



Comportamento Predatório *Ex situ* do Caranguejo *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Brachyura) sobre Moluscos Gastrópodes

GIVANILDO XIMENES SANTANA¹, ANTÔNIO ADAUTO FONTELES FILHO¹, LUIS ERNESTO ARRUDA BEZERRA² & HELENA MATTHEWS-CASCON^{1,3}

¹Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Instituto de Ciências do Mar (LABOMAR), Universidade Federal do Ceará, Av. da Abolição, 3207 - Meireles - CEP: 60165-081, Fortaleza, Ceará - Brasil. Email: biogil@gmail.com

²Pós-Graduação em Oceanografia, Departamento de Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Av. da Arquitetura, S/N, Cidade Universitária. 50670-901 Recife, Pernambuco – Brasil.

³Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Fortaleza, Ceará - Brasil 60455-760.

Abstract. Predatory Behaviour *Ex situ* of the Stone Crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Brachyura) on Gastropods in Laboratory. Laboratory experiments were used to study the effect predation of the crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 on gastropods *Stramonita haemastoma* Linnaeus, 1758 *Tegula viridula* Gmelin, 1791 and *Neritina virginea* Linnaeus, 1758. The observed aspects had been of prey preference, handling time, predation techniques, prey critical size and chelal biomechanic analysis of the crabs. The crabs and the clams had been collected in the beach of the Pacheco, located in the city of Caucaia-Ce. *Menippe nodifrons* preferred *Neritina virginea* over both *S. haemastoma* and *Tegula viridula*, and *S. haemastoma* was strongly preferred over *T. viridula*. The males crabs preyed more heavily upon *Neritina virginea* than on both gastropods *Stramonita haemastoma* and *Tegula viridula*, while the females had eaten indistinctly the three gastropods. There were differences in handling times between *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* and *Tegula viridula*. The mean critical size for *Neritina virginea* was significantly smaller than for *Stramonita haemastoma*, which in turn was smaller than for *Tegula viridula*. The claws of the crab *Menippe nodifrons* are well designed for breaking shells. Differences in the morphological and mechanical features of crab claws reflect their function and account for many of the observed differences in prey handling techniques and foraging behaviour.

Key words: Prey preference, Predation, Molluscs

Resumo. Foi realizado experimento em laboratório para observar a predação do caranguejo *Menippe nodifrons* sobre três espécies de moluscos gastrópodes: *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea*. Foram observados a preferência pela presa, tempo de predação e manipulação da presa, tamanho crítico da presa, e análise biomecânica das quelas. Os caranguejos e os moluscos foram coletados na praia do Pacheco, localizada no município de Caucaia-Ce. *Menippe nodifrons* alimentou-se das três espécies de gastrópodes, com uma maior preferência alimentar por *N. virginea* em relação aos outros moluscos oferecidos *S. haemastoma* e *T. viridula*. A predação pelos caranguejos foi maior sobre *S. haemastoma*, do que em *T. viridula*. Os machos predaram mais ativamente *Neritina virginea*, enquanto as fêmeas não tiveram preferência por nenhuma das presas oferecidas, predando-as indistintamente. O tempo de manipulação foi menor para *N. virginea* do que para *S. haemastoma* e *T. viridula*. O tamanho crítico da presa foi menor para *N. virginea*, seguida por *S. haemastoma* e *T. viridula* respectivamente. As quelas são desenhadas para quebrar conchas dos moluscos. O comportamento predatório do caranguejo *Menippe nodifrons* está diretamente relacionado ao nível de especialização de suas quelas, das características morfológicas e vulnerabilidade de suas presas.

Palavras-Chave: Preferência pela presa, Predação, Moluscos

Introdução

Entre as espécies de caranguejos observadas por Vermeij (1977) como importantes predadores de moluscos gastrópodes, destacam-se as pertencentes às famílias Xanthidae, Menippidae e Carpilidae, em especial os dos gêneros *Carpilius* Leach, 1823; *Eriphia* Latreille, 1817; *Ozius* H. Milne Edwards, 1834; *Lydia* Gistel, 1848; *Galene* de Haan, 1833 e *Menippe* de Haan, 1833.

Caranguejos do gênero *Menippe* são considerados excelentes predadores por serem animais de médio a grande porte (Bert 1992) e, principalmente, por possuírem quelas especializadas em quebrar e abrir conchas de muitos moluscos (Lindberg & Marshall 1984).

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

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

Apesar da abundância e relativa facilidade de coleta, trabalhos realizados com a espécie *M. nodifrons* no Brasil são escassos (Castro & Araújo 1978; Oshiro 1999, Fransozo *et al.* 1999), e os aspectos de sua biologia e ecologia são pouco conhecidos, particularmente aqueles relativos à sua dieta e ao seu comportamento predatório (Turra *et*

al. 2005; Madambashi *et al.* 2005). Com isso, esse trabalho teve como objetivo estudar o comportamento predatório do caranguejo *M. nodifrons* em condições de laboratório, sobre três espécies de moluscos gastrópodes: *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1758), *Tegula viridula* (Gmelin, 1791) e *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758), observando sua preferência alimentar, tempo de predação que o caranguejo investe em cada espécie de presa, análise biomecânica das quelas e do tamanho crítico das presas e técnicas de manipulação empregadas.

Materiais e Métodos

Coleta dos caranguejos e moluscos. Os caranguejos e moluscos foram coletados manualmente nos meses de março e julho de 2004, na zona entre-marés da Praia do Pacheco, Município de Caucaia, Ceará (3°44'S, 38°39'W). Caranguejos machos e fêmeas foram capturados aleatoriamente, enquanto no caso dos moluscos, apenas espécimes que não possuíam conchas danificadas foram coletados. Os animais foram acondicionados em recipientes contendo água marinha e levados ao Laboratório de Invertebrados Marinhos do Departamento de Biologia, da Universidade Federal do Ceará. Os caranguejos foram aclimatizados em aquários individuais de 5 litros e os moluscos em aquários de 20 litros, ambos com aeração artificial, contendo água do mar, em temperatura ambiente (37°C) e salinidade de 35.

Todos os animais coletados foram medidos com o auxílio de um paquímetro ($\pm 0,01$ mm de acurácia). No caso dos caranguejos, foram medidos comprimento (do sulco entre os pedúnculos oculares na margem anterior até o final da margem posterior) e largura do cefalotórax (entre as margens ântero-laterais na altura do 3° espinho); além do comprimento (da ponta do própodo ou dedo fixo até a linha de junção entre o carpo) e largura das quelas (porção mais alargada da palma). Já as presas foram mensuradas da seguinte forma: *Stramonita haemastoma* da espira ao canal sifonal anterior; *Tegula viridula* e *Neritina virginea* da espira até o lábio externo.

Experimento de preferência alimentar. Um total de 23 caranguejos, sendo 9 machos e 14 fêmeas, com comprimento do cefalotórax variando de 20-40mm, foram colocados individualmente em um aquário de 5L e deixados por 48h sem alimento. Após esse período foram acrescentadas em cada aquário, as três espécies de presas. Para cada molusco retirado após a predação, era verificado se a concha fora danificada ou se apresentava cicatrizes. Esse experimento teve duração de um

mês. As presas tinham os seguintes intervalos de classes de tamanho: *S. haemastoma* (10-25 mm); *T. viridula* (10-20 mm) e *N. virginea* (10-15 mm).

Para as análises de preferência alimentar por *M. nodifrons*, foi utilizado o pacote estatístico Bioestat 2.0 (Ayres *et al.* 2000), sendo aplicado nesse tratamento o teste χ^2 (qui-quadrado) não-paramétrico para cálculo de proporções. Foram consideradas as seguintes hipóteses para o experimento de preferência alimentar:

H₀: Não existe preferência alimentar da espécie *M. nodifrons* por uma das presas *S. haemastoma*, *T. viridula* ou *N. virginea*.

H_a: Existe preferência alimentar da espécie *M. nodifrons* por uma das presas *S. haemastoma*, *T. viridula* ou *N. virginea*.

Entre os sexos as hipóteses testadas para a preferência alimentar foram:

H₀: Não existe preferência alimentar em machos de *M. nodifrons* por *S. haemastoma*, *T. viridula* ou *N. virginea*.

H_a: Existe preferência alimentar em machos de *M. nodifrons* por *S. haemastoma*, *T. viridula* e *N. virginea*.

H₀: Não existe preferência alimentar em fêmeas de *M. nodifrons* por *S. haemastoma*, *T. viridula* ou *N. virginea*.

H_a: Existe preferência alimentar em fêmeas de *M. nodifrons* por *S. haemastoma*, *T. viridula* ou *N. virginea*.

Experimento de tempo de predação e Manipulação das presas. O experimento foi realizado com 16 espécimes de *M. nodifrons*, (10 fêmeas e 6 machos). Assim como no experimento de preferência, os caranguejos foram acondicionados em aquários individuais, nas mesmas condições descritas anteriormente. A duração do experimento foi de um mês e as observações realizadas a cada duas horas. Cada uma das espécies de molusco foi oferecida por 10 dias aos caranguejos até o final do experimento.

Para a determinação do tempo de predação das presas por parte do caranguejo, foi observado o tempo de início da captura até a dispensa da concha. Em seguida, as conchas eram examinadas para se observar a efetividade da predação pelos caranguejos, ou seja, o consumo das partes viscerais dos moluscos. Somente foram analisadas as conchas vazias ou parcialmente consumidas. O tempo foi marcado com o uso de cronômetro e calculado através da diferença entre os intervalos inicial e final da predação. Todos os tempos foram transformados de horas para minutos.

Para avaliar se houve diferença entre os sexos de *Menippe nodifrons* em relação ao tempo de

predação sobre os três tipos de presas oferecidas, foi realizado o teste *t* de Student (Zar 1999). A variável sob teste é o tempo de predação, em minutos, medido separadamente entre machos e fêmeas de *M. nodifrons* sobre as três espécies de presa.

Para o experimento de tempo de predação foram testadas as seguintes hipóteses:

H₀ = machos e fêmeas utilizam o mesmo tempo de predação sobre *S. haemastoma*

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

H₀ = machos e fêmeas utilizam o mesmo tempo de predação sobre *T. viridula*

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

H₀ = machos e fêmeas utilizam o mesmo tempo de predação sobre *N. virginea*

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

Também foi realizado o teste de Kruskal-Wallis (Zar 1999) para avaliar se o tipo de presa interfere no tempo de predação pelo caranguejo *Menippe nodifrons*. A variável sob teste é o tempo de predação, medido em minutos, da espécie *M. nodifrons* sobre as três espécies de presa. As seguintes hipóteses foram testadas:

H₀ = o tempo de predação é igual sobre *S. haemastoma*, *T. viridula* e *N. virginea*

H_a = o tempo de predação é diferente sobre *S. haemastoma*, *T. viridula* e *N. virginea*

Tamanho crítico da presa e Espessura das conchas

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

As espessuras das conchas foram verificadas através da mensuração das espessuras dos lábios interno (medida do lábio adjacente a columela) e externo (medida do lábio oposto a columela) das conchas em cada espécie de gastrópodo. Foi utilizado um paquímetro de $\pm 0,01$ mm de acurácia para anotação das medidas. No total foram amostradas 20 conchas de cada presa e

calculada as médias das medidas dos lábios interno e externo para cada espécie conforme Trussell (1996). As médias das medidas do lábio externo foram analisadas estatisticamente usando ANOVA: 1 critério, seguido do teste de Tukey HSD para comparações múltiplas (Zaar, 1999), para testar a hipótese nula (H_0), de que as médias das espessuras das conchas das presas são similares ($\mu_1 = \mu_2 = \mu_3$), ou a alternativa (H_a), no qual as médias são diferentes ($\mu_1 \neq \mu_2 \neq \mu_3$).

Análise biomecânica das quelas. Foram observadas as características morfológicas e biomecânicas das quelas de *M. nodifrons*. As análises consistiram em descrever a forma da denteção localizada na superfície dos dedos fixo e do dátilo (móvel). Também foi realizado cálculo da vantagem mecânica das quelas. A vantagem mecânica (VM) é um valor adimensional calculado através de uma razão simples $L1/L2$, onde L1 é a distância entre o ponto de rotação do dátilo (no eixo fixo) até o ponto de inserção do apodema (tendão dos grandes músculos das quelas) e L2 a distância do ponto de rotação até a ponta do dátilo.

Esse parâmetro está associado com o nível de especialização das quelas em quebrar conchas

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

Resultados

Preferência alimentar. A espécie *Menippe nodifrons* consumiu as três espécies de presas oferecidas (Fig. 1) por ordem de preferência: *Neritina virginea* (44,9%); *Stramonita haemastoma* (29,7%) e *Tegula viridula* (25,4%), o teste χ^2 mostrou significância com valor igual a 8,73 (g.l. = 2) para $\alpha = 0,05$ e $p = 0,0127$. Dessa forma, aceita-se a hipótese alternativa (H_a), de que existe preferência alimentar do caranguejo *M. nodifrons* por uma das presas.

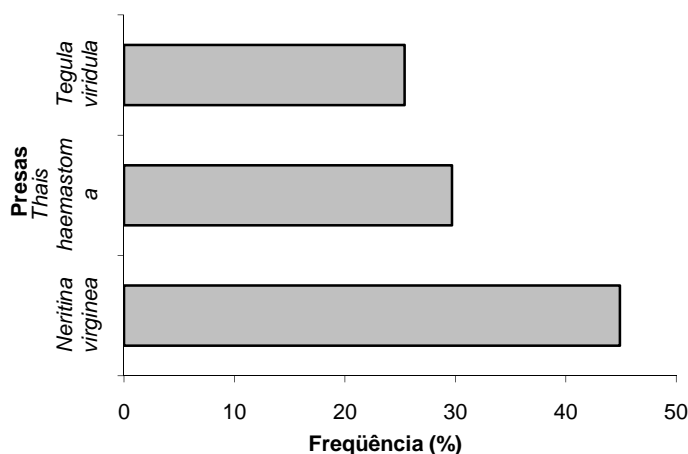


Figura 1. Frequência de consumo das presas *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea* pelo caranguejo *Menippe nodifrons*.

Entre os sexos a preferência alimentar (Fig. 2) observada em machos de *M. nodifrons* mostrou alta significância estatística com o teste χ^2 , para o valor calculado igual a 16,28 (g.l. = 2); $p < 0,01$. Dessa forma, aceita-se a hipótese alternativa (H_a) de que machos de *M. nodifrons* preferem uma das três presas oferecidas. A ordem de preferência alimentar entre machos de *M. nodifrons* por uma das presas foi: *N. virginea* ($n = 34$), *S. haemastoma* ($n = 15$) e

T. viridula ($n = 10$). Para as fêmeas de *M. nodifrons*, não houve significância para o teste χ^2 , sendo o valor calculado ($\chi^2 = 0,17$, g.l. = 2, $\alpha = 0,05$) menor que o valor esperado. Sendo assim, aceita-se a hipótese nula (H_0), onde fêmeas do caranguejo *M. nodifrons* não tiveram preferência alimentar por nenhuma das três presas oferecidas, selecionando-as igualmente durante a predação, *S. haemastoma* ($n = 26$), *T. viridula* ($n = 25$) e *N. virginea* ($n = 28$).

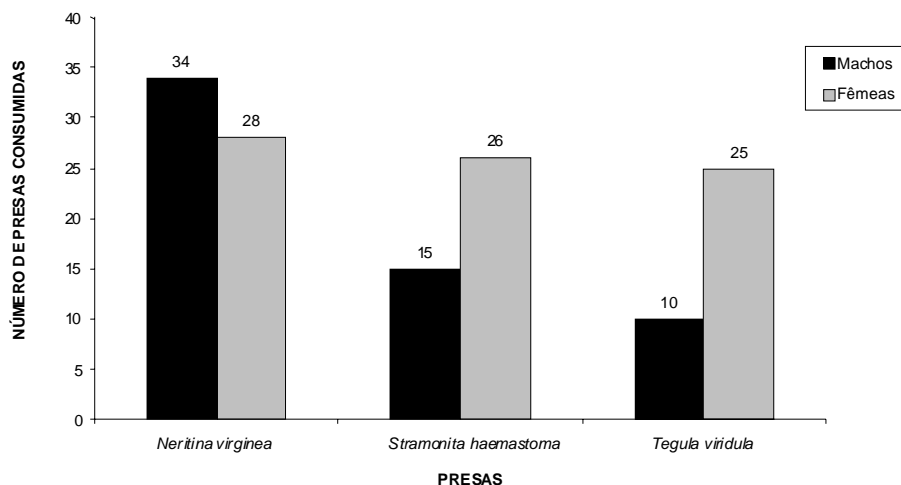


Figura 2. Preferência alimentar do caranguejo *Menippe nodifrons* pelas presas oferecidas em relação ao sexo.

Tempo de Predação. Os resultados do teste *t* mostraram que entre machos e fêmeas de *M. nodifrons* não houve diferença significativa em relação ao tempo de predação sobre *S. haemastoma* ($t = 0,505$; $p = 0,620$), *T. viridula* ($t = -0,088$; $p = 0,932$) e *N. virginea* ($t = 0,056$; $p = 0,956$). Dessa forma, aceita-se a hipótese nula (H_0), onde machos e fêmeas de *M. nodifrons* utilizam o mesmo tempo de predação para capturar e consumir *S. haemastoma*, *T. viridula* e *N. virginea*.

Considerando-se o teste de Kruskal-Wallis para avaliar se o tipo de presa interfere no tempo de predação do caranguejo *M. nodifrons*, os resultados expressos na Figura 3 mostram que a espécie utiliza tempos de predação diferentes (hipótese alternativa) sobre *S. haemastoma*, (106,1 min), *T. viridula* (120,7 min) e *N. virginea* (44,2 min), com base no valor de $H = 39,85$ com elevada significância estatística, ao nível de 1% ($p < 0,01$); g.l. = 2.

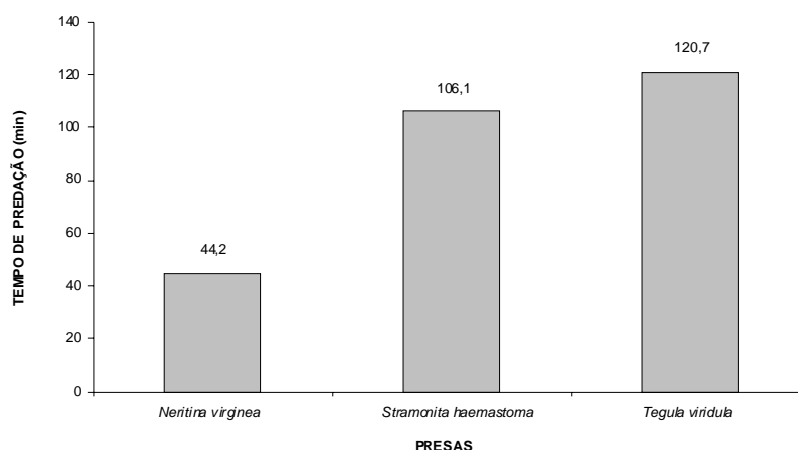


Figura 3. Tempo de manipulação requerido pelo caranguejo *Menippe nodifrons* sobre as três presas oferecidas.

A Figura 4 mostra a relação entre a preferência alimentar e o tempo de manipulação das presas conforme os resultados obtidos para o caranguejo *M. nodifrons*. O tempo de manipulação aumenta enquanto a preferência alimentar diminui

para as diferentes presas oferecidas.

Manipulação das presas. *Menippe nodifrons* manipulou as três espécies de presas usando técnicas de esmagamento e também de descascamento (Fig. 5). A técnica de esmagamento

consistiu em capturar a presa pela sua volta corporal (Fig. 5c, 5d) e abraçá-la, empurrando-a contra seu corpo. Enquanto isso, os primeiros e segundos pares de pereiópodos (patas locomotoras) auxiliavam na manipulação da presa e levavam os moluscos até os apêndices bucais (maxilípedes). A quela maior quebrava a concha dos gastrópodes entre o dedo fixo e o dátilo no meio da volta corporal, ou então, como ocorreu algumas vezes em *S. haemastoma* (Fig. 5a,

5b), a concha dos moluscos era quebrada com essa quela através do ápice. Quando a presa era capturada, a quela menor era inserida na abertura labial da concha, enquanto o caranguejo tentava quebrá-la com a maior quela através da técnica de esmagamento. O esmagamento ocorreu em todas as presas, porém em *Neritina virginea* essa técnica foi predominante, não ocorrendo descascamento.

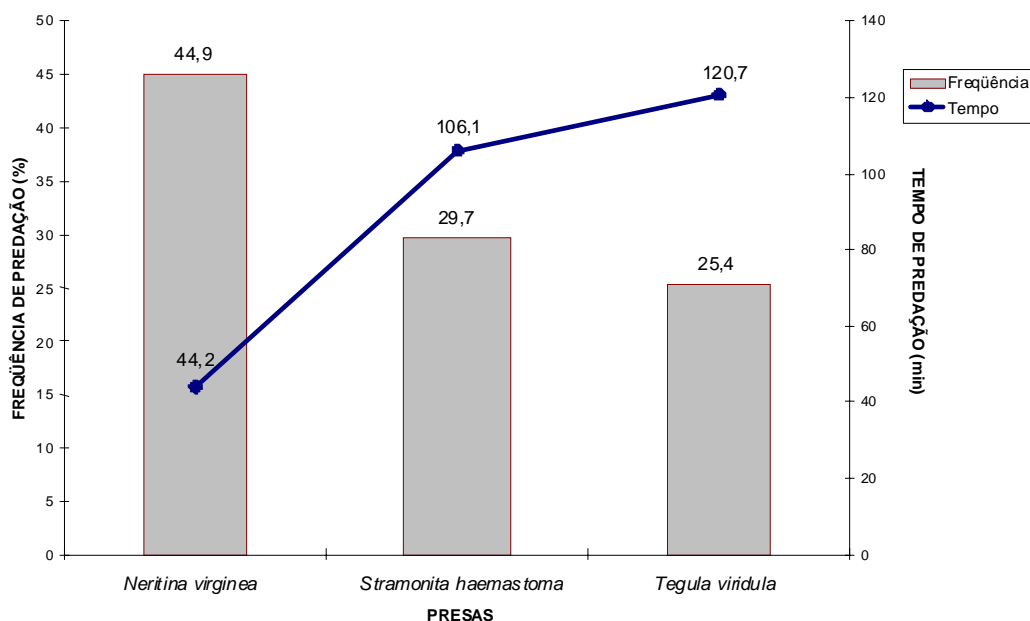


Figura 4. Relação entre tempo de manipulação e preferência alimentar do caranguejo *Menippe nodifrons* sobre as três espécies de presas oferecidas.

Por outro lado, em *S. haemastoma* e *T. viridula* a técnica predominante foi o descascamento, ocorrendo o esmagamento poucas vezes (Fig. 5c, 5d, 5e, 5f). Ao fazerem uso da técnica de descascamento, os caranguejos reposicionavam a concha, inseriam o dedo fixo e o dátilo da quela maior entre a abertura do lábio externo da concha, apoiando a concha com a quela menor e os primeiros pares de pereiópodos. Algumas vezes, os caranguejos faziam uso da quela menor para aplicar o descascamento. Em seguida, eles raspavam e cortavam essa região do lábio externo da concha para facilitar a exposição do conteúdo visceral do gastrópode, que podia ser consumido total ou parcialmente pelos apêndices bucais. Quando as presas eram *S. haemastoma* e *T. viridula*, caranguejos menores sempre realizavam a técnica de descascamento, já os caranguejos maiores fizeram uso, algumas vezes, do esmagamento. Tanto os caranguejos grandes, como os pequenos utilizaram a técnica de esmagamento para predação *N. virginea* (Fig. 5g, 5h).

Tamanho crítico da presa e Espessura das conchas. Os valores abaixo mostram as médias para largura das presas *Stramonita haemastoma*, *Tegula viridula* e *Neritina virginea* e comprimento da quela maior do caranguejo *Menippe nodifrons*. O gastrópode *Neritina virginea* foi a espécie que apresentou o menor tamanho crítico (TCP = 0,34), em seguida obteve-se os respectivos valores para *S. haemastoma* (TCP = 0,38) e *T. viridula* (TCP = 0,50).

No quadro I observa-se os resultados para os valores das médias calculadas para as espessuras do lábio interno e para o lábio externo. A espessura da concha para o lábio externo (região onde ocorre a manipulação por *peeling* e mais susceptível ao ataque pelo caranguejo) foi menor em *Neritina virginea* ($\mu_1 = 0,22$), seguida pelas médias de *Tegula viridula* ($\mu_2 = 0,95$) e *Stramonita haemastoma* ($\mu_3 = 1,15$), bem como as médias para o lábio interno também foram respectivamente menores em *N. virginea* ($\mu_1 = 0,66$), seguida de *T. viridula* ($\mu_2 = 1,97$) e *S. haemastoma* ($\mu_3 = 4,40$).

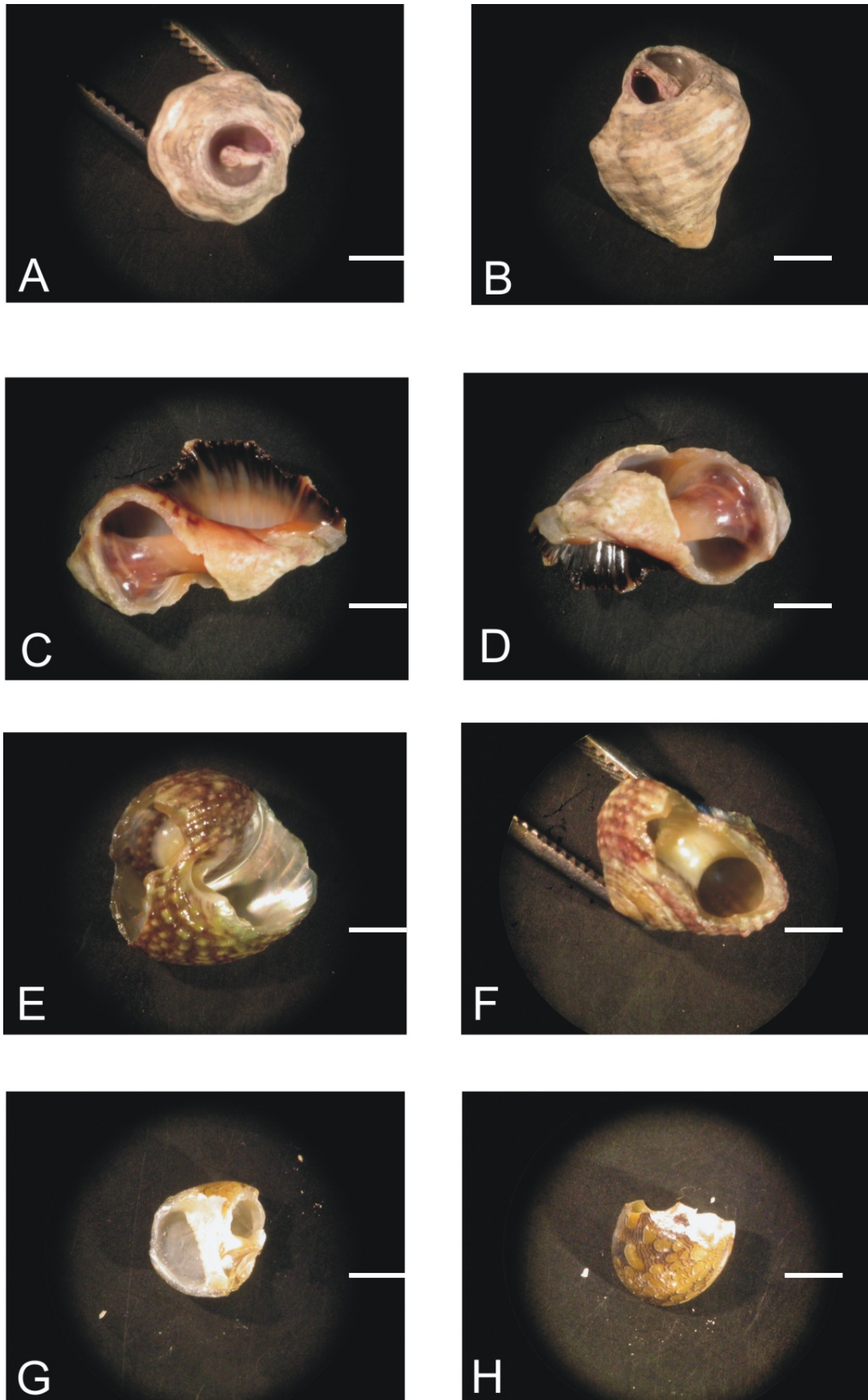


Figura 5. Cicatrizes nas conchas predadas por *Menippe nodifrons* através das técnicas de esmagamento (*crushing*) e descascamento (*peeling*): (A, B, C, D) *Stramonita haemastoma*; (E, F) *Tegula viridula*; (G, H) *Neritina virginea*.

Quadro I. Espessuras do lábio interno e externo em conchas de *Neritina virginea*, *Tegula viridula* e *Stramonita haemastoma*.

Presas	Lábio interno			Lábio externo		
	Média	Erro Padrão	N	Média	Erro Padrão	N
<i>Neritina virginea</i>	0,66	0,02	20	0,22	0,02	20
<i>Tegula viridula</i>	1,97	0,07	20	0,95	0,04	20
<i>Stramonita haemastoma</i>	4,40	0,18	20	1,15	0,08	20

As médias da espessura do lábio externo diferiu estatisticamente entre as três espécies de presas (ANOVA, $F = 79.90$, $gl = 2$, $p = 0.000$) rejeitando-se a hipótese nula (H_0). O teste de Tukey mostrou as médias significativamente diferentes ($HSD_{0.05} = 0.19$ e $HSD_{0.01} = 0.24$) conforme a Tabela I.

Tabela I. Teste de Tukey HSD para comparação múltipla entre as médias do lábio externo das presas: *Neritina virginea*, *Tegula viridula* e *Stramonita haemastoma*.

Médias	μ_2	μ_3
μ_1	$p < 0.01$	$p < 0.01$
μ_2		$p < 0.05$

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

maiores.

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

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

	Vantagem mecânica	
	QM	Qm
Machos	0,41	0,33
Fêmeas	0,36	0,31
Média VM	0,38	0,32

A Tabela III mostra a relação das características morfológicas das quelas de *M. nodifrons* e suas respectivas vantagens mecânicas. As técnicas de manipulação descritas anteriormente caracterizam a ação das quelas sobre as conchas dos moluscos predados.

Tabela III. Características morfológicas e biomecânicas das quelas do caranguejo *Menippe nodifrons*.

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

Discussão

Preferência alimentar. No presente estudo o caranguejo *M. nodifrons* mostrou ter uma

preferência maior por *Neritina virginea* nos experimentos realizados, em relação às outras duas presas oferecidas *Stramonita haemastoma* e *Tegula*

viridula. A ocorrência desse comportamento, provavelmente, está relacionada ao fato de *N. virginea* possuir características morfológicas, como espessura da concha mais fina (ver Tabela 2) e lisa (sem ornamentações espinhosas), que a tornam mais susceptível e vulnerável ao caranguejo quando comparada a *S. haemastoma* e *T. viridula*. Estes dois gastrópodes possuem um lábio externo mais espesso, concha mais dura e ornamentada com pequenos espinhos. A concha de *S. haemastoma* possui uma espira mais alta do que a concha de *Tegula viridula*, essa característica pode aumentar a vulnerabilidade do molusco ao ataque pelo caranguejo, conforme foi observado na preferência maior de *M. nodifrons* por *S. haemastoma* em relação a *T. viridula*. Outra característica favorável ao menor ataque do caranguejo sobre *T. viridula* em relação a *S. haemastoma*, se dá pela presença de uma abertura menor da concha naquela, dificultando a manipulação das partes viscerais do molusco pelo predador.

Turra *et al.* (2005) estudaram o comportamento predatório do caranguejo *Menippe nodifrons* sobre os gastrópodes *S. haemastoma* e *Tegula viridula*, e verificaram que esse caranguejo predava mais ativamente sobre *S. haemastoma* do que em *T. viridula*, essas observações estão de acordo com os resultados observados no presente estudo.

A seleção do tamanho da presa é um importante componente no processo pelo qual as comunidades são estruturadas através da predação (Sammerson & Perteson 1984; Hines *et al.* 1990). Alguns estudos sobre predação de moluscos por caranguejos têm mostrado que existe uma preferência, destes últimos, por presas de tamanhos menores ou intermediários, em relação às presas de tamanhos maiores (Sanches-Salazar *et al.* 1987; Coombes & Seed 1992; Juanes & Hartwick 1990; Juanes 1992; Brown & Haight 1992). Existem fatores que possuem importante papel na seleção da presa por caranguejos entre os quais, pode-se citar a relação entre tamanho do caranguejo e da presa, nível de saciedade, dentição, abertura e força da quela e tempo de manipulação da presa (Yamada & Boulding 1998).

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

predadores, como, por exemplo, caranguejos moluscívoros.

Entre os machos de *M. nodifrons* houve uma preferência maior por *N. virginea* em relação às espécies *S. haemastoma* e *T. viridula*. Em contraposição, as observações realizadas com fêmeas não foram estatisticamente significantes o suficiente para apontar alguma preferência por uma das presas. Esse comportamento entre machos pode ter como possível causa, o fato deles evitarem danificar suas quelas atacando uma presa mais fácil de ter a concha quebrada, pois, caso contrário, as quelas poderiam perder sua funcionalidade em outras atividades importantes na vida desses animais como, por exemplo, a reprodução (Juanes & Hartwick 1990; Juanes 1992).

Muitos crustáceos decápodos evitam o risco de danificarem suas quelas durante a predação de moluscos de conchas mais resistentes escolhendo presas de tamanhos menores (Juanes 1992). Para Lee (1995), do ponto de vista evolutivo, a importância funcional das quelas nos decápodos (principalmente os braquiúros), é regida por três grandes forças seletivas: comportamento alimentar, interações competitivas e hábitos reprodutivos. Juanes (1992) observa que para a maioria dos crustáceos decápodos, principalmente entre os braquiúros, a danificação parcial ou total das quelas pode vir a ter um efeito ecológico de alta importância ao longo da vida desses animais. Esses efeitos implicam em mudanças nos hábitos alimentares, no comportamento predatório, no crescimento, nas trocas do exoesqueleto (ecdises), na regeneração de partes perdidas, nas taxas de mortalidade e no sucesso reprodutivo (Davis *et al.* 1978; Savage & Sullivan 1978; Sekkelsten 1988; Juanes & Hartwick 1990).

Estudos prévios corroboram o fato de que caranguejos moluscívoros preferem se alimentar de presas menores e que ofereçam menos riscos de danos às quelas, principalmente no caso dos machos, onde a mesma é usada no processo copulatório (Davidson 1986; Juanes & Hartwick 1990; Juanes 1992; Brown & Haight 1992; Richardson & Brown 1992; Vermeij 1995; Brousseau *et al.* 2001; Smallegange & Van Der Meer 2003).

O tempo de manipulação foi menor na espécie *N. virginea* quando comparado às duas outras espécies de moluscos, sendo essa, aliado ao tamanho e morfologia da concha, uma das prováveis razões da preferência de *M. nodifrons* por *N. virginea*. A frágil concha de *N. virginea* permitiu que o caranguejo fizesse uso do “crushing” para expor seus tecidos, o qual é uma técnica mais rápida do que o descascamento, usado para predação de conchas

mais resistentes como as de *S. haemastoma* e *T. viridula*.

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

De acordo com os estudos realizados por Brown & Haight (1992) sobre aspectos predatórios do caranguejo *Menippe adina* o handling time dos caranguejos sobre *S. haemastoma* e *Crassostrea virginica* aumentou com o tamanho da presa. Esse aumento no tempo de predação, provavelmente, ocorreu devido às técnicas de “crushing” e “peeling” utilizadas nos diferentes tamanhos de presas oferecidas; os caranguejos levam mais tempo para manipular as presas quando o “peeling” é utilizado no lugar do “crushing”.

Lawton & Hughes (1985) reportam que o método de descascamento para quebrar conchas de paredes espessas em gastrópodes aumenta substancialmente com o tamanho da concha. Para *M. nodifrons* as observações encontradas estão de acordo com os estudos citados acima e também conforme os relatados para o caranguejo *Ovalipes catharus* (Davidson 1986) e para a espécie de siri azul *Callinectes sapidus* (Seed & Hughes 1997).

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

Bertness & Cunningham (1981) estudando os

métodos de predação dos caranguejos moluscívoros *Eriphia squamata* e *Ozius verreauxii* mostraram que entre as duas espécies de caranguejos os métodos de predação foram similares, com o “crushing” sendo usado pelos caranguejos de forma bem sucedida sobre conchas de tamanhos relativamente menores, e o “peeling” em conchas de tamanhos maiores ou valores próximos ao tamanho crítico da presa.

O descascamento é uma tática de predação usualmente mais comum quando as presas são mais resistentes ao esmagamento (Du Preez 1984; Seed & Hughes 1995). Para *Menippe nodifrons* as técnicas e métodos empregados sobre as três espécies de presas são similares aos encontrados para outras espécies de braquiúros (Bertness & Cunningham 1981; Boulding 1984; Davidson 1986).

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

As quelas de *M. nodifrons* são biomecanicamente especializadas para quebrar moluscos de conchas duras e resistentes, essas características estão conforme estudos realizados para a morfologia das quelas de decápodos (Yamada & Boulding 1998). Nesse estudo, o caranguejo *Menippe nodifrons* apresentou vantagem mecânica das duas quelas acima de 0,3 (V.A. = 0,38 para quela maior e V.A. = 0,32 para a quela menor). Além disso, *M. nodifrons* possui duas quelas dimórficas que apresentam características distintas quanto a função em quebrar as conchas de moluscos. A quela maior possui características de estruturas fortes e dentições molariformes usadas para esmagar as conchas, já as quelas menores são estruturas mais delicadas, com dentes em forma de serra especializadas em raspagem, corte e captura da presa. Essas características estão de acordo com observações realizadas por Seed & Hughes (1995, 1997), para estudos descritos sobre a morfologia das quelas em algumas famílias de caranguejos moluscívoros (Parthenopidae, Xanthidae, Grapsidae, Calappidae, Cancridae e Portunidae).

Tamanho Crítico das presas e Espessuras das conchas. O tamanho crítico das presas *Neritina virginea*, *Stramonita haemastoma* e *Tegula viridula* pode ter influenciado na escolha da presa preferida e na técnica de manipulação observada para cada uma delas. *Neritina virginea* foi a presa com menor tamanho crítico e também a

única a ter a concha quebrada por “*crushing*”. Para as outras duas espécies de presas, em *S. haemastoma* o tamanho crítico foi menor do que em *Tegula viridula*. Nessas duas presas os caranguejos manipularam muito mais vezes através de “*peeling*” do que por “*crushing*”. Esse fato pode ter relação com as características das conchas desses gastrópodes e também pode ser efeito da limitação mecânica das quelas imposta pelo tamanho crítico das presas.

Smallegange & Van Der Meer (2003) reportaram que o tamanho crítico em caranguejos da espécie *Carcinus maenas* tem influência não só na escolha do tamanho de suas presas, como também nas técnicas utilizadas. Ou seja, eles observaram que os caranguejos mudavam de técnica quando o tamanho da presa apresentava um valor (tamanho crítico da presa), no qual a largura dos moluscos forçou os caranguejos a trocarem o método de “*crushing*” pelo de “*peeling*”. Estudos anteriores têm reportado que a largura dos moluscos é, sem dúvida, uma importante característica determinante na escolha da presa em outras espécies de caranguejos (Boulding 1984) e nos decápodes (Griffiths & Seiderer 1980).

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Prof. M.Sc Alexandre O. Almeida da UESC/BA pela revisão do manuscrito. G.X. Santana agradece a Fundação Cearense de Amparo a Pesquisa (FUNCAP) pela concessão de uma bolsa de mestrado durante a realização do trabalho.

Referências Bibliográficas

- Ayres, M., Ayres, M., Ayres, D. L., Santos, A. S., 2000. **BioEstat 2.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas.** Sociedade Civil Mamirauá/CNPQ, Belém/Brasília.
- Bert, T.M., 1992. Proceedings of a Symposium on Stone Crab (Genus *Menippe*) Biology and Fisheries. **Florida Marine Research Publications.** 50: 01-118.
- Bertness, M.D., Cunningham, C., 1981. Crab Shell-crushing predation and gastropods architectural defense. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 50: 213-230.
- Boulding, E.G., 1984., Crab-Resistant features of shells of burrowing bivalves: Decreasing vulnerability by increasing handling time. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 76: 201-223,
- Brousseau, D. J., Filipowicz, A., Baglivo, J. A., 2001. Laboratory Investigations of effects of predator sex and size on prey selection by the Asian crab *Hemigrapsus sanguineus*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 262: 199-210.
- Brown, K.M., Haight, E., 1992. The foraging ecology of the gulf of Mexico stone crab *Menippe adina* (Williams et Felder). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 160, 67-80.
- Brown, S.C., Cassuto, S.R., Loos, R.W. 1979. Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. **J. Zool., Lond.** 188: 143-159.
- Castro, A. C. L., Araújo, I. A. E., 1978. Aspectos biológicos do siri-guajá *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859, na Ilha de São Luís, Estado do Maranhão, Brasil. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia.** 9: 7-26.
- Coelho, P.A., 1967. Os crustáceos decápodos de alguns manguezais penambucanos. **Trab. Inst. Oceanogr. Univ. Fed. Pe. – Recife.** 7/8: 71-90.
- Coelho, P.A., Ramos, M.A., 1972. A contribuição e a distribuição da fauna de decápodos do Litoral Leste da América do Sul entre as Latitudes de 5° N e 35° S. **Trab. Oceanogr. Lab. Ciênc. Mar.** 13: 55-76.
- Coombes, M. R. A., Seed, R. , 1992. Predation of the black mussel *Septifer virgalus* by the red-eyed crab *Eriphia laevimana smithii* (Xanthidae). **Asian Marine Biology.** 9: 245-258
- Davidson, R. J., 1986. Mussel selection by the paddle crab *Ovalipes catharus* (White): evidence of flexible foraging behaviour. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 102: 281-299.
- Davis, G. E.; Baughman, D. S.; Chapman, J. D.; Macarthur, D.; Pierce, A. C, 1978. Mortality associated with declawing stone crabs, *Menippe mercenaria*. Rep. T-522, South Florida Res. Ctr., Homestead.
- Du Preez, H.H., 1984. Molluscan predation by *Ovalipes functatus* (De Haan) (CRUSTACEA: BRACHYURA: PORTUNIDAE). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 84: 55-71.
- Elner, R. W., Campbell, A., 1981. Force, function, and mechanical advantage in the claw of the American lobster *Homarus americanus* (Decapoda: Crustacea). **J. Zool. London.** 173: 395-406.
- Fausto-Filho, J., 1976. Primeira Contribuição ao Inventário dos crustáceos decápodos marinhos do nordeste brasileiro. **Arq. Est. Biol. Mar. univ. Fed. Ce.** 6 (1): 31-37.

- Fransozo, A., G., Bertini, M.O.D. Córrea., 1999. **Population biology and habitat utilization of the stone crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Xanthidae) in Ubatuba region, Brazil.** p.275-281. In: J.C. Vaupel Klein & F.R. Schram (Eds). *The Biodiversity Crisis and Crustacea. 12, Crustacean Issues.* A.A. Balkema/Rotterdam.
- Furtado-Ogawa, E. , 1972. Notas bioecológicas sobre a família Xanthidae no Estado do Ceará (Crustacea:Brachyura). **Arqui. Ciênc. do Mar.** 12 (2): 99-104
- Griffiths, C. L., Seiderer, J. L., 1980. Rock lobsters and mussels – limitations and preferences in a predator-prey interaction. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 44: 95-109.
- Hines, A. H., Haddon, A. M., Wiechert, L. A., 1990. Guild structure and foraging impact of blue crabs epibenthic fish in a subestuary of Chesapeake Bay. **Marine Ecology Progress Series.** 67: 105-126.
- Juanes, F., 1992. Why do Decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey? **Marine Ecology Progress Series.** 87: 239-249.
- Juanes, F., Hartwick, E. B., 1990. Prey Size Selection in Dungeness Crabs: The effect of claw damage. **Ecology.** 71 (2): 744-758.
- Lawton, P., Hughes, R. N., 1985. Foraging behaviour of the crab *Cancer pagurus* feeding on the gastropods *Nucella lapillus* and *Littorina littorea*: comparisons with optimal foraging theory. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 27: 143-154.
- Lee, S. Y., 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 193: 161-176.
- Lindberg, W., Marshall, M. J., 1984 **Species Profiles: Lifes Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (South Florida).** U. S. Fish and Wildlife Service, U. S. Corps of Engineers, 17, Florida.
- Mandambashi, A. M., Christofolletti, R. A., Pinheiro, M. A. A. (2005) Natural Diet of the crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Brachyura, Menippidae) in Paranapuã Beach, São Vicente (SP), Brasil. **Nauplius** 13 (1): 77-82.
- Melo, G. A. S. , 1996. **Manual de Identificação dos Brachyura (caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro.** Plêiade/FAPESP. 603, São Paulo.
- Oshiro, L. M. Y. , 1999. Aspectos reprodutivos do caranguejo guaiá *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Crustácea, Decapoda, Xanthidae) da Baía de Sepetiba (RJ). **Revista Brasileira de Zoologia.** 16 (3): 827-834.
- Palmer, A. R., 1979. Fish predation and evolution of gastropod shell sculpture, experimental and geographical evidence. **Evolution.** 33: 697-713.
- Palmer, A. R., Taylor, G. M., Barton, E., 1999. Cuticle strenght and size-dependence of safety factors in Cancer crab claws. **Biol. Bull.** 196: 281-294
- Richardson, T. D., Brown, K. M., 1992. Predation risk and feeding in an intertidal predatory snail. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 163: 169-182.
- Sanchez-Salazar, M. E., Griffiths, C. L., 1987. The effect of size and temperature on the predation of cookies *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 111: 181-193.
- Savage, T., Sullivan, J. R., 1978. **Growth and claw regeneration on the stone crab, *Menippe mercenaria*.** Florida Mar. Res. Pub. 32, Florida Dept. Nat. Res., St. Petersburg.
- Seed, R., Hughes, R. N., 1995. Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 193: 177-195.
- Seed, R., Hughes, R. N., 1997. Chelal Characteristics and Foraging Behaviour of the crab *Callinectes sapidus* Rathbun. **Estuarine, Coastal and Shelf Science.** 44: 221-229.
- Sih, A., 1987. **Predators and Prey Lifestyles: An Evolutionary and Ecological Overview,** 203-224, in Kerfoot, W. C. & Sih, A. (eds.), *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities.* Trustees of Dartmouth College, 383, New Engld.
- Smallegange, I. M., Van Der Meer, J., 2003. Why do shore crabs not prefer the most profitable mussels? **Journal of Animal Ecology.** 72: 599-607.
- Sekkelsten, G. I., 1988. Effect of handicap on mating success in male shore crabs *Carcinus maenas*. **Oikosv.** 51: 131-134.
- Summerson, H. C., Peterson, C. H., 1984. Role of predation in organizing benthic communities of a temperate zone seagrass bed. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 15: 63-77.
- Turra, A., Denadai, M. R., Leite, F. P. P., 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit

- crabs. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 286: 279-291.
- Trussel, G. C. (1996) Phenotypic Plasticity in an intertidal snail: The role of a common crab predator. **Evolution.** 50 (1): 448-454.
- Vermeij, G. J., 1976. Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. **Nature.** 260: 135-136.
- Vermeij, G. J., 1977 Patterns in crab claw size: The geography of crushing. **Syst. Zool.** 26: 138-151.
- Vermeij, G. J., 1995. A natural History of Shells. Princeton Science Library, 293, Princeton.
- Warner, G. F., Jones, A. R., 1976. Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura). **J. Zool., Lond.** 180: 57-68.
- Yamada, S. B., Boulding, E. G., 1998. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 220: 191-211.
- Zar, J. H., 1999. **Biostatistical analysis.** Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- Zisper, E.; Vermeij, G. J. , 1978. Crushing Behaviour of tropical and temperate crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** 31: 155-172.

Received September 2008
Accepted November 2008
Published online August 2009