aparente divisão da zona intertidal entre muitas espécies, de modo que os representantes do gênero *Uca* diferem entre si quanto aos aspectos reprodutivos, morfológicos e comportamentais, apresentando características particulares para viver em cada tipo de ambiente. Com isso, inúmeros fatores bióticos e abióticos são conhecidos por regular a ocorrência de espécies de *Uca* nas regiões onde ocorrem.

Nos manguezais do Nordeste do Brasil, os caranguejos do gênero *Uca* são muito comuns, podendo-se observar uma grande diversidade de espécies vivendo em várias regiões da zona entre-marés. No entanto, os fatores que regulam essa distribuição ainda não são bem conhecidos para as espécies tropicais americanas.

Neste trabalho, as espécies de *Uca* encontradas no manguezal do Rio Pacoti (*U. leptodactyla*, *U. maracoani*, *U. rapax* e *U. thayeri*) foram estudadas na tentativa de elucidar os fatores ambientais que influenciam sua ocorrência e distribuição. Em adição, os aspectos populacionais das duas espécies encontradas em maior abundância na área de trabalho (*U. thayeri* e *U. leptodactyla*) foram investigados. Os resultados referentes ao estudo de distribuição espacial, assim como a análise populacional das duas espécies, estão apresentados e discutidos em capítulos próprios, sob forma de artigo para publicação. Um capítulo inicial, abordando as características do ecossistema manguezal e do gênero *Uca* também é apresentado.

CAPÍTULO I

Introdução geral

RESUMO

O ecossistema manguezal é um dos mais importantes e peculiares das regiões costeiras do mundo. São geralmente formados por espécies vegetais que apresentam características particulares para viverem nesse tipo de ambiente. Esses ecossistemas suportam uma diversidade biológica bastante interessante, onde pode ser encontrado um grande número de organismos, principalmente de invertebrados. Dentre esses organismos, destacam-se os crustáceos, sendo estes os elementos mais característicos desse ambiente. Os caranguejos do gênero *Uca* exercem um importante papel no ecossistema manguezal e são caracterizados por apresentarem um acentuado dimorfismo sexual, onde os machos apresentam uma de suas quelas extraordinariamente desenvolvida, enquanto as fêmeas apresentam as duas quelas de igual tamanho. Nesse capítulo, é apresentada uma breve discussão sobre vários aspectos do ecossistema manguezal, assim como dos manguezais que ocorrem no Estado do Ceará, particularmente do manguezal do Rio Pacoti. Os aspectos mais relevantes sobre o gênero *Uca* também são tratados como sua sistemática e evolução. Por fim é realizada uma caracterização das espécies estudadas, e uma chave de identificação para as mesmas é proposta.

Palavras-chave: Manguezal; Rio Pacoti; gênero *Uca*.

ABSTRACT



The mangroves ecosystems are one of the most important and peculiar of the coastal areas of the world, which are usually composed of plants that present special features to live in this kind of habitat. These ecosystems support a quite interesting biological diversity, in which can be found a great number of organisms, mainly invertebrates. Among these organisms, the crustaceans stand out as the most characteristic elements of the mangroves areas. The fiddler crabs (genus *Uca*) plays an important role in the ecosystem and are best known for the impressive dimorphism in male claw size. Male fiddler crabs support a hypertrophied master claw used in ritualized aggressive interactions and in mate attraction. The females present the two claws of such equal. In this chapter, an abbreviated discussion is presented on several aspects of the mangrove ecosystem, as well as those from Ceará State, particularly, the one of Rio Pacoti. The most relevant aspects on the genus *Uca* are also presented, as systematic and evolution. Finally a characterization of the fiddler crabs of the Rio Pacoti mangrove is presented and an identification key is proposed.

Keywords: Mangrove ecosystem; Pacoti River; Fiddler crab

1. O Ecossistema Manguezal

1.1. Considerações gerais

Os manguezais constituem um dos mais importantes ecossistemas costeiros das regiões tropicais e subtropicais, apresentando uma vegetação característica – os mangues – que se desenvolve em solos lamacentos e sujeitos a inundações periódicas pelas marés e por água doce. São sistemas abertos no tocante à entrada e saída de matéria e energia onde há, principalmente, entrada de sedimentos e saída de matéria orgânica para o estuário (Mochel, 1995). Desse modo, são áreas potencialmente produtivas e desempenham um papel de grande importância na pesca e na aquicultura em muitos países.

A distribuição dos manguezais é restrita às regiões tropicais e subtropicais do mundo, formando comunidades arbustivas e arbóreas, perenifólias e halófitas (Mochel, 1995). As florestas de mangue exibem um alto desenvolvimento em áreas de clima tropical, com temperaturas constantes, em torno de 20 °C, ao longo do ano. O desenvolvimento das florestas de mangue se dá, principalmente, em regiões com pequeno embate de ondas e em áreas costeiras protegidas com abundante suprimento de água doce (fluvial), o que permite a deposição e acumulação de sedimentos finos e a manutenção da salinidade entre 5 e 30 (Lacerda *et al.*, 2001). Em condições ambientais ótimas, as florestas de mangue atingem seu crescimento máximo. Árvores de *Rhizophora* sp. com mais de 40 m de altura e 1,0 m de diâmetro de caule têm sido reportadas no Equador e Colômbia (West, 1956; Hueck, 1972; Lacerda & Schaeffer-Novelli, 1992 *apud* Lacerda *et al.*, 2001).

No Brasil, florestas de mangue com árvores de até 30 m de altura e 0,7 m de diâmetro de caule são encontradas na região Norte e no Maranhão, onde as grandes amplitudes de marés permitem que estas florestas se estendam até 60 Km da costa (Lacerda *et al.*, 2001).

O limite geográfico das florestas de mangue, nos dois hemisférios, situa-se na faixa conhecida como temperada-quente. Nessa faixa, apenas algumas espécies do manguezal podem viver e, geralmente, não há formação de bosques densos. Os manguezais estão limitados pelas geadas e pelas temperaturas baixas nos meses

mais frios. Nas áreas temperadas, os *salt-marshes* ocupam o mesmo nicho dos manguezais e nas áreas-limites esses dois ecossistemas podem se encontrar associados (Barth, 1982 *apud* Mochel, 1995). A palavra *salt marsh*, que em português carece de termo equivalente (Adaime, 1978) é usada para se referir a um grupo de gramíneas estuarinas cuja alta produtividade enriquece as águas dos estuários. Um termo que recentemente tem sido adotado em português para designar *salt marsh* é a palavra derivada do espanhol *marisma* (Mochel, 1995).

1.2. A flora e fauna dos manguezais

Nas Américas, as florestas de mangue são compostas principalmente por espécies dos gêneros *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia* e *Conocarpus* (Lacerda, *et al.*, 2001), embora alguns autores não considerem este último como fazendo parte da flora verdadeira dos manguezais. Essas plantas são caracterizadas por apresentarem adaptações morfológicas e fisiológicas que lhes permitem viver em um ambiente tão peculiar. Dentre essas adaptações, pode-se citar o sistema radicular acima da superfície do solo (raízes aéreas; raízes escora) que servem para ancorar a planta ao solo mole e móvel; pneumatóforos e lenticelas que ajudam a planta a respirar em um solo anóxico; glândulas secretoras de sal; viviparidade, dentre outras (Vannucci, 2003).

Quanto à fauna, os manguezais atraem migrantes de ambientes terrestres e marinhos adjacentes, e poucas espécies podem ser consideradas como habitantes exclusivas desse ecossistema (Lacerda *et al.*, 2001). Entretanto, a fauna que pode ser encontrada nesse ecossistema é rica e diversificada, onde os moluscos e os crustáceos dominam. Para uma revisão sobre os diversos processos que influenciam a riqueza de espécies no ecossistema manguezal, ver Ellison (2002). Os crustáceos estão entre os organismos mais característicos do manguezal, desempenhando um papel relevante na sua ecologia, como na ciclagem de nutrientes e na exportação de material particulado da floresta para habitats adjacentes, através do seu hábito alimentar, da estratégia de cavar tocas, como também pelo fato de serem consumidos por muitas espécies de peixes e aves (Aveline, 1980; Robertson, 1991).

Entre os crustáceos com importante papel consumidor na rede trófica, destacam-se os caranguejos do gênero *Uca*. Segundo Odum (1988) "estes caranguejos que se alimentam de algas e detritos produzidos no manguezal, ao promoverem a escavação de tocas no sedimento, aumentam a circulação da água em torno das raízes das árvores proporcionando oxigênio e nutrientes para o vegetal. Ao retrabalharem constantemente a lama onde vivem, rica em matéria orgânica de onde retiram seu alimento, melhoram as condições para o crescimento das algas. Finalmente, seus excretas (compostos de detritos e sedimentos) fornecem substrato para o crescimento de bactérias fixadoras de nitrogênio e outros tipos que enriquecem este sistema."

Vale salientar ainda o papel que os manguezais desempenham como "berçários" para várias espécies marinhas, entre elas os peneídeos comercialmente importantes, que embora não sejam exclusivamente dependentes desse habitat, têm a sua fase de desenvolvimento juvenil ocorrendo no estuário, o que torna esse ambiente importante para essas espécies. Além disso, Lacerda *et al.*, (1990) afirmam que os mangues são importantes ainda por fornecerem muitos serviços para a população, onde destacam-se: a proteção e estabilização do litoral, berçário para uma grande variedade de peixes, mariscos e crustáceos de importância econômica, canal de transporte, enriquecimento de águas costeiras marinhas e um ambiente adequado para a aqüicultura.

1.3. Os manguezais no Estado do Ceará

No Estado do Ceará os manguezais ocorrem preferencialmente nas zonas estuarinas, desenvolvendo-se desde a desembocadura dos rios e acompanhando suas margens até onde se faz sentir a influência das marés (Miranda *et al.*, 1988).

Os atuais estuários do Estado do Ceará são feições geológicas recentes, certamente com menos de 15.000 anos, onde a elevação rápida do nível do mar foi o principal fator para a formação dessas feições, cuja vida depende da relação entre levantamento do nível do mar e razão de sedimentação (Coutinho, 1986).

A formação dos manguezais nas áreas estuarinas está diretamente relacionada com a existência de algumas condições ambientais, tais como: temperaturas quentes e taxas de umidade elevadas; existência de água salobra; presença de solos aluviais onde predominam os lodos finos e ricos em matéria orgânica, sendo esta uma característica importante para o melhor desenvolvimento da vegetação de mangue (Miranda & Nóbrega, 1992).

Os manguezais ocorrem em quase toda costa brasileira, estendendo-se desde o rio Oiapoque, Amapá (latitude 4° 30'S) até a Praia do Sonho, Santa Catarina (latitude 28° 53'S) (Lacerda, 1999). No Estado do Ceará é conhecida a ocorrência de manguezais nas áreas estuarinas de doze rios e na região litorânea do município de Itarema, perfazendo uma área total de 21.848,3 ha, onde se verifica uma maior ocorrência nos estuários dos Rios Timonha, Coreaú e Acaraú (Tabela 1) (Miranda *et al.*, 1988).

Tabela 1. Quantificação das principais áreas de Mangue no Estado do Ceará. (Adaptado de Miranda *et al.*, 1988).

Localização	Área (ha)	%
Rio Timonha	9.725,6	44,51
Rio Coreaú	3.137,5	14,36
Rio Acaraú	2.182,5	9,99
Rio Jaguaribe	1.210,0	5,54
Rio Zumbi	1.190,0	5,45
Rio Mundaú	1.122,0	5,13
Itarema	1.090,7	4,99
Rio Ceará	675,0	3,09
Rio Aracatiaçu	672,5	3,08
Rio Cocó	375,0	1,72
Rio Pirangi	292,5	1,34
Rio Pacoti	150,0	0,69
Rio Cruxati	25,0	0,11
TOTAL	21.848,3	100,00

A legislação brasileira considera os manguezais como áreas de preservação permanente, entretanto, estes encontram-se permanentemente ameaçados por diversas atividades humanas, como a barragem dos rios, desmatamento para a utilização de madeira e instalação de viveiros de aquicultura, além da urbanização. No Estado do Ceará, as maiores agressões a este ecossistema são registradas nos manguezais das planícies fluviomarinhas de Fortaleza e adjacências, particularmente nos manguezais dos Rios Cocó e Ceará, onde pode-se citar como exemplo a construção de avenidas e equipamentos comerciais no primeiro caso e indústrias e conjuntos residenciais no segundo (Claudino Sales, 1993).

Além do mais, nos últimos anos, têm-se registrado um aumento no número de empreendimentos de criação de camarão em cativeiro, sendo esta uma atividade em franca expansão no estado, o que faz com que vários manguezais da zona litorânea do Ceará estejam seriamente ameaçados por esta atividade.

1.4. O manguezal do Rio Pacoti

A região estuarina do Rio Pacoti (Figura 1) localiza-se no limite sul do município de Fortaleza, pertencendo não só a este município, como também aos municípios de Eusébio e Aquiraz. Está delimitado pelas coordenadas 3°53'15" e 3°55'0" de latitude sul e 38°22'30" e 28°26'15" de longitude oeste. O Rio Pacoti nasce na vertente setentrional da Serra de Baturité e percorre 150 Km até desembocar no Oceano Atlântico, sendo o maior dos cursos d'água que atravessam a região metropolitana da capital cearense. Sua bacia fluvial apresenta uma superfície de 1800 Km² e, em sua área estuarina, uma área estimada em 150 ha de manguezal. Em seu curso médio, encontram-se as barragens Pacoti e Riachão, cujos reservatórios constituem uma das fontes de abastecimento de água de Fortaleza (SUDEC, 1976).

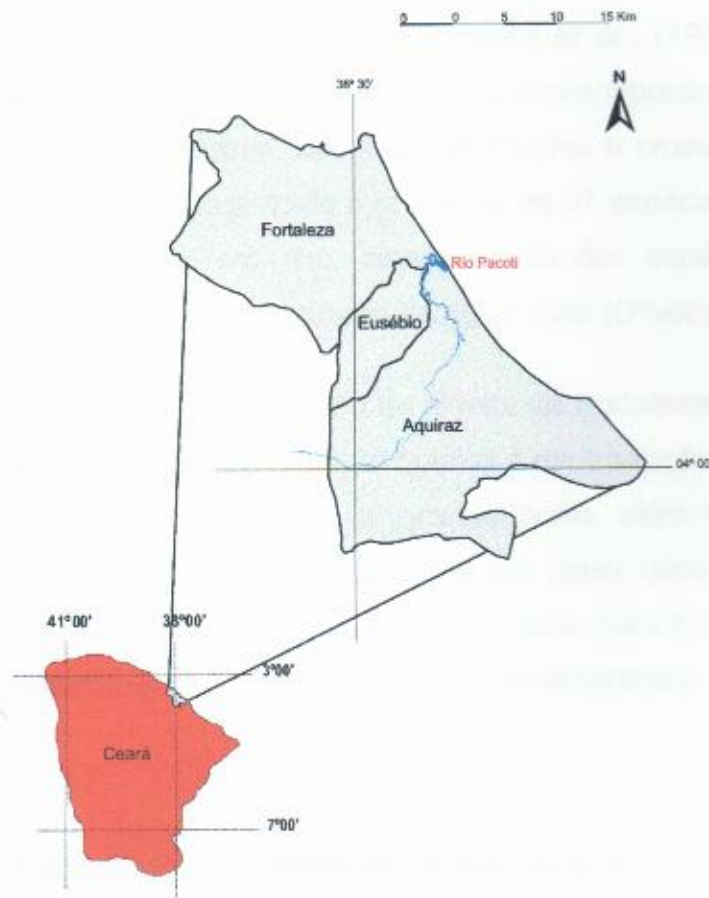


Figura 1. Localização do Rio Pacoti no Estado do Ceará, Brasil.

O estuário do Rio Pacoti, definido em função dos níveis médios de penetração da maré e ocorrência de vegetação de mangue, abrange uma extensão de 16,4 Km, entre um ponto próximo à cidade de Aquiraz e a desembocadura, a sudeste de Fortaleza. Neste trecho o rio apresenta uma predominância de sedimentos arenolodosos, em função da elevada taxa de sedimentação e da presença de extensos cordões de dunas paralelos, próximos à desembocadura, e uma profundidade média de cerca de 5 m (Oliveira *et al.*, 1988).

Quanto à diversidade florística, o estuário do Rio Pacoti apresenta um manguezal composto principalmente pelas espécies *Rhizophora mangle* Linnaeus, *Laguncularia racemosa* Gaerth, *Avicennia germinas* Linnaeus e *Avicennia shaueriana* Stapf e Leechman. A composição florística e a estrutura dos bosques do manguezal do Rio Pacoti foi estudada por Miranda *et al.*, (1994). Trabalhos com relação a aspectos hidrodinâmicos (Freire & Maia, 1991) e sedimentológicos (Freire *et al.*, 1991) também são conhecidos para a área.

Com relação a diversidade faunística, Oliveira *et al.*, (1988) assinalaram a presença de 50 espécies compondo a fauna de macroinvertebrados, sendo a grande maioria representada por moluscos, anelídeos poliquetas e crustáceos decápodos. Com respeito à ictiofauna, foi registrada a presença de 37 espécies, pertencentes a 20 famílias, todas de origem marinha, com exceção das espécies das famílias Characidae e Cichlidae, as quais são típicas de água doce (Oliveira *et al.*, 1988).

Por situar-se nas vias de expansão da cidade de Fortaleza, o Rio Pacoti têm sofrido inúmeras agressões, principalmente quanto à especulação imobiliária para a instalação de equipamentos turísticos de grande porte, além de adensamentos urbanos, o que torna necessária a realização de um maior número de estudos na área, principalmente quanto a aspectos da fauna e flora, para que se possa ter um conhecimento atualizado da diversidade que pode ser encontrada no local.

2. Características gerais dos caranguejos do gênero *Uca*

2.1. Considerações gerais

Os caranguejos do gênero *Uca*, conhecidos popularmente como chama-maré, mão no olho ou violinista (este último derivado do seu nome popular em inglês "Fiddler Crab"), são caracterizados por um forte dimorfismo sexual, onde os machos apresentam uma das quelas extraordinariamente desenvolvida, a qual compreende quase a metade da massa corporal do animal (Figura 2), enquanto as fêmeas apresentam as duas quelas de mesmo tamanho. A quela maior dos machos é empregada em combates intra e interespecíficos, bem como na corte de fêmeas (Crane, 1975).



Figura 2. Exemplar macho de *Uca maracoani*.

Existem, atualmente, cerca de 97 espécies de *Uca* identificadas em todo o mundo, ocorrendo em todos os continentes, com exceção da Antártica. Sua distribuição mais ao norte se dá em torno de 34° N no Japão e 42° N no cabo Cod, Estados Unidos; enquanto seu registro mais ao sul se dá em torno de 32° S na África do Sul e Austrália (Crane, 1975) e 37° S na Argentina (Spivak *et al.*, 1991). De todas as espécies, pelo menos 30 são endêmicas da costa pacífica da América Central e norte da América do Sul (Levinton *et al.*, 1996).

Com referência particular ao litoral cearense, de acordo com Melo (1996), estão registradas as seguintes espécies: *U. burgersi* Holthuis, 1967, *U. cumulanta* Crane, 1943, *U. leptodactyla* Rathbun, 1898, *U. maracoani* (Latreille, 1802-1803), *U. mordax* (Smith, 1870), *U. rapax* (Smith, 1870) e *U. thayeri* Rathbun, 1900.

Todas as espécies do gênero ocorrem na região entre-marés, principalmente de estuários e baías protegidas, (Crane, 1975), em regimes de salinidade que flutuam de completamente doce a hipersalino, sendo excelentes osmorreguladores (Crane, 1975; Barnwell & Thurman, 1984). São animais que vivem em galerias que escavam no solo, as quais apresentam inúmeras vantagens para o caranguejo, como por exemplo: abrigo contra predadores e oscilações de fatores ambientais; fonte de água para as necessidades fisiológicas e sítios para a reprodução (Crane, 1975). Além do mais, Genoni (1991) afirma que as tocas podem servir para outras funções ainda não identificadas. Segundo DePatra & Levin (1989) as galerias dos caranguejos do gênero *Uca* também são usadas como um complexo microhabitat o qual facilita a sobrevivência da meiofauna.

Os caranguejos do gênero *Uca* são caracterizados também por apresentar um complexo comportamento social e reprodutivo. Inúmeros trabalhos têm sido feitos com relação à etologia do gênero *Uca* principalmente com relação à seleção sexual (Yamaguchi, 1998; Backwell *et al.*, 1999; Koga *et al.*, 2000), sinalização visual e acústica (Crane, 1958; Salmon, 1965; Crane, 1975; von Hagen, 1983; Christy *et al.*, 2003), combates intra e interespecíficos (Crane, 1967; Crane, 1975; Jennions & Backwell, 1996; Oliveira *et al.*, 1998; Pratt *et al.*, 2002; Pratt *et al.*, 2003), forrageamento (Valiela *et al.*, 1974; Robertson *et al.*, 1980; Weissburg, 1992; Reinsel & Rittschof, 1995; Takeda & Murai, 2003), predação (Hughes & Seed, 1995; Backwell *et al.*, 1998; Viscido & Wetthey, 2002; Jennions *et al.*, 2003; McLain *et al.*,

2003) e construção de galerias (Marques, 1972; Warren & Underwood, 1986; Normann & Pennings, 1998; Skov & Hartnoll, 2001).

De maneira geral, as espécies americanas apresentam um comportamento social e reprodutivo mais elaborado quando comparadas às espécies do Pacífico. As espécies do Pacífico tendem a ocorrer em áreas intertidais inferiores, geralmente em substratos lamosos, exibem acenos verticais simples e a cópula ocorre na superfície, próxima da toca ocupada pela fêmea. Já as espécies americanas exibem sofisticados acenos, principalmente *U. maracoani*; a cópula ocorre na galeria ocupada pelo macho, o qual protege a fêmea que fica no interior da mesma durante o período de incubação. Esse comportamento complexo parece associado com a adaptação para a vida em habitats intertidais superiores, embora as espécies americanas ocupem um amplo espectro de nichos (Crane, 1975).

De maneira geral, os machos usam a grande quela para atrair as fêmeas e para a produção de som, assim como em combates intra e interespecíficos e para a defesa do ataque de eventuais predadores. Já a pequena tenaz é usada para limpar a grande, quando esta se encontra impregnada de lama, e também para limpar os olhos; entretanto, a principal função da quela menor é a alimentação, o que faz com que as fêmeas tenham uma taxa alimentar maior do que a dos machos. Essa diferença na taxa alimentar foi primordial para a evolução do acentuado dimorfismo sexual, uma vez que fez com que os machos fossem obrigados a colonizar novas áreas, havendo então uma forte pressão de seleção para o desenvolvimento da heteroquelia como resposta a um aumento na taxa de predação e no número de encontros interespecíficos (Weissburg, 1991).

Essa hipótese é conhecida como "hipótese ecológica" para o desenvolvimento da heteroquelia e é controversa a seleção sexual darwiniana. No entanto, os dois processos podem ter atuado em conjunto, onde a divergência inicial se deu devido a fatores ecológicos, os quais foram acelerados pela ação da seleção sexual (Weissburg, 1991). Informações acerca da evolução da forma, correlações morfométricas e diferenças funcionais entre os quelípodos podem ser encontradas em Rosenberg (1997, 2002), Weissburg (1991) e Levinton *et al.*, 1995 respectivamente.

2.2. Sistemática

Com relação à sistemática do grupo, a primeira descrição da espécie foi feita baseada em um desenho feito por Seba em 1758 o qual chamou-a de *Uca una*. Subseqüentemente, vários autores, dentre eles Lamarck, Leach e Herbst, usaram a representação feita por Seba para designar a espécie, o que fez com que a mesma tivesse sido classificada com vários nomes como por exemplo *Cancer vocans major*, *Ocypode heterochelos* e *Uca una*, sendo então todos sinônimas, por estarem baseados no desenho feito por Seba. A primeira descrição baseada em um espécime e não na representação de Seba foi feita por Milne Edwards, 1837 que chamou a espécie de *Gelasimus platydactylus*. Dessa forma, o gênero foi conhecido como *Gelasimus* por mais de 60 anos, até Rathbun (1897) propor que o abandono do antigo nome *Uca* não estava de acordo com as normas da nomenclatura zoológica (Rosenberg, 2001).

Com relação à espécie tipo do gênero *Uca*, esta era conhecida tanto como *U. heterochelos* quanto por *U. platydactylus*, até Rathbun (1918) sugerir a adoção de *U. heterochelos* como um nome válido. Entretanto, quase 50 anos depois, Holthuis (1962) argumentou que *U. heterochelos* era uma sinônimo de *U. major* e, desde então, a espécie tipo tem sido referida como *U. major* (Rosenberg, 2001). Mais tarde, Bott (1973) descobre um erro de interpretação da espécie tipo; a espécie desenhada por Seba não é a espécie americana comumente referida como *U. major*, mas sim a espécie do Atlântico leste *U. tangeri*. Dessa forma, a espécie tipo ainda é referida como *U. major*, mas refere-se à espécie afro/européia mais do que a americana. Assim, a espécie que era chamada de *U. major* desde 1962, passa a ser referida como *U. platydactylus*, um nome que não era usado desde 1918 (Rosenberg, 2001).

Para resolver esse dilema, a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica decide designar oficialmente o holótipo de *Gelasimus platydactylus* como neótipo de *Cancer vocans major*. O resultado dessa decisão é que são mantidos os nomes *U. major* e *U. tangeri* para as espécies americana e afro/européia, respectivamente. Isso significa que, apesar de *U. tangeri* ser tecnicamente a espécie sobre o qual o gênero foi descrito, *U. major* (*Cancer vocans major*) ainda é oficialmente a espécie tipo do gênero *Uca* (Rosenberg, 2001).

Ainda com relação a sistemática, Crane (1975) publicou um extenso trabalho acerca do gênero, o qual traz informações detalhadas de cada uma das espécies e subespécies (62 espécies e 92 táxons eram reconhecidos por Crane), além de informações ecológicas e evolutivas do gênero, e onde ela propõe a divisão do mesmo em subgêneros com base, dentre outras características, na história evolutiva do grupo e na largura da frente. Assim, são criados os subgêneros *Deltuca*, *Uca*, *Thalassuca* e *Australuca* para as espécies de frente estreita; e *Minuca*, *CelUCA*, *Boboruca*, *Amphiuca* e *Afruca* para as de frente larga, onde a frente é a região da carapaça entre os olhos (Figura 3).

Espécies de frente estreita ocupam áreas intertidais inferiores pois, por possuírem um longo pedúnculo ocular, podem enxergar mesmo quando submersas (Figura 4), uma vez que a visão dos caranguejos do gênero *Uca* é adaptada para o ambiente terrestre (Sturmbauer *et al.*, 1996).

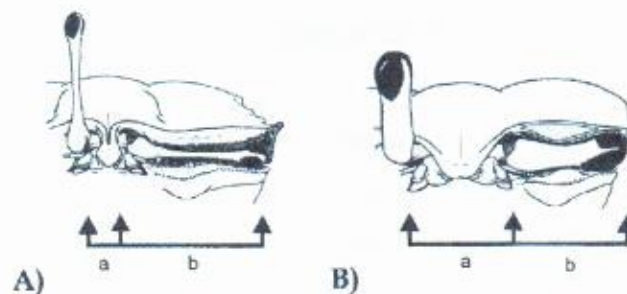


Figura 3. Representação esquemática da morfologia da frente. A) Espécie de frente estreita. B) Espécie de frente larga. a. Largura da frente; b. comprimento do pedúnculo ocular (Modificado de Crane, 1975).



Figura 4. Exemplar de *Uca maracoani* com o corpo completamente submerso, exceto os olhos.

Os subgêneros *Deltuca*, *Thalassuca* e *Australuca* ocorrem na região Indo-Pacífica; *Uca*, *Minuca*, *Boboruca* e *Amphiuca* nas Américas e *Afruca* no Atlântico ocidental. O subgênero *Celuca* é o único com representantes no Indo-Pacífico e nas Américas (Tabela 2).

Uma divisão do gênero *Uca* em subgêneros, anterior à de Crane (1975) foi proposta por Bott (1973) (Tabela 3) e, de acordo com as regras de nomenclatura zoológica, tem prioridade sobre a de Crane (1975), por ter sido publicada antes. Entretanto, por ser mais completa, a divisão proposta por Crane (1975) tem sido mais utilizada em detrimento da realizada por Bott (1973). Além do mais, Rosenberg (2001) afirma que as descrições de Bott são pobres, inadequadas e freqüentemente baseadas em hipóteses questionáveis.

Tabela 2. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros de acordo com Crane (1975).

Gênero <i>Uca</i>	Subgêneros	Autor	Espécie tipo
Indo-Pacífico Oeste	<i>Deltuca</i>	Crane, 1975	<i>U. forcipatus</i>
	<i>Australuca</i>	Crane, 1975	<i>U. bellator</i>
	<i>Thalassuca</i>	Crane, 1975	<i>U. tetragonon</i>
	<i>Amphiuca</i>	Crane, 1975	<i>U. chlorophthalmus</i>
Américas	<i>Boboruca</i>	Crane, 1975	<i>U. thayeri</i>
	<i>Uca</i>	Bott, 1954	<i>U. maracoani</i>
	<i>Minuca</i>	Bott, 1954	<i>U. mordax</i>
Indo-Pacífico e Américas	<i>Celuca</i>	Crane, 1975	<i>U. deichmanni</i>
Atlântico Leste	<i>Afruca</i>	Crane, 1975	<i>U. tangeri</i>

Tabela 3. Divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Bott (1973).

Gênero <i>Uca</i>	Subgêneros	Autor	Espécie tipo
África/Indo-Pacífico Oeste	<i>Mesuca</i>	Bott, 1973	<i>U. tetragonon</i>
	<i>Latuca</i>	Bott, 1973	<i>U. neocultrimana</i>
	<i>Tubuca</i>	Bott, 1973	<i>U. urvillei</i>
	<i>Austruca</i>	Bott, 1973	<i>U. annulipes</i>
	<i>Paraleptuca</i>	Bott, 1973	<i>U. chlorophthalmus</i>
Américas	<i>Minuca</i>	Bott, 1973	<i>U. mordax</i>
	<i>Planuca</i>	Bott, 1973	<i>U. thayeri</i>
	<i>Leptuca</i>	Bott, 1973	<i>U. stenidactylus</i>
	<i>Gelasimus</i>	Latreille, 1817	<i>U. maracoani</i>
	<i>Heteruca</i>	Bott, 1973	<i>U. heteropleurus</i>

2.3. Evolução e biogeografia

A primeira hipótese acerca da evolução e biogeografia do gênero *Uca* foi proposta por Crane (1975). Ela acreditava que esses caranguejos mostravam uma progressão evolucionária para a ocupação de áreas intertidais superiores a partir de áreas intertidais inferiores (refletindo a evolução a partir de um ancestral marinho) e um aumento, ao longo da evolução, na complexidade dos comportamentos social e reprodutivo. Assim, a região Indo-Pacífica teria sido o ponto de origem do grupo, onde um estoque ancestral do subgênero *Thalassuca* teria migrado para o Atlântico através do estreito de Behring no início do período Terciário. Mais tarde, membros do subgênero *CelUCA* teriam migrado de volta à região Indo-Pacífica, explicando assim sua distribuição atual. A única espécie do Atlântico Leste, *U. tangeri*, teria tido origem a partir da migração de um membro do subgênero *Uca* quando as costas africana e americana estavam mais próximas (Crane, 1975).

Salmon & Zucker (1988) sugerem que uma ampla fauna de caranguejos chama-maré, contendo espécies de frente estreita e de frente larga, foi subdividida

nos grupos do Indo-Pacífico e Américas em conjunção com o fechamento do Mar de Tethys, no Oligoceno, fazendo assim com que similaridades presentes em ambos os grupos fossem devido à evolução paralela, e não a uma origem comum; sendo então o subgênero *Celuca* polifilético. Vale salientar que o Mar de Tethys foi, por um logo período, uma via de comunicação entre o Atlântico e o sudeste da Ásia (Briggs, 1974).

Estudos moleculares feitos por Levinton *et al.* (1996), mostram que os subgêneros *Uca* e *Afruca* representam os grupos mais ancestrais. Se a presente distribuição destes dois subgêneros também reflete o seu passado, isso aconteceu no estoque ancestral do subgênero *Uca* na região atlântica das Américas, fazendo assim com que as análises moleculares não estejam de acordo com a teoria de origem central no Indo-Pacífico. Os autores sugerem também que o subgênero *Celuca* é aparentemente polifilético, com as espécies do Indo-Pacífico representando um clado separado em relação às espécies da América; até mesmo as espécies americanas de *Celuca* podem não ser monofiléticas.

Além disso, pode-se concluir que não há uma tendência evolucionária a partir do chamado estado primitivo da existência em áreas inferiores e comportamentos social e reprodutivo simples para um estilo americano, que vive em áreas intertidais superiores e com comportamentos mais complexos. Os autores sugerem que a complexidade comportamental tenha surgido e talvez sido perdida mais de uma vez durante a evolução, o que é exemplificado por tipos de *Celuca* tanto nas Américas quanto no Indo-Pacífico.

Sturmbauer *et al.* (1996) sugerem que a evolução da complexidade comportamental em caranguejos do gênero *Uca* surgiu várias vezes durante a evolução e pode ter aparecido devido a uma série de outras adaptações para viverem em áreas intertidais superiores e como fuga contra predadores. Estima-se que a divergência entre o grupo ancestral e as formas derivadas tenha aproximadamente 22 milhões de anos, enquanto as divergências entre as espécies da América e do oeste do Indo-Pacífico ocorreram a cerca de 17 milhões de anos.

Recentemente, Rosenberg (2001) estudando a filogenia do grupo com base em 236 caracteres morfológicos e comportamentais de 88 espécies confirmou as

análises moleculares de Levinton *et al.* (1996), onde o ancestral do grupo tinha uma frente estreita e vivia nas Américas (provavelmente relacionado ao subgênero *Uca*); e, com base nas relações filogenéticas entre as espécies, propõe uma nova divisão do gênero em subgêneros (Tabela 4). O cladograma construído por Rosenberg (2001) está apresentado na figura 5.

Tabela 4. Divisão do gênero *Uca* proposta por Rosenberg (2001).

Gênero <i>Uca</i>	Subgênero	Autor	Espécie tipo
Américas	<i>Uca</i>	Crane, 1975	<i>U. major</i>
	<i>Minuca</i>	Bott, 1954	<i>U. mordax</i>
	<i>Gelasimus</i>	Latreille, 1817	<i>U. vocans</i>
Américas/ Indo-Pacífico Oeste	<i>Leptuca</i>	Bott, 1973	<i>U. stenodactylus</i>
Indo-Pacífico Oeste	<i>Tubuca</i>	Bott, 1973	<i>U. urvillei</i>
	<i>Paraleptuca</i>	Bott, 1973	<i>U. chlorophthalmus</i>
	<i>Australuca</i>	Crane, 1975	<i>U. bellator</i>

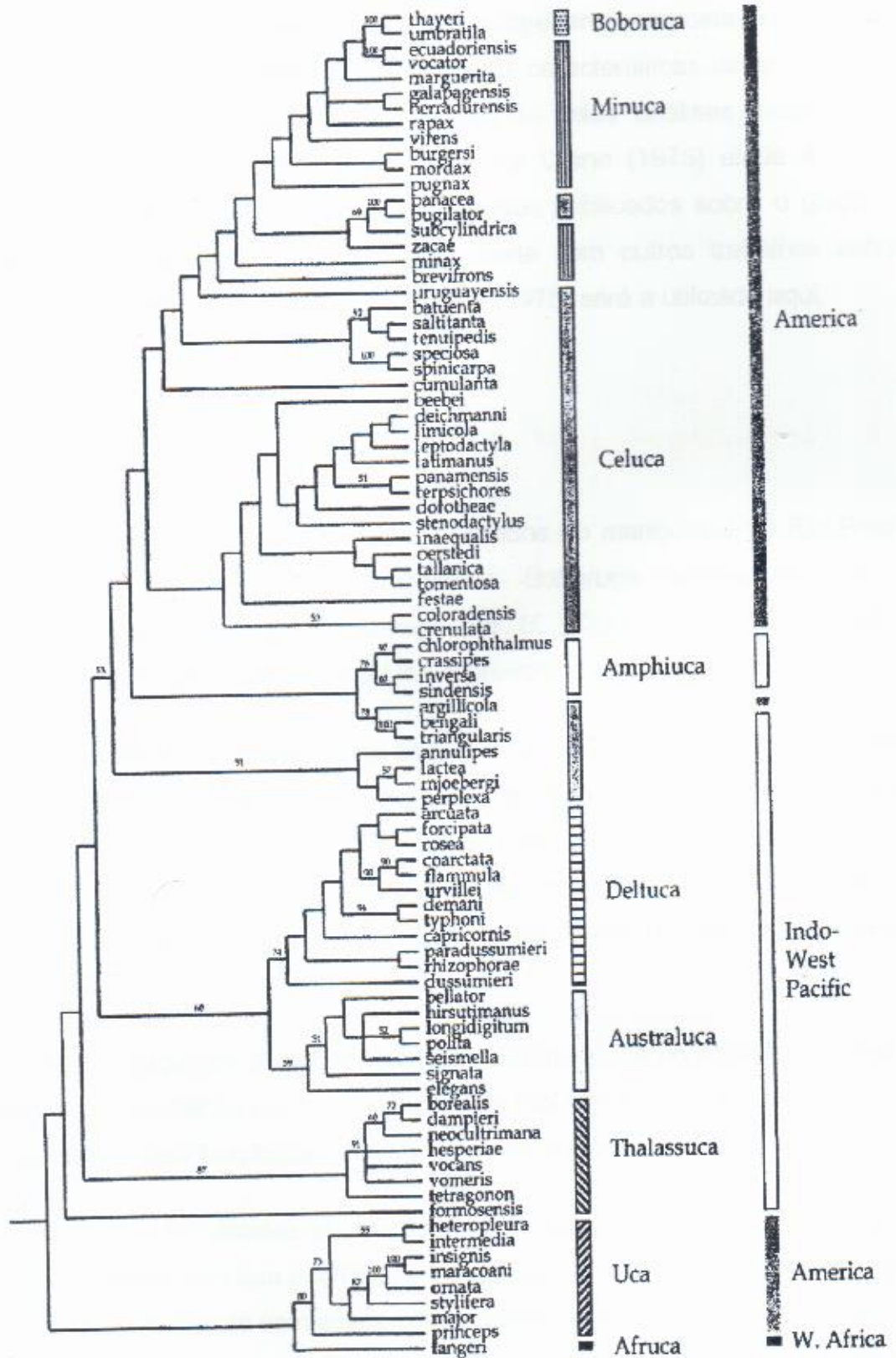


Figura 5. Relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Uca* (Rosenberg, 2002).

Embora a divisão do gênero *Uca* em subgêneros proposta por Rosenberg (2001) seja a mais atual e baseada em inúmeras características tanto morfológicas quanto comportamentais, além de ser suportada pelas análises moleculares, a divisão do gênero em subgêneros proposta por Crane (1975) ainda é bastante utilizada, e é sobre a qual a maioria dos estudos publicados sobre o grupo está baseada. Assim, para facilitar as relações deste com outros trabalhos sobre o gênero *Uca*, a classificação proposta por Crane (1975) será a utilizada aqui.

2.4. Caracterização das espécies em estudo

Os caranguejos do gênero *Uca* encontrados no manguezal do Rio Pacoti e aqui estudados, pertencem a 4 subgêneros: *Boboruca* representado por *Uca (Boboruca) thayeri*; *Celuca*, representado por *U. (Celuca) leptodactyla*; *Minuca*, representado por *U. (Minuca) rapax* e *Uca*, representado por *U. (Uca) maracoani*.

As espécies foram identificadas seguindo a chave proposta por Melo (1996) e Crane (1975) e comparadas com alguns exemplares depositados na Coleção Carcinológica do Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR) da Universidade Federal do Ceará. A confirmação da identificação de alguns exemplares foi feita pelo Prof. Petrônio Alves Coelho, do Departamento de Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco.

Todas as espécies do presente estudo distribuem-se no Atlântico Ocidental e já haviam sido reportadas para o manguezal do Rio Pacoti por Oliveira *et al.* (1988). Para detalhes da distribuição de cada espécie, ver apêndice 1.

Diante das dificuldades encontradas neste trabalho para a identificação das espécies do gênero *Uca* que ocorrem no manguezal do Rio Pacoti, e com o objetivo de facilitar estudos futuros com esses caranguejos na área, foi elaborada uma chave dicotômica utilizando estruturas de fácil visualização, acompanhadas das respectivas fotografias. A presente chave foi elaborada mesclando informações de Melo (1996) Crane (1975) e Rodriguez (1980).

- 1 Fronte espatuliforme e estreita, menor que 1/10 da distância fronto-orbital. Quelípodo maior do macho com dedos muito altos, sem grande hiato entre eles.....*Uca maracoani* (Figura 7)
- 1' Fronte não espatuliforme. Dedos do quelípodo maior do macho com grande hiato entre eles.....2
- 2 Carapaça lisa e polida, convexa, semi-cilíndrica, com margens ântero-laterais se continuando indistintamente com as pósterolaterais.....*Uca leptodactyla* (Figura 8)
- 2' Carapaça sub-trapezoidal, não semi-cilíndrica.....3
- 3 Segunda e terceiras patas ambulatórias com mero largo e com margem dorsal convexa. Carapaça com pubescência aveludada na região branquial. Dedos do quelípodo maior do macho com hiato estreito e mais longos que a palma.....*Uca thayeri* (figura 9)
- 3' Mero das patas ambulatórias sem margem dorsal convexa. Carapaça sem pubescência aveludada, mas sim com pelos dispersos. Porção final do dátilo do quelípodo maior do macho terminando em forte ângulo, ultrapassando o dedo fixo.....*Uca rapax* (Figura 10)

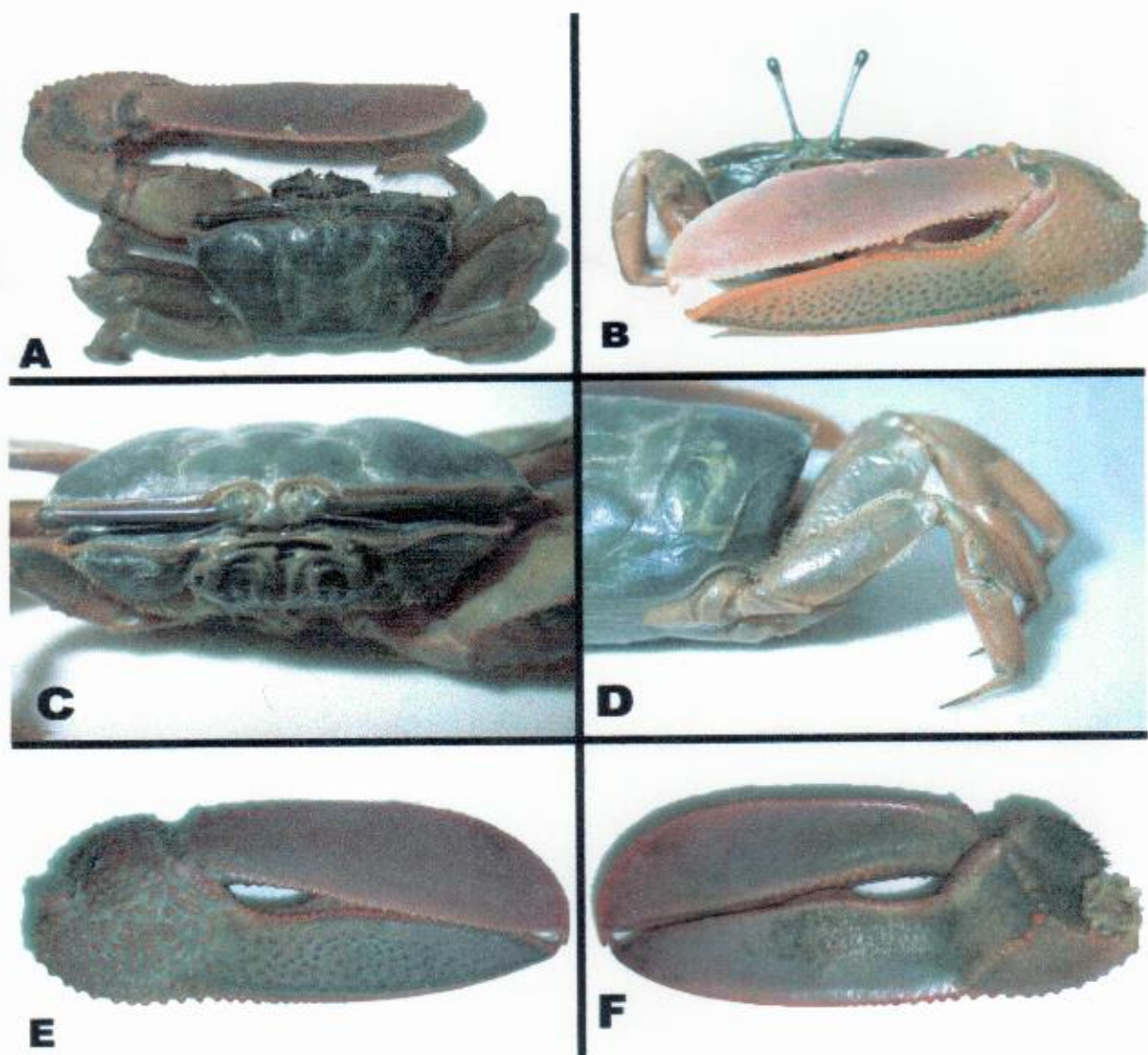


Figura 6. *Uca maracoani*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-D Animal com 36,5 mm de largura de carapaça. E-F Animal com 35 mm de largura de carapaça.

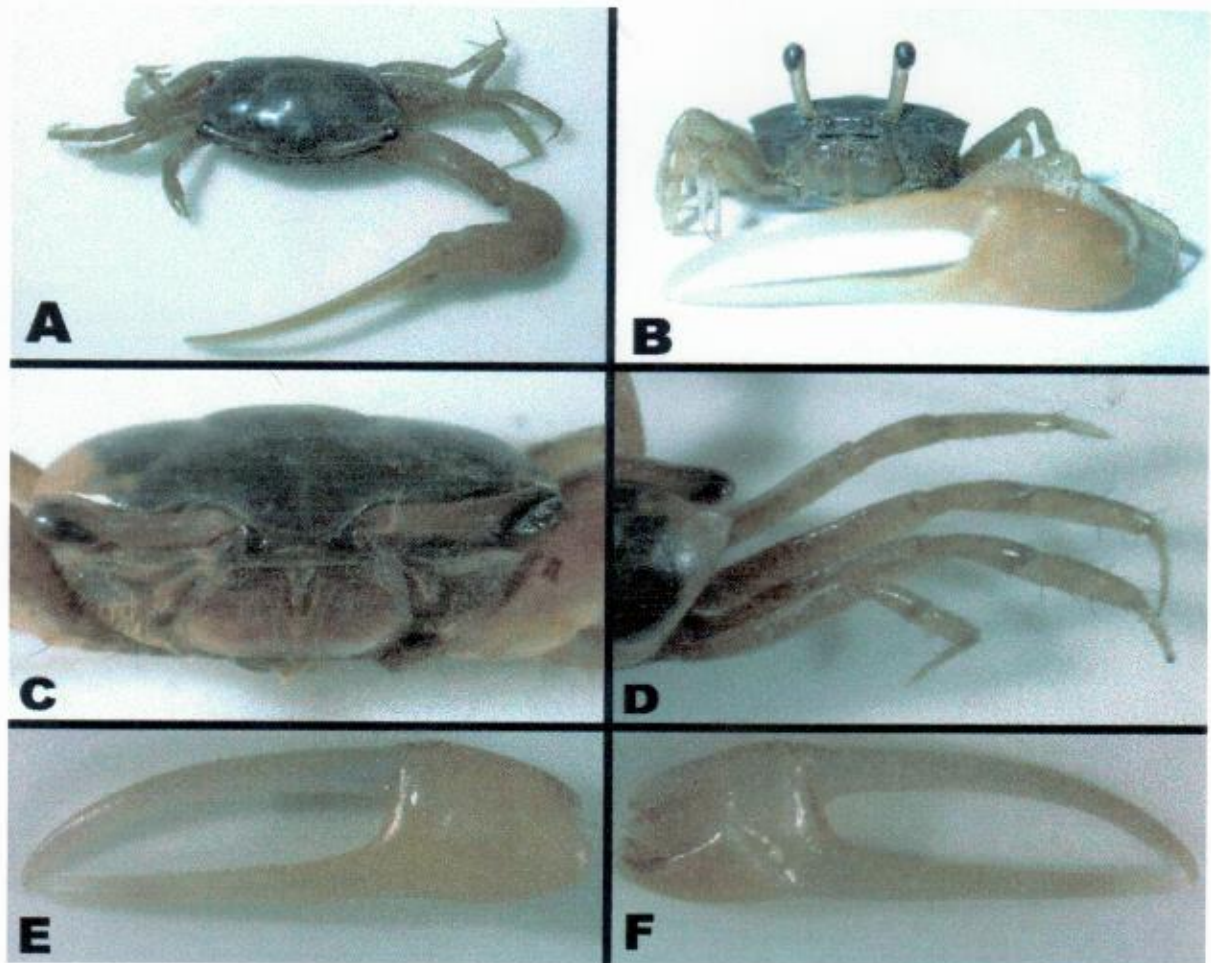


Figura 7. *Uca leptodactyla*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-D) Animal com 8,5 mm de largura de carapaça. E-F) Animal com 9 mm de largura de carapaça.

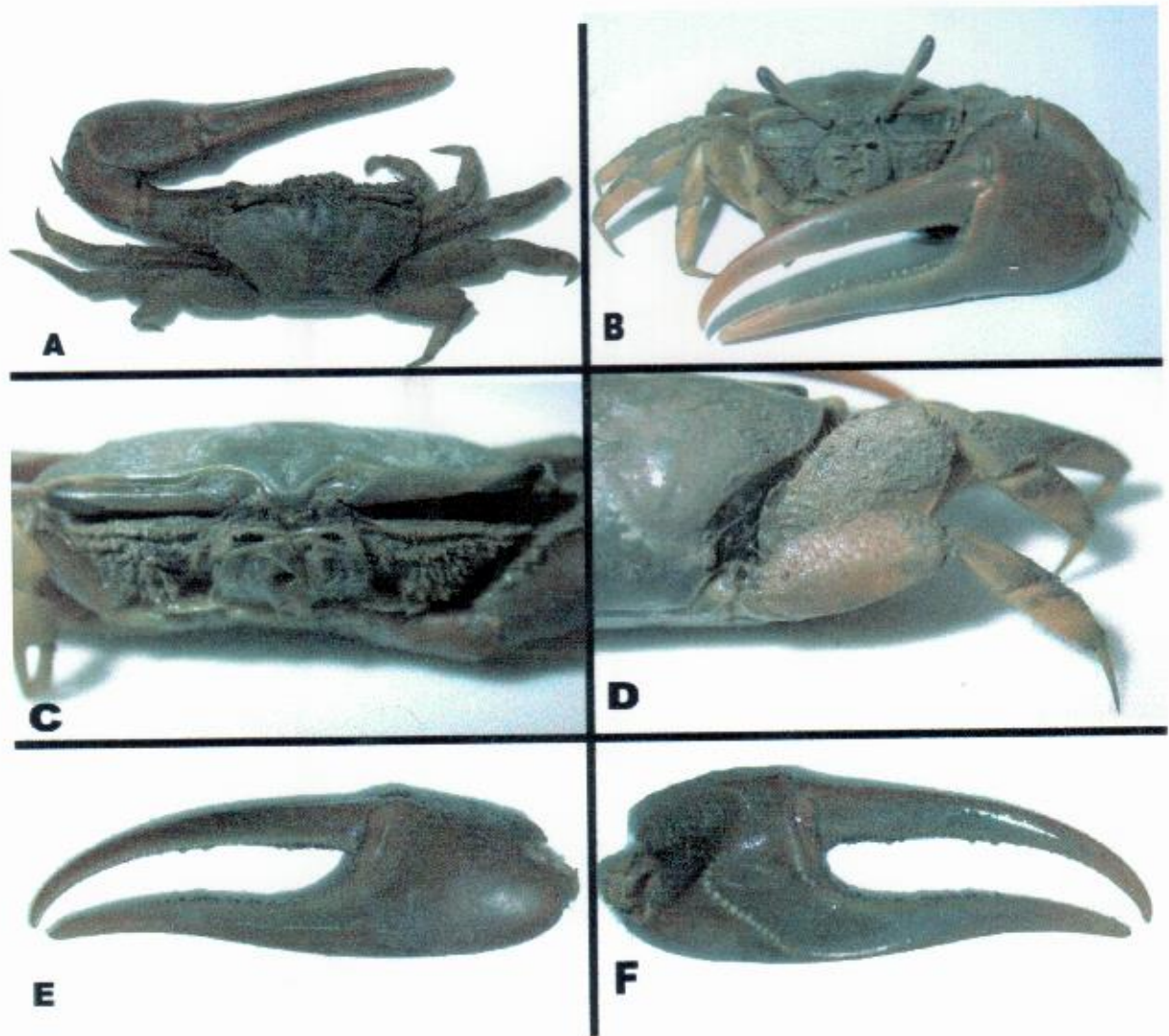


Figura 8. *Uca thayeri*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-F) animal com 30 mm de comprimento de carapaça.

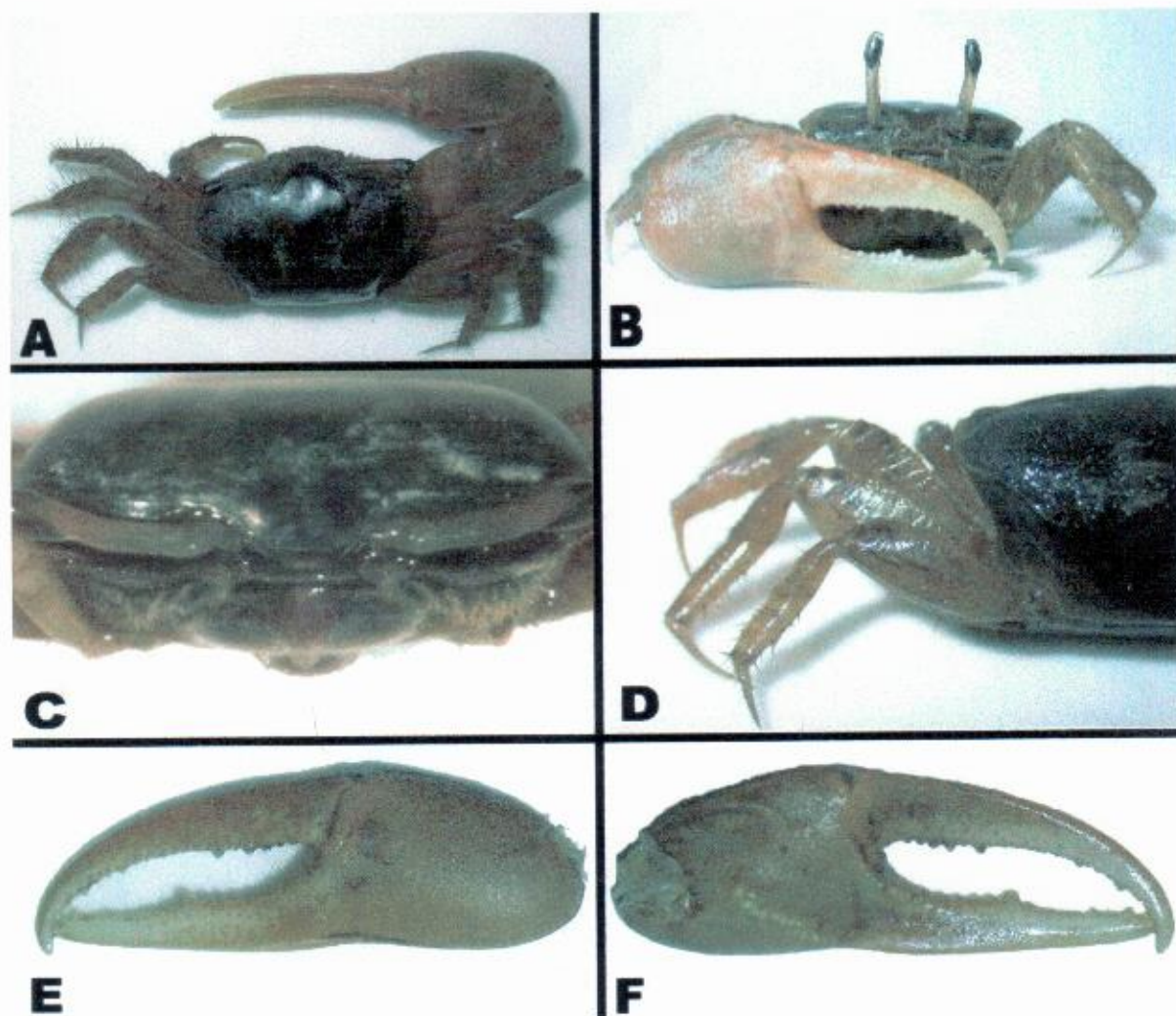
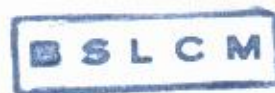


Figura 9. *Uca rapax*. A) Vista dorsal. B) Vista frontal. C) Detalhe da frente. D) Patas ambulatórias. E) Vista dorsal do quelípodo. F) Vista ventral do quelípodo. A-D) Animal com 20 mm de largura de carapaça. E-F) Animal com 25 mm de largura de carapaça.

CAPÍTULO II

Distribuição espacial de caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 (Crustacea : Decapoda : Ocypodidade) no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil

RESUMO

Este trabalho avaliou a influência de fatores abióticos na distribuição espacial das espécies *Uca leptodactyla*, *U. maracoani*, *U. rapax* e *U. thayeri* no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil (3° 43' 02" S / 38° 32' 35" W). Foram determinados oito transectos em uma área de manguezal próxima à foz do rio e, mensalmente, entre setembro de 2003 e agosto de 2004, dois transectos eram sorteados e visitados. Em cada transecto, 3 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²) eram amostrados, sendo um na periferia do manguezal, outro na região mediana dos transectos e outro junto ao leito do rio. Os espécimes de *Uca* coletados eram identificados e a quantidade de exemplares era anotada para cada quadrado. Análises sedimentológicas foram realizadas para determinação do tamanho das partículas, bem como dos teores de umidade e matéria orgânica que compunham o substrato em cada quadrado. Perfis topográficos dos transectos também foram realizados. A morfologia do 2º maxilípede das espécies encontradas foi estudada como suporte à análise da distribuição ecológica. Os resultados revelaram que a distribuição das espécies está intimamente relacionada ao tipo de substrato: *U. leptodactyla* apresentou correlação negativa para matéria orgânica e positiva para umidade. Já *U. rapax* apresentou correlação positiva para matéria orgânica e negativa para umidade. *U. thayeri* apresentou correlação positiva com os dois fatores enquanto *U. maracoani* apresentou correlação negativa. *U. rapax* apresentou correlação positiva para matéria orgânica e negativa para umidade; *U. thayeri* apresentou correlação positiva com os dois fatores. *U. leptodactyla* e *U. rapax* são encontradas em simpatria no manguezal estudado, uma vez que apresentam necessidades semelhantes quanto ao tipo de substrato. As espécies *U. thayeri* e *U. maracoani* apresentam necessidades semelhantes quanto a granulometria do substrato; entretanto, *U. thayeri* é encontrado em áreas vegetadas, enquanto *U. maracoani* prefere viver em áreas abertas. *U. maracoani* apresentou simpatria com *U. leptodactyla*, evidenciando que esta espécie também pode ser encontrada em regiões inferiores da zona entre-marés. A análise da morfologia do 2º maxilípede evidenciou a associação com o substrato; as espécies *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentaram várias cerdas especializadas em forma de colher, enquanto *U. maracoani* e *U. thayeri* apresentaram poucas cerdas com essa morfologia.

Palavras-chave: Distribuição espacial, gênero *Uca*, Nordeste do Brasil.

ABSTRACT

This study investigated the influence of abiotic factors on the spatial distribution of the fiddler crabs *Uca leptodactyla*, *U. maracoani*, *U. rapax* e *U. thayeri* in a tropical mangrove of Northeast, Brazil (3° 43' 02" S /38° 32' 35" W). Eight transects were delimited in a mangrove area of the Pacoti river. On each transect, three 0.25 m² squares were sampled on a monthly basis during low tide periods from September 2003 to August 2004. The sediment of the squares at each transect was analyzed for grain size, organic matter and humidity and the topographic profile of the transects was acknowledge. Morphology of the second maxilliped was studied considering the number of spoon spines to give support to the ecological distribution of the species. The results indicate that spatial distribution of the crabs can, in part, be explained by its relationship with sediment thickness, humidity and organic matter content. *U. leptodactyla* and *U. rapax* were found on coarse sediments and *U. thayeri* and *U. maracoani* on muddy substratum. In respect to humidity and organic matter content, *U. leptodactyla* showed positive correlation for organic mater and negative correlation for humidity. *U. rapax* correlated positively with organic matter and negatively for humidity. *U. thayeri* exhibited positive correlation for both factors and *U. maracoani* was negative for each one. The species *U. leptodactyla* e *U. rapax* were found to co-habit the same areas on the mangrove forest. *U. maracoani* was sympatric with *U. leptodactyla*, as *U. leptodactyla* was also found the low areas of the intertidal zone. The species *U. thayeri* and *U. maracoani* were found in the same tipe of substrate, however, *U. thayeri* was observed only in shadowed areas while *U. maracoani* was more common in open areas. The analysis of the second maxilliped revealed the intimate relation of fiddler crabs with the substrate. *U. leptodactyla* and *U. rapax* showed a high count of spoon spines while *U. maracoani* and *U. thayeri* showed a small count of the spines.

Keywords: Fiddler crab; spatial distribution; Northeast Brazil



1. INTRODUÇÃO

Caranguejos ocipodídeos do gênero *Uca* estão entre os habitantes mais familiares das áreas de estuários (Crane, 1975; Frith & Brunenmeister, 1980), exercendo um importante papel estrutural e funcional na ecologia dos manguezais (Lee, 1999; Botto & Iribarne, 2000; Meziane *et al.*, 2002). Esses animais vivem em galerias que escavam na zona intertidal e, na maré baixa, saem para se alimentar e cortejar as fêmeas, formando grupos que podem cobrir uma praia (Crane, 1975).

Nos últimos anos, estudos ecológicos com espécies de *Uca* têm sido feitos com o intuito de se tentar compreender como as características do habitat podem influenciar a distribuição e ocorrência desses animais em áreas de mangue. Esses trabalhos têm revelado que diferenças no sedimento e na vegetação, assim como grau de salinidade, temperatura e exposição a ressecção são os principais fatores que regulam a ocorrência e distribuição das espécies de *Uca* (Coelho, 1965; Aspey, 1978; Icely & Jones, 1978; Rabalais & Cameron, 1985; Ewa-Oboho, 1993; Thurman, 1998; Costa, 2000; Nobbs, 2003; Ribeiro *et al.*, 2004).

Entre as características sedimentológicas, as que mais influenciam as populações de *Uca* são as quantidades de matéria orgânica e de água, a natureza dos grãos, assim como a salinidade e a temperatura da água intersticial (Frith & Brunenmeister, 1980; Ewa-Oboho, 1993; Reinsel & Rittschof, 1995; Mouton & Felder, 1996).

O tamanho das partículas que compõem o substrato é particularmente importante uma vez que caranguejos ocipodídeos retiram o alimento diretamente do sedimento, em um processo no qual as partículas selecionadas são suspensas dentro da cavidade bucal e peneiradas por estruturas bucais para extrair a matéria orgânica (Miller, 1961). Nesses caranguejos, o 2º e o 3º maxilípedes são particularmente importantes no processo de separação e apresentam uma grande variedade de cerdas especializadas (Maitland, 1990).

Nas várias espécies de caranguejos do gênero *Uca*, o número de cerdas especializadas com extremidade em forma de colher está relacionado com o tamanho típico do sedimento processado. Caranguejos que habitam áreas formadas

por sedimentos grosseiros, apresentam uma quantidade maior dessas cerdas do que aquelas que habitam áreas com sedimentos mais finos (Crane, 1975). Assim, essa característica do 2º maxilípede de caranguejos do gênero *Uca* evidencia a íntima associação desses caranguejos com o substrato.

Atualmente, existem cerca de 97 espécies do gênero *Uca* descritas, sendo a maioria habitante de áreas tropicais e subtropicais (Levinton *et al.*, 1996). No Nordeste do Brasil, ocorrem 8 espécies: *U. burgersi* Holthuis, 1967; *U. cumulanta* Crane, 1943; *U. leptodactyla* Rathbun, 1898; *U. maracoani* (Latreille, 1802-1803); *U. mordax* (Smith, 1870); *U. rapax* (Smith, 1870); *U. thayeri* Rathbun, 1900 e *U. vocator* (Herbst, 1804) (Coelho 1994/95; Melo, 1996).

No manguezal do Rio Pacoti, são encontradas 4 espécies de *Uca*: *U. leptodactyla*, *U. maracoani*, *U. rapax* e *U. thayeri* e apesar desses caranguejos serem muito comuns nos manguezais e estuários do Nordeste do Brasil, pouca atenção têm sido dada ao entendimento dos fatores que regulam sua distribuição no ambiente em que vivem. No Brasil, trabalhos acerca da distribuição espacial de espécies de *Uca* restringem-se ao realizado por Costa (2000) em um manguezal subtropical do Sudeste do Brasil e Aciole *et al.* (2000) que estudaram alguns aspectos ecológicos de *U. leptodactyla* e *U. cumulanta* em um manguezal do Nordeste do Brasil.

Dessa forma, a importância de fatores físicos e ambientais na distribuição espacial das espécies tropicais de *Uca* nos estuários onde ocorrem ainda não é bem conhecida, uma vez que a maioria dos trabalhos dessa natureza é restrita às espécies de clima temperado e subtropical.

2. OBJETIVOS

Este trabalho teve como objetivo determinar a influência de alguns fatores abióticos como granulometria, teor de matéria orgânica e umidade do solo na distribuição espacial das espécies de caranguejos do gênero *Uca* encontradas no manguezal do Rio Pacoti. A morfologia do segundo maxilípede também foi estudada como suporte à análise da distribuição ecológica das espécies.

3.2. Métodos de amostragem

Foram determinados 8 transectos em uma área de manguezal próxima à foz do rio, perfazendo uma área total de aproximadamente 1,2 Km de extensão, sendo o transecto 1 o mais próximo à foz do rio, e o transecto 8 o mais distante. Os transectos foram traçados perpendicularmente ao leito do rio, iniciando na borda externa da vegetação de mangue e terminando na linha da maré baixa de sizígia e referenciados com o auxílio de um GPS (Etrex Summit Garmin).

Os transectos foram visitados mensalmente, de setembro de 2003 a agosto de 2004, em condições de marés baixas diurnas de sizígia, seguindo a tábua de marés para o Porto do Mucuripe (Fortaleza) publicada pela Diretoria de Hidrografia e Navegação da Marinha do Brasil (DHN). Por mês, foram sorteados dois transectos, os quais eram visitados em dias distintos.

Em cada transecto foram amostrados 3 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²), sendo um na borda externa da vegetação de mangue (quadrado 1), outro na região mediana do transecto (quadrado 2) e outro junto a linha da maré baixa de sizígia (quadrado 3). Os animais foram coletados manualmente, escavando-se suas tocas com o auxílio de uma pá de jardim, ensacados, etiquetados e posteriormente fixados em álcool a 70%.

No laboratório, as espécies de *Uca* foram identificadas seguindo as chaves propostas por Melo (1996) e Crane (1975). A quantidade de exemplares de cada espécie foi anotada para cada quadrado amostrado.

3.3. Análise sedimentológica

As análises sedimentológicas basearam-se na determinação do percentual de umidade, teor de matéria orgânica e análise granulométrica. A determinação do percentual de umidade dos sedimentos foi feita através da diferença de peso da amostra intacta e após secagem em estufa a 60 °C por 48 horas, e teve o objetivo de identificar a capacidade de retenção de água de cada amostra.

O teor de matéria orgânica foi determinado pelo método gravimétrico da volatilização descrito por Jeffery *et al.* (1992). Cada amostra foi dividida em três alíquotas de dois gramas e postas para queimar em um forno mufla a 450 °C. Após 24 horas de calcinação as amostras foram novamente pesadas e o cálculo do teor de matéria orgânica foi determinado pela média da diferença de peso das três alíquotas antes e depois da calcinação.

A análise granulométrica possibilitou a identificação dos grãos através do seu tamanho. Inicialmente foram lavadas 100g de cada amostra em uma peneira com malha 0,062 mm para separar as partículas finas (siltes e argilas) dos grãos (areias e cascalhos). As partículas maiores que 0,062 mm foram colocadas em uma bateria de 12 peneiras com malhas variando de 0,062 mm a 2,830 mm e levadas a um agitador mecânico por 15 minutos seguindo o método proposto por Wentworth (1922) *apud* Suguio (1973). As partículas finas foram separadas da água, após a decantação completa, com o auxílio de um sifão. Todas as frações obtidas foram levadas para secar na estufa para em seguida serem pesadas. Os dados foram lançados no programa de análise sedimentológica GRANULS que forneceu os parâmetros estatísticos e a classificação das amostras.

3.4. Perfis topográficos

O desnível topográfico das áreas correspondentes a cada um dos transectos foi medido com o uso da estação total (Top Com, modelo GTS 229). O equipamento foi fixado sobre um tripé no ponto mais alto da margem de onde se iniciaram as leituras em linha reta até a lâmina d'água. Um prisma acoplado a um suporte foi regulado na mesma altura da lente da estação antes de iniciar as leituras. A estação total funciona a partir da emissão de um raio laser que é refletido pelo prisma e retorna a estação fornecendo a distância e a variação topográfica de cada ponto. Ao final obtém-se um perfil detalhado da morfologia da área (Morais *et al.*, 2002).

3.5. Morfologia do 2º maxilípede

Para a determinação da morfologia do 2º maxilípede das 4 espécies em estudo, este apêndice foi cuidadosamente removido com o auxílio de pinça e estereomicroscópio óptico. Todos os exemplares analisados encontravam-se fixados em álcool a 70%. Após a dissecação, os maxilípedes foram observados quanto à presença de cerdas com extremidade em forma de colher e cerdas plumosas e, então, fotografados com o auxílio de estereomicroscópio óptico (Nikon SMZ 1000) equipado com sistema digital de captura de imagem (Nikon Coolpix 4500).

3.6. Análise estatística

O teste G foi realizado para avaliar a preferência das espécies de *Uca* do manguezal do Rio Pacoti pelo tipo de substrato em que eram encontradas (Zar, 1984). A correlação de Spearman foi utilizada para verificar o tipo de correlação (se positiva ou negativa) de cada espécie com os percentuais de umidade e matéria orgânica do solo e das espécies entre si (Zar, 1984).

4. RESULTADOS

4.1. Sedimentologia

A composição granulométrica do sedimento nos 24 pontos de coleta está representada na figura 2. Os sedimentos situados na periferia do manguezal (quadrado 1) apresentaram um predomínio de areia média, enquanto a região mediana (quadrado 2) e a região junto à linha d'água eram compostas, principalmente, por areia fina. O transecto 1 apresentou uma predominância de areia média na sua região central, com a vegetação sendo composta por *Salicornia* sp. Nos transectos 2 e 3, a região junto à linha d'água era formada por sedimentos grosseiros (areia média) devido ao fato de haver nesses locais, uma deposição de areia de dunas através de transporte eólico. O transecto 4 apresentou uma predominância de sedimentos finos (areia fina e areia muito fina) assim como o transecto 5. Os transectos 2 a 5 apresentavam uma vegetação muito densa, formada por árvores bem desenvolvidas da espécie *Rhizophora mangle*.

O transecto 6 era formado, em sua maior parte, por um longo banco de areia, que fica descoberto durante a maré baixa, sendo composto por areia muito fina e abrigando uma enorme população de *U. maracoani*. Já o transecto 8 era formado, em sua totalidade, por areia média, não apresentando vegetação. Nesse transecto, espécimes de *U. leptodactyla* são encontrados em grande abundância.

4.2. Topografia

Quanto à topografia, os transectos 1 a 5 eram quase planos, mas com um acentuado declive junto a água, o qual deve-se ao fato do canal do rio passar junto a margem desses transectos, fazendo assim com que não existam bancos de areia nessa região. Os transectos 6 a 8 apresentavam um suave declive em direção ao rio, descobrindo longos bancos de areia na maré baixa. Os perfis topográficos, juntamente com uma esquematização do tipo de sedimento e vegetação ao longo dos transectos estão representados nas figuras 3A e 3B. O perfil topográfico dos transectos 3 e 5 não puderam ser realizados devido ao fato dos mesmos apresentarem uma vegetação muito densa, o que inviabilizou o trabalho de campo.

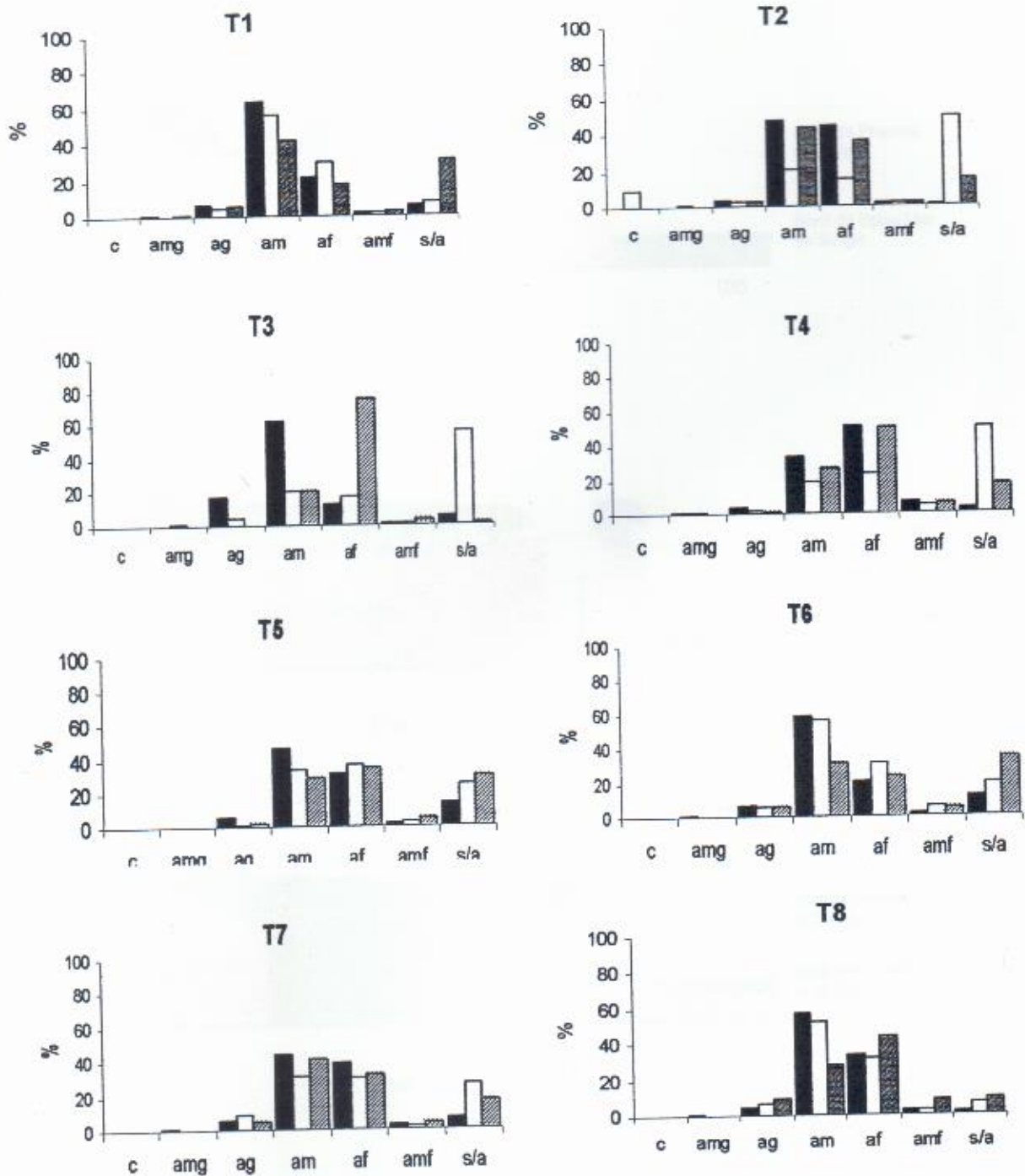


Figura 2. Resultados das análises granulométricas efetuadas para cada quadrado nos oito transectos (T1 a T8) amostrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras negras Q1; barras brancas Q2 e barras hachuradas Q3 (Q, quadrados). c-cascalho, amg-areia muito fina, ag-areia grossa, am-areia média, af-areia fina, amf-areia muito fina e s/a- silte e argila.

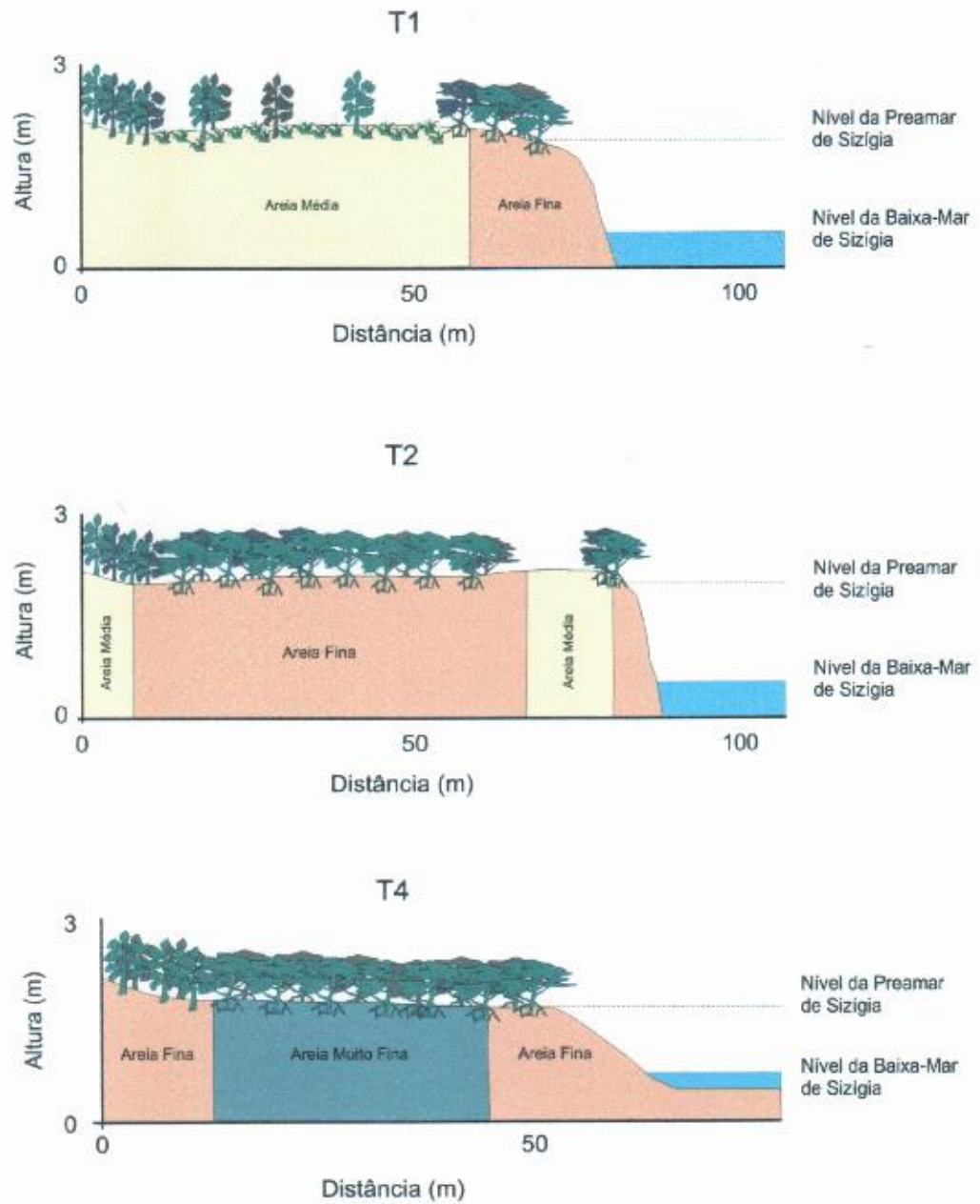


Figura 3A. Perfis topográficos dos transectos 1, 2 e 4 amostrados durante o estudo no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

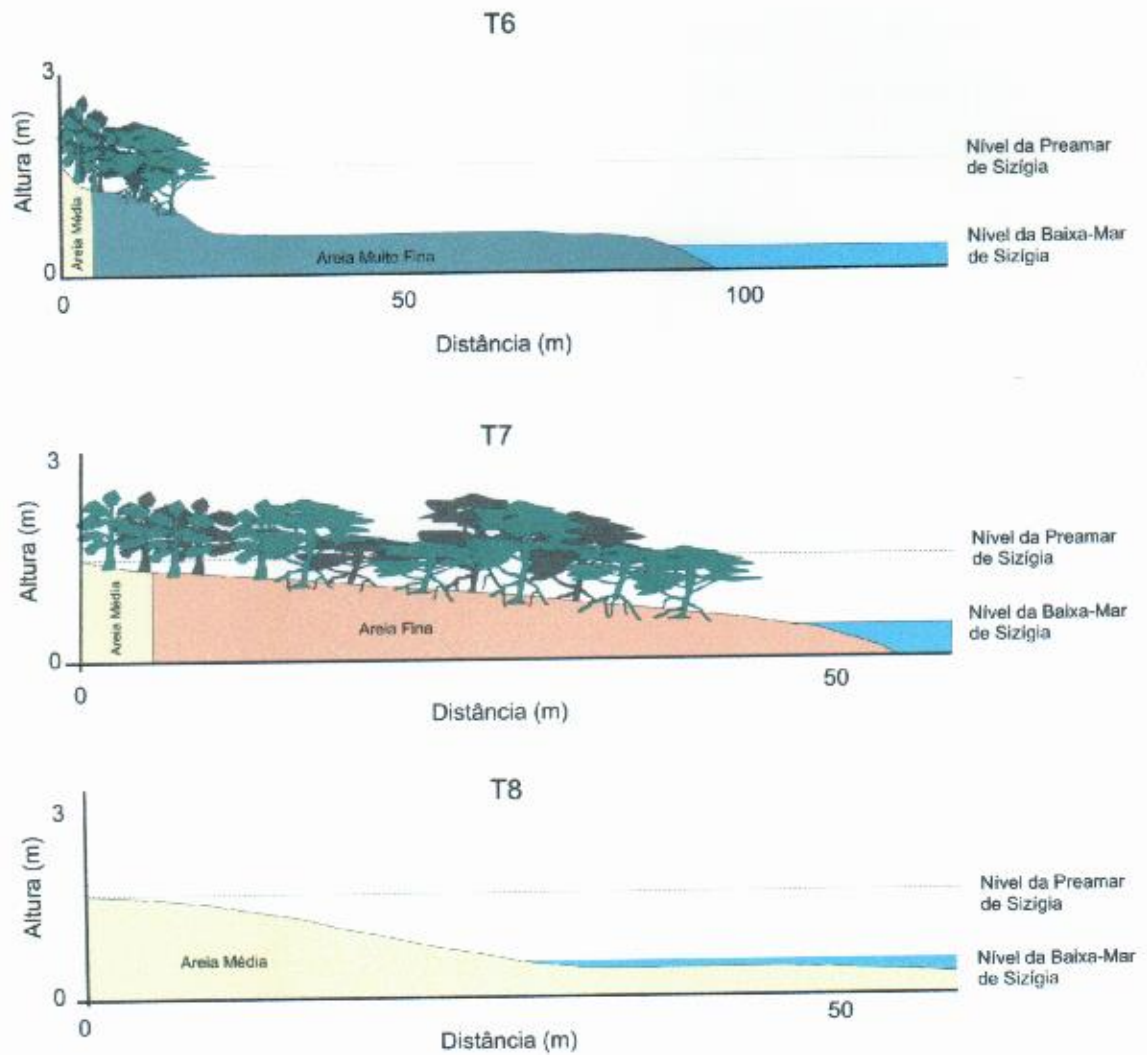


Figura 3B. Perfis topográficos dos transectos 6 a 8 amostrados durante o estudo no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.



4.3. Teor de matéria orgânica e umidade

Os teores de matéria orgânica e umidade do solo estão apresentados nas tabelas 1 e 2, respectivamente. O teor de matéria orgânica foi menor no Q1 e Q2 do Transecto 8 e maior no Q2 do transecto 4. Já a umidade não apresentou grandes variações entre os quadrados amostrados.

Tabela 1. Percentual de matéria orgânica do substrato nos 24 pontos de coleta no Manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

Transectos	Q1	Q2	Q3
T1	2,02 ± 0,43	1,67 ± 0,01	3,73 ± 0,4
T2	4,58 ± 0,32	2,49 ± 0,15	0,83 ± 0,007
T3	4,66 ± 0,78	10,7 ± 0,25	0,34 ± 0,007
T4	1,63 ± 0,03	10,53 ± 0,07	3,89 ± 0,14
T5	4,39 ± 0,48	3,92 ± 0,39	6,17 ± 0,13
T6	3,86 ± 0,01	4,25 ± 0,05	3,18 ± 0,16
T7	1,44 ± 0,07	27,31 ± 2,27	3,14 ± 0,14
T8	0,6 ± 0,15	0,77 ± 0,01	4,28 ± 0,18

Tabela 2. Percentual de umidade do substrato nos 24 pontos de coleta no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

Transectos	Q1	Q2	Q3
T1	24,9	20,1	45,8
T2	20,3	57,9	24,7
T3	25,7	58,2	14,9
T4	21,9	58,8	22,2
T5	22,8	35,7	27,6
T6	21,8	32,6	22,9
T7	22,6	31,1	23,3
T8	21,7	23,1	26,1

4.4. Distribuição espacial

Um total de 678 animais foi coletado durante o período de estudo, sendo 468 exemplares de *Uca leptodactyla*, 50 de *U. rapax*, 119 de *U. thayeri* e 41 de *U. maracoani*. A distribuição das espécies não foi homogênea ao longo dos transectos, com *U. leptodactyla* ($G = 351,8$ $p < 0,001$) e *U. rapax* ($G = 28,73$ $p < 0,001$) sendo encontrados em áreas com predomínio de areia média. *U. thayeri* foi encontrado em substratos formados predominantemente por areia fina ($G = 166,9$ $p < 0,001$) e *U. maracoani* em substratos formados por areia muito fina ($G = 63,98$ $p < 0,001$).

U. leptodactyla foi encontrado na periferia do manguezal (quadrado 1), em bancos de areia junto à margem do rio (transectos 3 e 4) e nos quadrados 1 e 2 do transecto 8. Assim como *U. leptodactyla*, *U. rapax* foi encontrado habitando a periferia do manguezal, estando ausente nos demais pontos, com exceção de alguns exemplares coletados na região central (quadrado 2) dos transectos 1 e 5. *U. thayeri* predominou nas regiões centrais dos transectos sendo encontrado, principalmente, em áreas sombreadas. Já *U. maracoani* foi amostrado apenas no quadrado 3 do transecto 6, o qual tratava-se de um banco de areia que fica descoberto apenas na maré baixa. A distribuição de frequência das espécies de *Uca* nos pontos amostrados está apresentada na figura 4.

Na tabela 3 estão apresentados os resultados da análise de correlação para cada espécie com os teores de matéria orgânica e umidade do solo, utilizando-se a correlação de Spearman ao nível de significância de 5%. *U. leptodactyla* apresentou correlação negativa significativa para matéria orgânica e positiva para umidade, enquanto *U. rapax* apresentou correlação negativa apenas para umidade. Correlações positivas significativas foram encontradas para *U. thayeri* para umidade e matéria orgânica. *U. maracoani* apresentou correlações negativas com os fatores testados, embora essa correlação não seja significativa devido ao baixo número de animais amostrados.

Uma análise de correlação de Spearman entre as espécies estudadas também foi realizada e está apresentada na Tabela 4. Essa análise revelou que *U. leptodactyla* apresenta correlação positiva significativa com todas as espécies, menos com *U. thayeri*, enquanto essa espécie apresenta correlações negativas significativas com todas as espécies estudadas. *U. maracoani* e *U. rapax* apresentam correlações negativas, mas não significativas, entre si.

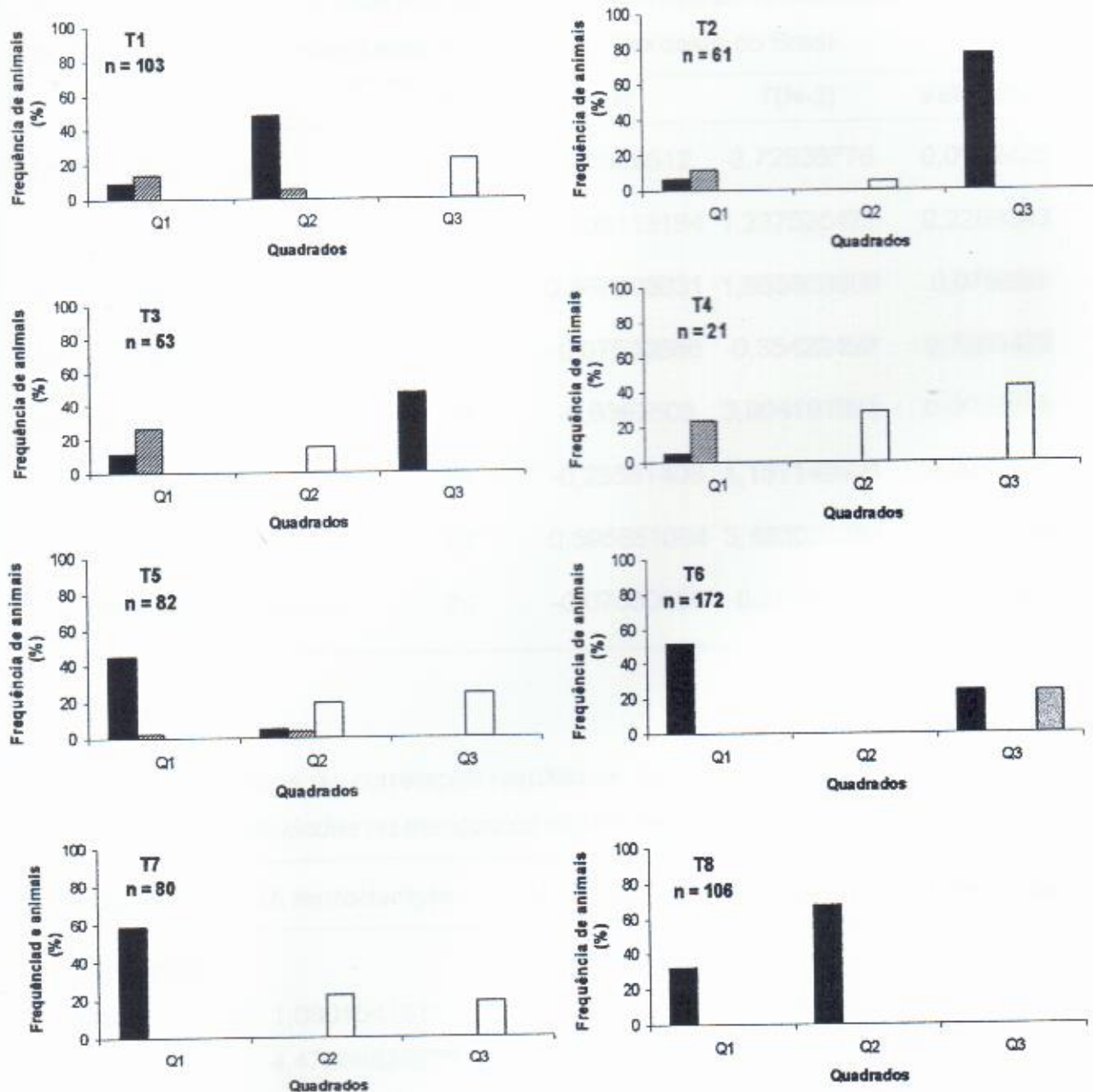


Figura 4. Distribuição de freqüência das espécies de *Uca* nos quadrados amostrados de cada transecto no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: *U. leptodactyla*, barras brancas: *U. thayeri*, barras hachuradas: *U. rapax* e barra cinza: *U. maracoani*. Quadrado 1 (Q1): Periferia do manguezal; Quadrado 2 (Q2): Região central do transecto; Quadrado 3 (Q3): Região junto ao leito do Rio. T: Transectos; n: Número total de animais.

Tabela 3. Coeficientes de correlação resultantes da correlação de Spearman efetuada entre os percentuais de matéria orgânica (MO) e umidade do substrato e as espécies de *Uca* estudadas no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

	N	R	T(N-2)	Valor de p
MO x <i>U. leptodactyla</i>	24	-0,5029512	-2,72938776	0,0122425
MO x <i>U. rapax</i>	24	0,255113184	1,237535477	0,2289343
MO x <i>U. thayeri</i>	24	0,367908031	1,855803609	0,076928
MO x <i>U. maracoani</i>	24	-0,07530656	-0,35422492	0,7265429
Umidade x <i>U. leptodactyla</i>	24	-0,6397503	3,904191971	0,0007616
Umidade x <i>U. rapax</i>	24	-0,23561408	1,137142301	0,2677131
Umidade x <i>U. thayeri</i>	24	0,595851064	3,480023384	0,0021234
Umidade x <i>U. maracoani</i>	24	-0,07530656	-0,35422492	0,7265429

Tabela 4. Coeficientes de correlação resultantes da correlação de Spearman entre as espécies de *Uca* estudadas no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

Espécie	<i>U. leptodactyla</i>	<i>U. rapax</i>	<i>U. thayeri</i>	<i>U. maracoani</i>
<i>U. leptodactyla</i>	-	-	-	-
<i>U. rapax</i>	1,080154181*	-	-	-
<i>U. thayeri</i>	-4,475898266***	-1,523235083**	-	-
<i>U. maracoani</i>	0,973987103*	-0,621427655 ^{ns}	-0,740022719*	-

* $p < 0,05$

** $p < 0,25$

*** $p < 0,001$

^{ns} $p > 0,05$

4.5. Morfologia do 2º maxilípede

A análise do meropodito do 2º maxilípede revelou que, entre as espécies estudadas, *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentaram o maior número de cerdas modificadas, com extremidade em forma de colher. Para *U. thayeri* a quantidade de cerdas modificadas é inferior as das espécies supracitadas, sendo observado um grande número de cerdas plumosas. Fato semelhante pode ser observado para a espécie *U. maracoani* onde as cerdas em forma de colher são poucas (ou quase inexistentes) (Figura 5).

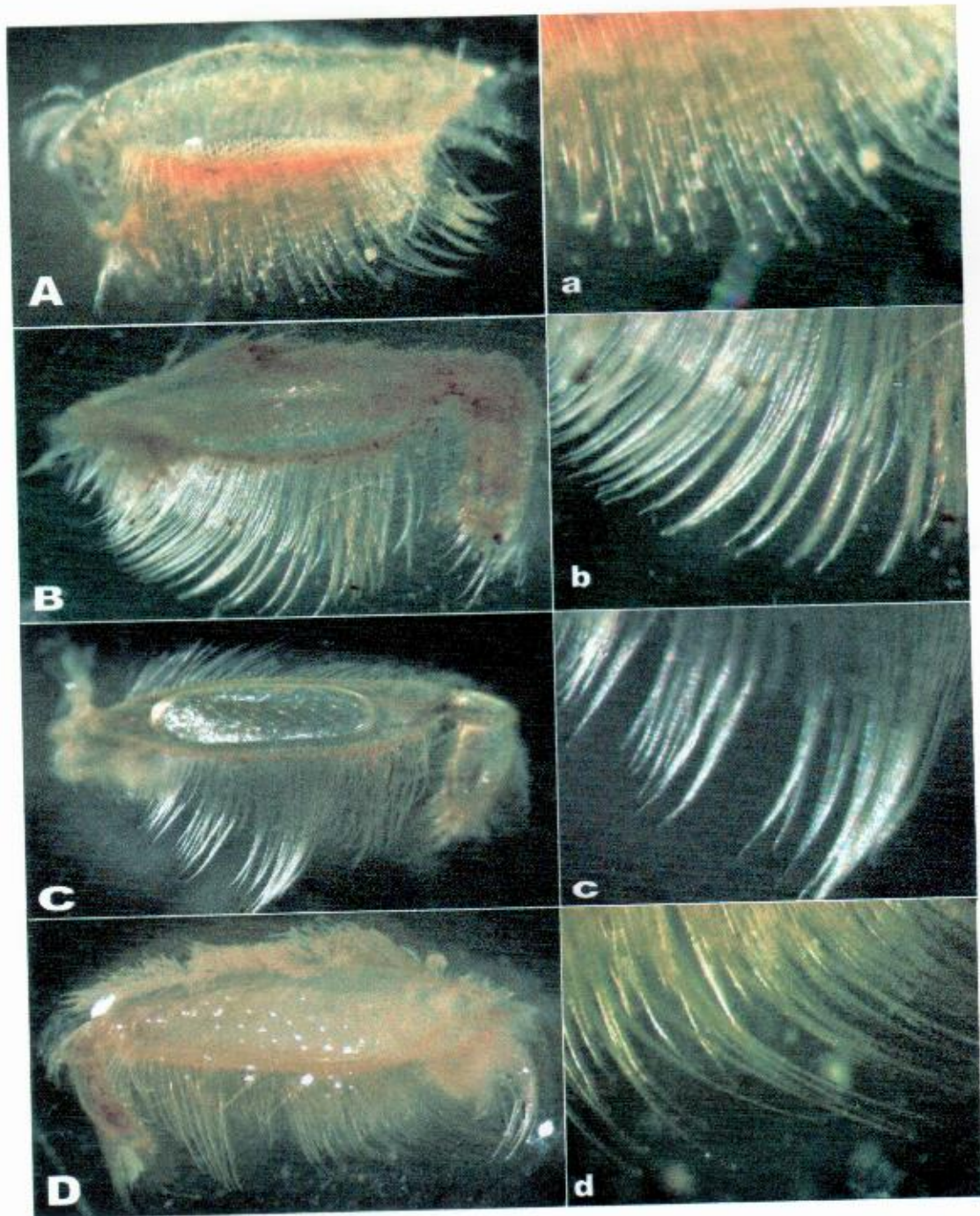


Figura 5. Vista dorsal do 2º maxilípede das espécies em estudo. A) *U. leptodactyla*; a. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 2 mm. B) *U. rapax*; b. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 5 mm. C) *U. thayeri*; c. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 8 mm. D) *U. maracoani*; c. Detalhe das cerdas. Maxilípede de 10 mm.

5. DISCUSSÃO

O papel de fatores ambientais e de interações biológicas na determinação de padrões na distribuição espacial e ocorrência de espécies têm sido muito estudado em regiões intertidais de praias e estuários (Ribeiro *et al.*, 2004). De maneira geral, as características ambientais afetam a distribuição de organismos bentônicos de duas maneiras; diretamente, por permitir que o organismo se estabeleça e sobreviva (Bradshaw & Scoffin, 1999) e indiretamente, por modificar as interações ecológicas (Nomann & Pennings, 1998).

A distribuição de crustáceos decápodos vem sendo estudada em relação a um grande número de parâmetros ambientais que podem ser avaliados experimentalmente. Dentre estes, a salinidade e as características do substrato têm sido apontadas como os principais fatores limitantes para um grande número de espécies (Frusher *et al.*, 1994), principalmente para as do gênero *Uca* e outros caranguejos ocipodídeos (MacIntosh, 1989).

A distribuição de caranguejos do gênero *Uca* na costa leste do México é influenciada, principalmente, pela composição granulométrica do substrato, onde *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentam uma íntima associação por substratos arenosos e *U. thayeri* por solos lamosos, formados por sedimentos finos (Thurman II, 1987). Associações similares foram registradas por Costa (2000) para as espécies *U. leptodactyla*, *U. rapax* e *U. thayeri* em um manguezal subtropical do Sudeste do Brasil e por Aciole *et al.* (2000) para *U. leptodactyla* em um manguezal do Nordeste do Brasil. Santos (2001) estudou a ecologia de crustáceos decápodos em um manguezal do Nordeste brasileiro e também encontrou uma íntima associação de *U. leptodactyla* e *U. thayeri* por sedimentos arenosos e lamosos, respectivamente.

Bezerra *et al.* (2004) estudaram a distribuição de *U. maracoani* em três manguezais do Nordeste do Brasil, e encontraram uma preferência dessa espécie por habitats não vegetados, formados por sedimentos finos, particularmente com altos percentuais de silte e argila. Holthuis (1959) assinala esta espécie sendo encontrada em bancos de lama, sem vegetação.

Nesse estudo, *U. leptodactyla* e *U. rapax* foram encontrados habitando áreas com predomínio de sedimentos arenosos. *U. thayeri* foi amostrado exclusivamente em solos formados por sedimentos finos, e em áreas sombreadas, enquanto *U. maracoani* habitava bancos de areia formados por sedimentos muito finos (areia muito fina), confirmando assim a íntima associação dessas espécies por esses tipos de substratos.

Coelho (1965) afirmou que os espécimes de *U. leptodactyla* constroem suas tocas em solos arenosos, com pouca ou nenhuma mistura de lama e preferem lugares com pouca sombra. *U. rapax* faz sua toca na posição marginal do manguezal, enquanto *U. thayeri* era encontrado habitando áreas com solos lamosos, principalmente em partes sombreadas. Resultados semelhantes foram encontrados por Warner (1969) em um manguezal da Jamaica, onde *U. rapax* foi predominante na porção marginal do manguezal e *U. thayeri* nas regiões medianas dos transectos, principalmente em áreas com grandes densidades de *Rhizophora mangle*.

A análise da distribuição de freqüência das espécies nos quadrados amostrados ao longo dos transectos revelou que a maior parte dos exemplares de *U. rapax* foi encontrada na periferia do manguezal, juntamente com *U. leptodactyla*. No entanto *U. leptodactyla* apresenta grandes freqüências de ocorrência em áreas junto a margem do rio nos transectos 2 e 3 e no transecto 8. Essas áreas não eram sombreadas e formadas por sedimentos arenosos, sendo então propícias à ocorrência dessa espécie. Vale salientar que as espécies *U. leptodactyla* e *U. rapax* pertencem aos subgêneros *Celuca* e *Minuca* (*sensu* Crane, 1975) respectivamente, sendo os representantes desses subgêneros os mais terrestres dentre as espécies de *Uca*, apresentando adaptações para viver em habitats supratidais (Crane, 1975).

A maior parte dos exemplares de *U. thayeri* foi coletada nas regiões centrais dos transectos (quadrados 2), em áreas sombreadas, principalmente entre raízes de *Rhizophora mangle*, e em substratos compostos por sedimentos finos. Já a espécie *U. maracoani* só foi amostrada na região inferior do transecto 6 (quadrado 3) o qual tratava-se de um banco de lama formado, predominantemente, por sedimentos finos e que fica exposto apenas na maré baixa. Crane (1975) e Melo (1996) afirmam que essa espécie habita áreas intertidais inferiores, sempre ao nível da maré vazante máxima e em substratos lamosos.

Com relação aos teores de matéria orgânica e umidade do solo, Costa (2000) encontrou correlações positivas com a umidade e a matéria orgânica para *U. thayeri*, enquanto que *U. leptodactyla* apresentou correlação negativa com matéria orgânica. Aciole *et al.* (2000) registraram uma preferência de *U. leptodactyla* por sedimentos com baixos teores de matéria orgânica. Da mesma forma, Santos (2001) encontrou uma afinidade de *U. leptodactyla* por solos com baixos teores de matéria orgânica e de *U. thayeri* por solos com altos teores de matéria orgânica e umidade. Para *U. rapax*, Costa (2000) encontrou correlação positiva com o fator matéria orgânica e negativa para umidade. Segundo Coelho & Coelho-Filho (1998) e Bezerra *et al.* (2004), *U. maracoani* apresenta preferência por habitats com altos teores de matéria orgânica e umidade.

As relações das espécies de *Uca* do manguezal do Rio Pacoti com os fatores abióticos matéria orgânica e umidade analisados no presente estudo, estão de acordo com as encontradas pelos autores acima citados. *U. leptodactyla* apresentou correlações negativas significativas com matéria orgânica e positiva para umidade, enquanto *U. rapax* apresentou correlação negativa significativa com o fator umidade. *U. thayeri* apresentou correlações positivas significativas com os dois fatores em questão. Já a espécie *U. maracoani* apresentou correlações negativas com os fatores estudados, embora as mesmas não tenham sido estatisticamente significativas.

Quanto à análise de correlação entre a abundância de espécies, esta evidenciou que *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentam correlação positiva significativa, revelando assim que as duas espécies são encontradas em simpatria no manguezal do Rio Pacoti, refletindo as necessidades destas espécies por recursos similares no ambiente. A ausência de *U. rapax* em algumas áreas onde *U. leptodactyla* era encontrado em abundância (transecto 8 e quadrado 3 dos transectos 2 e 3) deve-se, provavelmente, aos baixos teores de matéria orgânica dessas áreas, uma vez que *U. rapax* não tolera áreas com baixos teores de conteúdo orgânico. Costa (2000), também encontrou uma sobreposição de nichos entre as espécies *U. leptodactyla* e *U. rapax* em um manguezal subtropical do Sudeste do Brasil. *U. leptodactyla* apresentou correlação positiva com a espécie *U.*

maracoani, evidenciando assim que essa espécie também pode ser encontrada em áreas intertidais inferiores.

U. thayeri e *U. maracoani*, não apresentaram sobreposição nas suas áreas de ocorrência (correlação negativa significativa), apesar destas espécies habitarem áreas similares quanto à granulometria predominante, assim como quanto aos teores de matéria orgânica e umidade (Tabelas 1 e 2). Nesse caso, acredita-se que a vegetação exerça influência sobre a distribuição dessas espécies, já que *U. maracoani* é encontrado em áreas abertas, enquanto *U. thayeri* prefere habitar áreas vegetadas. Crane (1958) e Bezerra *et al.* (2004) afirmam que *U. maracoani* é uma espécie que realiza sofisticados sinais visuais na corte de fêmeas, de modo que se torna mais difícil de ser visualizado pelas fêmeas em áreas vegetadas. Já *U. thayeri* apresenta baixos níveis de atividade social, realizando sinais visuais simples para cortejar as fêmeas (Crane, 1975) de modo que a vegetação não interfere no comportamento reprodutivo dessa espécie.

Da mesma forma, Nobbs (2003) estudando três espécies de *Uca* (*U. elegans* George & Jones 1982, *U. signata* (Hess, 1865) e *U. flamula* Crane, 1975) em manguezais da Austrália encontrou que, quando comparada às espécies que ocupam áreas vegetadas (*U. flamula* e *U. signata*), *U. elegans* emprega sofisticados sinais visuais para cortejar as fêmeas, sinais estes que seriam mais difíceis de serem vistos em áreas vegetadas, preferindo por isso viver em áreas abertas.

Espécies que são adaptadas a extrair nutrientes de sedimentos arenosos, com baixo conteúdo orgânico podem, eventualmente, ser encontradas em áreas de sedimento fino e com alto teor de matéria orgânica. Por outro lado, espécies que são adaptadas a extrair seus nutrientes de lama com altos teores de matéria orgânica são restritas a estes sedimentos, pois elas não são capazes de extrair nutrientes suficientes a partir de sedimentos grosseiros e com baixo conteúdo orgânico (Jones, 1984).

Especializações nas cerdas do 1º e 2º maxilípede têm sido registradas por vários autores em caranguejos do gênero *Uca*, indicando uma adaptação aos diferentes tipos de substratos em que vivem (Miller, 1961; Icely & Jones, 1978; Thurman II, 1987; Maitland, 1990; Mounton & Felder, 1996). Estas adaptações para

a alimentação são importantes no controle da distribuição das espécies de *Uca* e podem ser usadas, pelo menos parcialmente, para explicar o complexo padrão de distribuição exibido pelas espécies de *Uca* nos manguezais (Jones, 1984).

De acordo com Maitland (1990), em espécies de *Uca*, os caranguejos que se alimentam em substratos lamosos apresentam cerdas plumosas no meropodito do 2º maxilípode. As cerdas plumosas são substituídas por cerdas em forma de colher nas espécies que se alimentam em substratos arenosos.

Para as espécies analisadas no presente estudo, os dados estão de acordo com a literatura pertinente. As espécies *U. thayeri* e *U. maracoani*, que apresentam afinidade com sedimentos de granulometria fina, possuem poucas cerdas com extremidade em forma de colher; já as espécies *U. leptodactyla* e *U. rapax* que apresentam íntima associação com sedimentos de partículas grosseiras, apresentam um grande número destas cerdas especializadas em forma de colher.

6. CONCLUSÕES

A distribuição espacial das espécies do gênero *Uca* encontradas no manguezal do Rio Pacoti está intimamente relacionada com as características do substrato. *U. leptodactyla* apresenta preferência por sedimentos arenosos, com baixos teores de matéria orgânica. Assim como *U. leptodactyla*, *U. rapax* também apresenta preferências por áreas formadas por sedimentos arenosos, mas com altos teores de matéria orgânica. Já as espécies *U. maracoani* e *U. thayeri* são encontradas em áreas com sedimentos mais finos, apresentando altos valores de umidade e conteúdo orgânico. No entanto, *U. thayeri* prefere habitar áreas vegetadas, enquanto *U. maracoani* vive em bancos de lama, longe da vegetação.

A análise do meropodito do 2º maxilípede dessas espécies revelou a íntima associação das mesmas ao substrato ocupado, onde *U. leptodactyla* e *U. rapax* apresentam várias cerdas modificadas em forma de colher, que possuem a função de selecionar a matéria orgânica de sedimentos grosseiros, enquanto *U. thayeri* e *U. maracoani* apresentam poucas cerdas com essa morfologia. As espécies que apresentam necessidades semelhantes quanto ao tipo de sedimento, como *U. leptodactyla* e *U. rapax*, foram caracterizadas por apresentarem simpatria entre si e pelas características morfológicas do 2º maxilípede. Já *U. thayeri* não apresenta simpatria com nenhuma das espécies estudadas, enquanto *U. maracoani* pode ser encontrado em simpatria apenas com *U. leptodactyla*.

CAPÍTULO III

Biologia populacional de *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea : Decapoda : Ocypodidae) no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil

RESUMO

Aspectos da biologia populacional de *Uca thayeri* Rathbun, 1900, em um manguezal do Nordeste do Brasil (3° 43' 02" S / 38° 32' 35" W), são reportados pela primeira vez para uma população tropical dessa espécie. Fatores como densidade absoluta, razão sexual, estrutura etária, proporção entre os lados do quelípodo desenvolvido ("handness") e aspectos da biologia reprodutiva foram estudados. Para tanto, oito transectos em uma área de manguezal próxima a foz do rio Pacoti foram determinados. Visitas mensais ao estuário foram realizadas de setembro de 2003 a agosto de 2004. Mensalmente, dois transectos foram sorteados e, em cada transecto, 10 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²) eram amostrados. Um total de 483 animais foi coletado, sendo 250 machos, 219 fêmeas não ovígeras e 14 fêmeas ovígeras. A distribuição de frequência em classes de tamanho foi bi-modal, com os machos e fêmeas não ovígeras não diferindo significativamente quanto ao tamanho, embora as fêmeas fossem levemente menores que os machos. A razão sexual (1:1,07) não diferiu significativamente da razão esperada (1:1). Da mesma maneira, a razão entre machos apresentando o quelípodo esquerdo ou direito hipertrofiado (1:1,04) não apresentou desvios significativos da proporção 1:1. A densidade média observada foi de 8 animais/m², com os animais sendo bem distribuídos em quase todos os transectos amostrados, principalmente em áreas sombreadas, com solo bastante lamoso, rico em matéria orgânica e com altos teores de umidade. Fêmeas ovígeras foram encontradas em 5 meses do ano, coincidindo com a época de chuvas, sugerindo que a população de *U. thayeri* do manguezal estudado apresenta eventos reprodutivos sazonais, em sincronia com o período chuvoso da região. Animais juvenis (< 10 mm de largura da carapaça) foram coletados em maior quantidade no período seco, enquanto animais sexualmente maduros, foram encontrados, principalmente, no período chuvoso. A fecundidade média de *U. thayeri* foi de 1154, sendo este valor bem menor que o reportado para populações subtropicais desse caranguejo. A análise de regressão evidencia que o número de ovos aumenta linearmente com o aumento do tamanho da carapaça.

Palavras-chave: *Uca thayeri*, estrutura populacional, biologia reprodutiva.

ABSTRACT

The population structure and reproductive biology of the tropical fiddler crab *U. thayeri* Rathbun, 1900 were studied for the first time in a tropical mangrove of Northeast, Brazil (3° 43' 02" S / 38° 32' 35" W). Factors as absolute density, sex ratio, population structure and handedness, as well as aspects of the reproductive biology were studied. Eight transects were delimited in a mangrove area of Pacoti river. On each transect, ten 0.25 m² squares were sampled on a monthly basis during low tide periods from September 2003 to August 2004. A total of 483 crabs was obtained of which 250 were males, 219 non-ovigerous females and 14 ovigerous females. The *U. thayeri* population presents bi-modal size frequency distribution, with males and non-ovigerous females not differing significantly size-wise, although the females were slightly smaller than the males. Ovigerous females were larger than males and non-ovigerous females. The overall sex ratio (1:1.07) did not differ from the expected 1:1 proportion. The major cheliped is the right one in 50% of males. The observed density was of 8 animais/m², with the specimens being found mostly on shadowed areas. Ovigerous females were found in 5 months of the year, coinciding with the rainy season, suggesting that the population of *U. thayeri* presents seasonal reproductive events. Juvenile crabs (<10 mm of carapace width) were more abundant in the dry period, while larger crabs were found, mainly, in the rainy period. The fecundity of *U. thayeri* was of 1154, being much smaller than for subtropical populations of this crab. The regression analysis shows that the number of eggs increases linearly with the increase of the carapace width.

Keywords: *Uca thayeri*; population biology, northeast Brazil

1. INTRODUÇÃO

A caracterização estrutural de populações naturais é considerada informação de base e fornece subsídios ao conhecimento da estabilidade ecológica das populações no que diz respeito a abundância sazonal, densidade populacional, distribuição de tamanho dos animais, razão sexual, fecundidade, entre outros (Begon *et al.*, 1996). Isto torna esse estudo fundamental em ecologia teórica e aplicada, uma vez que a compreensão dos mecanismos de aumento, estabilidade e declínio do número de indivíduos, permite o entendimento do funcionamento das comunidades (Solomon, 1980).

Nos últimos anos, muitos estudos têm sido feitos com populações de crustáceos os quais têm revelado informações acerca da densidade, distribuição de frequência, recrutamento de juvenis, período reprodutivo, entre outros (Thurman, 1985; Leme & Negreiros-Fransozo, 1998; Costa, 2000; Litulo 2004; 2005). Além do mais, comparações entre populações de uma mesma espécie podem constituir uma importante estratégia para verificar diferenças entre as mesmas, assim como para um entendimento de como os fatores ambientais influenciam essas populações (Spivak *et al.*, 1991; Fransozo *et al.*, 1999; Daleo *et al.*, 2003; Colpo & Negreiros-Fransozo, 2004).

Entre os crustáceos braquiúros, as estratégias de reprodução são bastante diversificadas, e o período reprodutivo geralmente é determinado por variantes ambientais como temperatura, salinidade, disponibilidade de oxigênio, regime de chuvas entre outros (Hines, 1982; Costa & Negreiros-Fransozo, 2003; Litulo, 2004).

Os caranguejos do gênero *Uca* conhecidos popularmente como chama-marés ou violinistas, constituem um dos grupos mais característicos de habitantes das zonas intertidais das regiões tropicais e subtropicais, em particular de manguezais (Crane, 1975), onde constroem galerias e exibem particulares comportamentos com relação à defesa da toca e à corte das fêmeas (Christy & Chober, 1994; Jennions & Backwell, 1998; Backwell *et al.*, 1999).

Foram descritas até o momento cerca de 97 espécies desse gênero, com grande ocorrência nas áreas tropicais e subtropicais do mundo, sendo 30 espécies

endêmicas da costa Pacífica da América Central e Norte da América do Sul (Levinton *et al.*, 1996). Estes animais, por serem geralmente abundantes nos locais onde ocorrem e por apresentarem uma íntima associação com diversos fatores abióticos, são excelentes modelos para estudos populacionais e distribucionais (Conde & Diaz, 1985; Warren & Underwood, 1986; Normann & Pennings, 1998).

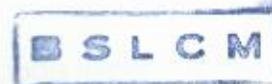
Muitos estudos têm sido conduzidos com populações de *Uca* de zonas subtropicais (Colby & Fonseca, 1984; Mounton & Felder, 1996; Spivak *et al.*, 1991; Costa, 2000; Costa & Negreiros-Fransozo, 2003), enquanto muito pouco se sabe sobre a estrutura populacional das espécies tropicais (Litulo 2004; 2005).

O caranguejo ocipodídeo *Uca thayeri* Rathbun, 1900 é um animal muito comum nos manguezais do Nordeste do Brasil. Como outras espécies do gênero, apresenta um dos quelípodos hipertrofiado, o qual é usado em interações agonísticas e na corte de fêmeas. Sua área de distribuição se dá em todo o Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas, Guatemala, Panamá, Venezuela e Brasil (Melo, 1996). Esta espécie pertence ao subgênero *Boboruca* (*sensu* Crane, 1975), sendo *U. thayeri* o único representante desse subgênero. Embora seja uma espécie americana, apresenta uma íntima associação com espécies do Indo-Pacífico, no que diz respeito ao seu baixo nível de atividade social (Crane, 1975).

Estudos com *Uca thayeri* têm sido publicados com relação a aspectos fisiológicos (Vernberg & Costlow, 1966b; Vernberg & Tashian, 1959), comportamento social e reprodutivo (Kellmeyer & Salmon, 2001; Weaver & Salmon, 2002) e crescimento alométrico (Negreiros-Fransozo *et al.*, 2002). Trabalhos sobre aspectos populacionais dessa espécie foram realizados por Costa (2000) e Costa & Negreiros-Fransozo (2003) em um estuário subtropical do Sudeste do Brasil. Entretanto, não são conhecidos estudos com populações tropicais de *Uca thayeri*.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo estudar os aspectos populacionais da espécie *Uca thayeri* Rathbun, 1900 em um manguezal tropical do Nordeste do Brasil, analisando sua densidade absoluta, razão sexual, estrutura populacional, fecundidade, período reprodutivo e proporção entre os lados do quelípodo desenvolvido ("handness").



3.2. Métodos de amostragem

Foram determinados 8 transectos em uma área de manguezal próxima a foz do rio, perfazendo uma área total de aproximadamente 1,2 Km de extensão, sendo o transecto 1 o mais próximo à foz do rio, e o transecto 8 o mais distante. Os transectos foram traçados perpendicularmente ao leito do rio, iniciando na borda externa da vegetação de mangue e terminando na linha da maré baixa de sizígia ou em bancos de areia, quando presentes, e referenciados com o auxílio de um GPS (Etrex Summit Garmin).

Os transectos foram visitados mensalmente, de setembro de 2003 a agosto de 2004, em condições de marés baixas diurnas de sizígia, seguindo a tábua de marés para o Porto do Mucuripe (Fortaleza) publicada pela Diretoria de Hidrografia e Navegação da Marinha do Brasil (DHN). Por mês, foram sorteados dois transectos, os quais eram visitados em dias distintos.

Em cada transecto, foram amostrados 10 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²), espaçados entre si de acordo com o comprimento total do mesmo. Os animais foram coletados manualmente, escavando-se suas tocas com o auxílio de uma pá de jardim, ensacados, etiquetados e posteriormente fixados em álcool a 70%.

A salinidade do Rio Pacoti foi tomada usando-se um refratômetro, enquanto que o índice pluviométrico mensal para a região, entre setembro de 2003 e agosto de 2004, foi obtido através da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME).

3.3. Análise laboratorial

No laboratório, os animais foram sexados e verificados quanto a condição ovígera. A largura da carapaça (LC) foi tomada usando-se um paquímetro (\pm 0,01mm de acurácia), com a ajuda de estereomicroscópio óptico para os exemplares pequenos. Os animais foram agrupados em classes de tamanho com intervalos de 3 mm, variando de 4 a 28 mm. Caranguejos menores que 4 mm não foram utilizados

no estudo devido à dificuldade de identificação. O lado do quelípodo maior (se direito ou esquerdo) de cada macho amostrado também foi anotado.

Para o estudo de fecundidade, um número adicional de fêmeas ovígeras foi coletado na área de estudo, de modo que 20 fêmeas ovígeras, com ovos no estágio inicial de desenvolvimento, foram analisadas. O número de ovos (F) foi calculado seguindo a metodologia proposta por Oshiro (1999) com algumas modificações. Os pleópodos foram removidos e colocados em placas de petri com solução de hipoclorito de sódio. Os ovos foram transferidos para uma proveta e o volume foi então completado para 50 mL com água do mar. Cinco alíquotas de 1 mL foram colocadas sobre uma lâmina de vidro com o auxílio de uma pipeta, e o número de ovos de cada subamostra foi contado sob estereomicroscópio óptico.

A partir do número médio de ovos obtidos para as cinco subamostras, estimou-se o número total de ovos por fêmea para o volume de 50 mL, por regra de três simples. O índice de fecundidade foi calculado através da metodologia proposta por Anger (1995), onde a razão F:LC corresponde a um índice de fecundidade. Neste trabalho, optou-se por utilizar os valores médios do número de ovos pelo tamanho médio obtido para as fêmeas ovígeras.

3.4. Análise estatística

O teste do qui-quadrado (χ^2) foi utilizado para testar se a razão sexual diferia da esperada (1:1) assim como quanto ao lado do quelípodo desenvolvido dos machos. O teste de Fisher (z) foi usado para verificar se a razão sexual diferia da proporção esperada quando o número amostral (n) era muito pequeno (Zar, 1984).

Para determinar a normalidade da distribuição de frequência de machos e fêmeas nas classes de tamanho, foi utilizado o Teste de Normalidade de Kolmogorov-Smirnov (KS). O tamanho médio dos machos e fêmeas foi comparado usando o teste *t* de Student (Zar, 1984).

4. RESULTADOS

4.1. Estrutura populacional

Durante o período amostrado, obteve-se 483 exemplares de *Uca thayeri*, sendo 250 machos (51,77%), 219 fêmeas não ovígeras (45,35%) e 14 fêmeas ovígeras (2,88%) (Tabela 1). O tamanho dos animais variou de 4,0 a 28 mm de LC para os machos (média de $11,98 \pm 6,18$ mm); 4,2 a 24,6 mm de LC para as fêmeas não ovígeras (média de $11,83 \pm 5,82$ mm) e de 18,5 a 26,5 mm de LC para as fêmeas ovígeras (média de $22,08 \pm 2,35$ mm). As fêmeas ovígeras foram significativamente maiores que as fêmeas não ovígeras ($t = 13,82$, $p < 0,001$) e machos ($t = 11,58$, $p < 0,001$). Não houve diferença significativa entre as médias de tamanho de machos e fêmeas não ovígeras ($t = 0,78$, $p > 0,05$). O tamanho médio dos animais coletados durante o período de estudo está apresentado na figura 2.

A figura 3 traz a freqüência da distribuição de machos e fêmeas nas classes de tamanho no período amostrado. A distribuição foi levemente bi-modal, com uma distribuição não normal para os machos (KS = 0,1463, $p < 0,0001$), e fêmeas (KS = 0,2116, $p < 0,0001$). Tanto os machos quanto as fêmeas foram mais abundantes nas menores classes de tamanho (4 - 7 mm, 7 - 10 mm). Uma segunda moda, pode ser observada na classe 16 - 19 mm para machos e 19 - 22 mm para fêmeas.

A proporção entre machos e fêmeas foi calculada usando o teste do qui-quadrado (χ^2). A razão sexual total foi de 1:1,07 e não diferiu significativamente da razão sexual esperada, de 1:1 (χ^2 , $p > 0,05$). O teste de Fisher (z) foi utilizado para calcular os desvios da proporção esperada de 1:1 em cada mês amostrado. Assim como para a razão sexual total, não foram verificados desvios significativos nos meses analisados (z, $p > 0,05$). A proporção entre os lados do quelípodo desenvolvido dos machos ("handness") foi de 1:1,04 e, assim como a razão sexual, também não diferiu significativamente da proporção de 1:1 (χ^2 , $p > 0,05$) (Tabela 1).

Tabela 1. *Uca thayeri* – número total, razão sexual e razão entre os lados do grande quelípodo dos machos de indivíduos coletados mensalmente no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e agosto de 2004.

Mês	Direitos		Esquerdos		Razão		Total		Fêmeas não ovígeras		Fêmeas ovígeras		Machos e fêmeas		Razão sexual	
							Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%
Setembro	5	10	1:0,5	15	3,1	18	3,73	-	-	33	6,83	1:0,83				
Outubro	18	13	1:1,38	31	6,42	25	5,18	-	-	56	11,6	1:1,24				
Novembro	15	9	1:1,66	24	4,97	23	4,76	-	-	47	9,73	1:0,66				
Dezembro	9	11	1:0,81	20	4,14	23	4,76	-	-	43	8,9	1:0,86				
Janeiro	18	16	1:1,12	34	7,04	24	4,97	1	0,2	59	12,21	1:1,36				
Fevereiro	8	10	1:0,8	18	3,73	19	3,94	4	0,83	41	8,5	1:0,75				
Março	3	4	1:0,75	7	1,45	6	1,24	2	0,41	15	3,1	1:1				
Abril	7	13	1:0,53	20	4,14	21	4,35	6	1,24	47	9,73	1:0,74				
Maiο	15	13	1:1,15	28	5,8	18	3,73	-	-	46	9,53	1:1,55				
Junho	12	11	1:1,09	23	4,77	19	3,93	1	0,2	43	8,9	1:1,15				
Julho	7	3	1:2,33	10	2,07	6	1,24	-	-	16	3,31	1:1,66				
Agosto	9	11	1:0,81	20	4,14	17	3,52	-	-	37	7,66	1:1,05				
Total	126	124	1:1,04	250	51,77	219	45,35	14	2,88	483	100	1:1,07				

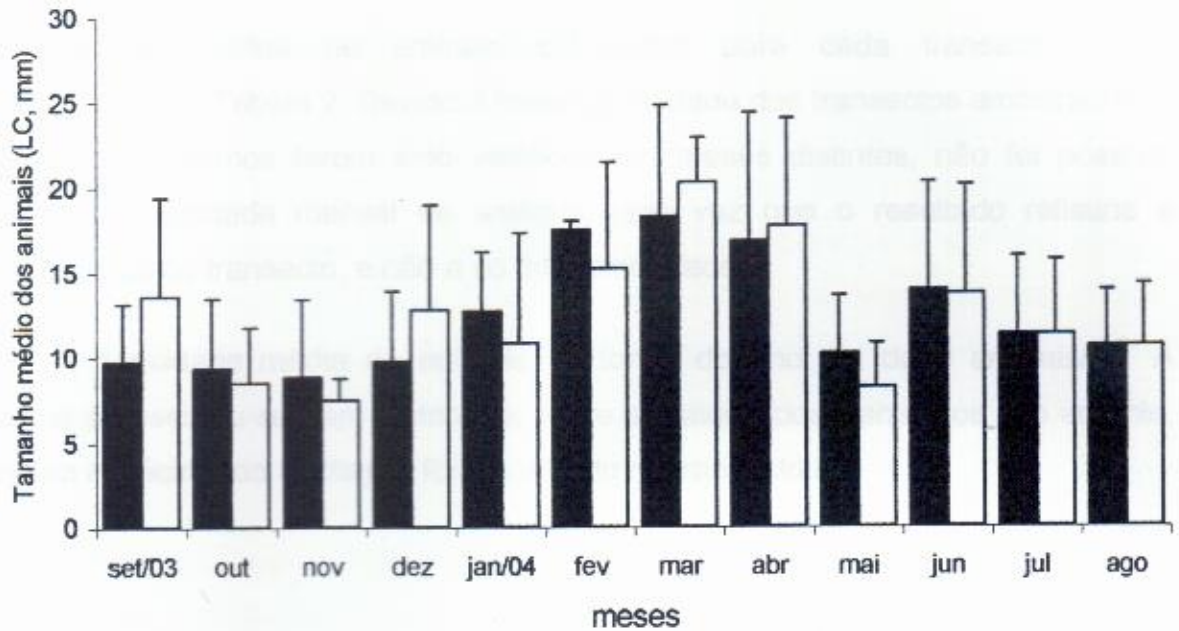


Figura 2. Tamanho médio dos exemplares de *U. thayeri* coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas (ovígeras e não ovígeras).

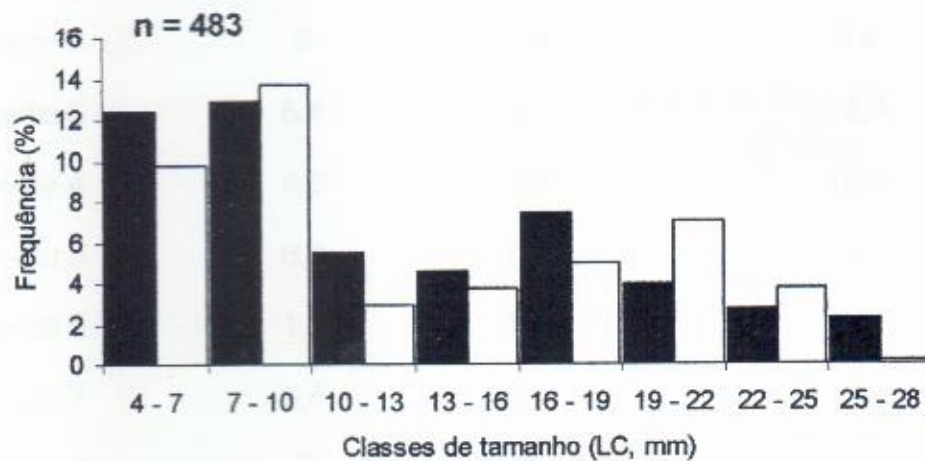


Figura 3. Frequência de tamanho de *U. thayeri* coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas (ovígeras e não ovígeras).

4.2. Densidade absoluta

As densidades de animais calculadas para cada transecto, estão apresentadas na Tabela 2. Devido à heterogeneidade dos transectos amostrados, e ao fato dos mesmos terem sido visitados em meses distintos, não foi possível calcular a densidade mensal de animais, uma vez que o resultado refletiria a característica do transecto, e não a do mês amostrado.

A densidade média de animais ao longo do ano, foi de 8 animais/m². A espécie apresentou-se bem distribuída entre a maioria dos transectos. No entanto, nenhum espécime de *U. thayeri* foi amostrado no transecto 8.

Tabela 2. Densidade (número de animais/m²) total e por transecto de caranguejos da espécie *Uca thayeri* amostrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, de setembro de 2003 a agosto de 2004.

Transectos	Densidade (animais/m ²)		Densidade total (Machos/Fêmeas)
	Machos	Fêmeas	
Transecto 1	8,4	5,3	13,7
Transecto 2	3	2,8	5,8
Transecto 3	6,4	7	13,4
Transecto 4	4,8	5,8	10,6
Transecto 5	6,4	7,4	13,8
Transecto 6	1,2	1,6	2,8
Transecto 7	6,8	6,5	13,3
Transecto 8	0	0	0
Densidade média (animais/m ²)			8

4.3. Biologia reprodutiva

4.3.1. Período reprodutivo

Durante o período de estudo, 14 fêmeas ovígeras foram amostradas entre os meses de janeiro e junho de 2004 (TABELA 1), sendo este o período com maior concentração de chuvas na região (Figura 4). As fêmeas ovígeras apresentaram um tamanho médio de $22,08 \pm 2,35$ mm de LC, com a maior parte pertencendo à classe modal de 19 - 22 mm de LC. Nesse período, observou-se também um maior número de animais nas maiores classes de tamanho, enquanto no período seco, os animais se concentraram nas classes de tamanho menores (Figura 5).

A abundância relativa do número de fêmeas ovígeras de *U. thayeri* em relação ao número de fêmeas não ovígeras da população amostrada durante o período de estudo está apresentada na figura 6. Os meses com maiores abundâncias de fêmeas ovígeras foram fevereiro, março e abril de 2004.

4.3.2. Fecundidade

Para o estudo de fecundidade, 20 fêmeas ovígeras com ovos no estágio inicial de desenvolvimento foram analisadas. O tamanho médio das fêmeas foi de $18,75 \pm 0,35$ mm, com um número médio de ovos de $21637 \pm 2121,33$, variando de 19120 (LC = 18 mm) a 25012 (LC = 26,5 mm). O índice de fecundidade média (F:LC) foi de 1154. A relação da largura da carapaça em função do número de ovos por fêmea está representada na figura 7. O modelo de regressão pelo qual o número de ovos pode ser estimado quando for conhecida a largura da carapaça desta espécie de caranguejo no manguezal do Rio Pacoti pode ser expresso através da seguinte equação: $F = 774,46.LC + 4465,4$ com $r^2 = 0,80$ (onde: F = número de ovos; LC = largura da carapaça (mm) e r^2 = coeficiente de determinação).

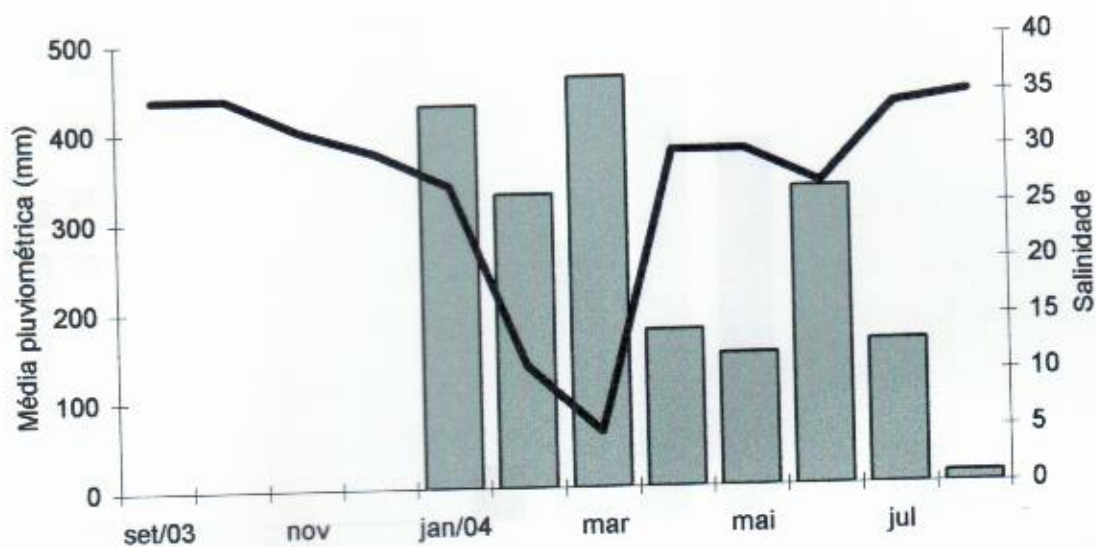


Figura 4. Média pluviométrica mensal (barras) da região do manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil e salinidade do Rio Pacoti (linha).

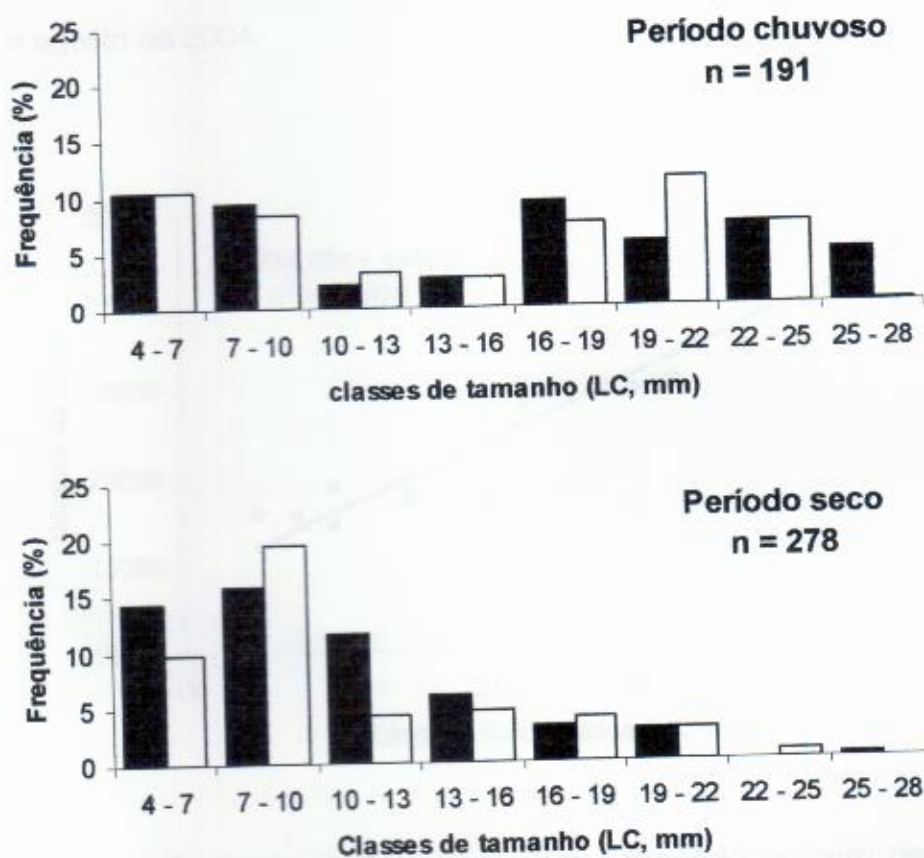


Figura 5. Frequência de tamanho de *U. thayeri* no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil nos períodos chuvoso e seco. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas.

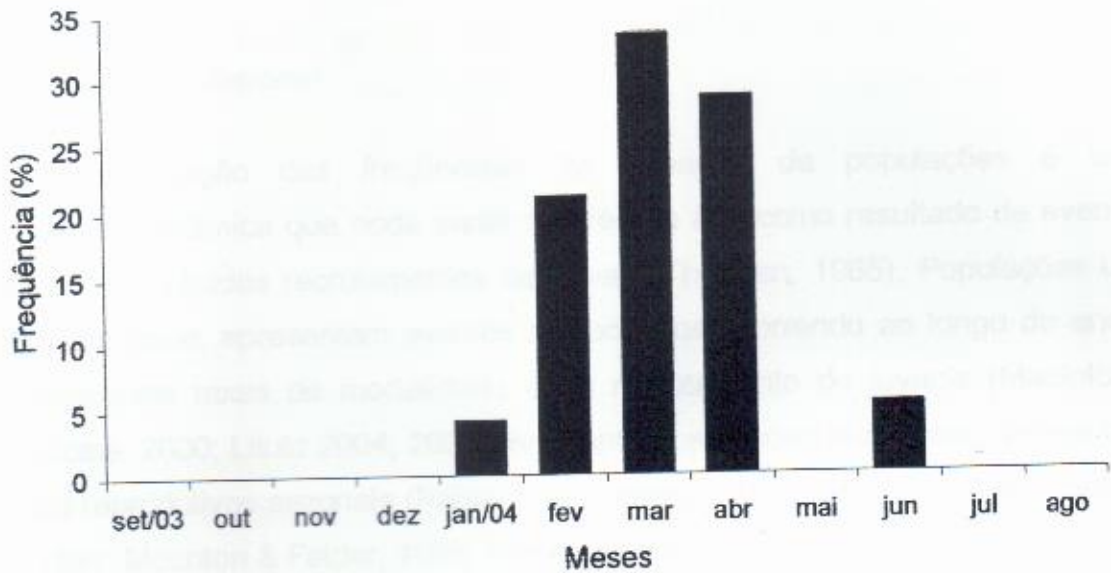


Figura 6. Frequência de fêmeas ovígeras em relação ao número de fêmeas não ovígeras coletadas no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e agosto de 2004.

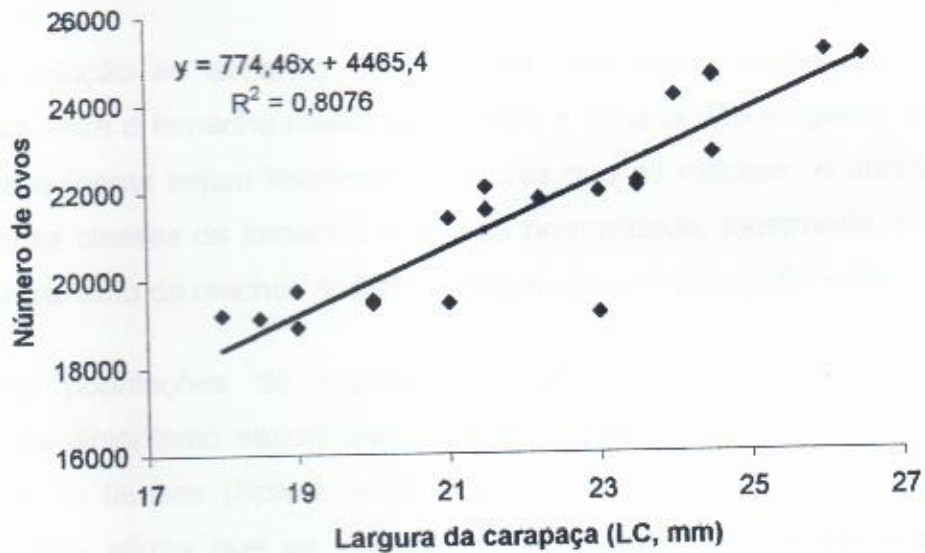


Figura 7. Regressão linear da largura da carapaça pelo número de ovos de *U. thayeri* do manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

5. DISCUSSÃO

5.1. Estrutura populacional

A distribuição das frequências de tamanho de populações é uma característica dinâmica que pode variar através do ano como resultado de eventos reprodutivos e rápidos recrutamentos de larvas (Thurman, 1985). Populações uni-modais, em geral, apresentam eventos reprodutivos ocorrendo ao longo do ano e com constantes taxas de mortalidade e de recrutamento de juvenis (MacIntosh, 1989; Costa, 2000; Litulo 2004; 2005); enquanto populações bi-modais, apresentam períodos reprodutivos sazonais (Rabalais & Cameron, 1983; Thurman, 1985; Spivak *et al.*, 1991; Mounton & Felder, 1995; Yamaguchi, 2001).

A distribuição levemente bi-modal da frequência de tamanho da espécie *Uca thayeri* no manguezal do Rio Pacoti, com uma moda nas menores classes de tamanho e outra nas maiores, sugere que a população em questão apresenta eventos reprodutivos sazonais. O registro de fêmeas ovígeras em apenas 5 meses durante o período de estudo, reforça a idéia de que a espécie *U. thayeri* no manguezal do Rio Pacoti, apresenta um período de reprodução sazonal.

Com relação ao tamanho dos animais, não foram verificadas diferenças significativas entre o tamanho médio de machos e fêmeas não ovígeras, embora as fêmeas não ovígeras sejam levemente menores que os machos. A distribuição de frequência nas classes de tamanho diferiu da normalidade, mostrando uma grande predominância tanto de machos quanto de fêmeas nas classes inferiores.

Várias populações de espécies do gênero *Uca* têm sido reportadas apresentando dimorfismo sexual com relação ao tamanho, onde os machos são maiores que as fêmeas (Spivak *et al.*, 1991; Johnson, 2003; Litulo 2004; 2005). Johnson (2003) afirma que as fêmeas de caranguejos do gênero *Uca* atingem tamanhos menores que os dos machos devido às mesmas concentrarem energia para o desenvolvimento gonadal. Já os machos são geralmente maiores que as fêmeas, uma vez que machos com grandes dimensões têm mais chances de obterem sucesso na corte de fêmeas e de vencerem combates intraespecíficos (Christy & Salmon, 1984), sendo este um padrão comum a outras espécies de

caranguejos ocipodídeos (Henmi, 2000). Entretanto, Costa (2000), estudando uma população de *U. thayeri* em um manguezal subtropical do Sudeste do Brasil, encontrou fêmeas levemente maiores que os machos, embora a diferença não tenha sido significativa. A população de *U. leptodactyla* do manguezal do Rio Pacoti, também apresenta fêmeas levemente (mas não significativamente) maiores que machos (Capítulo 4).

Com relação à razão sexual, é muito comum serem encontradas populações de crustáceos com desvios significativos da proporção esperada de 1:1, fato esse que se deve a diferenças na distribuição e nas taxas de mortalidade entre os sexos (Johnson, 2003). No que diz respeito ao gênero *Uca*, populações de espécies desse gênero geralmente apresentam desvios da razão 1:1 (Genoni, 1985), e várias populações de *Uca* têm sido reportadas apresentando desvios significativos dessa proporção (Frith & Brunenmeister, 1980; Spivak *et al.*, 1991; Costa, 2000; Jaroensutasinee & Jaroensutasinee 2004; Litulo 2004; 2005). Além de diferenças na distribuição e nas taxas de mortalidade; diferenças na amostragem (Montague, 1980) e na taxa de predação entre os sexos (Wolf *et al.*, 1975; Spivak *et al.*, 1991) também têm se mostrado importantes para a existência de populações de *Uca* onde a razão sexual difere da proporção 1:1.

Thurman (1985) e Diaz & Conde (1989), afirmam que razões sexuais desbalanceadas podem regular o tamanho da população por afetar seu potencial reprodutivo, onde o rendimento reprodutivo é aumentado com a predominância de fêmeas na população (Christy & Salmon, 1984); sendo este um importante parâmetro a se investigar em estudos populacionais.

De acordo com Geisel (1972), populações fisiologicamente e comportalmente homeostáticas, as quais ocupam ambientes relativamente constantes, são capazes de aclimatar-se a seu microambiente, de modo que a razão sexual nesses casos será próxima da uniformidade ou levemente desviada a favor dos machos, enquanto que aquelas que se adaptam ou mudam geneticamente em resposta a variação ambiental irão apresentar desvios a favor das fêmeas como uma maneira de maximizar seu potencial evolucionário, o qual é facilitado por uma distribuição desigual da intensidade de seleção entre os sexos. A razão sexual obtida no presente estudo não diferiu da proporção esperada de 1:1, o que mostra que a

população de *U. thayeri* na área estudada é homeostática e adaptada fisiológica e/ou comportalmente ao hábitat ocupado.

No que diz respeito ao lado do quelípodo desenvolvido, têm sido reportadas populações de espécies de *Uca* do Pacífico (subgênero *Thalassuca*), onde a grande maioria dos machos apresenta uma razão desviada da proporção 1:1 ("handness"), sendo predominantemente direitos ou esquerdos (Williams & Heng, 1981; Jones & George, 1982; Jaroensutasinee & Jaroensutasinee 2004). Crane (1975) afirma que, embora *U. thayeri* seja uma espécie habitante da costa Atlântica das Américas, apresenta mais afinidade com espécies do Indo-Pacífico do que com seus congêneres americanos, de modo que o estudo do "handness" nessa espécie torna-se interessante; além do mesmo ser um potencial caráter filogenético para espécies de *Uca*, assim como a largura da frente (Jones & George, 1982).

A ausência de diferença significativa da proporção de 1:1 entre os lados do quelípodo desenvolvido da população de *U. thayeri* do manguezal do Rio Pacoti, sugere que nessa espécie, os dois quelípodos têm iguais chances de se desenvolver. Negreiros-Fransozo *et al.* (2002) também não encontraram diferenças significativas entre o lado do quelípodo desenvolvido para *U. thayeri* em uma população subtropical.

5.2. Densidade absoluta

A densidade de animais coletados ao longo do ano no manguezal do Rio Pacoti foi de 8 animais/m². A espécie apresentou-se bem distribuída entre a maioria dos transectos, os quais se tratavam de áreas sombreadas, com solo bastante lamoso, ricos em matéria orgânica e com altos teores de umidade. Coelho *et al.* (1973) e Costa (2000) afirmam que *U. thayeri* tem preferência por este tipo de habitat, sendo mais abundantes em pontos com maior teor de umidade. No manguezal do Rio Pacoti, a espécie *U. thayeri* é encontrada em áreas sombreadas, com solos de granulometria fina e altos teores de matéria orgânica e umidade, e apresentando adaptações para viver nesse tipo de habitat (Capítulo 2).

B S L C M

O transecto 8, localizava-se em uma área desprovida de vegetação, caracterizada por uma predominância de sedimentos grosseiros e baixos teores de matéria orgânica, o que explica assim a total ausência dessa espécie nesse transecto. O nome do subgênero o qual *U. thayeri* pertence (subgênero *Boboruca*) significa, do grego, *Borborodes*; lama, lamoso; evidenciando assim a íntima associação dessa espécie por este tipo de ambiente (Crane, 1975).

5.3. Biologia reprodutiva

O estudo de aspectos reprodutivos em crustáceos pode facilitar o entendimento das estratégias reprodutivas de uma espécie com relação a outras e com o ambiente (Litulo, 2005). Em crustáceos braquiúros, vários padrões de reprodução têm sido descritos, assim como variações entre as estratégias reprodutivas de espécies de regiões tropicais e subtropicais (Hines, 1982).

De maneira geral, espécies tropicais apresentam períodos reprodutivos contínuos ao longo do ano, devido à constância das condições ambientais, enquanto espécies subtropicais apresentam eventos reprodutivos sazonais (Mouton & Felder, 1995). No entanto, espécies com períodos de reprodução contínuos e sazonais podem ser encontrados tanto em regiões tropicais quanto em subtropicais (Litulo, 2004).

Picos de atividade reprodutiva podem ser associados com variações na temperatura, salinidade, disponibilidade de alimento, período chuvoso e fotoperíodo (Pinheiro & Fransozo, 2002). O escape a predação é a mais freqüente explicação para a ocorrência de sincronismos de eventos reprodutivos com fatores ambientais, devido ao fato dos primeiros estágios de vida de muitas espécies serem especialmente vulneráveis aos predadores (Morgan, 1995). Entretanto, temperatura, estresse salino, dispersão/ retenção larval e limitação de nutrientes têm sido sugeridos como agentes selecionadores para a existência de sincronismo reprodutivo (Morgan, 1995).

O registro de fêmeas ovígeras apenas durante o período chuvoso, sugere que a população de *U. thayeri* do manguezal do Rio Pacoti, provavelmente, apresenta o

período de reprodução em sincronismo com a época de chuvas. O período chuvoso é propício para a reprodução de espécies de *Uca*, uma vez que nesse período há um aumento na vazão dos rios, aumentando assim os nutrientes para as larvas planctotróficas e garantindo com que as mesmas cheguem ao oceano, onde se dará o desenvolvimento (Christy & Morgan, 1998). Litulo (2005) encontrou uma íntima associação entre o período reprodutivo de uma população tropical de *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) e a temperatura e o período chuvoso.

Costa (2000), estudando uma população subtropical de *U. thayeri*, encontrou 16 fêmeas ovígeras entre 258 coletadas no período de um ano. As fêmeas ovígeras foram presentes em 7 meses do ano, evidenciando assim a atividade reprodutiva sazonal de *U. thayeri* no manguezal estudado. O baixo número de fêmeas ovígeras amostradas tanto nesse quanto no estudo de Costa (2000) deve-se ao fato das fêmeas incubarem seus ovos no interior das galerias, tornando difícil sua captura.

Negreiros-Fransozo *et al.* (2004) estudando uma população de *U. thayeri* em um manguezal subtropical do sudeste do Brasil, encontraram que o tamanho médio no qual essa espécie atinge a maturidade sexual é de 13,8 mm de LC para os machos e entre 10,7 a 16,8 mm de LC para as fêmeas. No presente estudo, foram considerados juvenis animais com menos que 10 mm de LC, os quais foram mais abundantes no período seco; embora tenham sido reportados em todos os meses amostrados. Animais nas maiores classes de tamanho foram encontrados, principalmente, no período chuvoso, indicando assim que a maior parte da população se encontra sexualmente madura nesse período. Entretanto, vale ressaltar que o tamanho no qual populações de *Uca* atingem a maturidade sexual varia de acordo com as condições ambientais (Massunari & Swiech-Ayoub, 2003; Cardoso & Negreiros-Fransozo, 2004), de modo que estudos de crescimento alométrico com a população de *U. thayeri* do manguezal do Rio Pacoti se fazem necessários para se determinar o tamanho de LC no qual essa espécie atinge a maturidade sexual.

De acordo com Thurman (1985), a fecundidade para espécies do gênero *Uca* em regiões tropicais e temperadas pode variar muito, onde tanto o tamanho quanto o número de ovos produzidos correspondem às condições ambientais. A fecundidade média de *U. thayeri* no manguezal do Rio Pacoti foi de 1154. A maior

quantidade de ovos (25012) foi registrada para uma fêmea com 26,5 mm de LC. Costa (2000) encontrou valores bem mais elevados de fecundidade para uma população de *U. thayeri* de um manguezal subtropical, onde os animais com 23 a 26 mm de LC apresentavam mais de 45000 ovos, evidenciando assim que a fecundidade dessa espécie está intimamente relacionada às condições das áreas de ocorrência das mesmas. De maneira geral, espécies de menores latitudes são menos fecundas que espécies de maiores latitudes (Levin & Bridges, 1995).

A análise de regressão evidencia que o número de ovos de *U. thayeri* aumenta em função da largura da carapaça, como observado em outros braquiúros. Algumas fêmeas com o mesmo tamanho de LC apresentaram uma grande amplitude na fecundidade, fato este que pode ser atribuído a inúmeros fatores, como disponibilidade de alimento, fase do período reprodutivo, variação individual na produção de ovos e perda natural de ovos, sendo este último freqüentemente relacionado a atividade do caranguejo no substrato (Hines, 1982).

6. CONCLUSÕES

A população de *Uca thayeri* do manguezal do Rio Pacoti apresenta uma distribuição de frequências nas classes de tamanho do tipo bi-modal, com uma moda nas menores classes de tamanho e outra nas maiores. Fêmeas ovígeras foram encontradas em apenas 5 meses durante o período de estudo, coincidindo com o período de chuvas para a região, enquanto uma maior quantidade de animais juvenis foi reportada no período seco, sugerindo assim que a espécie *U. thayeri* do manguezal do Rio Pacoti apresenta um período de reprodução sazonal.

Machos e fêmeas não diferiram significativamente quanto ao tamanho, embora as fêmeas sejam levemente menores que os machos, estando distribuídas, principalmente, nas menores classes de tamanho, sendo este um padrão comum a várias populações de espécies do gênero *Uca*.

A razão sexual, assim como a razão entre os lados do quelípodo desenvolvido, não diferiu significativamente da proporção esperada de 1:1. A densidade média de animais coletados ao longo do ano no manguezal do Rio Pacoti foi de 8 animais/m². A espécie apresentou-se bem distribuída entre a maioria dos transectos, os quais se tratavam de áreas sombreadas, com solo bastante lamoso, rico em matéria orgânica e com altos teores de umidade.

O índice de fecundidade foi de 1154, sendo bem inferior aos valores encontrados para populações subtropicais de *U. thayeri*. A análise de regressão evidencia que o número de ovos de *U. thayeri* aumenta em função da largura da carapaça, como observado em outros braquiúros.

CAPÍTULO IV

Biologia populacional de *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea : Decapoda : Ocypodidae) no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil

Uca leptodactyla, Rathbun, 1898 (Crustacea : Decapoda : Ocypodidae) no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil

RESUMO

Este trabalho reporta a biologia populacional de *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 em um manguezal tropical do Nordeste do Brasil (3° 43' 02" S / 38° 32' 35" W). Fatores como densidade absoluta, razão sexual, estrutura populacional e proporção entre os lados do quelípodo desenvolvido ("handness") foram estudados. Para tanto, oito transectos em uma área de manguezal próxima à foz do rio Pacoti foram determinados. Visitas mensais ao estuário foram realizadas de setembro de 2003 a agosto de 2004. Mensalmente, dois transectos foram sorteados e, em cada transecto, 10 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²) eram amostrados. Foram coletados 1042 animais, dos quais 522 eram machos (50,14%) e 520 eram fêmeas (49,75%). Apenas 4 fêmeas ovígeras foram amostradas durante o período de estudo. Não houve diferença significativa entre o tamanho médio de machos e fêmeas, embora as fêmeas sejam levemente maiores que os machos. A distribuição de frequência em classes de tamanho foi uni-modal, sendo as fêmeas mais abundantes nas maiores classes de tamanho, enquanto os machos nas menores. A razão sexual (1:0,99) não diferiu significativamente da razão esperada de 1:1, no entanto, desvios significativos dessa proporção foram encontrados em dezembro/03 e agosto/04. A razão entre machos apresentando o quelípodo esquerdo ou direito hipertrofiado foi de 1:0,95 e também não diferiu significativamente da razão esperada (1:1). A densidade média observada foi de 17 animais/m² e variou entre os transectos amostrados, revelando que a espécie *U. leptodactyla* apresenta preferência por determinados tipos de habitats no manguezal estudado. A distribuição uni-modal, com juvenis sendo reportados em quase todos os meses do ano, sugere ser esta uma população estável, com reprodução ao longo do ano, embora o baixo número de fêmeas ovígeras coletadas não permita elucidar o pico de atividade reprodutiva dessa espécie.

Palavras-chave: *Uca leptodactyla*, estrutura populacional, Nordeste do Brasil

ABSTRACT

The population structure of the fiddler crab *U. leptodactyla* Rathbun, 1898 was investigated during a one-year period in a tropical mangrove forest in Northeast, Brazil (3° 43' 02" S / 38° 32' 35" W). The study specifically addressed factors as absolute density, sex ratio, population structure and handedness. Eight transects were delimited in a mangrove area of Pacoti river. On each transect, ten 0.25 m² squares were sampled on a monthly basis during low tide periods from September 2003 to August 2004. A total of 1042 crabs were captured, of which 522 were male (50.14%) and 520 were female (49.75%). Only 4 ovigerous females were collected during the study. There was not significant difference between the mean size of males and females, although the females were found to be slightly larger. The overall size frequency was uni-modal, with the females being most abundant in the largest size classes, while the males in the smallest. The overall sex ratio (1:0.99) did not differ from the expected 1:1 proportion, but significant deviations were observed in December/03 and August/04. The ratio between right-handed and left-handed males was 1:0.95 and did not differ significantly of the 1:1 ratio. The observed average density was 17 animals/m², being widely found on open fields. The uni-modal distribution, with juvenile being found year-round, suggests that this is a stable population, with breeding taking place throughout the year, although the low number of ovigerous females collected didn't allow revealing the peak of reproductive activity of *U. leptodactyla*.

Keywords: *Uca leptodactyla*; population biology, Northeast Brazil

1. INTRODUÇÃO

Os caranguejos das Famílias Grapsidae e Ocypodidae constituem um dos mais abundantes representantes da fauna de manguezais (Jones, 1984), e dentre os ocipodídeos, destacam-se os caranguejos do gênero *Uca*. Estes caranguejos estão entre os habitantes mais familiares das zonas entre-marés de manguezais e estuários dos trópicos e subtropicais, exercendo um importante papel estrutural e funcional na ecologia dos manguezais, como por exemplo, na ciclagem de nutrientes (Genoni, 1985), controlando a remineralização dos detritos (Robertson, 1991), facilitando a penetração da água no substrato e a aeração do solo (Meziane *et al.*, 2002) e promovendo a exportação de material particulado da floresta de mangue para habitats adjacentes (Litulo, 2005), isso devido à estratégia de cavar tocas, do seu hábito alimentar e por serem consumidos por muitas espécies de predadores terrestres (aves) e marinhos (caranguejos e peixes).

Dentre as características mais marcantes dos caranguejos do gênero *Uca* está o acentuado dimorfismo sexual apresentado pelos machos adultos, que apresentam um dos quelípodos extraordinariamente desenvolvido. As fêmeas, por outro lado, apresentam os dois quelípodos pequenos e de tamanhos iguais. O grande quelípodo dos machos é usado em combates intra e interespecíficos, assim como na corte de fêmeas, enquanto o quelípodo menor é usado exclusivamente para a alimentação (Crane, 1975).

A grande quela tem seu desenvolvimento acentuado durante o período de maturação sexual (Yamaguchi, 1977) onde, de maneira geral, qualquer um dos quelípodos pode sofrer a diferenciação (Crane, 1975), sendo essa diferenciação determinada geneticamente (Vernberg & Costlow, 1966a). Entretanto, têm sido reportadas populações de espécies de *Uca* do Pacífico (subgênero *Thalassuca*), onde a grande maioria dos machos apresenta uma razão desviada da proporção 1:1 ("handness"), sendo predominantemente direitos ou esquerdos (Jones & George, 1982; Williams & Heng, 1981). Machos com as duas quelas desenvolvidas têm sido reportados para as espécies do Atlântico Ocidental *Uca (Celuca) pugilator* (Bosc, 1802); *Uca (Minuca) pugnax* (Smith, 1870) e para a espécie do Pacífico *Uca (Thalassuca) vocans* (Linnaeus, 1758); e machos com as duas quelas pequenas

foram reportados para as espécies do Atlântico Ocidental *Uca (Celuca) cumulanta* Crane, 1945 e *Uca (Minuca) rapax* (Smith, 1870) (Mulstay, 1987).

Atualmente, são conhecidas cerca de 97 espécies do gênero *Uca*, ocorrendo em todos os continentes, com exceção da Antártica; destas, 30 são endêmicas da costa Pacífica da América Central e Norte da América do Sul (Levinton *et al.*, 1996). No Nordeste do Brasil, ocorrem 8 espécies do gênero: *U. burgersi* Holthuis, 1967; *U. cumulanta* Crane, 1943; *U. leptodactyla* Rathbun, 1898; *U. maracoani* (Latreille, 1802-1803); *U. mordax* (Smith, 1870); *U. rapax* (Smith, 1870); *U. thayeri* Rathbun, 1900 e *U. vocator* (Herbst, 1804) (Coelho, 1994/95; Melo, 1996).

A espécie *U. leptodactyla* ocorre no Atlântico Ocidental – Florida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (Melo, 1996). Trata-se de uma espécie pequena, sendo a menor espécie do gênero *Uca* no Atlântico (Crane, 1975). Vive em áreas arenosas com pouca ou nenhuma mistura de lama, geralmente na periferia de manguezais e nas margens de grandes baías ou ilhas expostas ao mar aberto (Crane, 1975; Melo, 1996). Esta espécie pertence ao subgênero *Celula* (*sensu* Crane, 1975), o qual é o único dos nove subgêneros do grupo com representantes no Indo-Pacífico e nas costas Pacífica e Atlântica das Américas.

Trabalhos com *U. leptodactyla* têm sido feitos com relação a aspectos fisiológicos (Vernberg & Tashian, 1959); comportamento social (Crane, 1975); crescimento alométrico (Cardoso & Negreiros-Fransozo, 2004; Masunari & Swiech-Ayoub 2003) e aspectos bioecológicos (Aciole *et al.*, 2000).

Apesar de ser largamente distribuída pelo Atlântico Ocidental, principalmente nos manguezais do Nordeste do Brasil, pouca atenção tem sido dada aos aspectos populacionais da espécie *U. leptodactyla*, o que torna interessante o estudo de sua biologia populacional nos manguezais onde ocorre.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo estudar os aspectos populacionais da espécie *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 em um manguezal tropical do Nordeste do Brasil, analisando sua densidade absoluta, razão sexual, estrutura populacional e proporção entre os lados do quelípodo desenvolvido ("handness").

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

O local selecionado para este estudo compreende uma área de manguezal situada no estuário do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil ($3^{\circ} 43' 02'' S / 38^{\circ} 32' 35'' W$) (Figura 1). A área estuarina do Rio Pacoti representa um manancial hídrico de mais alta importância para a população local, quer do ponto de vista econômico, quer em termos ecológicos (Oliveira *et al.*, 1988).

O manguezal do Rio Pacoti apresenta-se bastante heterogêneo com relação às suas características físicas e apresenta uma grande variedade de microhabitats (Oliveira *et al.*, 1988). Sua vegetação é composta, principalmente, por árvores das espécies *Avicennia schaueriana*, *Rhizophora mangle* e *Laguncularia racemosa*. Com relação à fauna de caranguejos do gênero *Uca*, além de *U. leptodactyla*; *U. thayeri*, *U. rapax* e *U. maracoani* também são encontradas no local.

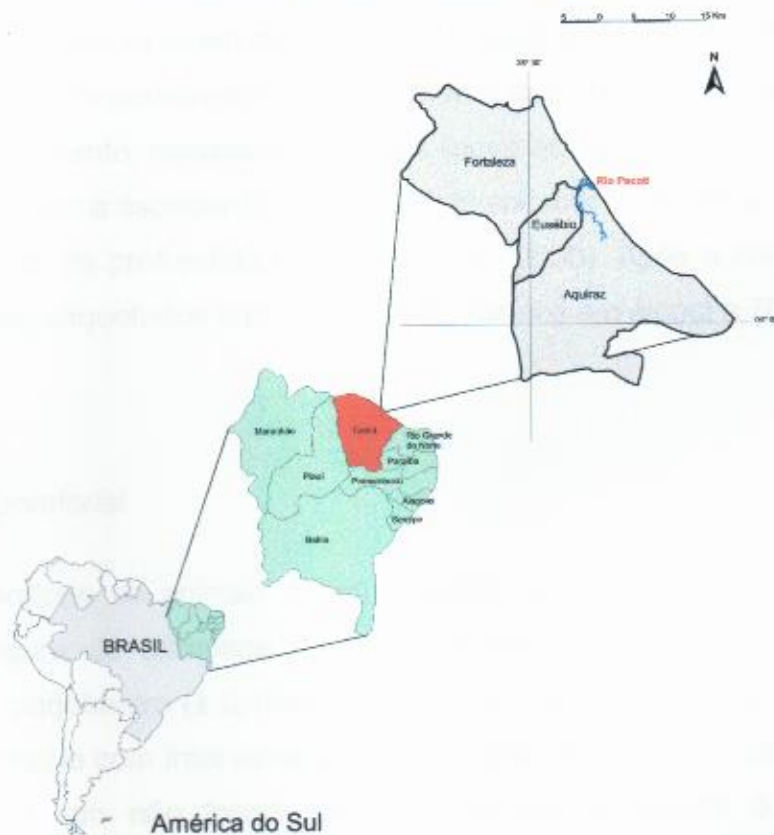


Figura 1. Localização do estuário do Rio Pacoti no Estado do Ceará, Nordeste do Brasil.

3.2. Métodos de amostragem

Foram determinados 8 transectos em uma área de manguezal próxima a foz do rio, perfazendo uma área total de aproximadamente 1,2 Km, sendo o transecto 1 o mais próximo à foz do rio, e o transecto 8 o mais distante. Os transectos foram traçados perpendicularmente ao leito do rio, iniciando na borda externa da vegetação de mangue e terminando na linha da maré baixa de sizígia ou em bancos de areia, quando presentes, e referenciados com o auxílio de um GPS (Etrex Summit Garmin).

Os transectos foram visitados mensalmente, de setembro de 2003 a agosto de 2004, em condições de marés baixas diurnas de sizígia, seguindo a tábua de marés para o Porto do Mucuripe (Fortaleza) publicada pela Diretoria de Hidrografia e Navegação da Marinha do Brasil (DHN). Por mês, foram sorteados dois transectos, os quais eram visitados em dias distintos.

Em cada transecto foram amostrados 10 quadrados de 50 x 50 cm (0,25 m²), espaçados entre si de acordo com o comprimento total do mesmo. Os animais foram coletados manualmente, escavando-se suas tocas até uma profundidade média de 20 cm. Sabe-se que a espécie *Uca leptodactyla* constrói tocas de aproximadamente 12,87 a 13,67 cm de profundidade (Aciole *et al.*, 2000). Após a coleta, os animais eram ensacados, etiquetados e posteriormente fixados em álcool a 70%.

3.3. Análise laboratorial

No laboratório os animais foram sexados e verificados quanto à condição ovígera. A largura da carapaça (LC) foi tomada sob estereomicroscópio óptico usando-se um paquímetro ($\pm 0,1$ mm de acurácia). Os animais foram agrupados em classes de tamanho com intervalos de 1 mm, variando de 3 a 11 mm. Caranguejos menores que 3 mm não foram utilizados no estudo devido à dificuldade de identificação. O lado do quelípodo maior (se direito ou esquerdo) de cada macho amostrado também foi anotado.



3.4. Análise estatística

O teste do qui-quadrado (χ^2) foi utilizado para testar se a razão sexual diferia da esperada (1:1) assim como quanto ao lado do quelípodo desenvolvido dos machos. O teste de Fisher (z) foi usado para verificar se a razão sexual diferia da proporção esperada quando o número amostral (n) era muito pequeno (Zar, 1984).

Para determinar a normalidade da distribuição de freqüência de machos e fêmeas nas classes de tamanho, foi utilizado o Teste de Normalidade de Kolmogorov-Smirnov (KS). O tamanho médio dos machos e fêmeas foi comparado usando o teste t de Student (Zar, 1984).

4. RESULTADOS

Um total de 1042 indivíduos foi amostrado durante os meses analisados, dos quais 522 eram machos (50,14%) e 520 eram fêmeas (49,75%). Apenas 4 fêmeas ovígeras foram coletadas durante o período de estudo (Tabela 1). O tamanho dos animais variou de 3,5 a 10,5 mm de LC, com uma média de $6,58 \pm 1,5$ mm para os machos, $6,64 \pm 1,43$ mm para as fêmeas não ovígeras e $7,67 \pm 1,04$ mm para as fêmeas ovígeras. Não houve diferença significativa entre o tamanho médio de machos e fêmeas não ovígeras ($t = 0,62$; $p > 0,05$), machos e fêmeas ovígeras ($t = 2,18$; $p > 0,05$) e entre fêmeas ovígeras e não ovígeras ($t = 2,11$; $p > 0,05$). A figura 2 traz o tamanho médio dos animais nos meses amostrados. As fêmeas ovígeras não foram incluídas no gráfico, uma vez que apenas um exemplar foi coletado no mês de novembro (com 7 mm de LC) e 3 no mês de fevereiro (média de $7,9 \pm 1,15$ mm de LC). Devido ao baixo número de fêmeas ovígeras coletadas, não foi possível determinar o período reprodutivo dessa espécie no manguezal estudado.

A distribuição das freqüências de tamanho de todos os caranguejos amostrados está apresentada na figura 3. A distribuição foi uni-modal, com uma distribuição não normal para os machos ($KS = 0,06730$, $p < 0,0001$) e para as fêmeas ($KS = 0,08665$, $p < 0,0001$). Os machos foram mais abundantes nas classes de tamanho de 5 - 6 mm, 6 - 7 mm e 7 - 8 mm enquanto as fêmeas foram mais predominantes nas classes de tamanho de 6 - 7 mm, 7 - 8 mm e 8 - 9 mm.

A distribuição das freqüências de tamanho mensal foi uni-modal para machos e fêmeas, com uma leve tendência a uma distribuição bi-modal no mês de dezembro/03 (Figura 4A e 4B). Animais juvenis de ambos os sexos (menores que 4 mm de LC) foram observados em todos os meses amostrados, com exceção de outubro de 2003 e fevereiro de 2004.

O número mensal de indivíduos coletados está listado na Tabela 1. As proporções entre machos e fêmeas foram calculadas mensalmente. A razão sexual total foi de 1:0,99 e não diferiu significativamente da razão sexual esperada, de 1:1 (χ^2 , $p > 0,05$). Entretanto, desvios significativos da proporção mendeliana foram encontrados nos meses de setembro/03 (χ^2 , $p < 0,05$) e agosto/04 (z , $p < 0,05$).

A proporção entre os lados do quelípodo desenvolvidos dos machos ("handness") foi de 1:0,95 e, assim como a razão sexual, também não diferiu significativamente da proporção de 1:1 (χ^2 , $p > 0.05$). Um macho com 3,5 mm de LC apresentando os dois quelípodos sub-desenvolvidos foi amostrado no mês de fevereiro.

Tabela 1. *Uca leptodactyla* – número total, razão sexual e razão entre os lados do grande quelípodo dos machos de indivíduos coletados mensalmente no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e agosto de 2004.

Mês	Direitos		Esquerdos		Machos		Fêmeas		Fêmeas ovíferas		Fêmeas ovíferas e não ovíferas		Machos e fêmeas		Razão sexual
	Total	Razão	Total	Razão	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	
Setembro*	16	1:1,4	22	1:1,4	38	3,65	74	7,1	-	-	112	10,75	112	10,75	1:1,95*
Outubro	22	1:0,95	21	1:0,95	43	4,13	35	3,36	1	1	79	7,58	79	7,58	1:0,82
Novembro	16	1:1,06	17	1:1,06	33	3,17	47	4,51	-	-	80	7,68	80	7,68	1:1,42
Dezembro	24	1:1,2	29	1:1,2	53	5,09	31	2,97	-	-	84	8,06	84	8,06	1:0,6
Janeiro	16	1:0,6	10	1:0,6	26	2,5	23	2,2	-	-	49	4,7	49	4,7	1:0,89
Fevereiro***	5	1:0,8	4	1:0,8	10	0,96	6	0,86	3	3	19	1,82	19	1,82	1:0,9
Março	33	1:1,03	34	1:1,03	67	6,43	58	5,57	-	-	125	12	125	12	1:0,87
Abril	20	1:0,5	10	1:0,5	30	2,88	25	2,4	-	-	55	5,28	55	5,28	1:0,83
Maió	60	1:0,75	45	1:0,75	105	10,08	113	10,85	-	-	218	20,94	218	20,94	1:1,08
Junho	17	1:1,3	22	1:1,3	39	3,74	33	3,17	-	-	72	6,91	72	6,91	1:0,85
Julho	27	1:1,11	30	1:1,11	57	5,47	60	5,76	-	-	117	11,23	117	11,23	1:1,05
Agosto**	11	1:0,9	10	1:0,9	21	2,01	11	1,05	-	-	32	3,07	32	3,07	1:0,52**
Total	267	1:0,95	254	1:0,95	522	50,14	516	49,8	4	4	1042	100	1042	100	1:0,99

* Desvios significantes da proporção esperada de 1:1 para a razão sexual (χ^2 , $p < 0,05$)

** Desvios significantes da proporção esperada de 1:1 para a razão sexual (z , $p < 0,05$)

*** Macho com os dois quelípodos iguais

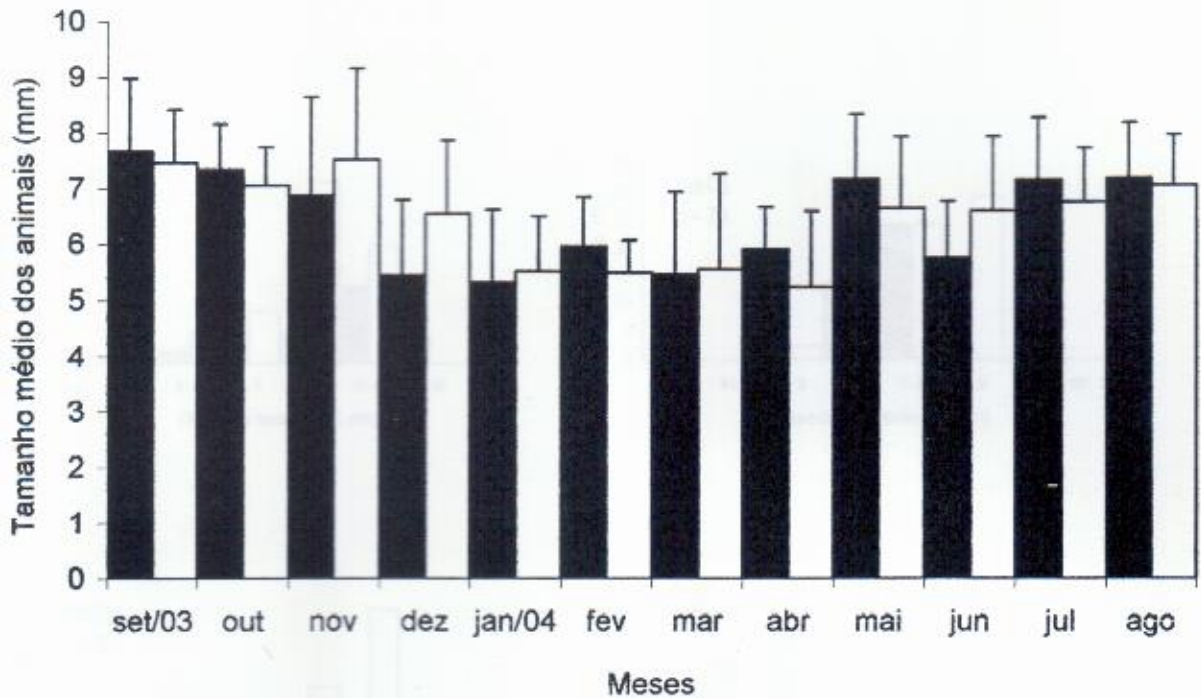


Figura 2. Tamanho médio de *U. leptodactyla* coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; barras brancas: fêmeas.

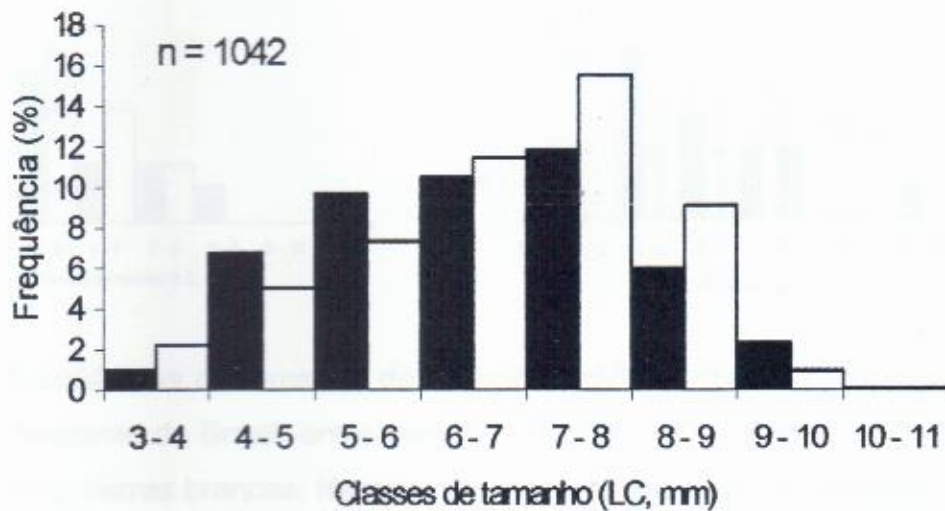


Figura 3. Frequência de tamanho de *U. leptodactyla* coletados entre setembro de 2003 e agosto de 2004 no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil. Barras pretas: machos; Barras brancas: fêmeas.

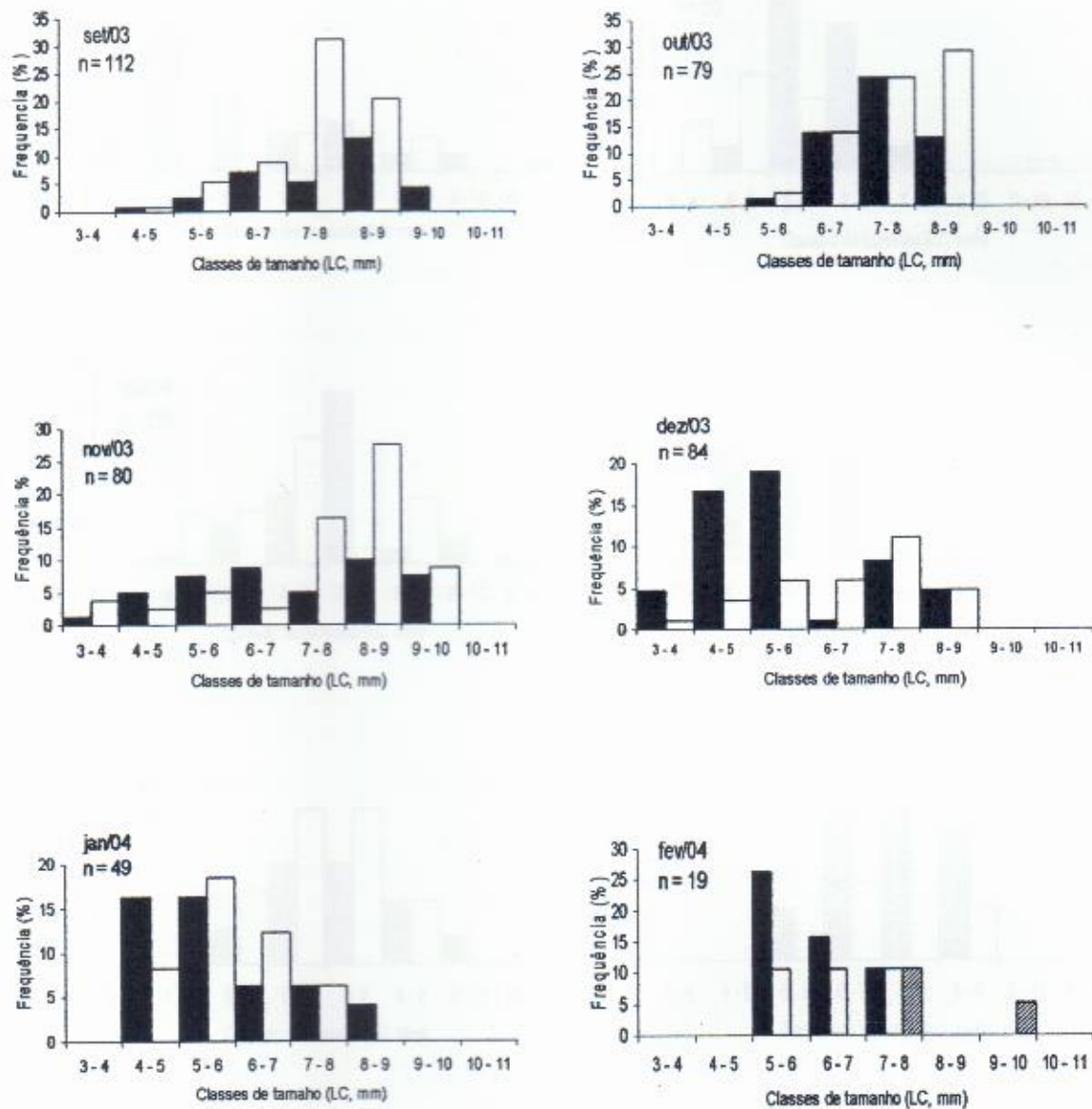


Figura 4A. Frequências de tamanho de *U. leptodactyla* coletados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre setembro de 2003 e fevereiro de 2004. Barras pretas: machos, barras brancas: fêmeas não ovígeras e barras hachuradas: fêmeas ovígeras. n: número de animais.

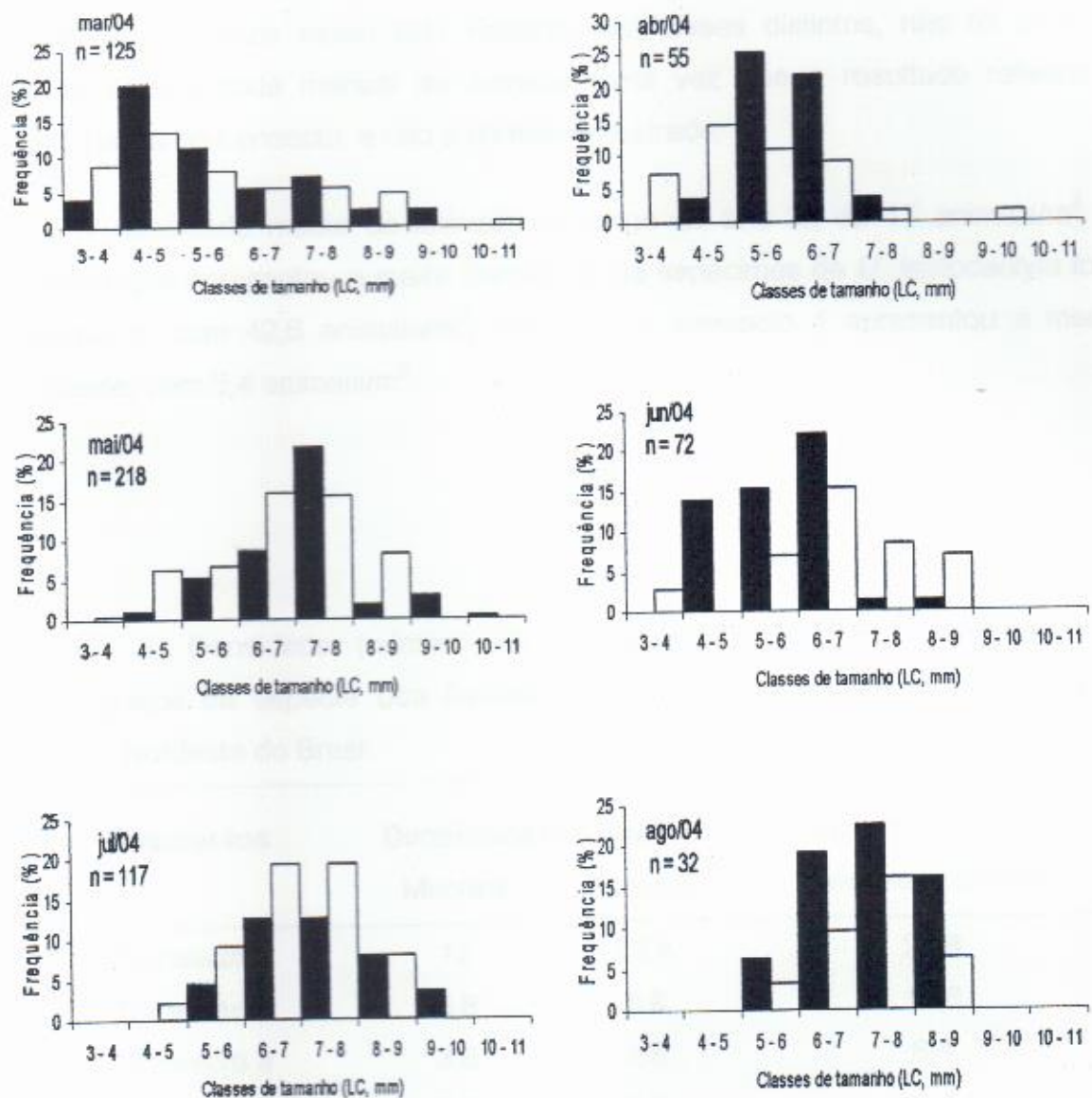


Figura 4B. Freqüências de tamanho de *U. leptodactyla* coletados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, entre março e agosto de 2004. Barras pretas: machos, barras brancas: fêmeas não ovíferas e barras hachuradas: fêmeas ovíferas. n: número de animais.

As densidades de animais calculadas para cada transecto estão apresentadas na Tabela 2. Devido à heterogeneidade dos transectos amostrados, e ao fato dos mesmos terem sido visitados em meses distintos, não foi possível calcular a densidade mensal de animais, uma vez que o resultado refletiria a característica do transecto, e não a do mês amostrado.

A densidade média de animais ao longo do ano foi de 17 animais/m². O transecto que apresentou a maior densidade de espécimes de *U. leptodactyla* foi o transecto 8, com 42,6 animais/m², enquanto o transecto 4 apresentou a menor densidade, com 5,4 animais/m².

Tabela 2. Densidade (número de animais/m²) total e por transecto de caranguejos da espécie *Uca leptodactyla* amostrados no manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

Transectos	Densidade (animais/m ²)		Densidade total (Machos/Fêmeas)
	Machos	Fêmeas	
Transecto 1	12	13,8	25,8
Transecto 2	6,8	3,8	10,6
Transecto 3	3,8	2,6	6,4
Transecto 4	2,2	3,2	5,4
Transecto 5	8,6	6	14,6
Transecto 6	6,5	4,3	10,8
Transecto 7	5,2	4	9,2
Transecto 8	18,2	24,3	42,5
Densidade total (animais / m ²)			17

5. DISCUSSÃO

A distribuição de frequência de tamanho da espécie *Uca leptodactyla* no manguezal do Rio Pacoti foi uni-modal ao longo do período de estudo, o que sugere uma população estável, com recrutamentos contínuos e constante taxa de mortalidade; sendo este um padrão comum a outras espécies de *Uca*, principalmente de regiões tropicais (MacIntosh, 1989; Costa 2000; Litulo 2004; 2005). Populações de regiões subtropicais e temperadas apresentam eventos reprodutivos sazonais, onde a reprodução ocorre no período chuvoso, sendo então populações bi-modais (Rabalais & Cameron, 1983; Thurman, 1985; Spivak *et al.*, 1991; Mounton & Felder, 1995; Yamaguchi, 2001).

De maneira geral, as populações tropicais de *Uca* reproduzem-se ao longo do ano, apresentando sincronismos com as fases da lua e, conseqüentemente, com as marés de sizígia (Zucker, 1978; Salmon & Hyatt, 1983; Morgan, 1995; Chrysti & Morgan, 1998; Kellmeyer & Salmon 2001). O pico de eventos reprodutivos ocorre, geralmente, na época de chuvas, por ser este um período onde há um aumento na vazão dos rios, aumentando assim os nutrientes para as larvas planctotróficas e garantindo que as mesmas cheguem ao oceano (Christy & Morgan, 1998).

Entretanto, devido ao baixo número de fêmeas ovígeras coletadas nesse trabalho, não foi possível determinar o pico de reprodução para *U. leptodactyla* no manguezal estudado. Aciole *et al.* (2000) estudando uma população de *U. leptodactyla* também no Nordeste do Brasil, encontraram apenas uma fêmea ovígera entre as 351 amostradas. O baixo número de fêmeas ovígeras deve-se, provavelmente, ao fato das mesmas incubarem os ovos no interior das galerias, o que torna mais difícil sua captura.

O tamanho médio no qual *U. leptodactyla* atinge a maturidade sexual varia muito de região para região. Masunari & Swiech-Ayoub (2003) estudando uma população de *U. leptodactyla* em um manguezal subtropical do Sul do Brasil concluíram que machos atingem a maturidade sexual com 8,35 mm de LC, enquanto as fêmeas atingem a maturidade com 7,10 mm de LC. Já Cardoso & Negreiros-Fransozo (2004) encontraram valores entre 4,1 e 4,2 mm de LC para machos e 5,3 e 4,6 mm de LC para fêmeas em dois manguezais do Sudeste do Brasil, mostrando

assim que o tamanho no qual esta espécie atinge a maturidade sexual depende das condições ambientais. Nesse estudo foram considerados juvenis animais menores que 4 mm de LC, os quais foram reportados em quase todos os meses do ano (Figuras 4A e 4B), mostrando assim um recrutamento constante ao longo do período amostrado. Entretanto, estudos de crescimento alométrico se fazem necessários para se determinar o tamanho de LC no qual a população de *U. leptodactyla* do estuário do Rio Pacoti atinge a maturidade sexual.

Com relação ao tamanho médio dos animais, várias populações de *Uca* têm sido reportadas apresentando dimorfismo sexual quanto ao tamanho (Spivak *et al.*, 1991; Costa, 2000; Johnson, 2003; Litulo 2004; 2005). De maneira geral, as fêmeas atingem menores tamanhos que os machos, o que pode ser devido ao fato das mesmas concentrarem as energias para o desenvolvimento gonadal (Johnson 2003), enquanto os machos atingem tamanhos maiores, uma vez que machos com grandes dimensões têm mais chances de obterem fêmeas para a cópula e para vencer combates intraespecíficos (Christy & Salmon, 1984). Contudo, sabe-se que fêmeas das espécies de *Uca*, por usarem os dois quelípodos para a alimentação, têm uma taxa alimentar maior do que as dos machos, que só utilizam uma das quelas para se alimentarem, fazendo então com que os machos aumentem o tempo de forrageamento na superfície para compensar a pequena taxa alimentar (Valiela *et al.*, 1974; Weissburg, 1992).

Nesse estudo, não houve diferença significativa entre o tamanho médio de machos e fêmeas (ovígeras e não ovígeras). A distribuição de frequência nas classes de tamanho para os dois sexos diferiu da normalidade, mostrando uma grande predominância de machos nas classes de tamanho inferiores, e uma maior quantidade de fêmeas nas classes de tamanho superiores (Figura 3), o que mostra que, nessa população, as fêmeas são levemente maiores que os machos. Provavelmente, os machos de *U. leptodactyla* da população estudada apresentam um tempo de forrageamento similar aos das fêmeas, fazendo com que estas apresentem uma taxa alimentar maior, o que garante um tamanho similar ou levemente maior quando comparadas aos machos. Uma população de *U. leptodactyla* apresentando tamanhos similares entre machos e fêmeas foi reportada por Aciole *et al.* (2000). Deve ser salientado também que o desenvolvimento da

grande quelípodo apresenta um custo energético tão alto quanto o necessário para o desenvolvimento gonadal das fêmeas.

A razão sexual em espécies de *Uca* geralmente apresenta uma proporção diferente de 1:1 (Genoni, 1985) e populações de *Uca* com desvios significativos dessa proporção têm sido reportadas (Frith & Brunenmeister, 1980; Spivak *et al.*, 1991; Costa, 2000; Litulo 2004; 2005). Este fato pode ser devido a diferenças na distribuição e nas taxas de mortalidade entre os sexos (Johnson, 2003), diferenças na amostragem, derivadas do fato dos machos gastarem mais tempo na superfície do que as fêmeas (Montague, 1980) e diferenças na taxa de predação (Wolf *et al.*, 1975). De acordo com Geisel (1972) populações fisiologicamente e comportamentalmente homeostáticas, as quais ocupam ambientes relativamente constantes, são capazes de aclimatar-se a seu microambiente, de modo que a razão sexual nesses casos será próxima da uniformidade ou levemente desviada a favor dos machos. A razão sexual obtida no presente estudo não diferiu da proporção esperada de 1:1, o que mostra que a população de *U. leptodactyla* na área estudada é homeostática e adaptada fisiológica e/ou comportamentalmente ao hábitat ocupado.

Murai *et al.* (1983) afirmaram que os machos de *U. vocans* (Linnaeus, 1758) se agrupam na linha de maré baixa, longe das tocas, de modo que o local de amostragem pode ser determinante para o estudo da razão sexual. A mesma situação é observada por Trott (1998) para a espécie de caranguejo *Ocypode gaudichaudii* Milne-Edwards & Lucas, 1843. No presente estudo, os transectos foram traçados da borda do mangue até o leito do rio, de modo que todo o ambiente foi amostrado, e não apenas as regiões das tocas de *U. leptodactyla*. Entretanto, desvios significativos foram observados em alguns meses, o que pode ter sido devido a amostragem. Aciole *et al.* (2000) encontraram uma proporção maior de machos em uma população de *U. leptodactyla* do Nordeste do Brasil, devido ao fato das fêmeas se alojarem mais profundamente nas tocas, o que torna difícil sua captura.

Com relação ao lado do quelípodo desenvolvido (se direito ou esquerdo) não houve uma diferença significativa da proporção de 1:1 na população estudada. O que sugere que em *U. leptodactyla* os dois quelípodos têm iguais chances de se desenvolverem. Populações de *Uca* com desvios significativos dessa proporção têm

sido reportadas para espécies do Pacífico (Barnwell, 1982; Jones & George, 1982). Jones & George, (1982) afirmaram que o "handness" é um potencial caráter filogenético, assim como a largura da fronte, o que torna interessante o estudo desse caráter nas populações de *Uca*.

Um jovem macho (3,5 mm de LC) com os quelípodo sub-iguais foi amostrado no mês de fevereiro. Todos os machos amostrados no presente estudo, com essa mesma largura de carapaça, já apresentavam uma diferenciação entre os quelípodos. Segundo Yamaguchi (1977), quando um jovem caranguejo do gênero *Uca* perde o grande quelípodo, o quelípodo pequeno se desenvolve e uma nova pequena quela é formada, de modo que o jovem macho amostrado nesse estudo poderia ter perdido sua grande quela e estivesse no meio do processo de regeneração quando foi capturado. Entretanto, machos adultos das espécies do subgênero *Celuca* nas Américas já foram reportados apresentando os dois quelípodos subdesenvolvidos (Mulstay, 1987).

Membros do subgênero *Celuca* são os mais terrestres dentre as espécies de *Uca*, sendo as espécies que compõem esse subgênero, as menores do gênero (Crane, 1975). Assim, devido ao pequeno tamanho, populações de espécies do subgênero *Celuca* são muito abundantes nas regiões onde ocorrem (Spivak *et al.*, 1991; Aciole *et al.*, 2000; Costa, 2000; Litulo, 2004).

No presente estudo, uma grande densidade de animais foi amostrada, particularmente no transecto 8, o qual tratava-se de uma área desprovida de vegetação, caracterizada por uma predominância de sedimentos grosseiros, com quase nenhuma mistura de lama e baixos teores de matéria orgânica. Santos (2001) comenta que *U. leptodactyla* ocorre em solo de areia limpa, com teor de matéria orgânica muito reduzido, sendo semelhante as observações feitas por Rodriguez (1963) e Coelho *et al.* (1973). *U. leptodactyla* apresenta uma preferência por esse tipo de ambiente, estando a mesma adaptada para viver nesse tipo de habitat, o que explica a grande densidade apresentada no supracitado transecto. Os demais transectos eram caracterizados por apresentarem uma densa vegetação de mangue, com altos teores de matéria orgânica e solo bastante lamoso, com exceção da periferia dos mesmos, onde os espécimes de *Uca leptodactyla* eram encontrados (Capítulo 2).

6. CONCLUSÕES

A população de *U. leptodactyla* do manguezal do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil, apresenta uma distribuição uni-modal ao longo do ano, com jovens em quase todo o período estudado, sendo esta uma população estável, com reprodução ao longo do ano, embora o período reprodutivo não possa ser elucidado devido ao baixo número de fêmeas ovíferas coletadas. Não houve diferença significativa entre o tamanho médio de machos e fêmeas, embora as fêmeas sejam mais abundantes nas maiores classes de tamanho.

A razão sexual, assim como a razão entre os lados do quelípodo desenvolvido, não diferiu significativamente da proporção esperada de 1:1. A densidade média de animais no manguezal foi de 17 animais/m², com algumas regiões apresentando densidades de até 42,5 animais/m², mostrando assim que esta é uma espécie muito abundante no estuário do Rio Pacoti, Nordeste do Brasil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os manguezais são importantes ecossistemas costeiros que, atualmente, se encontram ameaçados pelos mais diversos tipos de atividades antrópicas, em especial pela expansão urbana, portuária, turística e industrial. Esses ecossistemas apresentam grande importância ambiental e socioeconômica, principalmente para as populações ribeirinhas e podem render múltiplos serviços à sociedade se forem adequadamente gerenciados.

Entretanto, para que se possa fazer um bom uso desses ecossistemas, é preciso que se tenha um amplo conhecimento dos mais diferentes fatores ambientais que existem nessas regiões, principalmente das relações entre fatores bióticos e abióticos.

Nesse estudo, ficou claro a grande dependência das espécies de *Uca* com o tipo de substrato ocupado, mostrando assim que ações que modifiquem os processos de sedimentação podem exercer forte influência sobre as populações desse caranguejo no manguezal do Rio Pacoti. Além da natureza do substrato, outros fatores também podem influenciar a ocorrência e distribuição das espécies animais que vivem nos manguezais, tornando esse tipo de estudo importante para que se possa implementar políticas de uso e conservação centradas na preservação da biodiversidade.

O estudo mostrou também que as populações de *Uca* do manguezal do Rio Pacoti parecem ser bem estruturadas e equilibradas, com a atividade reprodutiva sendo influenciada pelas características ambientais da região, obedecendo a padrões comuns a outras espécies do gênero de regiões tropicais. No entanto, estudos futuros com essas espécies no manguezal do Rio Pacoti se fazem necessários para elucidar vários fatores que não puderam ser abordados nesse trabalho.

Por fim, vale ressaltar que o manguezal do Rio Pacoti, pela sua importância local e pela proximidade com a cidade de Fortaleza, deve ser mais amplamente estudado, sobretudo com relação a aspectos da sua fauna e flora, de modo que se possa ter um conhecimento unificado dos diversos processos que ocorrem e influenciam as populações que habitam a área.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aciole, S. D. G.; Sousa, E. C. & Calado, T. C. S. Aspectos bioecológicos de *Uca cumulanta* Crane, 1943 e *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) do complexo estuarino-lagunar Mundaú/Manguaba – Maceió, Estado de Alagoas. *Bol. Estud. Ciênc. Mar.*, Maceió, v. 79, p. 79-100, 2000.
- Adaime, R. R. Estudo da variação estacional do "standing crop" e do repovoamento em um banco de *Spartina alterniflora* (Loiseleur, 1807) no complexo estuarino-lagunar de Cananéia. *Bolm. Inst. Oceanogr. USP*, v. 27, n. 2, p. 1-43, 1978.
- Anger, K. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval energetics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 193, p. 119-145, 1995.
- Aspey, W. P. Fiddler crab behavioral ecology: burrow density in *Uca pugnax* (Smith) and *Uca pugilator* (Box) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, v. 34, n. 3, p. 235-244, 1978.
- Aveline, L. C. Fauna dos manguezais brasileiros. *Rev. Bras. Geog.*, v. 42, n. 4, p. 786-821, 1980.
- Backwell, P. R. Y.; Jennions, M. D.; Christy, J. H. & Passmore, N. I. Female choice in the synchronously fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, v. 105, p. 415-421, 1999.
- Backwell, P. R. Y.; O'Hara, D. & Christy, J. H. Prey availability and selective foraging in shorebirds. *Anim. Behav.*, v. 55, p. 1659-1667, 1998.
- Barnwell, F. H. The prevalence of male right-handedness in the Indo-West Pacific fiddler crabs *Uca vocans* (Linnaeus) and *U. tetragonon* (Herbst) (Decapoda: Ocypodidae). *J. Crust. Biol.*, v. 2, p. 70-83, 1982.
- Barnwell, F. H. & Thurman, C. L. Taxonomy and biogeography of fiddler crabs of the Atlantic and Gulf coasts of Eastern North America. *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 81, p. 23-87, 1984.

- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. Ecology: individuals, populations and communities. 3ª edição, Blackwell Science, New York, 1068 p., 1996.
- Bezerra, L. E. A.; Dias, C. B.; Morais, J. O. & Matthews-Cascon, H. Distribuição espacial do caranguejo *Uca maracoani* (Latreille, 1802-1803) (Decapoda : Ocypodidae) em três manguezais do Nordeste do Brasil. Revista de Gerenciamento Costeiro Integrado. *Submetido*, 2004.
- Bott, R. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uca*-Arten (Decapoda: Ocypodidae). *Senckenbergiana Biologica*, v. 54, p. 315-325, 1973.
- Botto, F. & Iribarne, O. Constraining effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments. *Est. Coast. Shelf Mar. Sci.*, v. 51, p. 141-151, 2000.
- Bradshaw, C. & Scoffin, T. P. Factors limiting distribution and activity patterns of the soldier crab *Dotilla myctiroidensis* Phuket, South Thailand. *Mar. Biol.*, v. 135, p. 83-87, 1999.
- Briggs, J. C. Marine Zoogeography. McGraw-Hill, 475p., New York, 1974.
- Cardoso, R. C. F. & Negreiros-Fransozo, M. L. A comparison of the allometric growth in *Uca leptodactyla* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from two subtropical estuaries. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, v. 84, p. 733-735, 2004.
- Christy, J. H. & Morgan, S. G. Estuarine immigration by crab postlarvae: mechanisms, reliability and adaptive significance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, v. 174, p. 51-65, 1998.
- Christy, J. H. & Salmon, M. Ecology and evolution of mating system of fiddler crabs (genus *Uca*). *Biol. Rev.*, v. 59, p. 483-599, 1984.
- Christy, J. H. & Schober, U. M. A test for resource-defense mating in the fiddler crab *Uca beebei*. *Anim Behav.*, v. 48, p. 795-802, 1994.

- Christy, J. H.; Baum, J. K. & Bacwell, R. Y. Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Anim. Beh.*, v. 66, p. 89-94, 2003.
- Claudino Sales, V. de. Sistemas naturais e degradação sócio-ambiental no estado do Ceará, p. 9-36, in Diagnóstico Sócio Ambiental do Estado do Ceará: O Olhar da Sociedade Civil, Banco do Nordeste do Brasil, 199p. Fortaleza, 1993.
- Coelho, P. A. Os crustáceos decápodos de alguns manguezais pernambucanos. *Trabs. Oceanog. Univ. Fed. PE, Recife*, v. 7/8, p. 71-90, 1965.
- Coelho, P. A. Sinopse dos crustáceos decápodos brasileiros (Família Ocypodidae). *Trabs. Oceanog. Univ. Fed. PE, Recife*, v. 23, p. 135-142, 1994/95.
- Coelho, P. A. & Coelho-Filho, P. A. Chave para identificação dos crustáceos decápodos braquiúros encontrados nos biótopos de água salobra do litoral oriental do Nordeste do Brasil. *B. Técn. Cient. CEPENE, Rio Formoso*, v. 1, n. 1, p. 29-56, 1993.
- Coelho, P. A.; Koenig, M. L. & Ramos, M. de A. A. Macrofauna bêntica dos Estuários de Pernambuco e Paraíba. pp. 497-528, in Anais do IV Congresso Latinoamericano de Zoologia, Caracas, 1973.
- Colby, D. R. & Fonseca, M. S. Population dynamics, spatial dispersion and somatic growth of the sand fiddler crab *Uca pugilator*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 16, p. 269-279, 1984.
- Colpo, K. D. & Negreiros-Fransozo, M. L. Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forest. *Sci. Mar.*, v. 68, n. 1, p. 139-146, 2004.
- Conde, J. E. & Diaz, H. Diseño de muestreo aleatório estratificado aplicado al estudio de poblaciones del gênero *Uca* (Brachyura, Ocypodidae). *Inv. Pesq.*, v. 49, n. 4, p. 567-579, 1985.
- Costa, T. M. Ecologia de caranguejos semiterrestres do gênero *Uca* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) de uma área de manguezal, em Ubatuba (SP). Tese de

Doutorado, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, área de concentração: Zoologia, 121p., Botucatu, 2000.

Costa, T. M. & Negreiros-Fransozo, M. L. Population biology of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical South America mangrove area: results from transect and catch-per-unit-effort techniques. *Crustaceana*, v. 75, p. 1201-1218, 2003.

Coutinho, P. N. Sugestões para o gerenciamento de estuários. *Arq. Ciênc. Mar*, v. 25, p. 77-86, 1986.

Crane, J. Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille). *Zoologica NY*, v. 43, p. 113-130, 1958.

Crane, J. Combat and its ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae) with special reference to *Uca rapax* (Smith). *Zoologica NY*, v. 52, p. 49-77, 1967.

Crane, J. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton University Press, xxiv + 736p., Princeton, 1975.

Daleo, P.; Ribeiro, P. & Iribarne, O. The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 291, p. 255-267, 2003.

Diaz, H. & Conde, J. E. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachura, Grapsidae) in a marine environment. *Bull. Mar. Sci.*, v. 45, p. 149-163, 1989.

Ellison, A. M. Macroecology of mangroves: large-scale patterns and processes in tropical coastal forests. *Trees*, v. 16, p. 181-194, 2002.

Ewa-Oboho, I. O. Substratum preference of the tropical estuarine crabs, *Uca tangeri* Eydoux (Ocypodidae) and *Ocypode cursor* Linne (Ocypodidae). *Hydrobiologia*, v. 271, p. 119-127, 1993.

- Fransozo, A.; Bertini, G. & Correa, M. O. D. Population biology and habitat utilization of the stone crab *Menippe nodifrons* in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crust. Issues*, v. 12, p. 275-281, 1999.
- Freire, G. S. S. Etude hydrologique et sedimentologique de l'estuarie du Rio Pacoti (Fortaleza – Ceará – Brésil). Tese de doutorado, Programa de Pós-graduação em Ciências da Terra, Universidade de Nantes, 209 p., Nantes, 1989.
- Freire, G. S. S. & Maia, L. P. Regime hidrodinâmico do estuário do Rio Pacoti. *Revista de Geologia*, v. 4, p. 29-32, 1991.
- Freire, G. S. S.; Maia, L. P.; Meireles, A. J. A. de & Mota, R. F. Natureza do material em suspensão do estuário do Rio Pacoti. *Revista de Geologia*, v. 4, p. 13-20, 1991.
- Frith, D. W. & Brunenmeister, S. Ecological and population studies of fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) on a mangrove shore at Phuket Island, Western Peninsular Thailand. *Crustaceana*, v. 39, n. 2, p. 157-183, 1980.
- Frusher, S. D.; Giddings, R. L. & Smith III, T. J. Distribution and abundance of Grapsid crabs (Grapsidae) in a mangrove estuary: effects of sediments characteristics, salinity, tolerance and osmoregulatory ability. *Estuaries*, v. 17, n. 3, p. 647-654, 1994.
- Geisel, J. T. Sex ratio, rate of evolution, and environmental heterogeneity. *Am. Nat.*, v. 106, p. 380-387, 1972.
- Genoni, G. P. Food limitation in salt marsh fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda, Ocypodidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 87, p. 97-110, 1985.
- Henmi, Y. Comparisons of life history traits among populations of the ocypodid crab *Macrophtalmus japonicus* in habitats with constrating food availability. *Crust. Res.*, v. 29, p. 109-120, 2000.
- Hines, A. H. Allometric constrains and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Mar. Biol.*, v. 69, p. 309-320, 1982.

- Holthuis, L. B. The crustacea decapoda of Suriname (Duth Guiana). *Zool. Verhand.*, v. 44, p. 1-296, 1959.
- Hueck, K. As Florestas da América do Sul. Polígono SA, São Paulo *apud* Lacerda, L. D. (ed.), Mangrove ecosystems: functions and management. Springer-Verlag, 292p., Berlin, 2001.
- Hughes, R. N. & Seed, R. Behavioral mechanisms of prey selection in crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v.19, p. 225-238, 1995.
- McCoy, J. D. & Jones, D. A. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Est. Coast. Shelf Mar. Sci.*, v. 6, p. 315-325, 1978.
- Jaroensutasinee, M. & Jaroensutasinee, K. Morphology, density, and sex ratio of fiddler crabs from southern Thailand (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 77, part. 5, p. 533-551, 2004.
- Jeffery, G. H.; Bassett, J.; Meridham, J. & Deney, R. C. Vogel – Análise química quantitativa. Guanabara Koogan, 351p., Rio de Janeiro, 1992.
- Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 57, p. 203-306, 1996.
- Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y. Variation in courtship rate in the fiddler crab *Uca annulipes*: is it related to male attractiveness. *Beh. Ecol.*, v. 9, n. 6, p. 605-611, 1998.
- Jennions, M. D.; Backwell, P. R. Y.; Murai, M. & Christy, J. H. Hiding behavior in fiddler crabs: how long should prey hide in response to a potential predator? *Anim. Behav.*, v. 66, p. 251-257, 2003.
- Johnson, P. T. J. Biased sex ratios in fiddler crabs (Brachyura, Ocypodidae): A review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex-specific mortality. *Crustaceana*, v. 76, p. 559-580, 2003.

- Jones, D. A. Crabs of the mangal ecosystem, p. 89-109, in Por, F. D. & Dor, I. (eds.), *Hidrobiology of the mangal*, W. Junk Publishers, 264p., Boston, 1984.
- Jones, D. S. & George, R. W. Handedness in fiddler crabs as an aid in taxonomic grouping of the genus *Uca* (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 43, n. 1, p.100-101, 1982.
- Kellmeyer, K. & Salmon, M. Hatching rhythms of *Uca thayeri* Rathbun: timing in semidiurnal and mixed tidal regimes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 260, p. 169-183, 2001.
- Koga, T.; Murai, M.; Goshima, S. & Poovachiranon, S. Underground mating in the fiddler crab *Uca tetragonon*: the association between female life history traits and male mating tactics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 248, p. 35-52, 2000.
- Lacerda, L. D. Os manguezais do Brasil, p. 185-196. in Vannuci, M. (ed.), *Os manguezais e nós. Uma síntese de percepções*. 1ª edição, Edusp, 276p., São Paulo, 1999.
- Lacerda, L. D. & Schaeffer-Novelli. Mangroves of Latin America: the need for conservation and sustainable utilization. *ISME Mangrove Newslett*, v. 5, p. 4-6, 2001 *apud* Lacerda, L. D. (ed.), *Mangrove ecosystems: functions and management*. Springer-Verlag, 292p., Berlin, 2001.
- Lacerda, L. D.; Conde, J. E.; Alarcon, C.; Alvarez-León, R.; Bacon, P. R.; D'Croze, L.; Kjerfue, B.; Polaina, J. & Vannuci, M. Mangrove ecosystems of Latin America and the Caribbean: A Summary. *International Society for Mangrove Ecosystem*, v. 2, p. 1-42, 1990.
- Lacerda, L. D.; Conde, J. E.; Kjerfe, B.; Alvarez-Leon, R.; Alarcón, C. & Polania, J. American mangroves, p. 1-62, in Lacerda, L. D. (ed.), *Mangrove ecosystems: functions and management*. Springer-Verlag, 292p., Berlin, 2001.
- Lee, S. Y. The effect of mangrove leaf litter enrichment on macrobenthic colonization of defauned sand substrates. *Est. Coast. Shelf Mar. Sci.*, v. 49, p. 703-712, 1999.

- Leme, M. H. A. & Negreiros-Fransozo, M. L. Reproductive patterns of *Aratus pisonii* (Decapoda: Grapsidae) from an estuarine area os São Paulo northern coast, Brazil. *Ver. Biol. Trop.*, v. 46, p.673-78, 1998.
- Levin, L. A. & Bridges, T. S. Pattern and diversity in reproduction and development, p. 1-48, in McEdward, L. (ed.), *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC press, 464 p., New York, 1995.
- Levinton, J. S.; Judge, M. & Kurdziel, J. Functional differences between the major and minor claws of fiddler crabs (*Uca*, family Ocypodidae, Order Decapoda, Subphylum Crustacea): A result of selection or developmental constraint. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 193, p. 147-160, 1995.
- Levinton, J. S.; Sturmbauer, C. & Christy, J. Molecular data and biogeography: resolution of the evolutionary history of a pantropical group of invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 203, p. 117-131, 1996.
- Litulo, C. Population structure and reproductive biology of the fiddler crab *Uca inversa* (Hoffman, 1874) (Brachyura: Ocypodidae). *Acta Oecol.*, in press, 2004.
- Litulo, C. Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical East Africa mangrove (Mozambique). *Est. Coast. Shelf Mar. Sci.*, v. 62, p. 283-290, 2005.
- MacIntosh, D. J. The ecology and physiology of decapods of mangrove swamps. *P Zool. Soc. Lond.*, v. 59, p. 325-341, 1989.
- Maitland, D. P. Feeding and mouthpart morphology in the semaphore crab *Heloecius cordiformis* (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *Mar. Biol.*, v. 105, p. 287-296, 1990.
- Marques, S. M. Contribuição para o conhecimento da etologia de *Uca rapax* – Crustacea, Decapoda, Ocypodidae – no ambiente natural e em condições experimentais. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Fisiologia, Universidade de São Paulo, 77p., São Paulo, 1972.

- Masunari, S. & Swiech-Ayoub, B. P. Crescimento relativo em *Uca leptodactyla* Rathbun (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Rev. Bras. Zool.* v. 20, n. 3, p. 487-491, 2003.
- McLain, D. K.; Pratt, A. E. & Berry, A. Predation by red-jointed fiddler crabs on congeners: interaction between body size and positive allometry of the sexually selected claw. *Behav. Ecol.*, v. 14, n. 5, p. 741-747, 2003.
- Melo, G. A. S. Manual de identificação dos Brachyura (Caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Ed. Plêiade, 604p. São Paulo, 1996.
- Meziane, T.; Sanabe, M. C. & Tsuchiya, M. Role of fiddler crabs of a subtropical intertidal flat on the fate of sedimentary fatty acids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 270, p. 191-201, 2002.
- Miller, D. C. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica: New York Zoological Society*, v. 46, n. 8, p. 89-101, 1961.
- Miranda, P. T. C. & Nóbrega, R. M. N. A. O que é manguezal. SEMACE, 25p., Fortaleza, 1992.
- Miranda, P. T. C.; França, M. A. M.; Coutinho, M. L. O.; Barros, F. M. & Souza, M. M. A. Composição florística e estrutural dos bosques de mangue dos Rios Ceará, Cocó e Pacoti. SEMACE, 47p., Fortaleza, 1994.
- Miranda, P. T. C.; Martins, M. L. R. & Soares, Z. M. L. Levantamento e quantificação das áreas de manguezais no Estado do Ceará (Brasil) através de sensoriamento remoto, pp. 90-94, in Anais do V Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, Natal. 1988.
- Mochel, F. R. A endofauna do manguezal. Editora da Universidade Federal do Maranhão, 121p., São Luis, 1995.
- Montague, C. L. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs (genus *Uca*) with reference to their impact on the salt marsh. *Contrib. Mar. Sci.*, v. 23, p. 25-55, 1980.

- Morais, J. O. de; Pinheiro, L. S.; Dias, C. B. & Vasconcelos, N. M. S. de. Estudo Hidrossedimentológico e Qualidade da Água na Lagoa Costeira da Encantada - Aquiraz - Ceará. *Revista de Cultura, Ciência e Tecnologia*. Sobral: UVA. v. 3, n. 2, p.143-159, 2002..
- Morgan, S. G. The timing of larval release, p. 157-192, in McEdward, L. (ed.), *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC press, 464 p., New York, 1995.
- Mounton, E. C. Jr. & Felder, D. L. Burrow distribution and population estimates for the fiddler crabs *Uca spinicarpa* and *Uca longisignalis* in a Gulf of Mexico salt marsh. *Estuaries*, v. 19, n. 1, p. 51-61, 1996.
- Mulstay, R. E. A *Uca pugnax* (Smith) male with two large claws (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 53, n. 2, 1987.
- Murai, M.; Goshima, S. & Nakasone, Y. Adaptive droving behavior observed in the fiddler crabs *Uca vocans vocans*. *Mar. Biol.*, v. 76, p. 159-164, 1983.
- Negreiros-Fransozo, M. L.; Colpo, K. D. & Costa, T. M. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. *J. Crust. Biol.*, v. 23, n. 2, p. 273-279, 2002.
- Nobbs, M. Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca* spp.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 284, p. 41-50, 2003.
- Normann, B. E. & Pennings, S. C. Fiddler crab-vegetation interactions in hypersaline habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 225, p. 53-68, 1998.
- Odum, E. *Ecologia*. Guanabara Koogan, 1ª edição, 434 p., Rio de Janeiro, 1988.
- Oliveira A. M. E. de, Irving, M. A. & Lima, H. H. Aspectos bioecológicos do Rio Pacoti, Ceará, Brasil. *Arq. Ciên. Mar.*, v. 27, p. 91-100, 1988.
- Oliveira, R. F.; McGregor, P. K.; Burford, F. R. L.; Custódio, M. R. & Latruffe, C. Functions of mudballing behavior in the European fiddler crab *Uca tangeri*. *Anim. Behav.*, v. 55, p. 1299-1309, 1998.

- Oshiro, L. M. Y. Aspectos reprodutivos do caranguejo guaia *Menippe nodifrons* Stimpson (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) da baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brazil. *Rev. Bras. Zool.*, v. 16, p. 827-834, 1999.
- Pinheiro, M. A. A. & Fransozo, A. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian coast near 23° 30'S. *J. Crust. Biol.*, v. 22, p. 416-428, 2002.
- Pratt, A. E.; McLain, D. K. & Kirschstein, K. Intrageneric predation by fiddler crabs in South Carolina. *J. Crust. Biol.*, v. 22, n. 1, p. 59-8, 2002.
- Pratt, A. E.; McLain, D. K. & Lathop, G. R. The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. *Anim. Behav.*, v. 65, n. 945-955, 2003.
- Rabalais, N. N. & Cameron, J. N. Abbreviated development of *Uca subcylindrica* (Stimpson, 1859) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.*, v. 3, p. 519-541, 1983.
- Rabalais, N. N. & Cameron, J. N. Physiological and morphological adaptations of adults *Uca subcylindrica* to semi-arid environments. *Biol. Bull.*, v. 168, p. 135-146, 1985.
- Reinsel, K. A. & Rittschof, D. Environmental regulation of foraging in the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 187, p. 269-287, 1995.
- Ribeiro, P. D.; Iribarne, O. O. & Daleo, P. The relative importance of substratum and recruitment in determining the spatial distribution of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, in press, 2004.
- Robertson, A. I. Plant-animal interactions and the structure and function of mangrove forest ecosystems. *Aust. J. Ecol.*, v. 16, p. 433-443, 1991.
- Robertson, J. R.; Bancroft, K.; Vermeer, G. & Plaiser, K. Experimental studies on the foraging behavior of the sand fiddler crab *Uca pugilator* (Bosc, 1802). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 44, p. 67-83, 1980.

- Rodriguez, G. The marine communities of Margarita Island, Venezuela. *Bull. Mar. Scien.*, v. 13, n. 2, p. 197-218, 1963.
- Rodriguez, G. *Los Crustaceos Decapodos de Venezuela*. Instituto Venezolano de Investigaciones Cientificas, 80p., Caracas, 1980.
- Rosenberg, M. S. Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *J. Crust. Biol.*, v.17, n. 1, p.52-59, 1997.
- Rosenberg, M. S. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the genus *Uca*. *J. Crust. Biol.*, v. 21, n. 3, p. 839-869, 2001.
- Rosenberg, M. S. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 75, p. 147-162, 2002.
- Salmon, M. Waving display and sound production in the courtship behavior of *Uca pugilator*, with comparisons to *U. minax* and *U. pugnax*. *Zoologica NY*, v. 50, p. 123-150, 1965.
- Salmon, M. & Hyatt, G. W. Spatial and temporal aspects of reproduction in North Carolina fiddler crabs (*Uca pugilator* Bosc). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 70, p. 21-43, 1983.
- Salmon, M. & Zucker, N. Interpreting differences in the reproductive behavior of fiddler crabs (genus *Uca*). *J. Crust. Biol.*, v. 68, p. 387-408, 1988.
- Santos, M. A. C. dos. Crustáceos decápodos do mediolitoral do estuário do Rio Paripe – Itamaracá, Pernambuco – Brasil. Tese de doutorado, Programa de Pós-graduação em Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, 137p., Recife 2001.
- Skov, M. W. & Hartnoll, R. G. Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards). *Hydrobiologia*, v. 449, p. 201-212, 2001.

- Solomon, M. E. Dinâmica de populações. Editora Pedagógica e Universitária Ltda, 78p., São Paulo, 1980.
- Spivak, E.; Gavio, M. A. & Navarro, C. E. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita lagoon. *Bull. Mar. Sci.*, v. 48, n. 3, p. 679-688, 1991.
- Sturmbauer, C.; Levinton, J. S. & Christy, J. Molecular phylogeny analysis of fiddler crabs: test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, v. 93, p. 10855-10857, 1996.
- SUDEC. Programa de avaliação de potencial dos recursos naturais e áreas do litoral cearense. Governo do Estado do Ceará, 109p., Fortaleza, 1976.
- Takeda, S. & Murai, M. Morphological and behavioural adaptations to the rocky substrate by the fiddler crab *Uca panamensis* (Stimpson, 1859): Preference for feeding substratum and feeding mechanism. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 287, p. 179-191, 2003.
- Thurman, C. L. Evaporative water loss, corporal temperature and the distribution of sympatric fiddler crabs (*Uca*) from south Texas. *Comp. Biochem. Physiol. A*, v. 119, n. 1, p. 279-286, 1985.
- Thurman II, C. L. Fiddler crabs (genus *Uca*) of eastern Mexico (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 53, n. 1, p. 95-105, 1987.
- Thurman, C. L. Osmoregulation by six species of fiddler crabs (*Uca*) from the Mississippi delta area in the northern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 291, p. 233-252, 1998.
- Trott, T. J. On the sex ratio of the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843 (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 71, n. 1, 1998.
- Valiela, I.; Babiec, D. F.; Atherton, W.; Seitzinger, S. & Krebs, C. Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). *Biol. Bull.*, v. 147, p. 652-660, 1974.

- Vannucci, M. Os manguezais e nós. Uma síntese de percepções. 2ª edição, Edusp, 244p., São Paulo, 2003.
- Vernberg, F. J. & Costlow, J. D. Jr. Handedness in fiddler crabs. *Crustaceana*, v. 1, p. 61-64, 1966a.
- Vernberg, F. J. & Costlow, J. D. Jr. Studies on the physiological variation between tropical and temperate-zone fiddler crabs of the genus *Uca*. IV. Oxygen consumption of larvae and young crabs reared in the laboratory. *Physiol. Zool.*, v. 39, p. 36-52, 1966b.
- Vernberg, F. J. & Tashian, R. E. Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. I. Thermal death limits. *Ecology*, v. 40, p. 589-593, 1959.
- Viscido, S. V. & Wetthey, D. S. Quantitative analysis of fiddler crab flock movement: evidence for 'selfish herd' behavior. *Anim. Behav.*, v. 63, p. 735-741, 2002.
- von Hagen, H. O. Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. I. Waving display. *Behaviour*, v. 83, p. 229-250, 1983.
- Warner, G. F. The occurrence and distribution of crabs in a Jamaican mangrove swamp. *J. Anim. Ecol.*, v. 38, p. 379-387, 1969.
- Warren, J. H. & Underwood, A. J. Effects of burrowing on the topography of mangrove swamps in New South Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 102, p. 223-235, 1986.
- Weaver, A. & Salmon, M. Hatching rhythms of *Uca thayeri*: Evidence for phenotypic plasticity. *J. Crust. Biol.*, v. 22, p. 429-438, 2002.
- Weissburg, M. Morphological correlates of male claw asymmetry in the fiddler crab *Uca pugnax* (Smith) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, v. 61, p. 11-20, 1991.

- Weissburg, M. Functional analysis of fiddler crab foraging: sex-specific mechanics and constraints in *Uca pugnax* (Smith). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, v. 156, p. 105-124, 1992.
- Wentworth, C. K. A scale of grade and class terms of clastic sediments. *J. Geol.*, v. 30, p. 377-392, 1922. *apud* Suguio, K. Introdução a sedimentologia. Edgard Blucher, New York, 1973.
- West, R. C. Mangrove swamps of the Pacific coast of Colômbia. *Ann. Assoc. Amer. Geogr.*, v. 46, p. 1, 1956 *Apud* Lacerda, L. D. (ed.), Mangrove ecosystems: functions and management. Springer-Verlag, 292p., Berlin, 2001.
- Williams, M. J. & Heng, P. K. Handedness in males of *Uca vocans* (Linnaeus, 1758) (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 40, p. 215-216, 1981.
- Wolf, P. L.; Shanholtzer, S. F. & Reimold, R. J. Population estimates for *Uca pugnax* (Smith, 1870) on the Duplin estuary marsh, Georgia, U.S.A. (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 29, p. 79-91, 1975.
- Yamaguchi, T. Evidence of actual copulation in the burrow in the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan, 1835) (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, v. 71, n. 5, p. 565-570, 1998.
- Yamaguchi, T. Studies on the handedness of the fiddler crab *Uca lactea*. *Biol. Bull.* v. 152, p. 424-436, 1977.
- Yamaguchi, T. The breeding period of the fiddler crab, *Uca lactea* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) in Japan. *Crustaceana*, v. 74, p. 285-293, 2001.
- Zar, J. H. Biostatistical analysis. 2ª edição, Prentice-Hall, Inc., 718p., New Jersey, 1984.
- Zucker, N. Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-building tropical fiddler crabs (genus *Uca*). *Biol. Bull.*, v.155, p. 410-424, 1978.

A very faint, light-colored map of South America is visible in the background of the page. It shows the outline of the continent and some major geographical features like rivers and coastlines.

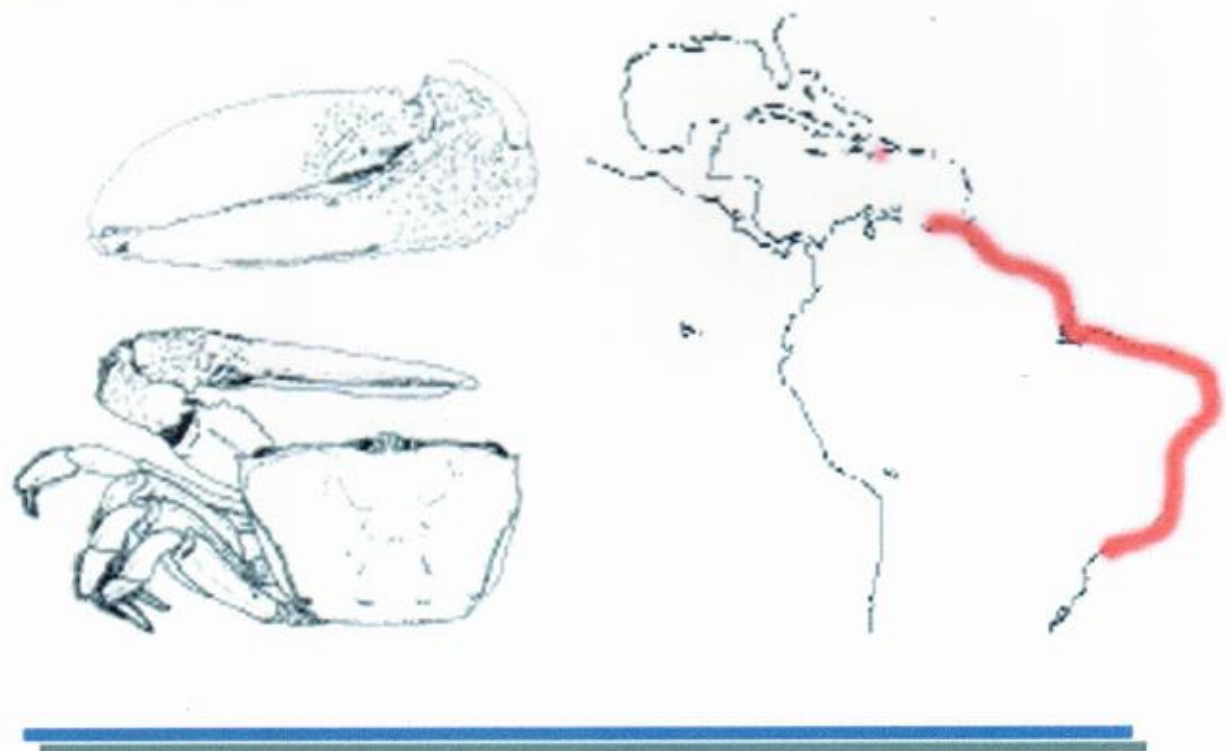
APÊNDICE

(Mapas de distribuição das espécies em estudo)

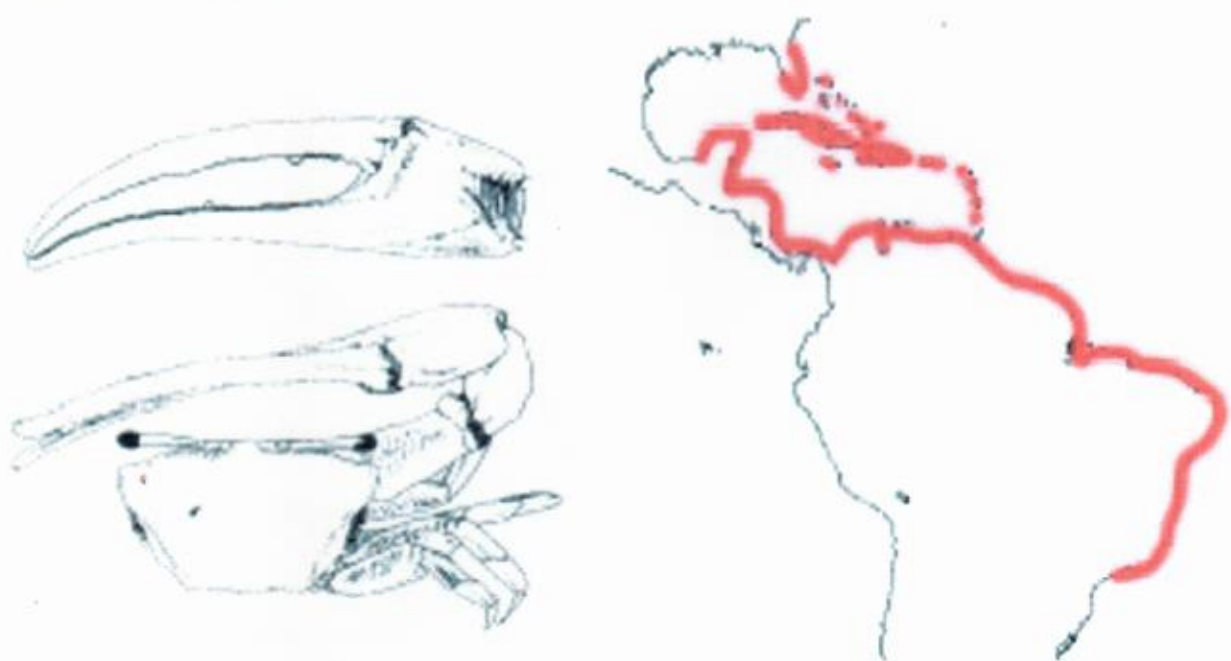
(Figuras modificadas de Melo, 1996)



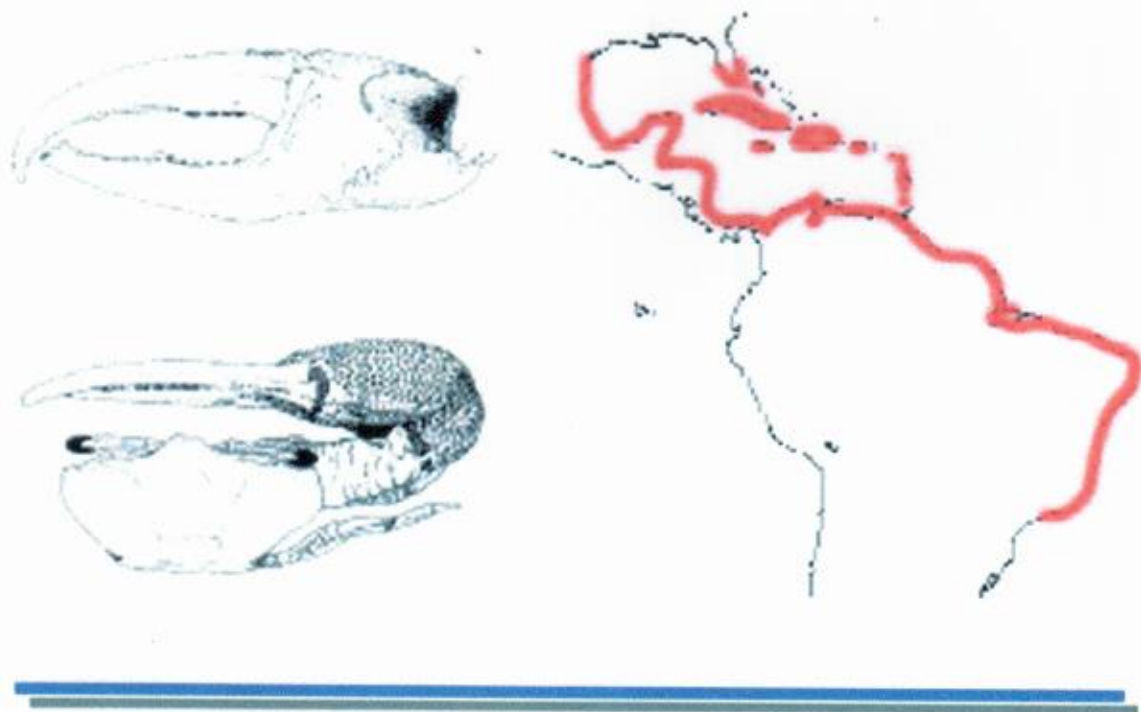
Uca maracoani



Uca Thayeri



Uca rapax



Uca leptodactyla

