

DM.
MACH/J.1

José Luís Gorjão H. C. Machado

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E VARIAÇÃO TEMPORAL DOS
COMPORTAMENTOS SOCIAIS EM *UCA TANGERI*



Centro de Documentação do I.S.P.A.

Telf. 886 31 84

Reg. 10057

C.

I. S. P. A.
Instituto Superior de Psicologia Aplicada

Dissertação apresentada no âmbito do Mestrado em Etologia
1994/1996

AGRADECIMENTOS

A elaboração deste trabalho apenas foi possível devido à colaboração de inúmeras entidades e particulares a quem gostaria de agradecer.

Ao Parque Natural da Ria Formosa, e ao seu Director arquitecto Nuno Lecoq, que possibilitaram a recolha dos dados.

Ao Laboratório Marítimo da Guia e ao seu Director Prof. Doutor Luís Saldanha, e especialmente ao Prof. Doutor José Paula, pela paciência demonstrada e disponibilidade, que foram fundamentais na avaliação dos parâmetros físicos estudados.

Às Escolas 2,3 da Merceana e 1,2,3 de Abrigada por disponibilizarem equipamentos indispensáveis à avaliação de alguns parâmetros físicos.

À Quinta de Abrigada que sempre colaborou por todos os meios solicitados nomeadamente informáticos.

Ao Lic. Pedro fidalgo pelas suas explicações preciosas.

Aos meus Pais, que para além de toda a ajuda prestada, viabilizaram os meios informáticos indispensáveis à elaboração deste estudo.

À Lic. Olinda Viana, cuja presença constante e ajuda em diversas fases deste trabalho, nomeadamente na recolha de dados, foi fundamental para a sua conclusão.

À Gracinda e João Santos que muito auxiliaram com a sua paciência e esclarecimento de dúvidas relacionadas com a faceta informática e gráfica deste trabalho.

E ainda a todos aqueles que, directa ou indirectamente, colaboraram de alguma forma e que não nomeie.

ÍNDICE

Agradecimentos

INTRODUÇÃO

1. Sistemática, Identificação	1
2. Breve caracterização morfológica	2
3. Distribuição geográfica	3
4. Biótopos e factores limitantes	3
5. Galerias	5
6. Predadores	6
7. Alimentação	6
8. Comportamento	8
9. Sistema social	8
10. Ciclo de vida	10
10.1 Ritmos de emissão larvar	10
11. Ciclos de actividade	11
11.1 Ciclo de actividade anual	11
11.2 Ciclo Lunar	12
11.3 Ciclo tidal	12
12. Objectivos	12

MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de estudo - Caracterização da Ria Formosa	15
1.1 Localização geográfica	15
1.2 Geomorfologia	15
1.3 Clima	15
1.4 Acção do Homem	15
1.5 Caracterização do sapal	16
1.6 Local de observações	17
2. Estudo piloto	17
2.1 Etograma	17
2.1.1 Comportamentos reprodutores	18
2.1.2 Alimentação	19
2.1.3 Comportamentos agonísticos	19
2.1.4 Locomoção e comportamentos associados	21
2.1.5 Comportamentos territoriais	21
2.1.6 Comportamentos de manutenção	22
3. Procedimentos	22
3.1 Recolha de dados	22
3.2 Análise laboratorial	24
4. Análise estatística dos dados	26

RESULTADOS

1. Totais de observações	29
2. Distribuição espacial dos indivíduos	29
3. Distribuição espacial dos parâmetros físicos	32
4. Correlações entre as distribuições espaciais dos indivíduos e dos parâmetros físicos	35
5. Variação temporal dos comportamentos (ciclos tidal e lunar)	36

6. Análise multivariada da organização temporal dos comportamentos	57
6.1 Análise grupal (“clusters”)	57
6.2 Análise de componentes principais	59
7. Impacto humano e predação	61

DISCUSSÃO

Distribuição espacial de machos e fêmeas	63
Ciclo tidal	66
A - Machos	67
Comportamentos reprodutores	67
Alimentação	67
Comportamentos agonísticos	68
Locomoção e comportamentos associados	68
Comportamentos territoriais	69
Comportamentos de manutenção	69
B - Fêmeas	71
Comportamentos reprodutores	71
Alimentação	71
Comportamentos agonísticos	71
Locomoção e comportamentos associados	72
Comportamentos territoriais	72
Comportamentos de manutenção	72
Comparação entre comportamentos comuns aos dois sexos	72
Ciclo Lunar	74
Organização temporal dos comportamentos	79
Impacto da predação e actividade humana	83
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85

INTRODUÇÃO

1 - Sistemática, Identificação

Classe : *Crustacea*
Sub-Classe: *Malacostraca*
Ordem: *Decapoda*
Sub-Ordem: *Brachyura*
Família: *Ocypodidae*, Milne-Edwards
Gênero: *Uca*; sin.: *Gelasinus*, Latreille
Espécie: *Uca tangeri* (Eydoux, 1835)

Conhecida na costa Algarvia e no Sul de Espanha pelos nomes vulgares de “bocas”, “bocas-de-cavalete” ou “bocas-de-cavar-terra” é apelidada na literatura Anglo-Saxônica, conjuntamente com mais de 80 outras espécies do género *Uca* (Zucker, 1988), de “caranguejos-violinistas” (“fiddler-crabs”; “winkerkraben”). Qualquer das designações se refere à importância visual de uma das pinças de alimentação, hipertrofiada nos machos (Zucker, 1988; Faria, 1995).

Os caranguejos-violinistas ocorrem na zona intertidal e supratidal de costas protegidas, estuários, baías e braços marítimos tropicais, sub-tropicais e em regiões temperadas quentes em todo o mundo (Christy & Salmon, 1984; Weissburg, 1992).

Crane (1975) reconhece 62 espécies distribuídas por nove sub-gêneros: *Deltuca* (8 espécies), *Australuca* (3 espécies), *Thalassuca* (3 espécies) e *Amphiuca* (2 espécies) confinados ao Indo-Pacífico, *Boboruca* (1 espécie) habitando no Atlântico Ocidental e nas costas Orientais da América Central, *Afruca* (1 espécie) que se encontra ao longo da costa atlântica de África, *Uca* (6 espécies), *Mimuca* (12 espécies) e *Celuca* (1 espécie) que se distribui pela América e Indo-Pacífico (Christy & Salmon, 1984).

Dados recolhidos ao longo de um período superior a trinta anos, sobre tendências evolutivas em comportamentos associados com a reprodução e interações agressivas em machos destas 62 espécies, permitiram comparações inter-específicas, que revelaram uma gradação destes comportamentos desde simples e primitivos a complexos e socialmente avançados (Christy & Salmon, 1984). Esta gradação concorda tanto com padrões morfológicos como com relações filogenéticas extraídas de dados bioquímicos (Albrecht & Hagen, 1981).

Entre as diversas espécies do género *Uca* existem diferenças que indiciam uma evolução ocorrida no seu seio. Assim é possível agrupar a maior parte das espécies em dois grandes grupos que se distinguem morfológica, nomeadamente quanto ao espaçamento entre os olhos (Zucker, 1988), e etologicamente (Faria, 1995). O grupo “narrow-front” será mais primitivo, distribuindo-se essencialmente pela área Indo-Pacífica, enquanto o grupo “broad-front”, etologicamente mais complexo e especializado, apresenta uma cobertura mais vasta que se estende do Pacífico Oriental ao Atlântico e em especial nas costas do continente Americano (Crane, 1957; Faria, 1995). Segundo Murai (1992) os dois grupos apresentam diferenças substanciais nos comportamentos reprodutores, no primeiro grupo os machos exibem “waving” (“acenar”) vertical pouco elaborado, que pode inclusivamente não ser utilizado na corte, as fêmeas permanecem nas imediações das suas galerias que utilizam como refúgio e local de incubação dos ovos e quando receptivas copulam à superfície (Nakasone *et al.*, 1983; Salmon, 1984 *in* Murai, 1992), no segundo grupo os machos apresentam “waving” (“acenar”) lateral cortejando as fêmeas, que se deslocam, utilizando sequências (“displays”) visuais complexas e/ou sinais acústicos, atraindo-as para o interior das suas galerias onde se realiza a cópula e incubação dos ovos (Salmon, 1987; Murai *et al.*, 1987 *in* Murai, 1992). A espécie *U. tangeri* apresenta características morfo-eco-etológicas que a incluem no grupo “broad-front” (Faria, 1995).

Estudos efectuados na área Indo-Pacífica sugerem que os picos de actividade social ocorrem num ritmo semi-lunar, particularmente nas espécies mais primitivas, e que os períodos de máxima actividade se verificam a diferentes horas do dia, sendo que as espécies “narrow-front” atingem mais cedo de manhã ficando assim optimamente sintonizados com a baixa-mar cerca de uma hora mais cedo. Como exemplo podem referir-se as espécies *U.urvillei* (“narrow-front”), *U.choropthalmus* (intermédia) e *U.annulipes* (“broad-front”), que são simpátricas na ilha de Pemba, e cujo comportamento reprodutor (nomeadamente o “acenar”) segue, quanto à hora de início na mesma maré, a sequência referida. Assim diversas espécies do género apresentam picos de actividade social a diferentes combinações de luminosidade, hora da maré, temperatura bem como ritmo lunar (Crane, 1958).

Com base nas diferenças morfológicas encontradas Bott (1954 *in* Faria, 1995) propôs a manutenção do género *Uca* para os caranguejos do tipo “narrow-front” e a utilização do género *Minuca* para o tipo “broad-front”. Com base em argumentos ecológicos e etológicos Peters (1955 *in* Faria, 1995) e Crane (1957) rebateram esta perspectiva uma vez que se verifica existir uma “extensa série de espécies intermédias distribuídas pelo globo, bem como a existência de características próprias e homogeneidade entre elas, *sensu lato*, quando comparadas com outros géneros da família” (Crane, 1957).

2 - Breve caracterização morfológica

Todas as espécies da sub-ordem *Brachyura* apresentam cefalotórax alargado coberto por uma carapaça que se desenvolve transversalmente e abomen estreito e dobrado para a extremidade anterior do corpo (Kukenthal *et al.*, 1969; Joubin & Robin, 1923). A carapaça é fortemente calcificada e formada por uma cutícula de quitina e proteínas em que se deposita carbonato de cálcio (Kukenthal *et al.*, 1969). Possuem dois pares de antenas, três pares de peças bucais, um de mandíbulas e dois de maxilas (Storer *et al.*, 1977), e cinco pares de patas estando o primeiro par transformado em maxípedes (Kuhn, 1964).

U.tangeri possui uma carapaça sub-quadrangular alta, mais larga que comprida e mais larga anteriormente, e região abdominal grossa. A superfície da carapaça é lisa ou com granulações com um espinho nos ângulos anteriores. Possui pedúnculos oculares de grandes dimensões (Lourenço, 1994).

Como em todas as espécies do género a característica morfológica mais conspícua traduz-se pela hipertrofia muito acentuada de uma das pinças (quelípede) de alimentação (Saldanha, 1980; Crane, 1975) que perde, quase totalmente, a função alimentar sendo utilizada nas interacções agonísticas e sexuais (Christy & Salmon, 1984). É um dos mais espantosos dimorfismos sexuais conhecidos sendo o investimento nesta estrutura enorme, a sua massa muscular representa até 30 % do peso total do indivíduo e a pinça até 40 % (Weissburg, 1992; Cousteau, 1980). Os quelípedes de alimentação são uma modificação do primeiro par de apêndices ambulatórios no sentido de desempenharem funções alimentares (Faria, 1995).

Existe ainda um dimorfismo entre machos pois parte dos indivíduos apresenta hipertrofia do quelípede direito (destros) e parte do esquerdo (sinistros) (Hagen, 1962 *in* Wolfrath, 1993). Numa população da costa Sul de Portugal a proporção encontrada das duas formas foi de 1:1 (Faria, 1995).

Os indivíduos adultos apresentam coloração variada de diferentes intensidades, não uniforme, que vai do violeta escuro, vermelho escuro, laranja ao amarelo. Os jovens (carapaça menor que 15 mm de largura) apresentam cor castanha uniforme muito semelhante à do lodo. A coloração individual é regulada por cromatóforos da hipoderme e apresenta uma ritmicidade circadiana tidal (Faria, 1995) estando também descritos ritmos semi-lunares (Fingerman, 1956 *in* Crane, 1958 *em U.maracoani*). Estes ritmos têm por base o facto dos cromatóforos se expandirem com a luminosidade e com o número de horas de maré baixa, tornando-se mais escuros de dia e mais

pálidos de noite (Brown & Hines, 1952 *in* Crane, 1958). O ritmo tidal afecta secundariamente o diário sendo a expansão máxima atingida na maré baixa, e logo cerca de 50 minutos mais tarde cada dia, resultando assim um ritmo semi-lunar (Fingerman, 1956; Brown, 1954 *in* Crane, 1958).

3 - Distribuição geográfica

A grande maioria das espécies do género *Uca* distribui-se entre os 35° Norte e Sul, concentrando-se na zona Ocidental Indo-Pacífica, na costa Oeste da América Central e do Sul e no Atlântico Ocidental em latitudes tropicais e sub-tropicais (Zucker, 1988).

Tendo em conta, entre outros argumentos, o facto dos primeiros estádios de desenvolvimento ocorrerem na coluna de água, constituindo-se como parte do zooplâncton, *U.tangeri* parece ter origem comum com as outras espécies do género que habitam as costas atlânticas (Faria, 1995).

A espécie restringe-se às costas atlânticas, sendo o único membro do género encontrado na Europa, e provavelmente o único que vive na África Ocidental (Crane, 1975). Existem ainda referências da presença da espécie na América do Sul (Rathbun, 1917 *in* Nobre, 1931).

A descrição inicial de Eydoux (1834), faz-se a partir de um macho proveniente da costa Marroquina (Tânger). A espécie existirá ainda nas costas mediterrâneas do Sul de Espanha e da Argélia bem como nas costas atlânticas até Angola (Zwarts, 1985; Hediger, 1933 *in* Faria, 1995).

Assim a área de distribuição da espécie parece abranger um arco formado pela costa Sul de Portugal (Nobre, 1931) e a costa atlântica de Espanha (Altevogt, 1957 *in* Lourenço, 1994) na Europa e pelo Noroeste Marroquino (Faria, 1995), prolongando-se para Sul pela costa Atlântico-Africana, até Luanda (Lourenço, 1994).

Em Portugal foram detectados até ao momento dois centros populacionais, uma pequena população nas margens do rio Mira (Paula & Cartaxana, 1986 *in* Lourenço, 1994) e uma população que se estende desde a Ilha de Faro até pelo menos ao sapal de Cacela-Velha.

Segundo Almaça (1985) a espécie será Ibero-Atlântica visto o estreito de Gibraltar se constituir como uma fronteira natural, que impede a sua expansão para o Mediterrâneo. Foi no entanto assinalada a presença de *U.tangeri* em alguns pontos da costa Africana Mediterrânica (Hediger, 1933 *in* Faria, 1995).

4 - Biótopos e factores limitantes

Os caranguejos-violinistas são habitantes típicos de sapais que, devido à presença de macrófitos (algas, fanerogâmicas marinhas e terrestres), microfítas epibênticas (microalgas) e fitoplâncton, apresentam alta produtividade em consequência da acção constante das marés os manterem em estado "juvenil" (Odum, 1971 *in* Brotas, 1987), removendo os produtos de metabolismo e distribuindo os nutrientes. As microalgas, principal alimento de *U.tangeri*, situam-se na faixa entre o limite superior da preia-mar e as zonas de vasa permanentemente submersa de pouca profundidade com níveis de luminosidade suficientes para ocorrer fotossíntese. A elevada turbidez das águas estuarinas concorre para que a penetração da luz na coluna de água seja rapidamente atenuada pelo que o limite inferior desta faixa não está muito afastado do limite inferior da maré-baixa (Brotas, 1987).

Entre as microalgas presentes sobressaem as diatomáceas (sub-grupo *Pennate*), Euglenofícias, Cianofícias e Clorofícias filamentosas predominando na vasa nua, existente no local de observações, as algas unicelulares principalmente diatomáceas de cor castanho-dourada. A mucilagem que produzem não só as mantém aderentes às partículas de vasa como estabiliza o substrato, por agregação de partículas, protegendo-o da erosão (Brotas, 1987).

Nos sapais o número de células por m² varia entre 10⁹ e 10¹⁰ (Rincé & Robert, 1983 *in* Brotas, 1987), sendo a sua distribuição e abundância relativa de espécies presentes condicionadas por um vasto conjunto de factores (temperatura, luminosidade, salinidade, quantidade de nutrientes,

predação e tipo de sedimentos) (Zedler, 1982; Pomeroy *et.al*, 1981 *in* Brotas, 1987). O habitat dos microfítobentos, na fronteira entre o sedimento anaeróbio (escuro e rico em nutrientes) e a coluna de água ou a atmosfera na maré baixa (iluminado e pobre em nutrientes), apresenta uma microtopografia irregular e sofre modificações acentuadas dos factores referidos implicando uma distribuição espacial irregular com prováveis consequências na distribuição de organismos herbívoros.

Factor de grande importância será a penetração da luz no substrato, reduzida a 2-5 mm e que depende da dimensão das suas partículas (Taylor & Gebelein, 1966 *in* Brotas, 1987), visto condicionar a possibilidade de fotossíntese embora se encontrem células vivas a profundidades muito maiores (até 20 cm) que funcionam provavelmente como “stock” de produtores primários quando as camadas superiores do sedimento são removidas pelas marés (Cadée & Hegeman, 1974 *in* Brotas, 1987).

As microalgas epibênticas apresentam migrações verticais no sedimento (até 3 mm), mesmo sob condições constantes de temperatura, luminosidade e na ausência de marés, assomando à superfície nas marés vazas diurnas e penetrando no sedimento com a aproximação da maré cheia (Round & Palmer, 1966 *in* Brotas, 1987) o que poderá estar relacionado com ciclos de actividade evidenciados pelos caranguejos-violinistas.

Além de *U. tangeri* inúmeras espécies herbívoras e detritívoras utilizam as microalgas como fonte alimentar nomeadamente moluscos, anfípodos, poliquetas e peixes omnívoros (Sundback & Pearson, 1981 *in* Brotas, 1987).

Nas suas áreas de distribuição as “bocas” não colonizam a linha costeira uniformemente (Montague, 1980; Crane, 1957) ocorrendo apenas em sapais e praias de lodo. O cordão dunar, típico da Ria Formosa, favorece um fluxo mais calmo das águas no seu interior com a consequente formação de depósitos lodosos. Assim a área do Parque Nacional da Ria Formosa (P.N.R.F.), principalmente entre Faro e Cacela, abrange as zonas onde se encontra o tipo de habitat mais favorável a *U. tangeri* observando-se aí os maiores efectivos populacionais (Faria, 1995).

O povoamento é geralmente intenso em plataformas elevadas de sapal (Lourenço, 1994), apenas cobertas pela água nas marés mais altas, e onde exista vegetação halófitas (principalmente dos géneros *Spartina*, *Atriplex* e *Arthrocnemum*), circundados por poças e canais de drenagem que formam rebordos mais ou menos acentuados (Faria, 1995). Em zonas de praia com elevada quantidade de lodo e drenagem geralmente baixa, visto o declive ser reduzido (Boaden & Seed, 1993 *in* Lourenço, 1994), o número de indivíduos é geralmente mais reduzido e sua distribuição é mais uniforme (Lourenço, 1995).

Encontram-se ainda populações nos estuários de rios e ribeiras da costa, cujas margens proporcionam o substrato lodoso adequado, não sendo colonizada no entanto toda a extensão influenciada pelas marés sendo, supostamente, o factor limitante a redução progressiva, para o interior, do aporte alimentar relacionado com a alternância das marés. Assim foram detectadas populações no rio Gilão e ribeira de Cabanas (Tavira), no rio Guadiana e sapal de Castro Marim (Vila Real de Stº António). No Rio Mira (Vila Nova de Mil Fontes) e ribeiras de Odelouca e Arade (Portimão) (Faria, 1995).

A distribuição de caranguejos do género *Uca* parece ser condicionada primordialmente pela densidade de vegetação e capacidade de escavar galerias em diversos substratos de diferente compacidade (Bertness & Miller, 1984 *in* Lourenço, 1994).

A quantidade de matéria orgânica no solo, concentração de clorofila *a*, temperatura, granulometria do solo, salinidade e pH são alguns dos factores físicos propostos para explicar tanto a abundância como a distribuição das “bocas-de-cavalete” (Fristh & Brunenmeiter, 1980; Robertson *et. al*, 1980 *in* Wolfrath, 1992).

Como foi referido esta espécie ocupa a zona intertidal, coberta duas vezes por dia pelas águas marinhas na preia-mar. Acima e abaixo destes limites, e apenas cobertos e expostos

ocasionalmente nas marés mais amplas, encontram-se respectivamente areia ou vasa seca e variações graduais na composição da vasa, constituindo-se como substratos menos favoráveis à colonização, nomeadamente por alteração das condições propícias à construção de galerias (Faria, 1995).

5 - Galerias

As galerias, cuja construção e manutenção implicam um grande investimento energético e de tempo, são um factor primordial na distribuição da espécie. Relacionadas com inúmeros comportamentos têm grande importância para *U.tangeri* (Robertson *et. al*; Ringold, 1979 *in* Wolfrath, 1992) desempenhando como funções principais a protecção contra predadores, refúgio durante a maré cheia, reserva de água para humedecer as brânquias na maré baixa, local de “hibernação” no Inverno sendo ainda necessárias para a corte, cópula e incubação dos ovos pelas fêmeas (Wolfrath, 1992; Atkinson & Taylor, 1988 *in* Murai, 1992; Crane, 1975).

U.tangeri constrói as suas galerias com forma típica iniciando-se por um troço de cerca de 10 cm com pouca inclinação a que se segue uma curva de aproximadamente 45° e um declive de forte inclinação que termina numa câmara de diâmetro aproximado de 8-10 cm (Wolfrath, 1992). Existem galerias de reprodução e temporárias que diferem estruturalmente, enquanto nas primeiras a parte terminal (8-10 cm) se encontra alargada constituindo-se numa câmara de reprodução, o ângulo de descida é gradual (média 41°) e a profundidade é maior (27.1 ± 6.69 cm) nas segundas não existe câmara reprodutora, o ângulo de descida é mais acentuado (média 79°) e são menos profundas (9.8 ± 3.44 cm) (Christy, 1982).

O comprimento da galeria varia de 10-100 cm, sendo mais extenso no Inverno (máximo 98 cm) e reduzindo-se significativamente até Junho (máximo 60 cm). O aumento da quantidade de oxigénio disponível e a menor influência das condições atmosféricas (chuva e temperatura) com a profundidade poderá explicar estas diferenças. Geralmente quanto mais afastada está da linha de água na maré baixa, mais profunda (5-8 cm) é a galeria (Wolfrath, 1992).

A galeria possui normalmente uma só entrada podendo existir duas em casos excepcionais. Da mesma forma é constituída geralmente por um só túnel podendo no entanto apresentar ramificações (Wolfrath, 1992). O diâmetro da galeria é cerca de 5 mm superior à largura da carapaça do caranguejo que a escava. Verificam-se no entanto diferenças entre os dois sexos, para indivíduos da mesma dimensão, com as galerias escavados por machos a apresentarem um diâmetro superior devido à pinça hipertrofiada (Christy, 1982). A abertura mais estreita das galerias de fêmeas protege-as de intrusões por parte dos machos (Murai, 1992). Os sedimentos removidos durante a escavação são depositados até à distância de um metro da abertura da galeria (Wolfrath, 1992).

Contêm ar nos dois terços superiores, apenas renovado quando da abertura na maré baixa (Wolfrath, 1992), e água no terço inferior utilizada “apenas” para renovar a humidade perdida pela câmara branquial por evaporação, visto respirarem o oxigénio atmosférico (Iglesia, Rodríguez & Dezi, 1993). Na maré cheia a galeria encontra-se “selada” com lodo que impede praticamente a entrada de água (Faria, 1995).

Cada indivíduo ocupa uma galeria excepto quando perturbados no exterior se refugiam dois ou mais indivíduos na mesma por períodos curtos de tempo. Cada galeria é utilizada cerca de uma semana pelo mesmo indivíduo, após o que se apropria de outra ou escava uma nova. Em média as galerias são utilizadas cerca de três meses ininterruptamente por diversos ocupantes e uma vez abandonadas colapsam em duas ou três semanas (Wolfrath, 1992).

O local de construção da galeria é de importância fundamental visto que a sua localização numa zona superior da plataforma vasosa implica um maior período de emersão, e logo de actividade à superfície, em cada ciclo de maré e devido à preferência manifestada pelas fêmeas por esta zona quando seleccionam machos para acasalar (Christy, 1982). A densidade das galerias e a dimensão dos machos aumentam com a distância à linha de água. Estas são mais profundas na zona superior da plataforma o que permitirá evitar predadores, mais tempo de actividade à superfície e aumento do

sucesso reprodutor que advém de menor perigo de colapso (Klaassen & Ens, 1993) e da menor perda de ovos em zonas mais secas quando da oviposição (Christy, 1982 em *U.pugillator*).

O material retirado das galerias, principalmente abaixo de 80 cm, e exposto à superfície pode ter influência no desenvolvimento da cobertura vegetal (Bertness, 1984, 1985 in Wolfrath, 1993; Ringold, 1979 in Wolfrath, 1992). Na Ria Formosa este transporte influenciará principalmente microfítobentos e a comunidade de *Arthrocnemum* (Wolfrath, 1992). As paredes das galerias são uma superfície secundária que aumenta a respiração primária do substrato de 30-70% dependendo da estação, oxigenando uma camada de sedimento de até 1 mm (Andersen & Kristensen, 1988 in Wolfrath, 1992), pelo que a influência de *U.tangeri* no transporte de oxigênio para camadas mais profundas do sedimento não pode ser negligenciada.

6 - Predadores

Os predadores aéreos parecem ser os que exercem maior pressão sobre a espécie, principalmente em zonas tropicais, especialmente aves migratórias. São os indivíduos maiores, que possuem galerias nas zonas superiores das plataformas vasosas, e os que se alimentam em grupos, afastados das galerias, que sofrem predação mais intensa (Klaassen & Ens, 1993). Entre as aves predadoras contam-se *Numenis arquata*, *Limosa lapponica* e *Numenius phaeopus* com comprimentos de bico que variam entre os 8cm e 18 cm (Cramp & Simmons, 1982 in Klaassens & Ens, 1993). Visto estas aves preferirem caranguejos de maiores dimensões (Ens *et al.*, 1993) será de especial importância para eles possuírem galerias mais profundas e logo na zona superior da plataforma vasosa (Klaassens & Ens, 1993).

Diversas espécies de aves frequentam as áreas ocupadas por *U.tangeri*. Existem registos de captura em relação à rola-do-mar (*Arenaria interpes*) nomeadamente de indivíduos mais jovens que apresentam menores dimensões e carapaças menos resistentes (Faria, 1995). Existem ainda evidências, directas ou indirectas, de predação por milhafres (Fuente, 1971), garças, maçarico-real (*Numenius arquata*) (Hagen, 1962 in Wolfrath, 1993), gaivotas (*Larus spp.*) (Faria, 1995), por outros caranguejos de maiores dimensões nomeadamente *Calinectus marginatus* (Klaassens & Ens, 1993) e *Carcinus maenas* (Faria, 1995) e na preia-mar por cações (Hediger, 1933 in Faria, 1995).

Num dos casos relatados de perseguição por *Arenaria interpes* o caranguejo adoptou uma posição de defesa erguendo a parte anterior do corpo e ameaçando a ave com as pinças abertas (Faria, 1995).

Quando perturbados os indivíduos refugiam-se preferencialmente nas suas galerias, podendo mesmo penetrar em galerias ocupadas ou abrigam-se dentro de água mantendo apenas os olhos salientes na extremidade de pedúnculos acima da superfície, se para tal não tiverem tempo (Faria, 1995; obs. pess.). Em último caso enfrentam a fonte de perturbação e adoptam a postura de defesa descrita.

7 - Alimentação

Podem distinguir-se duas estratégias de alimentação nas “bocas-de-cavalete” ou os caranguejos permanecem na vizinhança da sua galeria, na qual se refugiam rapidamente à aproximação de perigo, ou abandonam esta zona e deslocam-se em grandes grupos para se alimentarem em zonas mais ricas (Klaassens & Ens, 1993).

Como principais fontes de alimentação podem referir-se matérias vegetais em desagregação, depositadas à superfície do substrato pela água do mar (Faria, 1995), plantas vasculares especialmente gramíneas do género *Spartina* e algas bênticas intermareais as diatomáceas (Miller, 1961; Pomeroy, 1959 in Montague, 1980).

Na Ria Formosa o material orgânico do substrato consiste essencialmente em bactérias, microfítobentos (diatomáceas dos géneros *Diploneis*, *Amphora*, *Gyrosigma* e *Pleurosigma*), detritos e no Inverno uma faixa de algas verdes (*Enteromorpha spp.*, *Ulva spp.* e *Dadophora spp.*). O

conteúdo orgânico varia com a estação e o tipo de vegetação de um mínimo de 10-15 mg/1 DW, entre o fim de Setembro e o fim de Março, até 150 mg/1 DW verificando-se ainda uma distribuição não uniforme da matéria orgânica (Wolfrath, 1992).

Na detecção de alimentos parecem ter papel fundamental *sensilla* quimiosensores localizados nas pinças de alimentação e possivelmente na região bucal (Robertson *et al.*, 1982 *in* Wolfrath, 1992). Os caranguejos-violinistas parecem ter a capacidade de discriminar matéria orgânica de inorgânica (Miller, 1961; Altevogt, 1955, 1956 *in* Montague, 1980) estando adaptados para utilizar alimentos finamente divididos (Faria, 1995).

Embora pareçam ser essencialmente herbívoros (Odum, 1959 *in* Faria, 1995) foram encontradas substâncias putrefactas de origem animal no conteúdo estomacal de *U.pugilator* e *U.pugnax* (Schwartz & Safir, 1915; Pearse, 1914 *in* Faria, 1995). Foram ainda observados indivíduos de *U.tangeri* alimentando-se de materiais mortos tanto animais (peixe) como vegetais (Faria, 1995; Miller, 1961).

A alimentação habitual consiste no entanto em pequenos fragmentos e detritos orgânicos, algas e bactérias recolhidos de forma indiscriminada, conjuntamente com a vasa e areia que constituem o substrato, pelas extremidades espatuladas das pinças de alimentação (Faria, 1995; Montague, 1980; Crane, 1975; Miller, 1961). O movimento de apreensão, imediatamente anterior ao gesto em direcção à cavidade bucal, é frequentemente precedido de movimentos aparentemente exploratórios da camada superior do substrato (Faria, 1995).

Wolfrath (1992) verificou que a espessura da camada de substrato utilizada é de 2-3 mm, sendo ingerida a totalidade de microfítobentos (embora apenas parte seja aproveitada) e ainda fragmentos de algas verdes filamentosas e *Arthrocnemum* bem como de carcaças de peixe se acessíveis. A espécie poderá ter adoptado este tipo particular de alimentação durante a sua evolução (Altevogt, 1957 *in* Lourenço, 1994) possuindo no entanto apêndices alimentares próprios para lidar com partículas de maiores dimensões (Wolfrath, 1992).

Esta actividade deixa dois tipos de marcas visíveis no substrato, por um lado pequenos sulcos provocados pelas pinças e por outro pequenas "bolas" de lodo (diâmetro médio 5 mm e tamanho do grão médio 12 μ) libertadas no solo pela parte inferior da cavidade bucal após por ela terem sido processadas (Faria, 1995; Wolfrath, 1992).

A separação de materiais orgânicos e inorgânicos é efectuada por diferença de densidade ("flotation process" Miller, 1961) e ainda por um processo mecânico realizado por três pares de maxilípedes muito especializados (que apresentam pequenas variações entre espécies dependendo do substrato em que habitualmente se alimentam), capazes de filtrar e manipular as partículas alimentares (Miller, 1961 *em* *U.pugilator*, *U.pugnax* e *U.minax*). As partículas alimentares concentram-se na parte superior da cavidade bucal e o material inorgânico é conduzido, com a ajuda de água proveniente da câmara branquial, para a parte inferior acumulando-se no exterior sendo desprendido regularmente pelas pinças de alimentação (Faria, 1995).

A quantidade de alimento (biomassa) ingerido por unidade de tempo depende não só do ritmo a que o(s) quelípede(s) de alimentação introduzem o sedimento na cavidade bucal mas também da velocidade a que a matéria orgânica é extraída (Weissburg, 1992).

Em consequência da hipertrofia de uma das pinças os machos apenas possuem uma delas funcional para a alimentação. Esta desvantagem em relação às fêmeas poderá ser ultrapassada pela adopção de comportamentos distintos dedicando mais tempo à alimentação, tendo prioridade no acesso a fontes de alimentação mais ricas em relação às fêmeas (Faria, 1995; Weissburg, 1990 *in* Weissburg, 1992), apresentando movimentos de transporte mais frequentes, possuindo pinças de maior dimensão que permitam recolher maior quantidade de substrato com um menor número de movimentos (Caravello & Cameron, 1987 *em* *U.panacea*; Valiela *et al.*, 1974 *em* *U.pugnax* *in* Faria, 1995) e apresentando maior capacidade de extracção de matéria orgânica do sedimento (Weissburg, 1992 *em* *U.pugilator*).

A alimentação ocorre fundamentalmente em dois contextos: junto à abertura da galeria (até um máximo de 25-30 cm) ou com um aspecto comunitário caracterizado pelo afastamento em relação à galeria e a aglomeração de inúmeros indivíduos em locais de maior abundância alimentar, sendo estes agrupamentos particularmente frequentes junto à linha de água e por vezes em zonas de vegetação abundante (Faria, 1995). No primeiro caso ela assume um carácter territorial, visto os indivíduos ameaçarem e/ou atacarem quaisquer intrusos, enquanto no segundo caso se verifica ausência quase total de conflitos e o benefício de vantagens típicas de agrupamento como o de vigilância acrescida e o *efeito de confusão* (Heymer, 1977 in Faria, 1995).

O tipo de alimentação ("flotation process") utiliza grandes quantidades de água, e logo necessita de uma fonte externa ao indivíduo, facto que pode interferir não só na distribuição espacial como implicar uma territorialidade centrada na galeria. Por outro lado obriga à acção coordenada de diversos apêndices bucais, que apresentam diferenças entre espécies, o que pode ainda influenciar a distribuição espacial visto estas diferenças se relacionarem com o tipo de substrato presente no habitat típico da espécie (Miller, 1961).

As deslocações de caranguejos em busca de alimentos parecem depender fundamentalmente da variação da amplitude das marés e logo dos locais onde se depositam os alimentos (Hagen, 1962 in Wolfrath, 1993) bem como do ritmo biológico que condiciona as actividades diárias de cada indivíduo (Crane, 1958).

8 - Comportamento

A localização dos refúgios na zona intertidal em combinação com o tipo de recursos alimentares que exploram e com constrangimentos fisiológicos levam a que as "bocas" estejam activas à superfície apenas durante a maré baixa, encontrando-se na preia-mar no interior das galerias submersas. Evitam desta forma os predadores marinhos e têm a possibilidade de satisfazer as suas necessidades alimentares explorando um recurso abundante embora com uma distribuição desigual (Faria, 1995).

Os caranguejos-violinistas são essencialmente diurnos desenvolvendo inúmeras actividades como alimentação, construção de galerias, ameaças e combates na maré vazia diurna (Crane, 1957). Em espécies que habitam zonas temperadas, como *U.tangeri*, foram também observadas várias actividades nocturnas como corte e cópulas à superfície (Crane, 1975). Visto nas zonas temperadas a época de reprodução ser curta a actividade nocturna pode ser uma estratégia para compensar este constrangimento temporal (Salmon & Atsides, 1968 in Montague, 1980) que não se observa em espécies tropicais (Crane, 1975).

9 - Sistema social

Uma vez que se verifica ausência quase completa de conflitos nos grupos comunitários de alimentação, observados longe das zonas territoriais, e onde praticamente não existe competição as interacções sociais estão intimamente relacionadas com as galerias e incluem essencialmente comportamentos agonísticos e reprodutores (Faria, 1995).

Crane (1958) refere a existência de uma sequência grosseira de fases de comportamento ao longo da maré vazia, com momentos privilegiados de exibição desses comportamentos em função de um ritmo semi-lunar e do ritmo das marés. Esta sequência é composta por seis fases (subterrânea, de actividade de manutenção, itinerante não agressiva, itinerante agressiva, territorial e de exibição), evoluindo de fases menos sociais para mais sociais e apresentando grande variação individual. Os comportamentos agonísticos apenas se observam nas três últimas fases do ciclo. No fim de cada ciclo o indivíduo volta a uma das duas primeiras fases.

Faria (1995) não reconhece de forma clara esta sequência embora refira a predominância da alimentação na primeira fase da maré, por vezes com cortejamento por parte dos machos, construção

e manutenção de galerias antes da subida da maré e na fase final regista uma maior frequência de conflitos .

As variações nos comportamentos relacionar-se-ão com flutuações na ocupação do habitat resultantes da amplitude das marés e localização de recursos alimentares, sendo possível que a sequência observada resulte de períodos intercalados de descanso/recuperação e de actividade reprodutora. Esta levará os indivíduos a localizarem-se em zonas da plataforma onde os recursos alimentares são mais escassos e obrigarão os machos a deslocarem-se para áreas mais ricas em alimentos antes de adquirirem novo território nas zonas de cortejamento.

Os comportamentos agonísticos relacionam-se com a aquisição/defesa de territórios (i.e. galerias) e incluem a fuga, que implica a perda da galeria, o fecho preventivo da galeria, que diminui a frequência dos conflitos, a ameaça de baixa, média ou alta intensidade, a abertura de galerias, como contra estratégia ao seu encerramento e a produção de sons. Por vezes implicam contacto físico entre os oponentes. As fêmeas defendem frequentemente a sua galeria, de outros indivíduos, utilizando o corpo como “tampão”. Os “combates” entre machos observam-se quase sempre junto à galeria numa sequência de movimentos estereotipada com três níveis de intensidade (baixa, média e alta) (Crane, 1985). Raramente são observados “combates” entre fêmeas.

As modificações morfológicas da pinça hipertrofiada reduzem o risco de lesões transformando os “combates”, apesar de poderem incluir a projecção do vencido e durarem por vezes vários minutos, numa forma efectiva de medir forças (Faria, 1995). A motivação para os combates relaciona-se com a aquisição/defesa de galerias de forma a aumentar o sucesso reprodutor do indivíduo. Geralmente existem assimetrias entre os adversários tanto de carácter físico, relacionadas essencialmente com a corpulência, como de carácter motivacional, relacionadas provavelmente com a posse da galeria, o seu estado de conservação, localização e ajustamento entre ela e as dimensões do caranguejo (Faria, 1995).

O comportamento de ameaça pode ser de extrema importância na avaliação das motivações mútuas (Crane, 1967, 1957) bem como do poder físico de cada um dos adversários evitando frequentemente o “combate”.

Os comportamentos reprodutores incluem o cortejamento junto à entrada da galeria em que a pinça hipertrofiada, de cor clara e bem visível, se movimenta de forma característica por forma a atrair as fêmeas ao seu interior onde ocorre a cópula. Embora estes comportamentos se possam verificar ao longo de quase toda a área da colónia predominam nos locais mais altos e secos da colónia e são executados sobretudo por animais de maiores dimensões (Greenspan, 1980 *in* Faria, 1995). Estes locais coincidem com as necessidades das fêmeas para a postura e incubação dos ovos (Christy, 1983 *in* Faria, 1995), incluindo menores riscos de colapso e inundação, e constituem um recurso que aumenta o sucesso reprodutor dos machos.

Quando a fêmea se aproxima da entrada da galeria o macho entra e aguarda que ela o siga, esta uma vez no interior da galeria manifesta a sua aceitação pela permanência no interior enquanto o macho vem à superfície para selar a entrada após o que se verifica a cópula. Após o acasalamento a fêmea permanece cerca de duas semanas na câmara terminal da galeria incubando os ovos (Zucker, 1988).

Os machos acasalam com até três fêmeas que encerram em câmaras terminais distintas da mesma galeria (Christy, 1983 *em U.pugilator in* Faria, 1995). A selecção dos machos pelas fêmeas far-se-à indirectamente pela localização da galeria.

Por vezes os machos abandonam o cortejamento deslocam-se às galerias das fêmeas e tentam induzi-las fisicamente a aceitar a cópula (“cópula à superfície”) (Hagen, 1962 *in* Faria, 1995), num aparente retrocesso comportamental que parece relacionar-se com o elevado número de machos com pinça em regeneração devido à “pesca” praticada (Faria, 1995).

O acasalamento pode ser nocturno, sendo maior a frequência de “cópula à superfície” e “tamborilar” (Hagen, 1962; Burkenroad, 1947 *em U.pugilator in* Faria, 1995), o que eventualmente

permite a machos de menores dimensões ou com pinça em regeneração acasalar visto as fêmeas estarem impedidas de efectuar avaliação visual.

A capacidade dos machos para distinguir indivíduos dos dois sexos parece relacionar-se com a pinça hipertrofiada que funciona como caracter sexual masculino, desencadeando ameaças, enquanto a sua ausência desencadeia cortejamento (Burkenroad, 1947 em *U.pugilator* in Faria, 1995). A cor clara parece ser o principal elemento de identificação sendo mesmo mais importante que a forma (Hagen, 1962 in Faria, 1995).

O período de cortejamento inicia-se em meados de Abril e termina no principio de Setembro com um pico pronunciado nos meses de Junho e Julho.

10 - Ciclo de vida

A ordem decápoda apresenta grande variação nas características da fase larvar sendo consideradas “normais” um grande número de sequências (Gore, 1985 in Paula, 1993) embora seja típico um crescimento descontínuo que se manifesta por mudas periódicas (Kurata, 1962 in Paula, 1993).

O desenvolvimento larvar dos Crustáceos decápodes inclui três fases, nauplius (natação cefálica), zoea (natação torácica) e megalopa (natação abdominal) (Williamson, 1969 in Paula, 1993), sendo a primeira característica dos decápodes menos evoluídos e estando ausente nos mais evoluídos por se processar no interior do ovo. Assim *U.tangeri* apresenta cinco estados zoea e um megalopa (Paula, 1993; Rodriguez & Jones, 1993 in Lourenço, 1995).

O padrão de crescimento larvar na mesma espécie pode apresentar grande variabilidade na morfologia, frequência de mudas ou número de estados presentes na série larvar o que torna as larvas extremamente adaptáveis a condições ecológicas variáveis típicas de estuários (Gore, 1985 in Paula, 1993).

Nos *Brachyura* a fase megalopa é a principal responsável pelo retorno a biótopos favoráveis à vida adulta (Paula, 1995) o que se constata nas larvas de “bocas-de-cavalete” no Rio Mira, que saem do estuário para a plataforma continental retornando nesta fase (Paula, 1989).

Feest (1969 in Zucker, 1978) verificou que em *U.tangeri* e *U.amaulipes*, em zonas tropicais, as larvas são libertadas duas semanas após a postura regressando ao estuário três semanas depois embora este período apresente pequenas variações dependentes da temperatura da água (mais elevada implica ciclo mais rápido).

U.tangeri apresenta um período de reprodução muito curto, compreendendo essencialmente o mês de Junho mas prolongando-se até ao início de Setembro, pelo que é provável a existência de apenas uma postura por ano e por fêmea (Paula, 1993).

As larvas distribuem-se por temperaturas (20-24°) e salinidades (29-32 g/l) altas (Paula, 1993).

10.1 - Ritmos de emissão larvar

Os decápodes litorais e supralitorais apresentam ritmos relacionados com o ciclo da maré, frequentemente com período semi-lunar, ocorrendo a emissão larvar numa situação determinada de maré, geralmente entre o crepúsculo e o meio da noite quando coincide com a preia-mar (*Uca* spp. Christy & Stancyk, 1982 in Paula, 1993). Vários estudos sugerem que a combinação da emissão larvar neste período e nas marés de maior amplitude teria valor adaptativo relevante principalmente em zonas estuarinas (Christy, 1986 in Paula, 1993) no entanto Paula (1989) refere que o período crepuscular parece prevalecer sobre o ciclo semi-lunar.

Assim o padrão geral do ritmo de emissão larvar em espécies estuarinas será semi-lunar, centrado nas marés vazantes pós-crepusculares, o que maximiza a exportação larvar para o oceano (Brookins & Epifanio, 1985; Johnson, 1985 in Paula, 1993). Esta exportação será da maior importância visto a tolerância dos estados larvares à temperatura e salinidade, que apresentam fortes

gradientes nos estuários, são factores que limitam a sua capacidade de manutenção e sobrevivência em águas estuarinas. No Rio Mira a ocorrência de estados larvares avançados, em *U.tangeri*, foi escassa o que sugere exportação larvar (Paula, 1993).

A ritmicidade de emissão larvar semi-lunar parece ser vincada nesta espécie com alguma aperiodicidade no início do período reprodutor (Christy & Stancyk, 1982; Wheeler, 1979 in Paula, 1993) e uma sincronização gradual com o período semi-lunar. Foi observado no Rio Mira um pico de abundância em Junho o que sugere sincronização da emissão larvar bem como densidades máximas de larvas na primeira metade da noite de maré-cheia que decorre entre o pôr do Sol e a meia noite. Em condições laboratoriais *U.tangeri* evidencia um ritmo de emissão lunar centrado nos períodos imediatamente anteriores aos Quartos Crescentes (Paula, 1993).

Os “tempos” de emissão larvar parecem relacionar-se essencialmente com dois factores: minimização da predação sobre as fêmeas e larvas recém eclodidas e da mortalidade destas devido a valores desfavoráveis dos parâmetros físicos. Assim a emissão nocturna evitará predação visual e a emissão na maré cheia concorre para a sua “exportação” e evita que atinjam a parte superior do estuário, onde combinações desfavoráveis de temperatura e salinidade poderiam aumentar drasticamente a mortalidade das larvas (Christy, 1982; Forward, 1987 in Paula, 1993).

A sincronia da emissão larvar poderá relacionar-se com o chamado “efeito de diluição” sobre predadores aumentando a sobrevivência das larvas e evitando simultaneamente o canibalismo entre larvas de diferentes estados de desenvolvimento (Paula, 1993).

11 - Ciclos de actividade

Os níveis de actividade dos caranguejos-violinistas são influenciados pela luminosidade, maré, temperatura, humidade do solo à superfície e chuva (Crane, 1958).

A actividade mais intensa verifica-se em dias límpidos e quentes, algumas horas antes e após a maré baixa, principalmente quando esta coincide com o meio da manhã. As marés mais favoráveis são as da Primavera (Wolfrath, 1993). Com poucas excepções são diurnos sendo condições adversas habitats extremamente secos, chuva, temperaturas desfavoráveis, submersão do habitat e escuridão. Se um destes factores externos se torna muito desfavorável toda a actividade da população é suspensa retirando-se os indivíduos para o interior das galerias (Crane, 1958).

11.1 - Ciclo de actividade anual

Compreende um largo período, sensivelmente do começo de Novembro até meio de Março/início de Abril, em que os animais permanecem debaixo do solo (Faria, 1995; Wolfrath, 1993). Geralmente a partir de meados de Março princípios de Abril, com o fim da estação chuvosa e quando a camada superior de sedimento atinge pelo menos 18° C, os caranguejos surgem à superfície e iniciam a sua actividade (Wolfrath, 1993). Pouco depois podem ser observados indivíduos em cortejamento e acasalamento que se prolonga até ao fim de Julho princípio de Agosto (Wolfrath, 1993).

Os caranguejos podem efectuar grandes deslocações (“migrações”), até 500 metros, na mesma plataforma ou entre plataformas durante este período (Wolfrath, 1993).

No início de Outubro os primeiros jovens recrutados (largura de carapaça 3-4 mm) podem ser observados (Wolfrath, 1993).

No fim de Agosto e em Setembro a actividade dominante é a alimentação verificando-se progressivamente a inactividade das “bocas” com o aparecimento das primeiras chuvas e a diminuição da temperatura do sedimento a partir do meio de Setembro até ao princípio de Novembro (Faria, 1995; Wolfrath, 1993).

Durante o Inverno os indivíduos mantêm-se no interior das suas galerias fechadas, cuja entrada é desimpedida duas vezes por mês sem que no entanto o caranguejo ser visível (Wolfrath, 1993).

As variações dos valores da temperatura parecem constituir uma condicionante fundamental deste ciclo, embora provavelmente não a única (Faria, 1995).

11.2 - Ciclo lunar

A influência da Lua faz-se notar de duas formas, pelo ciclo diário das marés responsável pela alternância de actividade à superfície na maré vazante e a reclusão nas galerias quando submersas e ainda pela amplitude das próprias marés que condiciona a localização das áreas utilizáveis, mais acima ou abaixo, da zona intertidal (Faria, 1995).

Observações em *U.maracoani* indicam a existência de um ritmo semi-lunar, que influencia o comportamento e parece ser em grande medida independente das condições externas, sendo regulado por um relógio biológico (Crane, 1958). Os factores responsáveis parecem ser combinações particulares da hora do dia com a hora da maré baixa. Existe assim um ritmo, com a duração de duas semanas, semelhante ao apresentado pelos cromatóforos (Crane, 1958) e similar a ritmos semi-lunares relacionados com a reprodução de inúmeros animais marinhos (Crane, 1958; Korringa, 1947 in Zucker, 1978).

11.3 - Ciclo tidal

Como todos os caranguejos-violinistas os indivíduos da espécie *U.tangeri* apenas estão activos à superfície na maré vazante, tanto diurna como nocturna. A galeria é desimpedida cerca de 15 minutos após a abertura ter ficado descoberto, pela descida da água, e frequentemente o indivíduo permanece parado junto a ela cerca de 5-10 minutos. Se perturbado regressa imediatamente à galeria onde permanece até 15 minutos (Wolfrath, 1993).

Não existindo perturbações o caranguejo segue uma sequência típica de actividades predominantes: 1-1,5 h de alimentação intensa, 1 h de comportamentos relacionados com a galeria (reparações, aumento ou escavação de nova galeria), uma fase de comportamentos relacionados com a corte (de Março a fim de Julho) ou de grandes deslocações (“migrações”) (de Julho a fim de Outubro) (Wolfrath, 1993).

Nesta fase inúmeros indivíduos encontram-se parados à entrada das galerias orientados dorsalmente para o Sol (Crane, 1975; “posing” Hagen, 1962 in Wolfrath, 1993).

Cerca de 15 minutos antes da área ser submersa, pela subida da maré, os indivíduos começam a retirar-se para as galerias selando-as com uma “tampa” de substrato e normalmente 10 minutos antes da submersão todos os caranguejos estão recolhidos (Wolfrath, 1993).

12 - Objectivos

Os objectivos fundamentais do presente estudo relacionam-se com a investigação e compreensão da distribuição espacial dos indivíduos de ambos os sexos ao longo da plataforma vasosa, com a influência das marés e fases da Lua na variação temporal dos comportamentos da espécie, com eventuais correlações entre comportamentos em cada um dos sexos e por fim com o impacto da actividade humana no comportamento e distribuição espacial em *U.tangeri*.

Com o fito de realizar os objectivos gerais deste estudo o trabalho foi estruturado nos seguintes objectivos parcelares:

- (i) Descrever a distribuição espacial dos indivíduos, de ambos os sexos, ao longo de transeptos perpendiculares à linha de água ou seja a sua distribuição ao longo da plataforma vasosa.
- (ii) Descrever a distribuição espacial de parâmetros físicos do meio, tidos como relevantes, ao longo dos mesmos transeptos no sentido de esclarecer as condicionantes que podem determiná-la.
- (iii) Investigar eventuais diferenças na distribuição espacial de machos e fêmeas e interpretá-la à luz de diferentes requisitos eco-etológicos que possam apresentar.
- (iv) Analisar a influência dos ciclos tidal e lunar na variação temporal dos comportamentos ao longo da maré e nas diferentes fases da Lua de forma a avaliar os condicionalismos impostos por estes

parâmetros na actividade de *U.tangeri* com especial ênfase para os comportamentos reprodutores.

- (v) Comparar o padrão de variação temporal das frequências dos comportamentos comuns aos dois sexos tanto ao longo do ciclo tidal como do ciclo lunar na perspectiva de compreender as eventuais diferenças detectadas.
- (vi) Investigar as correlações entre comportamentos em cada um dos sexos no sentido de detectar associações comportamentais e interpretá-las em função de eventuais “objectivos” desses agrupamentos.
- (vii) Avaliar o impacto da actividade humana e predação na distribuição espacial e comportamento dos indivíduos, principalmente em machos, dado o carácter que assume a pressão humana.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de estudo - Caracterização da Ria Formosa

1.1 - Localização geográfica

A Ria Formosa localiza-se no extremo Meridional de Portugal na costa Sul do Sotavento Algarvio. Estende-se por uma faixa de cerca de 60 Km, desde o Ancão até à praia da Manta Rota, abrangendo na sua totalidade uma área aproximada de 18.400 ha (Programa de Ordenamento e Desenvolvimento da Ria Formosa, 1984).

Constitui-se como uma área protegida com o estatuto de Parque Natural criado pelo decreto-lei nº 3731/87, de 9 de Dezembro.

1.2 - Geomorfologia

A Ria Formosa constitui um sistema lagunar separado do mar por um cordão dunar litoral, sensivelmente paralelo à orla continental, formado por penínsulas e ilhas das quais se destacam pela sua importância e dimensão e seguindo o sentido Oeste - Este as da Barreta, Culatra, Armona, Tavira e Cabanas. Este cordão arenoso protege da influência directa do mar uma vasta área de sapal e inúmeros canais e ilhotes criando condições particulares (Plano de Ordenamento do Parque Nacional da Ria Formosa, 1986).

Várias hipóteses se colocam quanto à origem e posterior evolução deste sistema lagunar mas, provavelmente, ela será "resultado da transformação de um Delta que, durante a glaciação de Wurm, estaria muito estendido para Sul e que teria progressivamente recuado no período pós-glacial" (Granja, 1984 *in* P.O.P.N.R.F., 1986).

Embora num período recente o litoral tenha mantido uma configuração próxima da actual existem factores de instabilidade permanentemente presentes de que resultam constantes e importantes deslocamentos de areias, provocando a abertura e fecho de barras bem como a "migração" das próprias ilhas. A título de exemplo pode referir-se o aumento para Oeste da ilha da Culatra, o recuo da ilha de Tavira, o lento deslocamento das barras da Fuzeta e Cabanas e uma tendência geral para a colmatação de barras, canais e zonas onde a água circula mais lentamente por sedimentos de origem continental (Henriques, 1990).

1.3 - Clima

A localização geográfica da Ria Formosa determina as suas características climáticas conferindo-lhe um clima temperado.

As temperaturas médias do ar variam entre os 13° C e os 25° C respectivamente no Inverno e Verão, sendo a pluviosidade média anual inferior a 500 mm em quase toda a área da Ria. A humidade relativa do ar varia entre 55%-75% conferindo um carácter seco ao clima (P.O.P.N.R.F., 1986).

1.4 - Acção do homem

A planície costeira que bordeja a Ria é densamente povoada sendo os principais centros populacionais Faro, Olhão, Tavira e Fuzeta. A actividade turística e a policultura intensiva, com o recurso cada vez mais frequente a estufas, tem vindo a diminuir a área de povoamentos florestais (pinheiro bravo e pinheiro manso) nas Quintas (Ludo, Lago e Marim) próximo de Olhão (Henriques, 1990).

Algumas das construções mais características da Ria Formosa são os moinhos-de-maré, certamente mais de trinta na orla lagunar entre Faro e Tavira, entre os quais "o moinho-de-maré de Marim, na Quinta do mesmo nome, perto de Olhão, recuperado pelo Parque Nacional da Ria

Formosa, é o último sobrevivente dessas curiosas fábricas que faziam o pão com as águas do mar” (Henriques, 1990).

A planície litoral, ria e cordão dunar litoral apresentam-se numa sucessão espacial em que os parâmetros físicos (luminosidade, exposição aos ventos, quantidade de água no solo, ciclos de submersão, tipo de terreno, etc.) e químicos (salinidade, riqueza em nutrientes, etc.) variam determinando o tipo de cobertura vegetal de cada uma das zonas.

1.5 - Caracterização do sapal

O sapal surge em áreas abrigadas da costa protegidas da acção directa das ondas do mar aberto. Encontra-se em plataformas onde se instala densa cobertura vegetal peculiar visto estar alternadamente submersa e emersa, respectivamente na preia e baixa-mar.

Grande parte da extensão da ria é constituída pela formação lagunar onde existem plataformas de vasa e areia, periodicamente inundadas pela acção das marés. A influência destas com a alternância de zonas ora submersas ora emersas leva a que a vegetação ocorra em faixas (bandas de vegetação) grosseiramente paralelas à linha de costa, com características distintas entre si. Distinguem-se assim três tipos de formação o sapal baixo, o sapal médio e o sapal alto (P.O.D.R.F., 1984).

Sapal baixo - Caracterizado pela presença de *Spartina maritima*. A contínua deposição de sedimentos provoca a elevação da parte superior desta zona, que é parcialmente invadida, sendo a *Spartina* substituída por espécies com preferência por substratos mais elevados e menos salinos dos géneros *Limonium*, *Salicornia* e *Suaeda*.

È ainda típico do sapal surgirem comunidades, em faixas ou mosaico, dominadas pelo *Atriplex portucaloides* pertencentes à associação *Atriplicetum portucaloides*.

Sapal médio - Essencialmente constituído por espécies subarbutivas pertencentes às associações *Arthrocnemum glauci* e *Sarcocornium perennis*, dominadas pelo *Arthrocnemum glaucum* e *Sarcocornia perennis* respectivamente.

Sapal superior - Caracterizado pelas associações *Limonia ovalifolii* - *Limoniastrum monopetali* e *Polygonum equisetiformis* - *Limoniastrum monopetali*.

Na banda superior ocorre a associação *Cistancho* - *Suaeditum verae*, correspondente à comunidade dominada por *Suaeda vera*, parasitada por *Cistancho phelypaea*.

Acima do sapal superior a última fase da halosérie limníca pode verificar-se em solo arenoso ou argilosa. No primeiro caso é caracterizado por subarbutos esparsos da associação *Salsolium vermiculatae* no segundo caso por moitas separadas ou contínuas de *Atriplex halimus* (Pedro, 1982 in P.O.D.R.F., 1984).

A Ria Formosa é local de abrigo, alimentação, reprodução e permanência de inúmeras espécies animais com especial relevo para alguns grupos de invertebrados, peixes e aves.

De entre os invertebrados podem destacar-se os moluscos cefalópodes, como o polvo (*Octopus vulgaris*) e choco (*Sepis officinalis*), ou gastrópodes, como o búzio (*Buccinum undatum*), ou ainda crustáceos nomeadamente várias espécies de camarão o caranguejo moraceiro (*Carcinus menas*) e as bocas-de-cavalete.

Algumas destas espécies têm grande interesse económico conduzindo a actividades como “...a recollecção de bivalves é provavelmente a mais antiga entre as actividades praticadas na Ria Formosa, ... originou com o tempo a moliscultura, cultura de bivalves em viveiros instalados em áreas de vasa ou sapal...” (Henriques, 1990). Devido às condições locais privilegiadas, relacionadas fundamentalmente com o tipo de substrato arenoso e vasoso a ria é um habitat natural de bivalves de grande interesse económico de que se destacam várias espécies de ameijoia (*Tapes decussatus*), berbigão (*Cardium edule*), conquilha (*Donax trunculus*), lingueirão (*Ensis siliqua*) e mexilhão (*Mytilus galloprovincialis*).

A fauna piscícola apresenta grande variedade, mais de 50 espécies, tanto ocasionais como temporárias ou permanentes (P.O.P.N.R.F., 1986). A esta riqueza não são alheias as características particulares das lagunas que desempenham importante função de maternidade (“nursery”) para grande variedade de espécies aquáticas (Lourenço, 1995). Destacam-se pelo seu interesse económico a dourada (*Sparus aurata*), robalo (*Dicentrarchus punctatus*), sargo (*Diplodotus sargus*), tainha (*Chelon labrosus*) e enguia (*Angilla anguilla*).

Sem dúvida que a fauna ornitológica, pela sua riqueza e diversidade, confere à ria grande importância a nível nacional e mesmo internacional. A avifauna paleártica, principalmente limícolas e aquáticas, utiliza nas suas migrações do centro e Norte da Europa para África rotas que passam pela Ria Formosa. A importância das zonas húmidas, sapais e salinas, como local de invernada, descanso e alimentação é pois fundamental para inúmeras espécies (P.O.D.R.F., 1984). “No fim do Verão começam a chegar os primeiros visitantes do Norte - as limícolas que nidificam no Norte da Europa e no Ártico e que invernam desde a Europa à África. As primeiras ficam só alguns dias ..., mas aquelas que chegam durante o Outono ficam até Março” (Henriques, 1990).

Podem referir-se espécies como a cegonha branca (*Ciconia ciconia*), pilrito-pequeno (*Calidris minuta*), perna-vermelha (*Tringa totanus*), alfaite (*Recurvirostra avosetta*), colhereiro (*Platalea leucorodia*), flamingo (*Phoenicopterus ruber*), tarambôla-cinzenta (*Phuvialis squatarola*), maçarico-de-bico-direito (*Limosa limosa*), gaivinas (*Gelochelidon nilotica*), borrelho-de-coleira-interrompida (*Charadrius alexandrinus*) e garças branca (*Egretta gaezetta*) e real (*Ardea cinerea*). No que concerne a aves de rapina “...no Inverno encontram-se a caçar sobre toda a área” a águia pesqueira (*Pandion haliaetus*), tartaranhões (*Circus cyaneus*), águias-de-asa-redonda (*Buteo buteo*) e várias espécies de falcões (Henriques, 1990). O sistema lagunar é habitat de espécies raras ou em vias de extinção como a galinha-sultana (*Porphyrio porphyrio*) e a andorinha-do-mar-anã (*Sterna albifrons*). Nas zonas de água doce nidificam a galinha-de-água (*Gallinula chloropus*), pato-trompeteiro (*Anas clypeata*), marrequinho (*Anas crecca*) ou a negrinha (*Aythya fuligula*) entre outros.

1.6 - Local de observações

Todas as observações foram efectuadas imediatamente a Este do moinho de maré da Quinta do Marim, integrada no Parque Nacional da Ria Formosa, perto de Olhão. O local, delimitado a Norte pelo açude do próprio moinho, a Oeste pelo seu canal de escoamento (de grande caudal) e por um canal de drenagem natural, constitui-se como uma plataforma nua de areia vasosa.

2 - Estudo piloto

As observações deste estudo decorreram entre 11 e 17 de Junho de 1995, também na Quinta do Marim, e incluíram, além do local referido, duas zonas do lado Oeste do moinho de maré. Deste período de observações resultou um trabalho, “Caracterização do ciclo tidal e de padrões de associação a galerias em *Uca tangeri*”, elaborado no âmbito da cadeira de Métodos de Investigação em Etologia II integrada no Mestrado em Etologia 94/96 do ISPA e que funcionou como estudo piloto do presente trabalho.

2.1 - Etograma

Baseado em observações efectuadas na Quinta do Marim no mesmo local e em dois locais adjacentes em Junho de 1995, e que deram origem ao estudo piloto referido, e em observações que decorreram em Junho de 1996 nos mesmos locais e em Cacela e na bibliografia consultada, nomeadamente Lourenço (1994), Faria (1995) e Crane (1975, 1967), foi efectuado um levantamento dos padrões de comportamento de *U.tangeri* que permitiu elaborar as grelhas de registo de comportamentos utilizadas.

Os comportamentos foram distribuídos por seis grupos consoante o contexto mais frequente em que são exibidos.

2.1.1 - Comportamentos reprodutores

“Acenar 1” - inclui o “acenar” lateral, vertical e circular, definidos por Lourenço (1994), sem elevação do corpo.

“Waving” lateral - “O quelípede maior é completamente distendido a direito e para o lado ou obliquamente para cima e volta à posição de repouso no mesmo plano. Esta sequência pode ser repetida diversas vezes. Situação de “waving” de baixa intensidade (“*lateral-straight-wave*” em género *Uca*, Crane, 1975)”.

“Waving” vertical - “O quelípede maior é levantado e baixado num mesmo plano em frente ao corpo. Esta sequência pode ser repetida uma série de vezes. Situação de “waving” de baixa intensidade (“*vertical-wave*” em género *Uca*, Crane, 1975).

“Waving” circular - “O quelípede é distendido para o lado ou obliquamente para cima, depois é levantado, e por fim flectido e trazido para baixo desde o nível acima dos olhos voltando à posição de repouso na horizontal em frente à região bucal. O quelípede menor pode executar um movimento semelhante e de forma sincronizada (“*lateral-circular-wave*”, Crane, 1975; Hagen, 1962; Salmon & Stout, 1962 in Lourenço, 1994).

“Acenar 2” - Corresponde ao “waving circular” descrito por Lourenço (1994) quando “acompanhado por elevação do corpo sobre os apêndices locomotores que se distendem até suportarem o corpo apenas nas extremidades. A elevação coincide com a elevação máxima do quelípede maior”. Corresponde a uma situação de elevada intensidade (“*lateral-circular-wave*”, Crane, 1975; Hagen, 1962; Salmon & Stout, 1962 in Lourenço, 1994).

A intensidade de cortejamento por parte dos machos, correspondente às diversas fases de “waving”, relaciona-se com a proximidade de uma fêmea e com o seu próprio nível de actividade (Hagen, 1962 in Lourenço, 1994). Existe ainda um paralelo entre os diversos níveis de cortejamento e a filogenia das espécies do género *Uca* (Crane, 1975).

Tamborilar - movimentos rápidos executados pelo quelípede hipertrofiado flectido em frente da região bucal de que resulta a produção de som ao bater no substrato e/ou na carapaça. O movimento pode ser acompanhado pelo quelípede menor (Lourenço, 1994).

Este comportamento poderá surgir em situações em que a comunicação visual é difícil ou impossível (Hagen, 1962 in Lourenço, 1994).

No contexto agonístico, pelo menos de dia, é frequentemente executado à entrada de uma galeria, quando o executante não avista o seu proprietário, tendo como consequência a saída do residente, muitas vezes seguida de interações agonísticas.

Faria (1995) refere a importância deste comportamento no contexto agonístico como uma forma de evitar que duas ou mais galerias se comuniquem, aquando da sua escavação e ainda na sinalização territorial após um macho intruso se apoderar de uma galeria (comportamento efectuado no interior ou junto à entrada da galeria).

O “tamborilar” tem sido descrito noutros contextos, nomeadamente reprodutor, surgindo na mesma forma e ainda quando a comunicação visual é difícil, sendo de destacar os casos em que o

macho penetra na sua galeria, após aproximação de uma fêmea, e produz um som a ela destinado (Hagen, 1962 *in* Lourenço, 1994) e nos casos em que espécies do género *Uca*, incluindo *U.tangeri*, apresentam actividade nocturna (Hagen, 1962; Salmon & Stout, 1962 *in* Lourenço, 1994). A comunicação acústica pode ter especial importância na “substituição” de certos comportamentos visuais (e.g. “acenar”) em condições de fraca luminosidade (Hagen, 1962 *in* Lourenço, 1994).

Pela própria natureza das observações efectuadas neste trabalho, diurnas e scanning à distância, apenas foi registado o “tamborilar” no contexto agonístico efectuado junto da abertura da galeria.

Cópula à superfície - os machos, abandonando o cortejamento normal, aproximam-se das fêmeas geralmente perto da sua galeria e adoptam comportamentos semelhantes a actividades agonísticas (“tamborilar” na entrada da galeria e sobre a própria fêmea), frequentemente existe pressão física para conseguir o posicionamento adequado. Se este objectivo é alcançado a cópula realiza-se à superfície, normalmente junto à entrada da galeria da fêmea (Faria, 1995).

Os machos intervenientes são essencialmente de menores dimensões (largura de carapaça menor que 24,5 mm) (Hagen, 1962 *in* Lourenço, 1994) ou que apresentam pinças de tamanho reduzido em regeneração. Este tipo de acasalamento verifica-se geralmente fora das principais áreas de reprodução (Faria, 1995).

O processo parece constituir, em *U.tangeri*, um retrocesso para uma forma de comportamento mais arcaico, despoletado pela existência de elevado número de machos com pinças anormalmente pequenas, devido principalmente à acção do homem (Hagen, 1962 *in* Lourenço, 1994).

2.1.2 - Alimentação

Os indivíduos prospectam frequentemente o sedimento com os quelípedes de alimentação após o que recolhem pedaços do substrato e fragmentos de matéria orgânica (de algas, carcaças de animais), utilizando as fêmeas os dois e os machos apenas o menor, introduzindo-os na cavidade bucal através de um movimento rápido. As fêmeas podem manter um pedaço de material num dos quelípedes alimentando-se dele com o outro. Uma pequena bola de sedimento, já “processado” pela cavidade bucal, acumula-se na zona inferior sendo depositada no substrato por movimentos dos quelípedes de alimentação (Crane, 1975; Montague, 1980).

A alimentação pode ser concomitante com outras actividades como o deslocamento ou mesmo ameaça e acenar de baixa intensidade.

2.1.3 - Comportamentos agonísticos

Ameaça - Aglomera quatro posturas/comportamentos.

Exibição de pinça - postura em que pelo menos o quelípode hipertrofiado é distendido na direcção de um potencial oponente.

A face exterior branca da pinça é posicionada de forma a ser visível pelo oponente, qualquer que seja a direcção em que se aproxime. Se este se aproximar por detrás a curta distância o dono da galeria frequentemente roda para o encarar ou a maior distância abre totalmente o apêndice exibindo a face branca sem deslocar o corpo.

Em situações de grande proximidade entre os oponentes é comum o quelípode menor executar movimentos idênticos embora não pareça poder desempenhar papel equivalente ao hipertrofiado.

È de referir ter sido observado, num caso por Lourenço (1994) e em três casos no decorrer deste trabalho, a abertura simultânea dos dois quelípedes de alimentação por parte fêmeas, aparentemente dirigindo-se a outra num contexto agonístico.

A parte externa do quelípede hipertrofiado dos machos é extremamente conspícua num ambiente de sapal ou areal visto a sua cor branca contrastar fortemente com o acastanhado do substrato e o colorido dos próprios caranguejos.

Estocada com pinça - geralmente precedido de “exibição de pinça” compreende dois movimentos rápidos, do quelípede maior e do corpo (sem deslocamento), em direcção ao oponente (Crane, 1975).

O comportamento parece surgir quando, apesar da “exibição de pinça” por parte do dono da galeria, o oponente permanece nas imediações desta. É por vezes acompanhado de elevação do caranguejo nos apêndices locomotores pelo que o seu movimento na direcção do oponente é mais amplo embora geralmente não o alcance.

Investida - movimento rápido de projecção do corpo acompanhado por deslocação do tipo salto em direcção ao oponente na tentativa (nem sempre conseguida) de lhe tocar com o quelípede maior.

Estes dois comportamentos podem repetir-se várias vezes, intercalados por “exibições de pinça”, e em diversas sequências. Qualquer destes comportamentos, ou de uma sequência deles, pode provocar a retirada do oponente das imediações da galeria não se verificando no entanto perseguição pelo dono da galeria.

Posição de combate - o quelípede hipertrofiado apresenta-se em posição vertical e completamente distendido com as extremidades da pinça a tocarem o solo enquanto o monocarpal se eleva ao máximo.

È uma postura típica de defesa de galeria e de grande tensão agonística (“Downpain” Crane, 1975) principalmente quando os dois indivíduos a assumem a pequena distância, após o oponente ter ignorado os comportamentos de agressão exibidos pelo dono da galeria e descritos anteriormente. Muitas vezes precede um combate entre dois (ou mais) machos.

Combate - confrontação entre dois oponentes em que existe contacto dos seus quelípedes hipertrofiados (Lourenço, 1994; Crane, 1975).

Os combates podem assumir várias formas como empurrões de pinça contra pinça, o “encaixe” das pinças seguido de empurrões ou o arremesso de um dos indivíduos por cima e para trás do outro. A sua duração e sequência são muito variáveis (Crane, 1975; Hagen, 1962 *in* Lourenço, 1994).

As fêmeas apresentam por vezes, embora com menor frequência que os machos, uma versão deste comportamento em que evidentemente não intervêm os quelípedes hipertrofiados, verificando-se contactos entre as carapaças.

Os comportamentos descritos genericamente como “ameaça” parecem corresponder a formas preliminares de interacção agonística que permitem aos indivíduos avaliar a correlação de forças e condição dos oponentes sendo o desfecho mais frequente o abandono da interacção por um deles. Apenas nos casos em que tal não se verifica se segue um combate geralmente seguido do abandono rápido do indivíduo mais fraco. Os combates não parecem ser violentos ao ponto de provocar mutilações, ferimentos ou danos físicos evidentes em qualquer dos oponentes (Faria, 1995; Lourenço, 1994).

2.1.4 - Locomoção e comportamentos associados

Deslocamento - "O indivíduo caminha para o lado, na diagonal ou quase para a frente, no caso dos machos, quer para o lado do quelípede maior, quer do menor. Os movimentos podem ser mais ou menos rápidos e mudar facilmente de direcção ("*locomotion*", Crane, 1975)" (Lourenço, 1994).

Parado - postura de imobilidade completa que não se verifica na proximidade imediata da entrada de uma galeria.

2.1.5 - Comportamentos territoriais

Parado/galeria - postura de imobilidade completa na vizinhança imediata da entrada de uma galeria ou mesmo à entrada, estando frequentemente o indivíduo ligeiramente inclinado para o seu interior desta com as patas de um dos lados no seu interior, no caso dos machos normalmente as do lado do quelípede menor (Lourenço, 1994).

Este comportamento, conjuntamente com "parado", pode ocorrer em qualquer momento da maré, sendo no entanto mais frequentes e prolongados quando a actividade é reduzida, nomeadamente às primeiras horas da manhã e em dias frios. É ainda frequente observar a orientação do indivíduo (face dorsal do cefalótorax em direcção ao Sol) de forma a que, supõe-se, optimize a absorção de calor (Lourenço, 1994).

Construção - o caranguejo forma uma bola de sedimento, com a ajuda das patas locomotoras de um dos lados (apenas o lado do quelípede menor nos machos), trazendo-a do interior da galeria e depositando-a a curta distância da entrada, caminhando com o lado livre para a frente. Quando da sua deposição esta bola de sedimento é passada sob o corpo em direcção das patas livres e muitas vezes empurrada por elas. Toda a sequência é frequentemente repetida várias vezes ("*limpeza de galeria*" Lourenço, 1994).

Este comportamento parece relacionar-se não só com a manutenção das condições ideais da galeria e ajustamento da sua dimensão ao tamanho do indivíduo que dela toma posse (Lourenço, 1994) como com outras funções. Assim parece verificar-se que as bolas de sedimento não são depositadas espacialmente do mesmo modo por fêmeas e machos. Enquanto as primeiras tendencialmente as acumulam numa (ou mais) pilha(s) relativamente perto da entrada da galeria os segundos parecem dispô-las formando pequenos "muros" ou obstáculos visuais entre machos possuidores de galerias próximas.

Calcar - Utilizando os apêndices locomotores e executando movimentos sucessivos o indivíduo pressiona o substrato em torno da entrada da galeria. De forma a tornar os movimentos mais eficientes, criando uma maior área de pressão, as extremidades dos apêndices estão dobradas (Lourenço, 1994).

Apesar de ser um comportamento referido na bibliografia apenas para machos foi observado no presente trabalho em ambos os sexos embora em menor percentagem do total de comportamentos em fêmeas.

Aparentemente o comportamento terá como função principal a consolidação do substrato adjacente à entrada da galeria sendo assim da maior importância para machos em exibição, logo possuidores de galerias, permitindo-lhes as actividades típicas de corte (Lourenço, 1994). O facto das fêmeas também o apresentarem poderá indicar que para além da função referida esteja ainda relacionado com a prevenção de "desmoronamentos" na zona de entrada da galeria.

2.1.6 - Comportamentos de manutenção

Agachar - a parte ventral anterior do indivíduo encontra-se em contacto com a superfície do substrato (“*respiration*”, Crane, 1975).

A respiração aérea dos caranguejos-violinistas é condicionada pela manutenção da humidade na câmara branquial (Montague, 1980; Crane, 1975). Este comportamento ao aproxima-la do substrato húmido do sapal, conjuntamente com visitas periódicas ao interior da galeria (“*entrar na galeria*” Lourenço, 1994) cujo terço inferior está inundado (Wolfrath, 92) permite o normal funcionamento da actividade respiratória.

Limpeza do corpo - Implica a passagem sobre o corpo e pedúnculos oculares dos vários apêndices, nomeadamente os de alimentação e até os bucais (3º maxilípedes) (Lourenço, 1994).

Tampa - Utilizando os apêndices locomotores de um dos lados, nos machos apenas do lado do quelípode menor, os indivíduos recolhem uma massa de substrato à superfície e transportam-na até à entrada da galeria. Penetram então nela, sempre com o lado livre primeiro, sendo a entrada obstruída por um tampão formado pelo substrato recolhido que é cuidadosamente amassado aos bordos da entrada por movimentos das patas (“*burrowing*” Crane, 1975)” (Lourenço, 1994).

Este comportamento precede geralmente de poucos minutos ou mesmo segundos a submersão da galeria devido à subida da maré mas pode ocorrer noutros períodos da baixa mar.

A baixa frequência observada deste comportamento estará relacionada com a sua relativa importância nos ciclos de actividade diária (Lourenço, 1994), com a rapidez com que é efectuado e ainda com o facto de cada indivíduo o executar supostamente uma vez por maré. Acresce ainda a possibilidade do encerramento da galeria ser efectuado do interior (Dembowski, 1926), não sendo visível, o que estaria de acordo com inúmeras observações efectuadas no decorrer deste trabalho em que se verificou a existência de uma “tampa” vários centímetros abaixo da abertura da galeria.

3 - Procedimentos

3.1 - Recolha de dados

Na plataforma vasosa foram delimitados nove quadrados, com 5 metros de lado, distribuídos por três transeptos com uma área total de 225 m². Os quadrados do mesmo transepto encontravam-se espaçados de cerca de 50 cm e entre cada transepto existia um espaço de cerca de 40 cm totalizando o dispositivo uma área aproximada de 255 m².

Para facilidade de registo e tratamento de dados os transeptos foram codificados com os números 1, 2 e 3 respectivamente no sentido do mais próximo do açude para o mais afastado e as quadrados com as letras A, B e C sendo respectivamente A os mais próximos da água e C os mais afastados.

Toda a área do local de observações, que apresenta um declive suave, se encontra coberta na preia-mar e descoberta na baixa-mar ficando o limite inferior dos transeptos a um mínimo de cerca de 1 metro da água no pico da maré baixa de menor amplitude (período de 23/6 a 25/6).

A área “ideal” dos quadrados foi determinada numa visita preliminar, no dia 8/6/96, ao local de observações onde foram ensaiados vários tamanhos de quadrados (3m, 4m, 5m e 6m de lado).

Foram ainda testados vários tipos de marcação de quadrados no substrato e materiais a utilizar, tendo em conta a sua visibilidade e no sentido de minimizar as perturbações à actividade dos caranguejos. Foram assim seleccionadas pequenas canas de cor acastanhada cortadas em pedaços de cerca de 30 cm de comprimento com diâmetro aproximado de 7 mm e cordel de juta com cerca de 2 mm de diâmetro. Este material além de não constituir, pela sua dimensão, qualquer barreira espacial para os indivíduos, pela sua cor, que se confundia com a do substrato embora perfeitamente visível

para o observador, e constituição mostrou-se perfeitamente adequado visto após a sua colocação as "bocas" prosseguirem quase imediatamente as suas actividades sem demonstrar qualquer perturbação pela sua presença.

O dispositivo foi montado utilizando quatro canas por quadrado, uma em cada vértice, enterradas no substrato até 2/3 do seu comprimento e que serviam de suporte ao cordel que corria sobre o sedimento. Utilizando cordel previamente preparado (pedaços de 5 m de comprimento com laços nas pontas) e pontos de referência estáveis, foi possível montar este dispositivo rapidamente, sem perturbações graves para as "bocas", e praticamente na mesma localização nas várias fases da lua.

O dispositivo foi montado no primeiro dia de cada um dos quatro períodos de observação só sendo desmontado no final desse período sem ter sido necessária qualquer reparação.

As observações foram efectuadas a partir do topo do açude do moinho, que apresenta um desnível acentuado (cerca de 5 m), para a plataforma de vasa com vantagens evidentes de visibilidade de toda a área onde se encontrava o dispositivo bem como de não interferência na actividade dos caranguejos. As observações foram efectuadas à vista desarmada, para os quadrados mais perto do açude, e com binóculos (aumento 10 X 5) para os mais distantes.

As observações decorreram entre 8 de Junho e 8 de Julho de 1996, incluindo a visita preliminar referida bem como 12 dias de observação distribuídos em quatro períodos de três dias cada (15 a 17 Junho; 23 a 25 Junho; 30 Junho a 2 Julho e 6 a 8 Julho) centrados consecutivamente em cada uma das fases da Lua, iniciando-se pela Lua Nova.

Foram efectuadas em cada um dos dias amostragens por varrimento ("scanning" Martin & Barteson, 1993) com os pontos de amostragem espaçados de 30 minutos, desde o início da maré-vazante até ao final da maré-enchente, obtendo-se para cada maré um mínimo de 12 pontos de amostragem centrados no pico da maré-baixa. No caso da totalidade deste período não coincidir com as horas de luz, as observações foram subdivididas em dois sub-períodos contando um mínimo de 6 pontos de amostragem, de manhã e à tarde. Os 12 pontos de amostragem centrados na hora da baixa-mar foram codificados de 1 a 12.

Foram registados os comportamentos, de acordo com o etograma apresentado, de todos os caranguejos presentes nos quadrados, em grelhas de registo previamente elaboradas com base no estudo piloto.

Este registo que permitiu discriminar individualmente cada quadrado, o número de indivíduos por comportamento e por sexo foi, no primeiro período de observação ditado a um assistente e nos outros três períodos registado em fita magnética num pequeno gravador portátil e mais tarde transcrito para as folhas de registo.

Recolha de sedimento - a recolha de sedimento, necessário à análise dos diversos parâmetros físicos da área de estudo, foi efectuada no dia central de cada um dos períodos de três dias, coincidindo assim com cada uma das quatro fases da Lua.

As recolhas foram efectuadas no centro de cada um dos nove quadrados, entre o pontos de amostragem 6 e 7 estando assim centradas com a maré.

Para a análise granulométrica foi recolhido sedimento, até uma profundidade aproximada de 30 cm, em sacos de plástico imediatamente fechados e etiquetados.

Para a análise de percentagem de água no solo, quantidade de matéria orgânica no sedimento e fitopigmentos a recolha fez-se em caixas de Petri plásticas (1cm de profundidade e 5,2 cm de diâmetro) imediatamente seladas e etiquetadas, colocadas ao abrigo da luz, embrulhadas em papel de alumínio, guardadas numa mala térmica arrefecida e congeladas no mais breve espaço de tempo possível. Foi utilizado ¼ do conteúdo total de cada caixa de Petri em cada uma das análises permitindo assim a sua replicação quando necessário.

Temperatura - foi registada a temperatura ao nível do sedimento e na água do canal de drenagem (a 20 cm de profundidade) todos os dias no início e final das observações e entre os pontos de amostragem 6 e 7.

Impacto humano - no Algarve em geral, e na zona de Olhão em particular, é actividade económica e lúdica frequente a captura de machos de *U.tangeri* com o objectivo de destacar o quelípede hipertrofiado para consumo culinário, sendo posteriormente os indivíduos libertados.

No sentido de investigar o impacto desta actividade na população estudada foram registados observações de varrimento ("scanning"), nos dias coincidentes com as quatro fases da Lua, o número de machos com e sem pinças ou com pinças em regeneração na totalidade da área de observações discriminados por tipo de quadrados, entre os pontos de amostragem 6 e 7.

3.2 - Análise laboratorial

Quantidade de água no sedimento - calculada pela diferença entre o peso húmido (Ph) e o peso seco (Ps) obtido por secagem em estufa a 65° C por 24 horas.

A percentagem de água na amostra foi obtida através da seguinte expressão:

$$\% \text{ H}_2\text{O} = (\text{Ph} - \text{Ps}) / \text{Ph} * 100 \quad (\text{Fonseca, 1989})$$

Matéria orgânica - estimada através de perda por ignição. Numa primeira fase foi obtido o peso seco (Ps) da amostra de sedimento por secagem em estufa a 65° C durante 24 horas, após o que se obteve o peso incinerado (Pi) por queima em mufla a 500° C durante 24 horas (Hartley & Bishop, 1986; Cawet, 1988 *in* Fonseca, 1989).

A percentagem de matéria orgânica na amostra foi calculada pela seguinte expressão:

$$\% \text{ M.O.} = (\text{Ps} - \text{Pi}) / \text{Ps} * 100 \quad (\text{Fonseca, 1989})$$

Avaliação dos pigmentos vegetais - os sistemas pigmentares desenvolvidos pelas algas incluem grande diversidade de pigmentos (Clorofilas a, b e c1+c2, carotenóides vegetais e produtos de degradação da clorofila a). A clorofila a é o único pigmento comum a todas as divisões sistemáticas das algas (Brotas, 1987) sendo a energia captada por todos os pigmentos transferida para ela (Lenhinger, 1975).

Verificando-se a morte celular a clorofila a é rapidamente degradada por fotoxidação ou gradualmente por acção de agentes físicos, químicos ou bioquímicos (Brotas, 1987). Aos produtos desta degradação juntam-se, à superfície do sedimento, outros originários da vegetação superior e células mortas de fitoplâncton, pelo que constituem uma fracção não negligenciável do total de pigmentos presentes (Rioux, 1982; Varela, 1981 *in* Brotas, 1987). Assim é aconselhável fazer a distinção entre a clorofila a e os produtos da sua degradação (Brotas, 1987).

Lorenzen (1967 *in* Brotas, 1987) desenvolveu um método simples para discriminar a clorofila a dos seus derivados por espectrofotometria, visto apresentarem um espectro de absorção muito semelhante, por adição de ácido diluído. Este método permite discriminar os compostos com Mg, em que se inclui a clorofila a, dos compostos sem Mg, feofitina a e feoforbide a, designados globalmente por feopigmentos (Brotas, 1987).

O cálculo dos valores das três clorofilas presentes neste tipo de amostras (a, b e c) foi considerado inviável pelo que, apesar da desvantagem, Lorenzen (1967 *in* Brotas, 1967) propõe um método que ignora as concentrações de clorofila b e c aconselhando-o para amostras em que a percentagem de formas degradadas seja elevada, nomeadamente de sedimentos (Lorenzen & Jeffrey, 1980 *in* Brotas, 1987).

Assim segundo o procedimento habitual na avaliação de pigmentos vegetais em amostras de sedimento estes foram quantificados pelo método de acidificação de Lorenzen.

Após o procedimento referido na colheita de amostras, que se destina a evitar a degradação dos pigmentos vegetais, a extracção destes efectuada em acetona aquosa a 90%, a frio e na ausência de luz por 24 horas (Lorenzen, 1967 *in* Brotas, 1987). A quantidade de água no sedimento foi avaliada por secagem (65°C - 24h), adicionando-se o volume de acetona a 100% necessária a uma diluição de 90% (Fonseca, 1989; Plante-Cuny, 1974 *in* Brotas, 1987).

Foi lida a absorvância do extracto antes e depois da acidificação da amostra com uma gota de HCl a 1 N.

Os teores de clorofila e feopigmentos foram calculados pelas equações de Lorezen modificadas (Plante-Cuny, 1974 *in* Brotas, 1987) e os resultados expressos por peso seco de sedimento ($\mu\text{g/g}$).

$$\text{Cl } \underline{a} \text{ } \mu\text{g/g} = \frac{A \times K \left((665 - 750) - (665^a - 750^a) \right) \times (\text{Ph} - \text{Ps} + \text{V})}{\text{Ps} \times \text{L}}$$

$$\text{Feop. } \underline{a} \text{ } \mu\text{g/g} = \frac{A \times K \left(R \left(665^a - 750^a \right) - (665 - 750) \right) \times (\text{Ph} - \text{Ps} + \text{V})}{\text{Ps} \times \text{L}}$$

em que:

A - coeficiente de absorção de clorofila $a = 11,0$

R - valor máximo da razão 665/665a, na ausência de feopigmentos: 1,8 (Lorenzen & Jeffrey, 1980 *in* Brotas, 1987)

K - factor destinado a restabelecer a concentração inicial em clorofila a a partir da redução de absorvância: 2,25

665 e 750 - valores de absorvância antes da acidificação

665^a e 750^a - valores de absorvância após a acidificação

V - volume de acetona a 100% adicionado, em ml

Ph - Ps - volume de água no sedimento, em ml

Ps - peso seco do sedimento, em g

L - passo da "cuvette", em cm

Granulometria - A análise granulométrica foi efectuada por separação por crivagem húmida. Os crivos utilizados apresentam os seguintes tamanhos de malha: 2,000 mm; 1,000 mm; 0,500 mm; 0,250 mm; 0,125 mm e 0,063 mm. Obteve-se assim, para cada amostra, sete fracções secas em estufa a 65° C, durante 24 h, calculando-se a percentagem do peso total da amostra, que representavam. Com base nestes dados cada amostra foi classificada quanto ao tipo de sedimento, através do diagrama triangular de Shepard (Fonseca, 1989 *in* Lourenço, 1995).

Segundo este método cada amostra é sub-dividida em três fracções a saber cascalho (tamanho superior a 2.000 mm), areia (entre 2.000 mm e 63 mm) e vasa (tamanho inferior a 63 mm) é então calculada a percentagem de cada uma das fracções em relação ao total da amostra e utilizando-se o referido diagrama esta é classificada numa das 12 possibilidades previstas.

Todas as amostras (36) excepto uma são consideradas de areia, o que implica um máximo de 20 % de vasa ou cascalho na amostra. Em face desta situação foram constituídos quatro sub-grupos com valores máximos de percentagem de vasa de 5, 10, 15 e 20 % respectivamente e valores

mínimos correspondentes ao máximo do grupo imediatamente anterior. Utilizaram-se ainda nesta análise os valores das percentagens de vasa e cascalho na amostra.

4 - Análise estatística dos dados

1 - Distribuição espacial - os dados utilizados nesta análise referem-se à média de observações de indivíduos por m² da fase intermédia da maré (quatro pontos de amostragem separados por 30 m) dos dias coincidentes com cada uma das fases da Lua.

a) Distribuição espacial dos indivíduos - na análise da distribuição espacial ao longo dos transeptos, e logo com a distância à linha de água, para cada sexo foi utilizada a média do número de observações por m², por tipo de quadrados, da fase intermédia da maré dos quatro dias em que se recolheram dados referentes aos parâmetros físicos a controlar (ou seja os quatro dias coincidentes com as quatro fases da Lua). As eventuais diferenças foram exploradas através de análise de variância (ANOVA) e a identificação da origem dessas diferenças por testes *a posteriori* Tukey H.S.D (Zar, 1984).

Utilizando a soma das observações de indivíduos de ambos os sexos nos mesmos dias e fase da maré averiguou-se a existência de diferenças na distribuição espacial de machos e fêmeas por tipo de quadrados (i.e. com a distância à linha de água) em todas as fases da maré e para a soma das quatro fases através da análise de tabelas de contingência com estatística de simulação (ACTUS).

Aplicou-se aos mesmos dados, mas separadamente para cada sexo, a estatística de simulação para o teste de aderência (ADERSIM) no sentido de detectar diferenças na distribuição espacial do mesmo sexo ao longo dos transeptos nas quatro fases da Lua bem como no total das observações.

No sentido de ultrapassar o problema da análise de tabelas de contingência em que existem valores esperados muito baixos (<4) ou iguais a zero, que invalidam as técnicas clássicas de análise (Everett, 1992), Estabrook e Estabrook (1989) propuseram o método de simulação ACTUS (analysis of contingency tables using simulations) aplicável a tabelas bidimensionais.

O método utiliza um gerador de números aleatórios que simula 1.000 conjuntos de dados, cuja distribuição em tabelas de contingência específica é também aleatória. Seguidamente o número de tabelas simuladas, com entradas maiores ou menores que as entradas respectivas na tabela de dados observados, é contabilizado.

O número de casos das tabelas simuladas é igual aos das tabelas de valores observados, sendo que a probabilidade com que cada caso é aleatoriamente colocado numa linha das tabelas de simulação é proporcional à frequência de casos observados nessa linha. O mesmo se verifica, independentemente, na colocação de cada caso numa coluna.

Resulta assim que se as entradas das tabelas simuladas são maiores ou menores que as entradas das tabelas de valores observados em igual proporção a hipótese nula não se pode rejeitar. Logo o programa ACTUS baseia-se na simulação e comparação de dados por forma a avaliar a probabilidade da distribuição observada se dever ao acaso e, mais ainda, permite identificar quais as células da tabela com entradas demasiadamente grandes ou pequenas para serem consistentes com a hipótese nula, identificando assim quais os casos responsáveis pela sua rejeição.

Utilizando os mesmos pressupostos do programa referido Almada e Oliveira (1997) desenvolveram um programa de simulação para o teste de máxima verosimilhança (χ^2 de aderência) (ADERSIM).

São gerados números aleatórios, com base nas frequências esperadas, assumindo uma distribuição uniforme e variando de zero a n-1 (n= soma dos valores observados). De cada vez que um número aleatório cai dentro dos limites de cada classe de valores esperados esta é incrementada de uma unidade.

Simula-se uma amostra de valores aleatórios com probabilidades proporcionais a cada classe de valores esperados, repetindo-se o procedimento até que n casos tenham sido atribuídos às classes respectivas. Para cada simulação é calculado um χ^2 de aderência entre valores simulados e esperados e para cada teste repetem-se 1.000 simulações.

O número de vezes que o χ^2 simulado é igual ou maior que o calculado para os valores observados vs. esperados é utilizado para avaliar a significância do teste.

Para cada classe a significância dos desvios entre os valores observados e esperados é avaliada pelo número de vezes em 1.000 que o valor simulado, para essa classe, não excedeu ou excedeu o valor observado para valores significativamente elevados ou baixos respectivamente.

b) Distribuição espacial dos parâmetros físicos - no intuito de detectar eventuais diferenças significativas na distribuição espacial destes parâmetros, resultantes da distância à linha de água na baixa-mar, foram utilizadas as médias dos quatro valores de cada um dos parâmetros recolhidos em cada uma das fases da Lua. Foi utilizada análise de variância ANOVA complementada por testes *a posteriori*, Tuckey H.S.D., na averiguação da origem dessas diferenças ao longo dos transeptos.

c) Correlações entre a distribuição espacial dos indivíduos e parâmetros físicos - as possíveis correlações entre estas distribuições foram investigadas por estatística não paramétrica através do coeficiente de correlação de Spearman.

O mesmo coeficiente foi ainda utilizado na tentativa de identificar correlações entre a distribuição de alguns parâmetros físicos com alguns comportamentos.

2 - Distribuição temporal dos comportamentos (ciclos tidal e lunar) - na análise desta distribuição, pelas três fases da maré e quatro fases da Lua, foram utilizados todos os dados recolhidos (número de observações por sexo e comportamento) ao longo dos 12 dias de registos.

Para cada comportamento, e no intuito de averiguar eventuais diferenças na sua distribuição temporal, foi utilizada análise de variância ANOVA seguida, sempre que se justificava, por discriminação da origem dessas diferenças através de testes *a posteriori* Tukey H.S.D.

Sempre que a natureza dos dados não permitiu este tipo de análise foi utilizado, com os mesmos objectivos, análise de tabelas de contingência com estatística de simulação (ACTUS) e estatística de simulação para teste de aderência (ADERSIM).

3 - Comparação intersexual dos comportamentos comuns aos dois sexos - foram utilizados a totalidade dos registos de observações dos 12 dias de amostragem para comparar as frequências das observações para os dois sexos por fases da Lua e da maré.

Esta comparação foi efectuada por análise de variância ANOVA, sendo a detecção da origem de eventuais diferenças significativas explorada por testes *a posteriori* Tukey H.S.D.

4 - Análise multivariada da organização temporal dos comportamento

a) Análise grupal ("clusters") - a averiguação de associações entre vários comportamentos incidiu sobre os comportamentos registados com maiores frequência que no caso dos machos foram nove ("acenar 1", "acenar 2", "ameaça", "deslocamento", "parado", "construção", "combate", "parado/galeria" e "alimentação) representando 98,05 % da totalidade das observações e sobre seis comportamentos das fêmeas ("parado", "parado/galeria", "construção", "combate", "deslocamento" e "alimentação") que totalizam 98,03 % do total de observações para este sexo.

Foi utilizado o método "Unweighted pair-group average" (UPGA) em que a associação entre variáveis é avaliada pelo coeficiente de associação (1-Pearson r).

b) Análise de componentes principais (de factores) - a associação entre comportamentos foi explorada por análise factorial - análise de componentes principais tendo sido aplicada à matriz de correlação a rotação “varimax normalizada”.

Resultados

1 - Totais de observações

No decorrer dos 12 dias de recolha de dados foi registado o comportamento de um total de 18.663 indivíduos, 10.663 (57%) machos e 8.107 (43%) fêmeas (fig. 3.1.A).

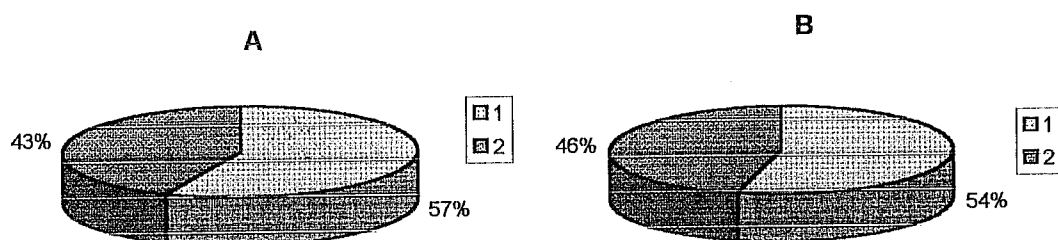


Figura 3.1 - A: Percentagem relativa de observações totais de machos e fêmeas; B: Percentagem relativa de observações da fase intermédia da maré de machos e fêmeas (série 1 machos; série 2 fêmeas).

Contabilizando apenas as observações efectuadas na fase intermédia da maré do dia central de cada fase da Lua, coincidindo assim com os quatro dias em que foi recolhido material para avaliação dos parâmetros físicos, verifica-se que a tendência para um número mais elevado de observações de machos se mantém (1.644 contra 1.140) embora seja menos acentuada (54% contra 46%) (fig. 3.1 - B).

2 - Distribuição espacial dos indivíduos

Na análise da distribuição espacial por sexo utilizou-se, como referido, a soma do número de observações por m^2 para cada sexo da fase intermédia da maré dos dias em que foi recolhido material para avaliação dos parâmetros físicos (dias 2, 5, 8 e 11 na sequência dos dias de observações que correspondem respectivamente a 16/06/96, 24/06/96, 1/07/96 e 7/07/96).

Verifica-se que o número de fêmeas por m^2 não se distribui uniformemente ao longo dos transeptos (fig.3.2.A) existindo diferenças significativas ($F(2,33)=9.7$, $p<0.001$) que permitem discriminar os quadrados A, mais chegados à linha de água na baixa-mar e mais frequentados por elas, dos quadrados B e C (fig.3.2.B) em posição intermédia e mais afastados da água respectivamente.

No caso dos machos não existem diferenças significativas na distribuição ao longo do transepto ($F(2,33)=0.05$, $p<0.9$) podendo-se assim considerar a distribuição espacial uniforme (fig. 3.3.A e B).

Utilizando a soma do número de observações por sexo, dos quatro pontos de amostragem referentes á fase intermédia da maré dos referidos dias, a distribuição espacial ao longo dos transeptos fica ordenada da seguinte forma:

- As fêmeas estão presentes em número superior ao esperado nos quadrados (A) junto à linha de água, ou seja na zona inferior da plataforma vasosa, em todas as fases da Lua e no total das observações (fig. 3.4).

Encontram-se em números inferiores ao esperado nos quadrados intermédios, também em todas as fases da Lua e considerando o total das quatro fases (fig. 3.4).

Nos quadrados mais afastados da linha de água apenas se encontram em valores inferiores ao esperado no Quarto Crescente e no total das fases da Lua (fig. 3.4).

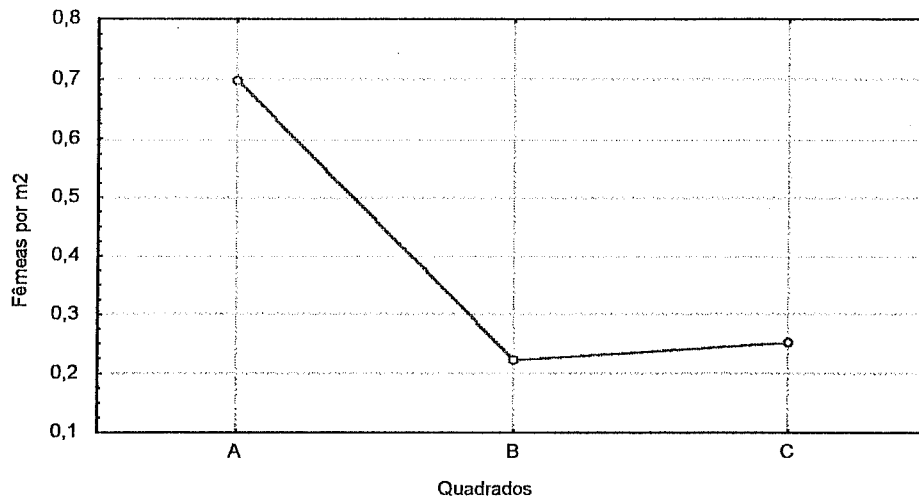


Figura 3.2.A - Distribuição espacial das observações de fêmeas por m² ao longo dos transeptos. As observações referem-se a fase intermédia da maré dos quatro dias coincidentes com as fases da Lua.

Quadrados	A	B	C
A		0.001*	0.002*
B	0.001*		0.969
C	0.002*	0.969	
Fêmeas/m ²	0.699	0.223	0.252

Figura 3.2.B - Testes *a posteriori* Tukey HSD.

* - Valores significativos.

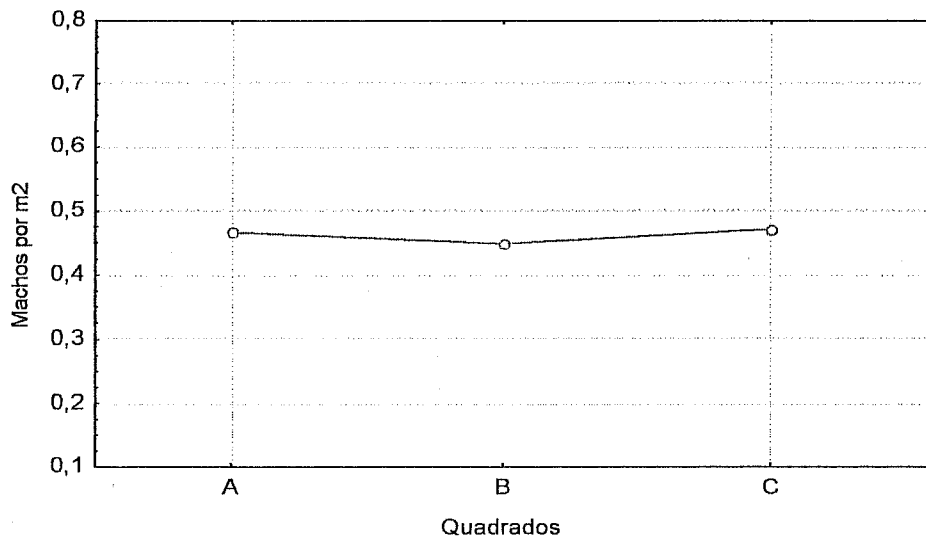


Figura 3.3.A - Distribuição espacial das observações de machos por m² ao longo dos transeptos. As observações referem-se a fase intermédia da maré dos quatro dias coincidentes com as fases da Lua.

Quadrados	A	B	C
A		0.968	0.998
B	0.968		0.949
C	0.998	0.949	
Machos/m ²	0.467	0.448	0.472

Figura 3.3.B - Testes *a posteriori* Tukey HSD.

* - Valores significativos.

- Os machos, pelo contrário, encontram-se em valores inferiores ao esperado junto à linha de água (quadrados A), na zona inferior da plataforma vasosa, em todas as fases da Lua e no total das observações (fig. 3.4).

No que respeita à zona intermédia dos transeptos (quadrados B) encontram-se em valores significativamente altos em todas as fases da Lua excepto na Lua Nova e no conjunto das quatro fases (fig. 3.4).

Na zona superior da plataforma (quadrados C) apenas se encontram em valores significativamente altos no Quarto Crescente e no total das observações (fig. 3.4).

Lua Nova			Quarto Crescente		
Quadrados	Fêmeas	Machos	Quadrados	Fêmeas	Machos
A	109***	100**	A	362***	239***
B	74*	152	B	51***	163***
C	81	155	C	31***	177***

$\chi^2_2 = 20,989 \quad p < 0.001$ $\chi^2_2 = 171,441 \quad p < 0.001$

Lua Cheia			Quarto Minguante		
Quadrados	Fêmeas	Machos	Quadrados	Fêmeas	Machos
A	255**	122***	A	113***	99**
B	104**	118**	B	38**	105*
C	116	103	C	74	131

$\chi^2_2 = 28,003 \quad p < 0.001$ $\chi^2_2 = 27,624 \quad p < 0.001$

Total		
Quadrados	Fêmeas	Machos
A	839***	560***
B	267***	538***
C	302***	566***

$\chi^2_2 = 207,273 \quad p < 0.001$

Figura 3.4 - Utilizando a soma das observações dos indivíduos dos dois sexos, referentes aos quatro pontos de amostragem da fase intermédia da maré, analisou-se a distribuição espacial ao longo dos transeptos (i.e. pelos três tipos de quadrados), nas diferentes fases da Lua e no total de observações.

Foram utilizados os programas Actus e Adersim.

Sombreado escuro e claro - valores significativamente altos e baixos respectivamente.

Significância do teste: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ e *** $p < 0.001$.

Utilizando os mesmos dados mas analisando separadamente os dois sexos podemos verificar que:

a) Fêmeas - no total das quatro fases da Lua encontram-se diferenças significativas do número de observações com a distância à linha de água com valores significativamente altos junto a ela (quadrados A) e significativamente baixos nas zonas intermédia e mais afastada (quadrados B e C respectivamente) (fig. 3.5.A).

Analisando separadamente cada fase da Lua verificam-se ainda valores significativamente diferentes na distribuição espacial em todas elas, sendo estes valores superiores aos esperados junto à água (quadrados A), em todas as fases, e inferiores ao esperado na zona intermédia dos transeptos (quadrados B), também em todas as fases da Lua, e na zona superior da plataforma de vasa (quadrados C) mas apenas no Quarto Crescente e Lua Cheia (fig.3.5.A).

b) Machos - no caso dos machos não se verificam, no total das observações das quatro fases da Lua, diferenças significativas na distribuição espacial ao longo dos transeptos ou seja entre os três tipos de quadrados (fig. 3.5.B).

No entanto a análise de cada fase da Lua separadamente permite extrair valores significativamente diferentes dos esperados para a Lua Nova, sendo esses valores elevados para os quadrados mais afastados da linha de água (quadrados B e C) e baixos para os mais próximos dessa linha (quadrados A) (fig. 3.5.B).

No Quarto Crescente a situação é análoga verificando-se assim diferenças significativas no número de observações, ainda com um valor mais elevado que o esperado junto à linha de água (quadrados A) e um valor que se reduz com a distância à água (quadrados B e C) (fig. 3.5.B).

No que respeita à Lua Cheia e Quarto Minguante a distribuição dos indivíduos pode considerar-se uniforme ao longo dos transeptos embora existam valores elevados para os quadrados C, mais distantes da linha de água, no Quarto Minguante (fig. 3.5.B).

A					
Quadrado	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante	Total
A	109**	362***	255***	113***	839***
B	74*	51***	104***	38***	267***
C	81	31***	116***	74	302***
χ^2_2	7,795	465,5	89,046	37,52	438,142
p	<0.05	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

B					
Quadrado	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante	Total
A	100***	239***	122	99	560
B	152	163**	118	105	538
C	155*	177	103	131*	566
χ^2_2	14,044	16,953	1,777	5,159	0.786
p	<0.01	<0.001	<0.429	<0.071	<0.655

Figura 3.5.A e B - Utilizou-se a soma das observações de fêmeas (A) e machos (B) dos quatro pontos de amostragem da fase intermédia da maré em cada uma das fases da Lua e no total para analisar (Actus e Adersim) a distribuição espacial ao longo dos transeptos (i.e. por tipo de quadrados).

Sombreado escuro e claro - valores significativamente altos e baixos respectivamente.

Significância do teste: * p<0.05; ** p<0.01 e *** p<0.001.

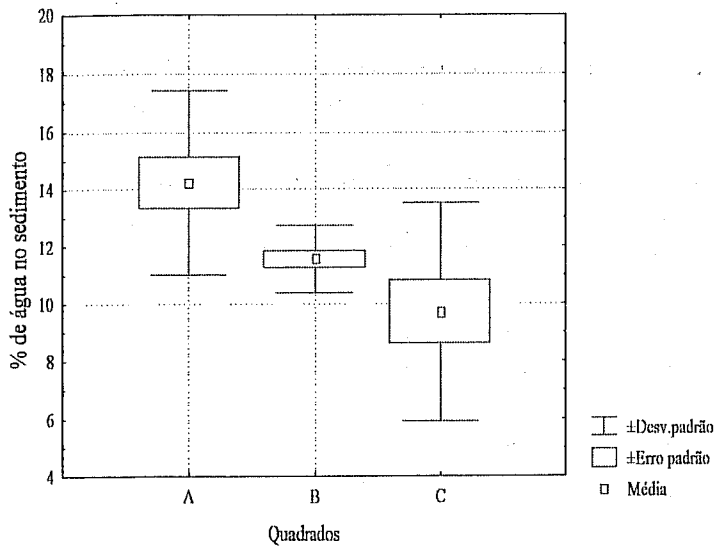
Assim, comparando a distribuição espacial dos dois sexos, conclui-se que as fêmeas se encontram em maior número junto à linha de água apresentando uma distribuição espacial desigual ao longo dos transeptos amostrados enquanto os machos se distribuem uniformemente ao longo destes.

3 - Distribuição espacial dos parâmetros físicos

Da análise da distribuição espacial destes parâmetros verifica-se existir, em todos os casos, um gradiente de valores que acompanha a linha dos transeptos com uma redução progressiva da zona inferior da plataforma vasosa, junto à linha de água, para a zona superior (fig.s 3.6 a 3.12).

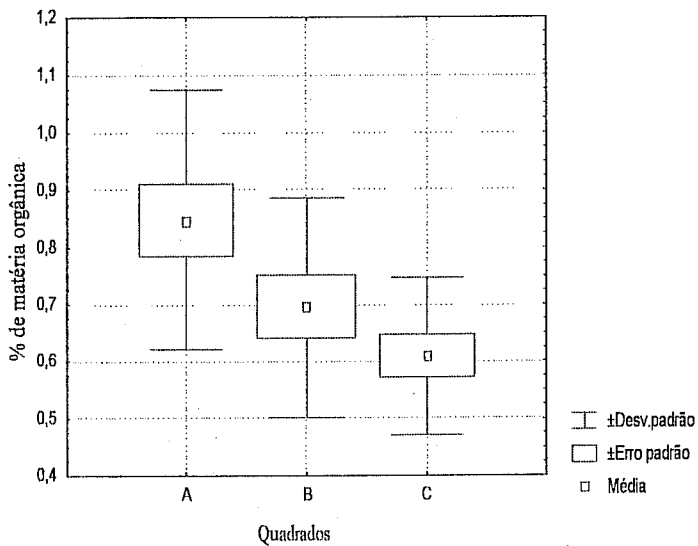
Apesar desta tendência geral podem dividir-se os seis parâmetros avaliados em três grupos distintos:

- No primeiro grupo, que inclui a percentagem de água e matéria orgânica no sedimento, a queda de valores é progressiva de tal forma que se detectam diferenças significativas entre as zonas inferior e superior da plataforma vasosa mas não entre qualquer destas zonas e a intermédia (fig.3.6 e 3.7).



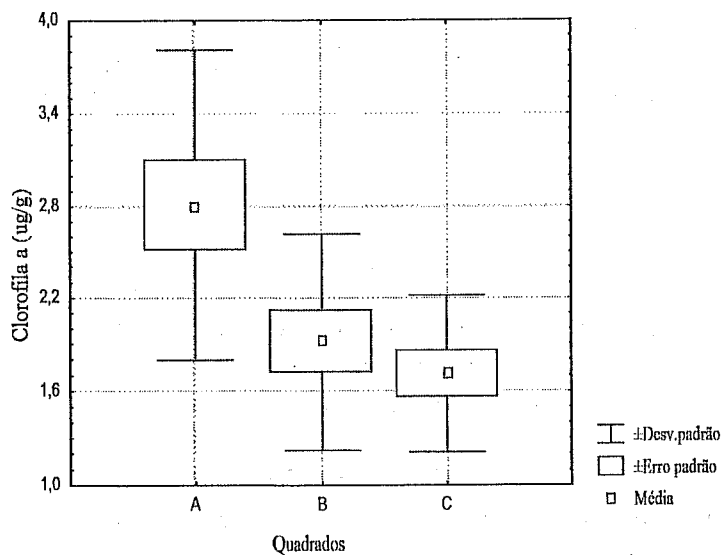
Quadrados	A	B	C
A		0.082	0.002*
B	0.082		0.292
C	0.002*	0.292	
% Água	14.230	11.554	9.717

Figura 3.6 - Distribuição espacial da percentagem de água no sedimento ao longo da plataforma vasosa e testes *a posteriori* Tuckey H.S.D..



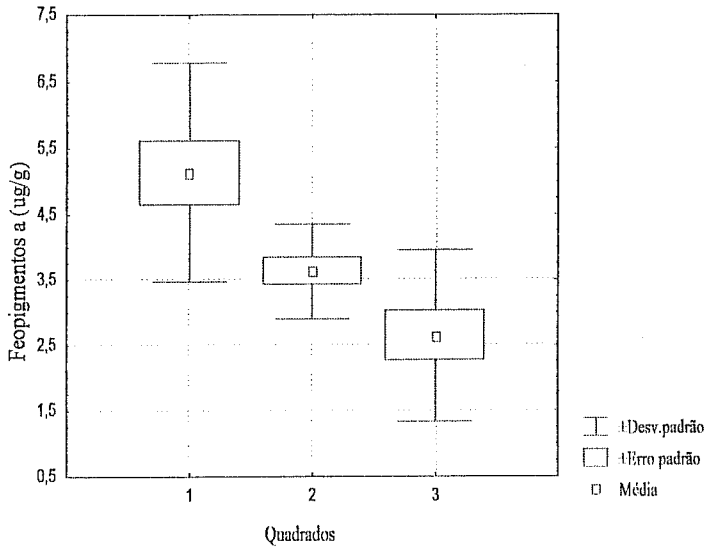
Quadrados	A	B	C
A		0.134	0.011*
B	0.134		0.513
C	0.011*	0.513	
% M.orgânica	0.847	0.695	0.609

Figura 3.7 - Distribuição espacial da percentagem de matéria orgânica no sedimento ao longo da plataforma vasosa e testes *a posteriori* Tuckey H.S.D..



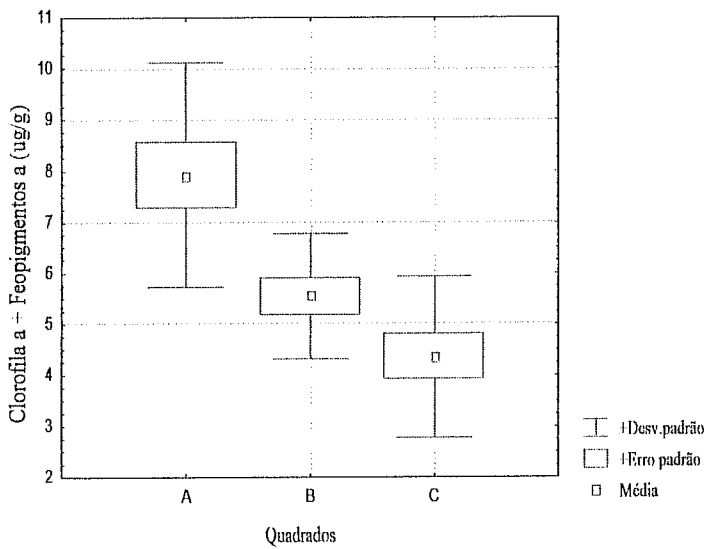
Quadrados	A	B	C
A		0.021*	0.004*
B	0.021*		0.785
C	0.004*	0.785	
Clortofila a	2.804	1.920	1.713

Figura 3.8 - Distribuição espacial de clorofila a ao longo da plataforma vasosa e testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



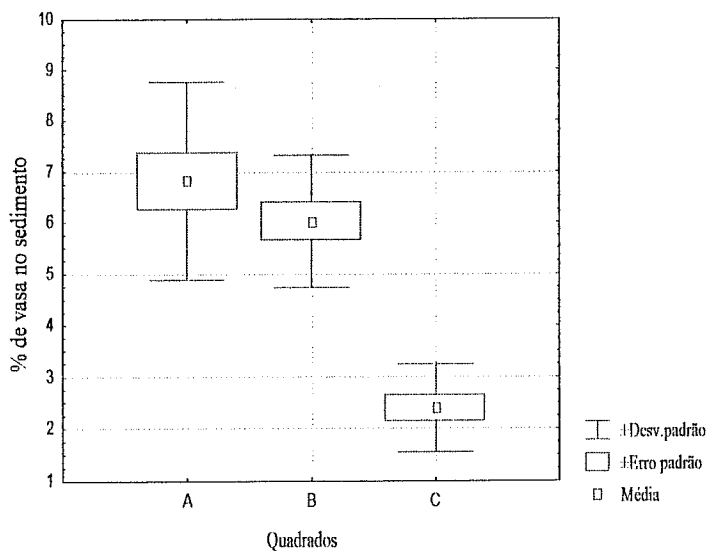
Quadrados	A	B	C
A		0.020*	0.000*
B	0.020*		0.166
C	0.000*	0.166	
Feopig. A	5.126	3.624	2.624

Figura 3.9 - Distribuição espacial de feopigmentos a ao longo da plataforma vasosa e testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



Quadrados	A	B	C
A		0.005*	0.000*
B	0.005*		0.222
C	0.000*	0.222	
Clor. a + Feop. a	7.930	5.544	4.324

Figura 3.10 - Distribuição espacial de clorofila a + feopigmentos a ao longo da plataforma vasosa e testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



Quadrados	A	B	C
A		0.368	0.000*
B	0.368		0.000*
C	0.000*	0.000*	
% vasa	6.826	6.024	2.324

Figura 3.11 - Distribuição espacial da percentagem de vasa no sedimento ao longo da plataforma vasosa e testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.

- No segundo grupo, que engloba a clorofila a, feopigmentos a e clorofila a + feopigmentos a, constata-se uma queda brusca dos valores da zona inferior para a intermédia, de que resultam diferenças significativas, e uma certa continuidade de valores desta para a zona superior (fig. 3.8, 3.9 e 3.10).
- No terceiro grupo, constituído apenas pela percentagem de vasa no sedimento, os valores entre as zonas inferior e intermédia não apresentam diferenças significativas reduzindo-se significativamente para a zona superior (fig. 3.11).

Parâmetros físicos	F(2,33)	p	Tuckey H.S.D. Quadrados		
			A	B	C
% água no sedimento	7.11	0.003	a	ab	b
% matéria orgânica	4.89	0.014	a	ab	b
Clorofila <u>a</u>	6.90	0.004	a	b	b
Feopigmentos <u>a</u>	11.27	0.001	a	b	b
Clorofila <u>a</u> + Feopigmentos <u>a</u>	13.50	0.001	a	b	b
% vasa no sedimento	32.51	0.001	a	a	b

Figura 3.12 - Análise multivariada (Anova) e testes *a posteriori* (Tuckey H.S.D.) dos diversos parâmetros físicos permitindo comparar os valores obtidos nas zonas inferior, intermédia e superior (quadrados A, B e C respectivamente) da plataforma vasosa.
a e b - grupos homogêneos

4 - Correlações entre a distribuição espacial dos indivíduos e dos parâmetros físicos

A distribuição desigual, ao longo de um gradiente que segue a linha dos transeptos e que é mais nítido entre a zona inferior da plataforma de vasa e as restantes, tanto no caso dos valores dos parâmetros físicos como no número de fêmeas observadas por tipo de quadrados sugere uma possível correlação entre estas distribuições espaciais.

Assim verifica-se não existir qualquer correlação entre a distribuição espacial dos machos e de qualquer dos parâmetros físicos (fig. 3.13) enquanto existe uma forte correlação entre a distribuição das fêmeas e as de percentagem de água no sedimento, feopigmentos a e soma dos valores de clorofila a com feopigmentos a (fig. 3.13) existindo ainda correlações significativas, embora mais fracas, com a percentagem de matéria orgânica no solo e clorofila a (fig. 3.13).

Sexo	Clorofila <u>a</u>	Feopigmentos <u>a</u>	Clorofila <u>a</u> + Feop. <u>a</u>	% Matéria orgânica	% de Água	% de Vasa	Granulometria
Fêmeas	*	***	***	**	***	**	*
	0.385	0.734	0.712	0.427	0.785	0.467	0.406
Machos	-0.279	-0.012	-0.147	-0.067	0.168	0.007	0.002

Figura 3.13 - Correlações (teste de Spearman) entre a distribuição espacial, ao longo dos transeptos, de fêmeas e machos por m² e a mesma distribuição de diversos parâmetros físicos.

Para todos os casos N=36. Significância do teste: * - p<0.05; ** - p<0.01 e *** - p<0.001.

Não se encontrou qualquer correlação entre a temperatura do ar ou da água com comportamentos nomeadamente com "acessar" de alta e baixa intensidade (respectivamente Rs=0.80, p=0.20; Rs=0.20, p=0.80 e Rs=-0.40; Rs=0.40, p=0.60 em ambos os casos).

5 - Variação temporal dos comportamentos (ciclos tidal e Lunar)

Número de indivíduos por m²

Considerando o número de indivíduos por m², na totalidade das observações dos 12 dias de recolha de dados, verifica-se existirem diferenças significativas em função da fase da maré ($F(2,2260)=72.6$, $p<0.001$) sendo possível discriminar as três fases entre si (Tukey H.S.D., $p<0.001$ em todos os casos) e ainda em relação às fases da Lua ($F(3,2260)=29.8$, $p<0.001$) em que apenas não é possível discriminar entre Lua Nova e Lua Cheia (Tukey H.S.D. Fases da maré: 1-2, 1-4, 2-3, 2-4 e 3-4, $p<0.001$, 1-4, $p=0.061$). As fases da maré 1, 2, 3 e 4 correspondem respectivamente a Lua Nova, Quarto Crescente, Lua Cheia e Quarto Minguante) (fig. 3.14).

Quando analisada a distribuição do número de indivíduos por sexo, verifica-se existirem diferenças significativas ($F(1,2260)=35.0$, $p<0.001$) tanto na distribuição temporal pelas diversas fases da Lua, em que os machos estão presentes em maior número em todas as fases excepto na Lua Cheia ($F(3,2260)=6.53$, $p<0.001$) como pelas várias fases da maré em que mais uma vez os machos se encontram em números superiores ($F(2,2260)=7.47$, $p<0.001$).

Utilizando o mesmo tipo de análise separadamente para cada um dos sexos verificamos que:

- Nos machos o número de indivíduos por m² varia com a fase da maré ($F(2,2260)=30.5$, $p<0.001$) (fig. 3.15), tendendo a ser mais elevado na fase inicial, sendo discriminadas entre si as três fases (fig. 3.16).

O mesmo se verifica para as quatro fases da Lua ($F(3,1106)=39.9$, $p<0.001$) discriminando-se entre si todas as fases excepto a Lua Nova da Lua Cheia (fig. 3.16).

- Nas fêmeas o número de indivíduos por m² não apresenta também uma distribuição temporal uniforme variando significativamente tanto com a fase da maré ($F(2,1106)=50.0$, $p<0.001$), em que manifesta um tendência gradual para uma diminuição ao longo da maré, como com a fase da Lua ($F(3,1106)=11.1$, $p<0.001$) (fig. 3.15).

As três fases da maré apresentam diferenças significativas entre si (fig. 3.16.) enquanto que a Lua Nova e Quarto Minguante bem como a Lua Cheia e Quarto Crescente possuem padrões e valores muito semelhantes ao longo da maré e não são discriminados entre si (fig. 3.16).

Número de observações por comportamento

Ao longo dos 12 dias de amostragem foram registados 18.770 observações distribuindo-se 10.663 por machos e 8.107 por fêmeas (fig. 3.1).

As frequências das quinze categorias comportamentais registadas apresentam grande variação de um máximo de 0.5558 (alimentação de fêmeas) a um mínimo de 0.0006 (tampa em fêmeas).

No quadro da figura 3.17 encontra-se sumariada a informação referente a todos os comportamentos registados segundo uma ordem decrescente dos valores de ocorrência e por sexo.

Não é difícil verificar que a ocorrência dos comportamentos apresenta valores muito diversos e que nas fêmeas apenas 5 (alimentação, deslocamento, parado, construção e parado/galeria) das 12 categorias comportamentais são responsáveis por 98,03% (7.947 em 8.107) da totalidade das observações registadas para este sexo. Em machos para obter uma percentagem semelhante (98,05%, 10.455 observações) é necessário contabilizar 9 categorias comportamentais (alimentação, "acenar 1", deslocamento, parado/galeria, construção, combate, parado, "acenar 2" e ameaça) das 16 registadas.

Ao comparar estas duas "listas" verifica-se que todos os comportamentos efectuados pelas fêmeas com maior frequência também o são pelos machos residindo a diferença em comportamentos relacionados com a reprodução ("acenar" 1 e 2) e comportamentos agonísticos (ameaça e combate) possivelmente relacionados com a defesa e aquisição de território (galerias).

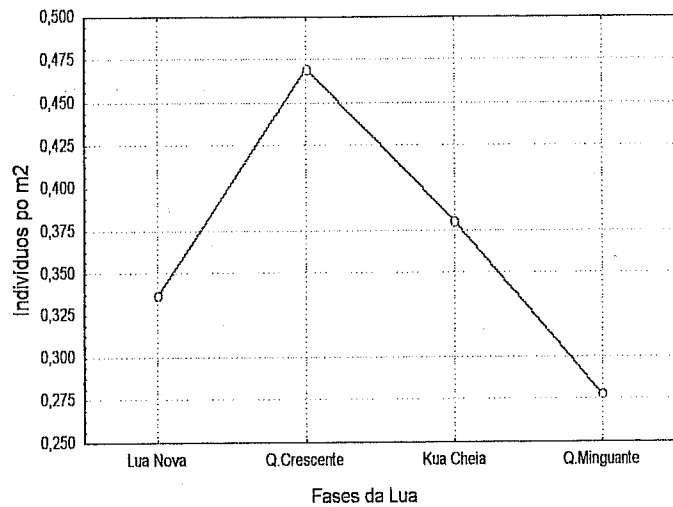
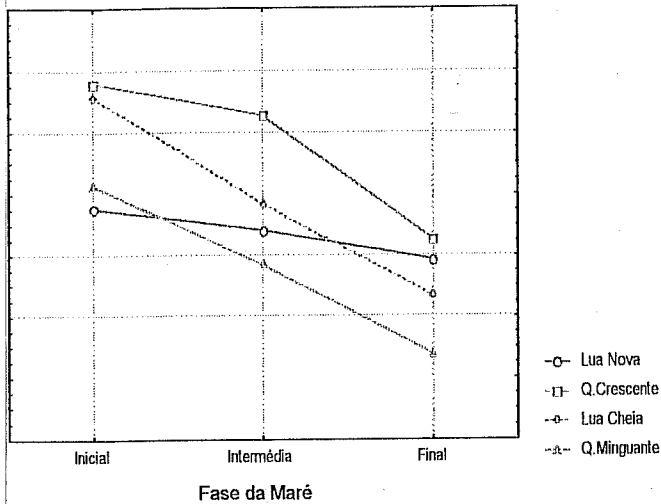


Figura 3.14 - Total de observações de indivíduos, de ambos os sexos, por m² por fases da Lua e da maré.

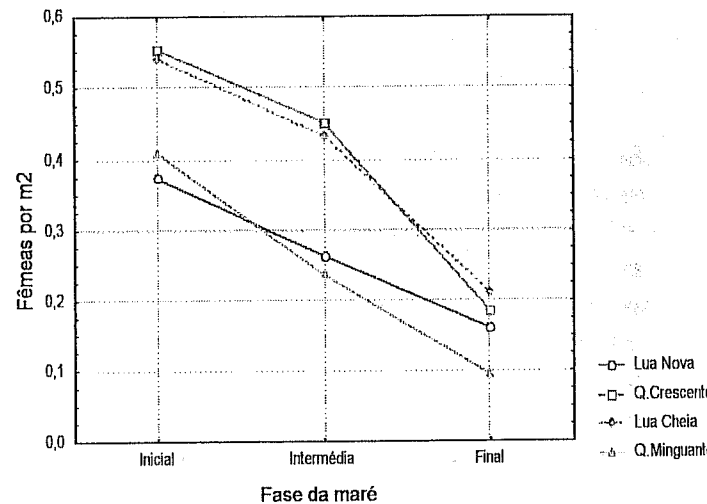
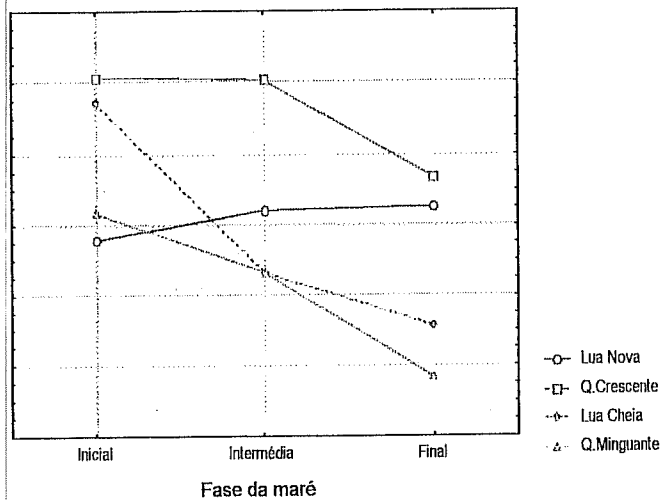


Figura 3.15 - Total de observações de machos e fêmeas por m² por fases da Lua e da maré.

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.000*	0.823	0.000*
Q.Crescente	0.000*		0.000*	0.000*
Lua Cheia	0.823	0.000*		0.004*
Q. Ming.	0.000*	0.000*	0.004*	
Machos/m ²	0.408	0.561	0.387	0.310

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.001*	0.001*	0.929
Q.Crescente	0.001*		0.999	0.000*
Lua Cheia	0.001*	0.999		0.000*
Q. Ming.	0.929	0.000*	0.000*	
Fêmeas/m ²	0.266	0.400	0.395	0.245

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.001*	0.000*
Intermédia	0.001*		0.000*
Final	0.000*	0.000*	
Machos/m ²	0.495	0.422	0.332

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.000*	0.000*
Intermédia	0.000*		0.000*
Final	0.000*	0.000*	
Fêmeas/m ²	0.471	0.346	0.162

Figura 3.16 - Testes *a posteriori* (Tuckey H.S.D.) referentes ao número de machos e fêmeas por m² nas diferentes fases da Lua e da maré.

COMPORTAMENTOS	MACHOS		
	n	%	% Acumul
Alimentação	2812	26.42	26.42
Acenar 1	1790	16.82	43.24
Deslocamento	1709	16.06	59.30
Parada/Galeria	1069	10.04	69.34
Construção	1002	9.39	78.73
Combate	829	7.79	86.52
Parado	468	4.40	90.92
Acenar 2	388	3.65	94.57
Ameaça	369	3.47	98.04
Calcar	86	0.81	98.85
Outros	46	0.43	99.28
Limpeza	27	0.25	99.53
Tamborilar	22	0.21	99.74
Cópula à superfície	15	0.14	99.88
Tampa	11	0.10	99.98
Agachar	2	0.02	100.00
TOTAL	10645	100.00	100.00

COMPORTAMENTOS	FÊMEAS		
	n	%	% Acumul.
Alimentação	4506	55.58	55.58
Deslocamento	1893	23.35	78.92
Parado	743	9.17	88.10
Construção	517	6.38	94.48
Parado/Galeria	289	3.56	98.04
Combate	48	0.59	98.63
Calcar	25	0.31	98.94
Outros	24	0.30	99.24
Limpeza	22	0.27	99.51
Agachar	21	0.26	99.77
Cópula à superfície	14	0.17	99.94
Tampa	5	0.06	100.00
TOTAL	8107	100.00	100.00

Figura 3.17 - Número de observações e percentagem em relação ao total de observações por comportamento em ambos os sexos.

Análise dos comportamentos

A - Machos

1 - Comportamentos reprodutores

Acenar 1 - em todas as fases da Lua o início da maré apresenta frequências muito baixas que sobem gradualmente até atingir um máximo no final da maré (fig. 3.18).

Assim verificam-se diferenças significativas nas médias das frequências das três fases da maré ($F(2,1056)=273.28$, $p<0.001$) que se discriminam entre si (Tukey H.S.D., $p<0.001$ para todos os casos) bem como para as fases da Lua ($F(3,1056)=52.14$, $p<0.001$) em que apenas não são discriminadas a Lua Nova do Quarto Minguante (fig. 3.19).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Crescente	Lua Cheia	Quarto Minguante
Lua Nova		0.000*	0.000*	0.998
Q. Crescente	0.000*		0.000*	0.000*
Lua Cheia	0.000*	0.000*		0.000*
Q. Ming.	0.998	0.000*	0.000*	
Frequência	0.170	0.254	0.074	0.172

Figura 3.19 - Comparação entre as frequências de observações de "acenar 1" nas diferentes fases da Lua (Teste *a posteriori* Tukey H.S.D.).

Acenar 2 - Na fase inicial da maré apresenta valores de frequência muito próximos de zero que vão aumentando gradualmente ao longo da maré em todas as fases da Lua excepto na Lua Nova em que se verifica um aumento pronunciado da fase intermédia para a final (fig. 3.20).

As diferenças nas médias do comportamento são assim significativas entre as três fases da maré ($F(2,1056)= 73.8$, $p<0.001$) que são discriminadas entre si (Tukey H.S.D., $p<0.001$ em todos os casos).

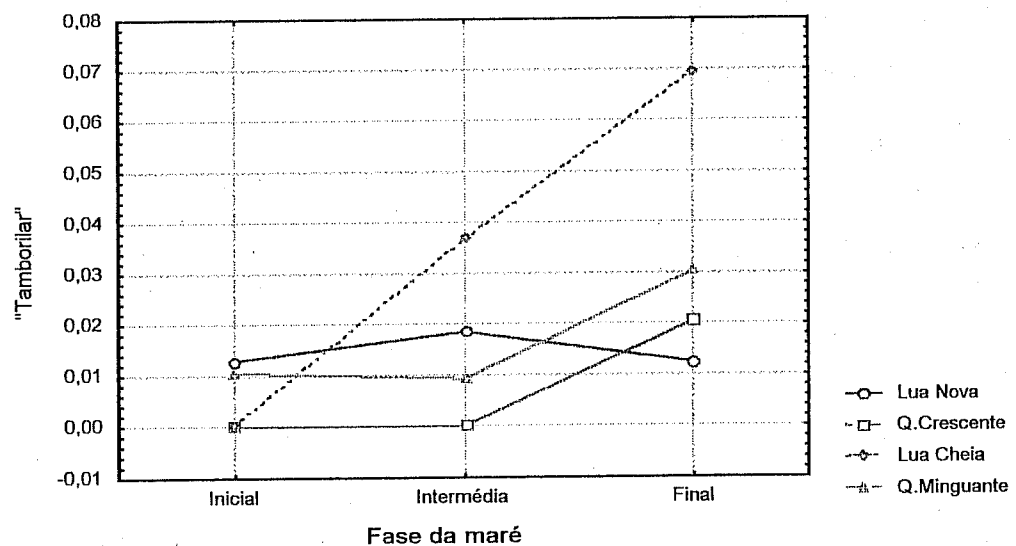
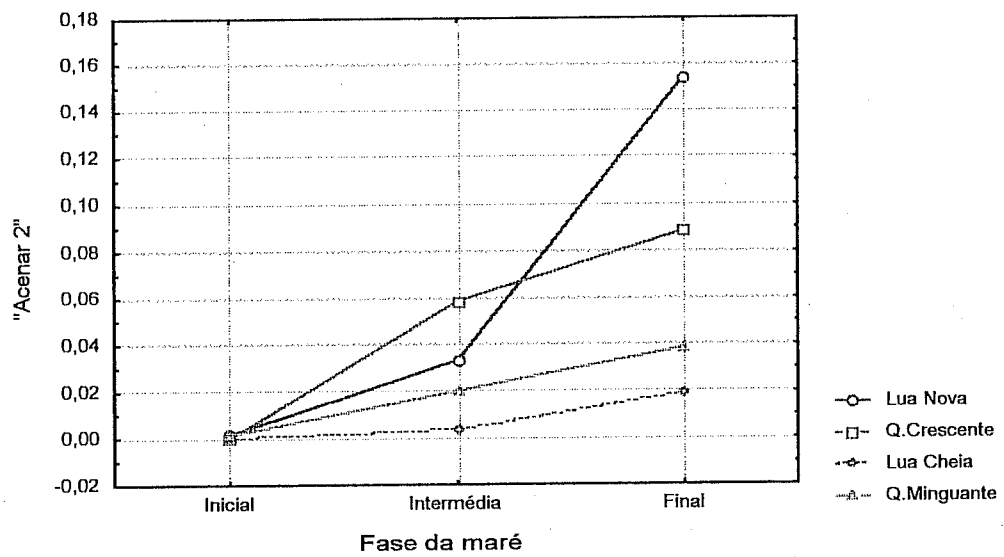
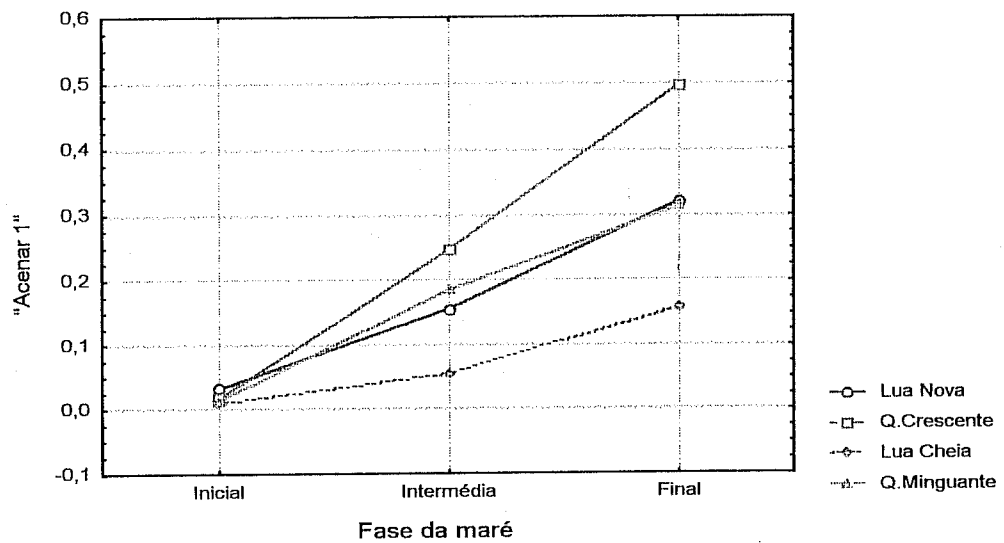


Figura 3.18, 3.20 e 3.22 - Variação das frequências observadas de "acenar 1", "acenar 2" e "tamborilar" respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

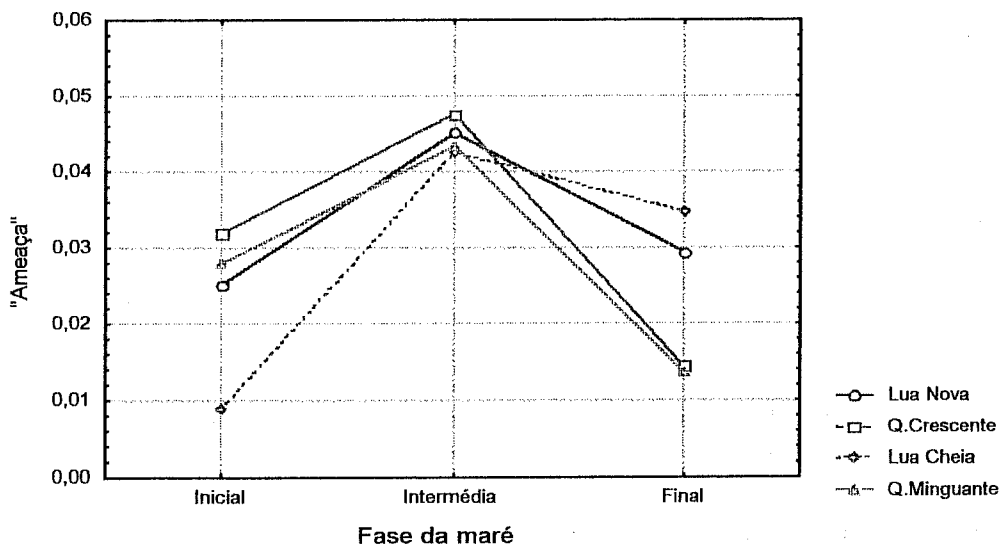
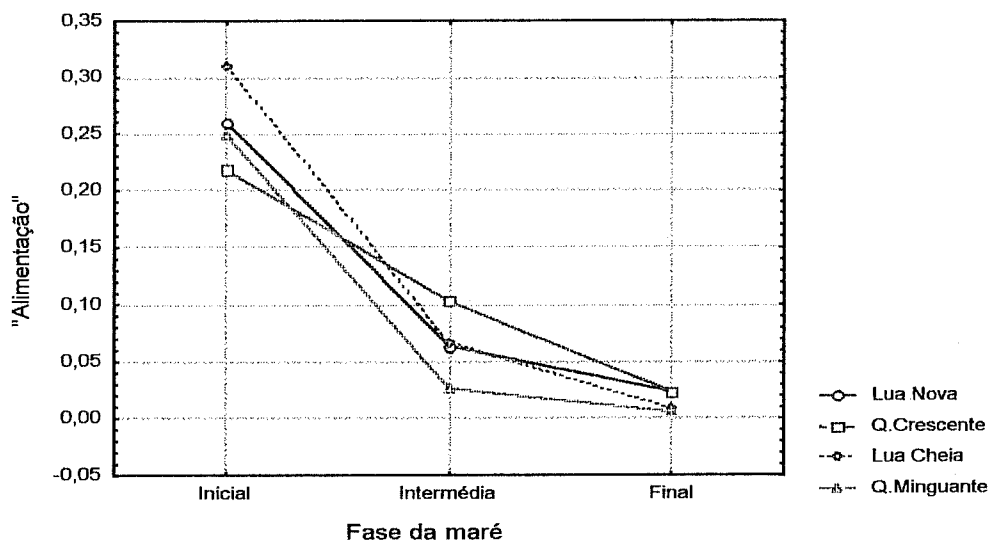
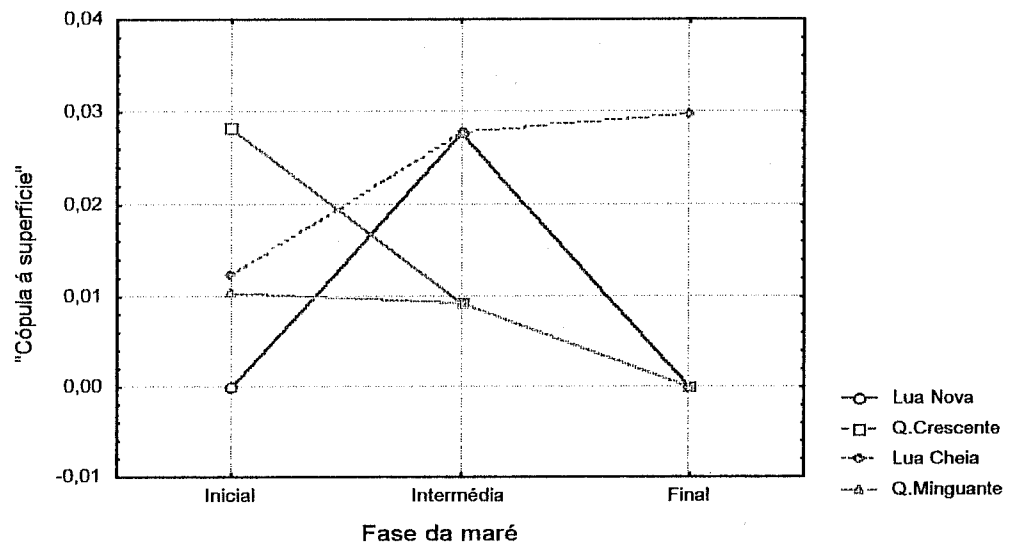


Figura 3.24, 3.26 e 3.28 - Variação das frequências observadas de “cópula à superfície”, “alimentação” e “ameaça” respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

As quatro fases da Lua quando analisadas globalmente apresentam também diferenças significativas nas médias de frequências de “acenar 2” ($F(3,1056)=28.5$, $p<0.001$) que se devem a diferenças entre todas as fases excepto entre a Lua Nova e o Quarto Crescente e a Lua Cheia e o Quarto Minguante (fig. 3.21).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Crescente	Lua Cheia	Quarto Minguante
Lua Nova		0.280	0.000*	0.000*
Q. Crescente	0.280		0.000*	0.000*
Lua Cheia	0.000*	0.000*		0.190
Q. Ming.	0.000*	0.000*	0.190	
Frequência	0.062	0.050	0.007	0.020

Figura 3.21 - Comparação entre as frequências de observações de “acenar 2” nas diferentes fases da Lua (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Tamborilar - comportamento para o qual apenas foram registadas 23 observações (fig. 3.22).

Embora pareça existir uma tendência para um aumento de valores ao longo da maré esta não é muito consistente nas quatro fases da Lua (fig. 3.23).

Analisando conjuntamente fase da maré e fase da Lua não existem diferenças significativas no número de observações (Actus. $\chi^2_6=5.91$, $p=0.36$).

Analisando separadamente as fases da Lua e maré detectam-se em ambos os casos diferenças significativas no número de indivíduos (Adersim. $\chi^2_6=9.87$, $p=0.032$ e $\chi^2_6=9.44$, $p=0.011$ respectivamente) que se devem a valores significativamente baixos no Quarto Crescente (Adersim. $p=0.035$) e fase inicial da Maré (Adersim. $p=0.006$) bem como a valores significativamente altos na Lua Cheia (Adersim. $p=0.01$) e fase final da maré (Adersim. $p=0.002$).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	1	0	0	1
Intermédia	2	0	4	1
Final	1	2	8	3

Figura 3.23 - Número de machos em “tamborilar” por fase da Lua e maré.

Cópula à superfície - registaram-se um pequeno número de observações (15) (fig. 3.25) não se verificando diferenças significativas na distribuição temporal quando analisadas fases da maré e Lua conjuntamente (Actus. $\chi^2_6=8.43$, $p=0.185$) ou separadamente (Adersim: Fase da Lua. $\chi^2_6=3.93$, $p=0.346$; Fase da maré. $\chi^2_6=2.80$, $p=0.349$) (fig. 3.24).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0	2	1	1
Intermédia	3	1	3	1
Final	0	0	3	0

Figura 3.25 - Número de machos em “cópula à superfície” por fase da Lua e maré.

2 - Alimentação - apresenta um padrão muito semelhante em todas as fases da Lua. Os valores elevados das médias das frequências de machos em alimentação na fase inicial da maré descem de forma abrupta para a fase intermédia e terminam perto de zero na fase final (fig. 3.26).

Existem assim diferenças significativas no número de machos em alimentação nas diversas fases da maré ($F(2,1253)=339.12$, $p<0.001$) sendo discriminadas entre si todas as três fases (Tukey H.S.D., $p<0.001$ em todos os casos).

Embora na globalidade existam também diferenças entre as fases da Lua ($F(3,1253)=3.22$, $p=0.022$), no que concerne às médias das frequências observadas para este comportamento, elas devem-se apenas a diferenças entre a Lua Cheia e o Quarto Minguante (fig. 3.27).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Crescente	Lua Cheia	Quarto Minguante
Lua Nova		0.992	0.811	0.147
Q. Crescente	0.992		0.643	0.251
Lua Cheia	0.811	0.643		0.013*
Q. Ming.	0.147	0.251	0.013*	
Frequência	0.118	0.115	0.128	0.094

Figura 3.27 - Comparação entre as frequências de observações de “alimentação” nas diferentes fases da Lua (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

3 - Comportamentos agonísticos

Ameaça - apresenta um pico no valor das médias das frequências de observação a meio da maré (fig. 3.28) e como consequência existem diferenças significativas entre as suas várias fases ($F(2,1056)=14.45$, $p<0.001$) que se devem a diferenças entre a fase intermédia e as fases inicial e final (fig. 3.29).

No que respeita às quatro fases da Lua do padrão comum resulta a inexistência de diferenças significativas entre elas ($F(3,1056)=0.429$, $p=0.732$).

Fases da maré	Inicial	Intermédia	Final
Inicial		0.000*	0.990
Intermédia	0.000*		0.000*
Final	0.990	0.000*	
Frequência	0.023	0.045	0.023

Figura 3.29 - Comparação entre as frequências de observações de “ameaça” nas diferentes fases da maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Combate - apresenta um padrão de distribuição temporal ao longo da maré das médias das frequências de observações semelhante a “ameaça” (fig. 3.30) excepto no Quarto Minguante em que esse valor na fase inicial é já elevado. Mais uma vez resultam diferenças significativas entre as fases da maré ($F(2,1253)=43.58$, $p<0.001$) que se devem exclusivamente a diferenças entre a fase intermédia e ambas as outras (fig. 3.31).

Existem ainda diferenças significativas entre as diversas fases da Lua ($F(3,1253)=2.9$, $p=0.034$) que se devem apenas a diferenças entre a Lua Cheia e Quarto Minguante (fig. 3.31).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.617	0.180	0.914
Q. Crescente	0.617		0.850	0.237
Lua Cheia	0.180	0.850		0.036*
Q. Ming.	0.914	0.237	0.036*	
Frequência	0.031	0.026	0.023	0.033

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.000*	0.299
Intermédia	0.000*		0.000*
Final	0.299	0.000*	
Frequência	0.021	0.046	0.016

Figura 3.31 - Comparação entre as frequências de observações de “combate” nas diferentes fases da Lua e maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

4 - Locomoção e comportamentos associados

Deslocamento - a tendência para um pico nas médias de frequências de observação na fase intermédia da maré (fig. 3.32) não será talvez tão acentuada como noutros comportamentos mas é nítida, exceptuando o valor inicial elevado no Quarto Minguante. Existem pois diferenças

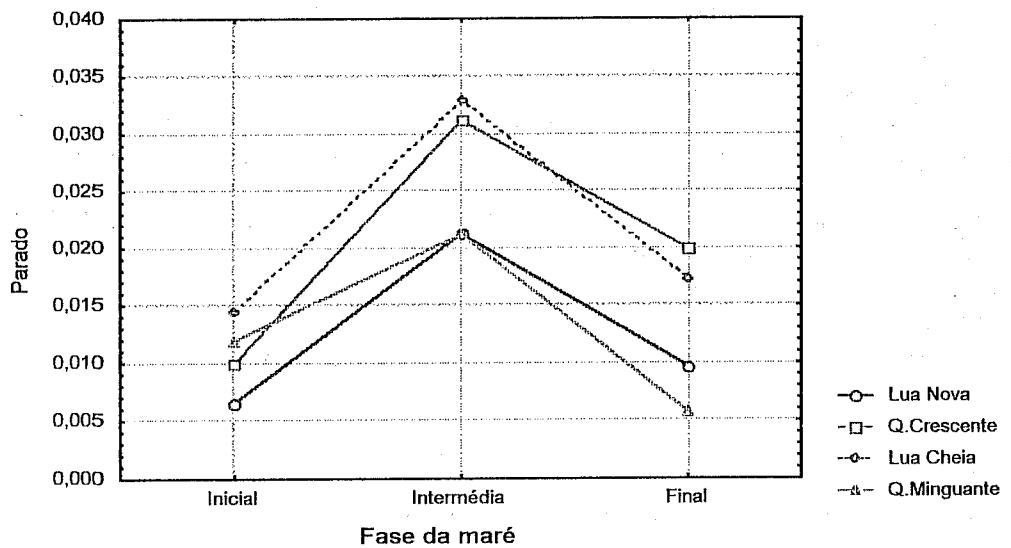
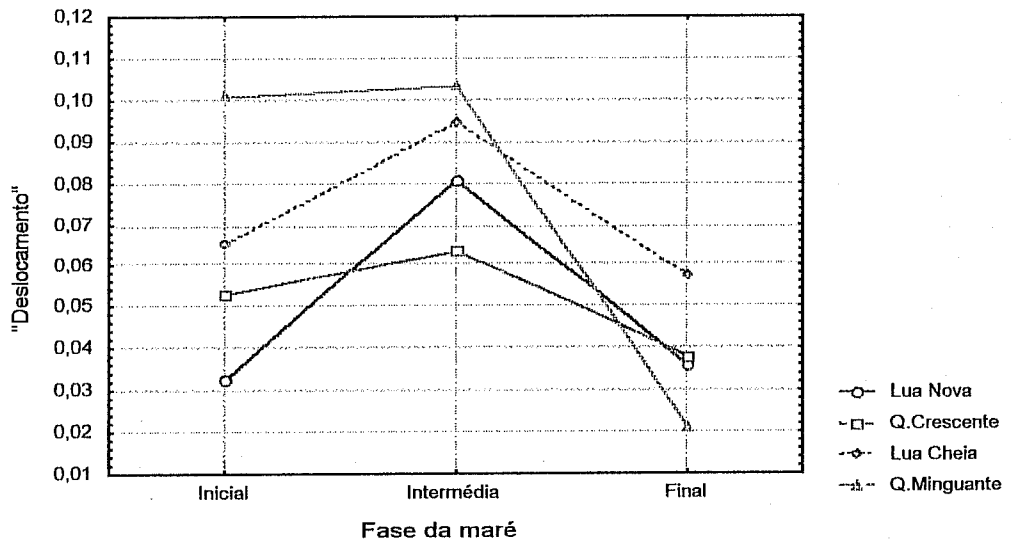
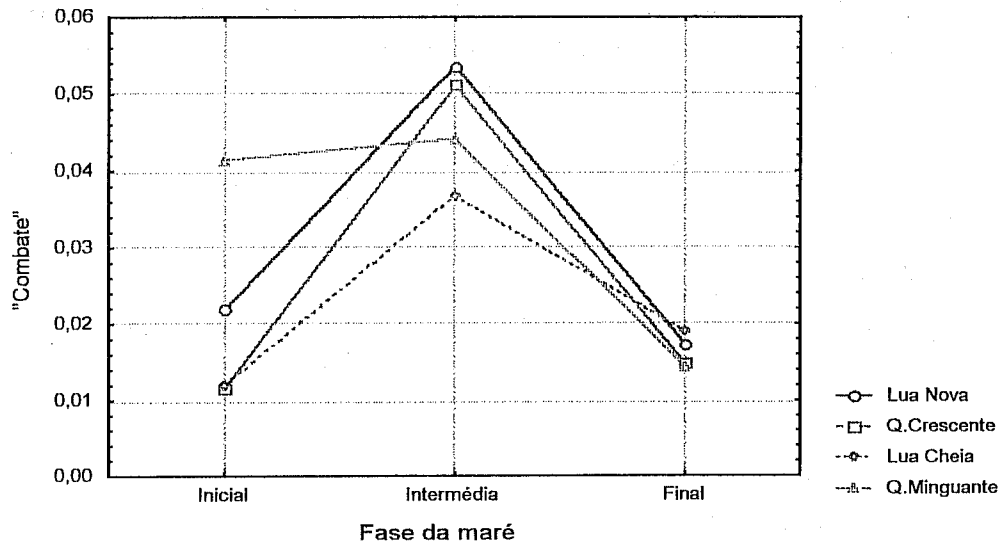


Figura 3.30, 3.32 e 3.34 - Variação das frequências observadas de "combate", "deslocamento" e "parado" respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

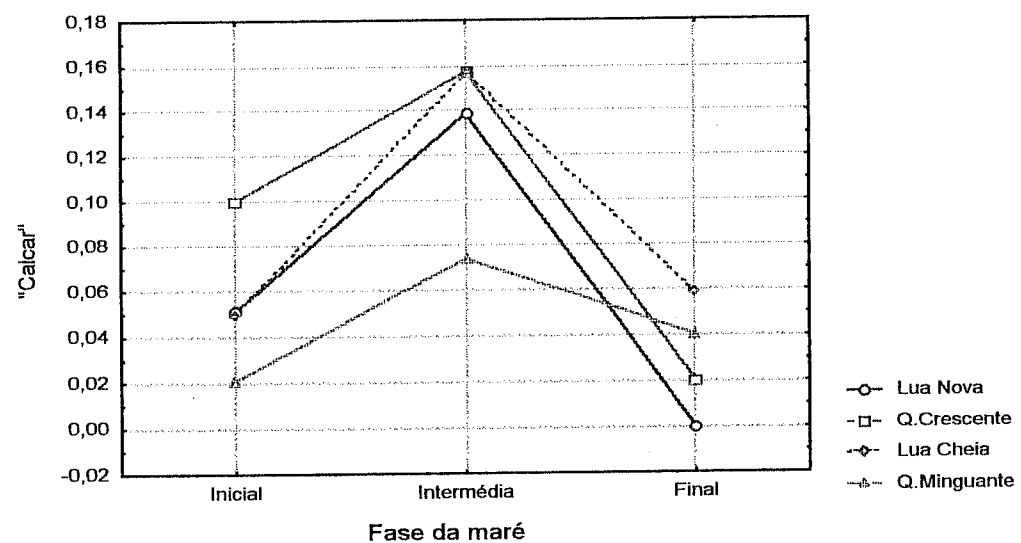
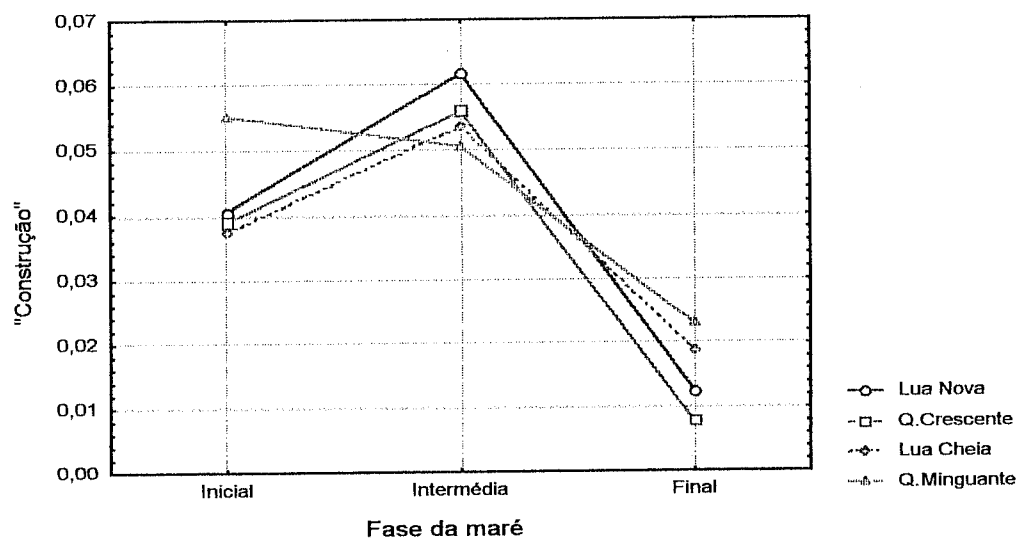
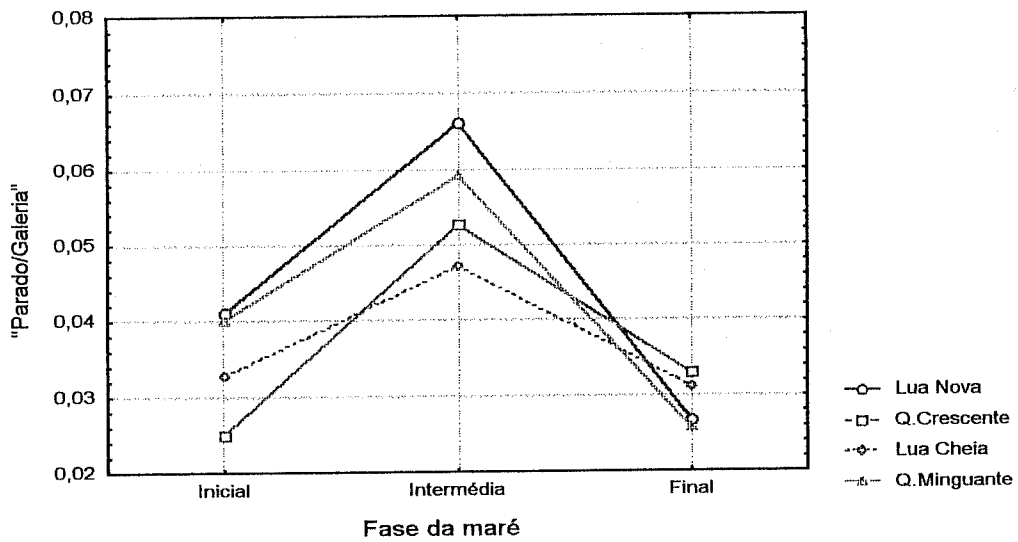


Figura 3.36, 3.38 e 3.40 - Variação das frequências observadas de "parado/galeria", "construção" e "calcar" respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

significativas entre as três fases da maré ($F(2,1253)=70.11$, $p<0.001$) que se devem a diferenças entre todas elas (fig. 3.33).

Embora com um padrão semelhante de distribuição ao longo da maré existem ainda diferenças significativas entre as fases da Lua ($F(3,1253)=16.74$, $p<0.001$) que se devem a diferenças entre todas elas excepto a Lua Nova a Lua e Quarto Crescente por um lado e Lua Cheia e Quarto Minguante por outro (fig. 3.33).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.990	0.000*	0.000*
Q. Crescente	0.990		0.000*	0.000*
Lua Cheia	0.000*	0.000*		0.950
Q. Ming.	0.000*	0.000*	0.950	
Frequência	0.050	0.051	0.073	0.075

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.000*	0.000*
Intermédia	0.000*		0.000*
Final	0.000*	0.000*	
Frequência	0.063	0.086	0.038

Figura 3.33 - Comparação entre as frequências de observações de “deslocamento” nas diferentes fases da Lua e maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Parado - volta a manifestar-se um padrão em pico na fase intermédia da maré em todas as fases da Lua (fig. 3.34) de que resultam diferenças significativas nas médias das observações ($F(2,1253)=37.12$, $p<0.001$) que se devem a diferenças entre as fases inicial e final da maré em relação à intermédia (fig. 3.35).

As diferenças significativas que existem entre as várias fases da Lua ($F(3,1253)=8.63$, $p<0.001$) reflectem diferenças entre todas elas com excepção dos pares Lua Nova - Quarto Minguante e Lua Cheia - Quarto Crescente (fig. 3.35).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.004*	0.001*	0.997
Q. Crescente	0.004*		0.957	0.007*
Lua Cheia	0.001*	0.957		0.001*
Q. Ming.	0.997	0.007*	0.001*	
Frequência	0.012	0.020	0.0215	0.013

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.738	0.005*
Intermédia	0.738		0.041*
Final	0.005*	0.041*	
Frequência	0.019	0.018	0.013

Figura 3.35 - Comparação entre as frequências de observações de “parado” nas diferentes fases da Lua e maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

5 - Comportamentos territoriais

Parado/galeria - de um valor mais elevado nas médias das frequências de observação deste comportamento na fase intermédia da maré em relação às outras duas (fig. 3.36) resultam diferenças significativas ($F(2,1253)=35.34$, $p<0.001$) que se devem precisamente a diferenças entre essa fase e as restantes (fig. 3.37).

Fases da maré	Inicial	Intermédia	Final
Inicial		0.000*	0.247
Intermédia	0.000*		0.000*
Final	0.247	0.000*	
Frequência	0.035	0.056	0.029

Figura 3.37 - Comparação entre as frequências de observações de “parado/galeria” nas diferentes fases da maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Da semelhança do padrão e valores das quatro fases da Lua resulta não se verificarem diferenças significativas entre elas ($F(3,1253)=1.78$, $p=0.149$).

Construção - exceptuando o Quarto Minguante, que já na fase inicial da maré apresenta valores na média de frequência elevados, volta a manifestar-se neste comportamento um padrão em pico (fig. 3.38) com as frequências mais elevadas na fase central da maré. Desta situação resultam novamente diferenças significativas entre as três fases da maré ($F(,1253)=54.57$, $p<0.001$) que se devem a diferenças mais acentuadas entre a fase final da maré e as restantes bem como entre a fase inicial e intermédia (fig. 3.39).

Fases da maré	Inicial	Intermédia	Final
Inicial		0.006*	0.000*
Intermédia	0.006*		0.000*
Final	0.000*	0.000*	
Frequência	0.043	0.055	0.016

Figura 3.39 - Comparação entre as frequências de observações de “construção” nas diferentes fases da maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Entre as diversas fases da Lua não existem diferenças significativas ($F(3,1253)=1.31$, $p=0.269$).

Calcar - observado 88 vezes (fig. 3.40).

Quando analisada a distribuição temporal pelas fases da Lua e maré simultaneamente não se detectam diferenças significativas no número de indivíduos observados (Actus. $\chi^2_6=9.58$, $p=0.163$).

O mesmo se verifica para a fase da Lua quando considerada isoladamente (Adersim. $\chi^2_6=4.70$, $p=0.219$) embora com valores significativamente baixos no Quarto Minguante ($p<0.05$).

Quando analisada isoladamente a fase da maré são detectadas diferenças significativas (Adersim. $\chi^2_6=42.31$, $p<0.001$) com valores significativamente baixos para as fases inicial e final da maré (Adersim, $p<0.01$ e $p<0.001$ respectivamente) e valores elevados para a fase intermédia ($p<0.001$) originando-se assim, e mais uma vez, um padrão em pico.

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	4	8	3	2
Intermédia	16	16	18	8
Final	0	3	6	4

Figura 3.41 - Número de machos em “calcar” por fase da Lua e maré

6 - Comportamentos de manutenção

Agachar - apenas foram registadas duas observações deste comportamento (fig. 3.42).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0	1	0	0
Intermédia	0	1	0	0
Final	0	0	0	0

Figura 3.42 - Número de machos em “agachar” por fase da Lua e maré

Limpeza do corpo - As 27 observações registadas para este comportamento distribuem-se pelas fases da Lua e maré com padrões não uniformes (Actus. $\chi^2_6=13.1$, $p<0.05$) (fig. 3.45 e 3.46).

Quando consideradas separadamente as fases da maré (Adersim. $\chi^2_6=3.56$, $p=0.221$) e Lua (Adersim. $\chi^2=7.22$, $p=0.085$) apenas as últimas apresentam diferenças significativas do número de indivíduos com valores significativamente baixos no Quarto Minguante ($p<0.05$).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	4	0	8	2
Intermédia	4	3	0	0
Final	1	2	3	0

Figura 3.46 - Número de machos em “limpeza do corpo” por fase da Lua e maré

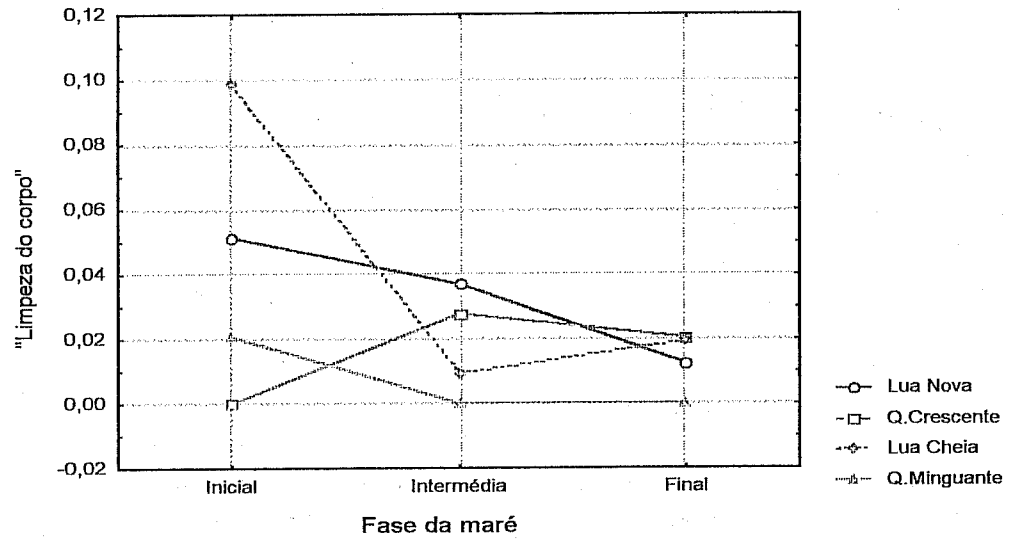


Figura 3.45 - Variação das frequências observadas de “limpeza do corpo” ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

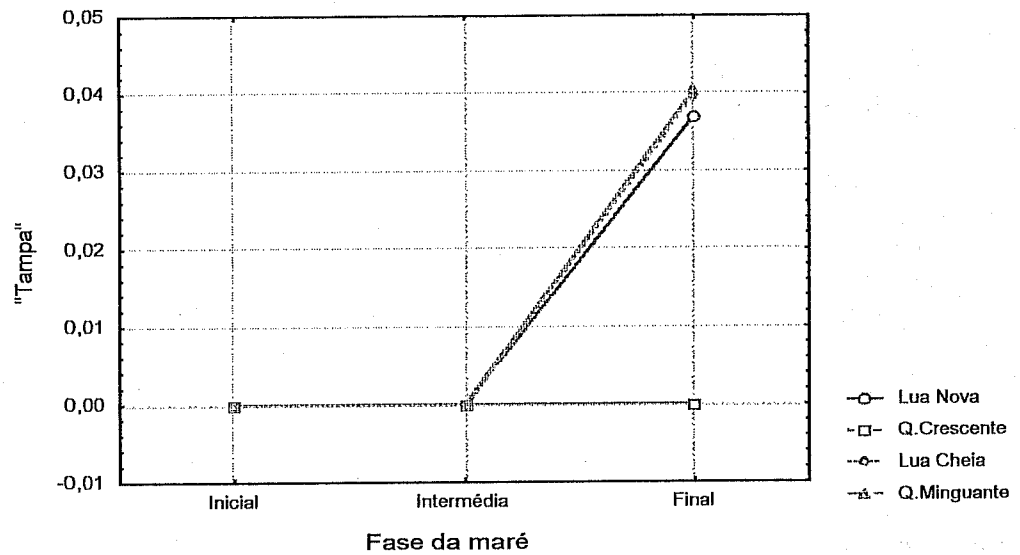


Figura 3.47 - Variação das frequências observadas de “tampa” ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

Tampa - Comportamento em que se registaram apenas 11 observações todas na fase final da maré e em todas as fases da Lua excepto no Quarto Crescente (fig. 3.47 e 3.48).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0	0	0	0
Intermédia	0	0	0	0
Final	3	0	4	4

Figura 3.48 - Número de machos em “tampa” por fase da Lua e maré

B - Fêmeas

1 - Comportamentos reprodutores

Cópula à superfície - único comportamento desta categoria registado para fêmeas. Os eventuais padrões da sua distribuição, como resulta evidente do etograma, são em tudo semelhantes aos descritos para machos.

2 - Alimentação - comportamento preponderante na actividade das fêmeas principalmente na fase inicial da maré, verificando-se uma redução progressiva nas médias das frequências de observações ao longo da maré (fig. 3.49). Daqui resulta uma distinção significativa entre as várias fases da maré ($F(2,975)=125.19$, $p<0.001$) sendo discerníveis todas as três fases entre si (Tukey H.S.D., $p<0.001$ em todos os casos).

Entre as quatro fases da Lua, apesar de apresentarem diferenças significativas globais ($F(3,975)=6.76$, $p<0.001$) essas diferenças não se verificam entre todas elas (fig. 3.50).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Crescente	Lua Cheia	Quarto Minguante
Lua Nova		0.020*	0.009*	0.979
Q. Crescente	0.020*		0.995	0.005*
Lua Cheia	0.009*	0.995		0.002*
Q. Míng.	0.979	0.005*	0.002*	
Frequência	0.369	0.441	0.447	0.359

Figura 3.50 - Comparação entre as frequências de observações de “alimentação” nas diferentes fases da Lua (Teste *a posteriori* Tukey H.S.D.).

3 - Comportamentos agonísticos

Combate - comportamento pouco frequente (46 registos) (fig. 3.51) em que se detectam globalmente diferenças significativas no número de observações (Actus. $\chi^2_{6}=15.24$, $p=0.02$) que não são no entanto evidentes quando se analisa as fases da Lua (Adcrsim. $\chi^2=6.35$, $p=0.09$) e da maré (Adcrsim. $\chi^2_{6}=6.05$, $p=0.055$) isoladamente (fig. 3.52).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente*	Lua Cheia*	Q. Minguante
Inicial	1	2	4	6
Intermédia**	4	9	2	8
Final	4	6	0	0

Figura 3.52 - Número de fêmeas em “combate” por fase da Lua e maré.

Sombreado escuro e claro - valores significativamente altos e baixos respectivamente.

Significância do teste: * $p<0.05$ e ** $p<0.01$.

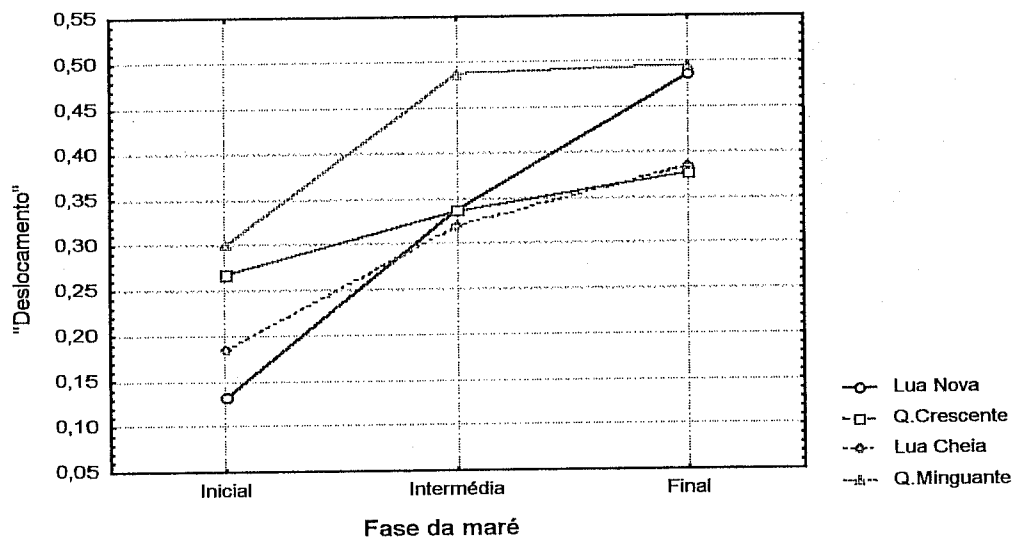
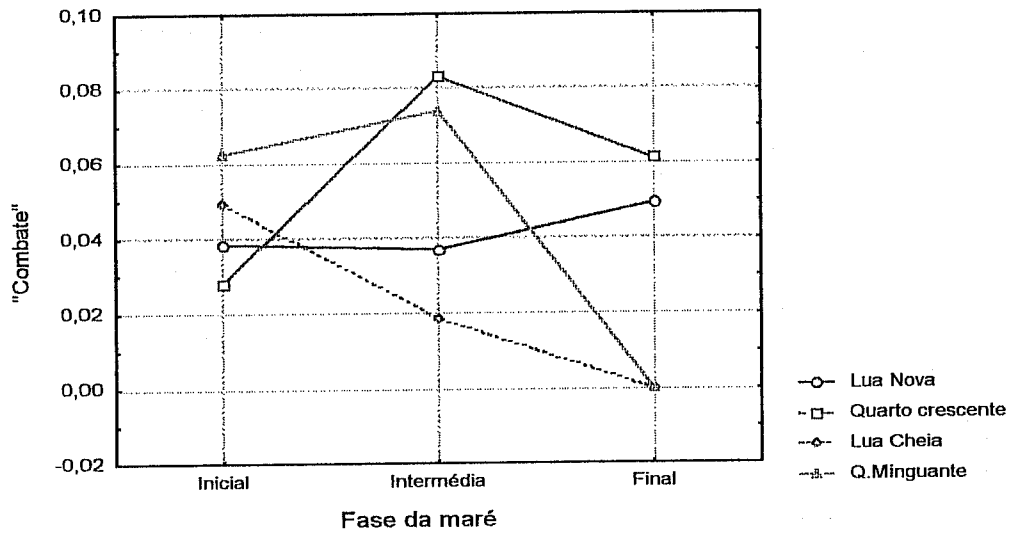
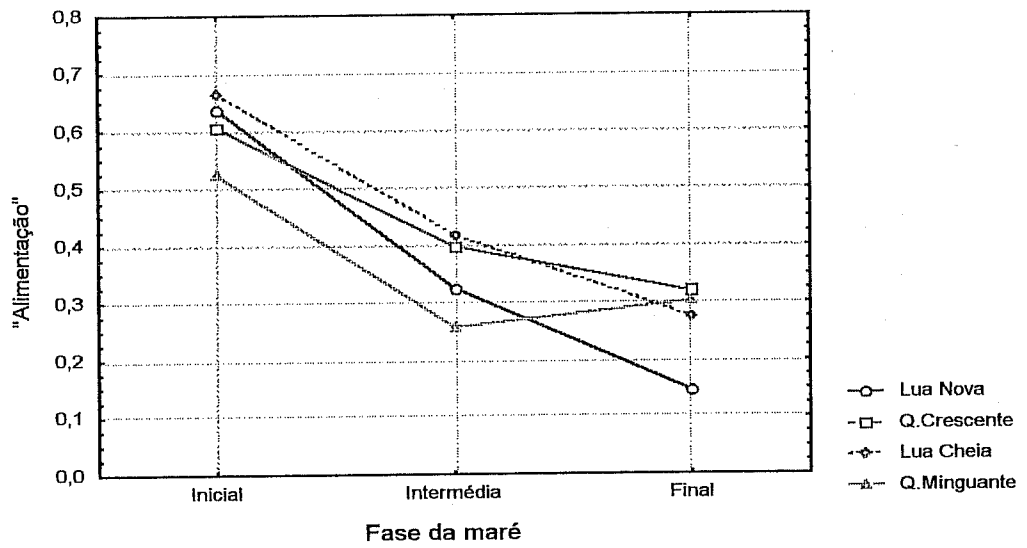


Figura 3.49, 3.51 e 3.53 - Variação das frequências observadas de "alimentação", "combate" e "deslocamento" respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

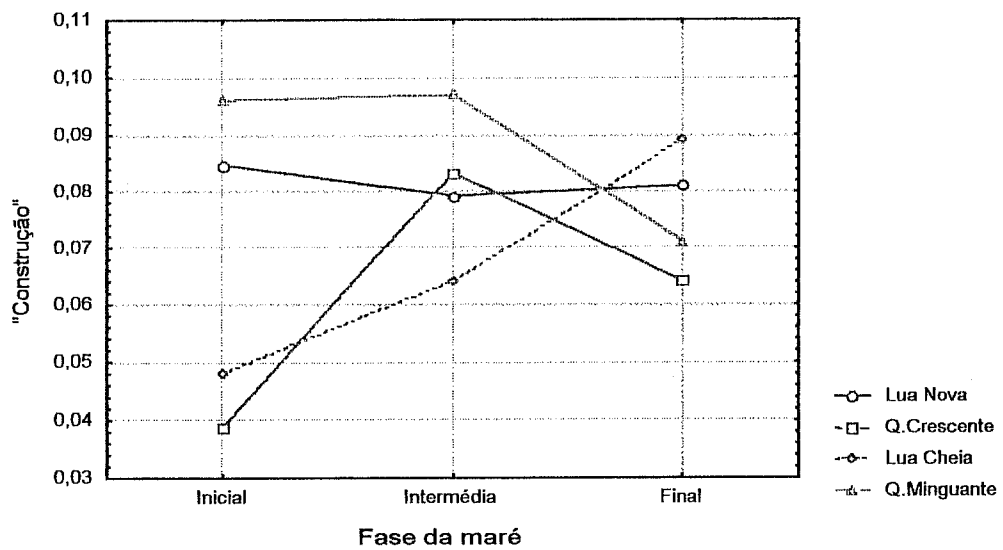
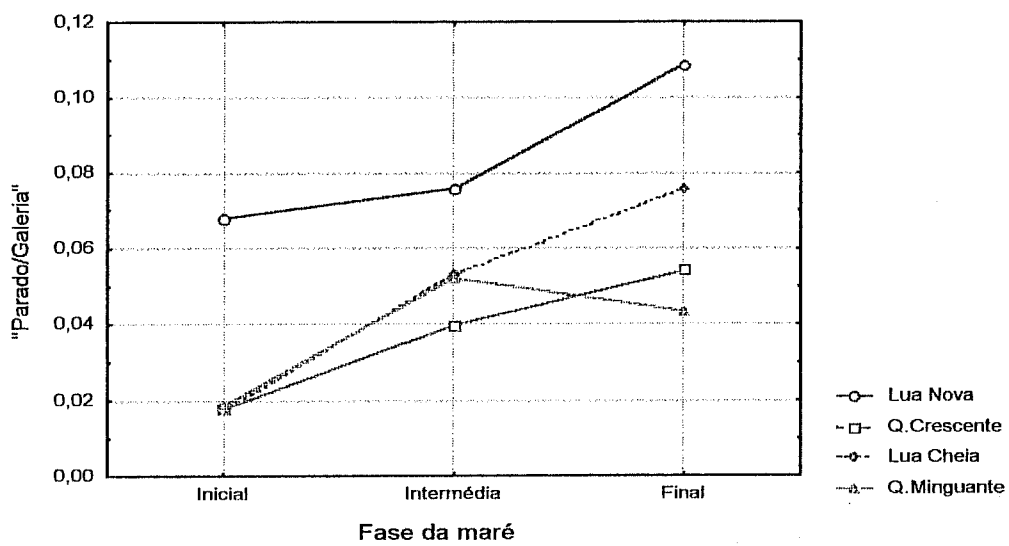
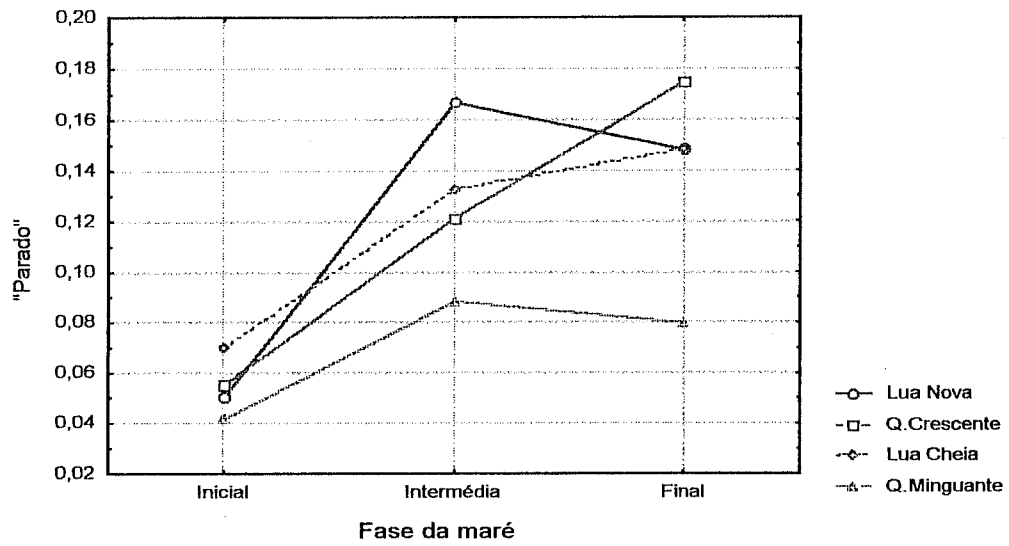


Figura 3.55, 3.57 e 3.59 - Variação das frequências observadas de “parado”, “parado/galeria” e “construção” respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

4 - Locomoção e comportamentos associados

Deslocamento - comportamento que revela um padrão de evolução das médias das frequências de observações ao longo da maré inverso ao da alimentação, ou seja uma tendência para um aumento progressivo dos valores da fase inicial para a final (fig. 3.53). Resultam assim diferenças significativas entre as diversas fases da maré ($F(2,975)=43.34$, $p<0.001$) que evidenciam diferenças entre todas elas (Tuckey H.S.D., $p<0.001$ em todos os casos).

Relativamente às quatro fases da Lua existem ainda diferenças significativas ($F(3,975)=10.25$, $p<0.001$) que se devem no entanto apenas aos valores mais elevados no Quarto Minguante em relação a todas as outras fases (fig. 3.54).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Crescente	Lua Cheia	Quarto Minguante
Lua Nova		0.988	0.862	0.000*
Q. Crescente	0.988		0.681	0.000*
Lua Cheia	0.862	0.681		0.000*
Q. Ming.	0.000*	0.000*	0.000*	
Frequência	0.318	0.326	0.298	0.431

Figura 3.54 - Comparação entre as frequências de observações de "deslocamento" nas diferentes fases da Lua (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Parado - grosso modo pode-se afirmar que as médias das frequências das observações deste comportamento apresentam valores baixos no início da maré que sobem apreciavelmente na fase intermédia para estabilizar no final da maré (fig. 3.55). As três fases apresentam assim globalmente diferenças significativas ($F(2,975)=18.27$, $p<0.001$) que se devem aos valores baixos da fase inicial (fig. 3.56).

Apesar de apresentarem padrões semelhantes ao longo da maré as quatro fases da Lua denotam diferenças significativas ($F(3,975)=4.37$, $p<0.01$) que se devem no entanto e apenas aos valores relativamente baixos do Quarto Minguante (fig. 3.56).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.996	0.986	0.007*
Q. Crescente	0.996		0.999	0.015*
Lua Cheia	0.986	0.999		0.020*
Q. Ming.	0.007*	0.015*	0.020*	
Frequência	0.122	0.118	0.116	0.070

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.000*	0.000*
Intermédia	0.000*		0.784
Final	0.000*	0.784	
Frequência	0.055	0.127	0.137

Figura 3.56 - Comparação entre as frequências de observações de "parado" nas diferentes fases da Lua e maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

É curioso notar que as diferenças significativas encontradas entre as fases da Lua destes dois comportamentos se devem ao Quarto Minguante que no caso do deslocamento apresentava valores mais elevados e no caso de parado mais baixos.

5 - Comportamentos territoriais

Parado/Galeria - de uma tendência, com excepção do Quarto Minguante, para uma subida gradual das médias das frequências (fig. 3.57) de observações resultam diferenças significativas entre as fases da maré ($F(2,975)=6.11$, $p<0.01$) que se devem no entanto exclusivamente a diferenças significativas entre a fase inicial e final da maré (fig. 3.58).

Entre as diversas fases da Lua existem também diferenças significativas ($F(2,975)=6.15$, $p<0.001$) que resultam de valores mais elevados registados na Lua Nova em relação a todas as outras fases (fig. 3.58).

Fases da Lua	Lua Nova	Quarto Cresc.	Lua Cheia	Quarto Ming.
Lua Nova		0.001*	0.032*	0.001*
Q. Crescente	0.001*		0.714	0.999
Lua Cheia	0.032*	0.714		0.665
Q. Ming.	0.001*	0.999	0.665	
Frequência	0.086	0.038	0.051	0.037

Fases da maré	Inicial	Interm.	Final
Inicial		0.064	0.001*
Intermédia	0.064		0.255
Final	0.001*	0.255	
Frequência	0.031	0.055	0.072

Figura 3.58 - Comparação entre as frequências de observações de “parado/galeria” nas diferentes fases da Lua e maré (Teste *a posteriori* Tuckey H.S.D.).

Construção - este comportamento não revela qualquer tendência geral tanto ao longo da maré como nas várias fases da Lua (fig. 3.59) pelo que não existem diferenças significativas nos valores das médias das frequências das observações tanto entre as fases da maré ($F(2,975)=0.87$, $p=0.42$) como entre as fases da Lua ($F(3,975)=1.56$, $p=0.20$).

Calçar - apenas registadas 25 observações (fig. 3.61) cuja distribuição temporal (fig. 3.60), quando analisadas simultaneamente as fases da Lua e maré, não apresenta diferenças significativas (Actus. $\chi^2_6=12.36$, $p<0.052$). Numa análise separada o mesmo se verifica para as fases da Lua (Adersim. $\chi^2_6=1.72$, $p=0.69$) detectando-se no entanto diferenças significativas entre as fases da maré (Adersim. $\chi^2_6=6.33$, $p<0.05$) com um valor elevado na fase intermédia (fig. 3.61).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	1	0	2	4
Intermédia	5	3	5	1
Final	0	2	2	0

Figura 3.61 - Número de fêmeas em “combate” por fase da Lua e maré.

Sombreado - valor significativamente alto.

Significância do teste: $p<0.05$.

6 - Comportamentos de manutenção

Agachar - apenas se registaram 21 observações deste comportamento (fig. 3.63) distribuídas apenas por duas fases da maré (Lua Nova 13 e Quarto Crescente 8) (fig. 3.62).

Não se verificam diferenças significativas entre as diversas fases da Lua e maré (Adersim. $\chi^2_6=1.19$, $p=0.384$ e $\chi^2_6=0.860$, $p=0.748$ respectivamente).

F. Maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	1	0	2	4
Intermédia	5	3	5	1
Final	0	2	2	0

Figura 3.61 - Número de fêmeas em “combate” por fase da Lua e maré.

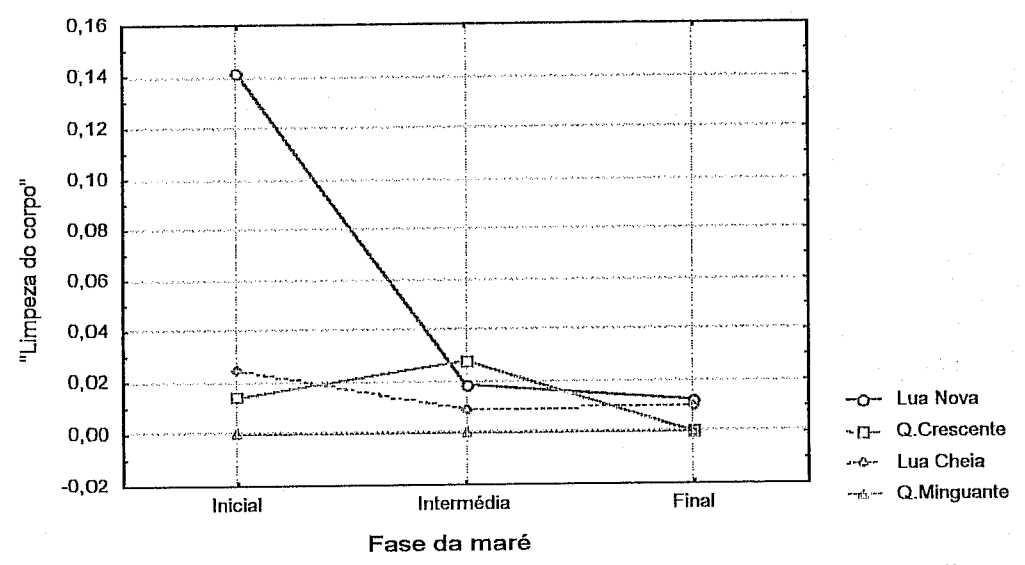
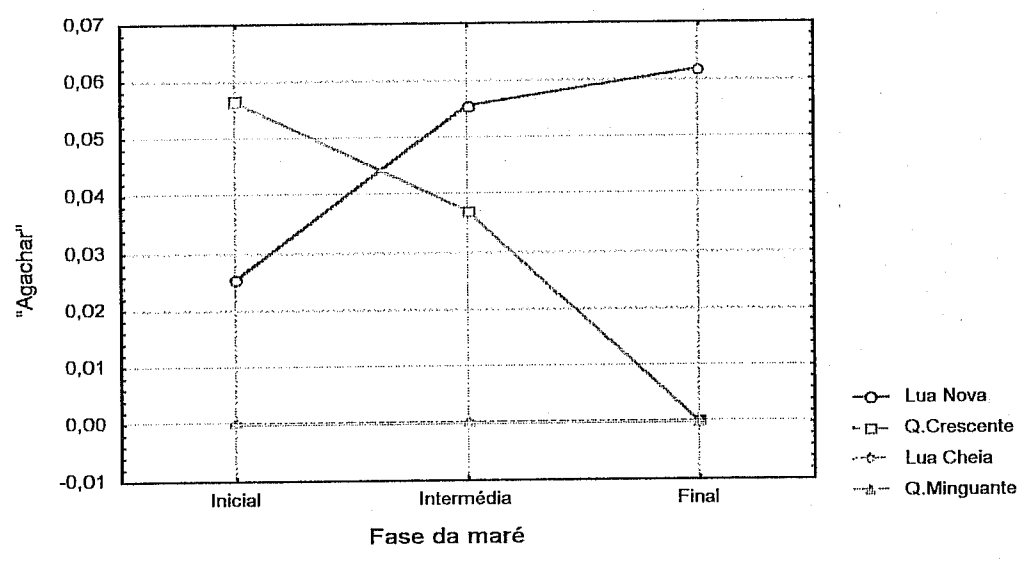
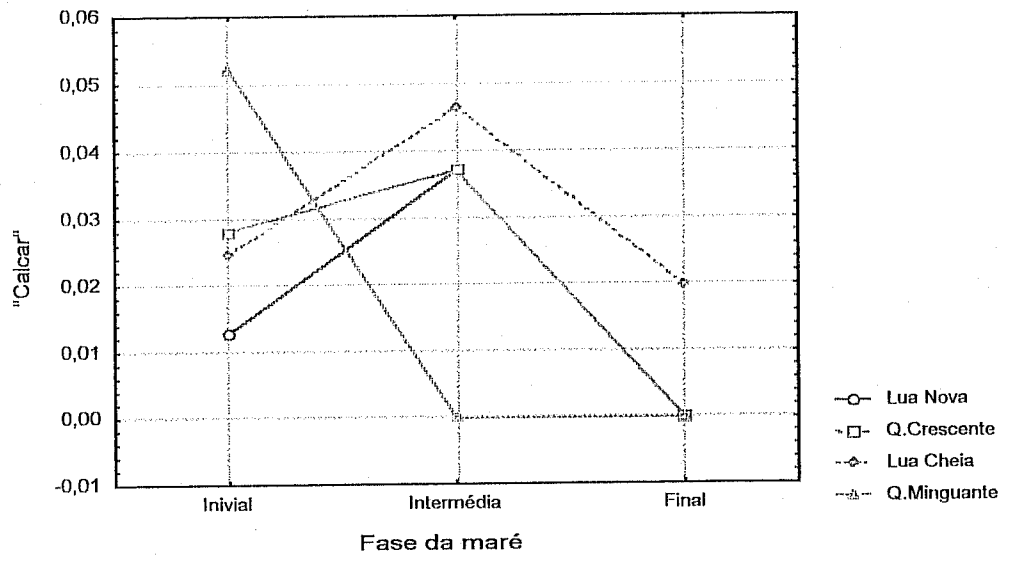


Figura 3.60, 3.62 e 3.64 - Variação das frequências observadas de “calçar”, “agachar” e “limpeza do corpo” respectivamente, ao longo da maré nas quatro fases da Lua.

Limpeza do corpo - analisando conjuntamente as fases da Lua e maré (fig. 6.64) não se verificam diferenças significativas dos valores das observações (Actus. $\chi^2_4=6.71$, $p=0.139$) mas separadamente detectam-se diferenças tanto entre as fases da Lua (Adersim. $\chi^2_4=7.71$, $p<0.05$), em que existem valores elevados para a Lua Nova (fig. 3.65), como para as fases da maré (Adersim. $\chi^2_4=8.86$, $p<0.05$), em que se detectam valores elevados no início da maré (fig. 3.65) e baixos no final (fig. 3.65).

F.Maré	Lua Nova**	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial**	10	1	2	0
Intermédia	2	3	1	0
Final*	1	0	1	0

Figura 3.65 - Número de fêmeas em "limpeza do corpo" por fase da Lua e maré.
Sombreado escuro e claro - valores significativamente altos e baixos respectivamente.
Significância do teste: * $p<0.05$ e ** $p<0.01$.

Tampa - observado apenas em cinco ocasiões sempre na fase final da maré e apenas no Quarto Crescente (1) e Lua Cheia (4).

6 - Comparação entre comportamentos comuns

1 - Alimentação

Constata-se que nas quatro fases da Lua, e para ambos os sexos, as frequências deste comportamento apresentam uma diminuição com o decorrer da maré verificando-se uma queda mais acentuada da fase inicial para a intermédia que desta para a final (fig. 3.66). Os valores são sempre superiores em fêmeas sendo no entanto bastante elevadas em ambos os sexos excepto para os machos que no final da maré que em comparação com as outras fases quase não se alimentam (fig. 3.66).

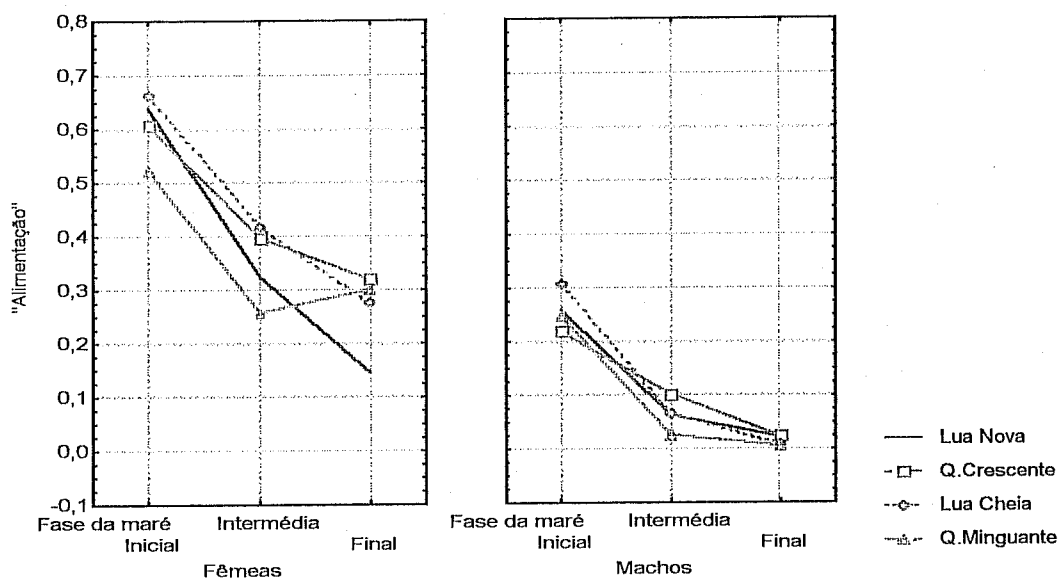
Destes factos resultam diferenças significativas nas médias de frequências deste comportamento por sexo ($F(6,2276)=3.65$, $p<0.01$) que reflectem diferenças entre todas as fases da maré de todas as fases da Lua (fig. 3.66).

2 - Comportamentos locomotores e associados

Deslocamento - apresenta uma tendência geral de aumento das médias de frequências ao longo da maré nas fêmeas e de quase estabilização nos machos, embora com um ligeiríssimo pico na fase intermédia (fig. 3.67). É no entanto nos valores da frequência que reside a maior disparidade entre sexos sendo estes bastante mais elevados em fêmeas. Assim existem diferenças significativas entre os dois sexos ($F(6,2276)=2.88$, $p<0.01$) que resultam de diferenças entre as três fases da maré de todas as fases da Lua, excepto a fase inicial da maré na Lua Nova (fig. 3.67).

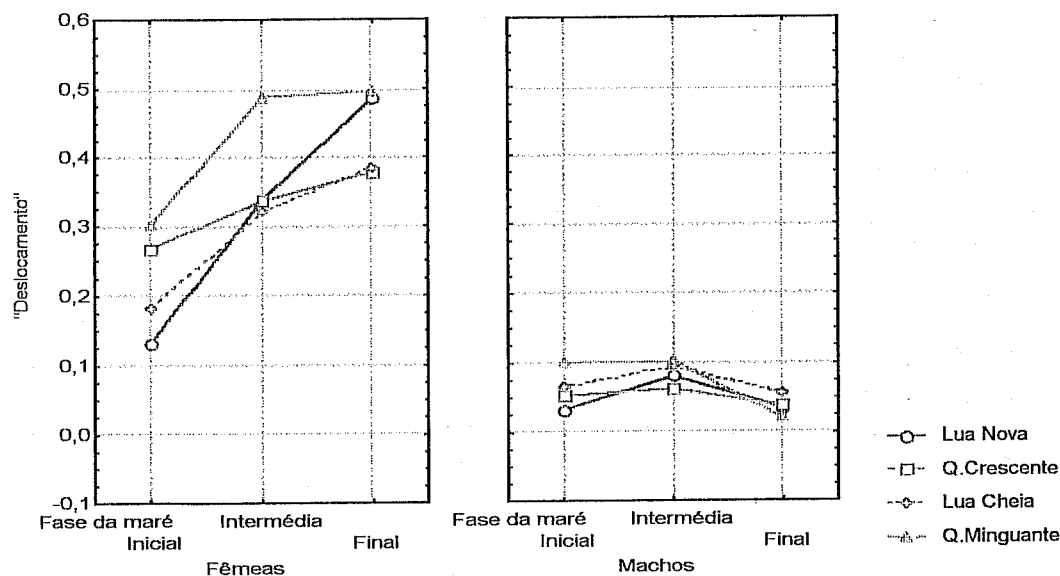
Parado - verifica-se uma situação de certa forma semelhante à anterior com valores superiores das médias de frequências para as fêmeas. Nos machos esses valores são baixos e quase estáveis ao longo da maré, com um ligeiro pico na fase intermédia, e nas fêmeas nota-se um aumento da fase inicial para a intermédia e uma estabilização desta para a final (fig. 3.68).

Apesar das variações apontadas não existem diferenças significativas entre os dois sexos ($F(6,2276)=1.41$, $p=0.21$) quando se analisa a globalidade das fases da maré e Lua mas são detectadas diferenças em todas as fases da Lua nas fases intermédia e final da maré (fig. 3.68) que se devem a valores relativamente mais elevados em fêmeas.



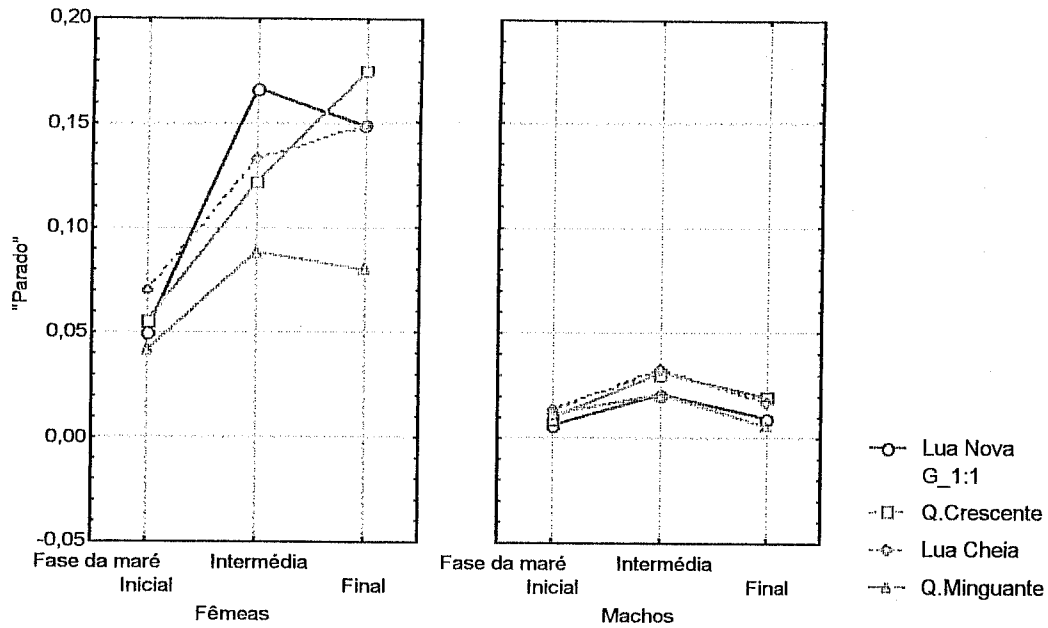
Fase da maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
Intermédia	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
Final	0.048*	0.000*	0.000*	0.000*

Figura 3.66 - Frequências de observação de “alimentação” ao longo da maré e nas quatro fases da Lua para ambos os sexos. Testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



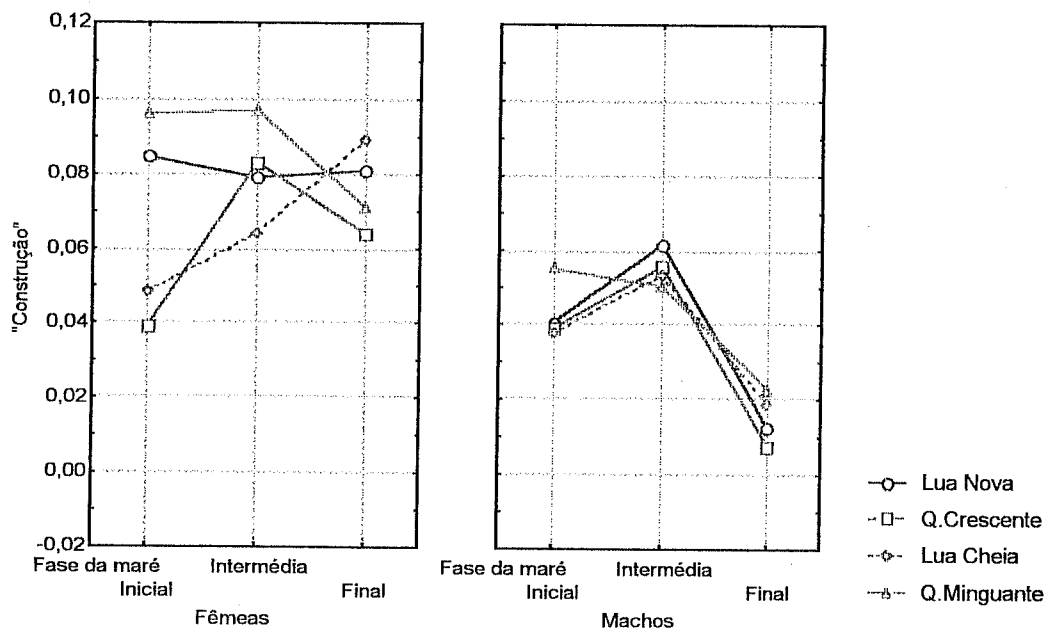
Fase da maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0.148	0.000*	0.014*	0.000*
Intermédia	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
Final	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*

Figura 3.67 - Frequências de observação de “deslocamento” ao longo da maré e nas quatro fases da Lua para ambos os sexos. Testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



Fase da maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0.804	0.775	0.265	0.993
Intermédia	0.000*	0.000*	0.000*	0.012*
Final	0.000*	0.000*	0.000*	0.029*

Figura 3.68 - Freqüências de observação de “parado” ao longo da maré e nas quatro fases da Lua para ambos os sexos. Testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



Fase da maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0.589	1.000	1.000	0.615
Intermédia	1.000	0.982	1.000	0.231
Final	0.012*	0.098	0.005*	0.482

Figura 3.69 - Freqüências de observação de “construção” ao longo da maré e nas quatro fases da Lua para ambos os sexos. Testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.

3 - Comportamentos territoriais

Construção - nos machos existe um padrão em pico com valores mais elevados nas médias das frequências das observações a meio da maré, excepto no Quarto Minguante com um valor inicial elevado, com os valores mais baixos a registarem-se na fase final. Nas fêmeas não é possível constatar qualquer tendência ao longo da maré se consideradas as quatro fases da Lua (fig. 3.69).

Não existem diferenças significativas entre os dois sexos no que respeita às médias referidas ($F(6,2276)=1.13$, $p=0.34$) e numa análise de cada fase da maré por fase da Lua apenas se detectam diferenças significativas na fase final da maré da Lua Nova e Lua Cheia (fig. 3.69).

Parado/Galeria - embora com valores diversos nota-se uma tendência geral para o aumento das médias das frequências de observações ao longo da maré em fêmeas, excepto na fase final da maré no Quarto Minguante. Nos machos volta a verificar-se um pico, neste caso bem pronunciado, nos valores das frequências na fase intermédia da maré o que implica valores mais baixos tanto na fase inicial como final (fig. 3.70).

O facto dos valores das frequências médias do comportamento apresentarem valores que em grande parte se interceptam obsta a que os dois sexos sejam significativamente discriminados ($F(6,2276)=0.72$, $p=0.64$) e que apenas na fase final da maré da Lua Nova existam diferenças significativas entre machos e fêmeas (fig. 3.70).

4 - Comportamentos agonísticos

Combate - verifica-se que os valores das frequências médias das observações são mais elevadas para os machos que para as fêmeas. Aqueles apresentam um pico desses valores a meio da maré em todas as fases da Lua, exceptuando o Quarto Minguante, enquanto estas não revelam qualquer padrão nítido (fig. 3.71).

Assim existem diferenças significativas dos valores referidos entre os dois sexos ($F(6,2276)=2.26$, $p=0.05$) que se devem essencialmente a diferenças nos valores da fase intermédia da maré em relação às outras duas fases (fig. 3.71) embora também se verifiquem na fase inicial da maré no Quarto Minguante (fig. 3.71).

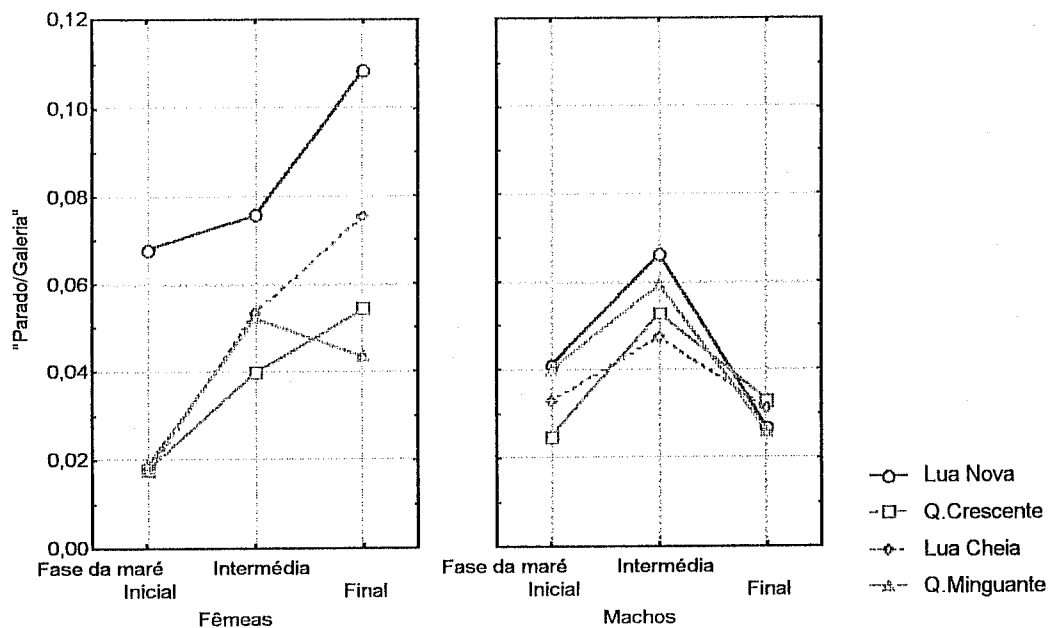
6 - Análise multivariada da organização temporal dos comportamentos

6.1 - Análise grupal ("clusters")

Machos

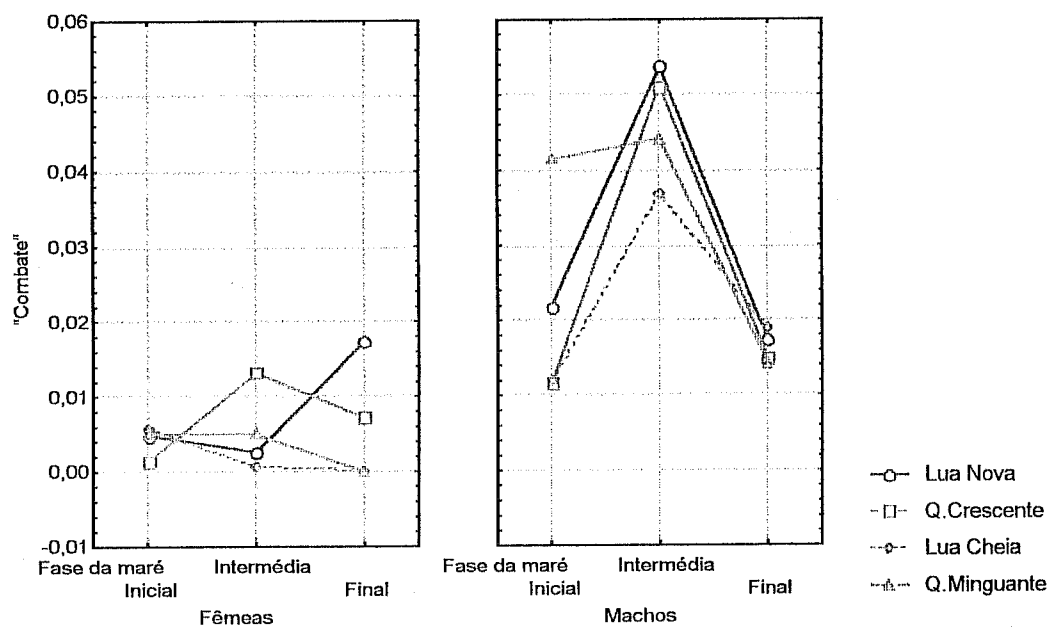
Verifica-se que dois grupos de comportamentos se relacionam de forma fraca com quaisquer outros (fig.3.72). Assim o primeiro grupo, constituído apenas pela "alimentação", não se relaciona especialmente com qualquer outro comportamento ou grupo de comportamentos situação semelhante à dos dois comportamentos reprodutores ("acenar" 1 e 2) presentes nesta análise que se por um lado são, de todos os presentes, os que estão mais intimamente relacionados por outro como grupo não se relacionam fortemente com qualquer outro (fig.3.72).

Os restantes seis comportamentos distribuem-se por três grupos comportamentais: comportamentos territoriais ("parado/galeria" e "construção"), comportamentos agonísticos ("combate" e "ameaça") e comportamentos locomotores e associados ("deslocamento" e "parado"). Pode verificar-se a associação entre um comportamento locomotor ("deslocamento") e um agonístico ("ameaça") por um lado e um comportamento territorial ("construção") com um



Fase da maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0.992	1.000	1.000	0.999
Intermédia	1.000	1.000	1.000	1.000
Final	0.000*	1.000	0.378	1.000

Figura 3.70 - Frequências de observação de “parado/galeria” ao longo da maré e nas quatro fases da Lua para ambos os sexos. Testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.



Fase da maré	Lua Nova	Q. Crescente	Lua Cheia	Q. Minguante
Inicial	0.807	1.000	1.000	0.000*
Intermédia	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
Final	1.000	1.000	0.547	0.973

Figura 3.71 - Frequências de observação de “combate” ao longo da maré e nas quatro fases da Lua para ambos os sexos. Testes *a posteriori* Tuckey H.S.D.

agonístico (“combate”) por outro. Com este último grupo relacionam-se então um comportamento locomotor (“parado”) e de novo um comportamento territorial (“parado/galeria”) (fig.3.72).

Estas associações parecem sugerir que os deslocamentos de machos induzem ameaças bem como a “posse” de um território, manifestada pela actividade construtora, provoca a sua defesa ou seja combates. A associação entre comportamentos territoriais, “construção” e “parado/galeria”, e comportamentos agonísticos, “combate”, parece estabelecida.

A relação entre um comportamento locomotor (“deslocamento”) e um agonístico (“ameaça”) pode parecer numa primeira aproximação um tanto estranha mas se interpretada na perspectiva de indivíduos que se deslocam com o objectivo de adquirir galerias, que serão certamente defendidas pelos seus proprietários, passa a ser mais clara (fig.3.72).

Assim julgo ser legítimo falar em três grandes associações de comportamentos: alimentação, reprodução e aquisição/defesa de território (galeria). Esta última divide-se em dois sub-grupos que incluem por um lado o “deslocamento” e “ameaça”, relacionados com a aquisição de galerias, e por outro “construção” e “combate”, relacionados com a defesa dessas mesmas galerias. “Parado” e “parado/galeria” estão mais associados a este último sub-grupo visto o segundo comportamento poder ser uma manifestação territorial e “parado”, no caso dos machos, ser frequentemente observado nas proximidades da galeria e poder revelar então um significado semelhante.

Fêmeas

Tal como no caso dos machos a “alimentação” não se relaciona especialmente com qualquer dos outros comportamentos (fig.3.72).

Analisando os restantes comportamentos verifica-se uma relação mais estreita entre “construção” (comportamento territorial) e “combate” (comportamento agonístico) grupo a que se liga a pequena distância “parado/galeria” (comportamento territorial). Esta tríade comportamental parece relacionar-se com a “defesa e manutenção do território (galeria)” embora de forma menos forte que em machos (distância de ligação “construção”-“combate”: 0.807 em machos e 1.045 em fêmeas). O comportamento “parado”, que se liga a este grupo, está a uma distância de ligação maior que em machos (1.055 / 0.925) o que será reflexo do facto das fêmeas deambularem mais e logo o comportamento é menos frequentemente efectuado junto da galeria pelo que assume mais raramente um carácter territorial (fig.3.72).

Por fim pode-se verificar que o “deslocamento” não está especialmente associado a comportamentos agonísticos o que difere da situação constatada para machos.

6.2 - Análise de componentes principais

Machos

O número de três factores a utilizar foi obtido através do “plot of Eigenvalues”.

O primeiro factor (componentes principais com rotação de parâmetros “varimax normalizada”) está forte e positivamente associado a comportamentos reprodutores (“factor loading” “acelar 1” >0.803 e “acelar 2” >0.611) e negativamente a “alimentação” (“factor loading” >-0.697) e explica 19,3% da variância observada (fig. 3.73).

O segundo factor associa-se negativamente a comportamentos territoriais (“factor loading” “construção” >-0.596 e “parado/galeria” >-0.470), agonísticos (“factor loading” “combate” >-0.494) e locomotores (“factor loading” “parado” >-0.523) por um lado e positivamente a “alimentação” (“factor loading” >0.501) e explica 16,58% da variância observada (fig. 3.73).

Por fim o terceiro factor relaciona-se fortemente com um comportamento agonístico (“factor loading” “ameaça” >0.831) e de forma mais ténue com “deslocamento” (“factor loading” >0.574) explicando 11,59% da variância observada (fig. 3.73).

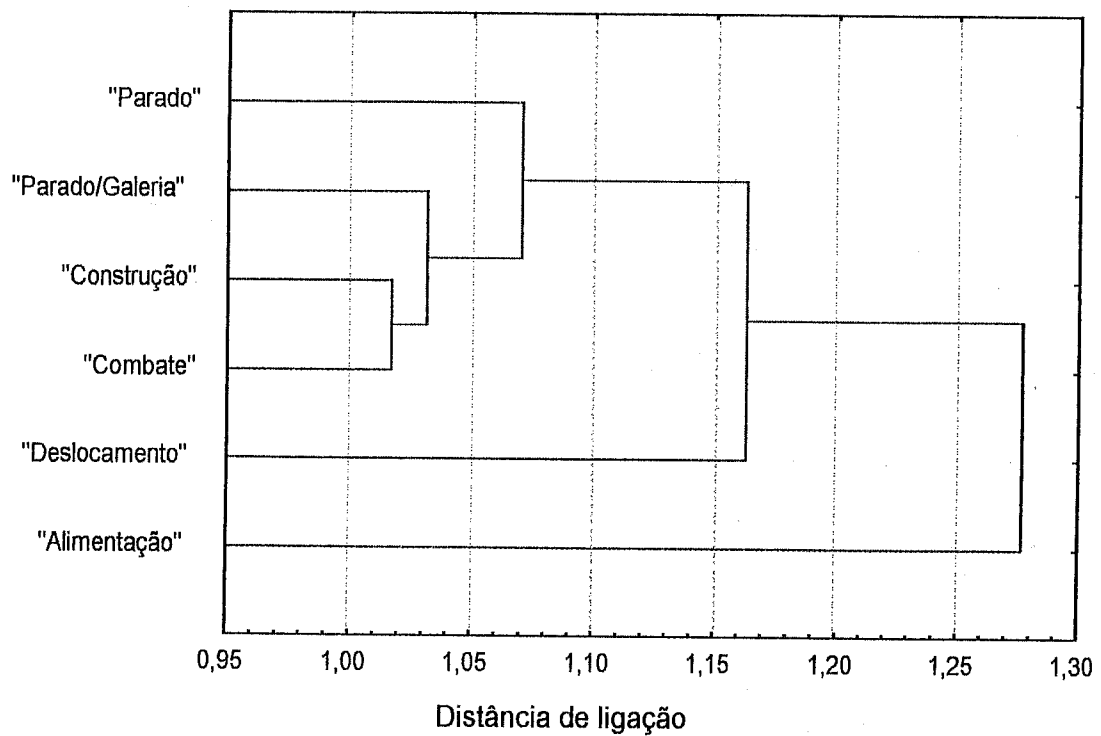
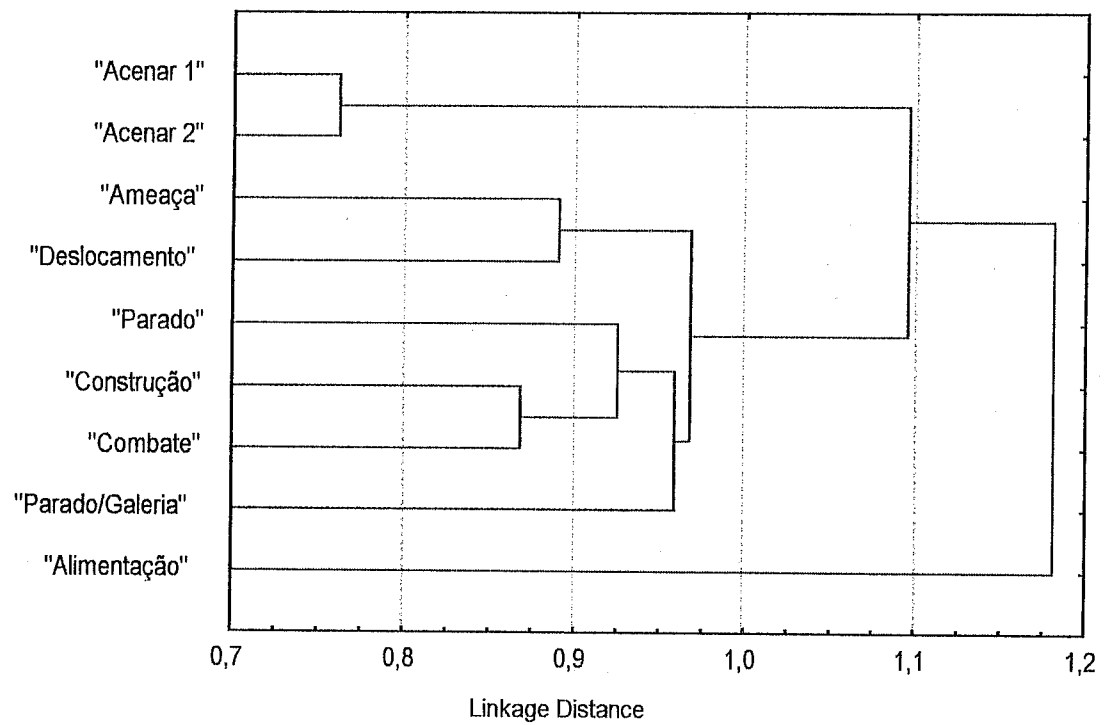


Figura 3.72 - Dendogramas correspondentes à distância de ligação (UPGA, 1-pearson r) para nove comportamentos em machos e sete comportamentos em fêmeas

Os três factores no seu conjunto explicam 47,46% da variância observada valor que se pode considerar baixo.

Fêmeas

Por método semelhante ao utilizado no caso dos machos foi também obtido um número de três factores a utilizar.

O primeiro factor está fortemente associado, de modo positivo, a “alimentação” (“factor loading” >0.835) e de forma negativa com o “deslocamento” (“factor loading” >-0.957) (fig. 3.74).

O segundo factor associa-se a comportamentos territoriais (“factor loading” “construção” >0.749 e “parado/galeria” >0.617) (fig. 3.74).

Finalmente o terceiro factor relaciona-se apenas de forma significativa e negativa ao comportamento “parado” (factor loading >-0.973) (fig. 3.74).

O conjunto dos três factores explica 65,96% da variância observada com valores respectivos de 27,56%, 19,93% e 18,47%.

7 - Impacto humano e predação

Devido ao tipo de actividade piscatória exercida na região sobre a espécie verifica-se existir na zona de observações uma percentagem considerável (38.43%) de machos sem a pinça hipertrofiada (ou com ela em regeneração).

Ao longo dos transeptos, ou seja com a distância à linha de água, nota-se uma diminuição gradual do número de indivíduos sem pinça que é no entanto pouco acentuada cifrando-se a diferença máxima em 8.93% entre os quadrados mais perto (quadrados A: 41.11%) e mais afastados (quadrados C: 34.33%) da água. Esta mesma tendência repete-se de forma sensivelmente semelhante em cada uma das fases da Lua. Entre as diversas fases da Lua a diferença de valores máxima cifra-se em 8.93% entre o Quarto Minguante e o Crescente que apresentam os valores máximos e mínimos (43.14% e 34.21% respectivamente (fig. 3.75).

Fases da Lua	Quadrados A			Quadrados B			Quadrados C			Total		
	pinça	sem pinça		pinça	sem pinça		pinça	sem pinça		pinça	sem pinça	
	n	n	%	n	n	%	n	n	%	n	n	%
Lua Nova	20	9	45,00	16	7	43,75	14	5	35,71	50	21	42,00
Q.Crescente	29	10	34,48	23	8	34,78	25	8	32,00	76	26	34,21
Lua Cheia	19	8	42,11	13	4	30,77	7	2	28,57	39	14	35,90
Q.Minguante	22	10	45,45	14	6	42,86	15	6	40,00	51	22	43,14
Total	90	37	41,11	66	25	37,88	61	21	34,43	216	83	38,43

Figura 3.75 - Número de machos, com e sem pinça (ou com pinça em regeneração), observados entre os pontos de amostragem 6 e 7 em cada um dos dias coincidentes com as quatro fases da Lua.

Numa ocasião no decorrer das observações do ano passado (Junho de 1995) e por três vezes este ano (Junho/Julho), foram registadas capturas de indivíduos por ratazanas cinzentas (*Rattus norvegicus*), que num movimento rápido saíram do seu refúgio, um enorme monte de pedras, e aí voltaram transportando a sua vítima. Estas observações são confirmadas por Hagen (1962).

Foram ainda observados carcaças despedaçadas e restos abandonados por gaivotas (*Larus spp.*) sem no entanto ter sido registada qualquer perseguição ou captura.

Na Quinta do Marim foram observados frequentemente junto à área de trabalho a garça branca (*Egretta garzetta*), o maçarico galego (*Numenius phaeopus*), o maçarico de bico direito (*Limosa limosa*) (Faria, 1995; obs. pess.), a gaivota (*Larus spp.*) e a cegonha branca (*Ciconia ciconia*) sem no entanto ter sido observada qualquer captura ou perseguição a *U.tangeri*.

Comportamento	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Acenar 1	0.802791*	0.033601	-0.207542
Acenar 2	0.610718	0.180614	-0.027266
Ameaça	0.140171	0.038420	0.830619*
Parado	-0.024183	-0.523262	-0.104989
Parado/Galeria	0.075598	-0.470348	-0.041418
Deslocamento	-0.325688	-0.047219	0.574289
Alimentação	-0.696698	0.500876	-0.239498
Construção	-0.277043	-0.595790	0.043727
Combate	-0.019688	-0.494177	0.223020
Eigenval	1,735929	1,492237	1,042877
Eigenval acumulado	1,735929	3,228166	4,271043
% Variância explicada	19,29	16,58	11,59
% Acumulada	19,29	35,87	47,46

Figura 3.73 - Matriz da estrutura da análise de componentes principais referente a machos. Assinaladas as correlações mais importantes em cada factor (*).

Comportamento	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Parado	0.101289	0.011846	-0.973121*
Parado/Galeria	0.026616	0.616664	-0.074363
Deslocamento	-0.956442*	-0.242552	0.147415
Alimentação	0.834876*	-0.422631	0.328048
Construção	0.008279	0.748914*	0.234253
Combate	0.078650	0.034923	0.108805
Eigenval	1,653492	1,195756	1,108282
Eigenval acumulado	1,653492	2,849248	3,957529
% Variância explicada	27,56	19,93	18,47
% Acumulada	27,56	47,49	65,96

Figura 3.74 - Matriz da estrutura da análise de componentes principais referente a fêmeas. Assinaladas as correlações mais importantes em cada factor (*).

DISCUSSÃO

Distribuição espacial de machos e fêmeas

Na análise da distribuição espacial dos caranguejos violinistas parece ser fundamental considerar a distribuição espacial de parâmetros físicos do seu habitat, tidos como relevantes nas suas actividades. Considerando que as zonas por eles ocupadas apresentam gradientes e variações acentuadas desses parâmetros, qualquer interpretação da sua distribuição que não tenha em conta estes últimos impossibilitaria certamente a interpretação do fenómeno.

Os parâmetros estudados incluem-se em três grupos relacionados com a quantidade de água disponível (percentagem de água no sedimento), fundamental para a humificação das brânquias e normal funcionamento da função respiratória, com a quantidade de alimento disponível (percentagem de matéria orgânica no solo, valores da clorofila *a* e feopigmentos *a*) e com as características do substrato (percentagem de vasa no sedimento), de importância fundamental não só na construção das galerias como também para a sua solidez.

Em relação aos dois primeiros grupos verificam-se valores máximos dos parâmetros na área inferior da zona intertidal que vão diminuindo progressivamente, de forma mais ou menos acentuada, com a distância à linha de água de tal forma que se constata valores significativamente diferentes, em todos eles, entre as áreas superior e inferior dos transeptos analisados. Resumidamente pode-se afirmar que junto à linha de água os caranguejos dispõem de maior quantidade de água e alimento. No terceiro grupo o panorama é diverso verificando-se que as áreas inferior e média apresentam valores de percentagem de vasa superiores ao dobro dos valores da área mais elevada.

Quando se compara a distribuição espacial dos parâmetros físicos com a mesma distribuição dos indivíduos dos dois sexos constatam-se diferenças fundamentais entre elas. Enquanto as fêmeas não só acompanham a distribuição espacial dos parâmetros como a “reforçam”, no sentido em que a diminuição do número de indivíduos deste sexo ao longo do transepto é mais brusca (não existe um gradiente ao longo do transepto mas uma queda brusca desse número da zona inferior para as outras duas zonas) e mais acentuada (a densidade de fêmeas é mais de três vezes superior na zona inferior que nas outras zonas), nos machos verifica-se uma distribuição uniforme do número de indivíduos ao longo de todo o transepto que é assim independente dos valores dos parâmetros físicos.

Se esta distribuição das fêmeas parece estar de acordo com os requisitos ecológicos da espécie, ou seja, a sua densidade é mais elevada nas zonas de maior abundância de alimento e mais húmidas, o mesmo não se pode afirmar em relação aos machos que apresentam uma distribuição uniforme apesar das características menos favoráveis da zona intermédia e principalmente da zona superior do intertidal.

São referidos como factores fundamentais na distribuição espacial de *U.tangeri* a temperatura e grau de humidade, que podem ser mantidos dentro dos limites de tolerância da espécie por visitas periódicas a galerias permitindo o arrefecimento do indivíduo e humificação das brânquias de forma a manter a função respiratória (Faria, 1995). Note-se no entanto que quanto mais acima na zona intertidal a galeria se situar mais profunda terá de ser para manter no seu terço inferior água em permanência (Wolfrath, 1993) o que implica um maior investimento na sua construção e manutenção. No entanto a posse de um território na zona mais elevada da plataforma vasosa confere uma maior disponibilidade de tempo ao seu “proprietário” pois fica a descoberto mais cedo na maré vazante e submersa mais tarde na maré enchente.

Um outro factor fundamental será a quantidade de alimento disponível, menor na área superior da plataforma, que a não ser suficiente implica uma de duas estratégias: ou o caranguejo efectua excursões a locais onde o alimento é mais abundante, com o risco de perder a posse do seu

território (i.e. galeria), ou os machos passam por fases sucessivas de territorialidade, em que a quantidade de alimento obtida nas imediações da galeria não é suficiente para o dispêndio energético, alternadas com fases não territoriais em que não só reconstituem as suas reservas energéticas como acumulam reservas para a fase seguinte. Este ciclo apresentaria similaridades com a situação descrita para as fêmeas do grupo “broad-front” que necessitam de um período de cerca de duas semanas de alimentação antes da postura (Christy, 1983 em *U.pugillator* in Faria, 1995). Em todas as espécies estudadas deste grupo, na época reprodutora, parte das fêmeas (1/3 a 1/2) encontra-se em galerias a incubar posturas não estando acessível aos machos. O remanescente da população alimenta-se à superfície acumulando reservas para a nova postura (Christy, 1980 in Salmon & Zucker, 1988).

Existe pois uma forte correlação entre a distribuição espacial das fêmeas e dos parâmetros físicos estudados, que não parece de difícil interpretação. No entanto essa correlação não se verifica nos machos, o que lhes impõe custos elevados que terão de ser explicados em função de outras variáveis.

Os Crustáceos, como grupo, são predominantemente organismos aquáticos e as espécies que invadiram habitats terrestres fizeram-no secundariamente. Todas as espécies do género *Uca* são anfíbias e possuem formas bem desenvolvidas de respiração aérea demonstrando ainda especializações tróficas, localização dos apêndices locomotores e redução de peso que as adaptam ao seu novo habitat. A consistente tendência evolutiva para uma crescente terrestrialidade que conduz à ocupação de zonas mais expostas, de substratos mais secos, mais sólidos e sujeitos a períodos mais longos de emersão parece incontestável. O sub-género *Celuca* ocupa a zona superior do intertidal com as consequentes especializações eco-etológicas.

Em todas as espécies de caranguejos-violinistas as fêmeas extrudem periodicamente uma massa de ovos que adere aos pleópodes, o desenvolvimento embrionário requer 12 a 15 dias.

Como foi referido apenas parte da população de fêmeas se encontra activa à superfície na época de reprodução e mesmo esta fracção não é acessível na totalidade aos machos pois enquanto se alimentam (duas a quatro semanas) não estão receptivas. Apenas por algumas horas imediatamente antes da ovulação, elas estão fisiológica e comportamentalmente receptivas (Christy, 1980 in Salmon & Zucker, 1988). Diferentes padrões de receptividade podem resultar na alteração do sistema de acasalamento devido a diferentes “sex-ratio” operacionais desviados para machos (Emlen & Oring, 1977 in Salmon & Zucker, 1988). Wolfrath (1993) encontrou uma proporção, entre os indivíduos activos à superfície, de cerca de 40% de fêmeas para 60% de machos ao longo de todo o ano. De qualquer forma em todas as espécies a proporção de machos disponíveis para fêmeas susceptíveis é alta.

As posturas nas espécies do grupo “narrow-front” (média 8.000 zoeae após eclosão para indivíduos de largura de carapaça entre 1,8-1,9 cm em *U.vocans*, Salmon, 1984) são menores que nas do grupo “broad-front” pelo que permanecem ocultas, numa “bolsa de incubação”, sob uma “prega abdominal” que as protege de altas temperaturas e baixa humidade facto que permite às fêmeas efectuarem breves excursões alimentares no exterior da galeria durante a incubação (Christy & Salmon, 1984). Em todas as espécies estudadas do grupo “broad-front” (*U.rapax*, Greenspan, 1980; *U.pugillator*, Salmon & Hyatt, 1983; *U.thayeri*, Salmon, 1987) o tamanho da postura é consideravelmente maior (média 10.000 zoeae após eclosão para indivíduos de largura de carapaça entre 1,2-1,3 cm em *U.pugillator*) pelo que a massa de ovos extravasa as margens do abdomen, deixando-os desprotegidos, obrigando à incubação no interior de galerias para evitar flutuações dos parâmetros ambientais que comprometam o seu normal desenvolvimento. Estes factos implicam que, na maioria das espécies deste grupo, as fêmeas permaneçam no interior das galerias durante todo o período de incubação (Christy & Salmon, 1984).

Estas diferentes estratégias não se destinam apenas a maximizar o sucesso reprodutor pela protecção de ovos e embriões em desenvolvimento, mas relacionam-se ainda com o facto de em todas as espécies de caranguejos-violinistas as fêmeas libertarem as larvas em fases precisas do ciclo

lunar (Salmon, Seiple & Morgan, 1986 *in* Paula, 1993). A eclosão completa-se em poucos minutos e todas as larvas da mesma postura são libertadas simultaneamente pelo que todos os ovos dessa postura devem estar sujeitos a influências ambientais semelhantes pois de outra forma os periféricos, expostos a graus de humidade e temperaturas diferentes, eclodiriam em diferentes momentos.

Os estudos efectuados levam a concluir que o comportamento das fêmeas terá, de diversas formas, influência determinante no sucesso reprodutor permitindo também o sincronismo na eclosão das larvas. Em *U. vocans* ("narrow-front") organizam o seu comportamento alimentar alternando breves excursões (1-2 minutos) ao exterior com retornos à galeria (10-20 segundos) (Salmon, 1984) onde têm acesso a água, maior grau de humidade e temperaturas mais frescas (Edney, 1961 *in* Zucker, 1988). A maioria das espécies do grupo "broad-front" permanece nas galerias por todo o período de ovulação não emergindo até à eclosão e libertação das larvas.

Assim as diferentes dimensões das posturas, nos dois grupos de espécies, parecem estar correlacionadas com diferenças no comportamento das fêmeas e requisitos necessários a uma reprodução com sucesso que por seu lado alteram, provavelmente, as opções competitivas disponíveis para os machos.

As fêmeas das espécies "narrow-front" defendem de forma agressiva um território centrado na galeria, onde se alimentam, não requerendo dos machos mais do que esperma. Estes devem competir entre si de forma a obter acasalamentos, desenvolvendo tácticas de busca e encontro com o maior número de fêmeas possível. Fazem-no, visitando fêmeas uma a uma, no decurso de "saídas de corte", centradas na sua galeria, que envolvem buscas em todas as direcções. Com intervalos regulares de alguns dias abandonam as galerias instalando-se em novos territórios e cortejando as fêmeas presentes localmente (Zucker, 1988). Evitam combates prolongados principalmente se são de pequena dimensão, caso em que os evitam completamente. Tipicamente obtém 1-2 acasalamentos em cada duas semanas mas foram observados a copular em rápida sucessão (dois acasalamentos em 15 minutos). As fêmeas aparentemente seleccionam o parceiro com base na sua persistência de corte (Salmon, 1984). Todas estas características apontam para um sistema promíscuo e não dependente de recursos.

O caso das espécie "broad-front" é completamente distinto uma vez que as fêmeas usualmente necessitam de galerias para uma reprodução com sucesso e os machos podem obter acasalamento providenciando esse recurso (Christy, 1980, 1983 *in* Zucker, 1988).

Existem exemplos de espécies de zonas temperadas (*U. pugilator*) em que as fêmeas ocupam, mas não defendem, galerias. Os alimentos são frequentemente escassos, geralmente em consequência da grande densidade populacional, pelo que as fêmeas empreendem excursões de forma a acumular reservas de energia que lhes permitam nova postura, após o que se tornam receptivas e buscam activamente machos em fase reprodutora (i.e. "acenar") bem como um local de acasalamento apropriado (i.e. uma galeria).

A escolha do parceiro parece ser independente da dimensão e idade do macho mas relacionar-se com a localização e estabilidade física da galeria. É fundamental que esta não colapse na fase submersa da maré, especialmente nas primeiras horas após a ovulação enquanto os ovos não aderiram aos pleópodes. A cópula dá-se no interior da galeria, que é selada após a entrada da fêmea, onde os machos permanecem até à ovulação (máximo 24 h). A fêmea é depois encerrada na câmara terminal da galeria e uma nova câmara é escavada antes do retorno do macho à superfície para cortejar. Os machos adquirem e defendem de forma agressiva galerias reprodutoras, nas áreas preferidas pelas fêmeas (Faria, 1995), obtendo assim um ou mais acasalamentos em marés-baixas consecutivas. Os machos incapazes de obter galerias nestas áreas não obtém acasalamentos. O sistema de acasalamento típico dos "broad-front" é poliginico e baseado na aquisição de recursos.

Assim pode afirmar-se que as adaptações comportamentais das espécies de caranguejos-violinistas do grupo "broad-front" apresentam simultaneamente divergências e similaridades com as espécies "narrow-front". As similaridades correlacionam-se com variáveis ecológicas como a

densidade populacional, a abundância de alimento, a proximidade das galerias ou a disponibilidade de cobertura (sombra). As diferenças nos requisitos de acasalamento e incubação das fêmeas, resultantes essencialmente de maiores posturas, podem predispor as espécies "broad-front" para a incubação subterrânea e sistemas de acasalamento baseados na aquisição de recursos (Christy & Salmon, 1984).

Assim parece justificada a diferente distribuição espacial encontrada nos dois sexos, não uniforme e com maior densidade nas zonas ricas em alimentos e mais húmidas nas fêmeas e simultaneamente uma distribuição uniforme ao longo do transepto em machos.

A ausência de correlação entre a distribuição espacial dos machos e das percentagens de água e vasa no sedimento, cujos menores valores na zona superior da plataforma permitem a construção de galerias mais consolidadas diminuindo o risco de colapso e logo preferencialmente escolhidas pelas fêmeas (Wolfrath, 1992), não implica a ausência de preferência da parte dos machos por determinadas áreas como local de construção da galeria. A ausência de uma distribuição espacial não uniforme, mais localizada na zona superior da plataforma vasosa, poderá relacionar-se com uma elevada densidade populacional que obriga os machos de menores dimensões, expulsos das zonas mais favoráveis (i.e. superiores), a procurar zonas menos próprias à construção de galerias com a consequente diminuição no sucesso reprodutor.

Uma forma indirecta de confirmar esta interpretação seria estudar a correlação entre as dimensões dos machos e a zona da plataforma onde se situam os seus territórios (galerias).

O maior número de observações registadas de machos em relação a fêmeas relacionar-se-à principalmente com o facto das fêmeas (em fase reprodutora ou não) efectuarem excursões alimentares para além dos limites da área estudada, enquanto apenas os machos em fase não reprodutora o fazem, e ainda porque uma fracção da população de fêmeas, em fase de incubação, se encontra encerrada em galerias reprodutoras.

Ciclo tidal

Analisando as observações registadas em cada uma das fases da maré verifica-se que o número de indivíduos activos vai diminuindo progressivamente com o decorrer do ciclo tidal em todas as fases da Lua. O mesmo padrão se regista quando se analisa cada um dos sexos separadamente com uma única excepção, nos machos na Lua Nova, em que o número de indivíduos activos à superfície aumenta, embora muito ligeiramente, ao longo da maré.

Esta semelhança na distribuição temporal das observações ao longo do ciclo tidal altera-se no entanto ao constatar-se que o número de machos é ligeiramente superior ao de fêmeas no início da maré mas que a diferença se vai acentuando com o decorrer desta.

Uma vez que os transeptos, delimitados na plataforma de vasa, incluíam uma zona que se estende desde o seu limite superior até áreas próximas do limite inferior (junto à linha de água na maré vazia) durante a maré vazante a linha de água percorre lentamente todo o comprimento dos transeptos (durante cerca de 1h-1h 30m). À medida que a área onde se situavam as suas galerias ficava a descoberto os indivíduos, independentemente do sexo, emergiam e os seus comportamentos foram contabilizados. Com o decorrer da maré a linha de água ultrapassa o limite inferior dos transeptos e as fêmeas activas à superfície têm tendência a concentrarem-se nas zonas mais ricas em alimento e mais húmidas, precisamente junto à linha de água, não sendo assim contabilizadas. Os machos dividem-se em dois grupos distintos, os indivíduos em fase reprodutora mantêm-se junto das "suas" galerias, que defendem, e os indivíduos em fase não reprodutora deslocam-se para as mesmas zonas de alimentação que as fêmeas.

O maior número de observações de machos, registado em todas as fases da maré, relacionar-se-à fundamentalmente com o facto das fêmeas (em fase reprodutora ou não) efectuarem excursões

alimentares para além dos limites da área estudada, enquanto apenas os machos em fase não reprodutora o fazem, e ainda porque uma fracção da população de fêmeas se encontra encerrada em galerias reprodutoras, em fase de incubação (o que poderá explicar a diferença constatada desde o início da maré).

A - Machos

Comportamentos reprodutores

Ao analisar a variação das frequências registadas destes comportamentos ao longo da maré é necessário fazer a distinção entre os que foram observados em número muito reduzido, como “tamborilar” (23 observações) e “cópula à superfície” (15 observações), e os que apresentam frequências elevadas como “acenar 2” (máximo de perto de 15% na Lua Nova) e “acenar 1” (máximo de cerca de 50% no Quarto Crescente).

Em relação à “cópula à superfície” o reduzido número de observações está de acordo com o comportamento descrito para espécies “broad-front” em que os acasalamentos se consomem predominantemente no interior de galerias de machos (Christy & Salmon, 1984).

O mesmo se pode afirmar quanto ao comportamento “tamborilar” visto ser executado principalmente em condições em que os sinais visuais, com funções agonísticas ou de corte, não são eficazes ou seja em marés vazias nocturnas (Faria, 1995) enquanto este estudo decorreu exclusivamente em boas condições de luminosidade. O comportamento é executado por *U.tangeri* ainda noutro contexto que se relaciona com a exploração de galerias por machos em fase de aquisição de território no sentido de verificar se uma galeria está ocupada por outro macho que se encontre no seu interior e logo invisível (Faria, 1995).

Tendo em conta o reduzido número de observações de ambos os comportamentos não parece muito relevante analisar o seu padrão de variação ao longo da maré nas diversas fases da Lua, sendo no entanto de notar a tendência para o aumento da frequência de “tamborilar” com o decorrer da maré (excepto na Lua Nova) enquanto que “cópula à superfície” não apresenta qualquer padrão estável para as quatro fases da Lua.

Quanto às duas formas de “acenar” verifica-se serem comportamentos raros na fase inicial da maré, quase inexistentes, que vão gradualmente aumentando de frequência até atingirem valores elevados na fase final. Em todas as fases da maré o número de indivíduos que executam “acenar 1” é bastante superior aos que executam “acenar 2”. Visto o primeiro comportamento ser uma versão de baixa intensidade, com funções de atracção de fêmeas aos territórios de machos e possivelmente ainda com funções de defesa desse mesmo território (Lourenço, 1994) e o segundo uma versão de alta intensidade, normalmente desempenhado aquando da proximidade de uma fêmea (Hagen, 1962 *in* Wolfrath, 1993), no sentido de a atrair para a galeria, não será estranha a maior frequência de “acenar 1”.

Alimentação

Tendo em conta a acentuada diminuição do número de machos em alimentação com o decorrer da maré pode afirmar-se que se alimentam essencialmente na fase inicial (inclui as duas primeiras horas de registos), facto que se acentua quando se considera que a zona de estudo apenas se encontrava totalmente descoberta entre 1 h - 1 h 30 m após o início dos registos, o que implica que os machos possuidores de galerias na zona intermédia e inferior dos transeptos emergem das galerias ao longo de um período de tempo correspondente.

Duas notas me parecem relevantes mencionar. Foram observadas consistentemente aglomerações compostas por grande número de indivíduos, de ambos os sexos, em alimentação junto à linha de água em todos os dias de observações, logicamente estes indivíduos apenas foram

contabilizados enquanto a linha de água percorria os transeptos. Dos machos contabilizados em alimentação na fase inicial da maré (4 primeiros pontos de amostragem), enquanto a linha de água ia percorrendo o transepto da zona superior até à inferior, verificou-se grande concentração de indivíduos junto a essa linha. A título demonstrativo pode referir-se que dos 125 machos registados em alimentação nos três transeptos no quarto ponto de amostragem do dia 25/06/97 85 (68 %) faziam-no numa faixa de cerca de 0.5 m junto à linha de água enquanto apenas 40 o faziam em toda a superfície restante da área de observação.

Estes factos indiciam pois um período de alimentação relativamente curto (cerca de 1 hora), na fase inicial da maré, que se inicia logo após a galeria do macho se encontrar emersa e em que elevada percentagem dos indivíduos se alimentam. Após este período os machos têm tendência a dedicar-se a outras actividades.

Notou-se ainda que na zona inferior da plataforma vasosa, junto à linha de água, parece existir uma frequência anormalmente alta de machos sem quelipedo hipertrofiado (ou em regeneração) que se dedicam essencialmente a actividade alimentar. Devido à natureza das observações deste trabalho foi impossível contabilizar devidamente este fenómeno mas, a verificar-se, poderia indicar o papel fundamental desta peça na aquisição de um território reprodutor e logo no sucesso reprodutor dos indivíduos.

Comportamentos agonísticos

Os dois comportamentos agonísticos analisados, “ameaça” e “combate”, revelam curiosamente não só um padrão de variação temporal ao longo da maré muito semelhante, com valores mais reduzidos nas fases inicial e final e um pico a meio da maré, mas ainda frequências muito semelhantes.

Considerando que estes comportamentos se relacionam essencialmente com aquisição/defesa de territórios (Faria, 1995) e logo com a posse de galerias, julgo não ser despropositado relacioná-los com o padrão de variação tidal das frequências dos comportamentos reprodutores, que atingem os valores mais elevados no fim da maré. Esta fase intermédia, pós-alimentação, de actividade dos machos será então uma fase de “preparação” para a fase final da maré em que predominam comportamentos reprodutores, em machos, e que pressupõem, em *U.tangeri*, a posse de uma galeria que possibilite o acasalamento.

Locomoção e comportamentos associados

Evidenciam um padrão de variação temporal ao longo da maré semelhante aos anteriores, mas com valores mais elevados no pico a meio da maré (“parado” e “deslocamento” respectivamente cerca de seis e duas vezes superiores). Este pico parece indicar exploração do habitat e estará relacionado, ainda, com a aquisição de território. Após o período relativamente curto de alimentação uma fracção dos machos passará a uma fase de aquisição de galeria, necessária ao acasalamento, o que implica a exploração do habitat, resultando um aumento da frequência dos comportamentos “deslocamento” e “parado”, com consequentes “ameaças” de indivíduos já na posse de um território, que defendem. Em determinadas condições machos em fase de aquisição e de defesa combatem pela posse da galeria.

Estes comportamentos podem também relacionar-se com a exploração do habitat por machos em fase não reprodutora, no sentido de se deslocarem para zonas de maior riqueza alimentar que lhes permita acumular reservas energéticas. Será de esperar no entanto que estas observações influenciem principalmente a frequência do comportamento na fase inicial da maré e não o pico registado a meio do ciclo tidal.

Comportamentos territoriais

Apresentam também picos de frequência na fase intermédia da maré, mais pronunciados em “parado/galeria. A exploração do habitat (“deslocamento”) deverá ser a actividade “típica” de machos sem território neste período da maré, enquanto “parado/galeria” será um dos comportamentos “típicos” de indivíduos na mesma fase da maré mas que possuam e defendam um território.

A actividade de “construção” serve diversas funções que terão de ser analisadas separadamente. Parece incontestável a sua importância no contexto reprodutor, pelo papel que desempenha na atracção de fêmeas à galeria de machos (Hagen, 1962, 1968 *in* Zucker, 1978). Assim sendo um pico desta actividade na fase intermédia da maré, que precede o pico da actividade reprodutora, não será de estranhar. É de referir no entanto o papel desempenhado pela galeria na manutenção do próprio indivíduo, com funções fundamentais na regulação térmica, especialmente em locais expostos ao Sol providenciando sombra (Matthews, 1930 *in* Zucker, 1978), e respiração principalmente em territórios que se localizem na zona superior da plataforma vasosa. Sendo exactamente esta zona a ficar emersa mais cedo na maré vazante e considerando o curto período de alimentação (cerca de 1 h) que se verifica nos machos em fase reprodutora então os indivíduos já na posse de galerias iniciam a sua manutenção imediatamente após se alimentarem. Este facto justificará ser o pico de frequência de “construção”, na fase intermédia da maré, menos acentuado que o de outros comportamentos o que significa que as frequências de observações deste comportamento são já relativamente elevadas na fase inicial da maré.

Quanto a “calcar” apresenta um padrão de variação ao longo do ciclo tidal semelhante aos anteriores, não sendo estranho que este comportamento esteja relacionado com o anterior dadas as suas funções. Esta actividade relaciona-se fundamentalmente com a consolidação da entrada da galeria, no sentido de evitar desmoronamentos ou mesmo colapsos (Lourenço, 1994), que a verificarem-se dificultariam não só a manutenção dos machos como não lhes permitiriam acasalar, visto a selecção por parte das fêmeas se efectuar essencialmente pela localização e “qualidade” da galeria (Christy, 1980, 1979 *in* Christy, 1982).

Comportamentos de manutenção

Foram observados em frequências muito reduzidas quando comparadas com outros grupos de comportamentos.

“Tampa” é um comportamento evidenciado fundamentalmente quando os indivíduos cessam a sua actividade à superfície e recolhem à sua galeria e logo foi registado exclusivamente na fase final da maré. Este comportamento permite selar a galeria de forma a não ser inundada na maré-cheia, o que sendo importante para qualquer indivíduo é essencial para fêmeas em fase de acasalamento, especialmente até ao momento em que os ovos aderem firmemente à zona abdominal (Iglésia, Rodrigues & Dezi, 1993; Wolfrath, 1993).

“Agachar” é um comportamento efectuado à superfície que tem por função humidificar as brânquias, no sentido de manter a função respiratória (Faria, 1995; Lourenço, 1994), em indivíduos que não possuem um território (i.e. sem galeria) e que é efectuado sempre que necessário pelo que não será de esperar qualquer padrão específico de distribuição temporal de frequências. O reduzido número de observações deste comportamento pode dever-se a duas ordens de razões, por um lado a zona estudada não inclui locais especialmente ricos em alimentos onde se concentrem indivíduos em alimentação sem território e por outro este comportamento pode ser efectuado em simultâneo com outros, por exemplo “alimentação”, que o mascare.

A “limpeza do corpo” é muito frequentemente efectuada no contexto da construção e manutenção de galerias (Lourenço, 1994) no sentido de libertar o indivíduo de partículas de sedimento que a ele aderiram, sendo assim de esperar um padrão de variação temporal relacionado com “construção”. O reduzido número de observações (27) não revela no entanto qualquer padrão

particular o que pode ser consequência apenas da escassez de registos ou de estes serem influenciados por observações do comportamento noutros contextos (qualquer visita a uma galeria pode ter como consequência a adesão de partículas de sedimento e levar ao desempenho do comportamento).

Tendo em consideração a análise de todos os comportamentos registados bem como da variação na frequência que apresentam ao longo da maré parece possível concluir pela existência de três fases bem distintas de actividade dos machos com o decorrer do ciclo tidal.

Uma primeira fase alimentar. O macho surge à superfície pouco tempo (até 15 m) após a emersão da zona onde se encontra a galeria em que se refugiou durante a maré-cheia e alimenta-se por um período variável de 1 h - 1h 30 m (Wolfrath, 1992). Geralmente a alimentação decorre nas imediações da entrada da galeria da qual o indivíduo emergiu embora por vezes se note concentração de indivíduos junto à linha de água (obs. pess.) que a acompanha no seu trajecto descendente ao longo dos transeptos.

Segue-se uma fase de aquisição/defesa de territórios, por parte de machos em fase reprodutora, em que os indivíduos na posse de galerias permanecem junto à sua abertura e apresentam essencialmente comportamentos territoriais e de manutenção (“parado/galeria”, “calçar” e “construção”) e os machos que buscam território evidenciam fundamentalmente comportamentos locomotores (“deslocamento” e “parado”) explorando assim o habitat. Os deslocamentos destes machos ao longo de territórios já ocupados provocam “ameaças” e a tentativa de conquista de galerias “combates” o que explica o pico de comportamentos agonísticos nesta fase. Os machos em fase não reprodutora efectuem pequenas excursões para zonas ricas em alimento despendendo quase toda a maré em “alimentação” com o objectivo de reconstituírem reservas energéticas que lhes permitam nova fase reprodutora.

Uma vez estabelecidos os territórios os machos passam progressivamente a uma fase em que exibem predominantemente comportamentos associados à reprodução nomeadamente “acenar 1” e “acenar 2”.

Evidentemente que a transição entre estas três fases, quando considerada a população, ou qualquer fracção importante dela, não será abrupta mas progressiva e que as fases apresentarão, em maior ou menor grau, certa sobreposição temporal. Diversos motivos podem contribuir para um desfaseamento, real ou aparente, na sincronização destas fases entre todos os indivíduos. Entre elas podem citar-se diferenças individuais e nas características particulares de micro-habitats da plataforma vasosa (no grau de humidade do sedimento, temperatura, quantidade de matéria orgânica, etc.).

Um factor fundamental a ter em conta é a forma progressiva como as diversas zonas da plataforma vasosa vão emergindo ao longo da maré vazante, o que implica que após a emersão e início de actividade dos indivíduos da parte mais elevada dessa plataforma terá de decorrer mais de uma hora até os indivíduos da zona inferior poderem iniciar a sua actividade. Este facto pode provocar uma transição sequencial entre as três fases que se inicie na zona mais elevada e “desça” progressivamente até à zona inferior.

Existem no entanto outros factores que podem contribuir para que esta falta de sincronização aparente, visto que em tempo real é na verdade uma sincronização, seja atenuada e que a transição entre as três fases descritas se efectue de forma mais abrupta que o previsível. Entre eles podem ser destacados gradientes dos parâmetros físicos, ao longo dos transeptos, especialmente da quantidade de alimento disponível nas imediações das galerias que é mais elevado na zona inferior, o que permitirá um período de alimentação mais curto e maior sincronização. A ponderar ainda será o papel estimulador desempenhado pela observação de determinados comportamentos, como “acenar”, e a sua influência no encurtar de algumas fases.

B - FÊMEAS

Comportamentos reprodutores

O repertório de comportamentos reprodutores das fêmeas de “bocas-de-cavalete” restringe-se a “cópula à superfície”, que apresenta como é evidente uma distribuição temporal ao longo da maré igual ao do mesmo comportamento em machos. Mais uma vez se refere o reduzido número de observações registadas o que concorda com a etologia conhecida para as espécies do grupo “broad-front”.

Alimentação

Verifica-se uma variação das frequências observadas deste comportamento semelhante à dos machos, ou seja diminuição do número de indivíduos que o apresentam com o decorrer da maré, mas constata-se duas diferenças importantes. Por um lado a diminuição do número de fêmeas em alimentação da fase inicial para a intermédia não é tão acentuada e por outro, talvez mais relevante, a percentagem de fêmeas em alimentação é sempre bastante superior à de machos, de tal forma que os valores mais reduzidos, na fase final da maré, são ligeiramente mais elevados (excepto na Lua Nova) que os máximos apresentados pelos machos.

È evidente que existe uma diferença fundamental entre os dois sexos quanto à fase, reprodutora ou não, em que se encontram os indivíduos observáveis à superfície. Uma parte substancial das fêmeas observáveis encontra-se em fase não reprodutora, e logo numa fase de reconstituição de reservas energéticas, que lhes permita nova postura pelo que a actividade predominante é a alimentar. Da fracção da população em fase reprodutora parte significativa não é observável à superfície por se encontrar encerrada em galerias de que apenas emergem no momento de libertação das larvas (período de cerca de duas semanas). Assim as fêmeas sub-dividem-se em três grupos: fêmeas encerradas em galerias e não observáveis à superfície, fêmeas em fase reprodutora que buscam parceiro sexual (principalmente na última fase da maré) e fêmeas em fase não reprodutora que essencialmente se alimentam ao longo de toda a maré. No caso dos machos o panorama é completamente distinto pois quer se encontrem numa ou noutra fase apresentam sempre actividade à superfície e logo são observáveis. Evidentemente que parte da população de fêmeas à superfície estará em fase reprodutora mas incluirá um número reduzido de fêmeas, em relação ao total, tendo em conta a brevidade (algumas horas) (Hagen, 1962 *in* Faria, 1995) desta fase e dependendo também do ciclo lunar a que a reprodução desta espécie está sujeita.

Comportamentos agonísticos

Incluem um repertório comportamental restrito a “combate” que apresenta um número reduzido de observações (46) sem que ressalte um padrão definido de variação temporal ao longo da maré. Atendendo ao tipo de sistema de acasalamento em *U.tangeri* não é de estranhar a baixa frequência deste comportamento visto relacionar-se essencialmente com a aquisição e defesa de território que sendo fundamental para o sucesso reprodutor dos machos não se relaciona, pelo menos de forma directa, com o das fêmeas que utilizam a galeria dos machos para a incubação. Os raros combates entre fêmeas relacionar-se-ão com a defesa de galerias estrategicamente situadas, em zonas ricas em alimentos, ou mais provavelmente com o acesso a galerias em zonas em que a humificação das brânquias possa ser importante e logo zonas mais afastadas da linha de água. Em qualquer caso a importância da posse de uma galeria parece ser reduzida para as fêmeas, em que apenas desempenham funções de refúgio e manutenção na maré-vazia, do que para os machos, que para além das funções referidas têm significado reprodutor fundamental.

Locomoção e comportamentos associados

A frequência de observações deste grupo de comportamentos aumenta da fase inicial da maré para a intermédia, atingindo nesta fase valores bastante elevados (“deslocamento” máximo 48% e mínimo 32%; “parado” máximo 16.3% e mínimo 8.5% consoante a fase da Lua). Esta tendência mantém-se até ao fim da maré ou os valores estabilizam dependendo da fase da Lua.

Este padrão de distribuição temporal justificar-se-á por diversos motivos. Após a passagem da linha de água pelo zona estudada é previsível que as fêmeas em fase não reprodutora se concentrem nas zonas mais ricas em alimento, essencialmente junto à linha de água, e logo não sejam registadas pois esta zona apenas se situa nos transeptos observados durante a vazante e enchente. As fêmeas em fase reprodutora após um período de alimentação, no início da maré, deslocam-se para a zona onde se encontram os territórios dos machos (i.e. as galerias de reprodução), exactamente parte substancial da zona abrangida por este trabalho, em busca de parceiro sexual.

Concluindo, uma fracção importante da população de fêmeas alimenta-se nas zonas mais ricas em alimentos e foi registada na fase inicial da maré, enquanto a linha de água percorre a zona estudada, e após esta passagem concentram-se em áreas não abrangidas pelos transeptos, enquanto as fêmeas em fase reprodutora após um período alimentar, que coincide com o início da maré, se deslocam pela área onde se situam as galerias apresentando comportamentos relacionados com a locomoção.

Comportamentos territoriais

A territorialidade, que se manifesta pela posse de uma galeria, tem nos dois sexos significados e importância muito distintos. Nas fêmeas ela está essencialmente relacionada com a manutenção do próprio indivíduo ao facultar condições que permitem manter alguns dos parâmetros físicos relevantes, principalmente temperatura e humidade, nos limites de tolerância da espécie (Wolfrath, 1992; Montague, 1980), principalmente em zonas expostas ao Sol como é o caso do local estudado. Além destas funções, comuns aos dois sexos, tem papel fundamental na reprodução, pelos motivos já referidos, competindo no entanto aos machos adquirir e defender este recurso.

Assim é natural que não exista um padrão de distribuição temporal vincado nas frequências observadas de “construção” e “calçar” em fêmeas visto estas actividades terem por função a manutenção da galeria e serem desempenhados, uma vez que certamente na maioria dos casos não são actividades “urgentes”, quando o indivíduo possui “tempo disponível”. O aumento do número de indivíduos parados junto à galeria, que se verifica com o decorrer da maré, pode ter significado semelhante e concomitante com a defesa do território que é muito menos frequente em fêmeas.

Comportamentos de manutenção

Parecem assumir, pelo menos em parte, significado semelhante nos dois sexos pelo que a sua importância e frequência ao longo da maré não varia, resultando numa distribuição temporal sem alterações significativas.

Comparação entre comportamentos comuns aos dois sexos

Verifica-se uma redução do número de indivíduos dos dois sexos em alimentação ao longo da maré mas com frequências sempre muito superiores em fêmeas. Parece pois existir uma preponderância da actividade alimentar na primeira fase da maré, por parte de todos os indivíduos activos à superfície, que se vai esbatendo com o decorrer do tempo à medida que outras actividades vão sendo desempenhadas.

Se a redução referida não parece levantar dificuldades de interpretação o mesmo não se passa com a maior proporção verificada de fêmeas em alimentação. O dimorfismo sexual, manifestado pela presença de apenas um quelípode de alimentação funcional em machos, provoca constrangimentos

alimentares que podem ter implicações morfológicas, fisiológicas ou comportamentais com reflexos na velocidade de condução de sedimento à cavidade bucal, na absorção de elementos orgânicos na escolha de locais mais ricos em alimentos e/ou momentos mais propícios à alimentação.

A absorção de nutrientes nos caranguejos-violinistas depende essencialmente da velocidade de condução de sedimento à cavidade bucal e da capacidade de extracção de partículas alimentares do sedimento.

Os machos apresentam apenas pequenas modificações morfológicas nos apêndices alimentares e na velocidade de condução de alimentos à cavidade bucal para compensar a utilização de um único quelípode na alimentação, pelo que as fêmeas se alimentam sensivelmente ao dobro da velocidade. Verifica-se no entanto que a partir de dada concentração de alimentos na cavidade bucal é impossível, para ambos os sexos, aumentar o aporte de nutrientes devido a limitações no processo de extracção de matéria orgânica. Um dos motivos que leva os machos a terem um aporte alimentar superior ao esperado, quando comparado com o das fêmeas, relaciona-se com constrangimentos impostos a estas, relativamente a esse processo, quando existem altas concentrações de matéria orgânica no sedimento, resultando um aporte entre 65%-75% apesar de se alimentarem a metade da velocidade. Assim os machos alimentam-se mais lentamente, extraem mais nutrientes do sedimento e podem aumentar a velocidade de alimentação mantendo altas taxas de extracção pelo que o seu aporte alimentar é reduzido em apenas 30% (Weissburg, 1992).

Perante os dados disponíveis não deixa de ser estranho que consistentemente uma maior proporção de fêmeas se encontrem em alimentação. Esta situação pode no entanto resultar de diferenças comportamentais entre os dois sexos. Por um lado todos os machos activos, em fase reprodutora ou não, são visíveis e logo uma fracção significativa não terá actividade alimentar predominante. Por outro parte substancial das fêmeas em fase reprodutora encontram-se a incubar no interior de galerias não sendo observáveis. Por fim as zonas mais ricas em alimentos na plataforma vasosa estudada situam-se junto à linha de água, fora da área de observação, podendo os machos em alimentação "expulsar" parte das fêmeas (Weissburg, 1992) desta área que terão de se deslocar para locais mais pobres do ponto de vista alimentar, na área de observação.

Quanto aos comportamentos "deslocamento" e "parado" é de notar que, com o decorrer da maré, a população de fêmeas tem também tendência a apresentar uma distribuição espacial diferente. Assim a fracção de fêmeas em fase reprodutora à superfície, após um curto período de alimentação no início da maré, tenderá a manifestar estes comportamentos, no sentido de seleccionar um macho para acasalar, percorrendo a zona de galerias reprodutoras e sendo detectadas com maior frequência neste estudo. As fêmeas em fase não reprodutora manterão a actividade alimentar por períodos mais longos concentrando-se em zonas específicas, muitas vezes situadas junto à linha de água, sendo registadas com menor frequência. Estes factos justificarão não só o aumento das frequências destes comportamentos ao longo da maré, em fêmeas, como ainda as frequências muito mais elevadas que apresentam quando comparadas com as frequências em machos.

Apesar dos comportamentos territoriais ("construção" e "parado/galeria") apresentarem frequências da mesma ordem de grandeza, embora com distribuições temporais diferentes ao longo da maré nos dois sexos, parecem ter significados eco-etológicos diversos. Enquanto nos machos apresentam picos de frequência bem marcados a meio da maré nas fêmeas verifica-se uma tendência para o aumento da frequência com o decorrer desta ou então não apresentam um padrão definido. As diferenças nos padrões de distribuição temporal parecem resultar do diferente significado funcional do território (i.e. galeria) para cada um dos sexos. Nos machos a posse de uma galeria é fundamental para o seu sucesso reprodutor e tem de ser assegurada antes da exibição de comportamentos reprodutores, logo a meio da maré visto o início ser dedicado à alimentação. Não é ainda de desprezar o papel desempenhado pelas "bolas" de vaza na defesa das galerias (Christy, 1982). Para as fêmeas a posse de galerias relaciona-se fundamentalmente com a manutenção pelo que, após uma fase alimentar coincidente com o início da maré, podem "cuidar" das galerias sem os

constrangimentos temporais impostos aos machos e que conduzirão a um pico de frequências destes comportamentos na fase intermédia da maré.

Na mesma linha de raciocínio se podem analisar tanto a frequência como a distribuição temporal de comportamentos agonísticos (“combate”) comuns aos dois sexos. Neste caso a frequência muito mais elevada em machos, que faz transparecer a maior importância para eles da posse de uma galeria, centrada essencialmente na fase intermédia da maré e reflectindo a necessidade da posse de um território antes de iniciarem a corte leva a que seja esta a fase de aquisição e logo de defesa de territórios. Nas fêmeas a distribuição temporal do comportamento não obedece a um padrão específico provavelmente porque a principal função da galeria, manutenção do indivíduo, não se centra num dado período de tempo mas distribui-se igualmente ao longo da maré.

Ciclo Lunar

Diversas espécies de invertebrados da zona intertidal exibem ciclos lunares ou semi-lunares de emissão larvar (Klaspow, 1976; Newman, 1975 *in* Zucker, 1988). Entre elas incluem-se várias espécies de caranguejos-violinistas (Christy, 1978 *in* Zucker, 1988; Crane, 1958) frequentemente com ritmos de actividade reprodutora centrados na Lua Cheia e Lua Nova (Hagen, 1970 em *U.m.terpsicores* *in* Zucker, 1976) ou com actividades reprodutoras prevalecentes nas semanas após cada um dos Quartos Crescente e Minguante (Christy, 1978 em *U.pugilator*). Alguns estudos sugerem que as actividades de corte apresentam também ritmos semi-mensais em espécies tropicais (Crane, 1958; Zucker, 1976).

Os dados disponíveis referem que as fêmeas de algumas espécies estão especialmente receptivas em períodos centrados na Lua Cheia (Zucker, 1973 *in* Zucker, 1988) enquanto em outras exibem picos de receptividade semi-lunares (Christy, 1978). No caso de *U.tangeri* os ovários encontram-se mais desenvolvidos perto da Lua Cheia mas exibindo grande variação individual (Hagen, 1962 *in* Zucker, 1978).

Analisando os comportamentos reprodutores mais significativos, essencialmente na fase final da maré onde apresentam frequências mais elevadas, constata-se que a frequência mais elevada de “acelarar 1” (cerca de 0.50) se verifica no Quarto Crescente e que é menor na Lua Cheia. Na Lua Nova e Quarto Minguante a frequência assume valores praticamente idênticos e intermédios entre estes dois extremos. Em relação ao “acelarar 2” a Lua Nova apresenta o máximo de frequência seguida pelo Quarto Crescente e com valores relativamente reduzidos surgem as duas outras fases da Lua.

Adicionando os valores das frequências dos dois comportamentos relacionados com a actividade reprodutora, e a manterem-se estes valores ao longo da época reprodutora de *U.tangeri* na Ria Formosa, verifica-se um pico dessa actividade no Quarto Crescente, com uma fracção considerável da população (quase 60%) de machos exibindo comportamentos de corte no final da maré, a que se segue uma queda abrupta dos valores na Lua Cheia (cerca de 18%) que vão depois subindo gradualmente no Quarto Minguante (cerca de 36%) e Lua Nova (cerca de 48%) (fig. 4.1).

Parece assim verificar-se um ciclo lunar, com um pico centrado no Quarto Crescente, que não é no entanto muito pronunciado visto existir um “patamar”, de actividade de corte, representado pelo período que engloba o Quarto Minguante e Lua Nova (fig. 4.2) em que os machos apresentam valores elevados de actividades relacionadas com a reprodução, na fase final da maré.

Comparando os comportamentos mais significativos dos machos nas fases da Lua em que se constata máximos e mínimos de actividade reprodutora, Quarto Crescente e Lua Cheia respectivamente, verifica-se em relação á alimentação que, no início da maré, as posições estão invertidas ou seja que os machos que mais cortejam no final da maré alimentam-se menos no início, como se a disponibilidade de tempo de machos em fase reprodutora e não reprodutora fosse

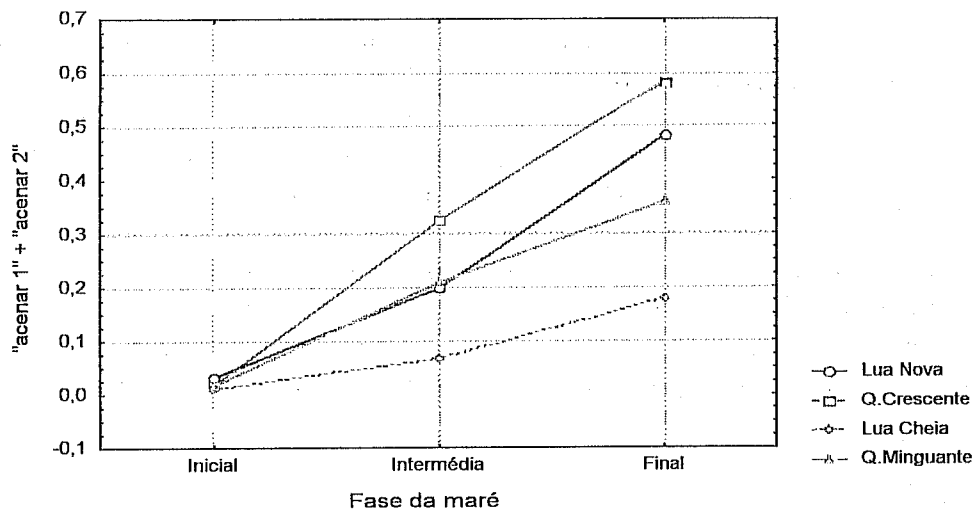


Figura 4.1 - Variação das frequências observadas de "acelar 1" + "acelar 2" ao longo da maré nas quatro fases da Lua ($F(6,10886)=18,17, p<0.001$; Tuckey H.S.D.: F.maré $p<0.001$ em todos os casos; F.Lua $p<0.001$ em todos os casos excepto Lua Nova - Quarto Minguante com $p<0.05$).

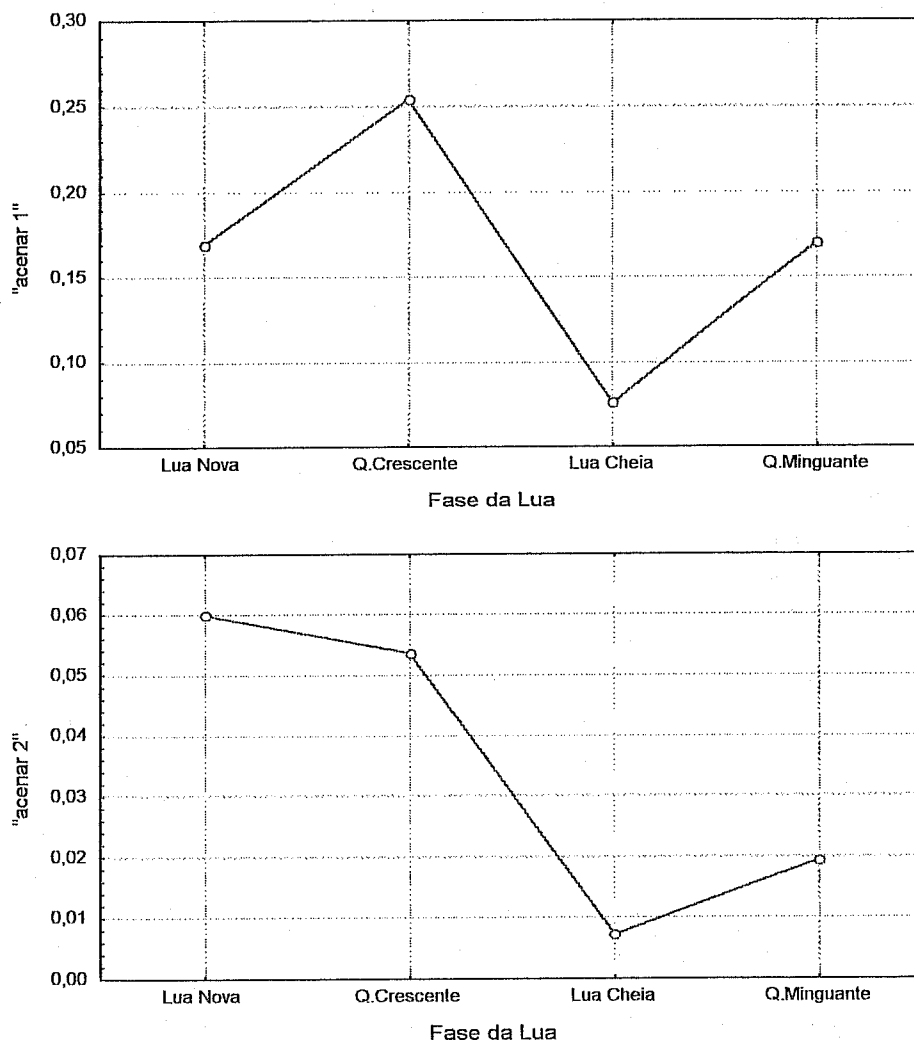


Figura 4.2 - Variação das frequências observadas de "acelar 1" e "acelar 2" nas quatro fases da Lua ("acelar 1" $F(3,1080)=50,20, p<0.001$ Tuckey H.S.D.: existem diferenças significativas entre todas as fases a $p<0.001$ excepto Lua Nova - Q.Minguante $p=0.999$; "acelar 2" $F(3,1088)=22,94, p<0.001$ Tuckey H.S.D. existem diferenças significativas em todos os casos a $p<0.001$ excepto entre Lua Nova - Q.Crescente, $p=0.842$ e Lua Cheia - Q.Minguante, $p=0.354$)

diferente. Verifica-se ainda que na Lua Cheia os machos se “deslocam” e “combatem” menos na fase intermédia da maré e estando estes comportamentos associados à aquisição e defesa de territórios, fundamentais para o acasalamento, estes resultados confirmam o ciclo lunar referido.

Esperar-se-ia que os comportamentos de fêmeas relacionados com a selecção de machos para acasalamentos, principalmente os locomotores (“parado” e “deslocamento”) estivessem positivamente relacionados com o “acenar” em machos o que não se verifica.

São reconhecidos vários factores como possíveis condicionantes da actividade reprodutora das “bocas” actuando isolada ou conjuntamente. Entre eles a disponibilidade de alimento para as larvas, referida como fundamental para caranguejos marinhos de reprodução anual (Booolootian *et al*, 1959 *in* Zucker, 1988), intimamente relacionada com a produção de plâncton que poderá apresentar picos cíclicos que condicionem a libertação dessas larvas e logo o acasalamento e actividade reprodutora. Outra hipótese relaciona-se com o transporte das larvas para o exterior dos estuários ou zonas afins, relevante para inúmeras espécies, entre elas *U.tangeri* (Paula, 1993), e em que essa “exportação” implica a libertação das larvas de forma a coincidir com as marés mais favoráveis, em princípio as de maior amplitude. Assim sendo a ovulação terá de verificar-se duas semanas antes da libertação das larvas (Feest, 1969 *in* Zucker, 1988) e o acasalamento imediatamente antes da postura (Christy, 1969 *in* Zucker, 1988).

De forma semelhante os diversos “tempos” de corte, acasalamento e subsequente libertação das larvas poderão relacionar-se com a optimização da reentrada dos indivíduos juvenis no estuário, algumas semanas mais tarde. Christy (1978) propôs esta hipótese para explicar as libertações semi-mensais de larvas de *U.pugilator* nos Quartos Crescente e Minguante embora as fêmeas individualmente apresentem ciclos mensais. Através de estudos laboratoriais o autor estimou em três semanas o período de tempo que decorre entre a saída do estuário das larvas e o momento em que os juvenis se encontram em fase de se estabelecer nas plataformas da zona intertidal, pelo que a sua reentrada coincidiu com as marés de maior amplitude. Por fim outros autores apontam como pré-requisitos para a reprodução factores relacionados com os adultos, especialmente a alimentação. Em locais expostos, sem sombra, e em que as temperaturas sejam elevadas, nomeadamente quando o momento da maré baixa coincide com o período de mais elevadas temperaturas (fim da manhã/início da tarde) o sedimento pode “secar” excessivamente impedindo uma alimentação eficiente que conduziria a um maior dispêndio de tempo nesta actividade, com prejuízo de outras (Zucker, 1976).

Verifica-se que no período englobado neste estudo a amplitude das marés foi máxima na Lua Cheia (3.2 m), quando a frequência dos comportamentos reprodutores apresentava valores mínimos e que foi mínima no Quarto Crescente (1.4 m), quando a frequência dos mesmos comportamentos apresentou valores máximos. Na Lua Nova (2.4 m) e Quarto Minguante (2.1 m) os valores de amplitude são intermédios. Aceitando uma correlação entre a frequência destes comportamentos e o número de acasalamentos verificar-se-ia um pico na libertação de larvas 14-15 dias após que coincidiria assim com o Quarto Minguante que apresenta valores de amplitude de maré intermédios. Mais ainda aos acasalamentos verificados no Quarto Minguante, ainda em número considerável tendo em conta a frequência dos comportamentos reprodutores, corresponderia a libertação de larvas no Quarto Crescente exactamente nas marés de menor amplitude e a um mínimo de frequência destes comportamentos na Lua Cheia iria corresponder também um mínimo na libertação de larvas na Lua Nova que apresenta amplitudes de maré superiores, embora não muito pronunciadas, ao Quarto Minguante. Estes factos, aliados a uma certa dispersão temporal na libertação de larvas ao longo do ciclo lunar, parecem apontar para que condicionalismos na “exportação” de larvas não são, nesta zona, determinantes na actividade reprodutora das “bocas-de-cavar-terra”.

Os pré-requisitos relacionados com as necessidades dos caranguejos adultos parecem também não fornecer explicações credíveis para a distribuição temporal ao longo do ciclo lunar da actividade reprodutora. Toda a área de estudo se encontrava coberta pela maré cheia, independentemente da sua amplitude, durante o período de observações e a exposição ao Sol foi semelhante em todas as

fases da Lua visto na plataforma não existir qualquer tipo de sombra e em todos os dias o céu se encontrar descoberto. As variações de temperatura, referidas por Zucker (1978) como possivelmente relacionadas com uma alimentação mais ou menos eficiente, parecem também não ser uma explicação credível visto neste caso se situarem sempre dentro dos limites de tolerância descritos para a espécie e que variam entre 18° C (Wolfrath, 1993) e 39°-42° C (Klaassen & Ens, 1993) consoante o grau de humidade. Mais ainda a existir qualquer interferência negativa deste parâmetro físico na actividade reprodutora teria necessariamente de se manifestar mais fortemente no Quarto Minguante, em que as temperaturas são mais elevadas, o que não se verifica (fig. 4.3).

Fase da Lua	Temperatura mínima	Temperatura máxima
Lua Nova	21.5	35.0
Q. Crescente	29.0	34.5
Lua Cheia	19.5	34.0
Q. Minguante	28.0	37.0

Figura 4.3 - Temperaturas mínimas e máximas (em graus centígrados) ao nível do sedimento em cada um dos períodos de três dias de observações correspondentes às quatro fases da Lua.

O sincronismo das actividades reprodutoras com as marés vazias coincidentes com o fim da manhã sugerida por alguns autores também não se aplica ao estudo em causa visto que a fase final da maré no Quarto Crescente, fase lunar em que se observou maior frequência de comportamentos reprodutores, se desenrolou entre as 14 h 06 m (início da fase final da maré do dia 23/06/96) e as 18 h 03 m (término da fase final da maré do dia 25/06/96) nos três dias de observações, ou seja no período da tarde. Mais ainda na Lua Cheia, fase da Lua com menor número de indivíduos em comportamentos de corte, a fase final da maré coincidiu com o período da manhã (início e fim da fase final da maré às 8 h 26 m e 12 h 05 m respectivamente nos dias 30/06/96 e 02/07/96).

Quanto à possibilidade do ritmo das actividades reprodutoras se relacionar com um ritmo de periodicidade semelhante, embora certamente desfasado de cerca de 15 dias, na produtividade do plâncton nas zonas de alimentação das larvas não existem dados disponíveis para a zona estudada que permitam uma avaliação da validade da hipótese.

Por fim a possibilidade, proposta por Christy (1978) das actividades reprodutoras, e logo o acasalamento e libertação de larvas, apresentarem ritmos lunares que se relacionem com a optimização do recrutamento de indivíduos juvenis na zona intertidal, que seria maximizada por marés de maior amplitude, ajusta-se razoavelmente aos dados obtidos. Considerando os intervalos de tempo já mencionados de 14-15 dias do acasalamento até à eclosão dos ovos/libertação das larvas e de aproximadamente três semanas para o retorno dos juvenis obtem-se um total que ronda as cinco semanas. Se a um pico nos comportamentos reprodutores corresponder um pico nos acasalamentos verificamos que cinco semanas após se dará o retorno da maior quantidade de juvenis à zona intertidal com maior probabilidade de instalação e sobrevivência. O pico de cortejamento em machos verificou-se no Quarto Crescente implicando que o retorno das larvas correspondentes se realizará exactamente no período de Lua Cheia, após cinco semanas, que apresenta as marés de maior amplitude do ciclo lunar. No entanto seguindo este modelo o mínimo da frequência de comportamentos reprodutores deveria observar-se na Lua Nova visto implicar um retorno dos juvenis à zona intertidal no decorrer do Quarto Crescente, fase da Lua em que a maré apresenta menor amplitude, o que não se verifica.

As espécies litorais e supra-litorais apresentam consistentemente emissão larvar entre o crepúsculo e o meio da noite, em situação de preia-mar, frequentemente com periodicidade semi-

lunar (*U.pugilator*, *U.minax* e *U.pugnax*, Christy, 1982; Decoursey, 1979 in Paula, 1993). Este momento de emissão larvar terá valor adaptativo fundamental em zonas estuarinas (Christy, 1986) embora Paula (1989) demonstre que o período crepuscular prevalece sobre o ciclo semi-lunar de amplitude de maré.

Assim embora o momento de colocação inicial das larvas possa ser importante para a sua dispersão efectiva e evitamento de massas de água de carácter desfavorável (i.e. para a sua sobrevivência) não foi demonstrado que a amplitude da maré possa afectar significativamente tanto a sobrevivência como o recrutamento das fases larvares tendo provavelmente as diferenças entre estuários e a amplitude local das marés maior influência (Paula, 1993).

Não se contesta que a emissão larvar nocturna, sincronizada e em situação de maré cheia, apresenta vantagens, entre elas e respectivamente, diminuição da predação visual sobre fêmeas e larvas recém eclodidas, efeito de saturação sobre predadores e agregação larvar que aumenta a sua sobrevivência até pela separação de larvas de diferentes idades evitando canibalismo e que as larvas atinjam partes superiores do estuário e logo combinações letais de temperatura e salinidade que diminuem a sua sobrevivência (Paula, 1993).

No Rio Mira *U.tangeri* apresenta períodos de ocorrência larvar curtos e bem definidos, dentro de estreitos limites de temperatura, aumentando a probabilidade de sobrevivência larvar. O período de reprodução é curto, provavelmente com uma única postura por fêmea. A espécie requer condições de alta salinidade e temperatura para se reproduzir sugerindo a “exportação” larvar, não retendo a série larvar no interior do estuário. As máximas densidades larvares foram observadas na segunda metade da maré vazante (Paula, 1993).

Se a manutenção da série larvar em massas de água favoráveis ao seu desenvolvimento é determinante para a sua sobrevivência, o que em *U.tangeri* implica a “exportação” larvar, não menos determinantes são as migrações de recrutamento que em Braquíuros se verificam nos estados megalopa (Christy, 1982), muitas vezes com periodicidade circa-mareal (Paula, 1993) e controladas principalmente pelas correntes enchentes pós-crepusculares (Little & Epifanio, 1991 in Paula, 1993).

Se é verdade que a distribuição larvar depende especialmente do momento de emissão e da sua relação com fenómenos cíclicos ambientais, que definem a massa de água em que as larvas se dispersam, a amplitude da maré parece não ser fundamental à “exportação”.

Verifica-se ainda que o estado megalopa não surge necessariamente nos períodos que maximizam o recrutamento mas, visto a sua duração ser superior em metade do ciclo lunar este estado terá sempre hipótese de aproveitar as marés mais favoráveis que maximizem o recrutamento.

Observações referidas por Zucker (1978), especialmente em *U.latimans*, suportam a hipótese de a corte estar sintonizada de forma a permitir a libertação e recrutamentos óptimos das larvas. Se a sincronização das actividades reprodutoras não se relacionar exclusivamente com um factor mas com dois (ou mais) poderão existir diversas combinações destes que optimizem, de igual forma, a sobrevivência dos juvenis “atenuando” eventuais picos de actividade.

É ainda possível que o período de tempo entre a fertilização dos ovos e o recrutamento dos juvenis não seja fixo, devido a diferenças nas condições na plataforma vasosa onde se desenrola o desenvolvimento embrionário e sobretudo a variações nas condições de alimentação e temperatura da água (Paula, 1993) durante o desenvolvimento larvar. Se assim for, e se os progenitores tiverem a capacidade de avaliar essas condições, uma aparente ausência de sincronização no acasalamento (i.e. nos comportamentos reprodutores) pode no entanto corresponder a uma maior sincronização do recrutamento de juvenis com as condições que a maximizam ou seja com as marés de maior amplitude.

Mais ainda, se a variação entre os diferentes locais (“estuários”) é ampla e se os objectivos de sincronização são os mesmos, seja a emissão ou recrutamento larvar, a forma de os atingir pode ser diferente. É de notar que no local estudado não existe o risco de larvas recém eclodidas “subirem”

no estuário com a consequente diminuição na sua sobrevivência e que a Ria Formosa pela sua dimensão e correntes pode tornar improvável que diferentes estados larvares se encontrem.

Por todos estes motivos é possível que a sincronização na emissão larvar seja de menor importância nesta zona e que a sincronização no recrutamento tenha maior peso, este no entanto pode ser atingido, dada a duração do estado megalopa, sem grande sincronização de emissão larvar.

Organização temporal dos comportamentos

A distância de ligação entre comportamentos reflecte semelhanças, e logo diferenças, no padrão de variação temporal das suas frequências de observação ao longo da maré, ou seja, é uma medida do grau de interligação entre eles. Se essa interligação é mais acentuada, com uma consequente menor distância de ligação entre eles, pode ser interpretada na perspectiva de funcionarem como um “agregado de comportamentos”, em que as variações nas frequências observadas de um deles estão correlacionadas positivamente com alteração(ões) de outro(s), que permite aos indivíduos atingir dado “objectivo”.

Considerando que ao longo de um ciclo tidal cada indivíduo segue uma sequência relativamente rígida de actividades (Wolfrath, 1993) não será de estranhar que sejam evidenciadas por este tipo de análise alguns “agregados comportamentais”, que não só reflectam essa sequência de actividades como se relacionem com as diferentes fases da maré, visto constatarem-se actividades predominantes em cada uma delas.

Pela análise de componentes principais foram, para ambos os sexos, extraídos três factores, que se relacionam de forma mais estreita com alguns comportamentos pelo que podem ser interpretados de forma semelhante.

Assim, em machos, constata-se não só a extracção de três factores como podem considerar-se três grandes grupos de associações de comportamentos relacionados respectivamente com:

- Actividade alimentar - o “agregado de comportamentos” inclui apenas “alimentação” (fig. 4.4 e 4.5), que se observa com frequência muito mais elevada na fase inicial da maré, e que não se relaciona especialmente com qualquer dos outros comportamentos registados. De igual forma o factor dois relaciona-se exclusivamente com alimentação. Estes factos podem significar que na fase em que predomina a actividade alimentar os machos não se deixam perturbar facilmente de forma a desviar a sua atenção para outra actividade.

Assim sendo a alimentação na fase inicial da maré será certamente uma actividade de fundamental importância mesmo para indivíduos em fase reprodutora.

- Actividade reprodutora - inclui os dois comportamentos de corte registados (“acelar 1” e “acelar 2”) que não demonstram qualquer ligação íntima com quaisquer outros (fig. 4.4 e 4.5). Da mesma forma estes comportamentos relacionam-se com o factor um.

Os comportamentos são executados, com a função de atracção de fêmeas que permita o acasalamento, principalmente na fase final da maré e parece existir uma relação inversa entre eles e todos os outros, ou seja um aumento na frequência de um deles correlaciona-se com um aumento na frequência do outro mas diminui a frequência de quaisquer outros comportamentos não relacionados com a reprodução.

- Aquisição/defesa de território - inclui comportamentos territoriais (“parado/galeria” e “construção”), agonísticos (“combate” e “ameaça”) e locomotores (“deslocamento” e “parado”). Este “agregado comportamental” pode dividir-se em duas sub-unidades relacionadas respectivamente com a aquisição de território, que inclui “ameaça” e “deslocamento”, e com a sua defesa, que engloba “construção” e “combate”. Este panorama parece ser confirmado pela relação (positiva) apresentada por “ameaça” e “deslocamento” com o factor três por um lado e de “combate”, “parado” e “parado/galeria” (negativa) com o factor dois (fig. 4.4 e 4.5).

Sendo a aquisição e manutenção de um território crucial para o sucesso reprodutor de machos de espécies “broad-front” ela deve preceder a fase reprodutora, que envolve a corte e acasalamento, e conseqüentemente os comportamentos constituintes deste “agregado comportamental” surgem com maior frequência na fase intermédia da maré, após uma fase de alimentação e antes de se iniciarem as actividades reprodutoras.

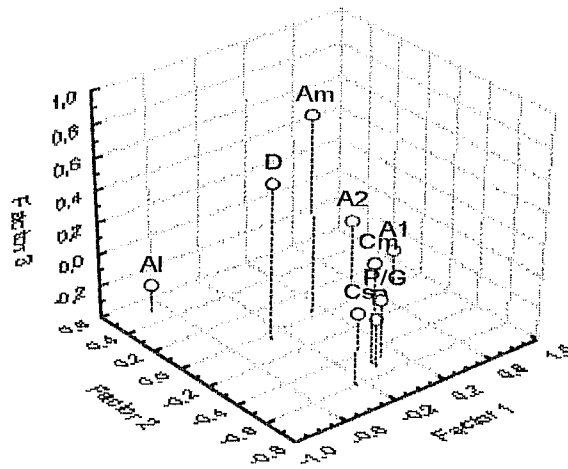


Figura 4.4 - Representação gráfica, segundo três factores, de nove comportamentos em machos: Al - “alimentação”, A1 - “acenar 1”, A2 - “acenar 2”, Am - “ameaça”, Cm - “combate”, Cs - “Construção”, D - “deslocamento”, P - “parado” e P/G - “parado/galeria. Eixos ortogonais; factores extraídos na ACP.

As sub-unidades de aquisição e defesa de território não poderão deixar de se sobrepor temporalmente, quando se estuda um número apreciável de indivíduos, por duas ordens de razões. Por um lado pela própria forma como foram analisadas, pois cada uma delas inclui comportamentos que apenas se podem efectivar entre indivíduos que estejam nas duas diferentes fases referidas (“ameaça” e “combate”), ou seja enquanto alguns indivíduos sem território o tentam adquirir a outros já em fase territorial que tentam impedi-lo. Por outro lado, e tendo em conta que a actividade à superfície se inicia mais cedo na zona superior da plataforma, não deixará de existir um desfaseamento, aliás sequencial, entre os habitantes da plataforma estudada. Evidentemente que nem uma nem outra destas razões inibe a existência de variações individuais, intrínsecas ou extrínsecas, na duração destas fases que potenciem ou reduzam as sobreposições referidas.

Os comportamentos locomotores e associados (“parado” e “parado/galeria”), componentes deste grupo, relacionam-se de forma mais íntima com a defesa do território do que com a sua aquisição. Se quanto a “parado/galeria”, visto constituir-se como uma manifestação de territorialidade, tal facto não causa estranheza, quanto a “parado” esta ligação deverá ser interpretada da mesma forma visto ser observado frequentemente, em zonas propícias à construção de galerias, estando o caranguejo imóvel na proximidade da entrada de galerias e portanto com significado semelhante.

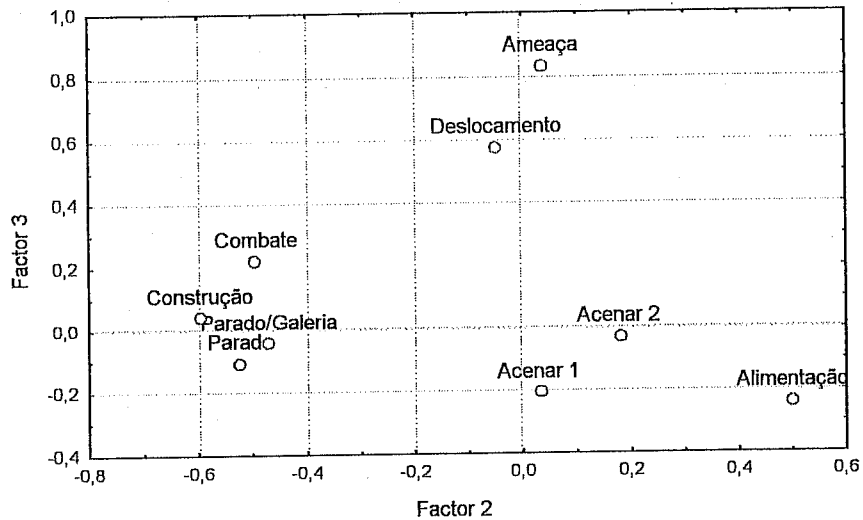


Figura 4.5 - Representação gráfica, segundo dois factores, de nove comportamentos em machos. Eixos ortogonais; factores extraídos na ACP

No caso das fêmeas as três grandes associações de comportamentos também se encontram presentes embora, por vezes de forma “dissimulada”, o que se relaciona fundamentalmente com o tipo de sistema de acasalamento, com aquisição de recursos, típico de espécies “broad-front”.

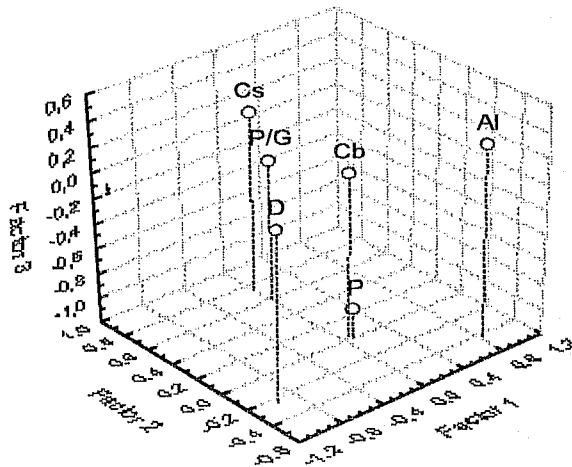


Figura 4.6 - Representação gráfica, segundo três factores, de seis comportamentos em fêmeas: Al - “alimentação”, Cb - “combate”, Cs - “Construção”, D - “deslocamento”, P - “parado” e P/G - “parado/galeria. Eixos ortogonais; factores extraídos na ACP.

No caso da actividade alimentar as semelhanças com o panorama descrito para machos é evidente (fig. 4.6 e 4.7) verificando-se a sua relação com o factor um.

Do grupo de comportamentos relacionados com a aquisição/defesa de território em machos está excluído o “deslocamento” que neles se relacionava estreitamente com “ameaça”, o que foi interpretado como reflectindo tentativas de aquisição de território. Não é possível, em fêmeas, dividir esta associação comportamental e verifica-se que os comportamentos mais intimamente relacionados reflectem defesa do território (“construção” que pressupõe posse e “combate”) que

se posicionam a pequena distância de ligação de “parado/galeria”, mais um comportamento territorial. “Parado” não se relaciona de forma tão íntima com este grupo como em machos (fig. 4.6 e 4.7).

Pela análise de componentes principais verifica-se que o factor dois se relaciona com “construção” e “parado/galeria” e o factor três com “parado”.

Por fim “deslocamento” (fig. 4.6 e 4.7), que se relaciona negativamente com o factor um, parece assumir um significado completamente distinto em fêmeas e machos. Em *U.tangeri* estes têm de assegurar a posse de uma galeria de forma a atraírem fêmeas e obterem acasalamentos, as fêmeas deslocam-se às zonas territoriais da plataforma vasosa e seleccionam um macho com que acasalam. A própria variação temporal do comportamento, aumento da sua frequência na fase final (reprodutora) da maré, confirma a função reprodutora do “deslocamento” em fêmeas.

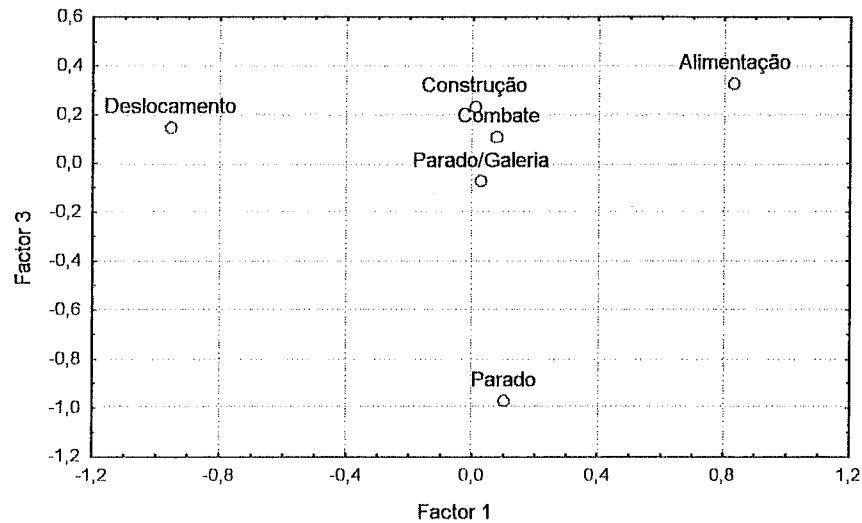


Figura 4.7 - Representação gráfica, segundo dois factores, de seis comportamentos em fêmeas. Eixos ortogonais; factores extraídos na ACP.

A territorialidade em fêmeas é não só muito menos vincada, basta atender às diferenças nas frequências dos comportamentos com ela relacionadas nos dois sexos, como tem diferente significado pois desempenha essencialmente funções de manutenção do indivíduo, visto que a posse da galeria providencia refúgio, temperaturas menos elevadas e maior grau de humidade enquanto nos machos, além destas funções e sobrepondo-se a elas, são um recurso fundamental ao sucesso reprodutor.

Assim os três factores extraídos e os três “agregados comportamentais”, que se detectam em ambos os sexos, relacionam-se com alimentação, aquisição/defesa de territórios e reprodução mas manifestam-se de formas e por comportamentos distintos. A relação, possível de efectuar pelo estudo da variação temporal das frequências dos comportamentos ao longo do ciclo tidal, de cada um destes três agregados e factores com as três fases da maré parece também inquestionável.

Concluindo pode afirmar-se que todos os indivíduos da população têm determinados “objectivos” a atingir em cada ciclo tidal. Quando em fase reprodutora eles relacionam-se basicamente com a manutenção e constituição de reservas energéticas (alimentação), semelhante em ambos os sexos, e com a reprodução que apresenta diferenças entre eles. Nos machos a reprodução inclui uma fase de aquisição e defesa de um recurso fundamental, a galeria, e nos dois sexos o acesso a um parceiro sexual. Esta última fase manifesta-se diferencialmente nos dois sexos e é representada nos machos por comportamentos de corte, que atraem as fêmeas, e nestas por deslocamentos que lhes permitam avaliar a “qualidade” dos machos e logo seleccionar o parceiro.

Estas três fases, alimentar, territorial e reprodutora surgem sequencialmente com o decorrer da maré segundo uma ordem precisa correspondendo respectivamente às fases inicial, intermédia e final. Existirão “agregados de comportamentos”, incluindo um ou mais comportamentos, que permitem atingir os “objectivos” de cada uma das fases e estarão assim correlacionados. Na primeira fase o agregado inclui apenas “alimentação”, na segunda comportamentos locomotores e associados e agonísticos, que permitem a busca, aquisição e defesa de território, e na terceira comportamentos de corte em machos e “deslocamento” em fêmeas.

Embora considere que o agrupamento de comportamentos, segundo os parâmetros utilizados, e a sua correspondência com as três fases da maré pré-definidas, avaliada pelas diferenças das frequências desses comportamentos em cada uma delas, é sólida alguns factores poderão perturbar no entanto uma correspondência perfeita. Assim a variação individual terá certamente algum peso, não na sequência das fases e comportamentos a ela associados mas na sua duração. Não é possível ainda ignorar o facto da emersão da área estudada, desde a zona superior à inferior, ser sequencial e corresponder a um período de tempo apreciável (cerca de 1 h a 1h e 30m) e logo que a actividade dos indivíduos está também sequencialmente desfasada por períodos de tempo correspondentes que serão apreciáveis quando se consideram os limites superior e inferior da área estudada.

Uma correlação mais estreita entre comportamentos pode ainda estar alterada pelo facto do mesmo comportamento “servir” dois “agregados de comportamentos”. Por fim a sequência comportamental apresentada refere-se a indivíduos, dos dois sexos, em fase reprodutora pelo que os indivíduos que não se encontrem nesta fase podem manifestar comportamentos diferentes ou o mesmo comportamento com significado distinto desvirtuando assim as correlações estabelecidas. Embora uma fracção não negligenciável da população possa encontrar-se em fase não reprodutora, os dados recolhidos e analisados não deverão ser influenciados significativamente por ela, visto os indivíduos nesta fase apresentarem também no início da maré actividade alimentar e com o decorrer dela se deslocarem para locais mais ricos em alimento (Faria, 1995), que no caso da plataforma vasosa estudada se situam junto à linha de água e logo fora da zona de observações durante a maior parte da duração do ciclo tidal.

Impacto da predação e actividade humana

Apenas dois episódios de predação foram registados ao longo de todo o período de estudo, ambos envolvendo a ratazana-cinzenta (*Rattus norvegicus*). Assim a pressão exercida pelos predadores parece não ter papel fundamental na distribuição espacial dos indivíduos, no sentido referido por Klaassens & Ens (1993), em que machos de maiores dimensões teriam tendência a possuir galerias nas zonas superiores da plataforma vasosa, logo mais profundas, de forma a evitar predação por parte de aves de bico comprido. Da mesma forma os comportamentos mais conspícuos, como cortejamento, não deverão ter custos elevados relacionados com a predação.

O impacto humano na distribuição espacial das “bocas-de-cavar-terra” pode ser importante considerando que foram detectados cerca de 40% do total de machos sem a pinça hipertrofiada, ou com ela em diversos estados de regeneração, e tendo em conta o papel desempenhado por ela em contextos agonísticos (“ameaça”, “combate” e “tamborilar”) e reprodutores (“acenar 1” e “acenar 2”).

A impossibilidade destes indivíduos desempenharem convenientemente estes comportamentos deverá excluí-los da eficaz aquisição/defesa de territórios, e logo da posse de um recurso reprodutor fundamental nas espécies “broad-front,” bem como de comportamentos com função de atracção de fêmeas. Assim uma fracção importante da população activa encontra-se afastada, em maior ou menor grau, da actividade reprodutora sendo ainda possível que a “pesca” praticada recaia principalmente sobre machos de maior dimensão.

Os dados em questão foram recolhidos, em todas as fases da Lua, entre os pontos de amostragem 6 e 7 ou seja sensivelmente a meio da fase intermédia da maré, que corresponderá a uma fase de defesa/aquisição de território. Assim sendo a distribuição espacial detectada, relativamente uniforme, corresponderá a uma tentativa de aquisição de território, provavelmente com reduzida taxa de sucesso, ao longo de toda a zona incluída nos transeptos por parte de machos em deslocamento. A ser verdadeira esta conclusão essa tentativa de aquisição não se verifica de forma eficaz e uma porção considerável destes machos na impossibilidade de posse/defesa de galerias fica excluída de actividades reprodutoras “típicas” da espécie.

A comparação com dados recolhidos noutras fases da maré, principalmente com a fase final, seria de interesse pois permitiria avaliar a capacidade de aquisição/defesa de territórios por parte destes indivíduos. A ser reduzida, ou mesmo nula, esta capacidade o que parece provável, estes machos seriam excluídos da população reprodutora efectiva sendo de esperar uma queda acentuada de observações destes indivíduos na zona territorial na fase final da maré, o que reflectiria condicionamentos importantes na distribuição espacial de machos.

Mesmo no caso de uma eventual capacidade de conquista e defesa de um recurso fundamental para a reprodução, como é a galeria nesta espécie, a impossibilidade de efectuar de forma conveniente os comportamentos de corte com a consequente diminuição da capacidade de atracção/estimulação das fêmeas não pode deixar de ter influência na escolha de parceiros de acasalamento por parte destas.

No decorrer do estudo foram observadas situações de “combate” e caranguejos efectuando os movimentos típicos dos dois tipos de “acessar” envolvendo indivíduos sem quelípede hipertrofiado ou em regeneração, no entanto tiveram carácter esporádico e frequência muito reduzida quando comparadas com a percentagem registada destes indivíduos, o que parece confirmar a sua incapacidade de aquisição/defesa de território.

Faria (1995) refere actividade à superfície em marés vazias nocturnas incluindo cortejamento, com utilização de “tamborilar”, e maior proporção de “cópulas à superfície” quando comparada com marés diurnas. A acção humana reduz significativamente o número de machos com pinças hipertrofiadas normais o que pode conduzir a uma forma não ritual de acasalamento. Verificar-se-á então uma estratégia do tipo “residentes e satélites” (Krebs & Davies, 1981) em que machos de menores dimensões e principalmente com pinças em regeneração assegurem acasalamento e reprodução com menores custos, mas também certamente com menor sucesso, visto as galerias das fêmeas, pelas suas características estruturais e de localização, diminuírem o sucesso reprodutor. Esta situação será mais frequente em marés nocturnas visto que a falta de visibilidade impede a correcta avaliação da qualidade dos machos pelas fêmeas.

Até que ponto a pressão desta actividade humana pode fazer-se sentir na eco-etologia da espécie, com reflexos no sistema de acasalamento e nos comportamentos reprodutores de *U.tangeri* será um tema de grande interesse. Com base neste trabalho, e para a zona estudada, parece não alterar significativamente os comportamentos típicos descritos para a espécie no decorrer das marés vazias diurnas. Tal facto não invalida no entanto que existam consequências mais subtis, como por exemplo alterações importantes na dimensões médias dos machos que acasalam, se esta actividade piscatória se exercer predominantemente sobre machos de maiores dimensões.

Por fim a actividade humana pode ter consequências indirectas nas diversas actividades das “bocas”, e o tempo que a elas dedicam, pela simples passagem frequente de inúmeras pessoas em vastas áreas por elas habitadas que obriga a retiradas para as galerias e logo influencia o tempo disponível dos indivíduos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almaça, C. 1985. Considerações zoogeográficas sobre a fauna ibérica de Brachyura (Decapoda, Crustacea). Arq. Mus. Boc. (A), **3**: 51-68.
- Brotas, V. 1987. Avaliação dos pigmentos fotossintéticos das microalgas epibênticas do Estuário do Tejo. Provas de aptidão científica e capacidade pedagógica. Dep. Biol. Vegetal. Faculdade de Ciências da Univ. Lisboa.
- Christy, J. 1980. The mating system of the sand fiddler crab *Uca pugilator*. Ph.D. thesis, Cornell University, Ithaca, N.Y.
- Christy, J. 1982. Adaptative significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (genus *Uca*): test of na hipótesis. Biol. Bull., **163**: 252-263.
- Christy, J. & Salmon, M. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). Biol. Review, **59**: 483-509.
- Cousteau, J. 1980. O mundo submarino. Publicações Alfa. Lisboa.
- Crane, J. 1957. Basic pattenrs in fiddler crab (Ocypodidae, Genus *Uca*). Zoologica. **42**: 69-82.
- Crane, J. 1958. Aspects of social behavior in the fiddler crabs, with special references to *Uca maracoani* (Latreille). Zoologica, N.Y.Z.S., **43**(10): 113-131.
- Crane, J. 1967. Combat and ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae) with special reference to *Uca rapax* (Smith) Zoologica, N.Y.Z.S., **52** (6): 49-79.
- Crane, J. 1975. Fiddler crab of the world. (Ocypodidae, Genus *Uca*). Princeton University Press, Princeton, N.J., 736 pp.
- Dembowski, J. 1926. Notes on the behavior of the fiddler crab. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, **50**: 179-201.
- Faria, M. 1995. Estudo técnico nº1: Aspectos do comportamento das bocas-de-cavalete *Uca tangeri* EIDOUX (Ocypodidae, Brachyura) no Parque natural da ria Formosa. Ed. Parque Natural da Ria Formosa.
- Fonseca, L. 1989. Estudo da influência da "abertura ao mar" sobre um sistema lagunar costeiro: A lagoa de Santo André. Dissertação de doutoramento. Univ. Lisboa. 355 pp.
- Fuente, F. 1971. A fauna vol. VII 204-206. Publicações Europa-América. Mem-Martins.

- Henriques, P. 1990. Parques e reservas naturais de Portugal. Editorial Verbo, Lisboa.
- Iglesia, H., Rodríguez, E. & Dezi, R. 1993. Burrow plugging in the crab *Uca uruguayensis* and its synchronization with photoperiod and tides. Physiology and behavior, **55**: 913-919.
- Joubin, L. & Robin, A. 1923. Les animaux. Larousse. Paris
- Klaassen, M & Ens, B. 1993. Habitat selection and energetics of the fiddler crab (*Uca tangeri*). Neth. Jour. of sea research, **31**: 495-502.
- Krebs, J. & Davies, N. 1981. An introduction to behavioural ecology (2^o ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Kuhn, A. 1964. Zoologia geral, 2^a ed.. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa.
- Kukenthal, W., Matthes, E. & Renner, M. 1969. Guia de trabalhos práticos de zoologia, 15^o ed. Atlântida editora SARL. Lisboa.
- Lenhinger, A. 1975. Biochemistry (2nd ed.) Worth Publishers Inc. New York. 1104 pp.
- Lourenço, R. 1994. Aspectos eco-etológicos de *Uca tangeri*, (Eydoux /Crustacea: Ocypodidae), no sapal de Cacela Velha (Ria Formosa). Relatório de estágio de licenciatura em recursos Faunísticos e ambiente, D.Z.A. / F.C.U.L.
- Machado, J., Passos, I., Silva, O. & Oliveira, R. 1995. Caracterização do ciclo tidal e de padrões de associação a galerias em *Uca tangeri*. ISPA, mestrado em etologia (94-96). Lisboa.
- Martin, P. & Bateson, P. 1993. Measuring behaviour - An introductory guide. Cambridge University Press. Cambridge, 2nd ed. 222pp.
- Miller, D. 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. Zoologica, **46**: 89-100.
- Montague, C. 1980. A natural history of temperate western Atlantic fiddler crabs with reference to their impact on salt marshes. Contib. Mar. Sci., **23**: 25-55.
- Murai, M. 1992. Courtship activity of wandering and burrow-holding male *Uca arcuata*. Ethology, **92**: 124-134.
- Nobre, A. 1931. Crustáceos Decápodes e Stomatópodes Marinhos de Portugal. Imprensa Portuguesa, pp. 100-102.

- Paula, J. 1985. The first zoeal stages of *Polybius henslowi* (Leach), *Maja squinado* (Herbst), *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) and *Uca tangeri* (Eydoux) (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Arg. Mus. Boc., ser. B, 2 (17): 137-147.
- Paula, J. 1989. Rhythms of larval release of decapod crustaceans in the Mira Estuary, Portugal. Mar. Biol., 100: 309-312.
- Paula, J. 1993. Ecologia da fase larvar e recrutamento de crustáceos decápodes no Estuário do Mira. Tese de doutoramento (FCL).
- Salmon, M. 1987. On the reproductive behavior of the fiddler cra *Uca thayeri*, with comparisons to *U.pugilator* and *U.vocans*: evidence for behavioral convergence. J. Crust. Biol., 7: 25-44.
- Salmon, M. & Hyatt, G. 1983. Spatial and temporal aspects of reproduction in North Carolina fiddler crabs (*Uca pugilator*). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 70: 21-43.
- Salmon, M. & Zucker, N. 1988. Interpreting differences in the reproductive behaviour of fiddler crabs (Genus *Uca*). Behavioral adaptation to intertidal life. G.Chelazzi & M.Yannini (eds.). Plenum Press, NATO ASI Series A, vol. 151.
- Saldanha, L. 1980. Fauna submarina Atlântica - Portugal Continental, Açores e Madeira. Ed. Europa-América, Mem Martins.
- Secretaria de estado do ambiente 1984. Plano de ordenamento do Parque Natural da Ria Formosa. Documento de trabalho.
- Storer et. al, 1977. Elements of zoology, 4ª ed. McGraw-Hill Inc. London.
- Universidade do Algarve 1986. Parque Natural da Ria Formosa: propostas de regulamentação (Documento provisório). Serviços de documentação e informação, Faro.
- Zar, J. 1984. Biostatistical analysis. 2ª ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs. N.Jersey.
- Zucker, N. 1978. Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-building tropical fiddler crabs (Genus *Uca*). Biol.Bull., 155:410-424.
- Weissburg, M. 1992. Functional analysis of fiddler crab foraging: Sex-specific mechanics and constraints in *Uca pugnax* (Smith). J.Exp.Mar.Biol.Ecol., 156: 105-124.
- Wolfrath, B. 1992 a. Burrowing of the fiddler crab *Uca tangeri* in the ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. Mar. Ecol. Prog. Ser., 85: 237-243.
- Wolfrath, B. 1992 b. Field experiments on feeding of european fiddler crab *Uca tangeri*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 90: 39-43.

Wolfrath, B. 1993. Observations on the behaviour of the european fiddler crab *Uca tangeri*.
Mar.Ecol. Prog. Ser. **100**: 111-118.