

Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”



Instituto de Biociências de Botucatu



CONTROLE DESCENDENTE DA MEIOFAUNA PELO CARANGUEJO
UCA BURGERSI

Monique D'Assunção Fortuna

Orientadora: Dra. Tânia Marcia Costa

Co-Orientador: Dr. Sérgio Antonio Netto

Apoio:



Botucatu - SP

2014

Universidade Estadual Paulista

Instituto de Biociências de Botucatu

CONTROLE DESCENDENTE DA MEIOFAUNA PELO CARANGUEJO
UCA BURGERSI

Monique D'Assunção Fortuna

Orientadora: Dra. Tânia Marcia Costa

Co-Orientador: Dr. Sérgio Antonio Netto

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas (Zoologia), do
Instituto de Biociências de Botucatu –
Universidade Estadual Paulista, como
parte dos requisitos para a obtenção
do título de Mestre.

Apoio



Processo número: 2013/ 14828-0 e 2013/23623-3

Botucatu - SP

2014

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE - CRB 8/5651

Fortuna, Monique D'Assunção.

Controle descendente da meiofauna pelo caranguejo *Uca burgersi* / Monique D'Assunção Fortuna. - Botucatu, 2014

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Tania Marcia Costa

Coorientador: Sergio Antonio Netto

Capes: 20406037

1. Caranguejo - População. 2. Nematoda. 3. Predação (Biologia). 4. Fauna bentônica. 5. Ácidos graxos. 6. Indicadores (Biologia).

Palavras-chave: Ácidos graxos; Marcador trófico; Microfitobentos; Nematoda; Predação.

*“Não diga que a vitória está perdida,
Tenha fé em Deus, tenha Fé na vida...
.... Basta ser sincero e desejar profundo
Você será capaz de sacudir o mundo,
VAI...
Tente outra vez...”*

Raul Seixas

AGRADECIMENTO

Tudo pode ser uma palavra pequena, mas ao mesmo tempo muito grande. Por isso com uma palavra de apenas quatro letras eu posso agradecer aos meu pais, Claudio e Vania, e a minha irmã, Luana. Happy Family, Obrigada por tudo!

Agradeço ao Joster, pela paciência, pelo companheirismo, apoio e por sempre dar um jeito de estar próximo, mesmo quando eu estava longe!

À Tânia, por todas as oportunidades que me ofereceu, por ir além do papel de orientadora, pela amizade e pelo exemplo de profissional competente, corajosa, inteligente, atenciosa, educada e excelente gestora da vida profissional e pessoal!

Ao Sérgio, a todo ensinamento passado, por ter contribuído muito com a minha formação científica, pela paciência, hospitalidade e carinho!

À todos do LABECOM pelo auxílio desde as coletas em campo, preparação e término do experimento. Pelas festas sempre muito animadas regadas com Cambuci!

Agradeço a todos do Laboratório de Ciências Marinhas pelos ótimos momentos que passei com vocês. O trabalho começava muito melhor com as festinhas às segundas-feiras, com as palhaçadas da Cami, com a trilha sonora eclética da Gabi, com a paciência da Monica em me fazer ver o impossível, com as piadas do Mathias e da Bia, e a semana terminava com o vôlei da Manu para tirar o estresse! Obrigada, Nayara pelo pão quentinho de manhã e por todo o amparo! E obrigada aos parceiros de balada e praia, Babi, Carol, Nágyla e Alyson!

Agradeço ao Henrique Queiroga, Ricardo Calado, Wagner Villegas, Neura Bragagnolo e Lilian Mariutti pela recepção em seus laboratórios, pelo incentivo e por todo ensinamento que direta ou indiretamente me influenciaram para seguir nesse novo caminho bioquímico. Ao Hugo, Sarah e Debora pela paciência e ajuda em todas as etapas do trabalho na bancada!

Às minhas queridas amigas Carol, Juliana (Creusa), Mari e Ana Lu, e amigos Glauco, Diogo (Pitoco) e Sayão por não terem deixado minha “peteca cair”, pelos conselhos e apoio nos momentos que mais precisei! Aos amigos brasileiros que fui conhecer em Portugal, Mariana, João, Fernanda e Dudu, obrigada por terem feito minha estadia muito mais leve, alegre e cheia de aprendizado!

Gratidão a todos que sempre me apoiaram e me ajudaram a ser uma pessoa melhor!

Por fim agradeço à CAPES e a FAPESP (#2013/14828-0 e #2013/23623-3) pelo apoio financeiro à pesquisa.

Controle descendente da meiofauna pelo caranguejo *Uca burgersi*

Top-down control of meiofauna by fiddler crab *Uca burgersi*

Revista Pretendida: Marine Ecology Progress Series (Mar Ecol Prog Ser); ISSN (0171-8630); Fator de Impacto (JCR, 2013) = 2,55; Qualis CAPES = Estrato A 1

Monique D. Fortuna^{1*}, Sergio A. Netto², Henrique Queiroga³, Ricardo Calado³, Tania M. Costa¹

¹ Laboratory of Ecology and Animal Behavior, UNESP São Paulo University, Coastal Campus of São Vicente, Praça Infante Dom Henrique, s/n, Bitaru, São Vicente, 11330-900, Brazil

² Marine Science Laboratory, University of Southern Santa Catarina, 787, Acácio Moreira Avenue, Dehon, Tubarão, 88704-900, Brazil

³ Departamento de Biologia and CESAM, Centro de Estudos do Ambiente e do Mar, Universidade de Aveiro, Campus de Santiago, Aveiro, 3810-193, Portugal

Key words: Predation, Nematode, Microphytobenthos, Fatty acid profile, Food web, Trophic marker, *Microloaimus* sp., *Uca* spp.

Palavras chave: Predação, Nematoda, Microfitobentos, Perfil de ácidos graxos, Cadeia alimentar, Marcador trófico, *Microloaimus* sp., *Uca* spp.

Running Page head: Predação de fiddler crabs em Nematode

*Email: mofortuna@gmail.com

Telefone: +551335697115

SUMÁRIO

Resumo	1
Introdução	2
Materiais e Métodos.....	4
Área de estudo	4
Delineamento experimental	4
Amostragem e processamento das amostras.....	5
Parâmetros abióticos.....	6
Meiofauna	6
Microfitobentos	7
Extração de lipídeos e análises de ácidos graxos.....	8
Análise de dados	10
Resultados	12
Parâmetros Abióticos.....	12
Meiofauna	13
Microfitobentos	17
Perfil dos ácidos graxos	17
Discussão.....	18
Literatura citada.....	21
Apêndice	27

RESUMO

A estrutura e funcionamento das comunidades naturais são regulados pela disponibilidade de recursos (controle ascendente) e predação (controle descendente). Os caranguejos do gênero *Uca* são comuns em áreas entremarés tropicais e subtropicais. Neste estudo avaliamos experimentalmente o controle descendente de caranguejos chama-maré (*U. burgersi*) sobre a meiofauna, em particular os Nematoda, e o microfitobentos. O estudo foi realizado em microcosmos com exclusão de *Uca*, e com densidades de 5 e 10 caranguejos. O perfil de ácidos graxos de amostras do sedimento, hepatopâncreas e fezes do caranguejo foram avaliados para identificação de marcadores tróficos. O gênero *Microlaimus* sp foi o mais abundante. A densidade de Nematoda, avaliada no sedimento superficial (0,5 cm) foi maior em áreas de exclusão, assim como a riqueza de gêneros de Nematoda também foram maiores nos sedimentos disponíveis para o forrageamento, quando comparado aos pellets de alimentação. Não houve alteração da densidade dos Nematoda no estrato subsuperficial (5 cm). As concentrações de clorofila a no sedimento não foram alteradas pela presença dos caranguejos, e a biomassa microfitobêntica nos pellets de alimentação não diferiu da encontrada no sedimento. Foram encontrados ácidos graxos marcadores de diatomáceas (14:0 e 16:0), carnívoria (18:1n9) e plantas vasculares (18:2n6) no sedimento, no hepatopâncreas e nas fezes de chama-maré. A maior percentagem de indicador 18:1n9 em associação às densidades elevadas dos Nematoda em sedimento no tratamento de exclusão confirmam a predação e o controle descendente de *U. burgersi* sobre a meiofauna. Não foi registrada preferência por gênero de Nematoda consumido por chama-maré.

INTRODUÇÃO

Interações tróficas (predação e competição) e não tróficas (engenharia do ecossistema) entre os organismos podem interferir na estabilidade do ecossistema, alterando a diversidade, abundância das espécies e a estrutura da comunidade (Hariston et al. 1960, Kéfi et al. 2012). Em cadeias tróficas fortemente ligadas a densidade de um nível trófico superior pode regular a abundância de níveis inferiores, em um processo conhecido como controle descendente. Por outro lado, o controle ascendente ocorre quando a disponibilidade de nutrientes é controlada pelos produtores primários. Muitas vezes essas interações geram um efeito em cascata nas populações da cadeia trófica (Alvarez et al. 2013).

Caranguejos do gênero *Uca* (Família Ocypodidae) (Ng et al. 2008), conhecido como violinista ou chama-maré, são comumente encontrados na zona entremarés de regiões tropicais e subtropicais, habitando áreas de sedimento arenoso e lodoso (Crane 1975), e ocorrendo em altas densidades em áreas vegetadas e não vegetadas (Skov et al. 2002, Masunari 2012). A distribuição das espécies parece estar relacionada com a complexidade estrutural do habitat (Kon et al. 2007, 2010, 2011, Nobbs 2003) e características do sedimento (Bertness & Miller 1984, Liao et al. 2008, Ribeiro et al. 2005).

O forrageamento dos caranguejos violinistas ocorre próximo das tocas durante o período de exposição do sedimento (maré baixa) (Land & Layne 1995, Mokhlesi et al. 2011). Os animais fazem pequenas ranhuras com os quelípodos na superfície do sedimento (3 a 5 mm) e transferem as partículas do sedimento para a boca, onde há uma seleção da matéria orgânica ingerida pelos apêndices bucais especializados (Costa & Negreiros-Fransozo 2001, Colpo 2005). Essa seleção é baseada no tamanho e peso das partículas pelo processo *floating feeding*, onde as partículas leves boiam e são ingeridas, enquanto as pesadas decantam sendo expelidas da boca em forma de pequenas esferas, denominadas pellets de alimentação (Miller 1961, Quinn 1980, Maitland 1990).

Investigações sobre a fonte alimentar dos chama-maré tem sido um desafio. Pesquisas sobre o aparato bucal dos caranguejos e sobre os organismos disponíveis no sedimento na área de forrageamento dão indícios de quais são os recursos disponíveis e consumidos (Miller 1961, Coull 1992, Costa & Negreiros-Fransozo 2001). Estudos indicam que os caranguejos violinistas consomem detritos (Teal 1962, Wolfrath 1992), microalgas, microfitobentos (Teal 1962, Dye & Lasiak 1987, Wolfrath 1992, France 1998, Reinsel 2004, Ribeiro & Iribarne 2011), macroalgas, macrófitas

(Wolfrath 1992), protozoários (Dye & Lasiak 1986), bactérias (Robertson & Newell 1982, Dye & Lasiak 1986, 1987, France 1998) e meiofauna (Hoffman et al. 1984, Ólafsson & Ndaro 1997, Reinsel 2004).

A camada superficial do sedimento geralmente concentra a maior abundância de meiofauna e microfitobentos (Wulff et al. 1997). A meiofauna desempenha papel chave na transferência de matéria e energia, representando a ligação trófica entre detritos orgânicos e microrganismos a níveis tróficos superiores. A densidade desse grupo pode alcançar valores de 10^6 indivíduos m^{-2} , onde o filo Nematoda geralmente corresponde a mais de 50 % e podendo alcançar proporções de mais de 90 % (Hoffman et al. 1984, Coull 1992, Epstein 1997, Schratzberger et al. 2008).

Caranguejos chama-maré são capazes de ingerir partículas muito pequenas (ex. menores do que 125 μm para *U. thayeri*, Wolfrath 1992) o que dificulta a identificação dos itens consumidos através da análise do conteúdo estomacal (Dye & Lasiak 1986). Deste modo, a determinação da alimentação destes animais é baseada na diferença da abundância dos organismos encontrados em experimentos de exclusão e presença dos caranguejos (Hoffman et al. 1984, Dye & Lasiak 1986, 1987, Ólafsson & Ndaro 1997). Esta metodologia é relativamente efetiva, mas exige grande esforço para a identificação dos organismos potencialmente consumidos (microfitobentos, microfauna e meiofauna). Em função disso, a maioria dos trabalhos aborda apenas um grupo (Weissburg 1992, Dittman 1993).

Técnicas moleculares podem ser usadas para complementar estudos de interações tróficas como, por exemplo, os isótopos estáveis (Kieckbusch et al. 2004, Abrantes & Sheaves 2009), ácidos graxos (Shin et al. 2008, Kelly & Scheibling 2012) e recentemente o uso de primers específicos a táxons de presas para a identificação a nível de espécie (Maghsoud et al. 2014). Os ácidos graxos têm sido amplamente usados em ambiente estuarino (Kharlamenko et al. 2001, Meziane & Tsuchiya 2002, Kieckbusch et al. 2004, Alfaro et al. 2006, Jaschinski et al. 2011) por apresentarem alta diversidade estrutural e especificidade taxonômica (Coelho et al. 2011), onde é possível determinar marcadores tróficos para grupos taxonômicos como bactérias, diatomáceas, plantas vasculares e metazoários (Dalsgaard et al. 2003, Kelly & Scheibling 2012).

Neste estudo, nós avaliamos se caranguejos violinistas exercem controle descendente sobre a meiofauna e microfitobentos. Baseado na hipótese de que em locais de exclusão dos chama-maré é registrado maior riqueza e abundância de meiofauna e concentração de clorofila a na superfície do sedimento, é esperado

encontrar baixos valores desses organismos em áreas expostas a alta densidade de *Uca* sp., uma vez que a intensidade de forrageamento será maior. A manipulação da densidade do caranguejo chama-maré poderá mostrar o efeito gradual que esses animais exercem sobre as comunidades bênticas. Análises do perfil de ácidos graxos poderão evidenciar os principais grupos da cadeia trófica do caranguejo violinista.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A área de estudo foi no Parque Estadual Jureia-Itatins, situada no litoral sul do estado de São Paulo. Esta unidade de conservação de proteção integral compreende uma área de 79.240 ha abrangendo ecossistemas de manguezal, praia arenosa, costão rochoso, restinga e mata atlântica. As coletas foram realizadas em duas áreas do estuário da Barra do rio Una, uma delas na margem superior do estuário com predomínio de herbáceas, e a outra área nas margens da vegetação de restinga. As áreas foram selecionadas em função da presença da espécie modelo utilizada (*Uca burgersi*).

Delineamento experimental

Tendo como base estudos tróficos com o gênero *Uca*, nos quais os experimentos são realizados com ausência e presença do caranguejo, no presente estudo além destes grupos experimentais, foi escolhido uma densidade de caranguejos violinistas intermediária para testar o controle descendente sobre a meiofauna e microfitobentos em laboratório. Deste modo os grupos experimentais foram: controle (área de exclusão), densidade baixa e alta, com presença de 5 e 10 caranguejos, respectivamente.

Uma vez que o número de dias para observação do efeito do controle descendente é desconhecido, foram escolhidos os intervalos de 7, 14 e 21 dias. Em cada densidade e intervalo de tempo foram estabelecidas 4 unidades experimentais (réplicas; Fig. 1).

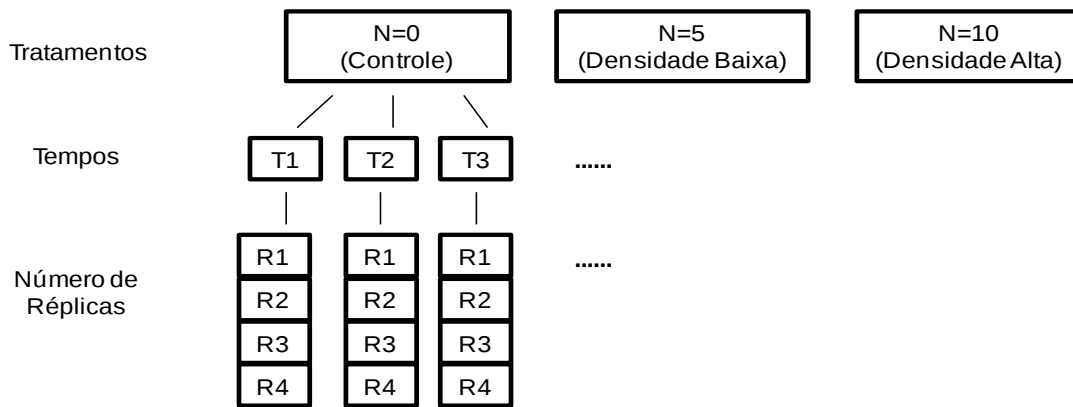


Fig. 1. Delineamento experimental: os tratamentos (com zero, 5 e 10 *Uca burgersi*) foram amostrados em três intervalos de tempos (T1: 7dias, T2: 14 dias e T3: 21 dias) e em 4 unidades experimentais (réplicas R1 à R4).

O experimento foi realizado com machos de *U. burgersi*, pois as fêmeas apresentam distintos comportamentos de forrageamento (assim como modificações em sua reserva energética), em função da reprodução, o que poderia induzir a interpretações equivocadas sobre o perfil de ácidos graxos presente nos órgãos de reserva.

Como no estrato superficial do sedimento (0-5 cm) a meiofauna ocorre em maior abundância (Giere 2009), foi coletado sedimento em campo no estrato de até 3 cm de profundidade na área de ocorrência de *U. burgersi*. O sedimento foi transportado em caixas para o laboratório, onde foi peneirado em malha de 0,5 cm com água do mar filtrada (em malha de 5 μ m) para remoção da macrofauna, concentração dos organismos da meiofauna e homogeneização do sedimento.

O efeito da predação do caranguejo violinista sobre a meiofauna foi avaliado a partir da densidade, riqueza e diversidade no sedimento e nos pellets de alimentação; sobre o microfitobentos através da análise da concentração de clorofila a no sedimento e nos pellets de alimentação. E ainda, o recurso alimentar foi investigado a partir de marcadores tróficos no sedimento e nos caranguejos (pela análise do perfil de ácidos graxos).

Amostragem e processamento

Em uma área de 697 m² foram coletados 180 animais adultos, com largura da carapaça superior a 7,8 mm (Benetti et al. 2007). Os espécimes foram acondicionados em caixas com água salobra e transportados ao laboratório. Antes de serem utilizados no experimento os caranguejos permaneceram 2 dias em aquários com lâmina de água do mar filtrada (em malha de 5 μ m) para eliminarem os materiais não digeridos (pellets fecais).

Cada unidade experimental foi considerada como um microcosmo, constituído por aquário de 30 x 20 x 12 cm, os quais foram preenchidos com 15 cm de sedimento peneirado. A posição na bancada foi sorteada, e os microcosmos foram mantidos por dois dias (já na posição de sorteio) para a estabilização e estratificação da meiofauna; em seguida os caranguejos foram inseridos.

Durante o experimento as unidades experimentais permaneceram parcialmente tampadas (para evitar fuga dos animais), com fotoperíodo controlado (12 h de claro e 12 h de escuro), em temperatura de 25 °C, com pulverização de água do mar filtrada (com a finalidade de manter a umidade constante no sedimento), e remoção dos pellets de escavação (oriundos da construção de tocas dos caranguejos) para evitar a colonização da meiofauna do sedimento das camadas profundas no estrato superficial.

Parâmetros abióticos

Ao término do experimento foi coletado 1 amostra, por réplica, de 10 cm de profundidade do sedimento com o corer de 2,5 cm de diâmetro, para análise de umidade e teor de matéria orgânica. Ambas as amostras foram imediatamente pesadas e colocadas em estufa a 60 °C por 48 h. Foram novamente pesadas para quantificar o teor de umidade no sedimento e em seguida maceradas e separados 10 g para queima da matéria orgânica em mufla por 4 h à 500 °C. Assim que esfriaram foram pesadas novamente e obtida a porcentagem de matéria orgânica.

Meiofauna

A amostragem da meiofauna em cada microcosmo ocorreu de 3 formas: primeiramente foram coletados 15 g de pellets de alimentação com o uso de um pincel (Fig. 2); 10 g do sedimento superficial (0-0,5 cm) com espátula; uma amostra de 5 cm de profundidade com corer de 2,5 cm de diâmetro (total de 30 g de sedimento). Todas as amostras foram pesadas e em seguida fixadas e preservadas em formalina 4%.



Fig. 2. Coleta de amostra dos pellets de alimentação de *Uca burgersi* no microcosmo.

As amostras foram inicialmente lavadas em peneiras de 63 μm para remoção do silte e formalina. A meiofauna foi extraída por flotação com auxílio de Ludox™ em densidade de 1,15 g ml⁻¹ (Somerfield & Warwick 1996, Somerfield et al. 2005). A extração foi repetida três vezes com duração de 45 min cada. Adicionou-se glicerol aos extratos de meiofauna, posteriormente foram colocados em chapa quente (20-30 °C) para evaporação lenta do álcool. Por fim foram montadas lâminas permanentes para identificação e contagem em microscópio. Os primeiros 200 Nematoda foram identificados em nível de gênero e os demais foram todos quantificados.

Microfitobentos

Para avaliação da concentração microfitobêntica foram coletadas 15 g de pellets de alimentação com pincel e uma amostra de 5 cm de profundidade com corer de 2,5 cm de diâmetro em cada unidade experimental. As amostras foram imediatamente acondicionadas em potes escuros e congeladas para posterior análise. Uma vez que nos microcosmos não houve espaço suficiente para coleta de sedimento da faixa de 0,5 cm, a concentração de clorofila a na área de forrageio de *U. burgersi* foi estimada baseada em Jonge & Colijn (1994). Esses autores encontraram que em sedimento de granulomeria mista (areia e silte) a faixa superior de 0-0,5 cm do sedimento apresentou cerca de 60-70 % da concentração total de clorofila a de um estrato de 5 cm de profundidade. Deste modo, nós calculamos a proporção de 70 % em 0,5 cm a partir da concentração de clorofila a encontrada nos 5 cm de sedimento.

O procedimento de extração de clorofila a foi baseado no método descrito por Plante-Cuny (1978). Para obtenção do peso seco foi separada 10 g de sedimento em estufa à 60 °C por 24 h. A outra parte da amostra foi mantida no escuro sendo adicionados 20 ml de acetona 90 % sob agitação por 10 s. Em seguida as amostras foram colocadas em banho frio de ultrassom por 10 minutos e acondicionadas na geladeira à 4 °C por 18-24 h. Posteriormente, as amostras foram centrifugadas por 15 minutos a 4000 rpm para remoção das partículas em suspensão. As concentrações de clorofila a e feopigmentos foram medidos antes e depois da acidificação com HCl, respectivamente, em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 665 e 750 nm. A concentração de clorofila a, expressos em $\mu\text{g g}^{-1}$, foi calculada baseada na equação descrita por Lorenzen (1967).

Extração de lipídeos e análises de ácidos graxos

A análise do perfil de ácidos graxos foi realizada apenas no intervalo de tempo de 21 dias, com o grupo controle e tratamento com alta densidade de *U. burgersi*. Este intervalo de tempo foi adotado, pois estudos mostram que os consumidores assimilam os ácidos graxos de sua dieta no organismo, em períodos de semanas a meses (Shin et al. 2008, Lebreton et al. 2011).

Para a análise dos ácidos graxos foram coletadas amostras de sedimento (5 cm de profundidade com corer de Ø 2,5 cm) e dos caranguejos. Ao final dos 21 dias, os animais foram retirados dos microcosmos e mantidos em jejum durante 48 h em aquários com lâmina de água do mar filtrada (em malha de 5 μm) a fim de eliminarem naturalmente os pellets fecais (Meziane et al. 2002). O resíduo do aquário com as fezes foi congelado e os caranguejos foram sacrificados por congelamento à -4 °C. Para análise do perfil de ácidos graxos de *U. burguesi* foram removidos e congelados o hepatopâncreas.

O processamento das amostras iniciou com a secagem em liofilizador por 18 h, em seguida foram armazenadas à -30 °C em nitrogênio atmosférico para evitar a oxidação lipídica. Foi utilizado o método de transesterificação direta assistida por micro-ondas baseada em Medina (2013). Adicionou-se 1 ml de água destilada e 8 ml de NaOH em metanol (0,5 %) em 100 mg de sedimento liofilizado; em 0,8 mg de fezes e em 50 mg de hepatopâncreas.

As amostras foram submetidas a irradiação de micro-ondas à 60 °C com agitação magnética de 30 % e potência de 400 W por 35 min. Em seguida, foram resfriadas em banho de gelo e filtradas. Para separação dos ésteres metílicos de ácidos graxos

(FAME) foi adicionado 1 ml de iso-octano, agitado em vórtex por 30 s e centrifugado a 2500 rpm durante 10 min. Os extratos foram secos sob fluxo de nitrogênio, redissolvidos em 1 ml de hexano, agitados em vórtex, em seguida separou-se uma alíquota de 750 µl, a qual foi seca no fluxo de nitrogênio e congelada à -20 °C até análise (Medina 2013). Cada amostra foi diluída em 50 µl de hexano, misturada em vórtex e injetado 1 µl no cromatógrafo gasoso.

As análises dos FAMES foram realizadas em cromatógrafo gasoso (GC-2010, Shimadzu), equipado com detector de ionização em chama, injetor split (1/100) à 260 °C e coluna CP-SIL 88 (Chromopack, 100 m x 0,25 mm de diâmetro interno x 0,20 µm espessura do filme). As condições de análise foram: gás de arraste hélio com velocidade de 40 cm s⁻¹, temperatura do FID à 260 °C, temperatura inicial da coluna à 120 °C durante 8 min, aumentando 20 °C min⁻¹ até 160 °C, aumentando 3 °C min⁻¹ até 195 °C, mantendo-se por 10 min, em seguida aumentando 3 °C min⁻¹ até 210 °C, aumentando 35 °C min⁻¹ até 220 °C, mantendo-se nesta temperatura por 3 min, aumentando 20 °C min⁻¹ até 240 °C, permanecendo por 5 min, totalizando 46 min (Sancho et al. 2011).

Os FAMES foram identificados pela comparação entre os tempos de retenção dos picos da amostra com os tempos de retenção do padrão (FAME Mix C4-C24, Supelco, Bellefonte, PA, EUA). A porcentagem de cada ácido graxo foi calculada a partir da área dos picos de retenção. O perfil de ácidos graxos dos marcadores identificados na literatura foi utilizado para comparação da porcentagem de abundância na fonte de recurso (sedimento), no tecido de armazenamento energético (hepatopâncreas) e nas fezes de *U. burgersi* (Tabela 1).

Tabela 1. Ácidos graxos marcadores tróficos.

Grupo	Ácido graxo	Referências
Bactérias	13:0, 15:0,	Volkman et al. (1980), Rajendran et al. (1993)
	15:1n5, 15:1n7,	
	17:1n5, 17:1n7	
Diatomácea	18:1n7	Volkman et al. (1998)
	23:0	Volkman et al. (1980), Rajendran et al. (1993)
	14:0	Viso & Marty (1993), Dunstan et al. (1994), Ramos et al. (2003)
	16:0	Sargent et al. (1987), Volkman et al. (1998)
	16:1n7	Volkman et al. (1989), Ramos et al. (2003)
	20:5n3	Viso & Marty (1993), Dunstan et al. (1994), Ramos et al. (2003)
Carnivoria	18:1n9	Sargent & Falk-Petersen (1981), Dalsgaard et al. (2003)
Flagelados	16:2n6	Volkman et al. (1989)
	16:3n3	Volkman et al. (1989), Viso & Marty (1993)
	22:5n3	Galois et al. (1996)
Plantas vasculares	18:2n6	Budge & Parrish (1998), Richoux & Froneman (2008)
	24:0, 26:0, 28:0	Wannigama et al. (1981), Viso & Marty (1993)

Análise de dados

Nas análises dos dados da meiofauna, apenas o grupo Nematoda foi considerado, uma vez que estes organismos representaram mais de 90 % do total da fauna avaliada. As amostras de meiofauna dos 0,5 cm e 5 cm do sedimento passaram por duas transformações. A primeira foi realizada para determinar o número de indivíduos de cada gênero de Nematoda na densidade total encontrada na amostra, a partir dos 200 Nematoda identificados, foi utilizada a fórmula:

$$N(i) = \frac{n(i) \times N}{200}$$

Onde:

i: gênero de Nematoda;

n(i): número de indivíduos determinados entre os 200 Nematoda identificados;

N: número total de Nematoda contabilizados na amostra;

N(i): número de indivíduos que se espera encontrar no *N* total de Nematoda.

Para fins de comparação entre amostras de pellets de alimentação e sedimento superficial (0,5 cm) calculou-se a densidade de Nematoda para 1 g de sedimento, através da fórmula abaixo:

$$D(i) = \frac{N(i) \times p}{P}$$

No qual:

$N(i)$: número de indivíduos que se espera encontrar no N total de Nematoda;

p : peso = 1 grama;

P : peso total da amostra;

$D(i)$: densidade do gênero de Nematoda por grama

Métodos estatísticos univariados e multivariados foram utilizados para avaliar o potencial controle descendente de *U. burgersi* sobre a meiofauna e microfitobentos. Os descritores univariados foram utilizados para densidade total; riqueza e diversidade (Shannon-Wiener) de Nematoda; os gêneros numericamente dominantes; e a concentração de clorofila a no sedimento e nos pellets de alimentação. A significância das diferenças entre os tratamentos (controle, densidade baixa e alta) nas 3 amostragens (7, 14 e 21 dias) foi testada através de análises de variância permutacional (PERMANOVA, Anderson 2001). No modelo da PERMANOVA foram utilizados os fatores “tratamento” (fator fixo, três níveis: controle, densidade baixa e alta), “tempo” (fator aleatório sem aninhar ao “tratamento”, três níveis: T1, T2 e T3) e interação “tratamento x tempo”. Entretanto só foram considerados os resultados de p do fator “tratamento” e da interação, uma vez que o objetivo é investigar o controle descendente em cada tempo. A transformação $\text{Log}_{10}(x+1)$ foi usada nos dados de densidade de Nematoda.

Para avaliar diferenças na estrutura multivariada da fauna, utilizou-se o mesmo modelo de PERMANOVA da análise univariada. As análises multivariadas foram realizadas a partir de matrizes de similaridade do índice de Bray-Curtis. O teste de comparações múltiplas Monte Carlo foi utilizado em comparações pareadas para determinar as diferenças significativas ($p < 0,05$). Para visualizar a estrutura multivariada realizou-se a análise de proximidade (MDS, Clarke & Ainsworth 1993).

Teores de matéria orgânica e umidade do sedimento entre os tratamentos ao longo do experimento foram transformados em $\text{Log}_{10}(x+1)$ e testados utilizando-se o mesmo modelo de PERMANOVA realizado para a meiofauna e com o objetivo de analisar eventual alteração em função de algum artefato experimental.

Para os dados de perfil dos ácidos graxos foi utilizado o teste univariada ANOVA, no software Statistic, para comparação de cada marcador entre a abundância presente no hepatopâncreas, nas fezes, no sedimento da unidade experimental de exclusão e densidade alta. Os pressupostos de homocedasticidade foram verificados através do Teste de homogeneidade de variâncias de Cochran, quando heterocedásticos, os dados foram transformados em $\text{Log}_{10}(x+1)$.

RESULTADOS

Parâmetros Abióticos

A porcentagem de umidade no sedimento nos grupos experimentais foi em média de 19,4 % e o teor da matéria orgânica de 1,4 %; ambos os parâmetros não diferiram entre os fatores tratamentos e interação entre tratamento x tempo (PERMANOVA, $p > 0,05$).

Meiofauna

O filo Nematoda foi o grupo predominante com abundância de 99 % da fauna, seguido dos Turbellaria, com 0,58 %, e os poliquetos 0,21 %. No total foram registrados 50 gêneros de Nematoda pertencentes a 26 famílias. Na faixa de 0,5 cm do sedimento e nos pellets de alimentação de *U. burgersi*, *Microaimus* sp. foi o gênero mais representativo; nas amostras de 5 cm de profundidade, *Microaimus* sp. e *Terschellingia* sp. foram os mais abundantes (Tabela 2).

Tabela 2. Abundância média por grama dos gêneros de Nematoda nos pellets de alimentação, em 0,5 cm do sedimento e 5 cm de profundidade nos tratamentos. Gêneros estão ranqueados de acordo com a média de similaridade de Bray-Curtis (δ). Valores médios também estão representados em porcentagem de contribuição por gênero (i) para δ ($\delta i\%$) e em porcentagem cumulativa ($\sum \delta i\%$). A lista dos gêneros foi cortada em $\sum \delta i\% = 50 \%$.

	Abundância média	δ	$\delta i\%$	$\sum \delta i\%$
Pellets de Alimentação				
Densidade baixa				
<i>Microaimus</i> sp.	0,41	23,18	66,77	66,77
Densidade alta				
<i>Microaimus</i> sp.	0,19	34,41	84,74	84,74
0,5 cm de sedimento				
Controle				
<i>Microaimus</i> sp.	4,71	12,15	20,11	20,11
<i>Theristus</i> sp.	2,82	5,62	9,31	29,41
<i>Oncholaimus</i> sp.	2,44	4,96	8,21	37,62
<i>Anoplostoma</i> sp.	2,38	4,69	7,77	45,39
<i>Haliplectus</i> sp.	2,27	4,34	7,19	52,58
Densidade Baixa				
<i>Microaimus</i> sp.	3,54	14,84	22,34	22,34
<i>Anoplostoma</i> sp.	2,23	7,74	11,65	33,99
<i>Theristus</i> sp.	2,12	6,57	9,89	43,88
<i>Oncholaimus</i> sp.	1,63	5,91	8,91	52,79
Densidade Alta				
<i>Microaimus</i> sp.	3,14	16,83	34,26	34,26
<i>Oncholaimus</i> sp.	1,41	5,30	10,79	45,05
<i>Anoplostoma</i> sp.	1,26	4,56	9,28	54,32
5 cm de sedimento				
Controle				
<i>Microaimus</i> sp.	4,78	10,84	15,45	15,45
<i>Terschellingia</i> sp.	4,49	10,71	15,27	30,72
<i>Haliplectus</i> sp.	3,55	8,68	12,37	43,09
<i>Halalaimus</i> sp.	2,88	6,45	9,19	52,28
Densidade Baixa				
<i>Terschellingia</i> sp.	4,91	11,68	16,93	16,93
<i>Microaimus</i> sp.	4,53	10,11	14,65	31,58
<i>Haliplectus</i> sp.	3,63	8,76	12,69	44,27
<i>Desmodora</i> sp.	2,57	5,91	8,57	52,83
Densidade Alta				
<i>Terschellingia</i> sp.	4,88	14,67	19,55	19,55
<i>Microaimus</i> sp.	4,48	13,27	17,69	37,24
<i>Haliplectus</i> sp.	3,64	10,77	14,36	51,60

Entre os descritores analisados, a densidade dos Nematoda em 0,5 cm de sedimento diferiu entre os tratamentos ($p = 0,008$; Tabela 3), com maior densidade no grupo controle (densidade baixa, $p = 0,02$; densidade alta, $p = 0,03$) independente do tempo (Fig. 3A). A densidade de *Microlaimus* sp. foi maior na área de exclusão ($p = 0,03$; Tabela 3) em todos os intervalos de tempo (Fig. 3B). Não houve diferença na riqueza e diversidade de gêneros de Nematoda amostrados em 0,5 cm e 5 cm de profundidade ($p < 0,05$), e nem para o número de Nematoda na profundidade de 5 cm ($p < 0,05$) (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados da análise de medidas repetidas multivariada do teste PERMANOVA para os tratamentos (C: controle; DB: densidade baixa; DA: densidade alta de *U. burgersi*) e interação (tratamento x tempo) em 0,5 cm, em 5 cm de profundidade do sedimento e na interação tratamento x Pellets de Alimentação (PA) para o número total de indivíduos (N), riqueza de gêneros de Nematoda, Índice de Diversidade de Shannon-Wiener (H'), *Microlaimus* sp. e concentração de clorofila a ([Chl-a]). Em negrito os valores significativos ($p < 0,05$).

Descritores	Tratamento	Interação	Teste a posteriori		
			C x DB	C x DA	DB x DA
0,5 cm de sedimento					
N	0,008	0,14	0,02	0,03	0,14
Riqueza	0,06	0,33			
H'	0,15	0,47			
<i>Microlaimus</i> sp.	0,03	0,32	0,12	0,01	0,37
[Chl-a]	0,37	0,31			
5 cm de sedimento					
N	0,24	0,74			
Riqueza	0,05	0,62			
H'	0,03	0,85	0,69	0,05	0,11
[Chl-a]	0,38	0,36			
DB					
0,5 cm x PA					
N	0,01	0,39			
Riqueza	0,006	0,51			
H'	0,19	0,21			
DA					
0,5 cm x PA					
N	0,01	0,27			
Riqueza	0,02	0,37			
H'	0,11	0,42			

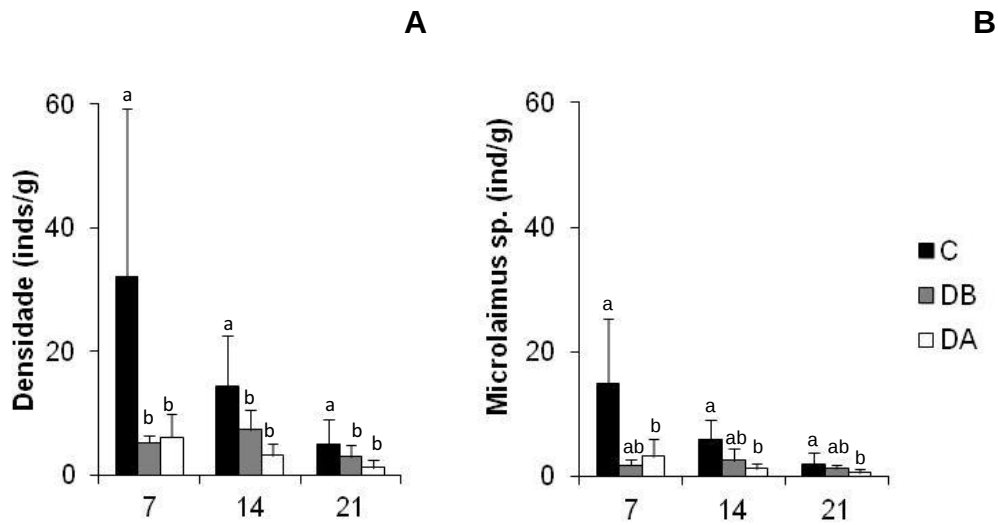
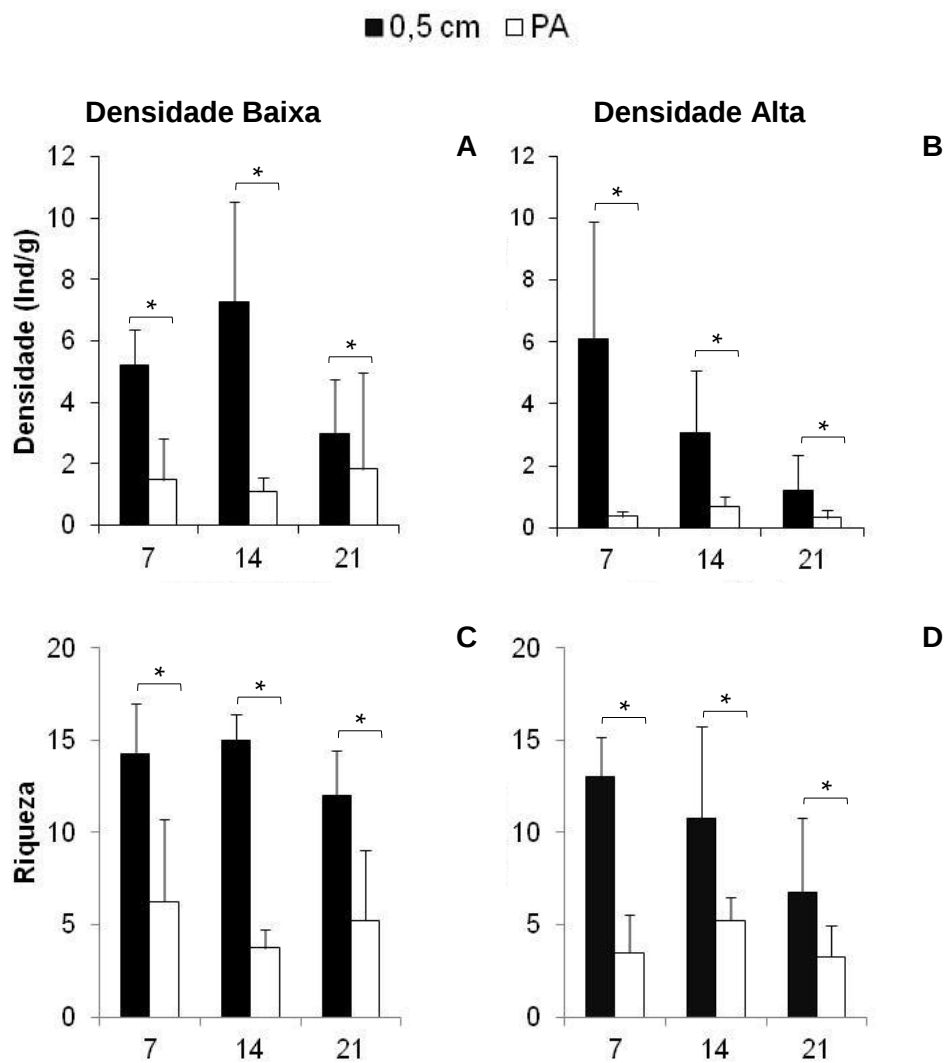


Fig. 3. Densidade (média $\pm$ desvio padrão) de Nematoda (A) e de *Microlaimus* sp. (B) em 0,5 cm do sedimento nos tratamentos (C: controle; DB: densidade baixa; DA: densidade alta de *Uca burgersi*) por tempo (dias). Letras iguais não diferem estatisticamente entre os tratamentos no mesmo intervalo de tempo (PERMANOVA, $p > 0,05$).

Na comparação entre 0,5 cm do sedimento e pellets de alimentação houve diferença entre os grupos experimentais, sendo a densidade e riqueza de Nematoda maiores na área de forrageamento tanto em densidade baixa ($p = 0,01$, Fig. 4A; $p = 0,006$, Fig. 4C, respectivamente) como em alta ($p = 0,01$, Fig. 4B; $p = 0,02$; Fig. 4D, respectivamente).



376

377

378

379

380

381

Fig. 4. Densidade e riqueza (média $\pm$ desvio padrão) por tempo (dias) de gêneros de Nematoda da zona de forrageamento (0,5 cm do sedimento) e em Pellets de Alimentação (PA) nos tratamentos (com baixa (A; C) e alta densidade (B; D) de *Uca burgersi*). Asterisco indica diferenças significativas (PERMANOVA, $p < 0,05$).

Microfitobentos

A concentração de clorofila a não diferiu entre os grupos experimentais e nem na interação tratamento x tempo nas amostras de 0,5 cm, 5 cm do sedimento e 0,5 cm x pellets de alimentação ($p > 0,05$; Fig. 5).

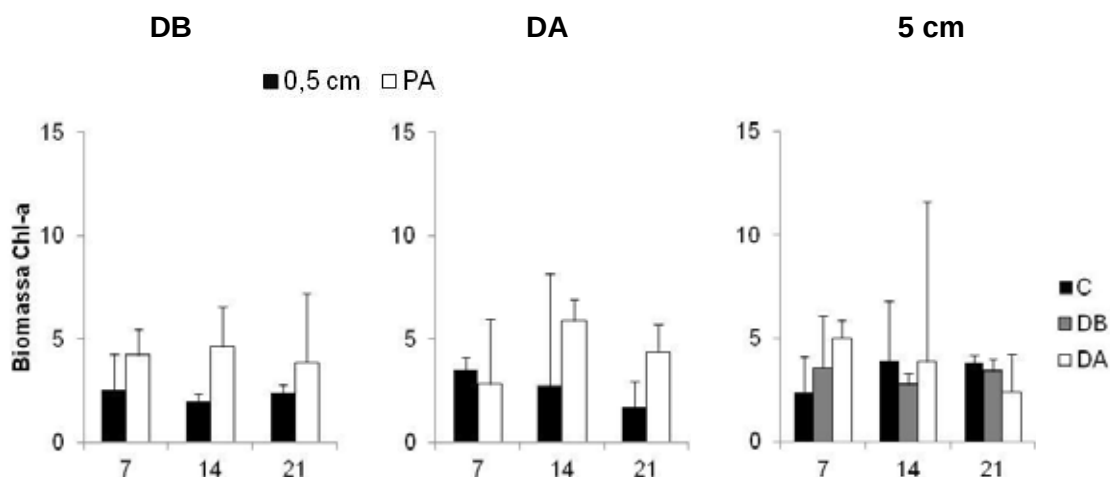


Fig. 5. Concentração de clorofila a ([Chl-a]) (média $\pm$ desvio padrão) em 0,5 cm de sedimento x Pellets de Alimentação (PA) nos grupos experimentais com caranguejos e em 5 cm de profundidade do sedimento nos tratamentos (C: controle; DB: densidade baixa; DA: densidade alta de *Uca burgersi*) em cada tempo (dias).

Perfil dos ácidos graxos

A análise do hepatopâncreas de *U. burgersi*, fezes e do sedimento, revelaram a presença de 32 tipos de ácidos graxos, sendo que destes, os marcadores tróficos foram: 14:0, 16:0, 18:1n9 e 18:2n6. O ácido graxo 16:0 (marcador de diatomáceas) foi registrado em maior porcentagem no sedimento e nas fezes ($p < 0,05$; Tabela 4), enquanto o marcador de carnívoria (18:1n9) foi maior no sedimento controle (área de exclusão) ($p < 0,05$; Tabela 4). O perfil de ácidos graxos de 18:2n6 (plantas terrestres) foi registrado em maior porcentagem no sedimento controle e no hepatopâncreas do que nas fezes ($p < 0,05$; Tabela 4), e ausente no sedimento com alta densidade de *U. burgersi*. Os ácidos graxos saturados foram maiores no sedimento com animais e nas fezes do que no sedimento controle e no hepatopâncreas ($p < 0,05$; Tabela 4). Ácidos graxos monoinsaturados foram registrados em baixos valores nas fezes e no sedimento com alta densidade do que no tratamento de exclusão e no hepatopâncreas (Tabela 4).

Tabela 4. Composição dos ácidos graxos (% média $\pm$ desvio padrão) do sedimento no tratamento controle (C), densidade alta (DA), hepatopâncreas e fezes de *Uca burgersi* em 21 dias de experimento. Letras iguais para o mesmo ácido graxo (linha) não diferem estatisticamente (Teste de Tukey, $p > 0,05$).

Ácidos graxos	Sedimento - C	Sedimento - DA	Hepatopâncreas	Fezes
14:0	0.92 $\pm$ 1.85 a	4.96 $\pm$ 3.81 a	1.93 $\pm$ 0.78 a	2.96 $\pm$ 2.45 a
16:0	17.81 $\pm$ 7.18 b	20.95 $\pm$ 5.62 b	0.35 $\pm$ 0.25 a	17.91 $\pm$ 3.93 b
18:1n9	25.24 $\pm$ 12.91 b	7.05 $\pm$ 2.36 a	13.92 $\pm$ 1.95 ab	8.63 $\pm$ 3.97 a
18:2n6	7.50 $\pm$ 2.83 a	-	6.98 $\pm$ 0.77 a	1.10 $\pm$ 2.21 b
Saturados	41.35 $\pm$ 13.31 c	71.27 $\pm$ 9.99 b	21.12 $\pm$ 2.82 a	73.55 $\pm$ 10.94 b
MUFA	33.60 $\pm$ 14.07 a	12.15 $\pm$ 3.49 b	16.15 $\pm$ 3.23 a	13.81 $\pm$ 5.72 b
PUFA	16.59 $\pm$ 9.75 a	3.11 $\pm$ 3.7 a	17.95 $\pm$ 5.51 a	10.99 $\pm$ 9.03 a
Σ Sat: 8:0; 10:0; 11:0; 12:0; 14:0; 15:0; 16:0; 17:0; 18:0; 20:0; 23:0				
Σ MUFA: 16:1n7; 17:1n7; 18:1n9; 24:1n9				
Σ PUFA: 20:2n6; 22:2n6				

DISCUSSÃO

Este estudo demonstrou que os caranguejos violinistas apresentam controle descendente sobre a comunidade de meiofauna. O controle ocorreu na área de forrageamento, no estrato superficial do sedimento (0,5 cm), em tratamentos com densidade baixa e alta de *U. burgersi* em todos os tempos avaliados (7, 14 e 21 dias). Os resultados também indicam que o controle não é específico por gênero de Nematoda, afetando toda a população.

Umidade e teor de matéria orgânica são importantes para a atividade de forrageamento dos caranguejos violinistas: Reinsel & Rittschof (1995) encontraram que *U. pugilator* teve maior penetração do dáctylo no sedimento com maior saturação de água do que em áreas secas, otimizando a alimentação. Em condições de escassez de alimento os caranguejos violinistas podem alterar a eficiência da alimentação, aumentar a atividade de escavação e se afastar das suas tocas para forragear em áreas com maior disponibilidade de nutrientes (Murai et al. 1982, 1983, Geroni 1991, Ribeiro & Iribarne 2011). A atividade de forrageamento constante de *U. burgersi* durante o experimento e a construção de uma toca por animal associadas aos resultados de umidade e teor de matéria orgânica sugerem que os caranguejos estiveram expostos a condições favoráveis de umidade e teor de matéria orgânica.

Os caranguejos do gênero *Uca* capturam sedimentos superficiais, selecionam as partículas alimentares na cavidade bucal e tanto ingerem como as eliminam na

forma de pellets de alimentação. A capacidade de seleção destas partículas é possivelmente restrita a tamanho, densidade e forma (Miller 1961, Wolfrath 1992), portanto análises do material presente nos pellets de alimentação são importantes para investigar os itens que podem ser consumidos pelos caranguejos violinistas. Dye & Lasiak (1986) em experimentos com *U. polita* e *U. vocans*, e Dittmann (1993) com *Mictyris longicarpus* (caranguejo da família Mictyridae com a mesma forma de alimentação de *Uca* sp. (Quin 1986)) registraram baixa abundância de meiofauna nos pellets de alimentação quando comparado com o sedimento forrageado, assim como o presente estudo encontrou baixa densidade e riqueza de Nematodos nos pellets de alimentação tanto nos tratamentos com alta, como em baixa densidade de *U. burgersi*. Tais resultados evidenciam a predação de caranguejos do gênero *Uca* sobre a meiofauna.

Entretanto, as altas concentrações de clorofila a encontradas nos pellets de alimentação quando comparado com o sedimento superficial registrada por Dye & Lasiak (1987), e no presente estudo, sugerem que *Uca* sp. não é eficiente na seleção de microfitobentos, e que a biomassa de clorofila a é concentrada e descartada nos pellets de alimentação. Porém a eventual ingestão de microfitobentos pode ocorrer, como tem sido sugerido por trabalhos que utilizaram diferentes técnicas de amostragens, tais como: análises de conteúdo estomacal (Dye & Lasiak 1987), microscopia (Wolfrath 1992), medidas de clorofila a no sedimento em áreas de exclusão e inclusão de caranguejos (Reinsel 2004, Ribeiro & Iribarne 2011), isótopos estáveis (France, 1998) e marcadores tróficos de diatomáceas (Meziane et al. 2002).

O impacto do forrageamento dos caranguejos violinistas é exercido nas comunidades presente nas camadas superficiais do sedimento ao invés dos estratos subsuperficiais. Ólafsson & Ndaro (1997) encontraram diminuição de cópepodos na faixa de 0-1 cm do sedimento com *U. annulipes*, enquanto comunidades de copépodo e de Nematoda do estrato 1-5 cm não sofreu impacto; Reinsel (2004) evidenciou uma diminuição de 60 % da meiofauna em 0,5 cm em áreas de inclusão de *U. pugilator*. Diferente do presente estudo, estes trabalhos não encontraram controle descendente por caranguejos do gênero *Uca* sobre a meiofauna; resultados tão distintos podem ser em função dos diferentes delineamentos, com diferenças no tempo do experimento e densidade de animais testada. Os trabalhos analisaram o forrageamento no período de uma maré (4-6 horas) com 5 animais (Reinsel 2004) e por 10 dias com a presença de 1 caranguejo por microcosmo (Ólafsson & Ndaro 1997), o que equivale na área do microcosmo do presente estudo a densidade de 6 e 3 *Uca* sp., respectivamente.

Sendo assim, o presente estudo utilizou intervalos de tempo e densidades ideais para observação do controle descendente.

O controle descendente ocorre quando a densidade do predador é alta exercendo forte pressão de predação sobre a presa (Estes et al. 1998). Caranguejos violinistas ocorrem com frequência em altas densidades no ambiente natural, podendo variar de 100 a 656 ind m⁻² (Ólafsson & Ndaro 1997, Pratiwi 2007), no presente estudo testamos a densidade de 139 e 278 ind m⁻², nos grupos experimentais de densidade baixa e alta, respectivamente. Nossos resultados mostraram que tais densidades de caranguejos do gênero *Uca* sp. são suficientes para exercer controle descendente sobre Nematoda, grupo predominante no sedimento. A diminuição da densidade de Nematoda no tratamento controle pode ter sido causada pela mortalidade natural, ou migração vertical para camadas mais profundas. Mesmo assim foi possível verificar o impacto da presença de caranguejos na densidade de Nematoda em todos os intervalos de tempo testados.

O gênero de Nematoda mais abundante no sedimento e pellets de alimentação foi *Microloaimus*; este gênero também é comum em áreas arenosas do entremarés de praias oceânicas (Haibin et al (2008) e estuarinas (Ólafsson, 1995). Não detectamos neste estudo qualquer tipo de efeito ou controle descendente diferenciado sobre um gênero específico de Nematoda; tal fato evidencia que *U. burgersi* não seleciona gêneros ou espécies, mas se alimenta da meiofauna abundante presente nas camadas superficiais. Portanto, a presença de organismos em estratos abaixo da zona de forrageamento poderia eventualmente minimizar os efeitos da predação, servindo como população “estoque”, disponível para migrar (Wulff et al. 1997) e colonizar as camadas superiores.

O ácido graxo 18:1n9 tem sido usado como marcador trófico de carnivorismo, pois a maioria dos animais marinhos possuem esse ácido graxo; assim, animais de hábito carnívoro possuem alto teor de 18:1n9 e/ou de outros ácidos graxos que dependem da presença deste para ser sintetizado, como é o caso de 20:1n9, 22:1n9 e 24:1n9 (Sargent & Falk-Petersen 1981, 1988). Nossos resultados demonstram que a alta porcentagem de 18:1n9 no sedimento da área de exclusão de *U. burgersi* é um reflexo da maior densidade de Nematoda, e ainda, a presença deste ácido graxo no hepatopâncreas e nas fezes do caranguejo sustentam a hipótese de predação de meiofauna, em particular os Nematoda dada sua abundância no sedimento. Os Nematoda, diferente de muitos metazoários, são capazes de biossintetizar gorduras insaturadas (Bolla 1980, Behm 2002) e, assim como mostrado por Leduc (2009), os

Nematoda são uma fonte de alimento de valor nutricional elevado em termos de ácidos graxos.

O presente estudo registrou maior porcentagem do marcador trófico de carnívora e de plantas vasculares na alimentação de *U. burgersi* do que Meziane et al. (2002) registraram em análises de sedimento (1-2 cm), pellets de alimentação, tecidos e fezes para as espécies *U. lactea*, *U. vocans* e *Scopimera globosa*, os quais evidenciaram alta contribuição de bactérias e diatomáceas na dieta desses caranguejos enquanto este estudo avaliou a contribuição de Nematodas e plantas vasculares.

A meiofauna representa uma importante ligação trófica entre a comunidade microbiana (bactéria e ciliados) e os níveis tróficos superiores (Coull 1990). Pela primeira vez foi registrado o amplo consumo da meiofauna (especificamente, de Nematoda) por *U. burgersi*, determinado através do perfil de ácidos graxos e da análise experimental da meiofauna. Dada sua alta densidade e ampla distribuição nos ecossistemas marinhos, os Nematoda são potencialmente o principal item alimentar de outras espécies de caranguejos violinistas, assim como de outros consumidores bentônicos, e fonte de gordura monos-insaturadas nas cadeias tróficas bênticas.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a todos do LABECOM que auxiliaram nas coletas em campo e durante a execução dos experimentos. Ao Dr. Wagner Villegas, Dra. Neura Bragagnolo e Dra. Lilian Mauriutti pelo auxílio nas análises de ácidos graxos, e ao Dr. Wagner C. Valentti pelas preciosas sugestões. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (# 2013/14828-3; # 2013/23623-3, #2010/09763-9) pela bolsa concedida no Brasil e no exterior, e pelo auxílio a pesquisa, o qual financiou toda execução deste projeto.

LITERATURA CITADA

- Abrantes K, Sheaves M (2009) Food web structure in a near-pristine mangrove area of the Australian Wet Tropics. *Estuar Coast Shelf Sci* 82:597-607.
- Alfaro AC, Thomas F, Sergeant L, Duxbury M (2006) Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuar Coast Shelf Sci* 70:271-286.

- Alvarez MF, Esquius KS, Addino M, Alberti J, Iribarne O, Botto F (2013) Cascading top-down effects on estuarine intertidal meiofaunal and algal assemblages. *J Exp Mar Biol Ecol* 440:216-224.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32-46.
- Behm CA (2002) Metabolism. In: Lee DL (eds) *The biology of nematodes*. Taylor & Francis, New York, NY.
- Benetti AS, Negreiros-Fransozo ML, Costa TM (2007) Population and reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three subtropical mangrove forests. *Rev Biol Trop* 55:55-70.
- Bertness MD, Miller T (1984) The distribution and dynamics of *Uca pugnax* (Smith) burrows in a New England salt marsh. *J Exp Mar Biol Ecol* 83:211-237.
- Bolla R (1980) Nematode energy metabolism. In: Zuckermann BM (eds) *Nematodes as biological models*. Academic Press, New York, NY.
- Budge SM, Parrish CC (1998) Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments in Trinity Bay, Newfoundland. II. Fatty acids. *Org Geochem* 29:5-7.
- Clarke KR, Ainsworth M (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar Ecol Prog Ser* 92:205-219.
- Coelho H, Silva TL, Reis A, Queiroga H, Serôdio J, Calado R (2011) Fatty acid profiles indicate the habitat of mud snails *Hydrobia ulvae* within the same estuary: mudflats vs. seagrass meadows. *Est Coast Shelf Sci* 92:181-187.
- Colijn F, Dijkema (1981) Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll a on an intertidal flat in the Dutch Wadden sea. *Mar Ecol Pro Ser* 4:9-21.
- Costa TM, Negreiros-Fransozo ML (2001) Morphological adaptation of the 2nd maxilliped in semiterrestrial crabs of the genus *Uca* Leach, 1814 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from a Subtropical Brazilian Mangrove. *Nauplius*, 9:123-131.
- Coull BC (1990) Are a member of the meiofauna food for higher trophic levels? *Trans Am Micros Soc* 109:233-246.
- Coull BC, Chandler GT (1992) Pollution and meiofauna: field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 30:191-271.
- Crane JH (1975) Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus *Uca*. Princeton University Press, New Jersey, NJ.
- Dalsgaard J, John MS, Kattner G, Müller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Adv in Mar Biol* 46:225-340.
- Dittmann S (1993) Impact of foraging soldiercrabs (Decapoda: Mictyridae) on meiofauna in a tropical tidal flat. *Rev Biol Trop* 41:627-637.
- Dunstan GA, Volkman JK, Barret SM, Leroi J, Jeffrey SM (1994). Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom (Bacillariophyceae). *Phytochemistry* 35:155-161.
- Dye AH, Lasiak TA (1986) Microbenthos, meiobenthos and fiddler crabs: trophic interactions in a tropical mangrove sediment. *Mar Ecol Prog Ser*, 32:259-264.

579 Dye AH, Lasiak TA (1987) Assimilation efficiencies of fiddler crabs and deposit-feeding
 580 gastropods from tropical mangrove sediments. *Comp Biochem Physiol* 87:341-344.
 581 Epstein SS (1997) Microbial food webs in marine sediments. I. Trophic interactions and grazing
 582 rates in two tidal communities. *Microb Ecol* 34:188-198.
 583 Estes JA, Tinker MT, Williams TM, Doak DF (1998) Killer whale predation on sea otters linking
 584 oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282:473-346.
 585 Fenchel T, Sraarup BJ (1971) Vertical distribution of photosynthetic pigments and the
 586 penetration of light in marine sediments. *Oikos* 22:171-182.
 587 France R (1998) Estimating the assimilation of mangrove detritus by fiddler crabs in Laguna
 588 Joyuda, Puerto Rico, using dual stable isotopes. *J Trop Ecol* 14:413-425.
 589 Galois R, Richard P, Fricourt B (1996) Seasonal variations in suspended particulate matter in
 590 the Marennes-Oléron Bay, France, using lipids as biomarkers. *Est Coast Shelf Sci* 43:335-
 591 357.
 592 Geroni GR (1991) Increased burrowing by fiddler crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda:
 593 Ocypodidae) in response to low food supply. *J Exp Mar Biol Ecol* 147:267-285.
 594 Giere O (2009) Meiobenthology: The microscopic motile fauna of aquatic sediments. Springer-
 595 Verlag, Berlin
 596 Haibin L, Zhinan Z, Shiliang F, Er H, Ke D (2008) Seasonal variability in free-living marine
 597 nematode community structure in a sandy beach of the Taiping Bay of Qingdao, China.
 598 *Acta Oceanol Sin* 27:102-115.
 599 Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control and
 600 competition. *Am Nat* 94: 421-425.
 601 Hoffman JA, Katz J, Bertness MD (1984) Fiddler crab deposit-feeding and meiofaunal
 602 abundance in salt marsh habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 82:161-174.
 603 Jonge VN, Colijn F (1994) Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary. *Mar*
 604 *Ecol Prog Ser* 104:185-196.
 605 Kéfi S, Berlow EL, Wieters EA, Navarrete SA, Petchey OL, Wood SA, Boit A, Joppa LN, Lafferty
 606 KD, Williams RJ, Martinez ND, Menge BA, Blanchette CA, Iles AC, Brose U (2012) More
 607 than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecol Lett* 15:291-300.
 608 Kelly JR, Scheibling RE (2012) Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Mar Ecol*
 609 *Prog Ser* 446:1-22.
 610 Kharlamenko VI, Kiyashko SI, Imbs AB, Vyshkvartzev DI (2001) Identification of food sources of
 611 invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur
 612 stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Mar Ecol Prog Ser* 220:103-117.
 613 Kieckbusch DK, Koch MS, Serafy JE, Anderson WT (2004) Trophic linkages among primary
 614 producers and consumers in fringing mangroves of subtropical lagoons. *Bull Mar Sci*
 615 74:271-285.
 616 Kon K, Kurokura H, Hayashizaki K (2007) Role of microhabitats in food webs of benthic
 617 communities in mangrove forest. *Mar Ecol Prog Ser* 340:55-62.

618 Kon K, Kurokura H, Tongnunui P (2010) Effects of the physical structure of mangrove
 619 vegetation on a benthic faunal community. J Exp Mar Biol Ecol 383:171-180.
 620 Kon K, Kurokura H, Tongnunui P (2011) Influence of a microhabitat on the structuring of the
 621 benthic macrofaunal community in a mangrove forest. Hydrobiologia 671:205-216.
 622 Land M, Layne J (1995) The visual control of behavior in fiddler crabs. II: Tracking control
 623 systems in courtship and defense. J Comp Physiol 177:91-103.
 624 Lebreton B, Richard P, Galois R, Radenac G, Pfléger C, Guillou G, Mornet F, Blanchard GF
 625 (2011) Trophic importance of diatoms in an intertidal *Zostera noltii* seagrass bed: Evidence
 626 from stable isotope and fatty acid analyses. Est Coast Shelf Sci, 92:140-153.
 627 Leduc D (2009) Description of *Oncholaimus moanae* sp. nov. (Nematoda: Oncholaimidae), with
 628 notes on feeding ecology based on isotopic and fatty acid composition. J Mar Biol Ass U K
 629 89:337-344.
 630 Liao SW, Chang WL, Lin SW (2008) Status and habitat preferences for endemic inhabitants of
 631 fiddler crab *Uca formosensis* in Hsiang-Shan wetland, Taiwan. Environ Monit Assess
 632 143:203-214.
 633 Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric
 634 equations. Limnol Oceanogr, 12:343-346.
 635 Maghsoud H, Weiss A, Smith III JPS, Livaitis MK, Fegley SR (2014) Diagnostic PCR can be
 636 used to illuminate meiofaunal diets and trophic relationships. Invertebr Biol x:1-7.
 637 Maitland DP (1990) Feeding and mouthpart morphology in the semaphore crab *Heloeccius*
 638 *cordiformis* (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Mar Biol 105:287-296.
 639 Masunari S (2012) Hood construction as an indication of the breeding period of the fiddler crab
 640 *Uca* (LEPTUCA) *leptodactyla* Rathbun, 1989 (DECAPODA, OCYPODIDAE). Crustac
 641 85:1153-1169.
 642 Medina AL (2013) Rápida extração de lipídios e transesterificação de triacilgliceróis de
 643 amostras cárneas assistidos por micro-ondas. PhD dissertation, Universidade Estadual de
 644 Campinas, Campinas, SP.
 645 Meziane T, Sanable MC, Tsuchiya M (2002) Role of fiddler crabs of a subtropical intertidal flat
 646 on the fate of sedimentary fatty acids. J Exp Mar Biol Ecol 270:191-201.
 647 Miller DC (1961) The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of
 648 feeding adaptations. Zool NY, 46:89-100.
 649 Mokhlesi A, Kamrani E, Backwell P, Sajjadi M (2011) Study on the behavior of two fiddler crabs,
 650 *Uca sindensis* and *Uca annulipes* (Decapoda: Ocypodidae), in Bandar Abbas, Iran. J Mar
 651 Biol Ass U K, 91:245-249.
 652 Murai M, Goshima S, Nakasone Y (1982) Some behavioral characteristics related to food
 653 supply and soil texture of burrowing habitats observed on *Uca vocans* and *U. lactea*
 654 *perplexa*. Mar Biol 66:191-197.
 655 Murai M, Goshima S, Nakasone Y (1982) Adaptive driving behavior observed in the fiddler
 656 crab *Uca vocans*. Mar Biol 76:156-164.

657 Ng PKL, Guinot D, Davie PJF (2008) Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of
 658 extant Brachyuran crabs of the world. Raffles Bul Zool, 17:1-286.
 659 Nobbs M (2003) Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca* spp.). J
 660 Exp Mar Biol Ecol 284:41-50.
 661 Ólafsson E (1995) Meiobenthos in mangrove areas in eastern Africa with emphasis assemblage
 662 structure of free-living marine nematodes. Hydrobiologia, 312:47-57.
 663 Ólafsson E, Ndaro SGM (1997) Impact of the mangrove crabs *Uca annulipes* and *Dotilla*
 664 *fenestrata* on meiobenthos. Mar Ecol Prog Ser 158:225-231.
 665 Plante-Cuny MR (1978) Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles
 666 néritiques d'une région tropicale Nosy-Bé, Documents de l'ORSTOM Madagascar.
 667 Travaux et Documents de l'ORSTOM. França.
 668 Pratiwi R (2007) Species and distribution of *Uca* spp. (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) in
 669 mangrove area, Mahakam Delta, East Kalimantan. J Fish Sci 2:322-328.
 670 Quinn RH (1980) Mechanisms for obtaining water for floating feeding in the soldier crab,
 671 *Mictyris longicarpus* Latreille, 1806 (Decapoda, Mictyridae). J Exp Mar Biol Ecol 43:49-60.
 672 Quinn RH (1986) Experimental studies of food ingestion and assimilation of the soldier crab,
 673 *Mictyris longicarpus* Latreille (Decapoda, Mictyridae). J Exp Mar Biol Ecol 102:167-181.
 674 Rajendran N, Suwa Y, Urushigawa Y (1993) Distribution of phospholipid ester linked fatty acid
 675 biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay, Japan. Mar Chemistry 42:39-56.
 676 Ramos CS, Parrish CC, Quibuyen TAO, Abrajano TA (2003) Molecular and carbon isotopic
 677 variations in lipids in rapidly settling particles during a spring phytoplankton bloom. Org
 678 Geochem 34:195-207.
 679 Reinsel KA (2004) Impact of fiddler crab foraging and tidal inundation on an intertidal sandflat:
 680 season-dependent effects in one tidal cycle. J Exp Mar Biol Ecol 313:1-17.
 681 Reinsel KA, Rittschof D (1995) Environmental regulation of foraging in the sand fiddler crab *Uca*
 682 *pugillator* (Bosc 1802). J Exp Mar Biol Ecol 187:269-287.
 683 Ribeiro PD, Iribarne OO (2011) Coupling between microphytobenthic biomass and fiddler crab
 684 feeding. J Exp Mar Biol Ecol 407:147-154.
 685 Ribeiro PD, Iribarne OO, Daleo P (2005) The relative importance of substratum characteristics
 686 and recruitment in determining the spatial distribution of fiddler crab *Uca uruguayensis*
 687 Nobili. J Exp Mar Biol Ecol 314:99-111.
 688 Richoux NB, Froneman PW (2008) Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna
 689 in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. Mar Ecol Prog
 690 Ser 357:121-137.
 691 Robertson JR, Newell SY (1982) A study of particle ingestion by three fiddler crab species
 692 foraging on sandy sediments. J Exp Mar Biol Ecol 65:11-17.
 693 Sancho RAS, Bragagnolo N, Costa GC, Mauritti LRB, De Lima FA (2011) Effect of annatto seed
 694 and coriander leaves as natural antioxidants in fish meatballs during frozen storage. J Food
 695 Sci 76:838-845.

- Sargent JR, Falk-Petersen S (1981) Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, Northern Norway: lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschi* and *T. inermis* during midwinter. Mar Biol 62:131-137.
- Sargent JR, Parkes RJ, Mueller-Harvey I, Henderson RJ (1987) Lipid biomarkers in Marine Ecology. In: Sleigh MA (eds) Microbes in the sea. Ellis Horwood Limited, Chichester, p119-138.
- Schratzberger M, Maxwell TAD, Warr K, Eliis JR, Rogers SI (2008) Spatial variability of infaunal nematode and polychaete assemblages in two muddy subtidal habitats. Mar Biol 153:621-642.
- Shin PKS, Yip KM, Xu WZ, Wong WH, Cheung SG (2008) Fatty acid as markers to demonstrating trophic relationships among diatoms, rotifers and green-lipped mussels. J Exp Mar Biol Ecol 357:75-84.
- Skov MW, Vannini M, Shumula JP, Hartnoll RG, Cannici S (2002) Quantifying the density of mangrove crabs: Ocypodidae and Grapsidae. Mar Biol 141:725-732.
- Somerfield PJ, Warwick RM (1996) Meiofauna in marine pollution monitoring programmes. A laboratory manual. Directorate of Fisheries Research (MAFF), Lowestoft.
- Somerfield PJ, Warwick RM, Moens T (2005) Meiofauna Techniques. In: Eleftheriou A, McIntyre A (eds) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Science, Oxford, p 229-263
- Teal JM (1962) Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. Ecology 43:614-624.
- Viso AC, Marty JC (1993) Fatty acids from 28 marine microalgae. Phytochemistry 34:1521-1533.
- Volkman JK, Barrett SM, Blackburn SI, Mansour MP, Sikes EL, Gelin F (1998) Microalgal biomarkers: a review of recent research developments. Org Geochem 29:1163-1179.
- Volkman JK, Jeffrey SW, Nichols PD, Rogers GI, Garland CD (1989). Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. J Exp Mar Biol Ecol 128:219-240.
- Volkman JK, Johns RB, Gillan FT, Perry CJ (1980) Microbial lipids of an intertidal sediment. I. Fatty acids and hydrocarbons. Geochim Cosmochim Acta 44:1133-1143.
- Wannigama GP, Volkman JK, Gillan FT, Nichols PD, Johns RB (1981) A comparison of lipid components of the fresh and dead leaves and pneumatophores of the mangrove *Avicennia marina*. Phytochemistry 20:659-666.
- 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) Field experiments on feeding of European fiddler crab *Uca tangeri*. Mar Ecol Prog Ser 90:39-43.
- Wulff A, Sundback K, Carlson L, Jonsson B (1997) Effect of sediment load on the microbenthic community of a shallow-water sand sediment. Estuaries 20:547-558.

734 **APÊNDICES**

735 Apêndice 1. Lista taxonômica dos Nematoda encontrados no estudo.

Classe	Subclasse	Ordem	Família	Gênero
Adenophorea	Chromadoria	Araeolaimida	Axonolaimidae	Axonolaimus
		Chromadorida	Diplopeltidae	Araeolaimus
			Aegialoalaimidae	Cyartonema
			Chromadoridae	Chromadora
				Dichromadora
				Hypodontolaimus
				Hypodontolaimus sp2
				Neochromadora
			Comesomatidae	Sabatieria
			Cyatholaimidae	Longicyatholaimus
				Paracanthonchus
				Paracyatholaimus
				Paralongicyatholaimus
				Pomponema
			Desmodoridae	Catanema
				Chromaspirinia
				Desmodora
				Desmodora sp2
				Metachromadora
				Mongolaimus
				Spirina
			Haliplectidae	Haliplectus
			Leptolaimidae	Camacolaimus
				Leptolaimus
			Microalaimidae	Bolbolaimus
				Calomicrolaimus
				Microlaimus
			Paramicrolaimidae	Paramicrolaimus
			Selachnematidae	Halichoanolaimus
		Monhysterida	Linhomoeidae	Metalinhomoeus
				Terschellingia
				Terschellingia sp2
			Monhysteridae	Diplolaimelloides
				Thalassomonhystera
			Shaerolaimidae	Sphaerolaimus
				Subsphaerolaimus
			Siphonolaimidae	Siphonolaimus
			Xyalidae	Cobbia
				Daptonema
				Theristus
				Anonchus
Adenophorea	Enoplidae	Plectida	Leptolaimidae	
		Dorylaimida	Criconematidae	
			Dorylaimidae	Calodorylaimus
		Enoplida	Anoplostomatidae	Anoplostoma
			Enchelidiidae	Belbolla
			Oncholaimidae	Oncholaimus
				Prooncholaimus
			Oxystominidae	Halalaimus
				Oxystomina
		Mononchida		
		Trefusiida	Trefusiidae	Rhabdocoma
Secernentea		Rhabditida	Rhabditoidea	Rhabditis
			subOrd	
			Tylenchida	

