

Este exemplar corresponde a ...

da tese defendida pelo(a) candidato(a)

Rosebel Cunha

Nalesso.

e aprovada pela Comissão Julgadora.

21  
83

Handwritten signature

ROSEBEL CUNHA (NALESSO) 147

COMPORTAMENTO E SELEÇÃO DE PRESAS EM *Eriphia gonagra*  
(DECAPODA, XANTHIDAE) NO COSTAO DA PRAIA DO RIO VERDE, E.E.  
JURÉIA-ITATINS, SP.

Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual  
de Campinas para a obtenção do  
título de Doutor em Ciências  
Biológicas (área de Ecologia).

Orientador: LUIZ FRANCISCO LEMBO<sup>L.</sup> (DUARTE)

CAMPINAS - 1993



## AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Pierre C. G. Montouchet, *in memoriam*, pelo incentivo e auxílio na fase inicial desse trabalho.

Ao Prof. Dr. Luiz Francisco L. Duarte, pela orientação e amizade ao longo do trabalho.

Ao Prof. Dr. Flávio A. M. dos Santos pelas longas e pacientes discussões estatísticas e pela cuidadosa análise prévia.

Ao Prof. Dr. Gustavo S. Mello, do Museu de Zoologia da USP, e às Profas. Dras. Alpina Begossi, Eloisa H. Morgado do Amaral e Fosca Pedini P. Leite pelas valiosas críticas e sugestões durante a análise prévia.

A Profa. Dra. A. Cecília Z. Amaral pelas facilidades na utilização do Laboratório de Biologia Marinha do Departamento de Zoologia - UNICAMP.

A Judite Lapa Guimarães, do Laboratório de Pescados da Faculdade de Engenharia de Alimentos - UNICAMP, pelas análises calorimétricas das presas.

Aos amigos Paulo Inácio Prado e ao Prof. Paulo de Marco Jr. pelo imprescindível auxílio estatístico.

A Profa. Claudia A. Magalhães pela maçozinha na tradução.

Aos amigos Maria Antonia, Afrânio, Sílvia, Adriano, Isabel, Eduardo, Paulo Cesar, Pira, Andrea, Gordo, Chico, aos meus irmãos Edu e Bel, à minha mãe, ao Marcelo, ao Batata, pela ajuda e companhia durante as longas e imprevisíveis viagens ao campo.

Ao pessoal da E.E. Juréia-Itatins: Cléris, Miguelzinho, Valdir e principalmente ao Malvino e Dalva pela ajuda no campo, amizade, alegrias e tristezas compartilhadas.

Ao pessoal da SEMA, em especial à Rosely Sanchez e Pasqualino, ao Carlinhos e Ana do IBAMA, pelo apoio e companhia durante as viagens.

Ao meu filho Pedro, por ter suportado as minhas instabilidades por todo esse tempo.

## INDICE

- Introdução .....	1
- Local de estudo .....	7
- Espécie estudada .....	9
- Material e Métodos .....	12
1- Estrutura da população .....	12
2- Marcação e recaptura de caranguejos .....	14
3- Observações sobre o comportamento de <i>E. gonagra</i> ....	
a) amostragem animal-focal.....	16
b) amostragem instantânea.....	16
4- Distribuição de tocas .....	17
5- Seleção de presas em laboratório .....	19
6- Seleção de presas no campo .....	21
7- Análise calorimétrica das presas principais.....	21
8- Conteúdo Estomacal .....	22
- Resultados .....	23
1- Estrutura da população .....	23
2- Marcação e recaptura de caranguejos .....	25
3- Observações sobre o comportamento de <i>E. gonagra</i> ..	31
a) amostragem animal-focal.....	31
b) amostragem instantânea.....	41
4- Distribuição de tocas .....	49
5- Seleção de presas em laboratório .....	59
6- Seleção de presas no campo .....	75
7- Análise calorimétrica das presas principais.....	79
8- Conteúdo Estomacal .....	79

- Discussão .....	82
1- Estrutura da população .....	82
2- Marcação e recaptura de caranguejos .....	85
3- Observações sobre o comportamento de <i>E. gonagra</i> ..	86
4- Distribuição de tocas .....	89
5- Seleção de presas em laboratório .....	92
6- Seleção de presas no campo .....	97
7- Análise calorimétrica das presas principais.....	101
8- Conteúdo Estomacal .....	102
- Conclusões .....	106
- Resumo .....	108
- Summary .....	110
- Referências bibliográficas .....	112
- Apêndice .....	131

## INTRODUÇÃO

Os animais, moldados pela seleção natural para maximizarem ganhos, têm um comportamento que pode ser visto como uma atividade que envolve custos e benefícios. Os métodos para medir os custos e benefícios dos diferentes comportamentos variam: para o comportamento alimentar pode ser a taxa de obtenção de alimento enquanto que para o comportamento reprodutivo, a taxa de fertilização de ovos pode ser a maneira mais apropriada (Krebs & Davies, 1987).

Os modelos de otimização têm sido extensivamente utilizados em estudos de ecologia comportamental para analisar o comportamento de forrageamento, principalmente porque alguns componentes de custo e benefício são relativamente fáceis de serem quantificados. O fato dos animais passarem a maior parte de suas vidas se alimentando, mais do que se acasalando, lutando ou sendo atacados por predadores, também torna o forrageamento fácil de ser estudado (Krebs & Davies, 1984).

A partir da publicação do livro de Ivlev (1961): "Experimental Feeding Ecology of Fishes", o interesse dos ecólogos passou da descrição dos sistemas predador-presa para o problema da seleção de presas, quando então os trabalhos passaram a prever a dieta dos predadores baseado na qualidade e quantidade das presas potenciais (Pulliam, 1974).

Os trabalhos de MacArthur & Pianka (1966) e Emlen (1966) foram os primeiros a fazerem previsões teóricas sobre a dieta ótima dos predadores. Ambos previram que as espécies de presas ocorriam em

manchas e que um predador forrageando de maneira mais "econômica" deveria escolher as manchas mais produtivas e as presas de acordo com a densidade e o tamanho das mesmas.

Posteriormente muitos autores (Schoener, 1971; MacArthur, 1972; Fulliam, 1974; Charnov, 1976; Estabrook & Dunham, 1976; Pyke *et al*, 1977; Pyke, 1984; Stephens & Krebs, 1986) tentaram explicar e prever aspectos do comportamento de forrageamento dos predadores através de modelos matemáticos. Esses modelos são equivalentes entre si e assumem que a aptidão de um predador depende da sua eficiência de forrageamento.

A teoria de forrageamento ótimo prevê que um predador deverá escolher:

- 1- qual tipo de presa comer: se cada espécie de presa possui um valor calórico e um tempo de manipulação ("handling time") associados, espera-se encontrar uma preferência alimentar sobre as espécies que sejam abundantes e ao mesmo tempo tenham alto valor calórico (Pyke *et al*, 1977).
- 2- qual mancha visitar: o predador deve selecionar as manchas mais próximas e as mais produtivas (Charnov, 1976).
- 3- quanto tempo permanecer em cada mancha: à medida que um animal permanece na mancha a quantidade de presa vai diminuindo. Assim, ele deverá deixar a mancha quando a densidade de presas na mesma diminuir até a média para o habitat. Quanto maior a distância da mancha, mais tempo o predador deverá permanecer nela para compensar o gasto energético do deslocamento (Hughes, 1980). Essa previsão é também denominada teorema do valor marginal (Charnov, 1976).

4- qual o caminho ou movimentos para se atingir a mancha: o predador deverá escolher o caminho que minimize a chance de reexplorar uma mesma área (Pyke *et al*, 1977).

Orians & Pearson (1979) propuseram também a escolha do local central de forrageamento, englobando os 4 tipos de escolhas.

Esses elementos são a base da teoria microecológica que, combinados com a distribuição da presa e do predador no tempo e no espaço, resultam nos fenômenos de predação e competição numa população, base da teoria macroecológica da dinâmica das populações (Pyke *et al*, 1977).

Muitos trabalhos confirmam as previsões da teoria de forrageamento ótimo, tanto em laboratório (Werner & Hall, 1974; Krebs *et al*, 1977; Elner & Hughes, 1978; Cassini *et al*, 1990) quanto no campo (Goss-Custard 1977a, b; Turner, 1982; Sutherland, 1982; Cuthill *et al*, 1990). Alguns autores confirmaram parcialmente essa teoria (Lacher *et al*, 1982; Pleasants, 1989), enquanto outros verificaram que fatores como o risco de predação (Grubb & Greenwald, 1982; Formanowicz & Brodie, 1988; Holbrook & Schmitt, 1988) e a variação sazonal no conteúdo energético das presas em função da reprodução (Cayford & Goss-Custard, 1990) também afetam o comportamento de forrageamento dos predadores. Stephens & Krebs (1986) fizeram uma extensa revisão, incluindo também outros trabalhos.

A teoria de forrageamento ótimo vem sofrendo modificações ao longo do tempo, que incluem outras variáveis no modelo, como o tempo de reconhecimento da presa e o aprendizado do predador (Hughes, 1979). Belovsky *et al* (1989) propuseram um modelo mais



complexo em que o predador e a presa não estão ativos durante todo o tempo, mas têm uma sobreposição parcial de atividades.

Muitos autores porém contestam a validade dessa teoria, considerando-a uma "perda de tempo" (Pierce & Ollason, 1987). Segundo eles, uma das principais premissas da teoria, a de que as presas ocorrem em manchas, não é correta, pois não existem limites distintos na distribuição das espécies de presas.

Schluter (1981) colocou que a teoria de forrageamento ótimo não consegue prever o comportamento de predadores em sistemas com múltiplas escolhas de presas, principalmente porque a energia não é o único determinante do valor de um alimento. Além disso, existem variações sazonais nas propriedades nutritivas dos alimentos que causam mudanças no comportamento de forrageamento.

Apesar das críticas, o forrageamento ótimo ainda é um assunto investigado por inúmeros autores e parece não estar ultrapassado como sugere Pyke (1984). Predadores como caranguejos têm sido alvo de inúmeras pesquisas de laboratório visando determinar os padrões de escolha de presas, uma das premissas da teoria de forrageamento ótimo. Boulding & Labarbera (1986), Davidson (1986), Sanchez-Salazar et al (1987), Navarrete & Castilla (1988), Creswell & McLay (1990) e Eggleston (1990), entre outros, mostraram que, em geral, os caranguejos selecionam as presas que provêm maior retorno energético por tempo de manipulação.

A predação seletiva de caranguejos sobre moluscos influencia a estrutura das populações de presas, causando distribuições bimodais no tamanho da população da presa preferida (Griffiths & Seiderer, 1980; Navarrete & Castilla, 1988), ou restringindo-as à

locais onde os decápodos não têm acesso (Mackenzie, 1977; Griffiths & Seiderer, 1980; Seed, 1980). Nas Ilhas Britânicas, o mexilhão *Mytilus edulis* L. e o gastrópodo *Mucella lapillus* L. são ausentes em algumas praias devido à predação por caranguejos (Kitching et al, 1959; Ebling et al, 1964; Muntz et al, 1965; Seed, 1968), sendo abundantes em outros locais.

A predação por caranguejos é uma força seletiva poderosa que controla a forma e a distribuição de *Littorina Férussac* (Heller, 1975; Elnor & Raffaelli, 1980; Johannesson, 1986), a coloração de conchas em *Donax faba* Gmelin (Smith, 1975) e a forma da concha de *Thais haemastoma* (L.) (Palmer, 1985; Magalhães, 1988). A predação de moluscos influencia também o desenho e a força das quelas dos decápodos. Essa coevolução entre caranguejos e moluscos varia latitudinalmente, sendo mais comum nas espécies tropicais (Vermeij, 1977; Abele et al, 1981; Bertness & Cunningham, 1981).

Vermeij (1974; 1976; 1977); Bertness & Cunningham (1981) e Bertness et al (1981) verificaram que muitas presas apresentam características que são adaptações contra predação por caranguejos, como por exemplo concha externa fortemente esculpida, aberturas alongadas ou denteadas, poucas espirais, etc. Essas características são mais comuns em espécies tropicais do que nas de regiões temperadas.

No costão rochoso do estuário do Rio Verde, na Estação Ecológica de Juréia-Itatins, litoral sul do Estado de São Paulo, ocorrem várias espécies de caranguejos. Dentre elas destaca-se *Eriphia gonagra* (Fabricius) que se alimenta de mexilhões, cracas e poliquetos construtores de recifes, espécies dominantes

fisionomicamente que recobrem praticamente todas as pedras. Assim, *E. gonagra* deve ter um papel importante na estruturação da comunidade entre marés, removendo os competidores dominantes e abrindo pequenas manchas no costão (Nalesso et al, no prelo).

Esse trabalho teve como objetivo a análise do comportamento de *Eriphia gonagra*, principalmente os aspectos relacionados à procura e seleção de presas (forrageamento) bem como os fatores bióticos e abióticos envolvidos no forrageamento.

## LOCAL DE ESTUDO:

O costão do Rio Verde localiza-se ao sul da Praia do Rio Verde, na Estação Ecológica de Juréia-Itatins (Latitude  $24^{\circ} 18'$  a  $24^{\circ} 36'$  S e longitude de  $47^{\circ} 00'$  a  $47^{\circ} 30'$  W), no litoral sul do Estado de São Paulo (Figura 1).

A Praia do Rio Verde é uma praia aberta que recebe impacto direto de ondas; a arrebentação é muito forte (principalmente nos meses de inverno), a areia é grossa e a declividade é abrupta. O acúmulo de matéria orgânica é pequeno, restrito a alguns pontos mais abrigados como a desembocadura do Rio Verde. Este é classificado como um estuário de águas claras (Por, 1986), com uma fauna bentônica extremamente pobre devido à flutuação extrema na salinidade (Por et al, 1982). No costão rochoso porém, a variação de salinidade é menor, não sendo inferior a 25 ‰ mesmo na estação chuvosa (Nalesso, 1988).

O costão rochoso, composto de afloramentos pré-cambrianos, cristalofilianos, gnaisses e migmatitos (Cortesão et al, 1989), dispostos em camadas, fornecem abrigo a inúmeras espécies de invertebrados marinhos. A comunidade deste costão tem sido bastante estudada nos últimos anos (Nalesso, 1988; Duarte, 1990; Guerrazzi, 1991).

O nível médio da região entre marés até a franja do infralitoral é dominado pelo poliqueto colonial *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg, que agrega grãos de areia, formando os "recifes de areia" que recobrem praticamente todas as pedras, unindo-as e formando grandes blocos. *Phragmatopoma lapidosa* oferece abrigo a

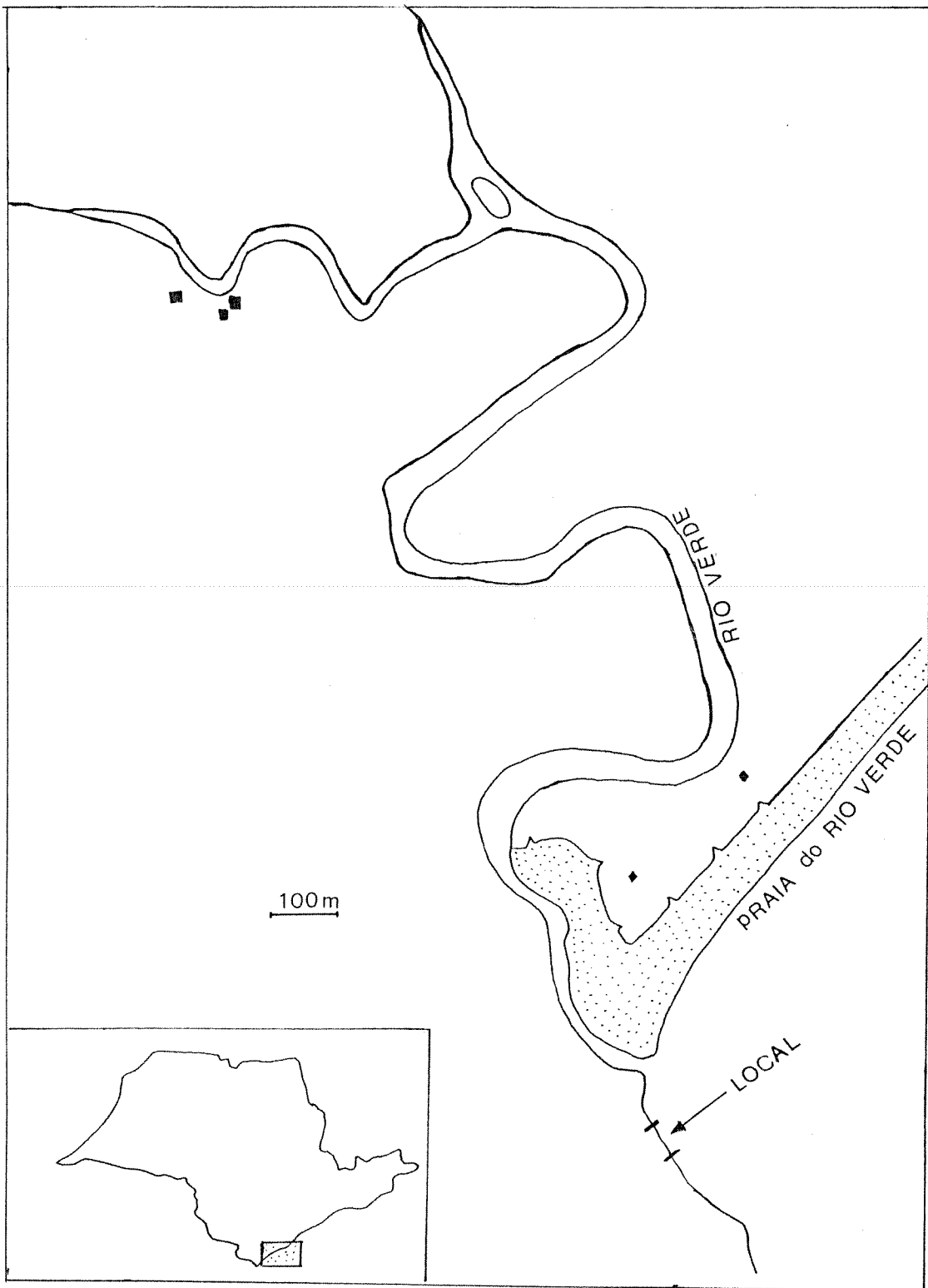


Figura 1: Localização geográfica do costão da Praia do Rio Verde, E.E. de Juréia-Itatins, SP. Latitude:  $24^{\circ} 18'$  a  $24^{\circ} 36'$  S; Longitude:  $47^{\circ} 00'$  a  $47^{\circ} 30'$  W.

um grande número de espécies, incluindo *Eriphia gonagra*. Porém a monopolização do espaço, impede o crescimento de outros organismos sésseis como mexilhões, algas, cracas, etc.

Periodicamente, quando essas colônias estão muito grandes e as arrebentações são muito fortes (as chamadas ressacas, bastante comuns no inverno), ocorrem quebras e desmoronamentos, ficando as superfícies das rochas novamente expostas. Esses espaços abertos são rapidamente recobertos por cracas, mexilhões e algas, que os recolonizam dando início ao processo de sucessão (Nalesso, 1988). O forte batimento de ondas limita a biota àqueles organismos que possuem mecanismos de fixação muito eficientes, e assim conseguem sobreviver à arrebentação sem serem arrancados das pedras.

Os animais que não possuem mecanismos de fixação vivem abrigados entre os mexilhões *Perna perna* (L.), entre algas, e principalmente entre os tubos do poliqueto *P. lapidosa*, que pode ser considerada uma espécie chave nesse ecossistema ("key species") porque aumenta a heterogeneidade espacial, no sentido proposto por MacArthur (1972), fornecendo abrigo e refúgio para inúmeras espécies de invertebrados.

As espécies de crustáceos decápodos do costão do Rio Verde ocorrem de modo que quase não há sobreposição espacial e/ou alimentar entre elas. Assim, *Geograpsus lividus* (H. Milne Edwards), uma espécie de Grapsidae, utiliza várias presas em comum com *E. gonagra*, porém ocorre principalmente no médio litoral superior e supralitoral, abrigada em fendas de rochas, em densidade menor que esse último. *Pachygrapsus transversus* (Gibbes), outra espécie de Grapsidae, coocorre com *E. gonagra* do

médio litoral superior até o médio litoral inferior, em alta densidade, porém é uma espécie herbívora, forrageando nas microalgas que crescem sobre as pedras, mexilhões, etc. No médio litoral inferior e infralitoral ocorre uma outra espécie de Xanthidae, em baixa densidade: *Menippe nodifrons* Stimpson, que vive sob rochas. As outras espécies são raras e vivem todo o tempo abrigadas dentro do poliqueto: *Panopeus herbstii* H. Milne Edwards, *Petrolisthes armatus* (Gibbes) e uma espécie de Alpheidae não identificada (Nalesso et al, no prelo).

#### ESPÉCIE ESTUDADA

A família Xanthidae, com mais de 130 gêneros e 1000 espécies, é representada no Brasil por 37 espécies. O gênero *Eriphia* Latreille possui somente uma espécie no Brasil: *Eriphia gonagra*, que se distribui por todo o Oceano Atlântico ocidental, ocorrendo do leste dos Estados Unidos da América até a Patagônia (Fransozo, 1982).

Essa espécie é facilmente identificada pelo colorido da carapaça, mesclada em tons de amarelo, cinza, marrom e branco, embora os indivíduos maiores apresentem-na num tom mais arroxeado e menos colorido. As quelas são assimétricas, em geral com a direita maior que a esquerda (heteroquela), com palmas cobertas com tubérculos grandes e arredondados, dátilos variando de vermelho a marrom. A quela maior apresenta um grande dente

molariforme na base do dedo móvel, usado na abertura de conchas de moluscos. A quela maior é utilizada para quebrar a concha dos moluscos enquanto a menor para retirar pedaços de carne, levando-os até os maxilípedes e daí para a boca. Pequenos pedaços de concha quebrada com carne também são levados para os maxilípedes, que retiram pedaços de carne (Elner, 1978).

Alguns indivíduos apresentam quela esquerda maior, em geral devido à autotomia da quela direita em interações agonísticas ou predação parcial (Vermeij, 1982), embora alguns autores sugeriram que essa característica possa ser geneticamente determinada (Vannini & Gherardi, 1988). Como em outros decápodos, os indivíduos apresentam autotomia também nas outras patas quando perturbados.

Ao contrário de outros Xanthidae que vivem na lama ou sob pedras, *E. gonagra* passa a maior parte da sua vida em tocas ou fendas em substratos duros. São habitantes comuns da região entre marés, em recifes de sabelariídeos como *P. lapidosa* (Narchi & Rodrigues, 1965; Souza, 1989) e *Sabellaria nanella* Chamberlin (Fausto-Filho & Furtado, 1970), como as outras espécies do gênero (Rivosecchi, 1961).

No costão rochoso do Rio Verde, é muito rara a presença de aves marinhas como gaivotas, atobás e fragatas, que seriam os predadores aéreos potenciais de *E. gonagra*, embora Monteiro-Filho (com. pessoal) tenha observado uma espécie de gavião, *Milvago chimachima*, predando caranguejos de costão rochoso em Cananéia, distante alguns quilômetros dali.



Segundo os pescadores do local, o guaiá-pintado, nome popular dessa espécie, é predado por peixes como sargo, miragaia e garoupa, que vivem no costão rochoso e invadem a faixa entre marés nos períodos de maré alta. Eventualmente, o guaiá-pintado é utilizado como isca para capturar esses peixes.

Caranguejos do gênero *Eriphia* são predadores fortes e oportunistas e o seu papel em costões rochosos é muito importante (Rossi & Parisi, 1973). São extremamente agressivos e solitários (Bertness & Cunningham, 1981) e, como outros decápodos, não são predadores visuais, localizando as presas através de quimio-receptores nas antênulas (Pearson & Olla, 1977). As pontas dos dátilos também funcionam como quimiorreceptores sendo, entretanto, menos sensíveis (Zimmer-Faust, 1989).

## MATERIAL E MÉTODOS

No costão do Rio Verde foi escolhida uma faixa de 60 metros de comprimento, um pouco mais abrigada, com blocos de pedra menores e com densidade maior do poliqueto construtor de recifes, levando-se em conta, também, a segurança do trabalho no local.

### 1- Estrutura da população:

A distribuição de tamanho dos caranguejos na população, a proporção de machos e fêmeas, a época de reprodução e algumas medidas alométricas relacionadas à seleção de presas, como a largura da carapaça e a altura da palma das quelas (Boulding & Labarbera, 1986), foram observadas no período de abril de 1989 a março de 1990.

A ocorrência de indivíduos com a quela esquerda maior também foi verificada, pois esta característica poderia ser um indicio de agressões intraespecíficas. A frequência de caranguejos com quela esquerda maior foi comparada entre os sexos, a fim de se avaliar a hipótese dos machos serem mais agressivos do que as fêmeas, e entre as classes de tamanho, verificando-se assim se os indivíduos maiores são mais agressivos que os menores.

Os caranguejos foram medidos com paquímetro (com precisão de 0.1mm), em relação à largura da carapaça e altura da palma direita e esquerda (Figura 2); verificou-se também o sexo dos indivíduos, anotando-se a presença de ovos no caso das fêmeas.

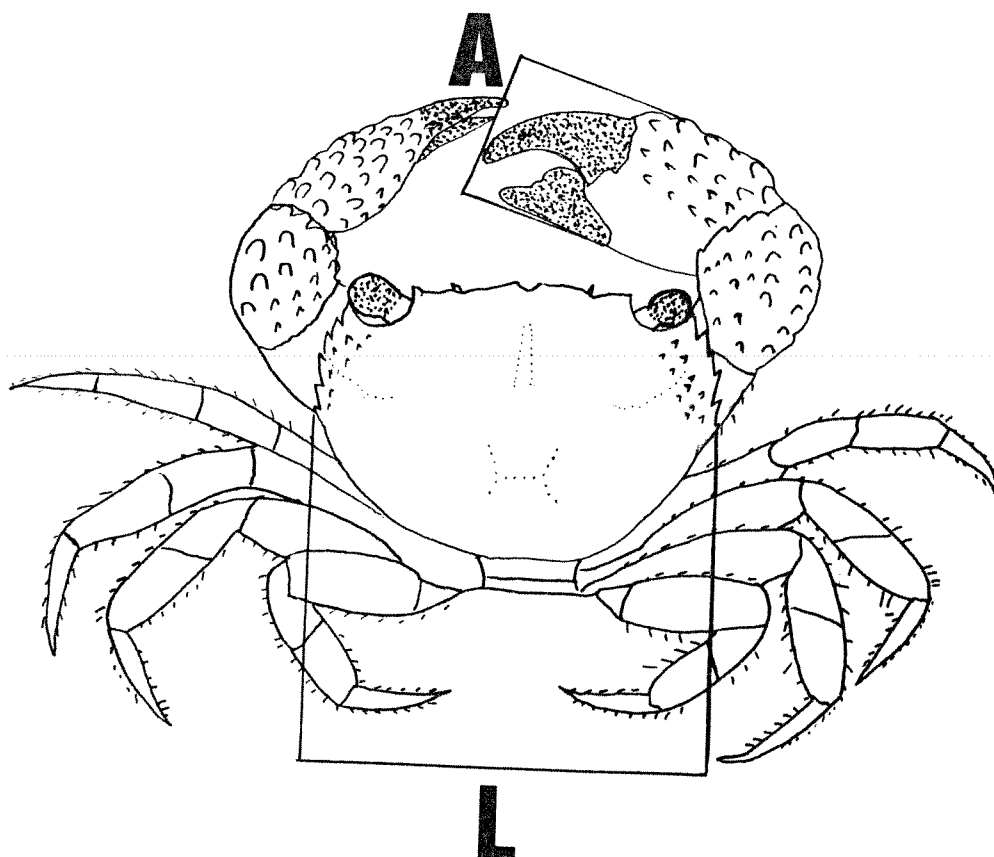


Figura 2: Medidas utilizadas nos indivíduos de *Eriphia gonagra*.

L = largura da carapaça

A = altura da palma

Com essas medidas fez-se uma regressão linear simples entre a largura da carapaça e a altura das palmas, nos dois sexos. Os indivíduos foram agrupados em classes de tamanho, a partir de 15mm, em intervalos de 5mm, divididos entre os sexos e também entre os tamanhos das quelas. Os machos e fêmeas com a quela esquerda maior foram comparados através do teste t-Student. As classes de tamanhos entre os indivíduos com a quela esquerda maior foram comparadas entre si, através do teste de chi-quadrado.

## 2- Marcação e recaptura de caranguejos:

A fim de se estimar o raio de ação dos caranguejos, o tempo de utilização das tocas e o número de indivíduos ativos em cada período de maré, foram marcados 150 caranguejos nos períodos de 27 a 31/1/90 e 8 a 10/2/90. O acompanhamento dos indivíduos foi feito durante os dias 11 a 14/2, 22 a 28/2 e 7 a 12/3/90, nos períodos de maré baixa diurnos e noturnos. Os caranguejos tiveram uma etiqueta plástica colada com "Superbonder" na região gástrica da carapaça (Figura 3). O local ou, mais frequentemente, a toca onde o indivíduo foi capturado foram marcados com etiquetas metálicas numeradas em baixo relevo, presas com U de arame enterrados no recife de areia, entre fendas nas pedras ou no banco de mexilhões.



Figura 3: Indivíduo de *Eriphia gonagra* marcado com etiqueta plástica no costão da Praia do Rio Verde.

### 3- Observações sobre o comportamento de *Eriphia gonagra* no campo:

a) amostragem animal-focal: com o auxílio de um binóculo 7 x 35, durante os períodos de maré baixa, foram acompanhados indivíduos tomados ao acaso, a uma distância mínima de 10 metros, utilizando-se o método de acompanhamento do tipo animal-focal, segundo Altmann (1974). Cada caranguejo foi observado por um período de tempo variável, dependendo da disponibilidade de luz (no caso das marés vespertinas), da altura da maré, do comportamento dos indivíduos, etc.

O tamanho dos caranguejos foi estimado, baseando-se na largura da carapaça, em pequenos (de 15 a 25 mm), médios (de 25 a 35mm) e grandes (acima de 35mm). Os comportamentos observados e o tempo que o animal executava cada um deles foi anotado. A somatória do tempo para cada comportamento em relação ao tempo total de observação do indivíduo foi comparada através do teste de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1982).

b) amostragem instantânea: durante os experimentos de marcação e recaptura, registrou-se também a atividade instantânea de cada indivíduo (o comportamento ou atividade do indivíduo no momento da amostragem), tanto nos indivíduos marcados quanto nos não marcados. A amostragem foi realizada percorrendo o trecho de costão estudado e procurando ativamente os indivíduos. À noite, foram utilizadas duas lanternas, uma de testa para as anotações e outra de mão para a procura dos indivíduos, ambas com celofane vermelho para diminuir a perturbação causada pela luz.

#### 4- Distribuição de tocas:

A fim de se verificar o tipo de distribuição das tocas (ao acaso, agrupadas ou regulares), foram sorteadas duas pedras para cada 20 metros de costão rochoso (do total de 60 metros estudados), sendo uma pedra mais exposta e outra mais abrigada, totalizando 6 pedras. Durante 3 períodos de maré baixa (2 noturnas e 1 diurna), foram marcadas com etiqueta plástica numerada e arame, todas as tocas ocupadas por *E. gonagra* localizadas na superfície horizontal de cada pedra, estimando-se o tamanho dos caranguejos ocupantes.

Uma viga de madeira de 160 cm, graduada a cada 5 cm, foi colocada no sentido norte-sul, dividindo a pedra ao meio, obtendo-se assim o seu comprimento; o mesmo foi feito no sentido leste-oeste para se obter a sua largura. Da intersecção do comprimento com a largura obteve-se o ponto central da pedra, a partir do qual foram tomadas, em média, 20 radiais até o contorno da mesma. Dessa forma pode-se estimar a área e o perímetro de cada pedra.

A madeira graduada foi então colocada no comprimento da pedra, passando pelo ponto central. A distância de cada toca ocupada até a régua, em linha reta, foi medida, anotando-se também a numeração da régua e o lado onde a toca se encontrava. Por exemplo: a toca número 80, com um caranguejo médio, estava a 30 cm do ponto 4 da régua (que corresponde a 40 cm) no lado direito da pedra (lado leste).

As medidas da pedra e as distâncias das tocas foram plotadas em papel milimetrado, obtendo-se um perfil das pedras e tocas, estimando-se assim a distância entre os vizinhos mais próximos. Essas distâncias foram analisadas pelos testes de Clark & Evans e também pela sua modificação proposta por Donnelly, Thompson e de aderência de Campbell (Krebs, 1989). Cada um dos testes possui uma particularidade, por isso os resultados das análises foram comparados entre as pedras.

No teste de Clark & Evans, quando  $r=1$ , o padrão espacial de distribuição das tocas é ao acaso, se  $r=0$ , a distribuição é agrupada e se o valor de  $r$  for próximo de 2.15 a distribuição é regular. Quando a faixa limítrofe não foi incluída, Krebs (1989) sugere o método proposto por Donnelly (1978 *apud* Krebs, 1989), que é uma modificação do primeiro teste. O teste de Thompson utiliza uma distribuição chi-quadrado para avaliar a hipótese nula de distribuição das tocas ao acaso. O teste de aderência de Campbell também utiliza uma distribuição chi-quadrado para comparar as classes de frequências esperadas e observadas das distâncias entre as tocas.

Além desses, utilizou-se também um teste t-Student para comparar as distâncias entre os indivíduos nas pedras abrigadas e expostas, bem como uma ANOVA para comparar as distâncias entre os caranguejos pequenos, médios e grandes.



#### 5- Seleção de presas em laboratório:

A seleção de presas em laboratório foi avaliada coletando-se os caranguejos manualmente no costão rochoso do estuário do Rio Verde, mantendo-os em aquários individuais, com água do mar a 34‰, em temperatura ambiente de 16 a 22° C, no laboratório de Biologia Marinha do Departamento de Zoologia, UNICAMP.

Ambos os sexos foram utilizados, por não apresentarem diferenças morfológicas nas quelas (obs. pess.), subdivididos em três classes de tamanhos, de acordo com a largura da carapaça: pequenos (até 25 mm), médios (até 35mm) e grandes (acima de 35mm). Os mexilhões *Perna perna* utilizados como presas também foram subdivididos em classes de tamanho, de acordo com o comprimento da concha (do umbo até a margem posterior) em: pequenos (de 12 a 18 mm), médios (de 22 a 28 mm) e grandes (de 32 a 38 mm). A outra espécie de mexilhão utilizada: *Brachidontes solisianus* (d'Orbigny), não foi subdividida em classes de tamanho, devido à pequena variação de tamanho dos indivíduos (de 10 a 15 mm), assim como as cracas *Chthamalus bisinuatus* Pilsbry, que variaram de 1 a 3 mm de diâmetro opercular.

Os caranguejos eram mantidos sem alimentação durante 2 dias antes do início dos experimentos. Esses experimentos foram realizados em três etapas:

1- Numa primeira etapa, verificou-se quais os tamanhos de presas escolhidas, em quantidades irrestritas. Durante 12 dias, 2 caranguejos pequenos, 4 médios e 10 grandes, foram colocados

individualmente junto a mexilhões *Perna perna* nas seguintes proporções: 8 mexilhões pequenos, 4 médios e 2 grandes. As presas ingeridas eram quantificadas e repostas diariamente, mantendo-se a densidade de mexilhões constante. O número de presas foi inversamente proporcional ao tamanho a fim de se manter a mesma proporção de biomassa.

2- Numa segunda etapa, foi avaliada a escolha de tamanho de presas em quantidades restritas. Durante 8 dias, 2 caranguejos pequenos, 5 médios e 3 grandes foram colocados individualmente junto a mexilhões *Perna perna*, nas mesmas proporções do experimento anterior. As presas ingeridas eram quantificadas diariamente, porém não eram repostas, a fim de se determinar o "ranking" de tamanhos preferidos.

3- Por último, foi determinada a escolha entre espécies de presas, em quantidades irrestritas. Durante 4 dias, 2 caranguejos pequenos, 4 médios e 1 grande foram colocados individualmente junto a mexilhões *Perna perna* (nas mesmas proporções dos experimentos anteriores), 20 mexilhões *B. solisianus* e 20 cracas *C. bisinuatus*. As presas ingeridas eram quantificadas e repostas diariamente, mantendo-se constante a densidade de presas.

O número de caranguejos utilizados variou entre os experimentos, em função da disponibilidade de animais para os testes e também devido à recusa de alguns indivíduos em se alimentar.

Os restos de conchas de *P. perna* e *B. solisianus* predados por caranguejos grandes, foram ordenados por tamanho do mexilhão e pela região da concha aberta. Dessa forma, pode-se ter uma avaliação da técnica empregada pelo caranguejo para abrir a concha, seguindo a terminologia proposta por Elner (1978) e Davidson (1986).

#### 6- Seleção de presas no campo:

Durante os períodos de amostragens *ad libitum* e nos registros de atividade instantânea foram surpreendidos vários caranguejos com presas. Em algumas ocasiões foi possível medir o tamanho da presa, em outras este foi estimado baseando-se nos restos de concha. Em muitos casos, as presas haviam sido recém-retiradas do substrato, tendo-se então uma avaliação real da escolha do tamanho e tipo de presa, frente às outras opções de presas.

Em alguns casos foi possível estimar o tempo de manipulação da presa, porém a maior parte dos indivíduos foge ou pára de se alimentar quando iluminados pela lanterna, voltando a se alimentar quando no escuro.

#### 7- Análise calorimétrica das presas principais:

O valor calórico de algumas presas utilizadas por *E. gonagra* foi determinado no Laboratório de Pescados da Faculdade de Engenharia de Alimentos da UNICAMP. Foram determinadas as quantidades de lipídios, proteínas, carboidratos e cinzas em 10

gramas de peso fresco de cada tipo de presa. Através da composição centesimal de cada presa, foi obtido o valor calórico segundo os valores propostos por Gava (1979).

#### B- Conteúdo estomacal:

Cerca de 20 caranguejos foram coletados e colocados em formaldeído a 10%, trazidos ao laboratório do Depto de Zoologia da UNICAMP, onde tiveram os seus estômagos retirados. O conteúdo estomacal de cada indivíduo foi analisado qualitativamente, em lupa e/ou microscópio óptico identificando-se os vestígios como conchas, bisso, cerdas, etc.

## RESULTADOS

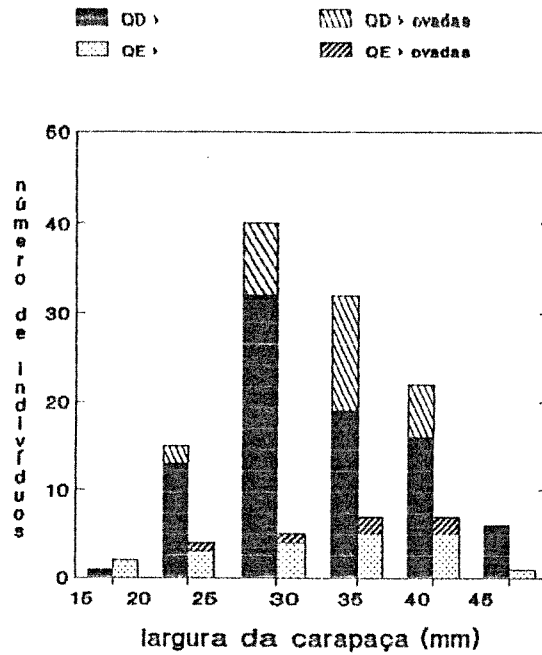
## 1- Estrutura da população:

Foram amostrados 269 indivíduos, sendo 148 fêmeas e 121 machos. A figura 4 mostra a distribuição de tamanho dos caranguejos, divididos entre os que apresentavam quela direita maior e aqueles com a esquerda maior. Nessa análise, foram excluídos 6 fêmeas e 5 machos que não possuíam uma das quelas, representando 4% da população.

Os menores indivíduos capturados entre os machos apresentaram 17.5 mm de largura de carapaça e entre as fêmeas 19.0mm. Os machos apresentaram um tamanho máximo de 48 mm contra 43 mm nas fêmeas. Foram observadas e/ou coletadas fêmeas ovadas durante todo o ano; a menor delas tinha 23.5 mm de largura de carapaça. O número de fêmeas ovadas foi maior na classe tamanho de 30-35mm de carapaça (41%).

Entre os indivíduos machos, 27.6% tinham a quela esquerda maior; entre as fêmeas, 18.3%. Essa diferença, quando comparada entre as classes de tamanhos nos dois sexos, não apresenta diferenças significativas ( $t= 0.47$ ; g.l.= 11;  $P > 0.05$ ). Também não foram significativas as diferenças encontradas entre as classes de tamanho dos indivíduos com a quela esquerda maior, indicando que quela esquerda maior ocorre tanto em indivíduos jovens quanto nos maiores, em ambos os sexos (entre os machos:  $\chi^2= 0.11$ ; g.l.= 7;  $P > 0.05$ ; entre as fêmeas:  $\chi^2= 0.05$ ; g.l.= 6;

## fêmeas



24

## machos

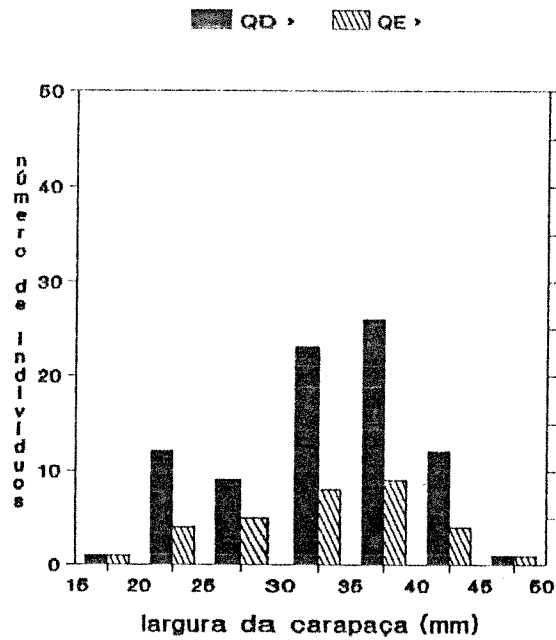


Figura 4: Distribuição de tamanho dos caranguejos *Eriphia gonagra* coletados no costão rochoso do estuário do Rio Verde, E.E. Juréia-Itatins, SP, com relação ao tamanho das quelas direita e esquerda, além das fêmeas ovadas.

$P > 0.05$ ). O número de fêmeas foi maior que o de machos ( $t = -4.45$ ; g.l. = 12;  $P < 0.05$ ).

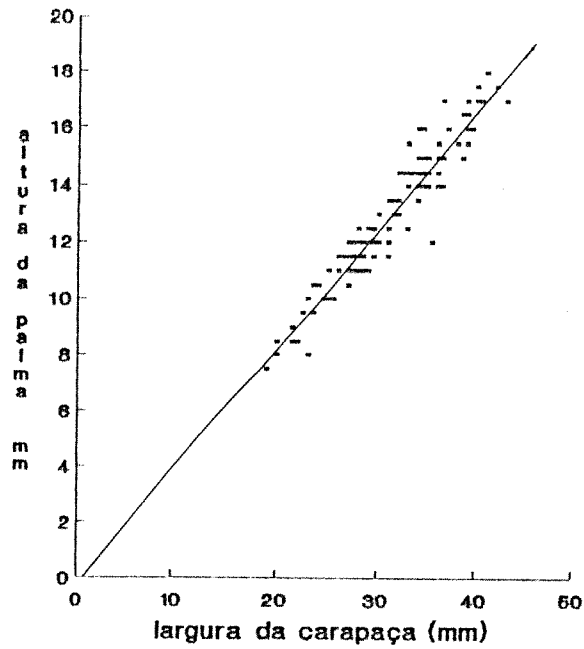
As regressões entre a largura da carapaça e a espessura das quelas revelaram uma alometria positiva em todos os casos analisados (Figuras 5, 6, 7 e 8). A reta de regressão da quela esquerda maior nas fêmeas não difere significativamente daquelas com a direita maior, tanto nas inclinações quanto nos interceptos (ANCOVA:  $F(1; 138) = 0.23$ ;  $P > 0.05$  e ANCOVA:  $F(1; 139) = 2.36$ ;  $P > 0.05$  respectivamente). Entre os machos, não houve diferença significativa nas inclinações (ANCOVA:  $F(1; 112) = 0.33$ ;  $P > 0.05$ ), embora os interceptos tenham sido diferentes (ANCOVA:  $F(1; 113) = 18.75$ ;  $P < 0.05$ ).

## 2- Marcação e recaptura de caranguejos:

Dos 150 caranguejos marcados, 57 foram recuperados, sendo que desses, 23 foram vistos ao menos uma vez na mesma toca (Tabela I). Infelizmente muitas etiquetas marcando as tocas foram perdidas devido ao crescimento extremamente rápido do recife de *Phragmatopoma lapidosa* que, em questão de poucos dias, recobria totalmente a placa com o número, perdendo-se a identificação exata da toca. Além disso, algumas etiquetas foram perdidas pela ação de ondas ou má fixação. Assim, muitos indivíduos registrados na Tabela I como sendo do mesmo ponto, poderiam estar perto da toca.

Somente 1 indivíduo foi recuperado a mais de 10 metros do local onde fora marcado. Os outros, quando não estavam na mesma

## quela direita



26

## quela esquerda

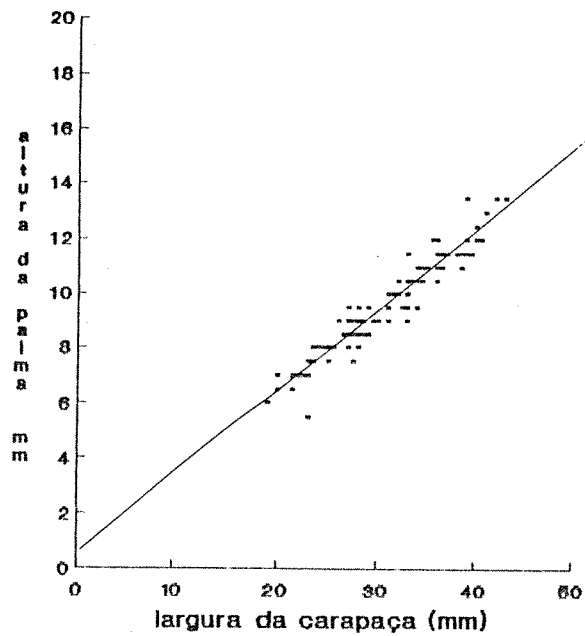


Figura 5: Altura das palmas direita e esquerda em função da largura da carapaça de fêmeas de *Eriphia gonagra* com queda direita maior, coletados no costão rochoso do Rio Verde

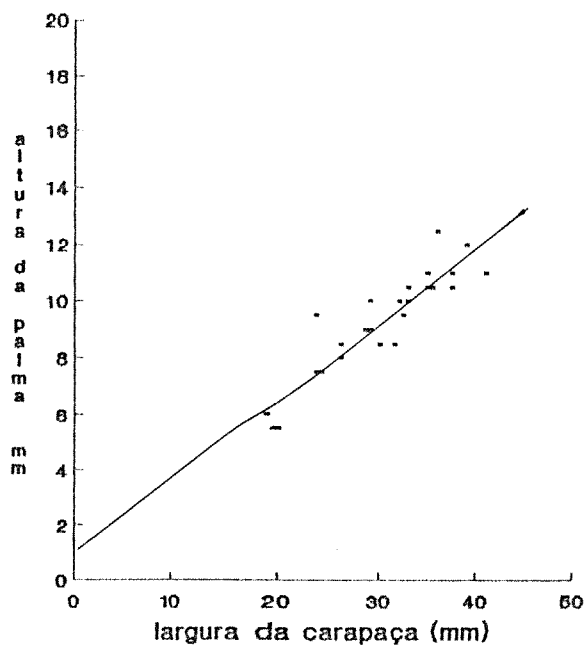
Quela direita:  $y = -0.35 + 0.43x$ ;  $r^2 = 0.92$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 116$

Quela esquerda:  $y = 0.53 + 0.3x$ ;  $r^2 = 0.92$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 116$



## quela direita

27



## quela esquerda

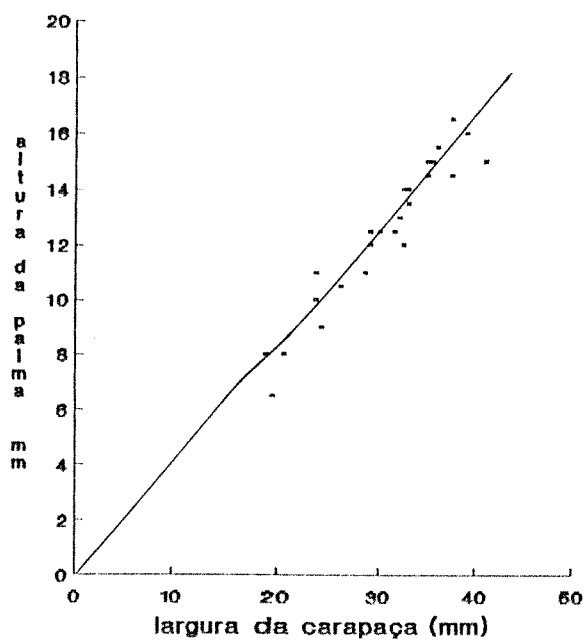
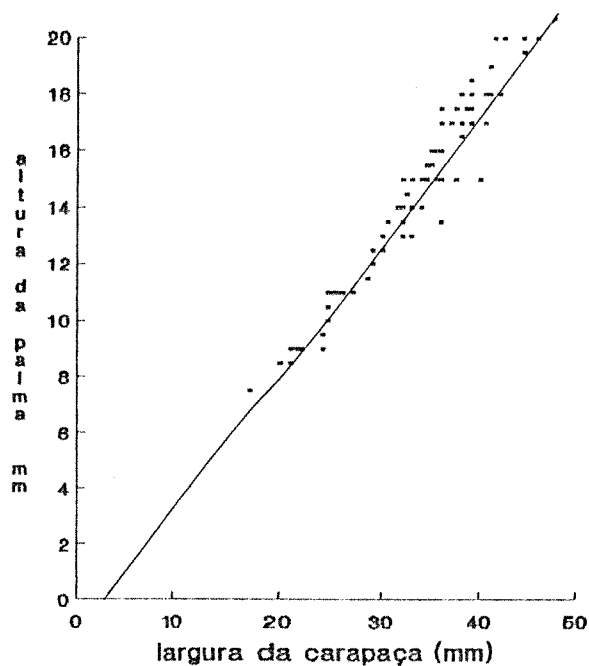


Figura 6: Altura das palmas direita e esquerda em função da largura da carapaça de fêmeas de *Eriphia gonagra* com queda esquerda maior, coletados no costão rochoso do Rio Verde.

Quela direita:  $y = 1.1 + 0.27x$ ;  $r^2 = 0.82$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 26$

Quela esquerda:  $y = -0.2 + 0.42x$ ;  $r^2 = 0.92$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 26$

### quela direita



### quela esquerda

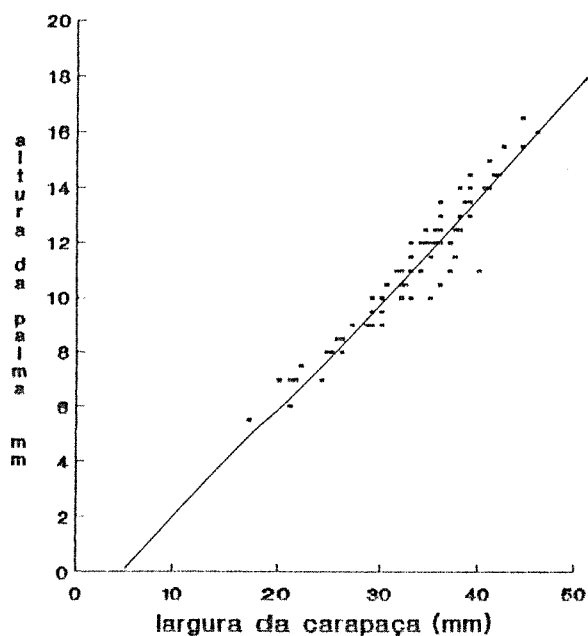
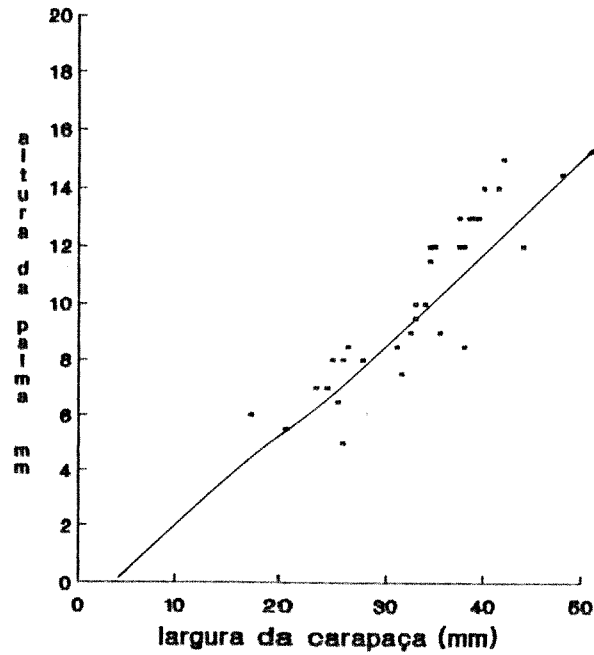


Figura 7: Altura das palmas direita e esquerda em função da largura da carapaça de machos de *Eriphia gonagra* com quela direita maior, coletados no costão rochoso do Rio Verde.  
 Quela direita:  $y = -1.4 + 0.48x$ ;  $r^2 = 0.95$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 84$   
 Quela esquerda:  $y = -1.4 + 0.37x$ ;  $r^2 = 0.92$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 84$

## quela direita



29

## quela esquerda

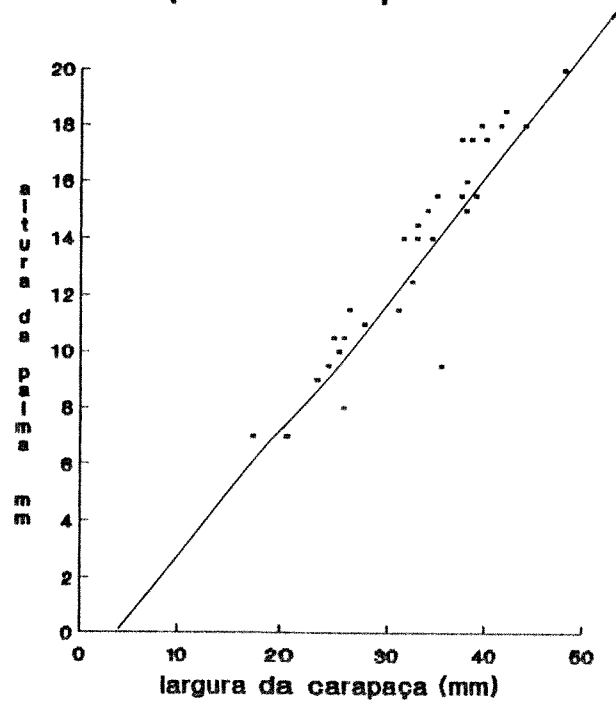


Figura 8: Altura das palmas direita e esquerda em função da largura da carapaça de machos de *Eriphia gonagra* com quela esquerda maior, coletados no costão rochoso do Rio Verde.

Quela direita:  $y = -1.4 + 0.35x$ ;  $r^2 = 0.80$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 32$

Quela esquerda:  $y = -1.7 + 0.46x$ ;  $r^2 = 0.87$ ;  $p < 0.001$ ;  $N = 32$

Tabela I: Número de indivíduos de *Eriphia gonagra* marcados e recapturados, e número de dias consecutivos de recaptura

número de re-capturas	número de indivíduos				número de períodos consecutivos fora da toca
	na mes- ma toca	no mes- mo pon- to	em ambos	em outro ponto	
1	3	20	-	1	-
2	2	12	6	-	2; 2; 2; 2; 2; 2; 2
3	1	2	2	-	2; 2
4	-	-	3	-	2
5	-	1	1	-	3; 2
6	-	-	1	-	(2 e 2)*
7	-	1	1	-	(2 e 2); (2 e 3)*
12	-	-	1	-	(5 e 6)*

\* os números entre parênteses representam o número de dias consecutivos nos quais o indivíduo foi observado.

toca, estavam no mesmo local ou a menos de 10 metros do local de captura. Parece portanto que o raio de ação de *E. gonagra* é restrito a poucos metros.

Dezesseis indivíduos foram vistos por, pelo menos, dois dias consecutivos fora da toca, sendo que desses, apenas 2 durante 3 dias consecutivos. Somente um indivíduo saiu vários dias seguidos; nessas ocasiões permanecia parado na beira da toca, sem se alimentar, sugerindo que os indivíduos não saem todos os dias das tocas.

O número de indivíduos ativos foi maior nos horários próximos à baixa-mar, no intervalo entre uma hora antes e uma hora após a maré baixa, principalmente nas marés noturnas (Figura 9). Nesse caso, foram comuns mais de 20 indivíduos ativos, nos 60 metros de costão percorridos. Nas marés diurnas, esse número foi muito menor (no máximo 8), porém esses resultados podem ter sido subestimados devido ao tipo de amostragem (procura ativa), pois com luz natural os caranguejos ficam mais ariscos. Assim, além da altura da maré, outros fatores como luminosidade parecem influenciar o horário de atividade dos caranguejos. Em várias ocasiões, mesmo com a maré bem baixa, enquanto não escurecia totalmente os indivíduos não saíam da toca.

### 3- Observações sobre o comportamento de *Eriphia gonagra* no campo:

#### a) observações animal-focal:

Foram observados 20 comportamentos básicos, sendo 10 relacionados com atividades de alimentação: comer alga, comer

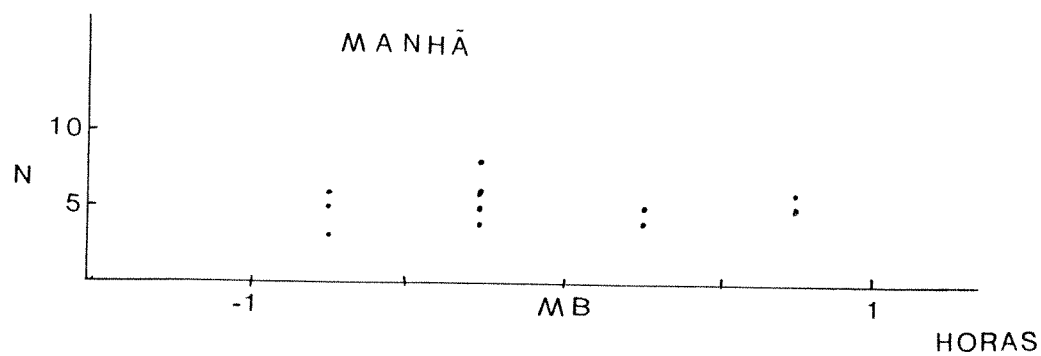
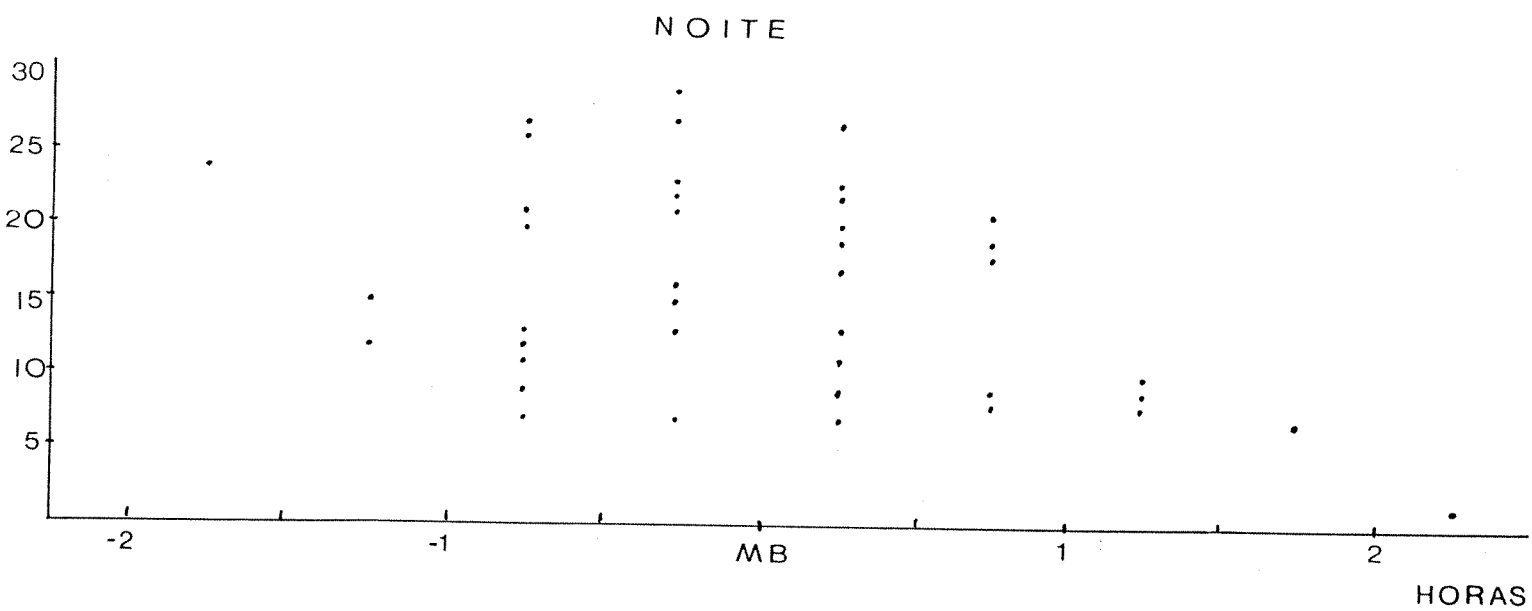


Figura 9: Número de indivíduos ativos de *Eriphia gonagra* nos períodos de maré baixa, no costão rochoso da Praia do Rio Verde, E.E. Juréia-Itatins.

MB= maré baixa

*Brachidontes solisianus*, comer *Chthamalus bisinuatus*, comer mexilhão *Perna perna*, comer *Phragmatopoma lapidosa*, dentro da toca com presa, na beira da toca comendo (o poliqueto sabelariídeo), voltar para a toca com presa, tentar arrancar a presa e manipular a presa. Seis comportamentos eram relacionados com deslocamento ou posição do indivíduo: parado na beira da toca, parado fora da toca, andando, dentro da toca, entrando e saindo da toca, voltar para a toca correndo. Dois comportamentos estavam relacionados à ataque e defesa: espumando e levantar a quela; um comportamento com reprodução e outro não definido: mexendo a quela parado.

Parado na Beira da Toca (PBT): foi o comportamento mais frequente nas observações de campo, e também o que ocupou a maior parte do tempo dos caranguejos. O animal permanece imóvel, com as patas incluindo as quelas junto ao corpo, os olhos em geral levantados pelo pedúnculo ocular, ou em alguns casos recolhido na cavidade orbital (como se o animal estivesse dormindo). Os indivíduos podem ficar parados na beira da toca com as duas patas na frente (de frente para o observador) ou com um lado do corpo e patas na abertura da toca e o outro lado dentro da toca.

Parado Fora da Toca (PFT): o animal permanece imóvel com as patas e quelas junto ao corpo, pose idêntica àquela descrita quando parado na beira da toca. Muito mais frequente nos dias de mar calmo, em indivíduos médios e grandes. Quando surpreendidos no campo de mexilhões *Perna perna*, os caranguejos permanecem

imóveis, com as patas junto ao corpo, ficando relativamente camuflados junto às algas e mexilhões.

Quando surpreendidos em outros substratos, como o poliqueto *P. lapidosa*, eles tentam correr para a toca mais próxima. Indivíduos muito jovens (menores de 15mm) nunca foram observados fora das tocas.

Dentro da Toca (DT): durante as observações, muitas vezes o animal se recolhia à toca. Nas tocas mais largas (em geral nas fendas nas pedras) foi possível verificar que os indivíduos ficam recolhidos na toca tanto com as duas quelas na frente, como lateralmente com um lado do corpo voltado para a abertura da toca e o outro para o fundo dela (semelhante à pose de parado na beira da toca).

Entrando e Saindo da Toca (EST): o animal entra na toca e sai novamente, no intervalo de segundos a poucos minutos. Esse comportamento foi mais observado nos dias em que o mar estava agitado, com ondas fortes, principalmente no caso de indivíduos jovens. Em alguns casos, não foi possível identificar qual a causa desse comportamento, tratando-se provavelmente de exploração de tocas próximas a sua.

Voltar para a Toca Correndo (VTC): o caranguejo volta para a toca rapidamente devido a ameaças, principalmente de ondas batendo forte na pedra ou a presença de outro caranguejo muito próximo (menos de 20 cm). Em uma das observações, uma fêmea voltou para a



toca correndo devido a uma briga entre dois indivíduos próximos a ela. Indivíduos grandes de *Pachygrapsus transversus* também desencadearam esse comportamento em indivíduos jovens de *E. gonagra*.

Andando (AND): com as quelas ligeiramente erguidas, o caranguejo levanta os outros quatro pares de patas, tocando o substrato com os dactílos dos pereiópodos, movimentando-os para cima (quando o animal anda para a frente) ou para o lado (quando o animal se desloca lateralmente). Esse movimento pode ser lento ou rápido, dependendo da situação. Em geral, os indivíduos param alguns segundos ou minutos enquanto andam, parando em outras tocas ou depressões na pedra, continuando a andar novamente. O deslocamento pode ter como objetivo a procura de presas, exploração de tocas, procura de parceiros (raramente observado) ou com objetivos desconhecidos.

Tentando Arrancar a Presa (TAP): Esse comportamento só foi observado em indivíduos médios e grandes, sendo mais frequente nos médios. Com a quela maior, o caranguejo puxa pela região do bisco o mexilhão (*P. perna* ou *B. solisianus*), levantando o corpo e ficando na ponta dos dactílos, para ajudar no movimento. Alguns indivíduos, principalmente os médios, gastam alguns minutos explorando a presa com as quelas e pereiópodos, às vezes subindo sobre a mesma e ficando com o mexilhão entre as patas, sob o abdomen. Os indivíduos grandes gastam pouco tempo nessa atividade.

Voltar para a Toca com Presa (VTP): O caranguejo volta para a toca carregando um item alimentar, quase sempre com a quela menor, que pode ser um mexilhão, um pedaço de alga ou craca. Quando carrega a presa, anda com a quela maior na direção do deslocamento, entrando na toca com a quela menor mais a presa em primeiro lugar.

Dentro da Toca com Presa (DTP): o caranguejo permanece dentro da toca com a presa, provavelmente se alimentando da mesma.

Beira da Toca Comendo (BTC): comportamento mais comum entre os indivíduos pequenos, que permanecem na beira da toca no poliqueto, quebrando os tubos, em geral, com a quela menor e levando os pedaços do poliqueto até os maxilípedes e região bucal.

Manipulando a Presa (MP): pouco observado porque os indivíduos arrancam a presa e as levam para a toca. Somente uma fêmea média, observada durante a noite, comeu a presa (um *Perna perna* pequeno) fora da toca.

Comendo Alga (COA): o caranguejo arranca pedaços de algas com ambas as quelas e leva-os até os maxilípedes e daí para a boca, não carregando a alga para a toca. As algas consumidas foram *Ulva lactuca*, *Enteromorpha sp.*, *Chaetomorpha antennina* e *Grateloupia filicina*.

Comendo *Brachidontes solisianus* (COB): após a retirada do mexilhão, o caranguejo quebra-o em geral com a quela maior e leva os pedaços quebrados até os maxilípedes com a quela menor. Não foi um comportamento frequente durante as observações de campo, apesar de ter sido nas observações *ad libitum*.

Comendo Cracas (COC): com ambas as quelas quebram pequenas cracas, levando os pedaços até os maxilípedes com a quela menor. A predação em cracas maiores com *Tetraclita sp* foi registrada apenas nas observações *ad libitum*.

Comendo *Perna perna* (COM): utilizando a quela maior para quebrar a concha do mexilhão, retiram pedaços de concha com a quela menor e os levam até o maxilípede e depois para a boca. Os três pares de maxilípedes são usados para retirar a parte comestível do mexilhão. Eventualmente pode ser usada também a quela menor para quebrar a concha e a maior também levar pedaços do mexilhão até os maxilípedes.

Comendo Poliqueto (COP): o caranguejo quebra os tubos de *Phragmatopoma lapidosa* com a quela menor (com o dactilo mais fino) e levam os pedaços de poliqueto até o maxilípede. Comportamento semelhante ao BTC, diferindo apenas no local, nessa categoria o animal se alimenta de poliqueto longe da toca.

Levantar a Quela (LQ): quando outros caranguejos vizinhos, em geral indivíduos menores de *E. gonagra* ou *P. transversus*, chegam

muito próximos, a uma distância menor de 15 cm, o vizinho maior estica as duas quelas, levantando-as lateralmente ou acima da cabeça, dependendo da direção da ameaça. A duração desse comportamento é de alguns segundos, suficientes para espantar o vizinho intruso. Quando a ameaça era o observador, esse comportamento podia durar alguns minutos, terminando com a fuga do indivíduo para a toca mais próxima.

Espumar (ESP): Alguns indivíduos médios e grandes soltaram espuma pelas partes bucais quando perturbados pela presença do observador, um vizinho muito próximo ou sem nenhuma ameaça aparente. Isso ocorreu com indivíduos parados na beira da toca mais frequentemente mas também com indivíduos longe da toca. Alguns espalharam a espuma com as quelas pela região frontal do corpo enquanto outros espumaram imóveis. Esse comportamento é longo, quando comparado com outras atividades, alguns indivíduos permaneceram até 30 minutos espumando.

Mexendo a Quela Parado (MQP): Após espumar por longo tempo, um indivíduo permaneceu imóvel longe da toca, mexendo a quela e pereiópodos, sem sair do lugar. Esse movimento com as quelas e pereiópodos precedeu a volta para a toca.

Cópula (CPU): uma única cópula foi registrada nas observações animal focal. Um indivíduo macho saiu correndo de sua toca e carregou, na região dorsal, uma fêmea menor vizinha, parada a 10 cm da toca, até a toca mais próxima. Os dois ficaram dentro da

toca frente a frente, copulando. Após 6 minutos, um deles, provavelmente o macho, retornou a sua toca e lá permaneceu. A cópula foi precedida, alguns minutos antes, por ameaças de ambas as partes: a fêmea levantou as quelas para o macho, fugindo em seguida para a sua toca, enquanto o macho ficou espumando na beira da toca.

Três outras cópulas foram observadas durante as observações *ad libitum*. Em todas os indivíduos estavam frente a frente, duas delas fora da toca.

Além desses, outros comportamentos foram registrados nas observações *ad libitum* ou em aquário. Entre os mais significativos estão:

Limpar a Toca: muito raro, somente dois indivíduos apresentaram esse comportamento, que consiste em empurrar, com as quelas fechadas mais os pereiópodos, areia e fragmentos de conchas acumulados dentro da toca até a abertura da toca.

Tentar Arrastar a fêmea para a toca: um indivíduo grande segurou com a quela menor o segundo pereiópodo de uma fêmea média que saía da toca (seguida por um macho menor que fugiu). Durante aproximadamente 5 minutos o macho grande tentou arrastar a fêmea para a sua toca, a 10 cm dali, enquanto a fêmea puxava o pereiópodo tentando fugir. Algumas vezes o macho segurava também a quela menor da fêmea, entrelaçando os dois dáctilos. Após esse tempo, ela conseguiu se soltar da quela do macho e entrou correndo em uma toca próxima.

Em outra ocasião um macho grande (35-40mm) introduzia a quela maior dentro da toca de uma fêmea menor (25-30mm), cuja abertura era muito pequena para que ele pudesse entrar. Após 10 minutos tentando entrar na toca e/ou puxar a fêmea, desistiu e voltou para a sua toca, a 150cm dali.

Cópulas no aquário: Foram observadas duas cópulas em aquário: numa delas a fêmea abria e fechava ritmicamente o abdomen, além de tentar escalar a divisão do aquário que a separava do macho, que também tentava escalar a divisão. Retirada a divisória, imediatamente os dois se colocaram frente a frente, a fêmea abriu o abdomen e os dois copularam durante 10 minutos, quando então se separaram. Onze dias depois, a fêmea estava ovada.

Em outra ocasião, o casal estava no mesmo aquário há pelo menos um mês, quando numa noite, o macho segurou a fêmea com as quelas, virando-a com o ventre para cima e subindo sobre ela. As quelas do macho permaneceram abertas enquanto as da fêmea estavam fechadas com o abdomen abrindo e fechando. Após um minuto, a fêmea estava sobre o macho introduzindo o quinto pereiópodo entre os pleópodos. Após 3 minutos, a fêmea tentava se afastar do macho, que a segurava com a quela. Após 1 minuto, ela se afastou definitivamente. Após 10 dias ela estava ovada, permanecendo assim por longo tempo (aproximadamente 2 meses).

Escalar as paredes do aquário: esse comportamento foi muito frequente, principalmente nos indivíduos recém introduzidos. O indivíduo se apóia no segundo, terceiro e quarto pereiópodos de

um lado do corpo levantando os do outro lado, apoiando-se nas paredes do aquário. Esse comportamento deve ser uma variação do que acontece quando o animal vai sair de uma toca a 90° no poliqueto ou na pedra.

As figuras 10, 11 e 12 mostram a percentagem de tempo gasto nesses comportamentos em relação ao tempo total de observação. O comportamento mais frequentemente observado foi Parado na Beira da Toca (PBT), nas três classes de tamanho dos caranguejos. O teste de Kruskal-Wallis revelou que alguns comportamentos separaram os indivíduos pequenos, médios e grandes. Assim, comportamentos como comer poliqueto (COP) e permanecer dentro da toca (DT) são mais frequentes nos indivíduos pequenos (Kruskal-Wallis: 7.29; 2 g.l.;  $P < 0.05$  e K-W: 9.18; 2 g.l.;  $P < 0.05$ , respectivamente). Parado fora da toca (PFT) e andando (AND) foram mais frequentes nos indivíduos médios e grandes (K-W: 8.54; 2 g.l.;  $P < 0.05$  e K-W: 6.81; 2 g.l.;  $P < 0.05$  respectivamente). Tentando arrancar a presa (TAP) foi mais observado nos indivíduos médios (K-W: 5.46; 2 g.l.;  $P < 0.10$ ), embora o nível de significância seja menor. O fato do teste de Kruskal-Wallis trabalhar com "ranking" torna-o menos poderoso do que uma Análise de Variância, justificando-se assim o uso de 10% de probabilidade.

b) amostragem instantânea:

O registro de atividade instantânea dos indivíduos revelou que a grande maioria deles permanece Parada à Beira da Toca (Figura 13 e 14), tanto nas observações diurnas quanto noturnas. A noite foram registrados nove comportamentos, sendo 5 relacionados com

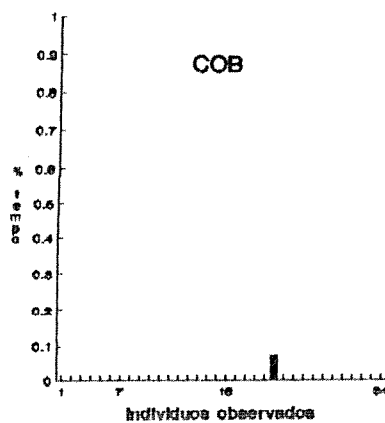
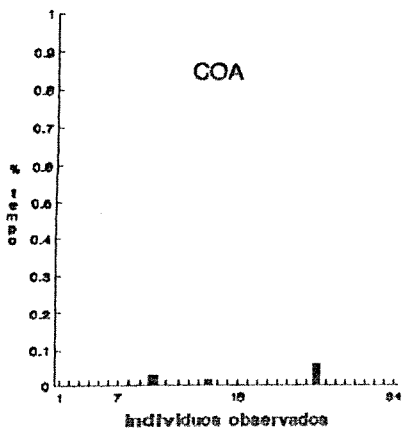
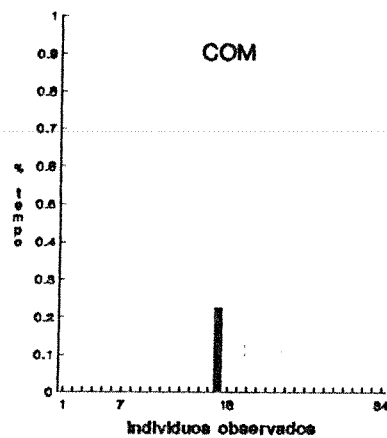
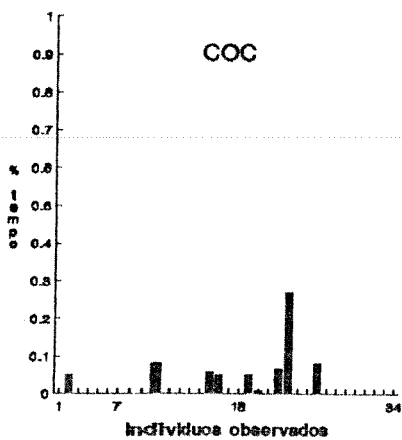
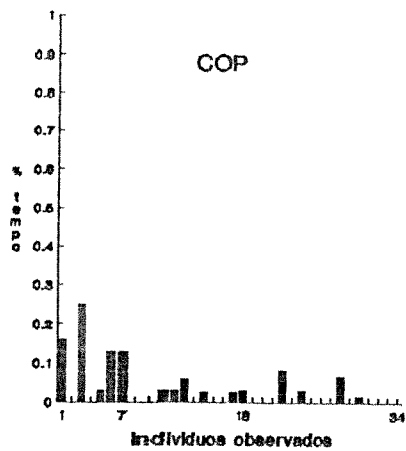


Figura 10: Percentagem de tempo gasto em cada comportamento relacionado ao forrageamento, observado em *Eriphia gonagra* no costão rochoso do Rio Verde. 1-7= caranguejos pequenos, 8-18= caranguejos médios, 19-34= caranguejos grandes. COP= comendo *Phragmatopoma*, COC= comendo *Chthamalus*, COM= comendo *Ferna*, COB= comendo *Brachidontes*, COA= comendo alga.



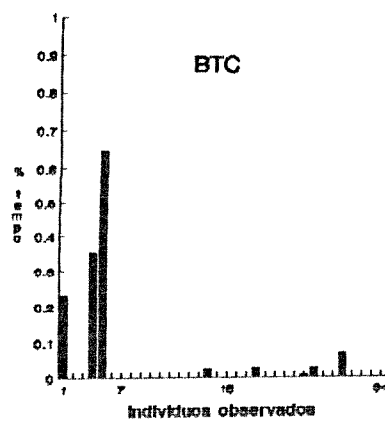
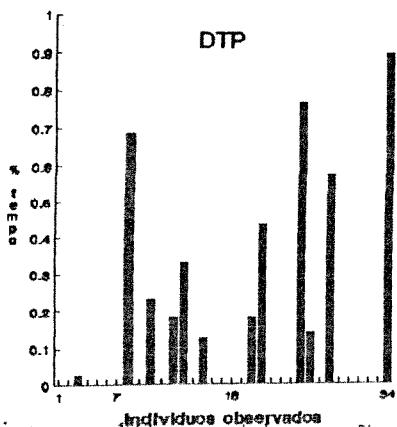
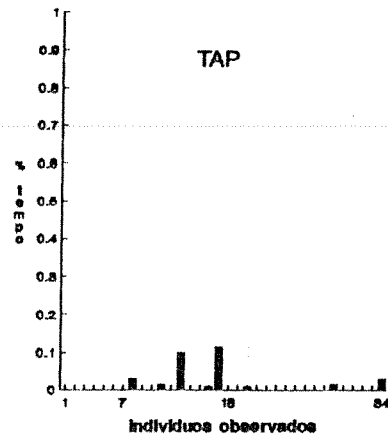
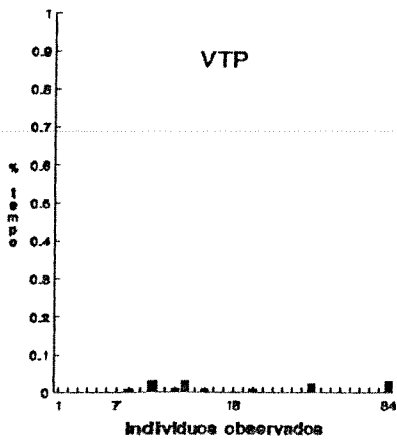
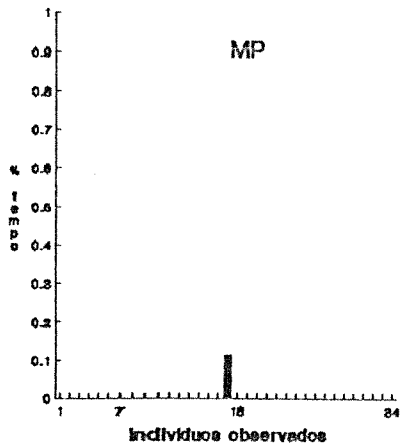


Figura 10 continuação: Percentagem de tempo gasto em cada comportamento relacionado ao forrageamento, observado em *Eriphia gonagra* no costão rochoso do Rio Verde. 1-7= caranguejos pequenos, 8-18= caranguejos médios, 19-34= caranguejos grandes. MP= manipulando a presa, VTP= voltar para a toca com presa, TAP= tentando arrancar a presa, DTP= dentro da toca com presa, BTC= beira da toca comendo.

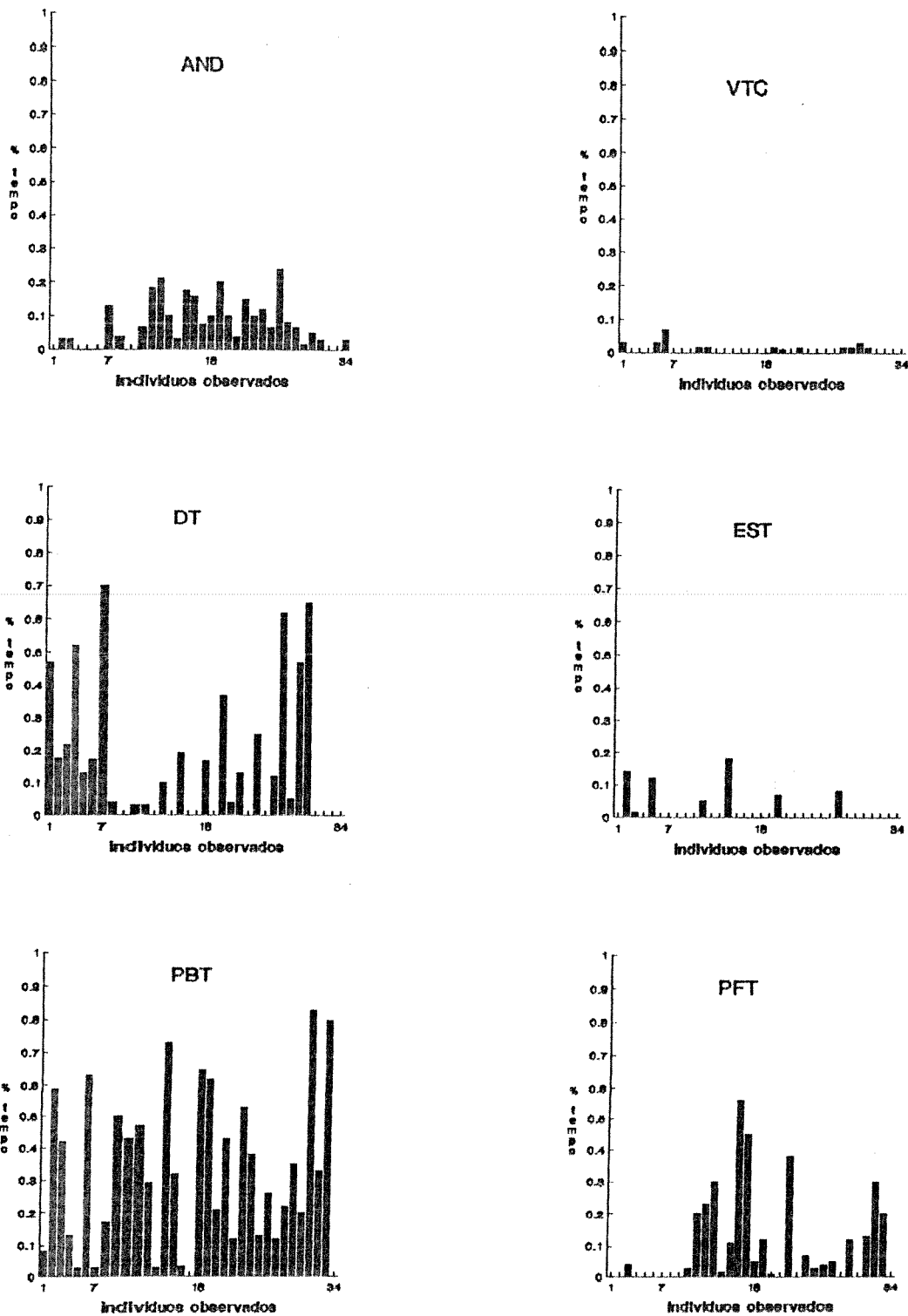


Figura 11: Percentagem de tempo gasto em cada comportamento relacionado à posição dos indivíduos de *Eriphia gonagra* do costão rochoso do Rio Verde. 1 a 7= caranguejos pequenos, 8 a 18= caranguejos médios, 19 a 34= caranguejos grandes. AND= andando, VTC= voltar para a toca correndo, DT= dentro da toca, EST= entrando e saindo da toca, PBT= parado na beira da toca, PFT= parado fora da toca.

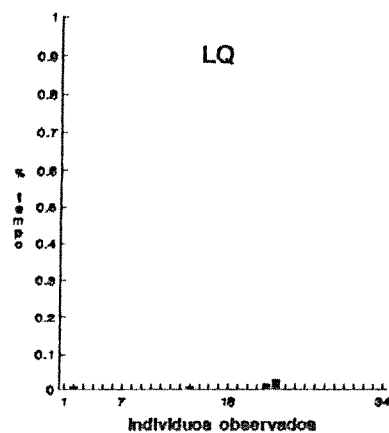
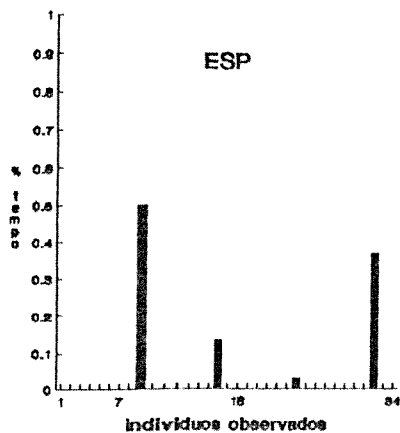
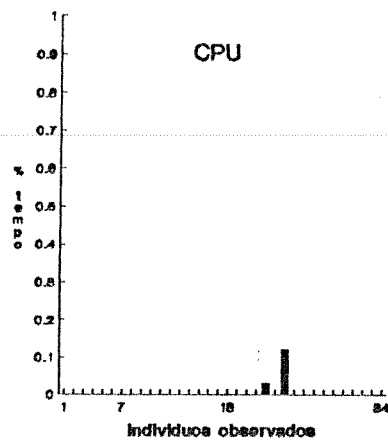
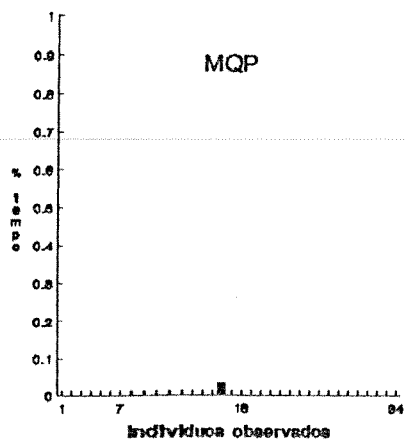


Figura 12: Percentagem de tempo gasto em cada comportamento observado em *Eriphia gonagra* no costão rochoso do Rio Verde. 1-7= caranguejos pequenos, 8-18= caranguejos médios, 19-34= caranguejos grandes. MQP= mexendo a quela parado, CPU= cópula, ESP= espumando, LQ= levantar a quela.

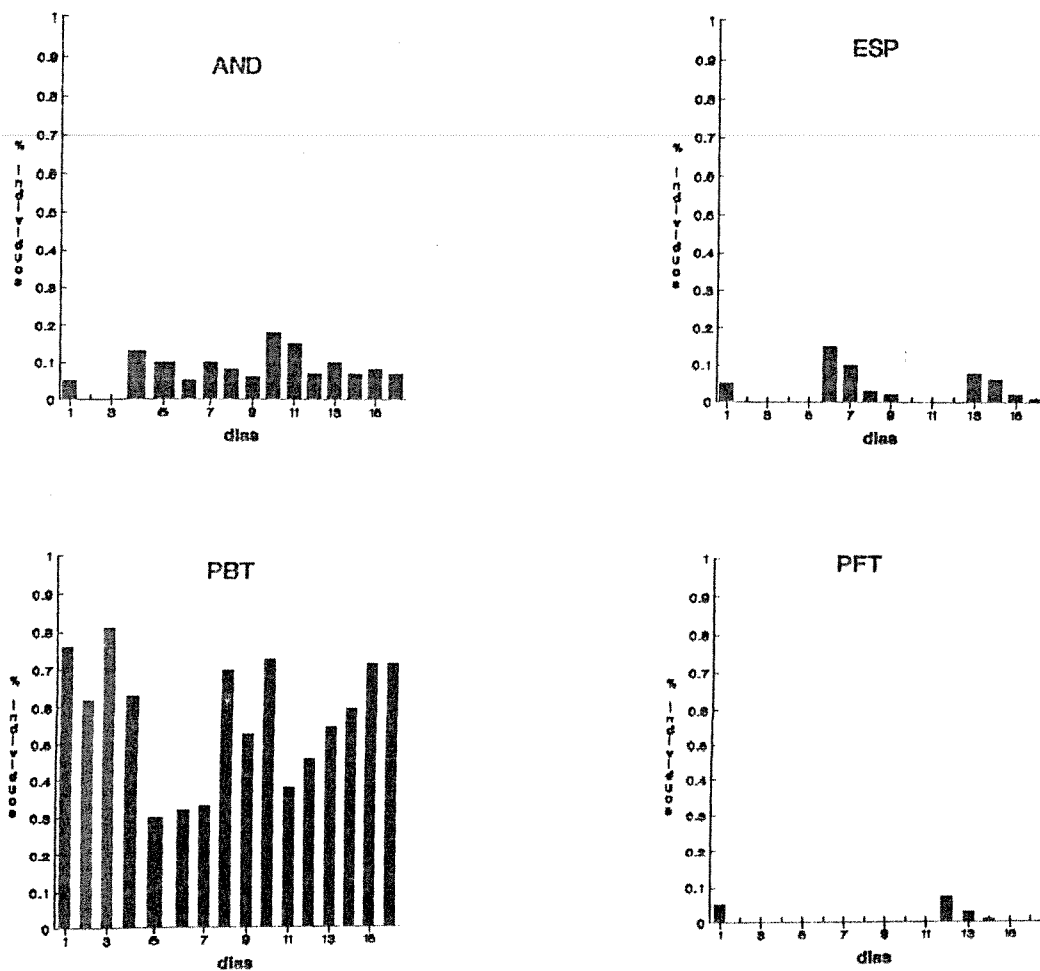


Figura 13: Comportamentos observados em *Eriphia gonagra* nas marés noturnas no costão rochoso da Praia do Rio Verde, durante os registros de atividade instantânea dos indivíduos. PBT= parado na beira da toca, PFT= parado fora da toca, AND= andando, ESP= espumando.

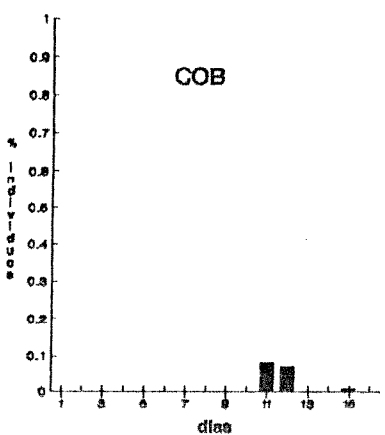
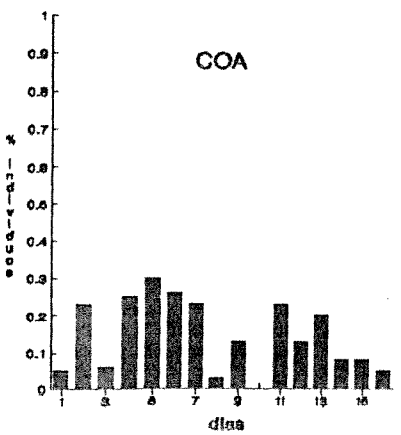
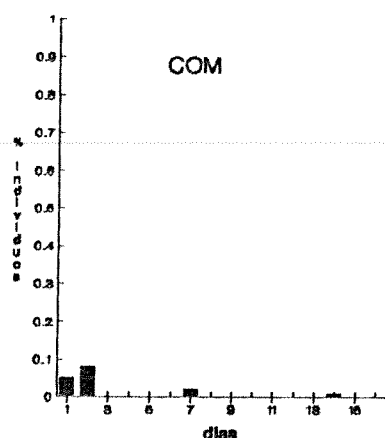
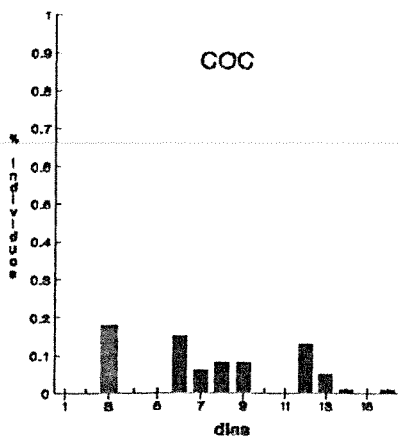
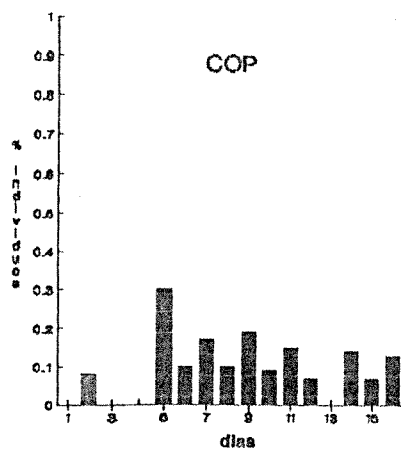


Figura 13 (continuação): Comportamentos observados em *Eriphia gonagra* nas marés noturnas no costão rochoso da Praia do Rio Verde, durante os registros de atividade instantânea dos indivíduos. COA= comendo algas, COB= comendo *Brachidontes*, COC= comendo *Chthamalus*, COM= comendo *Ferna*, COP= comendo *Phragmatopoma*.

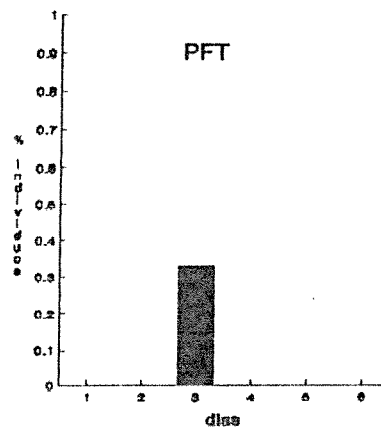
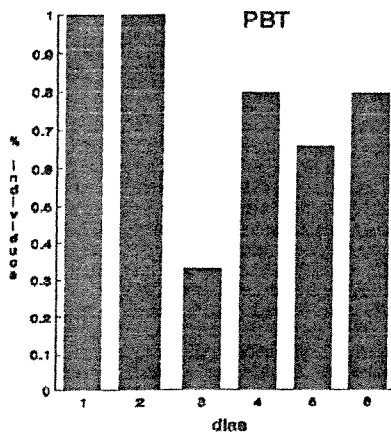
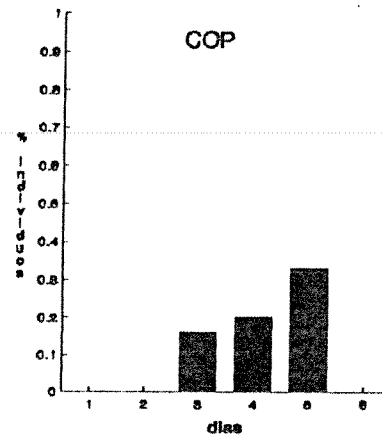
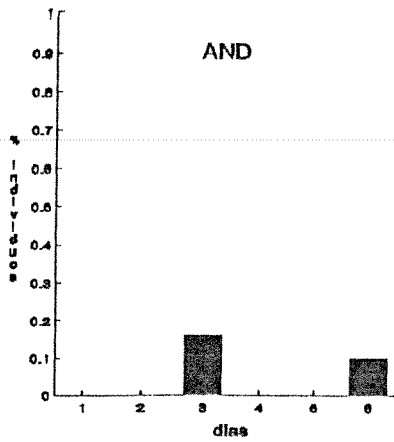
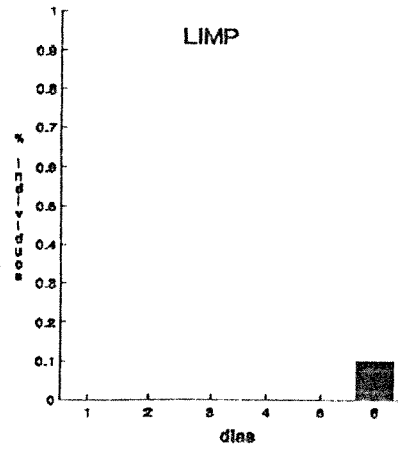


Figura 14: Comportamentos observados em *Eriphia gonagra* nas marés diurnas no costão rochoso da Praia do Rio Verde, durante os registros de atividade instantânea dos indivíduos. LIMP= limpando a toca, AND= andando, COP= comendo *Phragmatopoma*, PTB= parado na beira da toca, PFT= parado fora da toca.

alimentação. De manhã, foram registradas apenas 5 comportamentos somente um relacionado com alimentação. Dos comportamentos alimentares, comer poliqueto *P. lapidosa* (COP) e comer algas (COA) foram os mais observados.

#### 4- Distribuição de tocas:

A maioria das tocas são construídas no recife do poliqueto colonial *P. lapidosa*, com profundidades que variam de 10 a 40 cm, em ângulo reto ou não. No final da toca existe uma câmara ligeiramente mais larga onde o caranguejo permanece abrigado. Alguns indivíduos aproveitam fendas nas pedras para se abrigarem, porém a grande maioria deles vive no recife.

As tocas são individuais e defendidas por seus ocupantes. Existem também tocas temporárias, que não são exclusivas de um indivíduo. Essas podem ser depressões na pedra, falhas ou fendas no recife de areia e são aproveitadas por eles quando estão andando pela pedra.

A largura e a profundidade da toca são proporcionais ao tamanho do caranguejo. Os jovens possuem tocas estreitas e rasas, ao contrário dos grandes. Porém a profundidade das tocas depende também do tamanho da colônia de *P. lapidosa*. Na superfície horizontal de pedras grandes e planas, as tocas são paralelas à pedra e tem em geral, menos de 10 cm de profundidade. Nas tocas em colonias maiores ou na face vertical de pedras, as tocas são mais profundas (40 cm ou mais de profundidade).

As figuras 15 e 16 mostram o esquema de cada pedra com as respectivas tocas. Na tabela II encontram-se as áreas estimadas para as pedras analisadas, o número de tocas ocupadas e a área média das tocas para cada pedra. O número médio de tocas nas pedras expostas e abrigadas não difere significativamente ( $t=0.99$ ; g.l.= 5;  $P > 0.05$ ).

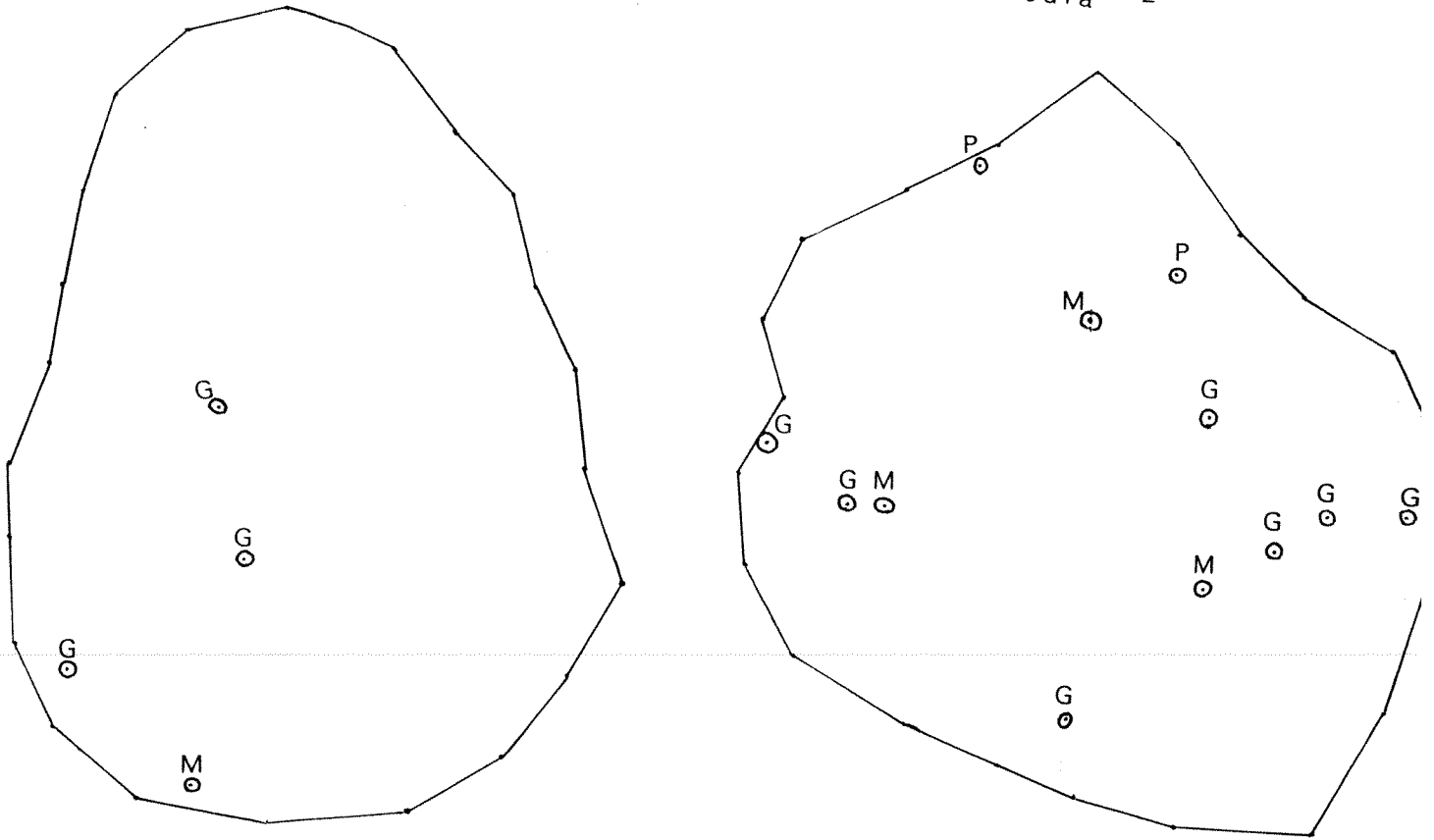
A distância média entre todos os indivíduos nas pedras abrigadas foi de 0.41 m e nas pedras expostas de 0.52 m. Essas diferenças também não são significativamente diferentes ( $t=-1.66$ ; g.l.= 66;  $P > 0.05$ ).

A tabela III mostra os resultados das análises de distribuição das tocas, utilizando-se a distância entre vizinhos mais próximos, incluindo todos os tamanhos de caranguejos. Os testes de Clark e Evans, de aderência de Campbell e Modificado de Donnelly revelaram uma distribuição de tocas ao acaso para todas as pedras analisadas. Porém o teste de Thompson resultou em distribuição regular em 4 das 6 pedras analisadas.

Na tabela IV foram considerados somente os indivíduos grandes e, devido ao pequeno número de indivíduos, não foi possível utilizar os testes de aderência de Campbell e Modificado de Donnelly. Nesse caso, tanto o teste proposto por Clark e Evans quanto Thompson classificaram como regular a distribuição dos indivíduos grandes da pedra abrigada do ponto 3. Por esse último teste, a distribuição dos indivíduos grandes da pedra abrigada do ponto 1 também é regular. A distribuição das tocas nas outras pedras foi considerada ao acaso por ambos os testes.



Pedra 2



Pedra 3

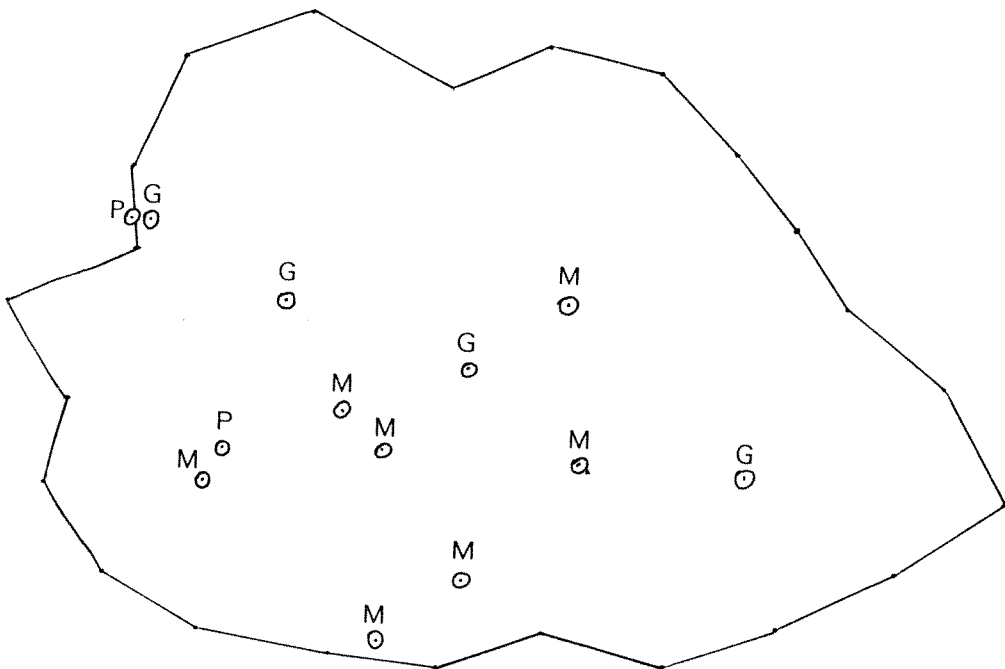


Figura 15: Distribuição de tocas de *Eriphia gonagra* em pedras expostas do costão rochoso da Praia do Rio Verde, E.E. Juréia-Itatins. P= caranguejos pequenos; M= caranguejos médios; G= caranguejos grandes.

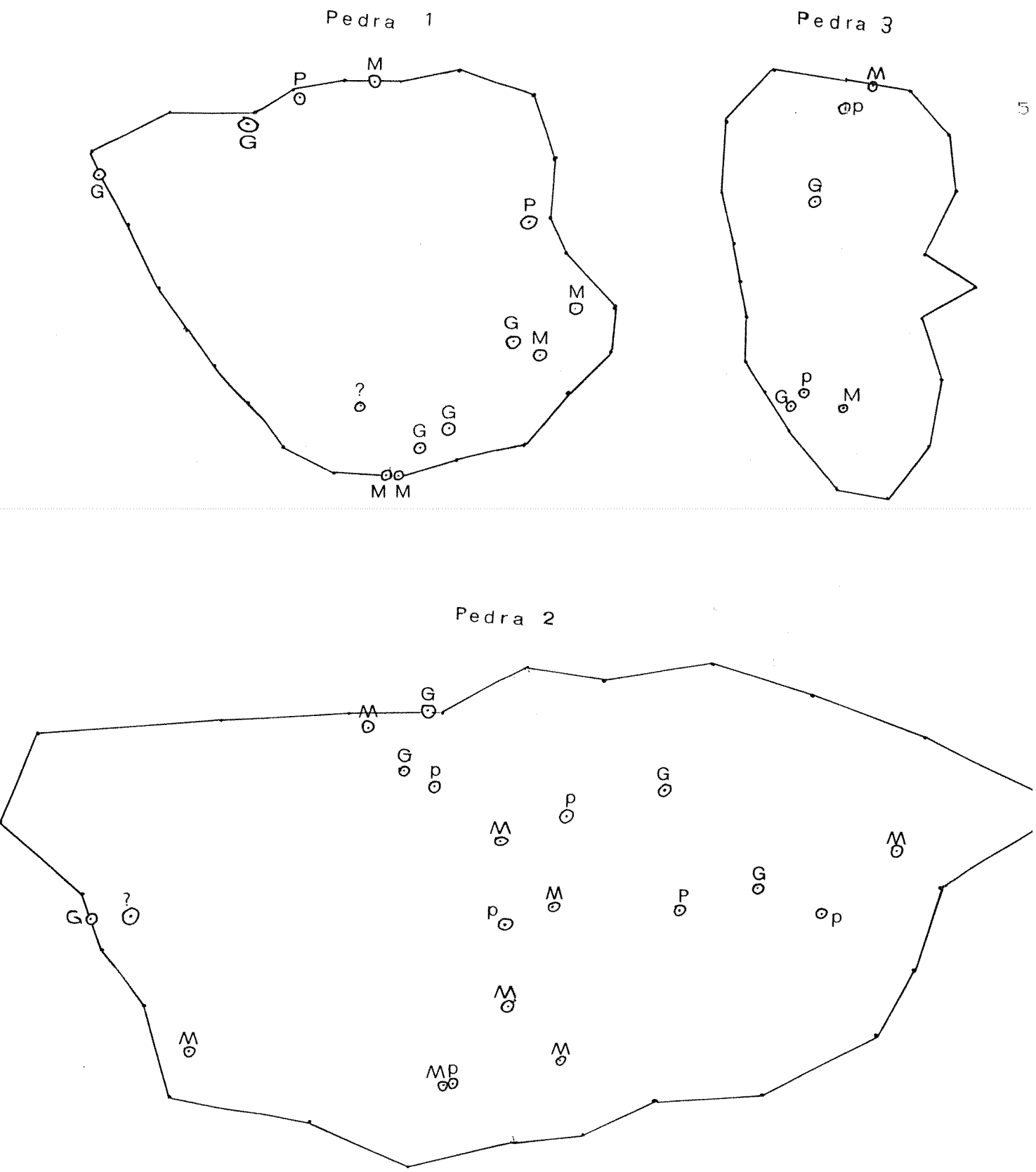


Figura 16: Distribuição de tocas de *Eriphia gonagra* em pedras abrigadas do costão rochoso da Praia do Rio Verde, E.E. de Juréia-Itatins. P= caranguejos pequenos; M= caranguejos médios; G= caranguejos grandes.

Tabela II: Áreas das pedras, número de tocas ocupadas e a área média das tocas de *Eriphia gonagra* nas pedras amostradas no costão rochoso da Praia do Rio Verde.

pedras expostas	área da pedra (m <sup>2</sup> )	número de tocas ocupadas	área média das tocas (m <sup>2</sup> )
pedra 1	9.81	4	2.453
pedra 2	10.02	12	0.835
pedra 3	11.50	13	0.885
			$\bar{x} = 1.39$
			$s = 0.92$
pedras abrigadas			
pedra 1	7.52	13	0.579
pedra 2	18.44	20	0.922
pedra 3	4.03	6	0,672
			$\bar{x} = 0.72$
			$s = 0.18$

Tabela III: Análise de distribuição das tocas de *Eriphia gonagra*, utilizando-se todos os tamanhos de caranguejos.

	Clark e Evans	Thompson	Campbell	Donnelly
pedra 1	r= 1.05	P < 0.05	P > 0.05	z= -0.43
abrigada	z= 0.37			
diagnóstico	ao acaso	regular	ao acaso	ao acaso
pedra 1	r= 1.09	0.25 > P > 0.1	-1 gl	z= -0.49
exposta	z= 0.33			
diagnóstico	ao acaso	ao acaso	?	ao acaso
pedra 2	r= 0.94	P < 0.05	P > 0.05	z= -1.2
abrigada	z= - 0.51			
diagnóstico	ao acaso	regular	ao acaso	ao acaso
pedra 2	r= 1.1	P < 0.05	P > 0.05	z= -0.21
exposta	z= 0.66			
diagnóstico	ao acaso	regular	ao acaso	ao acaso
pedra 3	r= 0.76	p > 0.05	- 1 gl	z= -1.59
abrigada	z= -1.1			
diagnóstico	ao acaso	ao acaso	?	ao acaso
pedra 3	r= 0.92	p < 0.05	p > 0.1	z= -1.18
exposta	z= -0.55			
diagnóstico	ao acaso	regular	ao acaso	ao acaso

Tabela IV: Análise de distribuição das tocas de *Eriphia gonagra*, utilizando-se somente os caranguejos grandes.

	Clark e Evans	Thompson
pedra 1	r= 1.1	P < 0.05
abrigada	z= 0.43	
diagnóstico	ao acaso	regular
pedra 1	r= 1.0	0.5 > P > 0.25
exposta	z= 0.02	
diagnóstico	ao acaso	ao acaso
pedra 2	r= 1.37	0.25 > P > 0.10
abrigada	z= 1.73	
diagnóstico	ao acaso	ao acaso
pedra 2	r= 0.96	0.25 > P > 0.10
exposta	z= -0.2	
diagnóstico	ao acaso	ao acaso
pedra 3	r= 2.11	P < 0.05
abrigada	z= 3.02	
diagnóstico	regular	regular
pedra 3	r= 1.24	0.25 > P > 0.10
exposta	z= 0.91	
diagnóstico	ao acaso	ao acaso

Na tabela V foram agrupados todas as pedras abrigadas e todas as expostas a fim de aumentar o número de indivíduos e conseqüentemente a precisão dos testes. Novamente o teste de Thompson classificou de regular a distribuição dos indivíduos nas pedras abrigadas, enquanto os outros testes resultaram em distribuição ao acaso. Entre as pedras expostas, houve unanimidade entre os testes como sendo ao acaso.

As distâncias entre vizinhos mais próximos em caranguejos pequenos, médios e grandes, considerando-se todas as pedras, independentemente da condição, estão na Figura 17. Essas distâncias também não apresentaram diferenças significativas (ANOVA:  $F= 0.97$ ; 43 g.l.;  $P > 0.05$ ), assim como as distâncias entre caranguejos grandes-grandes, grandes-médios, grandes-pequenos, médios-médios e médios-pequenos (ANOVA:  $F= 1.38$ ; 58 g.l.;  $P > 0.05$ ) (Tabela VI).

As análises de distribuição das tocas de *Eriphia gonagra* no costão rochoso da Praia do Rio Verde apresentaram alguns resultados divergentes, provavelmente devido ao fato de cada teste utilizado ter uma particularidade. O teste de Clark e Evans pressupõe uma faixa limitando a área estudada, incluindo também a distância dos indivíduos situados na periferia da pedra até aqueles situados nessa faixa. Isso não foi possível quantificar, pois no caso de pedras isoladas, a faixa limite seria a lateral da pedra que, no caso de pedras expostas, representaria um risco pessoal grande em se trabalhar nessa condição. Segundo Krebs (1989), quando a faixa limite não for incluída, o teste é tendencioso em favor de padrões regulares: muitos padrões

Tabela V: Análise de distribuição das tocas de *Eriphia gonagra* entre pedras abrigadas e pedras expostas, no estuário do Rio Verde, E.E. Juréia-Itatins, SP.

	Clark e Evans	Thompson	Campbell	Donnelly
pedras abrigadas	r= 0.94 z= -0.69	P < 0.05	P > 0.05	z= -1.57
diagnóstico	ao acaso	regular	ao acaso	ao acaso
pedras expostas	r= 1.00 z= -0.01	P > 0.05	P > 0.05	z= -1.1
diagnóstico	ao acaso	ao acaso	ao acaso	ao acaso

Tabela VI: Distâncias médias entre os vizinhos mais próximos em caranguejos *Eriphia gonagra* do costão do Rio Verde.

indivíduos grandes - grandes:	$\bar{x}$ = 0.56;	s= 0.32
indivíduos grandes - médios:	$\bar{x}$ = 0.61;	s= 0.27
indivíduos grandes - pequenos:	$\bar{x}$ = 0.45;	s= 0.26
indivíduos médios - médios:	$\bar{x}$ = 0.38;	s= 0.19
indivíduos médios - pequenos:	$\bar{x}$ = 0.47;	s= 0.27
indivíduos pequenos - pequenos:	-	-

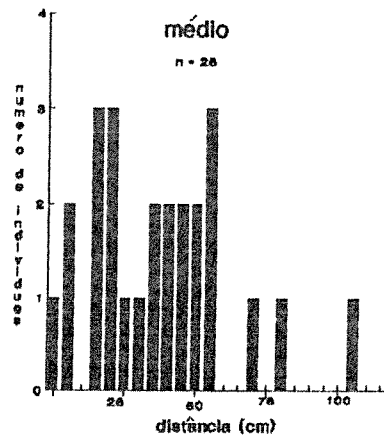
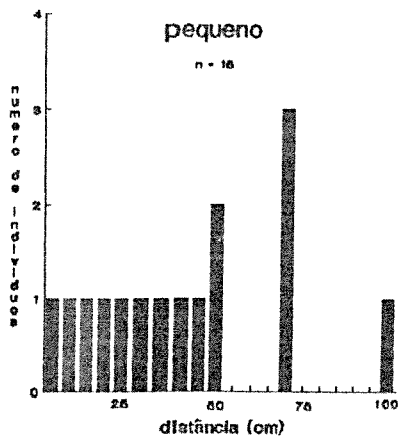
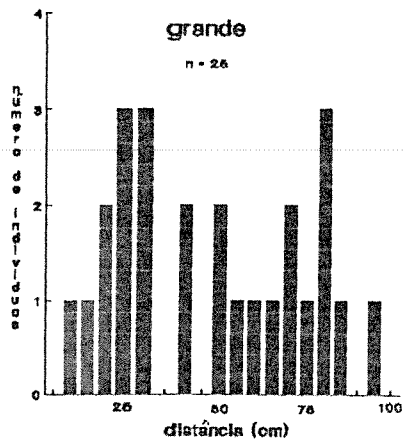


Figura 17: Distância entre vizinhos mais próximos em caranguejos pequenos, médios e grandes, em todas as pedras amostradas no costão rochoso do Rio Verde.



agregados são julgados ao acaso e muitos ao acaso são julgados uniformes. Essa tendência é enorme quando o número de indivíduos for menor que 100, que foi o caso em todas as pedras.

A Modificação de Donnelly não é recomendada quando a área estudada for longa (um retângulo fino por exemplo), devido ao efeito de borda. Para algumas pedras como as abrigadas dos pontos 2 e 3 esse teste não seria o mais adequado.

O teste de Thompson não é considerado por Krebs (1989) tão poderoso quanto o de aderência de Campbell. Este último, porém, pressupõe um valor esperado para cada classe de tamanho de no mínimo 3, o que não foi possível obter nas classes mais altas (distâncias maiores).

Apesar dessas restrições, com exceção do teste de Thompson, todos os outros classificaram a distribuição das tocas como sendo ao acaso. Assim, podemos considerar a distribuição das tocas como sendo ao acaso, com uma pequena tendência à territorialidade, que foi confirmada também pelas observações em campo.

##### 5- Seleção de presas em laboratório:

Nos experimentos de escolha de tamanhos de mexilhões *Perna perna*, em quantidades irrestritas, todos os caranguejos pequenos selecionaram mexilhões pequenos (Figura 18 A-B). Entre os caranguejos médios, a escolha mais frequente também foram os mexilhões pequenos, embora alguns médios também tenham sido selecionados (Figura 18 C-F). Dos 10 caranguejos grandes, apenas 3 (Figura 18 H, L e O) selecionaram presas médias com maior

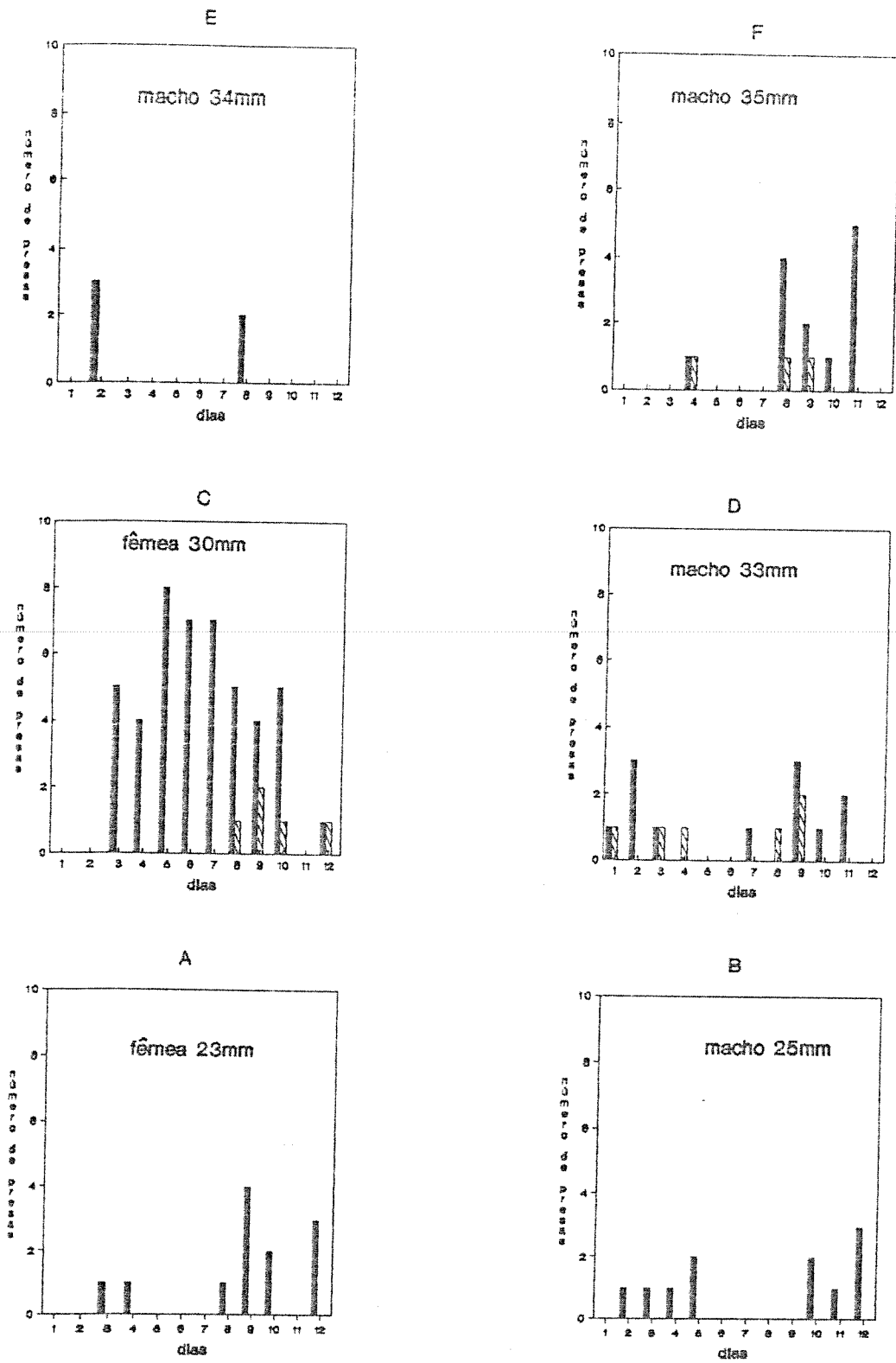


Figura 18: Número de indivíduos de *Perna perna* consumidos por indivíduos pequenos e médios de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presa em quantidades irrestritas, realizados em aquário. barra cheia= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm) barra com listras= *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm)

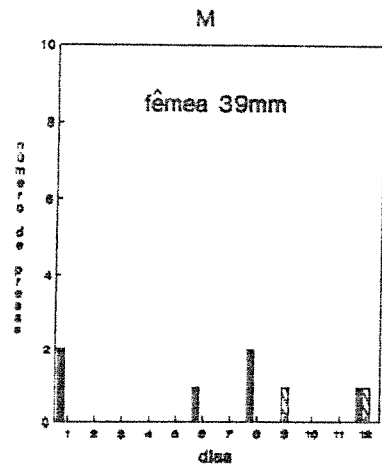
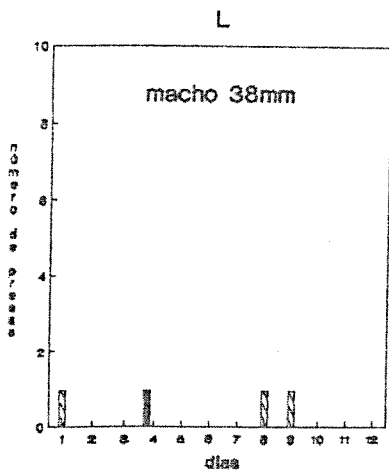
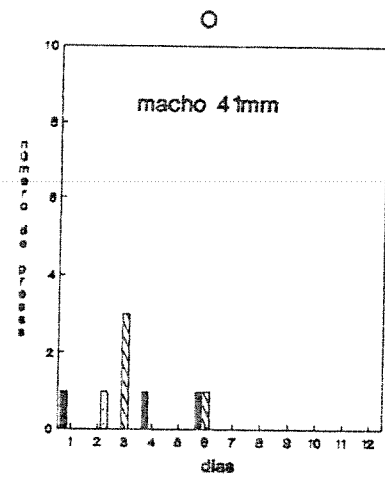
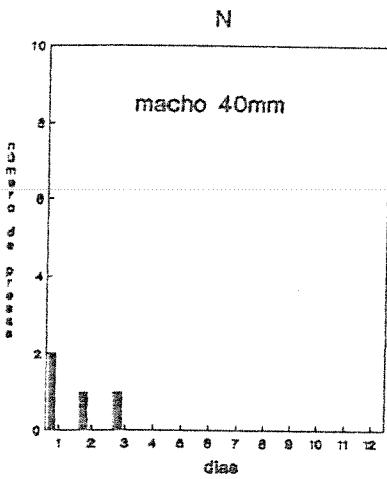
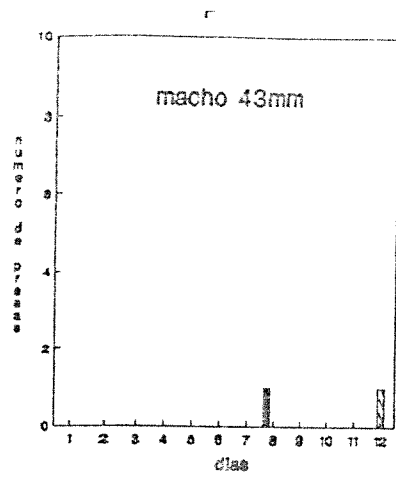


Figura 18 (continuação): Número de indivíduos de *Ferna perna* consumidos por indivíduos grandes de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presa em quantidades irrestritas, realizados em aquário. barra cheia= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm); barra com listras= *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm) barra pontilhada= *P. perna* grandes ( $\bar{x}$ = 35mm).

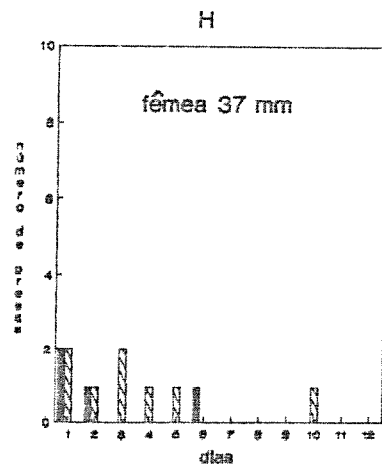
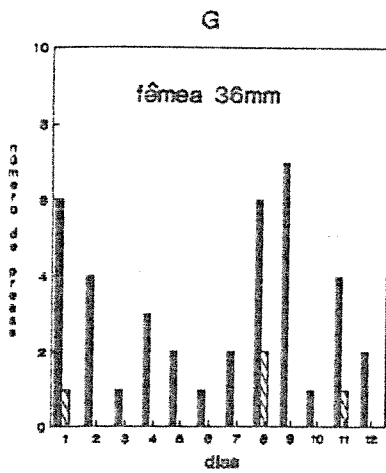
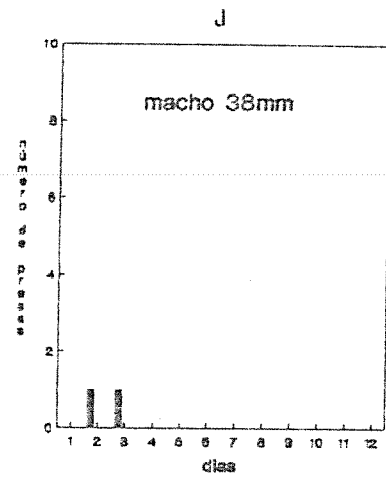
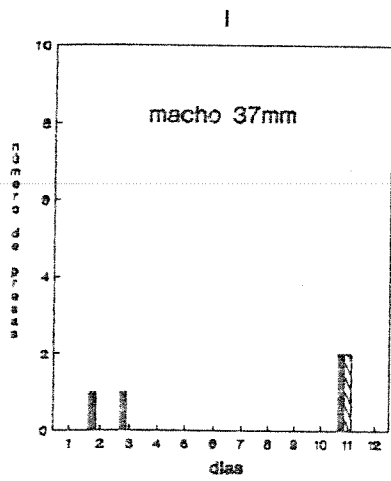
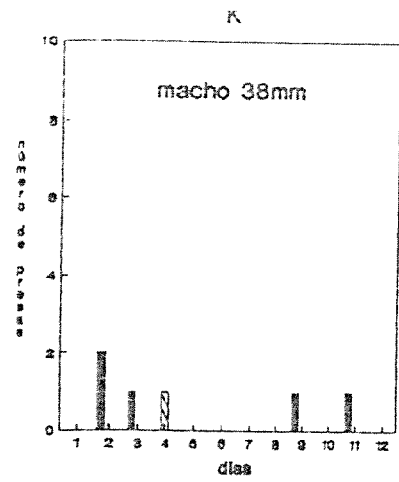


Figura 18 (continuação): Número de indivíduos de *Ferna perna* consumidos por indivíduos grandes de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presa em quantidades irrestritas, realizados em aquário. barra cheia= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm); barra com listras= *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm)

frequência do que as pequenas. A taxa de consumo médio de mexilhões *P. perna*, durante os 12 dias de experimento, foi maior entre os indivíduos médios (apesar do alto desvio padrão). Os caranguejos pequenos, apesar de não terem selecionado presas médias, consumiram numericamente mais presas do que os grandes (Tabela VII e Figura 19).

No experimento com quantidades restritas de mexilhões, os caranguejos, de um modo geral, selecionaram primeiro as presas pequenas e, quando estas se tornaram escassas, passaram a predar as maiores (Figura 20 A-J). Nesse caso, o consumo de presas foi maior entre os caranguejos grandes, seguidos pelos médios e pequenos (Figura 21).

No experimento de escolha entre três tipos diferentes de presa, os caranguejos pequenos predaram somente *B. solisianus* e alguns *P. perna* pequenos (Figura 22 A-B). Os caranguejos médios preferiram *Chthamalus bisinuatus* e *B. solisianus*, mas selecionando também alguns *P. perna* pequenos (Figura 22 C-F). O caranguejo grande também fez a mesma escolha, incluindo também um *P. perna* médio (Figura 22 G). O número médio de presas consumidas foi maior nos indivíduos médios e grande (Tabela VIII e Figura 23).

Infelizmente, devido à dificuldade na obtenção dos caranguejos e manutenção dos mesmos em aquários, foram utilizados os mesmos indivíduos em todos os experimentos, o que pode ter influenciado na quantidade de presas ingeridas, mas não no padrão de escolha das mesmas. Alguns indivíduos comeram muitos mexilhões no primeiro experimento (escolha de presa irrestrita) e poucos no

Tabela VII: Taxa de consumo médio de mexilhões *Perna perna* por caranguejos *Eriphia gonagra*, durante 12 dias de experimento em laboratório.  $x$  = número de mexilhões predados/ caranguejos/12 dias

	tamanho dos caranguejos		
	pequenos	médios	grandes
Pp	$\bar{x} = 11.5 + 0.5$	$\bar{x} = 19.0 + 18.4$	$\bar{x} = 7.4 + 12.0$
Pm	-	$\bar{x} = 3.5 + 2.7$	$\bar{x} = 2.8 + 2.4$
N	2	4	10

N = número de caranguejos

Pp = *Perna perna* pequenos

Pm = *Perna perna* médios

Tabela VIII: Número médio de presas consumidas por caranguejos *Eriphia gonagra* em 4 dias de experimento em laboratório.

$x$  = número de presas consumidas/ caranguejos/ 4 dias

	tamanho dos caranguejos		
	pequenos	médios	grandes
B. sol.	$\bar{x} = 13.5 + 12.0$	$\bar{x} = 30 + 7.4$	$\bar{x} = 40 + 0$
C. bis.	-	$\bar{x} = 29.3 + 22.1$	$\bar{x} = 42 + 0$
P. p.	$\bar{x} = 2.5 + 0.7$	$\bar{x} = 5.5 + 7.2$	$\bar{x} = 2 + 0$
P. m.	-	-	$\bar{x} = 1 + 0$
N	2	4	1

N = número de caranguejos

B. sol. = *Brachidontes solisianus*

C. Bis. = *Chthamalus bisinuatus*

P. p. = *Perna perna* pequenos

P. m. = *Perna perna* médios

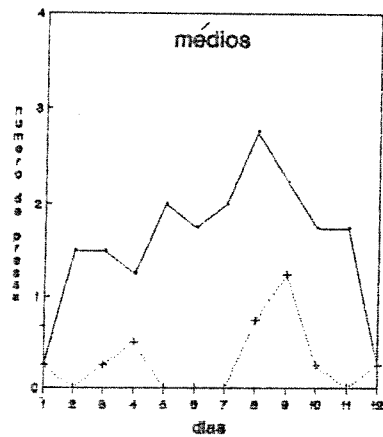
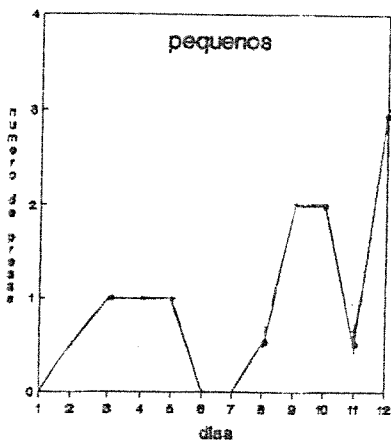
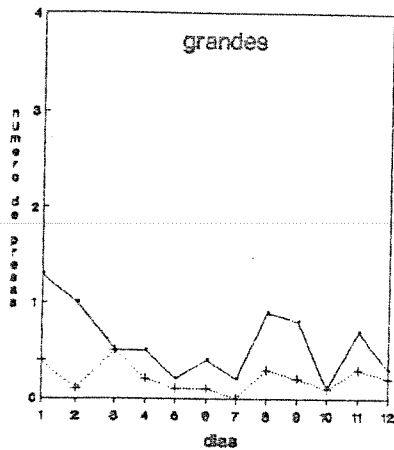


Figura 19: Número médio diário de mexilhões *Ferna perna* consumidos por indivíduos pequenos, médios e grandes de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presa em quantidades irrestritas, realizados em aquário. Linha contínua= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm); linha pontilhada= *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm).

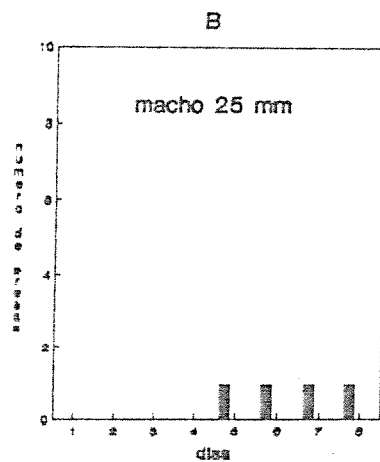
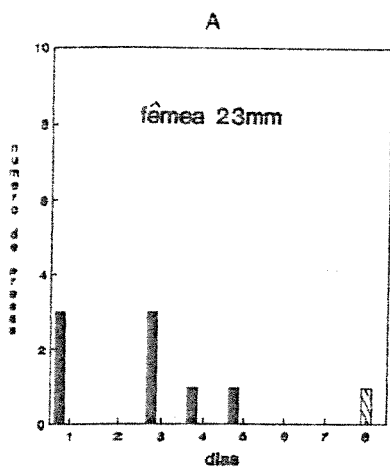
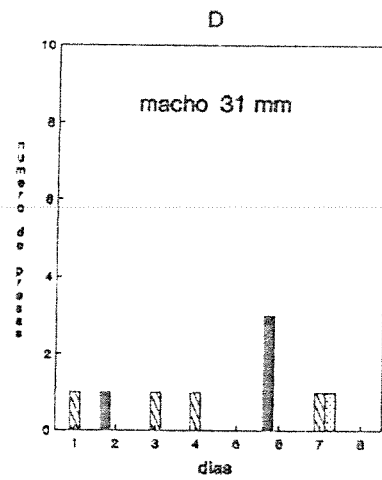
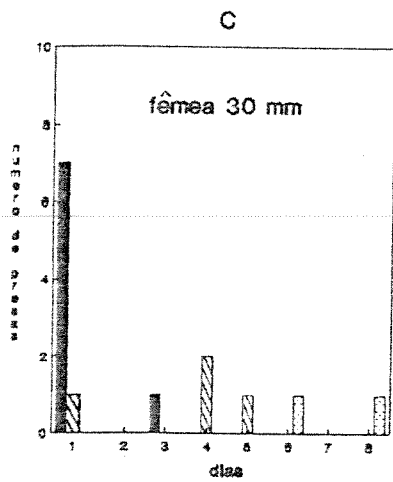
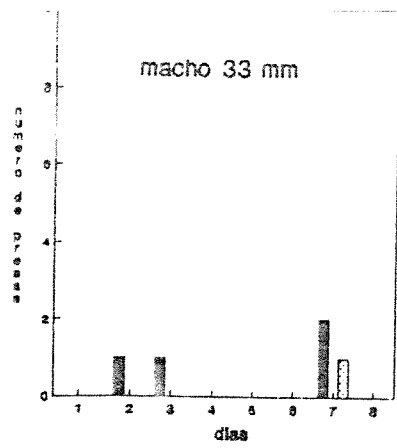


Figura 20: Número de indivíduos de *Perna perna* consumidos por indivíduos pequenos e médios de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presas, em quantidades restrita, realizados em aquário. Barra cheia= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm); Barra com listras= *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm); Barra pontilhada= *P. perna* grandes ( $\bar{x}$ = 35mm)



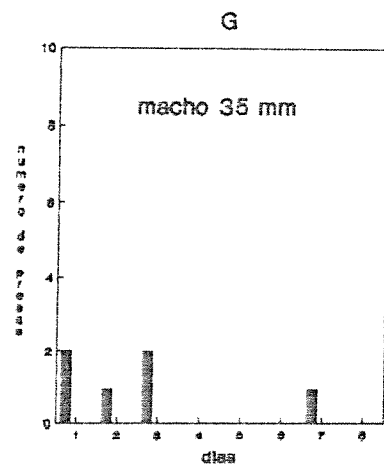
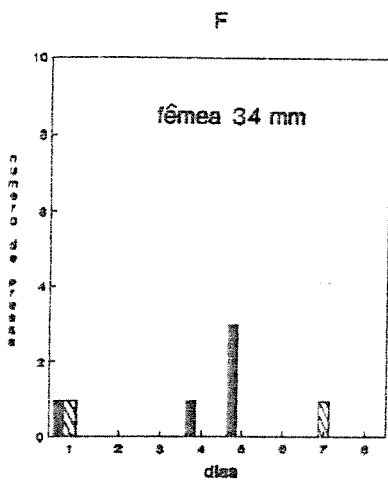
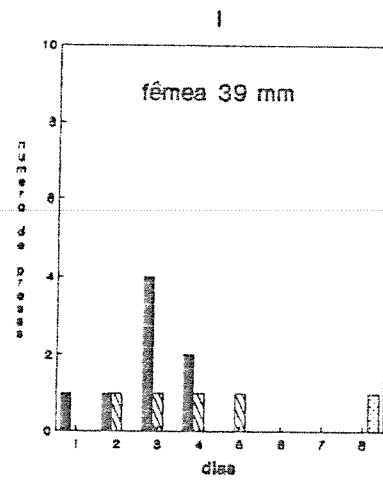
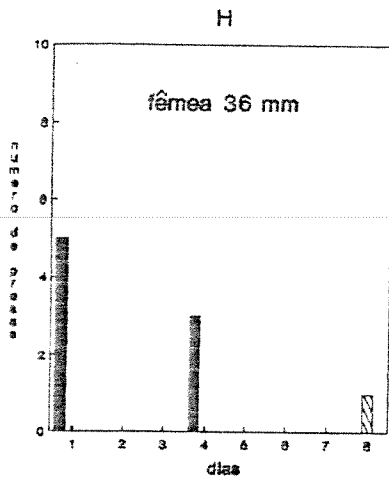
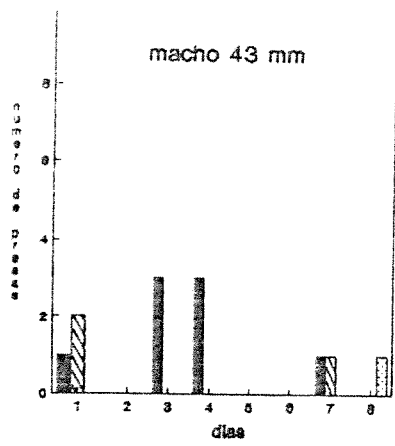


Figura 20 (continuação): Número de indivíduos de *Perna perna* consumidos por indivíduos médios e grandes de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presas, em quantidade restrita, realizados em aquário. Barra cheia= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}=15$ mm); Barra com listras= *P. perna* médios ( $\bar{x}=25$ mm); Barra pontilhada= *P. perna* grandes ( $\bar{x}=35$ mm).

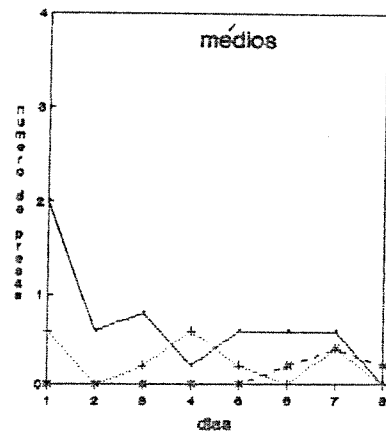
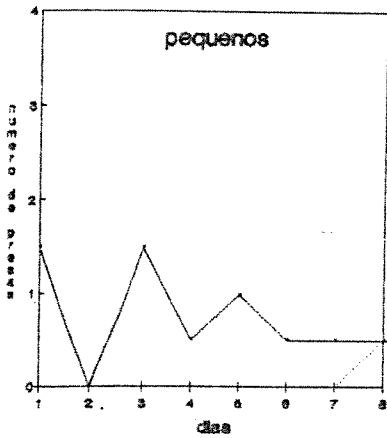
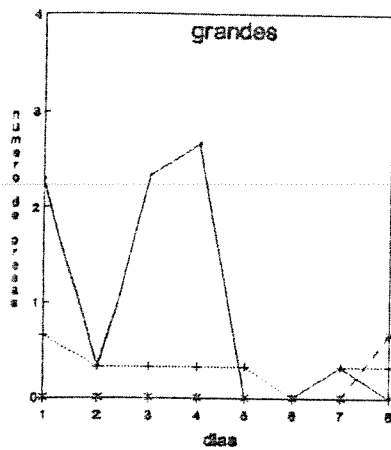


Figura 21: Número médio diário de mexilhões *Ferna perna* consumidos por indivíduos pequenos, médios e grandes de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de tamanho de presas em quantidade restrita, realizados em aquário. Linha contínua= *P. perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm); linha pontilhada= *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm); linha tracejada= *P. perna* grandes ( $\bar{x}$ = 35mm).

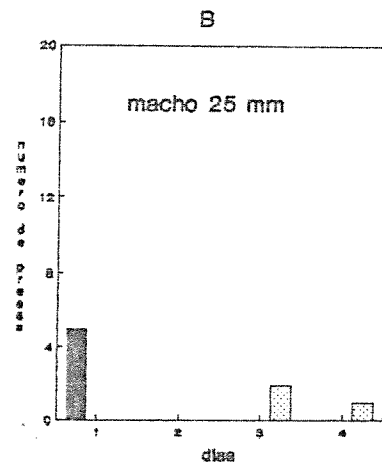
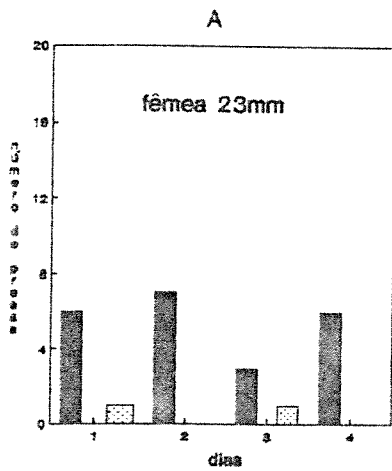
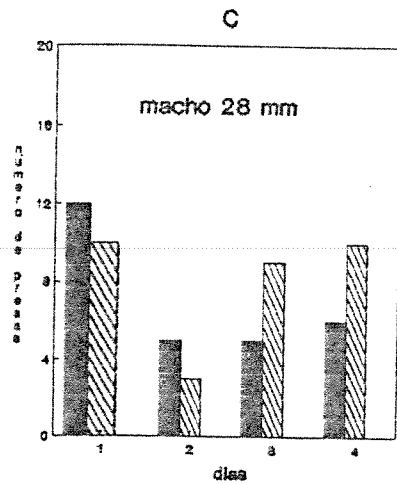


Figura 22: Número de presas consumidas por indivíduos pequenos e médios de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de presas, realizados em aquário. Barra com listras= *Chthamalus bisinuatus*; Barra cheia= *Brachidontes solisianus*; Barra pontilhada= *Perna perna* pequenos ( $\bar{x}$  = 15mm).

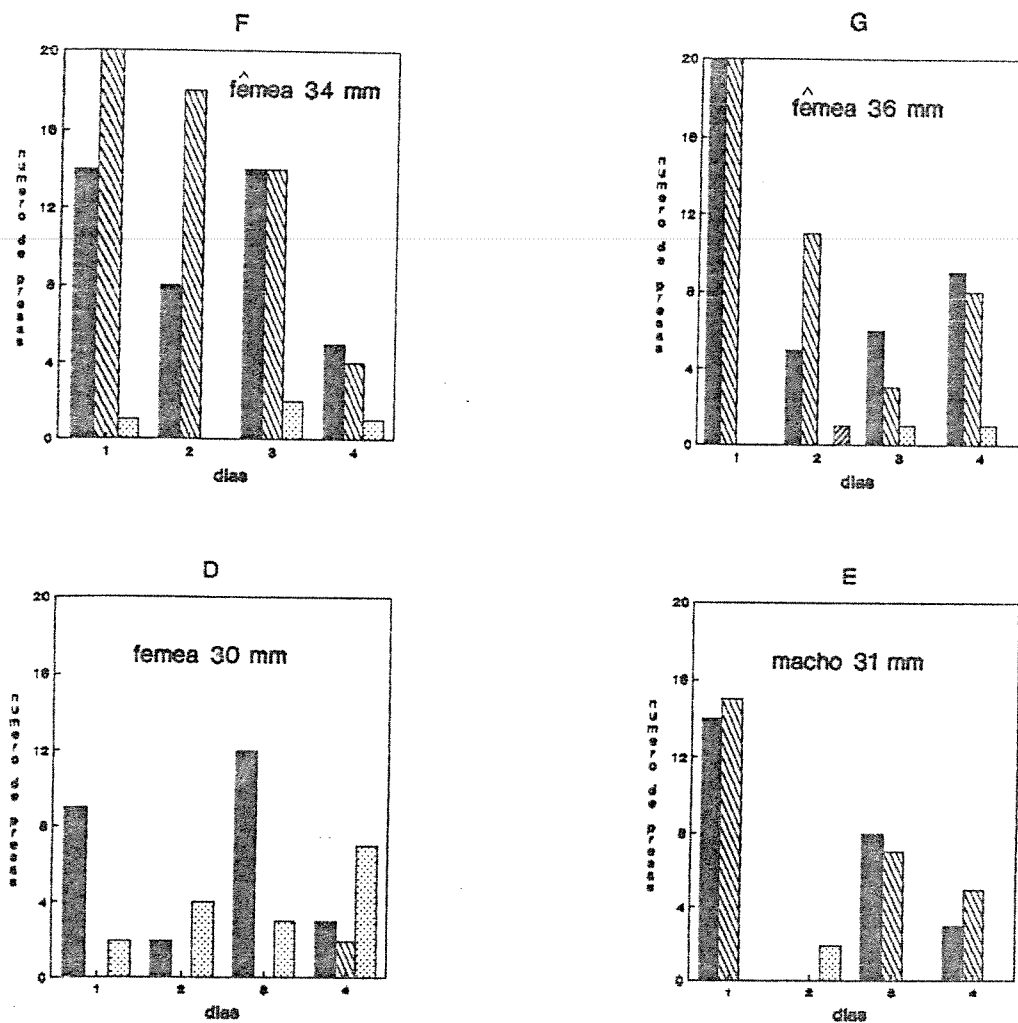


Figura 22 (continuação): Número de presas consumidas por indivíduos médios e grande de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de presas, realizados em aquário. Barra com listras = *Chthamalus bisinuatus*; Barra cheia = *Brachidontes solisianus*; Barra pontilhada = *Perna perna* pequenos ( $\bar{x}$  = 15mm); Barra com listras invertidas = *P. perna* médios ( $\bar{x}$  = 25mm).

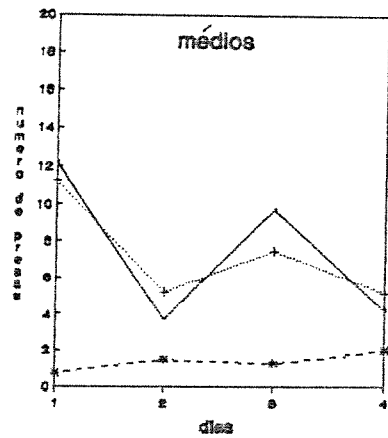
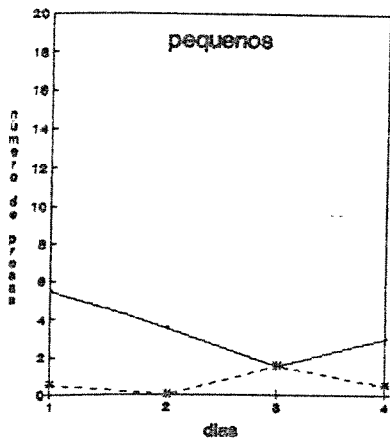
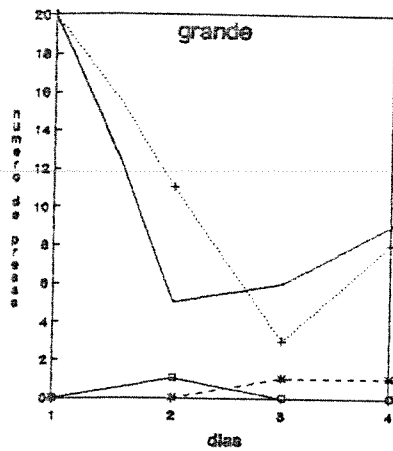


Figura 23: Número médio diário de presas consumidas por indivíduos pequenos, médios e grande de *Eriphia gonagra*, nos experimentos de escolha de presas, realizados em aquário. Linha contínua= *Erachidontes solisianus*; linha pontilhada= *Chthamalus bisinuatus*; linha tracejada= *Perna perna* pequenos ( $\bar{x}$ = 15mm); linha contínua com  $\square$  = *P. perna* médios ( $\bar{x}$ = 25mm).

segundo (escolha de presa restrita), principalmente no caso da fêmea de 36 mm de largura de carapaça, e em menor grau os machos de 33 e 35 mm. Outros caranguejos comeram poucos mexilhões no primeiro experimento e muitos no segundo, como foi o caso da fêmea de 34 mm e dos machos de 31 e 43 mm (os dois primeiros excluídos do resultado do primeiro experimento por terem comido somente um mexilhão). Apesar disso, ficou clara a preferência dos caranguejos, de todas as classes de tamanho, por presas menores, quando estas eram disponíveis.

A análise dos restos de conchas de *P. perna* predados revelou que os mexilhões pequenos são esmagados na região anterior, posterior e ventral (esmagamento direto ou "direct crushing", segundo Davidson, 1986), ficando com a concha bastante danificada, restando apenas pedaços de concha quebrada, sendo difícil recuperar algum material para análise. Os mexilhões médios e grandes foram abertos pelo esmagamento da extremidade anterior ("anterior crushing") ou esmagamento da extremidade posterior ("posterior crushing"). Eventualmente tanto a região anterior quanto a posterior estavam destruídas; nesse caso a região posterior apresentava a margem lascada ("edge-chipping") (Figura 24). A outra espécie de mexilhão, *B. solisianus*, também foi esmagada diretamente ("direct crushing") como os *P. perna* pequenos (Figura 25). Em todos os casos, a região ventral dos mexilhões foi a mais frequentemente atacada.

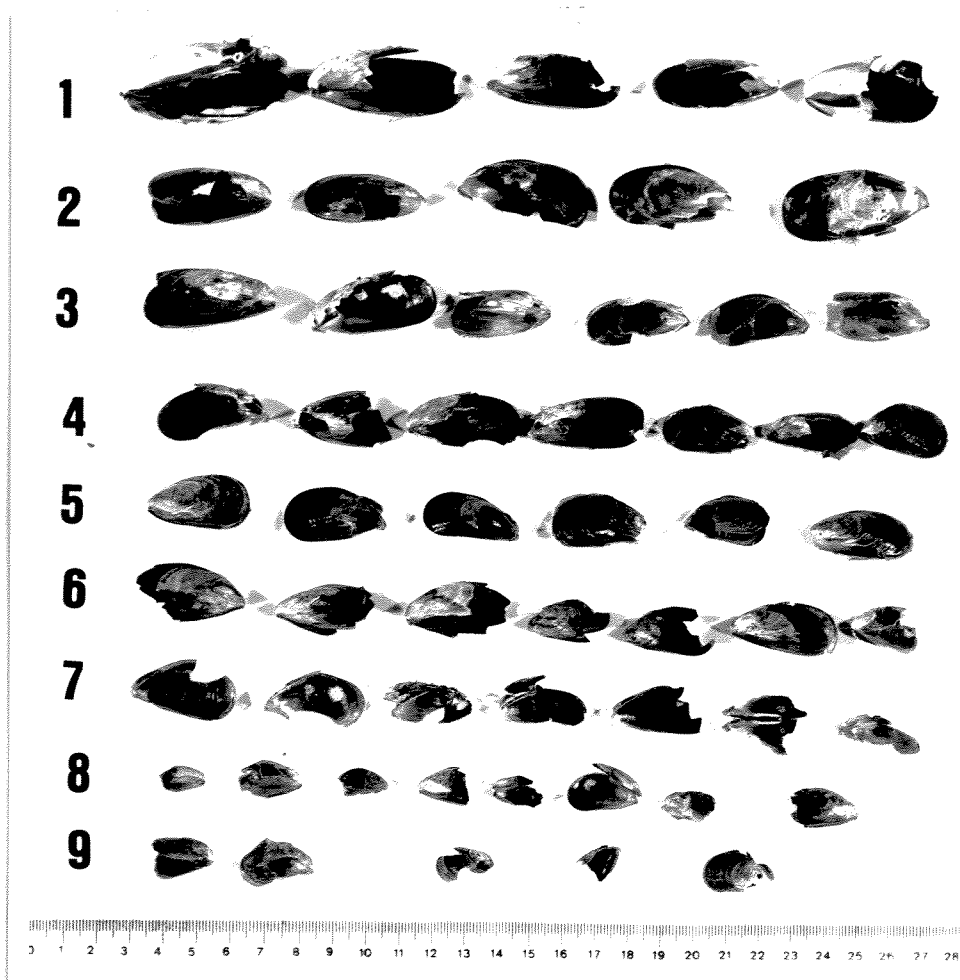


Figura 24: Restos de conchas de *Perna perna* predadas por indivíduos grandes (acima de 30mm de largura de carapaça) de *Eriphia gonagra* em aquário.

1= indivíduos grandes abertos na região posterior e ventral  
 2= indivíduos grandes abertos na região anterior e ventral  
 3= indivíduos grandes e médios abertos na região anterior, posterior e ventral

4= indivíduos médios abertos na região anterior, posterior e ventral

5= indivíduos médios abertos na região anterior (3 últimos com região posterior levemente lascada)

6= indivíduos médios abertos na região posterior e ventral

7= indivíduos médios com concha muito destruída

8= indivíduos pequenos abertos na região posterior e/ou ventral

9= indivíduos pequenos abertos na região anterior e/ou ventral

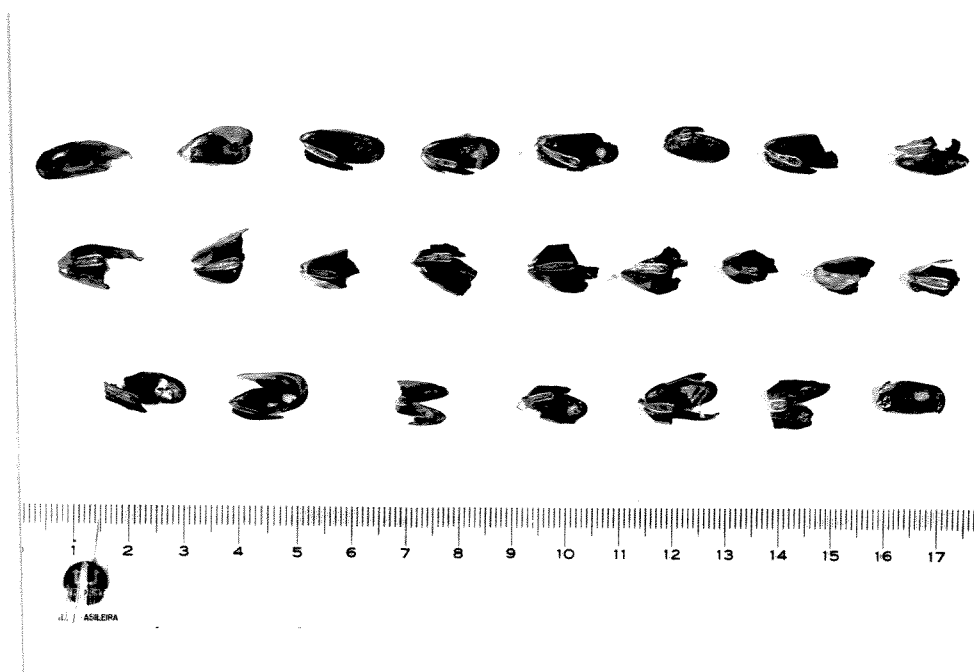


Figura 25: Restos de conchas de *Brachidontes solisianus* predadas por indivíduos grandes (acima de 30mm de largura de carapaça) de *Eriphia gonagra* em laboratório.



#### 6- Seleção de presas no campo:

As observações no campo revelaram que *E. gonagra* tem um comportamento alimentar bastante generalista, comendo principalmente algas e o poliqueto *P. lapidosa*. A craca *Chthamalus bisinuatus* foi a terceira presa mais frequente nas observações, enquanto os mexilhões *Perna perna* e *Brachidontes solisianus* foram menos predados.

Nos casos de predação de *P. perna*, onde existe um espectro de tamanho de mexilhões, *E. gonagra* seleciona presas menores, mesmo quando existem maiores em abundância. A maior presa selecionada tinha 30mm, porém a escolha mais frequente foram os mexilhões entre 10 e 20mm (Figura 26). O tempo de manipulação variou dependendo do tamanho do predador: um caranguejo com 30mm de largura de carapaça, ficou 34 minutos entre arrancar a presa, abri-la e come-la. Nos indivíduos maiores, de 40 a 45mm, o tempo de manipulação foi bem menor, variando de 5 a 12 minutos. (Figura 27). No campo, o esmagamento posterior foi a técnica mais utilizada para abrir os mexilhões. O tempo de manipulação para *Brachidontes solisianus* foi menor, de 2 a 4 minutos. A taxa de consumo também foi bastante variável, com um máximo de 4 mexilhões na mesma incursão de forrageamento.

As observações de predação sobre *B. solisianus* só ocorreram nos dias em que a maré não baixou ou o mar estava muito batido, pois a faixa ocupada por essa espécie situa-se mais alto no costão. Nesses dias, todos os registros de predação eram sobre *B. solisianus* ou sobre cracas *C. bisinuatus*. Nos dias em que a maré

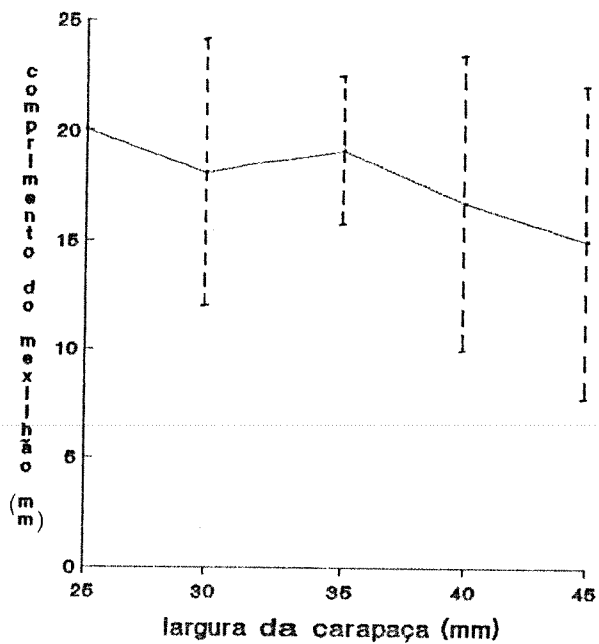


Figura 26: Comprimento médio dos mexilhões *Ferna perna* escolhidos por caranguejos *Eriphia gonagra*, durante as observações no costão rochoso do estuário do Rio Verde.

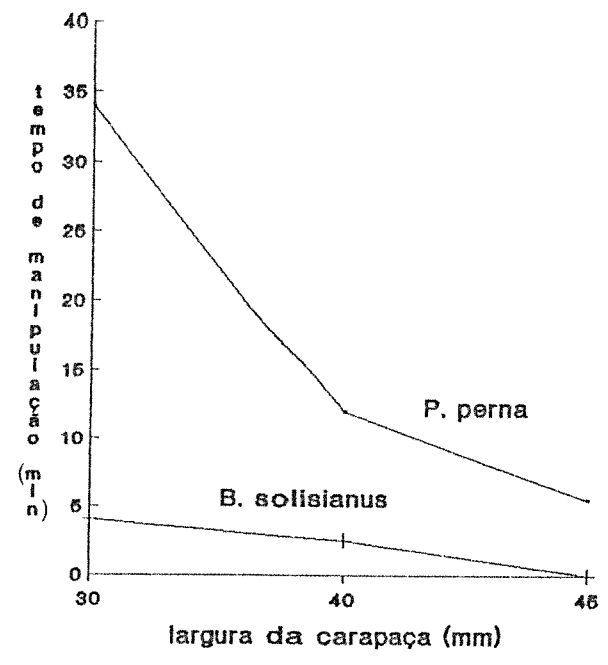


Figura 27: Tempo de manipulação médio dos mexilhões *Perna perna* e *Brachidontes solisianus* escolhidos por caranguejos *Eriphia gonagra* no costão rochoso do estuário do Rio Verde.

baixou ou o mar estava calmo, os caranguejos forrageavam na faixa de *P. perna* ou *P. lapidosa*, não sendo observados nenhum *E. gonagra* entre os *B. solisianus*. As cracas *C. bisinuatus*, que recolonizam rapidamente as manchas abertas no costão, foram predadas independente da condição da maré.

Os caranguejos forragearam algas inclusive no campo de mexilhões *P. perna*, indicando que as algas não são utilizadas somente como alimento alternativo, sendo algumas vezes preferidas a outras presas. A espécie mais utilizada foi *Ulva lactuca* L., e em menor escala *Enteromorpha* sp, *Grateloupia filicina* (Wulfen) C. Agardh e *Chaetomorpha antennina* (Bory) Kutzing.

A craca *Megabalanus coccopoma* (Darwin) e o gastrópodo *Fissurella clenchi* Farfante foram vistos, sendo utilizados como presa, apenas em uma ocasião.

A seleção de presas parece ser resultado do aprendizado do indivíduo: um caranguejo jovem (20mm) permaneceu durante 15 minutos subindo num mexilhão *P. perna* de 40 mm, até que desistiu e começou a comer *Ulva lactuca*. Outra fêmea de 25mm ficou durante 5 minutos tentando arrancar *P. perna*, desistiu e ficou andando na pedra. Tentou novamente outro *P. perna*, arrancando-o após 6 minutos, manipulando-o durante 10 minutos e finalmente comendo-o por 18 minutos. Ficou parada no meio dos mexilhões por 15 minutos, tentou arrancar outro *P. perna* durante 2 minutos, desistiu e voltou para a toca. Nos caranguejos maiores, acima de 35 mm de carapaça, o tempo de manipulação foi menor; além disso a presa escolhida era rapidamente arrancada e ingerida ou carregada para a toca.

#### 7- Análise calorimétrica das presas principais:

A composição centesimal de algumas presas utilizadas por *E. gonagra* encontra-se na Tabela IX. A alga *Ulva lactuca* foi o item alimentar que forneceu menor quantidade de calorias e proteínas, embora tenha o maior valor de carboidratos. Os valores calóricos de *P. lapidosa*, *B. solisianus* e *P. perna* são semelhantes, com quantidades de proteínas, carboidratos e lipídeos equivalentes.

#### 8- Conteúdo estomacal:

No conteúdo estomacal dos caranguejos foram encontradas as principais presas consumidas por *E. gonagra* no campo: *C. bisinuatus*, *B. solisianus*, *P. perna* e *P. lapidosa* (Tabela X). Apesar dos indivíduos amostrados terem sido coletados várias horas após a maré baixa, ainda assim 4 apresentavam estômago vazio, provavelmente pelo fato dos caranguejos não se alimentarem todos os dias.

Com os resultados de seleção de presas no campo, conteúdo estomacal e observações da literatura (Gore et al, 1978; Nalesso et al, no prelo), foi possível elaborar uma cadeia trófica parcial, com os principais decápodos encontrados no costão do Rio Verde (Figura 28). Pode-se notar que existe uma sobreposição alimentar de *E. gonagra* com *Menippe nodifrons* e *Geograpsus lividus*, porém devido ao fato destes caranguejos terem uma sobreposição espacial pequena e também à dieta generalista de *E. gonagra*, a competição alimentar entre eles deve ser minimizada.

Tabela IX: Composição centesimal média das presas principais utilizadas por *Eriphia gonagra*, em kcal/100g de peso fresco.

espécie	lipídeos	proteínas	carboidratos	cinzas	Kcal/100g
<i>Ulva lactuca</i>	0.27	3.09	9.02	2.50	50.87
<i>Perna perna</i>	1.41	10.85	1.66	2.38	62.73
<i>P. lapidosa</i>	1.33	10.41	1.18	10.21	58.33
<i>B. solisianus</i>	1.47	10.15	1.35	7.11	59.23

Tabela X: Conteúdo estomacal de *Eriphia gonagra* coletados no costão rochoso da Praia do Rio Verde.

N= 20 indivíduos

	número de indivíduos
Moluscos	
<i>Perna perna</i>	6
<i>Brachidontes solisianus</i>	8
Crustáceos	
<i>Chthamalus bisinuatus</i>	2
Poliquetos	
<i>Phragmatopoma lapidosa</i>	3
algas	5
estômago vazio	4

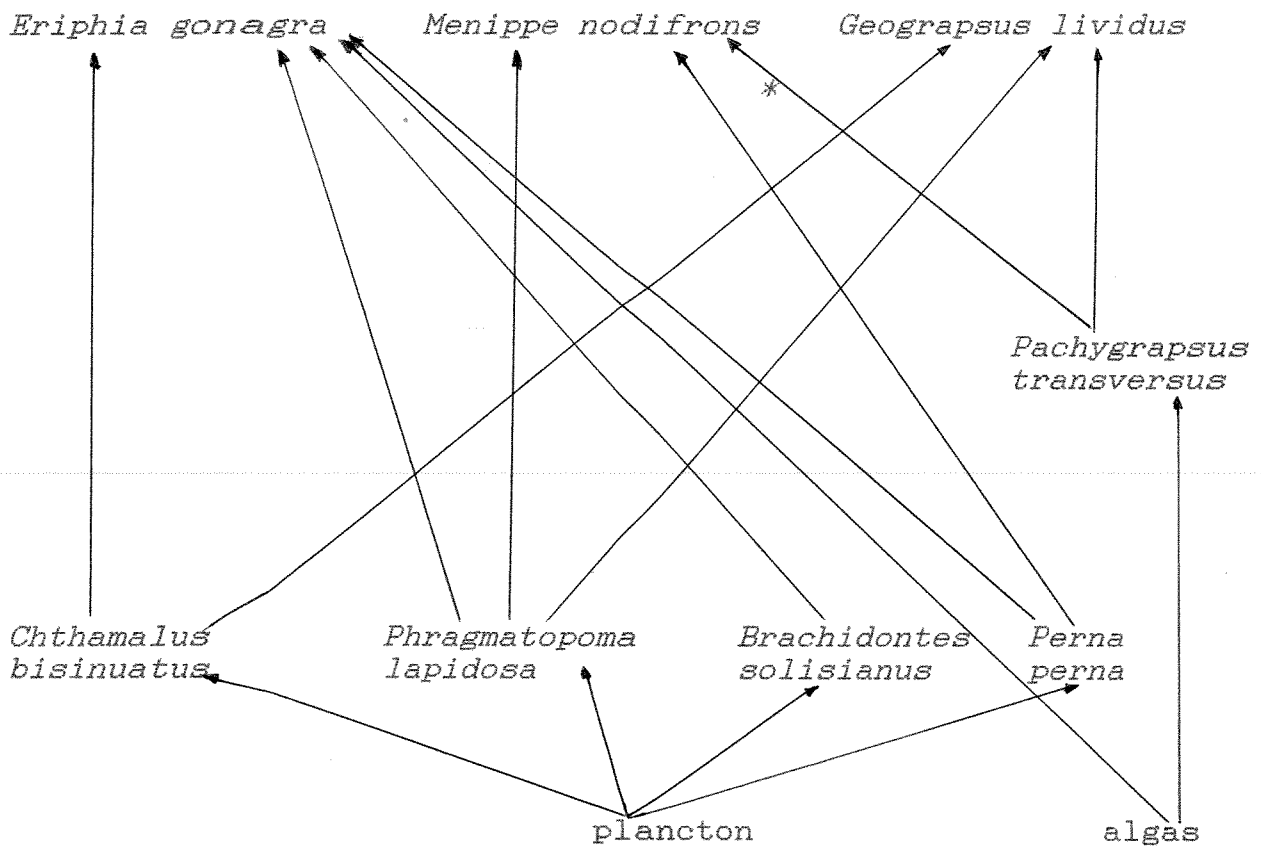


Figura 28: Cadeia trófica parcial envolvendo os principais crustáceos decápodos encontrados no costão do estuário do Rio Verde, E.E. de Juréia-Itatins. Não foram incluídos moluscos abundantes como *Thais haemastoma*, *Onchidella sp.*, *Littorina ziczac*, *Littorina flava*, nem outras espécies de crustáceos menos abundantes como *Petrolisthes armatus*, *Panopeus sp.*, alpheídeos, isópodos, a fim de simplificar o esquema.

\* segundo Gore *et al* (1978)

## DISCUSSÃO

## 1- Estrutura da população:

*Eriphia gonagra* não apresenta dimorfismo sexual em relação às quelas: tanto os machos quanto as fêmeas são heteroquélicos, sendo, em 77% dos casos, a direita maior. Indivíduos com quela esquerda maior foram observados em todas as classes de tamanho, nos dois sexos. Isso sugere que a autotomia de quelas pode não estar ligada à agressividade do indivíduo (pois nesse caso essa característica seria mais frequente nos indivíduos maiores), mas a um comportamento de defesa. Muitas espécies, inclusive de outros filos, apresentam autotomia de cauda, tentáculos, patas e outras partes do corpo; essa predação parcial é um mecanismo importante para limitar os danos e evitar a morte do indivíduo (Vermeij, 1982).

Smith & Hines (1991) verificaram que a taxa de forrageamento em siris *Callinectes sapidus* Rathbun sem a quela maior não difere significativamente dos indivíduos com as duas quelas, pois os siris utilizam a quela menor e a segunda pata do lado oposto durante a alimentação. Essa adaptação também foi verificada em *E. gonagra* forrageando sem uma das quelas. Porém, em outro siri, *Carcinus maenas* (L.), Kaiser et al (1990), verificaram que a força da quela depende também do intervalo entre as mudas: indivíduos logo após a muda são mais fracos e menos agressivos do que aqueles com o mesmo tamanho mas com exoesqueleto mais velho. Elnor (1980) verificou uma diminuição na taxa de forrageamento



dessa espécie nos indivíduos que sofreram autotomia de uma das quelas. Nestes, a quela regenerada era proporcionalmente menor do que a quela perdida. Em *E. gonagra*, a quela esquerda regenerada é igual à quela direita dos indivíduos não autotomizados, tanto nos machos quanto nas fêmeas, não alterando as taxas de forrageamento.

*Eriphia smithi* McLeay, ao contrário de *E. gonagra*, apresenta acentuado dimorfismo sexual em relação às quelas (Vannini & Gherardi, 1988). O dimorfismo de quela tem sido associado ao comportamento agonístico (Warner, 1970), "display" (em *Uca* spp., Crane, 1957) e defesa de território (Vannini & Gherardi, 1988).

No caso de *Eriphia smithi*, os machos maiores com acentuado dimorfismo de quelas, são raros na população estudada por Vannini & Gherardi (1988) na Somália. Esta espécie se abriga em penhascos rochosos, onde a disponibilidade de tocas para a cópula é limitada, pois elas têm que ter uma abertura estreita, para prevenir a predação por peixes durante a maré alta, e uma câmara nupcial larga. Este tipo de toca é escasso, sendo um fator limitante para o acasalamento e exigindo do seu possuidor ou desafiante armas poderosas, como os quelípodos fortes dos machos maiores. Porém, estes machos nunca podem deixar suas tocas sem defesa, sendo obrigados a forragearem muito próximo a elas, alimentando-se de algas e detritos, sofrendo o estresse de lutas frequentes com adversários. Isso faz com que eles sofram maior mortalidade, sendo raros nessa população.

Em *E. gonagra* isso não ocorre, porque a disponibilidade de tocas é grande, uma vez que elas são construídas junto à colônia

de *P. lapidosa*, sendo raros os indivíduos que se abrigam em fendas nas pedras. Esse fato contribui para que, ao contrário de *E. smithi*, não haja dimorfismo em relação ao tamanho máximo dos indivíduos, embora nos machos ele tenha sido ligeiramente maior do que nas fêmeas. Swartz (1976) observou que as fêmeas de *Neopanope sayi* (Smith), durante a época reprodutiva, não mudam o exoesqueleto e portanto se acumulam nas classes de tamanhos reprodutivos, enquanto os machos podem continuar a crescer. Assim, devido a essa anedise, as fêmeas são em geral menores do que os machos, o que pode ser estendido também para outros xantídeos como *E. gonagra*.

Ng & Tan (1985) acreditam que os caranguejos com assimetria de quelas apresentam, na maioria dos casos, a quela direita maior, provavelmente devido ao fato da maioria dos gastrópodos também apresentarem conchas com espirais enroladas para a direita, o que facilitaria a predação das mesmas.

A quela maior tem mais força, que é aplicada em pulsos mais lentos, mais efetivos em aumentar as microfraturas da concha da presa (Boulding & Labarbera, 1986). Além disso, ela é morfologicamente diferente da menor, apresentando um dente molariforme próximo à base do dátilo, enquanto a quela menor é mais alongada e fina. Reynolds & Reynolds (1977) e Vermeij (1977) associam a forma do quelípodo maior à predação de gastrópodos, propondo que a armadura das quelas e as características antipredatórias dos moluscos que lhes servem de presas seriam mais elaboradas nas espécies dos oceanos Índico e Pacífico. Em oceanos mais recentes, como o Atlântico, a coevolução entre as

espécies é recente e tanto as presas como os predadores são menos elaborados.

*Eriphia gonagra* se reproduz ao longo de todo o ano, talvez por ser uma espécie generalista, com um amplo espectro de presas. A variação de temperatura da água do mar é pequena, quando comparada à variação no rio (Nalesso, 1988), o que garante que as larvas liberadas terão condições favoráveis ao seu desenvolvimento.

## 2- Marcação e recaptura de caranguejos:

Nos experimentos com marcação e recaptura, apenas 37.3% dos indivíduos marcados foram recuperados. A baixa taxa de recaptura pode ser atribuída ao fato do caranguejo passar grande parte da sua vida associado à toca, seja abrigado dentro dela, ou com presa ou ainda parado na beira da toca. Nessas condições, era impossível determinar se o animal estava marcado ou não, pois mesmo parado na beira da toca, a região gástrica permanecia dentro da toca.

O comportamento furtivo da espécie e o tipo de amostragem efetuada (procura ativa), não são os mais indicados para essa espécie, pois muitas vezes os indivíduos fugiram antes que pudessem ser identificados. Vannini (1987) trabalhando com *E. smithi* na Somália, acompanhou os indivíduos à distância com binóculo 20 X 50, conseguindo recapturar 90 dos 120 indivíduos marcados (75%). As condições topográficas também diferem muito entre os dois locais: o costão do Rio Verde apresenta grande

heterogeneidade ambiental (Duarte, 1990) que dificulta a observação, o que não devia ocorrer no penhasco na Somália.

O crescimento extremamente rápido de *P. lapidosa* (Eckelbarger, 1976) também atrapalhou a estimativa do raio de ação dos caranguejos, pois o recife de areia recobria rapidamente a placa com a identificação da toca. Apesar disso, somente um indivíduo foi recuperado em outro ponto, distante 10 metros do local de captura. Os outros 56 estiveram sempre no mesmo ponto, sendo que 23 estavam na mesma toca. Nas observações animal-focal detectou-se que o raio de ação foi de, no máximo, 5 metros, sendo menor na maior parte dos caranguejos. As tocas são ocupadas por um longo tempo, como verificado por outro autor (Vannini, 1987).

Dos 57 indivíduos marcados e recapturados, 16 foram vistos dois dias consecutivos e apenas 2 em 3 dias. Em *E. smithi*, Vannini (1987) também verificou que mesmo nas marés de primavera, quando o número de indivíduos ativos foi maior, apenas 20% dos indivíduos marcados estão ativos. Essa estratégia de não sair todos os dias, minimiza os riscos de predação, a perda da toca para outros indivíduos e agressões intraespecíficas, que poderiam causar autotomia de quelas.

### 3- Observações sobre o comportamento de *Eriphia gonagra* no campo:

*Eriphia gonagra* passa a maior parte de sua vida dentro ou próximo à toca, na faixa entre marés, descoberta pela água duas vezes ao dia. Durante a maré alta os indivíduos estão sempre dentro da toca. Quando o caranguejo emerge, ele geralmente

permanece parado por algum tempo na beira da toca, antes de sair à procura de alimento. Esse comportamento de permanecer parado na beira da toca, é comum em outras espécies como *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Hughes, 1966) e explica a alta frequência de indivíduos parados na beira da toca (PBT) durante as observações. Esse comportamento provavelmente permite a distribuição ao acaso de tocas, pois embora o comportamento dos indivíduos seja territorial, existe uma hierarquia com base no tamanho dos caranguejos. Os menores não saem da toca enquanto houver maiores a uma distância menor de um metro. Eventualmente, os indivíduos permitem uma aproximação maior entre si, mas em geral, eles só saem da toca quando não existem ameaças, tanto de outros caranguejos quanto do batimento de ondas.

As incursões de forrageamento são sempre próximas à toca, porque elas são um recurso muito importante, não somente pela predação por peixes na maré alta, mas também por ser um refúgio contra os indivíduos maiores, embora os registros de agressões intraespecíficas tenham sido raros, principalmente porque os indivíduos se evitam, como observado em *E. smithi* por Rossi & Parisi (1973).

O número de comportamentos na amostragem animal-focal foi maior do que nas amostragens instantâneas porque, na primeira, o indivíduo é acompanhado por um tempo maior, podendo-se determinar com maior precisão a atividade realizada. Assim, comportamentos como dentro da toca (DT), dentro da toca com presa (DTP), entrando e saindo da toca (EST) e voltar para a toca correndo (VTC) seriam quase impossíveis de serem registrados na amostragem

instantânea. A vantagem desta é que o número de indivíduos amostrados é muito maior, tendo-se portanto uma avaliação real de quantos indivíduos realizam um determinado comportamento em cada dia. Por exemplo: o comportamento de espumar é realizado por alguns indivíduos da população, por um longo período de tempo, porém essa informação não aparece na amostragem instantânea. Parado fora da toca (PFT) parece ter sido subamostrado porque os indivíduos fogem antes de serem registrados.

Os caranguejos jovens não ficam parados fora da toca provavelmente devido às ameaças dos indivíduos maiores. Para *Pilumnus sayi* Rathbun, Lindberg & Stanton (1989) observaram que os indivíduos maiores exercem uma dominância sobre os menores, que ficam abrigados na presença desses.

Os comportamentos defensivos apresentados por *E. gonagra* são comuns a outras espécies de xantideos, inclusive em *E. smithi* (Vannini, 1987). Knudsen (1960) chamou de "freeze response" o comportamento imóvel dos animais surpreendidos fora da toca e, segundo ele, este comportamento só é observado durante a maré baixa, sendo mais frequente no outono e inverno, quando os animais estão menos ativos.

O comportamento de levar a presa para a toca ou outro local seguro também foi observado por Boulding & Labarbera (1986). Segundo Rossi & Parisi (1973), o caranguejo utiliza essa tática quando se alimenta de presas grandes, que precisam de repetidas pressões para serem abertas. Elner (1978) trabalhando com *Carcinus maenas*, predador de *Mytilus edulis*, verificou que ele não é suficientemente forte para esmagar a concha de uma vez,

abrindo-a por um processo cumulativo de aumentar microfraturas que estão presentes na estrutura da concha.

O comportamento reprodutivo de *E. gonagra* parece seguir a estratégia de procura e interceptação de fêmeas, proposta por Christy (1987) para algumas espécies de Grapsidae e Ocypodidae. Nessa estratégia, os machos procuram e interceptam as fêmeas, tentando se acasalar, sem defendê-las antes ou após a cópula. Também não existe defesa de um local ou toca para a cópula, que pode ocorrer na toca ou fora dela, sendo, em geral, breve. Já para *E. swithi*, a cópula ocorre dentro da toca enquanto a fêmea está mole, com o macho defendendo a toca por vários dias (Vaninni & Gherardi, 1988).

#### 4- Distribuição de tocas:

As análises de distribuição das tocas de *Eriphia gonagra* no costão rochoso da Praia do Rio Verde, embora apresentassem alguns resultados divergentes, na maioria dos testes resultou em distribuição das tocas ao acaso, com uma pequena tendência à regularidade. Porém o comportamento dos caranguejos é territorial, pois quando dois indivíduos estão saindo de tocas muito próximas, na mesma direção, o menor sempre volta para a toca ou desvia para outra direção.

O fato dos indivíduos não saírem todos os períodos de maré baixa e ainda terem comportamentos de permanecer parado na beira da toca e carregar a presa para a toca, evitam o confronto direto

entre os indivíduos, minimizando as interações agonísticas e permitindo a coexistência de tocas, às vezes, muito próximas.

Caranguejos jovens ocupam a mesma faixa dos adultos, não existindo zonação entre os diferentes estágios de desenvolvimento, como em *E. smithi* (Vannini, 1987) ou em algumas espécies de *Uca* (Christy & Salmon, 1984).

O número de tocas junto ao poliqueto é muito maior do que nas fendas das rochas. A estrutura do recife de areia construído pelos poliquetos é rígida o suficiente para proteger os caranguejos do impacto das ondas e abrigá-los de predadores como peixes, permitindo porém que os decápodos escavem tocas com as quelas. Além disso, o poliqueto é um recurso alimentar importante, principalmente para os jovens e nos dias de forte arrebentação, quando os indivíduos não saem das tocas. Porém o fato dos caranguejos cavarem tocas no banco de *Phragmatopoma* provavelmente fragiliza a sua estrutura, contribuindo para que as tempestades mais fortes arranquem grandes blocos. Isso pode ser atenuado pelo fato de *P. lapidosa* ter uma reprodução durante todo o ano e atingir a maturidade sexual em apenas 6 semanas (Eckelbarger, 1976). Além disso, as larvas recém metamorfoseadas podem se fixar em colônias antigas ou mortas, aumentando o tamanho e a complexidade topográfica do biótopo. A figura 29 mostra uma área de *P. lapidosa* com tocas de *E. gonagra* bastante danificadas, após um período de forte batimento de ondas, no inverno.

A ocupação de refúgios em animais marinhos, além de proteger contra predadores e dessecação, provê um local para reprodução e





Figura 29: *Phragmatopoma lapidosa* iniciando crescimento após um período de fortes marés.

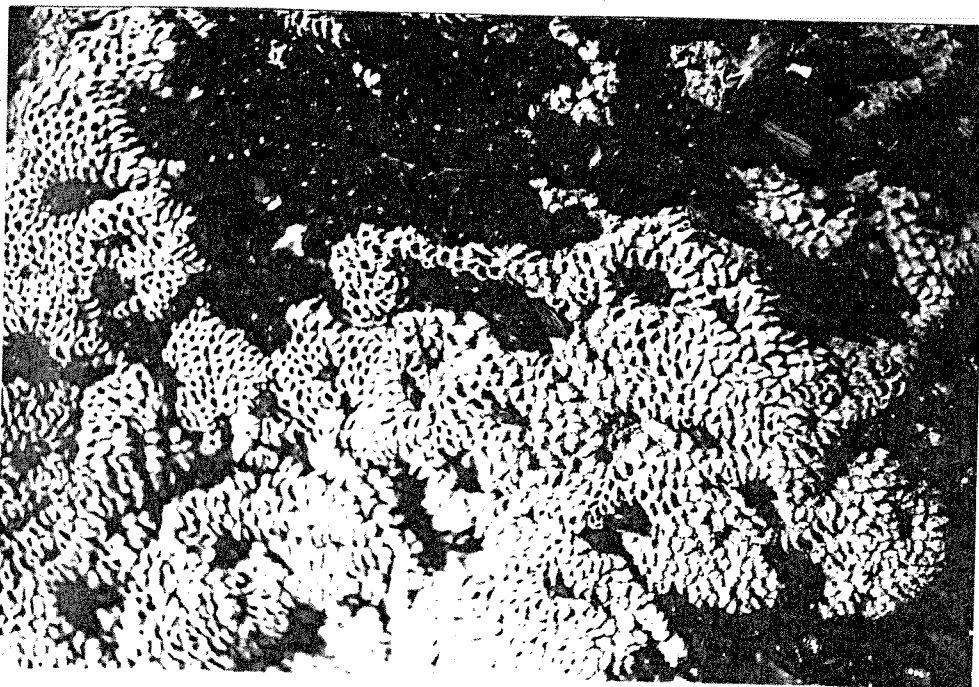


Figura 30: *Phragmatopoma lapidosa* recobrindo mexilhões *Perna perna*.

alimentação. As galerias construídas no campo de mexilhões por caranguejos *Acanthocyclus* são o melhor refúgio contra os predadores (Navarrete & Castilla, 1988).

#### 5- Seleção de presas em laboratório:

*Brachidontes solisianus* e *Chthamalus bisinuatus* foram as presas numericamente mais predadas, seguidas por indivíduos pequenos de *P. perna*. Os caranguejos menores de 25mm não predaram *C. bisinuatus* apesar de, provavelmente, ser uma presa mais fácil de manipular do que *P. perna* ou *B. solisianus*. Isso pode estar relacionado ao fato de, no campo, *C. bisinuatus* ocorrer nos níveis superiores de maré, onde os jovens não ocorrem.

Houve muita variação no número de presas ingeridas pelos caranguejos. Walne & Dean (1972), trabalhando com *Carcinus maenas*, observaram que os mexilhões e caranguejos de alguns locais eram mais atacados e mais vorazes, respectivamente, do que em outros locais. Segundo eles, a taxa de predação por caranguejos no laboratório foi, às vezes, difícil de estimar, devido à recusa de alguns caranguejos em se alimentar. Blundon & Kennedy (1982) também encontraram muita variação no comportamento alimentar de *Callinectes sapidus*. Em *E. gonagra* também houve essa dificuldade: os altos valores de desvio padrão encontrados refletem essa variação no comportamento alimentar da espécie.

Altos valores de desvio-padrão também foram obtidos por Elner & Hughes (1978), que descartaram esses indivíduos na publicação do trabalho. Posteriormente, Elner (1980) explicou essas

variações com base nos trabalhos de Klein-Breteler (1975). Segundo esse último autor, há um aumento na taxa metabólica dos caranguejos após um período de jejum, demorando vários dias para retornar ao normal.

Em laboratório, *E. gonagra* se comportou conforme o previsto pela teoria de forrageamento ótimo, selecionando presas menores, com menor tempo de manipulação e, à medida que estas foram se tornando raras ou ausentes, selecionaram as de maior tamanho. Os mexilhões grandes, em geral, só foram predados quando não haviam pequenos e médios disponíveis nos experimentos sem reposição de presas.

Devido ao comportamento furtivo da espécie, não foi possível estimar o tempo de manipulação da presa em laboratório. Pelo mesmo motivo, Lowell (1986) trabalhando com *Eriphia squamata* no Panamá, também encontrou dificuldades em observar o comportamento alimentar dessa espécie. Outros autores como Chilton & Bull (1986) afirmam que o tempo de manipulação é altamente variável, o que dificulta, segundo eles, a estimativa do ganho energético.

Apesar disso, nas observações de campo constatou-se que o tempo de manipulação de *B. solisianus* é menor do que o de *P. perna*. Embora esses dados sejam escassos, em laboratório, *E. gonagra* sempre selecionou as presas menores, tanto no experimento de escolha de tamanhos de presas como no de escolha entre espécies de presas, provavelmente devido ao menor custo de manipulação.

Muitos estudos revelam que caranguejos escolhem sua dieta de modo a maximizar a energia obtida por tempo de forrageamento

(Elner & Hughes, 1978; Hughes & Seed, 1981; Creswell & McLay, 1990). Segundo eles, porém, a energia obtida de um tamanho de presa muda com o tamanho do caranguejo e a espécie, pois o tempo de manipulação de uma presa é diferente para cada tamanho de predador e presa. Em geral, o tempo de manipulação da presa aumenta exponencialmente com o seu tamanho (Sanchez-Salazar et al, 1987), devido ao aumento na grossura e robustez na geometria de indivíduos maiores (Creswell & McLay, 1990).

Em todos os casos, o tamanho preferido estava muito abaixo do tamanho máximo que poderia ser aberto (Griffiths & Seiderer, 1980; Boulding & Hay, 1984; Chilton & Bull, 1986; Sanchez-Salazar et al, 1987), provavelmente porque as presas menores têm maior retorno energético, pois são abertas mais rapidamente (Griffiths & Seiderer, 1980; Davidson, 1986).

Cunningham & Hughes (1984) verificaram que, em *Carcinus maenas*, há uma melhora na eficiência de ataque, adquirida através da prática em presas abundantes, diminuindo o tempo de manipulação e aumentando o rendimento dessa presa para o predador.

Elner (1978) cita *Carcinus maenas* como uma espécie generalista que, em laboratório, predou *Mytilus edulis* de acordo com as premissas da teoria de forrageamento ótimo, selecionando as presas menores, com maior retorno energético por tempo de manipulação (Elner & Hughes, 1978). Da mesma forma, *E. gonagra* nas observações de campo mostrou-se generalista e, em laboratório, selecionou presas menores, aparentemente otimizando o ganho energético.

Hughes (1980) explica esse comportamento generalista de duas maneiras: 1) os caranguejos selecionariam presas de acordo com a densidade e abundância das mesmas, ou 2) eles realmente precisariam incluir vários tipos de presas para satisfazerem as necessidades de micronutrientes.

Creswell & McLay (1990) assinalam que *Cancer novaezealandiae* (Jacquinot) selecionou espécies de presa com maior retorno energético, exibindo porém uma estratégia de forrageamento flexível para incluir outras espécies de presas, dependendo da densidade, distribuição, tamanho e vulnerabilidade das presas. Essa flexibilidade permite a *C. novaezealandiae* ter uma distribuição ampla por toda a Nova Zelândia. Outros autores também observaram que uma estratégia generalista é mais adequada ao predador (Hughes & Elner, 1979; Blundon & Kennedy, 1982; Du Preez, 1984). Apesar disso, uma dieta mista impede parcialmente o processo de aprendizagem (Hughes, 1979), além de aumentar o tempo de manipulação da presa (Cunningham & Hughes, 1984). Porém, num ambiente como o costão rochoso da Praia do Rio Verde, com uma instabilidade ambiental muito grande (Nalesso, 1988), uma estratégia generalista parece ser mais apropriada. A disponibilidade de mexilhões, principalmente de *Ferna perna*, é muito variável e dependente da época do ano (recrutamento larval), assim como do crescimento de *P. lapidosa* que, em poucos dias, pode crescer sobre os mexilhões, matando-os (Figura 30). Também os *B. solisianus* podem diminuir em densidade devido à predação por dezenas de indivíduos de *Thais haemastoma*, que abrem grandes manchas na pedra (Duarte, 1990). A instabilidade

ambiental contribui para a limitação de recursos, principalmente nos meses de inverno (Connell, 1972; Menge, 1976), quando fortes ondas arrancam milhares de mexilhões e cracas das rochas, além de quebrar *P. lapidosa* (Nalesso, 1988). A disponibilidade de recursos não sendo constante ao longo do ano, resulta em uma expansão e contração periódica no nicho de *E. gonagra*, alterando as estratégias de forrageamento utilizadas pela espécie.

Através da análise de restos de conchas de *P. perna*, verificou-se que as técnicas utilizadas por *E. gonagra* para a abertura de conchas variaram entre o esmagamento direto, esmagamento anterior, esmagamento posterior e lascamento das margens do mexilhão, às vezes combinando duas técnicas. Em bivalves, Davidson (1986) observou cinco técnicas diferentes utilizadas pelo siri *Ovalipes catharus* (White) para abri-los: as quatro técnicas usadas por *E. gonagra*, mais a utilização da quela como cunha, cortando o músculo adutor do bivalve. Essa última pode também ter sido usada por *E. gonagra*, porém não há como comprovar senão através da observação direta. Elnor (1978) e Navarrete & Castilla (1988) propõem técnicas que são semelhantes às descritas por Davidson (1986). Segundo este autor, a técnica utilizada depende do tamanho e espécie da presa e do tamanho, espécie e idade do predador.

Lowell (1986) observou que quando os mexilhões são muito grandes em relação ao tamanho do caranguejo, estes tendem a atacar a margem das valvas desta presa.

Apesar de selecionarem preferencialmente bivalves menores, *E. gonagra*, em laboratório, predou *Perna perna* de até 50 mm.

Reynolds & Reynolds (1977), estudando outras espécies de *Eriphia*, atribuem isso à não disponibilidade de presas ótimas associadas à fome do predador, dificultando a determinação do tamanho crítico segundo Vermeij (1976). Boulding & Labarbera (1986) afirmaram que *Cancer productus* Randall demorou até 3 dias para abrir mexilhões grandes e o fez através de repetidas pressões que causaram a fadiga do material da concha.

#### 6- Seleção de presas no campo:

A seleção de presas está diretamente ligada à abundância, distância em relação à toca do indivíduo e também da arrebentação de ondas. Nos dias em que a maré não baixou, foram observados indivíduos se alimentando somente na região de *Brachidontes solisianus*. Nas amostragens animal-focal foi possível verificar que, nesses dias, o animal deixa a toca no poliqueto, vai até a faixa de *B. solisianus*, preda alguns indivíduos e retorna à toca.

No costão da Praia do Rio Verde, os indivíduos menores de *Perna perna* se fixam sobre os maiores, ficando mais expostos à predação por caranguejos e *Thais haemastoma*, enquanto os maiores ficam mais protegidos devido a esse comportamento gregário. Em outros mexilhões, como *Mytilus edulis*, Elner (1978) observou o contrário, os indivíduos menores se fixando nos interstícios dos grandes e sendo menos predados. Porém, quando espalhados individualmente no aquário, são mais predados do que os grandes.

No caso de *E. gonagra*, o tempo disponível para alimentação é restrito aos períodos de maré baixa. Assim, uma estratégia

minimizadora de tempo parece ser mais adequada do que maximizadora de energia (*sensu* Schoener, 1971). No entanto, é difícil estimar o forrageamento total dos indivíduos no campo, pois eles podem teoricamente, se alimentar enquanto estão dentro da toca.

Na natureza outros fatores também influenciaram na escolha de presas. O principal deles parece ter sido a arrebentação: nos dias em que o mar se apresentava calmo, via de regra, os indivíduos foram mais longe, ficando mais tempo fora da toca. Ao contrário, quando o mar estava agitado, o indivíduo ficava entrando e saindo da toca, não se arriscando a forragear longe dela. Nesses dias, as presas consumidas eram pequenas cracas (em início de recolonização) e algas, enquanto em dias de mar calmo, as presas selecionadas eram mexilhões *P. perna*.

A ação de ondas em ambientes rochosos da região entre marés, afeta a intensidade de predação (Paine, 1966; Dayton, 1971; Menge, 1976). O risco de desalojamento por ondas pode restringir os movimentos do predador e/ou o seu tempo de forrageamento (Menge 1978; Hughes & Seed, 1981; Boulding & Hay, 1984; Richardson & Brown, 1990), resultando na escolha de presas com menor retorno energético porém com menor tempo de manipulação, como as algas no caso de *E. gonagra*.

Muitos animais sacrificam a eficiência de forrageamento, gastando mais energia porém reduzindo o risco de predação (Werner & Hall, 1974). Formanowicz et al (1988) observaram que as presas menores são mais fáceis de serem carregadas para a toca quando existe uma ameaça para o predador.



Em peixes, Holbrook & Schmitt (1988) observaram que o risco de predação influencia no comportamento de forrageamento: os peixes movem-se para habitats livres de predadores, associam-se a manchas com mais refúgios estruturais ou diminuem de atividade. Muitos desses comportamentos permitem que os peixes continuem se alimentando quando expostos ao risco, uma resposta que pode ser vantajosa se o forrageamento for limitado pelo tempo. *E. gonagra* também diminui de atividade, permanecendo dentro da toca ou escolhendo presas próximas a essa.

Apesar dos caranguejos resistirem eventualmente a fortes ondas, o risco de serem arrancados da pedra é grande. Caso o animal não encontre uma toca disponível, a predação por peixes é sempre uma ameaça. Em algumas pedras expostas à forte arrebentação, que continham colônias de *P. lapidosa* com tocas de *E. gonagra*, os caranguejos só saíram da toca nos dias em que a maré estava muito baixa (nível -0.1 ou -0.2). A predação do poliqueto e de animais que compõem a fauna associada a esses recifes de areia (Souza, 1989), permite que os caranguejos se alimentem praticamente sem sair da toca.

O aumento no risco de desalojamento do predador também tem sido usado para explicar a seleção de presas menores, menos ótimas (Hughes & Dunkin, 1984; Palmer, 1984; Hughes & Drewett, 1985). Quando o distúrbio for moderado e/ou o rendimento da presa não diminuir com o tamanho, o comportamento ótimo pode ser a redução do tempo de exposição, se alimentando das presas menores e incluir presas adicionais se as condições permitirem (Richardson & Brown, 1990).

Outros autores citam o gênero *Eriphia* como predador de gastrópodos (Reynolds & Reynolds, 1977; Zipser & Vermeij, 1978; Bertness & Cunningham, 1981). Os comportamentos de esmagar e descascar conchas de gastrópodos respectivamente pela quela maior e menor foram descritos em laboratório em *E. sebana* (Shaw & Nodder), *E. squamata* Stimpson (Zipser & Vermeij, 1978; Bertness & Cunningham, 1981) e *E. verrucosa* (Forsk.) (Rossi & Parisi 1973). Entretanto Vannini *et al* (1989) não concordam com os autores acima, pois trabalhos de campo revelaram que *E. smithi* comporta-se como um oportunista e não pode ser considerado um predador de gastrópodos.

No caso de *E. gonagra* do costão do Rio Verde, não foi verificada a predação de gastrópodos no campo nem em laboratório. Alguns caranguejos, após vários dias sem alimentação, colocados em presença dos gastrópodos *Littorina flava* King & Broderip e *Thais haemastoma* (L.), comuns no costão do Rio Verde, não conseguiram abrir a concha ou nem chegaram a manipulá-las (observação pessoal). Entretanto Lavrado (1992) cita *E. gonagra* como um dos predadores de *Thais haemastoma* no costão da Praia do Forno, em Arraial do Cabo, RJ. Segundo Hughes (1979), o fato das presas terem distribuição esparsa, com uma taxa de encontro baixa, influencia na escolha do predador, que tende a selecionar presas com distribuição mais agrupada. Além disso, Creswell & McLay (1990) encontraram que o rendimento energético é menor nos gastrópodos do que nos bivalves.

Hughes & Elner (1979) e Elner & Raffaelli (1980) relatam que *C. maenas*, quando preda gastrópodos, não seleciona o tamanho da

presa, devido à distribuição esparsa dos gastrópodos, ao contrário dos mexilhões, que ocorrem agrupados, existindo sempre indivíduos menores e mais fáceis de serem abertos.

#### 7- Análise calorimétrica das presas principais:

A análise calorimétrica das principais presas utilizadas por *E. gonagra* revelou que a alga *Ulva lactuca* fornece menos calorias do que as presas animais. Apesar disso, o tempo de manipulação da alga é menor do que de mexilhões, cracas e poliqueto, que precisam ser retirados de suas conchas ou tubos. Assim, a energia obtida por tempo de manipulação deve ser maior para a alga do que para as presas animais, tornando-a a primeira no "ranking" de presas utilizadas pelo caranguejo.

Embora a metodologia empregada nessa análise não leve em conta os carboidratos e proteínas insolúveis, que não seriam assimilados pelo caranguejo (McClintock, 1986), esses valores mostram que entre as duas espécies de mexilhões e o poliqueto as diferenças são pequenas, em termos de proteínas e calorias obtidas. Levando-se em conta o tempo de manipulação menor para *E. solisianus* e, provavelmente, para *P. lapidosa*, essas espécies viriam logo abaixo da alga no ranking de presas, enquanto o mexilhão *P. perna*, com um tempo de manipulação maior, seria a última presa do "ranking".

Entretanto, Hughes (1980) afirma que esse tipo de análise, que só considera os componentes principais de cada presa, não leva em conta os micronutrientes presentes em cada um. Pulliam (1974)

coloca que a dieta que maximiza a aptidão, pode não ser a dieta que maximiza a taxa líquida de calorias ingerida.

Além disso, como colocado teoricamente por Schluter (1981) e comprovado no campo por Cayford & Goss-Custard (1990), mudanças sazonais nas propriedades nutritivas de alguns alimentos podem causar mudanças no comportamento de forrageamento dos predadores.

Apesar da teoria de forrageamento ótimo não incorporar a necessidade de outros recursos além da energia (como os micronutrientes), nem levar em conta os riscos de mortalidade enquanto o predador está forrageando, nem a competição por alimento (Hughes, 1980), ela é um instrumento de análise bastante útil para se compreender os padrões de forrageamento apresentados pelas espécies.

A teoria de forrageamento ótimo se aplica muito bem em laboratório ou na natureza, quando a escolha envolve dois tipos de presas, uma ótima e outra sub-ótima. Em ambientes mais complexos, principalmente com animais generalistas, os predadores, em alguns casos, não se comportam como o previsto porque os modelos ainda são muito simples. Segundo Palmer (1984), a inclusão de riscos para o predador como predação e dessecação, nos modelos de forrageamento ótimo, pode aumentar a precisão dos modelos de seleção de presas na natureza.

#### B- Conteúdo estomacal:

No conteúdo estomacal dos jovens, a presa mais frequente foi *P. lapidosa*, que pode ser obtida sem expor o jovem ao risco de

predação, mais presente nessa fase devido às mudas frequentes (Klein-Breteler, 1975). No acompanhamento animal-focal ficou comprovada a tendência do jovem se alimentar sempre próximo à toca. Rangeley & Thomas (1987), observaram que os jovens de *Carcinus maenas* selecionam as presas mais abundantes e disponíveis, devido ao risco de predação.

No conteúdo estomacal foram encontrados mais de um tipo de presa, indicando que a espécie é generalista. Orians (1980) apud Turner (1982) coloca que os itens pequenos devem ser capturados se, no início da incursão de forrageamento, o predador não é capaz de estimar a densidade de presas grandes. No caso de caranguejos, que não saem todos os dias, o fato de encontrarem presas como pequenas cracas logo à saída da toca, seria um estímulo à predação. Posteriormente, ao encontrarem presas maiores, eles poderiam escolher as mais proveitosas.

Fulliam (1974) acredita que um animal estima a abundância de alimento de acordo com a sua frequência de encontro. Um predador isolado e com fome, obviamente não estará encontrando presa e portanto, estimará a presa preferida como sendo de baixa densidade. Quando esse animal encontrar um alimento, ele comerá todas as presas encontradas, porém a alta taxa de encontro com a presa dará ao predador uma nova estimativa da densidade de presa. Isso levará ao aumento na especificidade com a saciação, embora o animal continue maximizando as calorias ingeridas. Assim, ele pode mudar de generalista para especialista em uma mesma incursão de forrageamento.

A mudança na seleção de tamanho de presa devido à saciação do predador foi verificada por Elner & Hughes (1978) e Jubb et al (1983). Elner & Hughes *op. cit.* afirmaram que *Carcinus maenas* tem "memória curta", pois eles rejeitaram presas sub-ótimas mas terminaram por incluí-las na dieta quando as presas ótimas não foram encontradas.

Griffiths (1975) analisando os resultados de seleção de presas de vários autores, concluiu que os invertebrados e formas larvais de vertebrados ingerem presas conforme elas são encontradas e, portanto, a presa mais abundante no ambiente deve ser também a mais abundante na dieta. Esse modelo foi denominado por ele de maximizador numérico. Já os vertebrados, com um desenvolvimento neural mais complexo e aprendizado, comportam-se como maximizadores de energia, selecionando presas mais energéticas.

Outros autores como Krebs et al (1977); Goss-Custard (1977b) e Sutherland (1982) encontraram os predadores incluindo em suas dietas algumas presas menos proveitosas e atribuíram isso ao fato deles amostrarem todas as presas para confirmarem a decisão correta, ou então confundirem as presas mais ou menos proveitosas (Hughes, 1979).

O impacto de *E. gonagra* na população de presas e na estrutura geral da comunidade de costão não foi avaliado. Embora outros caranguejos como *Pachygrapsus transversus* sejam mais abundantes do que *E. gonagra*, o fato desse xantídeo cavar galerias confere a ele um papel chave no costão rochoso do Rio Verde. Entretanto

mais estudos sobre a influência desse caranguejo precisam ser feitos para esclarecer essa questão.

## CONCLUSÕES:

- Em *Eriphia gonagra*, ambos os sexos são heteroquélidos, na maioria dos casos, com a quela direita maior; indivíduos com a quela esquerda maior ocorrem em todas as classes de tamanho, nos dois sexos. Essa característica provavelmente está ligada a comportamentos defensivos como a autotomia de quelas, mais do que a comportamentos agonísticos.

- Os caranguejos saem da toca somente nos períodos de maré baixa, principalmente noturnas, em condições de mar calmo a moderadamente batido. Na maré alta ou com mar agitado, eles permanecem na toca, evitando deslocamentos por ondas e predadores.

- Na maré baixa, os indivíduos passam a maior parte do tempo na beira da toca ou forrageando próximo a ela, num raio máximo de 5 metros. O fato deles não saírem todos os períodos de maré baixa também contribui para diminuir as interações agonísticas.

- As tocas têm distribuição ao acaso, independente do grau de exposição a ondas ou do tamanho dos caranguejos, embora o comportamento dos indivíduos seja territorial.



- *Eriphia gonagra* utiliza os recifes de areia de *Phragmatopoma lapidosa* como substrato para a construção de tocas, alimentando-se também do poliqueto, principalmente na fase jovem, quando permanece todo o tempo abrigado na toca.
  
- os mexilhões *Brachidontes solisianus* e *Perna perna* pequenos e a craca *Chthamalus bisinuatus* foram as espécies de presas preferidas em laboratório. Na natureza, *E. gonagra* mostrou-se generalista, selecionando presas próximas à toca.
  
- A alga *Ulva lactuca* apresentou um retorno energético menor, porém o seu tempo de manipulação também é menor, o que a torna a primeira espécie no "ranking" de presas.
  
- *E. gonagra* no costão do Rio Verde não preda gastrópodos provavelmente porque estes têm distribuição esparsa enquanto a disponibilidade de mexilhões, cracas, algas e de poliquetos é maior.
  
- em laboratório, *E. gonagra* selecionou as presas menores, com menor tempo de manipulação, de acordo com a teoria de forrageamento ótimo. Na natureza porém, outros fatores como a arrebentação e o risco de predação influenciam a escolha de presas.

## RESUMO

*Eriphia gonagra* no costão rochoso da Praia do Rio Verde, cava tocas junto às colônias do poliqueto construtor de recifes de areia *Phragmatopoma lapidosa*, na região entre marés. Nos períodos de maré baixa, os caranguejos podem sair das tocas para se alimentar, acasalar, permanecer parados na beira da toca ou mesmo dentro dela. Através de observações do tipo animal-focal e de marcação e recaptura de indivíduos, verificou-se que os tipos e frequências de comportamentos diferem entre as classes de tamanho sendo que, em geral, os indivíduos pequenos tendem a ficar próximos à toca mesmo quando se alimentam, enquanto os médios e grandes forrageiam mais distantes, exibindo também comportamentos relacionados ao aprendizado, reprodução, agressividade e defesa. Entretanto o raio de ação dos caranguejos foi sempre menor do que 5 metros. As tocas têm distribuição ao acaso e são ocupadas por um único indivíduo por um longo tempo.

Na natureza, *E. gonagra* é generalista, alimentando-se de algas (principalmente *Ulva lactuca*), cracas (*Chthamalus bisinuatus*), mexilhões (*Perna perna* e *Brachidontes solisianus*) e do poliqueto onde se abrigam. Não foi observada a predação sobre gastrópodos, embora em outros locais a espécie selecione esse tipo de presa.

O forrageamento também depende das condições da maré e da disponibilidade de presas, que varia durante o ano. Com mar agitado, os caranguejos forrageiam próximo à toca ou não saem da toca, provavelmente alimentando-se do próprio poliqueto dentro da mesma.

Em laboratório, *E. gonagra* selecionou sempre os menores mexilhões. Em experimentos sem reposição de presas, os caranguejos só predaram os médios e grandes, quando não havia presas pequenas disponíveis. Nos experimentos de seleção de espécies de presas, *C. bixinuatus* e *B. solisianus* foram preferidas, provavelmente devido ao menor tempo de manipulação envolvido. Assim, em laboratório, *E. gonagra* se comportou conforme o previsto pela teoria de forrageamento ótimo. Na natureza, a escolha de presas envolve outros fatores como as condições de maré, a presença de indivíduos maiores e provavelmente a necessidade de outros nutrientes presentes em alguns alimentos específicos, o que nem sempre é previsto pela teoria.

## SUMMARY

At Rio Verde rocky shore *Eriphia gonagra* lives in burrows inside sandy reefs built by the polychete *Phragmatopoma lapidosa*, along the intertidal zone. At low tides, the crabs may either leave their burrows searching for food or mates, or stay at burrows entrance or inside them.

By means of animal-focal observations and mark/recapture techniques, it was verified that the individuals behaved differently according to their size: small crabs stayed close to their burrows even when they were eating, while medium and large crabs could forage far away from their burrows, exhibiting learning, mating, defense and agonistic behaviours. However, even for the latter, the maximum distance covered was inferior to 5 meters.

The burrows were randomly distributed and each one was occupied by a single individual for a long time.

In the field, *E. gonagra* behaved as a generalist, consuming algae (*Ulva lactuca*), barnacles (*Chthamalus bisinuatus*), mussels (*Perna perna* and *Brachidontes solisjanus*), and the polychetes where they burrow. Gastropods were not preyed upon, although this was verified elsewhere.

The foraging behaviour also depended on tidal conditions and prey availability, which changed during the year. With strong wave action, the crabs foraged close to their burrows or do not went away, probably eating the polychetes inside the reef.

or do not: went away, probably eating the polychetes inside the reef.

In laboratory, the crabs always selected the smallest mussels. In experiments with no prey reposition they preyed upon medium and large mussels only when the smallest ones were not available anymore.

In experiments of prey species selection, the preferred prey were *C. bisinuatus* and *B. solisianus*, probably due to lesser manipulation times required by these species.

So, in laboratory conditions *E. gonagra* behaved according to Optimal Foraging Theory predictions. On the other hand, in the field prey choice depended on other factors such as wave action, the presence of larger crabs, and probably the necessity of other nutrients provided by other kind of food items. These factors are not always considered by the Theory.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELE, L. G.; HECK, K. L. Jr; SIMBERLOFF, D. S. & VERMEIJ, G. J. 1981. Biogeography of crab claw size: assumptions and a null hypothesis. *Syst. Zool.* **30**: 406-424.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-265.
- BELOVSKY, G. E.; RITCHIE, M. E. & MOOHEAD, J. 1989. Foraging in complex environments: when prey availability varies over time and space. *Theor. Pop. Biol.* **36**: 144-160.
- BERTNESS, M. D. & CUNNINGHAM, C. 1981. Crab shell crushing predation and gastropod architectural defense. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **50**: 213-230.
- BERTNESS, M. D.; GARRITY, S. D. & LEVINGS, S. C. 1981. Predation pressure and gastropod foraging: a tropical-temperate comparison. *Evolution* **35**: 995-1007.
- BLUNDON, J. A. & KENNEDY, V. S. 1982. Mechanical and behavioral aspects of blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun), predation on Chesapeake Bay bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **65**: 47-65.

BOULDING, E. G. & HAY, T. K. 1984. Crab response to prey density can result in density-dependent mortality of clams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 521-525.

BOULDING, E. G. & LABARBERA, M. 1986. Fatigue damage: repeated loading enable crabs to open larger bivalves. *Biol. Bull.* **171**: 538-547.

CASSINI, M. H.; KACELNIK, A. & SEGURA, E. T. 1990. The tale of the screaming hairy armadillo, the guinea pig and the marginal value theorem. *Anim. Behav.* **39**: 1030-1050.

CAYFORD, J. T. & GOSS-CUSTARD, J. D. 1990. Seasonal changes in the time selection of mussels, *Mytilus edulis*, by oystercatchers, *Haematopus ostralegus*: an optimality approach. *Anim. Behav.* **40**: 609-624.

CHARNOV, E. L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* **110**: 141-151.

CHILTON, N. B. & BULL, C. M. 1986. Size-related selection of two intertidal gastropods by the reef crab *Ozius truncatus*. *Mar. Biol.* **93**: 475-480.

CHRISTY, J. H. 1987. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bull. Mar. Sci.* **41**: 177-191.

CHRISTY, J. H. & SALMON, M. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (genus *Uca*). *Biol. Rev.* **59**: 483-509.

CONNELL, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **3**: 169-192.

CORTESÃO, J.; ALCANTARA, A.; PALO, H. Jr & CAMPOS, F. P. 1989. *Juréia. A luta pela vida*. Editora Index Ltda. Rio de Janeiro.

CRANE, J. 1957. Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). *Zoologica* **42**: 69-82.

CRESWELL, P. H. & MCLAY, C. L. 1990. Handling times, prey size and species selection by *Cancer novaezealandiae* (Jacquinot, 1853) feeding on molluscan prey. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **140**: 13-28.

CUNNINGHAM, P. N. & HUGHES, R. N. 1984. Learning of predatory skills by shore crabs *Carcinus maenas* feeding on mussels and dogwhelks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **16**: 21-26.

CUTHILL, I. C.; KADELNIK, A.; KREBS, J. R.; HACCOU, P. & IWASA, Y. 1990. Starlings exploiting patches: the effect of recent experience on foraging decisions. *Anim. Behav.* **40**: 625-640.



DAVIDSON, R. J. 1986. Mussell selection by the paddle crab *Ovalipes catharus* (White): evidence of flexible foraging behavior. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **102**: 281-299.

DAYTON, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* **41**: 351-389.

DUARTE, L. F. L. 1990. *A seleção de presas e a distribuição do gastrópodo carnívoro Thais haemastoma (L.) no costão da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia-Itatins, Estado de São Paulo.* Tese de Doutorado - UNICAMP - Campinas.

DU PREEZ, H. H. 1984. Molluscan predation by *Ovalipes punctatus* (De Haan) (Crustacea: Brachyura: Fortunidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **84**: 55-71.

EBLING, F. J.; KITCHING, J. A.; MUNTZ, L. & TAYLOR, C. M. 1964. The Ecology of Lough Ine. XIII. Experimental observations of the destruction of *Mytilus edulis* and *Nucella lapillus* by crabs. *J. Anim. Ecol.* **33**: 73-82.

ECKELBARGER, K. J. 1976. Larval development and population aspects of the reef-building polychaete *Phragmatopoma lapidosa* from the east coast of Florida. *Bull. Mar. Sci.* **26**: 117-132.

EGGLESTON, D. B. 1990. Functional responses of blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun feeding on juvenile oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin): effects of predator sex and size, and prey size. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **143**: 73-90.

ELNER, R. W. 1978. The mechanics of predation by the shore crabs, *Carcinus maenas* (L.) on the edible mussel *Mytilus edulis* (L.). *Oecologia (Berl.)* **36**: 333-344.

ELNER, R. W. 1980. The influence of temperature, sex and chela size in the foraging strategy of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Mar. Behav. Physiol.* **7**: 15-24.

ELNER, R. W. & HUGHES, R. N. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.* **47**: 103-116.

ELNER, R. W. & RAFFAELLI, D. G. 1980. Interactions between two marine snails, *Littorina rudis* Maton and *Littorina nigrolineata* Gray, a predator, *Carcinus maenas* (L.) and a parasite *Microphallus similis* Jagerskiold. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **43**: 151-160.

EMLEN, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* **100**: 611-617.

ESTABROOK, G. F. & DUNHAM, A. E. 1976. Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance, and relative value of available prey. *Am. Nat.* **110**: 401-413.

FAUSTO-FILHO, J. & FURTADO, E. 1970. Nota preliminar sobre a fauna das colônias de Sabellariidae do litoral do Estado do Ceará (Annelida, Sedentaria). *Rev. Bras. Biol.* **30**: 285-289.

FORMANOWICZ, D. R., Jr & BRODIE, E. D., Jr 1988. Predation risk and forager escape tactics. *Anim. Behav.* **36**: 1836-1860.

FRANCOZO, A. 1982. *Desenvolvimento pós-embrionário e morfologia juvenil de Eriphia gonagra (Fabricius, 1781) (Decapoda, Xanthidae) e Sesarma (Holometopus) rectum Randall, 1840 (Decapoda, Grapsidae) em laboratório.* Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista - UNESP - Rio Claro.

GAVA, A. J. 1979. *Princípios de Tecnologia de alimentos.* Ed. Nobel. São Paulo.

GORE, R. H.; SCOTTO, L. E. & BECKER, L. H. 1978. Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some subtropical sabellariid worm reefs. *Bull. Mar. Sci.* **28**: 221-248.

GOSS-CUSTARD, J. D. 1977a. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank *Tringa totanus* in the field. *Anim. Behav.* **25**: 10-29.

GOSS-CUSTARD, J. D. 1977b. Predator responses and prey mortality in redshank, *Tringa totanus* (L.) and a preferred prey, *Corophium volutator* (Pallas). *J. Anim. Ecol.* **46**: 21-35.

GRIFFITHS, D. 1975. Prey availability and the food of predators. *Ecology* **56**: 1209-1214.

GRIFFITHS, C. L. & SEIDERER, J. L. 1980. Rock-lobsters and mussels—limitations and preferences in a predator-prey interaction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **44**: 95-109.

GRUBB, T. C. Jr & GREENWALD, L. 1982. Sparrows and a brushpile: foraging response to different combinations of predation risk and energy cost. *Anim. Behav.* **30**: 637-640.

GUERRAZZI, M. C. 1991. *Influência dos fatores abióticos na distribuição de duas espécies de gastrópodos herbívoros na região entre marés, na Estação Ecológica de Juréia-Itatins, SP.* Tese de Mestrado. IB - UNICAMP. Campinas.

HELLER, J. 1975. Visual selection of shell colour in two littoral prosobranchs. *Zool. J. Linn. Soc.* **56**: 153-170.

HOLBROOK, S. J. & SCHMITT, R. J. 1988. Effects of predation risk on foraging behavior: mechanisms altering patch choice. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **121**: 151-163.

HUGHES, D. A. 1966. Behavioural and ecological investigations of the crab *Ocypode ceratophthalmus* (Crustacea: Ocypodidae). *J. Zool.* **150**: 129-143.

HUGHES, R. N. 1979. Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *Am. Nat.* **113**: 209-221.

HUGHES, R. N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **18**: 423-481.

HUGHES, R. N. & DREWETT, D. 1985. A comparison of the foraging behaviour of dogwhelks, *Nucella lapillus* (L.), feeding on barnacles or mussels on the shore. *J. mollusc. Stud.* **51**: 73-77.

HUGHES, R. N. & DUNKIN, S. de B. 1984. Effect of dietary on selection of prey, and foraging behaviour among patches of prey, by the dogwhelk, *Nucella lapillus* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **79**: 159-172.

HUGHES, R. N. & ELNER, R. W. 1979. Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *J. Anim. Ecol.* **48**: 65-78.

HUGHES, R. N. & SEED, R. 1981. Size selection of mussels by the blue crab *Callinectes sapidus*: energy maximizer or time minimizer? *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **6**: 83-89.

JOHANNESSON, B. 1986. Shell morphology of *Littorina saxatilis* Olivi: the relative importance of physical factors and predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **102**: 183-195.

JUBB, C. A.; HUGHES, R. N. and RHEINALLT, T. ap 1983. Behavioural mechanisms of size-selection by crabs, *Carcinus maenas* (L.) feeding on mussels, *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **66**: 81-87.

KAISER, M. J.; HUGHES, R. N. & REID, D. G. 1990. Chelal morphometry, prey-size selection and aggressive competition in green and red forms of *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **140**: 121-134.

KITCHING, J. A.; SLOANE, J. F. & EBLING, F. J. 1959. The Ecology of Lough Ine. VIII: mussels and their predators. *J. Anim. Ecol.* **28**: 331-341.

KLEIN-BRETELER, W. C. M. 1975. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Neth. J. Sea Res.* **9**: 255-272.

KNUDSEN, J. W. 1960. Reproduction, life history, and larval ecology of the California Xanthidae, the pebble crabs. *Pacif. Sci.* **14**: 3-17.

KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York.

KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1984. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.

KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1987. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell, Oxford.

KREBS, J. R.; ERICHSEN, J. T.; WEBBER, M. I. & CHARNOV, E. L. 1977. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* **25**: 30-38.

LACHER, T. E. Jr; WILLIG, M. R. & MARES, M. A. 1982. Food preference as a function of resource abundance with multiple prey types: an experimental analysis of optimal foraging theory. *Am. Nat.* **120**: 297-316.

LAVRADO, H. P. 1992. *Seleção de presas pelo gastrópodo Thais haemastoma (L.) na região de Arraial do Cabo, RJ*. Tese de mestrado. IB - UNICAMP. Campinas.

LINDBERG, W. J. & STANTON, G. R. 1989. Resource quality, dispersion and mating prospects for crabs occupying bryozoan colonies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **128**: 257-282.

LOWELL, R. B. 1986. Crab predation on limpets: predator behaviour and defensive features of the shell morphology of the prey. *Biol. Bull.* **171**: 577-596.

MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

MACARTHUR, R. H. & PIANKA, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**: 603-609.

MACKENZIE, C. L. Jr. 1977. Predation on hard clam (*Mercenaria mercenaria*) populations. *Trans. Am. Fish. Soc.* **106**: 530-537.

MAGALHÃES, C. A. 1988. *Padrões de variação morfológica em Thais haemastoma L., 1767 (Gastropoda: Prosobranchia)*. Tese de Mestrado, IB - UNICAMP. Campinas.

McCLINTOCK, J. B. 1986. On estimating energetic values of prey: implications in optimal diet models. *Oecologia (Berlin)* **70**: 161-162.



MENGE, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* **46**: 355-393.

MENGE, B. A. 1978. Predator activity in a rocky intertidal community. Relationship between predator foraging activity and environmental harshness. *Oecologia (Berlin)*, **34**: 1-16.

MUNTZ, L.; EBLING, F. J. & KITCHING, J. A. 1965. The ecology of Lough Ine. XIV: Predatory activity of large crabs. *J. Anim. Ecol.* **34**: 315-329.

NALESSO, R. C. 1988. *Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões Brachidontes darwinianus e B. solisianus em dois estuários do litoral do estado de São Paulo.* Tese de Mestrado. IB - UNICAMP - Campinas.

NALESSO, R. C.; SDRIANO-SOARES, A. J. & GANDOLFI, S. M. Os decápodos Brachyura e Anomura do estuário do Rio Verde, E. E. Juréia-Itatins. *Bolm. Inst. Oceanogr.* no prelo.

NARCHI, W. & RODRIGUES, S. S. 1965. Observações ecológicas sobre *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg. *Ci. e Cult.*, **17**: 228-229.

NAVARRETE, S. A. & CASTILLA, J. C. 1988. Foraging activities of Chilean intertidal crabs *Acanthocyclus gayi* Milne-Edwards et Lucas and *A. hasleri* Rathbun. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **118**: 115-136.

NG, P. K. L. & TAN, L. W. H. 1985. "Right handedness" in heterochelous calappid and xanthid crabs - suggestion for a functional advantage. *Crustaceana* **49**: 98-100.

ORIANI, G. H. & PEARSON, N. E. 1979. On the theory of central place foraging. in Horn, D. J.; Stairs, G. R. & Mitchell, R. D. (eds.). *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University. Columbus.

PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* **100**: 65-75.

PALMER, A. R. 1984. Prey selection by thaidid gastropods: some observational and experimental field tests of foraging models. *Oecologia (Berlin)* **62**: 162-172.

PALMER, A. R. 1985. Adaptive value of shell variation in *Thais lamellosa*: effect of thick shells on vulnerability to and preference by crabs. *Veliger* **27**: 349-356.

PEARSON, W. H. & OLLA, B. L. 1977. Chemoreception in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Biol. Bull.* **153**: 346-354.

PIERCE, G. J. & OLLASON, J. G. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* **49**: 111-118.

PLEASANTS, J. M. 1989. Optimal foraging by nectarivores: a test of the marginal-value theorem. *Am. Nat.* **134**: 51-71.

POR, F. D. 1986. Stream type diversity in the Atlantic lowland of the Juréia area (Subtropical Brazil). *Hydrobiologia* **131**: 39-45.

POR, F. D.; SHIMIZU, G. Y.; DE ALMEIDA PRADO-POR, M. S., ROCHA DE OLIVEIRA, I. & LANSAC TOHA, F. 1982. The mangrove estuaries of a black water river (Rio Una) and of a clear water river (Rio Verde) on the shores of State of São Paulo. Simpósio Internacional sobre utilização de ecossistemas costeiros. Planejamento, poluição e produtividade. (resumos) *Atlântica* **5** (2): 99.

PULLIAM, H. R. 1974. On the theory of optimal diets. *Am. Natur.* **108**: 59-74.

PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 523-575.

PYKE, G. H.; PULLIAM, H. R. & CHARNOV, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* **52**: 137-154.

RANGELEY, R. W. & THOMAS, M. L. H. 1987. Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **108**: 191-197.

REYNOLDS, W. W. & REYNOLDS, L. J. 1977. Zoogeography and the predator-prey "arms-race": a comparison of *Eriphia* and *Nerita* species from three infaunal regions. *Hydrobiologia* **56**: 63-67.

RICHARDSON, T. D. & BROWN, K. M. 1990. Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **142**: 105-120.

RIVOSECCHI, E. T. 1961. Osservazioni sulle biocenosi del banco a Sabellaria di Lavinio. *Estr. Rend. Accad. Nazionale XL*, serie 4, **12**: L-11.

ROSSI, A. C. & PARISI, V. 1973. Experimental studies of predation by the crab *Eriphia verrucosa* on both snail and hermit crab occupants of conspecific gastropod shells. *Boll. Zool.* **40**: 117-135.

SANCHEZ-SALAZAR, M. E.; GRIFFITHS, C. L. & SEED, R. 1987. The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **111**: 181-193.

SCHLUTER, D. 1981. Does the theory of optimal diets apply in complex environments? *Am. Nat.* **118**: 139-147.

SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2**: 369-404.

SEED, R. 1968. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **48**: 561-584.

SEED, R. 1980. Predator-prey relationships between the mud crab *Panopeus herbstii*, the blue crab *Callinectes sapidus* and the Atlantic ribbed mussel *Geukensia (=Modiolus) demissa*. *Estuar. Coastal Mar. Sci.* **2**: 445-458.

SMITH, D. A. S. 1975. Polymorphism and selective predation in *Donax faba* Emelin (Bivalvia: Tellinacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **17**: 205-219.

SMITH, L. D. & HINES, A. H. 1991. The effect of cheliped loss on blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun foraging rate on soft-shell clams *Mya arenaria* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **151**: 245-256.

SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1982. *Biometry*. Freeman, San Francisco.

- SOUZA, R. C. R. de, 1989. *A fauna de bancos de areia de Phragmatopoma lapidosa Kinberg, 1867 (Annelida Polychaeta) da região de Ubatuba, SP*. Tese de Mestrado. IB-UNICAMP. Campinas.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- SUTHERLAND, W. J. 1982. Do oystercatchers select the most profitable cockles? *Anim. Behav.* **30**: 857-861.
- SWARTZ, R. C. 1976. Sex ratio as a function of size in the xanthid crab, *Neopanope sayi*. *Am. Nat.* **110**: 898-890.
- TURNER, A. K. 1982. Optimal foraging by the swallow (*Hirundo rustica* L.): prey size selection. *Anim. Behav.* **30**: 862-872.
- VANNINI, M. 1987. Notes on the ecology and behavior of the pebble crab *Eriphia smithi* Macleay (Decapoda: Brachyura). *Monitore zool. ital.* (N.S.) *Suppl.* **21**: 383-410.
- VANNINI, M. & GHERARDI, F. 1988. Studies on the pebble crab, *Eriphia smithi* MacLeay 1838 (Xanthoidea Menippidae): patterns of relative growth and population structure. *Trop. Zool.* **1**: 203-216.
- VANNINI, M.; CHELAZZI, G. & GHERARDI, F. 1989. Feeding habitats of the pebble crab *Eriphia smithi* (Crustacea, Brachyura, Menippidae). *Mar. Biol.* **100**: 249-252.

VERMEIJ, G. J. 1974. Marine faunal dominance and molluscan shell form. *Evolution* **28**: 656-664.

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

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

VERMEIJ, G. J. 1982. Unsuccessful predation and evolution. *Am. Nat.* **120**: 701-720.

WALNE, P.R. & DEAN, G. J. 1972. Experiments on predation by the shore crab *Carcinus maenas* L. on *Mytilus* and *Mercenaria*. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **34**: 190-199.

WARNER, G. F. 1970. Behaviour of two species of grapsid crab during intraspecific encounters. *Behaviour* **36**: 9-19.

WERNER, E. E. & HALL, D. J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **55**: 1042-1052.

ZIMMER-FAUST, R. K. 1989. The relationship between chemoreception and foraging behaviour in crustaceans. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 1367-1374.

ZIPSER, E. & VERMEIJ, G. J. 1978. Crushing behavior of tropical and temperate crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31: 155-172.



Apêndice I: Indivíduos de *Eriphia gonagra* marcados e recapturados no costão rochoso da Praia do Rio Verde.

número do indivíduo (data e local da recaptura: N= noite, M=manhã)

- 2 (13/2 N- 1m toca)
- 4 (24/2 M- outro ponto)
- 9 (11/3 N- mesmo ponto)
- 14 (8/2 N- mesmo ponto)
- 17 (13/2 N- mesma toca)
- 18 (13/2 N- mesmo ponto)
- 19 (26/2 N- mesmo ponto)
- 27 (8/2 N- mesma toca); (24/2 N- mesma toca); (25/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesma toca); (11/3 N- mesmo ponto)
- 32 (22/2 N- mesmo ponto)
- 34 (11/2 N- mesmo ponto); (13/2 N- mesmo ponto); (14/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesmo ponto); (10/3 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesmo ponto)
- 38 (13/2 N- mesma toca); (14/2 N- mesma toca); (25/2 N- mesma toca)
- 40 (13/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesmo ponto)
- 44 (13/2 M- mesma toca); (13/2 N- mesma toca)
- 52 (26/2 N- mesmo ponto)
- 55 (11/2 N- mesma toca); (14/2 N- 1m toca); (11/3 N- mesmo ponto)
- 57 (14/2 N- mesma toca); (12/3 N- mesmo ponto)
- 58 (13/2 N- mesmo ponto); (22/2 N- mesma toca)
- 63 (11/2 N- mesma toca); (12/3 N- mesmo ponto)
- 65 (13/2 N- mesmo ponto); (14/2 N- mesmo ponto)

- 66 (13/2 N- mesmo ponto); (24/2 N- mesma toca); (25/2 N- mesma toca); (26/2 N- mesma toca); (27/2 N- mesma toca); (28/2 N- mesma toca); (7/3 N- mesma toca); (8/3 N- mesma toca); (9/3 N- mesma toca); (10/3 N- mesma toca); (11/3 N- mesma toca); (12/3 N- mesma toca)
- 67 (24/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesma toca)
- 68 (13/2 N- mesma toca); (14/2 N- mesmo ponto)
- 70 (26/2 N- mesmo ponto)
- 71 (24/2 N- 1m toca)
- 72 (24/2 N- mesma toca); (25/2 N- mesmo ponto)
- 76 (25/2 N- 60 cm da toca); (11/3 N- 50 cm da toca)
- 77 (13/2 M- mesma toca); (13/2 N- mesma toca); (25/2 N- mesma toca); (26/2 N- mesma toca); (7/3 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesma toca)
- 82 (24/2 N- mesmo ponto); (9/3 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesmo ponto)
- 83 (11/3 N- mesmo ponto)
- 86 (31/1 N- mesmo ponto)
- 87 (26/2 N- mesmo ponto); (10/3 N- mesmo ponto); (11/3 N- mesmo ponto)
- 88 (30/1 N- mesmo ponto)
- 90 (13/2 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesmo ponto)
- 94 (27/2 N- mesmo ponto)
- 102 (26/2 N- mesmo ponto); (10/3 N- mesmo ponto)
- 103 (22/2 N- mesmo ponto)
- 111 (30/1 N- mesmo ponto)

Apêndice II: Presas selecionadas por caranguejos *Eriphia gonag*  
no costão rochoso da Praia do Rio Verde.

tamanho do caranguejo (mm)	tamanho da presa (mm)	observações
<i>Perna perna</i>		
35	20	esmagamento posterior
35	20	escolha do menor indivíduo entre outros
30	20	encontrada parte anterior (umbo) com 10mm
35	24	tentando arrancar menor indivíduo
40	20	idem
25	20	esmagamento posterior
35	20	escolha do menor indivíduo entre outros
35	15	idem, esmagamento anterior
40	15	2 indivíduos + 1 <i>B. solisianus</i>
30	20	abriu 1 valva
30	15	escolha menor indivíduo entre outros
40	30	idem, após tentar arrancar um de 40mm.
40	10	escolha menor indivíduo, carregou presa to
30	10 + 20	ambos levados para a toca
35	15	demorou 3 minutos para arrancar presa
30 ovada	30 + 20	ambos levados para a toca
45	10	escolha do menor indivíduo
30	10	tentando arrancar por 6 minutos + 10 manipulação + 15 comer
40	10	carregou presa para a toca
45	30	escolha menor entre outros, comeu em 5 minutos
45	2 de 10 + 15	em 20 minutos comeu 3 <i>Perna</i> + 1 <i>B.</i> <i>solisianus</i>
40	15	comeu em 12 minutos fora da toca, após tentar entrar em várias tocas
<i>B. solisianus</i>		
25	-	maré muito alta
40	-	idem
40	-	idem
30	-	idem, comeu 2 indivíduos abertos região um
20	-	idem, carregou presa para toca
25	-	idem, idem
30	-	em 4 minutos, abriu parte ventral
40	-	em 5 minutos comeu 2 indivíduos e arrancou outro que caiu na água.
<i>Megabalanus coccopoma</i>		
35	15	junto a outras bem maiores, em 4 minutos cortou a base da craca e levou-a para a to a 10 cm dali

- 119 (13/2 N- mesma toca); (22/2 N- mesmo ponto); (24/2 N 1m to  
(12/3 N- mesmo ponto)
- 128 (30/1 N- mesma toca); (27/2 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesr  
toca)
- 130 (25/2 N- mesmo ponto)
- 134 (11/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesmo ponto)
- 142 (8/2 N- mesmo ponto)
- 145 (8/3 N- mesma toca); (9/3 N- mesma toca)
- 146 (25/2 N- mesma toca)
- 154 (13/2 N- 1 m toca); (10/3 N- mesmo ponto)
- 163 (25/2 N- mesma toca)
- 170 (26/2 N- mesmo ponto); (27/2 N- mesmo ponto)
- 179 (22/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto)
- 182 (13/2 N- 1m toca); (11/3 N- mesmo ponto)
- 184 (26/2 N- mesmo ponto); (9/3 N- mesmo ponto); (11/3 N- mesm  
toca); (12/3 N- mesmo ponto)
- 185 (13/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesr  
toca); (8/3 N- mesma toca); (10/3 N- mesma toca); (11/3 N-  
mesma toca); (12/3 N- mesma toca)
- 186 (9/3 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesmo ponto)
- 187 (14/2 N- mesmo ponto); (26/2 M- mesmo ponto)
- 193 (24/2 N- mesmo ponto)
- 195 (10/3 N- mesmo ponto)
- 198 (22/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto); (28/2 M- mesr  
ponto); (8/3 N- mesmo ponto); (9/3 N- mesmo ponto)
- 199 (28/2 M- mesmo ponto)

- 119 (13/2 N- mesma toca); (22/2 N- mesmo ponto); (24/2 N 1m toca)  
(12/3 N- mesmo ponto)
- 128 (30/1 N- mesma toca); (27/2 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesma  
toca)
- 130 (25/2 N- mesmo ponto)
- 134 (11/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesmo ponto)
- 142 (8/2 N- mesmo ponto)
- 145 (8/3 N- mesma toca); (9/3 N- mesma toca)
- 146 (25/2 N- mesma toca)
- 154 (13/2 N- 1 m toca); (10/3 N- mesmo ponto)
- 163 (25/2 N- mesma toca)
- 170 (26/2 N- mesmo ponto); (27/2 N- mesmo ponto)
- 179 (22/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto)
- 182 (13/2 N- 1m toca); (11/3 N- mesmo ponto)
- 184 (26/2 N- mesmo ponto); (9/3 N- mesmo ponto); (11/3 N- mesma  
toca); (12/3 N- mesmo ponto)
- 185 (13/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto); (26/2 N- mesma  
toca); (8/3 N- mesma toca); (10/3 N- mesma toca); (11/3 N-  
mesma toca); (12/3 N- mesma toca)
- 186 (9/3 N- mesmo ponto); (12/3 N- mesmo ponto)
- 187 (14/2 N- mesmo ponto); (26/2 M- mesmo ponto)
- 193 (24/2 N- mesmo ponto)
- 195 (10/3 N- mesmo ponto)
- 198 (22/2 N- mesmo ponto); (25/2 N- mesmo ponto); (28/2 M- mesmo  
ponto); (8/3 N- mesmo ponto); (9/3 N- mesmo ponto)
- 199 (28/2 M- mesmo ponto)

Apêndice II: Presas selecionadas por caranguejos *Eriphia gonagra* no costão rochoso da Praia do Rio Verde.

tamanho do caranguejo (mm)	tamanho da presa (mm)	observações
		<i>Perna perna</i>
35	20	esmagamento posterior
35	20	escolha do menor indivíduo entre outros
30	20	encontrada parte anterior (umbo) com 10mm
35	24	tentando arrancar menor indivíduo
40	20	idem
25	20	esmagamento posterior
35	20	escolha do menor indivíduo entre outros
35	15	idem, esmagamento anterior
40	15	2 indivíduos + 1 <i>B. solisianus</i>
30	20	abriu 1 valva
30	15	escolha menor indivíduo entre outros
40	30	idem, após tentar arrancar um de 40mm.
40	10	escolha menor indivíduo, carregou presa toca
30	10 + 20	ambos levados para a toca
35	15	demorou 3 minutos para arrancar presa
30 ovada	30 + 20	ambos levados para a toca
45	10	escolha do menor indivíduo
30	10	tentando arrancar por 6 minutos + 10 manipulação + 18 comer
40	10	carregou presa para a toca
45	30	escolha menor entre outros, comeu em 5 minutos
45	2 de 10 + 15	em 20 minutos comeu 3 <i>Perna</i> + 1 <i>B. solisianus</i>
40	15	comeu em 12 minutos fora da toca, após tentar entrar em várias tocas

*B. solisianus*

25	-	maré muito alta
40	-	idem
40	-	idem
30	-	idem, comeu 2 indivíduos abertos região umbo
20	-	idem, carregou presa para toca
25	-	idem, idem
30	-	em 4 minutos, abriu parte ventral
40	-	em 5 minutos comeu 2 indivíduos e arrancou outro que caiu na água.

*Megabalanus coccopoma*

35	15	junto a outras bem maiores, em 4 minutos cortou a base da craca e levou-a para a toca a 10 cm dali
----	----	--

Apêndice III: Distribuição de caranguejos machos e fêmeas ao longo dos meses, número de dias de coleta e esforço de captura.

mês	número de machos	número de fêmeas	fêmeas ovadas	número de dias de coleta	esforço de captu (no. ind/ no. di: no. de pessoas)
janeiro/ fevereiro	62	88	14	8	9.4
abril	6	9	1	1	15.0
maio	10	3	2	1	13.0
setembro	6	7	4	2	7.5
outubro	19	20	8	3	6.5
novembro	20	19	8	3	13.0