

OECOLOGIA BRASILIENSIS

Volume III: Ecologia de Praias Arenosas do Litoral Brasileiro

ABSALÃO, Ricardo S. & ESTEVES, André M. (editores), 1997, p.155-170.

Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Instituto de Biologia - UFRJ, Rio de Janeiro - RJ.

AUTOECOLOGIA DE *Callichirus major* (SAY, 1818)

RODRIGUES, S. A. & SHIMIZU, R. M.

Resumo:

Diversos aspectos da ecologia de *C. major*, tais como paleoecologia, comportamentos associados à construção e defesa de galerias, ciclo reprodutivo e estrutura espaço-temporal de populações são revistos. Também são discutidos a importância de *C. major* na macrofauna de praias arenosas protegidas da ação de ondas e o impacto de atividades humanas em termos de poluição e de exploração predatória sobre populações.

Key-words: *Callichirus major*, palaeoecologia, comportamento.

Abstract:

“Autoecology of *Callichirus major* (Say, 1818)”

Several aspects of the ecology of *C. major* are reviewed, including palaeoecology, burrow morphology, behaviour associated to burrow construction and defense, reproductive cycle, spatial and temporal structure of populations. The importance of *C. major* in sheltered sandy beaches macrofauna and the effect of human activity (pollution, fishery) on populations are also discussed.

Key-words: *Callichirus major*, palaeoecology, behaviour.

Introdução

Callichirus major (Figura 1), popularmente conhecido como “corrupto”, é um crustáceo decápodo da família Callianassidae. De hábitos reclusos, constrói suas galerias em praias de areia fina e muito fina, amplamente descobertas pela maré. Ocorre atualmente desde a Carolina do Norte (Hay & Shore, 1918) até a Ilha de Santa Catarina (Rodrigues, 1983). Rodrigues (1985) detectou diferenças morfológicas entre exemplares do Brasil e da Carolina do Norte e mais recentemente Staton & Felder (1995) estudando a variação genética de populações de **C. major** do Golfo do México e da costa atlântica americana e colombiana, concluíram que os exemplares da Colômbia eram suficientemente distintos para serem considerados como pertencentes a uma outra espécie. Assim sendo é possível que esta ampla distribuição geográfica represente um complexo de espécies muito próximas.

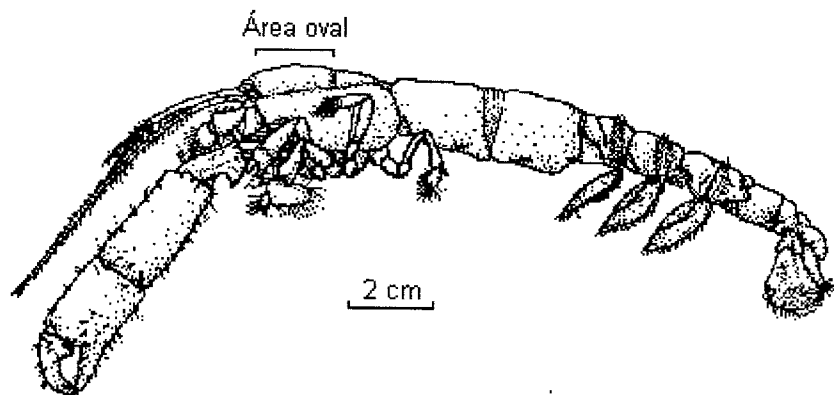


Figura 1. *Callichirus major* (macho), aspecto geral com a área oval da carapaça assinalada.

A espécie foi originalmente descrita por Say (1818) como *Callianassa major*. Saint-Laurent (1973) e mais recentemente Manning & Felder (1991) desdobraram o vasto gênero *Callianassa* em diversos gêneros e *C. major* foi designado como espécie tipo do gênero *Callichirus*, criado por Stimpson (1866), mas considerado apenas como subgênero nas revisões clássicas do início do século (Borradaile, 1903; De Man, 1928b).

Say (*op.cit.*), além da caracterização morfológica da espécie, forneceu as primeiras informações sobre a ecologia de um calianassídeo: “It is rarely seen, owing to its recluse mode of life. We found this specimen by digging in the sand of the bay

shore of the river St. John in East Florida, about eighteen inches below the surface, near low water mark; it had formed a tubular domicil, which penetrated the sand in a perpendicular direction to a considerable depth, the sides were of a more compact consistence than the surrounding sand, projecting above the surface about half an inch or more, resembling a small chimney, and rather suddenly contracted at top into a small "orifice".

Embora considerado por Say (*op.cit.*) como sendo um animal comum, a captura de *C. major*, constituiu, durante longo tempo, um sério desafio aos carcinologistas. Hay & Shore (1918), cem anos após o achado original, concluíram que a espécie era muito rara, pois apesar do trabalho energético de muitos coletores, durante de muitos anos, apenas um exemplar havia sido encontrado. De Man (1928a), reunindo subsídios para sua revisão mundial (De Man, 1928b), conseguiu apenas dois quelípodos, depositados no Museu Britânico, e uma fotografia do exemplar de Hay e Shore. Logo a seguir, uma expedição organizada pela Smithsonian Institution com o intuito de redescobrir *C. major* não obteve sucesso. Nesta ampla busca realizada em Beaufort, cerca de 1300 espécimes de invertebrados marinhos foram capturados mas nenhum pertencente à espécie desejada (Schmitt & Schoemaker, 1929).

Estas afirmações indicam a ausência de um meio eficiente de captura, restringindo-se o conhecimento da maioria das espécies a apenas um ou alguns exemplares obtidos fortuitamente. Os primeiros autores que se preocuparam com a coleta de calianassídeos utilizaram apenas pás para cavar as galerias (Stevens, 1928, 1929; MacGinitie, 1934, 1935; Lutze, 1938; Wass, 1955). Lunz (1937), na Carolina do Sul, após constatar ser quase impossível coletar *C. major* por escavação, desenvolveu a primeira técnica para a captura deste animal: após remover a parte superior, mais estreita, da galeria, deixar cair dentro dela um pequeno fragmento de concha e esperar até que o animal surja na abertura. A partir de então, *C. major* pode ser considerado um animal com habitat e método de coleta bem estabelecidos, mas mesmo assim pouco estudado. Pearse *et al.* (1942), em seu pioneiro trabalho sobre a ecologia de praias arenosas da Carolina do Norte, registraram a posição ocupada por *C. major* e Pohl (1946) realizou as primeiras observações ecológicas mais detalhadas.

No Brasil, a espécie foi assinalada por Rodrigues (1965), pormenorizadamente redescrita (Rodrigues, 1971) e sua biologia e ecologia investigadas sob vários aspectos (Rodrigues, 1966, 1967, 1976, 1983, 1984, 1985; Rodrigues & Shimizu, 1984, 1986, 1990; Rodrigues *et al.*, 1985, 1986a, 1986b, 1994). Estes trabalhos foram possíveis, em grande parte, devido à mecanização da técnica de coleta, uma vez que a técnica de Lunz demonstrou eficiência bastante relativa, pois nem sempre o animal surge na abertura da galeria. A coleta passou a ser realizada com o auxílio de uma bomba aspirante simples idealizada por Rodrigues (1966), que se revelou muito semelhante à descrita por Hailstone e Stephenson (1961), como sendo de uso corrente entre os pescadores do leste da Austrália para capturar a espécie local,

usada como isca para pesca. Assim, entre os especialistas, o dispositivo de coleta é considerado hoje como uma "invenção paralela" desenvolvida independentemente na Austrália e no Brasil.

Biologia & Paleontologia

Na interrelação entre paleontologia e biologia, desenvolvida através do estudo das galerias de espécies recentes e fósseis, **C. major** veio desempenhar importante papel como elo de ligação. Na descrição original da espécie (Say, *op. cit.*), encontra-se referência ao incipiente processo de fossilização: "The deserted tubes of the **Calianassa** are in many places very numerous, particularly where the sand is indurated by iron into the incipient state of sandstone; they are always filled up, but may readily be distinguished by the indurated parieties and summit often projecting a little above the general surface". Porém estas observações permaneceram esquecidas por mais de um século, até que Weimer & Hoyt (1964) estabeleceram a relação entre galerias encontradas em areias recentes no Estado da Geórgia e estruturas similares presentes nos sedimentos pleistocênicos da planície costeira deste mesmo estado norte-americano, concluindo que as galerias construídas por **C. major** tinham sido preservadas no registro geológico e podiam ser utilizadas como paleoindicadores de ambientes neríticos. Posteriormente, Hoyt e Weimer (1965) concluíram que os icnofósseis **Ophiomorpha** e **Halymenites** representavam galerias construídas por calianassídeos e que, no caso particular das **Ophiomorpha** encontradas nas camadas pleistocênicas da Geórgia, a espécie responsável pela sua origem era **C. major**. Estes trabalhos despertaram a atenção de sedimentólogos e geólogos que, na costa da Geórgia, realizaram estudos sobre as galerias e numerosas observações de natureza biológica, às vezes conflitantes (Frankenburg *et al.*, 1967; Frey & Mayou, 1971; Hertweck, 1972; Frey & Howard, 1972; Dörjes, 1972; Howard & Reineck, 1972; Howard & Dörjes, 1972; Pryor, 1975).

No Brasil, a ocorrência de tubos possivelmente de **Callianassa** foram assinalados por Bigarella & Becker (1975) em formações marinhas pleistocênicas dos Estados do Paraná e Santa Catarina. Posteriormente, Suguio & Martin (1976) registraram a presença de tubos fósseis na Formação Cananéia, atribuindo-os às espécies **C. major** e **Sergio guassutinga** (Rodrigues, 1971). Esta identificação baseou-se nos conhecimentos até então existentes sobre as espécies brasileiras atuais (Rodrigues, 1966, 1971). Uma comparação das galerias fósseis com moldes de galerias recentes de **C. major** obtidas com resina de poliéster (Rodrigues, 1983) permitiu concluir que os **Ophiomorpha** da Formação Cananéia devem ser atribuídos unicamente a **C. major** (Suguio *et al.*, 1984). A comparação de observações sobre o diâmetro das galerias, densidade e distribuição espacial dos orifícios encontrados nas Praias de José Menino (Santos, SP) e Barequeçaba (São Sebastião, SP), com dados semelhantes obtidos dos icnofósseis presentes no afloramento do Piçarro do Morrete (Ilha Comprida, Cananéia, SP), pertencente a depósitos marinhos pleistocênicos da

Formação Cananéia, permitiu afirmar que os hábitos da população fóssil eram os mesmos das atuais e que o local onde se encontra hoje o manguezal da Ilha Comprida foi uma praia arenosa semelhante às existentes hoje na Baía de Santos (Rodrigues *et al.*, 1985).

Galerias

moldagem

A técnica de obtenção de moldes de galerias utilizando resina de poliéster catalizada (Shinn, 1968) consiste em preencher a galeria com a resina, esperar o endurecimento e em seguida cavar o sedimento para recolher o molde. No caso de *C. major*, melhor resultado foi obtido recolhendo o molde na maré baixa subsequente ao preenchimento da galeria, isto é, aproximadamente 12 horas depois, tempo mais do que suficiente para completo endurecimento da resina. O modo de preparação da resina de poliéster encontra-se descrito em Rodrigues (1983). Mais recentemente tem sido utilizada resina de Araldite (e.g. Dworschak, 1983; Coelho, 1995; Rodrigues *et al.*, 1995).

morfologia, comportamento de construção e defesa

As aberturas das galerias de *C. major* apresentam-se, na superfície da praia, com diâmetro de aproximadamente 5 mm. O aspecto é variável. Às vezes é um simples orifício ao nível da superfície da areia, podendo ou não estar rodeado por fezes. Estas são pequenos cilindros de 3 a 4 mm de comprimento por 1 mm de diâmetro, de coloração escura. O orifício pode também estar no centro de uma elevação cônica, lembrando o esquema de um vulcão. Um terceiro aspecto é “em chaminé” (Say, 1818), menos comum e resultante do efeito da erosão ao redor do orifício.

Ao orifício segue-se um estreito túnel perpendicular à superfície e que se aprofunda na areia, sem variação de diâmetro, por 20 a 40 cm. Nos 5 a 10 cm seguintes o túnel alarga-se e muda de direção, quase paralelo à superfície da praia. O comprimento deste trecho, bem como seu diâmetro, são proporcionais ao tamanho do habitante da galeria. Os menores diâmetros observados são de aproximadamente 10 mm e os maiores de 25 a 30 mm. Em seguida a galeria curva-se para baixo, aprofundando-se por 40 a 60 cm ou mais. Até o nível onde a galeria é paralela à superfície a escavação é fácil. Geralmente neste ponto atinge-se o lençol freático e a escavação torna-se impraticável, impedindo a remoção de moldes completos.

O estudo dos moldes obtidos permite constatar a existência de uma ramificação lateral característica, situada aproximadamente entre 30 e 40 cm do início do trajeto vertical (Figura 2). Nesta ramificação, principalmente nas extremidades distais, os moldes revelam, seja por aderência de partículas ou pelo contorno mais irregular, a existência de material de granulação grosseira, distinto do sedimento arenoloso circunjacente.

Em galerias de vidro, construídas de acordo com os moldes, esses ramos laterais foram sistematicamente utilizados, pelos exemplares em observação, para depositar partículas maiores introduzidas na galeria. Os ramos, portanto, cumprem a função de depósito de material grosseiro, encontrado no percurso do trajeto escavado, ou eventualmente introduzido através do orifício de entrada.

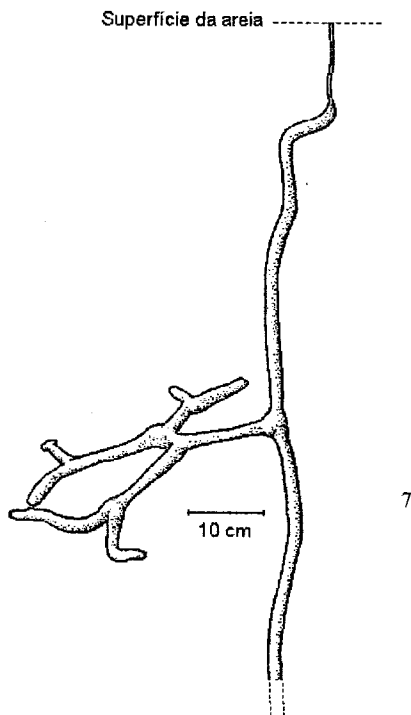


Figura 2 . Molde de uma galeria de *C. major*

As paredes das galerias de *C. major* são endurecidas por uma secreção produzida pelo animal. Este revestimento apresenta uma coloração ferruginosa, o que levou Say (1818) a supor que contivesse ferro. Pohl (1946), analisando duas amostras com três testes diferentes, não encontrou porcentagens significantes de ferro, sugerindo que a coloração poderia ser devida à presença de diatomáceas, que muitas vezes formam uma camada espessa sobre o sedimento, emprestando-lhe uma coloração marrom. Novos testes realizados em galerias fossilizadas (Sugiuo *et al.*, 1984) também não revelaram quantidade expressiva de ferro. Weimer e Hoyt (1964), baseados em propriedades ópticas e microquímicas, afirmam que o cimento é aparentemente

colofanita, um fosfato de cálcio amorfo. A maneira e o local exato da elaboração da secreção permanecem ainda desconhecidos. Glândulas localizadas no esôfago, nos apêndices ou na superfície do corpo parecem estar envolvidas.

A construção de galerias encontra-se detalhadamente descrita em Rodrigues (1966). Rodrigues & Hödl (1989) realizaram um filme sobre o comportamento de escavação e o texto narrativo do mesmo encontra-se integralmente publicado (Rodrigues & Hödl, 1990).

A intensa interação entre **C. major** e o sedimento envolve complexos fenômenos evolutivos e comportamentais que podem ser abrangidos pelo termo territorialidade. A conceituação de território ou territorialidade tem sido objeto de muitas controvérsias, classificações e sutilezas, como bem ressaltam Carpenter (1958) e, mais recentemente, Kaufmann (1983). Este último autor destaca que o termo territorialidade “tem resistido às tentativas de se fornecer uma definição satisfatória”. No entanto, no caso particular de **C. major** e dos talassinídeos em geral, confinados dentro de galerias, que são defendidas e utilizadas para abrigo, coleta de alimento e reprodução, configura-se uma área de ação muito bem delimitada, onde se confundem ou se superpõem vários conceitos, tais como área de ação (“home range”), território e espaço individual.

O ocasional encontro entre indivíduos de **C. major** dentro de galerias, leva imediatamente a um combate, sem qualquer sinal prévio de aviso, no qual um dos oponentes termina mutilado ou mesmo morto (Rodrigues & Hödl 1990). Este tipo de comportamento, verificado em diversos talassinídeos, é atribuído à defesa de território, ao acasalamento (Felder & Lovett, 1989), bem como proposto como um mecanismo de controle de densidade populacional (Buchanan, 1963; Tunberg, 1989). Felder e Lovett (1989) sugerem ainda que os combates podem contribuir para a maior proporção de fêmeas na população, resultante da mortalidade ou deslocamento de machos derrotados.

Aspectos populacionais

As estimativas de densidade populacional de **C. major** e a determinação do padrão de distribuição espacial foram realizadas pelo método de contagem de orifícios na superfície do sedimento, na Praia de José Menino, Santos, SP. As contagens efetuadas em uma área de 500 m² (subdividida em quadrados de 1m de lado) resultaram num valor de densidade média de 2,9 indivíduos/m², sendo 2,2 indivíduos/m² na metade superior da área de amostragem e 3,5 indivíduos/m² na inferior. Em um outro levantamento, em que amostragens sistemáticas foram realizadas apenas na região mais densamente povoada, o valor obtido foi de 7,9 indivíduos/m². Apesar de se verificarem gradientes de densidade expressos por estes resultados, o padrão de distribuição espacial dos indivíduos obtido foi ao acaso (Rodrigues, 1983). Estes resultados demonstraram que unidade de amostra de 1 m², além de operacionalmente

mais precisa (Rodrigues, 1983), permite, pelo padrão de distribuição espacial resultante, a estimativa da densidade total em áreas amplas.

Uma estimativa da biomassa desta população foi realizada em 1985, a partir de uma amostra de 83 indivíduos, e do valor de densidade 3,5 indivíduos/m² (Rodrigues, 1983). Os valores obtidos em termos de peso fresco (animais lavados e enxugados com papel absorvente), peso seco (secagem em estufa a 55° até peso constante) e peso seco sem cinzas (peso seco - peso de cinzas obtido por incineração em mufla a 550° por 4 horas), foram, respectivamente de 58,6 g/m², 13,5 g/m² e 12,1 g/m².

O estudo da estrutura temporal desta mesma população baseou-se na distribuição das frequências de classes de comprimento da área oval da carapaça (Figura 1), estrutura resistente à técnica de coleta e que, por possuir contornos bem definidos, propicia medidas mais precisas de uma dimensão linear, isométrica ao comprimento total do corpo do animal. A análise dos dados, obtidos de amostras com cerca de 100 indivíduos coletados periodicamente entre setembro de 1984 a dezembro de 1985, demonstrou que a estrutura desta população apresentou-se bastante estável ao longo do tempo, pois a classe modal da distribuição (15 mm nas fêmeas e 14 mm nos machos) não apresentou variações notáveis durante o período de estudos. Este padrão, com maior frequência de indivíduos grandes, é comum entre os talassinídeos, e é atribuído tanto a uma compensação da mortalidade pelo recrutamento (Hailstone & Stephenson, 1961), como também à desaceleração do crescimento nos indivíduos maiores, resultando no acúmulo destes nas classes de maior tamanho (Buchanan, 1963; Forbes, 1976; Dworschak, 1988; Hanekon & Erasmus, 1989).

Durante todo o período de estudos, as fêmeas predominavam na população, perfazendo 73,5% do total de animais coletados, outra característica comum no grupo (Tunberg, 1986; Dworschak, 1988; Felder & Lovett, 1989; Hanekon & Baird, 1992; Pezzuto, 1993), e apresentavam-se ovígeras, durante todo o período, com proporções variando de cerca de 45% (dezembro de 1984) e 13% (março de 1985). Neste último aspecto, a população de *C. major* da baía de Santos difere dos demais casos descritos, nos quais se verificam épocas relativamente bem marcadas de reprodução (Hailstone & Stephenson, 1961; Forbes, 1976; Tunberg, 1986; Felder & Lovett, 1989; Tamaki & Ingole, 1993). Embora esta peculiaridade possa ser atribuída aos padrões ambientais menos variáveis verificados nos trópicos, a disponibilidade alimentar do local, com altos teores de matéria orgânica resultante do despejo de esgotos, parece ser o fator mais atuante. Reforça esta hipótese o fato da reprodução ser marcadamente sazonal em uma população de *C. major* em São Sebastião, SP com menor intensidade de poluição (Shimizu, observação pessoal).

Importância em comunidades de praias arenosas

Em termos numéricos, **C. major** apresentou valores de abundância relativa sempre maiores do que 30% e freqüentemente superiores a 50% da fração da comunidade amostrada pela contagem de estruturas biogênicas (sinais produzidos por organismos na superfície da areia), durante dois anos, na Praia de Barequeçaba, São Sebastião, SP (Shimizu, 1991). Em locais com maior disponibilidade de matéria orgânica, como na Baía de Santos, o seu grau de dominância pode ser ainda mais acentuado, como demonstram os resultados de Rodrigues (1983): na área de 500 m² (veja item anterior), além de **C. major**, foram detectados apenas um indivíduo do enteropneusto **Balanoglossus clavigerus** Delle Chiaje, 1828 e um do bivalve **Tivella mactroides** Born, 1778. Levando-se em consideração a pequena variação temporal da densidade (Shimizu, 1991), da estrutura da população e o expressivo valor de sua biomassa, que equivale a aqueles correspondentes a centenas ou milhares de indivíduos de espécies dominantes em locais de alta produtividade, tais como o bivalve **Donax hanleyanus** Philippi, 1842 e o hipídeo **Emerita brasiliensis** Schmitt, 1935 (Gianuca, 1983), a dominância de **C. major** pode não ser restrita à fração da macrofauna detectável pelo método de contagem de sinais. Pode-se inferir também que esta espécie influencia processos funcionais do ambiente litorâneo. Segundo Souza *et al.* (1995), a circulação de água no interior das galerias deste animal pode ter importante papel na liberação de nutrientes dissolvidos para a coluna de água.

A existência de galerias de **C. major** também influencia de forma significativa a estrutura da comunidade de praias arenosas, ao fornecer condições favoráveis ao estabelecimento de espécies comensais como o caranguejo **Pinnixa patagoniensis** Rathbun, 1918, o bivalve **Ceratobornia cema** Narchi, 1967 e o copépode **Hemicyclops caissarum** Kihara & Rocha, 1993. Estas condições permitem a essas espécies habitarem profundidades do sedimento livre da ação de ondas, sem que tenham de enfrentar situações de anoxia, uma vez que a água no seu interior apresenta concentrações de O₂ dissolvido (12 a 63% da água do mar) consideravelmente mais altas que a da água intersticial adjacente (6 a 11 % da água do mar), em decorrência das atividades de **C. major** (Shimizu, 1991).

Interferência de atividades humanas

O impacto de atividades antrópicas sobre **C. major** foi investigado com base no acúmulo de poluentes em tecidos e na influência da exploração predatória sobre as características populacionais. Por se alimentar por filtração de partículas suspensas na água (Rodrigues, 1983; Rodrigues e Hödl, 1990) e ter longo período de vida sempre no mesmo local, **C. major** apresenta boas perspectivas como bioacumulador de poluentes em águas litorâneas. Testes preliminares para a determinação de teores de arsênico foram realizados no Departamento de Análises Clínicas e Toxicológicas da Faculdade de Ciências Farmacêuticas da Universidade de São Paulo,

em 1985. Foram utilizadas 18 fêmeas ovígeras de **C. major** da Baía de Santos, uma área naquela época severamente poluída tanto por esgoto doméstico (Santos e São Paulo), como também por resíduos industriais da região de Cubatão. As análises foram efetuadas pela combinação dos métodos de mineralização por via seca e de determinação espectrofotométrica no visível de arsina com dietilditiocarbamato de prata em piridina. Os teores obtidos foram de 1,94 ppm no cefalotórax, 2,77 ppm no abdome, 3,46 ppm no hepatopâncreas, 2,70 ppm no ovário e 3,85 ppm nos ovos. Estes valores foram marcadamente superiores aos obtidos para outros crustáceos coletados na região administrativa de Santos (**Callinectes** sp - 0,56 ppm; **Ucides cordatus** - 0,44 ppm), tornando evidente a bio-acumulação de arsênico por **C. major**.

A exploração predatória de **C. major** teve início em meados da década de 1980, com a comercialização de instrumentos apropriados para captura do animal, que era até então praticamente desconhecido do público em geral. Nos anos subsequentes, a exploração artesanal da espécie, como isca para pesca, tornou-se bastante popular em diversos municípios do litoral paulista e, posteriormente, em outros estados. Resultados preliminares de um estudo recente (Souza & Borzone, 1995) revelaram que a intensidade de coleta pode atingir, durante o período de um verão 122.360 indivíduos (612kg de biomassa), representando 6% do estoque disponível no período imediatamente anterior.

Uma avaliação dos possíveis efeitos desta atividade sobre a população de **C. major** realizado em outubro 1991 na baía de Santos não revelou alterações importantes nos valores de densidade populacional (8,0 ind./m² na área de maior densidade), na razão sexual (67,7% de fêmeas) e proporção de fêmeas ovígeras (41,3%), em relação ao período 1984-86. Já na distribuição de frequências de classes de comprimento da área oval da carapaça foi detectado um deslocamento da moda de 15 mm para 12 mm. Estes resultados podem expressar um aumento na intensidade de recrutamento, devido à maior disponibilidade de substrato para o estabelecimento de jovens, resultantes da remoção de indivíduos maiores. Em 1992, a captura do animal passou a ser proibida no município de Santos (Lei nº 850, 19/3/92) e os estudos na Praia de José Menino foram interrompidos.

Referências bibliográficas

- BIGARELLA, J. J. & R. D. BECKER (eds.), 1975. Field itinerary. International Symposium on the Quaternary during the years 1873-76. *Boletim Paranaense de Geociências*, **33**: 300-332.
- BORRADAILE, L. A. 1903. On the classification of Thalassinidea. *Annals and Magazine of Natural History* (serie 7), **12**: 534-551.

- BUCHANAN, J. B. 1963. The biology of *Calocaris macandreae* [Crustacea: Thalassinidea]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **43**: 729-747.
- CARPENTER, C. R. 1958. Territoriality. A review of concepts and problems. pp. 224-250. In: Roe, A. & G.G. Simpson (eds). *Behavior and Evolution*. Yale University Press, New Haven.
- COELHO, V. R. 1995. *Ecologia de Upogebia omissa* Gomes Corrêa, 1968 (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 78 pp.
- DE MAN, J. G. 1928a. A contribution to the knowledge of twenty two species and three varieties of the genus *Callinassa* Leach. *Capita Zoologica*, **2**: 1-56.
- DE MAN, J. G. 1928b. The Thalassinidae and Callinassidae collected by the Siboga-Expedition with some remarks on the Laomediiidae. In: *Siboga-Expeditie: The Decapoda of the Siboga Expedition*. E.J. Brill, Leiden, vol. 39a, part 7. 187 pp.
- DÖRJES, J. 1972. Georgia coastal region, Sapelo Island, U.S.A.: Sedimentology and biology. VII. Distribution and zonation of macrobenthic animals. *Senckenbergiana maritima*, **4**: 183-216.
- DWORSCHAK, P. C. 1983. The Biology of *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda, Thalassinidea). I - The burrows. *Marine Ecology*, **4**: 19-43.
- DWORSCHAK, P. C. 1988. The Biology of *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda, Thalassinidea). III - Growth and production. *Marine Ecology*, **9**: 51-77.
- FELDER D. L. & D. L. LOVETT 1989. Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callinassa louisianensis* Schmitt, 1935. *Journal of Crustacean Society*, **9**: 540-553.
- FORBES, A. T. 1977. Breeding and growth of the burrowing prawn *Callinassa kraussi* Stebbing (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Zoologica Africana*, **12**: 149-161.
- FRANKENBERG, D.; S. L. COLES & R. E. JOHANNES, 1967. The potential trophic significance of *Callinassa major* fecal pellets. *Limnology and Oceanography*, **12**: 113-120.
- FREY, R. W. & J. D. HOWARD 1972. Georgia coastal region, Sapelo Island, U.S.A.: Sedimentology and biology. VI. Radiographic study of sedimentary structures made by beach and offshore animals in aquaria. *Senckenbergiana maritima*, **4**: 169-182.

- FREY, R. W. & T. V. MAYOU 1971. Decapod burrows in Holocene barrier island beaches and washover fans, Georgia. *Senckenbergiana maritima*, **3**: 53-77.
- GIANUCA, N. M. 1983. A preliminary account of the ecology of sandy beaches in southern Brazil. pp. 413-419. In: McLachlan, A. & T. Erasmus (eds.) *Sandy Beaches as Ecosystems*. W. Junk Publishers. Hague.
- HAILSTONE, T. S. & W. STEPHENSON 1961. The biology of *Callianassa* (*Trypaea*) *australiensis* Dana, 1952 (Crustacea, Thalassinidea). *University of Queensland Papers Department of Zoology*, **1**: 259-285.
- HANEKOM, N. & D. BAIRD 1992. Growth, production and consumption of the thalassinid prawn *Upogebia africana* (Ortmann) in the Swartkops estuary. *South-African Journal of Zoology*, **27**:130-139.
- HANEKOM, N. & T. ERASMUS 1989. Determinations of the reproductive output of populations of a thalassinid prawn *Upogebia africana* (Ortmann) in the Swartkops estuary. *South-African Journal of Zoology*, **24**: 244-250.
- HAY, W. P. & C. A. SHORE 1918. The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. *Bulletin of the Bureau of Fisheries of Washington*, **35**: 371-475.
- HERTWECK, G. 1972. Georgia coastal region, Sapelo Island, U.S.A.: Sedimentology and biology. V. Distribution and environmental significance of lebensspuren and *in situ* skeletal remains. *Senckenbergiana maritima*, **4**: 125-168.
- HOWARD, J. D. & J. DÖRJES 1972. Animal-sediment relationships in two beach-related tidal flats, Sapelo Island, Georgia. *Journal of Sedimentary Petrology*, **42**(3): 608-623.
- HOWARD, J. D. & H. E. REINECK 1972. Georgia coastal region, Sapelo Island, U.S.A.: Sedimentology and biology. IV. Physical and biogenic sedimentary structures of the nearshore shelf. *Senckenbergiana maritima*, **4**: 81-124.
- HOYT, J. M. & R. J. WEIMER 1965. The origin and significance of *Ophiomorpha* (*Halymenites*) in the Cretaceous of the Western Interior. *Nineteenth Field Conference Guidebook of Wyoming Geological Association*: 203-207.
- KAUFMANN, J. M. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Review*, **58**: 1-20.
- LUNZ, G. R. 1937. Notes on *Callianassa major* Say. *Charleston Museum Leaflet*, **10**: 1-15.

- LUTZE, R. J. 1938. Über Systematik Entwicklung und Oekologie von **Callianassa**. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **1**: 162-199.
- MAC GINITIE, G. E. 1934. The natural history of **Callianassa californiensis** Dana. *American Midland Naturalist*, **15**: 166-176.
- MAC GINITIE, G. E. 1935. Ecological aspects of a California marine estuary. *American Midland Naturalist*, **16**: 629-765.
- MANNING, R. B. & D. L. FELDER 1991. Revision of the American Callinassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **104**: 764-792.
- PEZUTTO, P. R. 1993. *Ecologia Populacional de Neocallichirus mirim (Rodrigues, 1971) (Decapoda: Callinassidae) na Praia do Cassino, RS, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Fundação Universidade Rio Grande. 124 pp.
- PEARSE, A. S.; H. J. HUMM & G. W. WHARTON 1942. Ecology of sand beaches at Beaufort, N. C. *Ecological Monographs*, **12**: 135-190.
- POHL, M. E. 1946. Biological observations on **Callianassa major** Say at Beaufort, North Carolina. *Ecology*, **27**: 71-80.
- PRYOR, W.A. 1975. Biogenic sedimentation and alteration of argillaceous sediments in shallow marine environments. *Bulletin of the Geological Society of America*, **86**(9): 1244-1254.
- RODRIGUES, S. de A. 1965. Ocorrência de **Callianassa major** Say no litoral de São Paulo. *Ciência e Cultura*, **17**: 226.
- RODRIGUES, S. de A. 1966. *Estudos sobre Callianassa: Sistemática, Biologia e Anatomia*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 169 pp.
- RODRIGUES, S. de A. 1967. Observações biológicas sobre **Callianassa** (Crustacea, Decapoda). *Ciência e Cultura*, **19**: 434.
- RODRIGUES, S de A. 1971. Mud shrimps of the genus **Callianassa** Leach from the Brazilian coast (Crustacea, Decapoda). *Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo*, **20**: 191-223.
- RODRIGUES, S. de A. 1976. Sobre a reprodução, embriologia e desenvolvimento larval de **Callinectes major** (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **1**: 85-104.
- RODRIGUES, S de A. 1983. *Aspectos da Biologia de Thalassinidea do Atlântico Tropical Americano*. Tese Livre Docência. Universidade de São Paulo. 174 pp.

- RODRIGUES, S. de A. 1984. Manutenção de **Callichirus major** (Say, 1818) e **Callichirus mirim** (Rodrigues, 1971) (Crustacea, Decapoda) em condições artificiais. *Resumos do XI Congresso Brasileiro de Zoologia*, Belém. pp. 96-97.
- RODRIGUES, S. de A. 1985. Sobre o crescimento relativo de **Callichirus major** (Say, 1818)(Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **9**: 195-211.
- RODRIGUES, S. de A. & W. HÖDL 1989. *Burrowing behaviour of Callichirus major and C. mirim*. Institute of Scientific Film of Austria. 17,5 min. 16 mm.
- RODRIGUES, S. de A. & W. HÖDL 1990. Burrowing behaviour of **Callichirus major** and **C. mirim**. *Wissenschaftlichen Film*, **41**: 48-58.
- RODRIGUES, S. de A. & G. Y. SHIMIZU 1984. Densidade e distribuição espacial de **Callichirus major** (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) no Litoral de São Paulo. *Resumos do XI Congresso Brasileiro de Zoologia*, Belém. pp. 94-95.
- RODRIGUES, S. de A. & R. M. SHIMIZU 1986. Estimativa da biomassa de **Callichirus major** (Say, 1818) na Baía de Santos, SP (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Ciência e Cultura* (Supl.), **38**: 688-689.
- RODRIGUES, S. de A. & R. M. SHIMIZU 1990. Considerações sobre a exploração predatória das populações de **Callichirus major** (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) no litoral paulista. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **62**: 201.
- RODRIGUES, S. de A.; K. SUGUIO & G. Y. SHIMIZU 1985. Ecologia e paleoecologia de **Callichirus major** (Say, 1818)(Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Anais do Seminário Regional de Ecologia*, **4**: 499-519.
- RODRIGUES, S. de A.; J. M. FERREIRA; H. F. GEBARA & R. M. SHIMIZU 1986a. Estrutura temporal da população de **Callichirus major** (Say, 1818) na Baía de Santos, SP (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Resumos XIII Congresso Brasileiro de Zoologia*, Cuiabá. p. 50.
- RODRIGUES, S. de A.; A. F. MIDIO; M. V. H. TOMOTAKE & R. M. SHIMIZU 1986b. Determinação de arsênico em **Callichirus major** (Say, 1818) da Baía de Santos, SP (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Ciência e Cultura* (Supl.), **38**: 737.
- RODRIGUES, S. de A.; R. M. SHIMIZU & V. R. COELHO 1994. Monitoramento de uma população de **Callichirus major** (Say, 1818), da Baía de Santos, SP, sujeita à exploração predatória (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Resumos 2º Congresso de Ecologia do Brasil*, Londrina. p. 367.

- RODRIGUES, S. de A., P. C. DWORSCHAK, V. R. COELHO & P. R. PEZZUTO. 1995. Burrows of *Axianassa australis* (Decapoda: Thalassinidea: Laomedidae) from Praia do Araça, SP, Brazil. *The Crustacean Society 1995 Summer Meeting*, Fort Pierce. pp. 26-27.
- SAINT-LAURENT, M de 1973. Sur la systématique et la phylogénie des Thalassinidea: définition des failes des Callianassidae et des Upogebiidae et diagnose de cinq genres nouveaux (Crustacea, Decapoda). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, **277**: 513-516.
- SAY, T. 1818. An account of the Crustacea of the United States. *Journal of the Academy of Sciences of Philadelphia*, **1**(2): 235-253.
- SCHMITT, W. L. & C. R. SCHOEMAKER 1929. The Crustaceans of Beaufort, North Carolina. pp. 85-88. In: *Exploration and fieldworks of the Smithsonian Institution in 1928*. S.C.P, Washington.
- SHIMIZU, R. M. 1991 *A Comunidade de Macroinvertebrados da Região Entre-marés da Praia de Barequeçaba, São Sebastião, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 72 pp.
- SHINN, E.A. 1968. Burrowing in the recent lime sediments of Florida and the Bahamas. *Journal of Paleontology*, **42**: 879-894.
- SOUZA, J. R. B.; E. C. MACHADO; C. A. BORZONE & N. BRANDINI 1995. *Callinectes major* contribui significativamente para os fluxos bentônicos de praias arenosas? *Resumos do VI Congresso Latinoamericano de Ciencias del Mar*, Mar del Plata. p. 37.
- SOUZA, J. R. B. & C. A. BORZONE 1995. Impacto da pesca sobre *Callinectes major* (Say, 1818) de uma praia arenosa do sul do Brasil. *Resumos do VI Congresso Latinoamericano de Ciencias del Mar*, Mar del Plata. p. 190
- STATON, J. L. & D. L. FELDER 1995. Genetic variation in populations of the ghost shrimp genus *Callinectes* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in the Western Atlantic and Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, **56**: 523-536.
- STEVENS, B. A. 1928. Callianassidae of the West Coast of North America. *Publications of the Puget Sound Marine Biological Station*, **6**: 315-370.
- STEVENS, B. A. 1929. Ecological observations on Callianassidae of Puget Sound. *Ecology*, **10**: 339-405.

- SUGUIO, K. & L. MARTIN 1976. Presença de tubos fósseis de **Callianassa** nas formações quaternárias do litoral paulista e a sua utilização na reconstrução paleoambiental. *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo*, **7**: 17-26.
- SUGUIO, K.; S. de A. RODRIGUES; M. G. TESSLER & E. E. LAMBOOY 1984. Tubos de **Ophiomorphas** e outras feições de bioturbação na Formação Cananéia, Pleistoceno da Planície Costeira Cananéia-Iguape, SP. pp. 111-122. In: Lacerda, L.D. de; S.D. de Araújo; R Cerqueira & B.Turcq (eds.) *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói.
- TAMAKI, A. & B. INGOLE 1993. Distribution of juvenile and adult ghost shrimps **Callianassa japonica** Ortmann (Thalassinidea), on an intertidal flat: Intraspecific facilitation as a possible pattern-generating factor. *Journal of Crustacean Biology*, **13**: 175-83.
- TUNBERG, B. 1986. Studies on the population ecology of **Upogebia deltaura** (Leach) (Crustacea, Thalassinidea). *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*, **22**: 753-765.
- WASS, L. M. 1955. The decapod crustaceans of Alligator Harbor and adjacent inshore areas of North-Western Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, **18**: 129-176.
- WEIMER, R. J. & HOYT, J. H. 1964. Burrows of **Callianassa major** Say, geologic indication of littoral and shallow neritic environments. *Journal of Palaeontology*, **38**: 761-767.

Endereço

RODRIGUES, S. A. & SHIMIZU, R. M.

Departamento de Ecologia Geral, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. Rua do Matão, 314. cep 05508-900.