

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

MURILO ZANETTI MAROCHI

Ecomorfologia de caranguejos e siris (CRUSTACEA  
DECAPODA BRACHYURA) de ecossistemas costeiros

CURITIBA

2012

Murilo Zanetti Marochi

**Ecomorfologia de caranguejos e siris (CRUSTACEA  
DECAPODA BRACHYURA) de ecossistemas costeiros**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas área de concentração Zoologia.  
Orientadora: Setuko Masunari

CURITIBA

2012

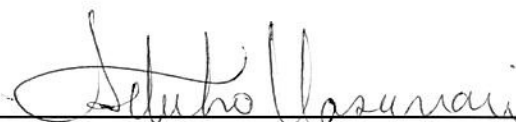
Termo de aprovação

Ecomorfologia de caranguejos e siris (CRUSTACEA  
DECAPODA BRACHYURA) de ecossistemas costeiros

por

**Murilo Zanetti Marochi**

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, no Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



Dra. Setuko Masunari - UFPR  
Presidente e Orientadora



Dra. Tânia Márcia Costa - UNESP



Dr. Marco Fábio Maia Corrêa - UFPR

Curitiba, 16 de fevereiro de 2012.

“Quanto maiores somos em  
humildade, tanto mais próximos  
estamos da grandeza.”

Rabindranath Tagore

“Dedico este trabalho aos meus pais e irmão, Hamilton, Cláudia e Marcos, pelo apoio, carinho e compreensão; a todos os amigos, em especial, Tiago e Guilherme pela ajuda e conselhos e a minha namorada Ariane pelo carinho e auxílio em todos os momentos.”

## AGRADECIMENTOS

Ao Laboratório de Ecologia e Taxonomia de Crustacea da UFPR, na pessoa da Profª Dra. Setuko Masunari, pela orientação criteriosa e conhecimentos transmitidos.

Ao Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná, na pessoa da Dra. Odete Lopez Lopes, pelo empréstimo de material da coleção de crustáceos do referido Museu.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pela bolsa concedida. Ao Programa de Pós Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná pela estrutura oferecida durante o período do curso.

Ao Ministério do Meio Ambiente, através do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, pela licença concedida para coleta de material biológico (nº 23482-1).

Aos colegas de laboratório André Trevisan, Giovanni Pascoeto, Mariana Baptista Lacerda, Paola Macedo e Thaís Fernanda Moreto, pelo auxílio em campo e discussões em laboratório.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente para realização deste trabalho, muito obrigado.

## Sumário

<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>viii</b>
<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>ix</b>
<b>CAPÍTULO ÚNICO.....</b>	<b>10</b>
<b>RESUMO .....</b>	<b>10</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>12</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>17</b>
<b>ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>17</b>
<b>PROCEDÊNCIA DO MATERIAL BIOLÓGICO.....</b>	<b>18</b>
<b>PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS.....</b>	<b>19</b>
<b>PROCEDIMENTOS ESTATÍSTICOS.....</b>	<b>20</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>23</b>
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>42</b>
<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>50</b>
<b>REFERÊNCIAS BILIOGRÁFICAS.....</b>	<b>51</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>60</b>

## LISTA DE FIGURAS

**Fig.1.** Esquema das medidas morfométricas obtidas. LC: largura da carapaça, CC: comprimento da carapaça, AC: altura da carapaça, LAF: largura do abdômen das fêmeas na altura do 4º somito abdominal, LRO: largura da região orbital, CTP1: comprimento total da perna ambulatória 1, CM1: comprimento do mero da perna ambulatória 1, LM1: largura do mero da perna ambulatória 1, CD1: comprimento do dátilo da perna ambulatória 1, CTP4: comprimento total da perna ambulatória 4, CM4: comprimento do mero da perna ambulatória 4, LM4: largura do mero da perna ambulatória 4, CD4: comprimento do dátilo da perna ambulatória 4, CQM: comprimento do quelípodo maior, AQM: altura do quelípodo maior, CQm: comprimento do quelípodo menor e AQm: altura do quelípodo menor ..... 22

**Fig.2.** A-Análise dos Componentes Principais dos machos de Brachyura. As: *Acantholobulus schmitti*, Ap: *Aratus pisonii*, Ac: *Arenaeus cribarius*, Aa: *Armases angustipes*, Cd: *Callinectes danae*, Eb: *Epialtus brasiliensis*, Eg: *Eriphia gonagra*, Ea: *Eurypanopeus abbreviatus*, Ed: *Eurypanopeus dissimilis*, El: *Eurytium limosum*, Lf: *Libinia ferreirae*, Gc: *Goniopsis cruentata*, Hp: *Hepatus pudibundus*, Mn: *Menippe nodifrons*, Oq: *Ocypode quadrata*, Pt: *Pachygrapsus transversus*, Pa: *Panopeus austrobesus*, Pm: *Persephona mediterranea*, Pp: *Persephona punctata*, Pd: *Pilumnus dasypodus*, Sr: *Sesarma rectum*, Um: *Uca maracoani*, Ut: *Uca thayeri* e Uc: *Ucides cordatus*. □ = espécies de substrato complexo, ○ = espécies bentopelágicas e de mar aberto, ◯ = espécies semiterrestres e ◻ = espécie fital. B-Biplot referente à Análise dos Componentes Principais dos machos ..... 28

**Fig.3.** A-Análise de Componentes Principais das fêmeas de Brachyura. As: *Acantholobulus schmitti*, Ap: *Aratus pisonii*, Ac: *Arenaeus cribarius*, Aa: *Armases angustipes*, Cd: *Callinectes danae*, Eb: *Epialtus brasiliensis*, Eg: *Eriphia gonagra*, Ea: *Eurypanopeus abbreviatus*, Ed: *Eurypanopeus dissimilis*, El: *Eurytium limosum*, Lf: *Libinia ferreirae*, Gc: *Goniopsis cruentata*, Hp: *Hepatus pudibundus*, Mn: *Menippe nodifrons*, Oq: *Ocypode quadrata*, Pt: *Pachygrapsus transversus*, Pa: *Panopeus austrobesus*, Pm: *Persephona mediterranea*, Pp: *Persephona punctata*, Pd: *Pilumnus dasypodus*, Sr: *Sesarma rectum*, Um: *Uca maracoani*, Ut: *Uca thayeri* e Uc: *Ucides cordatus*. □ = espécies de substrato duro, ○ = espécies bentopelágicas e de mar aberto, ◯ = espécies semiterrestres e ◻ = espécie fital. B-Biplot referente à Análise dos Componentes Principais das fêmeas ..... 28

**Fig.4.** Média, desvio padrão e amplitude da largura da carapaça das diferentes espécies ocorrentes nos quatro tipos de habitat. □ = espécies bentopelágicas e de mar aberto, △ = espécie exclusivamente fital, ◻ = espécies de substrato complexo e ▱ = espécies semiterrestres ..... 29

**Fig.5.** Análise de Agrupamento dos machos de Brachyura ..... 30

**Fig.6.** Análise de Agrupamento das fêmeas de Brachyura ..... 30

**Fig.7.** *Menippe nodifrons*. Momentos após a retirada do substrato onde P3 e P4 estavam posicionadas para agarrar ao substrato ..... 41

**Fig.8.** *Goniopsis cruentata*. A-F: momentos sequenciais de corrida, na qual ocorre uma elevação do corpo por alongamento das pernas e consequentes passadas maiores ..... 41



## LISTA DE TABELAS

- Tabela I.** Lista das espécies de Brachyura, número de indivíduos analisados e os respectivos ecossistemas (biótopos) tratados no presente estudo ..... 24
- Tabela II.** Autovalores obtidos na Análise de Componentes Principais (ACP) para os dois primeiros eixos que explicam a variação das dimensões corpóreas de Brachyura em machos e fêmeas separadamente ..... 26
- Tabela III.** Atributos ecomorfológicos, fórmulas e respectivas interpretações de Brachyura ..... 32

## Resumo

**Ecomorfologia de caranguejos e siris (CRUSTACEA DECAPODA BRACHYURA) de ecossistemas costeiros.** O presente estudo objetivou avaliar se diferentes espécies de Brachyura possuem padrões ecomorfológicos em comum ligados ao habitat em que estão inseridas. Foram analisados 528 exemplares pertencentes a 24 espécies e provenientes dos seguintes ecossistemas costeiros: manguezal, costão rochoso, praia arenosa, bentopelagial e mar aberto. De todos os exemplares foram mensuradas 16 dimensões para machos e 17 para fêmeas. Os valores proporcionais destas dimensões foram utilizados para a Análise de Componentes Principais (ACP) e Análise de Agrupamento. Também, foram elaborados e interpretados 12 atributos ecomorfológicos. Para os machos, os dois primeiros eixos produzidos pela ACP acumularam 77,52% da variação. As dimensões que mais influenciaram a distribuição foram o comprimento total da perna ambulatória 1 (CTP1), comprimento total da perna ambulatória 4 (CTP4), comprimento do quelípodo maior (CQM) e comprimento da carapaça (CC). Para as fêmeas, os dois primeiros eixos da ACP foram responsáveis por 74,73% da variação. As dimensões que mais influenciaram foram CTP4, CTP1, CQM e (altura do quelípodo maior) AQM. Através da ACP e Análise de Agrupamento foi possível separar as espécies em quatro grupos principais: 1. espécies de substrato complexo, 2. espécies semiterrestres, 3. espécies bentopelágicas e de mar aberto e 4. espécie fital. As espécies de substratos complexos apresentaram P1 e P4 de comprimentos semelhantes e forte heteroquilia relacionados, respectivamente, à vida em substratos irregulares e alimentação com animais providos de exoesqueleto ou conchas. As espécies semiterrestres apresentaram P1 e P4 de diferentes tamanhos e o mais longo pedúnculo ocular, indicando, respectivamente, agilidade nas passadas em substrato terrestre e importância da comunicação visual. As espécies bentopelágicas e de mar aberto apresentaram fraca heteroquilia, maiores dimensões da carapaça e o pedúnculo ocular mais curto, indicando que no meio aquático, o movimento do corpo é facilitado pelo empuxo e a comunicação visual é menos importante. A única espécie fital *Epialtus brasiliensis* apresentou, proporcionalmente, o mais longo P1 dentre todas as espécies e dátilo fortemente recurvado relacionado com o hábito epibionte em algas.

**Palavras-chave:** ecomorfologia, Brachyura, atributos ecomofológicos

## Abstract

**Ecomorphology of crabs and swimming crabs (CRUSTACEA DECAPODA BRACHYURA) of coastal ecosystems.** This study aimed to evaluate if different species of Brachyura have common ecomorphological patterns which are related to the habitat they occur. There were analyzed 528 specimens belonging to 24 species and coming from the following coastal ecosystems: mangrove, rocky shore, sandy beach, benthopelagic area and open sea. A total of 16 dimensions were obtained from male specimens whereas from females, 17 dimensions. The proportional values of these dimensions were used for Principal Component Analysis (PCA) and Cluster Analysis. Also, there were developed and interpreted 12 ecomorphological attributes. For males, the first two axes produced by PCA accumulated 77.52% of the variation. The dimensions that most influenced the distribution were total length of ambulatory leg 1 (CTP1), total length of fourth ambulatory leg 4 (CTP4), major chelipod length (CQM) and carapace length (CC). For females, the first two axes of PCA accumulated 74.73% of the variation. The dimensions that most influenced were CTP4, CTP1, CQM and AQM (major chelipod height). Through the PCA and Cluster Analysis, it was possible to separate the species into four main groups: 1. complex substrate, 2. semiterrestrial, 3. benthopelagic and open sea and 4. fital. The species belonging to complex substrate group showed P1 and P4 with similar lengths and strong heteroquely related respectively to the life on uneven substrates. Semiterrestrial species showed striking difference between P1 and P4 length and the longest eyestalks, indicating agility in the walking on the terrestrial substrate and importance of visual communication, respectively. The benthopelagic and open sea species showed weak heteroquely, largest dimensions of carapace and the shortest eyestalks, indicating that in the aquatic environment the body movements is facilitated by water density and the visual communication is less important. The only fital species *Epialtus brasiliensis* showed proportionally the longest CTP1 among all species, and strongly curved dactyl related to the epibiont habit on algae.

**Key words:** ecomorphology, Brachyura, ecomorphological attributes

## 1. Introdução

Relações ligadas à forma das espécies e seus atributos ambientais têm sido objeto de interesse de diversos naturalistas. Aristóteles, no século IV a.C., discutia possíveis relações entre a forma do corpo, seus respectivos habitats e meios de locomoção em peixes (Lindsey 1978). Darwin embasou o surgimento da ecomorfologia, através de explicações sobre os processos adaptativos pela seleção natural, o que conferiu às análises ecomorfológicas uma abordagem adaptativa, onde a adaptação morfológica é resultado *a posteriori*, e não a busca *a priori* de uma meta (Mayr 2005). Van Der Klaauw (1948) utilizou o termo ecologia morfológica para definir a relação entre as estruturas do organismo e seu ambiente. Porém, somente em 1975 Karr & James introduziram o termo ecomorfologia (Breda et al. 2005, Kirchheim & Goulart 2010).

A ecomorfologia fundamenta-se na idéia de que as formas dos organismos e seus modos de vida estão correlacionados, e que o ambiente age sobre o fenótipo através de pressões seletivas, selecionando organismos de acordo com os recursos disponíveis neste (Gatz 1979, Keast 1985, Norton et al. 1995, Labropoulou & Eleftheriou 1997, Piorski et al. 2005). Essas correlações podem ser avaliadas através do emprego de índices morfo-biométricos denominados atributos ecomorfológicos, que são padrões que expressam características do indivíduo em relação ao seu meio e podem ser interpretados como indicadores de hábitos de vida ou de adaptações das espécies à ocupação de diferentes habitats (Jerry & Cairns 1998, Ferrito et al. 2007, Piorski et al. 2007), bem como através do uso de técnicas multivariadas, principalmente a análise de componentes principais, que permite analisar uma grande quantidade de caracteres morfométricos de maneira condensada (Winemiller 1991).

Ao longo do tempo evolutivo das espécies, a competição interespecífica pode resultar em deslocamentos de espécies para facilitar a partilha de recursos e a coexistência das mesmas, provocando uma estreita relação entre características morfológicas e ecológicas (Grant 1972, Taper & Case 1985, Wikramanayake 1990). Segundo Irshchick et al. 1997, a morfologia típica de um habitat deve ser aquela que garante o melhor desempenho nesse habitat.

Existem vários trabalhos ligados a aspectos ecomorfológicos em grupos como peixes (Gatz 1979, Wikramanayake 1990, Streelman et al. 2002, Breda et al. 2005, Freitas et al. 2005, Piorski et al. 2005, Piorski et al. 2007, Teixeira & Bennemann 2007, Kirchheim & Goulart, 2010), répteis (Irschick et al. 1997, Ribas et al. 2004, Carvalho & Araujo 2007), aves (Block et al. 1991, Keast & Saunders 1992 e Hertel & Ballance 1999) e mamíferos (Saunders & Barclay 1992, Aguirrel et al. 2002, Gaisler & Zukal 2004 e White & Searle 2009), porém, são escassos em crustáceos braquiúros (Harrison & Crespi 1999).

A infraordem Brachyura, composta por caranguejos e siris, é caracterizada pela presença de cinco pares de pereiópodos, sendo o primeiro par quelado, carapaça achatada dorso-ventralmente e artículos basais das antenas imóveis (Melo 1996). Dentre os Brachyura, a Seção Eubrachyura se destaca como o grupo de caranguejos mais derivados ou “caranguejos avançados” (Ahyong et al. 2007).

Os Brachyura compreendem atualmente cerca de 6.793 espécies, sendo encontrados em todos os ambientes marinhos até 6.000 metros de profundidade (regiões abissais), e acima de 2.000 metros do nível do mar em ambiente terrestre (Ng et al. 2008, De Grave et al. 2009). Estão presentes em quase todos os habitats costeiros, abrangendo os manguezais, costões rochosos, praias arenosas e bentos marinhos. Podem

apresentar formas de locomoção contínua ou intermitente, caminhando ou nadando, como no caso dos siris da família Portunidae.

São considerados adultos os caranguejos e siris que após a muda de maturidade estão aptos a copular com sucesso, fato que é acompanhado por mudanças fisiológicas e morfológicas, como vasos deferentes com grande quantidade de espermatozoides dentro de espermatóforos (amadurecimento das gônadas) e mudanças no tamanho e proporção dos quelípodos em machos e, nas fêmeas, podem ocorrer alterações nas características do abdômen, pléopodos e esterno (Hartnoll 1969).

O fenômeno da heteroquelia, quelípodos com diferentes tamanhos e formas, é comum em braquiúros de diferentes grupos taxonômicos e, embora ocorra em ambos os sexos, é mais comum e mais acentuado em machos (Miller 1973, Weissburg 1991, Goés & Fransozo 1998, Tsuchida & Fujikura 2000, Daniels 2001, Negreiros-Fransozo & Fransozo 2003). Quelípodos de diferentes formas e tamanhos podem ser utilizados em diferentes atividades comportamentais e alimentares (Warner 1970, Swartz 1976, Yamada & Boulding 1998).

A Locomoção intermitente é conceituada como a força que um animal exerce para se movimentar através do espaço, sendo aplicada de forma descontínua, com pausas durante o ciclo de movimentos dos membros (Kramer & McLaughlin 2001). Ela está relacionada com busca por alimento, busca ativa por presas, parceiros sexuais ou fuga de predadores. Existem registros deste tipo de locomoção em ambientes terrestres, aquáticos ou aéreos e em diversos grupos taxonomicos: cnidários (Daniel 1985), platelmintos (Feiler & Haas 1988), crustáceos (van Duren & Videler 1995, Weinstein 1995), insetos (Miller 1979), aracnídeos (Krafft & Pasquet 1991), moluscos (Forsythe & Hanlon 1997), peixes (Evans & O'Brien 1988, Fuiman & Webb 1988), anuros (Lock

& Collett 1979) répteis (Avery et al. 1987), aves (Videler et al. 1983, Tye 1989) e mamíferos (McAdam & Kramer 1998).

As praias arenosas são ambientes dinâmicos, influenciados por um conjunto de fatores abióticos tais como ventos, correntes, ondas e marés, que interagem e resultam em constantes mudanças nos padrões hidrodinâmicos e deposicionais e, a maioria das adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais da macrofauna está relacionada com essa dinâmica do ambiente (Brown & McLachlan 1990). Apesar de parecer um sistema biologicamente pobre, as praias arenosas possuem uma fauna altamente adaptada (Veloso et al. 1997) que, muitas vezes, é pouco observada por possuir coloração críptica, tamanho reduzido ou hábito escavador (Araujo et al. 2008). Em um estudo ecomorfológico realizado com nove espécies de lagartos de regiões de restinga no Estado do Rio de Janeiro, Carvalho & Araujo (2007) distinguiram dois grupos de espécies em função das adaptações ligadas ao uso de habitat: os lagartos corredores de chão, formado por animais de corpo mais robusto e membros longos, e os escondedores, por espécies de tamanho menor e membros mais curtos. Ribas et al. 2004 avaliaram a estrutura de dedos e garras de espécies de lagartos de restinga e encontraram repartições de microhabitats pelas espécies abordadas, em uso vertical e horizontal.

Manguezais são assembléias de árvores (principalmente das espécies dos gêneros *Avicennia* e *Rhizophora*, segundo Blasco et al. 1996) que dominam a região do entre marés ao longo da costa marinha, estuarina e de ilhas em regiões tropicais (Middleton & Mckee 2001), onde há encontro de água doce com o mar. O efeito defletor de raízes e troncos de mangue reduz substancialmente as correntes de maré (Scoffin 1970) e faz com que ocorra acúmulo de material sedimentar em suspensão. São áreas com valiosos recursos econômicos e ecológicos, consideradas “berçários” e

refúgio de muitas espécies de crustáceos, moluscos, aves, peixes, répteis e mamíferos, e oferecem proteção contra a erosão costeira (Saenger et al. 1983, Alongi 2002). Em estudo realizado com peixes estuarinos, Gomes et al. (2003), observaram a ocorrência de segregação morfológica de 15 espécies relacionada com o tamanho do item alimentar, agilidade natatória e posição na coluna d'água .

Os costões rochosos são considerados importantes ecossistemas costeiros, por abrigarem um grande número de espécies de grande importância ecológica e econômica, como mexilhões, ostras, crustáceos e peixes (Nybakken 1997). Os organismos são distribuídos através de uma zonação vertical. No Brasil, essa zonação é dividida em supralitoral, médiolitoral e infralitoral (Coutinho 2002). Essa divisão ocorre devido a interações de vários fatores físicos (erosão por batimento de ondas, ventos, temperatura e chuvas), químicos (dependem do tipo de rocha que forma o costão, uma vez que minerais reagem quimicamente com a água do mar) e biológicos (causado por organismos habitantes ou visitantes do costão, como ouriços, esponjas e moluscos) estabelecendo limites de distribuição (Coutinho 1995). A grande diversidade de espécies presentes nestes ambientes propicia que ocorram fortes interações biológicas que são consequência da limitação de substrato ao longo do gradiente existente entre os habitats terrestre e marinho (Cetesb 1998, Almeida 2008). Em estudo ecomorfológico realizado com três espécies de peixes em um complexo recifal, Piorski et al. (2007) encontraram padrões morfológicos para a utilização de microhabitats, em relação à capacidade de execução de giros verticais e capacidade de natação rápida.

Já os ecossistemas bêntônicos podem ocorrer em uma ampla gama de condições físicas, de regimes hidrodinâmicos altamente turbulentos associados a regiões de substratos rochosos e a habitats costeiros de sedimentação fina, lodosa ou arenosa (Covich et al. 2004). É uma região de grande importância ecológica e econômica,



devido à grande diversidade da fauna e pela grande exploração comercial principalmente da fauna ictiológica. Em estudo realizado com peixes papagaio, espécies chave em diversas comunidades bentônicas, Streelman et al. (2002) encontraram diferenças ecomorfológicas que possivelmente desempenharam papel significativo na divergência inicial de linhagens do grupo.

A vida nos ambientes citados anteriormente confere à fauna uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais adquiridas ao longo de milhões de anos por diferentes processos evolutivos (Streelman et al. 2002, Gomes et al. 2003, Ribas et al. 2004, Carvalho & Araujo 2007, Piorski et al. 2007).

Baseado na premissa de que as adaptações morfológicas de um organismo podem refletir suas relações ecológicas (Karr & James 1975), o objetivo do presente trabalho foi avaliar se diferentes espécies de Brachyura possuem padrões ecomorfológicos em comum ligadas ao habitat em que estão inseridas, utilizando para isso comparações de proporções de dimensões corporais e o emprego de atributos ecomorfológicos.

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Área de estudo

O litoral paranaense, localizado na Região Sul do Brasil, tem cerca de 107 km de extensão (Maack 1981), com uma ampla planície costeira que se estende desde o Canal do Varadouro, ao norte, no limite com o Estado de São Paulo, até o Rio Saí-Guaçu, ao sul, no limite com o Estado de Santa Catarina (Angulo 1993). Segundo Vanhoni & Mendoça 2008, o clima do litoral do Paraná é do tipo Cfa (Clima Subtropical Úmido -

Mesotérmico), com média do mês mais quente superior a 22°C e no mês mais frio inferior a 18°C, sem estação seca definida.

O presente trabalho foi realizado em diferentes pontos do litoral do Estado do Paraná (entre 25°12'30''S-48°01'15''W e 25°58'37''S-48°35'26''W) nos municípios de Guaratuba, Matinhos e Pontal do Sul e litoral norte de Santa Catarina, nas cidades de Itapoá (25°58'S-48°35'W e 26°02'S-48°36'W) e Penha (26°46'S-48°38'W), onde o clima é similar ao do litoral do Paraná (Horn Filho 1997).

## 2.2 Procedência do material biológico

Os decápodes braquiúros tratados no presente estudo são provenientes de material depositado em museus (lista abaixo) e de material coletado nos seguintes biótopos ou ecossistemas: substrato inconsolidado da região costeira de Pontal do Sul, costões rochosos da Ilha do Farol, Matinhos, PR, manguezais e lanternas de cultivo de ostras da Baía de Guaratuba, Guaratuba, PR e do Rio Saí-Mirim, Itapoá, SC, praias arenosas de Itapoá, SC e lanternas de cultivo de vieiras de Penha, SC. Estas coletas foram realizadas de 15/12/2009 a 05/01/2011.

Nos costões rochosos, manguezais, praias arenosas e nos cultivos de moluscos, as coletas de animais foram realizadas manualmente, enquanto no substrato inconsolidado, elas foram obtidas com redes de arrasto do tipo “double-rig”. Após as coletas, os caranguejos foram devidamente etiquetados, acondicionados em sacos plásticos e mantidos em caixas térmicas e transportados ao Laboratório de Ecologia de Crustacea UFPR (LEC-UFPR-Curitiba, PR).

Os seguintes exemplares depositados no Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI) em Curitiba, PR, também, foram examinados: *Armases angustipes*:

MHNCI 2087, MHNCI 2088, MHNCI 2089, MHNCI 2090, MHNCI 2091, MHNCI 2092, MHNCI 2093, MHNCI 2094, MHNCI 2095, MHNCI 2096, MHNCI 2097, MHNCI 2098, MHNCI 2099; *Arenaeus cribarius*: MHNCI 148, MHNCI 150; *Eriphia gonagra*: MHNCI 032, MHNCI 072, MHNCI 073, MHNCI 244, MHNCI 504, MHNCI 517, MHNCI 518, MHNCI 910; *Eurypanopeus abbreviatus*: MHNCI 100, MHNCI 446, MHNCI 448, MHNCI 449, MHNCI 473, MHNCI 487, MHNCI 491, MHNCI 492, MHNCI 493, MHNCI 525, MHNCI 526, MHNCI 1203, MHNCI 1204, MHNCI 1222; *Eurytium limosum*: MHNCI 035, MHNCI 037, MHNCI 061, MHNCI 160; *Menippe nodifrons*: MHNCI 019, MHNCI 314; *Persephona mediterranea*: MHNCI 997, MHNCI 1000, MHNCI 1005, MHNCI 1006, MHNCI 1007, MHNCI 1008, MHNCI 1010, MHNCI 1012, MHNCI 1014; *Pilumnus dasypodus*: MHNCI 750; *Sesarma rectum*: MHNCI 250, MHNCI 1248, MHNCI 1249, MHNCI 1251, MHNCI 1283, MHNCI 1284; *Uca (Minuca) thayeri*: MHNCI 698. Do Laboratório de Ecologia de Crustacea UFPR (LEC-UFPR) em Curitiba, PR, foram examinados exemplares de *Eurytium limosum*, *Panopeus austrobesus*, *Uca (Uca) maracoani*, *Uca (Minuca) thayeri* e *Ucides cordatus*.

### 2.3 Procedimentos laboratoriais

Em laboratório, os indivíduos coletados foram fixados em formol 4%, conservados em álcool 75%, sexados e identificados com base em Melo (1996).

Somente animais adultos e em perfeito estado de conservação (indivíduos com apêndices em regeneração foram excluídos das análises) de ambos os sexos foram considerados no presente estudo, cujo reconhecimento foi baseado na morfologia do abdômen e no porte dos mesmos. Machos e fêmeas foram analisados separadamente devido ao dimorfismo sexual. Foram medidas 17 dimensões para fêmeas e 16 para

machos, com um paquímetro digital de 0,05 mm de precisão (Fig. 1): largura da carapaça (LC), comprimento da carapaça (CC), altura da carapaça (AC), largura do abdômen das fêmeas na altura do 4º somito abdominal (LAF), largura da região orbital (LRO), comprimento total da perna ambulatória 1 (CTP1), comprimento do mero da perna ambulatória 1 (CM1), largura do mero da perna ambulatória 1 (LM1), comprimento do dátilo da perna ambulatória 1 (CD1), comprimento total da perna ambulatória 4 (CTP4), comprimento do mero da perna ambulatória 4 (CM4), largura do mero da perna ambulatória 4 (LM4), comprimento do dátilo da perna ambulatória 4 (CD4), comprimento do quelípodo maior (CQM), altura do quelípodo maior (AQM), comprimento do quelípodo menor (CQm) e altura do quelípodo menor (AQm). Estas medidas lineares foram escolhidas por abrangerem apêndices e a carapaça.

#### 2.4 Procedimentos estatísticos

Para evitar que os dados fossem influenciados pelo porte das espécies analisadas, os dados utilizados na Análise de Componentes Principais (ACP) e na Análise de Agrupamento correspondem aos valores relativos entre as dimensões e a LC. Esta medida foi escolhida por ser considerado por diversos autores como uma medida menos sensível às distorções de amostragem e de classes de tamanho mesmo em indivíduos adultos (Hart 1982; Orensanz & Galluci 1988; Hines 1991, Harrison & Crespi 1999). Um total de 15 medidas proporcionais resultou para machos e 16 para fêmeas.

Para verificar quais destas relações estão respondendo pela maior parte da variação foi utilizada a Análise de Componentes Principais (ACP) e a afinidade morfológica de cada espécie foi testada com a Análise de Agrupamento por distâncias

euclidianas, através da dissimilaridade das medidas proporcionais. Todos os dados foram testados quanto à normalidade, e os testes estatísticos foram realizados com o auxílio do programa PAST, considerando um nível de significância de 5%.

Com o propósito de avaliar as possíveis semelhanças morfológicas entre as espécies que ocorrem em um mesmo habitat, foram calculados os seguintes 12 atributos ecomorfológicos a partir das dimensões corpóreas lineares (15 para machos e fêmeas): comprimento total relativo entre as pernas ambulatórias 1 e 4 (CTPA), largura relativa do mero da perna ambulatória 1 (LRM1), comprimento relativo do dactilo da perna ambulatória 1 (CRD1), comprimento relativo do mero da perna ambulatória 4 (CRM4), largura relativa do mero da perna ambulatória 4 (LRM4), comprimento relativo do dactilo da perna ambulatória 4 (CRD4), comprimento relativo do mero das pernas ambulatórias 1 e 4 (CRM), altura relativa da carapaça (ARC), largura relativa da região orbital (LRR), comprimento relativo dos quelípodos maior e menor (CRQ), comprimento e altura relativos do quelípodo maior (CAR) e área relativa do quelípodo maior (ARQM). As fórmulas destas relações encontram-se na Tab. III. Estes atributos foram escolhidos por expressarem características morfológicas dos animais com significado adaptativo ao habitat que ocupam, permitindo uma segregação das demais espécies.

Para verificar a validade dos atributos ecomorfológicos foram realizadas filmagens e observações em ambiente natural das seguintes espécies: *A. pisonii*, *E. brasiliensis*, *E. gonagra*, *G. cruentata*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. transversus* e *U. thayeri*. Estas espécies foram escolhidas pela facilidade de visualização e abundância em seus respectivos habitats. Um total de 88 minutos de filmagens, durante o dia e a noite (somente para *O. quadrata*) foi executado, buscando padrões de utilização das pernas ambulatórias pelas espécies de diferentes habitats. As pernas ambulatórias foram

o foco das filmagens por constituírem medidas que permitiram segregar claramente os grandes grupos de espécies.

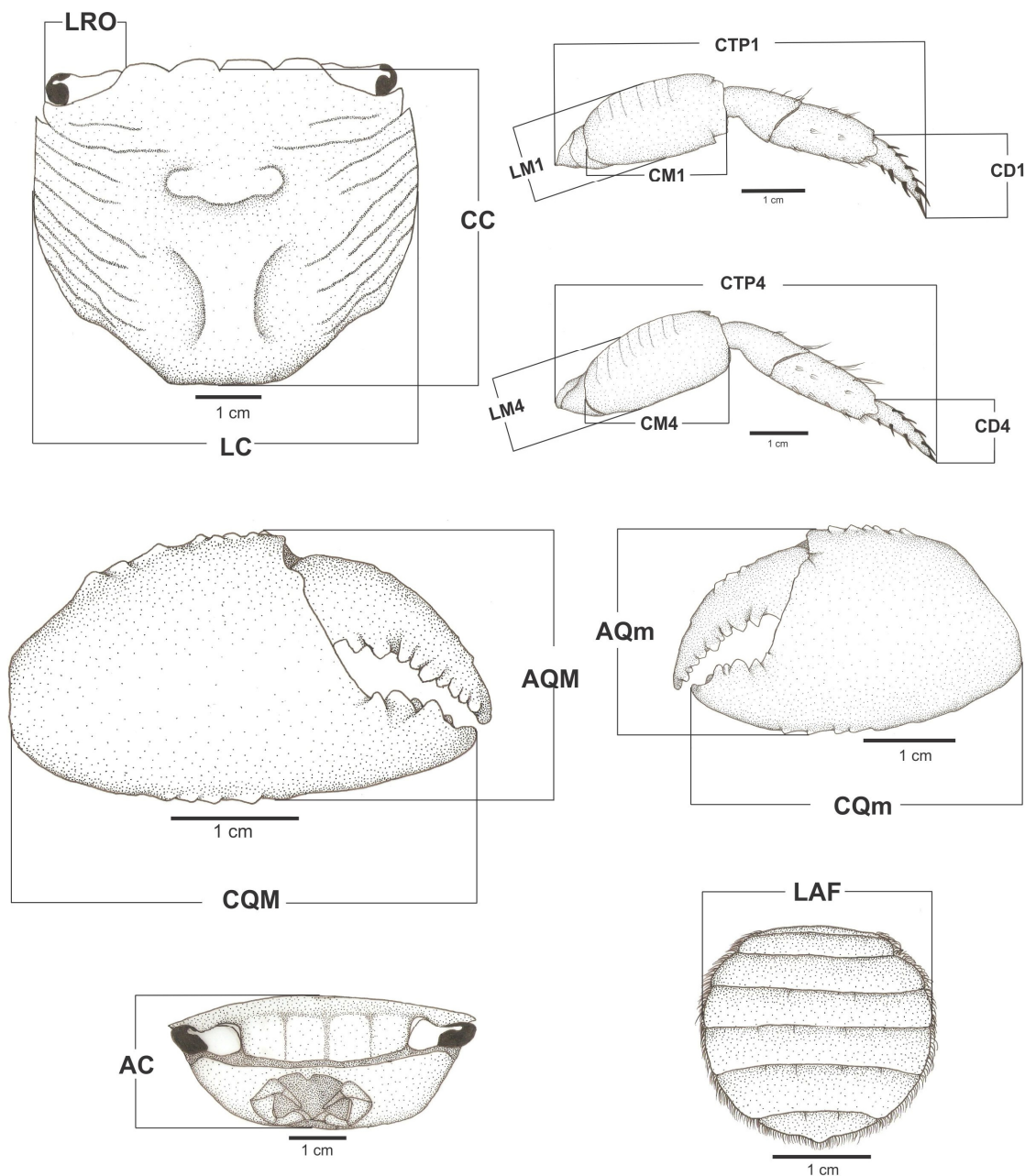


Figura 1. Esquema das medidas morfométricas obtidas. LC: largura da carapaça, CC: comprimento da carapaça, AC: altura da carapaça, LAF: largura do abdômen das fêmeas na altura do 4º somite abdominal, LRO: largura da região orbital, CTP1: comprimento total da perna ambulatória 1, CM1: comprimento do mero da perna ambulatória 1, LM1: largura do mero da perna ambulatória 1, CD1: comprimento do dátilo da perna ambulatória 1, CTP4: comprimento total da perna ambulatória 4, CM4: comprimento do mero da perna ambulatória 4, LM4: largura do mero da perna ambulatória 4, CD4: comprimento do dátilo da perna ambulatória 4, CQM: comprimento do quelípodo maior, AQM: altura do quelípodo maior, CQm: comprimento do quelípodo menor e AQm: altura do quelípodo menor.

### 3. Resultados

Foi mensurado um total de 241 fêmeas e 287 machos de 24 espécies de Brachyura provenientes de diferentes ecossistemas (Tab. I): *Acantholobulus schmitti* (Rathbun 1930), *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards 1873), *Arenaeus cribarius* (Lamarck 1818), *Armases angustipes* (Dana 1852), *Callinectes danae* Smith 1869, *Epialtus brasiliensis* Dana 1852, *Eriphia gonagra* (Fabricius 1781), *Eurypanopeus abbreviatus* (Stimpson 1860), *Eurypanopeus dissimilis* (Benedict & Rathbun 1891), *Eurytium limosum* (Say 1818), *Goniopsis cruentata* (Latreille 1803), *Hepatus pudibundus* (Herbst 1785), *Libia ferreirae* Brito Capello 1871, *Menippe nodifrons* Stimpson 1859, *Ocypode quadrata* (Fabricius 1787), *Pachygrapsus transversus* (Gibbes 1850), *Panopeus austrobesus* Williams 1983, *Persephona mediterranea* (Herbst 1794), *Persephona punctata* (Linnaeus 1758), *Pilumnus dasypodus* Kingsley 1879, *Sesarma rectum* Randall 1840, *Uca (Uca) maracoani* (Latreille 1802), *Uca (Minuca) thayeri* Rathbun 1900 e *Ucides cordatus* (Linnaeus 1763).

A largura média da carapaça das espécies foi variada, onde aquelas com LC grandes e pequenas ocorreram em um mesmo agrupamento. Entretanto, houve predominância daquelas de maior porte nos ambientes bentopelágicos e de mar aberto e as de menor porte nos substratos complexos e fital (Fig. 4).

Tabela I. Lista das espécies de Brachyura, número de indivíduos analisados e os respectivos ecossistemas (biótopos) tratados no presente estudo.

Espécie	Nº	Ecossistema (Biótopo)	Referências
<i>Acantholobulus schmitti</i>	39	Costão rochoso e lanternas de cultivo de ostras (fundos rochosos, arenosos, lamosos e biodetríticos).	Melo (1996), Marochi & Masunari (2011), presente estudo
<i>Aratus pisonii</i>	16	Manguezal (superfície dos mangues, das rochas e troncos caídos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Arenaeus cribarius</i>	15	Mar aberto (fundos arenosos próximo a praias).	Melo (1996), presente estudo
<i>Armases angustipes</i>	20	Manguezal (sobre bromeliáceas e costões rochosos de áreas marginais).	Melo (1996), presente estudo
<i>Callinectes danae</i>	26	Estuário e mar aberto (fundos lamosos e arenosos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Epialtus brasiliensis</i>	15	Fital (talos das algas dos gêneros <i>Laurentia</i> , <i>Padina</i> e <i>Sargassum</i> ).	Melo (1996), Masunari & Dubiaski-Silva (1998), presente estudo
<i>Eriphia gonagra</i>	15	Costão rochoso e bancos de <i>Phagmatopoma caudata</i> (Kröyer, 1856) (frestas e ocos de corais, rochas; entre algas e esponjas).	Melo 1996, Marochi & Masunari (2011), presente estudo
<i>Eurypanopeus abbreviatus</i>	15	Costão rochoso, bancos de <i>P. caudata</i> e lanternas de cultivo de ostras (espaços entre rochas, recifes de coral e ostras cultivadas).	Melo 1996, Marochi & Masunari (2011), presente estudo
<i>Eurypanopeus dissimilis</i>	21	Costão rochoso e lanternas de cultivo de ostras (espaços entre rochas).	Marochi & Masunari (2011), presente estudo
<i>Eurytium limosum</i>	10	Manguezal (fundos lodosos entre mangues e ocos de troncos caídos)	Melo 1996, Marochi & Masunari (2011), presente estudo
<i>Libinia ferreirae</i>	27	Mar aberto (fundos lodosos e areno-lodosos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Goniopsis cruentata</i>	10	Manguezal (superfície dos troncos, das raízes escoras, do solo lodoso e ocos de troncos caídos e de mangues vivos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Hepatus pudibundus</i>	61	Mar aberto (fundos lamosos, arenosos e biodetríticos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Menippe nodifrons</i>	19	Costão rochoso, bancos de <i>P. caudata</i> e lanternas de cultivo de ostras (poças de marés, frestas de rochas, pilares de atracadouros).	Melo 1996, Marochi & Masunari (2011), presente estudo
<i>Ocypode quadrata</i>	20	Praia arenosa (nível do supralitoral até a área de dunas e/ou restinga).	Melo (1996), presente estudo
<i>Pachygrapsus transversus</i>	42	Costão rochoso, manguezal, bancos de <i>P. caudata</i> (superfície, frestas e ocos de rochas, sob pedras, entre raízes na região de manguezal).	Melo (1996), presente estudo
<i>Panopeus austrobesus</i>	35	Manguezal, costão rochoso e lanternas de cultivo de ostras (ocos de troncos caídos, espaços entre rochas e ostras cultivadas).	Melo (1996), presente estudo



<i>Persephona mediterranea</i>	15	Mar aberto (fundos arenosos e biodetríticos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Persephona punctata</i>	13	Mar aberto (fundos arenosos, lamosos e biodentríticos).	Melo (1996), presente estudo
<i>Pilumnus dasypodus</i>	20	Fital, costão rochoso, manguezal e lanternas de cultivo de ostras (fundos arenosos e biodentríticos, superfície de raízes de mangue e pilares de embarcadouros).	Masunari (1982), Melo (1996), Marochi & Masunari 2011, presente estudo
<i>Sesarma rectum</i>	10	Manguezal (substratos areno-lodosos).	Melo 1996, presente estudo
<i>Uca maracoani</i>	29	Baixios contíguos ao manguezal (fundos lamosos sem vegetação).	Crane 1975, Melo 1996, Masunari (2006), presente estudo
<i>Uca thayeri</i>	15	Manguezal (fundos lamosos entre os mangues).	Crane 1975, Melo 1996, Masunari (2006), presente estudo
<i>Ucides cordatus</i>	20	Manguezal (fundos lamosos entre os mangues).	Melo 1996, Kassuga (2009), presente estudo

Dentre os machos, os dois primeiros eixos produzidos pela Análise de Componentes Principais (ACP) acumularam 77,52% da variação. As dimensões que mais influenciaram a distribuição das espécies no Eixo 1 foram CTP1 e CTP4, respondendo por 56,02% da variação, enquanto no Eixo 2, responsável por 21,50% da variação, foram CQM e CC (Tabela II).

Para as fêmeas, os dois primeiros eixos da ACP foram responsáveis por 74,73% da variação. O Eixo 1 acumulou 60,84% da variação, e as dimensões que mais influenciaram foram CTP4 e CTP1, ao passo que no Eixo 2, responsável por 13,89% da variação, foram CQM e AQM (Tabela II).

Tabela II. Autovalores obtidos na Análise de Componentes Principais (ACP) para os dois primeiros eixos que explicam a variação das dimensões corpóreas de *Brachyura* em machos e fêmeas separadamente.

<b>Dimensões machos</b>	<b>PCI</b>	<b>PCII</b>	<b>Dimensões fêmeas</b>	<b>PCI</b>	<b>PCII</b>
CC	0,23	0,36	CC	0,24	-0,33
AC	0,19	0,02	AC	0,16	-0,07
CRO	0,21	-0,27	LAF	0,29	-0,2
CTP1	0,52	0,24	LRO	0,17	0,07
CM1	0,22	0,10	CTP1	0,54	-0,07
LM1	0,10	0,01	CM1	0,23	-0,10
CD1	0,08	0,06	LM1	0,10	0,07
CTP4	0,52	0,19	CD1	0,07	0,03
CM4	0,25	0,05	CTP4	0,58	0,17
LM4	0,09	0,01	CM4	0,25	0,03
CD4	0,04	0,06	LM4	0,10	0,06
CQM	0,39	-0,72	CD4	0,08	0,02
AQM	0,20	-0,24	CQM	0,06	0,54
CQm	0,06	0,23	AQM	0,03	0,52
AQm	0,05	0,19	CQm	0,04	0,33
			AQm	0,02	0,29
<b>Variância acumulada (%)</b>	56,02	21,50	<b>Variância acumulada (%)</b>	60,84	13,89

Através da ACP (Figs. 2 e 3) foi possível visualizar quatro agrupamentos de espécies ligados ao tipo de habitat/substrato em que elas ocorrem: 1. espécies de substrato complexo, 2. espécies semiterrestres, 3. espécies bentopelágicas e de mar aberto e 4. espécie fital. O agrupamento de substrato complexo foi formado pelas espécies ocorrentes em superfícies de costões rochosos, troncos em decomposição ou bancos de ostras e caracterizadas pela presença de pernas ambulatórias 1 (P1) e 4 (P4) de comprimento total similar (diferença não superior a 17% do comprimento entre P1 e P4), quelípodos robustos (altura do quelípodo superior ou igual a 35% do comprimento) e heteroquelia acentuada: *A. schmitti*, *E. gonagra*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *P. transversus*, *P. austrobesus* e *P. dasypodus*.

O agrupamento das espécies semiterrestres foi constituído pelas espécies das famílias Grapsidae, Sesarnidae, Ucididae e Ocypodidae: *A. pisonii*, *A. angustipes*, *G.*

*cruentata*, *O. quadrata*, *S. rectum*, *U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. cordatus*. Caracterizam estas espécies P1 e P4 de comprimentos distintos entre si, sendo a P1 maior que a P4 na maioria das espécies -*A. pisonii*, *O. quadrata*, *U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. cordatus*-, quelípodos robustos (altura superior a 35% do comprimento) e desiguais presentes em cinco espécies -*O. quadrata*, *S. rectum*, *U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. cordatus*. As espécies *O. quadrata*, *S. rectum*, *U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. cordatus* cavam tocas em substratos inconsolidados tanto de manguezais como de praias arenosas e caminham predominantemente sobre a superfície do solo, enquanto *A. pisonii*, *A. angustipes* e *G. cruentata* vivem predominantemente sobre a superfície de troncos do solo e se protegem temporariamente em ocos dos mesmos.

O agrupamento das espécies bentopelágicas e de mar aberto foi formado por *A. cribarius*, *C. danae*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. mediterrânea* e *P. punctata*. Elas foram caracterizadas pelas P1 e P4 de tamanhos distintos, sendo P1 maior que a P4, quelípodos não robustos (altura inferior a 35% do comprimento) e de portes similares entre si, com exceção de *H. pudibundus*; são espécies natantes ou habitantes de mar aberto.

O último agrupamento, fital, foi formado por apenas uma espécie, *E. brasiliensis*, e foi caracterizada por apresentar a P1 relativamente maior que a P4 e ausência de heteroquelia (Figs. 2 e 3).

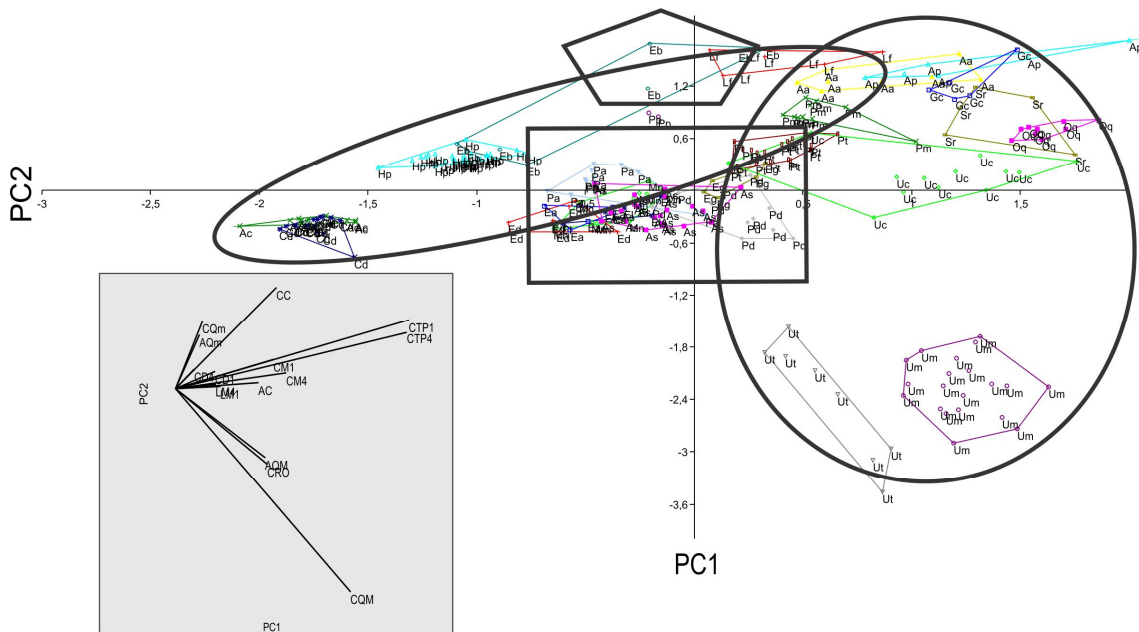


Figura 2. A-Análise dos Componentes Principais dos machos de Brachyura. As: *Acantholobulus schmitti*, Ap: *Aratus pisonii*, Ac: *Arenaeus cribarius*, Aa: *Armases angustipes*, Cd: *Callinectes danae*, Eb: *Epialtus brasiliensis*, Eg: *Eriphia gonagra*, Ea: *Eurypanopeus abbreviatus*, Ed: *Eurypanopeus dissimilis*, El: *Eurytium limosum*, Lf: *Libinia ferreirae*, Gc: *Goniopsis cruentata*, Hp: *Hepatus pudibundus*, Mn: *Menippe nodifrons*, Oq: *Ocypode quadrata*, Pt: *Pachygrapsus transversus*, Pa: *Panopeus austrobesus*, Pm: *Persephona mediterranea*, Pp: *Persephona punctata*, Pd: *Pilumnus dasypodus*, Sr: *Sesarma rectum*, Um: *Uca maracoani*, Ut: *Uca thayeri* e Uc: *Ucides cordatus*. □ = espécies de substrato complexo, ○ = espécies bentopelágicas e de mar aberto, ○ = espécies semiterrestres e ◇ = espécie fital. B-Biplot referente à Análise dos Componentes Principais dos machos.

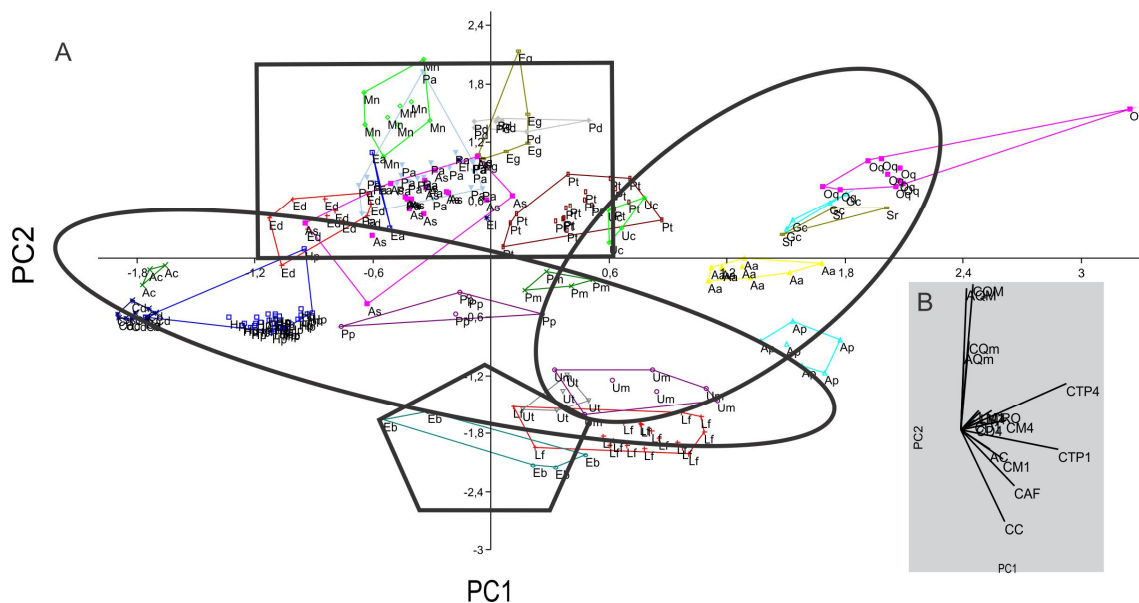


Figura 3. A-Análise de Componentes Principais das fêmeas de Brachyura. As: *Acantholobulus schmitti*, Ap: *Aratus pisonii*, Ac: *Arenaeus cribarius*, Aa: *Armases angustipes*, Cd: *Callinectes danae*, Eb: *Epialtus brasiliensis*, Eg: *Eriphia gonagra*, Ea: *Eurypanopeus abbreviatus*, Ed: *Eurypanopeus dissimilis*, El: *Eurytium limosum*, Lf: *Libinia ferreirae*, Gc: *Goniopsis cruentata*, Hp: *Hepatus pudibundus*, Mn: *Menippe nodifrons*, Oq: *Ocypode quadrata*, Pt: *Pachygrapsus transversus*, Pa: *Panopeus austrobesus*, Pm: *Persephona mediterranea*, Pp: *Persephona punctata*, Pd: *Pilumnus dasypodus*, Sr: *Sesarma rectum*, Um: *Uca maracoani*, Ut: *Uca thayeri* e Uc: *Ucides cordatus*. □ = espécies de substrato duro, ○ = espécies bentopelágicas e de mar aberto, ○ = espécies semiterrestres e ◇ = espécie fital. B-Biplot referente à Análise dos Componentes Principais das fêmeas.

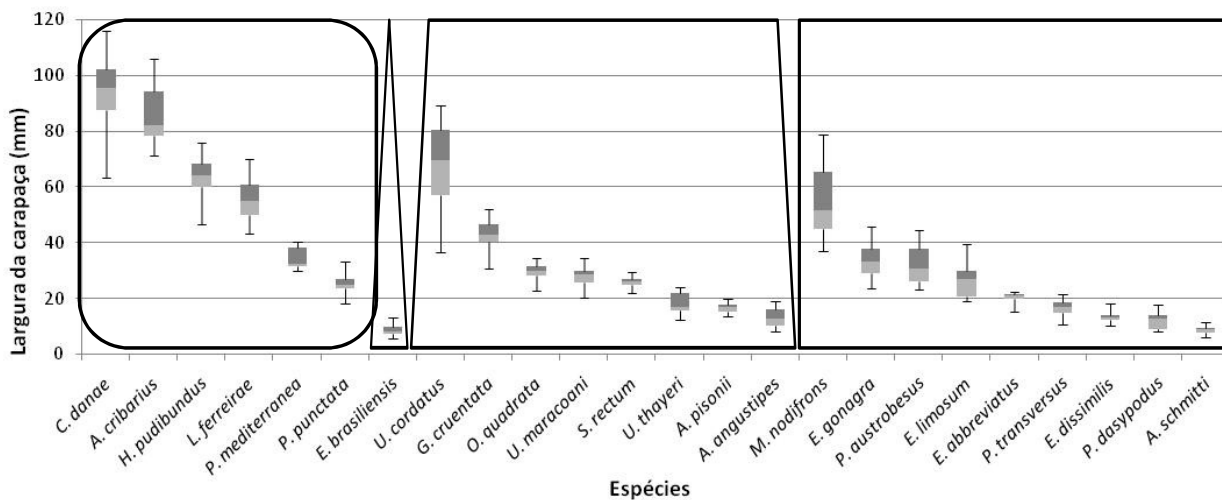






Figura 4. Média, desvio padrão e amplitude da largura da carapaça das diferentes espécies ocorrentes nos quatro tipos de habitat.  = espécies bentopelágicas e de mar aberto,  = espécie exclusivamente fital,  = espécies de substrato complexo e  = espécies semiterrestres.

A Análise de Agrupamento mostrou resultados similares aos dos agrupamentos observados na ACP, com algumas exceções (Figs. 5 e 6): 1. os machos das espécies do gênero *Uca* formaram um agrupamento distinto das demais espécies semiterrestres, devido à influência das medidas relacionadas aos quelípodos maiores que têm valores discrepantes em relação aos quelípodos menores; 2. os machos e fêmeas de *A. cribarius*, *C. danae*, e *H. pudibundus* formaram um agrupamento e *E. brasiliensis*, *P. mediterranea*, *P. punctata* e *L. ferreirae* um agrupamento irmão; 3. as fêmeas de *U. cordatus*, constituíram um ramo irmão das espécies de substrato complexo. Os demais agrupamentos dos machos formados por *A. pisonii*, *G. cruentata*, *S. rectum*, *A. angustipes*, *O. quadrata*, *U. cordatus*, bem como o formado por *A. schmitti*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. gonagra*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *P. transversus*, *P. austrobesus* e *P. dasypodus* foram formados pelos mesmos agrupamentos visualizados na ACP. Para as fêmeas, esta semelhança foi observada para o agrupamento das espécies *A. pisonii*, *G. cruentata*, *S. rectum*, *A. angustipes*, *O. quadrata*, *U. maracoani* e

*U. thayeri* e para o agrupamento das espécies *A. schmitti*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. gonagra*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *P. transversus*, *P. austrobesus* e *P. dasypodus*.

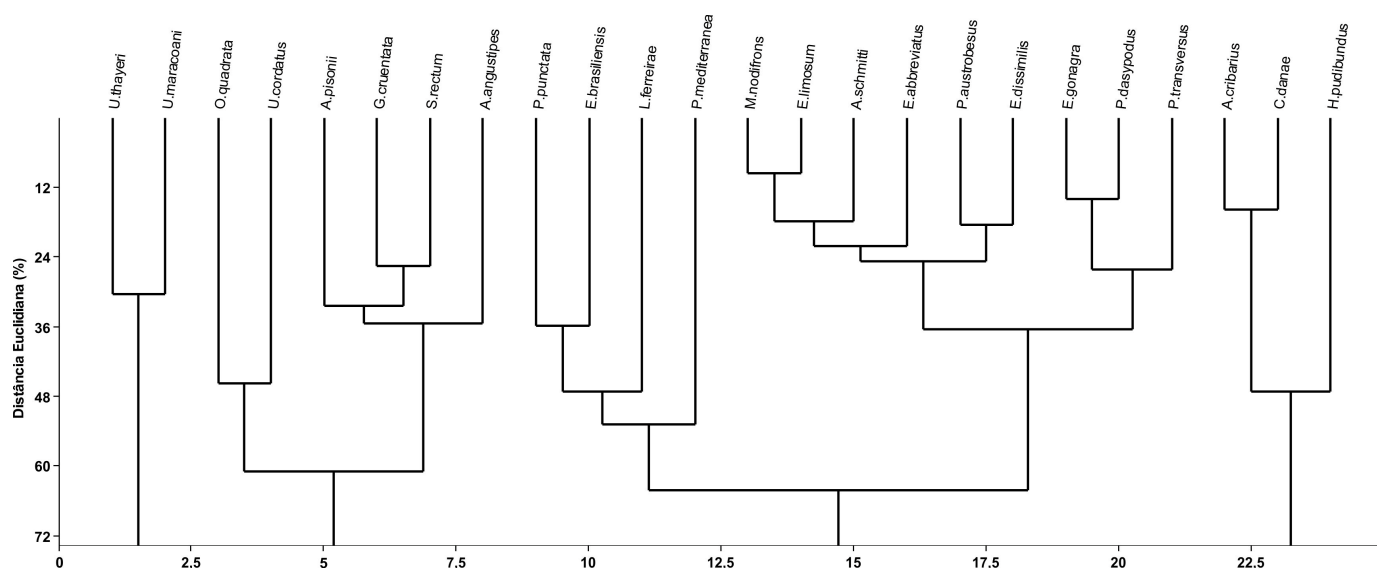


Figura 5. Análise de Agrupamento dos machos de Brachyura.

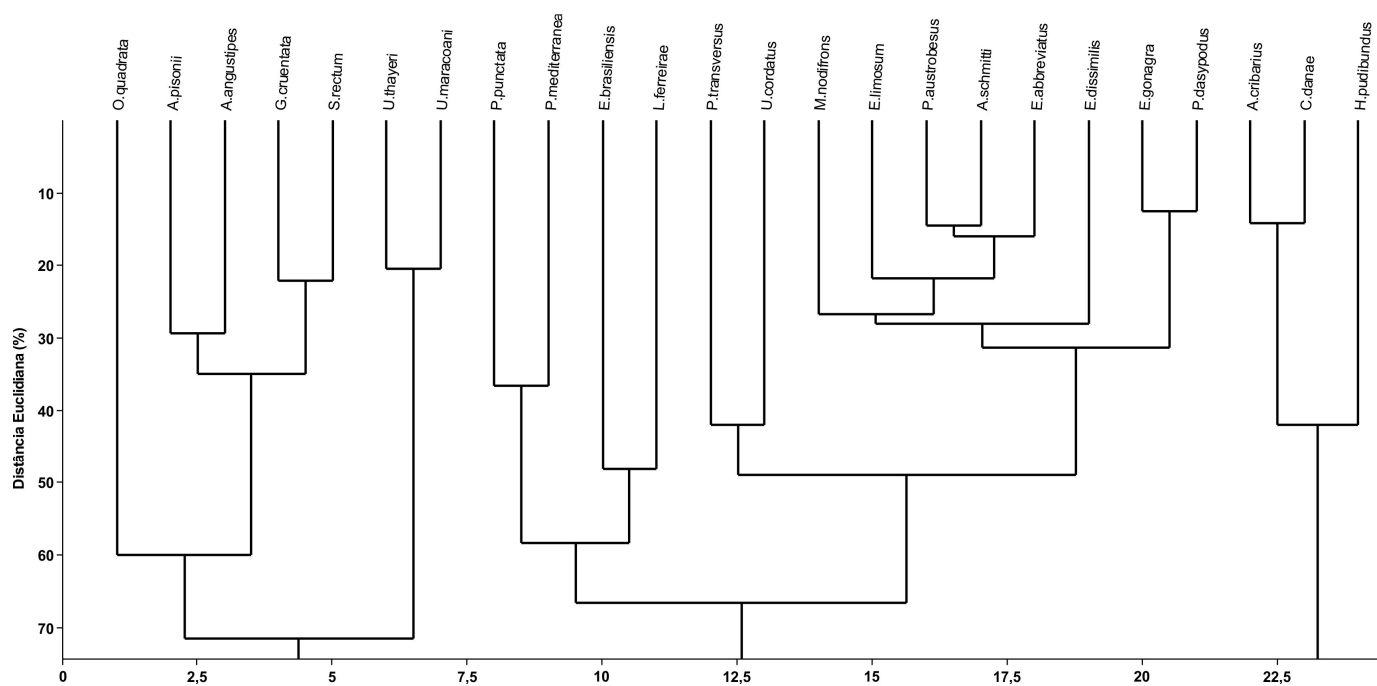


Figura 6. Análise de Agrupamento das fêmeas de Brachyura.

Através das relações diretas entre as medidas que mais influenciaram na ACP, foram criados 12 atributos ecomorfológicos (Tab. III), onde fêmeas e machos foram analisados separadamente nas medidas relacionadas com o quelípodo (CRQ, CAR e SAR), em função do forte dimorfismo sexual. Para todos os outros atributos (9), machos e fêmeas foram descritos juntos.

Tabela III. Atributos ecomorfológicos, fórmulas e respectivas interpretações de Brachyura.

Atributo ecomorfológico	Fórmula	Interpretação	Espécies (machos)	Espécies (fêmeas)
Proporção do comprimento total das pernas ambulatórias (CTPA)	CTP1/CTP4	Valores inferiores a 1,00 (CTP1<CTP4): P4 longas otimizam passadas largas em solos terrestres.	<i>A. angustipes</i> , <i>G. cruentata</i> e <i>S. rectum</i>	Idem aos machos
		Valores entre 1,00 - 1,21, (CTP1≈CTP4): pernas ambulatórias uniformes facilitam o movimento em habitats complexos e em tocas.	<i>A. schmitti</i> , <i>A. pisonii</i> , <i>E. gonagra</i> , <i>E. abbreviatus</i> , <i>E. dissimilis</i> , <i>E. limosum</i> , <i>M. nodifrons</i> , <i>O. quadrata</i> , <i>P. transversus</i> , <i>P. austrobesus</i> , <i>P. dasypodus</i> , <i>U. maracoani</i> e <i>U. thayeri</i>	Idem aos machos
		Valores entre 1,22 - 1,39 (CTP1>CTP4): P1 longas facilitam a locomoção em habits permanentemente submersos.	<i>A. cribarius</i> , <i>C. danae</i> , <i>H. pudibundus</i> , <i>L. ferreirae</i> , <i>P. mediterranea</i> e <i>P. punctata</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 1,40 (CTP1=1,5CTP4): P1 longas podem ser utilizadas para “tatear” o substrato.	<i>E. brasiliensis</i> e <i>U. cordatus</i>	Idem aos machos
Largura relativa do mero da perna ambulatória 1 (LRM1)	LM1/CTP1	Valores inferiores a 0,11: mero1 estreitos, musculatura pouco desenvolvida devido à alta densidade da água e menor esforço para locomoção em ambientes bentopelágicos e de mar aberto; não ligado ao habitat em <i>U. cordatus</i> .	<i>A. cribarius</i> , <i>C. danae</i> , <i>E. brasiliensis</i> , <i>L. ferreirae</i> , <i>P. mediterranea</i> , <i>P. punctata</i> e <i>U. cordatus</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,14: mero1 largos, musculatura desenvolvida que oferecem maior estabilidade em habitats complexos e em solos terrestres	<i>A. schmitti</i> , <i>A. pisonii</i> , <i>A. angustipes</i> , <i>E. gonagra</i> , <i>E. abbreviatus</i> , <i>E. dissimilis</i> , <i>E. limosum</i> , <i>G. cruentata</i> , <i>M. nodifrons</i> , <i>O. quadrata</i> , <i>S. rectum</i> , <i>P. transversus</i> , <i>P. austrobesus</i> , <i>P. dasypodus</i> , <i>U. maracoani</i> e <i>U. thayeri</i>	Idem aos machos
Comprimento relativo do dactilo da perna ambulatória 1 (CRD1)	CD1/CTP1	Valores inferiores a 0,15 (dactilo curto, cerca de 1/7 CTP1): adaptação para agarrar e/ou se prender à rugosidade da superfície dos mangues.	<i>A. pisonii</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,15 (dactilo normal, cerca de 1/4 a 1/5 CTP1).	<i>A. schmitti</i> , <i>A. angustipes</i> , <i>A. cribarius</i> , <i>C. danae</i> , <i>E. gonagra</i> , <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. abbreviatus</i> , <i>E. dissimilis</i> , <i>E. limosum</i> , <i>G. cruentata</i> , <i>H. pudibundus</i> , <i>L. ferreirae</i> , <i>M. nodifrons</i> , <i>O. quadrata</i> , <i>S. rectum</i> , <i>P. transversus</i> , <i>P. austrobesus</i> , <i>P. mediterranea</i> , <i>P. punctata</i> , <i>P. dasypodus</i> , <i>U. maracoani</i> , <i>U. thayeri</i> e <i>U. cordatus</i>	Idem aos machos



Comprimento relativo do mero da perna ambulatória 4 (CRM4)	CM4/ CTP4	Valores inferiores a 0,25 (mero4 curto): adaptação à natação.	<i>A. cribarius</i> e <i>C. danae</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,25 (mero4 longo): adaptação ao deslocamento por caminhada.	<i>A. schmitti</i> , <i>A. pisonii</i> , <i>A. angustipes</i> , <i>E. gonagra</i> , <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. abbreviatus</i> , <i>E. dissimilis</i> , <i>E. limosum</i> , <i>G. cruentata</i> , <i>H. pudibundus</i> , <i>L. ferreirae</i> , <i>M. nodifrons</i> , <i>O. quadrata</i> , <i>S. rectum</i> , <i>P. transversus</i> , <i>P. austrobesus</i> , <i>P. mediterranea</i> , <i>P. punctata</i> , <i>P. dasypodus</i> , <i>U. maracoani</i> , <i>U. thayeri</i> e <i>U. cordatus</i>	Idem aos machos
Largura relativa do mero da perna ambulatória 4 (LRM4)	LM4/CTP4	Valores inferiores a 0,10 (mero4 estreito): adaptação à caminhada em fundos sempre submersos.	<i>L. ferreirae</i> , <i>P. mediterranea</i> e <i>P. punctata</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,25 (mero4 largo): adaptação à natação e caminhada em fundos emersos e submersos.	<i>A. schmitti</i> , <i>A. pisonii</i> , <i>A. angustipes</i> , <i>A. cribarius</i> , <i>C. danae</i> , <i>E. gonagra</i> , <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. abbreviatus</i> , <i>E. dissimilis</i> , <i>E. limosum</i> , <i>G. cruentata</i> , <i>H. pudibundus</i> , <i>M. nodifrons</i> , <i>O. quadrata</i> , <i>S. rectum</i> , <i>P. transversus</i> , <i>P. austrobesus</i> , <i>P. dasypodus</i> , <i>U. maracoani</i> , <i>U. thayeri</i> e <i>U. cordatus</i>	Idem aos machos
Comprimento relativo do dátilo da perna ambulatória 4 (CRD4)	CD4/ CTP4	Valores inferiores a 0,15 (dátilo4 curto, cerca de 1/7 CTP4): importante adaptação para caminhar sobre a superfície rugosa dos mangues.	<i>A. pisonii</i>	Idem aos machos
		Valores entre 0,15-0,35 (dátilo4 normal, cerca de 1/4 a 1/5 do CTP4): importante meio de se fixar ao substrato para animais bentônicos semiterrestres e totalmente aquáticos.	<i>A. schmitti</i> , <i>A. angustipes</i> , <i>E. gonagra</i> , <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. abbreviatus</i> , <i>E. dissimilis</i> , <i>E. limosum</i> , <i>G. cruentata</i> , <i>H. pudibundus</i> , <i>L. ferreirae</i> , <i>M. nodifrons</i> , <i>O. quadrata</i> , <i>S. rectum</i> , <i>P. transversus</i> , <i>P. austrobesus</i> , <i>P. mediterranea</i> , <i>P. punctata</i> , <i>P. dasypodus</i> , <i>U. maracoani</i> , <i>U. thayeri</i> e <i>U. cordatus</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,35(dátilo4 longo): adaptação para a natação.	<i>A. cribarius</i> e <i>C. danae</i>	Idem aos machos

Comprimento relativo do mero das pernas ambulatórias 1 e 4 (CRM)	CM1/CM4	Valores inferiores a 1,0 (comprimento do mero4 maior do que o mero1).	<i>A. angustipes, G. cruentata e S. rectum</i>	Idem aos machos
		Valores entre 1,00 e 1,22 (comprimento do mero1 próximo ao do mero4).	<i>A. schmitti, A. pisonii, E. gonagra, E. abbreviatus, E. dissimilis, E. limosum, M. nodifrons, O. quadrata, P. transversus, P. austrobesus, P. dasypodus, U. maracoani e U. thayeri</i>	Idem aos machos
		Valores entre 1,30-1,51 (comprimento do mero1 maior que o do mero4).	<i>E. brasiliensis, H. pudibundus, L. ferreirae, P. mediterranea, P. punctata e U. cordatus</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 1,70 (comprimento do mero1 muito mais longo do que o mero4): adaptação morfológica ligada à capacidade natatória.	<i>A. cribarius e C. danae</i>	Idem aos machos
Altura relativa da carapaça (ARC)	AC/ LC	Valores inferiores a 0,25 (carapaça muito achatada): adaptação para otimizar o deslocamento por natação.	<i>A. cribarius e C. danae</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,25 (carapaça pouco achatada): adaptação à caminhada sobre substratos.	<i>A. schmitti, A. pisonii, A. angustipes, E. gonagra, E. brasiliensis, E. abbreviatus, E. dissimilis, E. limosum, G. cruentata, H. pudibundus, L. ferreirae, M. nodifrons, O. quadrata, S. rectum, P. transversus, P. austrobesus, P. mediterranea, P. punctata, P. dasypodus, U. maracoani, U. thayeri e U. cordatus</i>	Idem aos machos
Largura relativa da região orbital (LRR)	LC/LRO	Valores inferiores a 0,11 (pedúnculo ocular + olho curto): importância menor na visualização em ambientes infralitorais, permanentemente submersos.	<i>A. cribarius, C. danae, E. brasiliensis, H. pudibundus, L. ferreirae, M. nodifrons, P. mediterranea e P. punctata</i>	Idem aos machos
		Valores entre 0,13-0,20 (pedúnculo ocular + olho de comprimento mediano): importância mediana na visualização em ambientes mediolitorais, ora emersos ora submersos.	<i>A. schmitti, E. gonagra, E. abbreviatus, E. dissimilis, E. limosum, P. transversus, P. austrobesus e P. dasypodus</i>	Idem aos machos
		Valores superiores a 0,23 (pedúnculo ocular + olho longo): importância alta na visualização em ambientes médio e supralitorais.	<i>A. pisonii, A. angustipes, G. cruentata, O. quadrata, S. rectum, U. maracoani, U. thayeri e U. cordatus</i>	Idem aos machos

Relação entre o comprimento dos quelípodos maior e menor (CRQ)	CQM/CQM	<p>Valores em torno de 1,0 (comprimento dos quelípodos maior e menor sem grandes diferenças).</p> <p>Valores superiores a 1,10 (quelípodos maior e menor de comprimentos contrastantes).</p>	<p><i>A. pisonii</i>, <i>A. angustipes</i>, <i>A. cribarius</i>, <i>C. danae</i>, <i>E. brasiliensis</i>, <i>E. abbreviatus</i>, <i>G. cruentata</i>, <i>H. pudibundus</i>, <i>L. ferreirae</i>, <i>P. transversus</i>, <i>P. mediterranea</i> e <i>P. punctata</i></p> <p><i>A. schmitti</i>, <i>E. gonagra</i>, <i>E. dissimilis</i>, <i>E. limosum</i>, <i>M. nodifrons</i>, <i>O. quadrata</i>, <i>P. austrobesus</i>, <i>P. dasypodus</i>, <i>S. rectum</i>, <i>U. maracoani</i>, <i>U. thayeri</i> e <i>U. cordatus</i></p>	<p><i>A. pisonii</i>, <i>A. angustipes</i>, <i>A. cribarius</i>, <i>C. danae</i>, <i>E. brasiliensis</i>, <i>E. abbreviatus</i>, <i>G. cruentata</i>, <i>H. pudibundus</i>, <i>L. ferreirae</i>, <i>P. transversus</i>, <i>P. austrobesus</i>, <i>P. mediterranea</i>, <i>P. punctata</i>, <i>S. rectum</i>, <i>U. maracoani</i> e <i>U. thayeri</i></p> <p><i>A. schmitti</i>, <i>E. gonagra</i>, <i>E. dissimilis</i>, <i>E. limosum</i>, <i>M. nodifrons</i>, <i>O. quadrata</i>, <i>P. dasypodus</i> e <i>U. cordatus</i></p>
Relação entre a altura e o comprimento do quelípedo maior (CAR)	AQM/CQM	<p>Valores inferiores a 0,35(quelípedo maior longo e estreito): quelípedo pouco robusto em habitats permanentemente submersos.</p> <p>Valores superiores a 0,35 (quelípedo maior robusto): quelípedo importante para ser visualizado em habitats médio e supralitorais.</p>	<p><i>A. cribarius</i>, <i>C. danae</i>, <i>L. ferreirae</i>, <i>P. mediterranea</i> e <i>P. punctata</i></p> <p><i>A. schmitti</i>, <i>A. pisonii</i>, <i>A. angustipes</i>, <i>E. gonagra</i>, <i>E. brasiliensis</i>, <i>E. abbreviatus</i>, <i>E. dissimilis</i>, <i>E. limosum</i>, <i>G. cruentata</i>, <i>H. pudibundus</i>, <i>M. nodifrons</i>, <i>O. quadrata</i>, <i>S. rectum</i>, <i>P. transversus</i>, <i>P. austrobesus</i>, <i>P. dasypodus</i>, <i>U. maracoani</i>, <i>U. thayeri</i> e <i>U. cordatus</i></p>	<p><i>A. cribarius</i>, <i>C. danae</i>, <i>L. ferreirae</i>, <i>P. mediterranea</i>, <i>P. punctata</i>, <i>U. maracoani</i> e <i>U. thayeri</i></p> <p><i>A. schmitti</i>, <i>A. pisonii</i>, <i>A. angustipes</i>, <i>E. gonagra</i>, <i>E. brasiliensis</i>, <i>E. abbreviatus</i>, <i>E. dissimilis</i>, <i>E. limosum</i>, <i>G. cruentata</i>, <i>H. pudibundus</i>, <i>M. nodifrons</i>, <i>O. quadrata</i>, <i>S. rectum</i>, <i>P. transversus</i>, <i>P. austrobesus</i>, <i>P. dasypodus</i> e <i>U. cordatus</i></p>
Área relativa do quelípedo maior (ARQM)	(CQM*AQM)/(LC*CC)	<p>Valores inferiores a 0,20 (área do quelípedo maior pequena, pouco visível): importância baixa em habitats permanentemente submersos.</p> <p>Valores entre 0,20-1,00 (área do quelípedo maior de visibilidade mediana): importância grande em habitats médio e supralitorais.</p> <p>Valores superiores a 1,00 (área do quelípedo de visibilidade extremamente alta): importância extrema em habitats médio e supralitorais (exclusivamente em machos).</p>	<p><i>A. cribarius</i>, <i>C. danae</i>, <i>E. brasiliensis</i>, <i>H. pudibundus</i>, <i>L. ferreirae</i>, <i>P. mediterranea</i> e <i>P. punctata</i></p> <p><i>A. schmitti</i>, <i>A. pisonii</i>, <i>A. angustipes</i>, <i>E. gonagra</i>, <i>E. abbreviatus</i>, <i>E. dissimilis</i>, <i>E. limosum</i>, <i>G. cruentata</i>, <i>M. nodifrons</i>, <i>O. quadrata</i>, <i>S. rectum</i>, <i>P. transversus</i>, <i>P. austrobesus</i>, <i>P. dasypodus</i> e <i>U. cordatus</i></p> <p><i>U. maracoani</i> e <i>U. thayeri</i></p>	<p><i>A. cribarius</i>, <i>A. pisonii</i>, <i>C. danae</i>, <i>E. brasiliensis</i>, <i>H. pudibundus</i>, <i>L. ferreirae</i>, <i>P. mediterranea</i>, <i>P. punctata</i>, <i>U. maracoani</i> e <i>U. thayeri</i></p> <p><i>A. schmitti</i>, <i>A. angustipes</i>, <i>E. gonagra</i>, <i>E. abbreviatus</i>, <i>E. dissimilis</i>, <i>E. limosum</i>, <i>G. cruentata</i>, <i>M. nodifrons</i>, <i>O. quadrata</i>, <i>S. rectum</i>, <i>P. transversus</i>, <i>P. austrobesus</i>, <i>P. dasypodus</i> e <i>U. cordatus</i></p>

O atributo CTPA é uma relação entre o comprimento total de P1 e P4 (CTP1/CTP4). As espécies semiterrestres que podem demonstrar hábito arborícola, *A. angustipes*, *G. cruentata* e *S. rectum* apresentaram valores menores que um, ou seja,  $P4 > P1$ . As espécies de substrato complexo e semiterrestres, *A. schmitti*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. gonagra*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. transversus*, *P. austrobesus*, *P. dasypodus*, *U. maracoani* e *U. thayeri* mostraram valores entre 1,01-1,21 ou  $P1 \approx P4$ . Por outro lado, as espécies bentopelágicas e de mar aberto, *A. cribarius*, *C. danae*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. mediterranea* e *P. punctata* apresentaram valores entre 1,22-1,39, com  $P1 > P4$ . *Epialtus brasiliensis* e *U. cordatus* apresentaram valores acima de 1,5 o que representa uma diferença proporcional grande entre P1 e P4, sendo a P1 cerca de 1,5 vezes maior que a P4. As fêmeas de *U. cordatus* apresentaram valores iguais a 1,33 (Anexo II).

O atributo ecomofológico LRM1 é a relação entre a largura do mero da P1 e o comprimento total da mesma perna. As espécies *A. cribarius*, *C. danae*, *E. brasiliensis*, *L. ferreirae*, *P. mediterranea*, *P. punctata*, e *U. cordatus* apresentaram valores menores ou iguais a 0,11 o que demonstra meros estreitos. Todas as outras espécies analisadas (18) apresentaram valores maiores que 0,14 (Anexo II).

Para o atributo CRD1 correspondente ao comprimento proporcional do dátilo da P1: somente *A. pisonii* apresentou um valor menor que 0,15 demonstrando um dátilo proporcionalmente curto (Anexo II).

O atributo CMR4 é a relação entre o comprimento do mero da P4 e o comprimento total da mesma perna. Somente os siris bentopelágicos *A. cribarius* e *C. danae* apresentaram valores menores do que 0,25 devido ao comprimento proporcional

reduzido desta dimensão que está relacionado com as adaptações natatórias das espécies. Todas as outras espécies (22) tiveram valores maiores que 0,25 (Anexo II).

Para o atributo LRM4, largura proporcional do mero da P4, as espécies *L. ferreirae*, *P. mediterrânea* e *P. punctata* apresentaram valores menores que 0,10, indicando meros estreitos. Todas as outras espécies analisadas (21) apresentaram valores maiores que 0,25 (Anexo II).

O atributo CRD4 é a relação entre o comprimento do dátilo da P4 e o comprimento total da mesma perna. Novamente, *A. pisonii* apresentou valores menores que 0,15, indicando um dátilo curto como em P1. Por outro lado, as espécies natantes *A. cribarius* e *C. danae* apresentaram valores maiores que 0,35, refletindo dátilos proporcionalmente grandes. Todas as outras espécies (21) obtiveram valores entre 0,15-0,35 (Anexo II).

Para o atributo CRM, comprimento proporcional entre os meros das P1 e P4, as espécies *A. angustipes*, *G. cruentata* e *S. rectum* apresentaram valores menores que um (mero P4 > mero P1). As espécies *A. schmitti*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. gonagra*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. transversus*, *P. austrobesus*, *P. dasypodus*, *U. maracoani* e *U. thayeri* apresentaram valores entre 1,01-1,21, devido ao comprimento do mero das pernas um e quatro serem relativamente próximos. E as espécies com mero P1 > mero P4 foram *E. brasiliensis*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. mediterranea*, *P. punctata*, e *U. cordatus*, com valores entre 1,40-1,51. Valores maiores que 1,70 foram encontrados para as espécies natantes *A. cribarius* e *C. danae*, devido à grande diferença entre os meros da P1 e P4. (Anexo II).

O atributo ARC é a relação entre a altura da carapaça e a largura da mesma. Somente os siris *A. cribarius* e *C. danae* apresentaram valores menores que 0,25

demonstrando que essas espécies apresentam valores baixos da altura da carapaça (Anexo II).

Para o atributo LRR, que é a largura da região orbital em relação à largura da carapaça, as espécies *A. cribarius*, *C. danae*, *E. brasiliensis*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *M. nodifrons*, *P. punctata* e *P. mediterrânea* apresentaram valores menores que 0,11, refletindo regiões orbitais proporcionalmente pequenas em relação a largura da carapaça; em outras palavras, pedúnculos oculares curtos. As espécies *A. schmitti*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. gonagra*, *E. limosum*, *P. transversus*, *P. austrobesus* e *P. dasypodus* mostraram valores entre 0,13-0,20, demonstrando regiões orbitais de proporções medianas em relação à largura da carapaça. Valores maiores que 0,23 foram obtidos para as espécies semiterrestres *A. angustipes*, *A. pisonii*, *G. cruentata*, *O. quadrata*, *S. rectum*, *U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. cordatus*, as quais possuem os mais longos pedúnculos oculares dentre as espécies analisadas (Anexo II).

O atributo CRQ é a relação entre o comprimento dos quelípodos maior e menor. Para os machos de *A. angustipes*, *A. pisonii*, *A. cribarius*, *C. danae*, *E. brasiliensis*, *E. abbreviatus*, *G. cruentata*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. transversus*, *P. mediterrânea* e *P. punctata*, este atributo teve valores menores que 1,09 o que reflete quelípodos pouco desiguais. Ao contrário, espécies como *A. schmitti*, *E. gonagra*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. austrobesus*, *P. dasypodus*, *S. rectum*, *U. thayeri*, *U. maracoani* e *U. cordatus* apresentaram valores maiores que 1,10, sugerindo heteroquelia pronunciada nessas espécies. Por outro lado, as fêmeas de *A. pisonii*, *A. cribarius*, *A. angustipes*, *C. danae*, *E. brasiliensis*, *E. abbreviatus*, *G. cruentata*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. austrobesus*, *P. mediterrânea*, *P. punctata*, *S. rectum*, *U. maracoani* e *U. thayeri* apresentaram valores menores que 1,09, refletindo uma semelhança entre o comprimentos dos quelípodos maior e menor. Já as fêmeas das

espécies *A. schmitti*, *E. gonagra*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. dasypodus*, e *U. cordatus* mostraram valores maiores que 1,10 por apresentarem quelípodos desiguais (Anexo II).

Para o atributo CAR, que corresponde à altura do quelípedo maior em relação ao comprimento do mesmo quelípedo, os machos das espécies bentopelágicas e de mar aberto *A. cribarius*, *C. danae*, *L. ferreirae*, *P. mediterrânea* e *P. punctata* obtiveram valores menores que 0,35 indicando quelípodos longos e estreitos. Por outro lado, as espécies *A. schmitti*, *A. pisonii*, *A. angustipes*, *E. gonagra*, *E. brasiliensis*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *G. cruentata*, *H. pudibundus*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. transversus*, *P. austrobesus*, *P. dasypodus*, *S. rectum*, *U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. cordatus* apresentaram valores maiores que 0,35, indicando quelípodos robustos (Anexo II).

Para as fêmeas de *L. ferreirae*, *A. cribarius*, *C. danae*, *P. mediterrânea*, *P. punctata*, *U. maracoani* e *U. thayeri* os valores foram menores que 0,35, mostrando quelípodos longos e estreitos. Por outro lado fêmeas de *A. schmitti*, *A. pisonii*, *A. angustipes*, *E. brasiliensis*, *E. gonagra*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *G. cruentata*, *H. pudibundus*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *P. austrobesus*, *P. transversus*, *P. dasypodus*, *S. rectum* e *U. cordatus* mostraram valores maiores que 0,35 correspondendo a quelípodos robustos com a altura próxima ao comprimento dos mesmos (Anexo II).

O atributo ARQM é a relação entre a superfície externa do quelípedo maior em relação à superfície dorsal da carapaça. Os machos de *A. cribarius*, *C. danae*, *E. brasiliensis*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. mediterrânea* e *P. punctata* apresentaram valores menores que 0,20 o que reflete a superfície pequena do quelípedo maior em relação à superfície da carapaça. Por outro lado, *A. schmitti*, *A. pisonii*, *A. angustipes*, *E.*

*gonagra*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *G. cruentata*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *S. rectum*, *P. transversus*, *P. dasypodus* e *U. cordatus* mostraram valores entre 0,20-1,00. As espécies *U. maracoani* e *U. thayeri* apresentaram valores maiores que 1,00 indicando quelípodos de grande visibilidade devido à grande área em relação à superfície da carapaça (Anexo II).

Para as fêmeas de *A. pisonii*, *A. cribarius*, *C. danae*, *E. brasiliensis*, *H. pudibundus*, *L. ferreirae*, *P. mediterranae*, *P. punctata*, *U. maracoani* e *U. thayeri* os valores de ARQM foram menores que 0,20, refletindo quelípodos maiores de menor visibilidade. Este atributo teve valores maiores que 0,20 em fêmeas de *A. schmitti*, *A. angustipes*, *E. gonagra*, *E. abbreviatus*, *E. dissimilis*, *E. limosum*, *G. cruentata*, *M. nodifrons*, *O. quadrata*, *S. rectum*, *P. transversus*, *P. dasypoduse* *U. cordatus* (Anexo II).

Dentre as observações realizadas em campo destacam-se algumas tendências. As espécies de substrato complexo *E. gonagra*, *M. nodifrons* e *P. transversus* utilizaram as P3 e P4, principalmente, para agarrar ao substrato (Fig. 8). As espécies semiterrestres *G. cruentata* e *O. quadrata* posicionaram o corpo mais distante do substrato elevando as pernas antes de percorrer grandes distâncias (Fig. 9) durante uma locomoção intermitente.





Figura 7. *Menippe nodifrons*. Momentos após a retirada do substrato onde P3 e P4 estavam posicionadas para agarrar ao substrato.

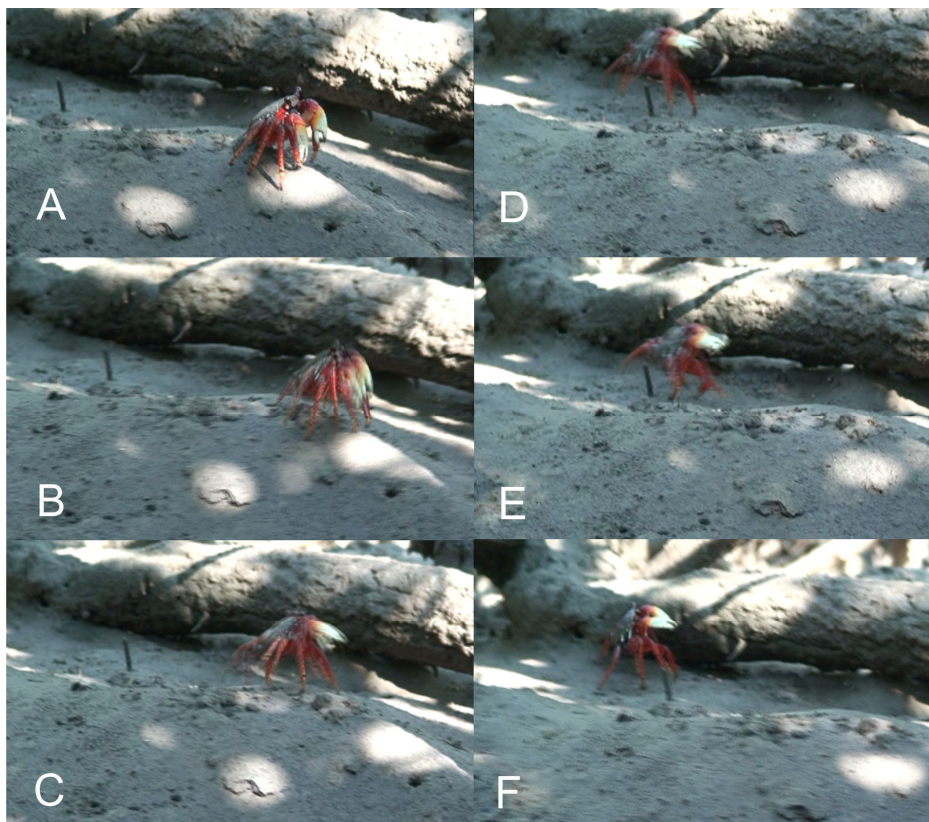


Figura 8. *Goniopsis cruentata*. A-F: momentos sequenciais de corrida, na qual ocorre uma elevação do corpo por alongamento das pernas e consequentes passadas maiores.

#### 4. Discussão

Estudos ecomorfológicos recentes têm demonstrado a existência de relações consistentes entre a morfologia e a ecologia de animais de diversos grupos taxonômicos (Wikramanayake 1990, Winemiller et al. 1995, Harisson & Crespi 1999, Aguirrel et al. 2002, Freitas et al. 2005, Piorski et al. 2005, Piorski et al. 2007, Teixeira & Bennemann 2007, Kirchheim & Goulart, 2010). Entretanto, outros autores observaram fracas correlações, sugerindo que este tipo de análise seria mais efetivo em comparações de espécies pertencentes a uma mesma família e não entre aquelas pertencentes a diferentes grupos (Douglas & Matthews 1992). Adicionalmente, Felley (1984) sequer observou correlação entre a morfologia e a ecologia em peixes. No presente estudo, foi possível observar padrões ecomorfológicos nas espécies de caranguejos e siris analisadas.

Levando em consideração a largura da carapaça dos indivíduos analisados, o agrupamento de substratos complexos (costões rochosos, bancos de ostras e troncos em decomposição) foi composta por espécies de pequeno a médio porte, enquanto os habitats mais homogêneos (bentos e pelagial marinho), espécies com mais de 20,00 mm de largura média de carapaça. Para a maioria dos crustáceos, o risco de predação diminui com o aumento do tamanho (Orensanz & Galluci 1988; Wahle & Steneck 1992, Harrison & Crespi 1999). Habitats com substratos mais complexos que oferecem um número maior de refúgios promovem uma proteção maior contra predadores e espécies de menor porte, as quais são mais susceptíveis à predação, tendem a ocupar estes habitats (Harrison & Crespi, 1999). Por outro lado, espécies de maior porte podem explorar substratos mais homogêneos com um menor risco de predação. Esta explicação pode ser aplicada para a predominância de espécies de maior porte nos ambientes bentopelágicos e de mar aberto do presente estudo.

Entretanto, a ocorrência de caranguejos de grande porte como *U. cordatus* e *M. nodifrons* em ambientes semiterrestres e substratos rochosos complexos, respectivamente, pode não estar ligada às pressões seletivas em relação ao habitat, e sim a outros fatores ligados à linhagem das respectivas espécies. Dentre as seis espécies do gênero *Menippe* reconhecidas atualmente (Ng et al. 2008), a maioria (4) apresentam um tamanho médio de maturidade sexual maior que 30 mm de largura de carapaça podendo algumas espécies chegar a mais de 90mm (Babu et al. 1982, Bertini et al 2007, Gerhart & Bert 2008). As duas espécies do gênero *Ucides* que constiuem a família Ucididae Števíć, 2005, também, apresentam um tamanho médio de maturidade sexual maior que 30 mm de largura da carapaça (Cabrera et al. 1994, Pinheiro et al. 2005).

O agrupamento das espécies de substrato complexo foi caracterizado principalmente pelo comprimento relativo semelhante de P1 e P4 (diferença não superior a 17% entre P1 e P4), provavelmente em função da necessidade de encolher as pernas para acomodação em habitats irregulares como ocos e reentrâncias de rochas, troncos em decomposição e lanternas de cultivo de ostras, uma vez que pernas ambulatórias de diferentes tamanhos poderiam dificultar uma rápida acomodação em um buraco ou fenda relativamente pequeno. Em estudo sobre a história natural de *P. transversus* Abele et al. 1986, observaram que esta espécie utiliza fendas e rachaduras em costões rochosos como refúgio contra a ação de predadores e a ação de ondas, podendo este tipo de refúgio ser temporário ou permanente.

A ACP agrupou seis espécies da família Panopeidae e uma de cada de Eriphiidae, Menippidae, Pilumnidae, todos pertencentes ao antigo taxa Xanthoidea McLeay, 1838 e Grapsidae. A espécie *P. transversus* pertence ao taxa Grapsoidea, que é constituído principalmente por linhagens de braquiúros semiterrestres como *G. cruentata* e *S. rectum*, foi agrupada com espécies de diferentes grupos taxonômicos de

substratos complexos e apresentam semelhanças morfológicas em comum, principalmente ligadas ao tamanho das pernas ambulatorias 1 e 4 e a quelípodos robustos (altura do quelípodo maior que 35% do valor do comprimento). Por isso, *P. transversus* foi agrupado dentre as espécies de substrato complexo ao invés das semiterrestres.

Quelípodos robustos indicam musculatura desenvolvida, o que pode estar ligado à maior disponibilidade de presas que possuam conchas ou exoesqueleto resistentes em ambientes como bancos de ostras e costões rochosos. Smith & Palmer (1994), através de experimentos laboratoriais, verificaram que caranguejos *Cancer productus* Randall, 1839 alimentados com presas duras (com conchas) desenvolveram quelas maiores e mais robustas em relação aos indivíduos alimentados com “presas moles”. Esta observação pode explicar quelípodos maiores em relação às dimensões da carapaça dos caranguejos de substratos complexos do presente estudo, representados pelos Xanthoidea habitantes de costões rochosos e lanternas de cultivo de ostras. Entretanto, os caranguejos semiterrestres que estão na mesma classe de proporção ou acima têm outras explicações para quelípodos robustos: comportamentos agonísticos em Sesarmidae, Grapsidae ou Ocypodidae (Wright 1968, Warner 1970) e aceno sexuais nos caranguejos *Uca* (Crane, 1975).

O comportamento de agarrar ao substrato com as P3 e P4 observado em *E. gonagra*, *P. transversus* e *M. nodifrons*, habitantes de costões rochosos de hidrodinamismo acentuado, reflete uma forma de prevenção contra a ação das ondas constantes nestes biótopos. Quelípodos robustos podem, também, auxiliar na proteção contra a ação mecânica das ondas auxiliando sua fixação ao substrato aumentando a área de contato do corpo. Esta inferência está baseada no estudo realizado com *Eriphia verrucosa* (Forsk., 1775) por Silva et al. (2010), os quais verificaram que indivíduos de

biótopos mais expostos de costões rochosos apresentavam quelípodos maiores do que indivíduos de regiões mais protegidas.

O agrupamento das espécies semiterrestres foi caracterizado pela P4 mais longa ou igual a P1 e região orbital larga (correspondendo a mais de 23% da largura da carapaça), sugerindo pedúnculos oculares longos. Estes caracteres podem estar relacionados com a importância maior da P4 nas passadas mais longas e com as atividades visuais mais pronunciados em ambientes terrestres, partindo do pressuposto de que a percepção de sinais visuais e acústicos para braquiúros foi de suma importância para a reprodução da espécie em ambientes semiterrestre (Bliss 1968).

Na ACP foram agrupados representantes semiterrestres de manguezais e de praia arenosa das famílias Grapsidae, Sesarmidae, Ocypodidae e Ucididae. Dentre os semiterrestres, houve um grupo vivente em árvores e solo de mangue que mostrou fraca heteroquelia (Sesarmidae e Grapsidae) e um segundo grupo de espécies construtoras de tocas com forte heteroquelia (Ocypodidae, Ucididae e Sesarmidae). O mais curto dátilo observado em *A. pisonii*, que tem hábito arbóricola (Warner 1967), pode indicar que este caráter facilita a movimentação destes animais em superfícies rugosas dos mangues.

No dendrograma da Análise de Agrupamento, os machos de *A. pisonii*, *A. angustipes*, *G. cruentata*, *O. quadrata*, *S. rectum* e *U. cordatus* formaram o grupo principal e os machos de *U. maracoani* e *U. thayeri* o agrupamento irmão, devido à pronunciada heteroquelia característica dos machos do gênero *Uca* (Crane 1975). Também, pelo mesmo motivo, a dimensão CQM mostrou grande influência na distribuição das espécies no Eixo 2 da ACP. Por outro lado, no dendrograma baseado nas fêmeas, as espécies de *Uca* compuseram o grupo principal, mas, *U. cordatus* ganhou posição dentro do agrupamento das espécies de substrato complexo.

Em algumas espécies de Brachyura, durante o comportamento de cópula, os machos podem segurar as fêmeas com o primeiro par de pernas ambulatórias (Hartnoll 1969) e, devido à grande largura de carapaça em *U.cordatus*, pode-se inferir que a P1 excepcionalmente longa dos machos poderia estar relacionada a este comportamento. Além do fato de fêmeas e machos de *U. cordatus* apresentarem diferenças expressivas (valores) no comprimento da P1, esta espécie apresenta uma série de características morfológicas apomórficas (Ng et al. 2008) que diferem das demais espécies consideradas como pertencentes ao grupo semiterrestre.

*Goniopsis cruentata* e *O. quadrata* apresentaram comportamentos de levantar o corpo e aumentar a amplitude das passadas durante a locomoção intermitente, em observações realizadas em campo. Em estudo realizado com *O. quadrata*, Weisten & Full (1998) observaram que a 15°C, mantendo uma velocidade máxima média constante de 0,04 m.s<sup>-1</sup>, durante 60 segundos, a distância percorrida foi de 60m. Por outro lado, numa movimentação intermitente com 30 segundos de exercício e 30 segundos de pausa, com velocidade máxima média de 0,08 m.s<sup>-1</sup>, foi percorrida uma distância de 271 metros, cerca de quatro vezes maior que a distância através da locomoção contínua. Portanto, nestes caranguejos semiterrestres de locomoção intermitente, as P4 longas constituem uma vantagem nas passadas rápidas.

O comportamento de levantar o corpo do chão, diminuindo a área de contato com o substrato pode representar grande economia de energia. Pernas ambulatórias de diferentes tamanhos podem facilitar a movimentação, e baseado na premissa de que “o custo da locomoção se dá no número de passadas necessárias para uma dada distância” (Pough et al. 2003), aumentando o tamanho da passada, o custo para a locomoção é reduzido.

Aliado a uma locomoção intermitente, que pode alterar substancialmente os limites de performance locomotora como a capacidade de distância (distância total percorrida antes da fadiga) quando comparada com a locomoção contínua (Weinstein 1998, Kramer & McLaughlin 2001), os dois comportamentos observados podem representar uma grande adaptação para a ocupação do ambiente terrestre, e uma vantagem na fuga de possíveis predadores, já que aumentando a velocidade e a distância percorrida a probabilidade de predação é reduzida.

O agrupamento das espécies bentopelágicas e de mar aberto foi caracterizado pelas espécies de grande a médio porte, P1 sempre mais longa do que P4 e mero1 estreito devido a uma musculatura pouco desenvolvida. Também, foi o grupo que apresentou os menores valores de comprimento do pedúnculo ocular + órbita. No dendrograma, machos e fêmeas de *A. cribarius*, *C. danae* e *H. pudibundus* constituíram grupo irmão de um grupo maior que incluiu *L. ferreirae*, *P. mediterrânea* e *P. punctata*.

*Arenaeus cribarius* e *C. danae*, pertencentes à família Portunidae, utilizam o dátilo da P4 como “remos” para natação, característica comum à maioria das espécies do grupo, são capazes de movimentos rápidos e de realizar manobras para os lados, para frente e para trás, atingindo uma velocidade de natação superior a 1m.s<sup>-1</sup> (Booth & McMahon 1992). Muitas espécies podem se deslocar pela coluna d’água e são capazes de perseguir e capturar peixes de natação rápida na coluna d’água (Hartnoll 1971, Booth & McMahon 1992).

Meros curtos e largos, presentes nas P4 dos portunídeos analisados, remetem a uma musculatura desenvolvida, somado a dátilos em forma de remo, propiciam uma locomoção através de movimentos natatórios rápidos e eficazes. Além disso, uma carapaça com altura relativa pequena (achatada dorso-ventralmente) propicia menor resistência contra a água durante a natação e, conseqüentemente, uma economia de

energia para a locomoção. Estas características tornam estas espécies de portunídeos exímios predadores adaptados à vida bentônica/semipelágica, com grande importância na cadeia trófica, como predadores e consumidores de matéria orgânica (Wright *et al.*, 1996; Mantelatto & Fransozo, 1999; Mantelatto & Christofolletti, 2001; Seitz *et al.* 2003).

*Libinia ferreirae*, *P. mediterranae* e *P. punctata* apresentaram meros longos e estreitos em P1 e P4, fato que pode estar relacionado a uma musculatura pouco desenvolvida, provavelmente, devido à sustentação do corpo e locomoção facilitada em ambiente exclusivamente aquático, onde a força de empuxo está presente, bem como pode estar ligado a uma possibilidade maior de alcance de alimentos em ambientes de menor visibilidade.

A única espécie fital, *E. brasiliensis*, foi caracterizada pela P1 excepcionalmente longa em relação ao P4, indicando, uma possível necessidade de tatear o substrato com a P1 para o seu deslocamento no emaranhado de talos de alga. Além desta adaptação para o hábito epibionte, as espécies do gênero *Epialtus* apresentam o dátilo das pernas ambulatórias recurvados e adaptados à preensão em algas (Melo 1996). O dendrograma agrupou *E. brasiliensis* dentre as espécies bentopelágicas e de mar aberto pertencentes as famílias Leucosidae e Majidae, devido principalmente à semelhança na proporção das pernas ambulatórias. Esta semelhança morfológica entre Epialtidae e as espécies consideradas bentopelágicas e de mar aberto não está diretamente ligada ao habitat, e sim a fatores ligados as pressões seletivas pelas quais as respectivas linhagens foram submetidas.

Os métodos de percepção do meio de espécies semiterrestres e exclusivamente aquáticas são diferentes devido às características físicas de cada ambiente e os meios de



propagação de cada estímulo. A evolução da vida semiterrestre e terrestre em decápodes foi acompanhada por uma dependência de sinais acústicos e visuais para um sucesso no acasalamento (Bliss 1968).

São conhecidos diferentes comportamentos visuais “displays” de corte e agonísticos em Brachyura (Lindberg 1980, Jacobi 1981, Ohata et al. 2005) envolvendo movimentos e sons produzidos pelos quelípodos em espécies semiterrestres e terrestres; estes em diferentes níveis de intensidade e repetição em grupos como Cancridae, Grapsidae, Gecarcinidae, Goneplacidae, Ocypodidae (Bliss 1968, Wright 1968). Em braquiúros exclusivamente aquáticos também são observados “displays” visuais, porém estes estão ligados principalmente a comportamentos agonísticos (Wright 1968) ou são comportamentos secundários para a cópula, como observado por Bushmann (1999) em estudo realizado com *Callinectes sapidus* Rathbun, 1986 que constatou o início do comportamento de corte após a percepção de estímulos químicos liberados na urina de machos.

As medidas obtidas dos quelípodos, bem como os atributos ecomorfológicos ligados a eles, não demonstraram relações diretas entre as espécies e o tipo de substrato. Porém, quando levado em consideração a necessidade de comunicação visual para a ocupação do ambiente terrestre é possível inferir que a heteroquelia em machos pode apresentar alguma forma de correlação, mesmo que esta seja secundária ou inexistente em algumas linhagens de Brachyura de habitats semiterrestres.

A convergência morfológica observada no presente estudo confirma as observações de Melville et al. (2006), com lagartos, que considera a mesma como adaptações das espécies que foram determinadas pelas características ambientais.

## Conclusões

Foram encontrados padrões de caracteres morfológicos no uso de um mesmo habitat por espécies de Brachyura de diferentes linhagens. Os caracteres morfológicos que mais influenciaram na distribuição das espécies foram aqueles ligados ao comprimento e largura das pernas ambulatórias, comprimento e altura dos quelípodos e comprimento da região orbital. Linhagens de espécies de menor porte tenderam a ocupar habitats de maior complexidade, enquanto aquelas de maior porte habitats mais homogêneos.

Apesar da morfologia dos grupos de Brachyura analisados apresentarem relações com o habitat em que estão inseridos, vale ressaltar que existem diversos fatores e pressões evolutivas que agiram, e agem sobre o fenótipo e genótipo das espécies (movimentos tectônicos, eras glaciais, erupções vulcânicas, predação, mutações, entre outras). Uma visão atual de cada espécie é um reflexo de todas as pressões seletivas em que a linhagem foi submetida. Para uma interpretação mais abrangente sobre os fatores que levaram a uma determinada espécie apresentar características morfológicas específicas, ocupar determinados habitats e desempenhar papel específico em uma cadeia trófica são necessários um compilado de informações através de diferentes métodos de análise (morfologia e genética) para se chegar a resultados mais parcimoniosos possíveis sobre a história evolutiva de um grupo taxonômico/linhagem.

## Referências Bibliográficas

- ABELE, L. G.; CAMPANELLA, P. J. & SALMON, M. 1986. Natural history and social organization of the semiterrestrial grapsid crab *Pachygrapsus tramversus* (Gibbes). **Journal of Experimental Marine Ecology**. 104: 153-170.
- AGUIRREL, L. F.; HERREL, A.; DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. **Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences**. 269: 1271-1278.
- AHYONG, S. T.; LAI, J. C. Y.; SHARKEY, D.; COLGAN, D. J. & NG, P. K. L. 2007. Phylogenetics of the brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda): The status of Podotremata based on small subunit nuclear ribosomal RNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 45: 576-586.
- ALMEIDA, V. F. 2008. Importância dos costões rochosos nos ecossistemas costeiros. **Cadernos de Ecologia Aquática**. 3 (2): 19-32.
- ALONGI, D. M. 2002. Present state and future of the world's mangrove forests. **Environmental Conservation**. 29 (3): 331-349.
- ANGULO, R. J. 1993. Variações na configuração da linha de costa no Paraná nas últimas quatro décadas. **Boletim Paranaense de Geociências**. 41: 52-72.
- ARAUJO, C. C. V.; ROSA, D. M.; FERNANDES, J. M. 2008. Densidade e distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Ocypodidae) em três praias arenosas do Espírito Santo, Brasil. **Biotemas**. 21 (4): 73-80.
- AVERY, R. A.; MUELLER, C. F.; SMITH, J. A. & BOND, D. J. 1987. The movement patterns of lacertid lizards: Speed, gait and pauses in *Lacerta vivipara*. **Journal of Zoology (London)**. 211:47-63.
- BABU, D. E.; SHYAMASUNDARI, K. & HANUMANTHA, R. K. 1982. Studies on the digestive system of the crab *Menippe rumphii* (Fabricius) (CRUSTACEA : BRACHYURA). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 58: 175-191.
- BERTINI, G.; BRAGA, A. A.; FRANSOZO, A.; CORRÊA, M. O. D. A. & FREIRE, F. A. M. 2007. Relative Growth and Sexual Maturity of the Stone Crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Brachyura, Xanthoidea) in Southeastern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**. 50(2): 259-267.
- BLASCO, F.; SAENGER, P. & JANODET, E. 1996. Mangroves as indicators of coastal change. **Catena**. 27: 167-178.
- BLISS, D. E. 1968. Transition from Water to Land in Decapod Crustaceans. **American Zoologist**. 8(3): 355-398.

- BLOCK, M. W.; BRENNAN, L. A. & GUTIÉRREZ. 1991. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northern California, USA. **Oecologia**. 87:449-458.
- BOOTH, C. E. & McMAHON, B. R. 1992. Capacity of the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. **Physiological Zoology**. 65(6): 1074-1091.
- BREDA, L.; OLIVEIRA, E. F. & GOULART, E. 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. **Acta Scientiarum Biological Sciences**. 27( 4): 371-381.
- BROWN, A. C. & McLACHLAN, A. 1990. **Ecology of sandy beaches**. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, 328pp.
- BUSHMANN, P. J. 1999. Concurrent signals and behavioral plasticity in blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) courtship. **The Biological Bulletin**. 197(1): 63–71.
- CARVALHO, A. L. G. & ARAÚJO, A. F. B. 2007. Ecomorphometric structure of Restinga da Marambaia lizard community, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 24(3):786-792.
- CABRERA, P. J.; VIVES, J. F. & SOLANO, L. Y. 1994. Size and sex ratio of *Ucides occidentalis* (Gecarcinidae) in a mangrove of Costa Rica. **Uniciencia**. 11: 97-99.
- CETESB 1998. **Mapeamento dos ecossistemas costeiros do Estado de São Paulo**. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, 108p.
- COUTINHO, R. 1995. Avaliação crítica das causas da zonação dos organismos bentônicos em costões rochosos. **Oecologia Brasiliensis**. 1:259-271.
- COUTINHO, R. 2002. Bentos de Costões Rochosos. In: PEREIRA, R.C. **Biologia Marinha**. Interciências, Rio de Janeiro, 382p.
- COVICH, A. P.; AUSTEN, M. C.; BÄRLOCHER, F.; CHAUVET, E.; CARDINALE, B. J.; BILES, C. L.; INCHAUSTI, P.; DANGLES, O.; SOLAN, M.; GESSNER, M. O.; STATZNER, B. & MOSS, B. 2004. The Role of Biodiversity in the Functioning of Freshwater and Marine Benthic Ecosystems. **BioScience**. 54(8):767-775.
- CRANE, J. 1975. **Fiddler crabs of the world: Ocypodidae: genus Uca**. Princeton University Press: Princeton. 736pp.
- DANIEL, T. L. 1985. Cost of locomotion: Unsteady medusa swimming. **Journal of Experimental Biology**. 119:149-164.
- DANIELS, S. R. 2001. Allometric Growth, Handedness, and Morphological Variation in *Potamonautes warreni* (Calman, 1918) (Decapoda, Brachyura, Potamonautidae) with a Redescription of the Species. **Crustaceana**. 74(3): 237-253.

- DE GRAVE, S., PENTCHEFF, N. D., AHYONG, S. T., CHAN, T. Y., CRANDALL, K. A., DWORSCHAK, P. C., FELDER, D. L., FELDMANN, R. M., FRANSEN, C. H. J. M., GOULDING, L. Y. D., LEMAITRE, R., LOW, M. E. Y., MARTIN, J. W., NG, P. K. L., SCHWEITZER, E., TAN, S. H., TSHUDY, D. & WETZER, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology**. 21: 1–109.
- DOUGLAS, M.E. & MATTHEWS, W.J. 1992. Does morphology predicts ecology? Hypothesis testing within a fish assemblage. **Oikos**. 65:213-224.
- EVANS, B. I. & O'BRIEN, W. J. 1988. A reevaluation of the search cycle of planktivorous arctic grayling, *Thymallus arcticus*. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 45:187-192.
- FEILER, W. & HAAS, W. 1988. Host-finding in *Trichobilharzia ocellata* cercariae: Swimming and attachment to the host. **Parasitology**. 96:493-505.
- FELLEY, J.D. 1984. Multivariate identification of morphological – environmental relationships within the Cyprinidae (Pisces). **Copeia** (2):442-455.
- FERRITO, V.; MANNINO, M.C.; PAPPALARDO, A.M. & TIGANO, C. 2007. Morphological variation among populations *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Teleostei, Cyprinodontidae) from the Mediterranean. . **Journal of Fish Biology**. 70: 1-20.
- FREITAS, C. E. C.; COSTA, E. L. & SOARES, M. G. M. 2005. Ecomorphological correlates of thirteen dominant fish species of Amazonian floodplain lakes. **Acta Limnologica Brasiliensia**. 17(3): 339-347.
- FORSYTHE, J. W. & HANLON, R. T. 1997. Foraging and associated behavior by *Octopus cyanea* Gray, 1849 on a coral atoll, French Polynesia. **Journal of Experimental Marine Biology**. Ecol. 209:15-31.
- FUIMAN, L. A. & WEBB, P. W. 1988. Ontogeny of routine swimming activity and performance in zebra danios (Teleostei: Cyprinidae). **Animal Behavior**. 36:250-261.
- GAISLER, J & ZUKAL, J. 2004. Ecomorphometry of *Myotis daubentonii* and *M. lucifugus* (Chiroptera, Vespertilionidae) a Palearctic-Nearctic comparison . **Mammalia**. 68(4): 275-282.
- GATZ, A. J. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. **Ecology**. 60(4): 711-718.
- GERHART, S. D. & BERT, T. M. 2008. Life-history aspects of stone crabs (Genus *Menippe*): size at maturity, growth, and age. **Journal of Crustacean Biology**. 28(2):252-261.
- GÓES, J.M & FRANSOZO, A. 1998. Heterochely in *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Crustacea: Decapoda: Xanthidae) of the rocky coast from Praia Grande, Ubatuba (SP), Brazil. **Biotema**. 11: 71-80.

- GOMES, L. N.; JÚNIOR, P. J. R. & PIORSKI, N. M. 2003. Aspectos ecomorfológicos da comunidade de peixes do estuário do Rio Anil, Ilha de São Luíz – MA. **Boletim do Laboratório de Hidrobiologia**. 16: 29-36.
- GRANT, P. R. 1972. Convergent and divergent character displacement. **Biological Journal of the Linnean Society**. 4:39- 68.
- HARRISON, M. F. & CRESPI, B. 1999. A phylogenetic test of ecomorphological adaptation in *Cancer* crabs. **Evolution**. 53(3): 961-965.
- HART, J. F. L. 1982. **Crabs and their relatives of British Columbia**, Ministry of Provincial Secretary and Government Services, Provincial Secretary. 40: 267.
- HARTNOLL, R. G. 1969. Mating in the Brachyura. **Crustaceana**. 16(2): 161-181.
- HARTNOLL, R. G. 1971. The occurrence, methods and significance of swimming in the Brachyura. **Animal Behavior**. 19:34-50.
- HERTEL, F. & BALLANCE, L. T. 1999. Wing ecomorphology of seabirds from Johnston Atol. **The Condor**. 101: 549-556.
- HINES, A. H. 1991. Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 48:267-275.
- HORN FILHO, N.O. 1997. O Quaternário costeiro da Ilha de São Francisco do Sul e arredores, Nordeste do Estado de Santa Catarina - aspectos geológicos, evolutivos e ambientais. **Tese de Doutorado**. Instituto de Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 312 p.
- IRSCHICK, D. J.; VITT, L. J.; ZANI, P. A. & LOSOS, J. B. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. **Ecology**. 78(7): 2191-2203.
- JACOBY, C. A. 1981. Behavior of the purple shore crab *Hemigrapsus nudus* DANA, 1851. **Journal of Crustacean Biology**. 1(4): 531-544.
- JERRY, D.R. & CAIRNS, S.C. 1998. Morphological variation in the catadromous Australian bass, from seven geographically distinct riverine drainages. **Journal of Fish Biology**. 52: 829-843.
- KASSUGA, A. D. 2009. Distribuição espacial dos juvenis do caranguejo-do-mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea: Brachyura: Ucididae) e a fauna associada às galerias dos adultos nos manguezais de Cabaraquara, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Dissertação de Mestrado**. Programa de Pós Graduação em Zoologia. Universidade Federal do Paraná, 89 p.

KARR, J.R. & JAMES, F.C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. In: CODY, M.L.; DIAMOND, J.M. **Ecology and evolution of communities**. Harvard University Press, Massachusetts. 191-258.

KEAST, A. 1985. The piscivore feeding guild of fishes in small freshwater ecosystems. **Environmental Biology Fishes**. 12: 119-129.

KEAST, A. & SAUNDERS, S. 1992. Ecomorphology of the north American ruby-crowned (*Regulus calendula*) and golden-crowned (*R. satrapa*) kinglets. **The Auk**. 108: 880-888.

KIRCHHEIM, P. D. & GOULART, E. 2010. Ecomorfologia de predação e antipredação em Siluriformes (OSTEICHTHYES). **Oecologia Australis**. 14(2): 550-568.

KRAFFT, B. & PASQUET, A. 1991. Synchronized and rhythmical activity during the prey capture in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). **Insectes Sociaux**. 38:83-90.

KRAMER, D. L. & McLAUGHLIN, R. L. 2001. The behavioral ecology of intermittent locomotion. **American Zoologist**. 41:137-153.

LABROPOULOU, M. & ELEFThERIOU, A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. **Journal of Fish Biology**. 50: 324-340.

LINDSEY, C.C. 1978. Form, function, and locomotory habits in fish. **Fish physiology**. Academic Press, New York. 465.

LINDBERG, W. J. 1980. Behavior of the Oregon mud crab, *Hemigrapsus oregonensis* (Dana) (BRACHYURA, GRAPSIDAE). **Crustaceana**. 39(3): 263-281.

LOCK, A. & COLLETT, T. 1979. A toad's devious approach to its prey: A study of some complex uses of depth vision. **Journal of Comparative Physiology**. 131:179-189.

MAACK, R. 1981. **Geografia Física do Paraná**. 2.ed. Rio de Janeiro: J.Olimpio, 450p.

MANTELATTO, F. L. M. & FRANSOZO, A. 1999. Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. **Crustaceana**, 72 (1): 63-73.

MANTELATTO, F. L. M. & CHRISTOFOLETTI, R. A. 2001. Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage. **Marine Biology**, 138: 585- 594.

MAROCHI, M. Z. & MASUNARI, S. 2011. Os caranguejos Eriphiidae, Menippidae, Panopeidae e Pilumnidae (Crustacea Brachyura) de águas rasas do litoral do Paraná, com chave pictórica de identificação para as espécies. **Biota Neotropica**. 11(3): 1-13.

- MASUNARI, S. 1982. Organismos do Fital *Amphiroa Beauvoisii* Lamouroux, 1816 (Rhodophyta, Corallinaceae), I. Autoecologia. **Boletim de Zoologia, USP.** 7(1): 57-148.
- MASUNARI, S. 2006. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia.** 23 (4): 901-914.
- MASUNARI, S. & DUBIASKI-SILVA, J. 1998. Crustacea Decapoda da praia rochosa da Ilha do Farol, Matinhos, Paraná. I Distribuição espacial de densidade das populações. **Revista Brasileira de Zoologia.** 15 (3): 643-664.
- MAYR, E. 2005. **Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica.** Companhia das Letras, São Paulo, SP. 266p.
- McADAM, A. G. & KRAMER, D. L. 1998. Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals. **Animal Behavior.** 55:109-117.
- MELO, G. A. S. 1996. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro.** 1. ed. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 603pp.
- MELVILLE, J.; HARMON, L. J. & LOSOS, J. B. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. **Biological Sciences.** 273 (1586): 557-563.
- MIDDLETON, B. A.; McKEE, K. L. 2001. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forest. **Journal of Ecology.** 89, 818-828.
- MILLER, D. C. 1973. Growth in *Uca*, 1. Ontogeny of Asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Ocypodidae). **Crustaceana.** 24(1): 119-131.
- MILLER, P. L. 1979. A possible sensory function for the stop-go patterns of running phorid flies. **Physiological Entomology.** 4:361-370.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. & FRANSOZO, V. 2003. A Morphometric Study of the Mud Crab, *Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Decapoda, Brachyura) from a Subtropical Mangrove in South America. **Crustaceana.** 76(3): 281-294.
- NG, P.K.L., GUINOT, D. & DAVIE, P.J.F. 2008. Systema Brachyurorum: part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. **Raffles Bulletin Zoology.** 17:1-286.
- NYBAKKEN, J.W. 1997. **Marine Biology: an ecological approach.** 4. ed. Califórnia : Addison Wesley, Longman, 481pp.
- NORTON, S. F.; LUCZKOVICH, J. J. & MOTTA, P.J. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. **Environmental Biology Fishes.** 44(1-2):287-304.



OHATA, M.; WADA, K. & KOGA, T. 2005. Waving display by male *Scopimera globosa* (BRACHYURA: OCYPODOIDEA) as courtship behavior. **Journal of Crustacean Biology**. 25(4): 637-639.

ORENSANZ, J. M. & GALLUCCI, V. E. 1988. Comparative study of postlarval life-history schedules in four sympatric species of Cancer (Decapoda: Brachyura: Cancridae). **Journal of Crustacean Biology**. 8:187-220.

PINHEIRO, M. A. A.; FISCARELLI, A. G. & HATTORI, G. Y. 2005. Growth of the Mangrove Crab *Ucides cordatus* (Brachyura, Ocypodidae). **Journal of Crustacean Biology**. 25(2): 293-301.

PIORSKI, N. M.; ALVES, J. R. L.; MACHADO, M. R. B. & CORREIA, M. M. F. 2005. Alimentação e ecomorfometria de duas espécies de piranhas (Characiformes: Characidae) do lago de Viana, estado do maranhão, Brasil. **Acta Amazonica**. 35(1): 63-70.

PIORSKI, N. M.; DOURADO, E. C. S. & NUNES, J. L. S. 2007. Análise ecomorfológica de três espécies de peixes do parque estadual marinho do Parcel de Manuel Luiz, nordeste do Brazil. **Boletim do laboratório de hidrobiologia**. 20:69-76.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2003. **A vida dos Vertebrados**. 3. ed. São Paulo: ATHENEU, 699pp.

RIBAS, S. C.; VELLOSO, A. L. R.; TEIXEIRA-FILHO, P.; BARBOSA, O. R.; EVANGELISTA, H. & SANTOS, E. A. 2004. Structure of claws and toes of two tropidurid lizard species of Restinga from Southeastern Brazil: adaptations to the vertical use of the habitat. **Revista Chilena de Historia Natural**. 77: 599-606.

SAENGER, P.; HEGERL, E. J.; DAVIE, J. D. S. 1983. Global status of mangrove ecosystems. **The Environmentalist**. (3): 1-88.

SAUNDERS, M. B. & BARCLAY, R. M. R. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. **Ecology**. 73(4): 1335-1345.

SCOFFIN, T. P. 1970. The trapping and binding of subtidal carbonate sediments by marine vegetation in Bimini Lagoon, Bahamas. **Journal of Sedimentary Petrology**. 40: 249-273.

SEITZ, R. D.; LIPCIUS, R. N.; STOCKHAUSEN, W. T.; DELANO, K. A.; SEEBO, M. S.; GERDES, P. D. 2003. Potential bottom-up control of blue crab distribution at various spatial scales. **Bulletin of Marine Science**, 72(2): 471-490.

SILVA, A. C.; HAWKINS, S. J.; BOAVENTURA, D. M. & THOMPSON, R. C. 2010. Cheliped morphological variation of the intertidal crab *Eriphia verrucosa* across shores of differing exposure to wave action. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 391: 84-91.

SMITH, L.D & PALMER, A.R. 1994. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. **Science**. 264:710–712.

STREELMAN, J. T.; ALFARO, M.; WESTNEAT, W.; BELLWOOD, D. R. & KARL, A. 2002. Evolutionary history of the parrotfishes: biogeography, ecomorphology, and comparative diversity. **Evolution**. 56(5): 961-971.

SWARTZ, R. C. 1976. Agonistic and Sexual Behavior of the Xanthid Crab, *Neopanope sayi*. **Chesapeake Science**.17(1): 24-34.

TAPER, M. L. & CASE, T. J. 1985. Quantitative genetic models for the evolution of character displacement. **Ecology**. 66: 355-371.

TEIXEIRA, I. & BENNEMANN, S. T. 2007. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. **Biota Neotropica**. 7(2): 67-76.

TYE, A. 1989. A model of search behaviour for the northern wheatear *Oenanthe oenanthe* (Aves, Turdidae) and other pause travel predators. **Ethology**. 83:1-18.

TSUCHIDA, S. & FUJIKURA, K. 2000. Relative Growth, and Gonopod Morphology in the Bythograeid Crab, *Austino-graea williamsi* (Decapoda, Brachyura). **Journal of Crustacean Biology**. 20(2): 407-414.

van DER KLAUW, C.J. 1948. Ecological morphology. **Bibliographia Biotheoretica**. 4: 1-111.

van DUREN, L. A. & VIDELER, J. J. 1995. Swimming behaviour of developmental stages of the calanoid copepod *Temora longicornis* at different food concentrations. **Marine Ecology Progress Series**. 126:153-161.

VANHONI, F. & MENDONÇA, F. 2008. O clima no Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Climatologia**. 3/4:49-63.

VELOSO, V. G.; CARDOSO, R. S.; FONSECA, D. B. 1997. Adaptações e biologia da macrofauna de praias arenosas expostas com ênfase nas espécies da região entre-marés do litoral fluminense. **Oecologia brasiliensis**. 3: 121-133.

VIDELER, J. J.; WEIHS, D. & DAAN, S. 1983. Intermittent gliding in the hunting flight of the kestrel, *Falco tinnunculus*. **Limnological Journal of Experimental Biology**. 102:1-12.

WARNER, G. F. 1967. The life history of mangrove tree crab, *Aratus pisoni*. **Journal of Zoology**. 153: 321–335.

WARNER, G. F. 1970. Behaviour of Two Species of Grapsid Crab during Intraspecific Encounters. **Behaviour**. 36 (1/2): 9-19.

WAHLE, R. A. & R. S. STENECK. 1992. Habitat restrictions in early benthic life: experiments on habitat selection and in situ predation with the American lobster. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 157:91-114.

WEINSTEIN, R. B. 1995. Locomotor behavior of nocturnal ghost crabs on the beach: Focal animal sampling and instantaneous velocity from three-dimensional motion analysis. **Journal of Experimental Biology**. 198:989-999.

WEINSTEIN, R. B. & FULL, R. J. 1998. Performance limits of low-temperature, continuous locomotion are exceeded when locomotion is intermittent in the ghost crab. **Physiological Zoology**. 71(3): 274-284.

WEISSBURG, M. 1991. Morphological Correlates of Male Claw Asymmetry in the Fiddler Crab *Uca pugnax* (Smith)(Decapoda, Brachyura). **Crustaceana**. 61(1): 11-20.

WHITE, T. A. & SEARLE, J. B. 2009. Ecomorphometric variation and sexual dimorphism in the common shrew (*Sorex araneus*). **Journal of Evolutionary Biology**. 22: 1163-1171.

WIKRAMANAYAKE, E. D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of evolution assemblage structure. **Ecology**. 71(5):1756-1764.

WINEMILLER, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. **Ecological Monographs**. 61:343-365.

WINEMILLER, K.O., KELSO-WINEMILLER, L.C. & BRENKERT, A.L. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. **Environmental Biology of Fishes** . 44(1-2):235-261.

WRIGHT, H. O. 1968. Visual Displays in Brachyuran Crabs: Field and Laboratory Studies. **American Zoologist**. 8(3): 655-665.

WRIGHT, R. A.; CROWDER, L. B.; MARTIN, T. H. 1996. Selective predation by blue crabs on the gastropod, *Bittium varium*: confirmation from opercula found in the sediments. **Estuaries**, 19(1): 75-81.

YAMADA, S. B. & BOULDING, E. G. 1998. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 220 : 191-211.

## ANEXOS

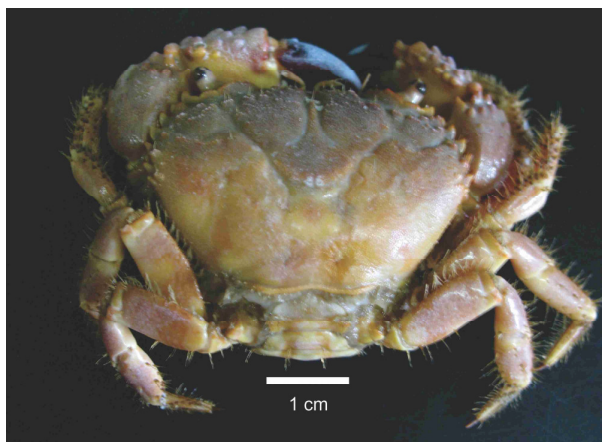
Anexo I. Fotos das espécies de Brachyura do litoral do Paraná e norte de Santa Catarina. A: *Hepatus pudibundus*, B: *Eriphia gonagra*, C: *Epialtus brasiliensis*, D: *Libia ferreirae*, E: *Libia ferreirae*, F: *Pachygrapsus transversus*, G: *Persephona mediterranea*, H: *Persephona punctata*, I: *Menippe nodifrons*, J: *Ocypode quadrata*, K: *Uca maracoani*, L: *Uca thayeri*, M: *Acantholobulus schmitti*, N: *Eurypanopeus abbreviatus*, O: *Eurypanopeus dissimilis*, P: *Eurytium limosum*, Q: *Panopeus austrobesus*, R: *Pilumnus dasypodus*, S: *Arenaeus cribarius*, T: *Callinectes danae*, U: *Armases angustipes*, V: *Aratus pisonii*, W: *Sesarma rectum* e X: *Ucides cordatus*.

## Aethridae Dana, 1851



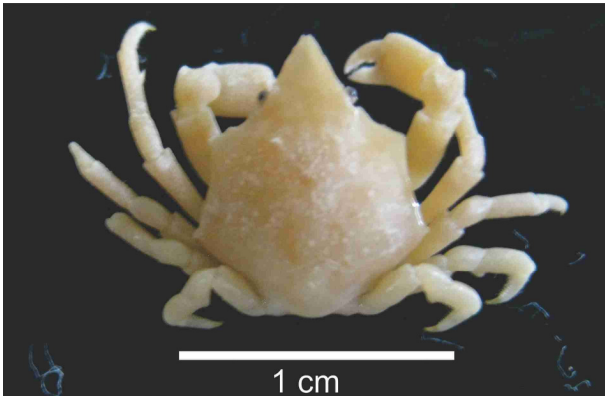
A - *Hepatus pudibundus*.

## Eriphiidae MacLeay, 1838

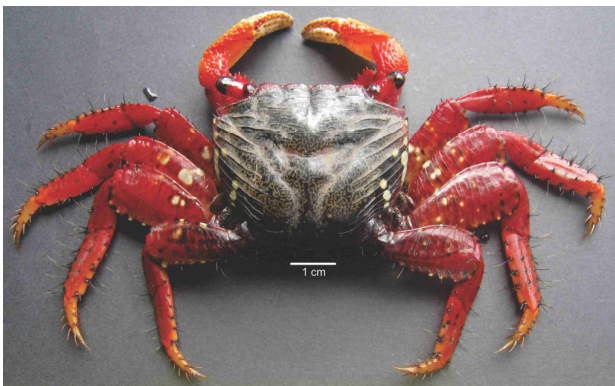


B - *Eriphia gonagra*.

## Epialtidae MacLeay, 1838

C: *Epialtus brasiliensis*D: *Libia ferreirae*

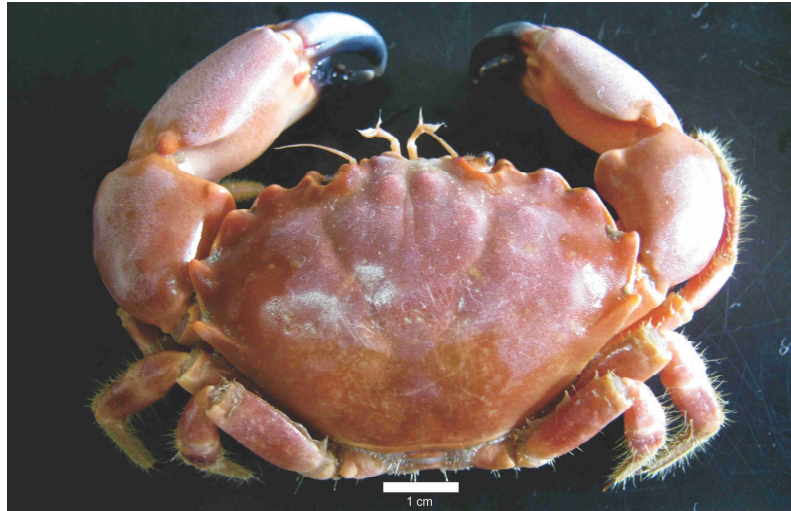
## Grapsidae Macleay, 1838

E - *Goniopsis cruentata*F - *Pachygrapsus transversus*

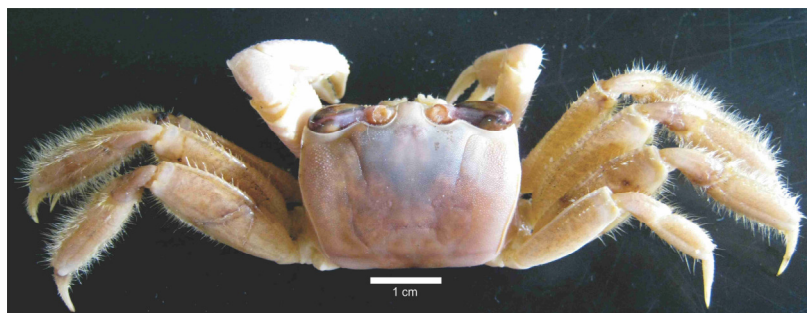
## Leucosiidae Samouelle, 1819

G - *Persephona mediterranea*H - *Persephona punctata*

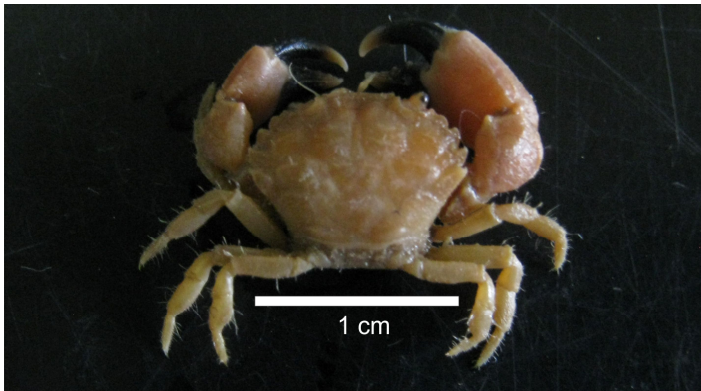
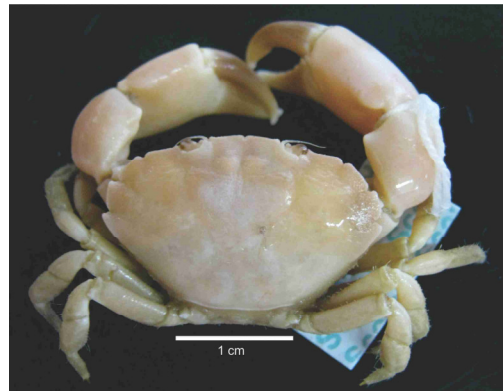
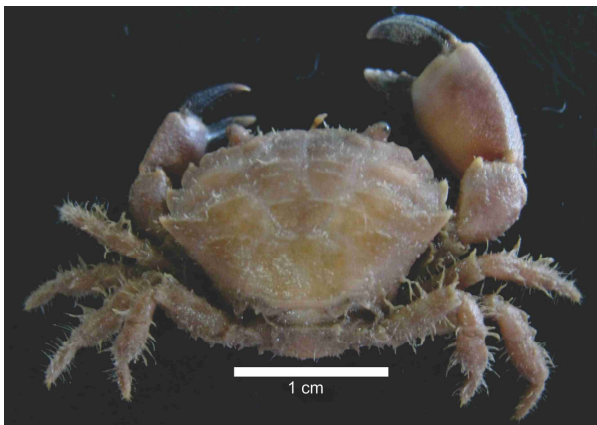
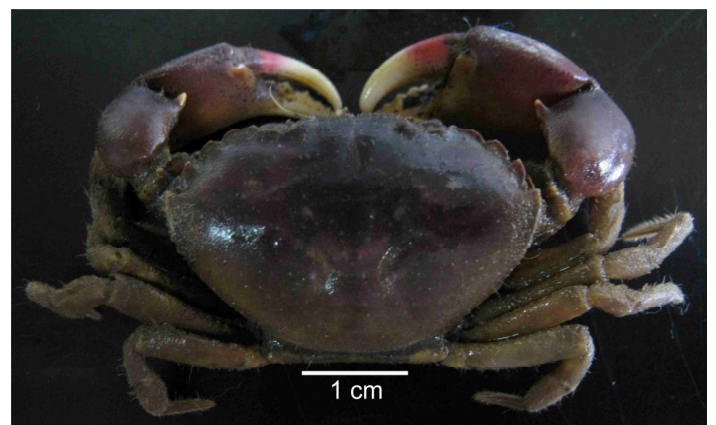
## Menippidae Ortmann, 1893

I - *Menippe nodifrons*

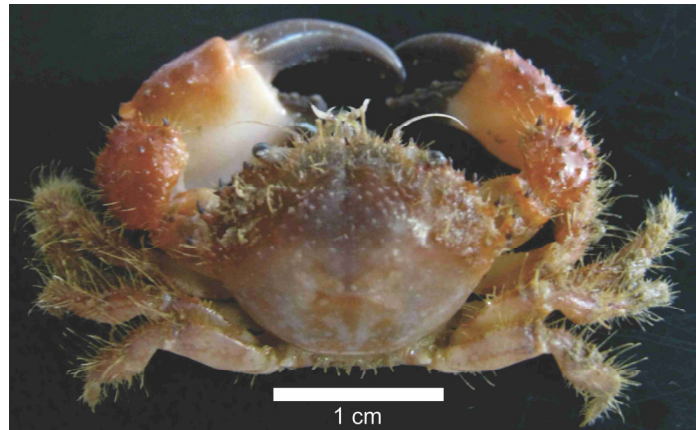
## Ocypodidae Rafinesque, 1815

J - *Ocypode quadrata*K - *Uca maracoani*L - *Uca thayeri*

## Família Panopeidae Ortmann, 1893

M: *Acantholobulus schmitti*N: *Eurypanopeus abbreviatus*O: *Eurypanopeus dissimilis*P: *Eurytium limosum*Q - *Panopeus austrobesus*

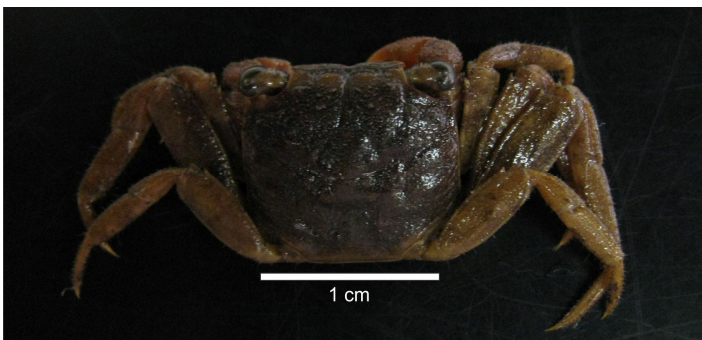
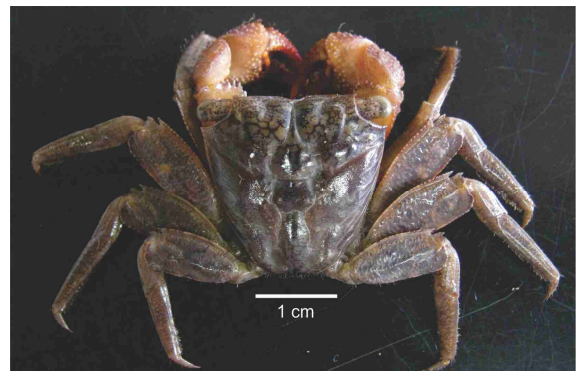
## Pilumnidae Samouelle, 1819

R - *Pilumnus dasypodus*

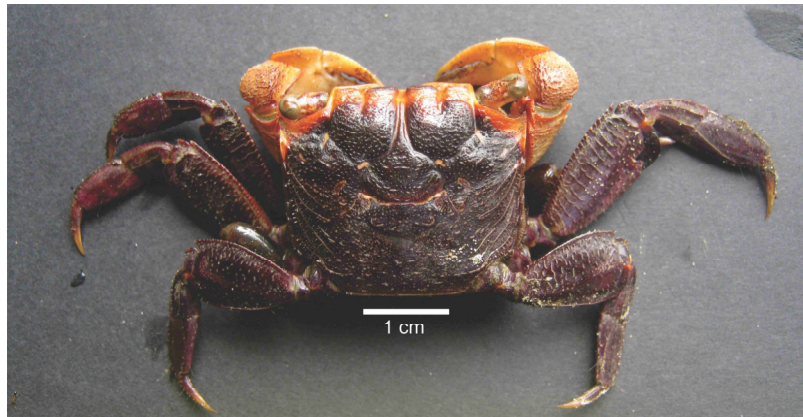
## Portunidae Rafinesque, 1815

S - *Arenaeus cribarius*T - *Callinectes danae*

## Sesarmidae Dana, 1851

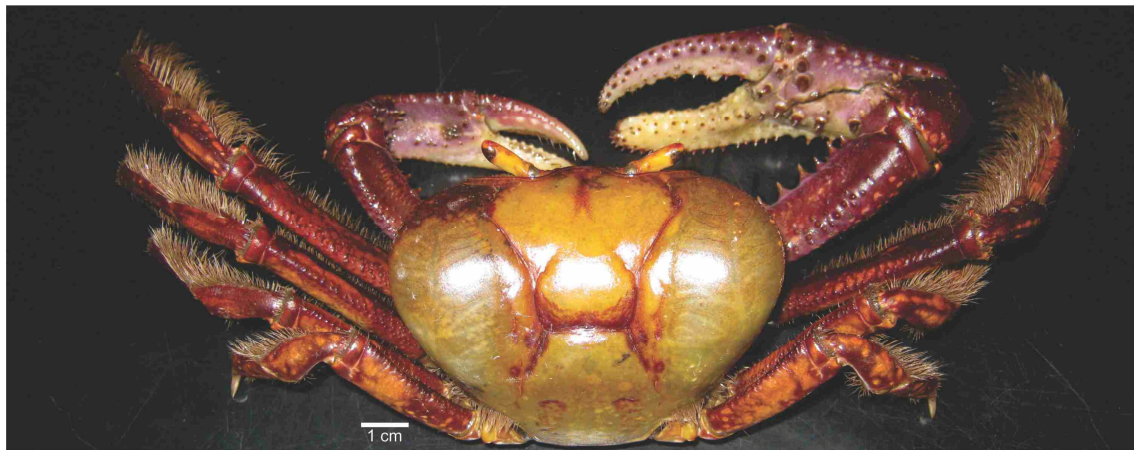
U - *Armases angustipes*V - *Aratus pisonii*





W - *Sesarma rectum*

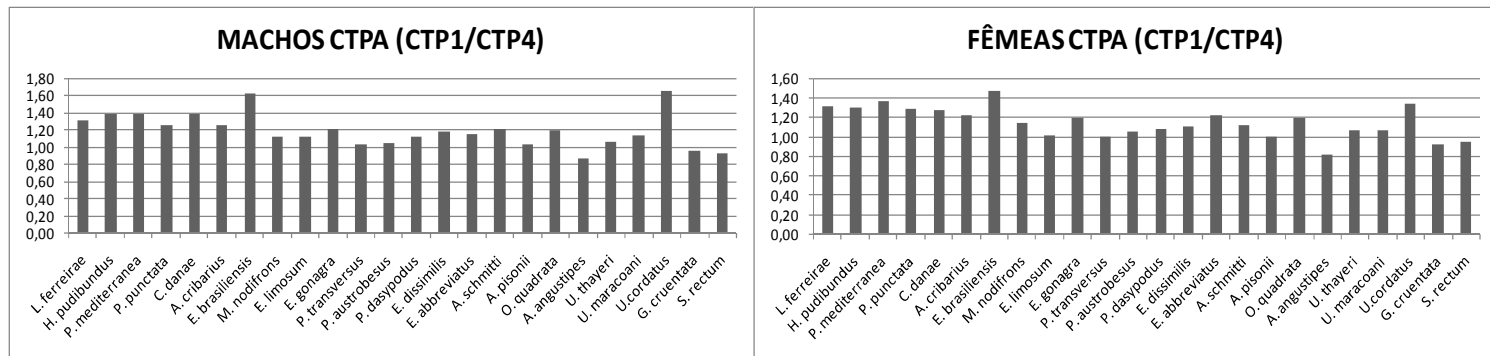
Ucididae Stevcic, 2005



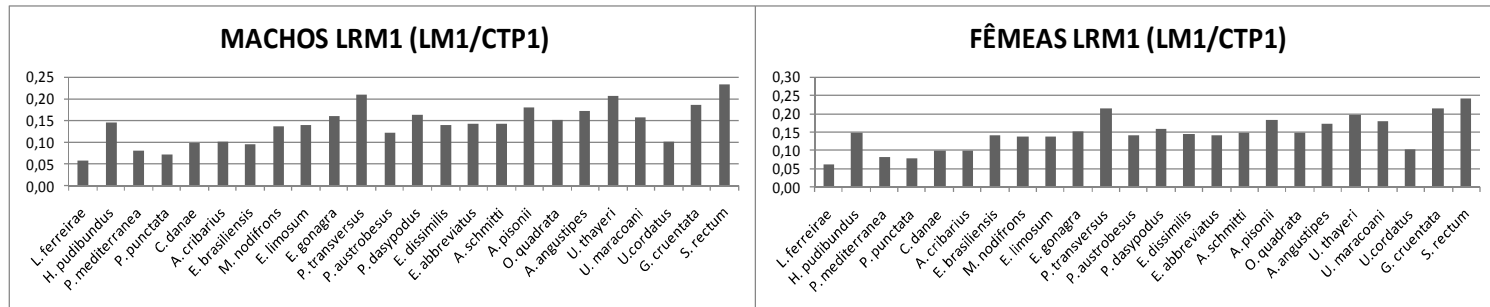
X - *Ucides cordatus*

Anexo II. Gráficos referentes aos atributos ecomorfológicos de machos e fêmeas. A: Comprimento total proporcional das pernas ambulatórias; B: Largura relativa da perna ambulatória 1; C: Comprimento relativo do dátilo da perna ambulatória 1; D: Comprimento relativo do mero da perna ambulatória 4; E: Largura relativa do mero da perna ambulatória 4; F: Comprimento relativo do dátilo da perna ambulatória 4; G: Comprimento relativo do mero das pernas ambulatórias 1 e 4; H: Altura relativa da carapaça; I: Largura relativa da região orbital; J: Comprimento relativo dos quelípodos maior e menor; K: Comprimento e altura relativos e L: Área relativa do quelípodo maior.

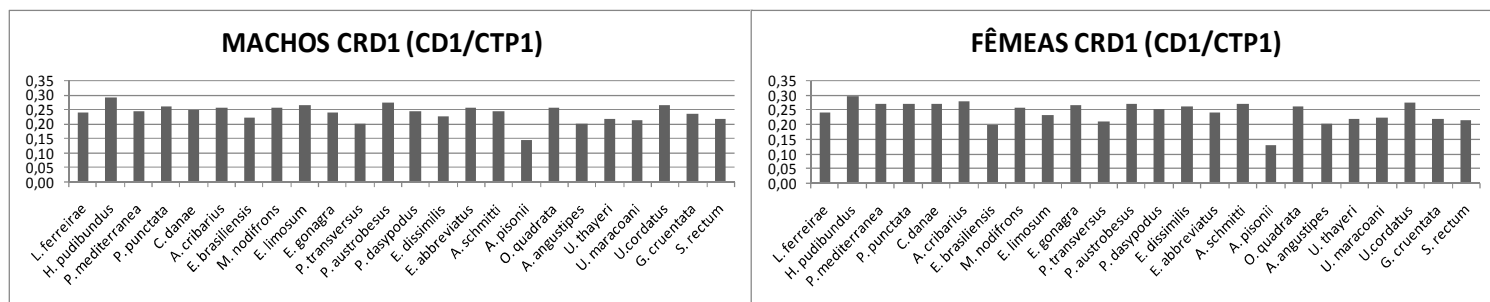
A



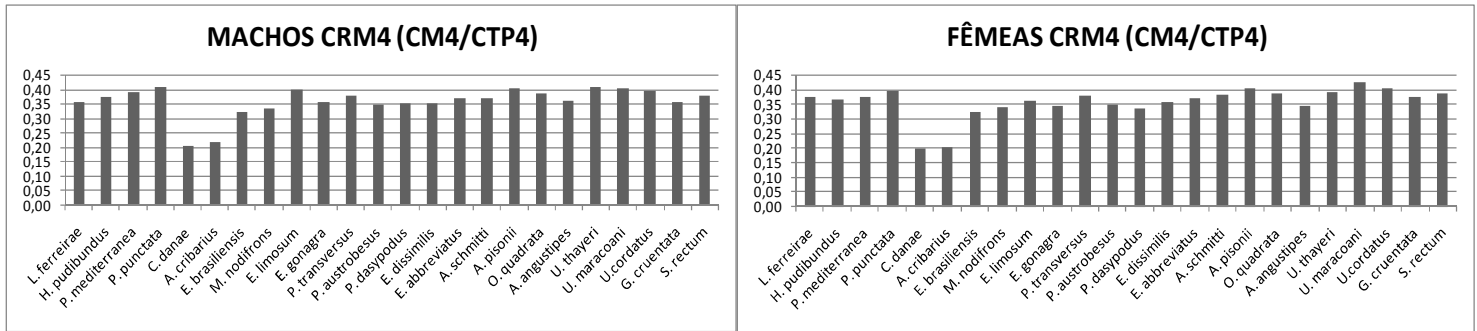
B



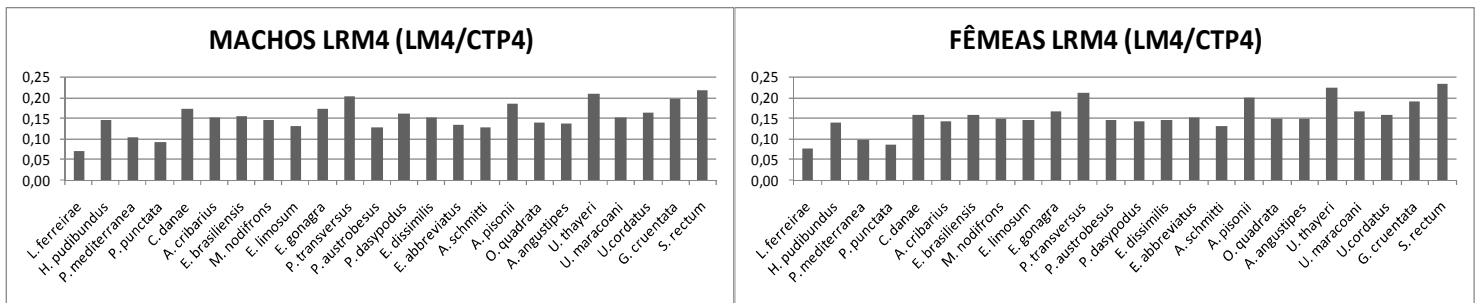
C



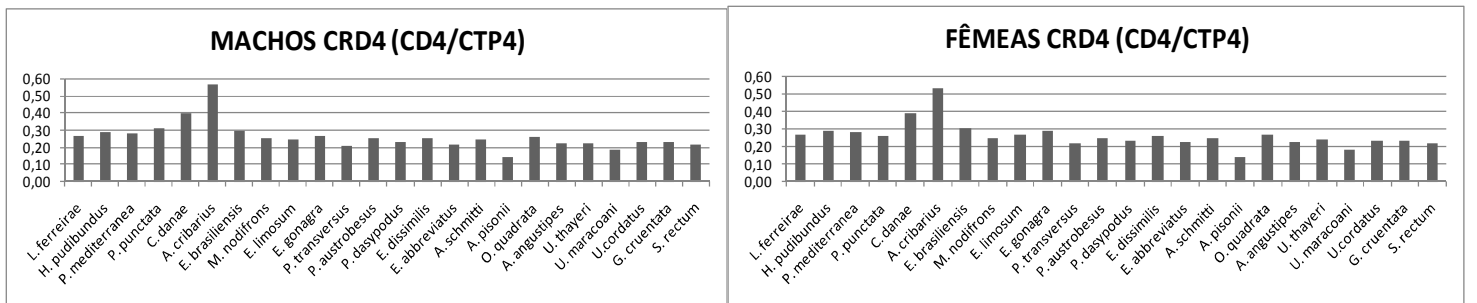
D



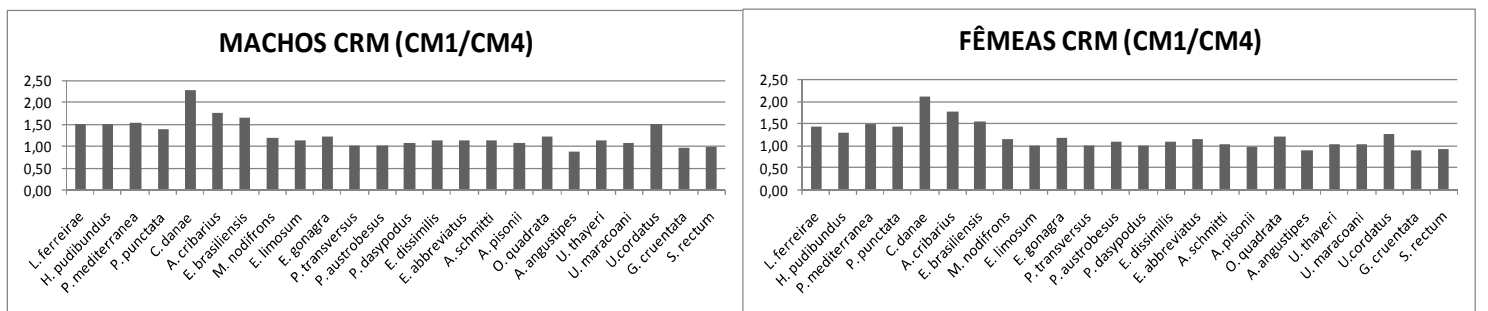
E



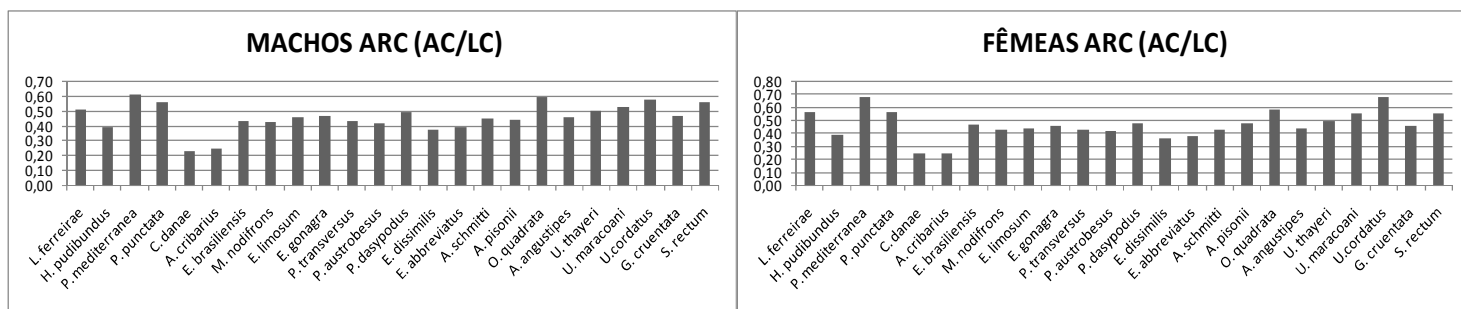
F



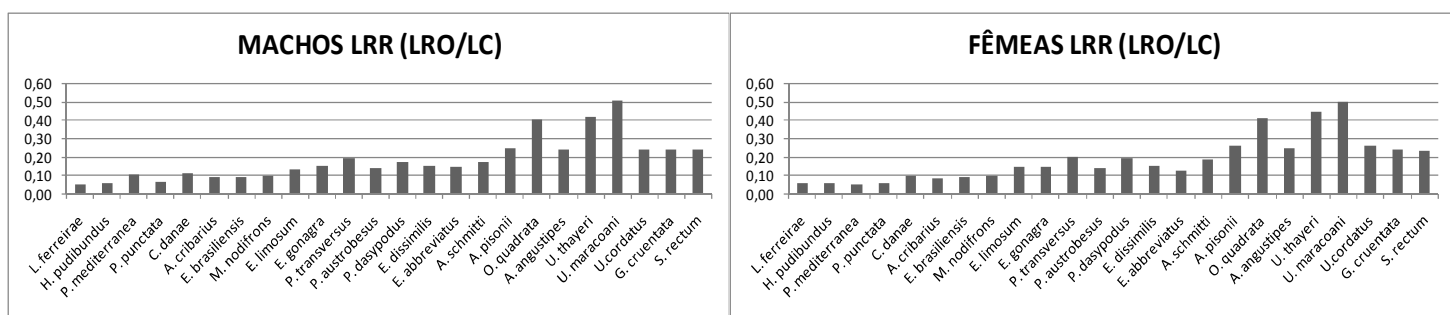
G



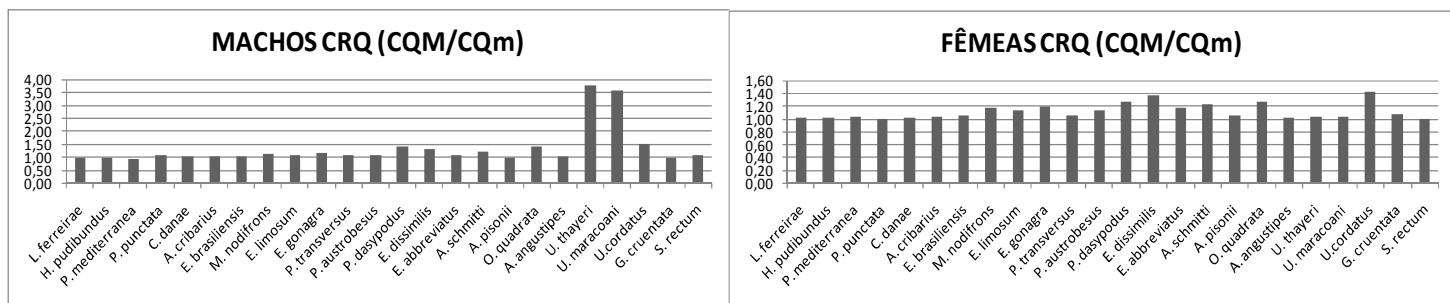
H



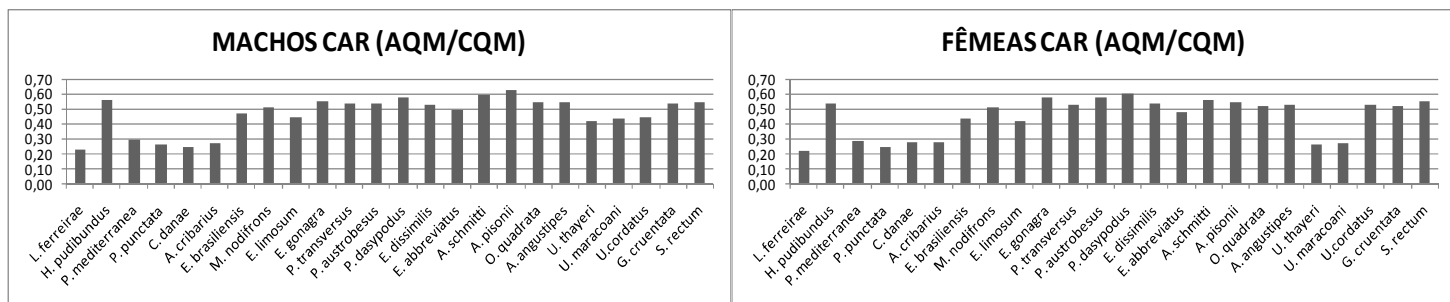
I



J



K



L

