

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**COMPORTAMENTO AGONÍSTICO,
DESLOCAMENTO E PADRÕES DE ATIVIDADE DE
LAGOSTINS NEOTROPICAIS (DECAPODA:
PARASTACIDAE)**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Marcelo Marchet Dalosto

Santa Maria, RS, Brasil.

2012

**COMPORTAMENTO AGONÍSTICO, DESLOCAMENTO E
PADRÕES DE ATIVIDADE DE LAGOSTINS NEOTROPICAIS
(DECAPODA: PARASTACIDAE)**

Marcelo Marchet Dalosto

Dissertação apresentada ao curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria, RS, como requisito parcial para a obtenção do grau de
Mestre em Biodiversidade Animal

Orientador: Dr. Sandro Santos

Santa Maria, RS, Brasil

2012

D148c Dalosto, Marcelo Marchet

Comportamento agonístico, deslocamento e padrões de atividade de lagostins neotropicais (Decapoda, Parastacidae) / por Marcelo Marchet Dalosto. – 2012.

91 f. : il. ; 30 cm

Orientador: Sandro Santos.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2012

1. Crustáceos 2. Lagostins Neotropicais 3. *Parastacus* 4. Decapoda
5. Parastacidae 6. Interações agressivas 7. Radiotelemetria I. Santos,
Sandro II. Título.

CDU 595.384.1

Ficha catalográfica elaborada por Simone G. Maisonave – CRB 10/1733
Biblioteca Central da UFSM

**Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal**

**A comissão examinadora, abaixo assinada,
aprova a dissertação de mestrado**

**COMPORTAMENTO AGONÍSTICO, DESLOCAMENTO E PADRÕES
DE ATIVIDADE DE LAGOSTINS NEOTROPICAIS (DECAPODA:
PARASTACIDAE)**

elaborada por
Marcelo Marchet Dalosto

Como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Biodiversidade Animal

COMISSÃO EXAMINADORA:

Sandro Santos, Dr.
(Presidente/Orientador)

Sérgio Luiz de Siqueira Bueno, Dr.
(USP – São Paulo, SP)

Luciane Ayres Peres, Dra.
(UFRGS – Porto Alegre, RS)

Santa Maria, 24 de fevereiro de 2012.

Aos meus pais, Daltro e Paula.

Afinal de contas, que mestres melhores alguém poderia ter?

Agradecimentos:

À CAPES pela bolsa de mestrado.

Ao Dr. Sandro Santos, por me introduzir ao estudo dos crustáceos, pela paciência e pelos conselhos.

Aos componentes da banca, Dra. Luciane Ayres Peres e Dr. Sérgio Luís de Siqueira Bueno pelas valiosas sugestões.

Ao Paulo Valdoy Moraes da Rosa, secretário do PPG Biodiversidade Animal, pelo auxílio e pelo tratamento cordial que sempre recebi.

À Sra. Lúcia Baggio e o Sr. Alderi Baggio, por gentilmente nos permitirem coletar os lagostins em sua propriedade. Ao Dr. Miguel Antão Durlo, do Departamento de Ciências Florestais da UFSM, por nos permitir trabalhar e coletar em sua propriedade, até mesmo em alguns momentos inoportunos.

Aos doutores Erich Rudolph, da Universidad de Los Lagos, Chile e Alastair Richardson, da University of Tasmania, Austrália, por gentilmente cederem material para este trabalho, quando necessitei de ajuda.

Aos meus colegas de laboratório, Alexandre, Joele, Alberto, Amanda (“poke”), Gláucia, Juliana (um bônus especial por aguentar meus ataques de final de ano), Aimeé, Cadidja, Rodrigo, Cristiane e Rose, por todo o apoio nas coletas, filmagens, na tenebrosa “tabulação de dados”, nas apresentações, pelas conversas técnicas e pelas nem tão técnicas assim e pelos inúmeros cafés compartilhados.

Aos meus amigos Francine, Bruno, Diego, Tiago (a carga de cavalaria na última hora) Sarah e Jôsi, por todo o apoio e paciência, tanto nas horas boas quanto nas conturbadas.

À Força que rege este Universo, qualquer que seja sua natureza, seu nome e suas leis, sinto que muitas vezes não teria conseguido chegar aonde cheguei sem alguma ajuda.

Agradecimentos Especiais:

Ao Dr. Sandro Santos, mestre e amigo, pela paciência despendida com meus erros, pela confiança em que eu conseguiria chegar a esse ponto, e por ensinar, em toda plenitude, o que “orientar” significa. Quem podia imaginar que aquele guri que há quase seis anos chegou ao laboratório “mais perdido que cego em tiroteio” chegaria até aqui?

À colega e amiga Joele, por “segurar as pontas” sempre que eu perdia o controle, pelo apoio em todas as etapas do meu trabalho, e pela amizade incondicional de longa data. Quantas vezes tu tiveste de aguentar o “nôno” aqui surtar por qualquer coisa...

Ao colega, companheiro e grande amigo Alexandre, parceiro de coletas, observações noturnas, saída de campo a qualquer hora em qualquer dia, coleta de barro a pé, na chuva, discussões de artigos, congressos, festas, indiadas e de incomensuráveis quilogramas de caféina compartilhada. *Khef, ka e ka-tet.*

À meus irmãos, Francisco e Joana, e principalmente aos meus pais, Daltro e Paula, por todo o amor, carinho e paciência que dedicaram a mim, por confiar em meu potencial e acreditarem em mim, incondicionalmente. Se algum dia eu cheguei a conquistar algo, por mínimo que seja, eu devo tudo isto ao que vocês me ensinaram e ao que fizeram por mim, não tenho palavras para agradecer, simplesmente amo vocês de todo o meu coração.

“When I look at a crayfish I envy it, so rich is it in organs with which to do all that it has to do. From the head to the tail, it is crowded with a large assortment of executive appendages. In this day of multiplicity of duties, if we poor human creatures only had the crayfish’s capabilities, then might we hope to achieve what lies before us.”

- Anna Botsford Comstock

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

COMPORTAMENTO AGONÍSTICO, DESLOCAMENTO E PADRÕES DE ATIVIDADE DE LAGOSTINS NEOTROPICAIS (DECAPODA: PARASTACIDAE)

Autor: Marcelo Marchet Dalosto

Orientador: Dr. Sandro Santos

Data e local da defesa: Santa Maria, 24 de fevereiro de 2012

Este trabalho abordou o comportamento dos lagostins do gênero *Parastacus*. Foram realizados dois experimentos: um descrevendo e comparando o comportamento agonístico de *Parastacus brasiliensis* e *P. pilimanus*, em laboratório; e outro, em campo, objetivando o acompanhamento do deslocamento e da atividade de *P. pilimanus* através de da técnica de radiotelemetria. Para o primeiro, os indivíduos de ambas as espécies foram capturados, e levados ao laboratório, aonde foram pareados de acordo com o comprimento cefalotorácico e dos própodos quelares. Dez duplas de *P. brasiliensis* e 13 de *P. pilimanus* foram formadas, sendo aclimatados individualmente. As duplas foram filmadas por 20min, durante os quais puderam interagir. Foram quantificadas a agressividade, a agressividade relativa, a duração do primeiro embate, a duração média dos embates, o número de embates, o período de latência, a representatividade de comportamentos agressivos, o número de aproximações, o número de chicotes com antena e o número de batidas com quelípodo. As espécies foram comparadas quanto à formação de hierarquias de dominância. *Parastacus brasiliensis* apresentou valores significativamente maiores do que *P. pilimanus* em todos os parâmetros, exceto latência, número de embates e chicote com antenas (apenas vencedores), enquanto *P. pilimanus* executou mais o ato “bater com quelípodo”. Formação de hierarquias foi mais frequente em *P. pilimanus* do que em *P. brasiliensis*. Estes resultados apontam a espécie fossorial, *P. pilimanus*, como menos agressiva. O repertório comportamental diferiu do esperado para lagostins. Outra diferença foi a agressão não-escalada. Na segunda etapa, foram realizadas duas campanhas, uma na primavera de 2010 e outra na primavera de 2011. Em cada, cinco indivíduos de *P. pilimanus* foram monitorados por sete dias através de radiotelemetria. Verificações de posição foram realizadas às 13, 19, 22, 1, 4 e 7h. Temperatura do ar, temperatura da água, velocidade da correnteza, oxigênio dissolvido, pH e condutividade foram medidos diariamente. Os deslocamentos dos indivíduos foram comparados. Os lagostins foram testados quanto à atividade, deslocamento preferencial à montante ou à jusante permanência nas galerias. A influência dos parâmetros abióticos no deslocamento e a atividade circadiana também foram verificadas. Apenas um lagostim, apresentou atividade significativamente maior que dois outros lagostins. Não houve diferença significativa entre os deslocamentos. A permanência dos animais foi maior dentro das tocas do que no riacho, e nenhum dos parâmetros abióticos influenciou o deslocamento. Estes resultados foram os mesmos para as duas campanhas. Entre as campanhas, não houve diferença em nenhum parâmetro. A análise de atividade circadiana revelou que apenas três lagostins apresentaram atividade concentrada entre 19h49min e 02h11min. Os resultados apontam que *P. pilimanus* move-se pouco, embora constantemente. A alta permanência nas tocas caracteriza essa espécie como escavadora primária. O baixo potencial de dispersão dos indivíduos da população investigada ressalta sua vulnerabilidade frente a distúrbios ambientais. Este baixo potencial de dispersão também pode estar relacionado com a ocorrência de intersexualidade no grupo?. Ambos os trabalhos abordam aspectos não documentados do comportamento de lagostins neotropicais, que chamam atenção por se diferenciarem dos padrões gerais dentro dos Astacida, principalmente em relação às espécies do hemisfério norte, as melhores estudadas até o momento.

Palavras-chave: *Parastacus*. Interações agressivas. Radiotelemetria.

ABSTRACT

Mastership Dissertation
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

AGONISTIC BEHAVIOR, DISPLACEMENT AND ACTIVITY PATTERNS OF NEOTROPICAL CRAYFISH (DECAPODA: PARASTACIDAE)

Author: Marcelo Marchet Dalosto

Advisor: Dr. Sandro Santos

Date e place of the defense: Santa Maria, February 24th 2012

This study investigated the behavior of crayfishes of the genus *Parastacus*. Two experiments were performed: one describing and comparing the agonistic behavior of *Parastacus brasiliensis* and *Parastacus pilimanus*, in laboratory; and another experiment, in the field, where movement and activity of *P. pilimanus* were monitored through radio-telemetry. For the first experiment, individuals of both species were captured and taken to the lab, where they were paired according to carapace and cheliped length. Ten pairs of *P. brasiliensis* and thirteen of *P. pilimanus*, were formed, being acclimated individually. The pairs were allowed to interact for 20min, during which they were filmed. Quantifications of aggressiveness, relative aggressiveness, first bout duration, mean bout duration, number of bouts, latency period, representativity of aggressive behaviors, number of approaches, number of antennal whips and number of chela punches were made. The species were compared regarding the formation of dominance hierarchies. *P. brasiliensis* exhibited significantly higher values for all parameters, except latency, number of bouts and antennal whips (only winners), while *P. pilimanus* executed "chela punch" more frequently. Formation of dominance hierarchies was more frequent in *P. pilimanus* than in *P. brasiliensis*. These results point the fossorial species as less aggressive. The behavioral repertory differed from the expected for crayfish. Another difference was a non-escalated aggression. In the second phase, two campaigns were performed, one in the spring of 2010 and another in the spring of 2011. In each, five *P. pilimanus* were monitored for seven days through radio-telemetry. Verifications of position of crayfishes were made at 13, 19, 22, 1, 4 and 7h. Air temperature, water temperature, flow speed, dissolved oxygen, pH and conductivity were measured daily. Daily displacements were compared. The crayfish were tested for preferably diurnal/nocturnal activity, preferably upstream/downstream movements and permanence within burrows. The influence of abiotic parameters in the animal's displacement and the circadian activity were also checked. Only one crayfish presented significantly higher activity than two other crayfish. There were no significant differences between for movements. The permanence of the animals was higher within burrows than in the streambed, and none of the abiotic parameters affected movement. These results were the same for both campaigns. Between the campaigns, no differences were found for any parameters. The circadian activity analysis revealed that only three crayfish (one in 2010 and two in 2011) showed activity concentrated between 19h49min and 02h11min. The results point that *P. pilimanus* makes short, but frequent displacements. The high permanence within burrows characterizes this species as a primary burrower. The low dispersal potential of the studied population highlights its vulnerability towards a possible disturbs. This weak dispersion ability might also be related to the occurrence of intersexuality in the group. Both these studies relate to unknown subjects, when concerning the behavior of Neotropical crayfishes, which stand out for their differentiation, in relation to the general patterns within the Astacida, especially regarding the Northern Hemisphere species, better studied so far.

Keywords: *Parastacus*. Aggression. Radio-telemetry.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Introdução Geral:

- Figura 01** – *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869). Observe a forma cilíndrica do corpo, o abdome ligeiramente reduzido e os quelípodos se abrindo em um plano semi-vertical, alterações morfológicas relacionadas com o hábito escavador 14
- Figura 02** – *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869). Observe a morfologia muito semelhante à de *Parastacus brasiliensis*, exceto pela pilosidade nos quelípodos, característica diagnóstica de *P. pilimanus* 15
- Figura 03** – Toca escavada por *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835). Foto por Erich Rudolph 18
- Figura 04** – Lagostins epígeos de grande porte da América do Norte, equipados com radiotransmissores: *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) à esquerda e *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) à direita. Foto pela British Environmental Agency 24

Artigo 01: Agressividade e hábito de vida em duas espécies de lagostins neotropicais (Decapoda: Parastacidae)

- Figura 01** – Análises interespecíficas dos valores de agressividade (escore) verificados neste estudo. Caixas brancas indicam *Parastacus brasiliensis*, caixas cinza indicam *Parastacus pilimanus*. (A) e (B) representam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$, teste t para amostras independentes) entre vencedores e (a) e (b) representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre perdedores. Linha horizontal representa média, altura da coluna representa desvio padrão, barra vertical representa valores máximos e mínimos 47
- Figura 02** – Análises interespecíficas dos valores de agressividade relativa (escore/frame) verificados neste estudo. Caixas brancas indicam *Parastacus brasiliensis*, caixas cinza indicam *Parastacus pilimanus*. (A) e (B) representam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$, teste t para amostras independentes) entre vencedores e (a) e (b) representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre perdedores. Linha horizontal representa média, altura da coluna representa desvio padrão, barra vertical representa valores máximos e mínimos 48
- Figura 03** – Atos comportamentais de *Parastacus*. A: Indivíduo não marcado de *Parastacus brasiliensis* executando “Empurrar”. B: Dupla de *P. brasiliensis* em confronto intenso. C: Indivíduo marcado de *P. brasiliensis* em postura submissa. D: Indivíduo não marcado de *Parastacus pilimanus* executando uma carga. E: Indivíduo não marcado de *P. pilimanus* recuando através de batimento de leque caudal. E: Indivíduo não marcado de *P. pilimanus* ignorando uma aproximação agressiva do oponente 52

Figura 04 – Média de agressividade ao longo do confronto. Eixo Y representa a pontuação (escore), eixo X representa progressão linear em frames (5s). Linha contínua indica *Parastacus brasiliensis*, linha pontilhada indica *Parastacus pilimanus* 55

Artigo 02: Padrões de atividade e deslocamento do lagostim escavador, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), analisados através de radiotelemetria

Figura 01 – Área de estudo - Sanga do Caranguejo, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Área de transição entre o trecho coberto por mata nativa (ao fundo) e o trecho exposto – Outubro de 2010..... 67

Figura 02 – Tocas de *Parastacus pilimanus* escavadas na margem da Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil – Outubro de 2010..... 68

Figura 03 – *Parastacus pilimanus* equipado com radiotransmissor. São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil – Outubro de 2010 69

Figura 04 – *Parastacus pilimanus* - Proporção de tempo passado oculto em galerias, entre indivíduos equipados com radiotransmissores em Outubro de 2010/2011, na Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Eixo Y representa a porcentagem de tempo de permanência em cada hábitat. Indivíduos de 1 a 5 representam a campanha de 2010, e indivíduos de 6 a 10, a campanha de 2011..... 72

Figura 05 – *Parastacus pilimanus* - Análise de Correlação Canônica para indivíduos monitorados por radiotelemetria na Sanga do Caranguejo, Sul do Brasil. “Ind” indica indivíduos, “sit” indica diferentes dias de amostragem. A: Outubro de 2010; B: Outubro de 2011..... 74

Figura 06 – *Parastacus pilimanus* - Frequências de deslocamentos (m) de indivíduos monitorados por radiotelemetria durante cinco dias na Sanga do Caranguejo, sul do Brasil em 2010 (indivíduos 1 a 5) e 2011 (indivíduos 6 a 10) 75

LISTA DE TABELAS

Artigo 01: Agressividade e hábito de vida em duas espécies de lagostins neotropicais (Decapoda: Parastacidae)

- Tabela 01** – Códigos de etograma para comportamento agonístico de *Parastacus*. Adaptado de Bergman & Moore (2003) 42
- Tabela 02** – Atos de iniciação para interações agonísticas de *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus pilimanus*, em condições laboratoriais 44
- Tabela 03** – Atos comportamentais descritos para *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus pilimanus*, à partir de ensaios em laboratório. (*) indica atos exclusivos de *P. brasiliensis*, demais atos comuns a ambas espécies 45
- Tabela 04** – Resultados das análises interespecíficas (teste t para amostras independentes ou teste de Mann-Whitney) realizadas para *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus pilimanus*. (V) indica análises entre vencedores, (P) indica análises entre perdedores, demais análises feitas sem discriminação de vencedores ou perdedores. Valores de *p* estatisticamente significativos em negrito. Médias apresentadas seguidas por desvios-padrão 51
- Tabela 05** – Resultados das análises intraespecíficas (teste t para amostras pareadas) realizadas para vencedores e perdedores de cada espécie. (B) indica *Parastacus brasiliensis*, (P) indica *Parastacus pilimanus*, demais análises feitas sem discriminação de vencedores ou perdedores. Valores de *p* estatisticamente significativos em negrito. Médias apresentadas seguidas por desvios-padrão 54

Artigo 02: Padrões de atividade e deslocamento do lagostim escavador, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), analisados através de radiotelemetria

- Tabela 01** – *Parastacus pilimanus* - Valores de canal de frequência utilizado, massa (g), comprimento de cefalotórax (mm), deslocamento total (m), deslocamento diário médio (m/dia) e velocidade média (m/h) registrados para indivíduos acompanhados por radiotelemetria na Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil 71
- Tabela 02** – *Parastacus pilimanus* - Valores de estatística circular para atividade circadiana de animais monitorados por rádio telemetria na Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Indivíduos de 1 a 5 foram monitorados em 2010, e indivíduos de 6 a 10 em 2011. Valores de *p* estatisticamente significativos em negrito, indicando distribuição não aleatória de atividade 77

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1	Sistemática e biologia	13
1.2	Comportamento agonístico e padrões de atividade em lagostins.....	16
2	OBJETIVOS	26
2.1	Objetivos gerais	26
2.2	Objetivos específicos.....	26
3	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27
	ARTIGO 01	36
	Agressividade e hábito de vida em duas espécies de lagostins neotropicais (Decapoda: Parastacidae)	36
	Resumo	36
	Abstract	37
	Introdução	37
	Material e Métodos	39
	Resultados	43
	Discussão	46
	Agradecimentos	57
	Referências Bibliográficas	57
	ARTIGO 02	62
	Padrões de atividade e de deslocamento do lagostim escavador, <i>Parastacus pilimanus</i> (von Martens, 1869), analisados por radiotelemetria	62
	Resumo	62
	Abstract	63
	Introdução	64
	Material e Métodos	65
	Análise dos dados.....	69
	Resultados	71
	Discussão	73
	Agradecimentos	81
	Referências Bibliográficas	81
4	DISCUSSÃO	86
5	CONCLUSÕES	88
5.1	Comportamento agonístico.....	88
5.2	Deslocamento e padrões de atividade	89
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	90

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Sistemática e biologia

Os lagostins de água doce ocupam uma vasta gama de ambientes, incluindo águas abertas de rios e lagos, margens destes corpos d'água, pântanos e até locais a quilômetros de distância de corpos d'água visíveis (RICHARDSON, 2007). Estes crustáceos ocorrem em todos os continentes, com exceção da África continental e da Antártica, e em algumas ilhas oceânicas (Madagascar, Nova Zelândia, e ilhas na Molinésia e no Caribe) (HOBBS, 1988). Lagostins estão entre os maiores invertebrados bentônicos em ecossistemas de água doce, e conectam-se à vários níveis das cadeias tróficas, podendo atuar tanto como predadores como presas, e participando do processamento de matéria vegetal; formando assim um grupo ecologicamente bastante diverso (LODGE & HILL, 1994; MOMOT, 1995; NYSTRÖM, 2002). Duas superfamílias são reconhecidas, ambas filogeneticamente bem-suportadas (SCHOLTZ, 2002): Astacoidea De Haan, 1841, compreendendo as espécies do Hemisfério Norte, que inclui as famílias Cambaridae Hobbs, 1942 e Astacidae Latreille, 1802, e Parastacoidea Huxley, 1879, compreendendo as espécies do Hemisfério Sul, que contém apenas a família Parastacidae Huxley, 1879. Esta última compreende 15 gêneros e 176 espécies, distribuídos pela Austrália, Nova Zelândia, Tasmânia, Madagascar e América do Sul, com a maioria das espécies ocorrendo na região australiana (BUCKUP, 1999, 2003; BREINHOLT et al., 2009).

Na América do Sul, Parastacidae é representada por 12 espécies, pertencentes aos gêneros *Parastacus* Huxley, 1879 (oito espécies), *Samastacus* Riek, 1971 (uma espécie) e *Virilastacus* Hobbs, 1991 (três espécies). Este grupo apresenta uma ocorrência disjunta, com um grupo chileno contendo os gêneros *Samastacus* e *Virilastacus*, *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835) e *Parastacus nicoleti* Philippi, 1892; e outro grupo no espaço sulbrasileiro-periplatino, formado por *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869), *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), *Parastacus defossus* Faxon, 1898, *Parastacus varicosus* Faxon, 1898, *Parastacus saffordi* Faxon, 1898 e *Parastacus laevigatus* Buckup & Rossi, 1980. Crandall et al. (2000) investigaram as relações filogenéticas das espécies sul-americanas de lagostim, e concluíram que estes formam um grupo monofilético bem consistente, estreitamente

relacionado com o gênero tasmaniano *Parastacoides* Clark, 1936 e o gênero neozelandês *Paranephrops* White, 1842.

Nos Parastacidae sul-americanos, podem ser encontrados representantes dos dois grupos ecológicos propostos por Riek (1972) para os parastacídeos, com um grupo de espécies fortemente associado à construção e habitação de galerias subterrâneas, demonstrando atividade escavadora de moderada a intensa, que inclui os gêneros *Parastacus* e *Virilastacus*, e outro grupo típico de águas abertas, apenas ocasionalmente apresentando alguma atividade escavadora, representado apenas por *Samastacus spinifrons* (Philippi 1882).



Figura 1 – *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869). Observe a forma cilíndrica do corpo, o abdome ligeiramente reduzido e os quelípodos se abrindo em um plano semi-vertical, alterações morfológicas relacionadas com o hábito escavador.

As espécies brasileiras de *Parastacus* são frequentemente associadas aos ambientes límnicos de planícies, aonde ocorrem em áreas pantanosas ou em ambientes lóticos de pequeno volume e correnteza fraca (BUCKUP & ROSSI, 1980; BUCKUP, 1999, 2003). Estes lagostins constroem habitações subterrâneas típicas, em margens de arroios ou em áreas

alagadiças, que se ligam ao nível do lençol freático e podem apresentar uma ou mais aberturas na superfície do solo (FRIES, 1984; BUCKUP, 1999, 2003) (Fig. 3). Assume-se que tenham hábitos noturnos, deixando suas habitações subterrâneas para forragear no interior do corpo da água ou nas áreas próximas às habitações, alimentando-se de matéria orgânica viva ou morta, tanto de origem vegetal quanto de origem animal (FRIES, 1984; FONTOURA & BUCKUP 1989b; BUCKUP, 1999, 2003).



Figura 2 – *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869). Observe a morfologia muito semelhante à de *Parastacus brasiliensis*, exceto pela pilosidade nos quelípodos, característica diagnóstica de *P. pilimanus*.

Buckup & Rossi (1980) realizaram uma revisão do gênero no Brasil, com algumas notas breves sobre a biologia de algumas espécies, especificamente *P. brasiliensis* e *P. pilimanus* (Figuras 1 e 2). Aspectos da biologia populacional e reprodutiva, crescimento, metabolismo e morfologia de juvenis e adultos foram investigados em *P. brasiliensis* (FRIES, 1984; FONTOURA & BUCKUP, 1989a,b; ALMEIDA & BUCKUP, 1997, 2000; NORO et al., 2005; HORN et al., 2008; DUTRA et al., 2008a,b). A biologia populacional e reprodutiva,

crescimento e morfologia das galerias subterrâneas foram investigados em *P. defossus* (NORO & BUCKUP, 2008, 2009, 2010; NORO et al., 2008). A biologia reprodutiva e o metabolismo foi estudado em *P. varicosus* (RUDOLPH et al., 2001; SILVA-CASTIGLIONI et al., 2006, 2007, 2008; OLIVEIRA et al., 2010) e a intersexualidade foi trabalhada em *P. pilimanus* (RUDOLPH & VERDI, 2010). Trabalhos de fisiologia respiratória comparada foram desenvolvidos entre *P. brasiliensis* e *P. defossus* (SILVA-CASTIGLIONI et al., 2010, 2011) e, mais recentemente, comparou-se a fisiologia respiratória de *P. brasiliensis* com o anomuro *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e o braquiúro *Trichodactylus panoplus* von Martens, 1869 (DALOSTO & SANTOS, 2011).

Na região de Santa Maria, município localizado na porção central do estado do Rio Grande do Sul, ocorrem as espécies *P. brasiliensis* e *P. pilimanus* (BUCKUP, 2003). A primeira, é a melhor investigada, como foi mencionado acima, e a segunda, em contrapartida, é uma das espécies com menos informações disponíveis na literatura, havendo apenas algumas notas sobre biologia geral mencionadas por Buckup & Rossi (1980) e um trabalho tratando da ocorrência de intersexualidade (RUDOLPH & VERDI, 2010). Além disto, conforme mencionado acima, a maioria dos estudos sobre o grupo é relativo à sua biologia reprodutiva (e.g. ALMEIDA & BUCKUP, 2000; SILVA-CASTIGLIONI et al., 2008) ou ao metabolismo (e.g. DUTRA et al., 2008a,b; OLIVEIRA et al., 2010), sendo que estudos tratando de aspectos ecológicos são mais escassos, enquanto que a biologia comportamental do grupo é praticamente desconhecida, sendo que há apenas fortes inferências pelos autores ou comentários em trabalhos que tratam de outros aspectos da biologia destes animais.

1.2 Comportamento agonístico e padrões de atividade em lagostins

Os animais competem uns com os outros para obter acesso a recursos, tais como abrigos, alimento e parceiros. Um dos mecanismos mais evidentes utilizados pelos animais para obter acesso a estes recursos é o uso de agressão (WILSON, 1975). Os encontros agressivos entre animais da mesma espécie são designados como “comportamentos agonísticos”, para distingui-los de agressões entre predador-presa e outras interações não-sociais (MOORE, 2007). Tais interações agonísticas normalmente incluem o uso de *displays* ritualizados, e o resultado dessas interações é o estabelecimento de uma relação de dominância que pode alterar a capacidade de um indivíduo de acessar determinado recurso

(MOORE, 2007). Em termos gerais, indivíduos dominantes podem adquirir mais e/ou manter melhor controle sobre recursos importantes, o que pode resultar em mais acasalamentos e um maior sucesso reprodutivo, aumentando o *fitness* destes indivíduos (WILSON, 1975).

Os lagostins apresentam altos níveis de interação social tanto em campo quanto em laboratório; e seus sistemas de comunicação são relativamente simples em organização, mas sofisticados o suficiente para testar hipóteses gerais em comunicação animal (GHERARDI, 2002; BERGMAN & MOORE, 2003). Além disto, a diversidade de hábitos alimentares, padrões de atividade, seleção de hábitat e ocupação espacial tornam os lagostins um excelente grupo para a realização de estudos de cunho eco-etológicos (GHERARDI, 2002).

O comportamento agonístico de lagostins foi reportado pela primeira vez por Bovbjerg (1953), o qual descreve os padrões básicos apresentados pelos lagostins durante confrontos, tais como os comportamentos de aproximação e a formação de hierarquias em *Orconectes virilis* (Hagen, 1870). O mesmo autor, em outro trabalho (BOVBJERG, 1956), evidencia pela primeira vez os fatores que podem influenciar o comportamento agonístico em *Procambarus alleni* (Faxon, 1884), concluindo que o tamanho, o sexo, a idade e os mecanismos sensoriais são potenciais fatores que influenciam a formação de hierarquias de dominância nestes lagostins. Além destes primeiros estudos, destaca-se a publicação de Bruski & Dunham (1987), que analisaram o papel da visão no comportamento agonístico de *Orconectes rusticus* (Girard, 1852), verificando que os confrontos se tornavam menos frequentes, mas mais prolongados, à medida que a intensidade luminosa diminuía, evidenciando assim a importância de sinais visuais no comportamento agonístico. Os autores também descrevem detalhadamente os atos de iniciação e os atos executados pelos lagostins em confrontos.

Atualmente, muito se avançou no conhecimento da biologia comportamental dos lagostins, havendo uma abundância de literatura, principalmente relativa aos membros da família Cambaridae, nos gêneros *Cambarus* Erichson, 1846 (GUIAŞU et al., 1996; GUIAŞU & DUNHAM, 1997a,b, 1998, 1999a,b), *Procambarus* Ortmann, 1905 (BECHLER et al., 1988; FIGLER et al., 1995, 1997; GHERARDI et al., 1999; GHERARDI & DANIELS, 2003) e *Orconectes* Cope, 1872 (BRUSKI & DUNHAM, 1987; BERGMAN & MOORE, 2003, 2005; BERGMAN et al., 2003, 2005), sendo *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) e *O. rusticus*, as espécies mais bem estudadas (MOORE, 2007). Também se destaca a quantidade de trabalhos relativos à biologia comportamental de uma espécie norte-americana da família Astacidae, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) (MASON, 1970a,b; TIERNEY et al., 2000; BREITHAUPT & EGER, 2002; BERRY & BREITHAUPT, 2008).



Figura 3 – Toca escavada por *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835). Foto por Erich Rudolph.

Foram realizadas revisões por alguns autores, como Gherardi (2002), que fornece um excelente panorama geral do conhecimento do comportamento de lagostins; e mais recentemente, Moore (2007). A revisão de Moore (2007) trata exclusivamente dos fatores que norteiam o comportamento agonístico de lagostins de água doce, os quais foram classificados pelo autor como: “intrínsecos” (tamanho, sexo, estado reprodutivo, experiência social prévia e estado motivacional) e “extrínsecos” (comunicação química, comunicação visual, comunicação mecânica e recursos). Dentre os fatores intrínsecos, o mais evidente é o tamanho dos indivíduos (DAWS et al., 2002; MOORE, 2007).

Os primeiros trabalhos acerca do comportamento agressivo em lagostins focavam apenas nas diferenças de tamanho corporal dos animais (i.e. desconsiderando os quelípodos)

(DINGLE, 1983). Atualmente se sabe que se não houver diferenças em nenhum outro fator além do tamanho corporal, o maior indivíduo normalmente se torna dominante, sendo o tamanho um dos melhores preditores do resultado de confrontos entre lagostins (MOORE, 2007). Trabalhos mais recentes também consideram o tamanho dos quelípodos, quando estabelecendo diferenças de tamanho, e sabe-se que se as diferenças no tamanho corporal e dos quelípodos não forem maior do que 10%, entre dois indivíduos combatentes, o resultado do embate torna-se aleatório (DAWS, 2002).

Outro fator intrínseco que se destaca é o sexo dos animais. Machos tendem a possuir quelípodos proporcionalmente maiores do que fêmeas (REYNOLDS, 2002), e teoriza-se que isto pode ser responsável pelas diferenças nos níveis de agressividade entre os sexos. Dentro de Cambaridae, o estado reprodutivo também influencia fortemente o comportamento agonístico. Machos desta família possuem duas formas reprodutivas alternantes, a forma I (reprodutiva) e a forma II (não-reprodutiva). Machos em forma I possuem quelípodos proporcionalmente maiores, em relação ao cefalotórax, do que os que estão na forma II (BERRIL & ARSENAULT, 1984). Guiaçu & Dunham, em uma série de experimentos (1997a,b, 1998, 1999a,b), determinaram que não havia diferenças nos níveis de agressão em confrontos intra-forma, mas que indivíduos forma I eram dominantes sobre os de forma II, e que isto se deveria ao tamanho maior dos quelípodos dos primeiros. Estas diferenças parecem estar mais relacionadas com diferenças no tamanho proporcional do quelípodos do que com qualquer outro fator, sendo que apesar das assimetrias os padrões de confronto são os mesmos para ambos os sexos (MOORE, 2007). Seria interessante investigar este fator em grupos aonde não há um dimorfismo sexual tão marcado, tais como as espécies de lagostins com hábitos escavadores (BUCKUP & ROSSI, 1980; RICHARDSON, 2007).

Dos fatores extrínsecos, a comunicação química é o que mais se destaca. O olfato é um sentido importante no reconhecimento, determinação e manutenção de hierarquias de dominância em lagostins (ZUDER et al, 1999, 2001; BERGMAN et al., 2003). Sabe-se que a quantidade de urina expelida é maior durante confrontos entre indivíduos, sendo esta liberação concentrada nos períodos dos embates nos quais os indivíduos executam os atos mais agressivos (BREITHAAPT & EGER, 2002), e também que lagostins alternam período de maior agressividade, em confrontos, com períodos nos quais os indivíduos se mantêm relativamente afastados e caracterizados por intensa movimentação das antênulas, presumidamente sendo considerados intervalos destinados à troca de informações entre os indivíduos (BRUSKI & DUNHAM, 1987; BREITHAAPT & EGER, 2002; BERGMAN et al., 2005).

As informações visuais parecem ser importantes para determinar a dinâmica das interações, tais como a intensidade dos confrontos e os comportamentos exibidos, enquanto que a comunicação química parece estar relacionada à determinação dos confrontos e transmissão de *status* dos animais. Em relação à comunicação mecânica, em lagostins, sabe-se que esta possui papel relevante na resolução de confrontos, dada a importância dos quelípodos e das antenas em contatos agonísticos (SMITH & DUNHAM, 1996). Este mecanismo de comunicação, no entanto, ainda não é bem compreendido em lagostins, havendo poucos trabalhos que abordam este meio de comunicação (MOORE, 2007). Dentre os estudos relativos ao comportamento agonístico de lagostins, destaca-se principalmente o realizado por Bergman & Moore (2003), onde os autores verificaram o comportamento agonístico de *O. rusticus* e *O. virilis* em ambiente natural. Os mesmos registraram que ambas as espécies envolviam-se em embates mais longos e mais intensos disputando abrigos do que quando disputando alimento, concluindo que a intensidade e a duração das interações agonísticas, envolvendo recursos, seriam determinadas pela disponibilidade destes.

A revisão realizada por Moore (2007) reúne basicamente trabalhos pertinentes às espécies da superfamília Astacoidea, principalmente *Procambarus*, *Orconectes* e *Pacifastacus*. Apesar da grande maioria da literatura se concentrar nestes gêneros, também há uma considerável quantidade de estudos disponíveis sobre agressão em Parastacidae, particularmente em *Cherax destructor* Clark, 1936 (e.g. BARKI & KARPLUS, 1999; CROOK et al., 2004; PATULLO et al., 2009). Os trabalhos neste grupo reportam o efeito de grupos sociais (PATULLO et al., 2009) e da complexidade do hábitat (BAIRD et al., 2006) na dinâmica dos confrontos. Ainda relativo à *C. destructor*, sobressai-se o estudo realizado por Crook et al. (2004), que sugerem que esta espécie é capaz de algum grau de reconhecimento individual, mostrando preferência por interagir com indivíduos familiares, e que interações sociais prévias não afetaram o resultado de interações subsequentes, como já foi documentado em Cambaridae (DAWS et al., 2002). Outros trabalhos reportam a importância do uso de *displays* visuais e da força dos quelípodos na determinação do resultado dos confrontos, em lagostins do gênero *Cherax* Erichson, 1846 (SEEBACHER & WILSON, 2007; WILSON et al., 2007, 2009; WALTER et al., 2011).

Existem também trabalhos com cunho conservacionista que investigam agressão interespecífica nos parastacídeos australianos, relativos às interações de *C. destructor* com outras espécies, dado que *C. destructor* é amplamente cultivado com fins comerciais, e com isso possui uma distribuição muito maior do que a original (LAWRENCE & JONES, 2002). Sabe-se que *C. destructor* foi competitivamente superior a indivíduos de mesmo tamanho de

Euastacus armatus (von Martens, 1866) e *Cherax cainii* Austin & Ryan, 2002, mas não houve nenhuma espécie claramente dominante quando pareado com *Cherax quinquecarinatus* Gray, 1845 (LYNAS et al., 2007; HAZLETT et al., 2007; HAZLETT & LAWLER, 2010). Destaca-se dentre estes estudos o trabalho de Elvey et al. (1996), que constitui um dos raros registros no qual uma espécie nativa, *Astacopsis franklinii* (Gray, 1845), sobrepujou uma espécie exótica com alto potencial invasor, *C. destructor*.

Todas estas espécies melhor investigadas, tanto do Hemisfério Sul quanto do Hemisfério Norte, são consideradas espécies epígeas (i.e. de águas abertas, e apenas ocasionalmente constroem tocas), e seguem padrões muito semelhantes de comportamento agressivo. Os lagostins epígeos típicos são considerados animais bastante agressivos, que prontamente atacam seus co-específicos quando estes se encontram próximos (GUIAŞU et al., 2005). Contudo, nem todos os lagostins seguem este padrão, e algumas espécies semi-terrestres e típicas de áreas pantanosas formam agregações e constroem suas tocas próximas umas das outras (GUIAŞU et al., 1996; PUNZALAN et al., 2001), chegando eventualmente a compartilharem suas tocas com outros indivíduos da mesma espécie (e.g. BUCKUP & ROSSI, 1980; NORROCKY, 1991).

Em contraste com o grupo das espécies epígeas, para o qual há uma grande quantidade de informações disponíveis na literatura, pouco se sabe sobre o comportamento das espécies de hábitos escavadores (i.e. consideradas escavadoras primárias/secundárias, *sensu* HOBBS, 1942), devido a estes serem animais pouco conspicuos e às dificuldades em amostrar estes crustáceos (RICHARDSON & SWAIN, 1980; RICHARDSON, 2007). A maioria das informações restringe-se a registros de compartilhamento de tocas (e.g. HOBBS & WHITEMAN, 1991) ou comentários dos autores baseados em observações informais (e.g. comentários sobre *Procambarus pygmaeus* Hobbs, 1942 em NORROCKY, 1991).

Todas as espécies do gênero *Parastacus* possuem, em maior ou menor grau, hábitos escavadores. Além disto, todas as espécies deste gênero são organismos intersexados (i.e. possuem ambas as aberturas genitais, masculinas e femininas) (e.g. RUDOLPH & VERDI, 2010), boa parte das espécies apresenta algum grau de hermafroditismo parcial protândrico (e.g. ALMEIDA & BUCKUP, 2000), não possuem dimorfismo sexual evidente e evoluíram em um contexto bastante diferente das demais espécies de lagostins, sendo que sua distribuição se sobrepõe inteiramente com caranguejos da família Trichodactylidae e anomuros da família Aeglididae (MORRONE & LOPRETTO, 1994; RIEK, 1971; MELO, 2003). Tais características tornam os lagostins neotropicais um grupo bastante distinto das espécies de águas abertas, e sugerem fortemente a existência de padrões diferentes de

comportamento, em especial no que diz respeito à dinâmica entre os indivíduos de uma mesma espécie.

Dentro deste grupo, apesar de se saber que todas as espécies possuem hábitos escavadores, não há um consenso sobre os hábitos de cada espécie em particular. Noro & Buckup (2010) classificaram todos os indivíduos de *Parastacus* como escavadores primários (HOBBS, 1942). Contudo, Silva-Castiglioni et al. (2010, 2011) fazem uma clara distinção entre *P. brasiliensis* e *P. defossus*, associando o primeiro com ambientes lóticos de pequena ordem e o segundo com áreas alagadiças, aonde concentrações de oxigênio dissolvido seriam baixas. Os lagostins constituem um importante elo das cadeias tróficas, sendo importantes tanto como presas de animais maiores como mamíferos e aves, como predadores e processadores de matéria vegetal (MOMOT, 1995; NYSTRÖM, 2002; LINTON et al., 2009).

As habitações construídas por estas espécies escavadoras proporcionam proteção contra dessecação e predação, e até mesmo alimentação, embora não haja consenso sobre este último aspecto, apenas inferências (HAMR & RICHARDSON, 1994; RICHARDSON, 2007). Câmaras terminais nos sistemas de galerias terminam abaixo de raízes de plantas, embora nunca tenha sido realmente comprovado que os lagostins, de fato, se alimentam nessas raízes (HAMR & RICHARDSON, 1994). Uma das principais dificuldades de se estudar aspectos da ecologia destes lagostins está relacionada ao seu estilo de vida especializado (RICHARDSON, 2007). Além de ocorrerem em baixas densidades (e.g. *P. brasiliensis*, FONTOURA & BUCKUP, 1989b) se comparados com espécies epígeas, e serem animais inconspícuos, seus hábitos fossoriais fazem com que seja difícil de amostrar estes crustáceos sem destruir completamente seus refúgios através de escavação (RICHARDSON, 2007).

O conhecimento de parâmetros ecológicos, como a extensão e a natureza dos movimentos de um animal se faz importante, principalmente para fornecer informações sobre requerimentos de habitat, utilização de recursos e interações intraespecíficas (SUTHERLAND, 1996). Apesar de que, de uma maneira geral, ritmos de locomoção e de atividade circadiana sejam bem documentados em decápodos, poucos destes estudos mais antigos relacionam-se aos padrões de atividade vistos na natureza (BARBARESI et al., 1997). Além disto, estudos de ecologia normalmente exigem uma estimativa da densidade populacional, e de variações na atividade ou de distribuição espacial, quando se trata de espécies vageis (como os lagostins), o que acarreta em problemas para a maioria das técnicas de censo (GREENWOOD, 1996; SUTHERLAND, 1996). Isto ocorre porque a proporção de indivíduos que poderão ser detectados em uma determinada área de amostragem pode variar de acordo com o esforço amostral (GREENWOOD, 1996; SUTHERLAND, 1996)

dificuldades que são ainda mais acentuadas quando se trata de espécies com hábitos escavadores (RICHARDSON, 2007).



Figura 4 – Lagostins epígeos de grande porte da América do Norte, equipados com radiotransmissores: *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) à esquerda e *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) à direita.

Foto pela British Environmental Agency.

O surgimento de técnicas de telemetria proporcionou uma solução viável para estas dificuldades acima mencionadas. A maioria dos estudos, utilizando estes procedimentos, foi realizada com decápodos marinhos, empregando-se telemetria ultrassônica (por causa das longas distâncias envolvendo estudos em ambientes marinhos) (e.g. CLARK et al., 1999; JØRGENSEN et al., 2007), enquanto que para estudos em águas continentais, são utilizadas técnicas de radiotelemetria (e.g. GHERARDI et al., 2002; BARBARESI et al., 2004; BUBB et al., 2004; BUŘIČ et al., 2009). Contudo, a realização deste tipo de estudo é limitada devido ao tamanho consideravelmente menor dos decápodos de água doce, quando comparados aos marinhos, para os quais o peso dos transmissores (“tags”) utilizados interferiria menos no

comportamento dos animais. Por isto boa parte dos estudos realizados em espécies dulcícolas foram em animais de maior porte, como no caranguejo dulcícola *Potamon fluviatile* Herbst, 1785 (BARBARESI et al., 1997).

Os trabalhos investigando a área de vida de lagostins, até o início da década de 90, baseavam-se quase que exclusivamente em técnicas de marcação e recaptura, devido ao tamanho pequeno destes animais (e.g. HAZLETT, 1974). Na última década, porém, o crescente desenvolvimento tecnológico permitiu o surgimento de *tags* menores, possibilitando assim que muitas espécies de pequeno porte pudessem ser estudadas utilizando-se equipamentos de rádio-telemetria (e.g. GHERARDI et al., 2002; BARBARESI et al., 2004; BUBB et al., 2004; BUŘIČ et al., 2009). A grande maioria destes estudos de rádio-telemetria em lagostins investiga aspectos da locomoção e dispersão de espécies exóticas introduzidas na Europa (e.g. BARBARESI et al., 2004; BUBB et al., 2004, 2006a,b; BUŘIČ et al., 2009), embora também haja um certo número de estudos com espécies nativas (e.g. ROBINSON et al., 2000). De uma maneira geral, estes estudos apontam que lagostins invasores como *P. leniusculus* possuem maior capacidade de dispersão quando comparados com o lagostim europeu nativo *Austropotamobius pallipes* (Leberoullet, 1858) (BUBB et al., 2006a). Mais recentemente, rádio transmissores foram utilizados para estipular a área de vida e atividade de um anomuro de águas continentais, *Aegla manuinflata* Bond-Buckup & Santos, 2009 (AYRES-PERES et al., 2011). Decápodos de água doce, apesar das diferenças nas velocidades e intensidades dos deslocamentos, parecem compartilhar um padrão aonde se alternam períodos de curtos movimentos ou de imobilidade com grandes deslocamentos (BARBARESI et al., 1997, Brachyura; BARBARESI et al., 2004; BUŘIČ et al., 2009, Astacida, AYRES-PERES et al., 2011, Anomura).

Da mesma maneira que estas técnicas permitem superar boa parte dos vieses apresentados pelas técnicas tradicionais de ecologia, para espécies epígeas de decápodos de águas continentais (BUBB et al., 2004, *P. leniusculus*; BUŘIČ et al., 2009, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817); AYRES-PERES et al., 2011, *A. manuinflata*); esta afirmativa se faz ainda mais verdadeira para lagostins de hábitos escavadores: haja visto que esta técnica permite quantificação da área de vida e padrões de atividade, além de verificar se estes animais possuem fidelidade aos seus refúgios, sem a necessidade de se utilizarem procedimentos invasivos que demandam grandes quantidades de esforços, tais como escavação de tocas (HAMR & RICHARDSON, 1994) ou marcação-recaptura (HAZLETT et al., 1974).

Considerando as lacunas existentes no conhecimento acerca destes animais e a crescente deterioração dos ambientes límnicos no sul da América do Sul (BOND-BUCKUP & BUCKUP, 1999; SANTOS et al., 2008), propõe-se a investigação de aspectos da biologia comportamental de *Parastacus*, que serão abordados em dois capítulos: o primeiro visa comparar, através de ensaios em laboratório, o comportamento agonístico de duas espécies de hábitos diferentes (*P. brasiliensis* e *P. pilimanus*), com vista a investigar a influência de diferentes estilos de vida no comportamento destes crustáceos; e o segundo capítulo visa investigar o padrão de atividade e deslocamento de *P. pilimanus* em ambiente natural, através da instalação de radio transmissores nos animais.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivos gerais

Avaliar aspectos da biologia comportamental de lagostins do gênero *Parastacus*, descrevendo e comparando o comportamento agonístico de *Parastacus brasiliensis* e *P. pilimanus*, em laboratório; e verificando o padrão de atividade de *P. pilimanus*, em campo.

2.2 Objetivos específicos

- Descrever o comportamento agonístico de lagostins neotropicais;
- Comparar o comportamento agonístico de *P. brasiliensis* e *P. pilimanus*;
- Analisar o padrão de atividade e deslocamento em *P. pilimanus*, na natureza, através de radiotelemetria.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, J.A. & MOORE, P.A. Discrimination of conspecific male molt odour signals by male crayfish, *Orconectes rusticus*. **Journal of Crustacean Biology**, 23: 7-14. 2003.

ALMEIDA, A.O. & BUCKUP, L. Aspectos anatômicos e funcionais do aparelho reprodutor de *Parastacus brasiliensis* (Von Martens)(Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 14 (2): 497-509. 1997.

ALMEIDA, A.O. & BUCKUP, L. Occurance of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, 20 (2): 224-230. 2000.

AYRES-PERES, L., et al. Radio-telemetry techniques in the study of displacement of freshwater anomurans. **Nauplius**, 19 (1): 41-54. 2011.

BAIRD, H.P.; PATULLO, B.W. & MACMILLAN, D.L. Reducing aggression between freshwater crayfish (*Cherax destructor* Clark: Decapoda, Parastacidae) by increasing habitat complexity. **Aquaculture Research**, 37: 1419-1428. 2006.

BARBARESI, S.; GHERARDI, F. & VANNINI, M. Movement patterns of river crabs (Decapoda, Potamoidea) in the field: predictable and unpredictable components. **Journal of Zoology, London**. 242 (2): 247-259. 1997.

BARBARESI S., et al. Ranging behaviour of the invasive crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). **Journal of Natural History**. 38: 2821-2832. 2004.

BARKI, A. & KARPLUS, I. Mating behavior and a behavioral assay for female receptivity in the red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus*. **Journal of Crustacean Biology**. 19 (3): 493-497. 1999.

BECHLER, D.L.; DENG, X. & MCDONALD, B. Interspecific communication between sympatric crayfish of the genus *Procambarus* (Decapoda, Astacidae). **Crustaceana**, 54: 153-162. 1988.

BERGMAN, D.A. & MOORE, P.A. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. **Biological Bulletin**, 205: 26-35. 2003.

BERGMAN, D.A. & MOORE, P.A. The prolonged exposure to social odors alters subsequent social interactions in crayfish (*Orconectes rusticus*). **Animal Behaviour**, 70: 311-318. 2005.

BERGMAN, D.A., et al. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. **Behaviour**, 140: 805-825. 2003.

- BERGMAN, D.A., MARTIN III, A.L. & MOORE, P.A. The control of information flow by the manipulation of mechanical and chemical signals during agonistic encounters by crayfish, *Orconectes rusticus*. **Animal Behaviour**, 70: 485-496. 2005.
- BERRIL, M. & ARSENAULT, M. The breeding behaviour of the northern temperate orconectid crayfish, *Orconectes rusticus*. **Animal Behaviour**, 32: 333-339. 1984.
- BERRY, F.C. & BREITHAUPT, T. Development of behavioural and physiological assays to assess discrimination of male and female odours in crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. **Behaviour**, 145: 1427-1446. 2008.
- BOVBJERG, R.V. Dominance order in the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen). **Physiological Zoology**, 26: 173-178. 1953.
- BOVBJERG, R.V. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. **Physiological Zoology**, 29: 127-136. 1956.
- BREINHOLT, J.; PÉREZ-LOSADA, M. & CRANDALL, K.A. The timing of the diversification of freshwater crayfishes. Pp. 434-356. In: MARTIN, J.W.; CRANDALL, K.A. & FELDER, D.R. **Decapod Crustacean Phylogenetics**. CRC Press. 2009.
- BREITHAUPT, T. & EGER, P. Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. **The Journal of Experimental Biology**, 205: 1221-1231. 2002.
- BRUSKI, C.A., & DUNHAM, D.W. The importance of vision in agonistic communication of the crayfish *Orconectes rusticus*. I. An analysis of bout dynamics. **Behaviour**, 63: 83-107. 1987.
- BUBB, D.H.; LUCAS M.C. & THOM, T.J. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. **Freshwater Biology**, 49: 357-368. 2004.
- BUBB, D.H.; THOM, T.J. & LUCAS, M.C. Movement, dispersal and refuge use of co-occurring introduced and native crayfish. **Freshwater Biology**, 51: 1359-1368. 2006a.
- BUBB, D.H.; THOM, T.J. & LUCAS, M.C. Movement patterns of the invasive signal crayfish. Determined by PIT telemetry. **Canadian Journal of Zoology**, 84: 1202-1209. 2006b.
- BUCKUP, L. & ROSSI, A. O gênero *Parastacus* no Brasil (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 40 (4): 663-681. 1980.
- BUCKUP, L. Família Parastacidae (lagostins de água doce). In: BUCKUP, L. & BOND-BUCKUP, G. Eds. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, UFRGS. 319-327. 1999.
- BUCKUP, L. & BOND-BUCKUP, G. Eds. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, UFRGS. 1999.

BUCKUP, L. Família Parastacidae. In: MELO, G. A. S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo, Editora Loyola. P: 117-141. 2003.

BUŘIČ, M.; KOUBA, A. & KOZÁK, P. Spring mating period in *Orconectes limosus*: the reason for movement. **Aquatic Sciences**, 71: 473-477. 2009.

BYWATER, C.L.; ANGILETTA Jr, M.K. & WILSON, R.S. Weapon size is a reliable indicator of strength and social dominance in female slender crayfish (*Cherax dispar*). **Functional Ecology**, 22: 311-316. 2008.

CAPELLI, G.M. & HAMILTON, P.A. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). **Journal of Crustacean Biology**, 4: 252-260. 1984.

CLARK, M. E., et al. Foraging and agonistic activity co-occur in free-ranging blue crabs (*Callinectes sapidus*): observation of animals by ultrasonic telemetry. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 233: 143-160. 1999.

CRANDALL, K.A., et al. On the phylogenetic positioning of the South American freshwater crayfish genera (Decapoda: Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, 20(3): 530-540. 2000.

CROOK, R.; PATULLO, B.W. & MACMILLAN, D.L. Multimodal individual recognition in the crayfish *Cherax destructor*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 37 (4): 271-285. 2004.

DALOSTO, M. & SANTOS, S. Differences in oxygen consumption and diel activity as adaptations related to microhabitat in Neotropical freshwater decapods (Crustacea). **Comparative Biochemistry & Physiology**, A 160: 461-466. 2011.

DAWS, A.G., et al. Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. **Marine and Freshwater Behavior and Physiology**, 35: 139-148. 2002.

DINGLE, H. Strategies of agonistic behavior in Crustacea. Pages 85–111 in: S. REBACH and D.W. DUNHAM, editors. **Studies in adaptation: the behavior of higher Crustacea**. John Wiley and Sons, New York. 1983.

DUTRA, B.K., et al. Seasonal variations in the intermediate metabolism of the crayfish *Parastacus brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) in the natural environment and experimental culture. **Iheringia, Série Zoologia**, 98 (3): 355-361. 2008a.

DUTRA, B.K., et al. Seasonal variation of the effect of high-carbohydrate and high-protein diets on the intermediate metabolism of *Parastacus brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) maintained in the laboratory. **Iheringia, Série Zoologia**, 98 (4): 433-440. 2008b.

ELVEY, W., RICHARDSON, A.M.M. & BERMUTA, L. Interactions between the introduced yabby, *Cherax destructor*, and the endemic crayfish, *Astacopsis franklinii*, in Tasmanian streams. **Freshwater Crayfish**, 11: 349-363. 1996.

- FIGLER, M.H., et al. Maternal aggression in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard): the relation between reproductive status and outcome of aggressive encounters with male and female conspecifics. **Behaviour**, 132: 107–125. 1995.
- FIGLER, M.H.; BLANK, G.S. & PEEKE, H.V.S. Maternal aggression and post-hatch care in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard): the influence of presence of offspring, fostering and maternal molting. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 30: 173-194. 1997.
- FIGLER, M.H.; CHEVERTON, H.M. & BLANK, G.S. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence. **Aquaculture**, 178: 63-75. 1999.
- FONTOURA, N.F. & BUCKUP, L. O crescimento de *Parastacus brasiliensis* (von Martens 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 49 (4): 897-909. 1989a.
- FONTOURA, N.F. & BUCKUP, L. Dinâmica populacional e reprodução em *Parastacus brasiliensis* (von Martens 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 49 (4): 911-921. 1989b.
- FRIES, B.G. Observações sobre o “lagostim de água doce” *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) em condições de cultivo experimental em laboratório (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 44 (4): 409-416. 1984.
- GHERARDI, F. Behaviour. Pages 258–290 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.
- GHERARDI, F.; BARBARESI, S. & RADDI, A. The agonistic behaviour in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*: functions of the chelae. **Freshwater Crayfish**, 12: 233–243. 1999.
- GHERARDI F.; TRICARICO, E. & ILHÉU, M. Movement patterns of an invasive crayfish, *Procambarus clarkii*, in temporary stream of southern Portugal. **Ethology, Ecology and Evolution**. 14: 183-197. 2002.
- GHERARDI, F. & DANIELS, W. Dominance hierarchies and status recognition in the crayfish *Procambarus acutus acutus*. **Canadian Journal of Zoology**, 81: 1269–1281. 2004.
- GREENWOOD, J.J.D. Basic techniques. In: SUTHERLAND, W.J. (Ed.), **Ecological Census Techniques**, Cambridge University Press, Cambridge. 11-110. 1996.
- GUIAŞU, R.C. & DUNHAM, D.W. Initiation and outcome of agonistic contests in male form I *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 70: 480-496. 1997a.
- GUIAŞU, R.C. & DUNHAM, D.W. Agonistic interactions in male form II *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 70: 720-736. 1997b.

- GUIAŞU, R.C. & DUNHAM, D.W. Inter-form agonistic contests in male crayfishes, *Cambarus robustus* (Decapoda, Cambaridae). **Invertebrate Biology**, 117: 144–154. 1998.
- GUIAŞU, R.C. & DUNHAM, D.W. Agonistic contests in male form I *Cambarus bartonii bartonii* (Fabricius, 1798) (Decapoda, Cambaridae) crayfish and a comparison with contests of the same type in *Cambarus robustus* Girard, 1852. **Crustaceana**, 72: 1079-1091. 1999a.
- GUIAŞU, R.C. & DUNHAM, D.W. Aggressive interactions between the crayfishes *Cambarus bartonii bartonii* and *C. robustus* (Decapoda: Cambaridae): interspecific and intraspecific contests. **Journal of Crustacean Biology**, 19: 131-146. 1999b.
- GUIAŞU, R.C.; DUNHAM, D.W. & BARR, D.W. Interspecific agonistic contests between male *Cambarus bartonii bartonii* (Fabricius, 1798) and *Cambarus robustus* Girard, 1852 (Decapoda, Cambaridae) crayfish and the possible competition between the two species in Ontario. **Freshwater Crayfish**, 11: 365-377. 1996.
- GUIAŞU, R.C., et al. Low aggression in juvenile burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Cottle, 1863) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 78 (4): 421-428. 2005.
- HAMR, P. & RICHARDSON, A.M.M. The life history of *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* Clark, a burrowing freshwater crayfish from south-west Tasmania. **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**, 45: 455-470. 1994.
- HAZLETT, B.A.; RITTSCHOFF, D. & RUBENSTEIN, D. Behavioral biology of the crayfish *Orconectes virilis* I. Home range. **The American Midland Naturalist**, 92: 301-319. 1974.
- HAZLETT, B.A.; RUBENSTEIN, D. & RITTSCHOFF, D. Starvation, energy reserves, and aggression in the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 28: 11-16. 1975.
- HAZLETT, B.A.; LAWLER, S. & EDNEY, G. Agonistic behavior of the crayfish *Euastacus armatus* and *Cherax destructor*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 40 (4): 257-266. 2007.
- HAZLETT, B.A. & LAWLER, S. Responses to conspecific and heterospecific disturbance odours in the Australian crayfish *Euastacus armatus* and *Cherax destructor*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 43 (3): 197-202. 2010.
- HOBBS, H.H., Jr. The crayfishes of Florida. **University of Florida Publications in Biological Science**, Series 3: 1-179. 1942.
- HOBBS, H.H., Jr. Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. Pages 52–82 in: D.M. HOLDICH and R.S. LOWERY, editors. **Freshwater crayfish: biology, management and exploitation**. Croom Helm, London. 1988.
- HOBBS, H.H., Jr. & WHITEMAN, M. Notes on the burrows, behavior, and color of the crayfish *Fallicambarus (F.) devastator* (Decapoda, Cambaridae). **Southwestern Naturalist**, 36: 127-135. 1991.

- HORN, A.C.M., et al. Morfologia externa de *Parastacus brasiliensis* (Decapoda, Parastacidae). **Iherignia, Série Zoologia**, 98 (1): 148-155. 2008.
- JØRGENSEN, T., et al. Walking speed and area utilization of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea coastal ecosystem. **Hydrobiologia**, 582: 17-24. 2007.
- KARPLUS, I., et al. The influence of androgenic gland implantation on the agonistic behavior of female crayfish (*Cherax quadricarinatus*) in interactions with males. **Behaviour**, 140 (5): 649-663. 2003.
- KARPLUS, I. & BARKI, A. Social control of growth in the redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*: testing the sensory modalities involved. **Aquaculture**, 242: 321-333. 2004.
- LAWRENCE, C. & JONES, C. *Cherax*. Pages 635–669 in: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.
- LINTON, S.M., et al. Food utilisation and digestive ability of aquatic and semi-terrestrial crayfishes, *Cherax destructor* and *Engaeus sericatus* (Astacidea, Parastacidae). **Journal of Comparative Physiology**, B 179: 493-507. 2009.
- LODGE, D.M. & HILL, A.M. Factors governing species composition, population size, and productivity of cool-water crayfishes. **Nordic Journal of Freshwater Research** 69: 111-136. 1994.
- LYNAS, J.; STOREY, A.W. & KNOTT, B. Aggressive interactions between three species of freshwater crayfish of the genus *Cherax* (Decapoda: Parastacidae). **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 40 (2): 105-116. 2007.
- MASON, J.C. Maternal-offspring behavior of the crayfish, *Pacifastacus trowbridgii* (Stimpson). **American Midland Naturalist**, 84: 463-473. 1970a.
- MASON, J.C. Copulatory behavior of the crayfish *Pacifastacus trowbridgii* (Stimpson). **Canadian Journal of Zoology**, 48: 969-976. 1970b.
- MELO, G.A.S. **Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda de Água Doce do Brasil**. Editora Loyola, São Paulo. 429pp. 2003.
- MOMOT, W.T. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. **Reviews in Fisheries Science**, 3: 33-63. 1995.
- MOORE, P.A. Agonistic behavior in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. In: DUFFY, J.E. & THIEL, M. eds. **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems – Crustaceans as Model Organisms**. Pp. 90-114. Oxford University Press. 2007.
- MORRONE, J.J. & LOPRETTO, E.C. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. **Journal of Biogeography**, 21: 97-109. 1994.

- NORO, C.K. & BUCKUP, L. Estrutura populacional e biologia reprodutiva de *Parastacus defossus* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 25 (4): 624-629. 2008.
- NORO, C.K. & BUCKUP, L. O crescimento de *Parastacus defossus* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). **Zoologia**, 26 (1): 54-60. 2009.
- NORO, C.K. & BUCKUP, L. The burrows of *Parastacus defossus* (Decapoda: Parastacidae), a fossorial freshwater crayfish from southern Brazil. **Zoologia**, 27 (3): 341-346. 2010.
- NORO, C.K.; BUCKUP, L. & BOND-BUCKUP, G. The juveniles stages of *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Journal of Natural History**, 39 (21): 1851-1873. 2005.
- NORO, C.K.; LÓPEZ-GRECO, L. & BUCKUP, L. Gonad morphology and type of sexuality in *Parastacus defossus* Faxon 1898, a burrowing, intersexed crayfish from southern Brazil (Decapoda: Parastacidae). **Acta Zoologica**, 89: 59-67. 2008.
- NORROCKY, M.J. Observations on the ecology, reproduction and growth of the burrowing crayfish *Fallicambarus (Creaserinus) fodiens* (Decapoda, Cambaridae) in north-central Ohio. **American Midland Naturalist** 125: 75-86. 1991.
- NYSTRÖM, P. Ecology. Pages 192–235 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.
- OLIVEIRA, G.T., et al. Metabolismo intermediário do tecido branquial do lagostim *Parastacus varicosus* (Decapoda: Parastacidae) na Bacia do Rio Gravataí, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, 8 (1): 53-58. 2010.
- PATULLO, B.W; BAIRD, H.P. & MACMILLAN, D.L. Altered aggression in different sized groups of crayfish supports a dynamic social behaviour model. **Applied Animal Behavior Science**, 120: 231-237. 2009.
- PEEKE, H.V.S.; SIPPEL, J. & FIGLER, M.H. Prior residence effects in shelter defense in adult signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*), results in same- and mixed-sex dyads. **Crustaceana**, 68: 873-881. 1995.
- PUNZALAN, D., et al. Discrimination of conspecific-built chimneys from human-built ones by the burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Decapoda, Cambaridae). **Invertebrate Biology**, 120: 58-66. 2001.
- REYNOLDS, J.D. Growth and reproduction. Pages 152–192 in: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Science, Oxford. 2002.
- RICHARDSON, A.M.M. Behavioral Ecology of Semiterrestrial Crayfish. In: J. E. DUFFY & M. THIEL (eds.), **Evolutionary Ecology of Social and Sexual System – Crustaceans as Model Organisms**: 319-338. (Oxford University Press, New York). 2007.

- RICHARDSON, A.M.M. & SWAIN, R. Habitat requirements and distribution of *Engaeus cisternarius* and three subspecies of *Parastacoides tasmanicus* (Decapoda Parastacidae), burrowing crayfish from an area of South-western Tasmania. **Australian Journal of Marine & Freshwater Research**, 31: 475-484. 1980.
- RIEK, E.F. The freshwater crayfishes of South America. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 84: 129-136. 1971.
- RIEK, E.F. The Phylogeny of the Parastacidae (Crustacea: Astacoidea) and description of a new genus of Australian freshwater crayfishes. **Australian Journal of Zoology**, 20: 369-389. 1972.
- ROBINSON, C.A.; LUCAS, M.C. & THOM, T.J. Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. **Freshwater Biology**, 44: 509-521. 2000.
- RUDOLPH, E.H.; VERDI, A. & TAPIA, J. Intersexuality in the Burrowing Crayfish *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 (Decapoda, Parastacidae). **Crustaceana**, 74 (1): 27-37. 2001.
- RUDOLPH, E.H. & VERDI, A.C. Intersexuality in the burrowing crayfish, *Parastacus pilimanus* (Von Martens, 1869) (Decapoda, Parastacidae). **Crustaceana**, 83 (1): 73-87. 2010.
- SANTOS, S., et al. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Journal of Natural History**, 42 (13): 1027-1037. 2008.
- SCHOLTZ, G. Phylogeny and evolution. Pages 30-52 in HOLDICH, D.M., Editor. **Biology of Freshwater Crayfish**. Blackwell Science, Oxford. 2002.
- SEEBACHER, F. & WILSON, R.S. 2007. Individual recognition in crayfish (*Cherax dispar*): the roles of strength and experience in deciding aggressive encounters. **Biology Letters**, 3: 471-474. 2007.
- SILVA-CASTIGLIONI, D.; OLIVEIRA, G.T. & BOND-BUCKUP, G. Dinâmica do desenvolvimento das gônadas de *Parastacus varicosus* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Iheringia, Série Zoologia**, 96 (4): 413-417. 2006.
- SILVA-CASTIGLIONI, D., et al. Seasonal variations in the intermediate metabolism of *Parastacus varicosus* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Comparative Biochemistry & Physiology**, A 148: 204-213. 2007.
- SILVA-CASTIGLIONI, D., et al. Characterization of the sexual pattern of *Parastacus varicosus* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). **Invertebrate Biology**, 127 (4): 426-432. 2008.
- SILVA-CASTIGLIONI, D., OLIVEIRA, G.T. & BUCKUP, L., Metabolic responses of *Parastacus defossus* and *Parastacus brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) to hypoxia. **Comparative Biochemistry & Physiology**, A 156: 436-444. 2010.

SILVA-CASTIGLIONI, D., OLIVEIRA, G.T. & BUCKUP, L., Metabolic responses of crayfish (*Parastacus defossus* and *Parastacus brasiliensis*) to post-hypoxia recovery. **Comparative Biochemistry & Physiology**, A 159: 332-338.

SMITH, M.R. & DUNHAM, D.W. Antennae mediate agonistic physical contact in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 69: 668-675. 2011.

SUTHERLAND, W. J. Why census? In: SUTHERLAND, W.J. (Ed.), Ecological Census Techniques. **A Handbook**. Cambridge University Press, Cambridge. 1-10. 1996.

TIERNEY, A.J.; GODLESKI, M.S. & MASSANARI, J.R. Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. **Journal of Crustacean Biology**, 20 (1): 54-66. 2000.

USIO, N.; KONISHI, M. & NAKANO, S. Species displacement between an introduced and a "vulnerable" crayfish: the role of aggressive interactions and shelter competition. **Biological Invasions**, 3: 179-185. 2001.

WALTER, G.M.; VAN UITREQT, V.O. & WILSON, R.S. Social control of unreliable signals of strength in male but not female crayfish, *Cherax destructor*. **Journal of Experimental Biology**, 214 (19): 3294-3299. 2011.

WILSON, E.O. **Sociobiology**. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Mass. 1975.

WILSON, R.S., et al. Dishonest signals of strength in male slender crayfish (*Cherax dispar*) during agonistic encounters. **American Naturalist**, 170 (2): 284-291. 2007.

WILSON, R.S., et al. Costs and benefits of increased weapon size differ between sexes of the slender crayfish, *Cherax dispar*. **Journal of Experimental Biology**, 212 (6): 853-858. 2009.

ZULANDT-SCHNEIDER, R.A.; SCHNEIDER, R.W.S. & MOORE, P.A. Recognition of dominance status by chemoreception in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. **Journal of Chemical Ecology**, 25: 781-794. 1999.

ARTIGO 01

Agressividade e hábito de vida em duas espécies de lagostins neotropicais (Decapoda: Parastacidae)

Marcelo Marchet Dalosto¹; Alexandre Varaschin Palaoro¹ & Sandro Santos¹.

1 – Laboratório de Carcinologia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal. Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima 1000, Camobi, 97105-900 Santa Maria, RS, Brasil.

Resumo

Este estudo descreve o comportamento agonístico e compara a agressividade entre duas espécies de lagostins escavadores neotropicais: *Parastacus pilimanus*, um escavador primário e *P. brasiliensis*, um escavador secundário. Foram formados pares intraespecíficos com no máximo 15% de variação no comprimento de carapaça e comprimento do própodo quelar dos lagostins. Foram filmados 20min durante os quais os pares puderam interagir, e o comportamento agonístico analisado com base nestas filmagens. As espécies foram comparadas quanto à agressividade, agressividade relativa, duração média dos embates, duração do primeiro embate, número de embates, período de latência, representatividade de comportamentos agressivos, número de aproximações, número de chicotes com antena e número de batidas com quelípedo. As espécies também foram analisadas quanto à proporção das interações resultando em uma hierarquia nítida. *Parastacus brasiliensis* foi a espécie mais agressiva, apresentando valores estatisticamente maiores em todos os parâmetros, exceto latência, número de embates e chicote com antenas (entre vencedores), enquanto *P. pilimanus* executou mais frequentemente o ato de bater com quelípedo. A formação de hierarquias foi mais frequente em *P. pilimanus* do que em *P. brasiliensis*. O hábito escavador implica em uma redução da agressividade, com a espécie mais fossorial sendo menos agressiva. De maneira geral, ambas as espécies apresentaram um padrão de comportamento agonístico pouco agressivo, e que se distingue do esperado para lagostins, devido à ausência de confronto nitidamente escalado e à ausência do comportamento de “travar quelas”. Assume-se que estas diferenças sejam devidas ao contexto evolutivo das espécies neotropicais, podendo ser relacionadas ao hábito escavador e as alterações morfológicas a ele relacionadas, ou à

interação com outros decápodos endêmicos da América do Sul, como os anomuros Aeglidae e os caranguejos Trichodactylidae.

Abstract

This study describes the agonistic behavior and compares aggressiveness between two Neotropical burrowing crayfishes: *Parastacus pilimanus*, a primary burrower, and *Parastacus brasiliensis*, a secondary burrower. Intraspecific pairs were formed, with a maximum of 15% of difference in carapace and chelae length among the pair. Pairs were allowed to interact for 20min, during which they were recorded, and the agonistic behavior analyzed through these recordings. The species were compared in relation to aggressiveness, relative aggressiveness, mean bout duration, first bout duration, number of bouts, latency period, representativeness of aggressive behaviors, number of approaches, number of antennal whips and number of chela punch. The species were also analyzed for the proportion of the interactions that resulted in a clear hierarchy formation. *P. brasiliensis* was the most aggressive species, showing statistically higher values in all parameters, except latency, number of bouts and antennal whips (among winners), while *P. pilimanus* performed more chela punch. The formation of hierarchies was more frequent in *P. pilimanus* than in *P. brasiliensis*. The burrowing habit implies in reduced aggression, with the more fossorial species being less aggressive. In general terms, both species presented low aggression patterns of agonistic behavior that differs from the expected for crayfish, due to the absence of a clearly escalated confrontation and to the absence of the “claw lock” behavior. It is assumed that these differences are due to the evolutionary context of the Neotropical species, and could be related to the burrowing habit and the morphological changes related to this habit, or to interactions with other decapods endemic to South America, such as the Aeglidae anomurans and the Trichodactylidae brachyurans.

Introdução

Um dos mecanismos mais evidentes utilizados pelos animais para obter acesso a recursos (i.e. abrigos, alimentos, parceiros) é através do uso da agressão (WILSON, 1975). A teoria dos jogos prediz que indivíduos dominantes possuem um melhor acesso a recursos importantes, o que pode resultar em um aumento do *fitness* destes indivíduos (WILSON,

1975). Os lagostins (Crustacea, Decapoda, Astacidea) são considerados um grupo-modelo para estudos de agressão, comportamento social e dominância, devido ao uso de *displays* visuais bastante evidentes e o fato de prontamente engajarem-se em combate e formarem hierarquias de dominância relativamente estáveis na natureza (BOVBJERG, 1956; TIERNEY et al., 2000; MOORE, 2007; FERO & MOORE, 2008). Uma grande quantidade de informações acerca do comportamento agonístico de lagostins está disponível na literatura (para revisão: MOORE, 2007). Porém, grande parte do conhecimento que se tem sobre agressão neste grupo de crustáceos provém de espécies epígeas, as quais são consideradas bastante agressivas (GHERARDI, 2002; GUIAŞU et al., 2005).

Entretanto, algumas espécies de lagostins diferem deste padrão (GUIAŞU et al., 2005). Estas espécies, de hábito escavador, são animais típicos de áreas alagadiças ou ambientes semi-terrestres, aonde formam agregações e constroem suas tocas próximas umas das outras (PUNZALAN et al., 2001). Em suma, são animais supostamente menos agressivos do que seus equivalentes epígeos (BOVBJERG, 1970; TIERNRY et al., 2000; GUIAŞU et al., 2005). Isto facilita um hábito de vida mais gregário, fato demonstrado pelo fato de algumas espécies compartilharem tocas com co-específicos (HOBBS & WHITEMAN, 1991; NORROCKY, 1991; TRÉPANIER & DUNHAM, 1999). Estas características ecológicas não seriam compatíveis com o padrão comportamental exibido pelas espécies de águas abertas, as quais prontamente atacam co-específicos que se aproximam, e requerem contato com outros indivíduos apenas durante o acasalamento e no cuidado maternal dos juvenis (GUIAŞU et al., 2005).

Todavia, poucos estudos investigaram o comportamento dos lagostins semi-terrestres (RICHARDSON, 2007), sendo a maior parte da literatura relativa a aspectos da história natural ou morfologia de galerias destas espécies (e.g. HOBBS & WHITEMAN, 1991; NORO & BUCKUP, 2010). Destes, poucos foram delineados de tal modo que comparações com a literatura já existente para espécies epígeas possam ser feitas (e.g. TIERNEY et al., 2000), visando compreender como o hábito escavador influencia o comportamento agonístico em lagostins.

Os lagostins sul-americanos do gênero *Parastacus* Huxley, 1879 constituem um grupo interessante para o estudo do comportamento. Além de todas as espécies possuírem hábito escavador em algum grau (i.e. considerados escavadores primários/secundários, *sensu* HOBBS, 1942), eles também apresentam um sistema sexual único entre os lagostins, com todas as espécies sendo indivíduos intersexados (i.e. apresentam ambos os gonóporos masculinos e femininos) e não apresentam dimorfismo sexual evidente, fator comumente

associado com as assimetrias de comportamento em Cambaridae (BUCKUP & ROSSI, 1980; ALMEIDA & BUCKUP, 2000; MOORE, 2007; RUDOLPH & VERDI, 2010). Apesar de todas as espécies possuírem hábito escavador, este é consideravelmente variável, havendo tanto espécies associadas à sistemas lóticos de pequeno porte quanto espécies verdadeiramente fossoriais (BUCKUP & ROSSI, 1980; BUCKUP, 2003). Entretanto, muitas espécies são morfologicamente semelhantes, o que torna interessante as comparações entre as espécies, já que tamanho de carapaça e quelípodos são fatores que reconhecidamente influenciam o comportamento agonístico de lagostins (DAWS et al., 2002; MOORE, 2007).

O objetivo deste estudo é descrever pela primeira vez o comportamento agonístico de lagostins neotropicais, e comparar a agressividade entre duas espécies de *Parastacus* com hábitos diferentes através de ensaios laboratoriais: *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), uma espécie muito pouco estudada, de hábitos fossoriais e considerada uma escavadora primária; e *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869), espécie comumente associada a ambientes lóticos, e que pode ser considerado uma escavadora secundária. Nossa hipótese é que a espécie mais fossorial, mais restrita à galerias aonde o espaço disponível é limitado, e os animais são confinados em proximidade, será marcadamente menos agressiva que sua congênica de hábitos mais epígeos. .

Material e Métodos

Os indivíduos de *P. brasiliensis* foram coletados em uma área alagada no município de Silveira Martins (29°39'25.14"S; 53°37'33.53"W), e os indivíduos de *P. pilimanus* foram coletados em um córrego de primeira ordem no município de São João do Polêsine (29°38'33"S; 53°32'02"W), Rio Grande do Sul, Brasil. As coletas foram realizadas através da combinação de armadilhas do tipo covo e procura manual à noite, quando os animais são ativos (BUCKUP, 2003). As coletas foram realizadas do outono de 2010 ao verão de 2011, ressaltando que a grande maioria dos indivíduos foi coletada de Dezembro de 2010 a Fevereiro de 2011, período correspondente ao verão e no qual os animais são mais ativos no campo. Nos demais meses o número de animais coletados foi baixo, indicando que lagostins aparentemente permanecem confinados às suas galerias nos meses mais frios (meses de inverno).

Foram coletados 20 indivíduos de *P. brasiliensis* e 26 de *P. pilimanus*, com a finalidade de formar duplas para os confrontos intraespecíficos. Os animais amostrados foram medidos (mm) quanto ao comprimento de cefalotórax (CC) e comprimento do própodo dos

quelípodos (CQ), arranjando-os em duplas de acordo com estas medidas. O tamanho médio de CC e CQ foi de $23,62 \pm 7,64$ mm e $15,64 \pm 5,01$ mm para *P. brasiliensis* e $28,36 \pm 13,4$ mm e $21 \pm 10,7$ mm para *P. pilimanus*, respectivamente. Entre os membros das duplas a diferença em CC e CQ não excedeu 15%, evitando assim tendenciar o resultado dos confrontos (DAWS et al., 2002). Um membro de cada dupla foi marcado com tinta atóxica no cefalotórax para diferenciação dos animais durante as filmagens.

Somente animais adultos em intermuda e com todos os apêndices íntegros foram utilizados nos experimentos. Ambas as espécies coletadas são morfologicamente muito semelhantes (BUCKUP & ROSSI, 1980) e informações acerca da maturidade sexual de *Parastacus* são restritas. Assim, tamanho dos indivíduos adultos, de ambas as espécies, foi estimado em 21mm de CC através do tamanho da menor fêmea ovígera encontrada, um espécime de *P. brasiliensis* de 20mm de CC. Tais parâmetros foram adotados porque a menor fêmea ovígera encontrada difere muito do registro para a mesma espécie feito por Fontoura & Buckup (1989), que reporta a maturidade sexual de fêmeas à partir de 31mm. Os lagostins não foram sexados por serem animais intersexados, sendo impossível discernir com segurança o sexo dos animais sem sacrificá-los (ALMEIDA & BUCKUP, 2000; RUDOLPH & VERDI, 2010).

Os espécimes coletados foram levados para o laboratório, onde foram aclimatados por cinco dias em aquários individuais (2L), visual e quimicamente isolados, contendo substrato de cascalho e folhas senescentes, as quais foram retiradas dos locais de coletas e fornecidas como alimento apenas no primeiro dia de aclimação, para padronizar a motivação por alimentação dos indivíduos (MOORE, 2007). Os aquários foram mantidos com aeração constante e em fotoperíodo natural (i.e. sem o uso de iluminação artificial). A temperatura média de aclimação foi de $16,5^{\circ}\text{C}$, próxima da temperatura média da água nos locais onde estes animais vivem.

Para a realização dos confrontos foi utilizado um aquário de 31x19x21cm, designado “arena”, sem substrato e sem aeração. Esta arena continha três compartimentos separados por duas divisórias de plástico opacas removíveis e preenchida com água até uma altura de 7cm. Os animais foram inseridos nas extremidades opostas da arena 20min antes do início dos experimentos, para que pudessem se aclimatar às novas condições. Após, as divisórias foram removidas e a interação dos animais foi filmada por mais 20min com uma câmera Sony DCR-DVD 850, posicionada a 26cm acima da arena. Todas as filmagens foram realizadas após as 21h, considerando as constatações de Buckup (2003) e observações no campo e no laboratório, de que estes crustáceos apresentam atividade noturna. Foi utilizada iluminação

com lâmpadas incandescentes vermelhas (40W), considerando que crustáceos decápodos são menos sensíveis à essa faixa do espectro luminoso (ZIMMERMANN et al., 2009). Todos os animais foram monitorados por cinco dias após a realização dos experimentos para controle daqueles que morressem ou realizassem muda, que foram descartados das análises na ocorrência destes eventos, já que são fatores que alteram a agressividade dos animais (MOORE, 2007). Ao término dos experimentos, os animais foram devolvidos ao seu local de coleta.

Das dez interações filmadas para *P. brasiliensis*, uma foi excluída das análises, após a quantificação dos atos, devido ao fato de ambos os animais apresentarem um comportamento altamente errático e claramente distinto das demais interações, resultando em uma amostragem de nove duplas para esta espécie. A exceção foi para a análise de chicotes com antena (ver a seguir), na qual a amostragem foi de oito interações, já que a qualidade de uma das filmagens não permitiu que esta variável fosse quantificada com segurança. Em relação a *P. pilimanus*, apenas oito de um total de treze interações resultaram em agressão entre os animais. Como a frequência de batidas com quelípodo foi muito baixa, o número de batidas realizadas por vencedores foi somado com o de perdedores, comparando-se assim a ocorrência do ato ao longo da interação, desconsiderando-se vencedores e perdedores.

Com base nas filmagens, a interação foi dividida em 240 intervalos de cinco segundos (segundo HUBER & KRAVITZ, 1995), e um escore de agressividade foi conferido a cada um dos intervalos, utilizando-se a tabela de pontuações de Bergman & Moore (2003) modificada para englobar alguns atos exclusivos de *Parastacus* (Tabela I). Ocasionalmente, mais de um comportamento era executado no mesmo intervalo, sendo considerados os comportamentos submissos mais representativos do que os agressivos, e os agressivos mais significativos que os neutros, segundo a seguinte ordem de representatividade: $-2 > -1 > 5 > 4 > 3 > 2 > 1 > 0$. Uma aproximação se caracterizava por um dos animais aproximar-se do oponente por uma distância menor do que o comprimento corporal deste, e um recuo era caracterizado por um dos animais afastando-se por uma distância pelo menos equivalente ao comprimento corporal do indivíduo que recua (GÖSSMANN et al., 2000). Considerou-se que um embate iniciou quando um dos animais exibia algum comportamento agressivo e era correspondido pelo seu oponente, com duração de pelo menos 15 segundos. Um embate era considerado encerrado quando um dos animais exibia um comportamento submisso (ver a Tabela I para a descrição completa dos atos exibidos pelos animais) e não se engajava em um novo embate por pelo menos 10 segundos. O indivíduo que apresentou o comportamento submisso foi considerado o perdedor do embate, e seu oponente o vencedor (GÖSSMANN et al., 2000). O indivíduo

que venceu mais embates foi considerado o vencedor da interação. Quando não havia distinção clara entre os perdedores e os vencedores, o animal com escore de agressividade mais elevado foi considerado o vencedor. O animal que exibia o primeiro comportamento agressivo correspondido pelo oponente foi considerado o iniciador (GÖSSMANN et al., 2000).

Tabela 1 – Códigos de etograma para comportamento agonístico de *Parastacus*.

Escore	Comportamento
-2	Fuga com batimento do leque caudal.
-1	Afastar-se do oponente.
0	Ignorar o oponente/comportamento não-agressivo
1	Aproximação sem <i>display</i> agonístico.
2	Aproximação com exibição de meros e/ou chicote com antena.
3	Agressão com quelípodos fechados: tocar, bater no oponente, ou empurrá-lo
4	Uso ativo de quelípodos para agarrar apêndices do oponente, ou golpe com quelípodo.
5	Combate intenso: animais realizando vários atos agonísticos simultaneamente, tentando agarrar e puxar partes corporais do oponente, ou tentativa de virar/carregar o oponente.

Adaptado de Bergman & Moore (2003).

As espécies foram comparadas, tanto entre vencedores quanto entre perdedores, quanto à agressividade (soma das pontuações dos escores de cada animal), duração média dos embates, duração do primeiro embate, número de embates, período de latência, agressividade relativa (razão agressividade/tempo em confronto), representatividade de comportamentos agressivos (número de frames em 4 e 5, dividido pelo número de intervalos em confronto), número de aproximações, número de batidas com quelípodo e número de chicotes com antena. As comparações interespecíficas foram feitas com um teste *t* para amostras independentes ou com um teste de Mann-Whitney, de acordo com a normalidade dos dados, que foi verificada através de um teste de Shapiro-Wilk. De maneira semelhante, comparações

intraespecíficas foram feitas entre vencedores e perdedores para agressividade relativa, número de aproximações e número de chicotes com antena. De acordo com a normalidade dos dados, um teste t para amostras pareadas ou um teste de Mann-Whitney era utilizado.

Um teste binomial foi utilizado para verificar se havia diferenças na proporção de confrontos nos quais uma hierarquia estável havia sido formada nos 20min em que foi permitida a interação, entre as espécies. Confrontos aonde a hierarquia definida era perceptível (i.e. o perdedor se afasta imediatamente após a aproximação do vencedor, e não se engaja em mais embates com este) (BOVBJERG, 1953) foram plotados como sucessos sobre o total de confrontos realizados para cada espécie. Para todas as análises, um valor de p abaixo de 0,05 foi considerado significativo. Todas as análises estatísticas foram realizadas com o programa BioEstat 5.0 (AYRES et al., 2007). Para obter dados normais e compatíveis com as premissas dos testes estatísticos selecionados, todas as variáveis, com exceção das latências e das razões agressividade/tempo, foram transformadas em Log10, salvo os dados de representatividade de comportamentos, que foram transformados em raiz quadrada de arccosseno.

Resultados

Foi identificado um total de quatro diferentes tipos de atos de iniciação, todos comuns às duas espécies, que são apresentados na Tabela II. “Aproximação lenta” e “Contato ambivalente” foram os mais comuns, e sempre foram os atos de iniciação usados antes do primeiro confronto entre os animais. “Aproximação com *display*” e “Carga” foram raros, sendo utilizados ocasionalmente pelo dominante para reforçar seu status em relação ao submisso quando uma hierarquia já estava formada. Além disto, foram descritos 23 atos comportamentais, organizados em três categorias: Atos não-agressivos (8); atos agressivos (10) e atos submissos (5), que são descritos na Tabela III.

Diferenças significativas no escore de agressividade foram encontradas entre vencedores e também entre perdedores das duas espécies, sendo *P. brasiliensis* a espécie mais agressiva, em ambos os casos (Fig. 1). Não foram verificadas diferenças significativas em relação ao período de latência e número de embates. Em relação à duração média dos embates (Fig. 2), à duração do primeiro embate e à agressividade relativa (Tabela IV), estes valores foram significativamente maiores para *P. brasiliensis*. Também houve diferença significativa na representatividade dos comportamentos mais agressivos, sendo o valor significativamente maior para *P. brasiliensis* (Tabela IV). Em relação ao número de chicotes com antena,

somente houve diferença significativa entre as espécies quando se comparam os perdedores, sendo este ato mais frequente em *P. brasiliensis*.

Tabela 2 – Atos de iniciação para interações agonísticas de *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus pilimanus*, em condições laboratoriais.

Ato	Descrição
1 – Aproximação lenta	Indivíduo se aproxima lentamente do oponente, com os quelípodos estendidos para frente, paralelos ao substrato ou tocando-o, Dedos móveis dos quelípodos fechados ou apenas ligeiramente abertos, pode ser acompanhada de “chicotes com antena”.
2 – Aproximação com <i>display</i>	Indivíduo aproxima-se lentamente do oponente, elevando a porção anterior do corpo nos pereiópodos e estendendo os quelípodos lateralmente, em ângulo quase perpendicular com o eixo corporal, exibindo a face interna dos quelípodos ao oponente, Dedos móveis dos quelípodos fortemente abertos. Antenas posicionadas para cima ou para trás, paralelas ao eixo do corpo.
3 – Carga	Semelhante à aproximação com <i>display</i> , mas executada muito rapidamente. O iniciante aproxima-se rapidamente do seu oponente, sendo a aproximação às vezes encerrada por um “golpe com quelípodos”.
4 – Contato ambivalente	Ocorre da mesma maneira que “aproximação lenta”, mas é executado por ambos os animais ao mesmo tempo.

Por último, houve diferença significativa no número de atos de iniciação realizados, *P. brasiliensis* realizou mais aproximações do que *P. pilimanus*, tanto para perdedores quanto para vencedores. Todos os valores de p para as análises interespecíficas são mostradas na Tabela IV. A média do escore de agressividade durante os experimentos pode ser vista na Fig. 3. Em relação às diferenças intraespecíficas, houve diferenças significativas apenas na agressividade relativa, que foi significativamente maior para os vencedores em ambas as espécies. Resultados das análises estatísticas intraespecíficas estão na Tabela V.

Quanto à formação de hierarquias, todas as oito interações de *P. pilimanus* apresentavam uma distinção clara entre dominante e subordinado, o que foi registrado em apenas cinco das nove interações de *P. brasiliensis*. Tal diferença foi considerada significativa pelo teste binomial ($p = 0,0155$; $Z = -2,1563$).

Tabela 3 – Atos comportamentais descritos para *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus pilimanus*, à partir de ensaios em laboratório. (*) indica atos exclusivos de *P. brasiliensis*, demais atos comuns à ambas espécies.

Categoria	Ato/Descrição
1 – Atos não-agressivos	<p><i>1a – Imobilidade:</i> O animal permanece imóvel, eventualmente movimentando pereiópodos/quelípodos/antenas, mas sem se deslocar. Antenas, quando em repouso, mantidas perpendicularmente ao corpo. Dedo móvel do quelípodo mantido fechado, quelípodos estendidos para frente ou flexionados para baixo em direção ao corpo.</p> <p><i>1b – Exploração:</i> O indivíduo se desloca pela arena utilizando os pereiópodos. Dedo móvel do quelípodo mantido fechado ou ligeiramente aberto, com quelípodos direcionados para frente ou levemente flexionados em direção ao corpo. Intensa movimentação das antenas.</p> <p><i>1c – Contato não-agressivo:</i> O animal toca o outro com quelípodos/pereiópodos/antenas, eventualmente se deslocando sobre o oponente, mas ambos não apresentam reação alguma ao contato. Quelípodos e antenas se posicionam do mesmo modo de <i>1b</i>.</p> <p><i>1d – Escalar:</i> O animal tenta escalar a parede da arena utilizando os quelípodos e pereiópodos, eventualmente se apoiando no abdômen para tentar elevar-se, mas sem utilizá-lo para nadar. Movimentação de antenas é intensa.</p> <p><i>1e – Ignorar:</i> Um dos lagostins exibe comportamento agressivo em relação ao outro (ver 2), mas o oponente não exibe nenhuma resposta agressiva ou submissa.</p> <p><i>1f – Tentativa de escavar:</i> Lagostim com os quelípodos flexionados em direção ao corpo. Segundo e terceiro par de pereiópodos executando movimentos para baixo e para trás, terceiro e quarto pares executando movimentos para trás, como se estivesse revolvendo o substrato.</p> <p><i>1g – Virar para o oponente:</i> Seguido de aproximação ou ato agressivo do oponente, o lagostim movimenta-se, virando-se em direção à região anterior do oponente.</p> <p><i>1h – Limpeza:</i> Com os pereiópodos 2-5, o animal limpa a superfície da carapaça, os pleópodos, pereiópodos, quelípodos, maxilípodos e apêndices cefálicos.</p>
2 – Atos agressivos	<p><i>2a – Exibição de meros:</i> Os quelípodos são estendidos lateralmente, expondo a face interna destes ao oponente. O indivíduo eleva-se nos pereiópodos durante este ato. Antenas mantidas paralelas ao eixo do corpo, mas direcionadas posteriormente, eventualmente usadas para chicotear o co-específico (2h).</p> <p><i>2b – Tocar/bater com quelípodo:</i> Com o dedo móvel fechado, o animal utiliza o quelípodo para tocar ou bater no oponente, normalmente na região cefalotorácica ou nos quelípodos deste. Movimento normalmente realizado em sequências rápidas de mais de um toque.</p> <p><i>2c* – Golpear com quelípodo:</i> Normalmente precedido por uma exibição de meros (2a), após a qual o animal se projeta rapidamente à frente e executa um golpe rápido com o(s) quelípodos(s), em direção às antenas ou aos maxilípodos do oponente.</p> <p><i>2d – Agarrar com o quelípodo:</i> O indivíduo tenta agarrar com os quelípodos o oponente (preferencialmente os pereiópodos, quelípodos ou maxilípodos).</p> <p><i>2e* – Puxar com quelípodo:</i> O animal agarra a base do quelípodo do oponente e puxa-o, tentando utilizar o outro quelípodo para agarrar os pereiópodos, maxilípodos ou antenas do oponente.</p> <p><i>2f* – Virar o oponente:</i> Com uma das quelas agarrando um quelípodo do oponente e a outra agarrando seus pereiópodos/maxilípodos, o animal impulsiona o corpo para a frente e tenta manter o adversário sem contato com o substrato, girando-o parcial (90°) ou totalmente (180°) em relação ao substrato. Este comportamento somente ocorre depois do comportamento 2e.</p> <p><i>2g* – Carregar o oponente:</i> Com o oponente parcial ou totalmente virado, agarrado por um quelípodo e pelos pereiópodos/maxilípodos, o animal tenta carregar o adversário pelo aquário. Comportamento que ocorre apenas em sucessão ao comportamento 2f.</p> <p><i>2h – Chicotear com antena:</i> Movimento rápido com as antenas direcionado ao</p>

Categoria	Ato/Descrição
	adversário. <i>2i – Empurrar:</i> Com os dácilos dos quelípodos fechados e os quelípodos flexionados em direção ao corpo, formando um ângulo de 90° entre o própodo e o mero, o animal se desloca para a frente tentando empurrar o oponente. <i>2j – Batimento do leque caudal:</i> Flexão do abdômen em um movimento de natação com os urópodos e télson, buscando através disto posicionar-se melhor em relação ao oponente. Pode ser executado quando um dos animais agarra os apêndices do outro, realizando uma tentativa de arrancá-los.
3 – Atos submissos	<i>3a – Fuga com leque caudal:</i> Flexão rápida do abdômen em um movimento de natação com os urópodos e télson, utilizada para fugir do oponente. <i>3b – Recuar:</i> O indivíduo utiliza os pereiópodos para andar para trás, afastando-se do oponente. <i>3c – Fugir:</i> Pereiópodos utilizados para afastar-se do oponente rapidamente. <i>3d – Evitar:</i> Indivíduo percebe a aproximação do oponente e afasta-se utilizando os pereiópodos. <i>3e* – Postura submissa:</i> Em resposta à aproximação e/ou atos agressivos do oponente (ver 2), o lagostim permanece imóvel, com o abdômen flexionado sob o corpo, os quelípodos estendidos para frente, paralelos ao substrato e com os dedos móveis dos quelípodos fechados.

Discussão

Apesar do conhecimento escasso tratando de espécies de lagostins com hábitos escavadores, nossos resultados demonstram que o hábito escavador reflete no comportamento agonístico de *Parastacus*. Esta evidência suporta a teoria de que estes animais seriam menos agressivos que as espécies epígeas. Tais pressupostos derivam de algumas características ecológicas do grupo: ocorrem em agregações (PUNZALAN et al., 2001); habitam áreas muitas vezes distantes de corpos d'água; capacidade de dispersão limitada, entre outros (RICHARDSON, 2007).

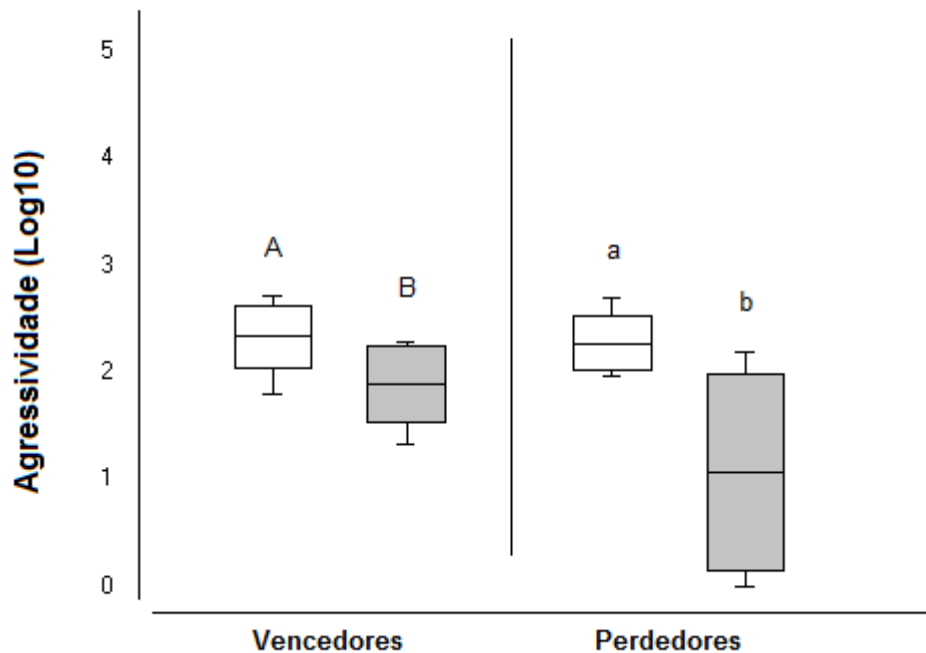


Figura 1 – Análises interespecíficas dos valores de agressividade (score) verificados neste estudo. Caixas brancas indicam *Parastacus brasiliensis*, caixas cinza indicam *Parastacus pilimanus*. (A) e (B) representam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$, teste t para amostras independentes) entre vencedores e (a) e (b) representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre perdedores. Linha horizontal representa média, altura da coluna representa desvio padrão, barra vertical representa valores máximos e mínimos.

A maioria dos trabalhos relativos à estes crustáceos são registros de animais compartilhando tocas (e.g. NORROCKY, 1991; HOBBS & WHITEMAN, 1991; NORO & BUCKUP, 2010), embora existam alguns estudos experimentais relativos ao comportamento destes crustáceos: Bovbjerg (1970) e Tierney et al. (2000) verificaram que uma espécie de hábitos escavadores foi menos agressiva do que espécies não-escavadoras, em confrontos inter- e intraespecíficos, respectivamente. Guiaçu et al. (2005) demonstraram que em juvenis de *Fallicambarus fodiens* (Cottle, 1853) grande parte dos confrontos chegou à uma resolução sem requerer contato físico entre os animais. Sabe-se que juvenis dessa espécie possuem hábitos gregários, preferindo construir as suas habitações nas proximidades de outras tocas construídas por seus co-específicos (PUNZALAN et al., 2001; TRÉPANIER & DUNHAM, 2004). Contudo, os poucos estudos que fazem comparações com outras espécies foram realizados com *Orconectes immunis* (Hagen, 1870), cuja caracterização como animal menos agressivo pode não estar relacionada com seu hábito escavador, mas sim com o tamanho

proporcionalmente menor dos quelípodos quando comparado com outras espécies do mesmo gênero (TIERNEY et al., 2000).

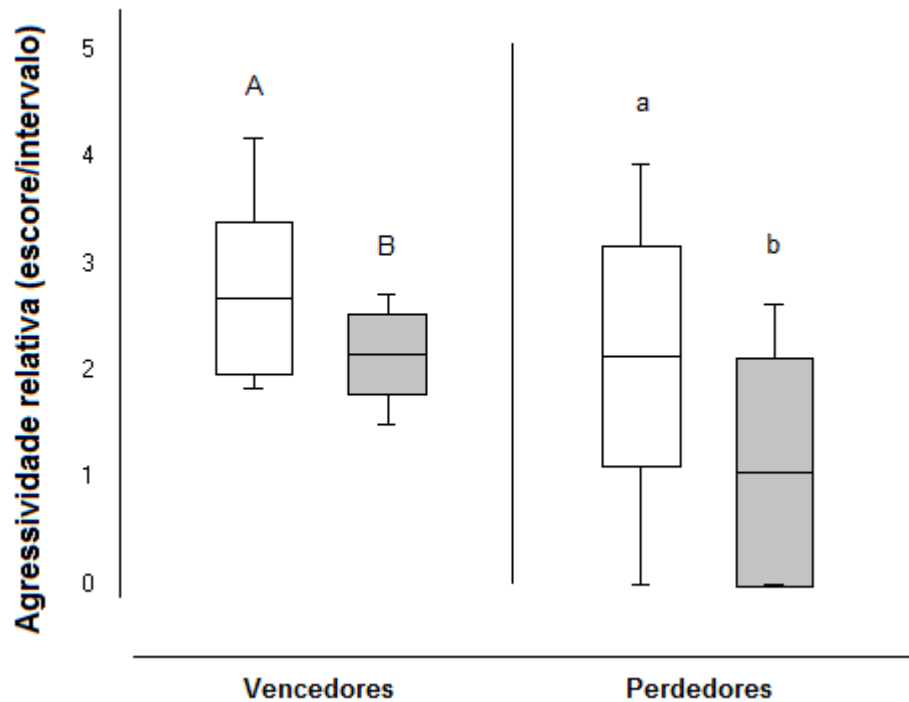


Figura 2 – Análises interespecíficas dos valores de agressividade relativa (escore/frame) verificados neste estudo. Caixas brancas indicam *Parastacus brasiliensis*, caixas cinza indicam *Parastacus pilimanus*. (A) e (B) representam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$, teste t para amostras independentes) entre vencedores e (a) e (b) representam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre perdedores. Linha horizontal representa média, altura da coluna representa desvio padrão, barra vertical representa valores máximos e mínimos.

Parastacus brasiliensis foi mais agressivo do que *P. pilimanus* (Fig. 1), confirmando nossa hipótese de que a espécie mais fossorial seria menos agressiva. Pode-se especular que esta diferença na intensidade de agressão seja devido ao fato que *P. brasiliensis* realiza embates mais longos do que *P. pilimanus* (Fig. 2). Porém, descontando-se o efeito do tempo, *P. brasiliensis* mantém-se como a espécie mais agressiva (Tabela IV). As demais diferenças também realçam o caráter mais agressivo de *P. brasiliensis*: esta espécie realizou mais atos de iniciação e realizou atos agressivos mais frequentemente do que seu congênico, que em contrapartida realizou mais batidas com quelípodo, um ato de agressividade baixa. Além disto, as espécies distinguiram-se quanto à formação de hierarquias: *P. brasiliensis* formou

hierarquias perceptíveis em uma proporção significativamente menor do que *P. pilimanus*, conforme apontado pelo teste binomial. Isto é corroborado pelas cinco duplas de *P. pilimanus* aonde os animais interagiram, mas não exibiram nenhum ato agressivo em relação ao oponente, o que nunca ocorreu em *P. brasiliensis*.

Uma das explicações para a menor agressividade em espécies mais fossoriais seria o fato destas permanecerem confinadas em sistemas subterrâneos de galerias aonde o espaço e as oportunidades de dispersão são limitados (GUIAŞU et al., 2005; RICHARDSON, 2007). Em tal ambiente, o padrão de comportamento das espécies agressivas, que prontamente atacam um co-específico se mantidos próximos, seria incompatível com este hábito de vida mais gregário (GHERARDI, 2002; GUIAŞU et al., 2005). Tais pressuposições fazem sentido, considerando os resultados obtidos e o fato de que *P. brasiliensis* é, apesar de escavador, normalmente associado com locais dotados de ao menos alguma correnteza, enquanto que *P. pilimanus* é tido como bastante fossorial, havendo registro de vários animais coletados da mesma galeria, característica típica de espécies mais fossoriais de lagostins e presumidamente associada com baixos níveis de agressividade (BUCKUP & ROSSI, 1980; RICHARDSON, 2007).

As informações obtidas nestas espécies de *Parastacus* confirmam as inferências existentes na literatura e corroboram os trabalhos existentes sobre comportamento de lagostins escavadores: o hábito escavador influencia o comportamento agonístico, sendo que espécies fossoriais tendem a ser menos agressivas (TIERNEY et al., 2000; GUIAŞU et al., 2005; RICHARDSON, 2007). Diferentemente de *O. immunis* e seus congêneres, *P. brasiliensis* e *P. pilimanus* são espécies morfológicamente próximas (BUCKUP & ROSSI, 1980; BUCKUP, 1999, 2003). Considerando tais semelhanças morfológicas, as diferenças observadas na duração e intensidade da agressão entre estas espécies não estariam relacionadas ao tamanho dos quelípodos, visto que este é um fator conhecido por afetar o comportamento agonístico de lagostins, mas sim a diferenças no hábito das espécies (SCHROEDER & HUBER, 2001; BYWATER et al., 2008).

Estes resultados também podem ser relacionados aos padrões de distribuição das espécies na natureza. Apesar de possuírem distribuições inteiramente sobrepostas, em uma escala maior (BUCKUP, 1999, 2003), não há nenhum registro destas duas espécies ocorrendo simpatricamente. Uma possibilidade é que uma espécie tenha excluído a outra de seu hábitat através de competição inter-específica, resultando em exclusão competitiva, fato bem documentado em lagostins (BOVBJERG, 1970; CAPELLI & MUNJAL, 1982, BLANK & FIGLER, 1996; GHERARDI, 2002). Em um caso específico, Bovbjerg (1970) verificou que

interações comportamentais, entre outros fatores, explicavam a aparente segregação de *O. immunis* e *Orconectes virilis* (Hagen, 1870).

Conforme esperado, vencedores apresentaram valores de escore relativo significativamente mais elevados do que perdedores. Inesperadamente, não houve diferenças para chicote com antena, nem para aproximações. Isto pode ser explicado pelo repertório comportamental peculiar exibido por *Parastacus*. A ausência de diferença no número de chicotes com antena, entre vencedores e perdedores, pode estar relacionada aos sentidos utilizados por *Parastacus* em interações sociais, que aparentemente diferem das espécies de lagostins mais comumente estudadas, animais epígeos. Nossos dados sugerem que a visão possui importância reduzida no comportamento agonístico destes animais, juntamente com o tamanho relativamente reduzido dos olhos nestes lagostins (ver BUCKUP & ROSSI, 1980 para uma descrição detalhada da morfologia das espécies brasileiras de *Parastacus*). Assim, o uso de antenas para fins de transmissão de informação, durante um embate, pode estar mascarado pelo uso destas para a orientação dos animais (BOVBJERG, 1956). Quanto às aproximações, nas análises intraespecíficas, a ausência de diferença pode estar relacionada tanto a visão pouco eficiente, já que muitos encontros pareciam acidentais, quanto à presença constante do comportamento de “Ignorar” em ambas as espécies.

De maneira geral, apesar de uma espécie ser marcadamente mais agressiva que a outra, ambas as espécies de *Parastacus* apresentaram um padrão de agressividade que pode ser considerado de moderado (*P. brasiliensis*) a baixo (*P. pilimanus*). Isto pode ser evidenciado através dos atos “Ignorar” e “Contato não-agressivo”. Apesar de possuírem baixa representatividade foram recorrentes em todas as interações em ambas as espécies. Os lagostins epígeos são animais presumidamente agressivos, solitários e se engajam prontamente em combate se colocados próximos (GHERARDI, 2002; HERBERHOLZ et al., 2007; MOORE, 2007). Tal agressividade não pode ser observada neste estudo, mesmo na espécie mais agressiva, *P. brasiliensis*, na qual o comportamento “Ignorar” foi bastante frequente.

Quanto ao repertório comportamental exibido neste estudo (alguns exemplos na Figura 3), a diferença na agressividade entre as espécies é refletida nos comportamentos exclusivos de *P. brasiliensis*, que representam uma interação agressiva mais intensa. Esse estudo foi o primeiro a analisar e descrever o comportamento dos lagostins da região Neotropical, e algumas diferenças em comparação ao padrão geral de lagostins podem ser observadas. A primeira é a ausência do comportamento de “*claw lock*”, bastante típico de lagostins e considerado um comportamento representativo no qual os animais passam a maior parte das

interações agonísticas (BRUSKI & DUNHAM, 1987; MOORE, 2007). A explicação para a ausência deste comportamento pode estar associada à morfologia de *Parastacus*. Sendo ambas as espécies, consideradas escavadoras (em maior ou menor grau), estes animais possuem algumas das modificações morfológicas relacionadas à evolução do hábito escavador (*sensu* RICHARDSON, 2007). Tais diferenças incluem mudanças na orientação dos quelípodos, que ao invés de se abrirem em plano semi-horizantal, como em espécies epígeas típicas, se abrem em um plano semi-vertical, e tendem a ser voltados para frente. Presumidamente, isto seria uma modificação voltada para a ocupação de galerias estreitas (RICHARDSON, 2007). Estes quelípodos orientados verticalmente poderiam ser desfavoráveis à execução de tal comportamento.

Tabela 4 – Resultados das análises interespecíficas (teste t para amostras independentes ou teste de Mann-Whitney) realizadas para *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus pilimanus*. (V) indica análises entre vencedores, (P) indica análises entre perdedores, demais análises feitas sem discriminação de vencedores ou perdedores. Valores de *p* estatisticamente significativos em negrito. Médias apresentadas seguidas por desvios-padrão.

Teste <i>t</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	Média (<i>P. brasiliensis</i>)	Média (<i>P. pilimanus</i>)
Agressividade (V)	2,8315	0,0063	258±156	100±64
Agressividade (P)	2,3047	0,0179	207±160	42±69
Agressividade relativa (V)	1,8731	0,0403	2,8±0,7	2,1±0,4
Agressividade realtiva (P)	2,1352	0,0248	2,2±1,1	1±1,1
Latência	0,3617	0,3613	366±195	309±185
Duração média dos embates	1,7781	0,0478	206±194	82±87
Duração primeiro embate	2,0029	0,0318	184±195	69±85
Representatividade de classes 4 e 5	1,8405	0,0374	0,24±0,2	0,13±0,15
Chicote com antena (V)	1,0246	0,1614	41±39	17±25
Chicote com antena (P)	2,4371	0,0143	51±60	8±15
Aproximações (V)	1,4027	0,0899	7,4±3,6	9±4,7
Aproximações (P)	3,3809	0,0022	4,1±2,7	2±2,3
Mann-Whitney	U	<i>p</i>	Mediana (<i>P. brasiliensis</i>)	Mediana (<i>P. pilimanus</i>)
Número de embates	1,0585	0,1449	2	1,5
Batidas com quelípodos	15,5	0,0243	0	6,5

Outra diferença em relação ao repertório é a presença de dois atos não usuais: Bater com quelípedo e empurrar o oponente. Bater com um quelípedo é um ato que até o presente momento só foi descrito em lagostins para outro parastacídeo, *Cherax destructor* Clark, 1936 (CROOK et al., 2004, HAZLETT et al., 2007). Empurrar o oponente, da maneira como foi executado, consiste em um ato exclusivo de *Parastacus*. Isso também poderia estar relacionado com as adaptações morfológicas para a ocorrência em galerias estreitas. É possível que estes animais venham a se encontrar e iniciar uma interação agonística dentro de uma toca, aonde o espaço é severamente limitado, e para aonde este ato parece bastante adequado.

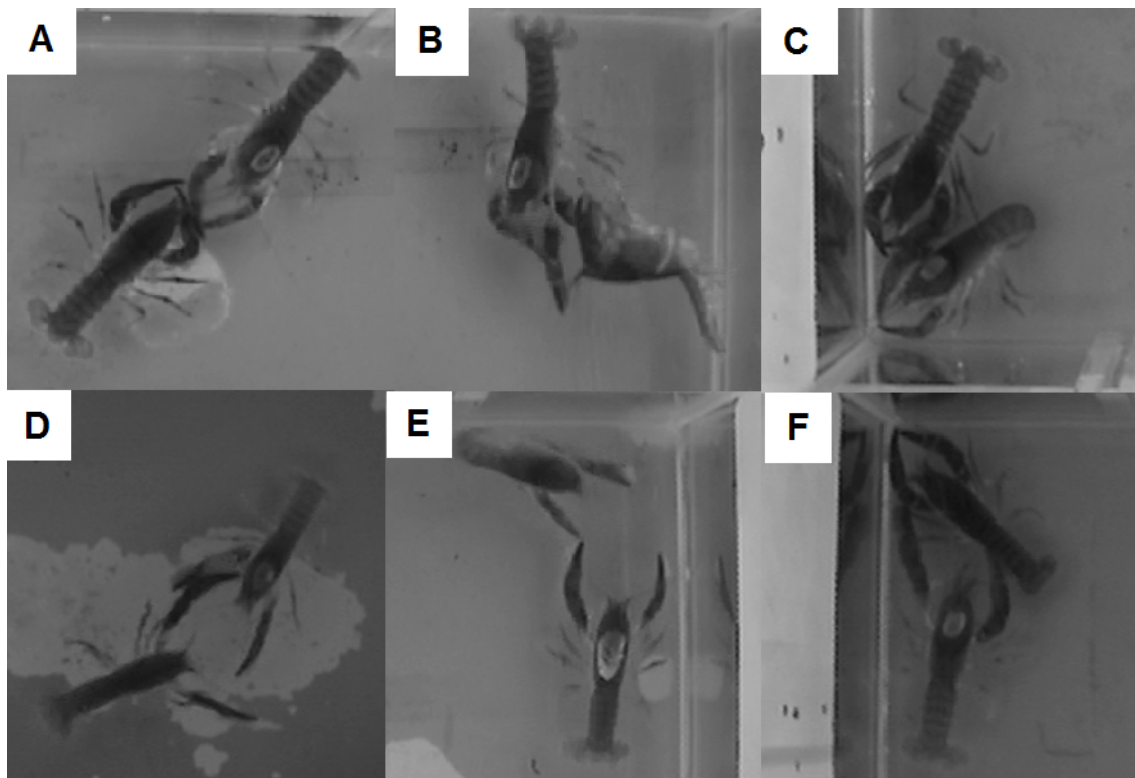


Figura 3 – Atos comportamentais de *Parastacus*. A: Indivíduo não marcado de *Parastacus brasiliensis* executando “Empurrar”. B: Dupla de *P. brasiliensis* em confronto intenso. C: Indivíduo marcado de *P. brasiliensis* em postura submissa. D: Indivíduo não marcado de *Parastacus pilimanus* executando uma carga. E: Indivíduo não marcado de *P. pilimanus* recuando através de batimento de leque caudal. F: Indivíduo não marcado de *P. pilimanus* ignorando uma aproximação agressiva do oponente.

A característica mais marcante da agressão em *Parastacus* é a ausência de um confronto estereotipado e nitidamente escalado (Figura 4), característica considerada típica de

lagostins em geral. Em ambas as espécies estudadas, foi comum observar indivíduos saírem imediatamente de um estado de imobilidade, ou de ignorar o oponente, diretamente para os níveis mais intensos de agressão (uso de quelas para agarrar, nível 4, ou mesmo combate intenso, nível 5), como pode ser visto na Figura 3, mais precisamente no pico entre os *frames* 49 e 57. Isto é surpreendente, visto que em um grupo presumidamente menos agressivo de animais, espera-se que os confrontos sejam resolvidos, preferencialmente, com o uso de *displays*, ao invés de contato físico, como já foi verificado para as espécies escavadoras norte-americanas, *O. immunis* e *F. fodiens* (TIERNEY et al., 2000; GUIAŞU et al., 2005). Algumas explicações podem ser propostas para este fato, não sendo estas excludentes entre si.

A primeira é relativa aos sentidos utilizados por lagostins em interações agonísticas. A visão possui papel fundamental nas interações, e a agressividade tende a ser mais intensa sob baixa luminosidade (BRUSKI & DUNHAM, 1987). Pode se argumentar que a ausência de uso nítidos de *displays* e agressão escalada se deva ao fato de as interações terem sido registradas à noite. Contudo, nos estudos com *O. immunis* (TIERNEY et al., 2000) e *F. fodiens* (GUIAŞU et al., 2005), os autores não especificam o horário nos quais os experimentos foram realizados, tornando difícil realizar comparações diretas criteriosas. Além disto, ao contrário de muitas espécies de lagostins, que apesar de predominantemente noturnas apresentam algum grau de atividade diurna {e.g. *Astacus astacus* (Linnaeus 1758) e *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)}(MUSIL et al., 2010), espécimes de *Parastacus* apresentam atividade exclusivamente noturna, o que é presumido pela literatura e foi visto nas coletas, durante as quais nunca foi observado um animal ativo nos horários diurnos (M. Dalosto, *obs. pessoal*). Tal hábito exclusivamente noturno, e a ocorrência em galerias subterrâneas estreitas, seriam aspectos da ecologia destes animais que desfavoreceriam a utilização de *displays*, pois não haveria espaço nem luminosidade para realização deste comportamento. De fato, “exibição de meros”, apesar de comum, nunca foi executada quando um dos oponentes se encontrava a uma distância maior que seu comprimento corporal em relação ao oponente.

Tabela 5 – Resultados das análises intraespecíficas (teste t para amostras pareadas) realizadas para vencedores e perdedores de cada espécie. (B) indica *Parastacus brasiliensis*, (P) indica *Parastacus pilimanus*, demais análises feitas sem discriminação de vencedores ou perdedores. Valores de *p* estatisticamente significativos em negrito. Médias apresentadas seguidas por desvios-padrão.

Teste t	<i>t</i>	<i>P</i>	Média (Vencedores)	Média (Perdedores)
Agressividade relativa (B)	2.2527	0.0271	2,8±0,7	2,2±1,1
Agressividade relativa (P)	3.275	0.0068	2,1±0,4	1±1,1
Chicote com antena (B)	-0.2758	0.3934	41±39	51±60
Chicote com antena (P)	1.1583	0.133	17±25	8±15
Aproximações (B)	-1.1769	0.1388	7,4±3,6	4,1±2,7
Aproximações (P)	0.7318	0.244	9±4,7	2±2,3

Outro fator que explica a aparente ausência de confronto escalado é o contexto evolutivo das espécies estudadas. Apesar de os lagostins serem considerados um grupo-modelo, generalizações podem levar os autores a desconsiderar características particulares das espécies em questão (LUNDBERG, 2004). Em Cambaridae, por exemplo, grupo com vasta literatura existente acerca do comportamento agonístico (veja MOORE, 2007), e assume-se como padrão que o estado reprodutivo de machos interfere no comportamento agonístico (GUIAŞU & DUNHAM, 1998; TIERNEY et al., 2008), há evidências para *Procambarus suttkusi* (Hobbs, 1953), onde o estado reprodutivo não resultou em nenhuma assimetria comportamental entre machos de forma I ou forma II (STEWART et al., 2010). Considerando que *P. suttkusi* é ecologicamente e filogeneticamente muito mais próximo às espécies mais comumente estudadas (BAKER et al., 2008; BREINHOLT et al., 2009), não é surpreendente o fato que os parastacídeos sul-americanos apresentem um padrão de comportamento agonístico consideravelmente diferente do esperado para os lagostins.

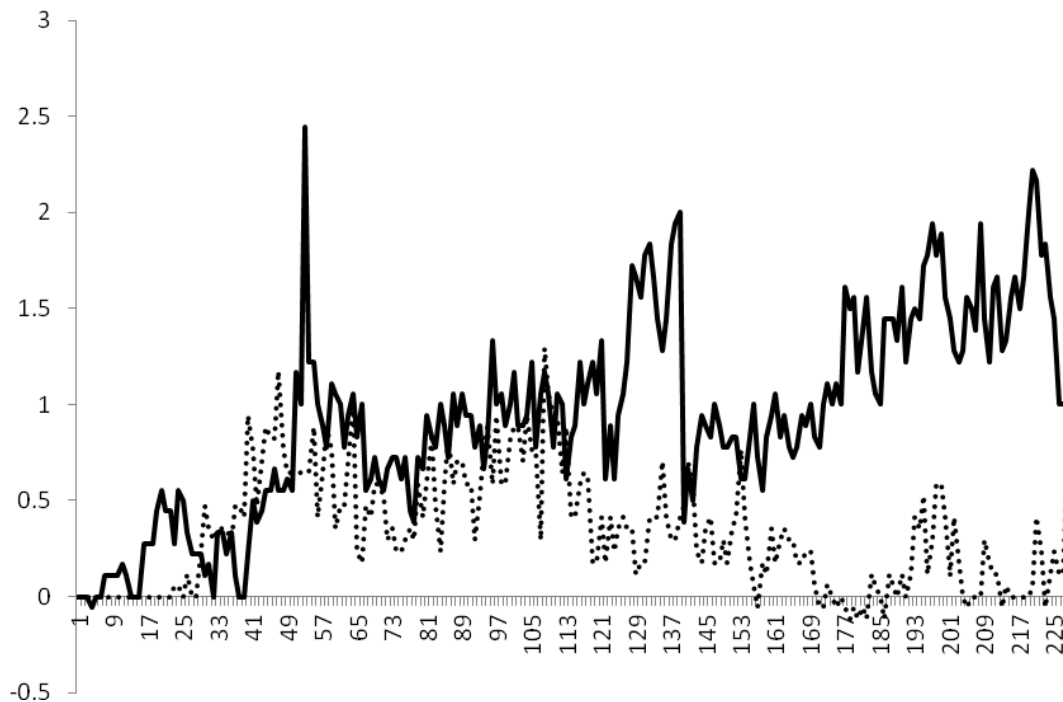


Figura 4 – Média de agressividade ao longo do confronto. Eixo Y representa a pontuação (escore), eixo X representa progressão linear em frames (5s). Linha contínua indica *Parastacus brasiliensis*, linha pontilhada indica *Parastacus pilimanus*.

Visto que as poucas informações acerca de agressão em espécies escavadoras são baseadas unicamente em espécies norte-americanas (*O. immunis* BOVJERG, 1970; TIERNEY et al., 2000; *F. fodiens* GUIAŞU et al., 2005), é compreensível que hajam diferenças na estruturação das interações. Parastacidae é considerada a família mais antiga dentro dos Astacida, enquanto Cambaridae (principalmente as espécies norte-americanas) é um grupo de origens mais recentes (BREINHOLT et al., 2009). A presença de comportamentos distintos não surpreende, dado o fato que considera-se que o hábito escavador em lagostins tenha surgido independentemente mais de uma vez, até mesmo considerando-se apenas a família Parastacidae (CRANDALL et al., 1999; BREINHOLT et al., 2009). Apesar das diferenças no repertório exibido, o padrão geral, com hábito escavador tendendo a uma agressividade menos intensa, se mantém quando se comparam as espécies escavadoras, em ambas as famílias (Cambaridae e Parastacidae).

Ainda dentro do contexto evolutivo, os Parastacidae sul-americanos chamam a atenção por sua baixa diversidade taxonômica, em comparação com os Parastacidae australianos e os Cambaridae norte-americanos (TAYLOR, 2002). Riek (1971) relacionou esta baixa diversidade com possíveis interações com um grupo endêmico do sul da América do Sul, os

anomuros do gênero *Aegla*, sugestão que foi reforçada mais recentemente, com base em dados fisiológicos e comportamentais. Dalosto & Santos (2011) compararam o consumo de oxigênio e a atividade entre *P. brasiliensis* e *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, e verificaram que o eglídeo consome significativamente mais oxigênio do que o lagostim, mas que este primeiro carece de adaptações para hipóxia. Os autores propõem um cenário evolutivo aonde os eglídeos teriam excluído os parastacídeos da maioria dos habitats lóticos forçando estes para um habitat lêntico, para o qual os anomuros não possuem adaptações fisiológicas.

Dadas tais características, é possível que a evolução e a ocorrência simpátrica de parastacídeos com eglídeos possa ter influenciado no comportamento destes. Um último fator que poderia estar associado ao repertório comportamental exibido neste estudo é a ausência de um recurso no delineamento experimental, pois sabe-se que, em decápodos de uma maneira geral, a presença de recursos altera a dinâmica das interações agonísticas, normalmente aumentando a intensidade da agressão durante as interações (CAPELLI & HAMILTON, 1984, USIO et al., 2001). Contudo, parece improvável que a presença de um recurso, que teoricamente aumentaria a motivação dos animais para engajar-se em confronto, resultasse em uma interação mais escalada.

Quando compara-se a agressão em *Parastacus* com demais decápodos, além de lagostins, também não encontram-se padrões semelhantes. Ayres-Peres et al. (2011) mostram que os eglídeos podem ser considerados agressivos, com um repertório comportamental que se assemelha ao das espécies epígeas de lagostim, que por sua vez diferem, em alguns aspectos, dos lagostins neotropicais. Podem ser encontradas algumas semelhanças com a agressão em *Brachyura*, como uma agressão não claramente escalada, mas que ainda inclui displays (LYNCH & ROCHETTE, 2009). Contudo, ao contrário de lagostins escavadores (incluindo *Parastacus*); braquiuros são considerados, de maneira geral, animais bastante agressivos, sendo comum ocorrerem injúrias durante interações sociais (JACHOWSKI, 1974). Em alguns casos extremos, esta agressão pode progredir até a morte de um dos indivíduos (HAY & SHORE, 1918; HUBER, 1987), o que difere gritantemente do observado neste estudo, especialmente para *P. pilimanus*.

Acima de tudo, faltam informações ecológicas acerca das espécies de lagostins de hábitos escavadores, para que se possam fazer inferências válidas, tanto para espécies escavadoras de uma maneira geral (RICHARDSON, 2007), quanto de uma maneira ainda mais acentuada para *Parastacus* (BUCKUP & ROSSI, 1980; BUCKUP, 2003).

Agradecimentos

À CAPES, pela bolsa de estudos concedida a MMD, e ao CNPq, pela bolsa de estudos e bolsa de produtividade concedidas à AVP e SS, respectivamente. Ao Dr. Miguel Durlo, ao Sr. Ângelo Baggio, Sr. Alderi Baggio e Sra. Lúcia Baggio, por gentilmente nos permitirem coletar os lagostins em suas propriedades. À Juliana Resende Costa, pelo auxílio nas coletas, manutenção dos animais e realização das filmagens. Ao M.Sc. Alberto Senra Gonçalves e à M.Sc. Joele Schmitt Baumart, pelas sugestões para o manuscrito.

Referências Bibliográficas

- ALMEIDA, A. & BUCKUP, L. Occurrence of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical freshwater crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, 20: 224-230. 2000.
- AYRES, M., et al. BioEstat 5.0 Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. **Sociedade Civil de Mamirauá**, Belém. 291pp. 2007.
- AYRES-PERES, L.; ARAÚJO, P.B & SANTOS, S. Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aegliidae). **Journal of Crustacean Biology**, 31 (3): 379-388. 2011.
- BAKER, A.M.; STEWART, P.M. & SIMON, T.P. Life-history study of *Procambarus suttkusi* in southeastern Alabama. **Journal of Crustacean Biology**, 28: 451-460. 2008.
- BERGMAN, D.A. & MOORE, P.A. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. **Biological Bulletin**, 205: 26-35. 2003.
- BLANK, G.S; & FIGLER, M.H. Interspecific shelter competition between the sympatric crayfish species *Procambarus clarkii* (Girard) and *Procambarus zonangulus* (Hobbs and Hobbs). **Journal of Crustacean Biology**, 16 (2): 300-309. 1996
- BOVBJERG, R.V. Dominance order in the crayfish *Orconectes virilis* (Hagan). **Physiological Zoology**, 26: 173-178. 1953.
- BOVBJERG, R.V. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. **Physiological Zoology**, 29: 127-136. 1956.
- BOVBJERG, R.V. Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). **Ecology**, 51 (2): 225-236. 1970.
- BREINHOLT, J.; PÉREZ-LOSADA, M. & CRANDALL, K.A. The timing of the diversification of freshwater crayfishes. Pp. 434-356. In: MARTIN, J.W.; CCRANDALL, K.A. & FELDER, D.R. **Decapod Crustacean Phylogenetics**. CRC Press. 2009.

- BRUSKI, C.A., & DUNHAM, D.W. The importance of vision in agonistic communication of the crayfish *Orconectes rusticus*. I. An analysis of bout dynamics. **Behaviour**, 63: 83-107. 1987.
- BUCKUP, L. & ROSSI, A. O gênero *Parastacus* no Brasil (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 40 (4): 663-681. 1980.
- BUCKUP, L. Família Parastacidae (lagostins de água doce). In: BUCKUP, L. & BOND-BUCKUP, G. Eds. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, UFRGS. 319-327. 1999.
- BUCKUP, L. Família Parastacidae. In: Melo, G. A. S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo, Editora Loyola. P: 117-141. 2003.
- BYWATER, C.L.; ANGIETTA Jr, M.K. & WILSON, R.S. Weapon size is a reliable indicator of strength and social dominance in female slender crayfish (*Cherax dispar*). **Functional Ecology**, 22: 311-316. 2008.
- CAPELLI, G.M. & MUNJAL, B.L. Aggressive interactions and resource competition in relation to species displacement among crayfish of the genus *Orconectes*. **Journal of Crustacean Biology**, 2 (4): 486-492. 1982.
- CAPELLI, G.M. & HAMILTON, P.A. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). **Journal of Crustacean Biology**, 4: 252-260. 1984.
- CRANDALL, K.A., et al. Phylogenetic relationships among the Australian and New Zealand genera of freshwater crayfish (Decapoda: Parastacidae). **Australian Journal of Zoology**, 47: 199-214. 1999.
- CRANDALL, K.A., et al. On the phylogenetic positioning of the South American freshwater crayfish genera (Decapoda: Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, 20(3): 530-540. 2000.
- CROOK, R.; PATULLO, B.W. & MACMILLAN, D.L. Multimodal individual recognition in the crayfish *Cherax destructor*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 37 (4): 271-285. 2004.
- DAWS, A.G., et al. Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. **Marine and Freshwater Behavior and Physiology**, 35: 139-148. 2002.
- FERO, L. & MOORE, P.A. Social spacing of crayfish in social habitats: what role does dominance play? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 62: 1119-1125. 2008.
- FONTOURA, N.F. & BUCKUP, L. Dinâmica populacional e reprodução em *Parastacus brasiliensis* (von Martens 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 49 (4): 911-921. 1989.

- GHERARDI, F. Behaviour. Pages 258–290 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.
- GÖSSMANN, C.; HEMELRIJK, C. & HUBER, R. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 48: 418-428. 2000.
- GUIAŞU, R.C. & DUNHAM, D.W. Inter-form agonistic contests in male crayfishes, *Cambarus robustus* (Decapoda, Cambaridae). **Invertebrate Biology**, 117: 144–154. 1998.
- GUIAŞU, R.C., et al. Low aggression in juvenile burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Cottle, 1863) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 78 (4): 421-428. 2005.
- HAY, W.P. & SHORE, C.A. The decapod crustaceans of Beaufort, N.C., and the surrounding region. **Bulletin of the U.S. Bureau of Fisheries**, 35: 369-475. 1918.
- HAZZLETT, B.A.; LAWLER, S. & EDNEY, G. Agonistic behavior of the crayfish *Euastacus armatus* and *Cherax destructor*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, 40 (4): 257-266. 2007.
- HERBERHOLZ, J.; MCCURDY, C. & EDWARDS, D.H. Direct benefits of social dominance in juvenile crayfish. **Biological Bulletin**, 213: 21-27. 2007.
- HOBBS, H.H., Jr. & WHITEMAN, M. Notes on the burrows, behavior, and color of the crayfish *Fallicambarus (F.) devastator* (Decapoda, Cambaridae). **Southwestern Naturalist**, 36: 127-135. 1991.
- HOBBS, H.H., Jr. The crayfishes of Florida. **University of Florida Publications in Biological Science**, Series 3: 1-179. 1942.
- HUBER, M.E. Aggressive behavior of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachyura: Xanthidae). **Journal of Crustacean Biology**, 7 (2): 238-248. 1987.
- HUBER, R., & KRAVITZ, E.A. A quantitative analysis of agonistic behavior in juvenile American lobsters (*Homarus americanus* L.). **Brain, Behavior and Evolution**, 46: 72-83. 1995.
- JACHOWSKI, R.L. Agonistic Behavior of the Blue Crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. **Behaviour**, 50 (3/4): 232-253. 1974.
- LUNDBERG, U. Behavioural elements of the noble crayfish, *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758). **Crustaceana**, 77 (2): 137-162. 2004.
- LYNCH, B.R. & ROCHETTE, R. Spatial overlap and interaction between sub-adult American lobsters, *Homarus americanus*, and the invasive European green crab *Carcinus maenas*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 369: 127-135. 2009.
- MELO, G.A.S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. Editora Loyola, São Paulo. 429pp. 2003.

- MOORE, P.A. Agonistic behavior in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. In: DUFFY, J.E. & THIEL, M. eds. **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems – Crustaceans as Model Organisms**. Pp. 90-114. Oxford University Press. 2007.
- MUSIL, M., et al. Comparison of diurnal and nocturnal activity between noble crayfish (*Astacus astacus*) and spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*). **Freshwater Crayfish**, 17: 189-193. 2010.
- NORO, C.K. & BUCKUP, L. The burrows of *Parastacus defossus* (Decapoda: Parastacidae), a fossorial freshwater crayfish from Southern Brazil. **Zoologia**, 27 (3): 341-346. 2010.
- NORROCKY, M.J. Observations on the ecology, reproduction and growth of the burrowing crayfish *Fallicambarus (Creaserinus) fodiens* (Decapoda, Cambaridae) in north-central Ohio. **American Midland Naturalist**, 125: 75-86. 1991.
- PUNZALAN, D., et al. Discrimination of conspecific-built chimneys from human-built ones by the burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Decapoda, Cambaridae). **Invertebrate Biology**, 120: 58-66. 2001.
- RICHARDSON, A.M.M. Behavioral Ecology of Semiterrestrial Crayfish. In: J. E. DUFFY & M. THIEL (eds.), **Evolutionary Ecology of Social and Sexual System – Crustaceans as Model Organisms**: 319-338. (Oxford University Press, New York). 2007.
- RIEK, E.F. The freshwater crayfishes of South America. **Proceedings of the Biological Society of Washington** 84: 129-136. 1971.
- RUDOLPH, E.H. & VERDI, A.C. Intersexuality in the burrowing crayfish, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869) (Decapoda, Parastacidae). **Crustaceana**, 83 (1): 73-87. 2010.
- SCHROEDER, L. & HUBER, R. Fight strategies differ with size and allometric growth of claws in crayfish, *Orconectes rusticus*. **Behaviour**, 138: 1437-1449. 2001.
- STEWART, P.M., et al. Agonistic interactions among size-matched form I and form II male *Procambarus suttkusi* (Choctawhatchee Crayfish). **Southeastern Naturalist**, 9 (3): 231-244. 2010.
- USIO, N.; KONISHI, M. & NAKANO, S. Species displacement between an introduced and a “vulnerable” crayfish: the role of aggressive interactions and shelter competition. **Biological Invasions**, 3: 179-185. 2001.
- TAYLOR, C.A. Taxonomy and conservation of native crayfish stocks. Pages 236-257 in HOLDICH, D.M., Editor. **Biology of Freshwater Crayfish**. Blackwell Science, Oxford. 2002.
- TIERNEY, A.J.; GODLESKI, M.S. & MASSANARI, J.R. Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. **Journal of Crustacean Biology**, 20 (1): 54-66. 2000.
- TIERNEY, A.J., et al. Behavioral correlates of alternate male forms (Form I and Form II) in the crayfish *Orconectes rusticus*. **Journal of Crustacean Biology**, 28 (4): 596-600. 2008.

TRÉPANIÉ, T.L. & DUNHAM, D.W. Burrowing and chimney building by juvenile burrowing crayfish *Fallicambarus fodiens* (Cottle, 1863) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**, 72 (4): 435-442. 2004.

WILSON, E.O. **Sociobiology**. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Mass. 1975.

ZIMMERMANN, B.L., et al. Behavioural repertory of *Trichodactylus panoplus* (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions. **Revista Brasileira de Zoologia**, 26 (1): 5-11. 2009.

ARTIGO 02

Padrões de atividade e de deslocamento do lagostim escavador, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), analisados por radiotelemetria

Marcelo Marchet Dalosto¹ & Sandro Santos¹.

1 – Laboratório de Carcinologia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal. Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, Brazil. Postal Address 97105-900.

Resumo

Os indivíduos da espécie *Parastacus pilimanus* foram monitorados por meio de radiotransmissores em um riacho de primeira ordem em São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Foram realizadas duas campanhas experimentais, uma na primavera de 2010 e outra na primavera de 2011. Em cada uma, cinco indivíduos adultos e em intermuda foram acompanhados por sete dias. Parâmetros abióticos (temperatura do ar, temperatura da água, velocidade de correnteza, oxigênio dissolvido, pH e condutividade) foram mensurados diariamente. Comparações foram feitas para verificar deslocamento diferencial (à montante ou à jusante) entre indivíduos, atividade noturna ou diurna e tempo de permanência dentro ou fora de tocas. A relação entre deslocamento e os parâmetros abióticos foi testada através de uma análise de correlação canônica e a atividade circadiana foi testada através de um teste Z. Apenas um indivíduo, no ano de 2010, apresentou deslocamento significativamente maior do que dois outros indivíduos, o que estaria relacionado a uma possível capacidade de orientação em relação às tocas construídas por estes animais. Não houve período de atividade nictimeral, nem deslocamento preferencial. A análise de atividade circadiana apresentou uma tendência à atividade noturna, com três dos dez animais monitorados com atividade concentrada no período noturno. Houve, contudo, uma permanência significativamente maior dos animais dentro das galerias, em ambos os períodos de observação. Não houve relação significativa entre os parâmetros abióticos e o deslocamento dos animais. A ausência de diferenças significativas em relação ao deslocamento, e de um padrão de atividade circadiana claro provavelmente se devem ao uso intensivo das galerias. Os valores de deslocamento e velocidade foram baixos, se comparados com estudos em outras espécies, o que implica em um baixo potencial de dispersão. Os baixos valores de deslocamento e a associação com as

tocas classifica *P. pilimanus* como um escavador primário, e seu baixo potencial de dispersão evidencia a vulnerabilidade destes animais frente a um possível contato com espécies invasoras. Este baixo potencial de dispersão também pode ser relacionado com a biologia sexual do gênero, aonde um baixo potencial de dispersão e uma baixa densidade populacional poderiam levar a intersexualidade e à ocorrência de hermafroditismo.

Abstract

Individuals of the species *Parastacus pilimanus* were monitored through radio-tracking in a first-order stream in São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brazil. Two experimental campaigns were performed, one in the spring of 2010 and another in the spring of 2011. In each campaign, five adult intermolt individuals were monitored for seven days. Abiotic parameters (air temperature, water temperature, flow speed, dissolved oxygen, pH and conductivity) were measured daily. Comparisons were made to verify preferential displacement (upstream or downstream) among individuals, nocturnal or diurnal activity and time of permanence within or out of the burrows. The relationship between displacement and the abiotic parameters was checked with a canonical correlation analysis and the circadian activity was tested through a Z test. Only one individual, in 2010, showed significantly higher displacement than two other individuals, what could be related to a possible homing ability of these animals to their burrows. There was no nictimeral activity, nor preferential displacement direction. The circadian activity analysis showed a trend to nocturnal activity, with three out of ten animals with activity concentrated in the night hours. There was, however, a significantly higher permanence of the animals within their galleries, in both years. There was no significant relation between the abiotic parameters and the animals' displacement. The absence of significant differences related to displacement, and of a clear circadian activity pattern are probably due to the intensive use of the burrow system. Displacement and speed values were low, when compared with studies with other species of crayfish, what implies in a low dispersion potential. The low displacement values and the high permanence within the burrows classifies *P. pilimanus* as a primary burrower, and its low dispersion potential shows the vulnerability of these crayfish towards a possible contact with invading species. This low dispersion potential may also be related to the genus' sexual biology, where weak dispersion abilities and a low population density may lead to intersexuality and to the occurrence of hermaphroditism. It would be interesting to study these reproductive aspects in this population, since its dispersing abilities are already known.

Introdução

O estudo dos padrões de movimentos de animais na natureza é importante por estar relacionado com parâmetros ecológicos, como a aquisição de recursos, como alimento, abrigos ou parceiros; pela evasão de fontes de estresse, como predação ou dessecação; e até mesmo interações interespecíficas (SUTHERLAND, 1996; BARBARESI et al., 1997). Os primeiros trabalhos a tratar de atividade em decápodos consistiam em experimentos laboratoriais, centrados nos aspectos dos “relógios biológicos” (DE COURSEY, 1983; WEBB, 1983). No entanto, estudos de ecologia normalmente exigem uma estimativa da densidade populacional, e de variações na atividade ou de distribuição espacial, quando se trata de espécies vageis (como os lagostins), o que acarreta em problemas para a maioria das técnicas de censo (GREENWOOD, 1996; SUTHERLAND, 1996). Isto ocorre porque a proporção de indivíduos que poderão ser detectados em uma determinada área de amostragem pode variar de acordo com o esforço amostral (GREENWOOD, 1996; SUTHERLAND, 1996). Além disto, técnicas tradicionais como marcação-recaptura requerem um esforço amostral muito grande (HAZLETT et al., 1974, 1979) e estão sujeitas a vieses decorrentes tanto de esforço amostral como da estrutura da área estudada (e.g. BLACK, 1963).

O advento de técnicas de telemetria proporcionou uma solução para estas dificuldades. Além disto, diferentemente das abordagens tradicionais, esta técnica permite verificar variações individuais nos parâmetros analisados, o que pode ser relacionado com fenômenos populacionais (MORALES & ELLNER, 2002; KOKKO & LÓPEZ-SEPULCRE, 2006). A maioria dos estudos de telemetria envolvendo crustáceos decápodos foi realizada com espécies marinhas, nas quais é comum a utilização de telemetria ultrassônica devido às grandes distâncias percorridas por estes animais (e.g. SMITH et al., 1998; CLARK et al., 1999; JØRGENSEN et al., 2007). Em ambientes límnicos de menor profundidade é comum o emprego de rádio-telemetria (BARBARESI et al., 1997).

Com o surgimento de transmissores menores, estudos com animais de menor porte se tornaram possíveis. Entre estes, destacam-se os estudos realizados com lagostins: *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (BARBARESI et al., 2004); *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) (BUBB et al., 2004, 2006); *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) (ROBINSON et al., 2000); *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (BŮRIC et al., 2009). Mais recentemente, transmissores ainda menores permitiram que a rádio-telemetria fosse empregada com sucesso para monitorar a atividade de um animal consideravelmente menor

do que lagostins, o anomuro de água doce *Aegla manuinflata* Bond-Buckup & Santos 2009 (AYRES-PERES et al., 2011).

Entre os potenciais grupos para estudo através desta técnica destacam-se os lagostins escavadores. Estes animais formam um grupo ecologicamente distinto de seus parentes epígeos, tanto em termos de ecologia como de comportamento em geral (GUIAŞU et al., 2005; RICHARDSON, 2007). Apesar de suas particularidades, há uma grande lacuna no conhecimento deste grupo de crustáceos. Isso por que, se as técnicas convencionais apresentam vieses quando tratando de grupos mais estudados, como os lagostins epígeos, isto se torna ainda mais evidente para as espécies escavadoras. É praticamente impossível amostrar estes animais sem destruir completamente suas habitações subterrâneas, e o comportamento destes animais na natureza é completamente desconhecido (RICHARDSON, 2007).

Novamente, o emprego de rádio-telemetria oferece uma solução para as dificuldades de estudar estes lagostins em campo. Assim, o objetivo deste estudo foi verificar o padrão de atividade e de deslocamento do lagostim escavador *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869), uma espécie neotropical pouco estudada, em um córrego de primeira ordem na região sul do Brasil. Avaliou-se a atividade entre os animais, os deslocamentos noturnos e diurnos, a possível influência da direção de movimento (montante/jusante), a atividade circadiana e a proporção de tempo gasto dentro e fora das tocas, com vista a classificar com precisão o hábito escavador desta espécie (*sensu* HOBBS, 1942) e verificar pela primeira vez o comportamento destes animais em ambiente natural.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi realizado na Sanga do Caranguejo (Figura 1), um córrego de primeira ordem localizado no município de São João do Polêsine (29°38'33"S; 53°32'02"W), um afluente do Arroio da Divisa, pertencente à bacia do Rio Jacuí, Rio Grande do Sul, Brasil. O trecho estudado é caracterizado por uma sessão superior, aonde o córrego é coberto por uma vegetação densa de mata nativa (floresta estacional semidecidual); e por uma sessão inferior, desprovida de mata ciliar de grande porte. Os indivíduos de *P. pilimanus* podem ser encontrados ao longo de todo o córrego, ocorrendo simpatricamente com eglídeos (*Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994). O substrato é composto principalmente por folhijo, areia e cascalho, com ocasionais matações (segundo a escala de Wentworth, como em

AYRES-PERES ET AL., 2011) e vegetação rasteira nas margens. O corpo d'água caracteriza-se por corredeiras alternadas com áreas de remanso e poções, ocasionalmente interrompidos por quedas d'água de até 1,5m. As tocas de *P. pilimanus* podem ser vistas ocasionalmente nas margens (Fig. 2), embora sejam pouco evidentes, pois a abundância de refúgios fornecidos por matacões e pedras colocadas pelos moradores do local disfarça as galerias construídas por estes animais (M. Dalosto, *obs. pessoal*).

Captura e monitoramento dos animais

Foram realizadas duas campanhas, de 08 a 14 de outubro de 2010 e de 03 a 09 de outubro de 2011, nas quais cinco animais foram monitorados por sete dias. Os indivíduos utilizados foram capturados na véspera do experimento, através de procura ativa durante o período noturno, sendo selecionados apenas animais adultos em intermuda e com todos os apêndices íntegros. Como não existem estudos avaliando a maturidade sexual em *P. pilimanus*, consideraram-se adultos os animais com comprimento de carapaça (CC) maior do que 21 mm, com base em informações existentes para uma espécie morfologicamente similar, *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) (M. Dalosto, *obs. pessoal*).



Figura 1 – Área de estudo - Sanga do Caranguejo, São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Área de transição entre o trecho coberto por mata nativa (ao fundo) e o trecho exposto – Outubro de 2010.

Todos os animais foram medidos quanto ao comprimento cefalotorácico (CC – mm) e pesados (g), para determinar quais indivíduos poderiam ser equipados com os transmissores (a partir deste ponto, referidos como “tags”). Os espécimes adultos de *P. pilimanus* pesam, em média, de 5 a 14 gramas, enquanto que os tags pesam aproximadamente 0,4 gramas. Dadas estas condições, não é esperada nenhuma interferência relativa ao equipamento. Estudos mostram que se o transmissor não exceder 10% da massa do animal não é verificada nenhuma alteração no comportamento, atividade ou sobrevivência do indivíduo (ROBINSON et al., 2000; BUBB et al., 2004; GUERRA-CASTRO et al., 2007). Após a coleta dos espécimes e a tomada dos dados biométricos, os parastacídeos foram secos para que os tags pudessem ser aderidos a região cefalotorácica dos animais, utilizando-se cianoacrilato adesivo (cola atóxica – Fig. 3). Foram utilizados transmissores do modelos BD-2N (Holohil Systems Ltd.), que possuem uma vida útil aproximada de 12 dias e um alcance de 50 a 100 metros, sendo que as frequências utilizadas estavam na faixa entre 148 e 151 MHz. Os sinais foram captados por um receptor modelo TRX-16S, conjuntamente com uma antena Yagi de três

elementos da Wildlife Material International, Inc. As observações prévias em laboratório, realizadas em Setembro de 2010, confirmaram que os *tags* não interferiam no comportamento dos lagostins. Estes eram mantidos em aquários individuais contendo cascalho e um cano de PVC como abrigo, sendo oferecido como alimento folhas senescentes retiradas do local de coleta. Observações diurnas e noturnas foram realizadas durante dois dias, e verificou-se que os lagostins foram capazes de escavar o substrato e locomover-se normalmente através dos canos de PVC. As informações sobre tamanhos e pesos dos animais marcados em ambos os anos são apresentados na Tabela I.



Figura 2 – Tocas de *Parastacus pilimanus* escavadas na margem da Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil – Outubro de 2010.

Após a marcação os animais foram liberados em locais escolhidos aleatoriamente. As verificações de deslocamento e posição foram feitas a cada 6h durante o dia, e a cada 3h durante a noite (quando os animais presumidamente seriam mais ativos, segundo BUCKUP, 2003), resultando em verificações às 13, 19, 22, 1, 4 e 7h. Em cada observação também foi verificado se o lagostim se encontrava no leito do riacho ou próximo a este, ou na sua toca. Os

parâmetros abióticos (velocidade de correnteza, pH, oxigênio dissolvido, condutividade, temperatura da água e luminosidade) foram mensurados em três trechos pré-determinados do riacho, diariamente, exceto temperatura, a qual foi registrada à cada verificação de deslocamento dos animais.



Figura 3 – *Parastacus pilimanus* equipado com radiotransmissor. São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil – Outubro de 2010.

Análise dos dados

O deslocamento diário dos indivíduos foi comparado entre os animais marcados para verificar por diferenças individuais. Como os dados de ambas as campanhas se mostraram não-paramétricos, um teste de Kruskal-Wallis, seguido de um teste *post hoc* de Student-Newman-Kells foi utilizado. A atividade diferencial dia/noite foi testada por um teste *t*. O deslocamento à montante ou à jusante foi comparado utilizando-se um teste *t* pareado. A proporção do tempo passada ocultos em galerias ou fora destas foi testada através de um teste de qui-quadrado. O deslocamento médio diário, o deslocamento total, a velocidade média e o

tempo passado dentro e fora das galerias foram testados entre as campanhas, através de um teste t . Sempre que os dados se mostravam não-paramétricos, um teste de Mann-Whitney era utilizado ao invés de um teste t . A possível relação dos parâmetros abióticos com o deslocamento foi testada através de uma análise de correlação canônica (CCA). Devido a falhas técnicas com equipamentos durante o trabalho de campo, os valores de pH foram excluídos da análise de 2010, e os valores de condutividade da análise de 2011.

As primeiras 12h de experimento foram excluídas das análises, para evitar o efeito do manuseio dos animais (“*fright response*”) no deslocamento destes (ROBINSON et al., 2000). Além disto, algumas horas de monitoramento foram excluídas do início e do final das observações, para que o tempo e os horários monitorados fossem padronizados, permitindo a comparação direta entre as campanhas, resultando em um total de seis dias de monitoramento a serem testados. O deslocamento dos animais dentro do sistema de galerias também foi acompanhado e foi utilizado em todas as análises, conjuntamente com os deslocamentos no corpo d’água. A atividade circadiana (deslocamento) dos animais foi analisada através de uma análise circular, o teste Z de Rayleigh. O teste de CCA foi realizado com o software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2006), o teste Z foi realizado com o software Oriana 4.0 (KOVACH, 1994), e todas as demais análises foram realizadas com o software BioEstat 5.0 (AYRES et al., 2007). Em todas as análises, valores de p menores do que 5% foram considerados significativos.

Tabela 1 – *Parastacus pilimanus* - Valores de canal de frequência utilizado, massa, comprimento de cefalotórax, deslocamento total, deslocamento diário médio e velocidade média registrados para indivíduos acompanhados por radiotelemetria na Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil.

Outubro de 2010						
Lagostim	1	2	3	4	5	Média
Canal	11.00	12.00	13.00	14.00	15.00	-
Massa (g)	4.70	5.13	5.00	5.40	8.50	5.75
Comprimento cefalotorácico (mm)	24.83	26.15	25.77	26.22	29.77	26.55
Deslocamento Total (m)	5.50	6.90	21.00	14.00	45.50	18.58
Deslocamento Diário Médio (m)	0.92	1.15	3.50	2.33	7.58	3.10
Velocidade Média (m/dia)	0.80	1.00	3.05	2.04	6.62	2.70
Outubro de 2011						
Lagostim	6	7	8	9	10	Média
Canal	4.00	9.00	12.00	14.00	16.00	-
Massa (g)	9.10	10.50	8.50	6.10	5.20	7.88
Comprimento cefalotorácico (mm)	29.99	31.47	28.62	26.77	24.02	28.17
Deslocamento Total (m)	15.50	12.00	15.00	6.00	10.00	11.70
Deslocamento Diário Médio (m)	2.58	2.00	2.50	1.00	1.67	1.95
Velocidade Média (m/dia)	2.76	1.78	2.22	1.09	1.48	1.87

Resultados

Foram encontradas diferenças significativas no deslocamento ($p = 0,0451$) entre os indivíduos monitorados em outubro de 2010, nos quais o indivíduo 5 se deslocou mais do que os indivíduos 1 e 2 ($p = 0,0062$ e $p = 0,0167$, respectivamente). Nenhuma diferença significativa foi encontrada entre os indivíduos monitorados em outubro de 2011 ($p = 0,6306$).

Não foram verificadas diferenças significativas entre as atividades noturna ou diurna, tanto em 2010 ($p = 0,3496$; $t = -0,4007$) quanto em 2011 ($p = 0,5$; $t = 0$). Também não foram verificadas diferenças significativas para deslocamento preferencial à montante ou à jusante, em ambas as campanhas ($p = 0,0905$; $t = 1,6176$ e $p = 0,4179$; $t = -0,2212$ para 2010 e 2011, respectivamente).

Não foram encontradas diferenças entre as campanhas para deslocamento total ($p = 0,3057$; $t = 0,5286$), deslocamento médio ($p = 0,4173$, $U = 11.5$), velocidade média ($p = 0,3844$; $t = 0,3041$) ou tempo gasto dentro ($p = 0,3652$; $t = 0,357$) ou fora das tocas ($p =$

0,443; $t = 0,1479$). Em função destes resultados, os valores de frequência de permanência em refúgios de ambas as campanhas foram agrupados. O teste de qui-quadrado indicou que as frequências tanto dentro ($p < 0,0001$; $\chi^2 = 154,218$) quanto fora de refúgios ($p < 0,0001$; $\chi^2 = 318,913$) diferem de uma proporção esperada, sendo as frequências de permanência em tocas nitidamente maiores (Fig. 4).

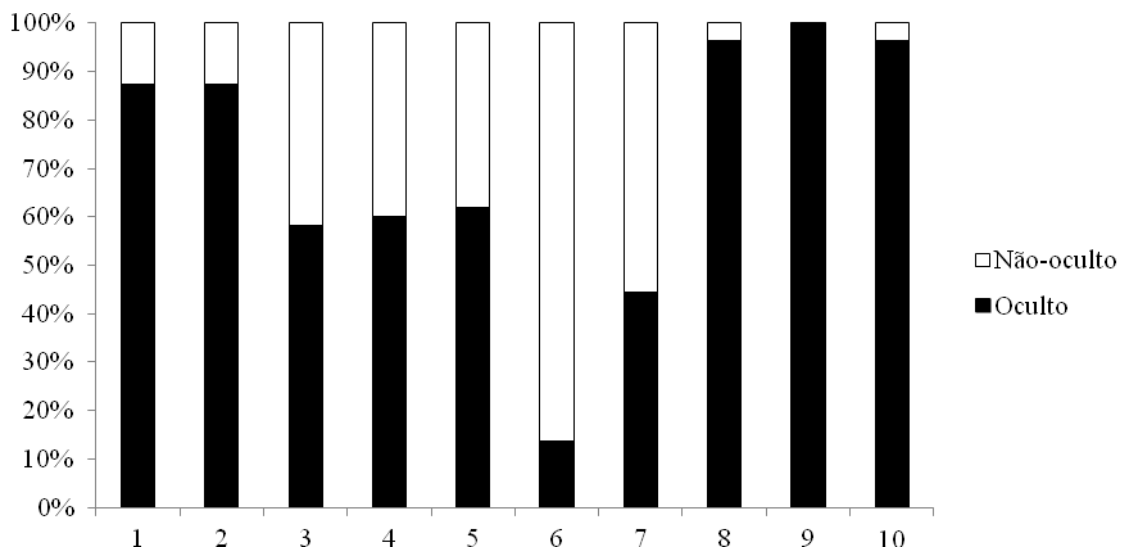


Figura 4 – *Parastacus pilimanus* - Proporção de tempo passado oculto em galerias, entre indivíduos equipados com radiotransmissores em Outubro de 2010/2011, na Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Eixo Y representa a porcentagem de tempo de permanência em cada hábitat. Indivíduos de 1 a 5 representam a campanha de 2010, e indivíduos de 6 a 10, a campanha de 2011.

A CCA não revelou a existência de nenhuma relação entre o deslocamento dos indivíduos e os parâmetros abióticos (Fig. 5). A análise circular revelou que apenas três lagostins apresentaram um padrão de atividade não-aleatório: o indivíduo 4 em 2010 e os indivíduos 9 e 10 em 2011 (Fig. 6). Houve uma tendência geral para atividade noturna. Nos animais com atividade significativamente concentrada os picos de atividade foram registrados entre as 19h49min e 02h11min (Tabela II, Fig. 6). Valores de Z e p para as análises circulares são apresentados na Tabela II.

Discussão

Os lagostins estão entre os decápodos de água doce mais comumente investigados em estudos de radiotelemetria. A grande maioria destes estudos investiga padrões de movimento de espécies invasoras, com um enfoque da conservação de espécies nativas, embora existam alguns estudos tratando exclusivamente de espécies nativas (GHERARDI & BARBARESI, 2000; ROBINSON et al., 2000; BARBARESI et al., 2004; BUBB et al., 2004, 2006a,b; BUŘIČ et al., 2009). Sabe-se, em relação às espécies epígeas mais tipicamente estudadas, que estes animais podem percorrer distâncias consideravelmente longas, chegando a até 4km/dia para *P. clarkii* (GHERARDI & BARBARESI, 2000), e que, em sistemas lóticos, a velocidade de correnteza normalmente não afeta animais adultos (e.g. ROBINSON ET AL., 2000). Contudo, estes estudos se concentram em espécies escavadoras terciárias ou não-escavadoras, que, ecologicamente, diferem muito das espécies consideradas escavadoras verdadeiras, para as quais não há estudos deste tipo (HOBBS, 1942; RICHARDSON, 2007).

Para os indivíduos de *P. pilimanus* monitorados neste estudo, a única diferença verificada foi em 2010, entre o indivíduo cinco em relação aos indivíduos um e dois. O lagostim cinco foi um dos dois animais que foram capturados na véspera do experimento em uma área alagada paralela ao riacho. O deslocamento significativamente maior pode ser em função de seu deslocamento em relação à área aonde foi capturado. Ou seja, o deslocamento poderia ser resultado do animal tentar localizar o seu refúgio, teoria corroborada pelo fato deste animal ter retornado ao mesmo local aonde foi capturado, e ter permanecido sem se deslocar após isto. Os lagostins tipicamente alternam períodos de relativa imobilidade com deslocamentos maiores (HAZLETT et al., 1974; BARBARESI et al., 2004). Em *A. pallipes*, estas características, juntamente com outros estudos que sugerem algum grau de comportamento territorial e defensivo, apontam para uma “área de vida efêmera” para estes lagostins (BROWN, 1979; HOLDICH et al., 1995; ROBINSON et al., 2000). Se tal hipótese é considerada para *A. pallipes*, que é tido como um animal vágil e sem associação a tocas permanentes (ROBINSON et al., 2000; BUBB et al., 2006a), é de se

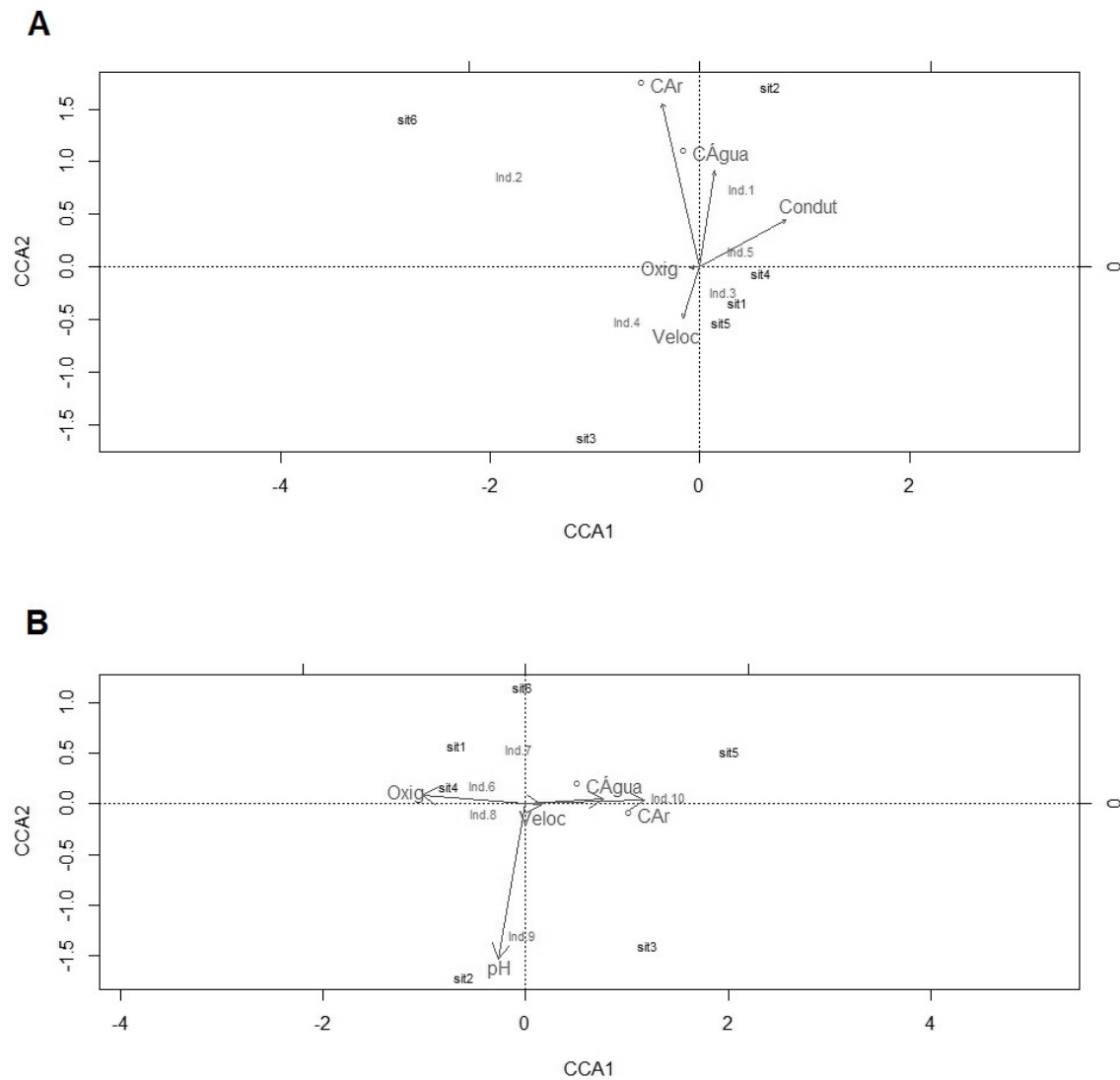


Figura 5 – *Parastacus pilimanus* - Análise de Correlação Canônica para indivíduos monitorados por radiotelemetria na Sanga do Caranguejo, Sul do Brasil. “Ind” indica indivíduos, “sit” indica diferentes dias de amostragem. A: Outubro de 2010; B: Outubro de 2011.

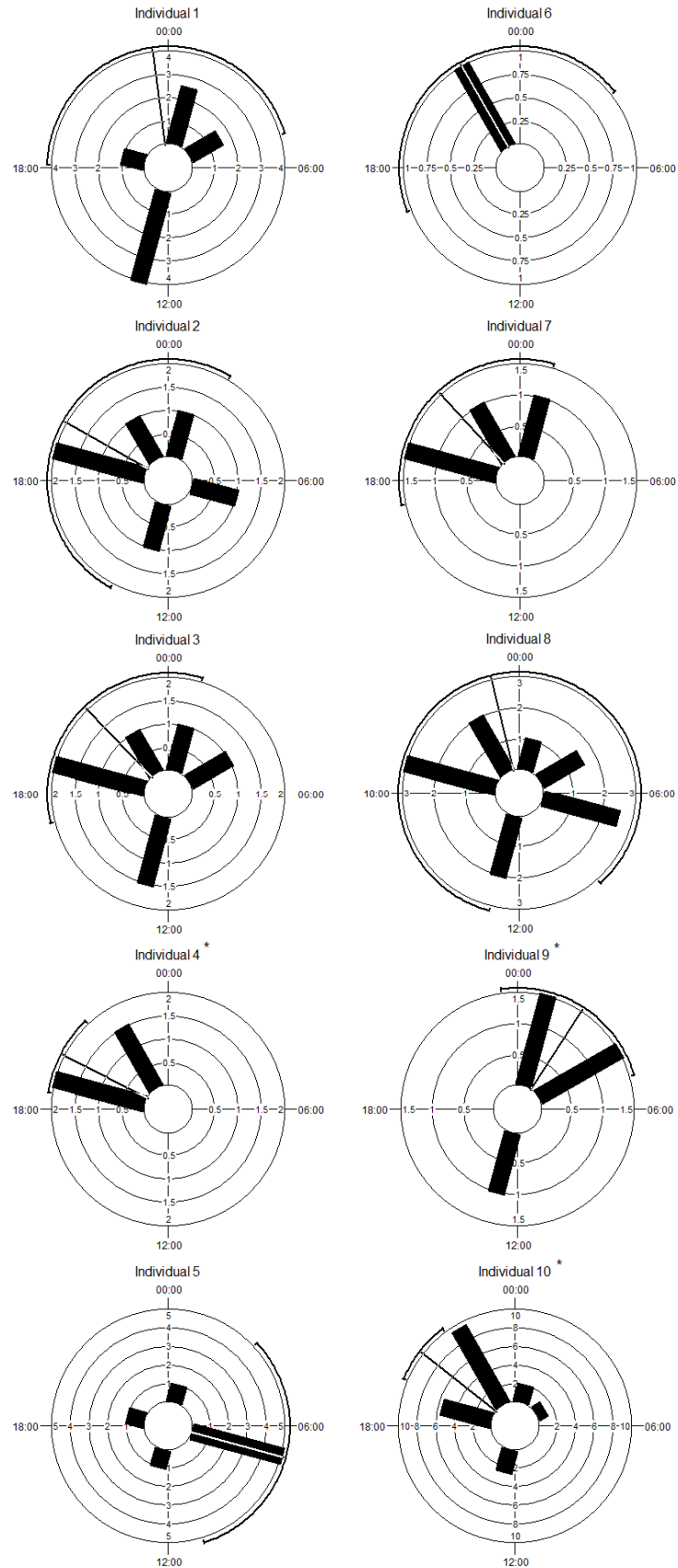


Figura 6 – *Parastacus pilimanus* - Frequências de deslocamentos (m) de indivíduos monitorados por radiotelemetria durante cinco dias na Sanga do Caranguejo, sul do Brasil em 2010 (indivíduos 1 a 5) e 2011 (indivíduos 6 a 10).

esperar que fidelidade a um refúgio seja verificada em espécies escavadoras, como *Parastacus*, para as quais as habitações construídas são de suma importância para os animais (BUCKUP, 2003; RICHARDSON, 2007).

A ausência de diferença de deslocamento em relação à montante e à jusante é similar aos resultados verificados para outras espécies, como *Orconectes virilis* (HAZLETT et al., 1974, 1979); *P. clarkii* (BARBARESI et al. 2004); *P. leniusculus* (BUBB et al., 2004, 2006a, b) e *A. pallipes* (ROBINSON et al., 2000, BUBB et al. 2006a). Estes resultados eram esperados, dado que apenas juvenis parecem ser mais afetados pela correnteza (SMITH et al., 1996), e no presente estudo foram utilizados apenas animais adultos. Além disto, lagostins possuem uma reconhecida capacidade de transpor obstáculos (KERBY et al., 2005), principalmente as espécies capazes de exibir atividade em ambiente terrestre (e.g. *P. clarkii*; HUNER, 2002). Alguns indivíduos não equipados com transmissores de *P. pilimanus* foram visualizados, ocasionalmente, locomovendo-se fora do leito do riacho (M. Dalosto, *obs. pessoal*) o que, juntamente com o caráter fossorial destes animais (ver abaixo), corrobora a ausência de deslocamento preferencial em *P. pilimanus*.

Quedas d'água não aparentam ser um obstáculo ao movimento de indivíduos marcados de *P. pilimanus*, já que animais em ambas as campanhas frequentemente se movimentavam à montante e à jusante destas supostas barreiras. A esta capacidade de transpor obstáculos, soma-se a notável capacidade dos parastacídeos escavadores percorrerem longas distâncias utilizando passagens subterrâneas. Fontoura & Conter (2008) registram indivíduos de *P. pilimanus* ocupando um poço apenas um ano após a construção deste, sendo que o poço localizava-se em um morro 20m acima e 500m distante do corpo d'água mais próximo. Neste estudo, indivíduos de *P. pilimanus* eram ocasionalmente detectados sob o solo, até quatro metros de distância da margem do riacho, apesar de não haver nenhum indício externo (i.e. aberturas de galerias). Tais características apontam que a população deste lagostim pode ser subestimada, tanto por métodos tradicionais de marcação-racaptura (e.g. HAZLETT et al., 1974, 1979) quanto por técnicas específicas para lagostins escavadores, como contagem de tocas (e.g. MARCH & ROBSON, 2006)

A ausência de diferença significativa entre os períodos de deslocamento (i.e. dia e noite), em ambos os anos, foi um resultado inesperado, visto que lagostins são animais tipicamente noturnos (GHERARDI, 2002, MUSIL et al., 2010). Apesar de não existirem estudos analisando especificamente o padrão de atividade de *Parastacus*, infere-se que também sejam animais noturnos (BUCKUP & ROSSI, 1980; BUCKUP, 1999, 2003). Dalosto & Santos (2011), estudando o consumo de oxigênio conjuntamente com atividade,

verificaram que *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) apresentava atividade preferencialmente noturna em condições normais de disponibilidade de O₂. Muitos *P. pilimanus* não marcados puderam ser visualizados ativos no riacho, ao longo do experimento, mas apenas à noite, não sendo encontrado nenhum indivíduo ativo durante o dia.

Tabela 2 – *Parastacus pilimanus* - Valores de estatística circular para atividade circadiana de animais monitorados por rádio telemetria na Sanga do Caranguejo – São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Indivíduos de 1 a 5 foram monitorados em 2010, e indivíduos de 6 a 10 em 2011. Valores de *p* estatisticamente significativos em negrito, indicando distribuição não aleatória de atividade.

Lagostim	Vetor Médio	Comprimento do Vetor Médio	Z	<i>p</i>
<i>Indivíduo 1</i>	23:30	0.128	0.195	0.829
<i>Indivíduo 2</i>	19:58	0.4	1.118	0.339
<i>Indivíduo 3</i>	21:04	0.425	1.984	0.138
<i>Indivíduo 4</i>	19:49	0.938	6.163	<0.001
<i>Indivíduo 5</i>	07:00	0.5	2	0.135
<i>Indivíduo 6</i>	22:00	1	2	0.137
<i>Indivíduo 7</i>	21:08	0.8	2.561	0.069
<i>Indivíduo 8</i>	23:05	0.13	0.271	0.768
<i>Indivíduo 9</i>	02:11	0.662	3.069	0.04
<i>Indivíduo 10</i>	20:32	0.693	19.207	<0.001

A ausência de atividade nictimeral verificada para os indivíduos monitorados por radiotelemetria pode ser explicada por outro aspecto da biologia destes animais: o uso de tocas. O teste de qui-quadrado indicou diferenças significativas no uso de refúgios, sendo que os animais permanecem a maior parte do tempo dentro de galerias escavadas no solo, sendo frequentemente detectados a um ou dois metros de distância da margem do córrego, abaixo do solo. Sendo animais que permanecem a maior parte do tempo dentro de tocas, aonde as condições de luminosidade e risco de predação são idênticas tanto de dia quanto à noite, faz sentido que não haja atividade nictimeral clara nestes lagostins. A análise circular corrobora essa hipótese, apesar de todos os animais (exceto o indivíduo 5) apresentarem uma tendência à atividade noturna, esta só foi estatisticamente verificada em três animais (Tabela II). Estes resultados mostram que apesar destes animais possuírem a tendência à atividade noturna típica de lagostins, esse padrão é mascarado pelo uso intensivo das galerias subterrâneas.

Os lagostins são classificados em três categorias de acordo com seu hábito de uso e dependência de tocas: entocadores primários, secundários ou terciários (HOBBS, 1942). Escavadores terciários constroem habitações subterrâneas apenas ocasionalmente, quando o ambiente não apresenta condições favoráveis, e são animais vágéis, não sendo permanentemente associados a estas tocas. Escavadores secundários constroem habitações mais complexas, e são bastante associados a estas, mas apresentam um grau considerável de atividade fora destas, principalmente no período de chuvas, quando os corpos d'água próximos encontram-se cheios. Por último, escavadores primários são extremamente associados e dependentes de suas tocas, as quais podem muitas vezes formar sistemas complexos, apenas raramente deixam estas habitações, presumidamente para fins reprodutivos (HOBBS, 1942, GHERARDI, 2002).

Não há um consenso nem estudos abordando especificamente a associação de *Parastacus* com tocas, nem seu uso ou grau de dependência destas, mas tem-se como consenso que todas as espécies constroem e utilizam tocas, podendo ser considerados escavadores verdadeiros (i.e. primários/secundários *sensu* HOBBS, 1942). Um estudo recente (NORO & BUCKUP, 2010) classifica todos os membros de *Parastacus* como escavadores primários, enquanto que outros estudos, também recentes (SILVA-CASTIGLIONI et al., 2010, 2011), fazem uma distinção clara entre os hábitos de vida de *Parastacus brasiliensis* e *Parastacus defossus*, tornando difícil adotar uma classificação homogênea dentro do gênero. Em relação à espécie deste estudo, sabe-se apenas que possui hábitos escavadores (RUDOLPH & VERDI, 2010), e que são tidos como animais fortemente fossoriais (BUCKUP & ROSSI, 1980). De fato, a área estudada corresponde ao ambiente típico de *P. brasiliensis*, espécie associada com ambientes lóticos de baixa ordem, e não de *P. pilimanus*, mais comumente associado com áreas pantanosas (BUCKUP & ROSSI, 1980; FONTOURA & BUCKUP, 1989).

Os espécimes de *P. pilimanus* coletados diferem biologicamente do originalmente descrito por Buckup & Rossi (1980) que mencionam que estes animais eram “fortemente fossoriais e começavam a morrer se mantidos em imersão permanente por mais de 24h”. Apesar desta diferença, os valores relativamente baixos de deslocamento, os prolongados períodos de imobilidade e a alta permanência dentro do sistema de galerias (Fig. 4 e 6) realçam o caráter fossorial desta espécie, apesar da ocorrência em um hábitat diferente do usual.

De todos os animais marcados, em ambas as campanhas, houve apenas uma visualização de indivíduo com *tag*, apesar de ser possível ver um número considerável de

lagostins se locomovendo no córrego à noite. Isso indica que *P. pilimanus* deve, ocasionalmente, deixar as tocas à noite para buscar algum recurso que estas galerias não fornecem. Estudos de estrutura de galerias em parastacídeos trazem inferências acerca da existência de “câmaras de alimentação”, câmaras cegas terminando abaixo de raízes de macrófitas, que permitiriam ao lagostim se alimentar sem se expor ao sair da galeria (HORWITZ et al., 1985; GROWNS & RICHARDSON, 1988; RICHARDSON, 2007). A alta permanência dos indivíduos monitorados, dentro de tocas, corrobora a existência de tais câmaras para *P. pilimanus* na área estudada, e também explicaria a ausência de atividade claramente noturna.

Outro resultado que suporta a existência de câmaras de alimentação é a ineficiência de armadilhas (covos iscados com fígado bovino) na captura destes animais, visto que estas armadilhas já foram empregadas com sucesso em estudos com *P. brasiliensis* (FONTOURA & BUCKUP, 1989) e *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 (SILVA-CASTIGLIONI et al., 2008). De fato, nem mesmo as iscas descartadas atraíam a atenção dos lagostins vistos forrageando no riacho, os quais preferiam alimentar-se de matéria vegetal em decomposição (M. Dalosto, *obs. pessoal*). A ineficiência das armadilhas aliado à alta proporção de tempo gasto pelos indivíduos nas galerias subterrâneas indica que métodos tradicionais de amostragem para estudos de dinâmica populacional, como armadilhas com iscadas (FONTOURA & BUCKUP, 1989; DA SILVA & BUENO, 2005) ou marcação-recaptura (HAZLETT et al., 1974, 1979) não são adequadas para estudos com *P. pilimanus* ou outras espécies de hábitos semelhantes.

A ausência de associação clara dos animais com qualquer um dos parâmetros abióticos mensurados era esperada, dado o alto grau de associação com tocas e a ausência de influência da direção da correnteza ou do ciclo circadiano no deslocamento dos animais. Se *P. pilimanus* é de fato um “escavador verdadeiro”, que permanece a maior parte do seu ciclo de vida dentro de tocas (HOBBS, 1942, GHERARDI, 2002), então realmente não se espera que estes fatores abióticos estejam relacionados aos seus movimentos. Geralmente as condições ambientais dos riachos são muito distintas daquelas encontradas dentro dos túneis escavados pelos animais (e.g. oxigênio dissolvido, MCMAHON, 2002). É possível que outros fatores sejam sazonalmente relacionados com a atividade deste lagostim, tais como nível da água ou período reprodutivo (DALOSTO et al., in press)

Neste estudo, *P. pilimanus* apresentou valores muito baixos de deslocamento total: o valor máximo de deslocamento foi de 45,5 m (lagostim 5, em 2010), os valores médios de deslocamento total foram de $18,58 \pm 16,3$ m e $11,7 \pm 3,9$ m para 2010 e 2011, respectivamente.

Os valores registrados são bastante próximos aos registrados para *A. pallipes* (média diária aproximada de 3m), uma espécie nativa da Europa (ROBINSON et al., 2000) cuja limitada capacidade de dispersão, juntamente com outros fatores, tem sido relacionada com a perda de hábitat para espécies exóticas como *P. leniusculus*, que é capaz de realizar deslocamentos em escala muito maior (15% dos movimentos foram maiores que 70m, e um animal locomoveu-se 341m em dois dias; BUBB et al., 2006a). Os valores de *P. pilimanus* também são bastante baixos se comparados aos obtidos em populações invasoras de *P. clarkii* na Espanha (de 0,3 a 74,5m/dia até 4km/dia; GHERARDI & BARBARESI, 2000; BARBARESI et al., 2004) ou com o anomuro *Aegla manuinflata* (deslocamento máximo médio de 117m em 8 dias; AYRES-PERES et al., 2011).

Os deslocamentos relativamente curtos de *P. pilimanus* podem ser interpretados como baixo potencial de dispersão, o que ressalta a suscetibilidade destes lagostins a espécies invasoras, como o camarão *P. clarkii*. Este lagostim, apesar de vágil, possui alta capacidade de escavação de túneis (CORREIA & FERREIRA, 1995; GHERARDI, 2002) e, apesar de ocorrer fora da área de distribuição nativa de *Parastacus*, já possui uma população estabelecida no Brasil (DA SILVA & BUENO, 2005). Esta baixa capacidade de dispersão também pode estar associada ao sistema reprodutivo dos Parastacidae sul-americanos, com uma alta incidência de intersexualidade e hermafroditismo entre as espécies (RUDOLPH et al., 2001; SILVA-CASTIGLIONI et al., 2008). Entre algumas explicações para este fenômeno, Almeida & Buckup (2000) sugerem que a baixa capacidade de dispersão nos Parastacidae neotropicais seria uma das pressões responsáveis pelo surgimento de casos de hermafroditismo neste grupo. Neste contexto, o hermafroditismo compensaria a redução do fluxo gênico e da diversidade genética, resultados de baixa capacidade de dispersão nestes animais (GHISELIN, 1969).

O presente estudo evidencia, pela primeira vez, o baixo potencial de dispersão em um lagostim sul-americano. Apesar dos estudos existentes classificarem *P. pilimanus* como uma espécie intersexuada, mas gonocórica (RUDOLPH & VERDI, 2010), sabe-se que este fator pode variar de acordo com a população estudada: *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 apresentava sexos totalmente separados em uma população uruguaia (RUDOLPH et al., 2001), mas hermafroditismo parcial protândrico em uma população brasileira (SILVA-CASTIGLIONI et al., 2008). O fato de o potencial de dispersão da população deste estudo já ter sido elucidado, torna esta uma população um modelo interessante para estes estudos de biologia reprodutiva.

Agradecimentos

À CAPES e ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida a MMD e bolsa de produtividade para SS, respectivamente. Ao Dr. Miguel Durlo, por permitir a realização do estudo em sua propriedade. Ao B.Sc. Alexandre Varaschin Palaoro, à M.Sc. Joele Schmitt Baumart e Amanda Borhz Marchiori pelo apoio na coleta dos dados. Ao B.Sc. Alexandre Varaschin Palaoro, ao M.Sc. Alberto Senra Gonçalves e à M.Sc. Joele Schmitt Baumart, pelas sugestões para o manuscrito.

Referências Bibliográficas

- ALMEIDA, A.O. & BUCKUP, L. Occurance of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology**, 20 (2): 224-230. 2000.
- AYRES, M., et al. BioEstat 5.0 Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. **Sociedade Civil de Mamirauá**, Belém. 291pp. 2007.
- AYRES-PERES, L.; COUTINHO, C.; BAUMART, J.S.; GONÇALVES, A.S.; ARAÚJO, P.B. & SANTOS, S. 2011. Radio-telemetry techniques in the study of displacement of freshwater anomurans. **Nauplius**, 19 (1): 41-54.
- BARBARESI, S.; GHERARDI, F. & VANNINI, M. Movement patterns of river crabs (Decapoda, Potamoidea) in the field: predictable and unpredictable components. **Journal of Zoology**, 242 (2): 247-259. 1997.
- BARBARESI, S., et al. Ranging behaviour of the invasive crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). **Journal of Natural History**, 38: 2821-2832. 2004.
- BLACK, J.B. Observations on the home range of stream-dwelling crawfishes. **Ecology**, 44 (3): 592-595. 1963.
- BROWN, D.J. A study of a population of a British freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* (Leberoulet). **PhD Thesis, University of Durham**, U.K. 1979.
- BUBB, D.H.; LUCAS M.C. & THOM, T.J. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. **Freshwater Biology**, 49: 357-368. 2004.
- BUBB, D.H.; THOM, T.J. & LUCAS, M.C. Movement, dispersal and refuge use of co-occurring introduced and native crayfish. **Freshwater Biology**, 51: 1359-1368. 2006a.
- BUBB, D.H.; THOM, T.J. & LUCAS, M.C. Movement patterns of the invasive signal crayfish. Determined by PIT telemetry. **Canadian Journal of Zoology**, 84: 1202-1209. 2006b.

- BUCKUP, L. & ROSSI, A. O gênero *Parastacus* no Brasil (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**, 40 (4): 663-681. 1980.
- BUCKUP, L. & BOND-BUCKUP, G. Eds. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, UFRGS. 1999.
- BUCKUP, L. Família Parastacidae (lagostins de água doce). In: BUCKUP, L. & BOND-BUCKUP, G. Eds. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, UFRGS. 319-327. 1999.
- BUCKUP, L. Família Parastacidae. In: MELO, G. A. S. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo, Editora Loyola. P: 117-141. 2003.
- BUŘIČ, M.; KOUBA, A. & KOZÁK, P. Spring mating period in *Orconectes limosus*: the reason for movement. **Aquatic Sciences**. 71: 473-477. 2009.
- CLARK, M. E., et al. Foraging and agonistic activity co-occur in free-ranging blue crabs (*Callinectes sapidus*): observation of animals by ultrasonic telemetry. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 233: 143-160. 1999.
- DALOSTO, M.; PALAORO, A.V. & SANTOS, S. Mother-offspring relationship in the Neotropical burrowing crayfish, *Parastacus pilimanus* (von Martens, 1869). **Crustaceana**. *In press*.
- DE COURSEY, P.J. Biological timing. In: **The biology of Crustacea**. 7. Behavior and ecology: 107-162. VERNBERG, W. B. (Ed.). New York: Academic Press. 1983.
- DA SILVA, H.L.M. & BUENO, S.L.S. Population size estimation of the exotic crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in the Alfredo Volpi City Park, São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 22 (1): 93-98. 2005.
- FONTOURA, N.F. & BUCKUP, L. Dinâmica populacional e reprodução em *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia**. 49 (4): 911-921. 1989.
- FONTOURA, N.F. & CONTER, M. Description of a new subspecies of the crayfish *Parastacus brasiliensis* (Von Martens, 1869) from São Francisco de Paula, RS, Brazil (Decapoda, Parastacidae). **Zootaxa**. 1849: 28-34. 2008.
- GHERARDI, F. Behaviour. Pages 258–290 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.
- GHERARDI, F. & BARBARESI, S. Invasive crayfish: activity patterns of *Procambarus clarkii* in the rice fields of the Lower Guadalquivir (Spain). **Archiv für Hydrobiologie**. 150: 153-168. 2000.
- GHERARDI, F.; TRICARICO, E. & ILHÉU, M. Movement patterns of an invasive crayfish, *Procambarus clarkii*, in temporary stream of southern Portugal. **Ethology Ecology & Evolution**. 14: 183-197. 2002.

- GHISELIN, M.T. The evolution of hermaphroditism among animals. **Quarterly Review of Biology**. 44: 189-208. 1969.
- GREENWOOD, J.J.D. Basic techniques. *In*: SUTHERLAND, W.J. (Ed.), **Ecological Census Techniques**. Cambridge University Press, Cambridge. 11-110. 1996.
- GROWNS, I.O. & RICHARDSON, A.M.M. The diet and burrowing habits of the freshwater crayfish *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* Clark (Decapoda: Parastacidae). **Australian Journal of Marine and Freshwater Research**. 39:525–534. 1988.
- GUERRA-CASTRO, E.; CARMONA-SUÁREZ, C.A. & CONDE, J.E. Activity patterns and zonation of the swimming crabs *Arenaeus cribarius* and *Callinectes ornatus*. **Journal of Crustacean Biology**. 27 (1): 49-58. 2007.
- GUIAŞU, R.C., et al. Low aggression in juvenile burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Cottle, 1863) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana**. 78 (4): 421-428. 2005.
- HAZLETT, B.A.; RITTSCHOFF, D. & RUBENSTEIN, D. Behavioral biology of the crayfish *Orconectes virilis* I. Home range. **The American Midland Naturalist**. 92: 301-319. 1974.
- HAZLETT, B.A.; RITTSCHOFF, D. & AMEYAW-AKUMFI, C. Factors affecting the daily movements of the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana Supplement**, 5: 121-130. 1979.
- HOBBS, H.H., Jr. The crayfishes of Florida. **University of Florida Publications in Biological Science**. Series 3: 1-179. 1942.
- HOLDICH, D.M.; ROGERS, W.D. & READER, J.P. Crayfish Conservation. R&D Project 379, **National Rivers Authority**. Bristol. 1995.
- HORWITZ, P.H.J.; RICHARDSON, A.M.M. & BOULTON, A. The burrow habit of two sympatric species of land crayfish, *Engaeus urostrictus* and *E. tuberculatus* (Decapoda: Parastacidae). **Victoria Naturalist**. 102: 188-97. 1985.
- HUNER, J.V. *Procambarus*. Pages 541-584 in Holdich, D.M., Editor. **Biology of Freshwater Crayfish**. Blackwell Science, Oxford. 2002.
- JØRGENSEN, T., et al. Walking speed and area utilization of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea coastal ecosystem. **Hydrobiologia**, 582: 17-24. 2007.
- KERBY, J.L., et al. Barriers and flow as limiting factors in the spread of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in southern California streams. **Biological Conservation**, 126: 402-409. 2005.
- KOKKO, H. & LÓPEZ-SEPULCRE, A. From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. **Science**: 313 (5788): 789-791. 2006.

- KOVACH, W.L. Oriana for Windows, version 1.03. **Kovach Computer Services**, Pentraeth, Wales, U.K. 1994.
- MCMAHON, B.R. Physiological adaptation to environment. Pp. 327–376 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.
- MORALES, J.M. & ELLNER, S.P. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior. **Ecology**, 83 (8): 2240-2247. 2002.
- MUSIL, M., et al. Comparison of diurnal and nocturnal activity between noble crayfish (*Astacus astacus*) and spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*). **Freshwater Crayfish**, 17: 189-193. 2010.
- NORO, C.K. & BUCKUP, L. The burrows of *Parastacus defossus* (Decapoda: Parastacidae), a fossorial freshwater crayfish from southern Brazil. **Zoologia** 27 (3): 341-346. 2010.
- NORROCKY, M.J. Observations on the ecology, reproduction and growth of the burrowing crayfish *Fallicambarus (Creaserinus) fodiens* (Decapoda, Cambaridae) in north-central Ohio. **American Midland Naturalist** 125: 75-86. 1991.
- PUNZALAN, D., et al. Discrimination of conspecific-built chimneys from human-built ones by the burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Decapoda, Cambaridae). **Invertebrate Biology**, 120: 58-66. 2001.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>. 2006.
- RICHARDSON, A.M.M. Behavioral ecology of semiterrestrial crayfish. In: J. E. Duffy & M. Thiel (eds.), **Evolutionary ecology of social and sexual system – Crustaceans as model organisms**: 319-338. (Oxford University Press, New York). 2007.
- RICHARDSON, A.M.M. & SWAIN, R. Habitat requirements and distribution of *Engaeus cisternarius* and three subspecies of *Parastacoides tasmanicus* (Decapoda Parastacidae), burrowing crayfish from an area of South-western Tasmania. **Australian Journal of Marine & Freshwater Research**, 31: 475-484. 1980.
- ROBINSON, C.A.; LUCAS, M.C. & THOM, T.J. Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. **Freshwater Biology**, 44: 509-521. 2000.
- RUDOLPH, E.H.; VERDI, A. & TAPIA, J. Intersexuality in the Burrowing Crayfish *Parastacus varicosus* Faxon, 1898 (Decapoda, Parastacidae). **Crustaceana**, 74 (1): 27-37. 2001.
- RUDOLPH, E.H. & VERDI, A.C. Intersexuality in the burrowing crayfish, *Parastacus pilimanus* (Von Martens, 1869) (Decapoda, Parastacidae). **Crustaceana**, 83 (1): 73-87. 2010.

- SILVA-CASTIGLIONI, D.; GRECO, L.L.; OLIVEIRA, G.T. & BOND-BUCKUP, G. Characterization of the sexual pattern of *Parastacus varicosus* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae). **Invertebrate Biology**, 127 (4): 426-432. 2008.
- SILVA-CASTIGLIONI, D., OLIVEIRA, G.T. & BUCKUP, L. Metabolic responses of *Parastacus defossus* and *Parastacus brasiliensis* (Crustacea, Decapoda, Parastacidae) to hypoxia. **Comparative Biochemistry & Physiology**, A 156: 436-444. 2010.
- SILVA-CASTIGLIONI, D., OLIVEIRA, G.T. & BUCKUP, L. Metabolic responses of crayfish (*Parastacus defossus* and *Parastacus brasiliensis*) to post-hypoxia recovery. **Comparative Biochemistry & Physiology**, A 159: 332-338. 2011.
- SMITH, G.R.T., et al. Habitat features important for the conservation of the native crayfish *Austropotamobius pallipes* in Britain. **Biological Conservation**, 75: 239-246. 1996.
- SMITH, I.P.; COLLINS, K.J. & JENSEN, A.C. Movement and activity patterns of the European lobster *Homarus gammarus*, revealed by electromagnetic telemetry. **Marine Biology**, 132: 611-623. 1998.
- SUTHERLAND, W. J. Why census? In: SUTHERLAND, W.J. (Ed.), **Ecological Census Techniques. A Handbook**. Cambridge University Press, Cambridge. 1-10. 1996.
- WEBB, H.M. Persistent rhythms of decapod crustaceans. *In: Studies in adaptations: The behavior of higher Crustacea*: 197-216. REBACH, S. & DUNHAM, D. (Eds). New York: John Wiley & Sons. 1983.

4 DISCUSSÃO

Este estudo apresenta resultados que diferem do que se tem conhecimento para as espécies epígeas e também para algumas escavadoras do hemisfério norte, tanto em relação à agressão quanto a atividade em ambiente natural. O comportamento agonístico diferencia-se pela ausência do comportamento de “*claw lock*”, considerado um comportamento muito comum nos lagostins, no qual os animais passariam a maior parte da interação agonística (GHERARDI, 2002; BERGMAN & MOORE, 2003; MOORE, 2007). Mais inesperado do que isto, e mais interessante, é a ausência de um escalamento claro dos confrontos, sendo ambas as espécies de *Parastacus* caracterizadas por uma transição súbita de um estado de ignorar o oponente para agressão direta, ao contrário dos registros para a grande maioria das espécies de lagostim (BRUSKI & DUNHAM, 1987; DAWS et al., 2002; BERGMAN & MOORE, 2003; MOORE, 2007), que mencionam um confronto nitidamente escalado, com intensivo uso de *displays* até um confronto intenso.

Inicialmente, pensa-se que espécies menos agressivas apresentariam interações agonísticas com uma maior importância do uso de *displays* (e.g. GUIAŞU et al., 2005), ao contrário do que foi verificado em *Parastacus*, no qual, apesar dos *displays* estarem presentes, estes certamente não faziam parte de uma interação ritualizada e escalada. Esta característica peculiar de *Parastacus* pode estar relacionada a um certo número de fatores, não mutuamente excludentes entre si, que são discutidos com detalhes no próximo item (5 – conclusões).

O estudo de radiotelemetria demonstrou que estes lagostins escavadores possuem um padrão de comportamento, em campo, bastante distinto de seus parentes epígeos (ROBINSON et al., 2000; BARBARESI et al., 2004; BUBB et al., 2004, 2006a,b). Indivíduos de *P. pilimanus* apresentaram valores baixos de deslocamento e velocidade, e permaneceram a maior parte do tempo ocultos dentro de tocas. Apenas três indivíduos apresentaram atividade noturna, sendo que os demais não apresentaram nenhum horário preferencial de locomoção, apenas uma tendência à atividade noturna. Se esta relação é suficiente para suprimir, ou ao menos mascarar, o padrão de atividade noturna típico destes animais, então com certeza também é possível que tenha afetado o comportamento agressivo e social destes animais, conforme registrado no experimento de agressão.

Os dados obtidos, em ambos os experimentos, comprovam que indivíduos de *P. brasiliensis* e *P. pilimanus* possuem um padrão exclusivo de comportamento agonístico,

considerando lagostins, aonde alguns atos não estão presentes, como “travar quelípodo”, provavelmente um resultado de alterações morfológicas para a vida em galerias, e aonde a agressão escalada não é mais evidente, devido ao meio (galerias estreitas) não ser favorável a utilização dos displays considerados típicos para lagostins (BRUSKI & DUNHAM, 1987; BERGMAN & MOORE, 2003). Na natureza, indivíduos de *P. pilimanus* se deslocam pouco, apesar de constantemente, e seu potencial de dispersão é, aparentemente, muito limitado. A maioria dos parâmetros ambientais não interfere em seu padrão de atividade, dada a alta associação desta espécie com suas tocas.

Em conjunto, todas estas características chamam atenção para o caráter extremamente único da astacofauna sul-americana, bastante distinto da fauna dos demais continentes (CRANDALL et al., 2000; SCHOLTZ, 2002). Apesar disto, em contraste com as espécies dos demais continentes, que podem ser consideradas bem estudadas (e.g. ver GHERARDI, 2002; MCMAHON, 2002; NYSTRÖM, 2002), muitos aspectos da fauna sul-americana continuam sem ser estudados, apesar de estes animais poderem ser encontrados com facilidade (BUCKUP & ROSSI, 1980). Assim, ressalta-se a importância de se realizarem mais estudos, com vista a entender melhor os muitos aspectos deste peculiar grupo de crustáceos que continuam desconhecidos. Tal necessidade se faz ainda mais urgente, dada a crescente deterioração dos ambientes límnicos do sul da América do Sul (SANTOS et al., 2008).

5 CONCLUSÕES

5.1 Comportamento agonístico

Este é um estudo precursor em termos de comportamento de lagostins escavadores, sendo o primeiro trabalho a comparar diretamente o efeito do hábito escavador no comportamento de espécies filogeneticamente e morfológicamente próximas. Houve uma diferença clara entre as duas espécies analisadas neste estudo, onde a espécie de hábitos mais fossoriais foi claramente menos agressiva, o que corrobora, através de comparação direta, as inferências existentes até o momento para lagostins escavadores. Este é também o primeiro trabalho a trazer uma descrição formal do comportamento agressivo dos lagostins neotropicais. O repertório comportamental consideravelmente distinto de *Parastacus* pode ser explicado pela distância filogenética de outros grupos, pelos aspectos da história de vida destes animais ou por interações com outros grupos de decápodos, embora os resultados obtidos não permitam discernir entre estes fatores. A ausência de estudos com espécies escavadoras também limita as conclusões deste estudo pois, ao mesmo tempo em que se sabe que lagostins escavadores formam um grupo ecologicamente distinto de seus parentes epígeos mais bem estudados, pouco se sabe acerca da ecologia deste grupo mais críptico, limitando as interpretações dos resultados aos poucos estudos já existentes.

Para elucidar o quanto o contexto evolutivo influencia o repertório comportamental, considerando-se que Parastacidae é um grupo cujas relações filogenéticas podem ser consideradas bem esclarecidas, seria particularmente interessante se estes aspectos fossem elucidados em espécies morfológica e ecologicamente semelhantes, como os parastacídeos australianos dos gêneros *Engaeus* e *Geocharax*. Ressalta-se a necessidade de estudos com lagostins escavadores delineados de tal modo que comparações com as espécies de águas abertas possam ser feitas. Por último, em uma escala mais regional, seriam interessantes estudos que viessem a elucidar as relações entre os grupos de decápodos límnicos na América do Sul, especialmente em relação aos gêneros *Aegla* e *Parastacus*, de modo que inferências no quanto estes grupos influenciam um ao outro possam ser feitas com mais segurança.

5.2 Deslocamento e padrões de atividade

Os baixos valores de deslocamento, junto com a alta permanência nas galerias subterrâneas, confirmam *P. pilimanus* como uma espécie escavadora primária. Este é o primeiro trabalho aplicando técnicas de radiotelemetria para estudar atividade e deslocamento de lagostins escavadores. Os testes realizados demonstram que *P. pilimanus* é fortemente associado à suas galerias subterrâneas, e que não há movimento preferencial à montante e à jusante, nem atividade preferencialmente diurna ou noturna, o que provavelmente se deve ao uso intenso das galerias, dentro das quais os lagostins exibiram movimentações constantes, embora de curtas distâncias. Nossos dados também suportam a teoria da existência de câmaras de alimentação nas galerias, visto que de dez animais monitorados por sete dias, apenas um lagostim foi visualizado no riacho, em uma única ocasião.

A baixa capacidade de dispersão de *P. pilimanus* realça sua vulnerabilidade a potenciais espécies invasoras, em particular *P. clarkii*, sendo de primeira necessidade que muitos dos aspectos da biologia de *Parastacus* sejam elucidados, com vista a estabelecer prioridades de conservação. Também se realça o potencial para o surgimento de hermafroditismo nas populações brasileiras desta espécie. Por último, sugerem-se estudos para elucidar, de uma maneira mais específica, o hábito e a relação das espécies de *Parastacus* com as suas galerias subterrâneas, com vista a permitir uma discussão mais aprofundada quando tratando da ecologia e do comportamento destes animais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BARBARESI S., et al. Ranging behaviour of the invasive crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). **Journal of Natural History** 38: 2821-2832. 2004.

BERGMAN, D.A. & MOORE, P.A. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. **Biological Bulletin** 205: 26-35. 2003.

BRUSKI, C.A., & DUNHAM, D.W. The importance of vision in agonistic communication of the crayfish *Orconectes rusticus*. I. An analysis of bout dynamics. **Behaviour** 63: 83-107. 1987.

BUBB, D.H.; LUCAS M.C. & THOM, T.J. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. **Freshwater Biology** 49: 357-368. 2004.

BUBB, D.H.; THOM, T.J. & LUCAS, M.C. Movement, dispersal and refuge use of co-occurring introduced and native crayfish. **Freshwater Biology** 51: 1359-1368. 2006a.

BUBB, D.H.; THOM, T.J. & LUCAS, M.C. Movement patterns of the invasive signal crayfish. Determined by PIT telemetry. **Canadian Journal of Zoology** 84: 1202-1209. 2006b.

BUCKUP, L. & ROSSI, A. O gênero *Parastacus* no Brasil (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). **Revista Brasileira de Biologia** 40 (4): 663-681. 1980.

CRANDALL, K.A., et al. On the phylogenetic positioning of the South American freshwater crayfish genera (Decapoda: Parastacidae). **Journal of Crustacean Biology** 20 (3): 530-540. 2000.

DAWS, A.G., et al. Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. **Marine and Freshwater Behavior and Physiology** 35: 139-148. 2002.

GHERARDI, F. Behaviour. Pages 258–290 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.

GUIAȘU, R.C., et al. Low aggression in juvenile burrowing crayfish, *Fallicambarus fodiens* (Cottle, 1863) (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana** 78 (4): 421-428. 2005.

MCMAHON, B.R. Physiological adaptation to environment. Pp. 327–376 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.

MOORE, P.A. Agonistic behavior in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. In: DUFFY, J.E. & THIEL, M. eds. **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems – Crustaceans as Model Organisms**. Pp. 90-114. Oxford University Press. 2007.

NYSTRÖM, P. Ecology. Pages 192–235 In: D.M. HOLDICH, editor. **Biology of freshwater crayfish**. Blackwell Scientific, Oxford. 2002.

ROBINSON, C.A.; LUCAS, M.C. & THOM, T.J. Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. **Freshwater Biology** 44: 509-521. 2000.

SANTOS, S., et al. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglididae). **Journal of Natural History** 42 (13): 1027-1037. 2008.

SCHOLTZ, G. Phylogeny and evolution. Pages 30-52 in HOLDICH, D.M., Editor. **Biology of Freshwater Crayfish**. Blackwell Science, Oxford. 2002.