

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

SALISE BRANDT MARTINS

ESTRATÉGIA REPRODUTIVA E VARIABILIDADE MORFOLÓGICA E GENÉTICA  
DOS CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ *Leptuca leptodactyla* (RATHBUN, 1898) E *Minuca  
mordax* (SMITH, 1870) (CRUSTACEA, DECAPODA, OCYPODIDAE) AO LONGO DA  
COSTA DO BRASIL

CURITIBA  
2018

SALISE BRANDT MARTINS

ESTRATÉGIA REPRODUTIVA E VARIABILIDADE MORFOLÓGICA E GENÉTICA  
DOS CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ *Leptuca leptodactyla* (RATHBUN, 1898) E *Minuca  
mordax* (SMITH, 1870) (CRUSTACEA, DECAPODA, OCYPODIDAE) AO LONGO DA  
COSTA DO BRASIL

Tese 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 Doutor em  
Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia.

Orientadora: Dra. Setuko Masunari

Co-orientador: Dr. Christoph D. Schubart

CURITIBA  
2018

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.  
Biblioteca de Ciências Biológicas.  
(Telma Terezinha Stresser de Assis –CRB/9-944)

Martins, Salise Brandt

Estratégia reprodutiva e variabilidade morfológica e genética dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) ao longo da costa do Brasil. / Salise Brandt Martins. – Curitiba, 2018.

314 p. : il. ; 30cm.

Orientadora: Setuko Masunari

Co-orientador: Christoph D. Schubart

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Caranguejo. 2. Crustaceo . 3. Salinidade. 4. Dimorfismo sexual (Animais). I. Título. II. Masunari, Setuko. III. Schubart, Christoph D. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (20. ed.) 595.3842



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **SALISE BRANDT MARTINS** intitulada: **Estratégia reprodutiva e variabilidade morfológica e genética dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) ao longo da costa do Brasil**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação no rito de defesa. A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.


Curitiba, 23 de Fevereiro de 2018.



SETUKO MASUNARI  
Presidente da Banca Examinadora



JOSÉ FRANCISCO DE OLIVEIRA NETO  
Avaliador Externo



ANDRÉ TREVISAN  
Avaliador Externo



TANIA MARCIA COSTA  
Avaliador Externo



EDUARDO LUIS CUPERTINO BALLESTER  
Avaliador Interno



Dedico este trabalho ao que de mais valioso  
tenho na vida:  
meus pais, Evelise e Samuel;  
minha avó, Terezinha;  
minha irmã, Lisiane;  
meu noivo, Lorimilso;  
e aos demais membros de minha família e  
amigos.  
Obrigada pelo apoio, compreensão e amor!

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por me guiar ao longo dessa trajetória, e por sempre me conceder sabedoria nas escolhas dos melhores caminhos.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Setuko Masunari pela dedicada orientação, oportunidade, apoio, incentivo e pelos valiosos ensinamentos transmitidos.

Ao meu co-orientador Dr. Christoph D. Schubart, por ter ensinado os primeiros passos dentro de um laboratório de biologia molecular, pela confiança, credibilidade, amizade e total assistência durante os oito meses de doutorado sanduíche na Universidade de Regensburg.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de doutorado concedida durante todo o período de estudo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná, por toda a infra-estrutura oferecida para a realização desse trabalho.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Zoologia da UFPR pelos ensinamentos transmitidos durante o curso.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (SISBIO) pela concessão da licença de coleta de material biológico (números: 42931-1 e 43469-1).

Aos membros da banca examinadora, Dr. André Trevisan, Dr. Eduardo L. C. Ballester, Dr. José Francisco de O. Neto, Dra. Janete Dubiaski da Silva e a Dra. Tânia M. Costa, por aceitarem tão carinhosamente o convite, suas contribuições serão de grande valia para o aperfeiçoamento desse trabalho.

Ao Centro de Aquicultura Marinha e Repovoamento (CAMAR) da UFPR pelo fornecimento das microalgas e dos rotíferos, em especial ao professor Dr. Ubiratã de Assis T. da Silva, Msc. Camila P. dos Santos Tavares e ao Jorge, pela disponibilidade e auxílio em tudo que precisei.

A todas as pessoas que auxiliaram durante as fases de campo: Dr. Alexander C. Ferreira Román (Rio Grande do Norte), Dr. André Marafon de Almeida (Espírito Santo), Luis Souza (Pará), Dr. Mauro Tavares (Pará), Rui Rego Cavalcanti (Bahia), Peú (Bahia) e a Dra. Tereza Calado (Alagoas).

Aos funcionários da UFPR: Denise G. J. Weltdt, Denise M. Vieira, Jeferson N. Krüger, Paula A. F. Borges Bassi, “seu” Luíz, Tina, Vanessa Peres, e todos aqueles não

citados, porém guardados com gratidão na minha lembrança, pela ajuda e agradável convivência.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Crustacea (UFPR), por toda a amizade, ajuda e pelos agradáveis momentos de convivência: Ana M. Schafaschek, André F. M. Anacleto, Camila R. Borges e Juliana Padilha. Em especial a Camila R. Borges, pela execução dos desenhos dos estágios larvais (Cap. 1). Sem a sua ajuda não seria possível!

Aos queridos amigos ex-membros do laboratório de Ecologia de Crustacea (UFPR), Msc. Carolina de Lima Adam, Dr. Murilo Z. Marochi e Msc. Renata D. Leite, por ter ensinado-me os primeiros passos no aprendizado com a morfometria geométrica, pelas numerosas discussões e ajudas concedidas que muito contribuíram para o desenvolvimento do trabalho, e acima de tudo, pela valiosa amizade e pela feliz convivência durante todos esses anos.

Ao meu amigo Murilo Z. Marochi, por toda ajuda em campo, pela convivência e pelo companheirismo no doutorado sanduíche.

A Mariana B. Lacerda, mais que amiga, uma irmã, pelos conselhos, apoio, amizade e incentivos constantes.

A Livia de M. Oliveira, pelo companheirismo, amizade e pela feliz convivência durante todos esses seis anos de pós-graduação.

Aos amigos da salinha: Andrea Desiderato, Ariane de L. Betin, Camila Felipe e Larissa Ajala, pela amizade, convívio, troca de conhecimento, enfim por tornar meus dias mais alegres e produtivos.

A todos os membros do Institut für Zoologie da Universidade de Regensburg (Alemanha), pela ajuda constante durante o doutorado sanduíche, disponibilidade e carinho. Em especial ao Dr. Adnan Shahdadi, Dr. Felipe B. Ribeiro, Dr. Ivana M. Trentiin, Dr. Nicolas Thiercelin e Msc. Theodor Poettinger. Obrigada pelos momentos vividos em Regensburg, que jamais teriam sido tão bons caso vocês não estivessem presentes.

Aos meus amigos e colegas de profissão, pela amizade e incentivo: Msc. Amanda Dudczak, Dra. Giovana C. Castellano, Msc. Heloisa Pinheiro, Isis D. Cury da Cruz, Msc. Madson S. de Melo, Dr. Marcos Paulo T. da Veiga, Dra. Nadia Y. K. Bonnet e Msc. Pedro Ribeiro.

Às minhas queridas amigas, Amanda G. Balliana, Fernanda F. F. Groth, Juliana A. Rocco, Jéssica J. Santos, Priscilla R. Tamioso e Thaís F. Moreto, pela amizade, incentivo e companheirismo.

Aos meus pais, Evelise e Samuel e a minha avó Terezinha que são o alicerce para as minhas realizações, pelo infinito amor que nos une, pelo incentivo e apoio incondicional, pelos valores éticos e morais, pelo amor e carinho que sempre me deram e por sempre acreditarem em mim, me incentivando e me apoiando em minhas escolhas. Eu amo vocês!

Ao meu noivo Lorimilso, por estar ao meu lado, cercando-me de carinho e compreensão e sempre me apoiando em todos os momentos. E muito obrigada pela ajuda nas coletas e nos experimentos. Obrigada por sempre estar pronto para me ajudar, seja lá no que for! Amo você!

Aos meus tios, Lilian e Sussumo, pelo carinho e por sempre me incentivarem a alcançar caminhos cada vez mais distantes.

Aos meus irmãos, primos, sobrinhos e tios, pelo amor, amizade e pela torcida, sempre.

A todos que direta ou indiretamente tornaram possível a realização deste trabalho.

***Muito obrigada a todos!***

"A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu, mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre aquilo que todo mundo vê."

Arthur Schopenhauer



## RESUMO GERAL

### **Estratégia reprodutiva e variabilidade morfológica e genética dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) ao longo da costa do Brasil**

A tese está composta de três capítulos, os quais abordam a variabilidade morfológica e genética em populações de caranguejo violinista que vivem ao longo da costa brasileira e sua relação com a estratégia reprodutiva. No capítulo 1, foi estudada a influência da salinidade na sobrevivência das larvas zoea (Z) e megalopa (M) de *Leptuca leptodactyla*, para fins de inferência da estratégia reprodutiva da espécie. Também, descrições morfológicas dos estágios larvais da espécie foram realizadas. As larvas foram cultivadas em cinco tratamentos de salinidade (S0, S5, S15, S25 e S35), obtendo um desenvolvimento completo até M somente em S25 e S35, com maior sobrevivência em S35. A duração média de ZI a M em S25 e S35 foi de  $24,10 \pm 3,25$  dias. Como houve mortalidade total em S0, S5 e S15, pode-se inferir que, as larvas de *L. leptodactyla* necessitam realizar migrações ontogenéticas para águas polihalinas na região costeira. Portanto, a sua estratégia no ciclo de vida é do tipo exportação larval. Houve 5 ou 6 estágios de Z e um de M, estes se mostraram muito próximos morfológicamente de outras espécies de chama-maré e, portanto, a sua identificação deve ser baseada em um conjunto de caracteres múltiplos. No capítulo 2, foi avaliada a influência da Corrente Sul Equatorial e da foz do Rio Amazonas na dispersão de *Leptuca leptodactyla* e *Minuca mordax* ao longo da costa brasileira, através de análises morfométricas e genéticas de suas populações. Houve padrões divergentes para características genéticas e morfológicas para as populações de ambas as espécies. A análise morfológica revelou diferenças significativas entre todas as populações das duas espécies, cuja estrutura geográfica está associada à alta plasticidade fenotípica em resposta à alta diversidade ambiental ao longo da extensa costa brasileira. Entretanto, a análise molecular revelou ausência de estruturação genética para as populações de *L. leptodactyla*, enquanto que para *M. mordax*, uma fraca estruturação populacional. Esse cenário é consistente com a estratégia reprodutiva de *L. leptodactyla* (exportação larval) e parcialmente condizente com a de *M. mordax* (retenção larval). Os perfis genéticos

sugerem que a Corrente Sul Equatorial e a foz do Rio Amazonas não constituem barreira para dispersão das larvas de ambas as espécies, indicando um fluxo genético extensivo entre estuários localizados ao longo dos 4.256 km para *L. leptodactyla* e 6.176 Km para *M. mordax*. No capítulo 3, um estudo sobre o dimorfismo sexual na quela de alimentação (uma nos machos e duas nas fêmeas) de *Minuca mordax* foi realizado, utilizando tanto as técnicas da morfometria geométrica como a linear. Houve dimorfismo sexual tanto na forma como no tamanho do própodo de alimentação, tendo os machos dimensões maiores do que as fêmeas. Ainda, os machos possuem própodo mais delgado (e, portanto mais leve) e colher na ponta do dátilo mais volumoso, conferindo a eles vantagens compensatórias como possibilidade de movimentos alimentares mais rápidos e recolhimento de maior volume de sedimento a cada movimento.

**Palavras-chave:** salinidade, morfologia larval, mtDNA, fluxo gênico, morfometria geométrica e linear, dimorfismo sexual, quela de alimentação.

## GENERAL ABSTRACT

### **Reproductive strategy and genetic and morphological variability of the fiddler crabs *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) and *Minuca mordax* (Smith 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) along the coast of Brazil**

The thesis is composed of three chapters concerning the genetic and morphological variability in fiddler crab populations living along Brazilian coast, and its relationship with the reproductive strategy. In Chapter 1, the influence of salinity on the survival of zoea (Z) and megalopa (M) larvae of *Leptuca leptodactyla* was studied with the purpose of deducing the reproductive strategy of the species. Also, morphological descriptions of the larval stages were done. The larvae were raised in five salinity treatments (S0, S5, S15 and S25, S35), obtaining a complete development until M only in S25 and S35, with significant higher survival in S35. The mean duration of ZI to M in S25 and S35 was  $24.10 \pm 3.25$  days. As there were total mortality in S0, S5 and S15, it can be inferred that the larvae of *L. leptodactyla* need to perform ontogenetic migrations to polyhaline waters in the coastal region. Therefore, its life-cycle strategy is larval export type. There were five or six stages of Z and one of M that were very close morphologically to other species of fiddler crabs and, their identification should be based on a set of multiple characters. In Chapter 2, the influence of the South Equatorial Current and the Amazon River outflow on the dispersion of *Leptuca leptodactyla* and *Minuca mordax* along the Brazilian coast was evaluated, through morphometric and genetic analysis of their populations. There were divergent patterns between genetic and morphological characteristics for the populations of both species. The morphological analysis revealed significant differences among all populations of both species, whose geographical structure is associated with high phenotypic plasticity in response to high environmental diversity along the extensive Brazilian coast. However, molecular analysis revealed the absence of genetic structuring for populations of *L. leptodactyla*, while for *M. mordax*, a weak population structure. This scenario is consistent with the reproductive strategy of *L. leptodactyla* (larval export) and partly consistent with *M. mordax* (larval retention). The genetic profiles suggest that the South Equatorial Current and the Amazon River outflow do not constitute a barrier to the dispersal of the larvae

of both species, indicating an extensive gene flow between estuaries located along the 4,256 km for *L. leptodactyla* and 6,176 Km for *M. mordax*. In Chapter 3, a study of the sexual dimorphism in the feeding chela (one in males and two in females) of *Minuca mordax* was carried out using the geometric and linear morphometric techniques. There was sexual dimorphism in the shape and size of the feeding propodus, having males showed larger dimensions than females. Furthermore, males have slender propodus (and therefore lighter) and a bulkier spoon at the dactyl tip, which be understood as compensatory advantages as the possibility of faster feeding movements and recoil of larger volume of sediment at each movement.

**Key-words:** salinity, larval morphology, mtDNA, gene flow, geometric and linear morphometric, sexual dimorphism, feeding chela.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

- Figura 1.** *Leptuca leptodactyla*. Recipiente de transporte das fêmeas ovígeras do campo para o laboratório.....42
- Figura 2.** *Leptuca leptodactyla*. Aquário onde as fêmeas ovígeras foram acondicionadas em laboratório até o momento da eclosão das suas larvas.....42
- Figura 3.** *Leptuca leptodactyla*. Microalgas utilizadas na alimentação das larvas.....45
- Figura 4.** *Leptuca leptodactyla*. Observação da presença de ecdises e quantificação do número de larvas mortas sob estereomicroscópio.....47
- Figura 5.** *Leptuca leptodactyla*. Curvas de sobrevivência das larvas no decorrer dos cinco tratamentos de salinidade. S0: 0 PSU; S5: 5 PSU; S15: 15 PSU; S25: 25 PSU e S35: 35 PSU. Os números acima da curva de sobrevivência de S25 e S35 indicam o número de zoeas que sofreram ecdise para o estágio de megalopa.....51
- Figura 6.** *Leptuca leptodactyla*. Curvas de sobrevivência (número absoluto) e duração dos estágios de desenvolvimento (em dias) das larvas submetidas aos tratamentos S15, S25 e S35.....53
- Figura 7.** *Leptuca leptodactyla*. Vista lateral dos estágios de zoea I, II, III, IV, V e VI. Vista dorsal da megalopa (M).....62
- Figura 8.** *Leptuca leptodactyla*. Vista dorsal do abdômen das zoeas I, II, III, IV, V e VI. Vista dorsal do abdômen da megalopa (M).....63
- Figura 9.** *Leptuca leptodactyla*. Antênula das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).....64



<b>Figura 10.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Antena das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).....	65
<b>Figura 11.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Mandíbula das zoeas I, II, III, IV e V e megalopa (M).....	66
<b>Figura 12.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Maxílula das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).....	67
<b>Figura 13.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Maxila das zoeas I, II, III, IV e V e megalopa (M).....	68
<b>Figura 14.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Primeiro maxilípede das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).....	69
<b>Figura 15.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Segundo maxilípede das zoeas I, II, III, IV e V e megalopa (M). M' terceiro maxilípede da megalopa.....	70
<b>Figura 16.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Vista lateral dos pereiópodos da megalopa.....	71
<b>Figura 17.</b> <i>Leptuca leptodactyla</i> . Pleópodos (P2, P3, P4 e P5) e urópodo (U) da megalopa.....	72

## CAPÍTULO II

**Figura 1.** Locais de coleta dos caranguejos *Minuca mordax* e *Leptuca leptodactyla* ao longo da costa brasileira. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Os círculos abertos indicam os locais de coleta de *M. mordax*, enquanto os círculos fechados, os de *L. leptodactyla*. As setas indicam a direção das correntes marinhas superficiais ao longo da costa brasileira: CSE: Corrente Sul Equatorial; CNB: Corrente Norte do Brasil e CSB: Corrente Sul do Brasil.....137

**Figura 2.** *Minuca mordax*. A - Posição dos marcos anatômicos na carapaça. 3: ponto mediano do rostro; 1 e 2: limite lateral do rostro; 4 e 5: ponta do espinho ântero-lateral; 6 e 7: saliência da margem lateral vertical; 8 e 9: término das margens dorso laterais; 10 e 11: final das margens posteriores da carapaça; 12: porção mediana da margem posterior da carapaça; 13: ponto médio da região cardíaca; 14, 15, 16 e 17: pontos distais da linha meso gástrica; 18 e 19: pontos distais da sutura da linha cardíaca. B - Posição dos marcos anatômicos no própodo do maior quelípodo. 1: ponta inferior do dedo fixo; 2: ponta superior do dedo fixo; 3: base distal do dente médio na superfície cortante do dedo fixo; 4: projeção pontiaguda localizada próximo a articulação do dactilo com o manus; 5: saliência da articulação entre o própodo e o dactilo; 6: segunda saliência na margem de articulação entre o própodo e o dactilo; 7: final da linha vertical reta traçada do marco 6 até a base do dedo fixo; 8: reentrância superior da margem de articulação entre o própodo e o carpo; 9: final da linha vertical reta traçada do marco 8 até margem posterior do própodo.....142

**Figura 3.** *Leptuca leptodactyla*. A - Posição dos marcos anatômicos na carapaça. 3: ponto mediano do rostro; 1 e 2: limite lateral do rostro; 4 e 5: ponta do espinho ântero-lateral; 6 e 7: final das margens posteriores da carapaça; 8: ponto mediano entre as duas pontas da margem posterior da carapaça; 9 e 10: pontos distais da linha cardíaca e 11: ponto mediano da linha cardíaca. B - Posição dos marcos anatômicos no própodo do maior quelípodo. 1: ponta do dedo fixo (pollex); 2: saliência da articulação entre o própodo e o dactilo; 3: segunda saliência na margem de articulação entre o própodo e o

dáctilo; 4: final da linha vertical reta traçada do marco 3 até a base do dedo fixo; 5: reentrância superior da margem de articulação entre o própodo e o carpo; e 6: final da linha vertical reta traçada do marco 6 até margem posterior do própodo.....143

**Figura 4.** *Minuca mordax*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (barras pontilhadas) do tamanho da carapaça das dez populações estudadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina E RS: Rio Grande do Sul. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.....156

**Figura 5.** *Minuca mordax*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (barras pontilhadas) do tamanho do própodo do maior quelípodo das dez populações estudadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina E RS: Rio Grande do Sul. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.....156

**Figura 6.** *Leptuca leptodactyla*. Média (traço horizontal forte), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha pontilhada) do tamanho do centróide da carapaça das cinco populações estudadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.....158

**Figura 7.** *Leptuca leptodactyla*. Média (traço horizontal forte), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha pontilhada) do tamanho centróide do própodo do maior quelípodo das cinco populações estudadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.....159

**Figura 8.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma da carapaça nas dez populações analisadas. NN: Norte-nordeste (AP - Amapá, PA - Pará, MA - Maranhão e RN - Rio Grande do Norte), NS: Nordeste-sudeste (BA - Bahia, ES - Espírito Santo e RJ - Rio de Janeiro) e S: Sul (PR - Paraná, SC - Santa Catarina e RS - Rio Grande do Sul). Linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo; linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas quatro vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde à deformação negativa e o direito em CV1 corresponde à deformação positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o desenho inferior em CV2 corresponde à deformação negativa.....162

**Figura 9.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) da forma da carapaça entre as dez populações analisadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.....163

**Figura 10.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma do própodo do maior quelípodo entre as dez populações analisadas. NN: Norte-nordeste (AP - Amapá, PA - Pará, MA - Maranhão e RN - Rio Grande do Norte), NS: Nordeste-sudeste (BA - Bahia, ES - Espírito Santo e RJ - Rio de Janeiro) e S: Sul (PR - Paraná, SC - Santa Catarina e RS - Rio Grande do Sul). Linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo; linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas duas vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde a deformação negativa e o desenho direito em CV1 corresponde a deformação positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o desenho inferior em CV2 corresponde à deformação negativa.....166

**Figura 11.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) da forma do própodo do maior quelípodo entre as dez populações analisadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.....167

**Figura 12.** *Minuca mordax*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma da carapaça das dez populações analisadas. RS: Rio Grande do Sul; PR: Paraná; SC: Santa Catarina; RN: Rio Grande do Norte; RJ: Rio de Janeiro; ES: Espírito Santo; BA: Bahia; AP: Amapá; PA: Pará e MA: Maranhão.....169

**Figura 13.** *Minuca mordax*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma do própodo do maior quelípodo das dez populações estudadas. RS: Rio Grande do Sul; PR: Paraná; SC: Santa Catarina; RJ: Rio de Janeiro; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; AP: Amapá; MA: Maranhão e PA: Pará.....169

**Figura 14.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma da carapaça entre as cinco populações analisadas. NT: norte (MA - Maranhão + RN - Rio Grande do Norte); ND: nordeste (Alagoas) e S: sul (PR - Paraná + SC - Santa Catarina). Deformações magnificadas 4 vezes. Linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo; linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas quatro vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde a deformação negativa e o desenho direito em CV1 corresponde a deformação positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o desenho inferior em CV2 corresponde à deformação negativa.....173

**Figura 15.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) da forma da carapaça entre as cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....174

**Figura 16.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma do própodo do maior quelípodo nas as cinco populações analisadas. NT = Norte (MA - Maranhão + RN - Rio Grande do Norte), ND = Nordeste (AL - Alagoas) e S = Sul (PR - Paraná e SC - Santa Catarina). Quelas desenhadas em linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo, enquanto as de linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas 2 vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde à deformação negativa e o direito, à positiva. O



desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o inferior, à negativa.....177

**Figura 17.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) do própodo do maior quelípodo entre as cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....178

**Figura 18.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma da carapaça das cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....179

**Figura 19.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma do própodo do maior quelípodo das cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....180

**Figura 20.** *Minuca mordax*. Rede de haplótipos construída com o PopArt, mostrando as relações entre os haplótipos da sub-unidade 1 do gene mitocondrial citocromo c oxidase (COI, 959 pb). Os haplótipos são representados por círculos (o tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos em cada haplótipo). Os números entre parênteses representam o número de indivíduos dentro do haplótipo. Os número sem parênteses representam os haplótipos. As linhas conectando os círculos mostram a relação entre os haplótipos e as mutações. Pontos pretos representam haplótipos ausentes. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.....183

**Figura 21.** *Minuca mordax*. *Mismatch Distribution* para as dez populações estudadas.....187

**Figura 22.** *Leptuca leptodactyla*. Rede de haplótipos mostrando as relações entre os haplótipos da sub-unidade 1 do gene mitocondrial citocromo c oxidase (COI, 965 pb). Os haplótipos são representados por círculos (o tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos em cada haplótipo). Os números entre parênteses representam o número de indivíduos dentro do haplótipo. Os número sem parênteses representam os haplótipos. As linhas conectando os círculos mostram a relação entre os haplótipos e as mutações. Pontos pretos representam haplótipos ausentes. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....191

**Figura 23.** *Leptuca leptodactyla*. Rede de haplótipos mostrando as relações entre os haplótipos da sub-unidade 1 do gene mitocondrial dehidrogenase (NADH1, 726 pb). Os haplótipos são representados por círculos (o tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos em cada haplótipo). Os números entre parênteses representam o número de indivíduos dentro do haplótipo. Os número sem parênteses representam os haplótipos. As linhas conectando os círculos mostram a relação entre os haplótipos e as mutações. Pontos pretos representam haplótipos ausentes. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....193

**Figura 24.** *Leptuca leptodactyla*. *Mismatch Distribution* para as cinco populações estudadas. A- Gene COI e B- Gene NADH1.....197

### CAPÍTULO III

**Figura 1.** *Minuca mordax* (macho). A - Posição dos marcos anatômicos na face externa do própodo de alimentação. 1: ponto superior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo; 2: ponto superior da articulação entre o dáctilo e o manus; 3: ponta do dedo fixo (pollex); 4: final da linha vertical reta traçada do marco 2 até a base do própodo; 5: ponto inferior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo e 6: ponto mediano da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo. B - Posição dos marcos anatômicos na face interna do própodo do menor quelípodo. 1: ponto superior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo; 2: ponto superior da articulação entre o dáctilo e o manus; 3: ponto inferior da articulação entre o dáctilo e o manus; 4: ponta do dedo fixo (pollex); 5: final

da linha vertical reta traçada do marco 2 até a base do dedo fixo e 6: ponto inferior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo. Escalas 1 mm.....268

**Figura 2.** *Minuca mordax*. Vista interna do dactilo. A linha em vermelho indica a largura máxima da colher do dactilo.....272

**Figura 3.** *Minuca mordax*. Média (traço horizontal forte), intervalo de confiança (caixa) e desvio padrão (barras) do tamanho do própodo de alimentação em machos e fêmeas. As letras diferentes (a e b) sobre os gráficos indicam diferença estatística.....273

**Figura 4.** *Minuca mordax*. Dimorfismo sexual na forma: A - Face externa do própodo de alimentação. B - Face interna do própodo de alimentação. Deformações magnificadas três vezes.....275

**Figura 5.** *Minuca mordax*. Relação entre o comprimento do própodo de alimentação (mm) e a largura da carapaça (mm) de machos e fêmeas.....276

**Figura 6.** *Minuca mordax*. Relação entre a maior largura da colher do dactilo (mm) e a largura da carapaça (mm) de machos e fêmeas.....277

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO I

- Tabela 1.** *Leptuca leptodactyla*. Resultado do teste de Log-Rank aplicado para detectar diferenças na sobrevivência de larvas entre os cinco tratamentos de salinidade. S0: 0 psu; S5: 5‰; S15: 15‰; S25: 25‰ e S35: 35‰.....49
- Tabela 2.** *Leptuca leptodactyla*. Média e desvio padrão da duração (em dias) dos estágios larvais nos tratamentos estudados.....52
- Tabela 3.** Ótimos de salinidade para o desenvolvimento larval de *Brachyura* de ambientes estuarinos e marinhos.....73
- Tabela 4.** Comparação de caracteres morfológicos do primeiro estágio larval (ZI) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....91
- Tabela 5.** Comparação de caracteres morfológicos do segundo estágio larval (ZII) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....92
- Tabela 6.** Comparação de caracteres morfológicos do terceiro estágio larval (ZIII) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....93
- Tabela 7.** Comparação de caracteres morfológicos do quarto estágio larval (ZIV) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....94
- Tabela 8.** Comparação de caracteres morfológicos do quinto estágio larval (ZV) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....95
- Tabela 9.** Comparação de caracteres morfológicos do sexto estágio larval (ZVI) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....96

**Tabela 10.** Comparação de caracteres morfológicos do último estágio larval (megalopa) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.....97

## CAPÍTULO II

**Tabela 1.** *Minuca mordax*. População amostrada, localidade, data da coleta, coordenadas da localidade e quantidade de machos adultos utilizados para as análises morfométricas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.....139

**Tabela 2.** *Leptuca leptodactyla*. População amostrada, localidade, data da coleta, coordenadas da localidade e quantidade de machos adultos utilizados para as análises morfométricas. MA: Maranhão; RN: Natal; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....140

**Tabela 3.** Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para cada uma das 10 populações de *Minuca mordax* e para os agrupamentos (959 pb; COI). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. *N*: número de sequências; *S*: número de sítios polimórficos; *h*: número de haplótipos; *Hd*: diversidade haplotípica e  $\pi$ : diversidade nucleotídica. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ , exeto para Fu's  $F_s$  \* $p < 0,02$ .....151

**Tabela 4.** Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para cada uma das cinco populações de *Leptuca leptodactyla* e para os agrupamentos (965 pb; COI). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. *N*: número de sequências; *S*: número de sítios polimórficos; *h*: número de haplótipos; *Hd*: diversidade haplotípica;  $\pi$ : diversidade nucleotídica. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ , exeto para Fu's  $F_s$  \* $p < 0,02$ .....152

**Tabela 5.** Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para cada uma das 5 populações de *Leptuca leptodactyla* e para os agrupamentos (726 pb; NADH1). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. *N*: número de sequências; *S*: número de sítios polimórficos; *h*: número de haplótipos; *Hd*: diversidade haplotípica;  $\pi$ : diversidade nucleotídica. \**p* < 0,05; \*\**p* < 0,01; \*\*\**p* < 0,001, exeto para Fu's *F<sub>s</sub>* \**p* < 0,02.....153

**Tabela 6.** *Minuca mordax*. Tamanho médio e desvio padrão (DP) do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípodo (mm) das dez populações estudadas. Amapá: AP; Pará: PA; Maranhão: MA; Rio Grande do Norte: RN; Bahia: BA; Espírito Santo: ES; Rio de Janeiro: RJ; Paraná: PR; Santa Catarina: SC e Rio Grande do Sul: RS.....155

**Tabela 7.** *Leptuca leptodactyla*. Tamanho médio e desvio padrão (DP) do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípodo (mm) das cinco populações estudadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....158

**Tabela 8.** *Minuca mordax*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as dez populações referente à forma da carapaça e o valor de *p* (eixo acima). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Entre parênteses o número de indivíduos analisados.....161

**Tabela 9.** *Minuca mordax*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as dez populações estudadas na forma do própodo do maior quelípodo e o valor de *p* (eixo acima). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.....165

**Tabela 10.** *Leptuca leptodactyla*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as cinco populações estudadas na forma da carapaça e o valor de *p* (eixo acima). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....172

**Tabela 11.** *Leptuca leptodactyla*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as cinco populações estudadas na forma do própodo do maior quelípodo e o valor de  $p$  (eixo acima). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.....176

**Tabela 12.** *Minuca mordax*. Distribuição dos 69 haplótipos entre as dez populações amostradas, utilizando um fragmento do gene mitocondrial COI (959 pb). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Os números entre parênteses indicam o número de indivíduos de cada população.....184

**Tabela 13.** *Minuca mordax*. Estimativa da diferença par-a-par (*pairwise*) para as dez populações de, utilizando o gene COI. Valores  $\Phi_{ST}$  na diagonal abaixo correspondem aos valores de  $p$  na diagonal acima. Número de permutações: 1023. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Número entre parênteses: tamanho da população. Na tabela abaixo, valores obtidos da Análise de Variância Molecular (AMOVA) quando testados três grupos de populações diferentes: 1) AP+PA+MA+RN; 2) BA+ES+RJ e 3) PR+SC+RS. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .....186

**Tabela 14.** *Leptuca leptodactyla*. Distribuição dos 48 haplótipos entre as cinco populações amostradas, utilizando um fragmento do gene mitocondrial COI (965 pb). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Os números entre parênteses indicam o número de indivíduos de cada população.....192

**Tabela 15.** *Leptuca leptodactyla*. Distribuição dos 55 haplótipos entre as cinco populações amostradas, utilizando um fragmento do gene mitocondrial NADH1 (726 pb). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Os números entre parênteses indicam o número de indivíduos de cada população.....194

**Tabela 16.** *Leptuca leptodactyla*. Estimativa da diferença par-a-par (*pairwise*) para as cinco populações estudadas utilizando o gene COI. Valores  $\Phi_{ST}$  na diagonal abaixo correspondem aos valores de  $p$  na diagonal acima. Número de permutações: 1023. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Número entre parênteses: tamanho da população. Na tabela abaixo, valores obtidos da Análise de Variância Molecular (AMOVA) quando testados os três grupos de populações diferentes: 1) MA+RN; 2) AL e 3) PR+SC. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .....195

**Tabela 17.** *Leptuca leptodactyla*. Estimativa da diferença par-a-par (*pairwise*) para as cinco populações estudadas utilizando o gene NADH1. Valores  $\Phi_{ST}$  na diagonal abaixo correspondem aos valores de  $p$  na diagonal acima. Número de permutações: 1023. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Número entre parênteses: tamanho da população. Na tabela abaixo, valores obtidos da Análise de Variância Molecular (AMOVA) quando testados os três grupos de populações diferentes: 1) MA+RN; 2) AL e 3) PR+SC. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .....196

**Tabela 18.** *Minuca mordax*. Teste de Mantel comparando as distâncias morfológicas, genéticas e geográficas das dez populações estudadas.  $r$  = coeficiente de correlação. \*valor de  $p$  significativo.....198

**Tabela 19.** *Leptuca leptodactyla*. Teste de Mantel comparando as distâncias morfológicas, genéticas (gene COI) e geográficas das cinco populações.  $r$  = coeficiente de correlação. \*valor de  $p$  significativo.....199

**Tabela 20.** *Leptuca leptodactyla*. Teste de Mantel comparando as distâncias morfológicas, genéticas (gene NADH1) e geográficas das cinco populações.  $r$  = coeficiente de correlação. \*valor de  $p$  significativo.....199



### CAPÍTULO III

**Tabela 1.** *Minuca mordax*. Porcentagem de influência do tamanho sobre a forma do própodo de alimentação (face externa e interna) em machos e fêmeas. \*valor de  $p$  não significativo.....273

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO I. Estratégia reprodutiva e morfologia dos estágios de desenvolvimento larval do caranguejo chama-maré <i>Leptuca leptodactyla</i> (Rathbun, 1898) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae).....</b>	<b>33</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>33</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>35</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>36</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>40</b>
2.1 Obtenção das fêmeas ovígeras na natureza.....	40
2.2 Desenho experimental para o efeito das diferentes salinidades sobre o desenvolvimento larval.....	43
2.3 Descrição dos estágios de desenvolvimento de <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	47
2.4 Análise dos dados.....	48
<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>49</b>
3.1 Efeito do teor de salinidade na sobrevivência e na metamorfose das larvas.....	49
3.2 Duração do desenvolvimento larval.....	50
3.3 Morfologia dos estágios larvais.....	54
<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>73</b>
4.1 Efeito do teor de salinidade na sobrevivência e na metamorfose das larvas.....	73
4.2 Duração do desenvolvimento larval.....	79
4.3 Descrição dos estágios de desenvolvimento de <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	80
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>99</b>
<b>ANEXO 1 - <i>Leptuca leptodactyla</i>. Acompanhamento individual das 120 larvas cultivadas em salinidade 15 ppm.....</b>	<b>115</b>
<b>ANEXO 2 - <i>Leptuca leptodactyla</i>. Acompanhamento individual das 120 larvas cultivadas em salinidade 25 ppm.....</b>	<b>118</b>
<b>ANEXO 3 - <i>Leptuca leptodactyla</i>. Acompanhamento individual das 120 larvas cultivadas em salinidade 35 ppm.....</b>	<b>121</b>

<b>CAPÍTULO II. Análise comparativa da variabilidade morfológica e genética de duas espécies de caranguejo chama-maré (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) com diferentes estratégias reprodutivas da costa do Brasil.....</b>	<b>124</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>124</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>126</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>128</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>135</b>
2.1 Obtenção dos caranguejos chama-maré <i>Minuca mordax</i> e <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	135
2.2 Morfometria geométrica.....	137
2.2.1 Morfometria geométrica: estabelecimento dos marcos anatômicos e análise dos dados.....	140
2.3 Extração, amplificação e seqüenciamento de DNA.....	146
2.3.1 Análise dos dados.....	149
2.4 Análises comparativas.....	150
<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>154</b>
3.1 Análise morfométrica.....	154
3.1.1 Variação no tamanho do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípodo em <i>Minuca mordax</i> .....	154
3.1.2 Variação no tamanho do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípodo em <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	157
3.1.3 Variação na forma da carapaça e no própodo do maior quelípodo em <i>Minuca mordax</i> .....	159
3.1.4 Variação na forma da carapaça e no própodo do maior quelípodo em <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	170
3.2 Análise genética.....	180
3.2.1 <i>Minuca mordax</i> .....	180
3.2.2 <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	187
3.3 Análise comparativa.....	197
3.3.1 <i>Minuca mordax</i> .....	197
3.3.2 <i>Leptuca leptodactyla</i> .....	198
<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>200</b>
4.1 Análise morfológica.....	200

4.2	Análise genética.....	213
	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>227</b>

**CAPÍTULO III. Dimorfismo sexual na quela de alimentação do caranguejo chama-maré *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae).....**

<b>RESUMO.....</b>	<b>258</b>
--------------------	------------

<b>ABSTRACT.....</b>	<b>260</b>
----------------------	------------

<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>262</b>
---------------------------	------------

<b>2. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>265</b>
-----------------------------------	------------

2.1	Obtenção dos exemplares de <i>Minuca mordax</i> .....	265
-----	---	-----

2.2	Morfometria geométrica (MG).....	266
-----	----------------------------------	-----

2.3	Análise dos dados – MG.....	269
-----	-----------------------------	-----

2.4	Largura da carapaça versus comprimento do própodo de alimentação de machos e fêmeas - Morfometria linear - (ML).....	270
-----	--	-----

2.5	Dimorfismo sexual do tamanho da colher do dácilo - ML.....	271
-----	--	-----

<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>272</b>
---------------------------	------------

3.1	Variação no tamanho do própodo de alimentação.....	272
-----	--	-----

3.2	Dimorfismo sexual nas faces externa e interna do própodo de alimentação.....	273
-----	--	-----

3.3	Largura da carapaça versus comprimento do própodo de alimentação de machos e fêmeas - ML.....	275
-----	---	-----

3.4	Dimorfismo sexual do tamanho da colher do dácilo.....	276
-----	---	-----

<b>4. DISCUSSÃO.....</b>	<b>277</b>
--------------------------	------------

<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>281</b>
--	------------

<b>REFERÊNCIAS GERAIS.....</b>	<b>290</b>
--------------------------------	------------

## CAPÍTULO I

---

### **Estratégia reprodutiva e morfologia dos estágios de desenvolvimento larval do caranguejo chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae)**

#### **RESUMO**

Um estudo sobre a influência da salinidade na sobrevivência das larvas de *Leptuca leptodactyla* do estágio de zoea (Z) até megalopa (M) foi realizado, com o objetivo de inferir a estratégia reprodutiva da espécie. Também, foram elaborados desenhos e descrições morfológicas detalhadas dos seus estágios larvais. As larvas foram obtidas a partir de 10 fêmeas ovígeras, capturadas no manguezal da Barra do Saí, Itapoá, SC. As larvas foram cultivadas em cinco tratamentos de salinidade (S0, S5, S15, S25 e S35), tendo as taxas de sobrevivência e a duração do desenvolvimento larval registradas. Cada tratamento foi realizado com 120 larvas individualizadas, totalizando 600 unidades experimentais. Estas foram mantidas em regime de fotoperíodo de 12:12h/claro:escuro e temperatura constante (ar =  $26,5 \pm 0,87$  °C e água =  $26,3 \pm 0,82$  °C). Elas foram alimentadas com as microalgas *Chaetoceros calcitrans*, *Tetraselmis suecica* e *Thalassiosira weissflogii*, rotífero *Brachionus plicatilis*, e náuplius de artêmia. Em S0, S5 e S15, houve mortalidade total das larvas zoeas, enquanto o desenvolvimento completo até a fase de M foi observado somente em S25 e S35. A maior sobrevivência foi registrada em S35 (18 M obtidas a partir de 120 Z recém-eclodidas, perfazendo 15%) e a menor em S25 (2 M, 1,66%). Houve diferença significativa na duração total da passagem de ZI para M entre S25 e S35, tendo S25 de  $28,5 \pm 0,70$  dias, enquanto em S35, de  $23,61 \pm 3,05$  dias. Estes dados permitem inferir que, as larvas de *L. leptodactyla* necessitam realizar migrações ontogenéticas para a região costeira, onde a salinidade é mais estável e mais elevada. Portanto, a estratégia de desenvolvimento larval no ciclo de vida da espécie é o tipo exportação larval. As larvas mortas do experimento de salinidade, as quais se encontravam em diferentes estágios de desenvolvimento, foram dissecadas para a confecção de lâminas. Os desenhos foram realizados sob um

microscópio óptico equipado com câmara clara. A maioria das larvas passou por cinco estágios de Z e um de M; algumas, entretanto, mostraram seis estágios de Z com um de M. Todos os estágios larvais foram desenhados e descritos detalhadamente e comparados com os de outras espécies de cranguejos chama-maré ocorrentes no Brasil. Houve uma grande similaridade de caracteres entre as espécies de chama-maré, cujas identificações específicas somente se viabilizam com o auxílio de várias estruturas analisadas em conjunto.

**Palavras-chave:** salinidade, sobrevivência, dispersão larval, descrição larval, desenvolvimento ontogenético, zoea, megalopa.

## **Reproductive strategy and morphology of larval stages of development of the fiddler crab *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae)**

### **ABSTRACT**

A study on the influence of salinity on the survival of the larvae of *Leptuca leptodactyla* from zoea (Z) to megalopa (M) stage was carried out, with the purpose of inferring the reproductive strategy of the species. The larval stages were also drawn and detailed morphological descriptions were done as well. These larvae were obtained from 10 ovigerous females captured in the mangrove of Barra do Saí, Itapoá, SC. They were raised in five salinity treatments (S0, S5, S15, S25 and S35), and the larval survival rates and duration of development were recorded. Each treatment was performed with 120 individual larvae, totaling 600 experimental units. These were kept under photoperiod of 12:12 h and constant temperature (water =  $26.3 \pm 0.82$  °C). They were fed with microalgae *Chaetoceros calcitrans*, *Tetraselmis suecica*, and *Thalassiosira weissflogii*, rotifers *Brachionus plicatilis*, and nauplii of artemia. In S0, S5 and S15, there was total mortality, while the full larval development until the M phase was observed only in S25 and S35. The highest survival was recorded in S35 (18 M obtained from 120 Z newly-hatched, amounting to 15%) and the smallest in S25 (2 M, 1.66%). There was no significant difference in the total duration from ZI to M between S25 ( $28.5 \pm 0.70$  days) and S35 ( $23.61 \pm 3.05$  days). These data allow us to infer that the larvae of *L. leptodactyla* need to perform ontogenetic migrations to the coastal region, where the salinity is more stable and higher. Therefore, the larval development strategy in the life cycle of the species is larval export type. The dead larvae from salinity experiments that were found at different stages of development, were dissected for setting up slides. The drawings were done under an optical microscope equipped with camera lucida. Most larvae showed five stages of Z and one M; however, some rare larvae had six stages of Z and one M. All larval stages were drawn and described in detail and compared with other Brazilian fiddler crab larvae. There was a great similarity of larvae characters among fiddler crab species, whose specific identifications is only possible with the examination of several structures analyzed together.

**Key-words:** salinity, survival, larval dispersal, larval description, ontogenetic development, zoea, megalopae.

## 1. INTRODUÇÃO

Da mesma forma que o ciclo de vida de muitos organismos marinhos envolve uma fase planctônica, a maioria dos caranguejos decápodes apresenta um ciclo de vida bifásico, composta por uma fase meroplanctônica (larvas zoeas) e outra bentônica (larva megalopa, juvenis e adultos) (Anger, 2001, 2006). O desenvolvimento larval pode ter duração de alguns dias até várias semanas ou alguns meses no ambiente planctônico antes do deslocamento da larva para o ambiente bentônico, variando de acordo com a espécie (Morgan, 1995; Anger, 2001, 2006).

Durante a ontogênese no ambiente pelágico, as larvas ficam expostas às variações de numerosos fatores ecológicos, que influenciam suas chances de sobrevivência, desenvolvimento, dispersão e recrutamento. Dentre as variáveis físicas e químicas, citam-se: temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, disponibilidade de alimento, luz, turbidez, poluentes, pH, distância dos locais de eclosão, ciclo de marés, velocidade e direção das correntes marinhas. Variáveis bióticas como predação e competição, também, são significativas neste quesito (Levinton, 1982; Sastry, 1983; Morgan, 1992, 1995; Epifanio & Garvine, 2001; Anger, 2001, 2003, 2006; Fernandes *et al.*, 2002; Queiroga & Blanton, 2005; Simith & Diele, 2008).

Dentre as variáveis abióticas, a salinidade é considerada a mais importante em áreas estuarinas e outros ambientes costeiros, por apresentar oscilações constantes provocadas pelas amplitudes de marés (Anger, 2001, 2003) de um lado e, da entrada de águas continentais de outro. Dessa forma, as larvas recém-eclodidas de espécies estuarinas podem sofrer estresse devido à ampla variação da salinidade, o que afeta a sua fisiologia e ecologia (Anger, 2001, 2003; Silva, 2002) e, conseqüentemente, a composição e a dinâmica da biota (Levinton, 1982; Anger, 2001, 2003).



O efeito da salinidade é de extrema importância no desenvolvimento larval dos crustáceos decápodes e tem recebido grande atenção devido à sua influência sobre diversos aspectos da biologia larval, tais como: sobrevivência, desenvolvimento, crescimento, morfologia, ciclo de muda, atividade alimentar, metabolismo, comportamento, compartimentalização de energia, taxa de acumulação de carbono (Anger *et al.*, 1998; Anger, 2001, 2003), composição bioquímica e embriogênese das larvas (Giménez & Anger 2001; Torres *et al.*, 2002, 2008), além de induzir respostas comportamentais específicas (Forward, 1989) influenciando na distribuição vertical das larvas na coluna d'água (Cronin & Forward, 1986).

As espécies de crustáceos decápodes costeiros geralmente apresentam ciclo de vida complexo, que envolve mecanismos de exportação ou retenção larval. A exportação larval consiste na migração de larvas para zonas marinhas costeiras ou mar aberto, onde as águas são mais salinas e estáveis e, com retorno posterior de megalopas ou pós-larva para o ambiente estuarino. Por outro lado, na retenção larval, a espécie possui adaptação de todas as fases do ciclo de vida às condições estuarinas (Sandifer, 1975; Strathmann, 1982; Morgan, 1995; Wooldridge & Loubser, 1996; Anger, 2001; Luppi *et al.*, 2003). A maioria das espécies estuarinas exporta as suas larvas para áreas adjacentes de mar aberto, como a plataforma continental, enquanto, poucas espécies retêm as suas larvas dentro do habitat parental (Anger, 2001; Paula *et al.*, 2004). Entre as espécies de Brachyura que têm mecanismos de retenção larval, podem ser citados: *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Cronin, 1982), *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Cervelline, 2001) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Martins & Masunari, no prelo).

A capacidade das larvas de tolerar diferentes teores de salinidade pode ser utilizada como um indicador do tipo de estratégia adotada pela espécie, como

mencionado acima (Strathmann, 1982; Anger *et al.*, 2008). Como exemplo dessa inferência de estratégia reprodutiva, pode ser citado o estudo realizado por Simith *et al.*, (2012), com larvas de *Minuca vocator* (Herbst, 1804), onde verificaram o efeito da salinidade (0, 5, 10, 15, 20, 25 e 30‰) sobre o desenvolvimento larval. Os resultados revelaram que a salinidade é um fator limitante na sobrevivência e na metamorfose larval. Nas salinidades 0 e 5‰, houve mortalidade total das larvas, indicando que as larvas de *M. vocator* não podem se desenvolver dentro das águas estuarinas. As salinidades superiores a 10‰ foram as mais favoráveis às demandas fisiológicas das larvas e, portanto, pode-se inferir que a espécie tem a necessidade de exportar as suas larvas para águas costeiras com elevada salinidade por meio de correntes de maré vazante e as megalopas retornam ao estuário nos estágios finais para o assentamento.

O caranguejo chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) tem ampla distribuição geográfica no Oceano Atlântico Ocidental, incluindo a Flórida (EUA), Golfo do México, Antilhas, Venezuela e no Brasil, do Pará até Santa Catarina (Melo, 1996; Laurenzano *et al.*, 2016). A espécie ocorre na faixa entremarés, em águas salinas superiores a 18‰ (média =  $21,3 \pm 2,9\%$ , v. revisão em Thurman *et al.*, 2013). O substrato arenoso com pouca ou nenhuma mistura de lama é o preferido da espécie. Algumas populações ocupam ambientes lamosos, perto de árvores do manguezal, mas quase sempre, nas margens de grandes baías ou ilhas expostas de mar aberto (Melo, 1996). Não há informação sobre a salinidade favorável para o seu desenvolvimento larval no ambiente pelágico, tampouco a descrição morfológica dos seus estágios larvais de desenvolvimento.

Os efeitos dos teores de salinidade na ontogenia dos caranguejos chama-maré foram estudados nas seguintes espécies: *Minuca subcylindrica* (Stimpson, 1859) (Rabalais & Cameron, 1985), *Minuca minax* (LeConte, 1855) (Epifanio *et al.*, 1988),

*Minuca pugnax* (Smith, 1870) (O'Connor & Epifanio, 1985; Epifanio *et al.*, 1988), *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Spivak & Cuesta, 2009), *Minuca vocator* (Herbst, 1804) (Simith *et al.*, 2012), *Minuca rapax* (Smith, 1870) (Simith *et al.*, 2014) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Martins & Masunari, no prelo). As melhores salinidades para a sobrevivência e o desenvolvimento larval destas espécies foram altamente variadas.

De cerca de uma centena de espécies de chama-maré atualmente reconhecidas (Shih *et al.*, 2010, 2013), somente 20 tiveram a morfologia das formas larvais descritas, totalizando 20% (Hyman, 1920; Hashimi, 1968; Feest, 1969; Terada, 1979; Perez, 1980; Rabalais & Cameron, 1983; Paula, 1985; Ko & Kim, 1989; Anger *et al.*, 1990; Rodriguez & Jones, 1993; Rieger, 1996, 1997, 1998, 1999; Batistelli, 2003; Serbino, 2008; Negreiros-Fransozo *et al.*, 2009; Souza *et al.*, 2013). Das dez espécies que ocorrem ao longo do litoral do Brasil, cinco já tiveram todos os seus estágios de desenvolvimento descritos e três somente o estágio de zoea I : *Leptuca thayeri* (Rathbun, 1900) (Anger *et al.*, 1990; Souza *et al.*, 2013); *Leptuca uruguayensis* (Nobili, 1901) (Rieger, 1996); *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Rieger, 1997); *Minuca burgersi* (Holthuis, 1967) (Rieger, 1998); *Minuca vocator* (Herbst, 1804) (Rieger, 1999), *Minuca rapax* (Smith, 1870) (Serbino, 2008; Souza *et al.*, 2013; somente o estágio de zoea I), *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Serbino, 2010, somente o estágio de zoea I) e *Uca maracoani* (Latreille, 1802-1803) (Negreiros-Fransozo *et al.*, 2009, somente os estágios de zoea I e megalopa; Souza *et al.*, 2013, somente o estágio de zoea I).

O presente trabalho tem como objetivo avaliar a tolerância das larvas do caranguejo chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) frente às salinidades de teores variados, para fins de inferência sobre a estratégia reprodutiva da espécie, na qual

as larvas estariam submetidas à exportação ao ambiente de mar aberto ou à retenção nos estuários.

Além do experimento larval, este trabalho também tem como objetivo, elaborar figuras e descrições morfológicas detalhadas de todos os estágios larvais da espécie estudada, diagnosticando e estabelecendo os principais caracteres morfológicos que permitam as identificações das espécies de chama-maré que ocorrem no litoral brasileiro através da morfologia de suas larvas.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Obtenção das fêmeas ovígeras na natureza**

Para fins de obtenção de larvas zoea, 23 fêmeas ovígeras de *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) foram capturadas no manguezal da Barra do Saí, município de Itapoá, SC (26°0'25''S - 48°36'25''N), durante a maré baixa do dia 10/01/2017. Para tanto, as tocas do local de ocorrência de uma população da espécie foram exploradas com o auxílio de uma pá de jardinagem e, somente fêmeas providas de massa ovígera com coloração acinzentada escura foram capturadas manualmente. Esta coloração indica que os embriões estão com os olhos formados, numa visível proximidade da eclosão das larvas zoea.

As fêmeas ovígeras foram transportadas em recipientes plásticos para o laboratório do Centro de Aquicultura Marinha e Repovoamento (CAMAR) da Universidade Federal do Paraná (UFPR), situado na Praia de Leste, município de Pontal do Paraná, PR, onde todos os experimentos do presente estudo foram realizados. O fundo destes recipientes foi forrado com substrato areno-lodoso e folhas de mangue e acrescido de uma pequena quantidade de água do local de coleta (5 cm) (Fig.1).

No laboratório, as fêmeas foram lavadas com água marinha filtrada para a remoção de resíduos aderidos ao exoesqueleto, e transferidas para um aquário retangular de plástico (64 cm x 31 cm) com capacidade para 70 litros, até o momento da eclosão das larvas. Esse aquário continha cerca de 10 cm de altura de água de origem marinha (32-34 PSU) a qual foi obtida diretamente da Praia de Leste através de bombeamento da água do mar. Esta água foi previamente filtrada e desinfetada com 5 ppm de hipoclorito de sódio por 24 horas, seguido de neutralização com tiosulfato de sódio. O aquário foi mantido sob aeração constante, temperatura ambiente ( $26,5 \pm 0,87$ ) e fotoperíodo de 12:12 horas (claro:escuro). Ainda, foram introduzidos neste recipiente, pedaços de cano de PVC de  $\frac{1}{2}$  polegada de formato e comprimento variados para servirem de abrigo às fêmeas ovígeras, e uma rede de malha grossa para servir de “substrato seco”, caso as fêmeas preferissem sair da água (Fig. 2). Elas foram observadas várias vezes durante o dia, até a constatação da eclosão das larvas.



**Figura 1.** *Leptuca leptodactyla*. Recipiente de transporte das fêmeas ovígeras do campo para o laboratório.



**Figura 2.** *Leptuca leptodactyla*. Tanque onde as fêmeas ovígeras foram acondicionadas em laboratório até o momento da eclosão das suas larvas.

## 2.2. Desenho experimental para avaliar o efeito das diferentes salinidades sobre o desenvolvimento larval

Os tratamentos consistiram de cinco diferentes níveis de salinidades: salinidade 0 (S0); salinidade 5 (S5); salinidade 15 (S15); salinidade 25 (S25) e salinidade 35 (S35). Os quatro primeiros tratamentos contemplam as salinidades registradas em um sistema estuarino e o último, a das águas oceânicas.

Para a obtenção das águas com diferentes salinidades, foi dissolvido sal marinho artificial refinado sem iodo (Blue Treasure) em água destilada, na proporção da salinidade desejada, com o auxílio de uma balança de precisão e de um refratômetro óptico (S0 = 0 g/L; S5 = 5 g/L; S15 = 15 g/L; S25 = 25 g/L e S35 = 35 g/L).

Das 23 fêmeas ovígeras coletadas, somente dez liberaram larvas em sincronia no dia 11/01/2017, um dia antes da lua nova, confirmando um ritmo de eclosão semilunar segundo Queiroga (1995). Somente as larvas provenientes destas dez fêmeas ovígeras foram utilizadas para o presente experimento, cuja largura da carapaça variou de 7,19 mm a 8,19 mm (média =  $7,53 \pm 0,26$  mm).

As larvas recém-eclodidas foram atraídas com um foco de luz, removidas do aquário de eclosão com auxílio de uma pipeta e transferidas para uma proveta para serem homogeneizadas. Posteriormente, elas foram transferidas para recipientes de polietileno e aclimatadas à salinidade desejada. A transferência das larvas para o recipiente de tratamento S35 foi direta, enquanto para os demais (S0, S5, S15 e S25), as larvas foram aclimatadas para evitar choques osmóticos.

Parte das larvas da proveta foi transferida para um frasco com salinidade diminuída em 5 unidades em relação ao anterior e mantida neles por duas horas para aclimação, cujo tempo foi baseado em Simith *et al.* (2012, 2014), garantindo para as larvas de crustáceos manterem uma concentração constante da hemolinfa (Foskett,

1977; Charmantier & Charmantier-Daures, 1991). Das larvas transferidas para a nova salinidade, uma parte foi novamente transferida para uma salinidade menor de 5 unidades e assim, sucessivamente, até atingir a salinidade de 0 ppm.

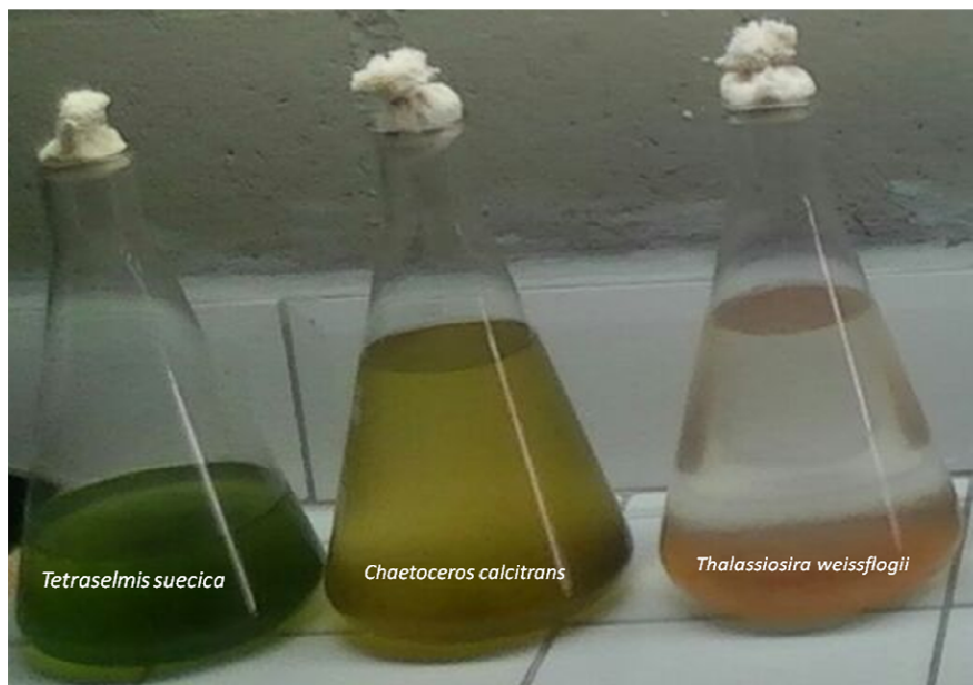
Após a aclimação nas diferentes salinidades, as larvas foram atraídas novamente com um foco de luz e transferidas para placas de acrílico com 24 poços (diâmetro interno = 16,25 mm, volume = 3,5 ml), contendo cerca de 3,0 ml de água na salinidade do respectivo tratamento em cada um. As larvas foram mantidas individualmente, ou seja, uma larva por poço (Fig. 4) para possibilitar o acompanhamento dos respectivos estágios de desenvolvimento, por meio de observação das ecdises. Nestes experimentos, foram escolhidas exclusivamente larvas que nadavam ativamente, num claro sinal de condição salutar. Em cada tratamento, foram utilizadas 120 larvas zoeas individualizadas, totalizando 600 unidades experimentais.

Todas as unidades experimentais foram mantidas em uma sala sob o mesmo regime de fotoperíodo (12:12h/claro:escuro), alimento e temperatura (ar =  $26,5 \pm 0,87$  °C e água =  $26,3 \pm 0,82$  °C).

Do estágio de zoea I até zoea III, as larvas foram alimentadas diariamente com as microalgas vágeis *Chaetoceros calcitrans* (Paulsen) H.Takano, 1968, *Tetraselmis suecica* (Kylin) Butcher, 1959, *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) G.Fryxell & Hasle, 1977 (Fig. 3) e rotíferos *Brachionus plicatilis* Müller, 1786. A partir de zoea III, a alimentação foi suplementada com náuplius de artêmia recém-eclodidos até a fase de megalopa, conforme o protocolo utilizado para outras espécies de chama-maré (Rieger, 1996; Rieger, 1997; Rieger, 1998; Rieger, 1999; Simith *et al.*, 2014). Foi fornecido artêmia somente no estágio de náuplius, pelo fato de serem pequenos e ricos em reservas vitelínicas; ao sofrerem muda para metanáuplius (que ocorre em menos de oito horas), o volume destes aumenta muito e as propriedades nutritivas decrescem



consideravelmente (Leger & Sorgeloos, 1992; Barbieri & Ostrensky, 2001) e, por consequência, tornam-se inadequados para alimentar larvas de chama-maré.



**Figura 3.** *Leptuca leptodactyla*. Microalgas utilizadas na alimentação das larvas.

A densidade das microalgas *C. calcitrans*, *T. suecica* e *T. weissflogii* nos cultivos larvais foi de aproximadamente 300.000 células por ml, 50.000 células por ml, 300.000 células por ml (a densidade celular foi avaliada por análise microscópica, com câmara de Neubauer), respectivamente, a dos rotíferos 10,0 indivíduos por ml e a dos náuplius de artêmia, de 0,6 indivíduos por ml. Tanto as microalgas como os rotíferos utilizados no presente estudo foram cultivados em água marinha filtrada (salinidade 32-34 ppm) e fornecidos pelo laboratório do Centro de Aquicultura Marinha e Repovoamento (CAMAR) da UFPR. Os cistos de artêmia foram incubados em água com salinidade 25 ppm (utilizando sal marinho artificial), com aeração e iluminação constante, tendo os náuplius eclodidos dentro de 24-30 horas.

Para que a salinidade da água dos cultivos dos organismos-alimento não interferisse na salinidade dos tratamentos, a alimentação das larvas foi realizada da seguinte forma: no caso dos rotíferos e das artêmias, eles foram aprisionados num micro-recipiente com paredes de 200  $\mu\text{m}$  de abertura de malha e o conjunto todo foi lavado com a mesma salinidade da água do respectivo tratamento. Por outro lado, as microalgas foram diluídas com água deionizada até que atingisse a salinidade compatível com o respectivo tratamento, pois o seu reduzido tamanho não permitiu a utilização do micro-recipiente de rede acima mencionado.

A cada 24 horas foi quantificado o número de larvas de *L. leptodactyla* mortas e ecdises foram observadas em todas as placas de cultivos larvais, sob estereomicroscópio (Fig. 4). Em função da presença de ecdise, foi constatada a mudança de estágio das larvas. A cada 24 horas, também, foi realizada a renovação da água no cultivo larval, ou seja, as larvas foram transferidas com o auxílio de uma pipeta para uma nova placa com poços contendo água limpa e alimento fresco. As larvas mortas foram fixadas e conservadas em álcool 75% glicerinado, para posteriormente serem dissecadas e desenhadas.

O experimento foi concluído quando a última larva atingiu a fase de megalopa ou quando não restavam mais zoeas vivas nos tratamentos experimentais.



**Figura 4.** *Leptuca leptodactyla*. Observação da presença de ecdises e quantificação do número de larvas mortas sob estereomicroscópio.

### 2.3. Descrição dos estágios de desenvolvimento larval de *Leptuca leptodactyla*

Para a descrição dos estágios de desenvolvimento larval de *L. leptodactyla*, foram utilizadas as larvas mortas provenientes do experimento anterior (S25 e S35).

As larvas foram dissecadas sob microscópio estereoscópico (Zeiss), e as estruturas morfológicas montadas em lâminas escavadas com um pouco de glicerina (lâminas semi-permanentes).

Os desenhos e as descrições morfológicas das zoeas e megalopas, bem como de seus apêndices foram efetuados sob microscópio óptico “Leitz Diaplan” equipado com câmara clara. A variabilidade das estruturas morfológicas foi examinada com base em 10 exemplares, para cada estágio do desenvolvimento.

Os seguintes símbolos foram adotados para os diferentes estágios: ZI - primeiro estágio de zoea; ZII - segundo estágio de zoea; ZIII - terceiro estágio de zoea; ZIV - quarto estágio de zoea; ZV - quinto estágio de zoea; ZVI - sexto estágio de zoea e M - estágio de megalopa.

A terminologia adotada para as descrições das estruturas foi baseada nas utilizadas para outros chama-marés: Anger *et al.* (1990); Rieger (1996); Rieger (1997); Rieger (1998); Rieger (1999); Negreiros-Fransozo *et al.* (2009).

#### 2.4. Análise dos dados

O efeito do teor da salinidade na sobrevivência das larvas zoea até o estágio de megalopa foi analisada por meio do teste de Log-Rank, o qual analisa a taxa de sobrevivência entre duas amostras, cujas observações foram efetuadas em períodos e intervalos idênticos (Ayres *et al.*, 2005).

Os dados referentes a duração do desenvolvimento larval foram analisados inicialmente, verificando-se a distribuição normal com o teste de Kolmogorov-Smirnov. Os dados não apresentaram distribuição normal ( $p > 0,05$ ). Portanto, o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis foi adotado para as análises de variável duração.

Todas as análises foram realizadas utilizando o software BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Efeito do teor de salinidade na sobrevivência e na metamorfose das larvas

O teor de salinidade influenciou a sobrevivência das larvas zoea, cujos tratamentos mostraram resultados significativamente diferentes entre si ( $p < 0,001$ ), com exceção de S0 e S5 (Tab. 1).

**Tabela 1.** *Leptuca leptodactyla*. Resultado do teste de Log-Rank aplicado para detectar diferenças na sobrevivência de larvas entre os cinco tratamentos de salinidade. S0: 0‰; S5: 5‰; S15: 15‰; S25: 25‰ e S35: 35‰.

Tratamento	$\chi^2$	p
S0 x S5	1,2953	0,2551*
S0 x S15	581,5093	< 0,0001
S0 x S25	896,9855	< 0,0001
S0 x S35	1032,8663	< 0,0001
S5 x S15	584,4586	< 0,0001
S5 x S25	904,4010	< 0,0001
S5 x S35	1042,1087	< 0,0001
S15 x S25	313,2062	< 0,0001
S15 x S35	582,1080	< 0,0001
S25 x S35	104,1864	< 0,0001

\*não significativo estatisticamente

As larvas zoea completaram a metamorfose (cinco ou seis estágios de zoea e um de megalopa) somente em S25 (2 megalopas obtidas a partir de 120 zoeas recém-eclodidas perfazendo 1,66%) e em S35 (18 megalopas, 15%). Nos demais tratamentos (S0, S5 e S15), elas morreram como zoea em estágios variados (Fig. 5 e 6 e Anexos 1, 2 e 3).

Os tratamentos S0, S5 e S15 foram letais para as larvas zoea, cujas mortes ocorreram em períodos diretamente proporcionais ao teor de salinidade. Em S0, as larvas sobreviveram por 24 horas, sem sofrerem qualquer muda. Por outro lado, em S5, elas tampouco sofreram muda, porém, sobreviveram por 48 horas, tendo a maior taxa de

mortalidade registrada nas primeiras 24 horas (117 mortes de 120 zoeas); as três larvas restantes sobreviveram até 48 horas. Em S15, as larvas sobreviveram por 22 dias e sofreram mudas até o estágio de zoea III (Figs. 5 e 6 e Anexo 1).

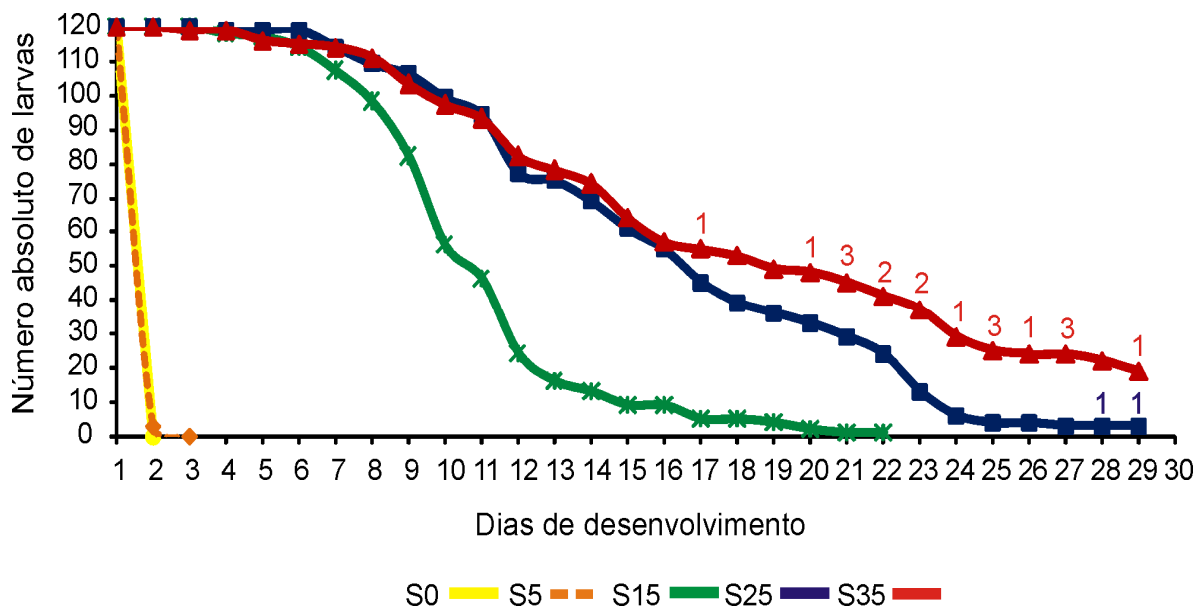
### 3.2. Duração do desenvolvimento larval

As durações médias da passagem do estágio larval de ZI para ZII foram de  $4,34 \pm 0,88$ ,  $3,60 \pm 0,82$  e  $3,18 \pm 0,82$  dias, respectivamente, em S15, S25 e S35. Na passagem do estágio de ZII para ZIII, as médias das durações foram de  $8,33 \pm 1,15$ ,  $6,01 \pm 1,69$  e  $5,80 \pm 2,04$  dias, respectivamente, em S15, S25 e S35. De ZIII para ZIV, a duração média foi de  $5,77 \pm 1,48$  dias em S25 e de  $5,43 \pm 2,06$  dias em S35, respectivamente. Para esta passagem, não foi possível calcular a duração média em S15, pois, neste tratamento, todas as larvas morreram sem ter sofrido ecdise para ZIV. O aparecimento de ZIII em S15 ocorreu no 14° dia de experimento, enquanto em S25 e S35, nos 7° e 6° dias, respectivamente. Do estágio ZIV para ZV, a duração média observada foi de  $5,5 \pm 0,70$  dias em S25 (primeira observação no 11° dia de experimento) e  $5,04 \pm 1,94$  dias para S35 (primeira observação no 9° dia). De ZV para megalopa, as médias foram de  $5,5 \pm 0,70$  e  $4,81 \pm 0,79$  dias em S25 (primeira observação no 19° dia) e em S35 (primeira observação no 13° dia), respectivamente. A passagem de ZV para ZVI de algumas raras larvas teve uma duração média de  $4,0 \pm 0,0$  e  $4,25 \pm 0,5$  dias em S25 (única observação no 24° dia) e em S35 (primeira observação no 19° dia), respectivamente (Fig. 6, Tab. 2 e Anexos 1, 2 e 3).

Houve diferença significativa (Kruskall-Wallis;  $H = 4,3707$ ; g.l. = 1;  $p < 0,05$ ) na duração total da passagem de ZI para megalopa entre S25 e S35. Ela foi de 28 e 29 dias (média =  $28,5 \pm 0,70$  dias) para as duas megalopas nascidas em S25, enquanto em S35, foi de  $23,61 \pm 3,05$  dias, num total de 18 megalopas que surgiram do 17° ao 29°

dia (Fig. 5 e 6 e Anexos 2 e 3). A duração média do desenvolvimento larval total (de ZI a megalopa) em S25 e S35 foi de  $24,10 \pm 3,25$  dias.

Foi observado que as larvas megalopa podem ter origem tanto a partir de ZV quanto de ZVI. Entretanto, das nove larvas ZVI obtidas (S25 = 1 e S35 = 8), apenas cinco conseguiram atingir a fase de megalopa (Anexo 3).

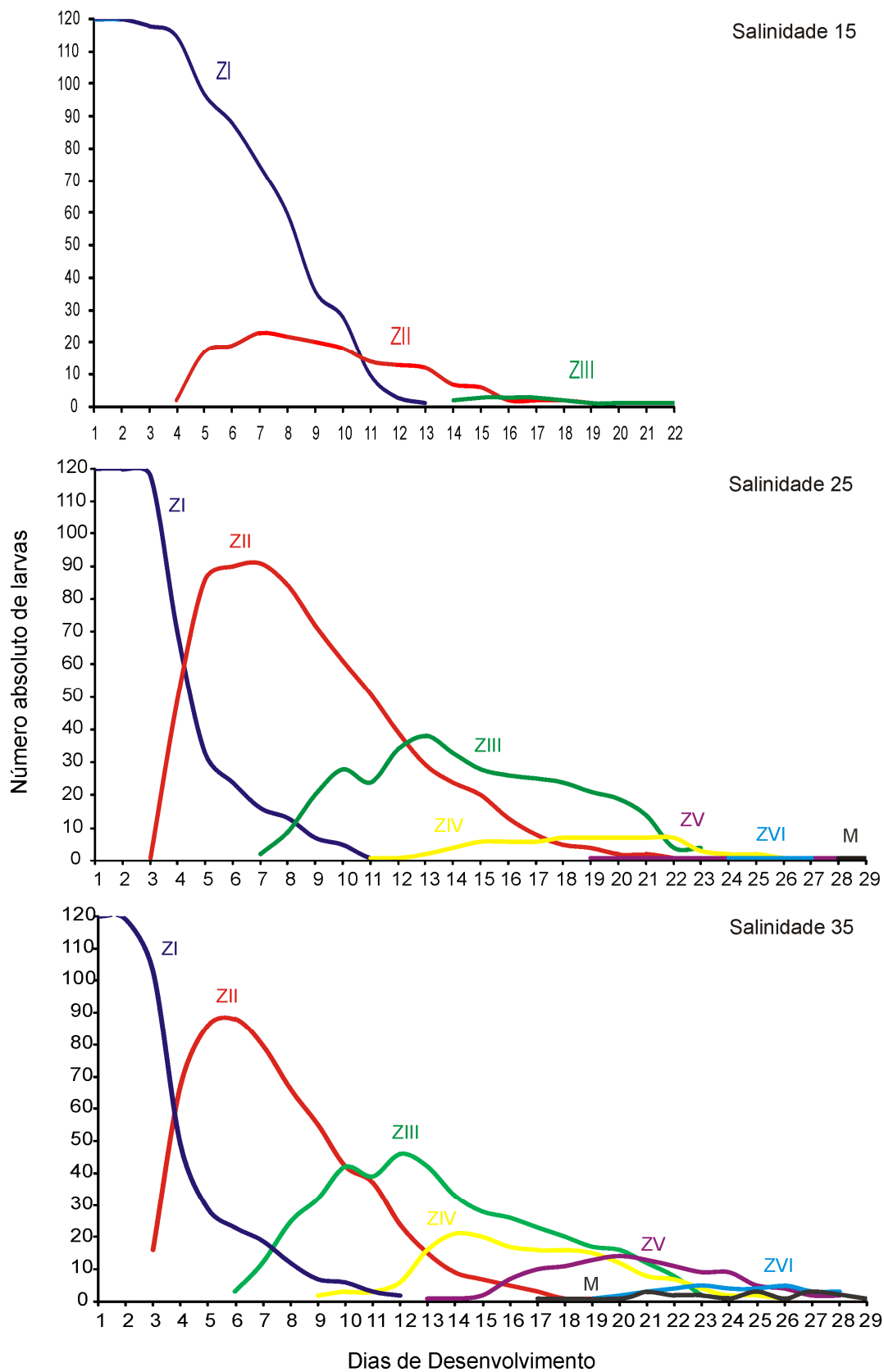


**Figura 5.** *Leptuca leptodactyla*. Curvas de sobrevivência das larvas no decorrer dos cinco tratamentos de salinidade. S0: 0 PSU; S5: 5 PSU; S15: 15 PSU; S25: 25 PSU e S35: 35 PSU. Os números acima da curva de sobrevivência de S25 e S35 indicam o número de zoeas que sofreram ecdise para o estágio de megalopa.

**Tabela 2.** *Leptuca leptodactyla*. Média e desvio padrão da duração (em dias) dos estágios larvais nos tratamentos estudados.

Tratamento		Zoea I	Zoea II	Zoea III	Zoea IV	Zoea V	Zoea VI
	Média	4,34	8,33	-	-	-	-
S15	Desvio padrão	0,88	1,15	-	-	-	-
	Média	3,60	6,01	5,77	5,5	5,5	4
S25	Desvio padrão	0,82	1,69	1,48	0,70	0,70	0
	Média	3,18	5,80	5,43	5,04	4,81	4,25
S35	Desvio padrão	0,82	2,04	2,06	1,94	0,79	0,5





**Figura 6.** *Leptuca leptodactyla*. Curvas de sobrevivência (número absoluto) e duração dos estágios de desenvolvimento (em dias) das larvas submetidas aos tratamentos S15, S25 e S35.

### 3.3. Morfologia dos estágios larvais

O desenvolvimento larval de *Leptuca leptodactyla* é constituído por 5 ou 6 estágios de zoea e um de megalopa.

#### **Zoea I**

*Carapaça* (Fig. 7): carapaça globosa, com um espinho rostral e um dorsal. Olhos sésseis. Abdômen (Fig. 8) constituído por cinco somitos abdominais e desprovido de apêndices. Sexto somito abdominal fundido ao telso. Região mediana do segundo somito abdominal com um par de espinhos laterais. Telso (Fig. 8) com seis cerdas plumosas, três de cada lado.

*Antênula* (Fig. 9): não segmentada, cônica e com três estetos distais e uma cerda lisa distal.

*Antena* (Fig. 10): protopodito provido de duas fileiras de espinhos. Exopodito com três cerdas lisas apicais.

*Mandíbula* (Fig. 11): processo incisivo portando quatro projeções dentiformes, com tamanhos aproximados e que se prolongam em cristas na face interna.

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito com uma cerda plumosa. Endopodito bissegmentado com quatro cerdas plumosas terminais, no segmento distal. Endito basal com seis cerdas plumosas e endito coxal com cinco cerdas.

*Maxila* (Fig. 13): endito coxal distal com duas cerdas plumosas e o proximal com três cerdas. Endito basal distal e proximal com duas cerdas plumosas cada. Endopodito não segmentado, com duas cerdas plumosas terminais e uma subterminal. Exopodito (escafognatito) com quatro cerdas plumosas marginais e uma distal.

*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): basiopodito liso. Endopodito pentassegmentado com 0, 1, 1, 1 e 5 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com quatro longas cerdas plumosas natatórias, no segmento distal.

*Segundo maxilípede* (Fig. 15): basiopodito liso. Endopodito trissegmentado com 0, 0 e 4 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com quatro longas cerdas natatórias, no segmento distal.

## **Zoea II**

*Carapaça* (Fig. 7): semelhante ao estágio anterior. Olhos parcialmente pedunculados. Abdômen ainda pentassegmentado e deprovido de apêncices (Fig. 8). Telso com seis cerdas plumosas, três de cada lado (Fig. 8).

*Antênula* (Fig. 9): não segmentada, cônica e com cinco estetos.

*Antena* (Fig. 10): semelhante ao da zoea I.

*Mandíbula* (Fig. 11): semelhante ao da zoea I.

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito com uma cerda plumosa. Endopodito bissegmentado com quatro cerdas plumosas terminais, no segmento distal. Endito basal com quatro cerdas plumosas e endito coxal com quatro.

*Maxila* (Fig. 13): endito coxal distal com duas cerdas plumosas e o proximal com três cerdas. Endito basal distal e proximal com quatro cerdas plumosas cada. Endopodito não segmentado com duas cerdas plumosas terminais e uma subterminal. Exopodito (escafognatito) com quatro cerdas plumosas marginais e três distais.

*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): basiopodito com três cerdas lisas. Endopodito pentassegmentado com 2, 2, 1, 1 e 5 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com seis longas cerdas plumosas natatórias, no segmento distal.

*Segundo maxilípede* (Fig. 15): basiopodito com quatro cerdas lisas. Endopodito trissegmentado com 0, 0 e 4 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com seis longas cerdas natatórias, no segmento distal.

### **Zoea III**

*Carapaça* (Fig. 7): semelhante ao estágio anterior. Olhos pedunculados. Abdômen com seis somitos abdominais e a margem póstero-lateral do terceiro somito diferenciando em projeções espiniformes (Fig. 8). Telso com oito cerdas plumosas, quatro de cada lado (Fig. 8).

*Antênula* (Fig. 9): semelhante ao da zoea II.

*Antena* (Fig. 10): semelhante ao da zoea II, mas com início de diferenciação do endopodito, na forma de um pequeno bulbo.

*Mandíbula* (Fig. 11): processo incisivo com cinco projeções dentiformes, com tamanhos aproximados, que se prolongam em cristas na face interna.

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito com uma cerda plumosa. Endopodito bissegmentado com quatro cerdas plumosas terminais, no segmento distal. Endito basal com cinco cerdas plumosas e endito coxal com quatro.

*Maxila* (Fig. 13): endito coxal distal e proximal com duas cerdas plumosas cada. Endito basal distal com quatro cerdas plumosas e o proximal com cinco cerdas. Endopodito não segmentado com duas cerdas plumosas terminais e uma subterminal. Exopodito com seis cerdas plumosas marginais e quatro distais.

*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): basiopodito com uma cerda lisa. Endopodito pentassegmentado com 2, 2, 1, 2 e 5 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com oito longas cerdas plumosas natatórias, no segmento distal.

*Segundo maxilípede* (Fig. 15): basiopodito liso. Endopodito trissegmentado com 0, 0 e 4 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado, com oito longas cerdas natatórias, no segmento distal.

#### **Zoea IV**

*Carapaça* (Fig. 7): forma semelhante ao estágio anterior. Olhos pedunculados. Abdômen com seis somitos. Telson não apresenta variações em relação ao estágio anterior (Fig. 8).

*Antênula* (Fig. 9): não segmentada, cônica e com seis estetos dispostos em dois níveis.

*Antena* (Fig. 10): prodopodito e exopodito semelhantes aos dos estágios anteriores. Endopodito com comprimento equivalente a metade do exopodito.

*Mandíbula* (Fig. 11): processo incisivo com sete projeções dentiformes, com tamanhos aproximados, que se prolongam em cristas na face interna. Surgimento do palpo mandibular, ainda na forma rudimentar.

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito com duas cerdas plumosas. Endopodito bissegmentado com quatro cerdas plumosas terminais, no segmento distal. Endito basal com seis cerdas plumosas e endito coxal com quatro.

*Maxila* (Fig. 13): endito coxal distal e proximal com duas cerdas plumosas cada. Endito basal distal com três cerdas plumosas e o proximal com quatro cerdas. Endopodito não segmentado com duas cerdas plumosas terminais e uma subterminal. Exopodito com 12 cerdas plumosas marginais.

*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): basiopodito com uma cerda lisa. Endopodito pentassegmentado com 0, 1, 0, 2 e 5 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com dez cerdas plumosas natatórias, no segmento distal.

*Segundo maxilípede* (Fig. 15): basiopodito com três cerdas lisas. Endopodito trissegmentado com 0, 0 e 5 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com dez longas cerdas natatórias, no segmento distal.

## **Zoea V**

*Carapaça* (Fig. 7): forma semelhante ao estágio anterior. Olhos pedunculados. Abdômen com seis somitos. Margem póstero-lateral do segundo e terceiro somitos diferenciando em projeções espiniformes. É nesse estágio que surgem os rudimentos do terceiro maxilípede, dos pereiópodos e dos pleópodos. Telso não apresenta variações em relação ao estágio anterior (Fig. 8).

*Antênula* (Fig. 9): não segmentada, cônica e com sete estetos dispostos em dois níveis.

*Antena* (Fig. 10): prodopodito e exopodito semelhantes aos dos estágios anteriores. Endopodito com comprimento equivalente ao do exopodito.

*Mandíbula* (Fig. 11): processo incisivo com oito projeções dentiformes, com tamanhos aproximados, que se prolongam em cristas na face interna. Palpo mandibular desenvolvido, bissegmentado com segmento terminal liso.

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito e endopodito semelhante ao estágio anterior. Endito basal com dez cerdas plumosas e endito coxal com oito.

*Maxila* (Fig. 13): endito coxal com quatro cerdas plumosas no lobo distal e sete no lobo proximal. Endito basal com cinco cerdas plumosas no lobo distal e seis no lobo proximal. Endopodito semelhante ao estágio anterior. Exopodito com 17-20 cerdas plumosas marginais.

*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): basiopodito com quatro cerdas lisas. Endopodito pentassegmentado com 1, 0, 1, 2 e 6 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito semelhante ao estágio anterior.

*Segundo maxilípede* (Fig. 15): basiopodito liso. Endopodito trissegmentado com 0, 0 e 3 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito semelhante ao estágio anterior.

## **Zoea VI**

*Carapaça* (Fig. 7): forma semelhante ao estágio anterior. Olhos pedunculados. Abdômen e telso semelhante ao estágio anterior (Fig. 8). Os pereiópodos e pleópodos (ainda rudimentares) estão quase totalmente cobertos pela carapaça e abdome.

*Antênula* (Fig. 9): não segmentada, cônica e com dez estetos dispostos em dois níveis.

*Antena* (Fig. 10): prodopodito e exopodito semelhantes aos dos estágios anteriores. Endopodito bissegmentado com comprimento ultrapassando o protopodito (processo espinhoso).

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito e endopodito semelhante ao estágio anterior. Endito basal com dez cerdas plumosas e endito coxal com cinco.

*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): basiopodito com uma cerda lisa. Endopodito pentassegmentado com 1, 2, 1, 3 e 5 cerdas lisas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com 10(11) longas cerdas natatórias, no segmento distal.

As demais estruturas para esse estágio de desenvolvimento (VI) não foram analisadas em virtude do número reduzido de exemplares. Apenas algumas raras larvas atingiram o estágio de ZVI.

## **Megalopa**

*Carapaça* (Fig. 7): forma subretangular, dorsalmente convexa e com largura equivalente a 6/10 do comprimento. Rostro pequeno, não ultrapassando o segundo segmento do

pedúnculo antenal, lateralmente achatado e defletido ventralmente. Olhos pedunculados. Nesse estágio se diferenciam os cinco pares de pereiópodos, o terceiro maxilípede, os pleópodos e o urópodo. Abdômen (Fig. 8) com comprimento equivalente a 8/10 da carapaça e constituído por seis somitos mais o telso. Somitos mais largos do que longos. Quinto somito com projeções póstero-laterais que atingem um comprimento equivalente a mais da metade do sexto somito. Telson (Fig. 8) bastante modificado em relação ao dos estágios de zoea, com forma sub-retangular e com a margem posterior ligeiramente convexa.

*Antênula* (Fig. 9): segmento basal desenvolvido e com duas cerdas plumosas. Pedúnculo bissegmentado com 1 e 1 cerdas plumosas, do segmento proximal para o distal. Endopodito reduzido com duas cerdas plumosas. Exopodito trisegmentado com o segmento proximal liso, o segundo com cinco estetos e o terceiro com sete estetos.

*Antena* (Fig. 10): pedúnculo antenal trisegmentado e com duas cerdas lisas no terceiro segmento. Flagelo antenal com sete segmentos portando 0, 0, 1, 0, 5, 1 e 2 cerdas lisas, do proximal para o distal.

*Mandíbula* (Fig. 11): constituída de uma lâmina cortante. Palpo bissegmentado com quatro cerdas plumosas no segmento distal.

*Maxílula* (Fig. 12): protopodito com duas cerdas plumosas. Endopodito bissegmentado com uma cerda plumosa distal. Endito basal com 10 cerdas plumosas e endito coxal com oito.

*Maxila* (Fig. 13): endito coxal com cinco cerdas plumosas no lobo distal e dez no lobo proximal. Endito basal com seis cerdas plumosas no lobo distal e seis no lobo proximal. Endopodito com a extremidade distal lisa. Exopodito com 42 cerdas plumosas marginais.



*Primeiro maxilípede* (Fig. 14): Endito coxal com sete cerdas plumosas. Endito basal com cinco cerdas plumosas. Endopodito não segmentado com três cerdas plumosas distais. Exopodito bissegmentado com três cerdas plumosas no segmento distal. Epipodito com três longas cerdas simples.

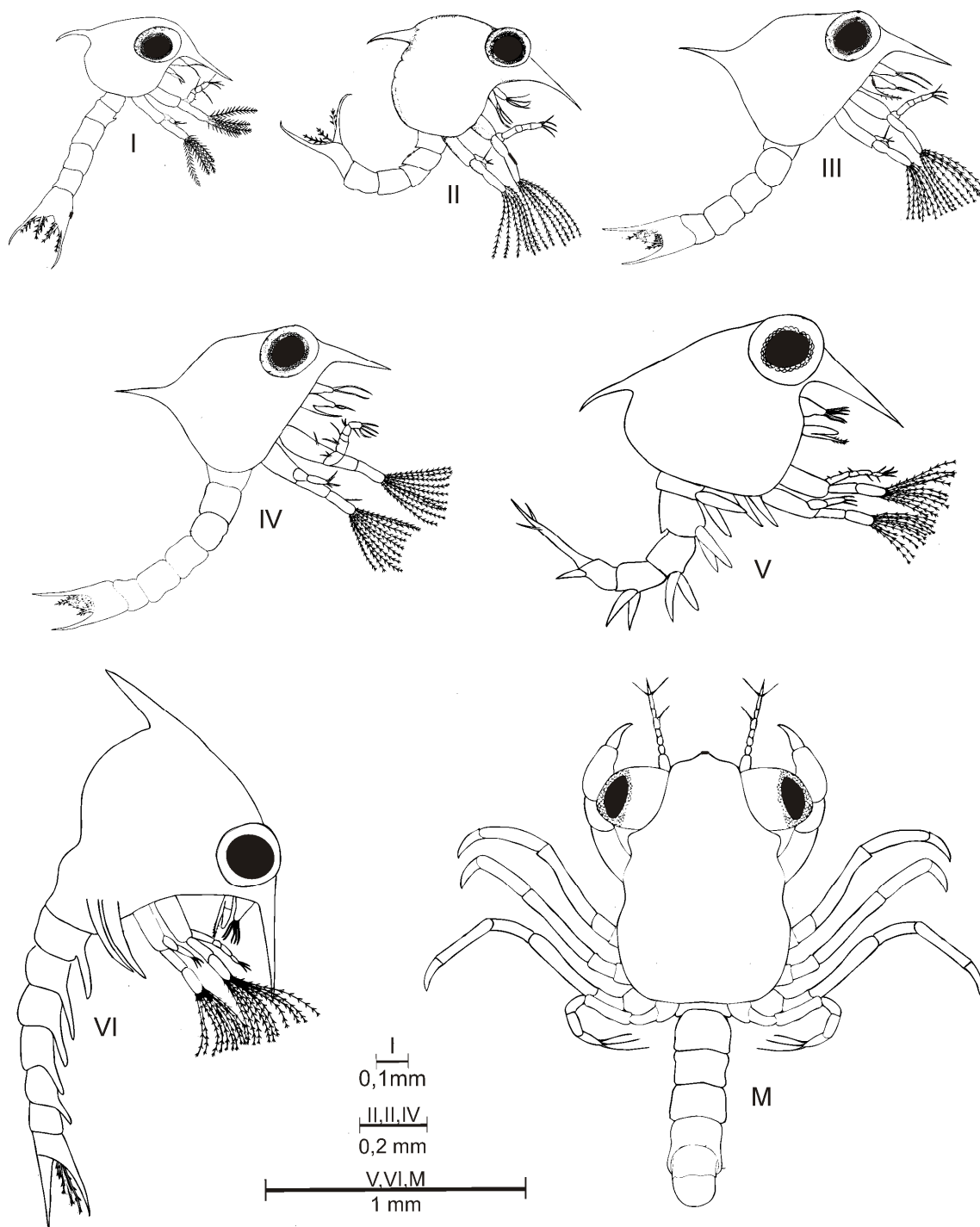
*Segundo maxilípede* (Fig. 15): Endopodito tetrassetado com 0, 0, 2 e 5 cerdas plumosas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado com quatro cerdas plumosas distais. Epipodito unilobulado.

*Terceiro maxilípede* (Fig. 15): protopodito com três cerdas plumosas. Endopodito pentassetado com 6, 5, 3, 3 e 4 cerdas plumosas, do segmento proximal para o distal. Exopodito bissegmentado, com o segmento proximal portando uma cerda plumosa e o distal com quatro cerdas. Epipodito com quatro cerdas plumosas e oito cerdas lisas.

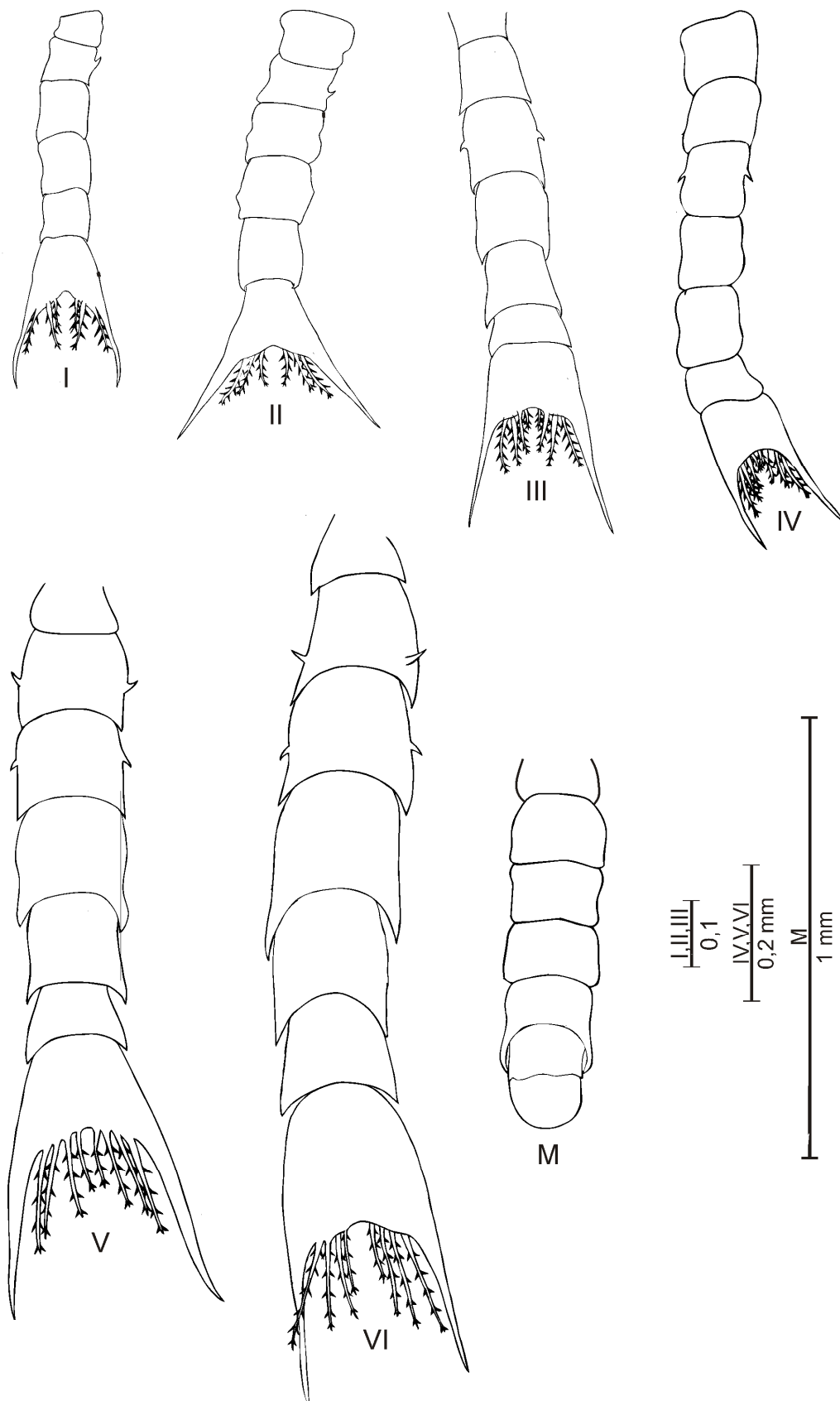
*Pereiópodos* (Fig. 16): quelípodos (P1) simétricos e com os segmentos providos de cerdas lisas. Margem interna dos dedos desprovidos de dentes ou espinhos. Segundo, terceiro, quarto e quinto pereiópodos (P2 a P5) semelhantes na estrutura geral e recobertos por pequenas cerdas lisas esparsas. Quinto pereiópodo (P5) com três longas cerdas unciformes, inseridas na região ventral do dátilo.

*Pleópodos* (Fig. 17): em número de quatro pares (P2 a P5), localizados ventralmente, do segundo ao quinto somitos abdominais, com uma redução em tamanho do par anterior para o posterior, seus exopoditos apresentam, respectivamente, 16, 15, 14 e 13 longas cerdas plumosas, do par anterior para o posterior. Endopoditos com três minúsculas cerdas unciformes, na região distal.

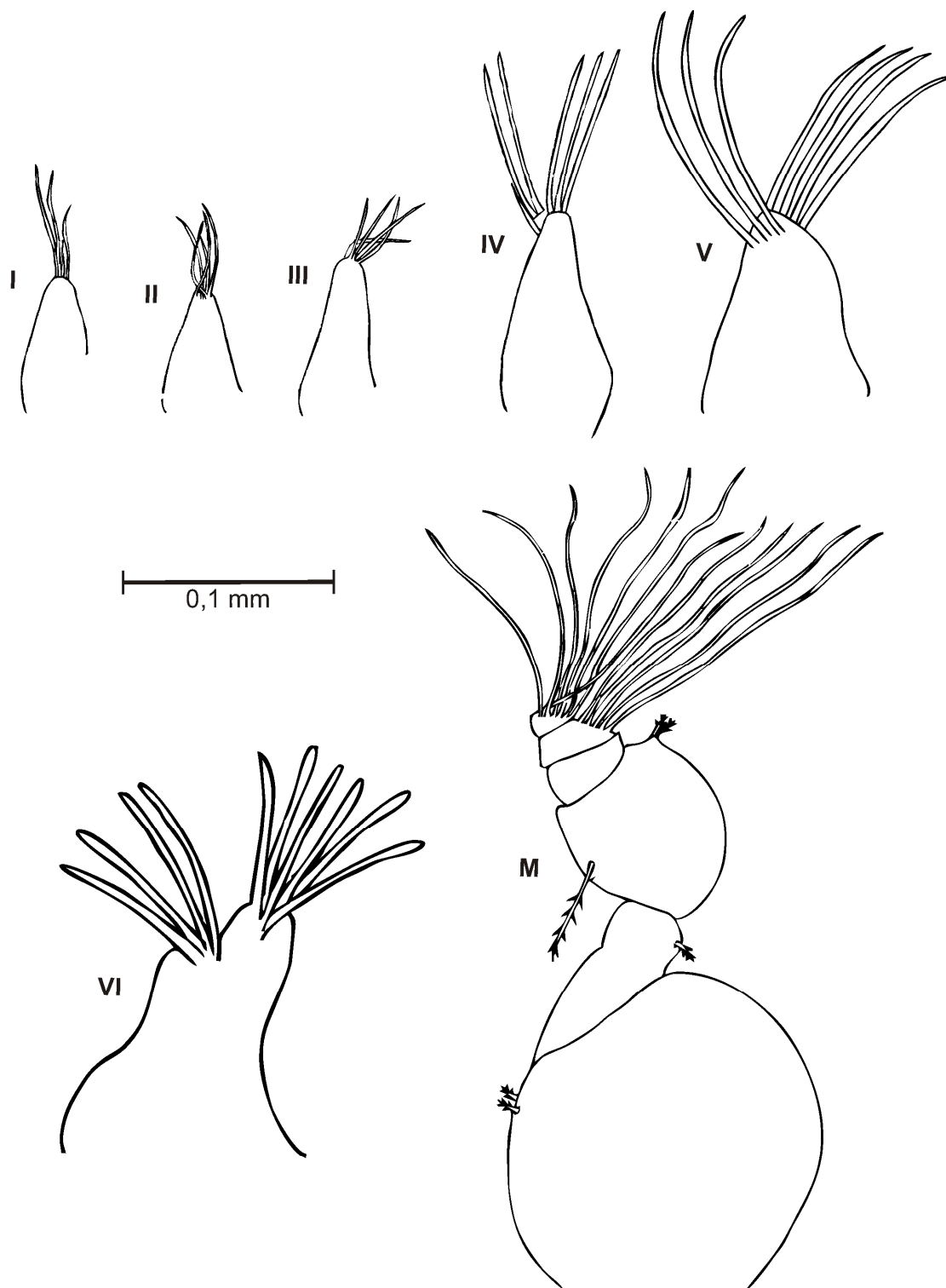
*Urópodo* (Fig. 17): menor que os pleópodos, desprovidos de endopodito, com sete cerdas plumosas no exopodito e uma no protopodito.



**Figura 7.** *Leptuca leptodactyla*. Vista lateral dos estágios de zoea I, II, III, IV, V e VI. Vista dorsal da megalopa (M).



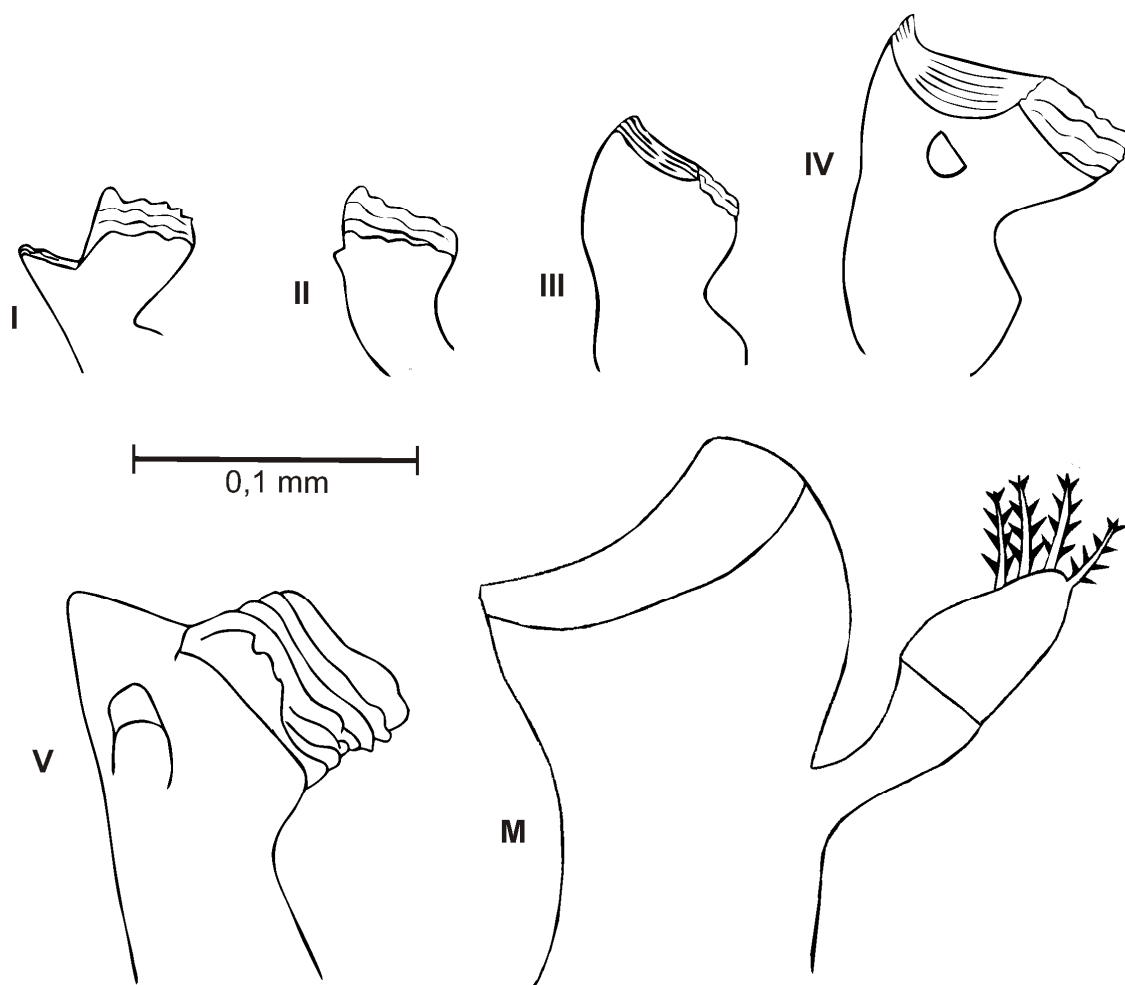
**Figura 8.** *Leptuca leptodactyla*. Vista dorsal do abdômen das zoeas I, II, III, IV, V e VI. Vista dorsal do abdômen da megalopa (M).



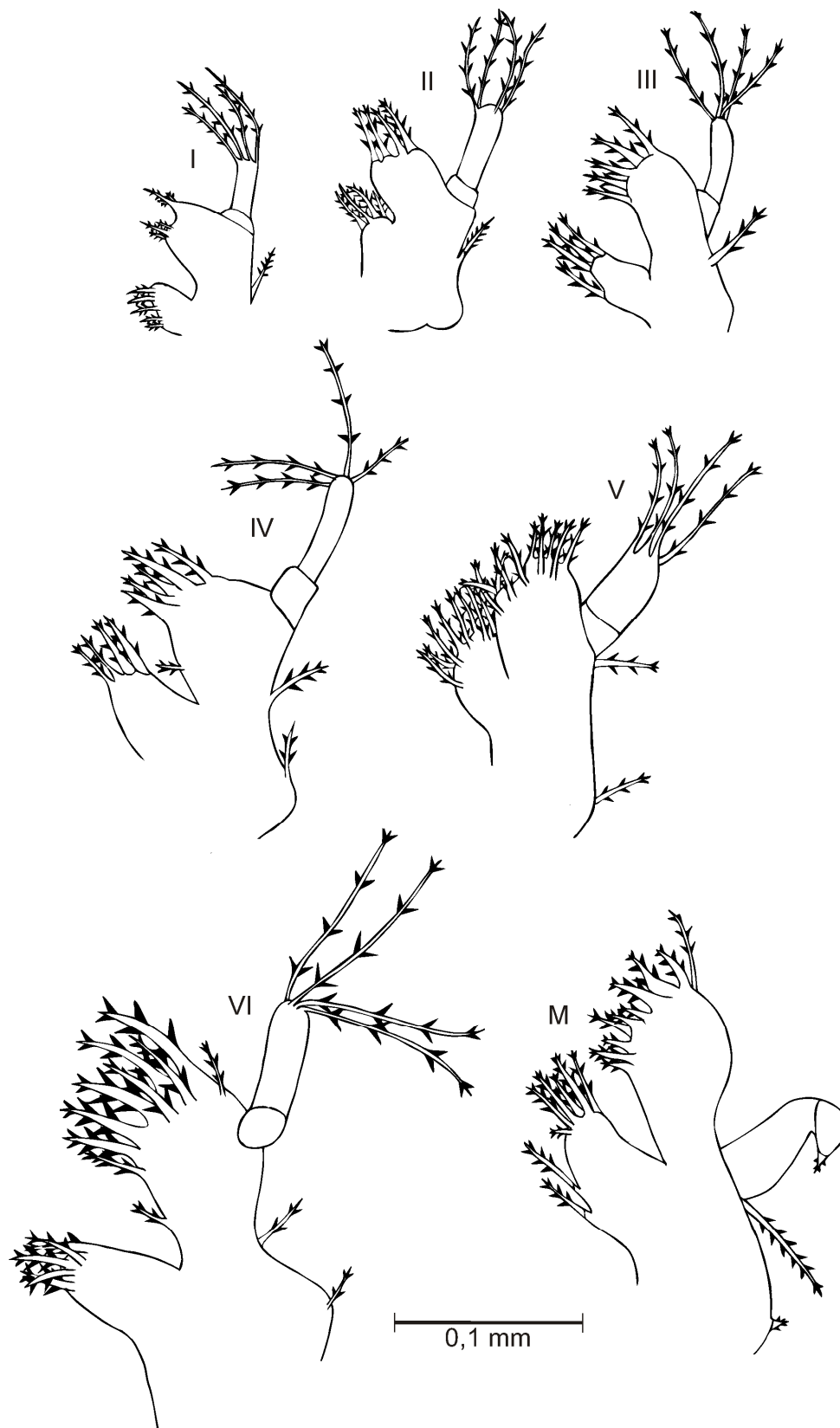
**Figura 9.** *Leptuca leptodactyla*. Antênula das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).



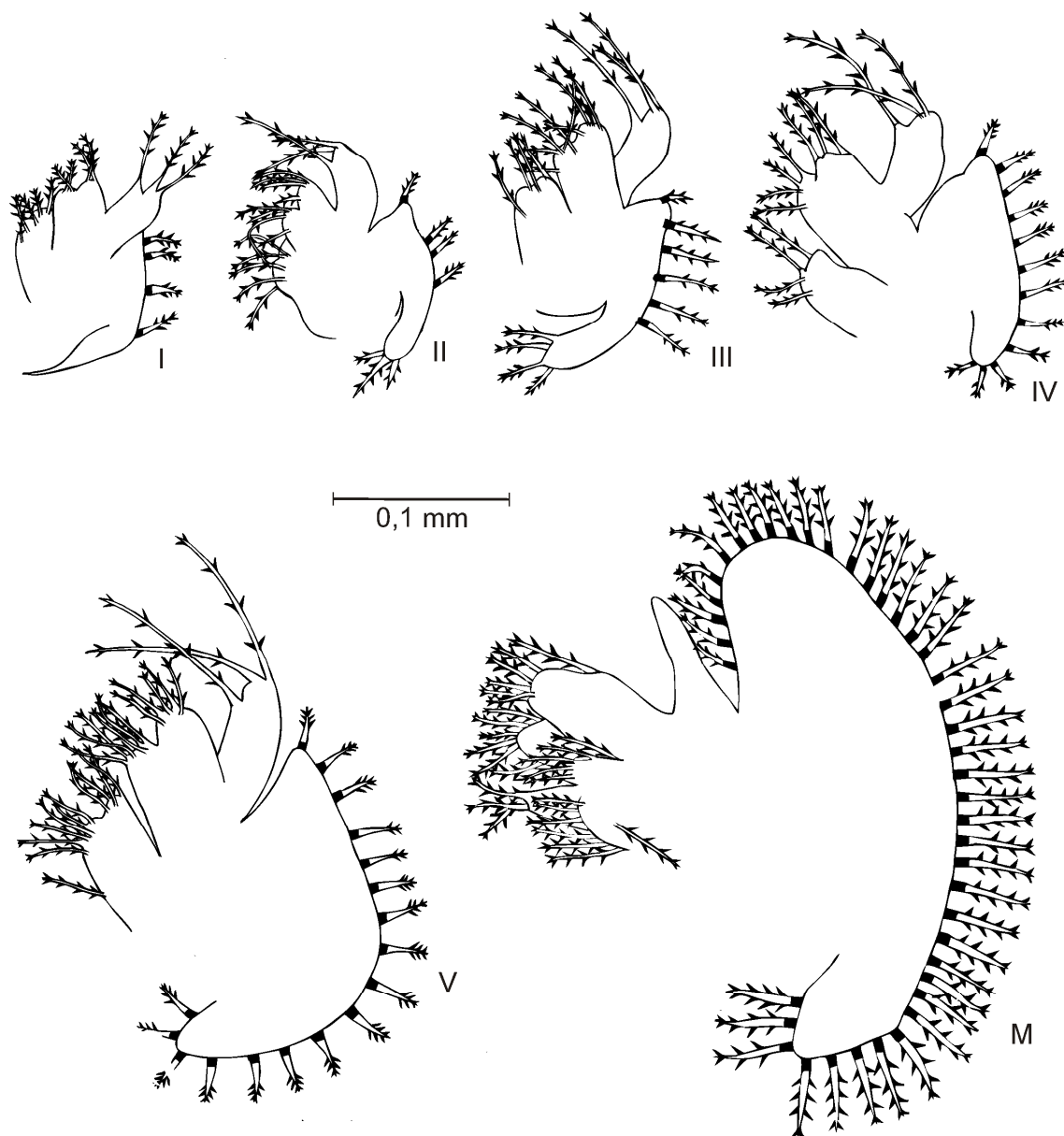
**Figura 10.** *Leptuca leptodactyla*. Antena das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).



**Figura 11.** *Leptuca leptodactyla*. Mandíbula das zoeas I, II, III, IV e V e megalopa (M).

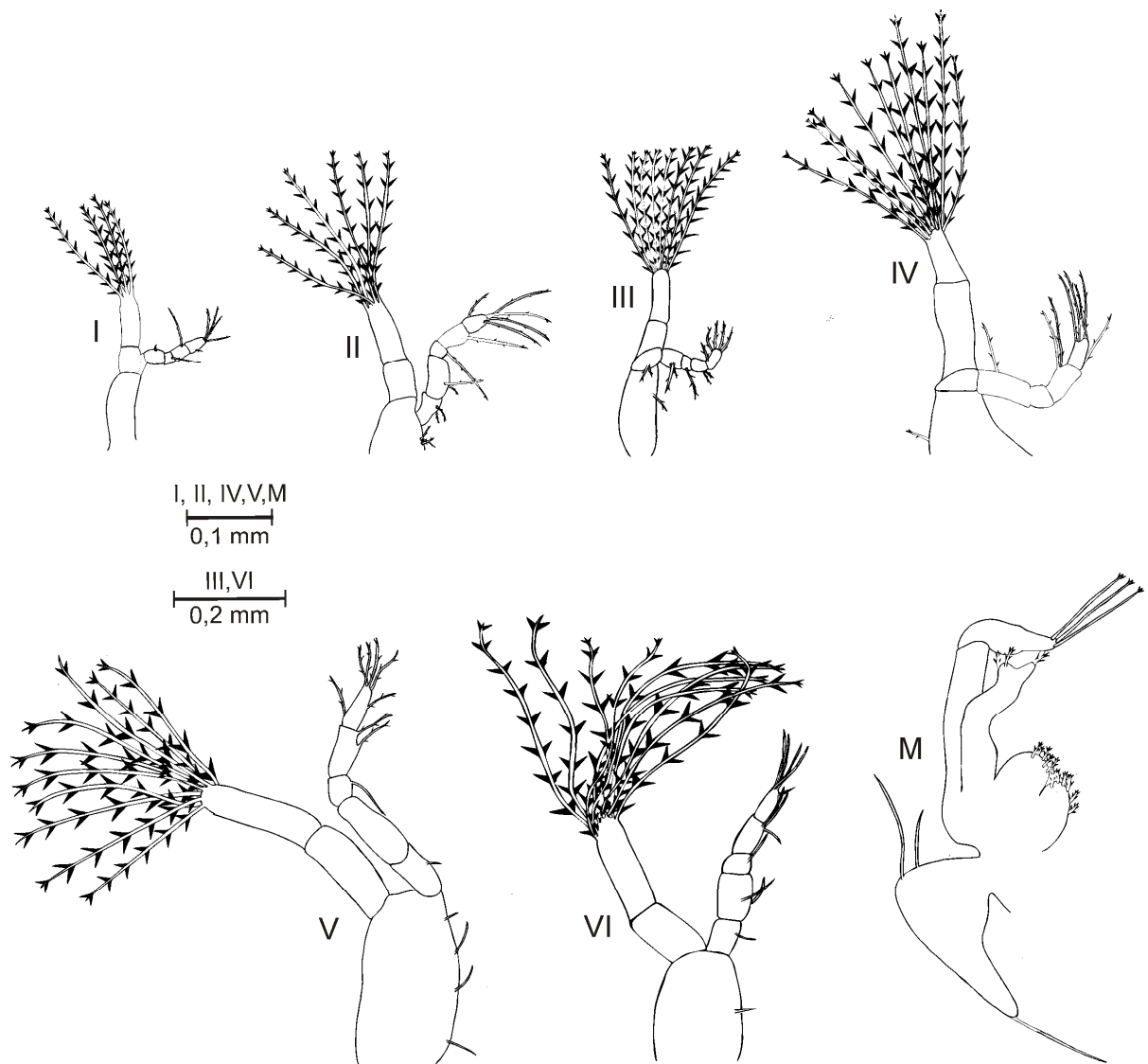


**Figura 12.** *Leptuca leptodactyla*. Maxílula das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).

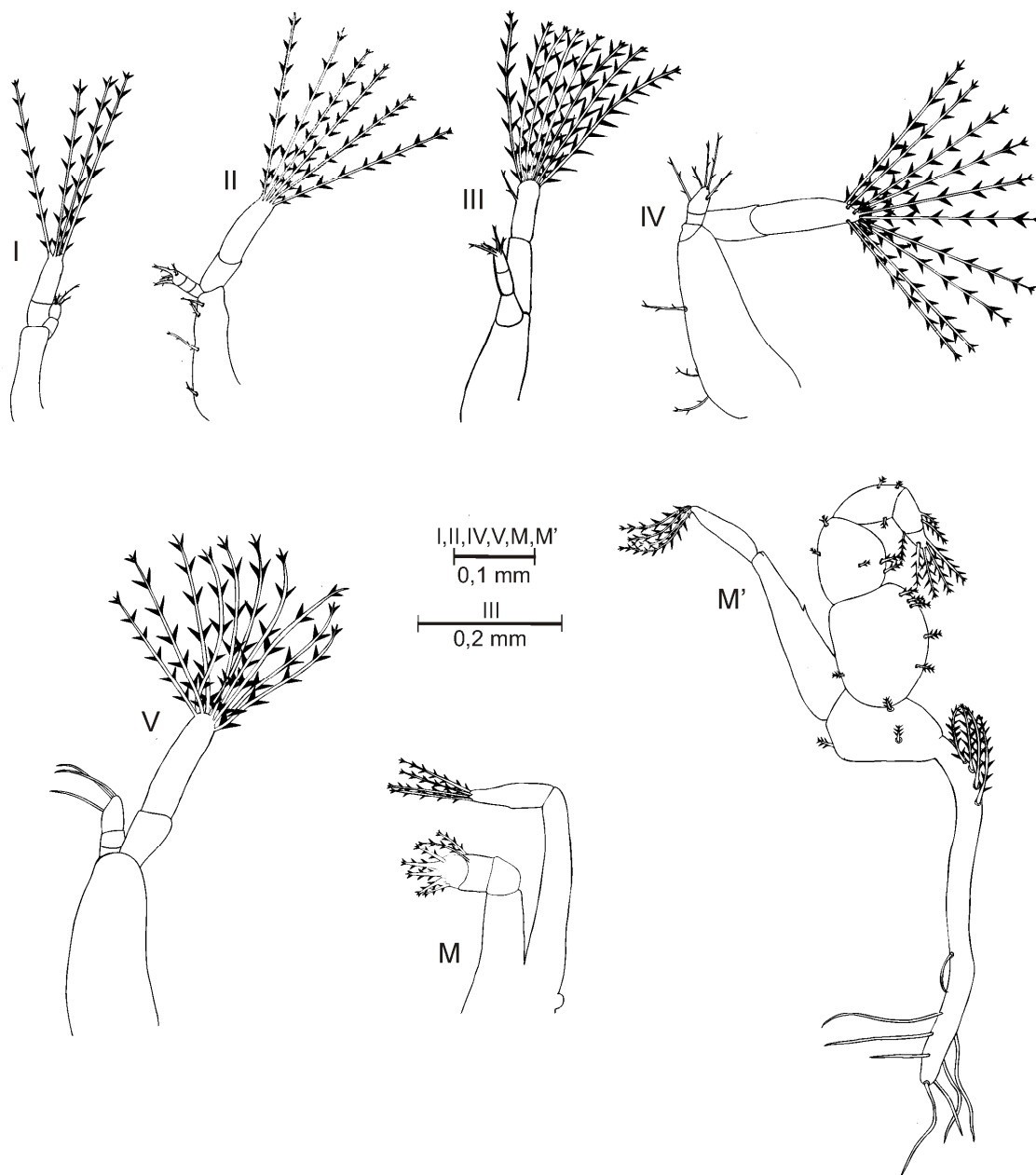


**Figura 13.** *Leptuca leptodactyla*. Maxila das zoeas I, II, III, IV e V e megalopa (M).

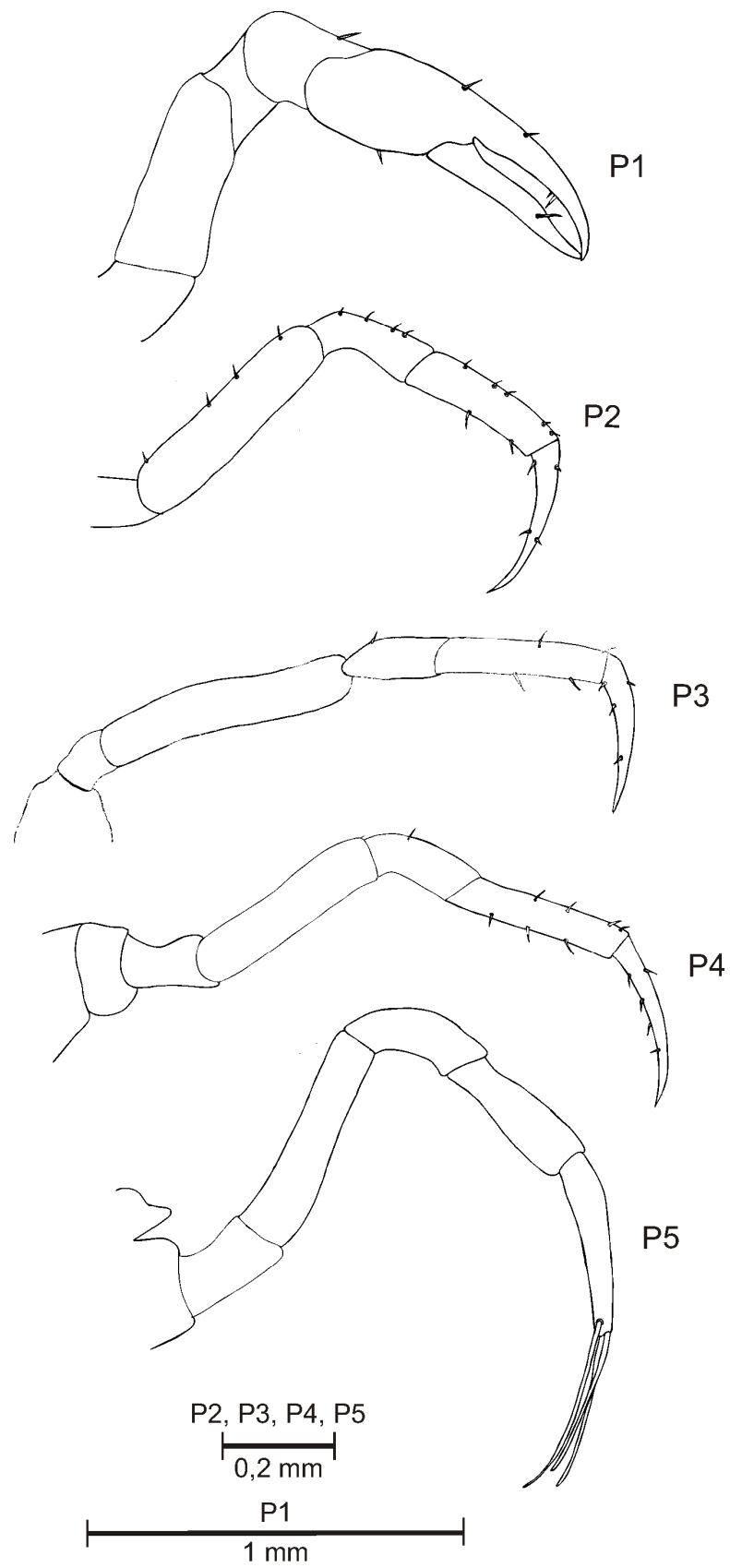




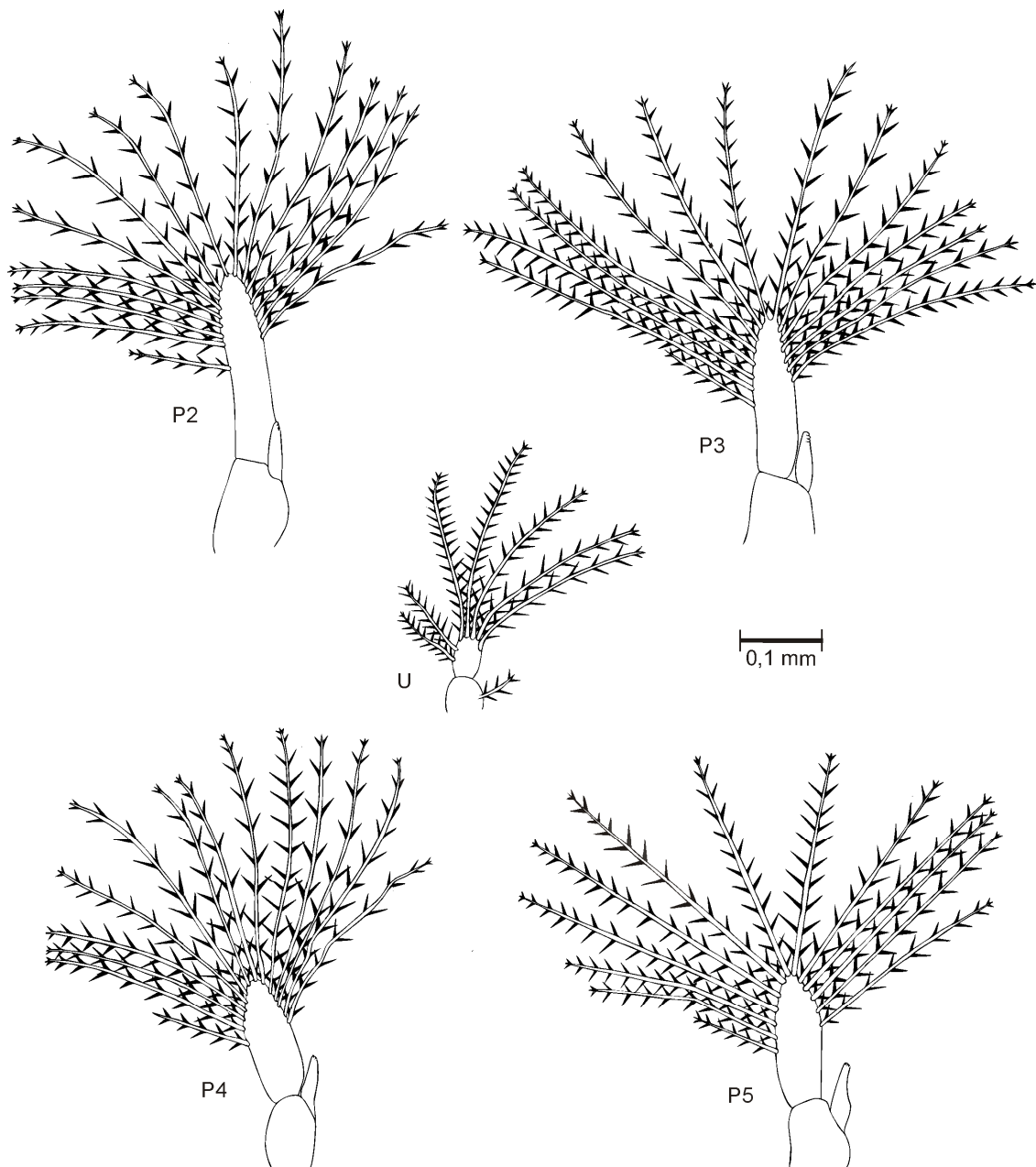
**Figura 14.** *Leptuca leptodactyla*. Primeiro maxilípede das zoeas I, II, III, IV, V e VI e megalopa (M).



**Figura 15.** *Leptuca leptodactyla*. Segundo maxilípede das zoeas I, II, III, IV e V e megalopa (M). M' terceiro maxilípede da megalopa.



**Figura 16.** *Leptuca leptodactyla*. Vista lateral dos pereiópodos da megalopa.



**Figura 17.** *Leptuca leptodactyla*. Pleópodos (P2, P3, P4 e P5) e urópodo (U) da megalopa.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Efeito do teor de salinidade na sobrevivência e na metamorfose das larvas

A salinidade tem sido considerada um parâmetro abiótico dos mais importantes para a sobrevivência das larvas de muitos decápodos estuarinos, pois, ela sofre amplas oscilações nestes ambientes (Anger, 2001; 2003). No presente estudo, a salinidade mostrou ser um fator limitante na sobrevivência e na performance da metamorfose larval de *Leptuca leptodactyla*. Os resultados dos testes de salinidade apontam a salinidade 35 (n = 18 megalopas, 15,00 %) como aquela mais favorável às demandas fisiológicas das larvas, seguido por 25 (n = 2 larvas megalopas, 1,66 %).

A salinidade que proporciona as maiores taxas de sobrevivência larval pode indicar a estratégia de desenvolvimento desta espécie: ela tem necessidade de exportar as suas larvas para ambientes de mar aberto, para a procura de águas com salinidades superiores a 25, assim como a maioria das espécies estuarinas, ao invés de retê-las dentro dos habitats oligohalinas ou mesohalinas (Anger, 2001; Paula *et al.*, 2004). Essa exportação das larvas para águas oceânicas é geralmente interpretada como sendo uma fuga das salinidades estressantes e/ou das altas densidades de predadores estuarinos; além disso, pode também favorecer a dispersão e facilitar a troca genética entre populações de outros estuários (Paula, 1989; Morgan, 1990, 1995; Charmantier *et al.*, 2002). De acordo com Simith *et al.*, (2014), a estratégia de exportação larval parece ser uma convergência adaptativa de muitas espécies de caranguejos que vivem em difíceis condições físicas, típicas do habitat do adulto, para evitar a mortalidade larvária maciça dentro das águas estuarinas.

A favor desta inferência, exportam larvas para ambientes de mar aberto as seguintes espécies de caranguejos estuarinos e de água doce: *Minuca pugnax* (O'Connor & Epifanio, 1985), *Armases angustipes* (Anger *et al.*, 1990), *Eriocheir sinensis* (Anger,

1991), *Neohelice granulata* (Anger *et al.*, 2008), *Armases miersii* (Anger, 1996), *Sesarma curacaoense* (Schuh & Diesel, 1995), *Armases rubripes* (Luppi *et al.*, 2003), *Ucides cordatus* (Diele & Simith, 2006), *Minuca vocator* (Simith *et al.*, 2012), *Minuca rapax* (Simith *et al.*, 2014) e *Aratus pisonii* (Marochi *et al.*, 2017). Após as larvas zoeas atingirem o último estágio larval de desenvolvimento (megalopa) na região costeira, reinvasam os estuários/manguezal ou ambientes límnicos de modo a assegurar e renovar as populações parentais (Anger *et al.*, 1994; Morgan, 1995; Queiroga, 1995; Forward *et al.*, 2001; Torres *et al.*, 2006).

De acordo com Simith *et al.*, (2014), o padrão de oscilação da salinidade pode variar entre estuários com diferentes condições climáticas e hidrológicas, no entanto, o tipo de estratégia reprodutiva (retenção ou exportação) pode diferir intraespecificamente entre populações geograficamente isoladas. Portanto, os autores sugerem que esse fator deve ser amplamente investigado em populações de caranguejos chama-maré que ocorrem em estuários localizados numa ampla latitude ao longo da Costa Atlântica do Brasil.

A salinidade mais favorável (= 35) para o desenvolvimento larval de *L. leptodactyla* obtido no presente estudo, foi diferente daquela encontrada para outras espécies de chama-maré como *Minuca vocator* (Herbst, 1804) (salinidade ótima = 15-20) (Simith *et al.*, 2012), *Minuca minax* (LeConte, 1855) (salinidades = 20-30) (Epifanio *et al.*, 1988) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (salinidade = 20) (Martins & Masunari, no prelo), mas, relativamente próxima de *Minuca pugnax* (Smith, 1870) (salinidade = 30) (Epifanio *et al.*, 1988), *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (salinidade = 32) (Spivak & Cuesta, 2009) e *Minuca rapax* (Smith, 1870) (salinidades = 30-35) (Simith *et al.*, 2014) (Tab. 3).

Dentre os chama-marés ocorrentes na Baía de Guaratuba, *M. mordax* tem os adultos distribuídos em habitats oligohalinos (salinidade de zero a oito) na parte mais interna da baía (Martins, 2014), enquanto as suas larvas mostraram um ótimo de desenvolvimento em salinidade 20 e, portanto, com retenção larval (Martins & Masunari, aceito para publicação). Por outro lado, *L. leptodactyla* que tem os adultos dominando em áreas arenosas de habitats mais salinas (de  $20,40 \pm 5,10\%$  a  $23,63 \pm 4,25\%$ ) e mais próximos da desembocadura do estuário (Masunari, 2006) desenvolveu exportação larval (presente estudo). Provavelmente, o local de ocorrência dos adultos deve estar influenciando o tipo de rota das larvas, se de retenção ou exportação.

**Tabela 3.** Ótimos de salinidade para o desenvolvimento larval de *Brachyura* de ambientes estuarinos e marinhos.

Espécies de chama-maré	Salinidade ótima	Localidade (país)	Referência
<i>Minuca vocator</i>	15-30	Manguezal do Rio Caeté, Pará (Brasil)	Smith <i>et al.</i> , 2012
<i>Minuca mordax</i>	20	Baía de Guaratuba, Paraná (Brasil)	Martins & Masunari, aceito para publicação
<i>Minuca minax</i>	20-30	Baía de Delaware (USA)	Epifanio <i>et al.</i> , 1988
<i>Minuca pugnax</i>	30	Baía de Delaware (USA)	Epifanio <i>et al.</i> , 1988
<i>Minuca rapax</i>	30-35	Manguezal do Rio Caeté, Pará (Brasil)	Smith <i>et al.</i> , 2014
<i>Uca tangeri</i>	32	Baía de Cádiz, Rio San Pedro (Espanha)	Spivak & Cuesta, 2009
<i>Leptuca leptodactyla</i>	35	Manguezal da Barra do Saí, Itapoá, Santa Catarina (Brasil)	Presente estudo
Outras espécies de <i>Brachyura</i>	Salinidade ótima	Localidade (país)	Referência
<i>Armases miersii</i>	15-25	Baía de Discovery (Jamaica)	Anger, 1996
<i>Eriocheir sinensis</i>	15-30	Próximo ao estuário do Elbe, entre as ilhas de Neuwerk e Scharhorn (Alemanha)	Anger, 1991
<i>Helice leachi</i>	20	Rio Taiho, Okinawa (Japão)	Mia & Shokita, 2002
<i>Cardisoma guanhumi</i>	20-25	Manguezal do Rio Ceará, Ceará (Brasil)	Abrunhosa <i>et al.</i> , 2000
<i>Armases angustipes</i>	20-30	Ilha do Mel, Paraná (Brasil)	Anger <i>et al.</i> , 1990
<i>Aratus pisonii</i>	25	Parque Nacional Morrocoy e Lagoa Tacarigua (Venezuela)	Díaz e Bevilacqua, 1986
<i>Cardisoma armatum</i>	25	Loja de aquário, Munique (Alemanha)	Cuesta & Anger, 2005
<i>Eurytium limosum</i>	25	Manguezal em Pontal do Sul, Paraná (Brasil)	Messerknecht <i>et al.</i> , 1991
<i>Neohelice granulata</i>	25	Mar Chiquita (Argentina)	Anger <i>et al.</i> , 2008
<i>Sesarma brockii</i>	25	Manguezal Pitchavaram (Índia)	Kannupandi <i>et al.</i> , 2000
<i>Ucides cordatus</i>	25	São Mateus, Espírito Santo (Brasil)	Silva, 2002
<i>Aratus pisonii</i>	25-35	Baía de Paranaguá, Paraná (Brasil)	Marochi <i>et al.</i> , 2017
<i>Armases rubripes</i>	30	Punta Carretas, Montevideo (Uruguai)	Luppi <i>et al.</i> , 2003
<i>Ucides cordatus</i>	30	Manguezal do Rio Caeté, Pará (Brasil)	Smith & Diele, 2008
<i>Carcinus maenas</i>	30-35	Port. St. Mary (Isle of Man) (Reino Unido)	Nagaraj, 1993
<i>Portunus sanguinolentus</i>	30-35	Parangipettai (Índia)	Samuel & Soundarapandian, 2010
<i>Mithrax caribbaeus</i>	32-35	Praia do El Morro (Venezuela)	Lárez <i>et al.</i> , 2000
<i>Lithodes antarcticus</i>	35	Baía de Ushuaia (Argentina)	Vinuesa <i>et al.</i> , 1985
<i>Parasesarma catenatum</i>	35	Estuário de Transkei, Mgazana (África)	Paula <i>et al.</i> , 2003



Esta diversidade da melhor salinidade na qual o desenvolvimento larval dos chama-maré pode ocorrer é, também, compartilhada por outras espécies de Brachyura. De uma forma geral, as larvas das espécies semiterrestres se desenvolvem melhor tanto em salinidades intermediárias (20 a 30) como em salinidade 35 como *Parasesarma catenatum* (Ortmann, 1897) (Paula *et al.*, 2003). As larvas das espécies tipicamente estuarinas como *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 podem se desenvolver em uma ampla faixa de salinidade (15 a 30) (Anger, 1991) (Tab. 3).

O fato das larvas de *L. leptodactyla* apresentarem uma maior taxa de sobrevivência em salinidade (35) superior àquelas da maioria das espécies citadas acima (Tab. 3), pode indicar um menor grau de adaptação às águas menos salinas que outras espécies de caranguejos. De acordo com Anger (2001), numerosas adaptações fisiológicas e comportamentais para suportar as mudanças ambientais podem ocorrer durante o desenvolvimento através de sucessivas fases da história de vida, formando a base das estratégias reprodutivas. As espécies totalmente marinhas são adaptadas durante todo o seu ciclo de vida às condições ambientais relativamente estáveis e, portanto, não toleram grandes variações de fatores físico-químicos. Por outro lado, as espécies que vivem em áreas costeiras ou estuários, normalmente são expostas a mudanças bruscas de temperatura e salinidade, dentre outros parâmetros. Portanto, as adaptações fisiológicas e comportamentais devido à variabilidade do ambiente são particularmente acentuadas em organismos que habitam estuários e outros habitats transitórios.

A mortalidade total das larvas zoea nos tratamentos com salinidades 0 e 5 dentro de poucos dias/horas corrobora com os resultados obtidos para *Cardisoma armatum* Herklots, 1851 (Cuesta & Anger, 2005), *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Simith & Diele, 2008), *Minuca vocator* (Herbst, 1804) (Simith *et al.*, 2012), *Minuca*

*rapax* (Smith, 1870) (Simith *et al.*, 2014) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Martins & Masunari, no prelo).

No presente estudo, as larvas zoea I sobreviveram sem sofrerem mudas por 24 horas na salinidade 0 e por 48 horas na salinidade 5, indicando uma baixa tolerância em águas oligohalinas. Alguns autores, também, encontraram resultados semelhantes ao do presente estudo. Cuesta e Anger (2005) mostraram que nas salinidades 0 e 5, as larvas de *Cardisoma armatum* Herklots, 1851 sobreviveram por 24 horas e de quatro a cinco dias, respectivamente. Simith *et al.*, (2014) verificaram que em salinidade 0 as larvas sobreviveram por 30 minutos e em salinidade 5 por oito horas. Já outros autores, observaram uma maior resistência das larvas em água doce. Anger *et al.*, (1990) verificou que as larvas de *Armases angustipes* (Dana, 1852) sobreviveram por dois dias em salinidade 0 e por 3,5 dias em salinidade 3. Brodie *et al.*, (2007) verificaram que as larvas de *Minuca minax* (LeConte, 1855) quando cultivadas nas salinidades 0 e 5 sobrevivem de 2 a 5 dias e 12 dias, respectivamente. Diele & Simith (2006) constataram que as larvas de *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) podem sobreviver por até seis dias em salinidade 0. Simith *et al.*, (2012) verificaram que as larvas de *Minuca vocator* sobreviveram de um a três dias em salinidade 0 e por dois a sete dias em salinidade 5. Martins & Masunari (aceito para publicação) observaram que as larvas de *Minuca mordax* sobrevivem de três a quatro dias em salinidade 0 e de sete a 14 dias em salinidade 5. O fato das larvas de algumas espécies serem mais resistentes a salinidade 0 do que outras, como verificado acima, pode estar relacionado com a salinidade do habitat do indivíduo adulto. No trabalho realizado por Brodie *et al.*, (2007), foi verificado que as larvas de *Minuca minax* provenientes de fêmeas ovígeras de uma população que ocorre em água doce (4-5 dias) sobreviveram por mais tempo em salinidade 0, do que as larvas geradas por fêmeas ovígeras de uma população que ocorre

em água salobra (2-3 dias). Os autores sugerem que a diferença na taxa de sobrevivência entre as duas populações, pode estar relacionada com a salinidade prevalecente durante o período embrionário. A distribuição restrita a ambientes com influência marinha das espécies de caranguejos estuarinos deve estar estreitamente relacionadas com a intolerância de suas larvas às águas continentais (salinidade 0).

Para as espécies onde a salinidade do habitat do adulto é reduzida, os poucos dias de sobrevivência das larvas zoea I em salinidades de águas continentais devem ser suficientes para que as mesmas sejam arrastadas pelo fluxo do rio para áreas com salinidades maiores, onde a sua ontogênese ocorra com sucesso. De acordo com Simith *et al.*, (2012), essa característica fisiológica das larvas parece ser uma adaptação evolutiva das espécies que se reproduzem em ambientes estuarinos, os quais apresentam condições instáveis de salinidade. No entanto, como os adultos de *L. leptodactyla* ocorrem em ambientes com salinidade superior a 20, as larvas não devem enfrentar esse problema, uma vez, que a eclosão das larvas já se dá em ambientes com salinidade favorável para o seu desenvolvimento larval.

As larvas de *L. leptodactyla* somente atingiram o estágio de megalopa a partir da salinidade 25, assim como em *Minuca rapax* (Simith *et al.*, 2014). Teores de salinidade semelhante ao do presente estudo foram verificados em *Minuca pugnax* (Epifanio *et al.*, 1988) e *Uca tangeri* (Spivak & Cuesta, 2009), onde as larvas somente atingiram o estágio de megalopa em salinidades maiores do que 15 (salinidades = 24 e 20, respectivamente). Resultados contrários foram encontrados para *Ucides cordatus* (Simith & Diele, 2008), *Cardisoma armatum* (Cuesta & Anger, 2005), *Eriocheir sinensis* (Anger, 1991), *Sesarma brockii* (Kannupandi *et al.*, 2000), *Minuca mordax* (Martins & Masunari, aceito para publicação) e *Aratus pisonii* (Marochi *et al.*, 2017), onde as larvas somente atingiram o estágio de megalopa a partir da salinidade 15. Por

outro lado, para outras espécies de chama-maré, como em *Minuca minax* (Epifanio *et al.*, 1988) e *Minuca vocator* (Simith *et al.*, 2012), as larvas são capazes de atingir o estágio de megalopa a partir da salinidade 10. Essas variações entre as espécies de chama-maré podem estar relacionadas à salinidade do habitat dos caranguejos adultos. No desenvolvimento larval do caranguejo *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1986), foi observado que as larvas de caranguejos de ambientes estuarinos são capazes de atingir estágios mais avançados de zoea (zoea IV) do que as larvas dos indivíduos adultos que ocorrem em regiões marinhas (zoea III), quando cultivadas em salinidade 15 (Díaz & Bevilacqua, 1986). De acordo com Díaz & Bevilacqua (1986), esses resultados sugerem que as larvas de *A. pisonii* de regiões estuarinas, apresentam um maior intervalo de tolerância à salinidade.

#### 4.2. Duração do desenvolvimento larval

Assim como a sobrevivência, a duração média do desenvolvimento larval de *L. leptodactyla* até a fase de megalopa também foi influenciada pelas diferentes salinidades. Na salinidade 35, as larvas alcançaram a fase de megalopa (média = 23,61 ± 3,05) em menor tempo do que na salinidade 25 (média = 28,5 ± 0,70 dias). Resultados semelhantes ao do presente estudo foram observados em *Minuca rapax* (Simith *et al.*, 2014): na salinidade 25 foi registrado um desenvolvimento larval mais duradouro (13,7 dias) do que nas salinidades 30 (11,8 dias) e 35 (12,4 dias) e em *Uca tangeri* o mesmo padrão foi observado (salinidades 16>24>36) (Spivak & Cuesta, 2009). Em outras espécies de caranguejos decápodos, a duração do desenvolvimento larval até megalopa, também, é influenciada pela salinidade: *Sesarma cinereum* (estudado por Costlow *et al.*, 1960); *Minuca pugnax* (O'Connor & Epifanio, 1985); *Armases angustipes* (Anger *et al.*, 1990); *Armases miersii* (Anger, 1996), *Sesarma brockii* (Kanupandi *et al.*, 2000);

*Armases rubripes* (Luppi *et al.*, 2003) e *Portunus sanguinolentus* (Samuel & Soundarapandian, 2010). Provavelmente, o desenvolvimento mais lento registrado para *L. leptodactyla* em salinidade 25, esteja relacionado com o aumento da taxa de excreção (Johns, 1981; Kannupandi *et al.*, 1997) ou com o estresse osmótico causado pela salinidade desfavorável para o seu desenvolvimento, a qual pode ter afetado a absorção de alimento (alteração no comportamento alimentar e no metabolismo), influenciando diretamente na taxa de crescimento das larvas (Anger, 2001, 2003).

De acordo com Ismael *et al.*, (1997), essa redução na duração do desenvolvimento larval ocorre devido à diminuição do período de intermuda. Segundo Anger *et al.*, (1990), essa redução do tempo do desenvolvimento não representa necessariamente uma vantagem competitiva, pois no ambiente natural essa redução pode limitar a dispersão larval. Por outro lado, para Gonçalves *et al.*, (1995), a redução da duração do desenvolvimento larval é importante para a história de vida das espécies, pois quanto menor o tempo de desenvolvimento, maiores são as chances de atingir a maturidade. Além disso, o risco de predação e estresse físico no ambiente pelágico são reduzidos quando o desenvolvimento larval é abreviado (Morgan, 1995).

#### 4.3. Descrição dos estágios de desenvolvimento larval de *Leptuca leptodactyla*

Dentre as dez espécies de chama-marés que ocorrem ao longo do litoral brasileiro (Bezerra, 2012), somente cinco delas foram criadas em laboratório até o término do desenvolvimento larval, e as larvas zoea e megalopa descritas: *Leptuca thayeri* (Anger *et al.*, 1990), *Leptuca uruguayensis* (Rieger, 1996), *Minuca mordax* (Rieger, 1997), *Minuca burgersi* (Rieger, 1998) e *Minuca vocator* (Rieger, 1999). Três espécies apresentaram 5 estágios de zoea e um de megalopa, e *L. uruguayensis* e *M.*

*vocator* cujas raras larvas podem ter apenas quatro estágios de zoea. Um sexto estágio de zoea pode ser obtido em laboratório para a maioria destas espécies.

Os 5-6 estágios de zoea e um de megalopa obtidos para *Leptuca leptodactyla* no presente estudo, confirma a espécie dentro do padrão para os chama-marés. O estágio de zoea VI ocorreu, também, apenas em raras larvas (ver resultados do experimento larval). De acordo com a literatura, o prolongamento do tempo de desenvolvimento larval, com o aparecimento de um sexto estágio de zoea antes da megalopa, representa uma possível via alternativa, a qual ocorre em condições de adversidade alimentar ou ambiental (Montú *et al.*, 1990; Anger, 2001). De acordo com Anger (2001), as etapas de zoea adicionais em caranguejos estão associadas às combinações desfavoráveis de temperatura e salinidade. No entanto, em algumas espécies de chama-maré foram observadas variações supranuméricas, mesmo quando as larvas foram cultivadas sob condições favoráveis (Anger *et al.*, 1990; Rieger, 1996, 1997, 1998). Diante disso, Negreiros-Fransozo *et al.*, (2009), sugerem outro fator responsável pelo prolongamento larval: as larvas de algumas espécies estuarinas apresentam adaptações para alguns fatores ambientais (por exemplo: regime de maré) e, dessa forma, prolongam o seu desenvolvimento aguardando a melhor ocasião para se estabelecer (assentamento). Para Costlow & Bookhout (1968) o número de estágios larvais de um determinado crustáceo não é constante e pode ser influenciado pela dieta e outros fatores, não somente no laboratório, mas também na natureza. Sandifer & Smith (1979), em estudos com Palaemonidae, afirmaram que além de ser influenciada por fatores ambientais, a tendência de uma determinada larva passar por um certo número de estágios larvais pode ser hereditária.

O significado evolutivo de um maior ou menor número de estágios larvais no desenvolvimento dos Decapoda apresenta diversas interpretações. Segundo Sandifer &

Smith (1979), as variações numéricas e de duração dos estágios larvais planctônicos podem auxiliar a dispersão das espécies e aumentar a sobrevivência dos genótipos parentais. Por outro lado, para Waterman & Chace (1960) em muitos grupos de Crustacea há uma tendência de estender o período embrionário e encurtar ou eliminar as fases larvais. De acordo com Rieger (1999), partindo da validade desta afirmação, pode-se inferir que os caranguejos chama-maré estejam passando por um processo evolutivo no sentido de diminuir o número de estágios de zoea. Segundo este raciocínio, *L. uruguayensis* e *M. vocator* poderiam ser consideradas mais derivadas que as demais espécies de chama-maré, pois, muitas larvas zoea IV podem passar diretamente para megalopa. Este padrão pode ser favorável para a sobrevivência das espécies, pois, a vida larval planctônica é bastante crítica para o animal, enquanto que a embrionária se processa protegida no abdome materno, numa incubação pleopodial (Rieger, 1997).

Os estudos dos desenvolvimentos pós-embrionários em laboratório têm servido como subsídio fundamental para a busca de caracteres taxonômicos que possam viabilizar de forma clara as diferenciações intraespecíficas e interespecíficas (Rieger, 1997). De acordo com Vieira & Calazans (2010), a constância dos caracteres nas larvas faz com que a morfologia larval represente um elemento taxonômico adicional para a identificação e classificação das espécies.

O estudo dos principais caracteres das zoeas da espécie tratada neste estudo, comparativamente com outras espécies de chama-maré já descritas para a costa brasileira, são apresentadas nas tabelas 4-9. Pela análise da morfologia larval constatou-se que as larvas zoeas de *L. leptodactyla* podem ser identificadas pelos seguintes caracteres, tomados em conjunto: zoea I (dos 17 caracteres morfológicos analisados, seis são restritos a esse estágio), endito basal da maxílula portando seis cerdas, endito basal e coxal da maxila com quatro e cinco cerdas, respectivamente, basiopodito da

maxila ausente de cerdas, endopodito do primeiro maxilípede pentassegmentado portando 0, 1, 1, 1 e 5 cerdas, do segmento proximal para o distal e basiopodito do primeiro maxilípede liso (Tab. 4); zoea II (dos 17 caracteres morfológicos analisados, sete são restritos para esse estágio), endito basal e coxal da maxílula com quatro cerdas cada, exopodito da maxila portando sete cerdas, endito basal e coxal da maxila com oito e cinco cerdas, respectivamente, basiopodito da maxila com três cerdas e endopodito do primeiro maxilípede pentassegmentado com 2, 2, 1, 1 e 5 cerdas, do segmento proximal para o distal (Tab. 5); zoea III (dos 17 caracteres morfológicos analisados, seis são restritos a esse estágio), endito basal e coxal da maxílula portando cinco e quatro cerdas, respectivamente, endito coxal da maxila com quatro cerdas, basiopodito da maxila com uma única cerda, endopodito do primeiro maxilípede com 2, 2, 1, 2 e 5 cerdas, do segmento proximal para o distal e basiopodito do primeiro maxilípede ausente de cerdas (Tab. 6); zoea IV (dos 17 caracteres morfológicos analisados seis são restritos a esse estágio), endito basal e coxal da maxílula com seis e quatro cerdas, respectivamente, endito basal e coxal da maxila portando sete e quatro cerdas, respectivamente, basiopodito da maxila com uma única cerda e endopodito do primeiro maxilípede com 0, 1, 0, 2 e 5 cerdas, do segmento proximal para o distal (Tab. 7); zoea V (dos 17 caracteres morfológicos analisados, três são restritos a esse estágio), basiopodito da maxila com quatro cerdas, endopodito do primeiro maxilípede portando 1, 0, 1, 2 e 6 cerdas, do segmento proximal para o distal e basiopodito do primeiro maxilípede sem cerdas (Tab. 8); zoea VI (dos 10 caracteres morfológicos analisados, cinco são restritos a esse estágio), antênula com 10 estetos, endito basal e coxal da maxílula com 10 e cinco cerdas, respectivamente, basiopodito da maxila com uma única cerda e endopodito do primeiro maxilípede com 1, 2, 1, 3 e 5 cerdas, do segmento proximal para o distal (Tab.9).



Em relação aos caracteres morfológicos compartilhados, dos 17 caracteres morfológicos analisados para as larvas zoea I de *L. leptodactyla*, 11 destes foram compartilhados com outras oito espécies de caranguejo chama-maré (Tab. 4): 1) ausência de espinho lateral na carapaça (dentre as oito espécies de chama-maré analisadas, esse caractere esteve presente em sete delas, *Leptuca thayeri*, *Leptuca uruguayensis*, *Minuca mordax*, *Minuca burgersi*, *Minuca vocator*, *Leptuca leptodactyla* e *Minuca rapax*, exceto em *Uca maracoani*); 2) três estetos na antênula (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi*, *L. leptodactyla*, *M. rapax* e *U. maracoani*); 3) protopodito da maxílula com uma única cerda (*L. thayeri* e *L. uruguayensis*); 4) endopodito da maxílula bissegmentado com 0 e 4 cerdas, do segmento proximal para o distal (*L. thayeri*, *L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi*, *M. vocator* e *M. rapax*); 5) endito coxal da maxílula portando 5 cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi*, *M. vocator*, *M. rapax* e *U. maracoani*); 6) endopodito da maxila portando três cerdas (caractere observado em sete das oito espécies analisadas, exceto em *L. leptodactyla* descrita por Serbino, 2010); 7) exopodito da maxila portando cinco cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 8) primeiro maxilípede do exopodito bissegmentado portando 0 e 4 cerdas (*L. thayeri*, *L. uruguayensis*, *M. burgersi*, *L. leptodactyla*, *M. rapax* e *Uca maracoani*); 9) segundo maxilípede com endopodito trisegmentado, portando 0, 0 e 4 cerdas (*L. thayeri*); 10) segundo maxilípede com exopodito bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas (*L. uruguayensis* e *M. burgersi*) e 11) telso com três cerdas de cada lado (presente em todas as espécies comparadas). Ao comparar o estágio de zoea I descrito por Serbino (2010) para *L. leptodactyla*, com os achados do presente estudo, podemos observar resultados contrários (Tab. 4). Essas diferenças estão relacionadas principalmente com o número de cerdas em cada estrutura analisada, no entanto, o número de segmentos observado

em cada estrutura foi o mesmo. Além do número de cerdas diferenciado nas mesmas estruturas analisadas, uma diferença bastante notória foi observada na antena. Em seu trabalho, Serbino (2010) descreveu a antena de *L. leptodactyla* como sendo unirreme, já no presente estudo foi observada uma antena birreme, assim como para todas as demais espécies de chama-maré já descritas para a costa brasileira. Provavelmente, esse achado de Serbino (2010), pode ter ocorrido devido a um artefato (o outro segmento pode ter se rompido no momento da confecção da lâmina). Dos 16 caracteres morfológicos comparados, somente três foram comuns para as duas descrições larvais do estágio de ZI: antênula com três estetos, exopodito do primeiro maxilípede com quatro cerdas distais e telso com três cerdas de cada lado (Tab. 4).

No estágio de zoea II, dos 17 caracteres morfológicos analisados para *L. leptodactyla*, 10 destes foram compartilhados com outras cinco espécies de chama-maré (Tab. 5): 1) ausência de espinho lateral na carapaça (caractere presente nas cinco espécies comparadas, *Leptuca thayeri*, *Leptuca uruguayensis*, *Minuca mordax*, *Minuca burgersi* e *Minuca vocator*); 2) antênula com cinco estetos (*M. burgersi*); 3) protopodito da maxílula com uma única cerda (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 4) endopodito da maxílula bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas, do segmento proximal para o distal (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 5) endopodito da maxila com três cerdas (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 6) exopodido do primeiro maxilípede bissegmentado, portando 0 e 6 cerdas (*L. thayeri*, *L. uruguayensis* e *M. burgersi*); 7) basiopodito do segundo maxilípede portando quatro cerdas (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 8) endopodito do segundo maxilípede trisegmentado, portando 0, 0 e 4 cerdas (*L. thayeri*); 9) exopodito do segundo maxilípede bissegmentando, portando 0 e 6 cerdas (*L. uruguayensis* e *M.*

*burgersi*) e 10) telso portando três cerdas de cada lado (caractere presente nas cinco espécies comparadas).

Na zoea III, dos 17 caracteres morfológicos analisados para *L. leptodactyla*, 11 destes foram compartilhados com outras cinco espécies de chama-maré (Tab. 6): 1) ausência de espinho lateral na carapaça (caractere presente nas cinco espécies comparadas, *L. thayeri*, *L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 2) antênula com cinco estetos (*M. burgersi*); 3) protopodito da maxílula portando uma única cerda (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 4) endopodito da maxílula bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 5) endopodito da maxila com três cerdas (caractere presente nas cinco espécies comparadas); 6) exopodito da maxila com 10 cerdas (*M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 7) endito basal da maxila com nove cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas, exceto em *L. thayeri*); 8) exopodito do primeiro maxilípede bissegmentado, portando 0 e 8 cerdas (*L. uruguayensis* e *M. burgersi*); 9) endopodito do primeiro maxilípede trissegmentado, portando 0, 0 e 4 cerdas (*L. thayeri*); 10) exopodito do primeiro maxilípede bissegmentado, portando 0 e 8 cerdas (*L. uruguayensis* e *M. burgersi*) e 11) telso portando quatro cerdas de cada lado (caractere presente em todas as espécies comparadas).

Zoea IV, dos 17 caracteres morfológicos analisados para *L. leptodactyla*, 11 destes foram compartilhados com outras cinco espécies de chama-maré (Tab. 7): 1) ausência de espinho lateral na carapaça (caractere presente nas cinco espécies comparadas, *L. thayeri*, *L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 2) antênula com seis estetos (caractere presente em todas as espécies comparadas, exceto em *L. thayeri*); 3) protopodito da maxílula com duas cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas, exceto em *L. thayeri*); 4) endopodito da maxílula

bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas); 5) endopodito da maxila com três cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas); 6) exopodito da maxila com 12 cerdas (*M. vocator*); 7) exopodito do primeiro maxilípede bissegmentado, com 0 e 10 cerdas (*L. uruguayensis*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 8) basiopodito do segundo maxilípede com três cerdas (*L. thayeri*); 9) endopodito do segundo maxilípede trissegmentado, com 0, 0 e 5 cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas); 10) exopodito do segundo maxilípede bissegmentado, portando 0 e 10 cerdas (*L. uruguayensis* e *M. burgersi*) e 11) telso com quatro cerdas de cada lado (caractere presente em todas as espécies comparadas).

Zoea V, dos 17 caracteres morfológicos analisados para *L. leptodactyla*, 14 destes foram compartilhados com outras cinco espécies de chama-maré (Tab. 8): 1) ausência de espinho lateral na carapaça (caractere presente nas cinco espécies comparadas, *L. thayeri*, *L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 2) antênula com sete estetos (caractere presente em todas as espécies comparadas, exceto em *L. thayeri*); 3) protopodito da maxílula com duas cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas, exceto em *L. thayeri*); 4) endopodito da maxílula bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas); 5) endito basal da maxílula com 10 cerdas (*M. mordax* e *M. burgersi*); 6) endito coxal da maxílula com oito cerdas (*L. uruguayensis*); 7) endopodito da maxila com três cerdas (caractere presente em todas as espécies comparadas, exceto em *L. thayeri*); 8) exopodito da maxila portando 17-20 cerdas (*M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 9) endito basal da maxila com 11 cerdas (*M. vocator*); 10) endito coxal da maxila com 11 cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax* e *M. burgersi*); 11) exopodito do primeiro maxilípede bissegmentado, com 0 e 10 cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax* e

*M. burgersi*); 12) endopodito do segundo maxílpede trissegmentado, com 0, 0 e 3 cerdas (*L. thayeri*); 13) exopodito do segundo maxílpede bissegmentado, portando 0 e 10 cerdas (*L. uruguayensis* e *M. burgersi*) e 14) telso com quatro cerdas de cada lado (caractere presente em todas as espécies comparadas).

Zoea VI, dos 10 caracteres morfológicos analisados para *L. leptodactyla*, cinco destes foram compartilhados com outras quatro espécies de chama-maré (Tab. 9): 1) ausência de espinho lateral na carapaça (caractere presente nas quatro espécies comparadas, *L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 2) protopodito da maxílula com duas cerdas (*M. mordax* e *M. burgersi*); 3) endopodito da maxílula bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas (*M. mordax* e *M. burgersi*); 4) exopodito do primeiro maxílpede bissegmentado, com 0 e 10 cerdas (*M. mordax* e *M. burgersi*) e 5) telso com quatro cerdas de cada lado (*M. mordax* e *M. burgersi*).

A identificação das megalopas de *L. leptodactyla* e de outras seis espécies de chama-maré que ocorrem no Brasil, podem ser observadas através da análise dos diversos caracteres apresentados na tabela 10, que permitem as suas respectivas identificações. A larva megalopa de *L. leptodactyla* pode ser identificada pelos seguintes caracteres, tomados em conjunto (dos 30 caracteres morfológicos analisados, 13 são restritos a esse estágio): 1) pedúnculo da antênula bissegmentado com uma cerda em cada segmento; 2) antênula trissegmentada com 0, 5 e 7 estetos no exopodito, do segmento proximal para o distal; 3) pedúnculo antenal trissegmentado com 0, 0 e 2 cerdas; 4) flagelo antenal com sete segmentos, portando 0, 0, 1, 0, 5, 1 e 2 cerdas, do segmento proximal para o distal; 5) endito basal da maxílula com 10 cerdas; 6) endito coxal da maxílula portando oito cerdas; 7) exopodito da maxila com 42 cerdas; 8) endito basal da maxila com 12 cerdas; 9) endito coxal da maxila portando cinco cerdas; 10) exopodito do primeiro maxílpede bissegmentado, portando 0 e 3 cerdas; 11)

endopodito do segundo maxilípede tetrassetado, portando 0, 0, 2 e 5 cerdas, do segmento proximal para o distal; 12) epipodito do segundo maxilípede ausente de cerdas e 13) endopodito do terceiro maxilípede pentassetado, portando 6, 5, 3, 3 e 4 cerdas, do segmento proximal para o distal (Tab. 10).

Em relação aos caracteres morfológicos compartilhados, dos 30 caracteres morfológicos analisados para a larva megalopa de *L. leptodactyla*, 17 destes foram compartilhados com outras seis espécies de chama-maré (Tab. 10): 1) abdômen com projeção póstero-lateral presente somente no quinto somito (das seis espécies comparadas, este caractere esteve presente somente em *M. mordax* e *U. maracoani*); 2) segmento basal da antênula com duas cerdas (*M. mordax*); 3) endopodito da antênula com duas cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 4) palpo da mandíbula bissegmentado, com 0 e 4 cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 5) protopodito da maxílula com duas cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi*, *M. vocator* e *U. maracoani*); 6) endopodito da maxílula bissegmentado, com 0 e 1 cerda (*M. mordax* e *M. vocator*); 7) endopodito da maxila ausente de cerda (*L. thayeri*, *L. uruguayensis*, *M. mordax* e *M. vocator*); 8) endito coxal da maxila com 15 cerdas (*M. vocator*); 9) endito coxal do primeiro maxilípede com sete cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax*, *M. burgersi* e *M. vocator*); 10) endopodito do primeiro maxilípede não segmentado, com três cerdas (*M. vocator*); 11) epipodito do primeiro maxilípede com três cerdas (*M. vocator*); 12) exopodito do segundo maxilípede bissegmentado, portando 0 e 4 cerdas (*L. thayeri*); 13) exopodito do terceiro maxilípede bissegmentado, com 1 e 4 cerdas (*L. uruguayensis*, *M. mordax* e *M. burgersi*); 14) protopodito do terceiro maxilípede com três cerdas (*M. vocator*); 15) epipodito do terceiro maxilípede, portando 12 cerdas (*M. vocator*); 16) pleópodo do 2-5, portando 16, 15, 14 e 13 cerdas, respectivamente (*L. uruguayensis* e *M. mordax*) e 17) exopodito +

protopodito do urópodo, portando oito cerdas (*L. thayeri*, *L. uruguayensis* e *M. mordax*).

O estudo dos principais caracteres das zoeas e da megalopa da espécie *L. leptodactyla*, comparativamente com outras espécies de caranguejos chama-maré da costa brasileira, mostrou que as espécies podem ser distinguidas em qualquer de seus estágios larvais. No entanto, essa comparação mostra uma grande similaridade de caracteres entre as espécies, cujas identificações específicas só se viabilizam por meio de uma análise conjunta de vários caracteres morfológicas. Algumas espécies apresentam características extremamente variáveis, outras não possuem caracteres que possam ser utilizados para distingui-las e algumas apresentam características únicas, como é o caso de *Uca maracoani*, a qual é a única espécie que apresenta espinho lateral na carapaça (Tabs. 4-10).





**Tabela 5.** Comparação de caracteres morfológicos do segundo estágio larval (ZII) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.

Estrutura	Caracteres	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca vocator</i>	<i>Leptuca leptodactyla</i>
Referência		Anger <i>et al.</i> (1990)	Rieger (1996)	Rieger (1997)	Rieger (1998)	Rieger (1999)	Presente estudo
Carapaça	Espinho lateral	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Antênula	Nº de estetos	3	3(4)	3(4)	4(5)	3	5
Maxílula	Protopodito	1	1	1	1	1	1
	Endopodito	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4
Maxila	Endito basal	6	7	7	7	7	4
	Endito coxal	5	5	5	5	5	4
	Endopodito	3	3	3	3	3	3
	Exopodito	8	8	8	8	8(9)	7
	Endito basal	9	9	9	9	9	8
	Endito coxal	3	6	7	6	6	5
Primeiro maxilípede	Basipodito	8	9	9	9	9	3
	Endopodito	5s: 1,2,1,1,5	5s: 2,2,1,2,5	5s: 2,2,1,2,5	5s: 2,2,1,2,5	5s: 2,2,1,2,5	5s: 2,2,1,1,5
Segundo maxilípede	Exopodito	2s: 0,6	2s: 0,6	1s: 6	2s: 0,6	1s: 6	2s: 0,6
	Basipodito	4	4	4	4	4	4
Telso	Endopodito	3s: 0,0,4	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s:0,0,4
	Exopodito	1s: 4	2s: 0,6	1s: 6	2s: 0,6	1s: 6	2s: 0,6
	Fórmula	3+3	3+3	3+3	3+3	3+3	3+3

**Tabela 6.** Comparação de caracteres morfológicos do terceiro estágio larval (ZIII) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil.

s = segmentos.

Estrutura	Caracteres	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca vocator</i>	<i>Leptuca leptodactyla</i>
Referência		Anger <i>et al.</i> (1990)	Rieger (1996)	Rieger (1997)	Rieger (1998)	Rieger (1999)	Presente estudo
Carapaça	Espinho lateral	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Antênuia	Nº de estetos	3	3(4)	3(4)	4(5)	4	5
Maxílula	Protopodito	1	1	1	1	1	1
	Endopodito	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4
Maxila	Endito basal	7	7	7	7	7	5
	Endito coxal	5	5	5	5	5	4
	Endopodito	3	3	3	3	3	3
	Exopodito	11	12	10	11(10,9)	9(10)	10
	Endito basal	8	9	9	9	9	9
	Endito coxal	6	7	7	7	7	4
	Primeiro maxilípede	Basipodito	9(10)	9	9	9	9
Segundo maxilípede	Endopodito	5s: 2,2,1,1,6	5s: 2,2,1,2,6	5s: 2,2(3),1,2,6	5s: 2,2,1,2,6	5s: 2,3,1,2,6	5s: 2,2,1,2,5
	Exopodito	1s: 8	2s: 0,8	1s: 8	2s: 0,8	1s: 8	2s: 0,8
Telso	Basipodito	4	4	4	4	4	0
	Endopodito	3s: 0,0,4	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,4
	Exopodito	1s: 8	2s: 0,8	1s: 8	2s: 0,8	1s: 8	2s: 0,8
	Fórmula	4+4	4+4	4+4	4+4	3+3	4+4

**Tabela 7.** Comparação de caracteres morfológicos do quarto estágio larval (ZIV) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.

Estrutura	Caracteres	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca vocator</i>	<i>Leptuca leptodactyla</i>
Referência		Anger <i>et al.</i> (1990)	Rieger (1996)	Rieger (1997)	Rieger (1998)	Rieger (1999)	Presente estudo
Carapaça	Espinho lateral	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Antêntula	Nº de estetos	3(4)	4(6)	5(6)	4(5)	5(7)	6
Maxílula	Protopodito	1	2	2	2	1(2)	2
	Endopodito	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4
Maxila	Endito basal	10(9)	10(12)	10	10	11(10)	6
	Endito coxal	5	5(7)	5(6)	5	5(6)	4
	Endopodito	3	3	3	3	3	3
	Exopodito	18	15(24)	13(14,17,18)	14(19)	13(12,14,17)	12
	Endito basal	10	9(12)	10(11)	10(11)	10(11)	7
	Endito coxal	8	7(11)	8(9)	8(9)	7(8)	4
	Basipodito	8	9	9	9	9	1
Primeiro maxilípede	Endopodito	5s: 2,3,1,3,6	5s: 2,2,1,2,6	5s: 2,3(2),1(2),2,6	5s: 2,2,1,2,6	5s: 2,3,1,2,6	5s: 0,1,0,2,5
	Exopodito	1s: 9	2s: 0,9(10)	1s: 10(9)	2s: 0,10(9)	2s: 0,10(9)	2s: 0,10
Segundo maxilípede	Basipodito	3	4	4	4	4	3
	Endopodito	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5
Telso	Exopodito	1s: 10	2s: 0,10	1s: 10(9)	2s: 0,10(9)	1s: 10(9)	2s: 0,10
	Fórmula	4+4	4+4	4+4	4+4	3+3	4+4

**Tabela 8.** Comparação de caracteres morfológicos do quinto estágio larval (ZV) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.

Estrutura	Caracteres	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca vocator</i>	<i>Leptuca leptodactyla</i>
Referência		Anger <i>et al.</i> (1990)	Rieger (1996)	Rieger (1997)	Rieger (1998)	Rieger (1999)	Presente estudo
Carapaça	Espinho lateral	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Antênuia	Nº de estetos	5	6-7	6(7)	7(8)	7	7
Maxílula	Protopodito	1	2	2	2	2	2
	Endopodito	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4
Maxila	Endito basal	9	11(12)	10(11,12)	10(11)	11	10
	Endito coxal	5	6-8	6(7)	6	6	8
	Endopodito	2	3	3	3	3	3
	Exopodito	24	24-28	19(20,21,25)	23(20,21,25)	18(17,19,21)	17-20
	Endito basal	12	12(13)	12(13)	10	11(12)	11
Primeiro maxilípede	Endito coxal	13	11(12)	10(11)	11	10	11
	Basipodito	6	9	9	9	9	4
Segundo maxilípede	Endopodito	5s: 2,1,1,2,5	5s: 2,2,1,2,6	5s: 2,3,2,2,6	5s: 2,3,2,2,6	5s: 2,3,1,2,6	5s: 1,0,1,2,6
	Exopodito	1s: 9-10	2s: 0,9(10)	2s: 0,10(11)	2s: 0,10(9)	1s: 10(11)	2s: 0,10
Telso	Basipodito	4	4	4	4	4	0
	Endopodito	3s: 0,0,3	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	3s: 0,0,3
Telso	Exopodito	1s: 10	2s:0,10(11)	1s: 10(11)	2s: 0,10(9)	1s: 10(11)	2s: 0,10
	Fórmula	4+4	4+4	4+4	4+4	4+4	4+4

**Tabela 9.** Comparação de caracteres morfológicos do sexto estágio larval (ZVI) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.

Estrutura	Caracteres	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca vocator</i>	<i>Leptuca leptodactyla</i>
Referência		Rieger (1996)	Rieger (1997)	Rieger (1998)	Rieger (1999)	Presente estudo
Carapaça	Espinho lateral	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Antênula	Nº de estetos	-	8(9)	9	8	10
Maxílula	Protopodito	-	2	2	-	2
	Endopodito	-	2s: 0,4	2s: 0,4	-	2s: 0,4
	Endito basal	14	13(14,15,17)	12	12	10
	Endito coxal	9	8(9)	7	8	5
Maxila	Endopodito	-	3	3	-	-
	Exopodito	29	28(25,26,27)	28(30)	24	-
	Endito basal	15	15(13,14,15,16)	14	14	-
	Endito coxal	14	14(15,16,17)	15	12	-
Primeiro maxilípede	Basipodito	-	9	9	-	1
	Endopodito	-	5s: 2,3,2,2,6	5s: 2,3,2,2,6	-	5s: 1,2,1,3,5
	Exopodito	-	2s: 0,11(12)	2s: 0,11(10)	-	2s: 0,10(11)
Segundo maxilípede	Basipodito	-	4	4	-	-
	Endopodito	-	3s: 0,0,5	3s: 0,0,5	-	-
	Exopodito	-	2s: 0,11(12)	2s: 0,11(10)	-	-
Telso	Fórmula	-	4+4	4+4	-	4+4

**Tabela 10.** Comparação de caracteres morfológicos do último estágio larval (megalopa) dos caranguejos chama-maré descritos para a costa do Brasil. s = segmentos.

Estrutura	Caracteres	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca burgersi</i>
Referência		Anger <i>et al.</i> (1990)	Rieger (1996)	Rieger (1997)	Rieger (1998)
Abdômen	Projeções póstero-laterais	ausente	4°,5° somitos	5° somito	2°,3°,4°,5° somitos
Antênula	Segmento basal	-	5	3(2)	5
	Pedúnculo	1	2s: 2,0	2s: 1,0	2s: 2,0
	Endopodito	-	2	2	2
	Estetos no exopodito	3s: 0,7,3	3s: 0,7,5	3s: 0,8(7),5(4)	3s:0,8(7),4(3)
Antena	Pedúnculo	3s: 1,1,1	3s: 0,1,1	3s: 1,1,1	3s: 1,1,2
	Flagelo	7s: 0,0,2,1,3,1,3	7s: 0,0,2,0,3,1,3	7s: 0,1(0),1(0),1(2),4(3),2(1),2(3)	7s: 0,0,3(2),0,4(3),1(2),2
Mandíbula	Palpo	1s: 4	2s: 0,4	2s: 0,4	2s: 0,4
Maxílula	Protopodito	1	2	2	2
	Endopodito	1s: 1	1s: 2	2s: 1(0),1	2s: 1,2(1)
	Endito basal	19	18	19(18)	20(18,19)
	Endito coxal	12	14	15(14)	16(15-17)
Maxila	Endopodito	0	0	0	2
	Exopodito	35	43-49	43-49	47(44-46,48)
	Endito basal	16	14	15(14)	17(18)
	Endito coxal	10	18	21(18,19,20)	20(19,21)
Primeiro maxilípede	Endito coxal	6	7(8)	6-9	8(7-9)
	Endito basal	6	7(6)	7-9	7(8)
	Endopodito	1s: 2	1s: 4(5)	1s: 5	1s: 6(5)
	Exopodito	2s: 2,4	2s: 2,3	2s: 3,3	2s: 2,3
	Epipodito	7	6(7)	6	7
Segundo maxilípede	Endopodito	3s: 1,4,6	3s: 1,4,7	4s: 0,1,4,6(7,8)	3s: 1,4,7
	Exopodito	2s: 0,4	2s: 1,4	2s: 1,4	2s: 1,4
	Epipodito	-	1	1	1
Terceiro maxilípede	Endopodito	5s: 6,2,1,3,5	5s: 12(11), 7(6,8),3,6,6	5s: 12(11),6(7),2(3),5(4,6),6	5s: 11(10,12),6(5),3(4),6,6(5-7)
	Exopodito	2s: 1,5	2s: 1,4	2s: 0(1),4	2s: 1(2),4
	Protopodito	-	6(5,7,8)	5(6)	6(7)
	Epipodito	16	17(16,17,18,19)	18-21	17(18)
Pleopódo (2-5)	Exopodito	14,14,11,14	16(17),15(16),14-16,12-14	16(17),15(16),14(15),13(12,14)	17(16),16(15),15(16),14
Urópodo	Exopodito + protopodito	8	8	8(9)	9

Continuação Tabela 10.

Estrutura	Caracteres	<i>Minuca vocator</i>	<i>Uca maracoani</i>	<i>Leptuca leptodactyla</i>
Referência		Rieger (1999)	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2009)	Presente estudo
Abdômen	Projeções póstero-laterais	2°,3°,4°,5° somitos	5° somito	5° somito
Antênula	Segmento basal	1	28	2
	Pedúnculo	2s: 2,0	2s: 1,0	2s: 1,1
	Endopodito	2	1	2
	Estetos no exopodito	3s: 0,6(5),5(6)	4s: 0,4,5,5	3s:0,5,7
Antena	Pedúnculo	3s: 1,1,2	3s: 2,1,2	3s: 0,0,2
	Flagelo	7s: 1,0,2,0,3,1,2	7s: 0,0,3,2,2,4,3	7s: 0,0,1,0,5,1,2
Mandíbula	Palpo	2s: 0,4	2s: 0,10	2s: 0,4
Maxílula	Protopodito	2	2	2
	Endopodito	2s: 0,1(2)	1s: 3	2s: 0,1
	Endito basal	16(17,18)	14	10
	Endito coxal	13(14,15)	18	8
Maxila	Endopodito	2(0,1)	5	0
	Exopodito	32-39	54(57)	42
	Endito basal	13(14,15,16)	17	12
	Endito coxal	14(15,16,17)	20	15
Primeiro maxilípede	Endito coxal	7(6)	13	7
	Endito basal	8(9)	11	5
	Endopodito	1s: 4(3)	1s: 5	1s: 3
	Exopodito	2s: 2,3	2s: 3,4	2s: 0,3
	Epipodito	5(3,4)	11	3
Segundo maxilípede	Endopodito	3s: 1(2),3(4,5),7(6)	4s: 1,2,6,9	4s: 0,0,2,5
	Exopodito	2s: 1,4	2s: 2,5	2s: 0,4
	Epipodito	-	1	0
Terceiro maxilípede	Endopodito	5s: 8(6,7,10),3(4,5),4(2,3),4(3,5),6(7)	5s: 12,7,5,7,7	5s: 6,5,3,3,4
	Exopodito	2s: 2,4	2s: 3,4	2s: 1,4
	Protopodito	3(4)	-	3
	Epipodito	13(10,11,12,13,14,15)	27	12
Pleópodo (2-5)	Exopodito	14(15,13),13(12),12(13,11),10(12)	18,16,16,16	16,15,14,13
Urópodo	Exopodito + protopodito	7	10	8

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrunhosa FA, Mendes LN, Lima TB, Yamamoto SO, Ogawa CY & Ogawa M, 2000. Cultivo do caranguejo terrestre *Cardisoma guanhumi* (Latreille, 1825) do ovo ao estágio juvenil. *Revista Científica de Produção Animal*. 2(2): 190-197.

Anger K, 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series*. 72: 103-110.

Anger K, 1996. Salinity tolerance of the larvae and first juveniles of a semiterrestrial grapsid crab, *Armases miersii* (Rathbun). *Journal of experimental marine biology and ecology*. 202(2): 205-223.

Anger K, 2001. *The biology of decapod crustacean larvae*. Vol. 14. Lisse: AA Balkema Publishers, 420 pp.

Anger K, 2003. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. *Invertebrate Reproduction and Development*. 43(1): 29-45.

Anger K, 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction and Development*. 49(3): 175-205.



Anger K, Montú M, Bakker C & Loureiro Fernandes LL, 1990. Larval development of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*. 32: 276-294.

Anger K, Spivak E, Bas C, Ismael D & Luppi T, 1994. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgolander Meeresunters*. 48: 445-466.

Anger K, Spivak E & Luppi T, 1998. Effects of reduced salinities on development bioenergetics of early larval shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 220: 287-304.

Anger K, Spivak E, Luppi T, Bas C & Ismael D, 2008. Larval salinity tolerance of the South American salt-marsh crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*: physiological constraints to estuarine retention, export and reimmigration, *Helgoland Marine Research*. 62: 93-102.

Ayres M, Ayres JRM, Ayres DL & Santos AS, 2005. *BIOESTAT 4.0: Aplicações estatísticas nas áreas biomédicas*. Sociedade Civil Mamirauá; MCT; Imprensa oficial do Estado do Pará.

Ayres M, Ayres Júnior M, Ayres DL & Santos ADA, 2007. *Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Instituto Mamirauá, Belém, 364 pp.

Barbieri RC & Ostrensky A, 2001. Camarões marinhos: reprodução, maturação e larvicultura. Ed. Aprenda fácil. Viçosa, MG. 189 pp.

Batisteli, NM, 2003. Descrição morfológica e aspectos evolutivos larvais em Ocypodoidea e grupos relacionados (Decapoda: Brachyura). Dissertação - Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo. 134 pp.

Bezerra LEA, 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. *Nauplius*. 20(2): 203-246.

Brodie RJ, Styles R, Borgianini S, Godley J & Butler K, 2007. Larval mortality during export to the sea in the fiddler crab *Uca minax*. *Marine Biology*. 152(6): 1283-1291.

Cervellini PM, 2001. Variabilidad en la abundancia y retención de larvas de crustáceos decápodos en el estuario de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Investigaciones Marinas*. 29: 25-33.

Charmantier G & Charmantier-Daures M, 1991. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in *Cancer irroratus*; elements of comparison with *C. borealis* (Crustacea, Decapoda). *The Biological Bulletin*. 180(1): 125-134.

Charmantier G, Gimenez L, Charmantier-Daures M & Anger K, 2002. Ontogeny of osmoregulation, physiological plasticity and larval export strategy in the grapsid crab *Chasmagnathys granulata* (Crustacea, Decapoda). *Marine Ecology Progress Series*. 229: 185-194.

Costlow Jr JD & Bookhout CG, 1968. The complete larval development of the land-crab, *Cardisoma guanhumi* Latreille in the laboratory (Brachyura, Gecarcinidae). Crustaceana. (Supplement 2): 259-270.

Costlow JD, Bookhout CG & Monroe R, 1960. The effect of salinity and temperature on larval development of *Sesarma cinereum* (Bosc) reared in the laboratory. Biological Bulletin. 118: 183-202.

Cronin TW, 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisii*. Estuarine Coastal and Shelf Science. 15: 207-220.

Cronin TW, Forward RB, 1986. Vertical migration cycles of crabs larvae and their role in larval dispersal. Bulletin of Marine Science. 39(1): 192-201.

Cuesta JA & Anger K, 2005. Larval morphology and salinity tolerance of a land crab from West Africa, *Cardisoma armatum* (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae). Journal of Crustacean Biology. 25(4): 640-654.

Díaz H, Bevilacqua M, 1986. Larval development of *Aratus pisonii* (Milne Edwards) (Brachyura, Grapsidae) from marine and estuarine environments reared under different salinity conditions. Journal of Coastal Research. 2: 43-49.

Diele K & Simith DJB, 2006. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Necessity for larval export?. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 68: 600-608.

Dobson A, 2002. An introduction to generalized linear models. 2nd ed. Chapman e Hall/CRC, Texts in statistical science series.

Epifanio CE, Garvine RW, 2001. Larval transport on the Atlantic continental shelf of North America: a review. *Estuarine coastal and shelf Science*. 52(1): 51-77.

Epifanio CE, Little KT & Rowe, PM, 1988. Dispersal and recruitment of fiddler crab larvae in the Delaware River estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 43: 18-188.

Feest J, 1969. Morphophysiological studies on the ontogeny and sexual biology of *Uca annulipes* and *Uca triangularis* as compared to *Ilyoplax gangetica*. *Forma et Function*. 1: 159-225.

Fernandes LDA, Bonecker SLC & Valentin JL, 2002. Dynamic of decapod crustacean larvae on the entrance of Guanabara Bay. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 45(4): 491-498.

Forward RB, 1989. Behavioral responses of crustacean larvae to rates of salinity change. *Biological Bulletin*. 170: 229-238.

Forward Jr RB, Tankersley RA & Rittschof D, 2001. Cues for metamorphosis of brachyuran crabs: an overview. *American Zoologist*. 41(5): 1108-1122.

Foskett JK, 1977. Osmoregulation in the larvae and adults of the grapsid crab *Sesarma reticulatum* Say. *Biology Bulletin*. 153: 505-526.

Giménez L & Anger K, 2001. Relationships among salinity, egg size, embryonic development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 260: 241-257.

Gonçalves F, Ribeiro R. & Soares AMVM., 1995. Laboratory studies of temperature and salinity on survival and larval development of *Rhitropanopeus harrisi*. *Marine Biology*. 121(4): 639-645.

Hashmi SS, 1968. Study on larval of (Gelasimus) (Ocypodidae) reared in the laboratory (Decapoda: Crustacea). *Pakistan Journal of Scientific and Research*. 20: 50-56.

Hyman OW, 1920. On the development of Gelasimus after hatching. *Journal of Morphological*. 33: 485-524.

Ismael D, Anger K & Moreira GS, 1997. Influence of temperature on larval survival, development, and respiration in *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). *Helgoländer Meeresunters*. 51: 463-475.

Johns DM, 1981. Physiological studies in *Cancer irroratus* larvae. I. Effects of temperature and salinity on survival, development rate and size. *Marine Ecology Progress Series*. 5: 75-83.

Kannupandi T, Krishnan T & Shanmugam A, 1997. Effect on salinity on the larva of an edible estuarine crab, *Thalamita crenata* (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Indian Journal of Marine Sciences*. 26: 315-318.

Kannupandi T, Murugadasu P, Soundarapandian P & Shanmugam A, 2000. Biochemical changes in the larval stages of an edible estuarine crab *Thalamita crenata* (Latreille) fed with different diets. Indian Journal of Fisheries. 47(1): 77-80.

Ko HS & Kim CH, 1989. Complete larval development of *Uca arcuata* (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) reared in the laboratory. Korean Journal of Systematic Zoology. 5(2): 89-105.

Lárez MB, Palazón-Fernández JL & Bolaños CJ, 2000. The effect of salinity and temperature on the larval development of *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory. Journal of Plankton Research. 22(10): 1855-1869.

Laurenzano C, Costa TM & Schubart CD, 2016. Contrasting Patterns of Clinal Genetic Diversity and Potential Colonization Pathways in Two Species of Western Atlantic Fiddler Crabs. PloS one. 11(11): e0166518.

Leger F, Sorgeloos P, 1992. Optimized Feeding Regimes in Shrimp Hatcheries. Marine Shrimp Culture: Principles and Practices. P. 307. Arlo W. Fast and James Lester, editors. Elsevier Science Publishers. Amsterdam. 862 pp.

Levinton JS, 1982. Marine ecology. Englewood Cliffs, New Jersey, USA: Prentice-Hall, 526 pp.

Luppi TA, Spivak ED & Bas CC, 2003. The effects of temperature and salinity on larval development of *Armases rubripes* Rathbun, 1897 (Brachyura, Grapsoidea, Sesarmidae), and the southern limit of its geographical distribution. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 58(3): 575-585.

Marochi MZ, Masunari S & Schubart CD, 2017. Genetic and morphological differentiation of the semiterrestrial crab *Armases angustipes* (Brachyura: Sesarmidae) along the Brazilian coast. *The Biological Bulletin*. 232(1): 30-44.

Martins SB, 2014. Distribuição espacial de *Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) durante o ciclo de vida na Baía de Guaratuba, Paraná. Universidade Federal do Paraná - Dissertação de mestrado. 131 pp.

Martins SB & Masunari S. Indication of larval retention in the life cycle of the fiddler crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Thalassas*, aceito para publicação.

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.

Melo GAS, 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. 1. ed. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 603 pp.

Messerknecht I, Montu M & Anger K, 1991. Larval development and salinity tolerance of Brazilian *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura: Xanthidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*. 33(4): 275-296.

Mia MDY & Shokita S, 2002. Early life history of an estuarine grapsid crab, *Helice leachi* Hess. *Indian Journal of Fisheries*. 49: 23-28.

Montú M, Anger K & Bakker CD, 1990. Variability in the larval development of *Metasesarma rubripes* (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Neritica*,. 5: 113-118.

Morgan SG, 1990. Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching and morphology of estuarine crab larvae. *Ecology*. 71: 1639-1652.

Morgan SG, 1992. Predation by planktonic and benthic invertebrates on larvae of estuarine crabs. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*. 163(1): 91-110.

Morgan SG, 1995. Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. *Ecology of marine invertebrate larvae*. 279-321.

Nagaraj M, 1993. Combined effects of temperature and salinity on the zoeal development of the Green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Decapoda: Portunidae). *Scientia Marina*. 57: 1-8.



Negreiros-Fransozo ML, Hirose GL, Fransozo A & Bolla EA, 2009. First zoeal stage and megalopa of *Uca (Uca) maracoani* (Decapoda: Brachyura), with comments on the larval morphology of South-American species of Ocypodidae. *Journal of Crustacean Biology*. 29 (3): 364-372.

O'Connor NJ & Epifanio CE, 1985. The effect of salinity on the dispersal and recruitment of fiddler crab larvae. *Journal of Crustacean Biology*. 5: 137-145.

Paula J, 1985. The first zoeal stages of *Polybius henslowi* Leach, *Maja squinado* (Herbst), *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), and *Uca tangeri* (Eydoux) (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Arquivos do Museu Bocage*. 2B(17): 137-147.

Paula J, 1989. Rhythms of larval release of decapod crustaceans in the Mira Estuary, Portugal. *Marine Biology*. 100: 309-312.

Paula J, Bartilotti C, Dray T, Macia A & Queiroga H, 2004. Patterns of temporal occurrence of brachyuran crab larvae at Saco mangrove creek, Inhaca Island (south Mozambique): implications for flux and recruitment. *Journal of Plankton Research*. 26: 1163-1174.

Paula J, Mendes RN, Mwaluma J, Raedig C & Emmerson W, 2003. Combined effects of temperature and salinity on larval development of the mangrove crab *Parasesarma catenata* Ortman, 1897 (Brachyura: Sesarmidae). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*. 2: 57-63.

Perez LAV, 1980. Desenvolvimento embrionário e larval de *Uca pugnax* (Smith, 1870) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) em laboratório. Dissertação - Universidade de São Paulo, USP, Instituto Oceanográfico.

Queiroga H, 1995. Processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria Aveiro. Tese - Universidade de Aveiro, Portugal. 268 pp.

Queiroga H & Blanton J, 2005. Interactions between behavior physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology*. 47: 107-213.

Rabalais NN & Cameron JM, 1983. Abbreviated development of *Uca subcylindrica* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*. 3: 519-541.

Rabalais NN & Cameron JN, 1985. The effects of factors important in semiarid environments on the early development of *Uca subcylindrica*. *Biology Bulletin*. 168: 147-160.

Rieger PJ, 1996. Desenvolvimento larval de *Uca (Celuca) uruguayensis* Nobili, 1901 (Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius, Rio Grande*. 4: 73-103.

Rieger PJ, 1997. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco Ufpe, Recife*. 25: 227-267.

Rieger PJ, 1998. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burgersi* Houlthuis, 1967 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*. 15(3): 727-756.

Rieger PJ, 1999. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, Rio Grande. 7: 1-37.

Rodriguez A & Jones DA, 1993. Larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835)(Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*. 13: 309-309.

Samuel NJ & Soundarapandian P, 2010. Effect of salinity on the growth, survival and development of commercially important portunid crab larvae of *Portuns sanguinolentus* (Herbst). *Current Research Journal of Biological Sciences*. 2(4): 286-293.

Sandifer PA, 1975. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York river estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 3: 269-279.

Sandifer PA & Smith TIJ, 1979. Possible significance of variation in the larval development of *Palaemonid shrimp*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 39(1): 55-64.

Sastry AN, 1983. Ecological aspects of reproduction. *Environmental adaptations*. 8: 179-270.

Schuh M & Diesel R, 1995. Effects of salinity and starvation on the larval development of *Sesarma curacaoense* De Man, 1892, a mangrove crab with abbreviated development (Decapoda: Grapsidae). *Journal of crustacean biology*. 15(4): 645-654.

Serbino NMB, 2008. Descrição do primeiro estágio larval de *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura: Ocypodidae). *Revista Intertexo*. 1: 6-15.

Serbino NMB, 2010. Descrição do primeiro estágio larval de *Uca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Brachyura : Ocypodidae). *Revista Eletrônica Inter.Texto*. 6: 27-37.

Shih HT, Komai T & Liu MY, 2013. A new species of fiddler crab from the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan, separated from the widely-distributed sister species *Uca* (Paraleptuca) *crassipes* (White, 1847) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *Zootaxa*. 3746(1): 175-193.

Shih HT, Naruse T & Ng PK, 2010. *Uca jocelynae* sp. nov. a new species of fiddler crab (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from the Western Pacific. *Zootaxa*. 2337: 47-62.

Silva UAT, 2002. Cultivos experimentais de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763). Dissertação - Universidade Federal do Paraná (UFPR), Curitiba, Paraná, 89 pp.

Simith DJB & Diele K, 2008. O efeito da salinidade no desenvolvimento larval do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda: Ocypodidae) no Norte do Brasil. *Acta Amazonica*. 38(2): 345-350.

Simith DJB, Pires MAB, Abrunhosa FA, Maciel CR & Diele K, 2014. Is larval dispersal a necessity for decapod crabs from the Amazon mangroves? Response of *Uca rapax* zoeae to different salinities and comparison with sympatric species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 457: 22-30.

Simith DJB, Souza AS, Maciel CR, Abrunhosa FA & Diele K, 2012. Influence of salinity on the larval development of the fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters. *Helgoland Marine Research*. 66(1): 77-85.

Souza ASD, Costa RMD & Abrunhosa FA, 2013. Comparative morphology of the first zoea of twelve brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon region. *Zoologia*. 30: 273-290.

Spivak ED & Cuesta JÁ, 2009. The effect of salinity on larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Brachyura: Ocypodidae) and new Windings of the zoal morphology. *Scientia Marina*. 73(2): 297-305.

Strathmann RR, 1982. Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: Kennedy VS (ed) *Estuarine comparisons*. Academic Press, New York, 521-535.

Terada M, 1979. On the zoeal development of five crabs of the family Ocypodidae. Zoological Magazine. 88: 57-72.

Thurman CL, Faria SC & McNamara JC, 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. Marine Biodiversity Records. 6.

Torres G, Anger K & Giménez L, 2006. Effects of reduced salinities on metamorphosis of a freshwater-tolerant sesarmid crab, *Armases roberti*: Is upstream migration in the megalopa stage constrained by increasing osmotic stress?. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 338(1): 134-139.

Torres G, Gimenez L & Anger K, 2002. Effects of reduced salinity on the biochemical composition (lipid, protein) of zoea I decapod crustacean larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 277: 43-60.

Torres G, Giménez L & Anger K, 2008. Cumulative effects of low salinity on larval growth and biochemical composition in an estuarine crab, *Neohelice granulata*. Aquatic Biology. 2: 37-45.

Vieira RRR & Calazans DK, 2010. Chave ilustrada para identificação das zoés de Brachyura do estuário da Lagoa dos Patos (RS) e região costeira adjacente. Biota Neotropica. 10(3).

Vinuesa JH, Ferrari L & Lombardo RJ, 1985. Effect of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). *Marine Biology*. 85(1), 83-87.

Waterman TH & Chace Jr FA, 1960. General Crustacean Biology. In: Waterman TH (ed). *The physiology of Crustacea: Metabolism and growth*. New York, London: Academic press. 1: 1-33.

Wooldridge TH & Loubser H, 1996. Larval release rhythms and tidal exchange in the estuarine mudprawn, *Upogebia africana*. *Hydrobiologia*. 337: 113-121.























## CAPÍTULO II

---

### **Análise comparativa da variabilidade morfológica e genética de duas espécies de caranguejo chama-maré (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) com diferentes estratégias reprodutivas da costa do Brasil**

#### **RESUMO**

O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da Corrente Sul Equatorial e do Rio Amazonas na dispersão das espécies dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* e *Minuca mordax* ao longo da costa brasileira, através de análises morfométricas e genéticas de suas populações. Um total de 380 carapaças (com 19 marcos anatômicos bidimensionais) e 360 própodos do maior quelípedo (nove) de machos adultos de *M. mordax* foram analisados de 10 populações, 204 (11) e 186 (seis), respectivamente, de cinco populações de *L. leptodactyla*, para estudos morfométricos utilizando a técnica de morfometria geométrica (MG). O material genético foi extraído de 117 e 113 indivíduos de *L. leptodactyla* e *M. mordax*, respectivamente. Para a análise molecular, foram utilizados os genes mitocondriais COI (para ambas as espécies) e NADH1 (apenas para *L. leptodactyla*), e os primers COL8 e COH16 (965 e 959 pares de bases) e NDL2 e NDH2 (726 pb), respectivamente, para amplificação das regiões desses genes. Padrões divergentes para características genéticas e morfológicas foram registrados para as populações de ambas as espécies. A análise morfológica revelou diferenças significativas entre todas as populações das duas espécies, cuja estrutura geográfica está associada à alta plasticidade fenotípica em resposta à alta diversidade ambiental ao longo da extensa costa brasileira. Houve uma alta diversidade de haplótipos para os genes COI (0,992) e NADH1 (0,994) em *L. leptodactyla*, mas baixa diversidade de nucleotídeos (COI = 0,00534 e NADH1 = 0,00691), não revelando estrutura geográfica nesta espécie. Este cenário é consistente com a provável estratégia de *L. leptodactyla* na exportação de larvas para mar aberto, levando a uma baixa diversidade genética ao longo da costa brasileira. O mesmo padrão genético foi observado em *M. mordax*: grande diversidade de haplótipos para o gene COI (0,974) e baixa diversidade de

nucleotídeos (0,00622), mas houve um indicativo de troca genética limitada entre as populações do sul (PR, SC e RS) com as demais (norte-nordeste e nordeste-sudeste). Esta estrutura genética é relativamente consistente com a estratégia de *M. mordax* na retenção de larvas nos ambientes estuarinos; no entanto, um provável escape de larvas para a região costeira, mesmo reduzida, assegura o fluxo de genes entre as populações. Os perfis genéticos sugerem que a Corrente Sul Equatorial e o Rio Amazonas não atuam como uma barreira para dispersão das larvas de ambas as espécies, indicando um fluxo genético extensivo entre estuários localizados ao longo de 4.256 km para *L. leptodactyla* e 6.176 Km para *M. mordax* na costa do Brasil.

**Palavras-chave:** morfometria geométrica, dispersão larval, retenção larval, fluxo gênico, estrutura populacional, mtDNA, COI, NADH1.

## **Comparative analysis of morphological and genetic variability of two species of fiddler crab (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) with different reproductive strategies from the Brazilian coast**

### **ABSTRACT**

The goal of this study was to evaluate the influence of the South Equatorial Current and the Amazon River in the species dispersion of the fiddler crabs *Leptuca leptodactyla* and *Minuca mordax* along the Brazilian coast, through morphometric and genetic analysis of their populations. A total of 380 carapaces (with 19 bi-dimensional anatomical landmarks) and 360 major cheliped propodus (nine) of adult males of *M. mordax* were analyzed from 10 populations, and 204 (11) and 186 (six), respectively, from five populations of *L. leptodactyla*, for morphometric studies using the geometric morphometric technique (GM). The genetic material was extracted from 117 and 113 individuals of *L. leptodactyla* and *M. mordax*, respectively. For molecular analysis, the mitochondrial COI genes (for both species) and NADH1 genes (only for *L. leptodactyla*) were utilized, and the primers COL8 and COH16 (965 and 959 base pairs) and NDL2 and NDH2 (726 bp), respectively, for amplification of the regions of these genes. Divergent patterns for genetic and morphological characteristics were recorded for populations of both species. The morphological analysis revealed significant differences among all populations of the two species, whose geographical structure is associated with high phenotypic in response to the high environmental diversity along the very extensive Brazilian coast. There was a high haplotype diversity for COI (0.992) and NADH1 (0.994) in *L. leptodactyla*, but low nucleotide diversity (COI = 0.00534 and NADH1 = 0.00691), revealing no geographic structure in this species. This scenario is consistent with the probable strategy of *L. leptodactyla* in exporting larvae for open sea, leading to a low genetic diversity along the Brazilian coast. The same genetic pattern was observed in *M. mordax*: high haplotype diversity for the COI gene (0.974) and low nucleotide diversity (0.00622), but there was an indication of limited genetic exchange between the southern populations (PR, SC and RS) and the remaining ones (north-northeast and northeast-southeast). This genetic structure is relatively consistent with the strategy of *M. mordax* in retaining larvae in the estuarine environments; however a probable escape of larvae to the coastal region, even reduced, ensures the gene flow between populations. The genetic profiles suggest that South Equatorial

Current and Amazon River do not act as a barrier for dispersal of larvae of both species, indicating an extensive gene flow between estuaries located along 4,256 km for *L. leptodactyla* and 6,176 Km for *M. mordax* in the Brazilian coast.

**Key-words:** geometric morphometric, larval dispersal, larval retention, gene flow, population structure, mtDNA, COI, NADH1.

## 1. INTRODUÇÃO

A história de vida da maioria dos organismos marinhos inclui uma fase larval planctônica, a qual pode ter duração de alguns dias até várias semanas ou meses no ambiente plânctônico antes do deslocamento para o ambiente bentônico. Esta estratégia de desenvolvimento representa um importante mecanismo para a dispersão das espécies marinhas, pois assegura a colonização de estuários adjacentes ou geograficamente distantes entre si, garantindo o fluxo gênico entre as populações adultas, incluindo aquelas sésseis ou sedentárias, o que resulta em uma homogeneidade parcial de sua estrutura genética (Thorson, 1950; Slatkin, 1985; Strathmann, 1985; Epifanio *et al.*, 1988; Morgan, 1995; Waples, 1998; Bohonak, 1999; Palumbi, 2003; Siegel *et al.*, 2003; Anger, 2001, 2006). Portanto, a maioria da variabilidade genética destas populações é intrapopulacional (Gooch *et al.*, 1972; Gaines *et al.*, 1974; Martel *et al.*, 2004).

A previsibilidade da habilidade de dispersão das espécies tornou-se um desafio devido às dificuldades associadas ao rastreamento físico, à impossibilidade de mensurar o potencial de dispersão quando as larvas são muito pequenas (~200  $\mu\text{m}$ ) em comparação com o seu potencial de dispersão (~Km), e à marcação de uma quantidade massiva de larvas em sua origem geográfica e o subsequente monitoramento do seu recrutamento (Gilg & Hilbish, 2003; Levin, 2006; Gawarkiewicz *et al.*, 2007). Portanto, estudos de correntes marinhas e de perfis de distribuição da diversidade genética têm sido utilizados para identificar padrões e inferir possíveis modelos de dispersão larval em organismos marinhos (Chambers *et al.*, 2006).

A primeira informação utilizada para se especular sobre a estrutura genética de populações em ambientes marinhos está relacionada com a ontogenia da espécie: a duração do seu desenvolvimento larval no plâncton, tem implicação direta no tempo em que a larva se mantém à mercê das correntes marinhas, o que influencia fortemente a

distribuição genética nas populações. As larvas planctônicas com duração larval mais duradoura apresentam maior capacidade de dispersão e troca gênica, do que aquelas com desenvolvimento larval abreviado (Palumbi, 1994; Bohonak 1999; Marko 2004; Dias *et al.* 2006; Shanks, 2009). No entanto, a aparente relação entre a duração larval pelágica e conectividade está longe de ser universal em espécies de zonas marinhas e ecossistemas costeiros. Estudos relatam a existência de subdivisões populacionais em espécies com alto potencial de dispersão e até mesmo em populações separadas geograficamente em uma escala pequena (Shaw *et al.*, 1999; Barber *et al.*, 2000; Hutchinson *et al.*, 2001; Taylor & Hellberg, 2003; Bekkevold *et al.*, 2005; Bilodeau *et al.*, 2005; Cowen *et al.*, 2006; Weetman *et al.*, 2007; Kelly & Palumbi, 2010). Além da duração do desenvolvimento larval, outro fator que contribui para aumentar a capacidade de dispersão das larvas está relacionado à sua reserva energética. As larvas planctotróficas possuem pouca ou nenhuma restrição nutricional, podendo permanecer por mais tempo no estágio pelágico e, aumentar a sua capacidade de dispersão a longas distâncias. Por outro lado, as larvas lecitotróficas são dependentes da quantidade de nutrientes contidos no vitelo do ovo (Levinton, 1982; Dias *et al.*, 2006).

Adicionalmente, a estratégia ou forma de dispersão constitui um dos fatores mais relevantes neste contexto. As espécies estuarinas cujos adultos têm hábito bentônico, geralmente, apresentam um ciclo de vida complexo e a sua reprodução envolve um dos dois mecanismos de dispersão: 1) exportação das larvas para as áreas marinhas costeiras ou de mar aberto, onde as condições salinas são mais favoráveis para o desenvolvimento larval; após sucessivas mudas, as larvas iniciais retornam ao habitat parental na forma de megalopa ou pós-larva, proporcionando maior conectividade genética entre as populações de estuários adjacentes ou distantes ou 2) adaptação de todas as fases do ciclo de vida às condições estuarinas, com retenção larval dentro de

baías ou águas estuarinas (Sandifer 1975; Strathmann, 1982; Morgan, 1995; Wooldridge & Loubser, 1996; Anger, 2001; Bilton *et al.*, 2002; Luppi *et al.*, 2003), cuja estratégia pode constituir uma barreira ao fluxo gênico dentre as populações de estuários adjacentes ou distantes (Morgan & Fisher 2010; Cronin, 1982; Swearer *et al.*, 2002).

As correntes oceânicas podem influenciar a estrutura genética das populações marinhas, por serem capazes de dispersar as larvas planctônicas e atuarem como corredores de troca de genes ou, contrariamente, podem constituir barreiras físicas extrínsecas e invisíveis para o fluxo de genes (Palumbi, 1994; Crispo & Hendry 2005; Jolly *et al.*, 2005; Quinteiro *et al.*, 2007; Galarza *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2009, 2010; Chapman *et al.*, 2011).

O litoral brasileiro oferece um conjunto de características interessantes embora de natureza complexa para o estudo da influência dos processos oceanográficos sobre a estrutura genética dos organismos marinhos. A costa brasileira tem cerca de 8.500 km de extensão e sofre a influência da corrente Sul Equatorial (CSE) que flui no sentido oeste à costa brasileira onde bifurca entre 10° e 14°S (Ponta do Calcanhar, Rio Grande do Norte), formando a Corrente Norte do Brasil (CNB) (flui em direção ao Rio Amazonas, Guianas e Mar do Caribe) e a Corrente Sul do Brasil (CSB) (em direção ao Uruguai e Argentina). Cada corrente apresenta potencial de dispersão distinto que pode afetar o potencial de dispersão das larvas planctônicas (Espenshade & Morrison, 1974; Peterson & Stramma, 1991; Castro & Miranda, 1998; Silveira *et al.*, 2000; Lumpkin & Garzoli, 2005; Rodrigues *et al.*, 2007) (Fig. 1).

A costa brasileira mostra uma grande diversidade de biótopos que são caracterizados por pequena variação anual da temperatura, porém, com grandes oscilações de salinidade. O ecossistema manguezal ocorre do extremo oeste da Guiana Francesa até o Estado de Santa Catarina (Laguna) (4°30'N até 28°30'S), perfazendo

25.000 km<sup>2</sup>, o que coloca o país em terceiro lugar em extensão de áreas de manguezal do mundo, representando 7% da distribuição global (Saenger *et al.*, 1983; Castro & Miranda, 1998; Schaeffer-Novelli *et al.*, 2000; Lumpkin & Garzoli, 2005).

Alterações nos graus de salinidade ocasionados pelas descargas de água doce dos rios podem ser fatais para a sobrevivência das larvas de invertebrados. As descargas de água doce dos rios locais (por exemplo, o rio Amazonas) têm uma influência significativa sobre a variação de salinidade ao longo da costa do Atlântico Norte (Dessier & Donguy, 1994; Geyer *et al.*, 1996; Hu *et al.*, 2004; Masson & Delecluse, 2001; Muller-Karger *et al.*, 1995). Rios como o Amazonas, já foi postulado como responsável pela formação de grandes barreiras biogeográficas à dispersão de invertebrados marinhos (Gilbert, 1972; Briggs, 1974, 1995; Greenfield, 1988, 1989).

Os caranguejos conhecidos popularmente como chama-maré e anteriormente pertencentes ao gênero *Uca* Leach, 1814 (Ocypodidae) eram compostos por aproximadamente 100 espécies, com 12 subgêneros (Shih *et al.*, 2010, 2013). Recentemente, Shi *et al* (2016) revisaram a família Ocypodidae e elevaram os referidos subgêneros a nível de gênero, baseado em análises moleculares. No Brasil, dez espécies são encontradas ao longo da costa litorânea, incluindo *Minuca mordax* (Smith, 1870) e *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Bezerra, 2012).

*Minuca mordax* (Smith, 1870) tem distribuição geográfica no Oceano Atlântico Ocidental, desde o Golfo do México até o sul do Brasil, no Estado do Rio Grande do Sul (Bezerra, 2012). Ocorre em margens de riachos acima do nível dos manguezais, onde a água é praticamente doce (Crane, 1975) (média =  $5,3 \pm 1,3\text{‰}$ , v. revisão em Thurman *et al.*, 2013). *Minuca mordax* apresenta de cinco a seis estágios de zoea e um de megalopa (Rieger, 1997). A salinidade de maior taxa de sobrevivência de suas larvas desde zoea até o estágio de megalopa é 20‰, cuja estratégia de desenvolvimento é do



tipo retenção larval. A duração média do desenvolvimento larval (zoea até megalopa) da espécie é de 24,65 dias (Martins & Masunari, no prelo).

*Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) tem distribuição geográfica no Oceano Atlântico Ocidental, incluindo a Flórida (EUA), Golfo do México, Antilhas, Venezuela, e no Brasil, do Pará até Santa Catarina (Melo, 1996; Laurenzano *et al.*, 2016). A espécie ocorre na faixa do entre marés, em águas mais salinas superiores a 18‰ (média = 21,3 ± 2,9‰, v. revisão em Thurman *et al.*, 2013). O substrato arenoso com pouca ou nenhuma mistura de lama é o preferido da espécie. Algumas populações ocupam ambientes lamosos, perto de árvores do manguezal, mas quase sempre nas margens de grandes baías ou ilhas expostas ao mar aberto (Melo, 1996). A espécie apresenta de cinco a seis estágios de zoea e um de megalopa. A salinidade de maior taxa de sobrevivência de suas larvas desde zoea até o estágio de megalopa é 35‰, e a estratégia de desenvolvimento é do tipo exportação larval. A duração média do desenvolvimento larval para a espécie é de 24,10 ± 3,25 dias (ver capítulo 1).

Com base na estratégia reprodutiva das duas espécies estudadas, para *M. mordax* é esperado que ocorram diferenças morfológicas e genéticas acentuadas entre as populações, pois durante o desenvolvimento, as larvas são retidas dentro do próprio estuário, sem serem exportadas para a região costeira; dessa forma o fluxo gênico entre os estuários estaria reduzido. Além disso, os adultos desta espécie habitam exclusivamente os setores oligohalinos do estuário.

Por outro lado, *L. leptodactyla* cujos adultos habitam somente biótopos do setor polihalino, ou seja, próximo da região costeira, é esperado que as suas larvas se desenvolvam fora do estuário na região costeira, onde a salinidade está próxima do ótimo para as mesmas. Dessa forma, a troca gênica entre as populações seria facilitada pelas correntes oceânicas. Essas informações levam a uma previsão de altos níveis de

dispersão e conectividade genética entre as populações com diferenças morfológicas e genéticas mais sutis nesta espécie.

As estratégias reprodutivas desses caranguejos fazem com que o grupo seja de grande interesse para a filogeografia, devido à falta de clareza na relação entre a duração do desenvolvimento larval no ambiente pelágico e a conectividade genética entre as populações e as características geográficas responsáveis pela subdivisão da população adulta (Wieman, *et al.*, 2014).

Embora certas características da história de vida dos caranguejos chama-maré (como por exemplo, duração larval extensiva e o grande tamanho efetivo da população), possam superar os efeitos das características oceanográficas na regulação estrutural da população, o impacto potencial das correntes oceânicas na costa brasileira sobre as populações de ambas as espécies estudadas não deve ser ignorado. Portanto, espera-se que as correntes oceânicas divergentes (CNB e CSB) estejam atuando como uma barreira ao fluxo gênico, isolando as populações de chama-maré ao norte e ao sul da Ponta do Calcanhar (Rio Grande do Norte) (divergência genética e morfológica). Devido à ampla distribuição geográfica dos chama-marés *M. mordax* e *L. leptodactyla*, espera-se também que a distância geográfica entre os dois grupos possa estar conduzindo a estruturação das populações, causando uma relação positiva entre a distância geográfica e genética.

Como um exemplo da influência das correntes marinhas na dispersão larval e da distância geográfica entre as populações, podem ser citados os seguintes trabalhos: Ituarte *et al.*, (2012) com o caranguejo estuarino *Neohelice granulata* (Dana, 1851), relatam a formação de dois clados populacionais, o norte (Brasil) e o sul (Uruguai e Argentina), ocasionado provavelmente pelos padrões de dispersão larval influenciado pelas correntes marinhas, embora não tenham observado um padrão geográfico de

diferenciação morfológica. Resultados contrários foram obtidos por Hampton *et al.*, (2014) com dez espécies de chama-maré e por Wieman *et al.*, (2014) com *Uca maracoani* Leach, 1814 ao longo da costa do Brasil, os quais não observaram diferenciação genética entre as populações dos dois clados; no entanto, foram observadas divergências morfológicas na forma da carapaça entre as populações do norte e do sul. Para o caranguejo *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), não foi observada nenhuma estruturação geográfica na variação genética ao longo da costa brasileira, implicando em uma alta conectividade genética entre populações separadas por até 2.700 Km (Oliveira-Neto *et al.*, 2007). O mesmo padrão foi observado por Laurenzano *et al.* (2012) com *Leptuca uruguayensis* (Nobili, 1901) entre as populações do Brasil e da Argentina separadas por aproximadamente 2.000 km de distância. Também, Silva *et al.* (2010) estudando *Minuca annulipes* (H. Milne-Edwards, 1837) ao longo da costa oriental africana, não encontraram diferenças genéticas e morfológicas, apesar da grande área de estudo (~3.300 km) e dos padrões de circulação das correntes oceânicas. Por outro lado, para *Minuca pugilator* Bosc, 1802, foi observada que a subdivisão das populações norte e sul estava correlacionada positivamente com a distância geográfica (~1.000 km) (Weese *et al.*, 2009). Diante desse panorama, tanto as correntes oceânicas como a distância geográfica podem ser fatores determinantes nos padrões filogeográficos exibidos pelos caranguejos chama-maré. Entretanto, como não há um padrão geral para o potencial de diferenciação nos caranguejos, a variabilidade populacional deve ser investigada separadamente para cada espécie.

Com o objetivo de avaliar quais fatores entre as características da história de vida (estratégia reprodutiva e duração do desenvolvimento no ambiente planctônico) e as características oceanográficas (Corrente Sul Equatorial e Rio Amazonas) podem atuar sobre a variabilidade morfológica e genética das duas espécies de chama-maré

ocorrentes ao longo da costa brasileira, técnicas morfométricas e moleculares foram utilizadas no presente estudo: 1) dados sobre a variação da forma da carapaça e do própodo do maior quelípodo; 2) sequências do gene mitocondrial da sub-unidade 1 do citocromo c oxidase (COI); 3) sequências do gene mitocondrial da sub-unidade 1 da dehydrogenase (NADH1) e 4) avaliar a correlação entre as distâncias morfológicas e genéticas de dez e cinco populações ao longo da costa brasileira.

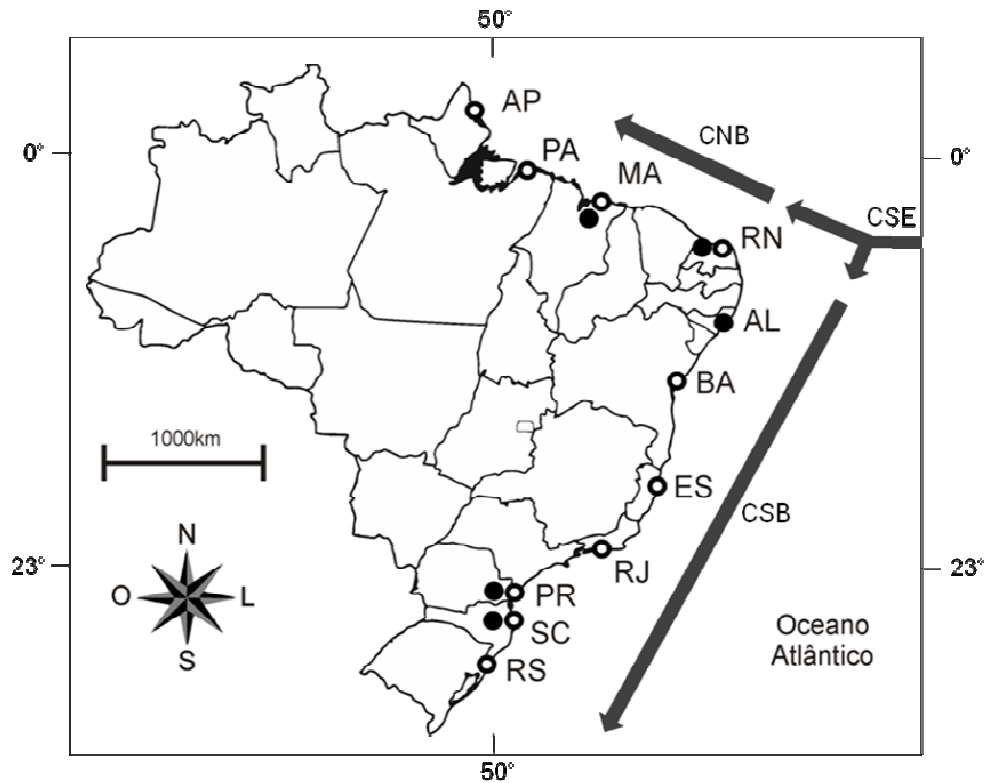
O DNA mitocondrial (DNAmt) tem sido um dos principais marcadores moleculares utilizado com sucesso em estudos para avaliar as variações genéticas populacionais em chama-marés (Aoki *et al.*, 2008; Weese *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010; Laurenzano *et al.*, 2012, 2013, 2016; Staton *et al.*, 2014; Wieman *et al.*, 2014; Shih *et al.*, 2015). Aliar diferentes ferramentas morfológicas e genéticas para explicar a variabilidade populacional, produz informações valiosas que permitem uma interpretação mais completa e correta dos padrões de variabilidade e reconhecimento dos fatores envolvidos na diferenciação populacional (Silva *et al.*, 2010), uma vez que questões não respondidas por uma ferramenta podem ser esclarecidas, ou melhor explicadas por outra. A dissociação dessas ferramentas possibilita determinar quais os fatores ambientais que influenciam a expressão da variabilidade fenotípica, bem como a compreensão da ecologia e biogeografia das espécies.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Obtenção dos caranguejos chama-maré *Minuca mordax* e *Leptuca leptodactyla***

Os chama-marés *Minuca mordax* são provenientes de 10 populações ocorrentes nos seguintes municípios localizados ao longo de um gradiente geográfico norte-sul de cerca de 6.176 Km na costa brasileira, que abrangeu a totalidade de sua área de

distribuição geográfica: Calçoene, AP (população AP); Belém, PA (PA); Rosário, MA (MA); Natal, RN (RN); Ilhéus, BA (BA); Vitória, ES (ES); Macaé, RJ (RJ); Guaratuba, PR (PR); Palmital, SC (SC) e Torres, RS (RS) (Fig. 1 e Tab. 1). Por outro lado, os chama-marés *Leptuca leptodactyla* foram coletados nos seguintes municípios de cinco estados brasileiros, abrangendo toda a sua área de distribuição geográfica, em um gradiente geográfico norte-sul de cerca de 4.256 Km: São José do Ribamar, MA (população MA); Natal, RN (RN); Maceió, AL (AL); Guaratuba, PR (PR) e Pontal, SC (SC) (Fig. 1 e Tab. 2). Os espécimes foram coletados manualmente e, uma parte foi armazenada em álcool 75% até serem utilizados nas análises morfométricas e outra, em álcool 95% para as análises moleculares.



**Figura 1.** Locais de coleta dos caranguejos *Minuca mordax* e *Leptuca leptodactyla* ao longo da costa brasileira. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Os círculos abertos indicam os locais de coleta de *M. mordax*, enquanto os círculos fechados, os de *L. leptodactyla*. As setas indicam a direção das correntes marinhas superficiais ao longo da costa brasileira: CSE: Corrente Sul Equatorial; CNB: Corrente Norte do Brasil e CSB: Corrente Sul do Brasil.

## 2.2. Morfometria geométrica

Para que o dimorfismo sexual não interferisse nas análises morfométricas, foram utilizados somente caranguejos machos. Além disso, foram analisados somente caranguejos adultos, para que a variação alométrica do crescimento tampouco interferisse nos dados. Para *M. mordax* foram considerados indivíduos adultos aqueles com largura de carapaça (LC) >11,70 mm (Masunari & Dissenha, 2005), e para *L. leptodactyla*, indivíduos com LC > 8,35 mm (Masunari & Swiech-Ayoub, 2003).

Como já é sabido na literatura que o maior quelípodo do macho pode estar presente tanto do lado direito quanto do esquerdo na proporção de 1:1 na maioria das espécies de chama-maré estudadas (Yamaguchi & Henmi, 2001; Masunari *et al.*, 2005; Masunari & Dissenha, 2005; Martins & Masunari, 2013). No presente estudo, a quantidade de indivíduos analisados em cada população foi equilibrada para essa variável biótica, para que ela não interferisse nos dados.

Os números de carapaça e do própodo do maior quelípodo analisados não foram coincidentes (Tab. 1 e Tab. 2) porque foram utilizados somente animais em perfeito estado de conservação: indivíduos com carapaça não intacta ou com sinais de ecdise recente e aqueles com o própodo do maior quelípodo em regeneração ou quebrado foram excluídos das análises.

Em *M. mordax*, foram obtidas imagens em vista dorsal da carapaça e do própodo do maior quelípodo com auxílio de uma máquina fotográfica digital Sony Cyber-shot com 7.2 megapixels de resolução, sempre na mesma posição, distância e resolução. Por outro lado, as fotos de *L. leptodactyla* foram obtidas com auxílio de um microscópio digital Dino-Lite Pro (AM-4137), por se tratar de indivíduos de pequeno porte.

Foram analisadas 380 carapaças (AP: 46; PA: 40; MA: 42; RN: 38; BA: 32; ES: 35; RJ: 26; PR: 40; SC: 40 e RS: 41) e 360 própodos do maior quelípodo (AP: 44; PA: 42; MA: 36; RN: 37; BA: 31; ES: 33; RJ: 23; PR: 40; SC: 40 e RS: 34) de machos adultos de *M. mordax*, provenientes de 10 populações ao longo da costa do Brasil (Fig. 1 e Tab. 1). Por outro lado, para *L. leptodactyla*, foram analisados 204 carapaças (MA: 40; RN: 40; AL: 43; PR: 39 e SC: 42) e 186 própodos do maior quelípodo (MA: 36; RN: 36; AL: 43; PR: 35 e SC: 36) de machos adultos, provenientes de cinco populações ao longo da costa do Brasil (Fig. 1 e Tab. 2). De acordo com a literatura, não há um número definido de amostras para estudos populacionais sobre variação de forma em

caranguejos. Estudos com chama-maré podem variar de 16 a 137 indivíduos por grupo (norte x sul) estudado (Hampton *et al.*, 2014).

**Tabela 1.** *Minuca mordax*. População amostrada, localidade, data da coleta, coordenadas da localidade e quantidade de machos adultos utilizados para as análises morfométricas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.

População	Coleta	Coordenadas	Carapaça (N)	Própodo do maior quelípodo (N)
Calçoene, AP	11/09/2014	02°34'55,1"N 50°52'58,8"O	46	44
Belém, PA	09/09/2014	00°49'49,6"S 48°08'34,2"O	40	42
Rosário, MA	07/09/2014	02°56'30,7"S 44°14'36,1"O	42	36
Natal, RN	29/08/2014	5°51'39,5"S 35°21'16"O	38	37
Ilhéus, BA	23/08/2014	14°40'28,8"S 39°04'49,3"O	32	31
Vitória, ES	19/08/2014	20°13'35,2"S 40°21'43,6"O	35	33
Macaé, RJ	09/08/2014	22°22'11,9"S 41°46'38,4"O	26	23
Guaratuba, PR	06/10/2014	25°52'18"S 48°43'29"O	40	40
Palmital, SC	27/09/2014	26°03'28"S 48°48'47"O	40	40
Torres, RS	24/10/2014	29°19'06,5"S 49°44'30"O	41	34
<b>Total</b>			<b>380</b>	<b>360</b>



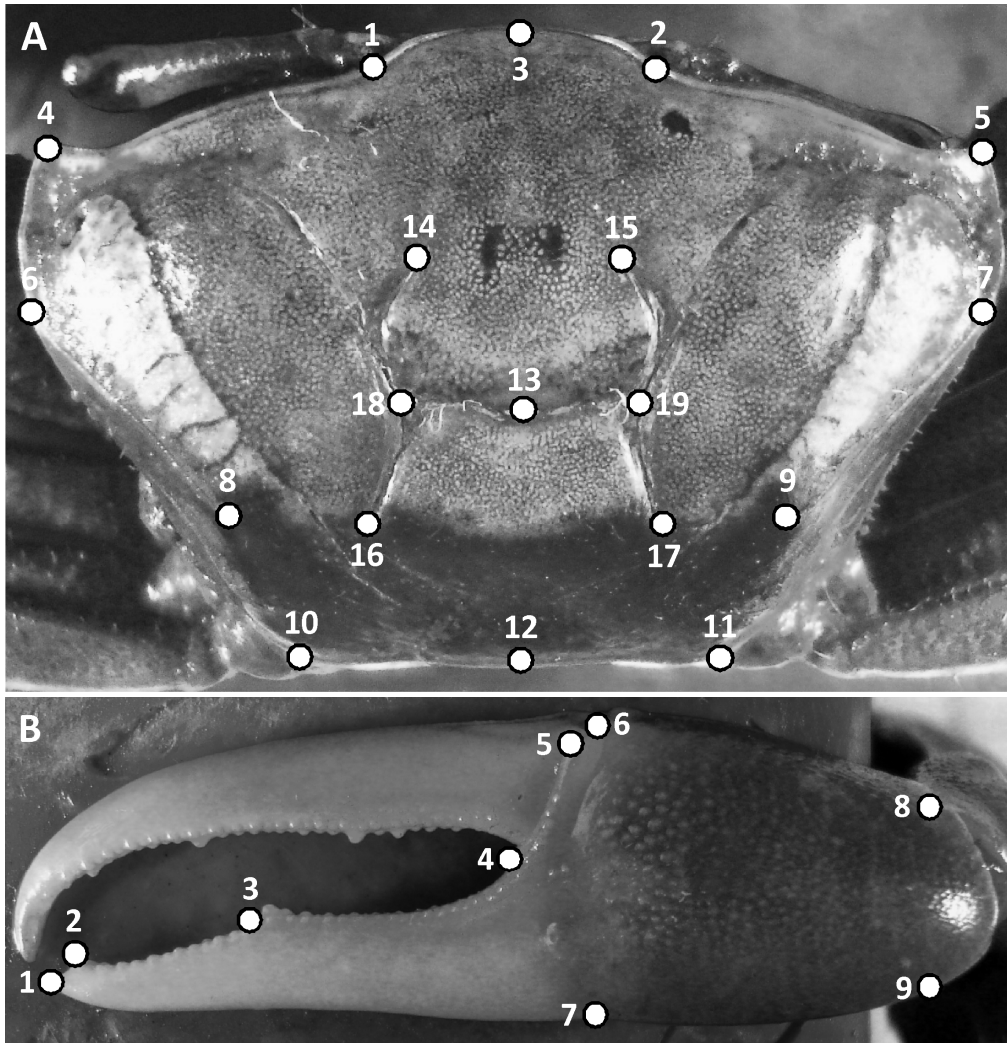
**Tabela 2.** *Leptuca leptodactyla*. População amostrada, localidade, data da coleta, coordenadas da localidade e quantidade de machos adultos utilizados para as análises morfométricas. MA: Maranhão; RN: Natal; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

População	Coleta	Coordenada	Carapaça (N)	Própodo do maior Quelípodo (N)
São José do Ribamar, MA	06/09/2014	02°28'26,3"S 44°12'54,5"O	40	36
Natal, RN	28/08/2014	14°48'40,3"S 39°01'42,8"O	40	36
Maceió, AL	27/08/2014	9°42'01,99"S 35°47'26,49"O	43	43
Guaratuba, PR	06/10/2014	25°51'59"S 48°34'16"O	39	35
Pontal, SC	03/10/2014	26°11'2,79"S 48°37'22,62"O	42	36
<b>Total</b>			<b>204</b>	<b>186</b>

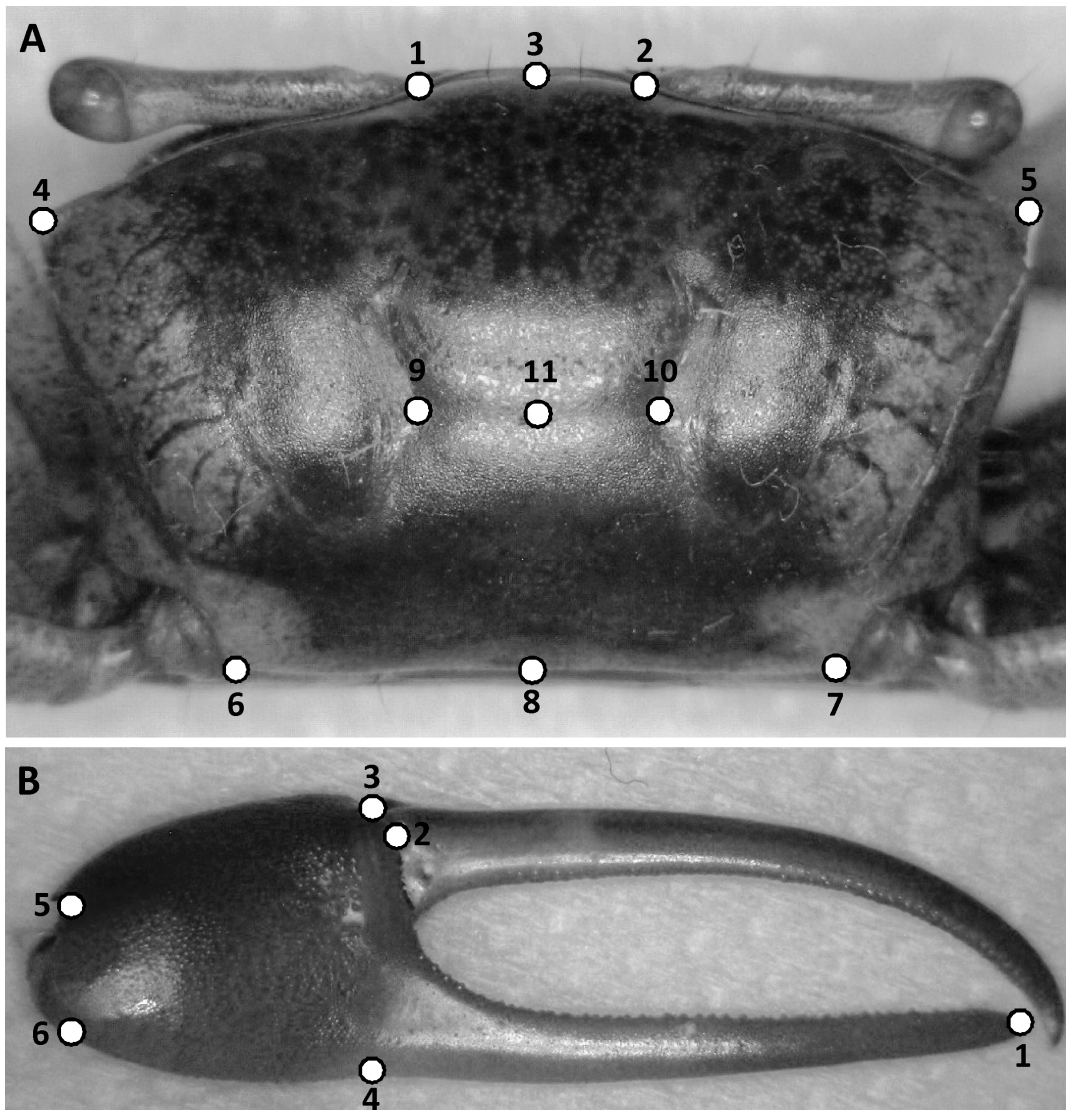
### 2.2.1. Morfometria geométrica: estabelecimento dos marcos anatômicos e análise dos dados

Com o auxílio do *software* tpsUtil versão 1.33 (Rohlf, 2004) foi construído um arquivo para possibilitar a análise das imagens capturadas dos caranguejos. Posteriormente, para *M. mordax* foram estabelecidos 19 marcos anatômicos bidimensionais para a carapaça e 9 marcos para o própodo do maior quelípodo (Fig. 2), enquanto para *L. leptodactyla*, 11 marcos anatômicos bidimensionais para a carapaça e 6 para o própodo do maior quelípodo (Fig. 3). A inserção dos marcos anatômicos foi realizada manualmente com a utilização do programa TPS Dig2, versão 2.16 (Rohlf, 2010; disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph>.) e, como não se encontravam livres de erros de marcações, o processo de obtenção dos marcos foi realizado três vezes em cada carapaça e em cada própodo do maior quelípodo pelo mesmo pesquisador em dias distintos. Esses marcos anatômicos foram escolhidos com base em trabalhos anteriores realizados com morfometria geométrica para caranguejos chama-maré

(Rosenberg, 2002; Silva *et al.*, 2010; Hopkins & Thurman, 2010; Hampton *et al.*, 2014). A ordem de introdução dos marcos anatômicos foi a mesma para todos os indivíduos, por ser este um requisito para estabelecer a homologia espacial das estruturas mediante suas coordenadas. Cada marco anatômico corresponde a uma coordenada em um plano cartesiano, ou seja, tanto a carapaça quanto o própodo do maior quelípodo, após a inserção dos marcos anatômicos, encontram-se representados por uma matriz com coordenadas  $x$  e coordenadas  $y$  no plano cartesiano.



**Figura 2.** *Minuca mordax*. A - Posição dos marcos anatômicos na carapaça. 3: ponto mediano do rostro; 1 e 2: limite lateral do rostro; 4 e 5: ponta do espinho ântero-lateral; 6 e 7: saliência da margem lateral vertical; 8 e 9: término das margens dorso laterais; 10 e 11: final das margens posteriores da carapaça; 12: porção mediana da margem posterior da carapaça; 13: ponto médio da região cardíaca; 14, 15, 16 e 17: pontos distais da linha meso gástrica; 18 e 19: pontos distais da sutura da linha cardíaca. B - Posição dos marcos anatômicos no própodo do maior quelípedo. 1: ponta inferior do dedo fixo; 2: ponta superior do dedo fixo; 3: base distal do dente médio na superfície cortante do dedo fixo; 4: projeção pontiaguda localizada próximo a articulação do dactilo com o manus; 5: saliência da articulação entre o própodo e o dactilo; 6: segunda saliência na margem de articulação entre o própodo e o dactilo; 7: final da linha vertical reta traçada do marco 6 até a base do dedo fixo; 8: reentrância superior da margem de articulação entre o própodo e o carpo; 9: final da linha vertical reta traçada do marco 8 até margem posterior do própodo.



**Figura 3.** *Leptuca leptodactyla*. A - Posição dos marcos anatômicos na carapaça. 3: ponto mediano do rostro; 1 e 2: limite lateral do rostro; 4 e 5: ponta do espinho ântero-lateral; 6 e 7: final das margens posteriores da carapaça; 8: ponto mediano entre as duas pontas da margem posterior da carapaça; 9 e 10: pontos distais da linha cardíaca e 11: ponto mediano da linha cardíaca. B - Posição dos marcos anatômicos no própodo do maior quelípodo. 1: ponta do dedo fixo (pollex); 2: saliência da articulação entre o própodo e o dáctilo; 3: segunda saliência na margem de articulação entre o própodo e o dáctilo; 4: final da linha vertical reta traçada do marco 3 até a base do dedo fixo; 5: reentrância superior da margem de articulação entre o própodo e o carpo; e 6: final da linha vertical reta traçada do marco 6 até margem posterior do própodo.

Uma Análise Generalizada de Procrustes (GPA), a qual separa os componentes de tamanho e forma das configurações foi realizada para remover a sobreposição das configurações de marcos anatômicos (Adams *et al.*, 2004), a partir do método dos mínimos quadrados (Bookstein, 1991). A GPA consiste basicamente em três etapas: 1) as configurações da carapaça e do quelípodo são sobrepostas pelo centróide (ponto no interior de uma forma geométrica que define o seu centro de gravidade ou centro de massa), eliminando dessa forma, o efeito da posição; 2) o tamanho do centróide de cada configuração é proporcionalizado para o valor de um, eliminando assim o efeito do tamanho e por último 3) as configurações superpostas e proporcionalizadas são rotacionadas de modo que os marcos anatômicos correspondentes se ajustem pela menor distância quadrada possível, retirando dessa forma o efeito da orientação (Monteiro & Reis, 1999). Desta forma, é possível eliminar os efeitos de posição, orientação e tamanho das configurações dos marcos anatômicos, separando os componentes do tamanho alométrico, deixando apenas os componentes referentes à forma (Adams *et al.*, 2004).

Os componentes de formas podem ser particionados em componentes simétricos e assimétricos (Klingenberg *et al.*, 2002). Para a análise da carapaça (a estrutura em si possui um lado direito e esquerdo separado por um eixo médio) foram utilizados os componentes simétricos, já para o própodo do maior quelípodo, somente componentes assimétricos.

A estimativa do tamanho da carapaça e do própodo do maior quelípodo foi realizada através do Tamanho do Centróide (TC), o qual é extraído a partir da raiz quadrada da soma das distâncias elevada ao quadrado entre o centro de gravidade de cada estrutura (centróide) e os marcos anatômicos que a definem (Bookstein, 1991; Monteiro & Reis, 1999).

Para avaliar a variação no tamanho das estruturas analisadas entre as populações foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis, seguido do teste a posteriori de Tukey, utilizando o tamanho do centróide.

Foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) sobre a matriz de resíduos (variância-covariância) da GPA e os escores utilizados como novas variáveis de forma. Esse procedimento permite que os escores sejam como variáveis independentes, reduzindo a dimensionalidade dos dados (Klingenberg & Monteiro, 2005). Os escores da PCA foram utilizados para testar se havia variação na forma das estruturas analisadas entre cada uma das diferentes populações e comparar três grupos geográficos: *M. mordax* (1) AP, PA, MA e RN (Norte-Nordeste, populações que estão ao norte da Corrente Sul Equatorial - CSE); (2) BA, ES e RJ (Nordeste-Sudeste, populações que estão ao sul da CSE, na porção mais central) e (3) PR, SC e RS (Sul, populações que estão ao sul da CSE) e *L. leptodactyla*: (1) MA e RN (Norte, populações que estão ao norte da Corrente Sul Equatorial - CSE); (2) AL (Nordeste, população que está ao sul da CSE, na porção mais central) e (3) PR e SC (Sul, populações que estão ao sul da CSE), por meio de uma Análise de Variância Multivariada (MANOVA). O agrupamento das três regiões geográficas foi realizado com base na Corrente Sul Equatorial (CSE) que flui no sentido oeste à costa brasileira onde bifurca entre 12° e 14°S, formando a Corrente Norte do Brasil (CNB) (flui em direção ao Rio Amazonas, Guianas e Mar do Caribe) e a Corrente Sul do Brasil (CSB) (em direção ao Uruguai e Argentina) (Espenshade & Morrison, 1974; Castro & Miranda, 1998; Lumpkin & Garzoli, 2005), como possíveis barreiras para a dispersão larval. Diferenças na forma das estruturas analisadas (carapaça e própodo do maior quelípodo) entre os grupos foram visualizadas através de uma Análise de Variáveis Canônicas (CVA).

Para visualizar a relação entre as populações, foi realizada uma análise de agrupamento UPGMA utilizando a distância de Mahalanobis para cada estrutura analisada.

As análises foram realizadas com o auxílio do programa MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011; disponível em <http://www.flywings.org.uk>) e o ambiente R (R Development Core Team, 2011; disponível em: [www.R-project.org](http://www.R-project.org)).

### 2.3. Extração, amplificação e sequenciamento de DNA

Para os estudos moleculares foi realizada a extração do DNA mitocondrial a partir de amostras do tecido muscular retirado dos pereiópodes ou do quelípodo de cada indivíduo, seguindo o método Puregene (Gentra Systems).

Foi extraído o DNA mitocondrial de 10 a 12 indivíduos por população (Tab. 3 e Tab. 4), para que se fosse possível aplicar as análises estatísticas populacionais. Segundo a literatura, não há um número definido de amostra por localidade para estudos populacionais, podendo esse número variar de 8 a 30 indivíduos por localidade para os caranguejos chama-maré (Silva *et al.*, 2010; Laurenzano *et al.*, 2013; Wieman *et al.*, 2014; Laurenzano *et al.*, 2016).

Um total de 113 espécimes de *M. mordax* provenientes de 10 populações brasileiras foi utilizado nas análises moleculares (Fig. 1 e Tab. 3), os mesmos indivíduos utilizados nas análises de morfometria geométrica. Já para *L. leptodactyla* foram analisadas populações provenientes de cinco estados brasileiros, também as mesmas populações utilizadas nas análises morfométricas, totalizando de 57 a 60 indivíduos, dependendo do gene testado (Fig. 1, Tab.4 e Tab. 5).

Para *M. mordax* foi realizada a amplificação de uma região de 959 pb que codifica a extremidade 3' da sub-unidade 1 do gene mitocondrial citocromo c oxidase

(COI), por meio da Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) em termociclador, utilizando os primers COL8 5'-GAY CAA ATA CCT TTA TTT GT-3' e COH16 5'-CAT YWT TCT GCC ATT TTA GA-3' (Schubart, 2009). As reações da PCR seguiram o seguinte padrão por tubo (x1): 13,5 µl H<sub>2</sub>O MilliQ; 5 µl 5x GoTaqFlex buffer; 2,0 µl dNTP (1,25 mM); 2,0 µl MgCl<sub>2</sub> (25 mM); 0,25 µl *primer* COL8 (20 µM); 25 µl *primer* COH16 (20 µM); 1,0 µl GoTaqFlex (0,5u) e 1,0 µl DNA, totalizando 25 µl de volume final. Os ciclos da reação foram: um ciclo de desnaturação inicial (94°C por 4 minutos), seguida de 40 ciclos de desnaturação (95°C, 45 segundos), anelamento (50°C, 45 segundos) e extensão (72°C, 75 segundos), seguidos por um passo de extensão final (72°C, 5 minutos), após a extensão final as amostras foram estocadas a 10°C. As amplificações foram realizadas juntamente com um controle negativo no qual todos os componentes, exceto o DNA molde foram adicionados. A amplificação foi confirmada usando eletroforese em gel de agarose a 1,5%, corado com brometo de etídio, usando 5 µl de produto de PCR com 2 µl de corante (tampão de carregamento) e visualizado em câmara UV. O tamanho e a qualidade das bandas foram estimados com o auxílio de marcador molecular de 1 kb (0,5 µl; EasyLadder I). As reações foram consideradas positivas quando bandas de aproximadamente 1.000 pb foram detectadas. Os produtos da PCR foram purificados e seqüenciados utilizando o *primer* COL8 pela empresa Macrogen Inc. Após a obtenção das seqüências, essas foram editadas pelo programa Chromas Lite versão 2.1.1 (Technelysium Pty Ltd. 1998-2012), corrigidas manualmente quando necessário para a checagem de possíveis incongruências e posteriormente alinhadas com o software BioEdit 7.2.5 (Hall, 1999).

Para *L. leptodactyla* foi realizada a amplificação de uma região de 965 pb que codifica a extremidade 3' da sub-unidade 1 do gene mitocondrial citocromo c oxidase (COI), por meio da Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) em termociclador,



utilizando os mesmos primers citados anteriormente COL8 5'-GAY CAA ATA CCT TTA TTT GT-3' e COH16 5'-CAT YWT TCT GCC ATT TTA GA-3' (Schubart, 2009). Todo o processo desde a reação da PCR, ciclo da reação, confirmação da amplificação, seqüenciamento, obtenção e alinhamento das sequências, seguiram os mesmos passos citados anteriormente para *M. mordax*.

Além da utilização do gene COI, também foi utilizado o gene mitocondrial NADH1 para *L. leptodactyla*, a fim de comparar qual dos dois genes testados é mais variável (apresenta uma maior variabilidade genética). Para o gene NADH1 foi realizada a amplificação de uma região de 726 pb que codifica a extremidade 3' da subunidade 1 do gene dehidrogenase, por meio da Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) em termociclador, utilizando os primers NDL2 5'- GAR CGD AAR ATT TTA GGH TAY AT-3' (não publicado) e NDH2 5'-GCT AAA TAT ATW AGC TTA TCA TA-3' (Schubart, 2009). As reações da PCR seguiram o seguinte padrão por tubo (x1): 13,5 µl H<sub>2</sub>O MilliQ; 5 µl 5x GoTaqFlex buffer; 2,0 µl dNTP (1,25 mM); 2,0 µl MgCl<sub>2</sub> (25 mM); 0,25 µl *primer* NDL2 (20 µM); 25 µl *primer* NDH2 (20 µM); 1,0 µl GoTaqFlex (0,5u) e 1,0 µl DNA, totalizando 25 µl de volume final. Os ciclos da reação foram: um ciclo de desnaturação inicial (94°C por 4 minutos), seguida de 40 ciclos de desnaturação (95°C, 45 segundos), anelamento (48°C, 60 segundos) e extensão (72°C, 90 segundos), seguidos por um passo de extensão final (72°C, 5 minutos), após a extensão final as amostras foram estocadas a 10 °C. A amplificação foi confirmada utilizando os mesmos procedimentos citados anteriormente. As reações foram consideradas positivas quando bandas de aproximadamente 700 pb (detectadas utilizando marcador de peso molecular de 1 kb) foram detectadas. Os produtos da PCR foram purificados e sequenciados utilizando o *primer* NDL2 pela empresa Macrogen Inc. O alinhamento das sequências foi realizado da mesma forma como mencionado anteriormente.

### 2.3.1. Análise dos dados

Com o auxílio do *software* DnaSp 5.10.1 (Librado & Rozas, 2009), foi possível acessar o número de sítios polimórficos ( $S$ ), o número de haplótipos ( $h$ ), a diversidade haplotípica ( $Hd$ ) e a diversidade nucleotídica ( $\pi$ ) para cada população, para a amostra total, assim como para os agrupamentos.

Os níveis de diferenciação genética entre as populações foram acessados a partir dos cálculos de diferença par-a-par (*pairwise*  $\Phi_{ST}$ ) entre as sequências, utilizando o *software* Arlequin 3.11 (Excoffier *et al.*, 2005).

Com o auxílio do *software* Arlequin 3.11, foi realizada uma Análise de Variância Molecular (AMOVA, Excoffier *et al.*, 1992), na qual os cálculos se baseiam numa matriz de distância entre a diversidade nucleotídica dos haplótipos, para verificar a existência de estruturação geográfica na variabilidade genética entre três agrupamentos geográficos, os mesmos estabelecidos anteriormente para as análises de morfometria geométrica, com base na divisão das correntes marinhas superficiais presentes ao longo da costa brasileira: 1) AP, PA, MA e RN (Norte-Nordeste); 2) BA, ES e RJ (Nordeste-Sudeste) e 3) PR, SC e RS (Sul).

Para examinar a história demográfica das populações, foram utilizados os testes de neutralidade Tajima's  $D$  (Tajima, 1989) e Fu's  $F_s$  (Fu, 1997) com o auxílio do *software* Arlequin 3.11 (Excoffier *et al.*, 2005). Ambos os testes estatísticos foram inicialmente desenvolvidos para avaliar a hipótese de neutralidade seletiva; no entanto, são atualmente amplamente empregados na detecção de mudanças no tamanho das populações (Mousset *et al.*, 2004). Esses testes estimam o desvio da neutralidade, o qual é baseado na expectativa de populações de tamanho constante em equilíbrio entre mutação e deriva.

Com auxílio do programa DnaSp 5.10.1 (Librado & Rozas, 2009), inferências sobre a história demográfica das populações também foram acessadas usando a análise de *Mismatch Distribution*, a qual tem como critério a frequência da distribuição do número de diferenças par-a-par entre os haplótipos (Slatkin & Hudson, 1991; Rogers & Harpending, 1992; Schneider & Excoffier, 1999).

Uma rede de parcimônia de haplótipos foi gerada usando-se o programa PopART (Leigh & Bryant, 2015). O cálculo dessa rede parcimoniosa é feito por meio de uma matriz de distância construída entre todos os pares de haplótipos.

#### 2.4. Análises comparativas

Foi realizado um Teste de Mantel para verificar se existe correlação entre as distâncias morfológicas, distâncias moleculares e distâncias geográficas, entre as populações estudadas (Mantel & Valand, 1970). As matrizes morfométricas (carapaça e própodo do maior quelípodo) foram construídas utilizando a distância de Mahalanobis, enquanto que as matrizes genéticas foram construídas com os valores das diferenças par-a-par  $\Phi_{ST}$  (*pairwise*) e as matrizes geográficas com base na distância em Km entre as populações. O teste de Mantel foi realizado com o pacote *vegan* no ambiente R (Oksanen *et al.* 2010, R Development Core Team, 2011).

As distâncias geográficas entre os locais de coleta dos espécimes foram medidas pela distância marítima mais curta, usando o *software* QGIS 2.6.1 Brighton (QGIS Development Team, 2015; disponível em: <http://doc.qgis.org>), para avaliar o potencial de dispersão natural entre os locais.

**Tabela 3.** Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para cada uma das 10 populações de *Minuca modax* e para os agrupamentos (959 pb; COI). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. *N*: número de sequências; *S*: número de sítios polimórficos; *h*: número de haplótipos; *Hd*: diversidade haplotípica e  $\pi$ : diversidade nucleotídica. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ , exeto para Fu's  $F_s$  \* $p < 0,02$ .

Localidade	População	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>Hd</i>	$\pi$	Tajima's <i>D</i>	<i>p</i>	Fu's $F_s$	<i>p</i>
Calçoene	AP	11	25	10	0,982	0,00783	-0,55216	0,30100	-3,07596	0,05100
Belém	PA	10	27	10	1,000	0,00883	-0,53948	0,30900	-3,98725	0,02400
Rosário	MA	11	35	11	1,000	0,00910	-1,25803	0,11200	-4,66610	0,01200*
Natal	RN	12	16	10	0,970	0,00480	-0,56406	0,30900	-3,95833	0,01800*
Ilhéus	BA	12	18	10	0,970	0,00487	-0,94615	0,19000	-3,90696	0,02000
Vitória	ES	11	15	8	0,927	0,00504	-0,24664	0,44000	-1,55234	0,18400
Macaé	RJ	11	16	9	0,964	0,00531	-0,30334	0,40300	-2,72864	0,06200
Guaratuba	PR	12	12	6	0,848	0,00379	-0,35660	0,39100	0,18940	0,56000
Palmital	SC	12	16	10	0,955	0,00408	-1,13204	0,12600	-4,63345	0,00800**
Torres	RS	11	12	7	0,818	0,00258	-1,72161	0,03600*	-2,22186	0,05600
Todas as sequências		113	83	69	0,974	0,00622	-1,99901	0,00400**	-25,13725	0,00000***
AP + PA + MA + RN (Norte-Nordeste)		44	68	36	0,984	0,00794	-1,82786	0,01400*	-24,79398	0,00000***
BA + ES + RJ (Nordeste-Sudeste)		34	27	24	0,966	0,00503	-0,94649	0,20700	-15,32475	0,00000***
PR + SC + RS (Sul)		35	24	19	0,876	0,00358	-1,41825	0,06900	-10,15948	0,00000***

**Tabela 4.** Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para cada uma das cinco populações de *Leptuca leptodactyla* e para os agrupamentos (965 pb; COI). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. *N*: número de sequências; *S*: número de sítios polimórficos; *h*: número de haplótipos; *Hd*: diversidade haplotípica;  $\pi$ : diversidade nucleotídica. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ , exeto para Fu's *F<sub>s</sub>* \* $p < 0,02$ .

Localidade	População	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>Hd</i>	$\pi$	Tajima's <i>D</i>	<i>p</i>	Fu's <i>F<sub>s</sub></i>	<i>p</i>
São José do Ribamar	MA	11	16	9	0,945	0,00416	-1,16379	0,11800	-3,51205	0,01500*
Natal	RN	12	27	12	1,000	0,00644	-1,36556	0,08500	-7,04119	0,00000***
Maceió	AL	12	31	11	0,985	0,00589	-2,01186	0,00500**	-4,95399	0,00800**
Guaratuba	PR	12	25	12	1,000	0,00526	-1,72364	0,02800*	-8,09762	0,00000***
Pontal	SC	10	13	9	0,978	0,00332	-1,38169	0,09100	-5,25970	0,00300**
Todas as sequências		57	86	48	0,992	0,00534	-2,51921	0,00100**	-25,50466	0,00000***
MA + RN (Norte)		23	38	21	0,988	0,00566	-1,81166	0,01500*	-16,18234	0,00000***
AL (Nordeste)		12	31	11	0,985	0,00589	-2,01186	0,00700**	-4,95399	0,00700**
PR + SC (Sul)		22	35	20	0,991	0,00457	-2,09528	0,01200*	-17,15573	0,00000***

**Tabela 5.** Índices de diversidade genética e testes de neutralidade para cada uma das 5 populações de *Leptuca leptodactyla* e para os agrupamentos (726 pb; NADH1). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. *N*: número de sequências; *S*: número de sítios polimórficos; *h*: número de haplótipos; *Hd*: diversidade haplotípica;  $\pi$ : diversidade nucleotídica. \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ , exeto para Fu's *F<sub>s</sub>* \* $p < 0,02$ .

Localidade	População	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>Hd</i>	$\pi$	Tajima's <i>D</i>	<i>p</i>	Fu's <i>F<sub>s</sub></i>	<i>p</i>
São José do Ribamar	MA	12	27	12	1,000	0,00764	-1,69919	0,02900*	-7,62248	0,00100**
Natal	RN	12	17	11	0,985	0,00534	-1,34939	0,07400	-6,76723	0,00100**
Maceió	AL	12	30	12	1,000	0,00822	-1,79532	0,01800*	-7,24142	0,00200**
Guaratuba	PR	12	23	12	1,000	0,00599	-1,90204	0,01700*	-8,97411	0,00000***
Pontal	SC	12	25	10	0,970	0,00670	-1,83780	0,01700*	-3,74681	0,00000***
Todas as sequências		60	86	55	0,994	0,00691	-2,51848	0,00000***	-25,53791	0,00000***
MA + RN (Norte)		24	38	23	0,996	0,00662	-2,02000	0,00800**	-22,56397	0,00000***
AL (Nordeste)		12	30	12	1,000	0,00822	-1,79532	0,01900*	-7,24142	0,00000***
PR + SC (Sul)		24	44	21	0,986	0,00637	-2,34209	0,00000***	-16,89229	0,00000***

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Análise morfométrica

##### 3.1.1. Variação no tamanho do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípedo em *Minuca mordax*

As dez populações de *Minuca mordax* diferiram tanto no tamanho do centróide da carapaça (Kruskall-Wallis chi-squared = 157,47; df = 9; p < 0,0001) como no tamanho do centróide do própodo do maior quelípedo (Kruskall-Wallis chi-squared = 59,04; df = 9; p < 0,0001). As amplitudes de variação foram de 22,66 ± 2,04 (PA) a 35,23 ± 2,00 mm (ES) (Tab. 6 e Fig. 4) e de 19,93 ± 8,82 (RJ) a 37,04 ± 2,90 mm (ES) (Tab. 6 e Fig. 5), respectivamente.

As populações ES (35,23 ± 2,00 mm) e RN (31,07 ± 2,78 mm) mostraram os maiores tamanhos de centróide da carapaça, enquanto as populações PA (22,66 ± 2,04 mm) e PR (22,82 ± 1,98 mm), os menores tamanhos. Não houve diferença significativa no tamanho do centróide da carapaça entre as populações AP e ES, entre MA, BA e SC e entre RJ e PR (Tab. 6 e Fig. 4).

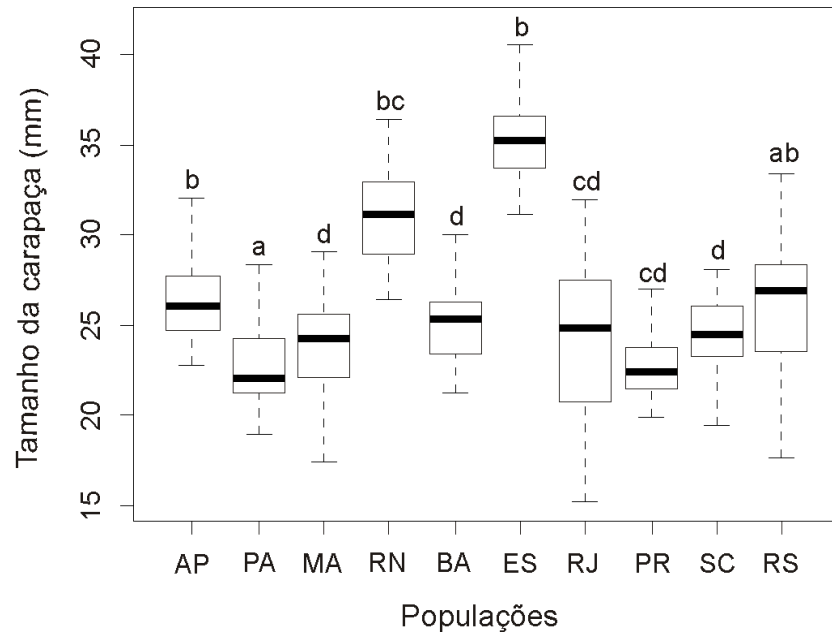
Os maiores tamanhos dos centróides do própodo do maior quelípedo foram registrados nas populações do ES (37,04 ± 2,90 mm) e RN (32,20 ± 5,01 mm), enquanto os menores, em RJ (19,93 ± 8,82 mm) e PA (20,37 ± 2,57 mm). Não foram verificadas diferenças significativas no tamanho do centróide do própodo do maior quelípedo entre AP e RN, entre MA e BA e entre PR, SC e RS (Tab. 6 e Fig. 5).

**Tabela 6.** *Minuca mordax*. Tamanho médio e desvio padrão (DP) do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípodo (mm) das dez populações estudadas. Amapá: AP; Pará: PA; Maranhão: MA; Rio Grande do Norte: RN; Bahia: BA; Espírito Santo:

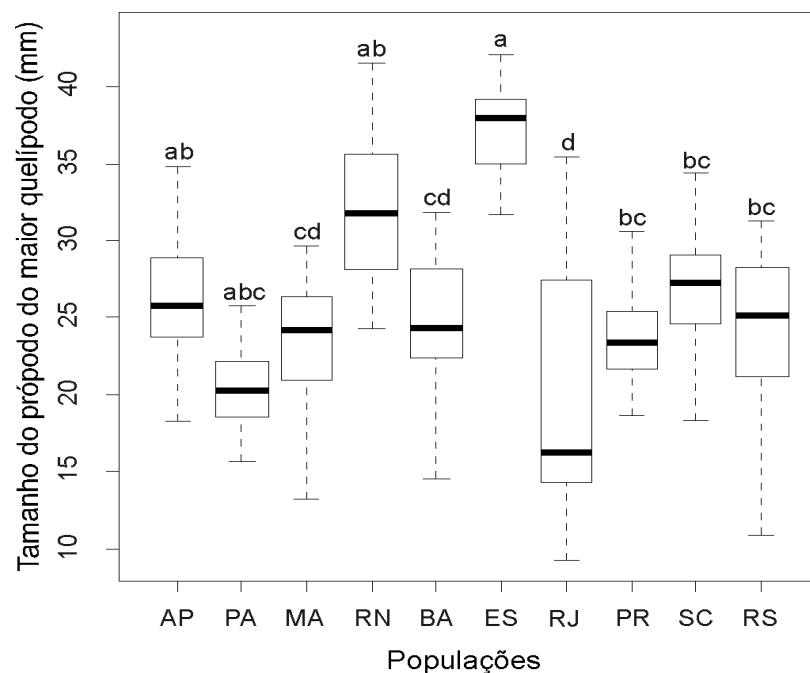
População	<i>N</i> carapaça	Média ± DP carapaça	Tukey Carapaça	<i>N</i> quelípodo	Média ± DP quelípodo	Tukey quelípodo
Calçoene, AP	46	26,40 ± 2,03	b	44	26,08 ± 3,47	ab
Belém, PA	40	22,66 ± 2,04	a	42	20,37 ± 2,57	abc
Rosário, MA	42	23,70 ± 2,39	d	36	23,83 ± 3,54	cd
Natal, RN	38	31,07 ± 2,78	bc	37	32,20 ± 5,01	ab
Ilhéus, BA	32	25,18 ± 2,08	d	31	24,89 ± 3,88	cd
Vitória, ES	35	35,23 ± 2,00	b	33	37,04 ± 2,90	a
Macaé, RJ	26	24,15 ± 5,17	cd	23	19,93 ± 8,82	d
Guaratuba, PR	40	22,82 ± 1,98	cd	40	23,38 ± 3,39	bc
Palmital, SC	40	24,42 ± 2,20	d	40	26,54 ± 3,58	bc
Torres, RS	41	26,18 ± 3,61	ab	34	23,83 ± 5,61	bc

ES; Rio de Janeiro: RJ; Paraná: PR; Santa Catarina: SC e Rio Grande do Sul: RS.





**Figura 4.** *Minuca mordax*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (barras pontilhadas) do tamanho da carapaça das dez populações estudadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina E RS: Rio Grande do Sul. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.



**Figura 5.** *Minuca mordax*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (barras pontilhadas) do tamanho do própodo do maior

quelípodo das dez populações estudadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina E RS: Rio Grande do Sul. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.

### 3.1.2. Variação no tamanho do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípodo em *Leptuca leptodactyla*

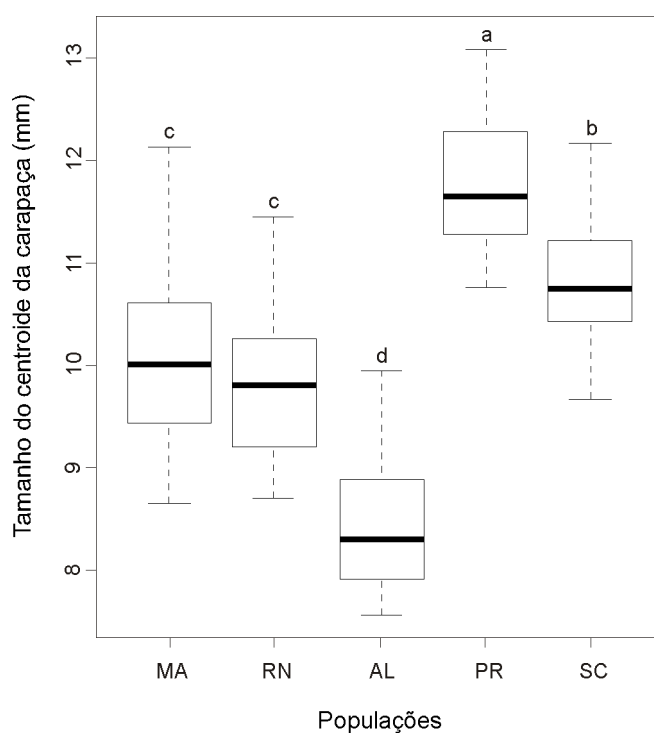
As cinco populações de *L. leptodactyla*, também, diferiram no tamanho do centróide tanto da carapaça (Kruskall-Wallis chi-squared = 142,67; df = 4;  $p < 0,0001$ ) como no do própodo do maior quelípodo (Kruskall-Wallis chi-squared = 133,98; df = 4;  $p < 0,0001$ ). As amplitudes de variação foram de  $8,45 \pm 0,65$  (população AL) a  $11,80 \pm 0,67$  mm (população PR) (Tab. 7 e Fig. 6) e de  $8,05 \pm 1,30$  (população AL) a  $14,04 \pm 0,96$  mm (população PR) (Tab. 7 e Fig. 7), respectivamente.

As populações PR ( $11,80 \pm 0,67$  mm), SC ( $10,85 \pm 0,68$  mm) e MA ( $10,17 \pm 0,95$  mm) mostraram os maiores tamanhos de centróide da carapaça, enquanto as populações AL ( $8,45 \pm 0,65$  mm) e RN ( $9,79 \pm 0,70$  mm), os menores tamanhos. Não houve diferença significativa no tamanho do centróide da carapaça entre as populações MA e RN (Tab. 7 e Fig. 6).

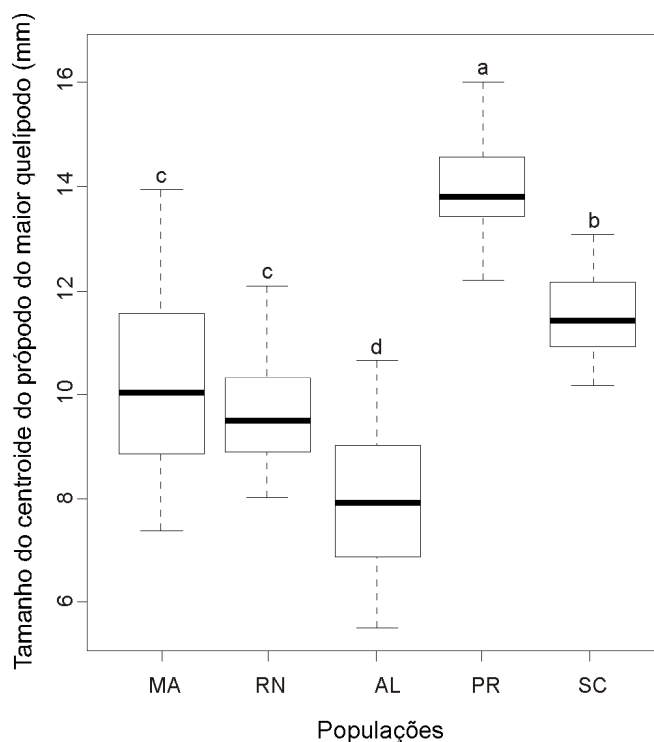
Os maiores tamanhos dos centróides do própodo do maior quelípodo foram registrados nas populações do PR ( $14,04 \pm 0,96$  mm) e SC ( $11,54 \pm 0,92$  mm), enquanto os menores, em AL ( $8,05 \pm 1,30$  mm) e RN ( $9,61 \pm 1,08$  mm). Entretanto, não foram verificadas diferenças significativas neste parâmetro entre MA e RN (Tab. 7 e Fig. 7).

**Tabela 7.** *Leptuca leptodactyla*. Tamanho médio e desvio padrão (DP) do centróide da carapaça e do própodo do maior quelípedo (mm) das cinco populações estudadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

População	<i>N</i> carapaça	Média ± DP carapaça	Tukey carapaça	<i>N</i> quelípedo	Média ± DP quelípedo	Tukey quelípedo
São José do Ribamar, MA	40	10,17 ± 0,95	c	36	10,18 ± 1,72	c
Natal, RN	40	9,79 ± 0,70	c	36	9,61 ± 1,08	c
Maceió, AL	43	8,45 ± 0,65	d	42	8,05 ± 1,30	d
Guaratuba, PR	39	11,80 ± 0,67	a	35	14,04 ± 0,96	a
Pontal, SC	42	10,85 ± 0,68	b	36	11,54 ± 0,92	b



**Figura 6.** *Leptuca leptodactyla*. Média (traço horizontal forte), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha pontilhada) do tamanho do centróide da carapaça das cinco populações estudadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.



**Figura 7.** *Leptuca leptodactyla*. Média (traço horizontal forte), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha pontilhada) do tamanho centróide do própodo do maior quelípodo das cinco populações estudadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. As letras diferentes sobre os gráficos indicam diferença estatística.

### 3.1.3. Variação na forma da carapaça e no própodo do maior quelípodo em *Minuca mordax*

Em *M. mordax*, a forma da carapaça diferiu significativamente entre todas as populações analisadas (Pillai's trace = 1,36,  $p < 0.0001$ ) (Tab. 8). O primeiro eixo canônico explicou 79,27% da variação dos dados, enquanto o segundo, apenas 20,72% (Figs. 8 e 9).

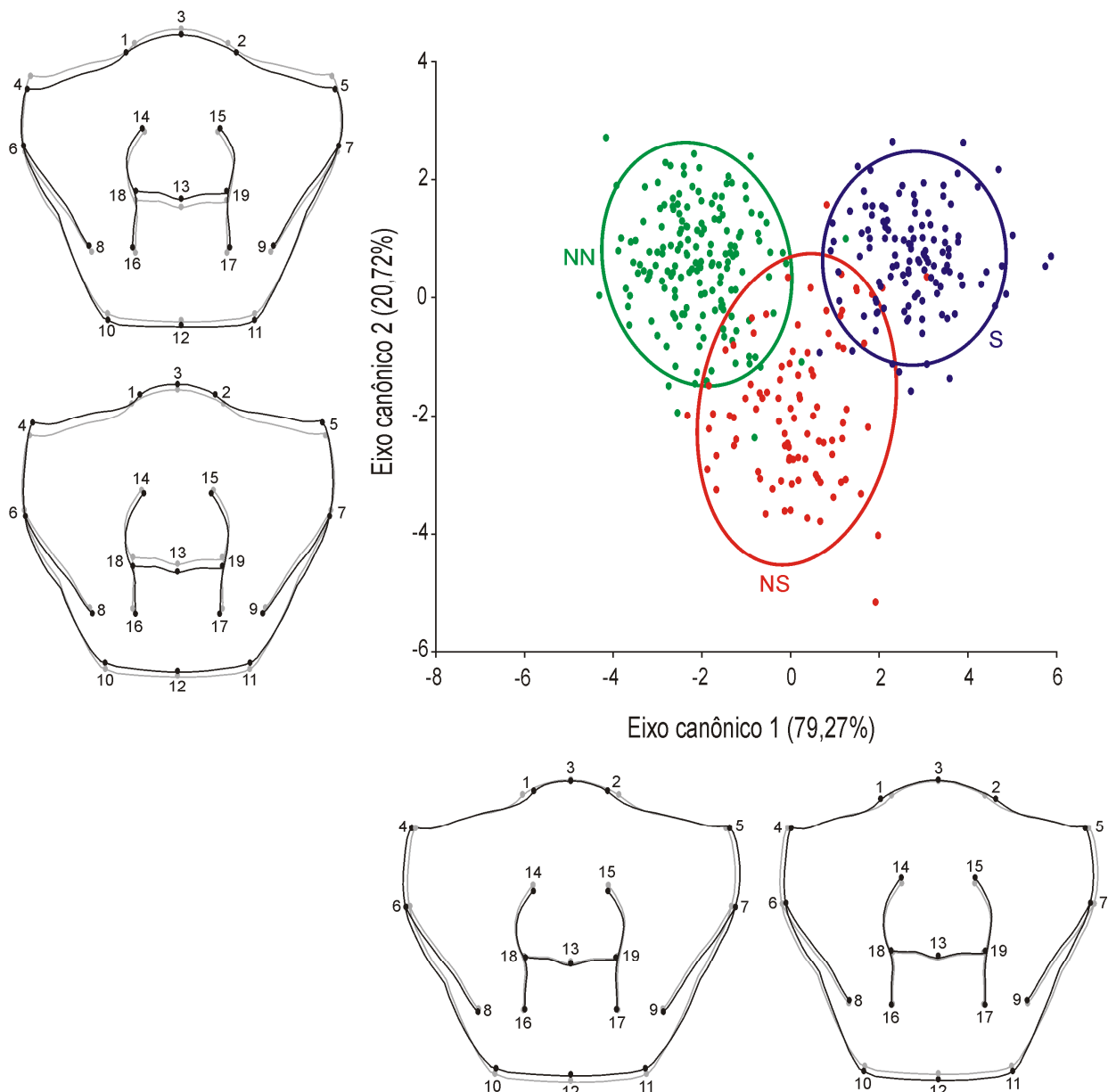
As variações no primeiro eixo estão relacionadas aos marcos anatômicos 4-5 (ponta do espinho ântero-lateral), 6-7 (saliência da margem lateral vertical), 10-11 (final das margens posteriores da carapaça) e 12 (porção mediana da margem posterior da

carapaça). As populações da região sul (PR, SC e RS) apresentam escores positivos para o primeiro eixo canônico, com uma carapaça alongada e mais estreita na porção posterior. Em contraste, as populações da região norte-nordeste (AP, PA, MA e RN), apresentam escores negativos, com uma carapaça mais curta e mais alargada na porção posterior. As populações da região nordeste-sudeste (BA, ES e RJ), apresentaram tanto escores positivos quanto negativos, indicando uma ampla variação intrapopulacional na forma da carapaça (Figs. 8 e 9).

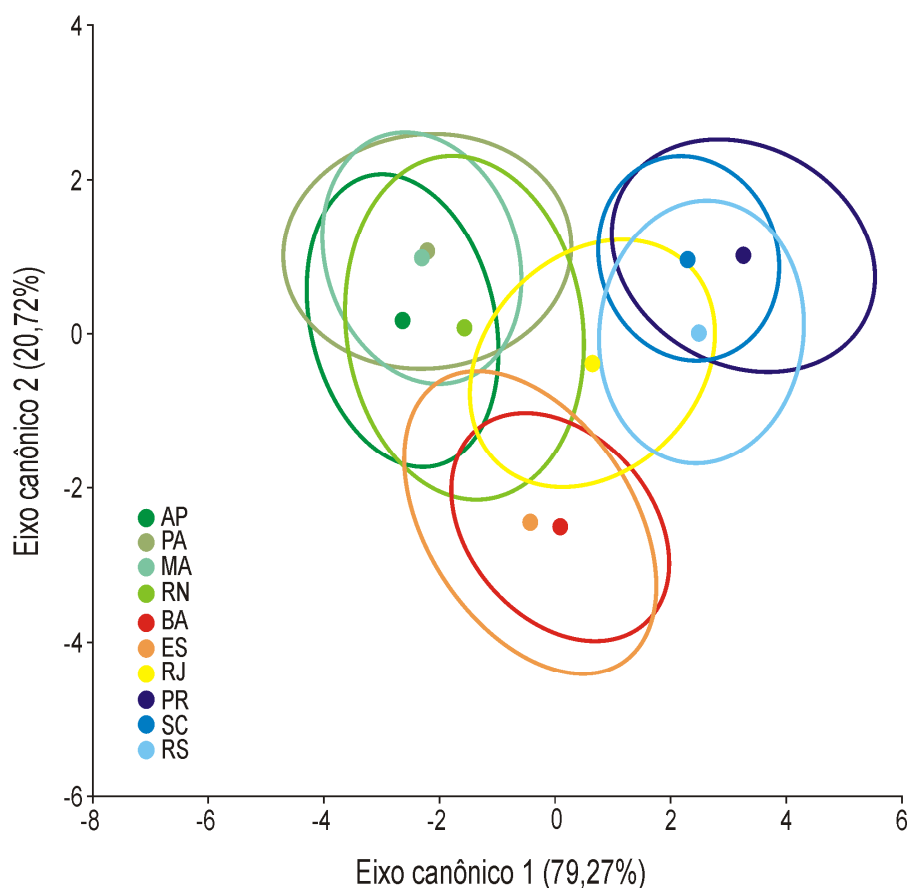
As variações do segundo eixo canônico estão relacionadas principalmente com a região anterior da carapaça correspondente aos marcos anatômicos 1-2 (limite lateral do rostro), 3 (ponto mediano do rostro) e 4-5 (ponta do espinho ântero-lateral), com a margem posterior da carapaça correspondente aos marcos 10-11 (final das margens posteriores da carapaça) e 12 (porção mediana da margem posterior da carapaça), e com a posição da linha cardíaca correspondente aos marcos 17 (ponto médio da região cardíaca) e 18-19 (pontos distais da sutura da linha cardíaca). As populações da região norte-nordeste (AP, PA, MA e RN), sul (PR, SC e RS) e RJ (nordeste-sudeste) apresentam escores positivos para esse eixo, possuindo margem anterior da carapaça mais larga, frente mais saliente e a região posterior da carapaça mais alongada, produzindo uma distância maior entre a margem posterior da carapaça e a linha cardíaca. Por outro lado, as populações BA e ES (restante da região nordeste-sudeste) apresentaram escores negativos deste eixo, mostrando uma carapaça menos saliente na região anterior e na região posterior mais restrita, com uma distância menor entre a margem posterior da carapaça e a linha cardíaca. (Figs. 8 e 9).

**Tabela 8.** *Minuca mordax*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as dez populações referente à forma da carapaça e o valor de  $p$  (eixo acima). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Entre parênteses o número de indivíduos analisados.

	AP(46)	PA(40)	MA(42)	RN(38)	BA(32)	ES(35)	RJ(26)	PR(40)	SC(40)	RS(41)
AP	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
PA	5,123	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
MA	4,614	4,303	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
RN	10,616	9,692	6,908	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
BA	5,499	7,732	6,834	10,267	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
ES	6,498	6,467	5,819	7,612	5,083	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
RJ	10,030	9,033	6,476	3,727	9,617	7,324	-	<.0001	<.0001	<.0001
PR	10,838	8,671	7,598	6,944	10,047	8,182	5,014	-	<.0001	<.0001
SC	10,310	8,886	6,771	5,583	9,880	8,169	3,182	2,647	-	<.0001
RS	9,578	8,481	6,660	5,544	8,404	6,550	3,432	3,428	2,907	-
Agrupamento								Distância de Mahalanobis		$p$
Norte-Nordeste (AP, PA, MA e RN; n=166) X Nordeste-Sudeste (BA, ES e RJ; n=93)								3,3406		<.0001
Norte-Nordeste (AP, PA, MA e RN; n=166) X Sul (PR, SC e RS; n=121)								4,9073		<.0001
Nordeste-Sudeste (BA, ES e RJ; n=93) X Sul (PR, SC e RS; n=121)								3,6847		<.0001



**Figura 8.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma da carapaça nas dez populações analisadas. NN: Norte-nordeste (AP - Amapá, PA - Pará, MA - Maranhão e RN - Rio Grande do Norte), NS: Nordeste-sudeste (BA - Bahia, ES - Espírito Santo e RJ - Rio de Janeiro) e S: Sul (PR - Paraná, SC - Santa Catarina e RS - Rio Grande do Sul). Linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo; linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas quatro vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde à deformação negativa e o direito em CV1 corresponde à deformação positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o desenho inferior em CV2 corresponde à deformação negativa.



**Figura 9.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) da forma da carapaça entre as dez populações analisadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.

A forma do própodo do maior quelípodo em *M. mordax* também diferiu significativamente entre as populações analisadas (Pillai'trace = 0,62,  $p < 0.0001$ ) (Tab. 9).

O primeiro eixo canônico explicou 68,36% da variação dos dados e esteve relacionado principalmente com a forma global do quelípodo gerado pelos marcos 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 e 9 (v. Fig. 2 para a nomenclatura dos marcos anatômicos) (Figs. 10 e 11). As populações da região sul (PR, SC e RS) apresentaram escores positivos para o primeiro eixo canônico, mostrando um própodo mais alto em ambas as margens

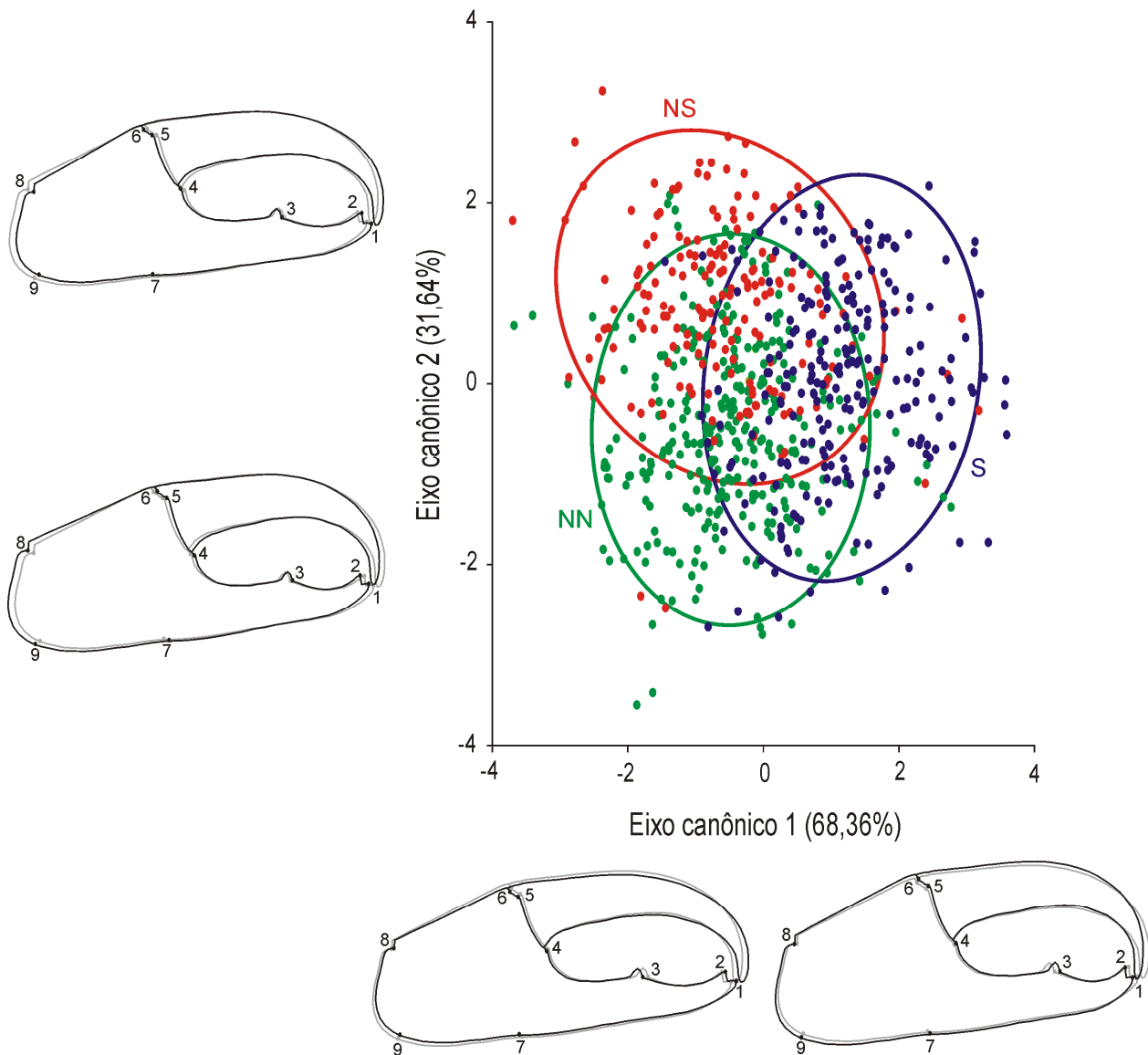


articuladas, ponta do dedo fixo menos alongado e o dente médio na superfície cortante mais próximo à mesma. Por outro lado, as populações do nordeste-sudeste (BA e ES) e do norte-nordeste (AP, MA e RN) pertenceram ao eixo canônico negativo, as quais apresentaram um padrão inverso: própodo menos alto e mais curto, e dedo fixo mais longo. O restante das populações (RJ e PA) apresentaram tanto escores positivos quanto negativos, indicando uma alta variação intrapopulacional na forma do própodo (Figs. 10 e 11).

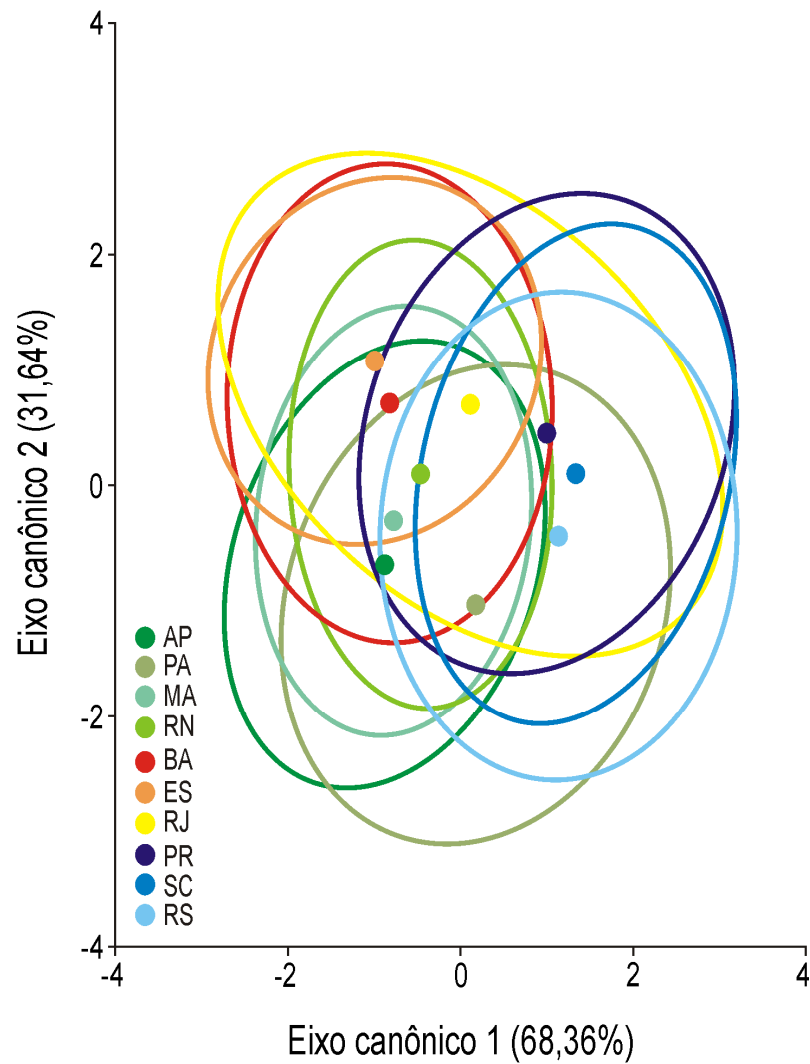
O segundo eixo canônico explicou 31,64% da variação dos dados e esteve relacionado, também, com a forma global do própodo gerado pelos marcos anatômicos 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 e 9. As populações das regiões nordeste-sudeste (BA, ES e RJ) e sul (PR) apresentam escores positivos para esse eixo, mostrando um própodo com palma mais curta, porém, com o dedo fixo mais longo, enquanto o oposto foi observado nas populações do norte-nordeste (AP, PA e MA) e sul (RS), pertencentes ao eixo canônico negativo: palma mais alta e longa e dedo fixo mais curto (Figs. 10 e 11).

**Tabela 9.** *Minuca mordax*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as dez populações estudadas na forma do própodo do maior quelípodo e o valor de  $p$  (eixo acima). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.

	AP(44)	PA(42)	MA(36)	RN(37)	BA(31)	ES(33)	RJ(23)	PR(40)	SC(40)	RS(34)
AP	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
PA	2,147	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
MA	2,026	2,086	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
RN	2,364	2,132	1,756	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
BA	2,080	2,640	1,786	1,708	-	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
ES	2,777	3,554	2,323	1,967	1,705	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
RJ	3,204	2,517	2,748	2,721	2,977	3,786	-	<.0001	<.0001	<.0001
PR	2,755	2,087	2,451	2,294	2,246	3,103	2,338	-	<.0001	<.0001
SC	3,123	2,373	2,528	2,304	2,747	3,215	2,890	1,501	-	<.0001
RS	3,156	1,667	3,046	2,650	3,453	4,037	2,302	2,267	2,347	-
Agrupamento								Distância de Mahalanobis		$p$
Norte-Nordeste (AP, PA, MA e RN; n=318) X Nordeste-Sudeste (BA, ES e RJ; n=174)								1,3666		<.0001
Norte-Nordeste (AP, PA, MA e RN; n=318) X Sul (PR, SC e RS; n=228)								1,7357		<.0001
Nordeste-Sudeste (BA, ES e RJ; n=174) X Sul (PR, SC e RS; n=228)								1,9620		<.0001



**Figura 10.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma do própodo do maior quelípedo entre as dez populações analisadas. NN: Norte-nordeste (AP - Amapá, PA - Pará, MA - Maranhão e RN - Rio Grande do Norte), NS: Nordeste-sudeste (BA - Bahia, ES - Espírito Santo e RJ - Rio de Janeiro) e S: Sul (PR - Paraná, SC - Santa Catarina e RS - Rio Grande do Sul). Linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo; linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas duas vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde a deformação negativa e o desenho direito em CV1 corresponde a deformação positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o desenho inferior em CV2 corresponde à deformação negativa.



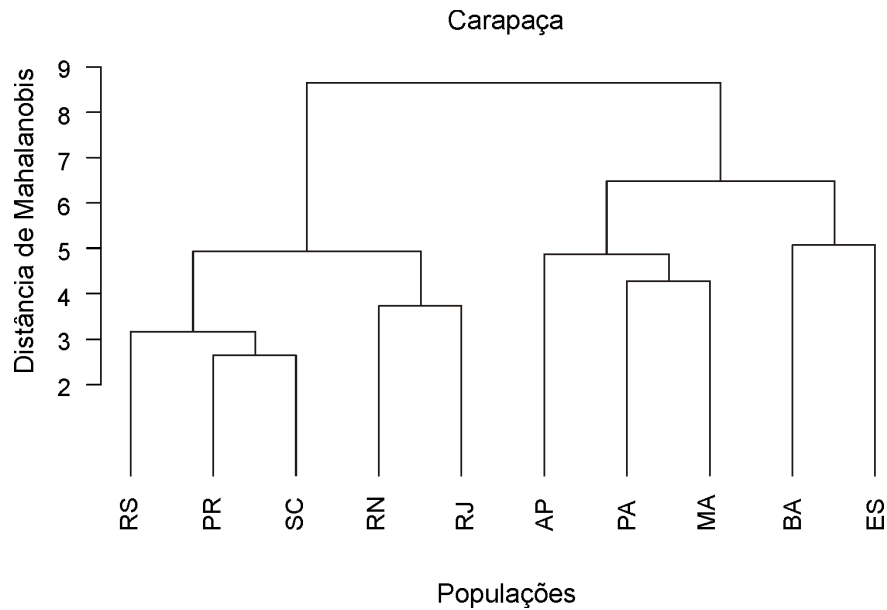
**Figura 11.** *Minuca mordax*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) da forma do própodo do maior quelípodo entre as dez populações analisadas. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.

Na análise de agrupamento dos dados da forma da carapaça, foram formados dois agrupamentos (Fig. 12). O primeiro grupo incluiu as populações do sul (RS, PR e SC), norte (RN) e sudeste (RJ) e o segundo, pelas do norte (AP, PA e MA) e nordeste-sudeste (BA e ES). No primeiro grupo, por sua vez, as populações da região sul (RS, PR e SC) permaneceram agrupadas, e as populações PR e SC foram mais semelhantes entre si, do que a RS. No segundo grupo, as populações da região norte (AP, PA e MA)

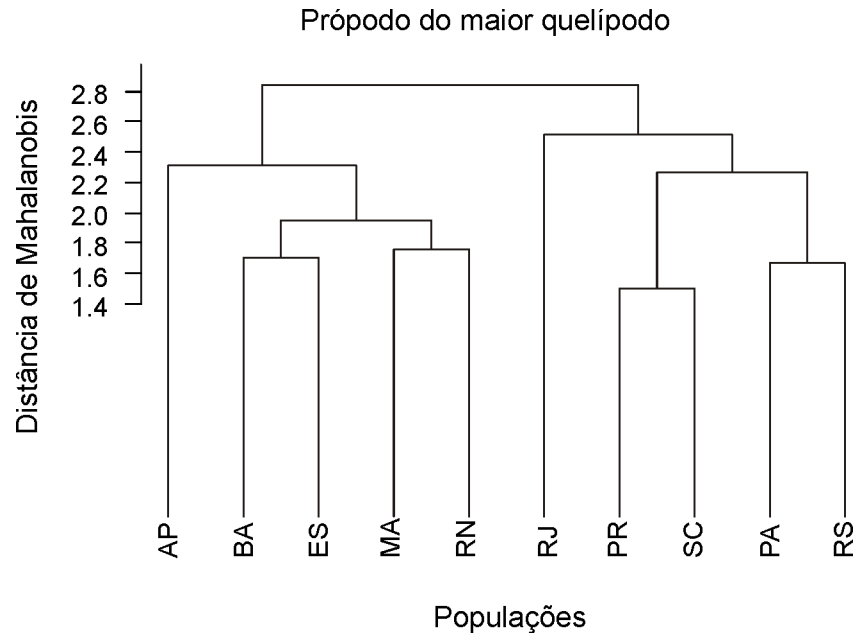
permaneceram agrupadas, sendo as populações PA e MA mais semelhantes entre si do que AP.

Em contraste, na análise dos dados da forma do própodo do maior quelípodo, foi obtido um padrão de agrupamento diferente da forma da carapaça (Fig. 13). PA (norte) passou a pertencer ao agrupamento do RJ (sudeste), PR (sul), SC (sul) e RS (sul), enquanto o RN (norte) passou a compor o agrupamento do AP (norte), BA (nordeste), ES (sudeste) e MA (norte). No primeiro agrupamento AP (norte) pode ser distinguida das populações BA e ES (nordeste-sudeste) e MA e RN (norte), enquanto no segundo agrupamento, RJ (centro) pode ser distinguida das populações PR e SC (sul) e PA (norte) e RS (sul).

Foram obtidos altos valores de correlação cofenética tanto para a análise de agrupamento formado pelos dados de forma da carapaça quanto para análise com os dados de forma do própodo do maior quelípodo ( $r = 0,89$  e  $r = 0,72$ , respectivamente), indicando que os agrupamentos formados refletem satisfatoriamente a estrutura dos dados morfométricos.



**Figura 12.** *Minuca mordax*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma da carapaça das dez populações analisadas. RS: Rio Grande do Sul; PR: Paraná; SC: Santa Catarina; RN: Rio Grande do Norte; RJ: Rio de Janeiro; ES: Espírito Santo; BA: Bahia; AP: Amapá; PA: Pará e MA: Maranhão.



**Figura 13.** *Minuca mordax*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma do própodo do maior quelípodo das dez populações estudadas. RS: Rio Grande do Sul; PR: Paraná; SC: Santa Catarina; RJ: Rio de Janeiro; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; AP: Amapá; MA: Maranhão e PA: Pará.

#### 3.1.4. Variação na forma da carapaça e no própodo do maior quelípodo em *Leptuca leptodactyla*

A forma da carapaça diferiu significativamente entre todas as populações analisadas de *L. leptodactyla* (Pillai's trace = 1,02,  $p < 0,0001$ ) (Tab. 10). O primeiro eixo canônico explicou 64,65% da variação dos dados, enquanto o segundo, apenas 35,34% (Figs. 14 e 15).

As variações no primeiro eixo canônico estão relacionadas com a forma global da carapaça gerado pelos marcos 1 e 2 (limite lateral do rostro), 3 (ponto mediano do rostro), 4 e 5 (ponta do espinho ântero-lateral), 6, 7 e 8 (pontos mediano e finais da margem posterior da carapaça), 9, 10 e 11 (pontos mediano e distais da linha cardíaca). As populações da região norte (MA e RN) e sul (PR) apresentaram escores positivos para o primeiro eixo canônico, possuindo uma carapaça com as pontas do espinho ântero-lateral mais recuadas, cuja aproximação provocou um alongamento da base do rostro; além disso, houve um estreitamento na porção posterior da carapaça, reduzindo a distância entre a margem posterior da carapaça e a linha cardíaca. Em contraste, a população da região nordeste (AL) apresentou escores negativos, mostrando um padrão inverso, cuja carapaça mostra as pontas do espinho ântero-lateral mais distantes, base do rostro menos saliente, porção posterior da carapaça mais estreita e alongada, e distância maior entre a margem posterior da carapaça e a linha cardíaca. A população SC (região sul) apresentou tanto escores positivos quanto negativos, indicando uma ampla variação intrapopulacional na forma da carapaça (Figs. 14 e 15).

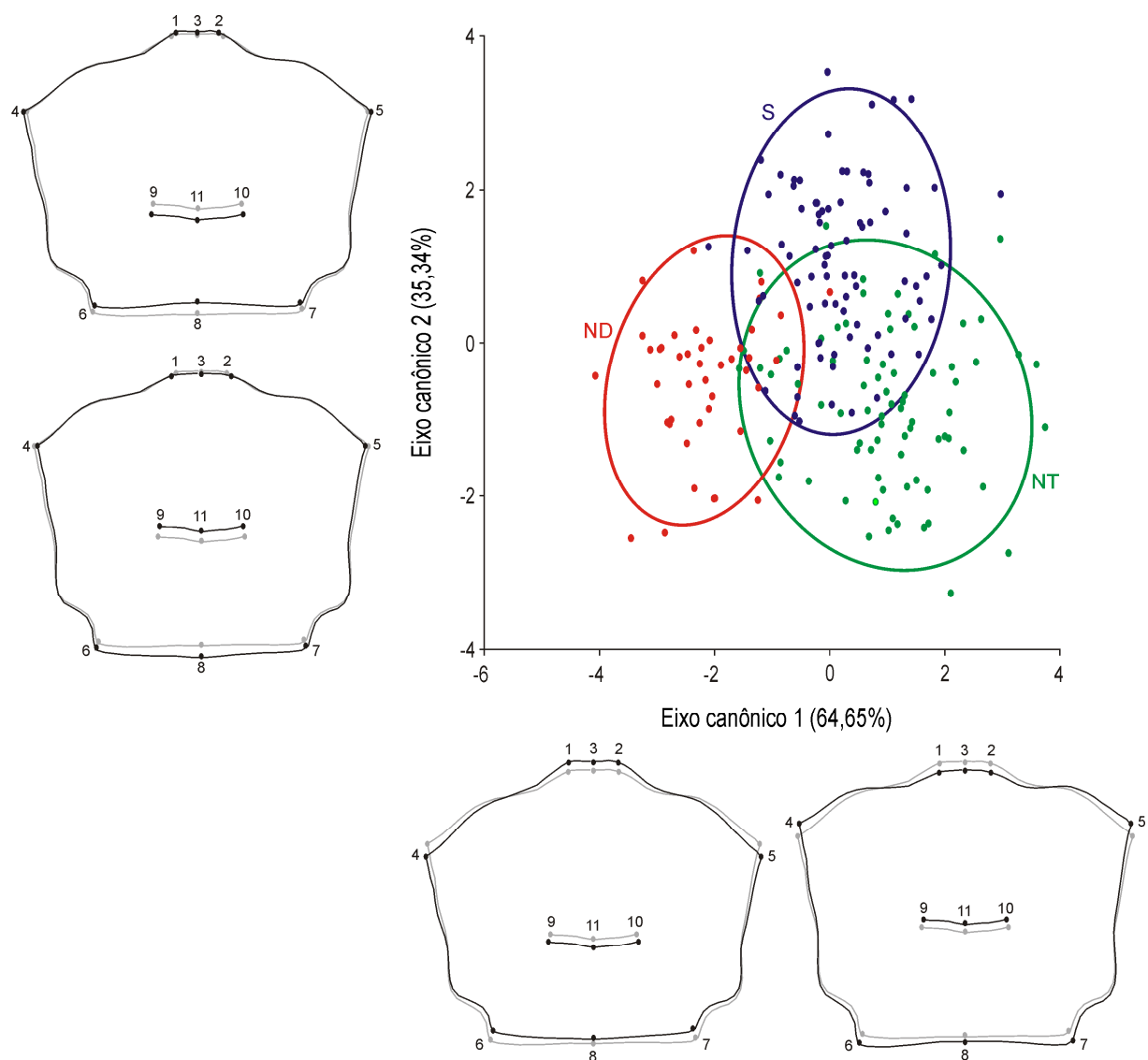
As variações do segundo eixo canônico, embora mais sutis, estão relacionadas principalmente com os marcos anatômicos 6, 7, 8, 9, 10 e 11. As populações da região sul (PR e SC) apresentaram escores positivos para este eixo, apresentando uma carapaça com a margem posterior mais alargada, distância maior entre a margem posterior da

carapaça e a linha cardíaca, base do rostro (marcos 1, 2 e 3) mais estreita e margem ântero-lateral levemente mais estreita. Por outro lado, as populações da região norte (MA e RN) e nordeste (AL) apresentaram escores negativos para esse eixo, mostrando uma carapaça com a margem posterior mais estreita, distância menor entre a margem posterior da carapaça e a linha cardíaca e, a base do rostro mais saliente e mais alargada (marcos 1, 2 e 3), embora estas deformações sejam menos evidentes (Figs. 14 e 15).

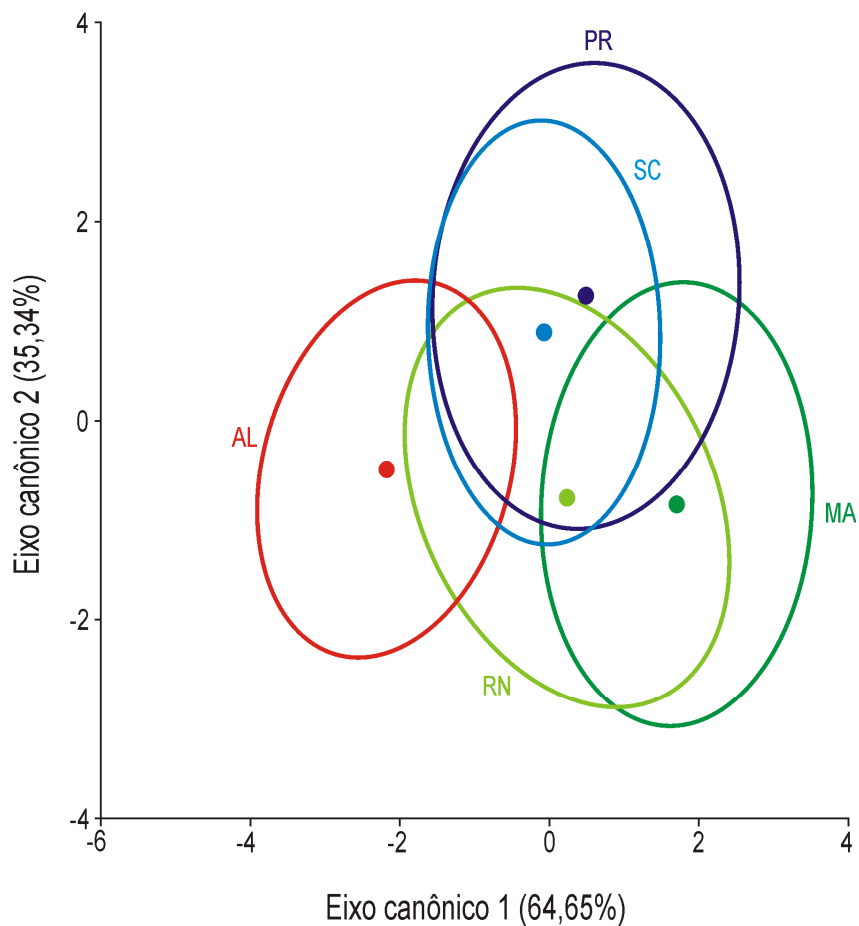


**Tabela 10.** *Leptuca leptodactyla*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as cinco populações estudadas na forma da carapaça e o valor de  $p$  (eixo acima). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

	MA(40)	RN(40)	AL(43)	PR(39)	SC(42)
MA	-	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
RN	1,9270	-	<.0001	<.0001	<.0001
AL	4,5555	2,7799	-	<.0001	<.0001
PR	2,5900	2,1490	3,6095	-	0,0007
SC	2,7606	1,7594	2,8168	1,0991	-
Agrupamento	Distância de Mahalanobis			$p$	
Norte (MA e RN; n=80) X Nordeste (AL; n=43)	3,1633			<.0001	
Norte (MA e RN; n=80) X Sul (PR e SC; n=81)	2,0256			<.0001	
Nordeste (AL; n=43) X Sul (PR e SC; n=81)	2,8378			<.0001	



**Figura 14.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma da carapaça entre as cinco populações analisadas. NT: norte (MA - Maranhão + RN - Rio Grande do Norte); ND: nordeste (Alagoas) e S: sul (PR - Paraná + SC - Santa Catarina). Deformações magnificadas 4 vezes. Linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo; linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas quatro vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde a deformação negativa e o desenho direito em CV1 corresponde a deformação positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o desenho inferior em CV2 corresponde à deformação negativa.



**Figura 15.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) da forma da carapaça entre as cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

A forma do própodo do maior quelípodo em *L. leptodactyla* diferiu significativamente entre as populações analisadas (Pillai's trace = 0,76,  $p < 0.0001$ ) (Tab. 11).

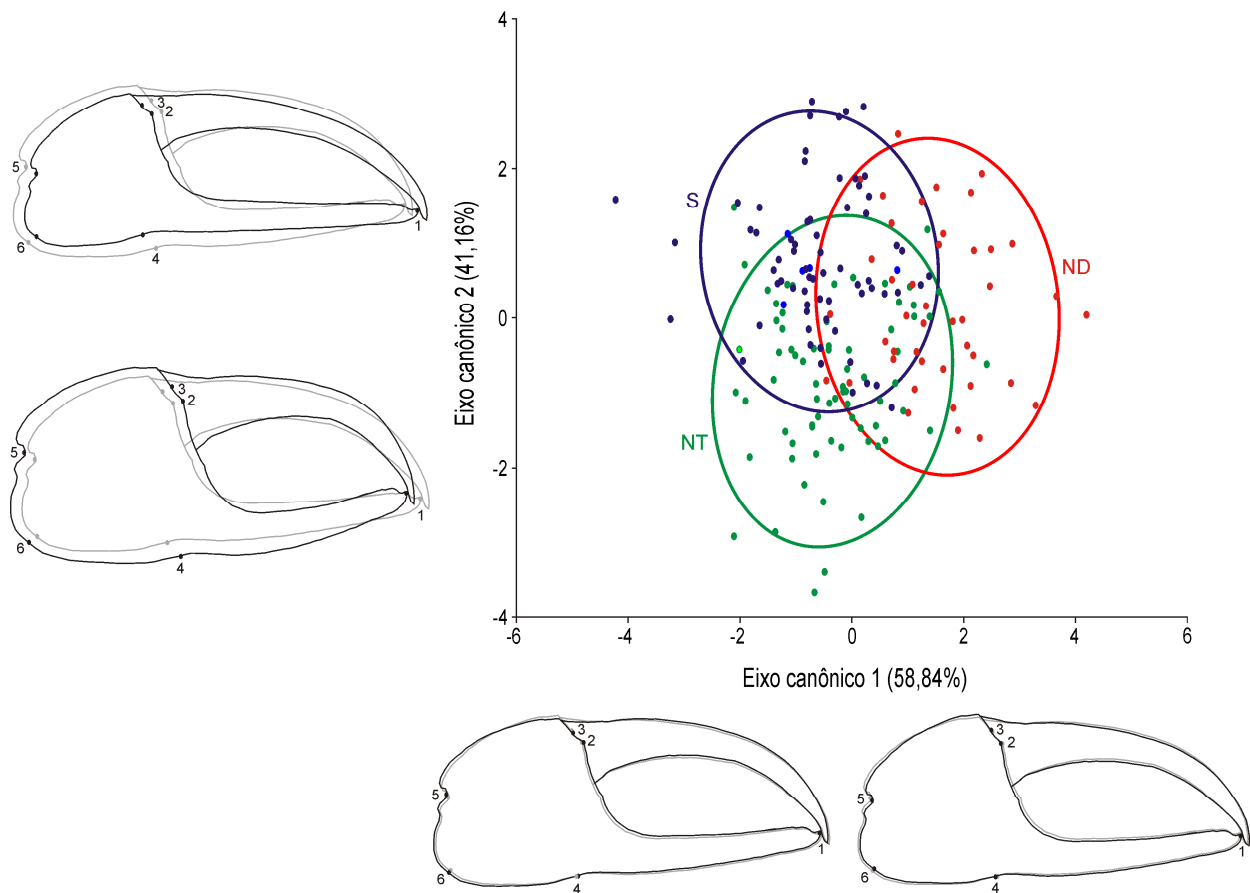
No primeiro eixo canônico foram observadas variações menos perceptíveis do que no segundo. O primeiro explicou 58,84% da variação dos dados e esteve relacionado com os marcos anatômicos 2, 5 e 6. As populações PR (sul) e MA (norte) apresentaram escores positivos para o primeiro eixo canônico, mostrando uma palma mais curta e mais baixa na porção póstero-superior (marcos 2 e 5) e, conseqüentemente, a porção ínfero-posterior mais proeminente (marco 6), e saliência da margem anterior

da palma na articulação com o dátilo (marco 2) menos projetada anteriormente (Figs. 16 e 17). Por outro lado, as populações RN (norte) e AL (nordeste), pertencentes aos escores negativos, mostraram um padrão inverso: palma mais alongada e alta na porção superior (marcos 2 e 5) e conseqüente porção ínfero-posterior menos proeminente (marco 6), e saliência da margem anterior da palma na articulação com o dátilo (marco 2) mais projetada anteriormente. A população SC (sul) apresentou tanto escores positivos quanto negativos, indicando uma alta variação intrapopulacional na forma do própodo (Figs. 16 e 17).

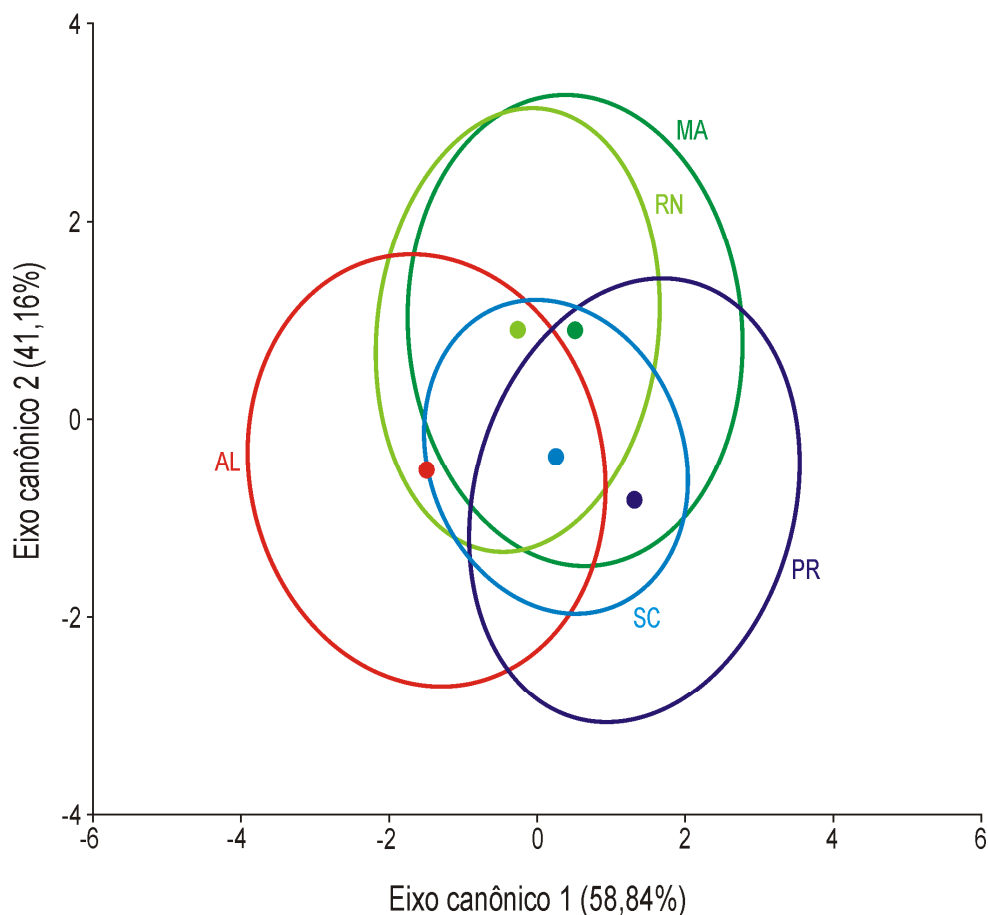
O segundo eixo canônico explicou 41,16% da variação dos dados e esteve relacionado com a forma global do própodo gerado por todos os seis marcos anatômicos. As populações da região norte (MA e RN) apresentaram escores positivos para este eixo, mostrando uma quela mais delgada com dedos levemente curvados, palma mais curta e mais baixa na porção pósterio-superior (marcos 2 e 5) e, conseqüentemente, palma mais proeminente na porção pósterio-inferior (marcos 4, 5 e 6) e saliência da margem anterior da palma na articulação com o dátilo (marco 2) mais projetada anteriormente. Um padrão oposto foi observado nas populações pertencentes aos escores negativos do segundo eixo (populações AL e PR): quela mais robusta com dedos visivelmente mais recurvados, própodo mais longo e alto com ambas as margens articuladas mais largas e porção pósterio-inferior menos pronunciado (Figs. 16 e 17). A população SC (sul) novamente apresentou tanto escores positivos quanto negativos, indicando uma alta variação intrapopulacional na forma do própodo (Figs. 16 e 17).

**Tabela 11.** *Leptuca leptodactyla*. Distância de Mahalanobis (eixo abaixo) entre as cinco populações estudadas na forma do própodo do maior quelípodo e o valor de  $p$  (eixo acima). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

	MA(36)	RN(36)	AL(43)	PR(35)	SC(36)
MA	-	0,0092	<.0001	<.0001	<.0001
RN	1,0549	-	<.0001	<.0001	<.0001
AL	2,4637	1,9487	-	<.0001	<.0001
PR	1,9242	2,3826	2,8275	-	0,0002
SC	1,5859	1,4558	1,9145	1,3997	-
Agrupamento			Distância de Mahalanobis		$p$
Norte (MA e RN; n=72) X Nordeste (AL; n=43)			2,1280		<.0001
Norte (MA e RN; n=72) X Sul (PR e SC; n=71)			1,6211		<.0001
Nordeste (AL; n=43) X Sul (PR e SC; n=71)			2,1969		<.0001



**Figura 16.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da forma do própodo do maior quelípedo nas cinco populações analisadas. NT = Norte (MA - Maranhão + RN - Rio Grande do Norte), ND = Nordeste (AL - Alagoas) e S = Sul (PR - Paraná e SC - Santa Catarina). Quelas desenhadas em linhas escuras indicam a deformação morfológica média no eixo, enquanto as de linhas claras denotam deformação morfológica máxima no eixo. Deformações magnificadas 2 vezes. O desenho esquerdo em CV1 corresponde à deformação negativa e o direito, à positiva. O desenho superior em CV2 corresponde à deformação positiva e o inferior, à negativa.

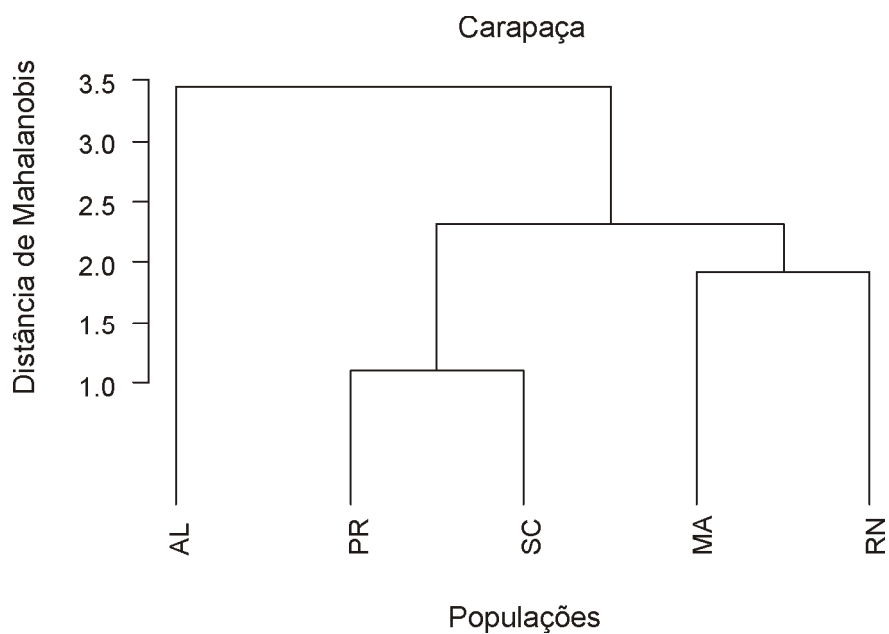


**Figura 17.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de Variáveis Canônicas (CVA - ponto médio) do própodo do maior quelípedo entre as cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

Na análise de agrupamento, foi observado o mesmo padrão para a forma tanto para a carapaça quanto para o própodo do maior quelípedo. Foram formados dois agrupamentos: o primeiro inclui somente a população nordeste (AL) e o segundo, pelas do norte (MA e RN) e sul (PR e SC). No segundo grupo, houve a subdivisão em mais dois grupos: o primeiro formado pelas populações da região norte (MA e RN) e o segundo pelas populações do sul (PR e SC) (Figs. 18 e 19).

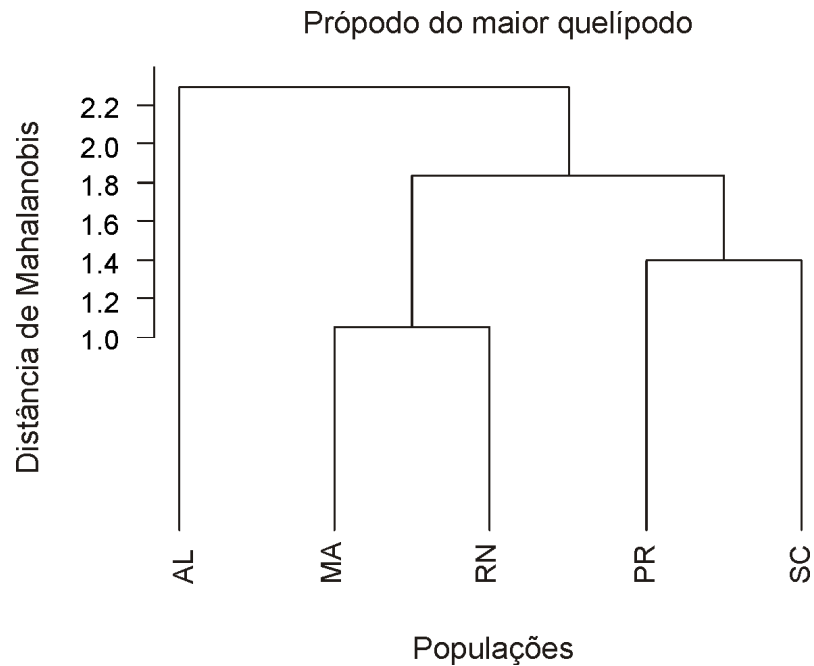
Foram obtidos altos valores de correlação cofenética tanto para a análise de agrupamento formado pelos dados de forma da carapaça quanto para análise com os dados de forma do própodo do maior quelípedo ( $r = 0,90$  e  $r = 0,82$ , respectivamente),

indicando que os agrupamentos formados refletem satisfatoriamente a estrutura dos dados morfométricos.



**Figura 18.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma da carapaça das cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.





**Figura 19.** *Leptuca leptodactyla*. Análise de agrupamento (UPGMA) utilizando a matriz de distância de Mahalanobis da forma do própodo do maior quelípodo das cinco populações analisadas. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

### 3.2. Análise genética

#### 3.2.1. *Minuca mordax*

Foram obtidas 113 sequências de 959 pares de base (pb) do gene mitocondrial COI, a partir de dez populações analisadas, as quais revelaram 69 haplótipos e 83 sítios polimórficos, dos quais 34 eram parcimoniosamente informativos e 49 *singletons* (haplótipos únicos). O maior número de haplótipos ( $h$ ) foi observado na população MA ( $n = 11$ ) e o menor na população PR ( $n = 6$ ) (Tab. 3).

As estimativas de diversidade haplotípica ( $Hd$ ) e diversidade nucleotídica ( $\pi$ ) das amostras foram comparadas entre as populações e entre os agrupamentos. Os valores de diversidade haplotípica foram altos ( $Hd = 0,974$ , variando entre 0,818 e 1,000), enquanto os índices de diversidade nucleotídica se mantiveram próximos de zero ( $\pi =$

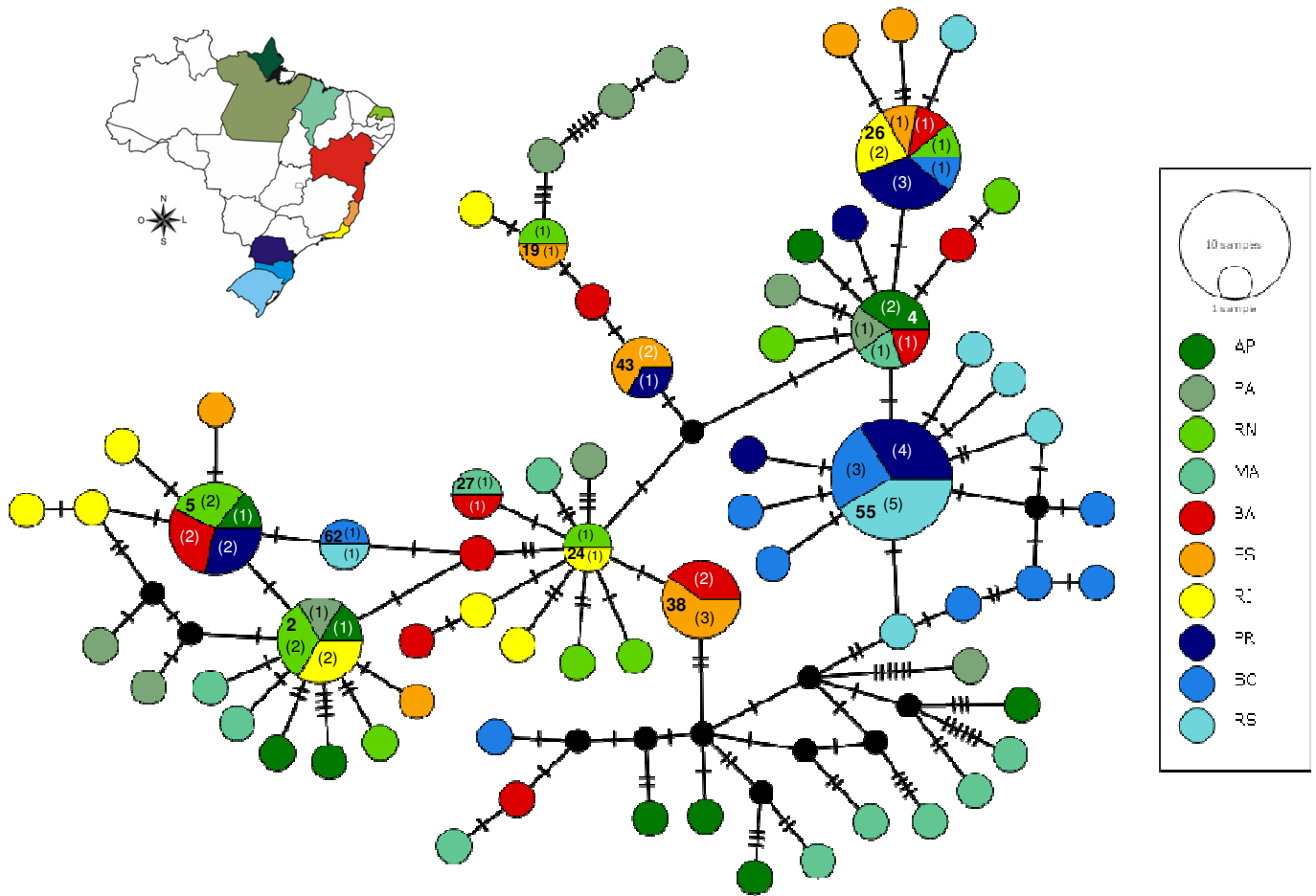
0,00622, variando entre 0,00258 e 0,00910) (Tab. 3). As populações PA e MA (pertencentes ao grupo norte-nordeste) foram as que apresentaram os maiores índices de diversidade haplotípica ( $Hd = 1,000$ ) e nucleotídica ( $\pi = 0,000883$  e  $0,00910$ , respectivamente), enquanto as populações PR e RS (sul), os menores índices de diversidade haplotípica ( $Hd = 0,848$  e  $0,818$ , respectivamente) e nucleotídica ( $\pi = 0,00379$  e  $0,00258$ , respectivamente) (Tab. 3).

Dentre os 69 haplótipos, 58 (= 84,05% do total dos haplótipos) foram únicos e, portanto, não foram compartilhados. Em contrapartida, o haplótipo mais comum (H55) foi observado em 12 espécimes (17,39% das amostras; em PR, SC e RS), seguido pelos haplótipos H26 (n = 9; 13,04%; RN, BA, ES, RJ, PR e SC), H5 (n = 7; 10,14%; AP, RN, BA e PR), H2 (n = 6; 8,69%; AP, PA, RN e RJ), H4 (AP, PA, MA e BA) e H38 (BA e ES) (n = 5; 7,24%), H43 (n = 3; 4,34%; ES e PR) e H19 (RN e ES), H24 (RN e RS), H27 (MA e BA) e H62 (SC e RS) (n = 2; 2,89%), os quais ocorreram em indivíduos oriundos de populações geograficamente distantes, com aproximadamente 6.176 Km (Fig. 20 e Tab. 12).

A média geral da distância genética (pairwise  $\Phi_{ST}$ ) em todas as sequências analisadas foi de 0,1146, o que mostra uma divergência genética moderada entre as populações de *M. mordax* (Tab. 13). Na análise *pairwise* foram observadas diferenças significativas para todas as populações da região sul do Brasil (PR, SC e RS), quando comparadas com as populações nordeste-sudeste (BA, ES e RJ) e do norte-nordeste (AP, PA, MA e RN) do Brasil, no entanto algumas exceções foram observadas: PR x AP e PR x BA,  $p > 0,05$ . Houve também diferença significativa entre as populações da região norte e sudeste do Brasil: AP x PA; PA x MA; MA x RN; MA x ES e MA x RJ (Tab. 13).

O teste AMOVA baseado na frequência de haplótipos revelou diferenças significativas entre os três agrupamentos testados ( $p = 0,01173$ ), bem como entre populações dentro destes grupos ( $p = 0,02053$ ), com um percentual de variação de 3,79% dentro das populações ( $p = 0,00000$ ) e responsável por 85,73% da variação total (Tab. 13).

A história demográfica das populações de *M. mordax* foi reconstruída por meio de testes de neutralidade e *Mismatch distribution*. Os índices  $D$  de Tajima's e  $F_s$  de Fu's foram negativos para cada população, com exceção do teste Fu's  $F_s$  para a população PR. Os valores de Tajima's  $D$  foram significativos somente para a população RS ( $p = 0,03600$ ), enquanto para o teste Fu's  $F_s$ , somente as populações RN ( $p = 0,01800$ ), MA ( $p = 0,01200$ ) e SC ( $p = 0,00800$ ) apresentaram valores significativos. Quando todas as amostras foram analisadas, valores negativos significativos para ambos os testes foram encontrados (Tajima's  $D = -1,99901$  e Fu's  $F_s = -25,13725$ ) (Tab. 3). A análise de *Mismatch Distribution* revelou um padrão de distribuição unimodal das diferenças par-a-par (Fig. 21).



**Figura 20.** *Minuca mordax*. Rede de haplótipos construída com o PopArt, mostrando as relações entre os haplótipos da sub-unidade 1 do gene mitocondrial citocromo c oxidase (COI, 959 pb). Os haplótipos são representados por círculos (o tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos em cada haplótipo). Os números entre parênteses representam o número de indivíduos dentro do haplótipo. Os número sem parênteses representam os haplótipos. As linhas conectando os círculos mostram a relação entre os haplótipos e as mutações. Pontos pretos representam haplótipos ausentes. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul.

**Tabela 12.** *Minuca mordax*. Distribuição dos 69 haplótipos entre as dez populações amostradas, utilizando um fragmento do gene mitocondrial COI (959 pb). AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Os números entre parênteses indicam o número de indivíduos de cada população.

	Haplótipos																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
AP(11)	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PA(10)	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
MA(11)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RN(12)	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
BA(12)	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ES(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
RJ(11)	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PR(12)	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SC(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RS(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	1	6	1	5	7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1

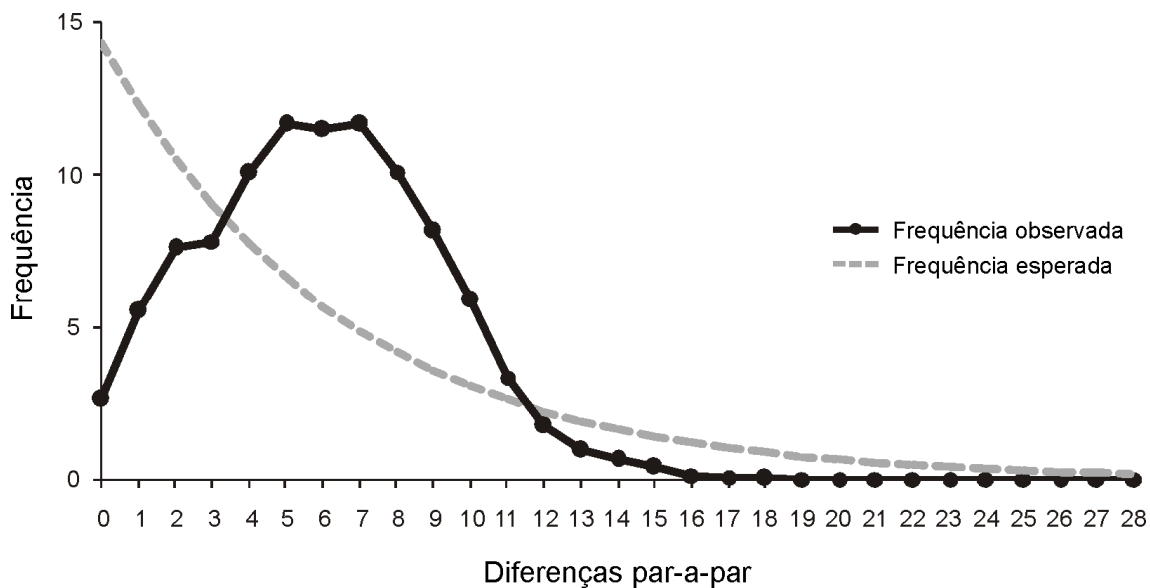
  

	Haplótipos																						
	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
AP(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PA(10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MA(11)	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RN(12)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BA(12)	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0
ES(11)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	1	1	1
RJ(11)	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PR(12)	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
SC(12)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RS(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	2	1	9	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	5	1	1	1	1	3	1	1	1

	Haplótipos																						
	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69
AP(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PA(10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MA(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RN(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BA(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ES(11)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RJ(11)	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PR(12)	0	0	0	0	0	0	0	1	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SC(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
RS(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
Total	1	1	1	1	1	1	1	1	12	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1

**Tabela 13.** *Minuca mordax*. Estimativa da diferença par-a-par (*pairwise*) para as dez populações de, utilizando o gene COI. Valores  $\Phi_{ST}$  na diagonal abaixo correspondem aos valores de  $p$  na diagonal acima. Número de permutações: 1023. AP: Amapá; PA: Pará; MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; BA: Bahia; ES: Espírito Santo; RJ: Rio de Janeiro; PR: Paraná; SC: Santa Catarina e RS: Rio Grande do Sul. Número entre parênteses: tamanho da população. Na tabela abaixo, valores obtidos da Análise de Variância Molecular (AMOVA) quando testados três grupos de populações diferentes: 1) AP+PA+MA+RN; 2) BA+ES+RJ e 3) PR+SC+RS. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .

	AP(11)	PA(10)	MA(11)	RN(12)	BA(12)	ES(11)	RJ(11)	PR(12)	SC(12)	RS(11)
AP	-	0,04785*	0,56836	0,22266	0,48535	0,11328	0,19043	0,06348	0,00391**	0,00293**
PA	0,07677	-	0,01172*	0,07031	0,08008	0,06250	0,06543	0,01074*	0,00000***	0,00000***
MA	-0,01582	0,10514	-	0,00879**	0,11328	0,04590*	0,02246*	0,00098***	0,00000***	0,00000***
RN	0,02217	0,07721	0,11814	-	0,61426	0,24219	0,94434	0,04590*	0,00098***	0,00098***
BA	-0,01031	0,06362	0,03769	-0,01774	-	0,69922	0,59277	0,08789	0,00098***	0,00098***
ES	0,04854	0,07115	0,07798	0,02341	-0,03146	-	0,28418	0,04785*	0,00000***	0,00000***
RJ	0,03139	0,06967	0,11064	-0,05580	-0,02191	0,01863	-	0,04102*	0,00000***	0,00195**
PR	0,08410	0,16009	0,14773	0,12727	0,08028	0,09371	0,14224	-	0,15430	0,23730
SC	0,15416	0,23870	0,17068	0,28209	0,21243	0,24393	0,28615	0,05022	-	0,43359
RS	0,18392	0,27034	0,21483	0,31673	0,25732	0,28792	0,33197	0,02443	0,00011	-
	Fonte de variação			<i>d.f</i>	Soma dos quadrados		Variação dos componentes		Porcentual de variação	<i>p</i>
	Entre grupos			2	32,279		0,32472 Va		10,47	0,01173*
	Entre populações dentro dos grupos			7	27,886		0,11759 Vb		3,79	0,02053*
	Dentro de populações			103	273,782		2,65808 Vc		85,73	0,00000***
	Total			112	333,947		3,10039			
	Índices de fixação									
	FSC: 0,04236									
	FST: 0,14266									
	FCT: 0,10474									



**Figura 21.** *Minuca mordax*. Mismatch Distribution para as dez populações estudadas.

### 3.2.2. *Leptuca leptodactyla*

Foram obtidas 57 sequências de 965 pares de base (pb) do gene mitocondrial COI, a partir de cinco populações, as quais revelaram 48 haplótipos e 86 sítios polimórficos, dos quais 21 foram parcimoniosamente informativos e 65 *singletons*. O maior número de haplótipos ( $h$ ) foi observado nas populações RN e PR ( $n = 12$ ) e o menor, nas populações MA e SC ( $n = 9$ ) (Tab. 4). Já para o gene mitocondrial NADH1, foram obtidas 60 sequências de 726 pb, revelando 55 haplótipos e 86 sítios polimórficos, dos quais 29 foram informativos e 57 *singletons*. O maior número de haplótipos ( $h$ ) foi verificado nas populações MA, AL e PR ( $n = 12$ ), enquanto o menor em SC ( $n = 10$ ) (Tab. 5). Diante destes dados pode-se observar uma constância no número de sítios polimórficos em ambos os genes. Isto ocorreu pelo fato de as substituições de bases terem permanecido proporcionais nos dois genes mitocondriais, evidenciando que provavelmente ambos os genes estudados sejam conservados dentro das populações de *L. leptodactyla*.



Para o gene COI, os valores de diversidade haplotípica foram altos ( $Hd = 0,992$ , variando entre 0,945 e 1,000), enquanto os índices de diversidade nucleotídica se mantiveram próximos de zero ( $\pi = 0,00534$ , variando entre 0,00332 e 0,00644) (Tab. 4). As populações RN (norte) e PR (sul) foram as que apresentaram os maiores índices de diversidade haplotípica ( $Hd = 1,000$ ), enquanto a RN foi a que apresentou a maior diversidade nucleotídica ( $\pi = 0,00644$ ). Populações MA (norte) e SC (sul) foram as que apresentaram os menores índices de diversidade haplotípica e nucleotídica, respectivamente ( $Hd = 0,945$  e  $\pi = 0,00332$ ) (Tab. 4). Para o outro gene testado NADH1, os valores de diversidade haplotípica também foram altos ( $Hd = 0,994$ , variando entre 0,970 e 1,000) e os índices de diversidade nucleotídica também se mantiveram próximos de zero ( $\pi = 0,00691$ , variando entre 0,00534 e 0,00822) (Tab. 5). Os maiores índices de diversidade haplotípica foram registrados nas populações MA (norte), AL (nordeste) e PR (sul) ( $Hd = 1,000$ ), enquanto o menor em SC (sul) ( $Hd = 0,970$ ). Já o maior índice de diversidade nucleotídica foi observado em AL (nordeste) ( $\pi = 0,00822$ ), enquanto o menor em RN (norte) ( $\pi = 0,00534$ ) (Tab. 5).

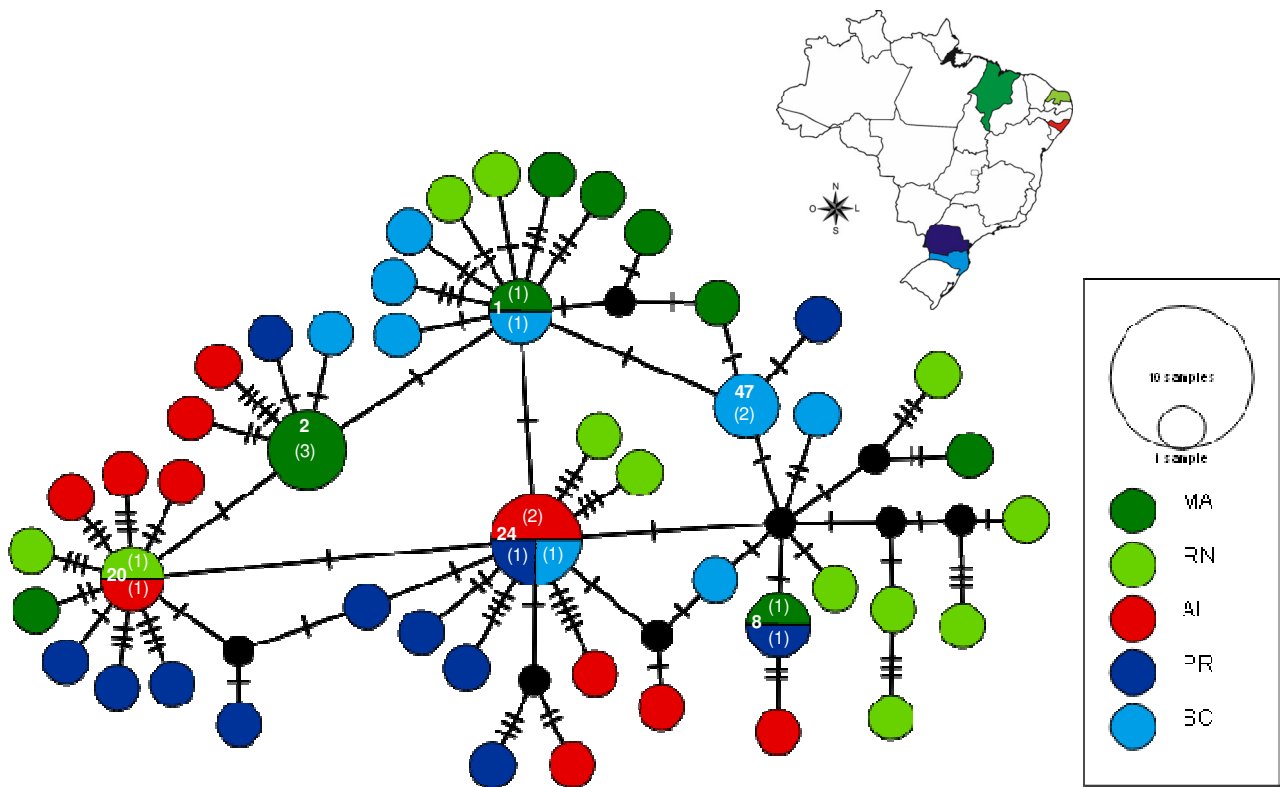
Dentre os 48 haplótipos observados para o gene COI, 42 (87,5%) foram únicos, ou seja, não foram compartilhados. O haplótipo mais comum (H24) foi observado em 4 espécimes (8,33% da amostra; AL, PR e SC), seguido pelos haplótipos H2 ( $n = 3$ ; 6,25%; MA), H1 ( $n = 2$ ; 4,16%; MA e SC), H8 ( $n = 2$ ; 4,16%; MA e PR), H20 ( $n = 2$ ; 4,16%; RN e AL) e H47 ( $n = 2$ ; 4,16%; SC), os quais ocorreram em indivíduos oriundos de populações geograficamente distantes, com aproximadamente 4.500 Km (Fig. 22 e Tab. 14). Por outro lado, o gene NADH1, dentre os 55 haplótipos, 53 (96,36%) foram únicos. O haplótipo mais comum (H14) foi observado em 5 espécimes (9,09%; RN, PR e SC), seguido do haplótipo H51 ( $n = 2$ ; 3,63%; SC) (Fig. 23 e Tab. 15).

A média geral da distância genética (pairwise  $\Phi_{ST}$ ) em todas as sequências analisadas para o gene COI foi de 0,05296 (Tab. 16), enquanto para o gene NADH1 foi de 0,023314 (Tab. 17), revelando uma baixa divergência genética entre as populações de *L. leptodactyla*. Na análise de *pairwise* para o gene COI foram observadas diferenças significativas entre a maioria das comparações, com algumas exceções: PR x AL e SC x MA (Tab. 16). Para o gene NADH1, outro padrão foi observado, com diferença significativa somente entre as seguintes populações: RN x AL; RN x PR e RN x SC (Tab. 17).

Para o gene COI, o teste AMOVA não revelou diferenças significativas entre os três grupos testados ( $p = 0,92571$ ), no entanto, diferenças significativas foram observadas entre populações dentro dos grupos ( $p = 0,00196$ ), com um percentual de variação intrapopulacional de 8,33% ( $p = 0,00000$ ), responsável por 95,22% da variação total (Tab. 16). O mesmo padrão foi observado para o gene NADH1, onde também não foram encontradas diferenças significativas entre os três agrupamentos testados ( $p = 0,46237$ ), com diferenças significativas somente entre populações dentro dos grupos ( $p = 0,04594$ , 1,71% de variação) e dentro de populações ( $p = 0,00978$ , 97,60% variação total) (Tab. 17).

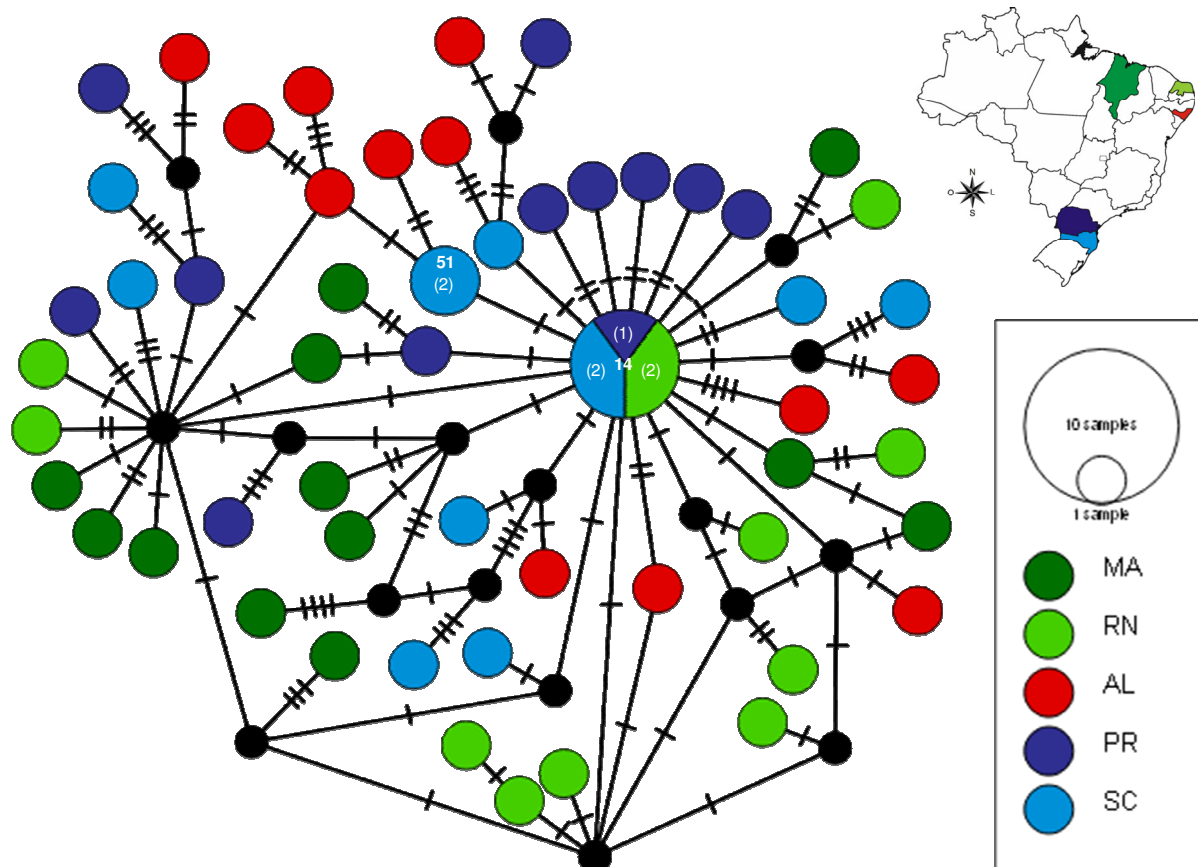
Para ambos os genes testados (COI e NADH1), os índices  $D$  de Tajima's e  $F_s$  de Fu's foram negativos para todas as populações. Para o gene COI, os valores de Tajima's  $D$  foram significantes para as populações AL ( $p = 0,00500$ ) e PR ( $p = 0,02800$ ), enquanto que para o teste Fu's  $F_s$  todas as populações apresentaram valores significativos. Quando todas as amostras foram analisadas, valores negativos significativos para ambos os testes foram encontrados (Tajima's  $D = -2,51921$  e Fu's  $F_s = -25,50466$ ) (Tab. 4). Em contrapartida, para o gene NADH1, os valores de Tajima's  $D$  e Fu's  $F_s$  foram significantes para todas as populações, exceto o valor encontrado no

teste Tajima's  $D$  para RN ( $p = 0,07400$ ). Ao combinar todas as populações, os valores dos testes de neutralidade também foram negativos e significativos (Tajima's  $D = -2,51848$  Fu's  $F_s = -25,53791$ ) (Tab. 5). Assim como observado em *M. mordax*, a análise de *Mismatch Distribution* também revelou uma distribuição unimodal das diferenças par-a-par para ambos os genes testados (COI e NADH1) (Fig. 24).



**Figura 22.** *Leptuca leptodactyla*. Rede de haplótipos mostrando as relações entre os haplótipos da sub-unidade 1 do gene mitocondrial citocromo c oxidase (COI, 965 pb). Os haplótipos são representados por círculos (o tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos em cada haplótipo). Os números entre parênteses representam o número de indivíduos dentro do haplótipo. Os número sem parênteses representam os haplótipos. As linhas conectando os círculos mostram a relação entre os haplótipos e as mutações. Pontos pretos representam haplótipos ausentes. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.





**Figura 23.** *Leptuca leptodactyla*. Rede de haplótipos mostrando as relações entre os haplótipos da sub-unidade 1 do gene mitocondrial dehydrogenase (NADH1, 726 pb). Os haplótipos são representados por círculos (o tamanho dos círculos é proporcional ao número de indivíduos em cada haplótipo). Os números entre parênteses representam o número de indivíduos dentro do haplótipo. Os número sem parênteses representam os haplótipos. As linhas conectando os círculos mostram a relação entre os haplótipos e as mutações. Pontos pretos representam haplótipos ausentes. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina.

**Tabela 15.** *Leptuca leptodactyla*. Distribuição dos 55 haplótipos entre as cinco populações amostradas, utilizando um fragmento do gene mitocondrial NADH1 (726 pb). MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Os números entre parênteses indicam o número de indivíduos de cada população.

	Haplótipos																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
MA(11)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
RN(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1
AL(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PR(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
SC(10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Total	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	5	1	1	1	1	1	1

	Haplótipos																			
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
MA(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RN(12)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AL(12)	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
PR(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
SC(10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

	Haplótipos														
	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
MA(11)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RN(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AL(12)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PR(12)	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SC(10)	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1
Total	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1

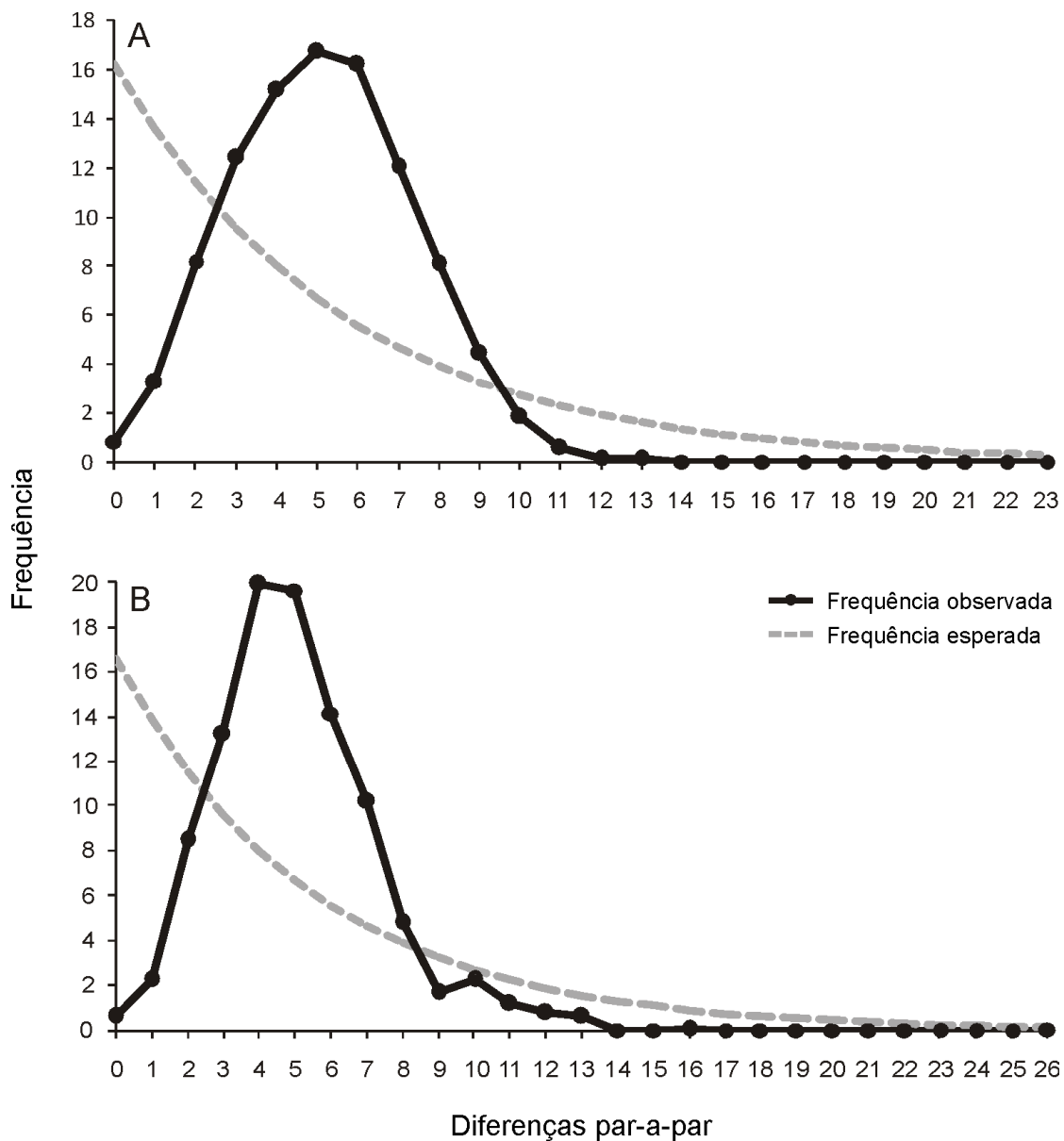
**Tabela 16.** *Leptuca leptodactyla*. Estimativa da diferença par-a-par (*pairwise*) para as cinco populações estudadas utilizando o gene COI. Valores  $\Phi_{ST}$  na diagonal abaixo correspondem aos valores de  $p$  na diagonal acima. Número de permutações: 1023. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Número entre parênteses: tamanho da população. Na tabela abaixo, valores obtidos da Análise de Variância Molecular (AMOVA) quando testados os três grupos de populações diferentes: 1) MA+RN; 2) AL e 3) PR+SC. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .

	MA(11)	RN(12)	AL(12)	PR(12)	SC(10)
MA	-	0,00195**	0,04199*	0,03223*	0,49902
RN	0,09589	-	0,01367*	0,02246*	0,00684**
AL	0,04256	0,05583	-	0,93359	0,00391**
PR	0,05480	0,05277	-0,01646	-	0,01172*
SC	-0,00613	0,09350	0,08131	0,07553	-
Fonte de variação	<i>d.f</i>	Soma dos quadrados	Variação dos componentes	Porcentual de variação	<i>p</i>
Entre grupos	2	6,538	-0,09176 Va	-3,55	0,92571
Entre populações dentro dos grupos	2	9,740	0,21531 Vb	8,33	0,00196**
Dentro de populações	52	127,915	2,45991 Vc	95,22	0,00000***
Total	56	144,193	2,58345		
Índices de fixação					
FSC: 0,08048					
FST: 0,04782					
FCT: -0,03552					



**Tabela 17.** *Leptuca leptodactyla*. Estimativa da diferença par-a-par (*pairwise*) para as cinco populações estudadas utilizando o gene NADH1. Valores  $\Phi_{ST}$  na diagonal abaixo correspondem aos valores de  $p$  na diagonal acima. Número de permutações: 1023. MA: Maranhão; RN: Rio Grande do Norte; AL: Alagoas; PR: Paraná e SC: Santa Catarina. Número entre parênteses: tamanho da população. Na tabela abaixo, valores obtidos da Análise de Variância Molecular (AMOVA) quando testados os três grupos de populações diferentes: 1) MA+RN; 2) AL e 3) PR+SC. \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ .

	MA(12)	RN(12)	AL(12)	PR(12)	SC(12)
MA	-	0,05371	0,16504	0,56641	0,08984
RN	0,03616	-	0,00684**	0,01660*	0,01855*
AL	0,01533	0,06821	-	0,59473	0,47559
PR	-0,00333	0,05675	-0,00529	-	0,24902
SC	0,01775	0,03900	-0,00000	0,00856	-
Fonte de variação	<i>d.f</i>	Soma dos quadrados	Varição dos componentes	Porcentual de variação	<i>p</i>
Entre grupos	2	6,625	0,01736 Va	0,69	0,46237
Entre populações dentro dos grupos	2	5,958	0,04321 Vb	1,71	0,04594*
Dentro de populações	55	135,333	2,46061 Vc	97,60	0,00978**
Total	59	147,917	2,52118		
Índices de fixação					
FSC: 0,01726					
FST: 0,02403					
FCT: 0,00689					



**Figura 24.** *Leptuca leptodactyla*. Mismatch Distribution para as cinco populações estudadas. A- Gene COI e B- Gene NADH1.

### 3.3. Análise comparativa

#### 3.3.1. *Minuca mordax*

O teste de Mantel não revelou uma correlação significativa entre as distâncias morfológica, geográfica e genética para a forma da carapaça ( $r = -0,09882$ ,  $p =$

0,76432), validando a hipótese nula de que as distâncias entre as matrizes são independentes uma das outras. Por outro lado, para a forma do própodo do maior quelípodo, houve uma correlação significativa entre as três matrizes de distância ( $r = 0,2907$ ,  $p = 0,043196$ ) (Tab. 18).

**Tabela 18.** *Minuca mordax*. Teste de Mantel comparando as distâncias morfológicas, genéticas e geográficas das dez populações estudadas.  $r$  = coeficiente de correlação. \*valor de  $p$  significativo.

Comparação	$r$	$p$
<b>Carapaça</b>		
Morfológica x geográfica	0,128	0,1582
Morfológica x genética	-0,2183	0,9602
Geográfica x genética	0,2956	0,0515
Morfológica x geográfica x genética	-0,09882	0,76432
<b>Própodo do maior quelípodo</b>		
Morfológica x geográfica	0,2911	0,0425*
Morfológica x genética	0,05791	0,2762
Geográfica x genética	0,01574	0,3529
Morfológica x geográfica x genética	0,2907	0,043196*

### 3.3.2. *Leptuca leptodactyla*

O teste de Mantel não revelou uma correlação significativa entre as distâncias morfológica, geográfica e genética para a forma da carapaça (COI,  $r = -0,3795$ ,  $p = 0,91667$ ; NADH1,  $r = -0,3795$ ,  $p = 0,91667$ ), tampouco para a forma do própodo do maior quelípodo para ambos os genes testados (COI,  $r = -0,3479$ ,  $p = 0,875$ ; NADH1,  $r = -0,2436$ ,  $p = 0,575$ ), validando a hipótese nula de que as distâncias entre as matrizes são independentes uma das outras (Tabs. 19 e 20).

**Tabela 19.** *Leptuca leptodactyla*. Teste de Mantel comparando as distâncias morfológicas, genéticas (gene COI) e geográficas das cinco populações.  $r$  = coeficiente de correlação. \*valor de  $p$  significativo.

Comparação	$r$	$p$
<b>Carapaça</b>		
Morfológica x geográfica	0,2577	0,23333
Morfológica x genética	-0,5645	0,98333
Geográfica x genética	-0,359	0,81667
Morfológica x geográfica x genética	-0,3795	0,91667
<b>Própedo do maior quelípodo</b>		
Morfológica x geográfica	0,1016	0,35833
Morfológica x genética	-0,6208	0,98333
Geográfica x genética	-0,3590	0,81667
Morfológica x geográfica x genética	-0,3479	0,875

**Tabela 20.** *Leptuca leptodactyla*. Teste de Mantel comparando as distâncias morfológicas, genéticas (gene NADH1) e geográficas das cinco populações.  $r$  = coeficiente de correlação. \*valor de  $p$  significativo.

Comparação	$r$	$p$
<b>Carapaça</b>		
Morfológica x geográfica	0,2577	0,23333
Morfológica x genética	-0,5645	0,98333
Geográfica x genética	-0,359	0,81667
Morfológica x geográfica x genética	-0,3795	0,91667
<b>Própedo do maior quelípodo</b>		
Morfológica x geográfica	0,1016	0,35833
Morfológica x genética	-0,1778	0,53333
Geográfica x genética	-0,2403	0,80833
Morfológica x geográfica x genética	-0,2436	0,575

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Análise morfológica

Os padrões contrastantes entre a variação morfológica e a genética obtidos para as populações de ambas as espécies no presente estudo são relativamente comuns dentre os crustáceos e refletem os efeitos contrastantes do fluxo gênico e da plasticidade fenotípica das mesmas (Marochi *et al.*, 2017). São exemplos de estudos que resultaram na discordância entre a variação genética e a morfológica: Brian *et al.*, (2006) com *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) ao longo da costa do Reino Unido, Silva *et al.*, (2010) com *Perisesarma guttatum* (A. Milne-Edwards, 1869) ao longo da costa Africana, Ituarte *et al.*, (2012) com *Neohelice granulata* (Dana, 1851) ao longo da costa do Brasil, Uruguai e Argentina, Wieman *et al.*, (2014) com o chama-maré *Uca maracoani* (Latreille, 1802) e por Marochi *et al.*, (2017) com *Armases angustipes* (Dana, 1852), sendo esses últimos dois estudos realizados ao longo da costa brasileira.

Essa incongruência entre os dados genéticos e os morfológicos e a falta de correlação entre as distâncias morfológicas, genéticas e geográficas (resultados do teste Mantel) (Tabs. 18, 19 e 20) do presente estudo, indicam que os processos responsáveis pela variabilidade do mtDNA são diferentes daqueles responsáveis pela morfologia, mostrando que esses dois parâmetros parecem ser relativamente independentes. Este padrão, também, pode indicar que a diferenciação morfológica encontrada pode ser derivada de uma série de fatores como plasticidade fenotípica, resposta alternativa às pressões seletivas específicas do habitat, e não uma causa direta de diferenças genéticas, classificação de linhagem incompleta e fatores ambientais (Brian *et al.*, 2006; Vogt, 2008; Hopkins & Thurman, 2010; Silva *et al.*, 2010; Sotka, 2012; Galligan *et al.*, 2012; Wieman *et al.*, 2014). Diferenças significativas detectáveis na morfometria e ausentes na genética, também, podem indicar que as populações de *L. leptodactyla* e *M. mordax*

se encontram num decurso recente de divergência genética (Galligan *et al.*, 2012; Wieman *et al.*, 2014). De acordo com Wieman *et al.*, (2014), a classificação incompleta da linhagem pode ocorrer quando a população efetiva é grande ou o tempo de coalescência do marcador genético não é suficiente para diagnosticar uma variação em uma determinada escala. No presente estudo, é bem provável que ambos os fatores estejam atuando em ambas as espécies. Populações de grandes tamanhos efetivos contribuem para os elevados níveis de ligação genética e para os baixos níveis de estrutura genética populacional. Por outro lado, essa incongruência entre os dados morfológicos e genéticos pode estar relacionada com o período de tempo insuficiente para que a forma do corpo e os marcadores genéticos possam mostrar variações intraespecíficas. Uma grande variedade de fatores biológicos pode atuar sobre a forma em uma escala de tempo recente, enquanto a influência genética atua sobre a variabilidade populacional em uma maior escala de tempo (Marochi *et al.*, 2017). Dessa forma, abordagens genéticas e morfológicas fornecem informações diferentes, mas complementares sobre a estrutura populacional dos chama-maré *Leptuca leptodactyla* e *Minuca mordax*, bem como é capaz de revelar padrões evolutivos desconhecidos da espécie (Hillis, 1987).

A análise morfométrica, ao contrário da análise genética, revelou que todas as populações de ambas as espécies (*L. leptodactyla* = 5 populações e *M. mordax* = 10 populações) mostraram variação intraespecífica para a forma da carapaça e do própodo do maior quelípodo seguindo um padrão geográfico claro de diferenciação morfométrica, principalmente para a forma da carapaça (Tabs. 8, 9, 10 e 11). Estes resultados são concordantes com os encontrados por Hopkins & Thurman (2010) que trataram de oito espécies de caranguejos chama-maré do Golfo do México e da porção leste dos Estados Unidos, por Wieman *et al.*, (2014) com o chama-maré *Uca maracoani*

ao longo da costa brasileira e por Hampton *et al.*, (2014) com oito espécies (dentre as oito espécies, estão inseridas *L. leptodactyla* e *M. mordax*) de chama-maré ao longo da costa do Brasil: a totalidade destes autores observaram variação intraespecífica morfológica da carapaça, utilizando como ferramenta a morfometria geométrica.

No entanto, o padrão acima descrito não pode ser considerado como uma regra geral, pois observações contrastantes são conhecidas na literatura como seguem. Ituarte *et al.*, (2012) trabalharam com o caranguejo *Neohelice granulata* ao longo da costa do Brasil, Uruguai e Argentina, cujos dados morfométricos não mostraram qualquer padrão de diferenciação morfológica. No trabalho realizado por Silva *et al.*, (2010), também, não foram constatadas diferenças morfológicas entre as populações do chama-maré *Austruca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) ao longo de um gradiente latitudinal na costa africana, o que pode estar relacionado ao fato da espécie ocupar o mesmo nicho ou nichos muito semelhantes (Skov & Hartnoll, 2001) em toda a sua extensão geográfica, o que pode explicar a ausência de diferenciação morfológica ou de formas típicas locais/regionais.

Os principais fatores responsáveis pela formação dos três agrupamentos morfológicos em ambas as espécies - *L. leptodactyla*: 1) grupo NT (populações MA e RN), 2) ND (AL) e 3) S (PR e SC); *M. mordax*: 1) grupo NN (populações PA, MA e RN), 2) NS (BA, ES e RJ) e 3) S (PR, SC e RS) pelo teste do MANOVA - provavelmente, são as pressões ecológicas similares, como as condições ambientais que conduzem à plasticidade fenotípica regionais, levando ao desenvolvimento similar de caracteres morfológicos. No entanto, ao atuarem em direções divergentes, as pressões ecológicas específicas do local podem fazer com que *L. leptodactyla* e *M. mordax* respondam plasticamente, resultando em mudanças na expressão de um caracter

morfológico particular, o que pode explicar as diferenças significativas observadas entre os agrupamentos ao longo da costa brasileira.

A divergência morfológica observada entre as populações tanto de *L. leptodactyla* (porção frontal, posterior e linha cardíaca da carapaça, e comprimento e altura da palma, porção ínfero-posterior e saliência da margem anterior da palma do maior própodo) como de *M. mordax* (porção frontal e posterior da carapaça, altura do própodo, ponta do dedo fixo e dente médio do maior própodo) pode estar relacionada à plasticidade fenotípica, impulsionada pelas diferenças ambientais entre as localidades (Sanford & Kelly, 2011; Hampton *et al.*, 2014). Outros autores que trataram de camarés, também, sustentam esta mesma hipótese (Wieman *et al.*, 2014). A plasticidade fenotípica é uma estratégia evolucionista que permite aos organismos ajustarem sua morfologia e fisiologia de acordo com as condições locais, possibilitando assim a sua sobrevivência (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986). As diferentes condições ambientais locais podem produzir uma variedade de fenótipos como uma resposta plástica, a partir do mesmo genótipo (Bradshaw, 1965; West-Eberhard, 2003; Miner *et al.*, 2005; Brian *et al.*, 2006; Vogt *et al.*, 2008; Sotka, 2012). Consequentemente, dependendo das interações do habitat-organismo, tanto a variabilidade genética quanto a plasticidade fenotípica podem gerar diversidade (Hampton *et al.*, 2014).

Como *L. leptodactyla* e *M. mordax* habitam biótopos com características próprias de amplitude de variação da salinidade e da temperatura e altitude (v. Masunari, 2006), elas estão expostas às diferentes e complexas dinâmicas ambientais, quando a estes fatores somam-se as variabilidades ambientais relacionadas com as latitudes de ocorrência das mesmas. Isto pode explicar a divergência morfológica local, bem como a plasticidade fenotípica das espécies.



Os fatores físicos e biológicos que promovem a diferenciação genética e morfológica entre populações contíguas são ainda pouco compreendidos (Dawson, 2001; Waters *et al.*, 2005). No estudo realizado por Hampton *et al.*, 2014 com oito espécies de chama-maré ao longo da costa brasileira, incluindo *L. leptodactyla* e *M. mordax*, foi verificado que a salinidade e o tamanho do grão do substrato do habitat não são responsáveis pelas variações morfológicas na forma da carapaça dentro das espécies. Provavelmente, no presente estudo a salinidade também não esteja interferindo na morfologia da carapaça de *M. mordax*, pelo fato de todas as populações terem sido coletadas em ambientes com a mesma salinidade (salinidade = 0). Já para as populações de *L. leptodactyla* outro cenário foi observado: a salinidade registrada oscilou entre os ambientes das diferentes populações ao longo do litoral brasileiro (MA = 8, RN = 26, AL = 15, PR = 12, SC = 20). No entanto, assim como observado por Hampton *et al.*, (2014) para a referida espécie, é bem provável que o teor de salinidade também não esteja influenciando a morfologia da carapaça, pois, as populações do AL (salinidade = 15) e PR (salinidade = 12) que estão inseridas em ambientes com salinidades de valores próximos, foram agrupadas em grupos distintos no cluster, assim como a população do MA (salinidade = 8) que vive em ambientes de salinidade baixa foi agrupada no cluster junto com a população do RN, que ocorre em águas de salinidade alta (= 26) (Fig 14).

Por outro lado, para Hopkins *et al.*, (2016) é possível que a forma da carapaça dos chama-maré seja influenciada por respostas ao estresse de salinidade e aclimação, uma vez que esses caranguejos sendo intertidais, mostram uma gama de tolerâncias fisiológicas à salinidade que reflete nos seus habitats preferenciais (Thurman 2002, 2005; Thurman *et al.*, 2010). Portanto, o fato da salinidade poder interferir na morfologia dos organismos não pode ser descartada e estudos mais aprofundados sobre a relação entre esta variável e a morfologia dos chama-marés são desejáveis. Sustenta a

necessidade desta vertente o estudo realizado por Mazzarella *et al.*, (2015) com o peixe *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, que sofreu grandes mudanças fenotipicamente plásticas na sua forma corporal em resposta à salinidade, após uma geração.

Embora os substratos de onde as populações foram amostradas, não tenham sido analisados granulometricamente, foi observado que as populações de *L. leptodactyla* ocorreram sistematicamente em solo arenoso e, portanto, esta variável dificilmente explicaria a variação morfológica obtida nas populações desta espécie.

Por outro lado, as populações de *M. mordax* que compuseram o agrupamento sul foram encontradas tanto em substratos bastante lodosos (populações PR e SC) como naqueles bastante compactos (RS), o que indica que o tipo de substrato não está influenciando a morfologia da carapaça, corroborando os resultados de Hampton *et al.*, (2014) para a mesma espécie.

Resultados contrários foram obtidos por Marochi *et al.*, (2017) com o caranguejo *Armases angustipes* ao longo da costa brasileira, onde o tipo de habitat esteve correlacionado com a variação morfológica, separando as populações em dois ramos, aquelas que ocorrem em substrato arenoso (AL, ES e MA) daquelas de solo rico em matéria orgânica (BA e RN). Os autores ainda relatam que essa semelhança morfológica das populações que ocorrem no mesmo substrato pode refletir pressões semelhantes às quais os indivíduos estão submetidos, como presença de predadores e disponibilidade de alimento.

Outro fator que pode influenciar a forma da carapaça é a temperatura/umidade. Funcionalmente, a forma da carapaça tem sido associada à tolerância à dessecação (Crane, 1975) e, as diferenças na morfologia da carapaça entre as espécies de camarão são expressas principalmente no tamanho e na forma da região branquial (Hopkins & Thurman, 2010; Hampton *et al.*, 2014). Hampton *et al.*, (2014) conjecturaram que a

variação morfológica intraespecífica na forma da carapaça encontrada em oito espécies de chama-maré (incluindo *L. leptodactyla* e *M. mordax*) pode estar relacionada com a oscilação da umidade que, por sua vez, determina a conservação de água nas brânquias. Estes autores consideram que as diferenças de umidade entre os diferentes habitats podem afetar a expressão gênica e a variação morfológica através de um mecanismo epigenético não identificado. Ainda, neste estudo foi observado que, de uma forma geral, as populações da região sul apresentaram um cume ântero-lateral mais amplo e menor comprimento de carapaça do que as populações do norte. As variações nas regiões hepáticas e branquiais manifestaram-se como um inchaço (região hepática) e um alargamento da carapaça (região branquial). No entanto, foram observadas diferenças nos padrões de divergência entre as populações do norte e do sul entre as oito espécies de chama-maré: *M. mordax*, *M. burgersi* e *L. leptodactyla* apresentaram um inchaço na região hepática; *M. vocator* e *M. rapax* mostraram um alargamento na região branquial; *L. cumulanta* e *L. thayeri* mostraram um inchaço generalizado na carapaça e *U. maracoani* diferiu de todas as outras espécies ao mostrar um alargamento nas regiões hepática e branquial.

Os resultados obtidos no presente estudo foram similares ao encontrado por Hampton *et al.*, (2014), no que concerne à morfologia: populações de *M. mordax* da região sul (PR, SC e RS) apresentam uma carapaça mais larga e de menor comprimento, ao contrário das populações mais ao norte (AP, PA, MA e RN), as quais possuem uma carapaça mais estreita e de maior comprimento. Por outro lado, as populações do centro da costa brasileira (BA, ES e RJ) mostraram tanto características das populações do sul quanto do norte (Fig. 8). As populações da região norte apresentaram um alargamento nas regiões hepáticas e branquial, o que pode ser uma resposta plástica às condições ambientais estressantes, como as temperaturas médias mais elevadas nessa região, ao

contrário das populações da região sul, as quais apresentam temperaturas médias mais baixas (Alvares *et al.*, 2014). Portanto, essa diferença morfológica observada pode estar relacionada com as distintas temperaturas ao longo da costa brasileira. A região branquial da carapaça que sobrepõe às brânquias assegura a conservação da água (Hampton *et al.*, 2014). Dessa forma, ampliando as câmaras branquiais, estas provavelmente podem servir como proteção contra a dessecação (Jones, 1941). Portanto, o mesmo padrão observado por Hampton *et al.*, (2014) (variação da umidade em relação a sua conservação de água nas brânquias) parece estar conduzindo as variações morfológicas na carapaça das populações de *M. mordax*. No entanto, como foram registradas diferenças genéticas significativas entre as populações do sul x norte e centro, é difícil determinar se o padrão observado de variação morfológica é resultado de traços genéticos ou a ação de mecanismos plásticos em resposta às pressões do habitat (Beaumont & Wei, 1991; De Aranzamendi *et al.*, 2008; Hoffman *et al.*, 2010).

No trabalho realizado por Wieman *et al.*, (2014) com o chama-maré *Uca maracoani* ao longo da costa brasileira, também foram observadas diferenças significativas na morfologia da carapaça entre as populações do norte e do sul do Brasil, assim como no presente estudo. Essas variações morfológicas estavam concentradas no centro da carapaça (depressão H) e ao longo da margem ântero-lateral. No entanto, não foram observadas diferenças genéticas entre as populações amostradas, portanto, essas populações são homogêneas ao longo da costa brasileira. Os autores atribuem que essa incongruência dos dados genéticos e morfológicos pode estar relacionada com um ou com a combinação de uma série de fatores, como: plasticidade fenotípica, classificação incompleta da linhagem e divergência genética recente ou em curso.

Embora as diferenças na morfologia da carapaça entre as espécies de caranguejo chama-maré sejam expressas principalmente no tamanho e na forma da região branquial

(Hopkins & Thurman, 2010; Hampton *et al.*, 2014), estas diferenças podem ser expressas em outras regiões da carapaça, como a cardíaca e a mesogástrica (depressão H da carapaça), como observado em *Leptuca spinicarpa* (Rathbun, 1900) (Hopkins & Thurman, 2010), *Leptuca panacea* (Novak & Salmon, 1974) (Hopkins & Thurman, 2010) e *Uca maracoani* (Wieman *et al.*, 2014). No presente estudo, também, foram observadas variações nas regiões cardíaca e mesogástrica para *L. leptodactyla* e na região cardíaca em *M. mordax*, no entanto, as populações de *L. leptodactyla* apresentarem maiores variações na região cardíaca do que as populações de *M. mordax*, esse fato pode estar relacionado aos diferentes graus de plasticidade entre as espécies.

As populações de *L. leptodactyla* apresentaram um cenário morfológico totalmente diferente das populações de *M. mordax*. Apesar dos três agrupamentos formados (NT, ND e S) serem considerados diferentes significativamente ao longo de uma escala macrogeográfica, houve sobreposição de morfotipos (Fig. 14). O mesmo padrão foi observado por Hampton *et al.*, (2014) para *L. leptodactyla* e *M. mordax*, nos quais os autores observaram que as populações do norte e do sul do Brasil de *M. mordax* foram mais divergentes entre si na morfologia da carapaça, quando comparado com as populações do norte e do sul do Brasil de *L. leptodactyla*, que mostrou sobreposição dos morfotipos.

As populações de *L. leptodactyla* da região norte (MA e RN) foram mais semelhantes morfológicamente às populações da região sul (PR e SC), sendo que se levarmos em conta as condições físicas distintas ao longo da costa brasileira, o esperado seria que a população localizada mais ao centro (AL) fosse mais semelhante morfológicamente as populações da região norte ou apresentasse uma morfologia intermediária entre as populações que estão localizadas mais ao norte e mais ao sul (Fig. 14). Portanto, parece que nesse caso a temperatura não está conduzindo as variações

morfológicas na carapaça entre as populações de *L. leptodactyla*. Até agora, nenhum fator ambiental definido parece estar conduzindo às variações morfológicas nas populações de *L. leptodactyla*, portanto a fonte de variação morfológica nessa espécie permanece desconhecida. O fato da temperatura estar possivelmente correlacionada com as variações morfológicas nas populações de *M. mordax* e não nas populações de *L. leptodactyla*, pode estar relacionado aos diferentes graus de plasticidade entre as espécies. De acordo com Brian *et al.*, (2006), embora seja possível sugerir como as variações na morfologia podem ser adaptáveis em diferentes ambientes, é difícil separar as possíveis explicações causais, devido a complexidade da relação entre o fenótipo, o local físico e as condições/relações sincológicas. De acordo com Hopkins & Thurman (2010), fatores ambientais ou epigenéticos desempenham um papel importante na promoção da variação fenotípica nos caranguejos chama-maré.

O fato da população de *L. leptodactyla* de AL (central) apresentar uma morfologia bem distinta das populações do norte e do sul pode estar relacionado com as diferentes pressões ecológicas, as quais podem ter origens diversas, como alimentação/forrageamento, defesa, disponibilidade de habitat, aquisição de alimentos e até perturbações causadas por humanos (Smith, 2004; Brian *et al.*, 2006). Uma das mais prováveis pressões ecológicas que a população de AL está sofrendo, pode estar relacionado com as perturbações causadas por humanos, pelo fato dessas populações estarem habitando uma área de manguezal bastante impactada por dejetos de origem humana (observações pessoais: muito lixo na área de coleta).

Os resultados da MANOVA (utiliza as pontuações dos dois primeiros eixos para avaliar as diferenças entre os grupos das populações) revelaram uma estruturação populacional morfológica para a forma do quelípodo com três agrupamentos, tanto para *L. leptodactyla* quanto para *M. mordax* ao longo da costa: 1) NT (MA, RN), 2) ND

(AL) e 3) S (PR e SC); 1) NN (PA, MA e RN), 2) NS (BA, ES e RJ) e 3) S (PR, SC e RS), respectivamente (Tabs. 9 e 11). Por outro lado, nos clusters (distância média de Mahalanobis entre as populações), não foi possível visualizar de forma clara a formação desses agrupamentos, devido à sobreposição dos morfotipos.

Diferentemente da configuração do cluster para a morfologia da carapaça, com a qual os agrupamentos formados foram distintamente separados, para a forma do quelípodo um cenário totalmente inverso foi observado, com a sobreposição dos morfotipos, não havendo uma segregação muito clara. Essas diferenças contrastantes provavelmente estão relacionadas à plasticidade na forma da carapaça e no própodo do maior quelípodo. De acordo com a literatura, nos crustáceos o formato da carapaça aparentemente é um elemento considerado mais conservador, ou seja, é uma estrutura evolutivamente mais estável, menos susceptível a alterações morfológicas quando comparadas aos quelípodos (Harrison & Crespi, 1999; Hopkins & Thurman, 2010). Essa última estrutura, apesar da sua importância alimentar, comportamental e reprodutiva, apresenta maiores índices de anormalidades tais como: perda e consequente regeneração, má formação, entre outros (Mariappan *et al.*, 2000). Dessa forma, já era esperado que o própodo do maior quelípodo apresentasse maiores variações de forma causada por fatores distintos de fonte genética e geográfica. Essa inferência pode ser suportada pelo fato de que na maioria dos casos os maiores valores de correlação (mesmo não sendo significativos estatisticamente) foram registrados para a carapaça e não para o própodo do maior quelípodo (Tabs. 18, 19 e 20). Assim como observado no presente estudo, no trabalho realizado por Silva *et al.*, (2010) com o chama-maré *Austruca annulipes* também foi observado que o quelípodo apresentou um padrão de variação de forma muito mais evidente do que a carapaça. Essa variação de forma

estava concentrada no comprimento e na largura do dedo fixo (pólex) e no tamanho do manus.

A seleção sexual é considerada a força responsável pela evolução de algumas das estruturas e comportamentos mais marcantes da natureza (Darwin, 1871). Alguns traços podem funcionar tanto como armamento em encontros agonísticos entre os machos, quanto como um ornamento sexual para a atração das fêmeas (Berglund 1996; Mariappan *et al.*, 2000), como é o caso do quelípodo avantajado nos machos dos caranguejos chama-maré (Crane, 1975; Rosenberg, 2002).

De acordo com Brian *et al.*, (2006) as variações na morfologia do quelípodo podem estar relacionadas com a densidade populacional, a qual influencia a taxa e intensidade das interações intra-específicas. No estudo realizado por Mac Farlane *et al.*, (2000) com o caranguejo *Heloecius cordiformis* (H. Milne Edwards, 1837), foram observadas variações de pigmentação nos quelípodos, as quais foram atribuídas às diferenças na densidade populacional e aos níveis de competição inter e intra-específica. No estudo realizado por Debuse *et al.*, (2001) com a lagosta *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758), as variações na morfologia do quelípodo também foram associadas a densidade populacional.

Além da densidade populacional, outros fatores também podem estar envolvidos nas variações de forma dos quelípodos, como: tipo de alimento, qualidade e disponibilidade (Smith & Palmer, 1994). No estudo realizado por Kennishi *et al.*, (1996) com o caranguejo *Grapsus albolineatus* Latreille in Milbert, 1812, foi observado que a morfologia do quelípodo foi influenciada pelos recursos alimentares. Como outro exemplo, pode ser citado os trabalhos realizados com *Cancer productus* Randall, 1840 e *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, onde foi observada plasticidade no tamanho das



quelas, devido a diferentes tipos de dietas manipulativas (Smith & Palmer, 1994; Davis *et al.*, 2005, respectivamente).

No presente estudo, provavelmente somente a primeira hipótese (densidade populacional/proporção sexual) pode estar influenciando a morfologia dos quelípodos em ambas as espécies estudadas, refletindo em uma variação morfológica intraespecífica divergente quando comparada com a carapaça. No caso dos caranguejos chama-maré, a segunda hipótese (influência dos recursos alimentares) foi descartada pelo fato desses caranguejos utilizarem o seu maior quelípodo para o comportamento de corte (servindo como sinal de seleção sexual) e como armamento em competição intrasexual direta, e não para a alimentação, sendo somente o menor quelípodo destinado para as atividades alimentares nos machos (Crane, 1975; Rosenberg, 1997, 2002).

Nas análises morfométricas para ambas as espécies estudadas, foram observadas divergências significativas de tamanho para a carapaça e para o própodo do maior quelípodo entre as populações ao longo da costa brasileira. De acordo com a literatura, essas diferenças podem estar relacionadas aos efeitos da temperatura sobre o custo metabólico de um crescimento maior, pressão de predação ou concorrência interespecífica (Hopkins & Thurman, 2010). Hopkins & Thurman (2010) citam em seu trabalho que o tamanho máximo em algumas espécies de chama-maré pode também estar correlacionado com a salinidade e simpatria com congêneres (C. L. Thurman, dados não publicados). Portanto, essas hipóteses podem explicar as variações de tamanho (carapaça e própodo do maior quelípodo) entre as populações de *L. leptodactyla* e *M. mordax*.

#### 4.2. Análise genética

Para o chama-maré *Leptuca leptodactyla* quando testado o gene NADH1, tanto a rede de haplótipos (haplótipos compartilhados por populações separadas por aproximadamente 2.620 Km, entre RN e SC) (Fig. 23) como os valores de  $\Phi_{ST}$  não significativos para a maioria das populações, apontaram para um cenário com ausência de estruturação genética entre as populações, ou seja, *L. leptodactyla* apresentou uma alta conectividade interpopulacional. Já para o gene COI, o qual apresentou um maior grau de diversidade genética do que o NADH1, os valores de  $\Phi_{ST}$  foram significativos para a maioria das populações estudadas (Tab. 16), no entanto, na rede de haplótipos é possível observar o compartilhamento de haplótipos por populações separadas por 4.256 Km (entre MA e SC) (Fig. 22), apontando também para a ausência de um padrão de estrutura genética espacial clara. A concordância dos resultados entre os marcadores moleculares de evolução distinta (COI e NADH1) agrega força ao panorama de amplo fluxo gênico e ausência de estruturação genética em *L. leptodactyla*. Este cenário é condizente com a provável estratégia de exportação das larvas desta espécie para o mar aberto (ver Cap. 1), no qual fatores oceanográficos, como as correntes marinhas superficiais do Atlântico, podem agir de forma a ampliar a dispersão das larvas, levando a uma diversidade homogênea no litoral brasileiro. Provavelmente, sucessivas migrações entre os estuários adjacentes ou populações próximas devem ser suficientes para a homogeneização genética nas diferentes populações (Kimura & Weiss, 1964; Slatkin & Maddison, 1990).

Po outro lado, os resultados para *M. mordax* utilizando o gene COI, tanto a rede de haplótipos (haplótipos compartilhados por populações separadas por aproximadamente 5.678 Km, entre AP e PR) (Fig. 20) como os valores de  $\Phi_{ST}$  não significativos para algumas populações, revelaram que também há fluxo gênico entre as

populações estudadas ao longo da costa do Brasil. Apesar da ausência de uma forte estruturação genética entre as populações, foi constatado através da rede de haplótipos um agrupamento das populações exclusivamente do sul do Brasil (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul). Estes resultados permitem concluir que o fluxo gênico entre as populações do sul e as demais (populações do norte-nordeste e nordeste-sudeste do Brasil) parece estar restrito, apresentando uma moderada estruturação genética em relação às demais populações.

Adicionalmente, a rede de haplótipos de *M. mordax* é parcialmente condizente com a estratégia de retenção das larvas no ambiente estuarino (Martins & Masunari, aceito para publicação), no entanto, é bem provável que ocorra um reduzido escape de larvas para a região costeira, garantindo o fluxo gênico entre as populações. Esta suposição está baseada na sobrevivência de algumas raras larvas de *M. mordax* em salinidade 30 (Martins & Masunari, aceito para publicação). Segundo Thorpe *et al.*, (2000), apesar dos modelos de fluxo gênico entre populações variarem entre si, conclusões comuns e quase que independentes, são de que na ausência de pressões seletivas, a migração de um único indivíduo seria suficiente para homogeneizar as populações.

Por outro lado, a tendência observada nas populações de *M. mordax* da região sul de apresentarem uma troca gênica reduzida com as das regiões norte-nordeste e nordeste-sudeste do Brasil, pode estar relacionada a um conjunto de variações abióticas (manguezal reduzido ou ausente) e bióticas locais, assim como, os efeitos interferentes da morfologia da costa, os quais podem causar variação local no nível do mar na região costeira e, conseqüentemente interferir no fluxo genético dentro dos estuários (Aoki *et al.*, 2008; Robins *et al.*, 2013). Também, as forças opostas entre as marés de inundação e as descargas dos rios influenciam a troca gênica em um ambiente estuarino, podendo

limitar a dispersão dentro de um único estuário a jusante (plataforma continental) como também se tornar uma barreira ao recrutamento rio acima por larvas tardias (megalopa) para os habitats dos adultos de água doce. Como exemplo desta influência, pode ser citado o trabalho de Staton *et al.*, (2014) com o chama-maré *Minuca minax* (LeConte, 1855) realizado na Carolina do Sul, EUA. Neste estudo, foi verificada uma estruturação genética dentro de um único sistema fluvial ao longo de um trecho de 49 Km que apresentava valores extremos de salinidade: o fluxo gênico entre as populações da porção superior e as da inferior do mesmo sistema estuarino foi limitado. Portanto, além das variações abióticas e bióticas locais e os efeitos interferentes da morfologia da costa, o regime de escoamento dos rios dentro do ambiente estuarino, também, constitui um obstáculo significativo na dispersão larval para a plataforma continental.

Os resultados genéticos obtidos para *L. leptodactyla* e *M. mordax* sugerem, respectivamente, um alto e reduzido nível de fluxo de genes entre as populações e, pode-se concluir que a Corrente Sul Equatorial (CSE) não parece atuar como uma barreira para a dispersão das larvas destas espécies.

Outro questionamento do presente estudo seria o papel da foz do Rio Amazonas como barreira geográfica para a dispersão de *M. mordax*, como registrado para outros animais marinhos como corais, peixes recifais, gastrópodes, dentre outros (Haemig, 2011). Considerando que as barreiras ambientais como a temperatura e salinidade da água são deletérias para a sobrevivência ou desenvolvimento das larvas de *M. mordax* (Martins & Masunari, aceito para publicação), paradoxalmente, a população do Amapá (AP) não mostrou qualquer diferenciação com a maioria das demais populações estudadas (PA, MA, RN, BA, ES, RJ e PR), nem mesmo quando com a do Paraná (PR), localizada a 5.678 Km de distância.

Assim como observado no presente estudo, a Corrente Sul Equatorial (CSE) não atua como uma barreira na dispersão larval, também, para as populações de *Uca maracoani* providas dos estados AP, MA, CE, PE, BA, ES, RJ e PR, as quais foram consideradas homogêneas (Wieman *et al.*, 2014). Similarmente, o Rio Amazonas que é largamente conhecido como uma grande barreira geográfica para dispersão larval, não interferiu no fluxo gênico entre as populações brasileiras de *Minuca rapax*, devido ao compartilhamento de haplótipos entre as populações do Pará e de São Paulo e, entre estas com as do Suriname que estão separadas por cerca de 5.500 Km (Laurenzano *et al.*, 2016). Ainda nesse mesmo estudo, foi observado, que o referido rio não atuou como uma barreira ao fluxo gênico entre as populações de *L. leptodactyla*, devido ao compartilhamento de haplótipos entre as populações do Pará e da Bahia. No entanto, houve uma distinta separação entre as populações do Atlântico e da região Caribenha em ambas as espécies - *M. rapax*, e *L. leptodactyla*. Os autores relatam que, possivelmente, somente em conjunção, os rios Orinoco e Amazonas são capazes de atuar como uma barreira biogeográfica para a dispersão das larvas de ambas as espécies.

Resultados similares ao do presente estudo foram obtidos por Laurenzano *et al.*, (2012) com populações de *Leptuca uruguayensis* que ocorrem do sul do Brasil ao norte da Argentina: o Rio da Prata não impede o fluxo gênico entre as populações do norte (São Paulo, Brasil) e do sul (Mar Del Plata, Argentina). Paradoxalmente, resultados contrários foram observados para o grapsídeo *Neohelice granulata* (Dana, 1851) cuja distribuição geográfica abrange do sudeste do Brasil à Argentina. Ao investigar se o Rio da Prata e as correntes marinhas das Malvinas e Sul do Brasil poderiam atuar como uma barreira biogeográfica para a dispersão larval ao longo dos 4.000 Km: dois grupos geneticamente distintos foram evidenciados, um ao sul e o outro ao norte do Rio da Prata, cuja diferenciação genética entre os grupos foi consistente com os padrões

prevalentes de correntes ao longo da costa. Portanto, as correntes oceânicas, também, podem ser fatores determinantes nos padrões filogenéticos de certas espécies de caranguejo (Ituarte *et al.*, 2012)

Esse mesmo cenário de falta ou fraca estruturação genética observado para ambas as espécies do presente estudo, analogamente, também foi relatado em outros chama-marés e caranguejos, cuja distribuição geográfica é extensa ou restrita, tais como *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (McMillen-Jackson & Bert, 2003), *Pachygrapsus crassipes* (Randall, 1840) (Cassone & Boulding, 2006), *Cardisoma guanhumi* Latreille in Latreille, Le Peletier, Serville & Guérin, 1828 (Oliveira-Neto *et al.*, 2008), *Ucides cordatus* (mais de 3.000 Km) (Linneaus, 1763) (Oliveira-Neto *et al.*, 2007), *Tubuca arcuata* (De Haan, 1835) (Aoki *et al.*, 2008), *Austruca annulipes* (cerca de 3.300 Km) (H. Milne Edwards, 1837) (Silva *et al.*, 2010), *Paraleptuca crassipes* (White, 1847) (Shih *et al.*, 2012), *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1853) (Thiercelin, 2015), *Austruca sindensis* (Alcock, 1900) (Shih *et al.*, 2015) e *Armases angustipes* (cerca de 4.000 Km) (Dana, 1852) (Marochi *et al.*, 2017).

Essa falta de diferenciação genética entre as populações, que não é um caráter compartilhado por todos os crustáceos estuarinos, pode ser atribuída a uma fase larval planctônica estendida (Gooch, 1975; Crisp, 1978) ou até mesmo ao deslocamento das fêmeas adultas e ovígeras pela linha costeira, como observado para o caranguejo *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 ocorrente na Alemanha. As fêmeas ovígeras desta espécie migram em direção a jusante do rio para eclodirem as suas larvas e, após o desenvolvimento completo das larvas de *E. sinensis* na região costeira, os juvenis podem migrar até 1.000 Km a montante, onde se encontra a população adulta (Anger, 1991). Como é improvável que as fêmeas ovígeras dos chama-maré dispersem por longas distâncias, devido ao seu comportamento de permanecerem grande parte do dia

escondidos em tocas, a única forma de dispersão da espécie seria através do movimento das larvas planctônicas.

O longo período larval planctônico juntamente com o potencial de exportar as larvas passivamente pelas correntes oceânicas ou por meio de correntes do rio para fora dos estuários leva a uma previsão de altos níveis de dispersão e conectividade genética entre as populações e, conseqüentemente, não permite uma evolução da estruturação genética (Awise, 1994; Palumbi, 1994; Bohonak, 1999; Shanks, 2009). No entanto, muitos estudos não suportam esse paradigma de que os organismos com larvas pelágicas geralmente apresentam altos níveis de fluxo gênico e baixos níveis de diferenciação genética e, portanto, a aparente relação entre a duração larval pelágica e a conectividade está longe de ser universal em espécies de zonas marinhas e de ecossistemas costeiros (Shulman & Bermingham, 1995; Barber *et al.*, 2000; Weersing & Toonen, 2009; Kelly & Palumbi, 2010; Wieman *et al.*, 2014). Estudos evidenciaram a presença de estruturação genética em espécies de chama-maré tanto com um período de desenvolvimento larval prolongado no plâncton (com alto potencial de dispersão), como naquelas separadas geograficamente em uma escala mais restrita, como em: *Minuca pugnax* (Smith, 1870) (Sanford *et al.*, 2006), *Paraleptuca splendida* (Stimpson, 1858) (Shih *et al.*, 2012) e *Minuca rapax* (Smith, 1870) (Laurenzano *et al.*, 2013; 2016), onde foi observado uma alta estruturação genética e em *Leptuca pugilator* (Bosc, 1801) (Weese *et al.*, 2009) e *Minuca minax* (Le Conte, 1855) (Staton *et al.*, 2014), os quais apresentaram uma moderada e fraca estruturação genética, respectivamente. Portanto, pode-se concluir que, não se pode avaliar a diferenciação genética de populações apenas com base no potencial fluxo de genes de suas larvas pelágicas de longa duração.

A duração do desenvolvimento larval no ambiente pelágico e o potencial de dispersão, não parecem ser os únicos fatores responsáveis pela conectividade dos

invertebrados marinhos (Palumbi, 1994; Shanks, 2009), que se mostra altamente complexa. Tanto fatores ambientais (padrões de circulação oceanográfica, padrões de circulação de massas de ar, barreiras físicas como presença de ilhas, eventos geológicos históricos, tipo de desembocadura de rios e topografia do litoral) como biológicos (história de vida da espécie, adaptações comportamentais de larvas e adultos, sucesso no acasalamento e na migração de larvas e adultos, diferentes tolerâncias a variáveis abióticas e pressões locais de seleção) são importantes contribuidores que podem interferir na estruturação genética dos organismos e que devem ser levados em consideração ao conjecturar o grau de diferenciação genética das populações marinhas (Koehn, 1969; Burton, 1983; Hedgecock, 1986; Reeb & Avise, 1990; McMillen-Jackson *et al.*, 1994; McCartney *et al.*, 2000; Riginos & Nachman, 2001; Poulin *et al.*, 2002; Warner & Cowen, 2002; Palumbi, 2003; Chambers *et al.*, 2006; Sanford *et al.*, 2006; Pringle & Wares, 2007; Weese *et al.*, 2009; Laurenzano *et al.*, 2013).

De acordo com a literatura, a dispersão larval entre um estuário e outro pode estar limitada tanto pelas grandes distâncias entre os mesmos, distintas propriedades físicas das águas estuarinas e interface com o oceano costeiro (Mann 1988; Largier, 1993), bem como pelos desafios fisiológicos associados a uma história de vida alternada entre águas estuarinas e costeiras (Cognetti & Maltagliati, 2000). Consequentemente, no presente estudo, pode-se inferir que a conectividade entre as populações de *M. mordax* foi mais restrita do que as de *L. leptodactyla*. Enquanto os adultos da primeira espécie se estabelecem na parte mais interna da baía, acima do nível dos manguezais, onde a água é praticamente doce (Crane, 1975; Martins, 2014), os adultos da segunda ocupam áreas polihalinas do estuário facilitando a exportação de larvas para o ambiente de mar aberto (v. Cap. 1).



A duração da fase larval relativamente longa observada nas espécies estudadas (*L. leptodactyla* = 24,10 dias e *M. mordax* = 24,65 dias) poderia facilitar a dispersão (pelo sistema de correntes superficiais do Atlântico) e troca gênica das populações de ambas as espécies; apesar disso, a estrutura genética populacional foi moderada a fraca nestas espécies, o que pode estar relacionado com outros fatores determinantes para o fluxo de genes. Além disso, é sabido que o grande tamanho da população efetiva contribuiu para os níveis elevados de conectividade genética e, conseqüentemente para os baixos níveis de estruturação genética das populações (Awise *et al.*, 1984). Ao comparar à rede de haplótipos de ambas as espécies estudadas, pode-se inferir que o modo de migração das larvas (retenção e exportação) de cada uma das espécies parece atuar sobre a variabilidade genética, a qual pode estar associada a diferentes níveis de fluxo gênico entre os estuários.

Um dos mais proeminentes fatores que interferem diretamente sobre o mecanismo de dispersão larval é a tolerância das larvas às diferentes salinidades. O chama-maré *L. leptodactyla* por apresentar a provável estratégia de exportação larval para águas mais salinas (ótimo de salinidade = 35) (ver Cap. 1), foi o que apresentou maior variabilidade genética quando comparado com *M. mordax*, que mostrou um fluxo gênico mais limitado, provavelmente devido à possível estratégia de retenção larval observada na espécie (ótimo de salinidade = 20) (Martins & Masunari, aceito para publicação). Resultados similares ao do presente estudo podem ser observados no seguinte exemplo: No estudo realizado por Weber & Levy (2000) com *Callinectes danae* Smith, 1869, foi observado uma elevada estruturação genética entre populações geograficamente próximas (< 250 Km). Diferentemente dos caranguejos *Austruca annulipes* (Silva *et al.*, 2010) e *Cardisoma guanhumi* (Oliveira-Neto *et al.*, 2008), cuja dispersão das larvas consiste em mecanismos de exportação larval para alto mar, em *C.*

*danae* tem sido demonstrado padrões de retenção larval, o que explicaria tais diferenças (Weber & Levy, 2000). De acordo com Wolf (1981), embora ainda não esteja claro se a retenção estuarina é um processo passivo ou ativo, o comportamento larval ou recrutamento local parece ser a explicação mais plausível para os níveis observados de heterogeneidade genética (estruturação moderada) em *C. danae* (Weber & Levy, 2000).

A circulação das águas superficiais do Atlântico tropical é bastante complexa e consiste basicamente em um giro Equatorial formado pelas Contracorrentes Equatorial do Norte (CCEN), Guiné e três ramos (norte, central e sul) da Corrente Equatorial do Sul (CES). O ramo sul da Corrente Sul Equatorial se bifurca (a aproximadamente 15°S) dando origem as duas principais correntes atuantes no litoral brasileiro: a Corrente do Norte do Brasil e a Corrente Sul do Brasil (Peterson & Stramma, 1991). A maior parte da vazão da Corrente Sul Equatorial alimenta a Corrente do Norte do Brasil, que flui em direção ao hemisfério norte, com velocidade média de 0,6-1,0 m/s (Arnault *et al.*, 1999), enquanto uma menor fração origina a Corrente Sul do Brasil, com velocidade média de 0,5 a 0,6 m/s. Uma vez que os estágios larvais de *L. leptodactyla* e *M. mordax* duram aproximadamente 24,10 (ver Cap. I) e 24,65 dias (Martins & Masunari, aceito para publicação), as larvas estão sob influência da Corrente do Norte do Brasil e da Corrente Sul do Brasil poderiam, potencialmente, migrar a distâncias de 2.082,25 e 1.249,344 Km e 2.129,76 e 1.277,856 Km, respectivamente. No entanto, mesmo em espécies com um alto potencial de dispersão, sucessivas migrações entre estuários adjacentes seriam suficientes para a manutenção do fluxo gênico/homogeneização entre as populações (Oliveira-Neto *et al.*, 2008). Este mecanismo de dispersão parece ser o de *M. mordax*, uma vez que, a maioria de suas larvas não suportam altas salinidades de mar aberto (Martins & Masunari, aceito para publicação).

O padrão de estruturação genético observado no presente estudo sugere a dinâmica das correntes oceânicas como principais fatores, as quais podem estar atuando como mediadora do fluxo gênico entre algumas dessas regiões estudadas, em maior ou menor escala. De acordo com a literatura, as correntes oceânicas do Atlântico apresentam variações de força e sentido durante o ano (Lumpkin & Garzoli, 2005; Rodrigues *et al.*, 2007). A bifurcação da CSE atinge sua posição mais ao sul em julho, aumentando o transporte para o norte, enquanto que a posição mais ao norte é alcançada em novembro, aumentando o transporte para o sul (Rodrigues *et al.*, 2007). Por outro lado, as fêmeas ovígeras de *L. leptodactyla* ocorrem nos meses de novembro a março (Martins *et al.*, 2016), enquanto as de *M. mordax* estão presentes na primavera e no verão (Fransozo *et al.*, 2009). Caso estas condições estejam interagindo com o período reprodutivo das espécies, haveria um favorecimento da dispersão das larvas entre os pontos amostrados.

Para as populações de *M. mordax*, o teste de AMOVA confirmou mais uma vez, que o fluxo de genes das mesmas parece estar restrito, pois houve diferença significativa entre os grupos, embora com um baixo percentual de variação (10,47%), indicando uma fraca estrutura genética; no entanto, o maior percentual de variação está relacionado às variações dentro das populações (85,73%) (Tab. 13).

Por outro lado, para as populações de *L. leptodactyla*, foi observado um padrão inverso para ambos os genes testados (COI e NADH1), não houve diferença significativa entre os grupos e o maior percentual de variação, também, está relacionado com as variações dentro das populações (95,22% e 97,60) (Tab. 16 e 17), sugerindo mais uma vez a falta de estruturação genética nessa espécie. Como mencionado anteriormente, tais diferenças provavelmente são causadas pelas estratégias reprodutivas

distintas das duas espécies (retenção ou exportação larval) e não pela influência da Corrente Sul Equatorial (CSE).

Em ambas as espécies estudadas, os valores dos testes de Tajima's  $D$  e Fu's  $F_s$  significativamente negativos (*M. mordax*, Tajima  $D = -1,99$  e Fu  $F_s = -25,13$ ; *L. leptodactyla* COI e NADH1, Tajima  $D = -2,51$  e  $-2,51$  e Fu  $F_s = -25,50$  e  $-25,53$ , respectivamente), são indícios de expansão populacional recente (Rogers & Harpending, 1992) e podem estar relacionados com eventos geológicos e glaciares recentes. Rápidas mudanças climáticas e no nível dos oceanos durante o Pleistoceno (aproximadamente 3,2 - 2.7 milhões de anos), resultante de ciclos de glaciação, afetaram profundamente os padrões de conectividade entre as biotas, permitindo tanto restrições quanto expansão da distribuição de espécies, resultando em ciclos de isolamento e contatos secundários, supostamente afetando a estrutura populacional genética de muitas espécies marinhas (Benzie, 1999; Hewitt, 2000; Bay *et al.*, 2004; Coates *et al.*, 2004; Patarnello *et al.*, 2007; Lessions, 2008). Além dos ciclos de glaciação, o continente sul-americano foi afetado pela elevação dos Andes, reorganizando dessa forma os sistemas de drenagem do continente, alterando as saídas de água dos rios Orinoco e Amazonas e aumentando a quantidade da sua descarga de água (Hoorn *et al.*, 1995; 2010). Esses indícios sugerem que as espécies estudadas tenham vivenciado uma fragmentação em subpopulações em consequência da redução de habitats durante as repetidas glaciações no Pleistoceno e, atualmente, estariam vivenciando uma homogeneização genética entre diferentes linhagens. A dispersão larval pode ter sido influenciada por processos físicos (padrões de circulação, temperatura e regimes de salinidade) que teriam facilitado a colonização de novos habitats. A configuração atual das correntes do Oceano Atlântico foi estabelecida

durante o baixo Mioceno e Plioceno (13 - 2,7 milhões de anos), com a formação do Istmo do Paraná (Scheider & Schmittner, 2006).

A alta diversidade haplotípica e baixa diversidade nucleotídica, como encontrado para ambas as espécies de presente estudo, também é típico de populações que sofreram eventos de expansão após episódios de efeito gargalo ou efeito fundador (Grant & Bowen, 1998, Waples, 1998; Zhang *et al.*, 2006), além de estar geralmente associada à ausência parcial ou total de estruturação populacional (Patarnello *et al.*, 2007; Von der Heyden *et al.*, 2007).

Somados os valores negativos das análises de Tajima's *D* e Fu's *F<sub>s</sub>*, a alta diversidade haplotípica e a reduzida diversidade nucleotídica, a distribuição unimodal verificada na análise de *mismatch distribution* reforça a hipótese de um fenômeno de expansão populacional recente tanto em *L. leptodactyla* como em *M. mordax* (Slatkin & Hudson, 1991; Rogers & Harpending, 1992) ou com a expansão da área de ocorrência com altos níveis de migração entre populações vizinhas (Ray *et al.*, 2003; Excoffier, 2004).

Indicações de expansão populacional recente são encontradas em diversos outros caranguejos, como por exemplo: *Austruca annulipes*, ao longo da costa leste da África (Silva *et al.*, 2010), *Ucides cordatus* (Oliveira-Neto *et al.*, 2007), *Carrdisoma guanhumi* (Oliveira-Neto *et al.*, 2008) e *Uca maracoani* (Wieman *et al.*, 2014), ao longo da costa do Brasil e *Austruca sidensis*, ao longo do mar da Arábia (Shih *et al.*, 2015).

Para o chama-maré *L. leptodactyla*, a distribuição dos haplótipos para ambos os genes testados não variou em função da latitude, sendo aleatória entre as localidades e, portanto, não se pode inferir sobre a direção da sua expansão demográfica (Norte-Sul ou Sul-Norte) (Tabs. 4 e 5). Os eventos de expansão dos caranguejos estão relacionados com mudanças no nível do mar e da temperatura durante os ciclos interglaciais (Ituarte

*et al.*, 2012; Favier & Scartascini, 2012). No trabalho realizado por Laurenzano *et al.*, (2016) foi observado que, mesmo *L. leptodactyla* e *M. rapax* apresentando história de vida semelhante (desenvolvimento larval com duração de 2 a 3 semanas), estas espécies apresentaram padrões de estruturação populacional diferenciada. Segundo os autores, essa estruturação populacional pode estar relacionada com a paleohistória da área. Os autores inferem que durante as glaciações do Pleistoceno, *L. leptodactyla* pode ter se refugiado na região Atlântica (populações geneticamente menos uniformes) e, posteriormente, recolonizou a região do Caribe (populações geneticamente mais uniformes). Nesse mesmo estudo, foi observado um padrão oposto no chama-maré *Minuca rapax*: durante as glaciações do Pleistoceno *M. rapax* pode ter se refugiado no Caribe (populações geneticamente menos uniformes), e a partir de então, colonizou novamente a região Atlântica (populações geneticamente mais uniformes).

Entretanto, para *M. mordax*, também, não houve uma variação latitudinal muito clara, mas foi possível observar que ao norte foram registradas as maiores diversidades haplotípicas, sugerindo um hipotético ancestral, enquanto que os menores ao sul (Tab. 3). Os valores de baixa diversidade podem estar relacionados a populações empobrecidas que estão distribuídas no limite da sua área de ocorrência, como consequência do pequeno tamanho da população e isolamento (Olsen *et al.*, 2004), como é provavelmente o caso das populações do RS. No trabalho realizado por Thurman *et al.*, (2013), o qual trás informações sobre a abundância de *M. mordax* ao longo de toda a sua área de ocorrência, foi constatado que as populações SC-RS foram as quais apresentaram as menores abundâncias relativas (<1%), enquanto as maiores foram registradas AP-MA (68,4%), portanto, a baixa diversidade genética relatada no seu limite sul de distribuição pode estar associada com um pequeno tamanho populacional. No entanto, este resultado deve ser interpretado com cautela, já que não

houve um padrão muito claro, ou seja, um decréscimo da diversidade de haplótipos e nucleotídeos na direção das latitudes mais altas. Porém, pode-se hipotetizar que, provavelmente, a espécie colonizou no sentido Norte (mais próximo da região do Caribe) - Sul (Tab. 3). Esta tendência sugere uma possível origem da linhagem nas populações do norte da América do Sul ou da América Central e pode estar relacionada com eventos históricos e climatológicos que influenciaram a distribuição atual das espécies. Mas, essa suposição não foi testada até agora e estudos adicionais são necessários para apoiá-la.

Considerando a ligação entre a ecologia de *M. mordax* e os manguezais, essa possível expansão observada (Norte-Sul) pode indicar uma correspondência com o aumento da disponibilidade de áreas de mangue ao longo da costa brasileira. De acordo com a literatura, a distribuição dos manguezais foi um processo altamente dinâmico, em resposta às flutuações do nível do mar, em particular, tem sido associada a períodos de transgressão (Woodroffe & Grindrod 1991; Ellison, 1996; Grinrod *et al.*, 1999).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams DC, Rohlf FJ & Slice D, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*. 71:5-16.

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes G, Leonardo J & Sparovek G, 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*. 22(6): 711-728.

Anger K, 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology progress series*. 103-110.

Anger K, 2001. The biology of decapod crustacean larvae. Vol. 14. Lisse: AA Balkema Publishers, 420 pp.

Anger K, 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction and Development*. 49(3): 175-205.

Aoki M, Naruse T, Cheng JH, Suzuki Y & Imai H, 2008. Low genetic variability in an endangered population of fiddler crab *Uca arcuata* on Okinawajima Island: analysis of mitochondrial DNA. *Fisheries Science*. 74(2): 330-340.



Arnault S, Bourlès B, Gouriou Y & Chuchla R, 1999. Intercomparison of the upper layer circulation of the western equatorial Atlantic Ocean: In situ and satellite data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 104(C9): 21171-21194.

Avise JC, Neigel JE, Arnold J, 1984. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal of Molecular Evolution*. 20: 99-105.

Avise JC, 1994. *Molecular Markers: Natural History and Evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Barber PH, Palumbi SR, Erdmann MV & Moosa MK, 2000. Biogeography a marine Wallace's line?. *Nature*. 406: 692-693.

Bay LK, Choat JH, Van Herwerden L & Robertson DR, 2004. High genetic diversities and complex genetic structure in an Indo-Pacific tropical reef fish (*Chlorurus sordidus*): evidence of an unstable evolutionary past?. *Marine Biology*. 144(4): 757-767.

Beaumont, AR, & Wei JH, 1991. Morphological and genetic variation in the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908). *Journal of Molluscan Studies*. 57(4): 443-450.

Bekkevold D, André C, Dahlgren TG, Clausen Law, Torstensen E & Mosegaard H, 2005. Environmental correlates of population differentiation in Atlantic herring. *Evolution*. 59(12): 2656-2668.

Benzie JA, 1999. Genetic structure of coral reef organisms: ghosts of dispersal past. *American Zoologist*. 39(1): 131-145.

Berglund A, Bisazza A & Pilastro A, 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*. 58(4): 385-399.

Bezerra LEA, 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. *Nauplius*. 20(2): 203-246.

Bilodeau AL, Felder DL & Neigel JE, 2005. Multiple paternity in the thalassinidean ghost shrimp, *Callichirus islagrande* (Crustacea, Decapoda, Callianassidae). *Marine Biology*. 146: 381-385.

Bilton D, Paula J & Bishop D, 2002. Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55: 937-952.

Bohonak AJ, 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology*. 74(1): 21-45.

Bookstein FL, 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge Univ. Press, New York.

Bradshaw AD, 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*. 13: 115-155.

Brian JV, Fernandes T, Ladle RJ, & Todd PA, 2006. Patterns of morphological and genetic variability in UK populations of the shore crab, *Carcinus maenas* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 329(1): 47-54.

Briggs JC, 1974. *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill.

Briggs JC, 1995. *Global Biogeography*. Elsevier, New York, 451 pp.

Burton RS, 1983. Protein polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Marine Biology Letters*. 4: 193-206.

Cassone BJ, Boulding EG, 2006. Genetic structure and phylogeography of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes*, along the northeastern and western Pacific coasts. *Marine Biology*. 149: 213-226.

Castro BD, & Miranda LD, 1998. Physical oceanography of the western Atlantic continental shelf located between 4 N and 34 S. *The sea*. 11(1): 209-251.

Chambers MD, VanBlaricom GR, Hauser L, Utter F & Friedman CS, 2006. Genetic structure of black abalone (*Haliotis cracherodii*) populations in the California islands and central California coast: Impacts of larval dispersal and decimation from withering syndrome. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 331: 173-185.

Chapman JW, Klaassen RHG, Drake VA, Fossette S, Hays GC, Metcalfe JD, Reynolds AM, Reynolds DR & Alerstam T, 2011. Animal orientation strategies for movement in flows. *Current Biology*. 21: R861-R870.

Coates AG, Collins LS, Aubry MP & Berggren WA, 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin*. 116: 1327-1344.

Cognetti G, Maltagliati F, 2000. Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. *Marine Pollution Bulletin*. 40: 7-14.

Cowen RK, Paris CB & Srinivasan A, 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*. 311: 522-527.

Crane J, 1975. *Fiddler crabs of the world*. Princeton, Princeton University Press, 736 pp.

Crisp JD, 1978. Genetic consequences of different reproductive strategies in marine invertebrates. In: Battaglia B & Beardmore J. *Marine Organisms: Genetics, Ecology and Evolution*. Plenum Press, New York, 257-273 pp.

Crispo E & Hendry AP, 2005. Does time since colonization influence isolation by distance? A meta-analysis. *Conservation Genetics*. 6(5): 665-682.

Cronin TW, 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. Estuarine Coastal and Shelf Science. 15: 207-220.

Darwin C, 1871. The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London.

Davis JLD, Eckert-Mills MG, Young-Williams AC, Hines AH, Zohar Y, 2005. Morphological conditioning of a hatchery- raised invertebrate, *Callinectes sapidus*, to improve field survivorship after release. Aquaculture. 243(1-4): 147-158.

Dawson MN, 2001. Phylogeography in coastal marine animals: a solution from California?. Journal of Biogeography: 28(6): 723-736.

De Aranzamendi MC, Sahade R, Tatian M & Chiappero MB, 2008. Genetic differentiation between morphotypes in the Antarctic limpet *Nacella concinna* as revealed by inter-simple sequence repeat markers. Marine Biology. 154: 875-885

Debusse VJ, Addison JT & Reynolds JD, 2001. Morphometric variability in UK populations of the European lobster. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 81(3): 469-474.

Dessier A & Donguy JR, 1994. The sea surface salinity in the tropical Atlantic between 10 S and 30 N-Seasonal and interannual variations (1977–1989). Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 41(1): 81-100.

Dias GM, Duarte LFL & Solferini VN, 2006. Low genetic differentiation between isolated populations of the colonial ascidian *Symplegma rubra* Monniot, C. 1972. *Marine Biology*. 148: 807-815.

Ellison JC, 1996. Pollen evidence of Late Holocene mangrove development in Bermuda. *Global Ecology & Biogeography Letters*. 5: 315-326.

Epifanio CE, Little KT & Rowe PM, 1988. Dispersal and recruitment of fiddler crab larvae in the Delaware River estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 43: 18-188.

Espenshade EB & Morrison JL, 1974. *Good world atlas*. 14th edition. Chicago, IL: Rand McNally.

Excoffier L, 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology*. 13(4): 853-864.

Excoffier L, Laval G & Schneider S, 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*. 1: 47.

Excoffier L, Smouse P & Quattro J, 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. 131: 479-491.

Favier DCM & Scartascini FL, 2012. Intensive fishery scenarios on the North Patagonian coast (Río Negro, Argentina) during the mid-Holocene. *Quaternary International*. 256: 62-70.

Fransozo V, Mortari RC & Benetti AS, 2009. Population biology of *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the southeastern coast of Brazil. *Estudos de Biologia (curitiba)*. 23-31.

Fu YX, 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*. 147(2): 915-925.

Gaines MS, Caldwell J & Vivas AM, 1974. Genetic variation in the mangrove periwinkle, *Littorina angulifera*. *Marine Biology*. 27: 327-332.

Galarza JA, Carreras-Carbonell J, Macpherson E, Pascual M, Roques S, Turner GF & Rico C, 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106(5): 1473-1478.

Galligan TH, Donnellan SC, Sulloway FJ, Fitch AJ, Bertozzi T, & Kleindorfer S, 2012. Panmixia supports divergence with gene flow in Darwin's small ground finch, *Geospiza fuliginosa*, on Santa Cruz, Galápagos Islands. *Molecular Ecology*. 21(9): 2106-2115.

Gawarkiewicz G, Monismith S & Largier J, 2007. Observing larval transport processes affecting population connectivity: progress and challenges. *Oceanography*. 20: 40-53.

Geyer WR, Beardsley RC, Lentz SJ, Candela J, Limeburner R, Johns WE, Castro BM & Soares ID, 1996. Physical oceanography of the Amazon shelf. *Continental Shelf Research*. 16(5/6): 575-616.

Gilbert CR, 1972. Characteristics of the western Atlantic reef-fish fauna. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences, Gainesville*. 35: 130-144.

Gilg MR & Hilbish TJ, 2003. The geography of marine larval dispersal: coupling genetics with fine-scale physical oceanography. *Ecology*. 84(11): 2989-2998.

Gooch JL, 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. In: Kinne O. *Marine ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters*. Wiley, London, 349-409 pp.

Gooch JL, Smith BS & Knupp D, 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biology Bulletin*. 142: 36-48.

Grant WAS, & Bowen BW, 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*. 89(5): 415-426.

Greenfield DW, 1988. A review of the *Lythrypnus mowbrayi* complex (Pisces: Gobiidae), with a description of a new species. *Copeia*. 460-470.



Greenfield DW, 1989. *Priolepis dawsoni* n. sp. (Pisces: Gobiidae), a third Atlantic species of *Priolepis*. *Copeia*. 397-401.

Grinrod J, Moss P, van der Kaars S, 1999. Late Quaternary cycles of mangrove development and decline on the North Australian continental shelf. *Journal of Quaternary Science*. 14: 465-470.

Haemig PD, 2011. A Barreira Amazônica. *Ecologia. Info* 29: <http://ecologia.info/barreira-2.htm>

Hall TA, 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Research*. 41: 95-98.

Hampton KR, Hopkins MJ, McNamara JC & Thurman CL, 2014. Intraspecific variation in carapace morphology among fiddler crabs (Genus *Uca*) from the Atlantic coast of Brazil. *Aquatic Biology*. 20(1): 53-67.

Harrison MF & Crespi BJ, 1999. A Phylogenetic Test of Ecomorphological Adaptation in *Cancer* Crabs. *Evolution*. 53(3): 961-965.

Hedgecock D, 1986. Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bulletin of Marine Science*. 39: 550-564.

Hewitt GM, 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. 405: 907-13.

Hillis DM, 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. Annual review of Ecology and Systematics. 18(1): 23-42.

Hoffman JI, Peck LS, Linse K, & Clarke A, 2010. Strong population genetic structure in a broadcast-spawning Antarctic marine invertebrate. Journal of Heredity. 102(1): 55-66.

Hoorn C, Guerrero J, Sarmiento GA & Lorente MA, 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. Geology. 23(3): 237-240.

Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Sarkinen T & Antonelli A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. Science. 330(6006): 927-931.

Hopkins MJ, Habe A & Thurman CL, 2016. Constraints on geographic variation in fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) from the western Atlantic. Journal of evolutionary biology. 29(8): 1553-1568.

Hopkins MJ & Thurman CL, 2010. The geographic structure of morphological variation in eight species of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) from the eastern United States and Mexico. Biological Journal of the Linnean Society. 100(1): 248-270.

Hu C, Montgomery ET, Schmitt RW & Muller-Karger FE, 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: observation from space and S-PALACE floats. *Deep-Sea Research II*. 51(10/11): 1151-1171.

Hutchinson WF, Carvalho GR & Rogers SI, 2001. Marked genetic structuring in localised spawning populations of cod *Gadus morhua* in the North Sea and adjoining waters, as revealed by microsatellites. *Marine Ecology Progress Series*. 223: 251-260.

Ituarte RB, D'Anatro A, Luppi TA, Ribeiro PD, Spivak ED, Iribarne OO & Lessa EP, 2012. Population structure of the SW Atlantic estuarine crab *Neohelice granulata* throughout its range: a genetic and morphometric study. *Estuaries and coasts*. 35(5): 1249-1260.

Jolly MT, Jollivet D, Gentil F, Thiébaud E & Viard F, 2005. Shape genetic break between Atlantic and English Channel populations of the polychaete *Pectinaria koreni*, along the North coast of France. *Heredity*. 94: 23-32.

Jones LL, 1941. Osmotic regulation in several crabs of the Pacific coast of North America. *Journal of Cellular Physiology*. 18(1): 79-92.

Kelly RP & Palumbi SR, 2010. Genetic structure among 50 species of the Northeastern Pacific rocky intertidal community. *PLoS ONE*. 5: (1)e8594.

Kennish R, Williams GA, & Lee SY, 1996. Algal seasonality on an exposed rocky shore in Hong Kong and the dietary implications for the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Marine Biology*. 125(1): 55-64.

Kimura M, Weiss GH, 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*. 49: 561-576.

Klingenberg CP, 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11: 353-357.

Klingenberg CP, Barluenga M & Meyer A, 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*. 56: 1909-1920.

Klingenberg CP & Monteiro LR, 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*. 54: 678-688.

Koehn RK, 1969. Esterase heterogeneity: dynamics of a polymorphism. *Science*. 163: 943-944.

Largier JL, 1993. Estuarine fronts: how important are they?. *Estuaries*. 16: 1-11.

Laurenzano C, Costa TM & Schubart CD, 2016. Contrasting Patterns of Clinal Genetic Diversity and Potential Colonization Pathways in Two Species of Western Atlantic Fiddler Crabs. *PloS one*. 11(11): e0166518.

Laurenzano C, Farías NE & Schubart CD, 2012. Mitochondrial genetic structure of two populations of *Uca uruguayensis* fails to reveal an impact of the Rio de la Plata on gene flow. *Nauplius*. 20(1): 15-25.

Laurenzano C, Mantelatto FL & Schubart CD, 2013. South American homogeneity versus Caribbean heterogeneity: population genetic structure of the western Atlantic fiddler crab *Uca rapax* (Brachyura, Ocypodidae). *Journal of experimental marine biology and ecology*. 449: 22-27.

Leigh JW & Bryant D, 2015. popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*. 6(9): 1110-1116.

Lessios HA, 2008. The Great American Schism: Divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. *Annu. Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39: 63-91.

Levin LA, 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology*. 46: 282-297.

Levinton JS, 1982. *Marine ecology*. Englewood Cliffs, New Jersey, USA: Prentice-Hall, 526 pp.

Librado P & Rozas J, 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 25: 1451-1452.

Lumpkin R & Garzoli SL, 2005. Near-surface circulation in the Tropical Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research I*. 52: 495-518.

Luppi TA, Spivak ED & Bas CC, 2003. The effects of temperature and salinity on larval development of *Armases rubripes* Rathbun, 1897 (Brachyura, Grapsoidea, Sesarmidae), and the southern limit of its geographical distribution. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 58(3): 575-585.

MacFarlane GR, Booth DJ & Brown KR, 2000. The semaphore crab, *Heloeccius cordiformis*: bio-indication potential for heavy metals in estuarine systems. *Aquatic Toxicology*. 50(3): 153-166.

Mann R, 1988. Distribution of bivalve larvae at a frontal system in the James River, Virginia. *Marine Ecology Progress Series*. 50: 29-44.

Mantel N & Valand RS, 1970. A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics*. 26: 547-558.

Mariappan P, C Balasundaram & B Schmitz, 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences*. 25: 301-313.

Marko PB, 2004. 'What's larvae got to do with it?' Contrasting patterns of post-glacial population structure in two benthic marine gastropods with identical larval dispersal capabilities. *Molecular Ecology*. 13: 597-611.

Marochi MZ, Masunari S & Schubart CD, 2017. Genetic and morphological differentiation of the semiterrestrial crab *Armases angustipes* (Brachyura: Sesarmidae) along the Brazilian coast. *The Biological Bulletin*. 232(1): 30-44.

Martel C, Viard F, Bourguet D & Garcia-Meunier P, 2004. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. *Marine Ecology Progress Series*. 273: 163-172.

Martins SB, 2014. Distribuição espacial de *Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) durante o ciclo de vida na Baía de Guaratuba, Paraná. Universidade Federal do Paraná - Dissertação de mestrado. 131 pp.

Martins SB & Masunari S, 2013. Relative growth in the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (Brachyura, Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius*. 21(1): 35-41.

Martins SB & Masunari S, 2017. Indication of larval retention in the life cycle of the fiddler crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Thalassas*, aceito para publicação.

Martins SB, Masunari S, Borges CR & Anacleto AFM, 2016. Distribuição espacial e temporal de densidade do caranguejo chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Decapoda: Ocypodidae) no Rio Saí-Guaçu, Santa Catarina, Brasil. Anais do IX Congresso Brasileiro sobre Crustáceos.

Masson S & Delecluse P, 2001. Influence of the Amazon river runoff on the tropical Atlantic. Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere. 26(2): 137-142.

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 & Dissenha N, 2005. Alometria no crescimento de escimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia. 22(4): 984-990.

Masunari S, Dissenha N & Falcao RC, 2005. Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia. 22 (4): 974-983.

Masunari S & Swiech-Ayoub BDP, 2003. Relative growth in the fiddler crab *Uca leptodactyla* Rathbun (Crustacea Decapoda Ocypodidae). Revista Brasileira de Zoologia. 20(3): 487-491.



Mazzarella AB, Voje KL, Hansson TH, Taugbøl A, & Fischer B, 2015. Strong and parallel salinity-induced phenotypic plasticity in one generation of threespine stickleback. *Journal of evolutionary biology*. 28(3): 667-677.

McCartney M, Keller G, Lessios HA, 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. *Molecular Ecology*. 9: 1391-1400

McMillen-Jackson AL, Bert TM, 2003. Disparate patterns of population genetic structure and population history in two sympatric penaeid shrimp species (*Farfantepenaeus aztecus* and *Litopenaeus setiferus*) in the eastern United States. *Molecular Ecology*. 12: 2895-2905.

McMillen-Jackson AL, Bert TM, Steele P, 1994. Population genetics of the blue crab *Callinectes sapidus*: modest population structuring in a background of high gene flow. *Marine Biology*. 118: 53-65.

Melo GAS, 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. 1. ed. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 603pp.

Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, & Relyea RA, 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*. 20(12): 685-692.

Monteiro LR & Reis SFD, 1999. Princípios de morfometria geométrica. Holos.

Morgan SG, 1995. Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. *Ecology of marine invertebrate larvae*. 279-321.

Morgan SG & Fisher JL, 2010. Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Marine Ecology Progress Series*. 404: 109-126.

Mousset S, Derome N & Veuille M, 2004. A test of neutrality and constant population size based on the mismatch distribution. *Molecular Biology and Evolution*. 21: 724-731.

Muller-Karger FE, Richardson PL & McGillicuddy D, 1995. On the offshore dispersal of the Amazon's Plume in the North Atlantic: Comments on the paper by A. Longhurst, "Seasonal cooling and blooming in tropical oceans". *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 42(11): 2127-2137.

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RG, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H & Wagner H, 2010. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Oliveira-Neto JF, Boeger WA, Pie MR, Ostrensky A & Hungria DB, 2007. Genetic structure of populations of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Decapoda: Ocypodidae) at local and regional scales. *Hydrobiologia*. 583(1): 69-76.

Oliveira-Neto JF, Pie MR, Chammas MA, Ostrensky A, Boeger WA, 2008. Phylogeography of the blue land crab, *Cardisoma guanhumi* (Decapoda: Gecarcinidae)

along the Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*. 88(7): 1417-1423.

Olsen JL, Stam WT, Coyer JA, Reusch TBH, Billingham M, Boström C, Calvert E, Christie H, Granger S, La Lumière R, Milchakova N, Oudot Le-Secq MP, Procaccini G, Sanjabi B, Serrão E, Veldsink J, Widdicombe S & Wyllie-Echeverria S, 2004. North Atlantic phylogeography and large-scale population differentiation of the seagrass *Zostera marina*. *Molecular Ecology*. 13: 1923-1941.

Palumbi SR, 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 25: 547-572.

Palumbi SR, 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications*. 13: 146-58.

Patarnello T, Volckaert FAM, Castilho R, 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break?. *Molecular Ecology* 16: 4426-4444.

Peterson RG & Stramma L, 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*. 26: 1-73.

Poulin E, Palma AT, Leiva G, Narvaez D, Pacheco R, Navarrette SA, Castilla JC, 2002. Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: the case of the gastropod *Concholepas concholepas* in central Chile. *Limnology and Oceanography*. 47: 1248-1255.

Pringle JM, & Wares JP, 2007. Going against the flow: maintenance of alongshore variation in allele frequency in a coastal ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 335: 69-84.

Quantum GIS Development Team, 2015. Quantum GIS Geographic Information System.

Quinteiro J, Rodríguez-Castro J & Rey-Méndez M, 2007. Population genetic structure of the stalked barnacle *Pollicipes pollicipes* (Gmelin, 1789) in the northern Atlantic: influence of coastal currents and mesoscale hydrographic structures. *Marine Biology*. 153: 47-60.

R Development Core Team, 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Available: <http://www.Rproject.org/>.

Ray N, Currat M, Excoffier L, 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Molecular Biology Evolution*. 20: 76-86.

Reeb CA, Avise JC, 1990. A genetic discontinuity in a continuously distributed species: mitochondrial DNA in the American oyster, *Crassostrea virginica*. *Genetics*. 124: 397-406

Rieger PJ, 1997. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) mordax* (Smidth, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco Ufpe, Recife*. 25: 227-267.

Riginos C, Nachman MW, 2001. Population subdivision in the marine environments: the contribution of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. *Molecular Ecology*. 10: 1439-1453.

Robins PE, Neill SP, Giménez L, Jenkins SR, & Malham SK, 2013. Physical and biological controls on larval dispersal and connectivity in a highly energetic shelf sea. *Limnology and Oceanography*. 58(2): 505-524.

Rodrigues RR, Rothstein LM & Wimbush M, 2007. Seasonal variability of the South Equatorial Current bifurcation in the Atlantic Ocean: A numerical study. *Journal of Physical Oceanography*. 37(1): 16-30.

Rogers AR & Harpending H, 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*. 9: 552-569.

Rohlf FJ, 2004. tpsUtil, version 1.33. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.

Rohlf FJ, 2010. TPSDig2, version 2.16. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.

Rosenberg MS, 1997. Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*. 17(1): 52-59.

Rosenberg MS, 2002. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 75(2): 147-162.

Saenger PE, Hegerl EJ & Davie JDS, 1983. Global status of mangrove ecosystems. I.U.C.N Commission on Ecology papers. Gland, Switzerland. 3: 1-88.

Sandifer PA, 1975. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York river estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 3: 269-279.

Sanford E, Holzman SB, Haney RA, Rand DM, & Bertness MD, 2006. Larval tolerance, gene flow, and the northern geographic range limit of fiddler crabs. *Ecology*. 87(11): 2882-2894.

Sanford E & Kelly MK, 2011. Local adaptations in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*. 3: 509-535.

Schaeffer-Novelli Y, Cintrón G, Soares MLG & De-Rosa T, 2000. Brazilian mangroves. *Journal of the Aquatic Ecosystem Health and Management Society*. 3: 561-570.

Schlichting CD, 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual review of ecology and systematics. 17(1): 667-693.

Schneider S & Excoffier L, 1999. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA. Genetics. 152: 1079-1089.

Schneider B, & Schmittner A, 2006. Simulating the impact of the Panamanian seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling. Earth and Planetary Science Letters. 246(3): 367-380.

Schubart CD, 2009. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: the importance of pseudogenes and primer optimization. In: Martin JW, Crandall KA & Felder DL. Decapod Crustacean Phylogenetics. CRC Press, 47-65 pp.

Shanks AL, 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. The biological bulletin. 216(3): 373-385.

Shaw PW, Pierce GJ & Boyle PR, 1999. Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined squid *Loligo forbesi*, demonstrated with microsatellite DNA markers. Molecular Ecology. 8(3): 407-417.

Shih HT, Komai T & Liu MY, 2013. A new species of fiddler crab from the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan, separated from the widely-distributed sister species *Uca*

(*Paraleptuca*) *crassipes* (White, 1847) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Ocypodidae).  
Zootaxa. 3746:175-193.

Shih HT, Naruse T & Ng PKL, 2010. *Uca jocelynae* sp. nov., a new species of fiddler crab (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from the Western Pacific. Zootaxa. 2337: 47-62.

Shih HT, Ng PKL, Davie PJF, Schubart CD, Türkay M, Naderloo R, Jones D & Liu MY, 2016. Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), based on phylogenetic relationships, with a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, sensu lato and its subgenera. The Raffles Bulletin of Zoology. 64: 139-175.

Shih H.-T, Ng PKL, Wong KJH, Chan BKK, 2012. *Gelasimus splendidus* Stimpson 1858 (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) a valid species of fiddlercrab from the northern South China Sea and Taiwan Strait. Zootaxa. 30-47.

Shih HT, Saher NU, Kamrani E, Ng PK, Lai YC & Liu MY, 2015. Population genetics of the fiddler crab *Uca sindensis* (Alcock, 1900) (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from the Arabian Sea. Zoological Studies. 54(1): 1.

Shulman MJ, & Bermingham E, 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. Evolution. 49(5): 897-910.



Siegel DA, Kinlan BP, Gaylord B & Gaines SD, 2003. Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series*. 260: 83-96.

Silva IC, Mesquita N & Paula J, 2010. Lack of population structure in the fiddler crab *Uca annulipes* along an East African latitudinal gradient: genetic and morphometric evidence. *Marine Biology*. 157: 1113-1126.

Silva IC, Mesquita N, Schubart CD, Alves MJ & Paula J, 2009. Genetic patchiness of the shore crab *Pachygrapsus marmoratus* along the Portuguese coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 378: 50-57.

Silveira ICA, Schimidt ACK, Campos EJD, Godoi SS & Ikeda YA, 2000. Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revisão Brasileira Oceanográfica*. 48(2): 171-183.

Skov MW, Hartnoll RG, 2001. Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards). *Hydrobiologia*. 449: 201-212.

Slatkin M, 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*. 53-65.

Slatkin M & Hudson RR, 1991. Pairwise Comparisons of Mitochondrial DNA Sequences in Stable and Exponentially Growing Populations. *Genetics*. 129: 555-562.

Slatkin M & Maddison WP, 1990. Detecting isolation by distance using phylogenies of genes. *Genetics*. 126(1): 249-260.

Smith LD, 2004. Biogeographic differences in claw size and performance in an introduced crab predator *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series*. 276: 209-222.

Smith LD & Palmer AR, 1994. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. *Science*. 264(5159): 710-712.

Sotka EE, 2012. Natural selection, larval dispersal, and the geography of phenotype in the sea. *Integrative and Comparative Biology*. 52: 538-545.

Staton J, Borgianini S, Gibson I, Brodie R & Greig T, 2014. Limited gene flow in *Uca minax* (LeConte 1855) along a tidally influenced river system. *Open Life Sciences*. 9(1): 28-36.

Strathmann RR, 1982. Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: Kennedy VS (ed) *Estuarine comparisons*. Academic Press, New York, 521-535.

Strathmann RR, 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 16: 339-361.

Swearer SE, Shima JS, Hellberg ME, Thorrold SR, Jones GP, Robertson DR, Morgan SG, Selkoe KA, Ruiz GM & Warner RR, 2002. Evidence of self-recruitment in demersal marine populations. *Bulletin Marine Science*. 70: 251-271.

Tajima F, 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 123(3): 585-595.

Taylor MS & Hellberg ME, 2003. Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. *Science*. 299: 107-109.

Thiercelin N, 2015. Impact of life history and ecology on rate of diversification and speciation, as exemplified by thoracotreme crabs along the western tropical Atlantic and on both sides of the Isthmus of Panama. Ph.D. dissertation, Regensburg, Germany. 180 pp.

Thorpe JP, Solé-Cava, AM, & Watts PC, 2000. Exploited marine invertebrates: genetics and fisheries. *Hydrobiologia*. 420(1): 165-184.

Thorson G, 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological reviews*. 25(1): 1-45.

Thurman CL, 2002. Osmoregulation in six sympatric fiddler crabs (genus *Uca*) from the northwestern Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. 23: 269-284.

Thurman CL, 2005. A comparison of osmoregulation among subtropical fiddler crabs (*Uca*) from Southern Florida and California. *Bulletin of Marine Science*. 77(1): 83-100.

Thurman CL, Faria SC & McNamara JC, 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*. 6, e1.

Thurman C, Hanna J & Bennett C, 2010. Ecophenotypic physiology: osmoregulation by fiddler crabs (*Uca* spp.) from the northern Caribbean in relation to ecological distribution. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 43(5): 339-356.

Vogt G, 2008. The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. *Journal of Zoology*. 276(1): 1-13.

Vogt G, Huber M, Thiemann M, van den Boogaart G, Schmitz OJ & Schubart CD, 2008. Production of different phenotypes from the same genotype in the same environment by developmental variation. *Journal of Experimental Biology*. 211:510-523.

Von der Heyden S, Lipinski MR, Matthee CA, 2007. Mitochondrial DNA analyses of the Cape hakes reveal an expanding population for *Merluccius capensis* and population structuring for mature Wsh in *Merluccius paradoxus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 42: 517-527.

Waples RS 1998, Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*. 89(5): 438-450.

Warner RR, Cowen RK, 2002. Local retention of production in marine populations: evidence, mechanisms, and consequences. *Bulletin of Marine Science*. 70: 245-249.

Waters JM, King TM, O'Loughlin PM, & Spencer HG, 2005. Phylogeographical disjunction in abundant high-dispersal littoral gastropods. *Molecular Ecology*. 14(9): 2789-2802.

Weber LI & JA Levy, 2000. Genetic population structure of the swimming crab *Callinectes danae* (Crustacea: Decapoda) in Southern Brazil. *Hydrobiologia*. 420: 203-210.

Weersing KA & Toonen RJ, 2009. Population genetics, larval dispersal, and demographic connectivity in marine systems. *Marine Ecology Progress Series*. 393:1-12.

Weese DA, McLain DK, Pratt AE & Fang QQ, 2009. Population structure of the Atlantic sand fiddler crab *Uca pugilator* along the eastern coast of US revealed by molecular data. *Current Zoology*. 55: 150-157.

Weetman D, Ruggiero A, Mariani S, Shaw PW, Lawler AR & Hauser L, 2007. Hierarchical population genetic structure in the commercially exploited shrimp *Crangon crangon* identified by AFLP analysis. *Marine Biology*. 151: 565-575.

West-Eberhard MJ, 2003. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford University Press.

Wieman AC, Berendzen PB, Hampton KR, Jang J, Hopkins MJ, Jurgenson J, Mcnamara JC & Thurman CL, 2014. A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. *Marine Biology*. 161(1): 173-185.

Wolf P, 1981. Is retention the result of active or passive phenomena?. *Estuaries*. 4: 239.

Woodroffe C, Grindrod J, 1991. Mangrove biogeography: the role of quaternary environmental and sea-level change. *Journal of Biogeography*. 18: 479-492.

Wooldridge TH & Loubser H, 1996. Larval release rhythms and tidal exchange in the estuarine mudprawn, *Upogebia africana*. *Hydrobiologia*. 337: 113-121.

Yamaguchi T & Henmi Y, 2001. Studies on the differentiation of handedness in the fiddler crab, *Uca arcuata*. *Crustaceana*. 74(8): 735-747.

Zhang J, Cai Z & Huang L, 2006. Population genetic structure of crimson snapper *Lutjanus erythropterus* in East Asia, revealed by analysis of the mitochondrial control region. *ICES Journal of Marine Scienc*. 63(4): 693-704.

## CAPÍTULO III

---

### **Dimorfismo sexual na quela de alimentação do caranguejo chama-maré *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae)**

#### **RESUMO**

Os machos do caranguejo chama-maré possuem apenas uma quela de alimentação (menor quela) para recolher uma pequena quantidade de sedimento e colocá-lo em sua boca, enquanto as fêmeas possuem duas, as quais podem operar alternadamente com abastecimento quase contínuo de alimento. Neste contexto, os machos estão em desvantagem na obtenção de alimento o que, teoricamente, deverão possuir estratégias alternativas para compensá-la. Um estudo sobre o dimorfismo sexual na quela de alimentação do chama-maré *Minuca mordax* foi realizado, utilizando tanto as técnicas da morfometria geométrica (MG) como a linear (ML). Para o estudo com MG, imagens das faces externa e interna do própodo do menor quelípodo de 32 machos e de um dos própodos de 27 fêmeas foram obtidas sob o microscópio digital Dino-Lite Pro, nas quais foram estabelecidos seis marcos anatômicos bidimensionais em cada face. Para análise ML da relação entre o comprimento do menor própodo (CMP) e a largura da carapaça (LC), foram utilizados 47 e 40 machos e fêmeas, respectivamente. Para a análise ML do dimorfismo sexual na largura da colher localizada na ponta do dátilo da quela de alimentação, foram selecionados 18 indivíduos de cada sexo pertencentes às mesmas classes de tamanho. A colher foi medida na sua largura máxima em vista interna do dátilo, também, sob o equipamento Dino-Lite Pro. Machos e fêmeas diferiram no tamanho do própodo de alimentação, possuindo os machos (tamanho do centróide =  $12,12 \pm 0,68$  mm) maiores tamanhos do que as fêmeas ( $9,82 \pm 1,11$  mm). Por outro lado, o tamanho não influenciou a forma de ambas as faces do própodo, em ambos os sexos. O referido dimorfismo sexual no CMP foi confirmado com a análise ML, tendo os machos (média =  $6,11 \pm 0,61$  mm) apresentado dimensões maiores do que as fêmeas (média =  $5,74 \pm 0,61$  mm), mesmo em indivíduos de mesmas classes de LC.

A forma do própodo de alimentação diferiu estatisticamente entre os sexos tanto para a face externa (Distância de Mahalanobis = 1,8987;  $p < 0,0001$ ) quanto para a interna (Distância de Mahalanobis = 1,8459;  $p < 0,0001$ ). A análise de Procrustes mostrou que os machos possuem um própodo mais delgado indicando leveza do mesmo. A colher do dactilo na ponta da quela de alimentação dos machos apresentou maior largura (média =  $0,86 \pm 0,06$  mm) do que as fêmeas (média =  $0,69 \pm 0,07$ mm), indicando capacidade de recolher maior quantidade de sedimento. A morfologia da quela de alimentação como leveza e maior volume da colher na ponta dos dedos indica vantagens compensatórias dos machos, como possibilidade de movimentos alimentares mais rápidos e maior volume de alimento recolhido a cada movimento. A técnica de MG aliada à ML forneceu resultados robustos e permitiu o reconhecimento do dimorfismo sexual na forma da quela de alimentação em *M. mordax*.

**Palavras-chave:** morfometria geométrica, morfometria linear, variação morfológica, forma e comprimento da quela de alimentação, largura da colher do dactilo.



## **Sexual dimorphism in the feeding chela of the fiddler crab *Minuca mordax* (Smith 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae)**

### **ABSTRACT**

The males of the fiddler crab have only one feeding chela (= smaller) to collect a small amount of sediment and put it into their mouth, while females have two chelae that can alternately operate with almost continuous supply of food. In this context, males are in disadvantage in obtaining food and, theoretically, they should have alternative strategies to compensate it. A study of the sexual dimorphism in the feeding chela of the fiddler crab *Minuca mordax* was performed using geometric (GM) and linear (LM) morphometric techniques. For the study with GM, the external and internal faces of the propod of the minor cheliped from 32 males were photographed, under the digital microscope Dino-Lite Pro. The same procedure was done for one of the propodus from 27 females. Six two-dimensional anatomical landmarks were established on each face. For the LM analysis of the relationship between the length of the minor propodus (LMP) and the carapace width (CW), 47 and 40 males and females were utilized, respectively. For the LM analysis of the sexual dimorphism in the width of the spoon that is located at the dactyl tip of the feeding chela, we selected 18 individuals of each sex belonging to the same size classes. The spoon was measured at its maximum width in internal view of the dactyl, also under the Dino-Lite Pro equipment. Males and females differed in the feeding propodus size, with males (centroid size =  $12.12 \pm 0.68$  mm) being larger than females ( $9.82 \pm 1.11$  mm). On the other hand, the size did not influence the shape of both faces of the propodus, in both sexes. This sexual dimorphism in LMP was confirmed by the LM analysis, having males (mean =  $6.11 \pm 0.61$  mm) larger dimensions than females (mean =  $5.74 \pm 0.61$  mm), even in individuals of the same CW classes. The shape of the feeding propodus differed statistically between the sexes both the external (Mahalanobis Distance = 1.8987,  $p < 0.0001$ ) and the internal face (Mahalanobis Distance = 1,8459,  $p < 0.0001$ ). The Procrustes analysis showed that males have a more slender propodus indicating a light structure. The dactyl spoon at the tip of the feeding chela of males had a larger width (mean =  $0.86 \pm 0.06$  mm) than females (mean =  $0.69 \pm 0.07$  mm), indicating capacity to collect larger amount of sediment. The morphology of feeding chela such as lightness and greater volume of the spoon at the fingertips indicate compensatory advantages of males, such

as possibility of faster food movements and greater volume of food collected at each movement. The geometric morphometry technique allied to linear one provided robust results and allowed to recognize sexual dimorphism in the shape of the feeding chela in *M. mordax*.

**Key-words:** geometric morphometry, linear morphometry, morphological variation, shape and length of the feeding chela, width of the dactyl spoon.

## 1. INTRODUÇÃO

O dimorfismo sexual é amplamente conhecido dentro do reino animal e pode ser definido como a diferenciação morfológica entre machos e fêmeas sexualmente maduros (Shine, 1989). Em geral, machos e fêmeas possuem tamanhos diferenciados, podendo o tamanho de um sexo ser várias vezes o tamanho do outro (Abouheif & Fairbairn, 1997). Na maioria dos invertebrados e vertebrados ectotérmicos, as fêmeas são maiores do que os machos, enquanto que na maioria dos vertebrados endotérmicos, ocorre o inverso (Abouheif & Fairbairn, 1997; Fairbairn *et al.*, 2007). Os decápodos braquiúros constituem exceção, pois, a maioria das espécies têm os machos de maior porte (Crane, 1975; Bedê *et al.*, 2008; Marochi *et al.*, 2016).

Hipóteses para explicar os padrões de dimorfismo sexual, usualmente estão relacionadas à ideia de que o dimorfismo pode ter origem na adaptação aos diferentes papéis reprodutivos ou por diferenças nas demandas de natureza ecológica entre os sexos (Fairbairn *et al.*, 2007; Punzalan & Hosken, 2010). A hipótese mais comumente aceita é que a diferenciação morfológica está relacionada principalmente aos diferentes papéis reprodutivos que machos e fêmeas desempenham, favorecendo distintas formas e tamanhos corpóreos (Fairbairn *et al.*, 2007). Diante desse contexto, o tamanho está relacionado com a fertilidade das fêmeas (fêmeas maiores teriam maior fecundidade e potencial reprodutivo e podem alocar mais recursos para a prole) e, no caso dos machos, com o sucesso de cópula (a seleção sexual pode favorecer machos maiores, passando a ter importância nos encontros agonísticos e na corte) (Kraushaar & Blanckenhorn, 2002; Fairbairn *et al.*, 2007; Serrano-Meneses *et al.*, 2008; Stephens & Wiens, 2009; Ceballos *et al.*, 2012). Portanto, o significado do valor adaptativo máximo em relação ao tamanho do corpo é evidente e diferente entre os sexos, em resposta à seleção de fecundidade que

atua nas fêmeas e à seleção sexual que atua nos machos (Fairbairn *et al.*, 2007; Stillwell *et al.*, 2010).

O dimorfismo sexual e assimetria corporal são muito comuns dentre os decápodes, como em aeglídeos (v. revisão em Trevisan & Santos, 2012), camarões (Mantel & Dudgeon, 2005; Accioly *et al.*, 2013), caranguejos (v. revisão em Kobayashi & Satake, 2017), ermitões (v. revisão em Mantelatto & Martinelli, 2001), lagostas (v. revisão em Chaverie & Smith, 2010) e lagostins (Stein, 1976).

Em decápodes, o dimorfismo sexual é amplamente conhecido pelas variações na forma e no tamanho do abdômen e do própodo dos quelípodos. O caso mais extremo de dimorfismo sexual nos quelípodos é encontrado nos caranguejos chama-marés, anteriormente pertencentes ao gênero *Uca* Leach, 1814. O macho pode apresentar um dos quelípodos até 30 vezes maior do que o da fêmea, e corresponder a quase metade da massa corpórea total do animal (Crane, 1975). Com quelípodos heteromórficos, os machos têm disponibilidade para utilizar apenas a menor quela (semelhante às da fêmea) para a alimentação, enquanto a maior é destinada para executar o aceno sexual para atrair fêmeas ou interações agonísticas com outros machos. Por outro lado, as fêmeas apresentam duas quelas pequenas e isomórficas, sendo ambas utilizadas na alimentação (Crane, 1975). Isto significa que as fêmeas possuem duas quelas que podem operar alternadamente com abastecimento quase contínuo de partículas de alimento na boca (Miller, 1961; Icely & Jones, 1978; Caravello & Cameron, 1987; Yamaguchi, 2000). Neste contexto, os machos estão em desvantagem na obtenção de alimento o que, teoricamente, deverão possuir estratégias alternativas para compensá-la.

Em relação ao dimorfismo sexual na forma do própodo em chama-marés, a maioria dos trabalhos enfoca os diferentes usos do mesmo, especialmente no papel reprodutivo nos machos (v. revisão em Alencar *et al.* 2014 e Marochi *et al.*, 2016).

Outros trabalhos relacionados ao menor quelípedo reportam como o dimorfismo sexual nos chama-marés pode afetar alguns aspectos não reprodutivos, como o comportamento e a eficiência de forrageamento (Valiela *et al.*, 1974; Caravello & Cameron, 1987a, b; Weis & Weis, 2004; Mokhlesi *et al.*, 2011; Tina *et al.* 2015).

Estudos relatam que a frequência de movimentos de alimentação das fêmeas dos chama-marés é normalmente superior ao dos machos (Altevogt, 1955; Valiela *et al.*, 1974; Crane, 1975; Caravello & Cameron, 1987a), contrariando a previsão de que machos necessitariam executar movimentos mais rápidos para atender a demanda em alimento. Diante desse contexto, se as demandas metabólicas de ambos os sexos são semelhantes, como verificado em estudos anteriores (Valiela *et al.*, 1974; Caravello & Cameron, 1987b), os machos devem ter mecanismos compensatórios, para que a produção de energia proveniente do alimento seja equivalente ao das fêmeas de tamanho comparável (Tina *et al.*, 2015). De acordo com Valiela *et al.* (1974), os machos podem compensar essa desvantagem por meio de quatro estratégias: 1) Prolongamento do tempo de uma alimentação em relação às fêmeas, 2) Maior eficiência na forma de obter o alimento, 3) Maior capacidade de assimilação do alimento ingerido, ou 4) Coleta de maiores quantidades de sedimento com a sua quela de alimentação.

A morfometria geométrica (MG) é uma técnica que se baseia no uso de marcos anatômicos em uma determinada estrutura do corpo. Estes marcos são eficazes para demonstrar a forma de um organismo de maneira mais apurada e detalhada, possibilitando comparações relacionadas à forma entre espécies, populações, sexos e variações ontogenéticas mais refinadas do que a morfometria clássica (medições lineares) (Rohlf & Marcus, 1993). Dentre os diversos trabalhos que utilizam a MG, aqueles com crustáceos vêm aumentando nos últimos anos (Rosenberg, 1997; Clark *et al.*, 2001; Rosenberg, 2002; Rufino *et al.* 2006; Silva & Paula, 2008; Hopkins &

Thurman, 2010; Hepp *et al.*, 2012; Trevisan *et al.*, 2012, 2016; Wieman *et al.*, 2014), pelo fato de apresentarem um exoesqueleto rígido com espinhos e suturas bem visíveis, os quais facilitam o estabelecimento de marcos anatômicos (Rosenberg, 1997).

*Minuca mordax* tem ampla distribuição geográfica no Atlântico Ocidental, desde o Golfo do México até o sul do Brasil, no Estado do Rio Grande do Sul (Bezerra, 2012). Ocorre em margens de riachos acima do nível dos manguezais, onde a água é praticamente doce (Crane, 1975). A espécie tem dimorfismo sexual em tamanho, os machos (média da largura da carapaça = 14,24 mm) atingem tamanhos pouco maiores do que as fêmeas (média LC = 13,97 mm). A maturidade morfológica sexual é atingida com 11,70 mm de largura de carapaça (LC) para machos e 8,77 mm para fêmeas (Masunari & Dissenha, 2005).

O presente trabalho tem como objetivo um estudo do dimorfismo sexual na quela de alimentação do chama-maré *Minuca mordax* (Smith, 1870), cujos machos possuem apenas uma e as fêmeas duas, utilizando tanto as técnicas da MG como a linear. A nossa hipótese considera que, a compensação da desvantagem numérica de quelas de alimentação nos machos está baseada na existência do dimorfismo sexual desta estrutura anatômica.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Obtenção dos exemplares de *Minuca mordax***

Foram coletados 59 caranguejos adultos, dos quais, 32 machos (largura média da carapaça =  $20,09 \pm 1,00$  mm) e 27 fêmeas (LC média =  $16,60 \pm 1,67$  mm) de *Minuca mordax* provenientes de um manguezal localizado na Barra do Saí, Itapoá, litoral de Santa Catarina ( $26^{\circ}0'38''S$  -  $48^{\circ}36'36''O$ ), no dia 31 de outubro de 2016.

As tocas foram exploradas com o auxílio de uma pá de jardinagem e os espécimes capturados manualmente e armazenados em álcool 75% para posterior análises morfométricas.

## 2.2. Morfometria geométrica (MG)

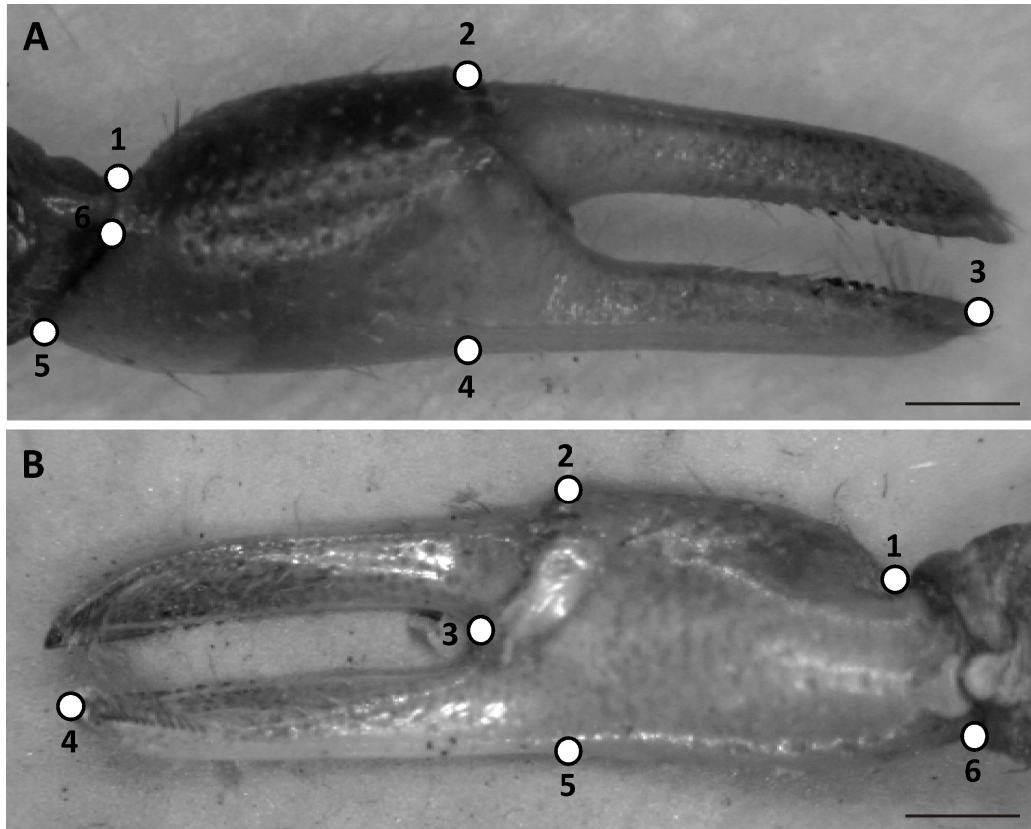
Somente caranguejos adultos e sem sinais de regeneração foram analisados, para que a variação alométrica do crescimento não interferisse nos dados. Foram considerados indivíduos adultos os machos com largura de carapaça (LC) > 11,70 mm e as fêmeas com LC > 8,77 mm (Masunari & Disenha, 2005).

Imagens da face externa e interna do própodo do menor quelípodo (32 machos e 27 fêmeas) de *M. mordax* foram obtidas com auxílio de um microscópio digital Dino-Lite Pro (AM-4137), sempre na mesma posição, distância e resolução. Inicialmente foi verificado se havia diferença de tamanho entre os dois quelípodos (direito e esquerdo) das fêmeas e como ambos foram do mesmo tamanho, a escolha do própodo do menor quelípodo foi ao acaso.

Com o auxílio do *software* tpsUtil versão 1.33 (Rohlf, 2004) foi construído um arquivo para possibilitar a análise das imagens capturadas dos caranguejos. Posteriormente, foram estabelecidos seis marcos anatômicos bidimensionais nas faces externa e interna do própodo do menor quelípodo de machos e fêmeas (Fig. 1). A inserção dos marcos anatômicos foram realizados manualmente com o auxílio do programa TPS Dig2, versão 2.16 (Rohlf, 2010; disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) e, para minimizar os erros de marcações, o processo de obtenção dos marcos foi realizado três vezes em cada própodo do menor quelípodo (face interna e externa) pelo mesmo pesquisador em dias distintos. Esses marcos anatômicos foram escolhidos com base em trabalhos anteriores realizados com

morfometria geométrica para caranguejos chama-maré (Rosenberg, 1997, 2002) e também devido a sua relativa facilidade na identificação, sua homologia aparente em ambos os sexos e a capacidade do conjunto de marcos para capturar a forma geral do própodo do menor quelípodo. A ordem de introdução dos marcos anatômicos foi a mesma para todos os indivíduos, por ser este um requisito para estabelecer a homologia espacial das estruturas mediante suas coordenadas. Cada marco anatômico corresponde a uma coordenada em um plano cartesiano, ou seja, após a inserção dos marcos anatômicos, estes se encontram representados por uma matriz com coordenadas  $x$  e coordenadas  $y$  no plano cartesiano.





**Figura 1.** *Minuca mordax* (macho). A - Posição dos marcos anatômicos na face externa do própodo de alimentação. 1: ponto superior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo; 2: ponto superior da articulação entre o dáctilo e o manus; 3: ponta do dedo fixo (pollex); 4: final da linha vertical reta traçada do marco 2 até a base do própodo; 5: ponto inferior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo e 6: ponto mediano da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo. B - Posição dos marcos anatômicos na face interna do própodo do menor quelípodo. 1: ponto superior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo; 2: ponto superior da articulação entre o dáctilo e o manus; 3: ponto inferior da articulação entre o dáctilo e o manus; 4: ponta do dedo fixo (pollex); 5: final da linha vertical reta traçada do marco 2 até a base do dedo fixo e 6: ponto inferior da articulação entre o carpo e o manus, na borda da cavidade do carpo. Escalas 1 mm.

### 2.3. Análise dos dados - MG

Uma Análise Generalizada de Procrustes (GPA), a qual separa os componentes de tamanho e forma das configurações foi realizada para remover a sobreposição das configurações de marcos anatômicos (Adams *et al.*, 2004), a partir do método dos mínimos quadrados (Bookstein, 1991). A GPA consiste basicamente em três etapas: 1) as configurações da carapaça e do quelípodo são sobrepostas pelo centróide (ponto no interior de uma forma geométrica que define o seu centro de gravidade ou centro de massa), eliminando dessa forma, o efeito da posição; 2) o tamanho do centróide de cada configuração é proporcionalizado para o valor de um, eliminando assim o efeito do tamanho e por último 3) as configurações superpostas e proporcionalizadas são rotacionadas de modo que os marcos anatômicos correspondentes se ajustem pela menor distância quadrada possível, retirando dessa forma o efeito da orientação (Monteiro & Reis, 1999). Desta forma, é possível eliminar os efeitos de posição, orientação e tamanho das configurações dos marcos anatômicos, separando os componentes do tamanho alométrico, deixando apenas os componentes referentes à forma (Adams *et al.*, 2004).

Os componentes da forma podem ser particionados em componentes simétricos e assimétricos (Klingenberg *et al.*, 2002). Para a análise do própodo do menor quelípodo foram utilizados somente os componentes assimétricos.

Foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) sobre a matriz de resíduos (variância-covariância) da GPA e os escores utilizados como novas variáveis de forma. Esse procedimento permite que os escores sejam utilizados como variáveis independentes, reduzindo a dimensionalidade dos dados (Klingenberg & Monteiro, 2005). Os escores da PCA foram utilizados para testar se havia variação na forma das estruturas analisadas entre os sexos (face interna e externa do própodo do quelípodo).

Uma Análise Discriminante (DA) com a utilização de um teste de permutação, a qual computa o percentual de classificação correta dentro de cada grupo e realiza um teste de validação cruzada entre eles (Klingenberg & Monteiro, 2005) foi realizada, para testar as diferenças entre as formas das estruturas analisadas de ambos os sexos (face interna e externa do própodo do quelípodo).

A estimativa do tamanho do própodo do menor quelípodo foi realizada através do Tamanho do Centróide (TC), o qual é extraído a partir da raiz quadrada da soma das distâncias elevada ao quadrado entre o centro de gravidade de cada estrutura (centróide) e os marcos anatômicos que a definem (Bookstein, 1991; Monteiro & Reis, 1999).

Para avaliar a variação no tamanho do própodo do menor quelípodo entre os sexos foi utilizado o teste de Wilcoxon, utilizando o tamanho do centróide.

As análises foram realizadas com o auxílio do programa MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011; disponível em <http://www.flywings.org.uk>) e o ambiente R (R Development Core Team, 2013).

#### 2.4. Largura da carapaça versus comprimento do própodo de alimentação de machos e fêmeas - Morfometria linear (ML)

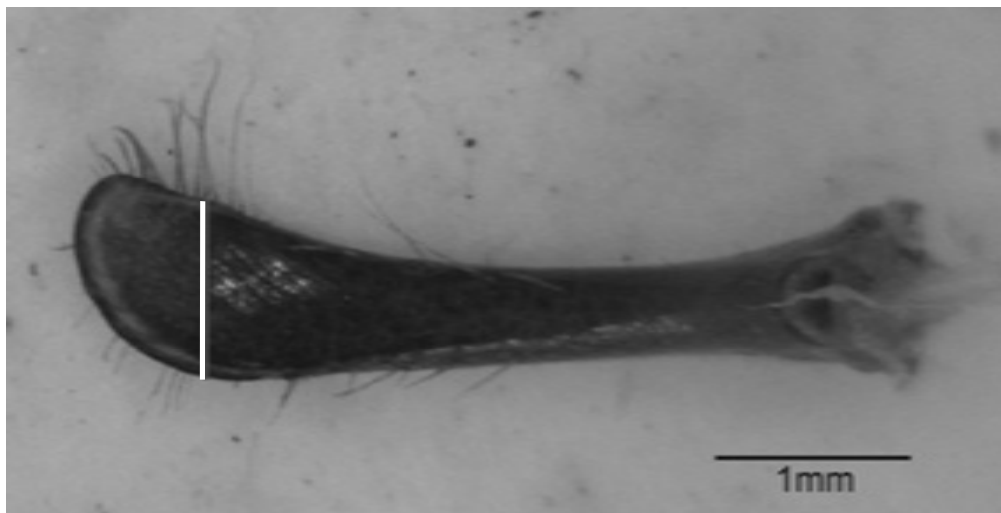
Para facilitar a digitalização das imagens dos própodos de alimentação (machos e fêmeas) na análise de MG, estes foram removidos do corpo do animal. Dessa forma, as informações da relação entre o LC e o comprimento do própodo de alimentação (CPA) foram perdidas. Para recuperar estas informações, outros espécimes de *M. mordax* foram analisados: 47 e 40 menores quelas de machos e fêmeas, respectivamente, com o cuidado de escolher exemplares das mesmas classes de tamanho (Teste t de Student = 1,2897, g.l = 85,  $p > 0,05$ ). A LC e o CPA foram mensurados com auxílio do microscópio digital Dino-Lite Pro (AM-4137).

Os dados referentes ao CPA foram analisados, inicialmente, verificando-se a distribuição normal com o teste de Kolmogorov-Smirnov. A distribuição dos dados amostrais para esta variável, foi normal ( $p < 0,01$ ). Portanto, o teste paramétrico t de Student foi adotado para as análises de variável CPA.

## 2.5. Dimorfismo sexual do tamanho da colher do dátilo - ML

Para a análise do dimorfismo sexual na largura da colher na ponta do dátilo da quela de alimentação, foram selecionados 18 indivíduos de cada sexo pertencentes às mesmas classes de tamanho. Para certificar-se que realmente não havia diferença significativa entre as classes de tamanho, foi utilizado o teste não-paramétrico de Wilcoxon, pois a distribuição dos dados amostrais para esta variável, não foi normal ( $p > 0,05$ ). Para testar a normalidade, foi utilizado o teste de Kolmogorov-Smirnov. A LC dos machos variou de 14,97 a 19,85 mm (machos LC médio =  $17,21 \pm 1,57$  mm), enquanto a das fêmeas, de 14,96 a 19,74 mm (LC médio =  $17,26 \pm 1,58$  mm) (Wilcoxon,  $Z = 0,9581$ ,  $p > 0,05$ ). A colher foi medida na sua largura máxima em vista interna do dátilo, sob o equipamento Dino-Lite Pro (Fig. 2).

Os dados referentes ao tamanho da colher do dátilo foram analisados, inicialmente, verificando-se a distribuição normal com o teste de Kolmogorov-Smirnov. A distribuição dos dados amostrais para esta variável, foi normal ( $p < 0,01$ ). Portanto, o teste paramétrico t de Student foi adotado.

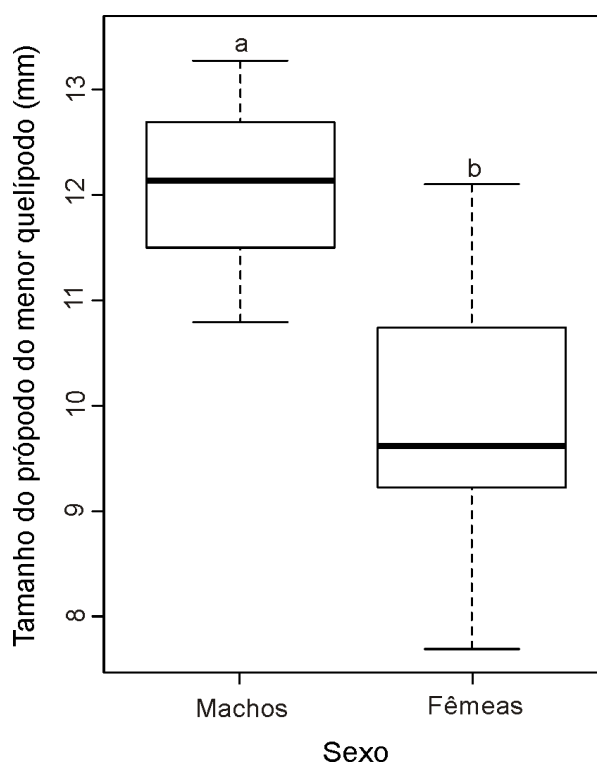


**Figura 2.** *Minuca mordax*. Vista interna do dactilo. A linha em branco indica a largura máxima da colher do dactilo.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Variação no tamanho do própodo de alimentação

Machos e fêmeas diferiram no tamanho do própodo de alimentação (Wilcoxon  $W = 35$ ;  $p < 0,0001$ ), onde os machos ( $12,12 \pm 0,68$  mm) apresentaram maiores tamanhos do que as fêmeas ( $9,82 \pm 1,11$  mm) (Fig. 3). Por outro lado, o tamanho não influenciou a forma em ambos os sexos e em ambas as faces do própodo (Tab. 1).



**Figura 3.** *Minuca mordax*. Média (traço horizontal forte), intervalo de confiança (caixa) e desvio padrão (barras) do tamanho do própodo de alimentação em machos e fêmeas. Letras diferentes entre os sexos indicam diferença significativa.

**Tabela 1.** *Minuca mordax*. Porcentagem de influência do tamanho sobre a forma do própodo de alimentação (face externa e interna) em machos e fêmeas. \*valor de  $p$  não significativo.

Sexo	Face externa (%)	$p$	Face interna (%)	$p$
Machos	3,4104	0,3454*	2,0030	0,6446*
Fêmeas	3,4695	0,4789*	5,1392	0,2250*

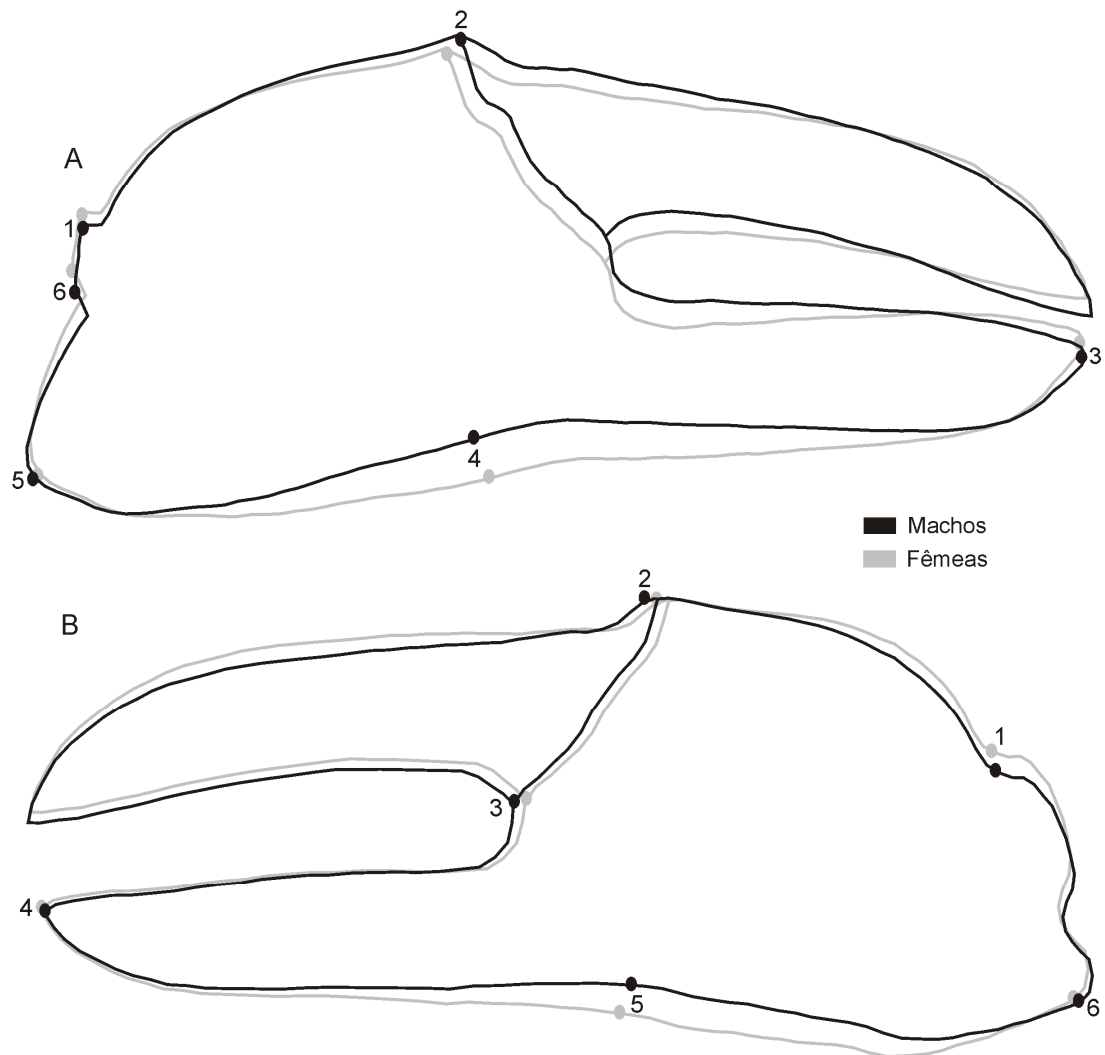
### 3.2. Dimorfismo sexual nas faces externa e interna do própodo de alimentação

A forma do própodo de alimentação diferiu estatisticamente entre os sexos tanto para a face externa (Distância de Mahalanobis = 1,8987;  $p < 0,0001$ ) quanto para a face interna (Distância de Mahalanobis = 1,8459;  $p < 0,0001$ ). A face externa do quelípodo

apresentou um percentual de classificação correta de 71,87% para os machos e 73,07% para as fêmeas, enquanto que para a face interna do quelípodo, esses valores foram de 75% e 66,66%, respectivamente para machos e fêmeas.

O dimorfismo sexual na face externa do própodo de alimentação está principalmente relacionado com a variação nos marcos anatômicos 1, 2, 3, 4 e 6, ou seja, houve uma variação na forma global do menor quelípodo. Os machos apresentaram um padrão inverso das fêmeas. Estas apresentaram a base do própodo mais alargada, região superior do própodo mais recuada, porção posterior do quelípodo (marcos 1 e 6) mais alargada e alongada e a margem interna do quelípodo mais linear na região dos marcos 3 e 4, enquanto os machos, em forma mais curvada. A região posterior do quelípodo correspondente ao marco 5, apresentou deformações menos perceptíveis, tendo as fêmeas apresentado a região posterior levemente mais estreita (Fig. 4A).

A face interna do própodo de alimentação, também, apresentou uma variação na forma global do quelípodo gerado por variações nos marcos 1, 2, 3 e 5. Os machos apresentaram um padrão inverso das fêmeas. Estas apresentaram a base do própodo mais alargada, região da junção superior e inferior entre o dácilo e o manus mais recuada e a porção correspondente a junção superior do carpo com o manus mais prolongada. A região posterior do quelípodo correspondente ao marco 6 e a ponta do dedo fixo (marco 4), apresentaram deformações menos perceptíveis, tendo as fêmeas apresentado a região posterior levemente mais estreita e a ponta do dedo fixo ligeiramente mais prolongada (Fig. 4B).

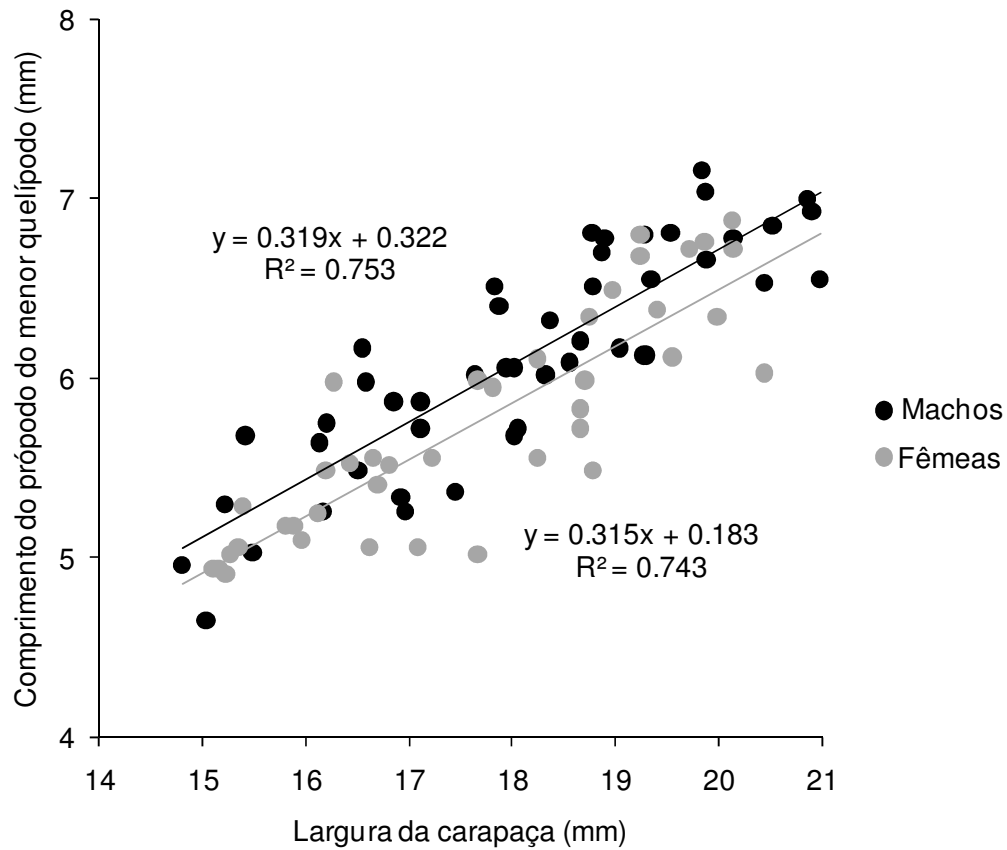


**Figura 4.** *Minuca mordax*. Dimorfismo sexual na forma: A - Face externa do própodo de alimentação. B - Face interna do própodo de alimentação. Deformações magnificadas três vezes.

### 3.3. Largura da carapaça versus comprimento do própodo de alimentação de machos e fêmeas - ML

O comprimento do própodo de alimentação (CPA) dos machos foi proporcionalmente maior (média =  $6,11 \pm 0,61$  mm) do que das fêmeas (média =  $5,74 \pm 0,61$  mm) (Teste t de Student = 2,7467, g.l = 85,  $p < 0,01$ ). Os pontos empíricos da relação entre o CPA e LC formaram duas retas distintas (Fig. 5).

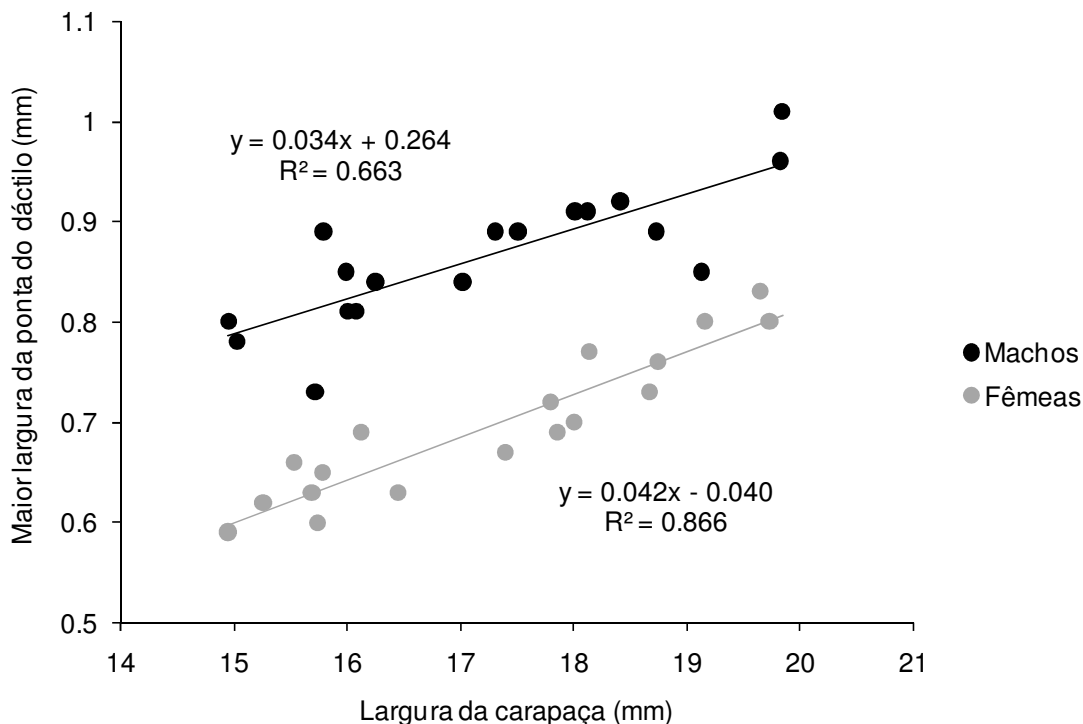




**Figura 5.** *Minuca mordax*. Relação entre o comprimento do própodo de alimentação (mm) e a largura da carapaça (mm) de machos e fêmeas.

#### 3.4. Dimorfismo sexual do tamanho da colher do dactilo

Adicionalmente, a colher do dactilo na ponta da quela de alimentação dos machos apresentou maior largura (média =  $0,86 \pm 0,06$  mm) do que as fêmeas (média =  $0,69 \pm 0,07$  mm), (Teste t de Student = 7,2285, g.l = 34,  $p < 0,0001$ ) (Fig. 6).



**Figura 6.** *Minuca mordax*. Relação entre a maior largura da colher do dactilo (mm) e a largura da carapaça (mm) de machos e fêmeas.

#### 4. DISCUSSÃO

O dimorfismo sexual no tamanho do própodo do menor quelípodo (tamanho do centróide =  $12,12 \pm 0,68$  mm nos machos e  $9,82 \pm 1,11$  mm nas fêmeas) do presente estudo, certamente, deve estar relacionado com o dimorfismo no tamanho do corpo de *Minuca mordax*, pois, a amostra foi composta de machos com largura de carapaça (LC média =  $20,09 \pm 1,00$  mm) significativamente maior do que as fêmeas (LC média =  $16,60 \pm 1,67$  mm). No entanto, esta dúvida foi eliminada com a análise morfométrica linear do comprimento do menor própodo (CMP), tendo os machos apresentado dimensões maiores do que as fêmeas. O maior tamanho da quela alimentadora dos machos obtido no presente estudo corrobora com as observações de Tina *et al.*, (2015), que trabalharam com indivíduos de mesma classe de tamanho de *Austruca bengali* (Crane, 1975). Estes autores consideraram que a ausência de uma segunda quela

alimentadora nos machos é compensada com uma única de maior porte. Nesse mesmo estudo, também, foi verificado que o tempo de alimentação não diferiu entre machos e fêmeas de tamanho comparável. Resultados similares também foram encontrados por Caravello & Cameron (1987a) com *Leptuca panacea* Novak & Salmon, 1974, o que pode indicar que esta superioridade no tamanho da quela alimentadora dos machos aumenta a capacidade volumétrica dos dedos em recolher o sedimento contendo alimento.

A alimentação dos caranguejos chama-maré consiste de algas, bactérias ou substâncias orgânicas do sedimento provenientes de fontes vegetais ou animais perto de suas tocas (Pearse, 1912; Schwartz & Safir, 1915; Teal, 1958; Miller, 1961; Kristensen & Alongi, 2006). Por outro lado, as características morfológicas primárias da quela alimentadora envolvidas na coleta e transporte de sedimento do solo para a boca são: as pontas dos dedos em forma de colher e a presença de cerdas especializadas (Rosenberg, 2002). A maior largura da colher na ponta do dactilo (Fig. 2) dos machos indica que estes têm capacidade de retirar maior volume de sedimento a cada movimento do quelípodo do que as fêmeas. Esta habilidade seria, também, mais um aspecto para compensar a desvantagem numérica de quelas de alimentação nos machos. Quanto às cerdas que foram longas e resistentes em *M. mordax*, certamente, constituem estruturas relacionadas com a otimização neste processo.

Rosenberg (2002), estudando a variação de forma do maior (88 espécies) e menor própodo (86 espécies) entre espécies de chama-maré machos, concluiu que o menor própodo dos machos, embora aparentemente muito mais homogêneo do que o maior, mostra também uma variação considerável na sua forma e estrutura. As diferenças estão na altura do hiato da quela (espaço entre o dactilo e o pólex), presença, número e tamanho dos dentes nos dedos, os quais também podem contribuir na coleta

do sedimento alimentar. No presente estudo, não houve dimorfismo sexual perceptível na altura do hiato da quela alimentadora, tampouco, houve dentes em qualquer de seus dedos (Figs. 3A e 3B). De acordo com a literatura, o nível de alargamento do hiato da menor quela é uma característica das espécies e está relacionado com o tipo de substrato em que cada uma vive. Crane (1975) observou que as espécies que ocorrem em substrato arenoso têm um hiato mais estreito na menor quela do que aquelas de substrato lodoso. Em 1997 essa correlação foi testada e confirmada por Neiman & Barnwell e por Rosenberg em 2002. Entretanto, a literatura não contempla o dimorfismo sexual na altura do hiato da menor quela.

O própodo de alimentação mais delgado observado nos machos de *M. mordax* do presente estudo e, portanto, mais leve, pode ser considerado, também, como outro meio de compensar a desvantagem acima citada: estruturas mais leves demandam menos gasto de energia e, portanto, a frequência e a velocidade no recolhimento do sedimento poderão ser incrementadas sem prejuízo no balanço energético. A margem inferior recurvada do própodo alimentador, tanto na face externa como na interna, contribui para a agilidade no processo de recolhimento do sedimento. Essa hipótese tem base nos resultados obtidos por Tina *et al.*, (2015) com o chama-maré *Austruca bengali* (Crane, 1975) do sul da Tailândia, cujos machos manipulam o sedimento 24% mais rápido do que as fêmeas. Estes autores consideraram que, o aumento desta frequência constitui uma das formas dos machos compensarem a indisponibilidade da maior quela para a alimentação funcional.

No entanto, os ajustes comportamentais ou mecanismos compensatórios relatados acima não ocorrem da mesma forma em todas as espécies de chama-maré. No caso de *Austruca sidensis* (Alcock, 1900), as fêmeas se alimentam mais rápido do que os machos, mesmo quando se considera a taxa de alimentação por quelípodo. Nesse

caso, os machos dessa espécie compensam esta desvantagem alimentando-se por mais tempo do que as fêmeas (Amin *et al.*, 2011). Outro estudo mostrou que não houve diferença significativa na taxa de alimentação entre machos e fêmeas de duas espécies de chama-maré na Indonésia, *Gelasimus tetragonon* (Herbst, 1790) e *Tubuca dussumieri* (H. Milne Edwards, 1852) (Weis & Weis, 2004). Nesse estudo foi observado que os machos de ambas as espécies se alimentam tão rápido quanto às fêmeas, compensando dessa forma a ausência de uma quela de alimentação.

Diferente do presente estudo, Valiela *et al.*, (1974) observaram que machos e fêmeas do chama-maré *Minuca pugnax* (Smith, 1870) ingerem quantidades semelhantes de sedimento, no entanto, o tempo de alimentação dos machos é praticamente o dobro do das fêmeas. Como o tempo de alimentação não foi estimado para *M. mordax*, este parâmetro deverá ser levado em consideração em estudos futuros.

Uma compensação adicional observada no presente estudo foi um alargamento na região superior do menor própodo dos machos, o qual pode estar relacionado com a inserção de diferentes músculos na região, proporcionando aos machos força necessária para realizar movimentos mais rápidos do que as fêmeas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abouheif E, & Fairbairn, DJ, 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist*. 149(3): 540-562.

Accioly IV, Lima-Filho PA, Santos TL, Barbosa ACA, Campos LBS, Souza JV & Wagner FM, 2013. Sexual dimorphism in *Litopenaeus vannamei* (Decapoda) identified by geometric morphometrics. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 8(4): 276-281.

Adams DC, Rohlf FJ & Slice D, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*. 71: 5-16.

Alencar CERD, Lima-Filho PA, Molina WF & Freire FAM, 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucridae) accessed through geometric morphometric. *The Scientific World Journal*. 1-8.

Altevogt R, 1955. Some studies on two species of Indian fiddler crabs, *Uca marionis nitidus* (Dana) and *Uca annulipes* (Latr.). *Journal of the Bombay Natural History Society*. 52: 702-716.

Amin M, Ehsan K, Backwell P & Mirmasoud S, 2011. Sexual differences in foraging behaviour of fiddler crab, *Uca sindensis* (Decapoda, Ocypodidae). *Journal of the Persian Gulf*. 2: 37-44.

Bedê LM, Oshiro LMY, Mendes LMD, Silva AA, 2008. Comparação da estrutura populacional das espécies de *Uca* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Manguezal de Itacuruçá, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 25(4): 601-607.

Bezerra LEA, 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. *Nauplius*. 20(2): 203-246.

Bookstein FL, 1991. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge Univ. Press, New York.

Caravello HE & Cameron GN, 1987a. Foraging time allocation in relation to sex by the gulf coast fiddler crab (*Uca panacea*). *Oecologia*. 72(1): 123-126.

Caravello HE & Cameron GN, 1987b. The effects of sexual selection on the foraging behaviour of the Gulf Coast fiddler crab, *Uca panacea*. *Animal Behaviour*. 35(6): 1864-1874.

Ceballos CP, Adams DC, Iverson JB & Valenzuela N, 2012. Phylogenetic patterns of sexual size dimorphism in Turtles and their implications for Rensch's rule. *Evolutionary Biology*. 1-15.

Clark PF, Neale M & Rainbow PS, 2001. A morphometric analysis of regional variation in *Carcinus* Leach, 1814 (Brachyura: Portunidae: Carcininae) with particular reference to the status of the two species *C. maenas* (Linnaeus, 1758) and *C. aestuarii* Nardo, 1847. *Journal of Crustacean Biology*. 21: 288-303.

Claverie T & Smith IP, 2010. Allometry and sexual dimorphism in the chela shape in the squat lobster *Munida rugosa*. *Aquatic Biology*. 8(2): 179-187.

Crane J, 1975. Fiddler crabs of the world. Princeton, Princeton University Press, 736 pp.

Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU & Székely T, 2007. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press.

Hepp LU, Fornel R, Restello RM, Trevisan A & Santos S, 2012. Intraspecific morphological variation in a freshwater crustacean *Aegla plana* in southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape. *Journal of Crustacean Biology*. 32(4): 511-518.

Hopkins MJ & Thurman CL, 2010. The geographic structure of morphological variation in eight species of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) from the eastern United States and Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*. 100: 248-270.

Icely JD & Jones DA, 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 6(3).

Klingenberg CP, 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11: 353-357.



Klingenberg CP, Barluenga M & Meyer A, 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*. 56: 1909-1920.

Klingenberg CP & Monteiro LR, 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology*. 54: 678-688.

Kobayashi S & Satake K, 2017. Difference in Body Size and Sexual Dimorphism in the Ogasawara Mitten Crab, *Eriocheir ogasawaraensis*, and the Japanese Mitten Crab, *Eriocheir japonica*. *Pacific Science*. 71(2): 171-188.

Kraushaar URS & Blanckenhorn WU, 2002. Population variation in sexual selection and its effect on size allometry in two dung fly species with contrasting sexual size dimorphism. *Evolution*. 56(2): 307-321.

Kristensen E & Alongi DM, 2006. Control by fiddler crabs (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron, and sulphur biogeochemistry in mangrove sediment. *Limnology and Oceanography*. 51: 1557-1571.

Mantel SK & Dudgeon D, 2005. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. *Journal of Crustacean Biology*. 25(3): 450-459.

Mantelatto FLM & Martinelli JM, 2001. Relative growth and sexual dimorphism of the South Atlantic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from Ubatuba, Brazil. *Journal of Natural History*. 35(3): 429-437.

Marochi MZ, Trevisan A, Gomes FB & Masunari S, 2016. Sexual dimorphism in *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda: Brachyura). *Iheringia. Série Zoologia*. 106.

Masunari S & Dissenha N, 2005. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22(4): 984-990.

Miller DC, 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*. 46: 89-101.

Mokhlesi A, Kamrani E, Backwell P & Sajjadi M, 2011. Sexual differences in foraging behavior of fiddler crab, *Uca sindensis* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of the Persian Gulf*. 2(6): 37-44.

Monteiro LR & Reis SFD, 1999. Princípios de morfometria geométrica. Holos.

Neiman, M & Barnwell F, 1997. Morphometric differences in small claws of the deposit-feeding fiddler crabs (*Uca* spp.). *American Zoologist*. 37(5) : 47A.

Pearse AS, 1912. The habits of fiddler crabs. *Phillippines Journal Science*. 7: 113-133.

Punzalan D & Hosken DJ, 2010. Sexual dimorphism: why the sexes are (and are not) different. *Current Biology*. 20(22): 972-973.

R Development Core Team, 2013. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. [ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>].

Rohlf FJ, 2004. TpsUtil. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY.

Rohlf FJ, 2010. TpsDig, Digitize Landmarks and Outlines, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.

Rohlf FJ & Marcus LF, 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*. 8: 129-132.

Rosenberg MS, 1997. Evolution of Shape Differences between the Major and Minor Chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*. 17(1): 52-59.

Rosenberg MS, 2002. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 75(2): 147-162.

Rufino MM, Gaspar MB, Pereira AM & Vasconcelos P, 2006. Use of shape to distinguish *Chamelea gallina* and *Chamelea striatula* (Bivalvia: Veneridae): Linear and geometric morphometric methods. *Journal of Morphology*. 267: 1433-1440.

Schwartz B & Safir SR, 1915. The natural history and behaviour of the fiddler crab. *Cold Spring Harbor Monogr.* 8: 1-24.

Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E & Székely T, 2008. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology*. 21: 1259-1273.

Shine R, 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*. 64(4): 419-461.

Silva IC & Paula J, 2008. Is there a better chela to use for geometric morphometric differentiation in brachyuran crabs? A case study using *Pachygrapsus marmoratus* and *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 88(5): 941-953.

Stein RA, 1976. Sexual dimorphism in crayfish chelae: functional significance linked to reproductive activities. *Canadian Journal of Zoology*. 54(2): 220-227.

Stephens PR & Wiens JJ, 2009. Evolution of sexual size dimorphisms in Emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution*. 63: 910-925.

Stillwell RC, Blanckenhorn WU, Teder T, Davidowitz G & Fox CW, 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*. 55: 227-245.

Teal, JM, 1958. Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*. 39: 185-193.

Trevisan A, Marochi MZ, Costa M, Santos S & Masunari S, 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*. 20(1): 75-86.

Tina FW, Jaroensutasinee M & Jaroensutasinee K, 2015. Effects of sexual dimorphism and body size on feeding behaviour of the fiddler crab, *Uca bengali* Crane, 1975. *Crustaceana*. 88(2): 231-242.

Trevisan A, Marochi MZ, Costa M, Santos S & Masunari S, 2016. Effects of the evolution of the Serra do Mar mountains on the shape of the geographically isolated populations of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Decapoda: Anomura). *Acta Zoologica*. 97(1): 34-41.

Trevisan A & Santos S, 2012. Morphological sexual maturity, sexual dimorphism and heterochely in *Aegla manuiinflata* (Anomura). *Journal of Crustacean Biology*. 32(4): 519-527.

Valiela I, Babiec DF, Atherton W, Seitzinger S. & Krebs C, 1974. Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). *The Biological Bulletin*. 147(3): 652-660.

Weis JS & Weis P, 2004. Behavior of four species of fiddler crabs, genus *Uca*, in southeast Sulawesi, Indonesia. *Hydrobiologia*. 523(1): 47-58.

Wieman AC, Berendzen PB, Hampton KR, Jang J, Hopkins MJ, Jurgenson McNamara JC & Thurman CL, 2014. A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. *Marine biology*. 161(1): 173-185.

Yamaguchi T, 2000. Sexual differences in feeding by the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan). *Crustacean Research*. 29: 121-132.

## REFERÊNCIAS GERAIS

- Abouheif E, & Fairbairn, DJ, 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist*. 149(3): 540-562.
- Abrunhosa FA, Mendes LN, Lima TB, Yamamoto SO, Ogawa CY & Ogawa M, 2000. Cultivo do caranguejo terrestre *Cardisoma guanhumi* (Latreille, 1825) do ovo ao estágio juvenil. *Revista Científica de Produção Animal*. 2(2): 190-197.
- Accioly IV, Lima-Filho PA, Santos TL, Barbosa ACA, Campos LBS, Souza JV & Wagner FM, 2013. Sexual dimorphism in *Litopenaeus vannamei* (Decapoda) identified by geometric morphometrics. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 8(4): 276-281.
- Adams DC, Rohlf FJ & Slice D, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*. 71:5-16.
- Alencar CERD, Lima-Filho PA, Molina WF & Freire FAM, 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. *The Scientific World Journal*. 1-8.
- Altevogt R, 1955. Some studies on two species of Indian fiddler crabs, *Uca marionis nitidus* (Dana) and *Uca annulipes* (Latr.). *Journal of the Bombay Natural History Society*. 52: 702-716.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes G, Leonardo J & Sparovek G, 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*. 22(6): 711-728.
- Amin M, Ehsan K, Backwell P & Mirmasoud S, 2011. Sexual differences in foraging behaviour of fiddler crab, *Uca sindensis* (Decapoda, Ocypodidae). *Journal of the Persian Gulf*. 2: 37-44.
- Anger K, 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series*. 72: 103-110.
- Anger K, 1996. Salinity tolerance of the larvae and first juveniles of a semiterrestrial grapsid crab, *Armases miersii* (Rathbun). *Journal of experimental marine biology and ecology*. 202(2): 205-223.
- Anger K, 2001. *The biology of decapod crustacean larvae*. Vol. 14. Lisse: AA Balkema Publishers, 420 pp.
- Anger K, 2003. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. *Invertebrate Reproduction and Development*. 43(1): 29-45.
- Anger K, 2006. Contributions of larval biology to crustacean research: a review. *Invertebrate Reproduction and Development*. 49(3): 175-205.

Anger K, Montú M, Bakker C & Loureiro Fernandes LL, 1990. Larval development of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*. 32: 276-294.

Anger K, Spivak E, Bas C, Ismael D & Luppi T, 1994. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgolander Meeresunters*. 48: 445-466.

Anger K, Spivak E & Luppi T, 1998. Effects of reduced salinities on development bioenergetics of early larval shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 220: 287-304.

Anger K, Spivak E, Luppi T, Bas C & Ismael D, 2008. Larval salinity tolerance of the South American salt-marsh crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*: physiological constraints to estuarine retention, export and reimmigration, *Helgoland Marine Research*. 62: 93-102.

Aoki M, Naruse T, Cheng JH, Suzuki Y & Imai H, 2008. Low genetic variability in an endangered population of fiddler crab *Uca arcuata* on Okinawajima Island: analysis of mitochondrial DNA. *Fisheries Science*. 74(2): 330-340.

Arnault S, Bourlès B, Gouriou Y & Chuchla R, 1999. Intercomparison of the upper layer circulation of the western equatorial Atlantic Ocean: In situ and satellite data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 104(C9): 21171-21194.

Avise JC, 1994. *Molecular Markers: Natural History and Evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Avise JC, Neigel JE, Arnold J, 1984. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal of Molecular Evolution*. 20: 99-105.

Ayres M, Ayres JRM, Ayres DL & Santos AS, 2005. *BIOESTAT 4.0: Aplicações estatísticas nas áreas biomédicas*. Sociedade Civil Mamirauá; MCT; Imprensa oficial do Estado do Pará.

Ayres M, Ayres Júnior M, Ayres DL & Santos ADA, 2007. *Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Instituto Mamirauá, Belém, 364 pp.

Barber PH, Palumbi SR, Erdmann MV & Moosa MK, 2000. Biogeography a marine Wallace's line?. *Nature*. 406: 692-693.

Barbieri RC & Ostrensky A, 2001. *Camarões marinhos: reprodução, maturação e larvicultura*. Ed. Aprenda fácil. Viçosa, MG. 189 pp.

Batisteli, NM, 2003. *Descrição morfológica e aspectos evolutivos larvais em Ocypodoidea e grupos relacionados (Decapoda: Brachyura)*. Dissertação - Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo. 134 pp.



- Bay LK, Choat JH, Van Herwerden L & Robertson DR, 2004. High genetic diversities and complex genetic structure in an Indo-Pacific tropical reef fish (*Chlorurus sordidus*): evidence of an unstable evolutionary past?. *Marine Biology*. 144(4): 757-767.
- Beaumont, AR, & Wei JH, 1991. Morphological and genetic variation in the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908). *Journal of Molluscan Studies*. 57(4): 443-450.
- Bedê LM, Oshiro LMY, Mendes LMD, Silva AA, 2008. Comparação da estrutura populacional das espécies de *Uca* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Manguezal de Itacuruçá, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 25(4): 601-607.
- Bekkevold D, André C, Dahlgren TG, Clausen Law, Torstensen E & Mosegaard H, 2005. Environmental correlates of population differentiation in Atlantic herring. *Evolution*. 59(12): 2656-2668.
- Benzie JA, 1999. Genetic structure of coral reef organisms: ghosts of dispersal past. *American Zoologist*. 39(1): 131-145.
- Berglund A, Bisazza A & Pilastro A, 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*. 58(4): 385-399.
- Bezerra LEA, 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. *Nauplius*. 20(2): 203-246.
- Bilodeau AL, Felder DL & Neigel JE, 2005. Multiple paternity in the thalassinidean ghost shrimp, *Callichirus islagrande* (Crustacea, Decapoda, Callinassidae). *Marine Biology*. 146: 381-385.
- Bilton D, Paula J & Bishop D, 2002. Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55: 937-952.
- Bohonak AJ, 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology*. 74(1): 21-45.
- Bookstein FL, 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge Univ. Press, New York.
- Bradshaw AD, 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*. 13: 115-155.
- Brian JV, Fernandes T, Ladle RJ, & Todd PA, 2006. Patterns of morphological and genetic variability in UK populations of the shore crab, *Carcinus maenas* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 329(1): 47-54.
- Briggs JC, 1974. *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill.
- Briggs JC, 1995. *Global Biogeography*. Elsevier, New York, 451 pp.

Brodie RJ, Styles R, Borgianini S, Godley J & Butler K, 2007. Larval mortality during export to the sea in the fiddler crab *Uca minax*. *Marine Biology*. 152(6): 1283-1291.

Burton RS, 1983. Protein polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Marine Biology Letters*. 4: 193-206.

Caravello HE & Cameron GN, 1987a. Foraging time allocation in relation to sex by the gulf coast fiddler crab (*Uca panacea*). *Oecologia*. 72(1): 123-126.

Caravello HE & Cameron GN, 1987b. The effects of sexual selection on the foraging behaviour of the Gulf Coast fiddler crab, *Uca panacea*. *Animal Behaviour*. 35(6): 1864-1874.

Cassone BJ, Boulding EG, 2006. Genetic structure and phylogeography of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes*, along the northeastern and western Pacific coasts. *Marine Biology*. 149: 213-226.

Castro BD, & Miranda LD, 1998. Physical oceanography of the western Atlantic continental shelf located between 4 N and 34 S. *The sea*. 11(1): 209-251.

Ceballos CP, Adams DC, Iverson JB & Valenzuela N, 2012. Phylogenetic patterns of sexual size dimorphism in Turtles and their implications for Rensch's rule. *Evolutionary Biology*. 1-15.

Cervellini PM, 2001. Variabilidad en la abundancia y retención de larvas de crustáceos decápodos en el estuario de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Investigaciones Marinas*. 29: 25-33.

Chambers MD, VanBlaricom GR, Hauser L, Utter F & Friedman CS, 2006. Genetic structure of black abalone (*Haliotis cracherodii*) populations in the California islands and central California coast: Impacts of larval dispersal and decimation from withering syndrome. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 331: 173-185.

Chapman JW, Klaassen RHG, Drake VA, Fossette S, Hays GC, Metcalfe JD, Reynolds AM, Reynolds DR & Alerstam T, 2011. Animal orientation strategies for movement in flows. *Current Biology*. 21: R861-R870.

Charmantier G & Charmantier-Daures M, 1991. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in *Cancer irroratus*; elements of comparison with *C. borealis* (Crustacea, Decapoda). *The Biological Bulletin*. 180(1): 125-134.

Charmantier G, Gimenez L, Charmantier-Daures M & Anger K, 2002. Ontogeny of osmoregulation, physiological plasticity and larval export strategy in the grapsid crab *Chasmagnathys granulata* (Crustacea, Decapoda). *Marine Ecology Progress Series*. 229: 185-194.

Clark PF, Neale M & Rainbow PS, 2001. A morphometric analysis of regional variation in *Carcinus* Leach, 1814 (Brachyura: Portunidae: Carcininae) with particular reference to the status of the two species *C. maenas* (Linnaeus, 1758) and *C. aestuarii* Nardo, 1847. *Journal of Crustacean Biology*. 21: 288-303.

- Claverie T & Smith IP, 2010. Allometry and sexual dimorphism in the chela shape in the squat lobster *Munida rugosa*. *Aquatic Biology*. 8(2): 179-187.
- Coates AG, Collins LS, Aubry MP & Berggren WA, 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin*. 116: 1327-1344.
- Cognetti G, Maltagliati F, 2000. Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. *Marine Pollution Bulletin*. 40: 7-14.
- Costlow JD, Bookhout CG & Monroe R, 1960. The effect of salinity and temperature on larval development of *Sesarma cinereum* (Bosc) reared in the laboratory. *Biological Bulletin*. 118: 183-202.
- Costlow Jr JD & Bookhout CG, 1968. The complete larval development of the land-crab, *Cardisoma guanhumi* Latreille in the laboratory (Brachyura, Gecarcinidae). *Crustaceana*. (Supplement 2): 259-270.
- Cowen RK, Paris CB & Srinivasan A, 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*. 311: 522-527.
- Crane J, 1975. Fiddler crabs of the world. Princeton, Princeton University Press, 736 pp.
- Crisp JD, 1978. Genetic consequences of different reproductive strategies in marine invertebrates. In: Battaglia B & Beardmore J. *Marine Organisms: Genetics, Ecology and Evolution*. Plenum Press, New York, 257-273 pp.
- Crispo E & Hendry AP, 2005. Does time since colonization influence isolation by distance? A meta-analysis. *Conservation Genetics*. 6(5): 665-682.
- Cronin TW, 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 15: 207-220.
- Cronin TW, Forward RB, 1986. Vertical migration cycles of crabs larvae and their role in larval dispersal. *Bulletin of Marine Science*. 39(1): 192-201.
- Cuesta JA & Anger K, 2005. Larval morphology and salinity tolerance of a land crab from West Africa, *Cardisoma armatum* (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae). *Journal of Crustacean Biology*. 25(4): 640-654.
- Darwin C, 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Davis JLD, Eckert-Mills MG, Young-Williams AC, Hines AH, Zohar Y, 2005. Morphological conditioning of a hatchery- raised invertebrate, *Callinectes sapidus*, to improve field survivorship after release. *Aquaculture*. 243(1-4): 147-158.
- Dawson MN, 2001. Phylogeography in coastal marine animals: a solution from California?. *Journal of Biogeography*: 28(6): 723-736.

- De Aranzamendi MC, Sahade R, Tatian M & Chiappero MB, 2008. Genetic differentiation between morphotypes in the Antarctic limpet *Nacella concinna* as revealed by inter-simple sequence repeat markers. *Marine Biology*. 154: 875-885.
- Debusse VJ, Addison JT & Reynolds JD, 2001. Morphometric variability in UK populations of the European lobster. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 81(3): 469-474.
- Dessier A & Donguy JR, 1994. The sea surface salinity in the tropical Atlantic between 10 S and 30 N-Seasonal and interannual variations (1977–1989). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 41(1): 81-100.
- Díaz H, Bevilacqua M, 1986. Larval development of *Aratus pisonii* (Milne Edwards) (Brachyura, Grapsidae) from marine and estuarine environments reared under different salinity conditions. *Journal of Coastal Research*. 2: 43-49.
- Dias GM, Duarte LFL & Solferini VN, 2006. Low genetic differentiation between isolated populations of the colonial ascidian *Symplesma rubra* Monniot, C. 1972. *Marine Biology*. 148: 807-815.
- Diele K & Simith DJB, 2006. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Necessity for larval export?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 68: 600-608.
- Dobson A, 2002. An introduction to generalized linear models. 2nd ed. Chapman e Hall/CRC, Texts in statistical science series.
- Ellison JC, 1996. Pollen evidence of Late Holocene mangrove development in Bermuda. *Global Ecology & Biogeography Letters*. 5: 315-326.
- Epifanio CE, Garvine RW, 2001. Larval transport on the Atlantic continental shelf of North America: a review. *Estuarine coastal and shelf Science*. 52(1): 51-77.
- Epifanio CE, Little KT & Rowe PM, 1988. Dispersal and recruitment of fiddler crab larvae in the Delaware River estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 43: 18-188.
- Espenshade EB & Morrison JL, 1974. Good world atlas. 14th edition. Chicago, IL: Rand McNally.
- Excoffier L, 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology*. 13(4): 853-864.
- Excoffier L, Laval G & Schneider S, 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*. 1: 47.
- Excoffier L, Smouse P & Quattro J, 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*. 131: 479-491.

- Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU & Székely T, 2007. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. Oxford University Press.
- Favier DCM & Scartascini FL, 2012. Intensive fishery scenarios on the North Patagonian coast (Río Negro, Argentina) during the mid-Holocene. *Quaternary International*. 256: 62-70.
- Feest J, 1969. Morphophysiological studies on the ontogeny and sexual biology of *Uca annulipes* and *Uca triangularis* as compared to *Ilyoplax gangetica*. *Forma et Function*. 1: 159-225.
- Fernandes LDA, Bonecker SLC & Valentin JL, 2002. Dynamic of decapod crustacean larvae on the entrance of Guanabara Bay. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 45(4): 491-498.
- Forward RB, 1989. Behavioral responses of crustacean larvae to rates of salinity change. *Biological Bulletin*. 170: 229-238.
- Forward Jr RB, Tankersley RA & Rittschof D, 2001. Cues for metamorphosis of brachyuran crabs: an overview. *American Zoologist*. 41(5): 1108-1122.
- Foskett JK, 1977. Osmoregulation in the larvae and adults of the grapsid crab *Sesarma reticulatum* Say. *Biology Bulletin*. 153: 505-526.
- Fransozo V, Mortari RC & Benetti AS, 2009. Population biology of *Uca mordax* (Smith, 1870)(Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the southeastern coast of Brazil. *Estudos de Biologia (curitiba)*. 23-31.
- Fu YX, 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*. 147(2): 915-925.
- Gaines MS, Caldwell J & Vivas AM, 1974. Genetic variation in the mangrove periwinkle, *Littorina angulifera*. *Marine Biology*. 27: 327-332.
- Galarza JA, Carreras-Carbonell J, Macpherson E, Pascual M, Roques S, Turner GF & Rico C, 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106(5): 1473-1478.
- Galligan TH, Donnellan SC, Sulloway FJ, Fitch AJ, Bertozzi T, & Kleindorfer S, 2012. Panmixia supports divergence with gene flow in Darwin's small ground finch, *Geospiza fuliginosa*, on Santa Cruz, Galápagos Islands. *Molecular Ecology*. 21(9): 2106-2115.
- Gawarkiewicz G, Monismith S & Largier J, 2007. Observing larval transport processes affecting population connectivity: progress and challenges. *Oceanography*. 20: 40-53.
- Geyer WR, Beardsley RC, Lentz SJ, Candela J, Limeburner R, Johns WE, Castro BM & Soares ID, 1996. Physical oceanography of the Amazon shelf. *Continental Shelf Research*. 16(5/6): 575-616.

- Gilbert CR, 1972. Characteristics of the western Atlantic reef-fish fauna. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, Gainesville. 35: 130-144.
- Gilg MR & Hilbish TJ, 2003. The geography of marine larval dispersal: coupling genetics with fine-scale physical oceanography. *Ecology*. 84(11): 2989-2998.
- Giménez L & Anger K, 2001. Relationships among salinity, egg size, embryonic development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 260: 241-257.
- Gonçalves F, Ribeiro R. & Soares AMVM., 1995. Laboratory studies of temperature and salinity on survival and larval development of *Rhithropanopeus harrisii*. *Marine Biology*. 121(4): 639-645.
- Gooch JL, 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. In: Kinne O. *Marine ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters*. Wiley, London, 349-409 pp.
- Gooch JL, Smith BS & Knupp D, 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biology Bulletin*. 142: 36-48.
- Grant WAS, & Bowen BW, 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*. 89(5): 415-426.
- Greenfield DW, 1988. A review of the *Lythrypnus mowbrayi* complex (Pisces: Gobiidae), with a description of a new species. *Copeia*. 460-470.
- Greenfield DW, 1989. *Priolepis dawsoni* n. sp. (Pisces: Gobiidae), a third Atlantic species of *Priolepis*. *Copeia*. 397-401.
- Grinrod J, Moss P, van der Kaars S, 1999. Late Quaternary cycles of mangrove development and decline on the North Australian continental shelf. *Journal of Quaternary Science*. 14: 465-470.
- Haemig PD, 2011. A Barreira Amazônica. *Ecologia. Info* 29: <http://ecologia.info/barreira-2.htm>.
- Hall TA, 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Research*. 41: 95-98.
- Hampton KR, Hopkins MJ, McNamara JC & Thurman CL, 2014. Intraspecific variation in carapace morphology among fiddler crabs (Genus *Uca*) from the Atlantic coast of Brazil. *Aquatic Biology*. 20(1): 53-67.
- Harrison MF & Crespi BJ, 1999. A Phylogenetic Test of Ecomorphological Adaptation in *Cancer* Crabs. *Evolution*. 53(3): 961-965.
- Hashmi SS, 1968. Study on larval of (*Gelasimus*) (Ocyrodidae) reared in the laboratory (Decapoda: Crustacea). *Pakistan Journal of Scientific and Research*. 20: 50-56.

- Hedgecock D, 1986. Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bulletin of Marine Science*. 39: 550-564.
- Hepp LU, Fornel R, Restello RM, Trevisan A & Santos S, 2012. Intraspecific morphological variation in a freshwater crustacean *Aegla plana* in southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape. *Journal of Crustacean Biology*. 32(4): 511-518.
- Hewitt GM, 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. 405: 907-13.
- Hillis DM, 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual review of Ecology and Systematics*. 18(1): 23-42.
- Hoffman JI, Peck LS, Linse K, & Clarke A, 2010. Strong population genetic structure in a broadcast-spawning Antarctic marine invertebrate. *Journal of Heredity*. 102(1): 55-66.
- Hoorn C, Guerrero J, Sarmiento GA & Lorente MA, 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*. 23(3): 237-240.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Sarkanen T & Antonelli A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*. 330(6006): 927-931.
- Hopkins MJ, Habe A & Thurman CL, 2016. Constraints on geographic variation in fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) from the western Atlantic. *Journal of evolutionary biology*. 29(8): 1553-1568.
- Hopkins MJ & Thurman CL, 2010. The geographic structure of morphological variation in eight species of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) from the eastern United States and Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*. 100(1): 248-270.
- Hu C, Montgomery ET, Schmitt RW & Muller-Karger FE, 2004. The dispersal of the Amazon and Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: observation from space and S-PALACE floats. *Deep-Sea Research II*. 51(10/11): 1151-1171.
- Hutchinson WF, Carvalho GR & Rogers SI, 2001. Marked genetic structuring in localised spawning populations of cod *Gadus morhua* in the North Sea and adjoining waters, as revealed by microsatellites. *Marine Ecology Progress Series*. 223: 251-260.
- Hyman OW, 1920. On the development of *Gelasimus* after hatching. *Journal of Morphological*. 33: 485-524.
- Icely JD & Jones DA, 1978. Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an East African shore. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 6(3).

Ismael D, Anger K & Moreira GS, 1997. Influence of temperature on larval survival, development, and respiration in *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). *Helgoländer Meeresunters.* 51: 463-475.

Ituarte RB, D'Anatro A, Luppi TA, Ribeiro PD, Spivak ED, Iribarne OO & Lessa EP, 2012. Population structure of the SW Atlantic estuarine crab *Neohelice granulata* throughout its range: a genetic and morphometric study. *Estuaries and coasts.* 35(5): 1249-1260.

Johns DM, 1981. Physiological studies in *Cancer irroratus* larvae. I. Effects of temperature and salinity on survival, development rate and size. *Marine Ecology Progress Series.* 5: 75-83.

Jolly MT, Jollivet D, Gentil F, Thiébaud E & Viard F, 2005. Shape genetic break between Atlantic and English Channel populations of the polychaete *Pectinaria koreni*, along the North coast of France. *Heredity.* 94: 23-32.

Jones LL, 1941. Osmotic regulation in several crabs of the Pacific coast of North America. *Journal of Cellular Physiology.* 18(1): 79-92.

Kannupandi T, Krishnan T & Shanmugam A, 1997. Effect on salinity on the larva of an edible estuarine crab, *Thalamita crenata* (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Indian Journal of Marine Sciences.* 26: 315-318.

Kannupandi T, Murugadasu P, Soundarapandian P & Shanmugam A, 2000. Biochemical changes in the larval stages of an edible estuarine crab *Thalamita crenata* (Latreille) fed with different diets. *Indian Journal of Fisheries.* 47(1): 77-80.

Kelly RP & Palumbi SR, 2010. Genetic structure among 50 species of the Northeastern Pacific rocky intertidal community. *PLoS ONE.* 5: (1)e8594.

Kennish R, Williams GA, & Lee SY, 1996. Algal seasonality on an exposed rocky shore in Hong Kong and the dietary implications for the herbivorous crab *Grapsus albolineatus*. *Marine Biology.* 125(1): 55-64.

Kimura M, Weiss GH, 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics.* 49: 561-576.

Klingenberg CP, 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources.* 11: 353-357.

Klingenberg CP, Barluenga M & Meyer A, 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution.* 56: 1909-1920.

Klingenberg CP & Monteiro LR, 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology.* 54: 678-688.



- Ko HS & Kim CH, 1989. Complete larval development of *Uca arcuata* (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) reared in the laboratory. Korean Journal of Systematic Zoology. 5(2): 89-105.
- Kobayashi S & Satake K, 2017. Difference in Body Size and Sexual Dimorphism in the Ogasawara Mitten Crab, *Eriocheir ogasawaraensis*, and the Japanese Mitten Crab, *Eriocheir japonica*. Pacific Science. 71(2): 171-188.
- Koehn RK, 1969. Esterase heterogeneity: dynamics of a polymorphism. Science. 163: 943-944.
- Kraushaar URS & Blanckenhorn WU, 2002. Population variation in sexual selection and its effect on size allometry in two dung fly species with contrasting sexual size dimorphism. Evolution. 56(2): 307-321.
- Kristensen E & Alongi DM, 2006. Control by fiddler crabs (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron, and sulphur biogeochemistry in mangrove sediment. Limnology and Oceanography. 51: 1557-1571.
- Lárez MB, Palazón-Fernández JL & Bolaños CJ, 2000. The effect of salinity and temperature on the larval development of *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Brachyura, Majidae) reared in the laboratory. Journal of Plankton Research. 22(10): 1855-1869.
- Largier JL, 1993. Estuarine fronts: how important are they?. Estuaries. 16: 1-11.
- Laurenzano C, Costa TM & Schubart CD, 2016. Contrasting Patterns of Clinal Genetic Diversity and Potential Colonization Pathways in Two Species of Western Atlantic Fiddler Crabs. PloS one. 11(11): e0166518.
- Laurenzano C, Farías NE & Schubart CD, 2012. Mitochondrial genetic structure of two populations of *Uca uruguayensis* fails to reveal an impact of the Rio de la Plata on gene flow. Nauplius. 20(1): 15-25.
- Laurenzano C, Mantelatto FL & Schubart CD, 2013. South American homogeneity versus Caribbean heterogeneity: population genetic structure of the western Atlantic fiddler crab *Uca rapax* (Brachyura, Ocypodidae). Journal of experimental marine biology and ecology. 449: 22-27.
- Leger F, Sorgeloos P, 1992. Optimized Feeding Regimes in Shrimp Hatcheries. Marine Shrimp Culture: Principles and Practices. P. 307. Arlo W. Fast and James Lester, editors. Elsevier Science Publishers. Amsterdam. 862 pp.
- Leigh JW & Bryant D, 2015. popart: full-feature software for haplotype network construction. Methods in Ecology and Evolution. 6(9): 1110-1116.
- Lessios HA, 2008. The Great American Schism: Divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. Annu. Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 39: 63-91.

Levin LA, 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology*. 46: 282-297.

Levinton JS, 1982. *Marine ecology*. Englewood Cliffs, New Jersey, USA: Prentice-Hall, 526 pp.

Librado P & Rozas J, 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 25: 1451-1452.

Lumpkin R & Garzoli SL, 2005. Near-surface circulation in the Tropical Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research I*. 52: 495-518.

Luppi TA, Spivak ED & Bas CC, 2003. The effects of temperature and salinity on larval development of *Armases rubripes* Rathbun, 1897 (Brachyura, Grapsoidea, Sesarmidae), and the southern limit of its geographical distribution. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 58(3): 575-585.

MacFarlane GR, Booth DJ & Brown KR, 2000. The semaphore crab, *Heloecius cordiformis*: bio-indication potential for heavy metals in estuarine systems. *Aquatic Toxicology*. 50(3): 153-166.

Mann R, 1988. Distribution of bivalve larvae at a frontal system in the James River, Virginia. *Marine Ecology Progress Series*. 50: 29-44.

Mantel N & Valand RS, 1970. A technique of nonparametric multivariate analysis. *Biometrics*. 26: 547-558.

Mantel SK & Dudgeon D, 2005. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. *Journal of Crustacean Biology*. 25(3): 450-459.

Mantelatto FLM & Martinelli JM, 2001. Relative growth and sexual dimorphism of the South Atlantic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from Ubatuba, Brazil. *Journal of Natural History*. 35(3): 429-437.

Mariappan P, C Balasundaram & B Schmitz, 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences*. 25: 301-313.

Marko PB, 2004. 'What's larvae got to do with it?' Contrasting patterns of post-glacial population structure in two benthic marine gastropods with identical larval dispersal capabilities. *Molecular Ecology*. 13: 597-611.

Marochi MZ, Masunari S & Schubart CD, 2017. Genetic and morphological differentiation of the semiterrestrial crab *Armases angustipes* (Brachyura: Sesarmidae) along the Brazilian coast. *The Biological Bulletin*. 232(1): 30-44.

Marochi MZ, Trevisan A, Gomes FB & Masunari S, 2016. Sexual dimorphism in *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda: Brachyura). *Iheringia. Série Zoologia*. 106.

Martel C, Viard F, Bourguet D & Garcia-Meunier P, 2004. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. Marine Ecology Progress Series. 273: 163-172.

Martins SB, 2014. Distribuição espacial de *Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) durante o ciclo de vida na Baía de Guaratuba, Paraná. Universidade Federal do Paraná - Dissertação de mestrado. 131 pp.

Martins SB & Masunari S, 2013. Relative growth in the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (Brachyura, Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. Nauplius. 21(1): 35-41.

Martins SB & Masunari S, 2017. Indication of larval retention in the life cycle of the fiddler crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). Thalassas, no prelo.

Martins SB, Masunari S, Borges CR & Anacleto AFM, 2016. Distribuição espacial e temporal de densidade do caranguejo chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Decapoda: Ocypodidae) no Rio Saí-Guaçu, Santa Catarina, Brasil. Anais do IX Congresso Brasileiro sobre Crustáceos.

Masson S & Delecluse P, 2001. Influence of the Amazon river runoff on the tropical Atlantic. Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere. 26(2): 137-142.

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 & Dissenha N, 2005. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia. 22(4): 984-990.

Masunari S, Dissenha N & Falcao RC, 2005. Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixo Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia. 22 (4): 974-983.

Masunari S & Swiech-Ayoub BDP, 2003. Relative growth in the fiddler crab *Uca leptodactyla* Rathbun (Crustacea Decapoda Ocypodidae). Revista Brasileira de Zoologia. 20(3): 487-491.

Mazzarella AB, Voje KL, Hansson TH, Taugbøl A, & Fischer B, 2015. Strong and parallel salinity-induced phenotypic plasticity in one generation of threespine stickleback. Journal of evolutionary biology. 28(3): 667-677.

McCartney M, Keller G, Lessios HA, 2000. Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*. Molecular Ecology. 9: 1391-1400.

- McMillen-Jackson AL, Bert TM, 2003. Disparate patterns of population genetic structure and population history in two sympatric penaeid shrimp species (*Farfantepenaeus aztecus* and *Litopenaeus setiferus*) in the eastern United States. *Molecular Ecology*. 12: 2895-2905.
- McMillen-Jackson AL, Bert TM, Steele P, 1994. Population genetics of the blue crab *Callinectes sapidus*: modest population structuring in a background of high gene flow. *Marine Biology*. 118: 53-65.
- Melo GAS, 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. 1. ed. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 603 pp.
- Messerknecht I, Montu M & Anger K, 1991. Larval development and salinity tolerance of Brazilian *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura: Xanthidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*. 33(4): 275-296.
- Mia MDY & Shokita S, 2002. Early life history of an estuarine grapsid crab, *Helice leachi* Hess. *Indian Journal of Fisheries*. 49: 23-28.
- Miller DC, 1961. The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. *Zoologica*. 46: 89-101.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, & Relyea RA, 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*. 20(12): 685-692.
- Mokhlesi A, Kamrani E, Backwell P & Sajjadi M, 2011. Sexual differences in foraging behavior of fiddler crab, *Uca sindensis* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of the Persian Gulf*. 2(6): 37-44.
- Monteiro LR & Reis SFD, 1999. Princípios de morfometria geométrica. Holos.
- Montú M, Anger K & Bakker CD, 1990. Variability in the larval development of *Metasesarma rubripes* (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Neritica*. 5: 113-118.
- Morgan SG, 1990. Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching and morphology of estuarine crab larvae. *Ecology*. 71: 1639-1652.
- Morgan SG, 1992. Predation by planktonic and benthic invertebrates on larvae of estuarine crabs. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*. 163(1): 91-110.
- Morgan SG, 1995. Life and death in the plankton: larval mortality and adaptation. *Ecology of marine invertebrate larvae*. 279-321.
- Morgan SG & Fisher JL, 2010. Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Marine Ecology Progress Series*. 404: 109-126.

- Mousset S, Derome N & Veuille M, 2004. A test of neutrality and constant population size based on the mismatch distribution. *Molecular Biology and Evolution*. 21: 724-731.
- Muller-Karger FE, Richardson PL & McGillicuddy D, 1995. On the offshore dispersal of the Amazon's Plume in the North Atlantic: Comments on the paper by A. Longhurst, "Seasonal cooling and blooming in tropical oceans". *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 42(11): 2127-2137.
- Nagaraj M, 1993. Combined effects of temperature and salinity on the zoeal development of the Green crab, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Decapoda: Portunidae). *Scientia Marina*. 57: 1-8.
- Negreiros-Fransozo ML, Hirose GL, Fransozo A & Bolla EA, 2009. First zoeal stage and megalopa of *Uca (Uca) maracoani* (Decapoda: Brachyura), with comments on the larval morphology of South-American species of Ocypodidae. *Journal of Crustacean Biology*. 29 (3): 364-372.
- Neiman, M & Barnwell F, 1997. Morphometric differences in small claws of the deposit-feeding fiddler crabs (*Uca* spp.). *American Zoologist*. 37(5) : 47A.
- O'Connor NJ & Epifanio CE, 1985. The effect of salinity on the dispersal and recruitment of fiddler crab larvae. *Journal of Crustacean Biology*. 5: 137-145.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RG, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H & Wagner H, 2010. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira-Neto JF, Boeger WA, Pie MR, Ostrensky A & Hungria DB, 2007. Genetic structure of populations of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Decapoda: Ocypodidae) at local and regional scales. *Hydrobiologia*. 583(1): 69-76.
- Oliveira-Neto JF, Pie MR, Chammas MA, Ostrensky A, Boeger WA, 2008. Phylogeography of the blue land crab, *Cardisoma guanhumi* (Decapoda: Gecarcinidae) along the Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*. 88(7): 1417-1423.
- Olsen JL, Stam WT, Coyer JA, Reusch TBH, Billingham M, Boström C, Calvert E, Christie H, Granger S, La Lumière R, Milchakova N, Oudot Le-Secq MP, Procaccini G, Sanjabi B, Serrão E, Veldsink J, Widdicombe S & Wyllie-Echeverria S, 2004. North Atlantic phylogeography and large-scale population differentiation of the seagrass *Zostera marina*. *Molecular Ecology*. 13: 1923-1941.
- Palumbi SR, 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 25: 547-572.
- Palumbi SR, 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications*. 13: 146-58.
- Patarnello T, Volckaert FAM, Castilho R, 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break?. *Molecular Ecology* 16: 4426-4444.

Paula J, 1985. The first zoeal stages of *Polybius henslowi* Leach, *Maja squinado* (Herbst), *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), and *Uca tangeri* (Eydoux) (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Arquivos do Museu Bocage. 2B(17): 137-147.

Paula J, 1989. Rhythms of larval release of decapod crustaceans in the Mira Estuary, Portugal. Marine Biology. 100: 309-312.

Paula J, Bartilotti C, Dray T, Macia A & Queiroga H, 2004. Patterns of temporal occurrence of brachyuran crab larvae at Saco mangrove creek, Inhaca Island (south Mozambique): implications for flux and recruitment. Journal of Plankton Research. 26: 1163-1174.

Paula J, Mendes RN, Mwaluma J, Raedig C & Emmerson W, 2003. Combined effects of temperature and salinity on larval development of the mangrove crab *Parasesarma catenata* Ortman, 1897 (Brachyura: Sesamidae). Western Indian Ocean Journal of Marine Science. 2: 57-63.

Pearse AS, 1912. The habits of fiddler crabs. Phillipines Journal Science. 7: 113-133.

Perez LAV, 1980. Desenvolvimento embrionário e larval de *Uca pugnax* (Smith, 1870) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) em laboratório. Dissertação - Universidade de São Paulo, USP, Instituto Oceanográfico.

Peterson RG & Stramma L, 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. Progress in Oceanography. 26: 1-73.

Poulin E, Palma AT, Leiva G, Narvaez D, Pacheco R, Navarrette SA, Castilla JC, 2002. Avoiding offshore transport of competent larvae during upwelling events: the case of the gastropod *Concholepas concholepas* in central Chile. Limnology and Oceanography. 47: 1248-1255.

Pringle JM, & Wares JP, 2007. Going against the flow: maintenance of alongshore variation in allele frequency in a coastal ocean. Marine Ecology Progress Series. 335: 69-84.

Punzalan D & Hosken DJ, 2010. Sexual dimorphism: why the sexes are (and are not) different. Current Biology. 20(22): 972-973.

Quantum GIS Development Team, 2015. Quantum GIS Geographic Information System.

Queiroga H, 1995. Processos de dispersão e recrutamento das larvas do caranguejo *Carcinus maenas* (L.) na Ria Aveiro. Tese - Universidade de Aveiro, Portugal. 268 pp.

Queiroga H & Blanton J, 2005. Interactions between behavior physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. Advances in Marine Biology. 47: 107-213.

Quinteiro J, Rodríguez-Castro J & Rey-Méndez M, 2007. Population genetic structure of the stalked barnacle *Pollicipes pollicipes* (Gmelin, 1789) in the northern Atlantic:

influence of coastal currents and mesoscale hydrographic structures. *Marine Biology*. 153: 47-60.

R Development Core Team, 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Available: <http://www.Rproject.org/>.

Rabalais NN & Cameron JM, 1983. Abbreviated development of *Uca subcylindrica* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*. 3: 519-541.

Rabalais NN & Cameron JN, 1985. The effects of factors important in semiarid environments on the early development of *Uca subcylindrica*. *Biology Bulletin*. 168: 147-160.

Ray N, Currat M, Excoffier L, 2003. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Molecular Biology Evolution*. 20: 76-86.

Reeb CA, Avise JC, 1990. A genetic discontinuity in a continuously distributed species: mitochondrial DNA in the American oyster, *Crassostrea virginica*. *Genetics*. 124: 397-406.

Rieger PJ, 1996. Desenvolvimento larval de *Uca (Celuca) uruguayensis* Nobili, 1901 (Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius, Rio Grande*. 4: 73-103.

Rieger PJ, 1997. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) mordax* (Smidth, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco Ufpe, Recife*. 25: 227-267.

Rieger PJ, 1998. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burgersi* Houlthuis, 1967 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*. 15(3): 727-756.

Rieger PJ, 1999. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius, Rio Grande*. 7: 1-37.

Riginos C, Nachman MW, 2001. Population subdivision in the marine environments: the contribution of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. *Molecular Ecology*. 10: 1439-1453.

Robins PE, Neill SP, Giménez L, Jenkins SR, & Malham SK, 2013. Physical and biological controls on larval dispersal and connectivity in a highly energetic shelf sea. *Limnology and Oceanography*. 58(2): 505-524.

Rodriguez A & Jones DA, 1993. Larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835)(Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology*. 13: 309-309.

- Rodrigues RR, Rothstein LM & Wimbush M, 2007. Seasonal variability of the South Equatorial Current bifurcation in the Atlantic Ocean: A numerical study. *Journal of Physical Oceanography*. 37(1): 16-30.
- Rogers AR & Harpending H, 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*. 9: 552-569.
- Rohlf FJ, 2004. tpsUtil, version 1.33. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Rohlf FJ, 2010. TpsDig, Digitize Landmarks and Outlines, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf FJ & Marcus LF, 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*. 8: 129-132.
- Rosenberg MS, 1997. Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*. 17(1): 52-59.
- Rosenberg MS, 2002. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 75(2): 147-162.
- Rufino MM, Gaspar MB, Pereira AM & Vasconcelos P, 2006. Use of shape to distinguish *Chamelea gallina* and *Chamelea striatula* (Bivalvia: Veneridae): Linear and geometric morphometric methods. *Journal of Morphology*. 267: 1433-1440.
- Saenger PE, Hegerl EJ & Davie JDS, 1983. Global status of mangrove ecosystems. I.U.C.N Commission on Ecology papers. Gland, Switzerland. 3: 1-88.
- Samuel NJ & Soundarapandian P, 2010. Effect of salinity on the growth, survival and development of commercially important portunid crab larvae of *Portuns sanguinolentus* (Herbst). *Current Research Journal of Biological Sciences*. 2(4): 286-293.
- Sandifer PA, 1975. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York river estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 3: 269-279.
- Sandifer PA & Smith TIJ, 1979. Possible significance of variation in the larval development of *Palaemonid shrimp*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 39(1): 55-64.
- Sanford E, Holzman SB, Haney RA, Rand DM, & Bertness MD, 2006. Larval tolerance, gene flow, and the northern geographic range limit of fiddler crabs. *Ecology*. 87(11): 2882-2894.
- Sanford E & Kelly MK, 2011. Local adaptations in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*. 3: 509-535.



- Sastry AN, 1983. Ecological aspects of reproduction. Environmental adaptations. 8: 179-270.
- Schaeffer-Novelli Y, Cintrón G, Soares MLG & De-Rosa T, 2000. Brazilian mangroves. Journal of the Aquatic Ecosystem Health and Management Society. 3: 561-570.
- Schlichting CD, 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual review of ecology and systematics. 17(1): 667-693.
- Schneider S & Excoffier L, 1999. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA. Genetics. 152: 1079-1089.
- Schneider B, & Schmittner A, 2006. Simulating the impact of the Panamanian seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling. Earth and Planetary Science Letters. 246(3): 367-380.
- Schubart CD, 2009. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: the importance of pseudogenes and primer optimization. In: Martin JW, Crandall KA & Felder DL. Decapod Crustacean Phylogenetics. CRC Press, 47-65 pp.
- Schuh M & Diesel R, 1995. Effects of salinity and starvation on the larval development of *Sesarma curacaoense* De Man, 1892, a mangrove crab with abbreviated development (Decapoda: Grapsidae). Journal of crustacean biology. 15(4): 645-654.
- Schwartz B & Safir SR, 1915. The natural history and behaviour of the fiddler crab. Cold Spring Harbor Monogr. 8: 1-24.
- Serbino NMB, 2008. Descrição do primeiro estágio larval de *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura: Ocypodidae). Revista Intertexo. 1: 6-15.
- Serbino NMB, 2010. Descrição do primeiro estágio larval de *Uca leptodactyla* (Rathbun, 1898) (Brachyura : Ocypodidae). Revista Eletrônica Inter.Texto. 6: 27-37.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E & Székely T, 2008. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. Journal of Evolutionary Biology. 21: 1259-1273.
- Shanks AL, 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. The biological bulletin. 216(3): 373-385.
- Shaw PW, Pierce GJ & Boyle PR, 1999. Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined squid *Loligo forbesi*, demonstrated with microsatellite DNA markers. Molecular Ecology. 8(3): 407-417.
- Shih HT, Komai T & Liu MY, 2013. A new species of fiddler crab from the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan, separated from the widely-distributed sister species *Uca* (Paraleptuca) crassipes (White, 1847) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Zootaxa. 3746(1): 175-193.

Shih HT, Naruse T & Ng PK, 2010. *Uca jocelynae* sp. nov. a new species of fiddler crab (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from the Western Pacific. *Zootaxa*. 2337: 47-62.

Shih HT, Ng PKL, Davie PJF, Schubart CD, Türkay M, Naderloo R, Jones D & Liu MY, 2016. Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), based on phylogenetic relationships, with a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, sensu lato and its subgenera. *The Raffles Bulletin of Zoology*. 64: 139-175.

Shih H.-T, Ng PKL, Wong KJH, Chan BKK, 2012. *Gelasimus splendidus* Stimpson 1858 (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) a valid species of fiddler crab from the northern South China Sea and Taiwan Strait. *Zootaxa*. 30-47.

Shih HT, Saher NU, Kamrani E, Ng PK, Lai YC & Liu MY, 2015. Population genetics of the fiddler crab *Uca sindensis* (Alcock, 1900) (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from the Arabian Sea. *Zoological Studies*. 54(1): 1.

Shine R, 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*. 64(4): 419-461.

Shulman MJ, & Bermingham E, 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution*. 49(5): 897-910.

Siegel DA, Kinlan BP, Gaylord B & Gaines SD, 2003. Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series*. 260: 83-96.

Silva UAT, 2002. Cultivos experimentais de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763). Dissertação - Universidade Federal do Paraná (UFPR), Curitiba, Paraná, 89 pp.

Silva IC, Mesquita N & Paula J, 2010. Lack of population structure in the fiddler crab *Uca annulipes* along an East African latitudinal gradient: genetic and morphometric evidence. *Marine Biology*. 157: 1113-1126.

Silva IC, Mesquita N, Schubart CD, Alves MJ & Paula J, 2009. Genetic patchiness of the shore crab *Pachygrapsus marmoratus* along the Portuguese coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 378: 50-57.

Silva IC & Paula J, 2008. Is there a better chela to use for geometric morphometric differentiation in brachyuran crabs? A case study using *Pachygrapsus marmoratus* and *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 88(5): 941-953.

Silveira ICA, Schimidt ACK, Campos EJD, Godoi SS & Ikeda YA, 2000. Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revisão Brasileira Oceanografica*. 48(2): 171-183.

Simith DJB & Diele K, 2008. O efeito da salinidade no desenvolvimento larval do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda: Ocypodidae) no Norte do Brasil. *Acta Amazonica*. 38(2): 345-350.

Simith DJB, Pires MAB, Abrunhosa FA, Maciel CR & Diele K, 2014. Is larval dispersal a necessity for decapod crabs from the Amazon mangroves? Response of *Uca rapax* zoeae to different salinities and comparison with sympatric species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 457: 22-30.

Simith DJB, Souza AS, Maciel CR, Abrunhosa FA & Diele K, 2012. Influence of salinity on the larval development of the fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters. *Helgoland Marine Research*. 66(1): 77-85.

Skov MW, Hartnoll RG, 2001. Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards). *Hydrobiologia*. 449: 201-212.

Slatkin M, 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*. 53-65.

Slatkin M & Hudson RR, 1991. Pairwise Comparisons of Mitochondrial DNA Sequences in Stable and Exponentially Growing Populations. *Genetics*. 129: 555-562.

Slatkin M & Maddison WP, 1990. Detecting isolation by distance using phylogenies of genes. *Genetics*. 126(1): 249-260.

Smith LD, 2004. Biogeographic differences in claw size and performance in an introduced crab predator *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series*. 276: 209-222.

Smith LD & Palmer AR, 1994. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. *Science*. 264(5159): 710-712.

Sotka EE, 2012. Natural selection, larval dispersal, and the geography of phenotype in the sea. *Integrative and Comparative Biology*. 52: 538-545.

Souza ASD, Costa RMD & Abrunhosa FA, 2013. Comparative morphology of the first zoea of twelve brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon region. *Zoologia*. 30: 273-290.

Spivak ED & Cuesta JÁ, 2009. The effect of salinity on larval development of *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) (Brachyura: Ocypodidae) and new Wndings of the zoal morphology. *Scientia Marina*. 73(2): 297-305.

Staton J, Borgianini S, Gibson I, Brodie R & Greig T, 2014. Limited gene flow in *Uca minax* (LeConte 1855) along a tidally influenced river system. *Open Life Sciences*. 9(1): 28-36.

Stein RA, 1976. Sexual dimorphism in crayfish chelae: functional significance linked to reproductive activities. *Canadian Journal of Zoology*. 54(2): 220-227.

- Stephens PR & Wiens JJ, 2009. Evolution of sexual size dimorphisms in Emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution*. 63: 910-925.
- Stillwell RC, Blanckenhorn WU, Teder T, Davidowitz G & Fox CW, 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*. 55: 227-245.
- Strathmann RR, 1982. Selection for retention or export of larvae in estuaries. In: Kennedy VS (ed) *Estuarine comparisons*. Academic Press, New York, 521-535.
- Strathmann RR, 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 16: 339-361.
- Swearer SE, Shima JS, Hellberg ME, Thorrold SR, Jones GP, Robertson DR, Morgan SG, Selkoe KA, Ruiz GM & Warner RR, 2002. Evidence of self-recruitment in demersal marine populations. *Bulletin Marine Science*. 70: 251-271.
- Tajima F, 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 123(3): 585-595.
- Taylor MS & Hellberg ME, 2003. Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. *Science*. 299: 107-109.
- Teal, JM, 1958. Distribution of fiddler crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*. 39: 185-193.
- Terada M, 1979. On the zoeal development of five crabs of the family Ocypodidae. *Zoological Magazine*. 88: 57-72.
- Thiercelin N, 2015. Impact of life history and ecology on rate of diversification and speciation, as exemplified by thoracotreme crabs along the western tropical Atlantic and on both sides of the Isthmus of Panama. Ph.D. dissertation, Regensburg, Germany. 180 pp.
- Thorpe JP, Solé-Cava, AM, & Watts PC, 2000. Exploited marine invertebrates: genetics and fisheries. *Hydrobiologia*. 420(1): 165-184.
- Thorson G, 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological reviews*. 25(1): 1-45.
- Thurman CL, 2002. Osmoregulation in six sympatric fiddler crabs (genus *Uca*) from the northwestern Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. 23: 269-284.
- Thurman CL, 2005. A comparison of osmoregulation among subtropical fiddler crabs (*Uca*) from Southern Florida and California. *Bulletin of Marine Science*. 77(1): 83-100.

Thurman CL, Faria SC & McNamara JC, 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*. 6, e1.

Thurman C, Hanna J & Bennett C, 2010. Ecophenotypic physiology: osmoregulation by fiddler crabs (*Uca* spp.) from the northern Caribbean in relation to ecological distribution. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 43(5): 339-356.

Tina FW, Jaroensutasinee M & Jaroensutasinee K, 2015. Effects of sexual dimorphism and body size on feeding behaviour of the fiddler crab, *Uca bengali* Crane, 1975. *Crustaceana*. 88(2): 231-242.

Torres G, Anger K & Giménez L, 2006. Effects of reduced salinities on metamorphosis of a freshwater-tolerant sesamid crab, *Armases roberti*: Is upstream migration in the megalopa stage constrained by increasing osmotic stress?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 338(1): 134-139.

Torres G, Gimenez L & Anger K, 2002. Effects of reduced salinity on the biochemical composition (lipid, protein) of zoea I decapod crustacean larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 277: 43-60.

Torres G, Giménez L & Anger K, 2008. Cumulative effects of low salinity on larval growth and biochemical composition in an estuarine crab, *Neohelice granulata*. *Aquatic Biology*. 2: 37-45.

Trevisan A, Marochi MZ, Costa M, Santos S & Masunari S, 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*. 20(1): 75-86.

Trevisan A, Marochi MZ, Costa M, Santos S & Masunari S, 2016. Effects of the evolution of the Serra do Mar mountains on the shape of the geographically isolated populations of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Decapoda: Anomura). *Acta Zoologica*. 97(1): 34-41.

Trevisan A & Santos S, 2012. Morphological sexual maturity, sexual dimorphism and heterochely in *Aegla manuinflata* (Anomura). *Journal of Crustacean Biology*. 32(4): 519-527.

Vieira RRR & Calazans DK, 2010. Chave ilustrada para identificação das zoés de Brachyura do estuário da Lagoa dos Patos (RS) e região costeira adjacente. *Biota Neotropica*. 10(3).

Vinuesa JH, Ferrari L & Lombardo RJ, 1985. Effect of temperature and salinity on larval development of southern king crab (*Lithodes antarcticus*). *Marine Biology*. 85(1), 83-87.

Vogt G, 2008. The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. *Journal of Zoology*. 276(1): 1-13.

Vogt G, Huber M, Thiemann M, van den Boogaart G, Schmitz OJ & Schubart CD, 2008. Production of different phenotypes from the same genotype in the same

environment by developmental variation. *Journal of Experimental Biology*. 211:510-523.

Von der Heyden S, Lipinski MR, Matthee CA, 2007. Mitochondrial DNA analyses of the Cape hakes reveal an expanding population for *Merluccius capensis* and population structuring for mature Wsh in *Merluccius paradoxus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 42: 517-527.

Valiela I, Babiec DF, Atherton W, Seitzinger S. & Krebs C, 1974. Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). *The Biological Bulletin*. 147(3): 652-660.

Waples RS 1998, Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*. 89(5): 438-450.

Warner RR, Cowen RK, 2002. Local retention of production in marine populations: evidence, mechanisms, and consequences. *Bulletin of Marine Science*. 70: 245-249.

Waterman TH & Chace Jr FA, 1960. General Crustacean Biology. In: Waterman TH (ed). *The physiology of Crustacea: Metabolism and growth*. New York, London: Academic press. 1: 1-33.

Waters JM, King TM, O'Loughlin PM, & Spencer HG, 2005. Phylogeographical disjunction in abundant high-dispersal littoral gastropods. *Molecular Ecology*. 14(9): 2789-2802.

Weber LI & JA Levy, 2000. Genetic population structure of the swimming crab *Callinectes danae* (Crustacea: Decapoda) in Southern Brazil. *Hydrobiologia*. 420: 203-210.

Weersing KA & Toonen RJ, 2009. Population genetics, larval dispersal, and demographic connectivity in marine systems. *Marine Ecology Progress Series*. 393:1-12.

Weese DA, McLain DK, Pratt AE & Fang QQ, 2009. Population structure of the Atlantic sand fiddler crab *Uca pugilator* along the eastern coast of US revealed by molecular data. *Current Zoology*. 55: 150-157.

Weetman D, Ruggiero A, Mariani S, Shaw PW, Lawler AR & Hauser L, 2007. Hierarchical population genetic structure in the commercially exploited shrimp *Crangon crangon* identified by AFLP analysis. *Marine Biology*. 151: 565-575.

Weis JS & Weis P, 2004. Behavior of four species of fiddler crabs, genus *Uca*, in southeast Sulawesi, Indonesia. *Hydrobiologia*. 523(1): 47-58.

West-Eberhard MJ, 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.

Wieman AC, Berendzen PB, Hampton KR, Jang J, Hopkins MJ, Jurgenson J, Mcnamara JC & Thurman CL, 2014. A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil?

Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. *Marine Biology*. 161(1): 173-185.

Wolf P, 1981. Is retention the result of active or passive phenomena?. *Estuaries*. 4: 239.

Woodroffe C, Grindrod J, 1991. Mangrove biogeography: the role of quaternary environmental and sea-level change. *Journal of Biogeography*. 18: 479-492.

Wooldridge TH & Loubser H, 1996. Larval release rhythms and tidal exchange in the estuarine mudprawn, *Upogebia africana*. *Hydrobiologia*. 337: 113-121.

Yamaguchi T, 2000. Sexual differences in feeding by the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan). *Crustacean Research*. 29: 121-132.

Yamaguchi T & Henmi Y, 2001. Studies on the differentiation of handedness in the fiddler crab, *Uca arcuata*. *Crustaceana*. 74(8): 735-747.

Zhang J, Cai Z & Huang L, 2006. Population genetic structure of crimson snapper *Lutjanus erythropterus* in East Asia, revealed by analysis of the mitochondrial control region. *ICES Journal of Marine Scienc*. 63(4): 693-704.