

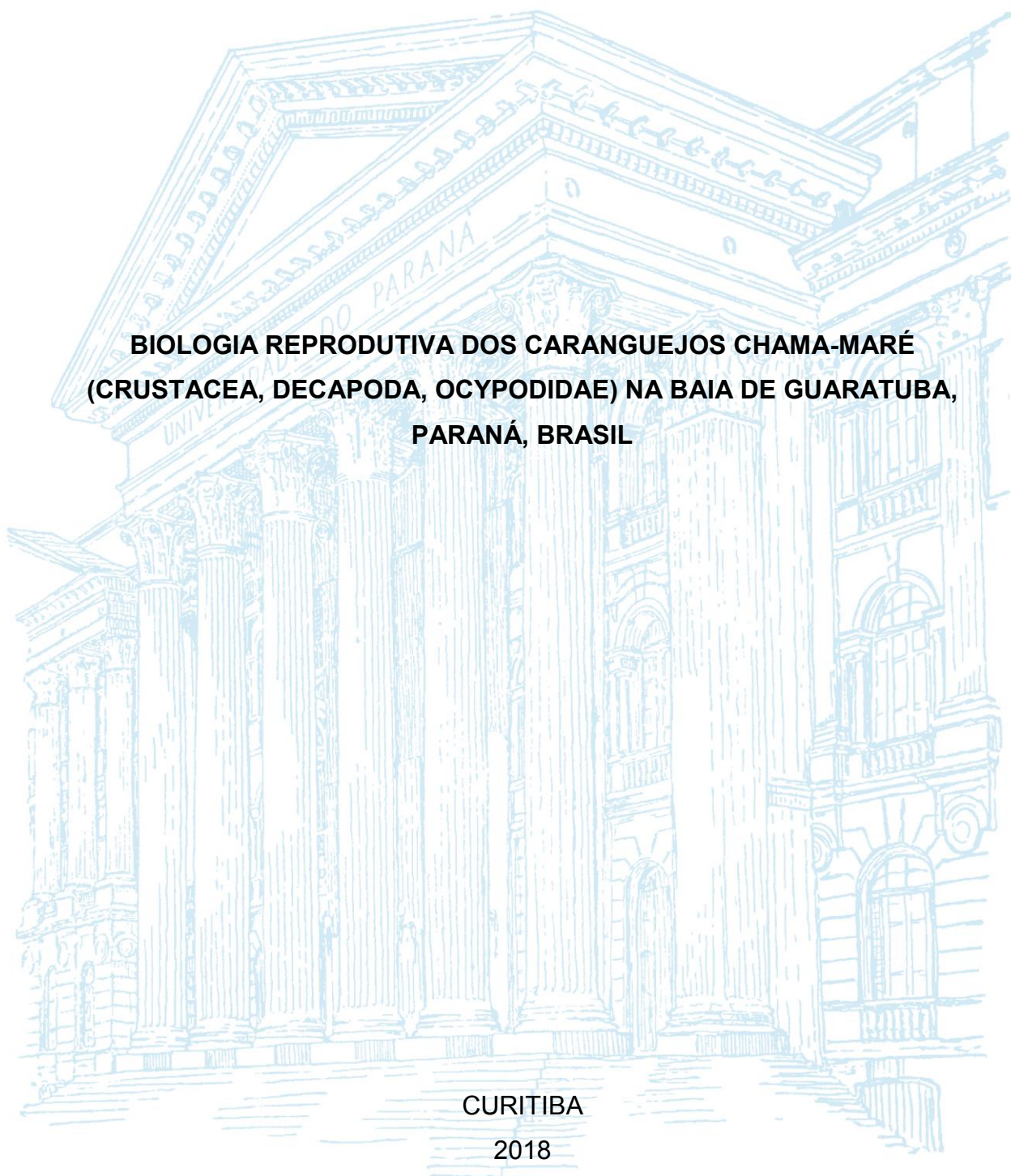
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ANDRÉ FERNANDO MIYADI ANACLETO

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ  
(CRUSTACEA, DECAPODA, OCYPODIDAE) NA BAIJA DE GUARATUBA,  
PARANÁ, BRASIL**

CURITIBA

2018



ANDRÉ FERNANDO MIYADI ANACLETO

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ  
(CRUSTACEA, DECAPODA, OCYPODIDAE) NA BAIÁ DE GUARATUBA,  
PARANÁ, BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, da Universidade Federal do Paraná como requisito parcial á obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas. Área de concentração Zoologia.

Orientadora: Profª Drª Setuko Masunari

CURITIBA

2018

Dedico este trabalho a todos aqueles que me apoiaram durante este período, em especial aos meus pais e a minha esposa, os quais sempre estiveram ao meu lado quando precisei.

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

Anacleto, André Fernando Miyadi

Biologia reprodutiva dos caranguejos chama-maré (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. / André Fernando Miyadi Anacleto. – Curitiba, 2018.

58 p. : il. ; 30cm.

Orientadora: Setuko Masunari

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

1. Caranguejo. 2. Reprodução. 3. Desenvolvimento embrionário. I. Título. II. Masunari, Setuko. III. 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 Dissertação de Mestrado de **ANDRE FERNANDO MIYADI ANACLETO** intitulada: **BIOLOGIA REPRODUTIVA DOS CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ (CRUSTACEA, DECAPODA, OCYPODIDAE) NA BAIÁ DE GUARATUBA, PARANÁ, BRASIL**, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação no rito de defesa.

A outorga do título de mestre 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 (UFPR)

TANIA MARCIA COSTA

Avaliador Externo (UNESP)

PAULO DE TARSO DA CUNHA CHAVES

Avaliador Interno (UFPR)

## AGRADECIMENTOS

À professora Dr. Setuko Masunari pela oportunidade, orientação e auxílio em todas as fases de campo deste projeto.

Ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná pela infraestrutura necessária para que este trabalho pudesse ser realizado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) pela bolsa de mestrado.

À MS. Salise Brandt Martins, pelo auxílio nas coletas no apoio em todos os momentos durante o curso e, principalmente, pela amizade.

Ao Sr. Belém da ECOPLAN pelo auxílio nas coletas de *Uca maracoani*.

Aos funcionários e professores do departamento, que auxiliaram durante este período de formação e realização deste projeto.

Muito obrigado.

## RESUMO

Um estudo sobre os parâmetros reprodutivos das sete espécies de chama-marés ocorrentes na Baía de Guaratuba foi realizado, visando estimar a contribuição das larvas destes caranguejos para o plâncton da referida baía. Uma estimativa do número de fêmeas ocorrentes no estuário de Guaratuba foi realizada com base nas densidades das espécies e nas áreas ocupadas pelas mesmas, para fins de cálculo do número de larvas que estes caranguejos disponibilizam para o plâncton da Baía de Guaratuba. As espécies apresentaram oito estágios de desenvolvimento embrionário, com exceção de *Leptuca thayeri* e *Minuca burgersi* que mostraram apenas sete. A LC das fêmeas ovígeras variou de  $6,66 \pm 0,74$  mm em *Leptuca uruguayensis* a  $25,01 \pm 3,15$  mm em *Uca maracoani*, e o tempo de incubação de 8-10 dias a 15-17 dias, respectivamente. A taxa de fertilidade (nº de ovos no início do desenvolvimento embrionário) variou de  $1.253 \pm 594$  ovos/fêmea a  $39.267 \pm 1.056$  ovos/fêmea, a taxa de fecundidade (nº de ovos no final do desenvolvimento embrionário), de  $938 \pm 482$  ovos/fêmea a  $35.092 \pm 7.314$  ovos/fêmea, respectivamente para estas duas espécies. O número de embriões perdidos variou de 244 ovos/fêmea em *Leptuca leptodactyla* até 4.228 ovos/fêmea em *Minuca mordax*, entretanto, *U. maracoani* mostrou menor perda em cada 100 ovos, o que foi atribuída à proteção das fêmeas ovígeras em tocas mais profundas. O diâmetro médio dos ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário variou de  $206,50\mu\text{m}$  em *L. leptodactyla* a  $336,36\mu\text{m}$  em *M. mordax*. Também, houve um aumento no diâmetro dos ovos entre o primeiro e o último estágio de desenvolvimento. Os chama-marés do presente estudo contribuem com uma média de  $4,81 \times 10^{12}$  larvas para o plâncton por período de desova para a Baía de Guaratuba, sendo *L. thayeri* a espécie com maior produção larval (cerca de 96%) e *U. maracoani* aquela com a menor produção larval (cerca de 0,0018%). Estes números indicam o quão preciosa é a conservação de caranguejos chama-marés para uma estrutura trófica saudável da comunidade da Baía de Guaratuba.

**Palavras chaves:** Chama-maré; Fertilidade; Fecundidade; Desenvolvimento embrionário.

## ABSTRACT

A study on reproductive parameters of the seven species of fiddler crab occurring in Guaratuba Bay was carried out, aiming to estimate the larval contribution of these crabs for the estuarine plankton community. The absolute number of females was estimated based on the densities of the species and the areas occupied by them. The number of larvae produced by each species was based on their fertility rate and an estimative of larvae contributing for the plankton community was done. The species presented eight stages of embryonic development, except *Leptuca thayeri* and *Minuca burgersi* that showed only seven. The CW of ovigerous females ranged from  $6.66 \pm 0.74$  mm in *Leptuca uruguayensis* to  $25.01 \pm 3.15$  mm in *Uca maracoani*, and the incubation time, from 8-10 days to 15-17 days, respectively. The fertility rate (number of eggs at the beginning of embryonic development) varied from  $1,253 \pm 594$  eggs/female to  $39,267 \pm 1,056$  eggs/female, the fecundity rate (number of eggs at the end of embryonic development),  $938 \pm 482$  eggs/female to  $35,092 \pm 7,314$  eggs/female, respectively for these two species. The number of lost embryos from the egg mass ranged from 244 eggs/female in *Leptuca leptodactyla* to 4,228 eggs/female in *Minuca mordax*. However, *U. maracoani* showed lower losses in every 100 eggs, which was attributed to the protection of ovigerous females in deeper burrows. The mean diameter of the eggs in the first stage of embryonic development ranged from  $206.50\mu\text{m}$  in *L. leptodactyla* to  $336.36\mu\text{m}$  in *M. mordax*. Also, there was an increase in egg diameter between the first and last stages of development. The fiddler crabs of the present study contribute with an average of  $4.81 \times 10^{12}$  larvae to the estuarine plankton per spawning, in Guaratuba Bay. Among them, *Leptuca thayeri* showed highest larval production (about 96%) and *U. maracoani* with the lowest (about 0.0018%). These numbers indicate how precious is the conservation of fiddler crabs for a healthy trophic structure of the Guaratuba Bay community.

**Key words:** Fiddler crabs; Fertility; Fecundity; Embryonic development.

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Leptuca leptodactyla*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), AP (apêndices)..... 28

**Figura 2.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Leptuca thayeri*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos) ..... 30

**Figura 3.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Leptuca uruguayensis*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), AP (apêndices torácicos). ..... 31

**Figura 4.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Minuca burgersi*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos). ..... 32

**Figura 5.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Minuca mordax*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos). ..... 33

**Figura 6.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Minuca rapax*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT

(primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos). ..... 34

**Figura 7.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Uca maracoani*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos). ..... 35

**Figura 8.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Diagrama do tempo de duração (dias) de cada estágio de desenvolvimento embrionário. *Uca maracoani* mostrou o maior tempo de duração embrionário, ao passo que, *Leptuca uruguayensis*, o menor. A frequência de sobreposição da duração dos estágios foi inversamente proporcional à duração total. .... 36

**Figura 9.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Relação entre o número de ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário contidos na massa ovígera e a largura da carapaça da respectiva fêmea ovígera. .... 37

**Figura 10.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Relação entre o número de ovos no último estágio de desenvolvimento embrionário contidos na massa ovígera e a largura da carapaça da respectiva fêmea ovígera. .... 37

**Figura 11.** *Leptuca leptodactyla*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.....40

**Figura 12.** *Leptuca thayeri*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos ..... 40

**Figura 13.** *Leptuca uruguayensis*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos..... 41

**Figura 14.** *Minuca burgersi*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo

estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos ..... 41

**Figura 15.** *Minuca mordax*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos ..... 42

**Figura 16.** *Minuca rapax*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos ..... 42

**Figura 17.** *Uca maracoani*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos ..... 43

**Figura 18.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Média (barra horizontal espessa), desvio padrão (retângulo) e amplitude (linha pontilhada) do diâmetro dos ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário das espécies estudadas, dispostos em ordem crescente da largura média da carapaça das espécies da esquerda para a direita. .... 44

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Número de fêmeas coletadas (ovígeras e não-ovígeras) das sete espécies de chama-maré e número de fêmeas não-ovígeras que realizaram postura em laboratório.....17
- Tabela 2:** Descrição comparativa dos estágios de desenvolvimento embrionário e da respectiva duração das sete espécies de chama-maré ocorrentes na Baía de Guaratuba, PR.....24
- Tabela 3:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Parâmetros reprodutivos das fêmeas ovígeras.....37
- Tabela 4:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Mortalidade média por fêmea e mortalidade a cada 100 ovos calculada para fêmeas de uma mesma faixa de tamanho. LC=largura da carapaça.....42
- Tabela 5:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Correlação linear entre a média do diâmetro dos ovos (MDO) no primeiro estágio de desenvolvimento e a média da largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras, com destaque para os resultados significativos.....45
- Tabela 6:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Estimativa da contribuição larval por período reprodutivo. ....45
- Tabela 7:** Quadro comparativo do tempo de incubação dos ovos nas diversas espécies de chama-maré.....49

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	14
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	16
2.1. Área de coleta dos animais: .....	16
2.2. Coleta de fêmeas: .....	17
2.3. Tratamento das fêmeas: .....	17
2.4. Caracterização dos estágios embrionários: .....	18
2.5. Identificação e descrição dos estágios de desenvolvimento: .....	19
2.6. Contagem dos ovos: .....	20
2.7. Cálculo das taxas de fertilidade: .....	20
2.8. Cálculo das taxas de fecundidade: .....	21
2.9. Cálculo da taxa de mortalidade dos embriões: .....	21
2.10. Estimativa de contribuição Larval: .....	21
2.11. Análise estatística: .....	22
<b>3. RESULTADOS</b> .....	22
3.1. Estágios de desenvolvimento e duração da incubação dos ovos: .	22
3.2. Taxas de fertilidade e fecundidade das espécies: .....	24
3.3. Taxas de mortalidade dos embriões: .....	24
3.4. Relação entre as taxas de fertilidade e fecundidade e a largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras: .....	38
3.5. Relação entre o diâmetro/volume dos ovos e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras: .....	44
3.6. Estimativa de contribuição dos chama-marés ao contingente larval do plâncton: .....	45
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	46
4.1. Estágios de desenvolvimento e duração: .....	46
4.2. Taxas de fertilidade e fecundidade das espécies: .....	48
4.3. Taxas de mortalidade dos embriões: .....	51
4.4. Coeficiente de correlação entre as taxas de fertilidade e fecundidade e a largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras: .....	52
4.5. Relação entre o diâmetro dos ovos e a largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras: .....	52
4.6. Estimativa de contribuição dos chama-marés ao contingente larval do plâncton: .....	54
<b>5. CONCLUSÃO</b> .....	55
<b>6. REFERENCIAS</b> .....	56

## 1. INTRODUÇÃO

Os caranguejos chama-marés, ou caranguejos violinistas somam aproximadamente 100 espécies e estão abrigados em duas subfamílias: Ocypodinae Rafinesque, 1815 e Gelasiminae Miers, 1886, as quais acrescidas da subfamília Ucidinae Števcíć, 2005 compõem a família Ocypodidae (Shih et al, 2016). Estes animais possuem como característica principal um marcante dimorfismo sexual, onde os machos possuem uma de suas quelas de tamanho desproporcional em relação à outra, podendo atingir até 48% da massa do corpo de um adulto (How et al 2008). Esta maior quela dos machos é utilizada tanto para a defesa como para a corte durante o período reprodutivo, quando a movem ritmicamente para frente e para trás, em uma forma que lembra um aceno, com o intuito de atrair as fêmeas; o nome popular destes caranguejos tem base neste comportamento único do reino animal (Crane, 1975; How et al 2008).

Estes caranguejos possuem uma distribuição cosmopolita (Thurman, 1985), sendo encontrados no litoral de países tropicais, subtropicais e temperados quentes. São constituintes de uma parte importante da teia alimentar na zona intertidal, atuando como detritívoros de um lado, e são predados por peixes, aves, mamíferos e outros caranguejos, de outro (Koch et al, 2005).

O macho utiliza a sua quela menor para levar pequenas quantidades de sedimento até a sua boca, ao passo que, as fêmeas utilizam ambas as quelas de forma alternada, resultando em uma frequência de alimentação maior. No entanto, o macho aparentemente compensa esta desvantagem alimentando-se por maiores períodos de tempo (Crane, 1975; Yamaguchi, 2000). Em alguns casos, a compensação pode ocorrer pelo dedo fixo mais largo da quela de alimentação, possibilitando que mais alimento seja obtido por vez, resultando em uma frequência de alimentação semelhante à da fêmea (Tina et al, 2015).

Como um braquiúro típico, os chama-marés possuem uma fase larval como estratégia de dispersão da espécie, uma das variadas estratégias reprodutivas que os crustáceos possuem, oriundas da pressão evolutiva para aumentar a viabilidade da prole (Hartnoll & Gould 1988). Além disso, o tamanho e o número dos ovos possuem grande significância para a

viabilização da prole entre as espécies (Hines, 1982). Devido às altas densidades de chama-marés em ambientes estuarinos, é possível supor que a contribuição de suas larvas para o plâncton local seja significativa. Entretanto, não há dados sobre esta contribuição.

Durante o período reprodutivo, as fêmeas dos chama-marés ficam mais vulneráveis, e tendem a permanecer mais tempo em suas tocas, dispendendo menos tempo para a alimentação. Neste período, elas incubam seus ovos, mantendo-os presos aos seus pleópodos até o momento da eclosão das larvas, cujo tempo de incubação varia de acordo com a espécie e com a temperatura ambiental (Nagal et al, 1999).

A fecundidade e a fertilidade são importantes parâmetros reprodutivos para se estimar o potencial reprodutivo e o tamanho das futuras gerações das espécies, no entanto, suas definições tendem a apresentar divergências entre os autores. Mantelatto & Fransozo (1997) e Cézar et al (2007) sugerem que para os cálculos de fecundidade deve-se usar apenas os ovos nos estágios intermediários (entre os terceiro e quinto estágio de desenvolvimento). Hattori & Pinheiro (2003) por sua vez, definem a fecundidade como o número total de ovos produzido por uma fêmea em cada desova, e a fertilidade como o número de larvas produzidas. Castiglione et al (2006) definem fecundidade como o número de ovos produzido por cada fêmea ovígera em uma determinada postura e a fertilidade como o número de embriões produzidos por cada fêmea. Bezzera & Matthews-Cascon (2007) definem a fecundidade como o número total de ovos produzido durante um período reprodutivo, não distinguindo da fertilidade. Chatterjee (2014) define fertilidade como o número de ovos que podem ser fecundados e a fecundidade como o número total de ovos produzido em cada desova. No entanto, Kalinina (2015) trata a fertilidade como sendo o número total de ovos produzido por uma fêmea em cada uma de suas desovas, não levando em consideração o termo fecundidade.

Devido a estas divergências na definição dos termos, o presente trabalho utilizará o termo fertilidade para o cálculo de fertilidade o número de ovos presentes nos pleópodos logo após a postura. Por outro lado, a fecundidade foi definida como o número de ovos encontrados no último estágio de desenvolvimento embrionário. Desta forma, o termo fertilidade significa o número de ovócitos que são produzidos por cada fêmea (os quais podem ser

fecundados ou não), e a fecundidade como o número de ovos que foram fecundados, entraram no processo de embriogênese e se encontram próximos à eclosão para o estágio larval.

Para a Baía de Guaratuba são registradas sete espécies de caranguejos chama-marés, sendo elas *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898), *L. thayeri* (Rathbun, 1900), *L. uruguayensis* (Nobili, 1901), *Minuca burgersi* (Holthuis, 1967), *M. mordax* (Smith, 1870), *M. rapax* (Smith, 1870) e *Uca maracoani* (Latreille, 1802-1803) (Masunari, 2006).

Poucos são os trabalhos envolvendo os parâmetros reprodutivos destes animais na costa brasileira, Colpo & Negreiros-Fransozo (2006) sobre a *M. vocator* em três regiões de mangue do litoral brasileiro. Costa *et al.* (2006) compararam parâmetros reprodutivos de *L. thayeri* e *L. uruguayensis*. Castiglione *et al.* (2006) versou sobre o ciclo reprodutivo de *M. rapax* no Rio de Janeiro. Costa *et al.* (2006) realizaram uma comparação entre os parâmetros reprodutivos de *L. thayeri* e *L. uruguayensis* no litoral do Estado de São Paulo. Bezzera & Matthews-Cascon (2007) versou sobre os parâmetros reprodutivos de *L. thayeri* no Ceará, Brasil. Costa & Soares-Gomes (2009) sobre a biologia reprodutiva de *M. rapax* para o litoral do Rio de Janeiro, Brasil.

O presente estudo tem como objetivo investigar a contribuição das larvas de chama-marés no ambiente planctônico da Baía de Guaratuba, através do cálculo de taxas de fertilidade e fecundidade de suas fêmeas.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Área de coleta dos animais:**

Todas as fêmeas do presente estudo são provenientes da Bacia Hidrográfica de Guaratuba (área de área de 1.393 km<sup>2</sup>) que abriga a Baía de Guaratuba (48° 30'W, 25°50'S e 48°45'W, 25°54'S), a segunda maior do Estado do Paraná, com um espelho d'água de cerca 40 km<sup>2</sup> (Maack, 1968). À exceção da área urbana do município de Guaratuba, a referida baía é margeada por florestas de manguezais, baixios com e sem marismas, matas de restinga e fileiras de piris (Masunari, 2006).

## 2.2. Coleta de fêmeas:

Foram realizadas coletas manuais de fêmeas ovígeras e não-ovígeras de chama-marés por revolvimento das tocas, durante o seu período reprodutivo principal (setembro a março) nos anos de 2016 e 2017. Os locais de coleta foram escolhidos com base nos estudos de ocorrência das espécies de Masunari (2006).

Foi coletado um total de 523 fêmeas das sete espécies de chama-maré ocorrentes na Baía de Guaratuba, conforme a Tabela 1. No entanto, apenas as fêmeas de *Leptuca thayeri* e *Minuca mordax* portaram massa ovígera na totalidade; nas demais espécies, boa parte das fêmeas estavam não-ovígeras.

## 2.3. Tratamento das fêmeas:

Após coletadas, as fêmeas foram transportadas para o laboratório em recipientes resfriados e identificadas. As não-ovígeras foram mantidas individualmente em aquários com substrato e vegetação oriunda de seus respectivos locais de coleta, visando reproduzir o mais próximo possível o habitat destes animais, e observadas diariamente para uma possível postura, por até trinta dias sob temperatura constante ( $24^{\circ}\pm 2^{\circ}\text{C}$ ).

Por outro lado, as fêmeas ovígeras coletadas na natureza tiveram reconhecido o estágio de desenvolvimento de seus ovos e foram submetidas a dois tratamentos diferentes. As fêmeas cujos ovos da massa ovígera encontravam-se num estágio de desenvolvimento diferente do inicial foram congeladas *in toto*, isto é, com a massa ovígera ainda acoplada aos seus pleópodos. Este procedimento teve como intuito preservar a coloração e a forma dos ovos, pois, estes foram destinados para serem fotografados posteriormente.

Contrariamente, as fêmeas cujos ovos se encontravam no estágio inicial, foram mantidas em aquários plásticos para o acompanhamento do desenvolvimento embrionário. Estes aquários mediram 13,9 cm de diâmetro interno e 16,4 cm de altura e contiveram 10 mm de água oriunda dos respectivos pontos de coleta e uma pequena rocha para servir como abrigo. A manutenção dos aquários foi realizada a cada 48h para minimizar o estresse das fêmeas, durante a qual, a água foi trocada e o aquário higienizado.

**Tabela 1:** Número de fêmeas coletadas (ovíferas e não-ovíferas) das sete espécies de chama-maré e número de fêmeas não-ovíferas que realizaram postura em laboratório.

Espécies	Fêmeas coletadas		Total de fêmeas coletadas	Fêmeas não-ovíferas acompanhadas em laboratório	
	Ovíferas	Não-ovíferas		Com postura	Sem postura
<i>Leptuca leptodactyla</i>	0	140	140	20	120
<i>Leptuca thayeri</i>	54	0	54	0	0
<i>Leptuca uruguayensis</i>	30	158	188	4	154
<i>Minuca burgersi</i>	0	42	42	8	34
<i>Minuca mordax</i>	22	0	22	0	0
<i>Minuca rapax</i>	18	23	41	2	21
<i>Uca maracoani</i>	10	24	34	1	23

#### 2.4. Caracterização dos estágios embrionários:

A caracterização morfológica dos estágios de desenvolvimento embrionário foi realizada com base no trabalho de Aguilar *et al* (2014) que identificaram oito estágios de desenvolvimento em *Leptuca cumulanta* (Crane, 1943) proveniente do litoral da Venezuela.

De um modo genérico os estágios foram identificados com base no desenvolvimento das estruturas visíveis no ovo: O primeiro estágio foi caracterizado pela presença unicamente de vitelo em toda a extensão do ovo. No segundo estágio se observa o início do consumo do vitelo por parte do embrião até uma quantidade de 50% do volume disponível no ovo. Durante o terceiro estágio o consumo já superava 50% do vitelo presente no ovo, em alguns indivíduos pode-se observar o início da separação dos tecidos. No quarto estágio de desenvolvimento os cromatóforos dos primórdios oculares começam a se tornar visíveis como uma pequena mancha negra. O quinto estágio foi definido por os cromatóforos se encontrarem em um estágio maior de desenvolvimento, sendo observados como primórdios oculares, na forma de um círculo, e ocorrer também o início da diferenciação dos apêndices. Durante o sexto estágio há o início na segmentação corporal do embrião, podendo se

observar os somitos abdominais fracamente divididos. No sétimo estágio a segmentação corporal está completamente visível, os apêndices se encontram ainda não completamente diferenciados, a região ocular ainda se encontra em um único círculo de cromatóforos e a massa vitelínica se encontra em uma ou duas grandes regiões na região cefálica. O oitavo estágio foi definido por o embrião se encontrar completamente formado, os apêndices locomotores estarem completamente diferenciado, os primórdios oculares estarem bem desenvolvidos, já sendo observados na forma dos olhos, e o vitelo se encontra em uma grande ou duas pequenas esferas na região cefálica.

## **2.5. Identificação e descrição dos estágios de desenvolvimento:**

Para este estudo, foram utilizadas tanto fêmeas ovígeras coletadas na natureza cujos ovos se encontravam em estágios variados de desenvolvimento, como aquelas que realizaram postura em laboratório. Neste último caso, as fêmeas recém-desovada de cada espécie foram acompanhadas até a eclosão das larvas; as demais foram congeladas *in toto* para análise de fertilidade. Aproximadamente 10 ovos foram retirados de cada uma das fêmeas ovígeras recém-desovada por dia, o estágio de desenvolvimento dos ovos identificado e o tempo decorrido entre um estágio e outro registrado. Todas as amostras dos ovos obtidas destas fêmeas foram etiquetadas e congeladas. No caso das fêmeas ovígeras obtidas da natureza, com exceção das fêmeas identificadas em seu estágio inicial, as quais seguiram o mesmo procedimento das que realizaram a desova em laboratório, elas foram congeladas *in toto*, incluindo a massa ovígera para posterior análise.

As fotografias dos ovos embrionados foram tomadas após descongelamento dos mesmos por cerca de 10 horas em temperatura ambiente, sob microscópio estereoscópico LEICA MZ16. Em seguida, os mesmos tiveram o seu diâmetro medido em um microscópio estereoscópico OLYMPUS BX50 equipado com uma objetiva com escala. As descrições dos estágios foram baseadas nestas fotografias. Adicionalmente, as fêmeas, já descongeladas quando foi o caso, tiveram a sua LC medida com o auxílio de um paquímetro digital MITUTOYO (precisão de 0,01mm); após, estas fêmeas foram fixadas em formol 4% por um período de 24h e posteriormente conservadas em álcool 70%.

## 2.6. Contagem dos ovos:

Após a identificação dos estágios de desenvolvimento dos ovos, os animais fixados foram utilizados para a estimativa do número de ovos/embriões presentes na massa ovígera. Para tal, esta foi removida do abdome das fêmeas com auxílio de pinça e estilete e, os ovos transferidos para um recipiente onde foram dissociados com adição cuidadosa de hipoclorito de sódio (Rana *et al*, 2016). Após cinco minutos, os ovos foram isolados um do outro com o auxílio de uma pinça e mergulhados em solução de formol 4% por um período mínimo de 24h.

Após, os ovos foram dispersos homogeneamente, com o auxílio de agulha de insulina, em uma placa de Petri (5,0 cm de diâmetro interno) com o fundo quadriculado em 5 mm e contendo um total de 42 quadrículas; os ovos que se encontraram em quadrículas triangulares (bordas da placa) foram deslocados sempre em sentido horário para a quadrícula completa mais próxima. Foram contados apenas os ovos presentes nas duas diagonais as quais somaram 12 quadrículas. A média do número de ovos obtida nestas quadrículas foi multiplicada pelo número total (=42), para a estimativa do total de ovos.

## 2.7. Cálculo das taxas de fertilidade:

Nesta análise, somente fêmeas portando ovos no estágio inicial de desenvolvimento embrionário foram consideradas, em função da possibilidade de perda e/ou morte dos mesmos durante este processo. Foram utilizadas tanto fêmeas que realizaram postura em laboratório (aquelas congeladas logo após a postura) como aquelas obtidas na natureza (com ovos no estágio inicial). Os ovos presentes na massa ovígera de 11 fêmeas de *L. leptodactyla*, 22 de *L. thayeri*, 8 de *L. uruguayensis*, 3 de *M. burgersi*, 12 de *M. mordax*, 8 de *M. rapax* e 5 de *U. maracoani* foram contados e o total obtido foi dividido pelo número de fêmeas ovígeras analisadas, obtendo-se a taxa média de fertilidade da espécie. A LC das respectivas fêmeas ovígeras foram medidas para fins de elaboração de gráficos da relação entre as duas variáveis (número de ovos em estágio inicial e LC), conforme o procedimento acima descrito.

## 2.8. Cálculo das taxas de fecundidade:

Nesta análise, somente fêmeas portando ovos no último estágio de desenvolvimento (=embrionados) foram consideradas. Foram utilizadas tanto fêmeas que provieram da natureza, como fêmeas que realizaram a postura em laboratório e foram acompanhadas até o último estágio. Os ovos embrionados da massa ovígera de 6 fêmeas de *L. leptodactyla*, 17 de *L. thayeri*, 6 de *L. uruguayensis*, 5 de *M. burgersi*, 5 de *M. mordax*, 11 de *M. rapax* e 6 de *U. maracoani* foram contados e o total obtido foi dividido pelo número de fêmeas ovígeras analisadas, obtendo-se a taxa média de fecundidade da espécie. A LC das respectivas fêmeas ovígeras foram medidas para fins de elaboração de gráficos da relação entre as duas variáveis (número de ovos embrionados e LC), conforme o procedimento descrito anteriormente.

## 2.9. Cálculo da taxa de mortalidade dos embriões:

Para este cálculo, o valor de fertilidade foi subtraído da fecundidade, tomando-se o cuidado de considerar apenas as fêmeas pertencentes à mesma faixa de tamanho. Isto se justifica pela existência de uma relação direta entre o número de ovos presentes na massa ovígera e a largura da carapaça da respectiva fêmea-mãe.

## 2.10. Estimativa de contribuição larval:

Para a estimativa da contribuição larval, a área de ocorrência e a densidade de cada espécie foram baseadas no trabalho de Masunari (2006), com exceção de *U. maracoani*. Esta última teve a sua densidade estimada através de contagem de tocas ativas em quatro quadrados de 1m<sup>2</sup>, que resultou em uma densidade média de 13,75 ± 5,74 ind./m<sup>2</sup> e máxima de 22 ind./m<sup>2</sup>, esta estimativa foi realizada durante o mês de março de 2017, durante o último mês do período reprodutivo da espécie.

Para se estimar a área de ocorrência total de cada espécie na Baía de Guaratuba, foi considerado o habitat e a salinidade (com base no trabalho de Jakobi, 1953) de cada espécie nos diversos pontos da baía.

Para se obter a densidade de fêmeas, a densidade total obtida por Masunari (2006), assim como aquela calculada para *U. maracoani*, foi dividida

por dois, em função da proporção de sexos para os chama-marés estar próximo de 1:1 (Genoni, 1985; Emmerson, 1994). Este valor foi então multiplicado pela área de ocorrência total de cada espécie, obtendo-se uma estimativa do número absoluto de fêmeas contribuintes de larvas nas águas da Baía de Guaratuba.

Posteriormente, o valor de fecundidade média obtido neste trabalho foi multiplicado pelo número absoluto das fêmeas contribuintes, resultando em um valor estimado da contribuição larval média de cada espécie para o plâncton.

Para o cálculo da produção larval máxima total, foram utilizados os valores de densidade máxima obtido por Masunari (2006), bem como o calculado para *U. maracoani* e os de fecundidade máxima obtida no presente trabalho.

### 2.11. Análise estatística:

O volume dos ovos foi calculado a partir do diâmetro médio dos mesmos, tendo como base a seguinte equação (onde  $V$  = Volume,  $\pi$  =

$$V = \frac{4 * \pi * r^3}{3}$$

Constante Pi,  $r$  = raio do ovo):

As demais análises foram efetuadas com o auxílio do Microsoft Excel e o ambiente R. Para os cálculos de correlação foi utilizada uma regressão linear simples e a dependência foi analisada por meio de uma ANOVA.

## 3. RESULTADOS

### 3.1. Estágios de desenvolvimento e duração da incubação dos ovos:

As espécies estudadas apresentaram oito estágios de desenvolvimento embrionário, com exceção de *Leptuca thayeri* e *Minuca burgersi* que mostraram apenas sete (Tab. 2).

De uma forma geral, o desenvolvimento embrionário de todas as espécies seguiu um padrão similar até o 4º estágio, quando elas desenvolveram os primórdios oculares (Figs. de 1 a 7) (Tab. 2). No 1º estágio, o vitelo ainda tomava todo o espaço interno do ovo, no 2º até 30% e no 3º, 50%. A partir do 5º estágio, pequenas diferenças puderam ser observadas na

posição e distribuição da massa vitelínica no ovo, as quais permaneceram até o 7º estágio. Em *L. leptodactyla*, o vitelo esteve concentrado em duas grandes áreas do ovo (Fig. 1E), em *L. thayeri* e *M. burgersi*, num único e grande aglomerado correspondente à região cefálica do embrião (Figs. 2E e 4E) e para *L. uruguayensis*, em uma ou duas grandes áreas do ovo (Fig. 3E). Em *M. mordax* e *U. maracoani*, ele ocupou uma grande área do ovo, diferentemente de *L. thayeri* e *M. burgersi* em que o vitelo ficou restrito à área cefálica (Figs. 5E e 7E). Em *M. rapax*, o vitelo se encontrou restrito a uma única pequena área do ovo e, diferentemente das demais, os primórdios oculares foram substituídos por olhos já no 5º estágio (Fig. 6E), enquanto nas outras espécies, esta estrutura se formou apenas a partir do 7º estágio (Tab. 2). Adicionalmente, no 5º estágio, todas as espécies desenvolveram primórdios dos apêndices abdominais com formas similares e, no 6º estágio, estas estruturas estiveram praticamente prontas (Tab. 2).

No 7º estágio de *L. thayeri* e *M. burgersi*, os embriões já estavam formados, ao passo que nas demais espécies, ainda continuaram com o desenvolvimento de suas estruturas. Com exceção de *M. rapax* que completou o desenvolvimento dos olhos no 5º estágio, as demais espécies tiveram esta estrutura integralmente formada neste estágio (7º.). Também, foi neste estágio que ocorreu uma total distinção dos somitos abdominais; o desenvolvimento completo foi observado no 8º estágio naquelas espécies de oito estágios embrionários (Tab. 2).

A duração total dos estágios de desenvolvimento esteve em relação direta com o tamanho dos animais adultos: os de pequeno porte mostraram duração curta e os de grande porte, duração longa (Tabs. 2 e 3). *Leptuca uruguayensis* foi a espécie com menor LC média ( $6,66 \pm 0,74$  mm) e a menor duração embrionária total (8 a 10 dias), enquanto *U. maracoani*, a espécie com a maior LC média ( $25,01 \pm 3,15$ mm) teve a maior duração (15 a 17 dias). *Leptuca leptodactyla*, *M. burgersi* e *M. rapax* apresentaram tempos de desenvolvimento intermediários, sendo as duas últimas apresentando tempos similares, enquanto *L. leptodactyla*, apresentou duração mais próxima à de *L. uruguayensis*. *Leptuca thayeri* e *M. mordax* tiveram durações similares entre si e mais próximas com a de *U. maracoani* (Tab. 2).

A duração de cada estágio variou de um a três dias, inter e intraespecificamente e, portanto, sobreposições de tempo entre um estágio e o subsequente foram bastante comuns dentro de uma mesma espécie. *Uca maracoani* foi a espécie com menos casos de sobreposição, tendo ocorrido apenas entre o 3º e 4º estágio e o 7º e o 8º. Por outro lado, *L. uruguayensis* e *L. thayeri* foram as que apresentaram o maior número de sobreposições, as quais ocorreram em todos os estágios (Fig. 8).

Também, ovos em estágios diferentes, mas, próximos (antecedente ou subsequente) foram encontrados em uma mesma fêmea ovígera em todas as espécies, indicando que o desenvolvimento larval acontece de modo assíncrono dentro de uma massa ovígera. Portanto, esta particularidade permitiu a existência de sobreposições na duração dos estágios de desenvolvimento embrionário (Fig. 8).

### **3.2. Taxas de fertilidade e fecundidade das espécies:**

As taxas de fertilidade média variaram de  $1.253 \pm 594$  ovos/fêmea em *L. uruguayensis* a  $39.267 \pm 1.056$  ovos/fêmea em *U. maracoani* (Tab. 3). Houve correlação direta entre estas taxas e a LC média das fêmeas ovígeras ( $R^2 = 0,9416$ ) (Fig. 9).

As taxas de fecundidade média variaram de  $938 \pm 482$  ovos/fêmea em *L. uruguayensis* a  $35.092 \pm 7314$  ovos/fêmea em *U. maracoani* (Tab. 3). Houve, também, correlação direta entre estas taxas e a LC das fêmeas ovígeras ( $R^2 = 0,8335$ )(Fig.10).

### **3.3. Taxas de mortalidade dos embriões:**

A taxa de mortalidade dos embriões variou de 244 ovos/fêmea em *L. leptodactyla* até 4.228 ovos/fêmea em *M. mordax* (Tab. 4). No entanto, *M. mordax* e *M. rapax* foram as espécies que apresentaram a menor mortalidade de ovos a cada 100 ovos, de apenas 10 ovos em ambas as espécies, e *M. burgersi* foi a espécie que apresentou a maior mortalidade de ovos, 30 ovos a cada 100 (Tab. 4).

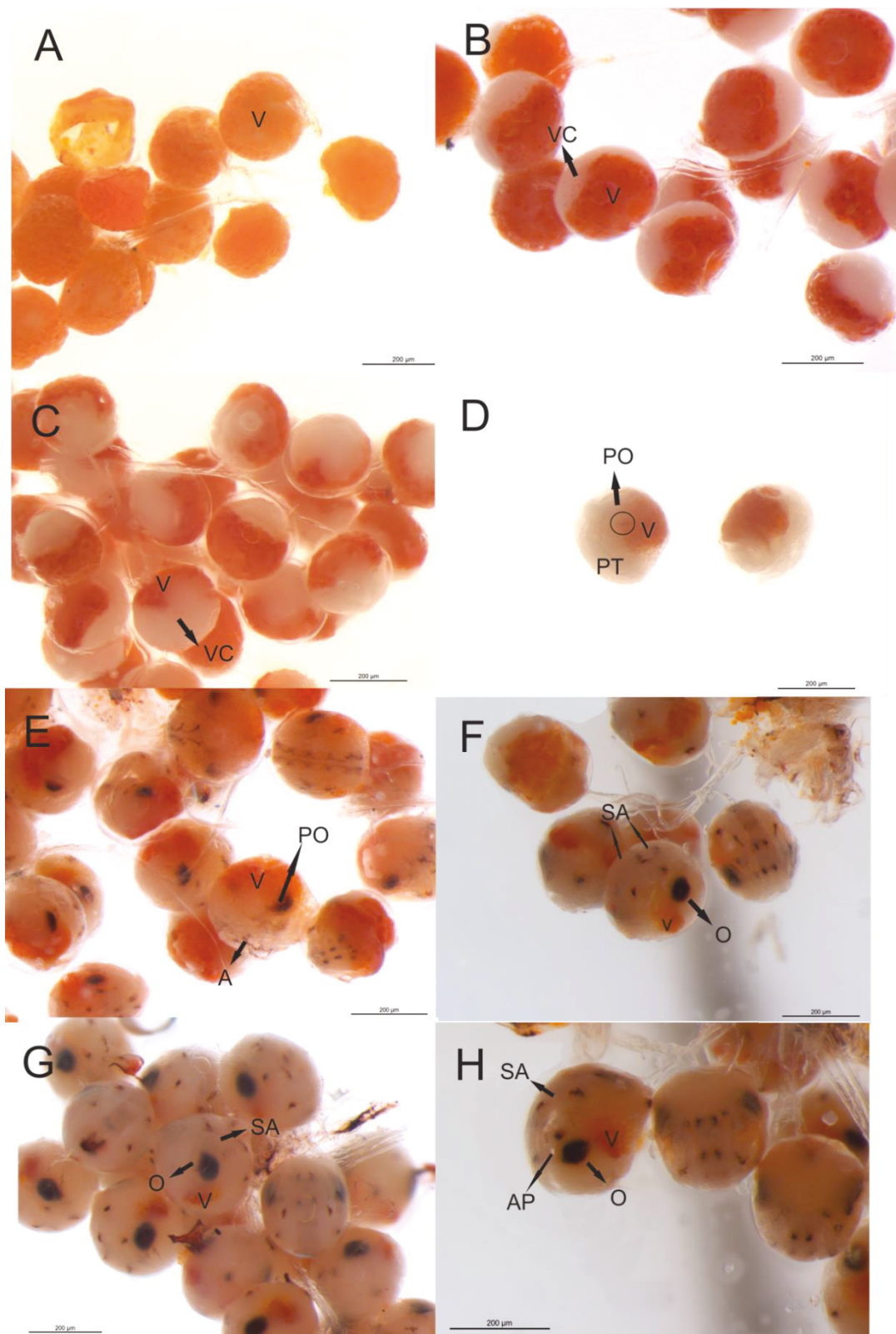
**Tabela 2:** Descrição comparativa dos estágios de desenvolvimento embrionário e da respectiva duração das sete espécies de chama-maré ocorrentes na Baía de Guaratuba, PR.

<b>1º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	1º ao 3º dia	1º ao 4º dia	1º ao 2º dia	1º ao 3º dia	1º ao 3º dia	1º ao 3º dia	1º ao 3º dia
<b>Característica</b>	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.	Presença unicamente de vitelo em toda extensão do ovo.
<b>2º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	2º ao 4º dia	2º ao 6º dia	2º ao 4º dia	2º ao 4º dia	2º ao 4º dia	2º ao 4º dia	4º ao 6º dia
<b>Característica</b>	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.	Início do consumo do vitelo até, no máximo, 30% da área do ovo.
<b>3º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	4º ao 5º dia	4º ao 8º	3º ao 4º dia	3º ao 5º dia	4º ao 6º dia	4º ao 5º dia	7º ao 8º dia
<b>Característica</b>	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo	Consumo do vitelo próximo de 50% da área total do ovo
<b>4º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	6º ao 7º dia	5º ao 10º dia	4º ao 6º dia	4º ao 7º dia	6º ao 8º dia	5º ao 7º dia	8º ao 10º dia

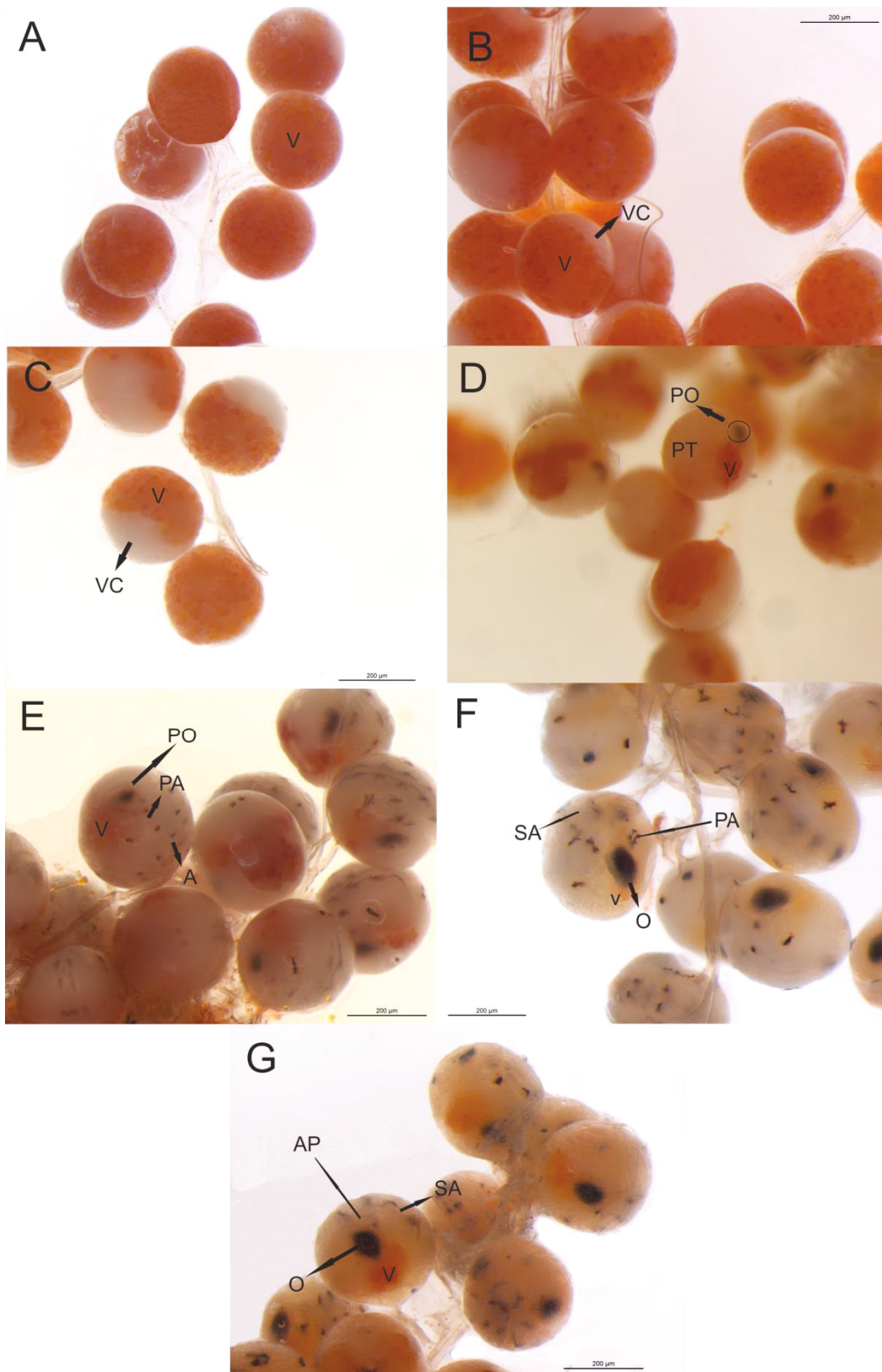
	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.		Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.		Aparecimento dos primórdios oculares, início da diferenciação dos tecidos, vitelo como uma pequena massa cefálica, menos de 50% do volume.		Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.
<b>Característica</b>	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.	Aparecimento dos primórdios oculares, início da diferenciação dos tecidos, vitelo como uma pequena massa cefálica, menos de 50% do volume.	Aparecimento dos primórdios oculares e o início da diferenciação dos tecidos, vitelo menos de 50% do volume do ovo.
<b>5º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	7º ao 8º dia	9º ao 12º dia	5º ao 7º dia	7º ao 9º dia	8º ao 10º dia	8º ao 9º dia	11º ao 12º dia
<b>Característica</b>	Vitelo restrito a duas grandes áreas do ovo, primórdios oculares mais desenvolvidos, abdome discernível,	Vitelo aglomerado em uma única área cefálica, abdome discernível, aparecimento dos apêndices torácicos primordiais e dos primórdios oculares.	Vitelo concentrado em apenas uma ou duas grandes áreas do ovo, primórdios oculares mais desenvolvidos,	Vitelo concentrado em apenas uma pequena área cefálica, primórdios oculares mais desenvolvidos,	Vitelo restrito a uma única grande área do ovo, e aparecimento dos apêndices torácicos primordiais,	Vitelo restrito a uma única pequena área do ovo, primórdios oculares substituídos por olhos,	Vitelo restrito a apenas uma grande área do ovo, primórdios oculares mais desenvolvidos, abdome discernível,

	aparecimento dos apêndices torácicos primordiais.		abdome discernível.	abdome discernível.	primórdios oculares ainda ausentes abdome discernível.	início da formação dos apêndices, abdome discernível.	aparecimento dos apêndices torácicos primordiais.
<b>6º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	9º ao 10º dia	11º ao 14º dia	6º ao 8º dia	10º ao 12º dia	10º ao 12º dia	10º ao 11º dia	13º ao 14º dia
<b>Característica</b>	Vitelo restrito a apenas uma ou duas pequenas áreas do ovo, somitos abdominais discerníveis.	Vitelo restrito a apenas uma ou duas pequenas áreas cefálicas, olhos bem desenvolvidos, somitos abdominais discerníveis.	Vitelo restrito a uma grande massa cefálica, olhos quase totalmente formados, somitos abdominais discerníveis.	Vitelo restrito a apenas uma pequena área cefálica, olhos mais desenvolvidos, somitos do abdome discerníveis.	Vitelo em uma única grande área do ovo olhos mais desenvolvidos, somitos abdominais discerníveis.	Início da divisão do abdome em somitos.	Início da divisão do abdome em somitos, primórdios oculares substituídos por olhos.
<b>7º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>
<b>Duração</b>	10º ao 12º dia	13º ao 16º dia	7º ao 9º dia	13º ao 14º	13º ao 14º dia	11º ao 12º dia	14º ao 16º dia
<b>Característica</b>	Vitelo restrito a apenas uma pequena área cefálica, olhos bem desenvolvidos	Vitelo restrito a apenas uma pequena área cefálica, embrião completamente formado, com todas as estruturas visíveis.	Vitelo restrito a uma pequena área da massa cefálica, olhos totalmente formados,	Embrião totalmente formado, com todas as estruturas bem visíveis.	Vitelo restrito a uma grande massa cefálica, olhos mais desenvolvidos, somitos	Vitelo restrito a uma pequena massa cefálica, somitos	Vitelo restrito a uma única pequena área cefálica, olhos mais desenvolvidos,

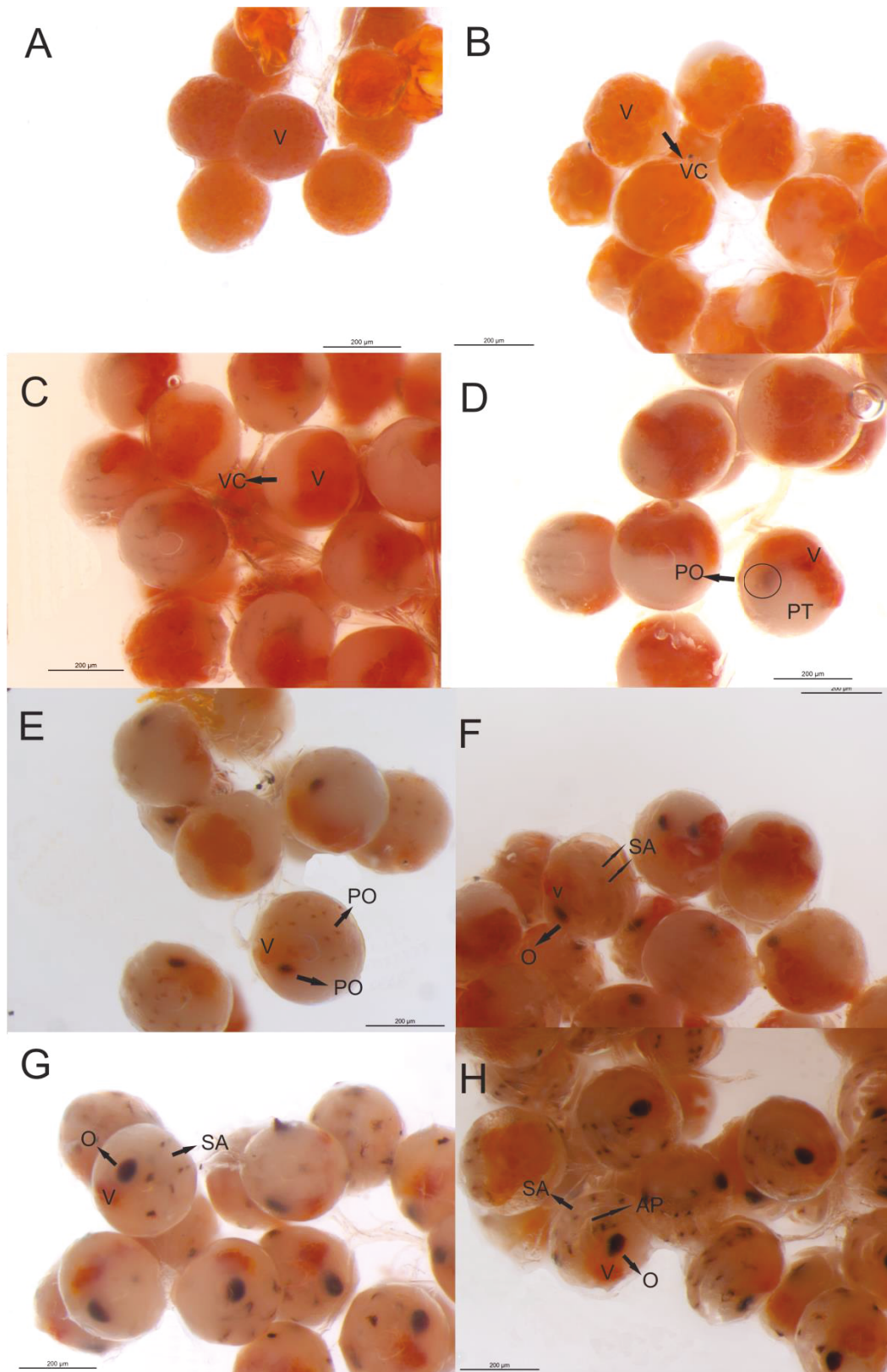
			somitos abdominais distintos.	somitos abdominais plenamente distintos.		abdominais bem distintos.	abdominais bem distintos.	somitos abdominais bem visíveis.
<b>8º Estágio</b>	<i>L. leptodactyla</i>	<i>L. thayeri</i>	<i>L. uruguayensis</i>	<i>M. burgersi</i>	<i>M. mordax</i>	<i>M. rapax</i>	<i>U. maracoani</i>	
<b>Duração</b>	12º ao 13º dia		8º ao 10º dia		15º ao 16º dia	13º ao 14º dia	15º ao 17º dia	
<b>Característica</b>	Embrião totalmente formado, com todas as estruturas visíveis.		Embrião totalmente formado, com todas as estruturas visíveis, restos de vitelo na maioria dos ovos		Embrião totalmente formado, com todas as estruturas visíveis, restos de vitelo em uma ou duas pequenas áreas.	Embrião totalmente formado, com todas as estruturas visíveis.	Embrião totalmente formado, com todas as estruturas bem visíveis.	



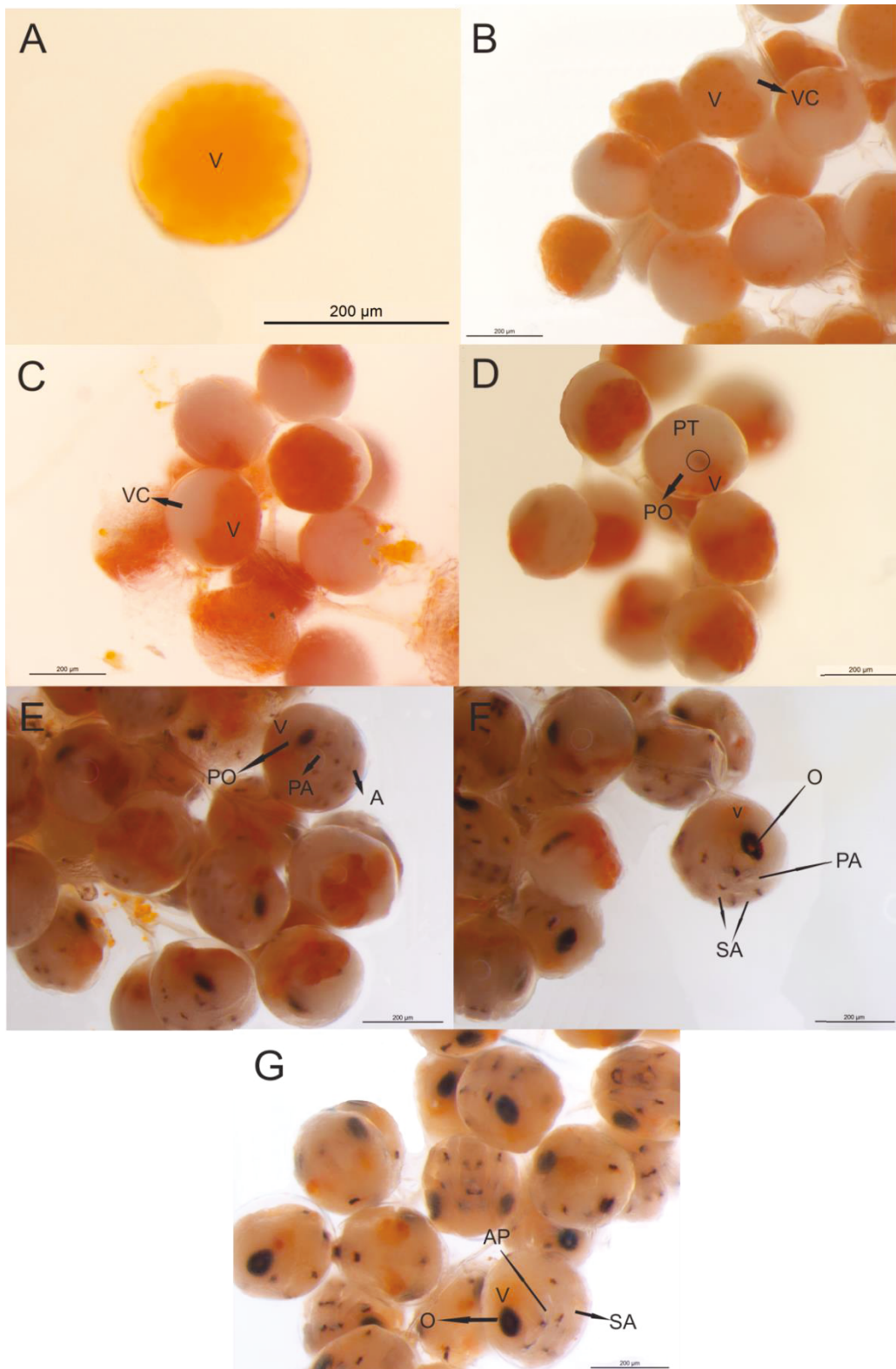
**Figura 1.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Leptuca leptodactyla*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), AP (apêndices).



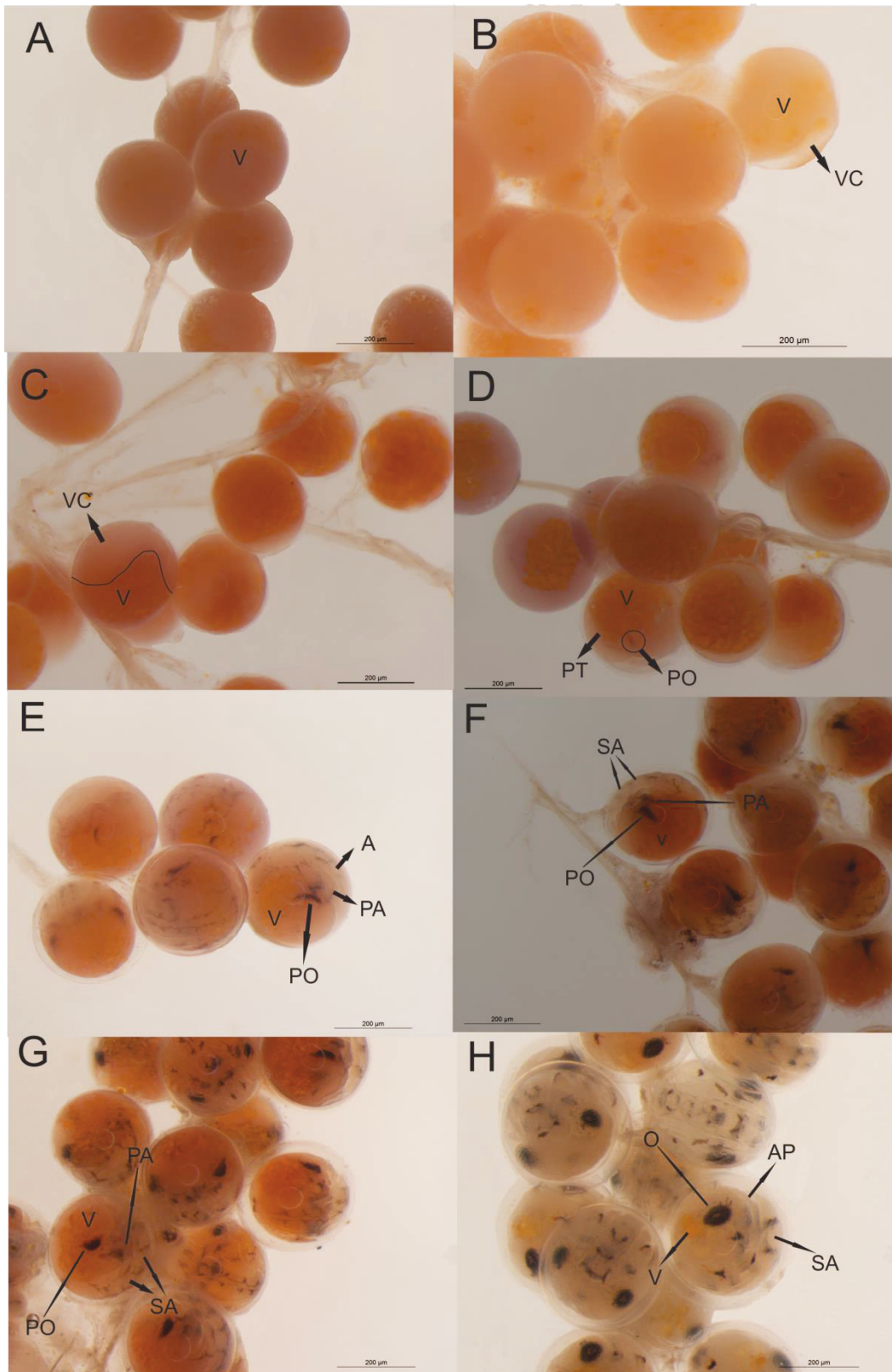
**Figura 2.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Leptuca thayeri*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos).



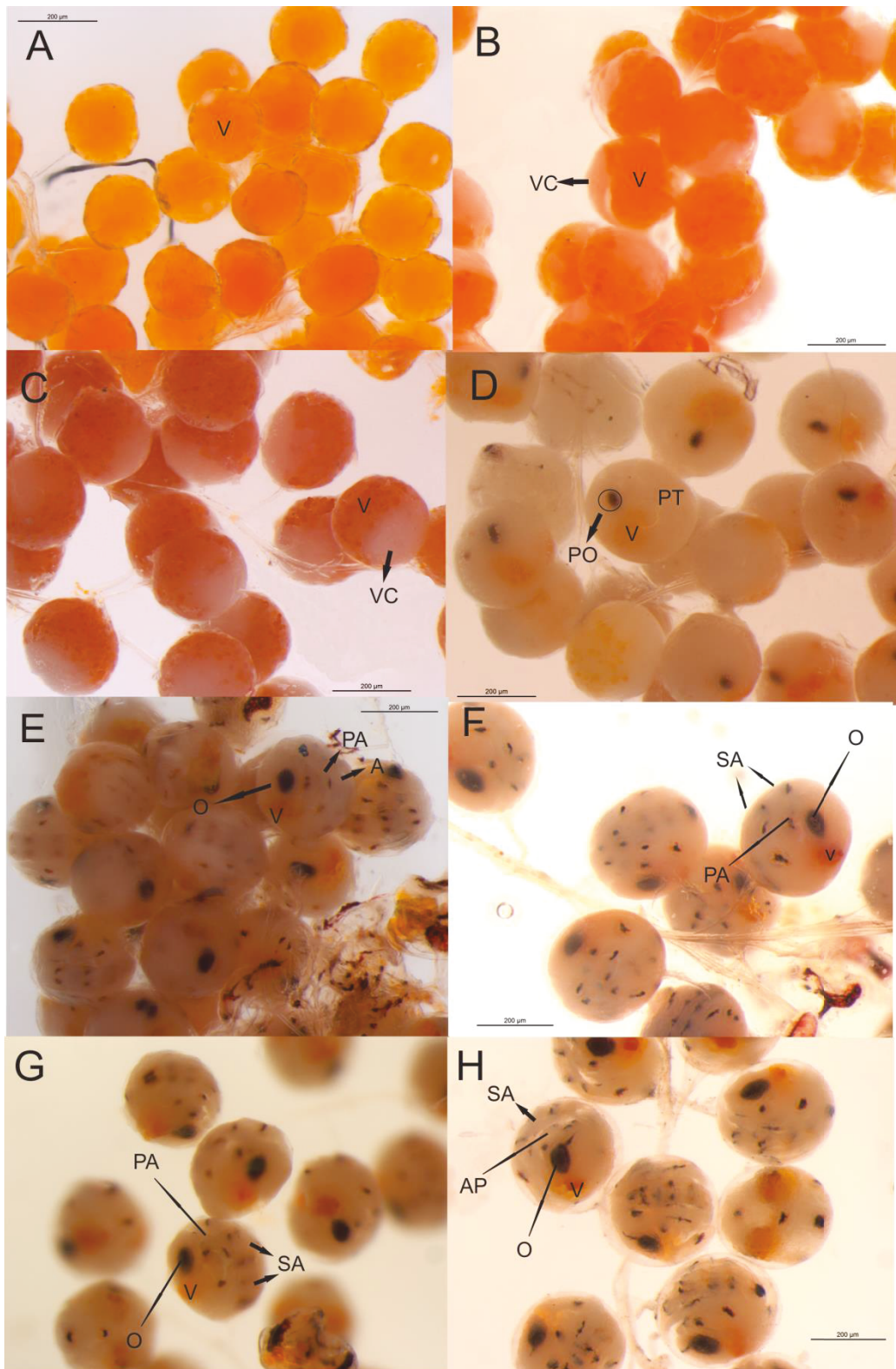
**Figura 3.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Leptuca uruguayensis*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), AP (apêndices torácicos).



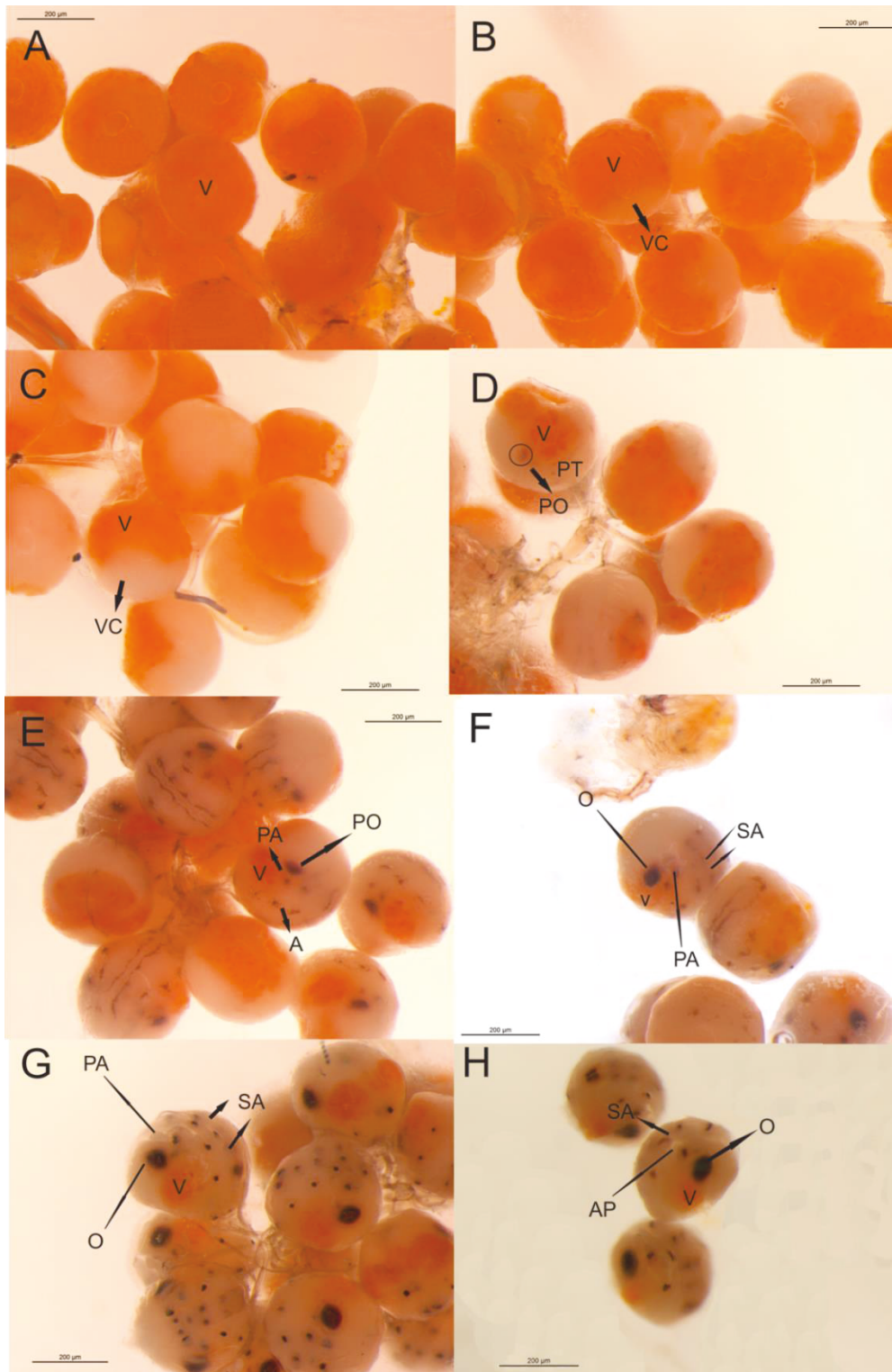
**Figura 4.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Minuca burgersi*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos).



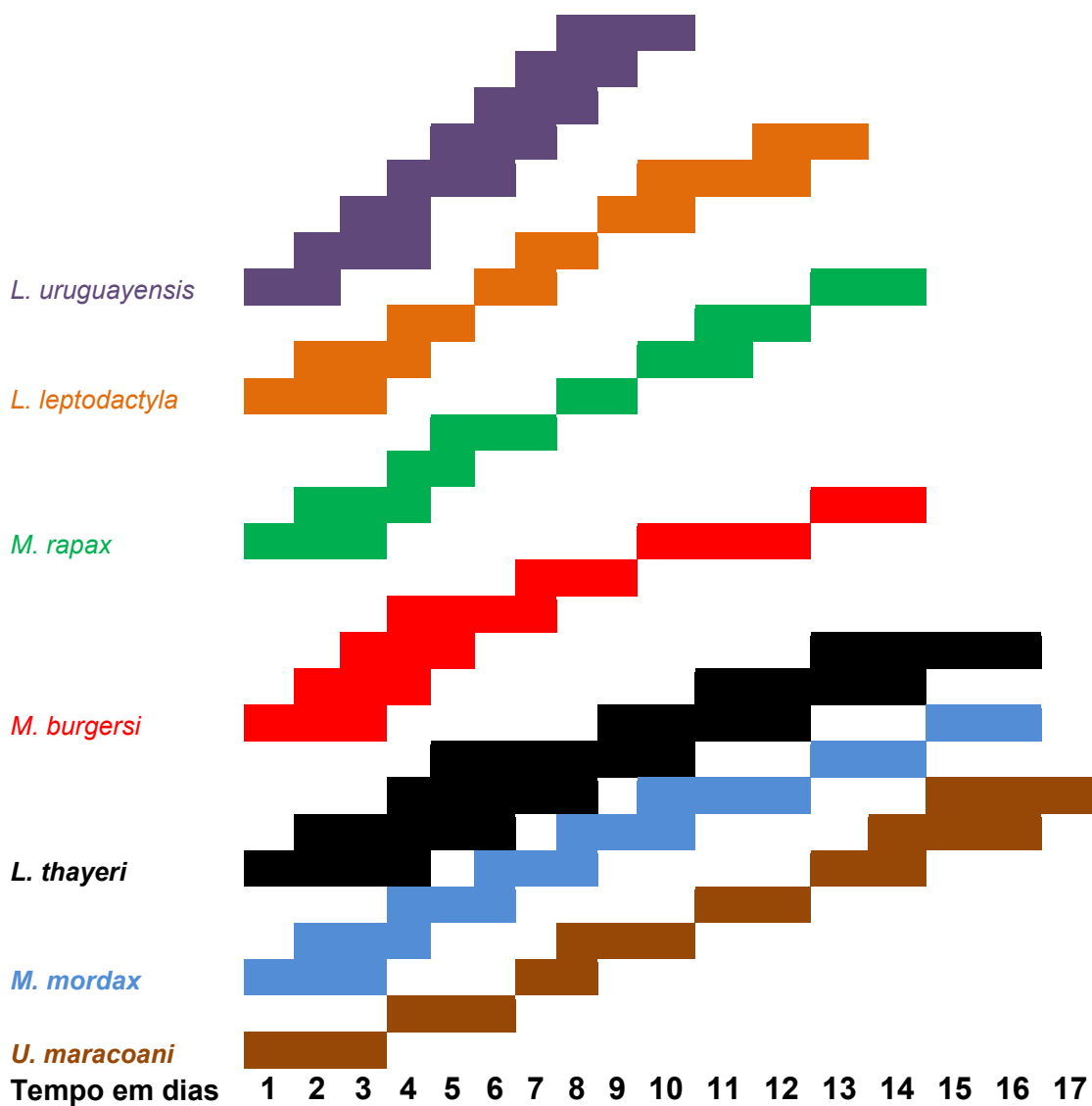
**Figura 5.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Minuca mordax*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos).



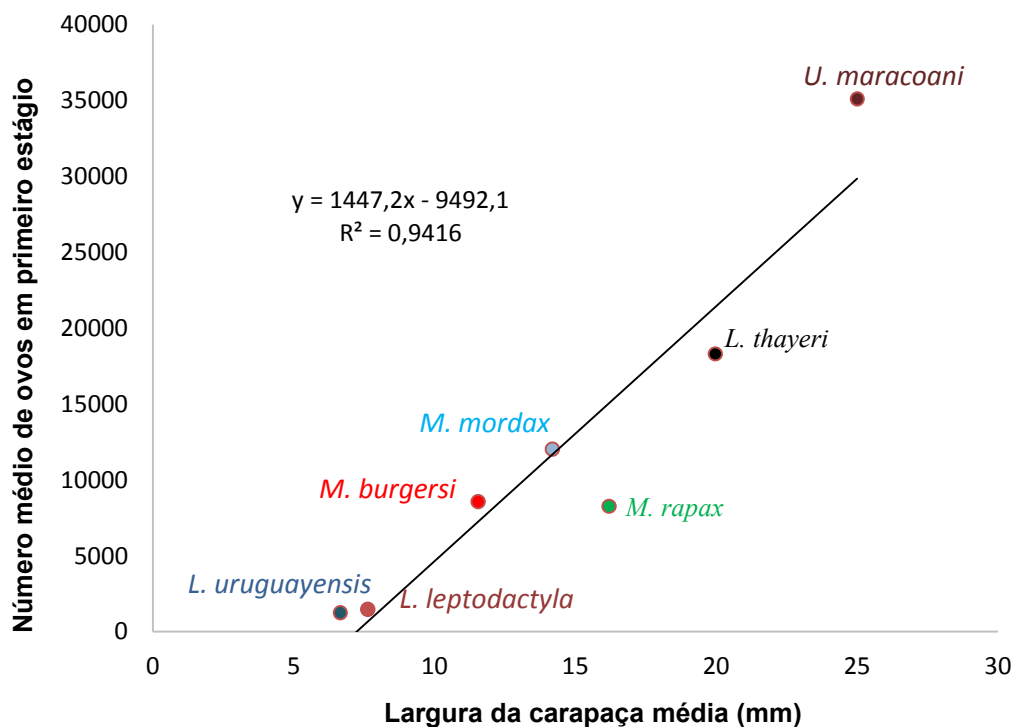
**Figura 6.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Minuca rapax*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos).



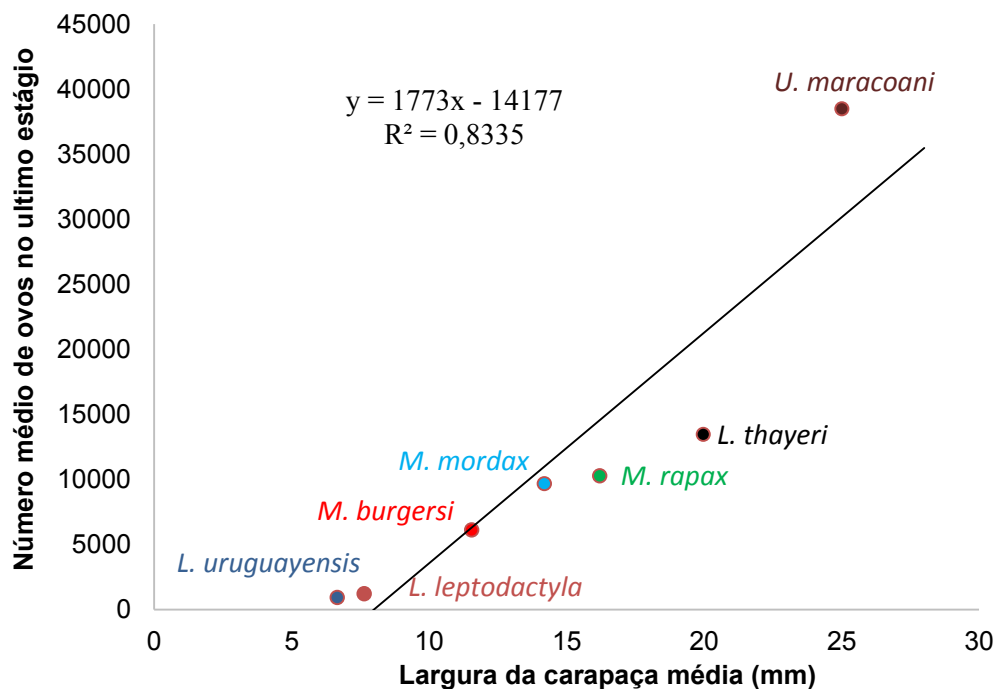
**Figura 7.** Estágios de desenvolvimento embrionário de *Uca maracoani*. **A.** Primeiro estágio. **B.** Segundo estágio. **C.** Terceiro estágio. **D.** Quarto estágio. **E.** Quinto estágio. **F.** Sexto estágio. **G.** Sétimo estágio. **H.** Oitavo estágio. Legenda: V (Vitelo), VC (vitelo consumido), PO (Primórdios oculares), PT (primórdio dos tecidos), A (Abdome), O (Olho), AS (Somitos abdominais), PA (primórdio dos apêndices), AP (apêndices torácicos).



**Figura 8.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Diagrama do tempo de duração (dias) de cada estágio de desenvolvimento embrionário. *Uca maracoani* mostrou o maior tempo de duração embrionário, ao passo que, *Leptuca uruguayensis*, o menor. A frequência de sobreposição da duração dos estágios foi inversamente proporcional à duração total.



**Figura 9.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Relação entre o número de ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário contidos na massa ovígera e a largura da carapaça da respectiva fêmea ovígera.



**Figura 10.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Relação entre o número de ovos no último estágio de desenvolvimento embrionário contidos na massa ovígera e a largura da carapaça da respectiva fêmea ovígera.

### 3.4. Relação entre as taxas de fertilidade e fecundidade e a largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras:

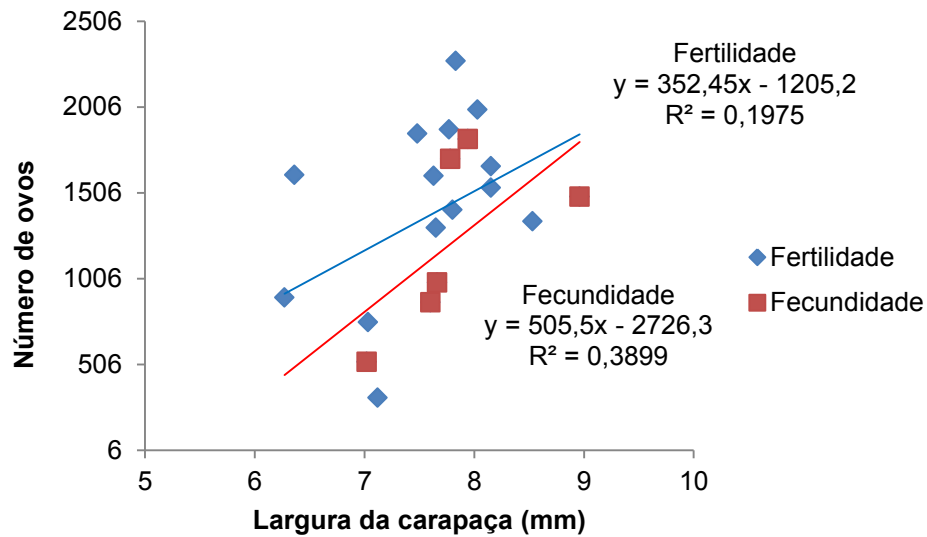
Houve correlação direta entre as taxas de fertilidade e as larguras da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras de todas as espécies, com o coeficiente de correlação variando de 0,1975 em *L. leptodactyla* a 0,9982 em *M. burgersi* (Figs. 11 a 17).

Também, as taxas de fecundidade e a LC das fêmeas ovígeras de todas as espécies apresentaram uma correlação, porém com coeficientes de correlação mais baixos, variando de 0,0823 em *M. mordax* a 0,7958 em *U. maracoani* (Figs. 11 a 17), com exceção de *L. leptodactyla* e *M. rapax*, cujos coeficientes das taxas de fertilidade foram mais altos do que os de fecundidade.

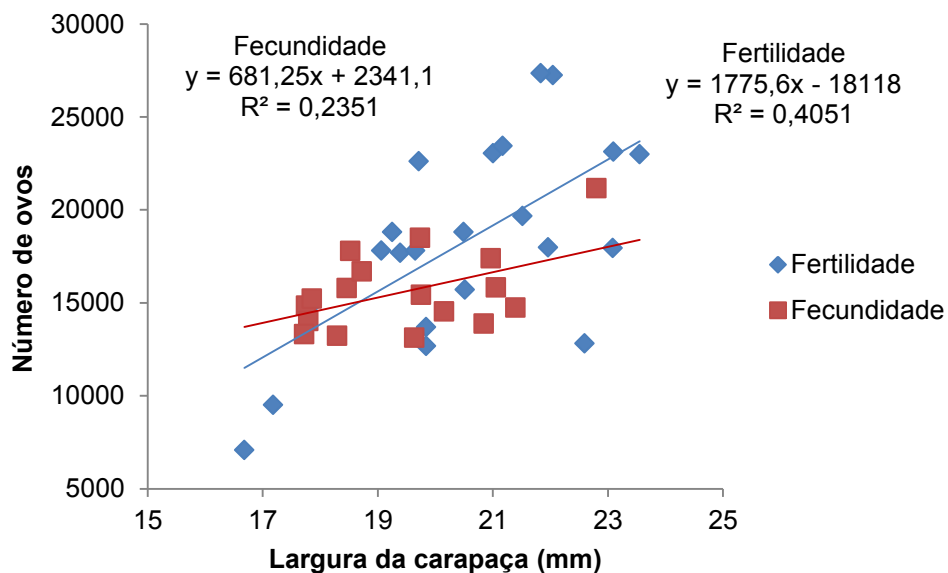
**Tabela 3:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Parâmetros reprodutivos das fêmeas ovígeras.

Parâmetros	<i>Leptuca leptodactyla</i>	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca rapax</i>	<i>Uca maracoani</i>
Nº total de Fêmeas analisadas	11	22	8	3	12	8	5
fertilidade:							
Nº total de Fêmeas analisadas	6	17	6	5	5	11	6
fecundidade:							
LC mínima (mm):	6,27	16,68	4,39	8,94	12,66	11,74	17,44
LC Média (mm):	7,64 ± 0,65	19.97 ± 1.77	6,66 ± 0,74	11,55 ± 1,40	16,20 ± 1,45	14,19 ± 1,30	25,01 ± 3,15
LC Máxima (mm):	8,96	24,42	7,82	13,01	18,77	15,85	27,55
Fertilidade mínima	312	7.080	433	3.801	5.082	8.264	1.8492
(ovos/fêmea):							
Fertilidade média	1.466 ± 542	18300 ± 5.271	1.253 ± 594	8.569 ± 2.843	8.257 ± 2.257	12.020 ± 3.196	39.267 ± 1.056
(ovos/fêmea):							

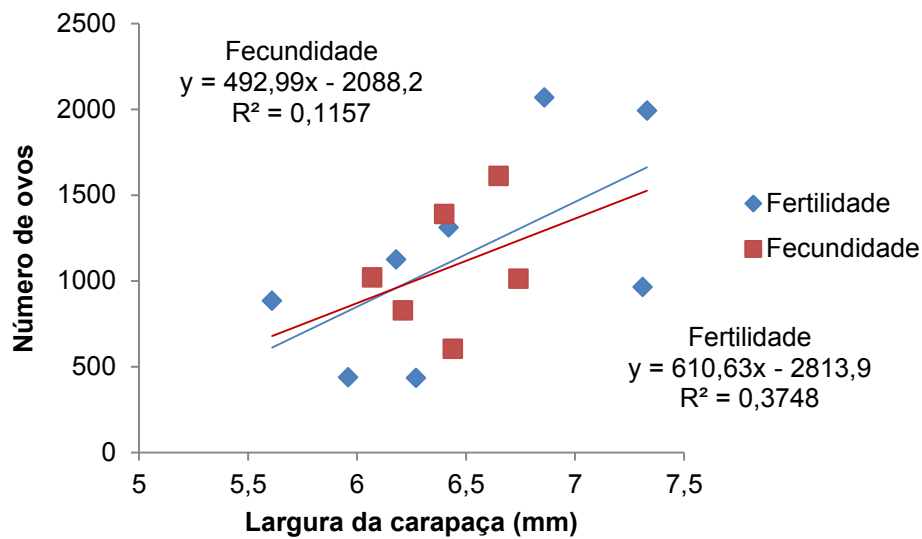
<b>Fertilidade</b>							
<b>máxima</b>	2.275	27.345	2.068	11.378	13.814	18.465	40.014
<b>(ovos/fêmea):</b>							
<b>Fecundidade</b>							
<b>mínima</b>	522	8.297	413	4.707	5.456	4.669	15.333
<b>(ovos/fêmea):</b>							
<b>Fecundidade</b>							
<b>média</b>	1.230 ± 516	13.472 ± 2.843	938 ± 482	6.124 ± 1.755	7.451 ± 2821	9.685 ± 4.286	35.092 ± 7.314
<b>(ovos/fêmea):</b>							
<b>Fecundidade</b>							
<b>máxima</b>	1.820	21.175	2.058	9.068	16.992	17.556	51.747
<b>(ovos/fêmea):</b>							
<b>Média do</b>							
<b>diâmetro dos</b>							
<b>ovos em</b>	225,60 ±	270,93 ±	232,30 ±	232,84 ±	263,71 ±	229,56 ±	240,48 ±
<b>primeiro</b>	13,60µm	15,58µm	9,65µm	3,5µm	12,89µm	6,81µm	18,16µm
<b>estágio:</b>							
<b>Média do</b>							
<b>diâmetro dos</b>							
<b>ovos em</b>	266,50 ±	278,62 ±	274, 45 ±	242,5 ±	326,51 ±	258,97 ±	283,11 ±
<b>último</b>	8,85µm	17,97µm	11,69µm	7,78µm	15,78µm	12,72µm	16,06µm
<b>estágio:</b>							
<b>Volume</b>							
<b>médio dos</b>							
<b>ovos em</b>	0,0060	0,0104	0,0065	0,0066	0,0096	0,0063	0,0073
<b>primeiro</b>	mm <sup>2</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	Mm <sup>3</sup>	Mm <sup>3</sup>
<b>estágio:</b>							
<b>Volume</b>							
<b>médio dos</b>							
<b>ovos em</b>	0,0099	0,0113	0,0108	0,0075	0,0182	0,0091	0,0119
<b>último</b>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>3</sup>	mm <sup>2</sup>	mm <sup>3</sup>
<b>estágio:</b>							



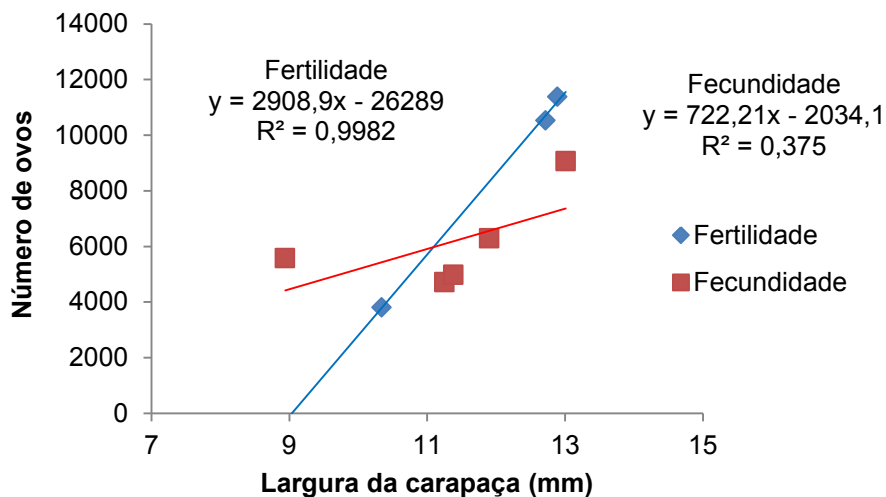
**Figura 11.** *Leptuca leptodactyla*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.



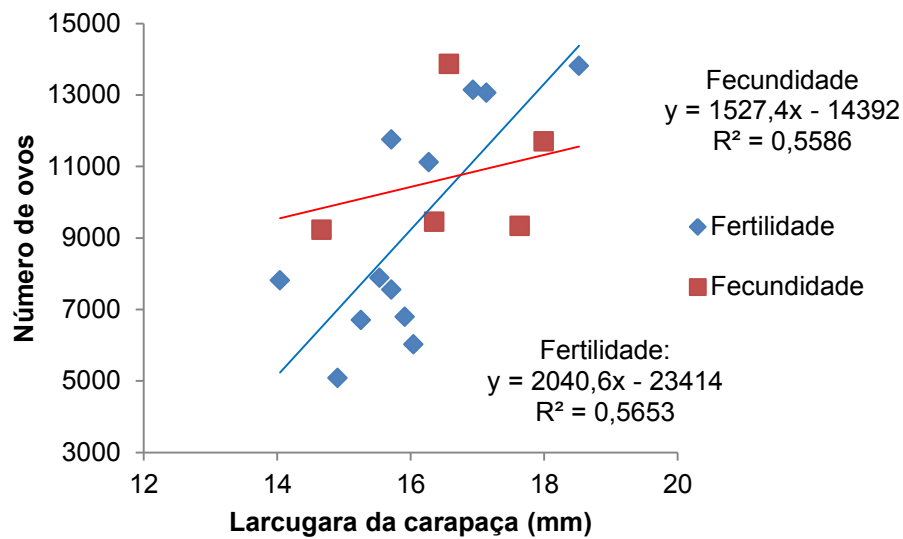
**Figura 12.** *Leptuca thayeri*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.



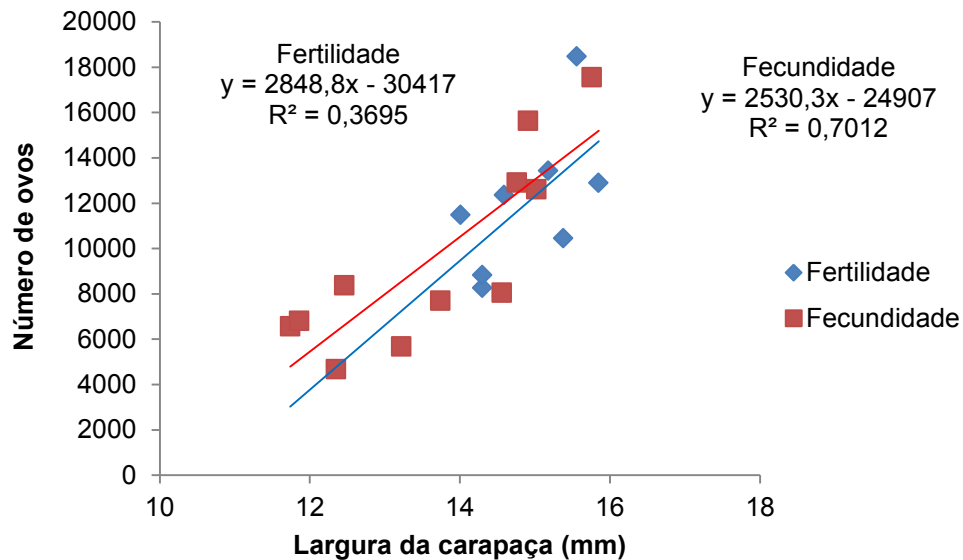
**Figura 13.** *Leptuca uruguayensis*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.



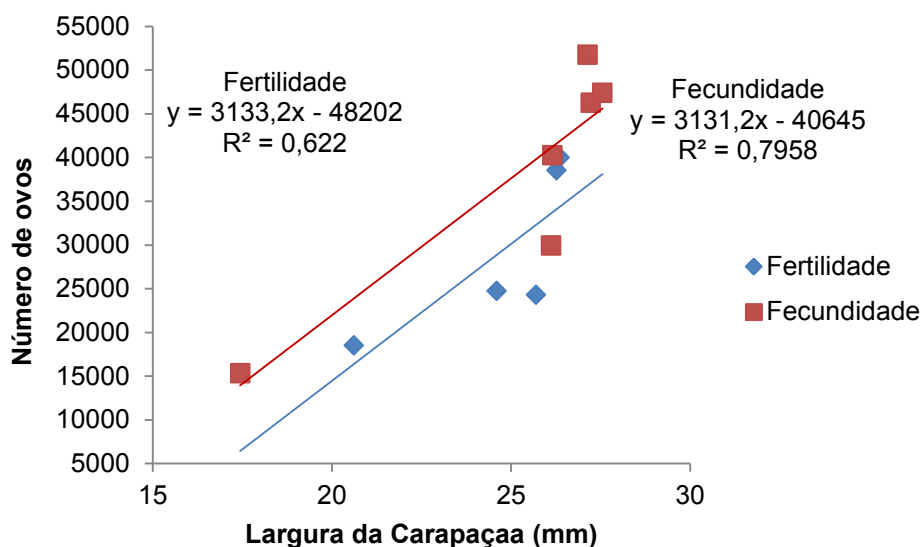
**Figura 14.** *Minuca burgersi*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.



**Figura 15.** *Minuca mordax*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.



**Figura 16.** *Minuca rapax*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º. estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no ultimo estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.



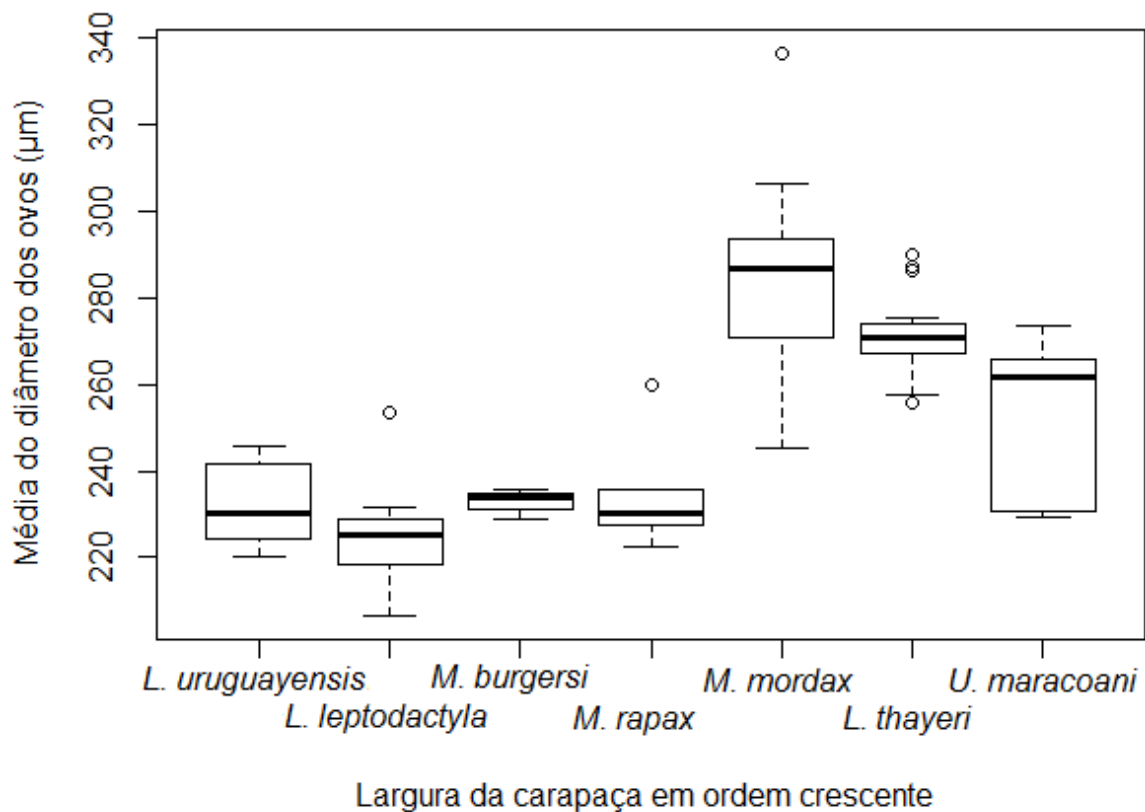
**Figura 17.** *Uca maracoani*. Relação entre as taxas de fertilidade (número de ovos no 1º estágio embrionário) e fecundidade (número de ovos no último estágio embrionário) e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras. Fertilidade Losangos azuis; Fecundidade quadrados vermelhos.

**Tabela 4:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Mortalidade média por fêmea e mortalidade a cada 100 ovos calculada para fêmeas de uma mesma faixa de tamanho. LC=largura da carapaça.

Parâmetros	<i>Leptuca leptodactyla</i>	<i>Leptuca thayeri</i>	<i>Leptuca uruguayensis</i>	<i>Minuca burgersi</i>	<i>Minuca mordax</i>	<i>Minuca rapax</i>	<i>Uca maracoani</i>
Amplitude de LC das fêmeas (mm)	7,00 a 8,00	19,00 a 20,50	6,50 a 7,50	12,00 a 13,00	15,00 a 16,50	14,50 a 15,50	26,00 a 27,00
Taxa de fertilidade	1.423 ± 638	17.491 ± 3.186	1.337 ± 533	10.953 ± 601	8.257 ± 2.257	13.677 ± 3.421	39.267 ± 1.056
Taxa de fecundidade	1.179 ± 560	14.050 ± 2.484	961 ± 313	7.680 ± 1.962	7.451 ± 2.821	12.296 ± 3.141	35.092 ± 7.314
Mortalidade média/fêmea	244	3.441	377	3.272	804	1.381	4.228
Mortalidade em cada 100 ovos	17	20	28	30	10	10	11

### 3.5. Relação entre o diâmetro/volume dos ovos e a largura da carapaça das fêmeas ovígeras:

O diâmetro dos ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário variou de 206,50µm em *L. leptodactyla* a 336,36µm em *M. mordax* (Fig. 18), o volume dos ovos em primeiro estágio, por sua vez, variou de 0,0060mm<sup>3</sup> para *L. leptodactyla* a 0,0104mm<sup>3</sup> em *L. thayeri* (Tab. 4). As espécies não apresentaram homogeneidade interespecífica no diâmetro destes ovos, no entanto, *L. leptodactyla* e *M. mordax* apresentaram uma correlação entre o diâmetro e a LC (Tab. 5), o que pode indicar uma característica espécie-específica. Observou-se também em todas as espécies um aumento no diâmetro/volume dos ovos quando comparados o primeiro e o último estágio de desenvolvimento (Tab. 3).



**Figura 18.** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Média (barra horizontal espessa), desvio padrão (retângulo) e amplitude (linha pontilhada) do diâmetro dos ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário das espécies estudadas, dispostos em ordem crescente da largura média da carapaça das espécies da esquerda para a direita.

**Tabela 5:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Correlação linear entre a média do diâmetro dos ovos (MDO) no primeiro estágio de desenvolvimento e a média da largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras, com destaque para os resultados significativos.

Espécie	LC média (mm)	MDO ( $\mu\text{m}$ )	R <sup>2</sup>	p
<i>L. leptodactyla</i>	7,64 $\pm$ 0,65	225,60 $\pm$ 13,60	<b>0,5092</b>	<b>0,0468</b>
<i>L. uruguayensis</i>	6,66 $\pm$ 0,74	232,30 $\pm$ 9,65	0,0050	0,8799
<i>L. thayeri</i>	19,97 $\pm$ 1,77	270,93 $\pm$ 15,58	0,0097	0,7066
<i>M. burgersi</i>	11,55 $\pm$ 1,40	232,84 $\pm$ 3,50	0,0658	0,8348
<i>M. rapax</i>	14,19 $\pm$ 1,30	229,56 $\pm$ 6,81	0,0790	0,6469
<i>M. mordax</i>	16,20 $\pm$ 1,45	263,71 $\pm$ 12,89	<b>0,7281</b>	<b>0,0034</b>
<i>U. maracoani</i>	25,01 $\pm$ 3,15	240,48 $\pm$ 18,16	0,2614	0,3786

### 3.6. Estimativa de contribuição dos chama-marés ao contingente larval do plâncton:

As espécies de chama-maré da Bacia Hidrográfica de Guaratuba contribuem com uma média de  $4,81 \times 10^{12}$  larvas para o plâncton por período de desova, sendo *L. thayeri* a espécie com maior produção larval (produção máxima de até  $4,64 \times 10^{12}$  larvas por desova) e *U. maracoani* aquela com a menor produção larval máxima (até  $1,25 \times 10^8$  larvas por desova) (Tab. 6). Adicionalmente, estas duas espécies também apresentam a maior e a menor produção larval média, de  $5,92 \times 10^{11}$  larvas e  $5,29 \times 10^7$  larvas, respectivamente (Tab. 6).

No entanto, ao se comparar a produção média de larvas obtida por área ( $\text{m}^2$ ), *U. maracoani* apresenta a maior média, com uma produção de  $24,06 \times 10^4$  larvas/ $\text{m}^2$ , e *L. uruguayensis* apresenta a menor média ( $0,32 \times 10^4$  larvas/ $\text{m}^2$ ) (Tab. 6).

**Tabela 6:** Chama-marés da Bacia Hidrográfica de Guaratuba. Estimativa da contribuição larval por período reprodutivo.

Espécie	Densidade média de fêmeas (fêmeas/m <sup>2</sup> )	Área de ocorrência (m <sup>2</sup> )	Fecundidade média (ovos/fêmea)	Produção larval média por m <sup>2</sup>	Produção larval média na Baía de Guaratuba	Produção larval máxima na Baía de Guaratuba
<i>Leptuca leptodactyla</i>	70,92	2,74x10 <sup>4</sup>	1.230 ± 516	8,72x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	2,39x10 <sup>9</sup> Larvas	5,99x10 <sup>9</sup> Larvas
<i>Leptuca thayeri</i>	1,00	4,38x10 <sup>7</sup>	13.472 ± 2.843	1,35x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	5,92x10 <sup>11</sup> Larvas	4,64x10 <sup>12</sup> Larvas
<i>Leptuca uruguayensis</i>	18,05	2,12x10 <sup>5</sup>	938 ± 482	0,32x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	3,59x10 <sup>9</sup> Larvas	1,84x10 <sup>10</sup> Larvas
<i>Minuca burgersi</i>	19,21	6,4x10 <sup>3</sup>	6.124 ± 1.755	1,64x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	7,53x10 <sup>8</sup> Larvas	2,79x10 <sup>9</sup> Larvas
<i>Minuca rapax</i>	1,95	9,6x10 <sup>3</sup>	7.451 ± 2821	1,88x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	1,81x10 <sup>8</sup> Larvas	7,89x10 <sup>8</sup> Larvas
<i>Minuca mordax</i>	4,99	1,78x10 <sup>6</sup>	9.685 ± 4.286	0,74x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	1,03x10 <sup>11</sup> Larvas	1,51x10 <sup>11</sup> larvas
<i>Uca maracoani</i>	6,87	220	35.092 ± 7.314	24,06x10 <sup>4</sup> Larvas/m <sup>2</sup>	5,29x10 <sup>7</sup> Larvas	1,25x10 <sup>8</sup> Larvas

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. Estágios de desenvolvimento e duração:

A definição dos estágios de desenvolvimento embrionário para decápodes tem sido frequentemente baseada na coloração da massa ovígera. Assim, Litulo (2005) definiu apenas três estágios para o chama-maré *Cranuca inversa* (Hoffmann, 1874), os quais foram reconhecidos pelas colorações amarelo, alaranjado e marrom. Por outro lado, Torres *et al* (2009) definiram quatro estágios para outras quatro espécies de chama-maré e, Figueiredo *et al* (2008b), três estágios em *Armases cinereum* (Bosc, 1802), ambos baseados na coloração. No entanto, estas classificações não refletem o real estágio de desenvolvimento dos embriões, pois, não consideram as estruturas corporais dos mesmos.

Na outra ponta, autores como Hagen (1962) e Feest (1969) descreveram 10 estágios de desenvolvimento para *Afruca tangeri* (Eydoux, 1835) e *Austruca triangularis* (A. Milne-Edwards, 1873), respectivamente, tendo como base a evolução das estruturas morfológicas do embrião. Brown & Loveland (1985) também descreveram 10 estágios para *Minuca pugnax* (Smith, 1870) e nove para *Minuca minax* (LeConte, 1855). Yamaguchi (2001), no entanto, identificou 15 estágios para *Austruca lactea* (De Haan, 1835), considerando um estágio para cada um dos 15 dias de seu desenvolvimento embrionário. Diferentemente dos demais autores, Aguilar *et al* (2014), por sua vez, definiram oito estágios para *Leptuca cumulanta* (Crane, 1943) baseado exclusivamente em mudanças marcantes nas estruturas morfológicas do embrião. Estes autores unificaram alguns estágios que haviam sido considerados como distintos pelos antecessores, considerando-os como momentos diferentes de um mesmo estágio de desenvolvimento.

A classificação de Aguilar *et al* (2014) se mostrou bastante adequada para a caracterização dos estágios embrionários das sete espécies do presente estudo. Portanto, a existência de sete ou oito estágios de desenvolvimento parece ser um padrão dos chama-marés ocorrentes no sul do Brasil.

O número de estágios reduzido observado em *L. thayeri* e *M. burgersi* não esteve relacionado com a respectiva duração total da incubação, tampouco com o tamanho das respectivas fêmeas-mães ou dos respectivos diâmetros dos ovos. Estes dados indicam que este parâmetro é intrínseco da espécie.

Alguns autores como o Rieger (1996) consideram que esta variação no número de estágios embrionários pode estar relacionada ao tempo de duração dos estágios de zoea que a larva pode vir a ter após a eclosão; em chama-marés, há uma tendência evolutiva de diminuir a duração do estágio de zoea aumentando a duração do período embrionário.

Entretanto, esta tendência não se confirmou para os chama-marés do presente estudo, visto que tanto chama-marés com sete estágios de desenvolvimento embrionário (caso de *L. thayeri* e *M. burgersi*) como os de oito estágios (demais espécies) mostram igual número de estágios de zoea (5 a 6) (Anger *et al*, 1990; Rieger, 1996; Rieger 1997; Martins, 2008 dados não publicados). No entanto, *Leptuca uruguayensis* pode vir a apresentar, em alguns casos, apenas quatro estágios de zoea (Rieger 1996). Adicionalmente,

entre as demais espécies analisadas, *M. rapax* ainda não teve seu desenvolvimento larval descrito e *M. maracoani* teve apenas seu primeiro estágio de zoea e a fase de megalopa descritos (Negreiros-Fransozo *et al*, 2009), dificultando uma melhor comparação.

O tempo de duração total da incubação está relacionado com o tamanho dos ovos em outros grupos crustáceos como camarões de águas continentais, tendo como explicação para esta relação um metabolismo mais baixo das massas corpóreas (Mashiko, 1987). Entretanto, como no presente estudo, o tempo de duração não esteve relacionado com o tamanho dos ovos e sim com o da fêmea ovígera, pode-se supor que, chama-marés de maior porte possuem uma taxa de metabolismo mais baixa, resultando em desenvolvimento mais lento de seus embriões. A estreita amplitude de variação do tamanho dos ovos reforça esta afirmação, uma vez que o tempo de incubação do maior chama-maré, *U. maracoani* foi praticamente o dobro do menor, *L. uruguayensis*.

A influência da temperatura na duração do período de incubação dos ovos é largamente conhecida (Wenner & Kuris, 1991), na qual temperaturas mais altas tendem a diminuir o período de incubação. Como exemplo, os períodos de incubação do chama-maré *Leptuca pugilator* (Bosc, 1802) foram de  $19,4 \pm 2,5$  dias a  $22^{\circ}\text{C}$  e de  $14,7 \pm 2,4$  dias a  $28^{\circ}\text{C}$ , uma diferença de cerca de 5 dias (Christy, 1982). No presente estudo, como as fêmeas estiveram submetidas à mesma temperatura ( $24^{\circ}\text{C}$ ) e próximo do ambiente natural das mesmas, as diferenças observadas foram intrínsecas às espécies.

#### **4.2 Taxas de fertilidade e fecundidade das espécies:**

Dentre os chama-marés estudados, como o tamanho dos ovos divergiu numa amplitude bastante restrita (média entre  $0,0060 \text{ mm}^3$  e  $0,0119 \text{ mm}^3$  de volume), a LC da fêmea-mãe constituiu o fator condicionante da taxa de fertilidade (número de ovos no primeiro estágio de desenvolvimento embrionário): quanto maior a LC da fêmea, maior a taxa.

**Tabela 7:** Quadro comparativo do tempo de incubação dos ovos nas diversas espécies de chama-maré.

<b>Espécie:</b>	<b>Localização (ou nome do local):</b>	<b>Tempo de incubação (dias):</b>	<b>Temperatura no ambiente de observação:</b>	<b>Autor e data:</b>
<i>Austruca annulipes</i>	Sul da Índia	16 a 17 dias	25°C	Feest (1969)
<i>Austruca lactea</i>	Amakusa, Japão	14 a 15 dias	28°C	Yamaguchi, 2001
<i>Austruca triangularis</i>	Sul da Índia	18 a 20 dias	25°C	Feest (1969)
<i>Leptuca cumulanta</i>	Venezuela	17 a 19 dias	23,5 ± 2°C	Aguilar et al 2014
<i>Leptuca leptodactyla</i>	Paraná, Brasil	12 a 13 dias	24°± 2°C	Presente estudo
<i>Leptuca thayeri</i>	Paraná, Brasil	13 a 16 dias	24°± 2°C	Presente estudo
<i>Leptuca uruguayensis</i>	Paraná, Brasil	8 a 10 dias	24°± 2°C	Presente estudo
<i>Minuca burgersi</i>	Paraná, Brasil	13 a 14 dias	24°± 2°C	Presente estudo
<i>Minuca mordax</i>	Paraná, Brasil	15 a 16 dias	24°± 2°C	Presente estudo
<i>Minuca pugnax</i>	Carolina do Sul, EUA	12 a 13 dias	25 ± 1°C	Greenspan (1982)
<i>Minuca pugilator</i>	Carolina do Sul, EUA	17 a 22 dias 12 a 17 dias	22°C 28°C	Christy (1982)
<i>Minuca rapax</i>	Paraná, Brasil	13 a 14 dias	24°± 2°C	Presente estudo
<i>Uca maracoani</i>	Paraná, Brasil	15 a 17 dias	24°± 2°C	Presente estudo

Sobre a taxa de fertilidade das populações de chama-marés ocorrentes no país, a literatura contempla, entre outras espécies, os dados de *L. thayeri* obtidos por Costa (2000) no litoral de São Paulo e por Bezerra & Matthews-Cascon (2007) no Estado do Ceará. Estes autores registraram, respectivamente, taxas de fertilidade de 23.000-26.000 ovos/fêmea e de 19.120-25.012 ovos/fêmea para a espécie. Mais tarde, Costa *et al* (2006) observaram que a fertilidade da mesma pode atingir valor próximos a 65.000 ovos/fêmea no litoral do Estado de São Paulo. Os dados do presente estudo para *L. thayeri* (taxa média de 18.300 ± 5.271 ovos/fêmea e máxima de 27.345 ovos/fêmea) indicam que este parâmetro populacional tem ampla variação conforme a localidade de ocorrência das populações, em função das diferentes amplitudes das variáveis abióticas e bióticas. Dentre estas, a disponibilidade de alimento parece estar influenciando mais fortemente na produção de ovos, mais do que temperaturas mais altas e proximidade com o equador, como tem

sido considerado por vários autores (Hines, 1982; Thurman, 1985; Mantelatto & Fransozo, 1997; C  zar *et al*, 2007).

Adicionalmente, Costa *et al* (2006) obtiveram para *L. uruguayensis* no litoral de S  o Paulo, uma m  dia de  $1.883 \pm 490$  ovos/f  mea, enquanto C  zar *et al* (2007) na Argentina, de 1.126 a 6.745 ovos/f  mea. Neste caso, mais do que temperaturas (des)favor  veis, o tamanho significativamente maior dos chama-mar  s argentinos (Masunari *et al.*, 2017) determinou uma fertilidade tr  s vezes maior do que na popula  o brasileira.

Por motivos similares, *M. rapax* mostrou fertilidade de 28.500 ovos/f  mea no litoral sul do Texas (EUA) (Thurman, 1985), e de 5.000 a 30.000 ovos/f  mea na Fl  rida (EUA) (Figueiredo *et al.*, 2008), contra m  dia de  $12.020 \pm 3.196$  ovos/f  mea e m  xima de 18.465 ovos/f  mea do presente estudo.

Em rela  o   s taxas de fecundidade (n  mero de ovos no   ltimo est  gio de desenvolvimento presentes na massa ov  gera da f  mea), com valores sempre menores do que as de fertilidade, confirmam a mortandade ou infertilidade de uma parte dos ovos presentes na massa ov  gera. Poucos s  o os trabalhos que levam este par  metro em considera  o, ou que indicam a utiliza  o de apenas o   ltimo est  gio de desenvolvimento para suas an  lises. Colpo & Negreiros-Fransozo (2003) obtiveram uma fecundidade de 10.353 a 30.515 ovos/f  mea para *Minuca vocator*, um chama-mar   do porte similar ao de *L. thayeri*, no litoral de S  o Paulo. Costa & Soares-Gomes (2009) obtiveram para *M. rapax*, uma varia  o de 1.110 a 13.189 ovos/f  mea para o litoral do Rio de Janeiro. Entretanto, estes autores n  o especificaram o est  gio de desenvolvimento dos ovos analisados.

Adicionalmente, numa compara  o com outras esp  cies de Decapoda de tamanhos pr  ximos aos chama-mar  s do presente estudo, estes apresentaram valores de fecundidade e fertilidade consideravelmente mais elevados. Como exemplos citam-se: Figueiredo *et al* (2008b) com *Armases cinereum* (Bosc, 1802) (LC de 10 a 22 mm, fertilidade de 2.000 a 12.000 ovos/f  mea e fecundidade de 900 a 9.000 ovos/f  mea), Garc  a-Guerrero & Hendrickx (2004) com *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871) (LC de 9,5 a 14,4 mm, fecundidade de 790 a 1.950 ovos/f  mea), *Collodes tenuirostris* (Rathbun, 1893) (LC de 15,3 a 20,1 mm, fecundidade de 980 a 1.650 ovos/f  mea), *Euprognatha bifida* Rathbun, 1.893 (LC de 6,2 a 17,1 mm, fecundidade de 55 a

111 ovos/fêmea), *Paradasygyius depressus* (Bell, 1835) (LC de 22 a 27,2 mm, fecundidade de 1.000 a 1.840 ovos/fêmea), *Pyromaia tuberculata* (Lockington, 1877) (LC de 8,3 a 12,2 mm, fecundidade de 525 a 1.550 ovos/fêmea), *Pelia pacifica* A. Milne Edwards, 1875 (LC de 3,9 a 4,7 mm, fecundidade de apenas 80 a 155 ovos/fêmea) e *Leiolambrus punctatissimus* (Owen, 1839) (LC de 19,8 a 21,4 mm, fecundidade de 3.200 a 5.000 ovos/fêmea).

#### 4.3. Taxas de mortalidade dos embriões:

Apesar da morte e da perda de ovos durante a incubação acarretar uma redução do potencial reprodutivo das espécies, elas são observadas comumente em vários grupos de crustáceos. Tal redução pode ser devido a vários fatores, tais como parasitismo, estresse mecânico, interrupção do desenvolvimento dos embriões por fatores genéticos, predação, dentre outros (Oh & Hartnoll, 1999; Figueiredo *et al* 2008b).

A intensidade nas taxas de mortalidade de embriões pode variar muito, de espécie para espécie como foi demonstrado pelo estudo de Torres *et al*, (2009) no litoral de Moçambique: *Austruca annulipes* (LC semelhante a *M. burgersi*) tem uma mortalidade de 12 ovos a cada 100 (Torres *et al*, 2009), *Cranuca inversa* (Hoffmann, 1874) (LC semelhante a *M. rapax*) de 14 ovos a cada 100, um valor semelhante ao observado para *M. rapax* do presente estudo, (LC semelhante a *M. mordax*), de 23 ovos a cada 100 e, 43 ovos a cada 100. Desta forma, pode-se inferir que o tamanho do animal não está relacionado com a taxa de perda de embriões e, possivelmente, o ambiente e o substrato onde cada espécie habita pode vir a ter maior influência neste parâmetro. Adicionalmente, outro fator que pode vir a ter grande relevância é a profundidade das tocas, pois, as mais profundas garantem uma melhor proteção para as fêmeas ovígeras e, conseqüentemente menor perda de ovos (Torres *et al*, 2009).

A inferência acima tem base na observação do presente estudo: *Uca maracoani* que teve a maior LC média dentre as espécies estudadas ( $25,01 \pm 3,15$ mm), mostrou uma das menores taxa de mortalidade de embriões (apenas 11 a cada 100). Este fato pode ser explicado pelo hábito destes caranguejos em cavar e habitar tocas com profundidades superiores a 40 cm (observação

peçoal). Em contraste, *L. uruguayensis*, um dos menores chama-marés do presente estudo, cava tocas não mais profundas do que 10 cm de profundidade (Machado, *et al* 2013) e mostrou uma taxa de mortalidade de 28 ovos a cada 100. No entanto, *L. leptodactyla*, também apresenta tocas relativamente rasas com profundidade média de 12 cm (Machado, *et al* 2013), no entanto apresentou uma mortalidade de apenas 17 ovos a cada 100.

#### **4.4. Coeficiente de correlação entre as taxas de fertilidade e fecundidade e a largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras:**

A relação direta entre a taxa de fertilidade e a LC da fêmea ovígera observada no presente estudo já é conhecida da literatura. A correlação positiva entre as taxas de fertilidade e fecundidade e a LC obtida no presente estudo corrobora os resultados de outros autores como Costa *et al* (2006) que estudaram *L. thayeri* e *L. uruguayensis* do litoral de São Paulo, Bezerra & Matthews-Cascon (2007) com *L. thayeri* do litoral do Nordeste, Cézar *et al* (2007) que tratou de *L. uruguayensis* da Baía de Samborombón na Argentina, Figueiredo *et al* (2008), com *M. rapax* do litoral da Flórida, Torres *et al.* (2009) com outras quatro espécies de chama-marés e Chatterjee (2014) que trabalhou com vários decápodes. O valor do coeficiente de correlação mostrou grande variação entre estes autores e o presente estudo, indicando que, quanto maior a amostra de caranguejos analisados, há uma tendência de este valor ser mais elevado.

No presente trabalho, o coeficiente de correlação nos gráficos de fecundidade x LC apresentou valores menores de do que nos de fertilidade x LC em cinco das sete espécies, possivelmente em função da amostragem de fêmeas obtidas para o cálculo das taxas de fecundidade.

#### **4.5. Relação entre o diâmetro dos ovos e a largura da carapaça (LC) das fêmeas ovígeras:**

Segundo Yamaguchi (2001), os ovos da maioria dos chama-marés possuem um diâmetro médio de 240 µm. Por outro lado, a ausência de relação entre o tamanho do ovo (no primeiro estágio de desenvolvimento) e a LC das fêmeas-mães observada no presente estudo foi reportada somente por

Thurman (1985) que tratou de *Leptuca subcylindrica* (Stimpson, 1859) no sul do Texas e, como no presente estudo, o diâmetro dos ovos da espécie analisada variou numa amplitude muito restrita (médias entre 220 e 300  $\mu\text{m}$ ). Entretanto, Thurman (1985) e Kobayashi & Matsuura (1996) consideram que espécies de regiões mais frias podem produzir ovos de menor diâmetro do que nas regiões tropicais, fato que pode ser comprovado no presente estudo. Gibbs (1974) observou que o diâmetro dos ovos de *M. burgersi* na região de Barbuda, no Caribe, varia de 340 a 380 $\mu\text{m}$ , valores muito maiores do que os observados no presente estudo (média de  $232,84 \pm 3,50$ ). Cézar *et al* (2007) obtiveram um diâmetro médio dos ovos em primeiro estágio de *L. uruguayensis* na Argentina de  $253,25 \pm 4,60\mu\text{m}$ , valores pouco maiores do que os do presente estudo ( $232,30 \pm 9,65$ ), pois apesar de se encontrarem em menor latitude, estes ovos foram produzidos a uma temperatura de  $27,3 \pm 2,68^{\circ}\text{C}$ , maior que a do presente estudo ( $24 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ). Adicionalmente, Figueiredo *et al* (2008), observaram que o diâmetro médio dos ovos de *M. rapax* da Flórida (EUA), variaram de 246 a 294 $\mu\text{m}$ , valores também superiores aos do presente estudo (média de  $229,56 \pm 6,81\mu\text{m}$ ). Portanto, o tamanho dos ovos destes animais parece ser mais uma função das características do clima do local de ocorrência dos mesmos do que inerente à espécie.

O aumento do diâmetro dos ovos conforme o desenvolvimento do embrião observado no presente estudo (aumentos de 40,9 $\mu\text{m}$  em *L. leptodactyla*, 7,69 $\mu\text{m}$  em *L. thayeri*, 42,15 $\mu\text{m}$  em *L. uruguayensis*, 9,66 $\mu\text{m}$  em *M. burgersi*, 62,8 $\mu\text{m}$  em *M. mordax*, 29,41 $\mu\text{m}$  em *M. rapax* e 42,63 $\mu\text{m}$  em *U. maracoani*), já foi reportado em várias espécies de Brachyura (Wear, 1974; Yamaguchi, 2001; Figueiredo *et al*, 2008). Este aumento está relacionado com o acúmulo de água absorvida pelo ovo para proporcionar o desenvolvimento do embrião, uma vez que a porcentagem de água nos embriões de decápodes em geral tende a aumentar em até 50% (Wear, 1974; ; Figueiredo *et al*, 2008). Este fenômeno ocorre para manter o equilíbrio osmótico do embrião em relação à água salina, uma vez que nos primeiros estágios de desenvolvimento a percentagem de lipídios do embrião diminui (Petersen & Anger, 1997), os quais são alocados a formação dos componentes celulares das membranas celulares que se desenvolvem durante este período (Rosa & Nunes, 2003) . Para chamarés, este acréscimo de diâmetro foi apontado por diversos autores como

Gibbs (1974) com *M. burgersi* (aumento de 40 $\mu$ m), Yamaguchi (2001) com *Austruca lactea* (aumento de 80 $\mu$ m), C zar *et al* (2007) com *L. uruguayensis* (incremento de at  38,72 $\mu$ m de di metro) e Figueiredo *et al* (2008) com *M. rapax* (aumento de at  50 $\mu$ m).

#### **4.6. Estimativa de contribui o dos chama-mar s ao contingente larval do pl ncton:**

Os chama-mar s contribuem com uma significativa quantidade de larvas para o pl ncton da Ba a de Guaratuba a cada desova (aproximadamente 4,81x10<sup>12</sup> larvas), sendo *L. thayeri* respons vel por mais de 96% desta produ o (4,64x10<sup>12</sup>). Esta grande contribui o de *L. thayeri* pode ser explicada pela ampla  rea ocupada pela esp cie nos solos dos manguezais, sendo a  nica esp cie que habita as  reas sombreadas no interior dos mesmos, na Ba a de Guaratuba (Masunari, 2006). Apesar de a esp cie ter densidade relativamente baixa (2 ind.m<sup>2</sup>) (Masunari, 2006), sendo ela de porte m dio a grande, as f meas produzem n meros absolutos de ovos superiores  s demais esp cies. Contrariamente, apesar da maior fecundidade de *U. maracoani* entre todas as esp cies analisadas, a esp cie contribui com apenas 0,0018% de larvas na referida ba a. Este fato pode ser explicado pela necessidade da esp cie em ocupar bi topos extremamente espec fico:  reas de baixio de lodo cont guas aos manguezais, protegidas das fortes correntes de mar  e banhadas por  guas polihalinas (Crane, 1975; Masunari, 2006). Esta esp cie, portanto, ocupou apenas 220m<sup>2</sup> de  rea da ba a.

Da mesma forma, *L. leptodactyla* ocupa bi topos restritos a solo arenoso e  guas polihalinas (superior a 20) e, apesar de sua alta densidade (141,64 Ind.m<sup>2</sup>), a esp cie contribui com apenas 0,12% do total das larvas.

Apesar de *M. mordax* habitar bi tipos restritos de  guas com salinidades pr ximas de zero (Crane, 1975; Masunari, 2006), a ampla  rea ocupada pela esp cie e a sua alta fecundidade contribu ram significativamente com larvas (3,14%) para a Ba a de Guaratuba.

*Minuca rapax* e *M. burgersi* s o esp cies sint picas, ambas habitando bi topos eurihalinos, mas, de ocorr ncia restrita em  reas alteradas com solo mais arenoso (Crane, 1975, Masunari, 2006). *Leptuca uruguayensis*, por sua vez, apresenta uma distribui o pr xima de *L. thayeri*, no entanto a esp cie

está restrita às margens de riachos que cortam os manguezais, adentrando no máximo dois metros na floresta e, desta forma, sua área de ocorrência ainda é significativamente menor que a de *L. thayeri*.

## **5. CONCLUSÃO**

Em função da contribuição numérica altamente significativa de ovos e larvas pelas fêmeas dos chama-marés para o plancton da Baía de Guaratuba, medidas de conservação dos habitats naturais dos adultos destes caranguejos são recomendadas.

## 6. REFERÊNCIAS

- Aguilar G., Leal M. & García Y.** (2014) Descripción del desarrollo embrionario y primer estadio larval del cangrejo violinista *Uca cumulanta*. *Redieluz* 4 (1): 98-103.
- Anger K., Montú M., Bakker C. And Fernandes L.L.** (1990) Larval development of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Meeresforsch* 32: 276 – 294.
- Bezerra L.E.A. & Matthews-Cascon H.** (2006) Population structure of the fiddler crab *Uca leptodactyla* rathbun, 1898 (brachyura: ocypodidae) in a tropical mangrove of northeast brazil. *Thalassas* 22 (1): 65-74.
- Bezerra L.E.A. & Matthews-Cascon H.** (2007) Population and reproductive biology of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea: Ocypodidae) in a tropical mangrove from Northeast Brazil. *Acta Oecologica* 31: 251-258.
- Brown S.K. & Loveland R.E.** (1985) A calibration method to generate seasonal hatching profiles for the fiddler crabs *Uca pugnax* (Smith, 1870) and *Uca minax* (LeConte, 1858) (Decapoda: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 90: 27- 42.
- Castiglioni D.S., Negreiros-Fransozo M.L. & Mortari R.C.** (2006) Ciclo reprodutivo do caranguejo *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) habitante de um estuário degradado em Paraty, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23 (2): 331-339.
- César I.I., Arméndariz L.C. & Becerra R.V.** (2007) Fecundity of *Uca uruguayensis* and *Chasmagnathus granulatus* (Decapoda, Brachyura) from the “Refugio de Vida Silvestre” Bahía Samborombón, Argentina. *Brazilian Journal of Biology* 67 (4): 749-753.
- Chatterjee S.** (2014) Reproductive biology and bioturbatory activities of two sympatric species of fiddler crabs *Uca lacteal annulipes* e *Uca triangularis bengali* (Decapoda: Ocypodidae) at the East Midnapori Coastal Belt of West Bengal, India. *Journal of biology and life science* 5 (2): 106-127.
- Christy J.H.** (1982) Adaptive significance of semilunar cycles of larval release in fiddler crabs (genus *Uca*): test of an hypothesis. *Biological bulletin* 163: 251 – 263.
- Colpo K.D. & Negreiros-Fransozo M.L.** (2003) Reproductive output of *Uca vocator* (Herbst, 1804) (Brachyura, Ocypodidae) from three subtropical Mangroves in brazil. *Crustaceana* 76 (1): 1 - 11.
- Costa T.M.** (2000) Ecologia de caranguejos semiterrestres do gênero *Uca* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) de uma área de manguezal, em Ubatuba (SP). Tese de Doutorado, *Universidade Estadual Paulista*, Brasil.
- Costa T.M., Silva S.M.J. & Negreiros-Fransozo M.L.** (2006) Reproductive pattern comparison of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 and *U. uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49 (1): 117-123.
- Costa T. & Soares-Gomes A.** (2009) Population structure and reproductive biology of *Uca rapax* (Decapoda: Ocypodidae) in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. *Zoologia* 26 (4): 647–657.
- Crane J.** (1975) *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus Uca*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 736p.

- Emmerson W.D.** (1994) Seasonal breeding cycles and sex ratios of eight species of crabs from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, southern Africa. *Journal of Crustacean Biology* 14(3): 568 – 578.
- Feest J.** (1969) Morphophysiological Untersuchungen zur Ontogenese und Fortpflanzungsbiologie von *Uca annulipes* und *Uca triangularis* mit Vergleichsbefunden an *Ilyoplax gangetica*. *Forma et Functio*, 1: 159-225.
- Figueiredo J., Penha-Lopes G. and Anto J.** (2008a) Fecundity, brood loss and egg development through embryogenesis of *Armases cinereum* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Biology* 154: 287 – 294.
- Figueiredo J., Penha-Lopes G., Anto J., Narciso L. & Lin J.** (2008b) Potential fertility and egg development (volume, water, lipid, and Fatty Acid Content) through embryogenesis of *Uca rapax* (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *Journal of crustacean biology* 28 (3): 528–533.
- García-Guerrero M. & Hendrickx M.E.** (2004) Fecundity traits of seven species of brachyuran crabs (Decapoda: Brachyura) from the Pacific coast of Mexico. *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans* 3: 79 – 87.
- Genoni G.P.** (1985) Food limitation in salt marsh fiddler crab *Uca rapax* (Smith) (Decapoda:Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 87: 97 – 110.
- Gibbs P.E.** (1974) Notes on *Uca burgersi* Holthuis (Decapoda, Ocypodidae) from Barbuda, Leeward Islands. *Crustaceana* 27: 84 - 91.
- Hagen H.O.V.** (1962). Freilandstudien zur Sexual- und Fortpflanzungsbiologie von *Uca tangeri* in Andalusien. *Tiere* 51: 611 - 725.
- Hartnoll R.G. & Gould P.** (1988) Brachyuran life history strategies and the optimization of egg production. *Proceeding of the Zoological Simposium* 59: 1-9.
- Hattori G.Y. & Pinheiro M.A.A.** (2003) Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), em Iguapes (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia* 30 (2): 309-313.
- Hines A.H.** (1982) Allometric Constraints and Variables of Reproductive Effort in Brachyuran Crabs. *Marine Biology* 69: 309-320.
- How M.J., Hemmi J.M., Zeil J. and Peters R.** (2008) Claw waving display changes with receiver distance in fiddler crabs, *Uca perplexa*. *Animal Behaviour* 75(3): 1015 - 1022.
- Jakobi H.** (1953) Sobre a distribuição da sanidade e do ph na Baía de Guaratuba. *Separata dos Arquivos do Museu Paranaense* 10: 3-35.
- Kalinina M.V.** (2015) Fertility and Embryonic Mortality Level of the Japanese Mitten Crab *Eriocheir japonica* (Crustacea: Decapoda: Varunidae) in Primorye. *Russian Journal of Developmental Biology* 46 (6): 333-341.
- Kobayashi S. & Matsura S.** (1996) Egg development and variation of egg size in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan). *Benthos Research* 48: 29-39.
- Koch V., Wolff M. and Diele K.** (2004) Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 291: 177-188.
- Litulo C.** (2005) Population structure and reproductive biology of the fiddler crab *Uca inversa* (Hoffman, 1847) (Brachyura:Ocypodidae). *Acta Oecologica* 27: 135-141.

- Maack, R.** (1968). *Geografia física do estado do Paraná*. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, 350p.
- Machado G.B., Gusmão-Júnior J.B. and Costa T.M.** (2013) Burrow morphology of *Uca uruguayensis* and *Uca leptodactylus* (Decapoda: Ocypodidae) from a subtropical mangrove forest in the Western Atlantic. *Integrative Zoology* 8: 307 – 14. DOI:10.1111/j.1749-4877.2012.00297.x
- Mantelatto F.L. & Fransozo A.** (1997) Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana* 70 (2): 214-226.
- Martins S.B.** (2018) Estratégia reprodutiva e variabilidade morfológica e genética dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 898) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) ao longo da costa do Brasil. Tese de Doutorado, *Universidade Estadual do Paraná*, Brasil.
- Mashiko K.** (1987) Relationships between Egg Size and Incubation time among the Populations of Two Freshwater Prawns. *Ecological Research* 2: 97 – 99.
- 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., Martins S.B., Marochi M.Z., Serra W.S. and Scarabino F.** Morphological variability in populations of the fiddler crab *Leptuca uruguayensis* (Nobili, 1901) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from South America. *Brazilian Journal of Oceanography* 65 (3): 373 – 381.
- Nagal J. Munehara H. & Shimazaki K.** (1999) Embryonic development of the hair crab *Erimacrus isenbeckii*. *Journal of Crustacean biology* 19: 77-83.
- Negreiros-Fransozo M.L., Hirose G.L., Fransozo A. and Bolla E.A.Jr.** 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.
- Oh C. & Hartnoll R.G.** (1999) Brood loss during incubation in *Philocheles trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. *Journal of Crustacean Biology* 19: 467 – 476.
- Petersen S. & Anger K.** (1997) Chemical and Physiological changes during embryonic development of the spider crab, *Hyas araneus* L. (Decapoda: Majidae). *Comparative Biochemistry and Physiology B* 117: 299 - 306.
- Rana A.R., Bahuguna S.N. & Singh S.** (2016) Relationship between biometric parameters and fecundity of crab *Potamon koolooense* (Rathbun, 1904) from hillstream Khoh of Uttarakhand, India. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies* 4(2): 278-281.
- Rieger P.J.** (1996) Desenvolvimento larval de *Uca* (*Celuca*) *uruguayensis* Nobili, 1901 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Crustaceana* 4: 73 – 103.
- Rosa R. & Nunes M. L.** (2003) Tissue biochemical composition in relation to the reproductive cycle of deep-sea decapod *Aristeus antennatus* in the south Portuguese coast. *Journal of the Marine Biology Association of United Kingdom* 83: 963 - 970.
- Rieger P.J.** (1997) Desenvolvimento larval de *Uca* (*Minuca*) *mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco, Recife* 25: 227 – 267.

- Shih His-Te., Ng P.K.L., Davie P.J.F., Schubart C.D., Turkay M., Naderloo R., Jones D. and Liu Min-Yun.** (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. *Raffles Bulletin of Zoology* 64, 139–175.
- Thurman C.L.** (1985) Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcylindrica* (stimpson). *Biological Bulletin* 169:215-229.
- Tina F.W., 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 P., Penha-Lopes G., Narciso L., Macia A. and Paula J.** (2009) Fecundity and brood loss in four species of fiddler crabs, genus *Uca* (Brachyura: Ocypodidae), in the mangroves of Inhaca Island, Mozambique. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89 (2): 371-378. DOI:10.1017/S0025315408002701.
- Yamaguchi T.** (2000) Sexual differences in feeding by the fiddler crab, *Uca lactea* (De Haan). *Crustacean Research* 29: 121-139.
- Yamaguchi T.** (2001) Incubation of eggs and embryonic development of the fiddler crab, *Uca lactea* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 74 (5): 449 – 458.
- Wear R.** (1974) Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54: 745 - 762.
- Wenner A.M. & Kuris A.M.** (1991) Crustacean Issues. Volume 7: Crustacean egg production. Balkema A.A., Rotterdam, Netherlands, 401p.