

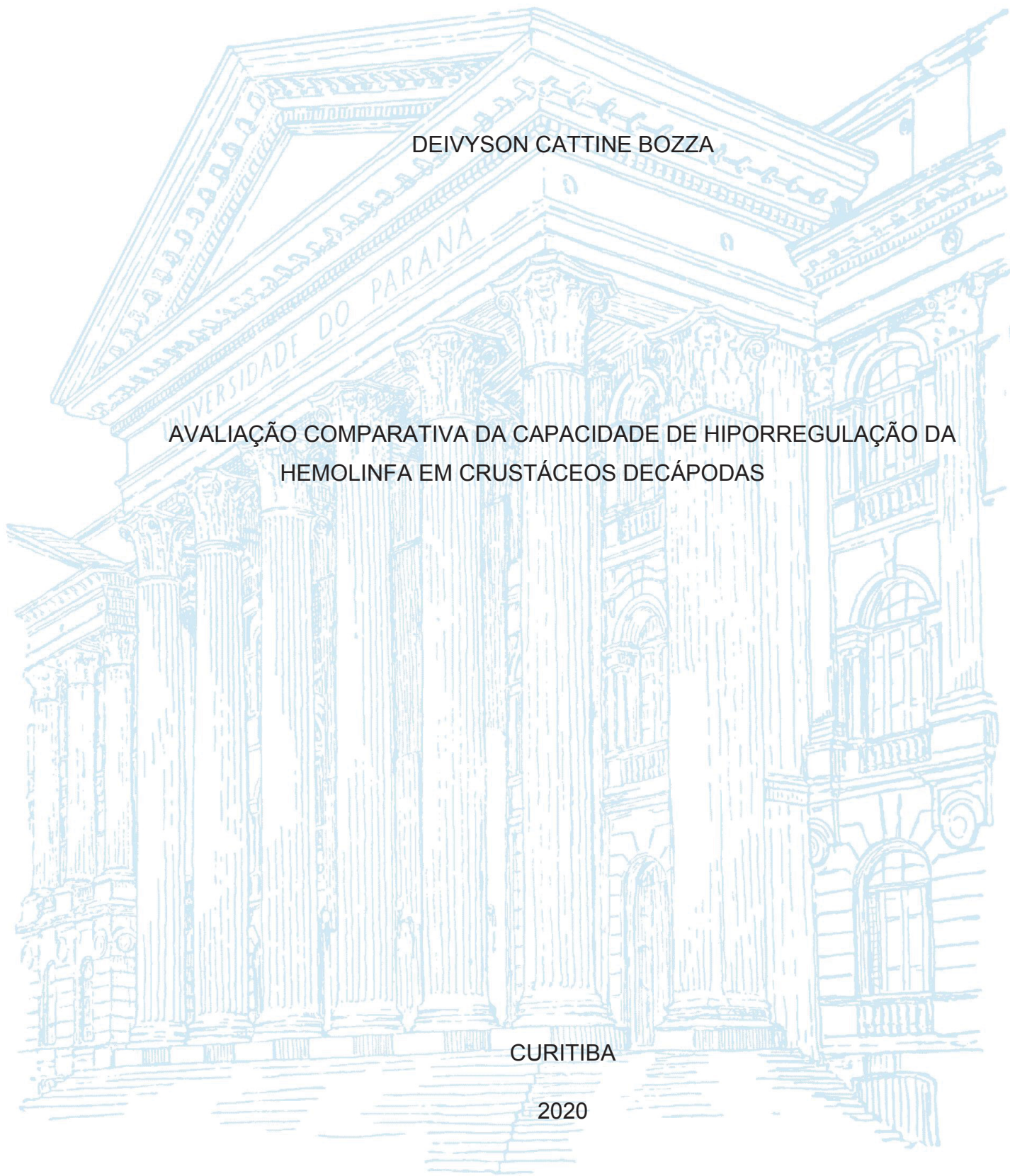
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DEIVYSON CATTINE BOZZA

AVALIAÇÃO COMPARATIVA DA CAPACIDADE DE HIPORREGULAÇÃO DA
HEMOLINFA EM CRUSTÁCEOS DECÁPODAS

CURITIBA

2020



DEIVYSON CATTINE BOZZA

AVALIAÇÃO COMPARATIVA DA CAPACIDADE DE HIPORREGULAÇÃO DA
HEMOLINFA EM CRUSTÁCEOS DECÁPODAS

Tese de Doutorado apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Conservação, no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Viviane Prodocimo

Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Carolina Arruda de Oliveira Freire

CURITIBA

2020

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Rosilei Vilas Boas – CRB/9-939).

Bozza, Deivyson Cattine.

Avaliação comparativa da capacidade de hiporregulação da hemolinfa em crustáceos decápodos. / Deivyson Cattine Bozza. – Curitiba, 2020.
209 f. : il.

Orientadora: Viviane Prodocimo.

Coorientadora: Carolina Arruda de Oliveira Freire.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Decapode (Crustaceo). 2. Hemolinfa. 3. Regulação osmótica. 4. Camarão. 5. Caranguejo. I. Título. II. Prodocimo, Viviane. III. Freire, Carolina Arruda de Oliveira. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 595.3



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **DEIVYSON CATTINE BOZZA** intitulada: **AVALIAÇÃO COMPARATIVA DA CAPACIDADE DE HIPORREGULAÇÃO DA HEMOLINFA EM CRUSTÁCEOS DECÁPODAS**, sob orientação da Profa. Dra. VIVIANE PRODOCIMO, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 24 de Março de 2020.

Assinatura Eletrônica

01/04/2020 18:25:17.0

VIVIANE PRODOCIMO

Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica

02/04/2020 17:57:59.0

ANIELI CRISTINA MARASCHI

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE)

Assinatura Eletrônica

06/04/2020 12:33:14.0

JOHN CAMPBELL MCNAMARA

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO)

Assinatura Eletrônica

06/04/2020 11:34:33.0

MARTA MARQUES DE SOUZA

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE)

Assinatura Eletrônica

02/04/2020 15:20:26.0

ALESSANDRA DA SILVA AUGUSTO

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - CAMPUS LITORAL PAULISTA)

AGRADECIMENTOS

À Prof^a. Dr^a. Viviane Prodocimo sou grato pelos ensinamentos, por acreditar no meu potencial e pela orientação durante esses 6 anos de LFCO, que contribuíram para a minha formação acadêmica e para o meu crescimento profissional.

À Prof^a. Dr^a. Carolina Arruda Freire sou grato pelos conselhos, pelos ensinamentos, por ser um exemplo profissional e pela co-orientação nesses 4 anos de doutorado.

À minha mãe Déborah Cattine Bozza que sempre me apoiou e acreditou em mim.

A todos os amigos que fiz no LFCO, Alexssandro, Aline, André, Daliana, Daru, Eloísa, Giovanna, Gustavo, Guilherme, Isis, Leonardo, Natascha, Natália, Nicole, Renata e Thiago, pela amizade, companheirismo e por tudo que passamos juntos.

Aos amigos Gustavo Eidi Yamassaki, Guilherme Torres, Isabelle Daru e Natália Nascimento pela ajuda nos experimentos de anidrase carbônica.

Aos amigos Leonardo de Paula Rios, Gustavo Eidi Yamassaki, Aline Cristina Prado, Giovanna Carstens Castellano, Nicole Stakowian e Francisco Grotta Neto pela ajuda nas coletas no litoral do Paraná.

Aos pais do Leonardo de Paula Rios pelos cafés, almoços e boas conversas nos dias de coleta em Pontal.

Aos pescadores Edson e Romildo, por disponibilizarem seus barcos para as coletas de camarões e siris em Paranaguá.

Aos pesquisadores Ana Marta Schafaschek, Leonardo de Paula Rios, Márcio Henrique Fernandes e Rafael Fernández de Alaiza García Madrigal pela identificação das espécies.

Ao Prof. Dr. Luiz Cláudio Fernandes e todos os pesquisadores do Laboratório de Metabolismo e Endocrinologia da UFPR, que sempre me permitiram gentilmente utilizar o Tecan para a leitura das proteínas de Bradford.

Ao PPGECO (Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação) e ao seu coordenador Prof. Dr. André Padial por me ajudar nas despesas de coletas, participação em congressos e compra de reagentes.

A todos os docentes do PPGECO pelos ensinamentos, profissionalismo, competência e dedicação no ensino das disciplinas de Ecologia.

A todos os amigos e discentes do PPGECO pela amizade, convivência, simpósios e churrascos do PPGECO.

Aos amigos Diego Dael, Fabio Gaio Chimentão, Joãozinho Lindemann e Rodrigo Moro pela amizade e boas conversas no Bar do Seu Nilson.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa concedida durante esses quatros anos de doutorado.

À Universidade Federal do Paraná, minha segunda casa, pela minha formação profissional, pelo conhecimento adquirido e pelas amizades que fiz durante esses quase 12 anos que fui aluno de graduação, mestrado e doutorado. Muito Obrigado!!!

*“Se vi mais longe foi por estar
de pé sobre ombros de gigantes”.*

Isaac Newton

RESUMO GERAL

Os decápodos se originaram no ambiente marinho. A maioria dos decápodos marinhos (ancestrais e atuais) são osmoconformadores. Contudo, diversas espécies invadiram ambientes estuarino e dulcícola devido a seleções de adaptações fisiológicas, morfológicas e bioquímicas, como por exemplo a hiperregulação da osmolalidade da hemolinfa. Secundariamente, os decápodos retornaram para o ambiente marinho também devido a diversas seleções, como a hiporregulação da osmolalidade da hemolinfa. A hiporregulação é mais comum em vertebrados e nos decápodos é observada em caranguejos semi-terrestres, camarões carídeos e camarões peneídeos. O objetivo desse trabalho foi testar a hipótese de que a hiperregulação da osmolalidade da hemolinfa está associada com a hiporregulação, assumindo que decápodos marinhos atuais que mostram capacidade de hiporregulação teriam passado evolutivo em águas mais diluídas, requerendo a hiperregulação. A hipótese foi testada nos dois capítulos. No capítulo 1, foi realizada uma revisão quantitativa da literatura utilizando como métrica a capacidade osmótica de 114 estudos independentes de decápodos (que vivem em diferentes ambientes) e também foi realizada uma correlação de Pearson entre a máxima capacidade osmótica no ambiente marinho e a maior medida do corpo (apenas para os táxons que possuíam osmoconformadores e hiporreguladores). Também foi realizada uma análise de agrupamento hierárquica usando a distância Euclidiana para visualizar relações entre espécies de Brachyura, usando transportadores iônicos, o ambiente em que essas espécies vivem e a classificação sistemática para construir o dendograma. As análises mostraram que Dendrobranchiata, Caridea e Brachyura possuem uma alta capacidade osmótica (≥ 350 mOsm/kg H₂O) para a hiperregulação na água doce/oligoalina e também para a hiporregulação, mostrando que existe uma associação entre esses dois mecanismos fisiológicos. Além disso, os resultados desse capítulo mostraram que a terrestrialidade também é um fator responsável pelo surgimento da hiporregulação, devido ao desafio da desidratação que para conservar água no corpo dos decápodos é necessário secretar sal ativamente. A análise de agrupamento contrariou análises anteriores e mostrou que a enzima apical V-H⁺-ATPase surgiu antes do que a proteína basolateral NKCC, ou seja, é mais uma evidência de que a hiperregulação surgiu antes da hiporregulação nos decápodos. Esse capítulo ainda

mostrou que existe uma correlação negativa, conhecida como *trade-off*, entre a capacidade osmótica hiporregulatória e o tamanho do corpo dos crustáceos braquiúros, que compensam uma menor capacidade de crescimento e calcificação da carapaça com uma maior capacidade de hiporregulação da osmolalidade da hemolinfa ou vice-versa. No capítulo 2, foram realizados experimentos com o caranguejo marinho osmoconformador *Hepatus pudibundus*, o siri marinho/estuarino *Callinectes danae*, camarão marinho *Penaeus schmitti* e os caranguejos entre-marés/semi-terrestres *Panopeus austrobesus* e *Pachygrapsus transversus* expostos a águas mais diluídas e mais concentradas em 3 tempos (6, 24 e 120h). Foram medidas concentrações iônicas e a osmolalidade da hemolinfa; a atividade da anidrase carbônica (AAC) nas brânquias anteriores e posteriores e o teor hídrico (TH) muscular. Para testar a hipótese foi realizada uma revisão da literatura, somada às 5 espécies estudadas e utilizado um teste de independência χ^2 . As espécies *P. schmitti* e *P. transversus* hiporregularam a osmolalidade da hemolinfa em todos os tempos de exposição e são eficientes hiperreguladores em águas muito diluídas. As 5 espécies estudadas possuem eficientes mecanismos fisiológicos para manter o TH inalterado, tanto em águas mais diluídas quanto em águas mais concentradas. A AAC nas brânquias anteriores e posteriores quase não se alterou em *H. pudibundus* e *P. schmitti*, mostrando que essa enzima está mais envolvida com a respiração em caranguejos osmoconformadores e em camarões peneídeos. Porém, em *C. danae*, *P. austrobesus* e *P. transversus*, a AAC aumentou quando essas espécies foram expostas a baixas ou altas salinidades, mostrando que essa enzima está envolvida tanto com a hiperregulação quanto com a hiporregulação. Os resultados ainda mostraram evidências de que a hiperregulação está associada com a hiporregulação e a hipótese foi aceita através de um teste de independência χ^2 ($p \leq 0,001$), utilizando 172 espécies de decápodos. Dessa forma, os resultados obtidos no presente estudo reforçaram a hipótese de que a hiperregulação da osmolalidade da hemolinfa está associada com a hiporregulação nos dois capítulos.

Palavras-chave: hiper-hiporregulador, capacidade osmótica, peneídeos, camarões carídeos, caranguejos semi-terrestres, osmolalidade.

ABSTRACT

Decapods originated in the marine environment. Most marine decapods (ancestral and current) are osmoconformers. However, several species invaded estuarine and freshwater environments due to selections of physiological, morphological and biochemical adaptations, such as the hyperregulation of hemolymph osmolality. Secondarily, decapods returned to the marine environment also due to several selections, such as hyporegulation of hemolymph osmolality. Hyporegulation is more common in vertebrates and in decapods it is observed in sem-terrestrial crabs, carid shrimps and peneid shrimps. The objective of this work was to test the hypothesis that hyperregulation of hemolymph osmolality is associated with hyporegulation, assuming that current marine decapods that show hyporegulation capacity would have evolved in more diluted waters, requiring hyperregulation. The hypothesis was tested in both chapters. In chapter 1, a quantitative review of the literature was performed using as a metric the osmotic capacity of 114 independent studies of decapods (which live in different environments) and it was also performed a Pearson correlation between the maximum osmotic capacity in the marine environment and the largest measurement of the body (only for taxa that had osmoconformers and hyporegulators). A hierarchical cluster analysis was also performed using the Euclidean distance to visualize relationships between species of Brachyura, using ion transporters, the environment in which these species live and the systematic classification to construct the dendrogram. The analyzes showed that Dendrobranchiata, Caridea and Brachyura have a high osmotic capacity (≥ 350 mOsm/kg H₂O) for hyperregulation in freshwater/oligohaline and also for hyporegulation, showing that there is an association between these two physiological mechanisms. In addition, the results of this chapter showed that terrestriality is also a factor responsible for the appearance of hyporegulation, due to the challenge of dehydration that to conserve water in the decapod's body it is necessary to actively secrete salt. The cluster analysis contradicted previous analyzes and showed that the apical V-H⁺-ATPase enzyme emerged earlier than the basolateral NKCC protein, that is, it is more an evidence that hyperregulation arose before hyporegulation in decapods. This chapter also showed that there is a negative correlation, known as a *trade-off*, between the hyporegulatory osmotic capacity and the body size of brachyuran crustaceans, which

compensate for a lower capacity for growth and calcification of the carapace with a greater capacity for hyporegulation of hemolymph osmolality or vice versa. In chapter 2, experiments were performed with the marine osmoconformer crab *Hepatus pudibundus*, the marine/estuarine swimming crab *Callinectes danae*, the marine shrimp *Penaeus schmitti* and intertidal/semi-terrestrial crabs *Panopeus austrobesus* and *Pachygrapsus transversus* exposed to more diluted and more concentrated waters in 3 times (6, 24 and 120h). Ion concentration and hemolymph osmolality; carbonic anhydrase activity (CAA) in the anterior and posterior gills and muscle water content (WC) were measured. To test the hypothesis, a literature review was performed, adding the 5 species studied and using a χ^2 independence test. *Penaeus schmitti* e *P. transversus* species hyporegulate the hemolymph osmolality at all times of exposure and are efficient hyperregulators in very diluted waters. The 5 species studied have efficient physiological mechanisms to keep WC unchanged, both in more diluted and more concentrated waters. The CAA in the anterior and posterior gills almost not changed in *H. pudibundus* and *P. schmitti*, showing that this enzyme is more involved with breathing in osmoconformers crabs and penaeid shrimps. However, in *C. danae*, *P. austrobesus* and *P. transversus*, CAA increased when these species were exposed to low or high salinity, showing that this enzyme is involved with both hyperregulation and hyporegulation. Chapter 2 also showed evidence that hyperregulation is associated with hyporegulation and the hypothesis was accepted through a χ^2 independence test ($p \leq 0,001$), using 172 species of decapods. Thus, the results obtained in the present study reinforced the hypothesis that hyperregulation of hemolymph osmolality is associated with hyporegulation in both chapters.

Keywords: hyper-hyporegulator, osmotic capacity, peneids, caridean shrimps, semi-terrestrial crabs, osmolality.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Relação entre a osmolalidade da hemolinfa e do meio em crustáceos: (1) osmoconformador estrito; (2) hiper-isorregulador; (3) hiper-hiporregulador; (4) osmorregulador estrito	22
FIGURA 2. Princípios fundamentais da regulação de volume celular em crustáceos osmoconformadores.....	23
FIGURA 3. Modelo de absorção de sal de um crustáceo hiperregulador forte	25
FIGURA 4. Modelo de absorção de sal de um crustáceo hiperregulador fraco	26
FIGURA 5. Modelo de secreção de sal de um crustáceo hiporregulador.....	27

CAPÍTULO 1

FIGURE 1. Percentage of crustacean families of different taxa used in the quantitative review.....	47
FIGURE 2. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium: Dendrobranchiata (0-9‰: n = 7; 10-19‰: n = 25; 20-28‰: n = 30; 30-38‰: n = 82; 40-48‰: n = 20); Caridea (0-9‰: n = 10; 10-19‰: n = 8; 20-28‰: n = 10; 30-38‰: n = 34; 40-48‰: n = 3; 50-56‰: n = 3); Astacidea (10-19‰: n = 5; 20-28‰: n = 5; 30-38‰: n = 10); Anomura (10-19‰: n = 7; 20-28‰: n = 10; 30-38‰: n = 28; 40-48‰: n = 7; 50-56‰: n = 4); Brachyura (Aquatic, 0-9‰: n = 3; 10-19‰: n = 26; 20-28‰: n = 34; 30-38‰: n = 73; 40-48‰: n = 9); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9‰: n = 12; 10-19‰: n = 6; 20-28‰: n = 7; 30-38‰: n = 37; 40-48‰: n = 7; 50-56‰: n = 5). Data are expressed as mean ± S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$).....	48
FIGURE 3. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium: Dendrobranchiata (0-9.8‰: n = 12; 10-19‰: n = 9; 20-28‰: n = 24; 30-35‰: n = 3; 40-45‰: n = 2); Caridea (0-9.8‰: n = 3; 10-19‰: n = 3; 20-28‰: n = 9; 30-35‰: n = 3); Anomura (0-	

9.8‰: n = 6; 10-19‰: n = 16; 20-28‰: n = 44; 30-35‰: n = 13; 40-45‰: n = 9); Brachyura (Aquatic, 0-9.8‰: n = 3; 20-28‰: n = 6; 40-45‰: n = 3); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9.8‰: n = 9; 10-19‰: n = 8; 20-28‰: n = 41; 30-35‰: n = 7; 40-45‰: n = 5; 50-60‰: n = 6; >65‰: n = 6). Data are expressed as mean ± S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$) 49

FIGURE 4. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium: Caridea (0-9‰: n = 3; 10-19‰: n = 14; 20-28‰: n = 4; 30-35‰: n = 7); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9‰: n = 9; 10-19‰: n = 65; 20-28‰: n = 15; 30-35‰: n = 15; 40-45‰: n = 13; 59-68‰: n = 9; >76‰: n = 4). Data are expressed as mean ± S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$)..... 50

FIGURE 5. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium: Caridea (0-9‰: n = 42; 10-19‰: n = 6; 20-28‰: n = 28; 30-35‰: n = 8); Astacidea (0-9‰: n = 23; 10-19‰: n = 11; 20-28‰: n = 9; 30-35‰: n = 3); Anomura (0-9‰: n = 13; 10-19‰: n = 4; 20-28‰: n = 9); Brachyura (Aquatic, 0-9‰: n = 22; 10-19‰: n = 16; 20-28‰: n = 4); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9‰: n = 32; 10-19‰: n = 5; 20-28‰: n = 8; 30-35‰: n = 8; 45-49‰: n = 6; >60‰: n = 5). Data are expressed as mean ± S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$) 51

FIGURE 6. Cluster analysis using the Euclidean distance matrix of gill cells ion transporters of Brachyura Infra-order species 54

FIGURE 7. Correlation between the maximum osmotic capacity (OC) and the total length (TL) of each Dendrobranchiata species in marine environment ($r = 0.35$; $t = 1.05$; $df = 8$; $p = 0.33$) 55

FIGURE 8. Correlation between the maximum osmotic capacity and the carapace width of each Brachyura species in marine environment ($r = 0.49$; $t = 3.26$; $df = 33$; $p = 0.003$)..... 56

CAPÍTULO 2

FIGURA 1. Filogenia da Ordem Decapoda baseada no DNA mitocondrial 16S e nos DNAs nucleares 18S, 28S e H3	120
FIGURA 2. Distribuição da espécie <i>Hepatus pudibundus</i> (HERBST, 1785)	122
FIGURA 3. Caranguejo marinho <i>Hepatus pudibundus</i> (HERBST, 1785).....	123
FIGURA 4. Distribuição da espécie <i>Callinectes danae</i> (SMITH, 1869).....	125
FIGURA 5. Siri marinho/estuarino <i>Callinectes danae</i> (SMITH, 1869).....	126
FIGURA 6. Distribuição da espécie <i>Penaeus schmitti</i> (BURKENROAD, 1936).....	129
FIGURA 7. Camarão-branco <i>Penaeus schmitti</i> (BURKENROAD, 1936).....	130
FIGURA 8. Ciclo de vida do camarão-branco <i>P. schmitti</i>	131
FIGURA 9. Distribuição da espécie <i>Panopeus austrobesus</i> (WILLIAMS, 1983).....	133
FIGURA 10. Caranguejo entre-marés <i>Panopeus austrobesus</i> (WILLIAMS, 1983)	134
FIGURA 11. Distribuição da espécie <i>Pachygrapsus transversus</i> (GIBBES, 1850) .	137
FIGURA 12. Caranguejo entre-marés <i>Pachygrapsus transversus</i> (GIBBES, 1850)	138
FIGURA 13. Protocolo experimental das cinco espécies de crustáceos estudadas	143
FIGURA 14. Sobrevivência (%). A: <i>Hepatus pudibundus</i> exposto a diferentes salinidades durante 5 dias (n = 5-6); B: <i>Callinectes danae</i> exposto a diferentes salinidades durante 5 dias (n = 5-6); C: <i>Penaeus schmitti</i> exposto a diferentes salinidades durante 5 dias (n = 6-11); D: <i>Panopeus austrobesus</i> exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e no ambiente terrestre (T) durante 5 dias (n = 6-7); E: <i>Pachygrapsus transversus</i> exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e no ambiente terrestre (T) durante 5 dias (n = 6-7).....	149
FIGURA 15. Osmolalidade da hemolinfa (mOsm/kg H ₂ O). A: <i>Hepatus pudibundus</i> exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 5-6); B: <i>Callinectes danae</i> exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n	

= 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 6, exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120h (n = 6-9); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*)..... 151

FIGURA 16. Concentração de cloreto da hemolinfa (mM). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-8); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 5-9); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*)..... 153

FIGURA 17. Concentração de sódio da hemolinfa (mM). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 5-9); * indica diferenças em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*)..... 155

FIGURA 18. Concentração de magnésio da hemolinfa (mM). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-

0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*)..... 157

FIGURA 19. Teor hídrico muscular (%). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*)..... 159

FIGURA 20. Atividade da Anidrase Carbônica (AAC) nas brânquias anteriores e posteriores (/mg de proteína). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 3-5); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰, n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-7); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-8); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 4-6); * indica diferença na AAC das brânquias posteriores em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*); # indica diferença na AAC das brânquias anteriores em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*); Letras minúsculas

indicam diferença entre a AAC nas brânquias anteriores e posteriores na mesma salinidade de exposição 162

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

SUPPLEMENTARY TABLE 1. Osmotic capacities (mOsm/kg H ₂ O) in decapods from various Sub/Infraorders	80
SUPPLEMENTARY TABLE 2. Table of membrane proteins and the environment in which the species of section Dromiacea and Section Eubrachyura (Subsection Heterotremata) live. Dper: <i>Dromia personata</i> ; Mcri: <i>Maja crispata</i> ; Cirr: <i>Cancer irroratus</i> ; Csap: <i>Callinectes sapidus</i> ; Pflu: <i>Potamon fluviatile</i> ; Esmi: <i>Eosamon smithianum</i> ; Ppot: <i>Potamon potamios</i> ; Edug: <i>Esanthelphusa dugasti</i> ; Dpag: <i>Dilocarcinus pagei</i> ; S: Section (0: Dromiacea; 1: Eubrachyura); SS: Subsection (0: Don't have; 1: Heterotremata); F: Family (0: Dromidae; 1: Majidae; 2: Cancridae; 3: Portunidae; 4: Potamidae; 5: Gecarcinucidae; 6: Trichodactylidae); G: Genus (0: <i>Dromia</i> ; 1: <i>Maja</i> ; 2: <i>Cancer</i> ; 3: <i>Callinectes</i> ; 4: <i>Portunus</i> ; 5: <i>Potamon</i> ; 6: <i>Eosamon</i> ; 7: <i>Esanthelphusa</i> ; 8: <i>Dilocarcinus</i>); Aq: Aquatic (0: Marine; 1: Marine and Estuarine; 2: Estuarine or Intertidal; 3: Estuarine and Freshwater; 4: Freshwater); ST: Semi-terrestrial (0: no; 1: yes); Na/H ap.: Apical Na ⁺ /H ⁺ exchanger (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl ⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap: apical V-H ⁺ -ATPase (0: absent; 1: present); Na ap.: apical Na ⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC ap.: apical NKCC symporter (0: absent; 1: present); K ap.: apical K ⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC bas.: basal NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl ap.: apical Cl ⁻ channels (0: absent; 1: present).....	111
SUPPLEMENTARY TABLE 3. Table of membrane proteins and the environment in which the species of Section Dromiacea and Section Eubrachyura (Subsection Thoracotremata: Families Glyptograpsidae, Ocypodidae and Grapsidae) live. Dper: <i>Dromia personata</i> ; Pspe: <i>Platychoirapsus spectabilis</i> ; Gimp: <i>Glyptograpsus impressus</i> ; Mmin: <i>Minuca minax</i> ; Mlongis: <i>Minuca longisignalis</i> ; Mrap: <i>Minuca rapax</i> ; Pmar: <i>Pachygrapsus marmoratus</i> S: Section (0: Dromiacea; 1: Eubrachyura); SS: Subsection (0: Don't have; 2: Thoracotremata); F: Family (0: Dromiidae; 7: Glyptograpsidae; 8: Ocypodidae; 9: Grapsidae); G: Genus (0: <i>Dromia</i> ; 9: <i>Platychoirapsus</i> ; 10: <i>Glyptograpsus</i> ; 11: <i>Minuca</i> ; 12: <i>Pachygrapsus</i>); SW: Seawater (0: no; 1: yes); BW or IT: Brackish or Intertidal (0: no; 1: yes); FW:	

Freshwater (0: no; 1: yes); ST: Semi-terrestrial (0: no; 1: yes); Na/H ap.: apical Na⁺/H⁺ exchanger (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na ap.: apical Na⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC bas.: basal NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl ap.: apical Cl⁻ channels (0: absent; 1: present). * We consider that these species hyperregulate in freshwater and osmoconform to more concentrated waters, as do most hololimnetic species..... 112

SUPPLEMENTARY TABLE 4. Table of membrane proteins and the environment in which the species of Section Dromiacea and Section Eubrachyura (Subsection Thoracotremata: Families Mictyridae, Macrophtalmidae, Gecarcinidae, Varunidae and Sesarmidae) live. Dper: *Dromia personata*; Chir: *Cardisoma hirtipes*; Mlongic: *Mictyris longicarpus*; Mcra: *Macrophtalmus crassipes*; Mset: *Macrophtalmus setosus*; Atri: *Australoplax tridentata*; Ngra: *Neohelice granulata*; Esin: *Eriocheir sinensis*; Aro: *Armases roberti*; Aric: *Armases ricordi*; Scur: *Sesarma curacaoense*; Cort: *Chiromantes ortmanni*; S: Section (0: Dromiacea; 1: Eubrachyura); SS: Subsection (0: Don't have; 2: Thoracotremata); F: Family (0: Dromiidae; 10: Gecarcinidae; 11: Mictyridae; 12: Macrophtalmidae; 13: Varunidae; 14: Sesarmidae); G: Genus (0: *Dromia*; 13: *Cardisoma*; 14: *Mictyris*; 15: *Macrophtalmus*; 16: *Australoplax*; 17: *Neohelice*; 18: *Eriocheir*; 19: *Armases*; 20: *Sesarma*; 21: *Chiromantes*); SW: Seawater (0: no; 1: yes); BW or IT: Brackish or Intertidal (0: no; 1: yes); FW: Freshwater (0: no; 1: yes); ST: semi-terrestrial (0: no; 1: yes); Na/H ap.: trocador Na⁺/H⁺ apical (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na/H ap.: apical Na⁺/H⁺ exchanger (0: absent; 1: present); NKCC ap.: apical NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na ap.: apical Na⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC bas.: basal NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl ap.: apical Cl⁻ channels (0: absent; 1: present). K ap.: apical K⁺ channels (0: absent; 1: present) 113

CAPÍTULO 2

TABELA 1. Exemplo de tabela 2x2 com valores literais.....	146
TABELA 2. Espécies de crustáceos decápodos que foram utilizadas no teste de chi-quadrado	164
TABELA 3. Decápodos segundo o fato de serem capazes de hiperregular e hiporregular a osmolalidade da hemolinfa.....	172

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	21
PADRÕES DE OSMORREGULAÇÃO.....	22
ÓRGÃOS OSMORREGULATÓRIOS	27
DECAPODAS HIPORREGULADORES.....	28
OBJETIVOS.....	32
OBJETIVO GERAL	32
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	32
REFERÊNCIAS.....	34
CAPÍTULO 1 A quantitative review on the relationship between hypo-osmoregulation and hyper-osmoregulation in decapod crustaceans of different habitats.....	38
ABSTRACT.....	39
1. INTRODUCTION.....	41
2. MATERIAL AND METHODS	44
2.1 DATA ACQUISITION	44
2.2 DETAILS OF THE QUANTITATIVE REVIEW	44
2.3 STATISTICAL ANALYSIS	45
3. RESULTS.....	46
3.1 OSMOTIC CAPACITY IN DECAPODS.....	48
3.2 CLUSTER ANALYSIS	52
3.3 CORRELATION BETWEEN MAXIMUM OSMOTIC CAPACITY AND THE LARGEST MEASUREMENT OF THE BODY	55
4. DISCUSSION	57
4.1 OSMOTIC CAPACITY IN DECAPODS.....	57
4.2 CLUSTER ANALYSIS.....	60

4.3 CORRELATION BETWEEN MAXIMUM OSMOTIC CAPACITY AND THE LARGEST MEASUREMENT OF THE BODY	61
5. CONCLUSION	62
6. PERSPECTIVES.....	63
REFERENCES.....	65
CAPÍTULO 2 A hiporregulação osmótica é um mecanismo fisiológico associado à hiperregulação em crustáceos decápodos?	115
RESUMO.....	116
1. INTRODUÇÃO	118
1.1 ESPÉCIES ESTUDADAS	122
1.1.1 <i>Hepatus pudibundus</i> (Família Aethridae).....	122
1.1.2 <i>Callinectes danae</i> (Família Portunidae).....	124
1.1.3 <i>Penaeus schmitti</i> (Família Penaeidae)	128
1.1.4 <i>Panopeus austrobesus</i> (Família Panopeidae)	132
1.1.5 <i>Pachygrapsus transversus</i> (Família Grapsidae)	136
2. MATERIAL E MÉTODOS	141
2.1 COLETA DAS ESPÉCIES.....	141
2.2 ACLIMATAÇÃO AO LABORATÓRIO	141
2.3 PROTOCOLO EXPERIMENTAL.....	142
2.4 DOSAGENS DA HEMOLINFA	144
2.5 TEOR HÍDRICO	144
2.6 ATIVIDADE DA ANIDRASE CARBÔNICA.....	145
2.7 TESTE DE INDEPENDÊNCIA χ^2	146
2.8 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	147
3. RESULTADOS.....	148
3.1 SOBREVIVÊNCIA.....	148
3.2 OSMOLALIDADE E CONCENTRAÇÕES DE ÍONS NA HEMOLINFA	150

3.3 TEOR HÍDRICO MUSCULAR.....	158
3.4 ATIVIDADE DA ANIDRASE CARBÔNICA.....	160
3.5 TESTE DE INDEPENDÊNCIA χ^2	163
4. DISCUSSÃO.....	172
4.1 SOBREVIVÊNCIA.....	172
4.2 OSMOLALIDADE E CONCENTRAÇÕES DE ÍONS NA HEMOLINFA.....	174
4.3 TEOR HÍDRICO MUSCULAR.....	179
4.4 ATIVIDADE DA ANIDRASE CARBÔNICA.....	180
4.5 TESTE DE INDEPENDÊNCIA χ^2	183
5. CONCLUSÃO.....	184
REFERÊNCIAS.....	185
CONCLUSÃO GERAL.....	207
REFERÊNCIAS GERAIS.....	208

INTRODUÇÃO GERAL

A ecofisiologia é definida como a parte da ecologia que estuda as interações entre os organismos e os fatores abióticos (como por exemplo salinidade, temperatura, luz, umidade, pH, concentração de oxigênio, concentração de amônia) que afetam diretamente a sobrevivência, a abundância e a distribuição das espécies (ODUM e BARRETT, 2015; CAIN et al., 2018).

A salinidade é a medida da concentração de sais dissolvidos na água, que são compostos iônicos formados principalmente por sódio e cloreto, além de magnésio, cálcio, potássio, sulfato e bicarbonato em menores concentrações (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CAIN et al., 2018). A salinidade da água é diferente no ambiente marinho, estuarino, dulcícola e hipersalino. A concentração de sal na água do mar é estável e de aproximadamente 35g por litro de água (35‰ ou 1050 mOsm/kg H₂O) (ODUM, 2001; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; WILLMER et al., 2005). A água salobra, presente nos estuários, é uma água que mistura a água do mar e a água doce e a salinidade pode variar de 0,5‰ até 30‰ devido à exposição diária ao movimento das marés que alteram a concentração de sais na água desse ambiente (ODUM, 2001; WILLMER et al., 2005). Na água doce a salinidade também é estável e muito baixa e pode chegar no máximo até 0,5‰ (ODUM, 2001; WILLMER et al., 2005). Existem ainda ambientes em que a concentração de sal na água é muito maior do que a água do mar, como alguns lagos hipersalinos, onde a salinidade pode chegar até 263‰ (WILLMER et al., 2005).

Os crustáceos fazem parte de um dos maiores táxons de invertebrados com aproximadamente 42.000 espécies descritas e podem ser encontrados em todos os ambientes aquáticos (marinho, estuarino, entre-marés, dulcícola, hipersalino), além de também viverem em ambientes semi-terrestre e terrestre. Essa enorme diversidade ecológica não é encontrada em nenhum outro grupo de invertebrados (RUPPERT *et al.*, 2005).

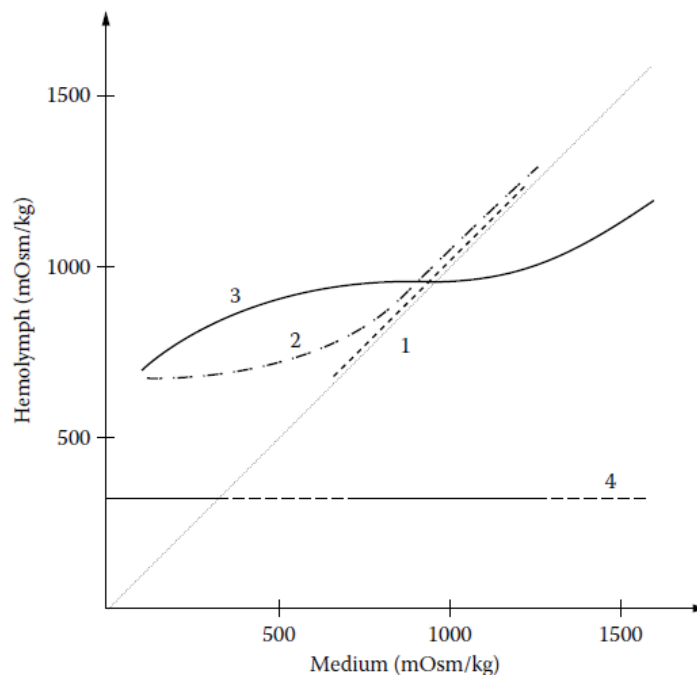
Os crustáceos podem ser classificados como estenoalinos ou eurialinos, de acordo com a sua capacidade de tolerar as variações de salinidade (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009; MOYES e SCHULTE, 2010). Os crustáceos estenoalinos (do grego *stenos* = limitado e *halos* = sal) toleram apenas uma pequena variação nas concentrações de sais e os crustáceos eurialinos (do

grego *eurys* = amplo) são capazes de tolerar grandes variações de salinidade na água em que vivem (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009; MOYES e SCHULTE, 2010).

PADRÕES DE OSMORREGULAÇÃO

Os crustáceos podem ser classificados como osmoconformadores estritos, osmorreguladores estritos ou hiper-isorreguladores (PÉQUEUX, 1995; RANDALL et al., 2000; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009). Os crustáceos osmoconformadores estritos possuem a osmolalidade do líquido extracelular isosmótica (do grego *iso* = igual) em relação à água do mar (PÉQUEUX, 1995; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009). A maioria dos crustáceos marinhos são classificados como osmoconformadores estritos (PÉQUEUX, 1995; SCHMIDT-NIELSEN, 2002) (Figura 1).

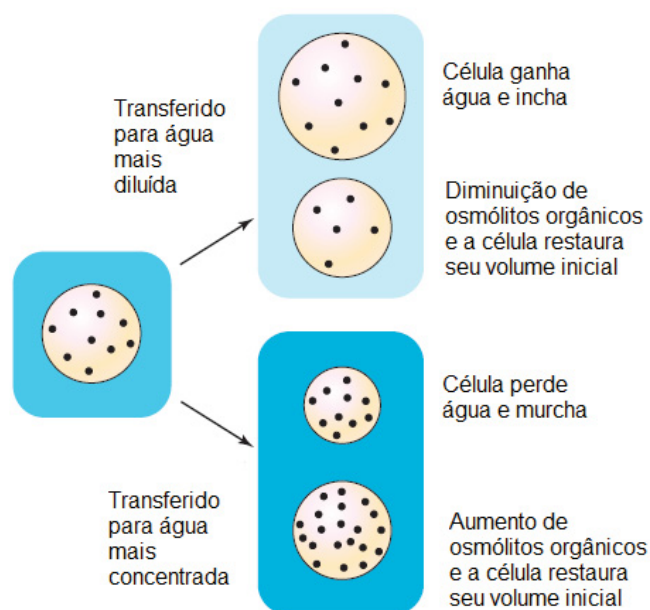
FIGURA 1. Relação entre a osmolalidade da hemolinfa e do meio em crustáceos: (1) osmoconformador estrito; (2) hiper-isorregulador; (3) hiper-hiporregulador; (4) osmorregulador estrito



FONTE: Modificado de Charmantier et al. (2009).

Os crustáceos osmoconformadores estritos são mais suscetíveis às variações da composição e do volume celular e por isso realizam a Regulação Isosmótica Intracelular (RII) (PÉQUEUX, 1995; CHARMANTIER et al., 2009; THABET et al., 2017). O processo de Regulação Isosmótica Intracelular utiliza principalmente osmólitos orgânicos, como aminoácidos livres, para manter o volume celular contante quando a osmolalidade da hemolinfa se altera (HILL et al., 2012). Quando os animais são transferidos para águas mais salinas ocorrem diversos processos metabólicos para aumentar a quantidade de aminoácidos livres intracelulares, como por exemplo o aumento do transporte de aminoácidos para o meio intracelular, diminuição do catabolismo de aminoácidos, aumento da quebra de proteínas intracelulares para liberar mais aminoácidos e aumento da síntese de novos aminoácidos (HILL et al., 2012) (Figura 2). Quando os animais são transferidos para águas mais diluídas, ocorrem processos metabólicos opostos, para diminuir a quantidade de aminoácidos livres intracelulares (HILL et al., 2012) (Figura 2). A vantagem da osmoconformação é que ela é energeticamente barata e a sua grande desvantagem é que as células estão sujeitas a alterações de composição e volume quando as concentrações osmóticas e iônicas da hemolinfa mudam (HILL et al., 2012).

FIGURA 2. Princípios fundamentais da regulação de volume celular em crustáceos osmoconformadores.

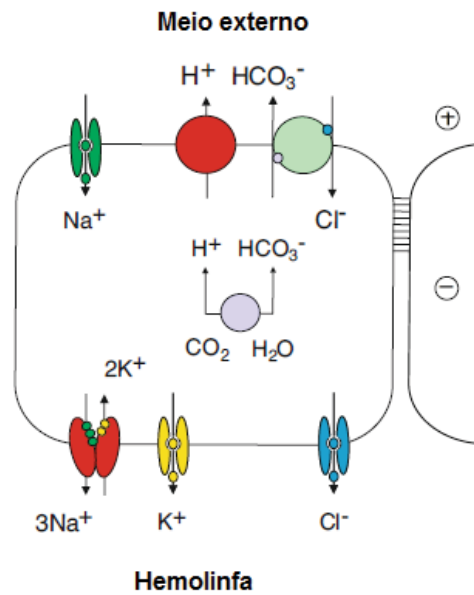


FONTE: Modificado de Hill et al. (2012).

Os crustáceos também podem ser classificados como osmorreguladores estritos (Figura 1), quando mantêm a osmolalidade do líquido extracelular (hemolinfa) praticamente constante, mesmo que ocorram variações na salinidade do meio externo (PÉQUEUX, 1995; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009). Os osmorreguladores estritos podem ser subdivididos em hiperreguladores e hiporreguladores.

Os hiperreguladores vivem na água doce ou estuários e são capazes de manter a osmolalidade da hemolinfa mais concentrada do que a osmolalidade do meio externo (meio em que o animal vive) através da absorção ativa de sal utilizando enzimas intracelulares (anidrase carbônica) e transportadores iônicos localizados nas brânquias (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; FREIRE et al., 2008; CHARMANTIER et al., 2009; HILL *et al.*, 2012; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017). Os hiperreguladores de água doce (hiperreguladores fortes) iniciam a absorção de sal com a atividade da enzima intracelular anidrase carbônica, que hidrata o CO_2 e forma o ácido carbônico (H_2CO_3) (Figura 3). Em seguida, esse ácido se dissocia nos íons H^+ e HCO_3^- (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017). O íon H^+ é bombeado para o meio externo através da atividade da enzima apical $\text{V-H}^+\text{-ATPase}$, tornando o meio externo carregado de cátions H^+ e favorece a entrada do cátion Na^+ por canais de sódio apicais (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017). O cátion Na^+ será bombeado para a hemolinfa através da atividade da enzima basolateral $\text{Na}^+/\text{K}^+\text{-ATPase}$, que troca 3 íons Na^+ por 2 íons K^+ (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017). O ânion Cl^- será trocado com o ânion HCO_3^- pelo trocador apical $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017). Por fim, o ânion Cl^- será transportado para hemolinfa através de canais de cloreto basolaterais (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017).

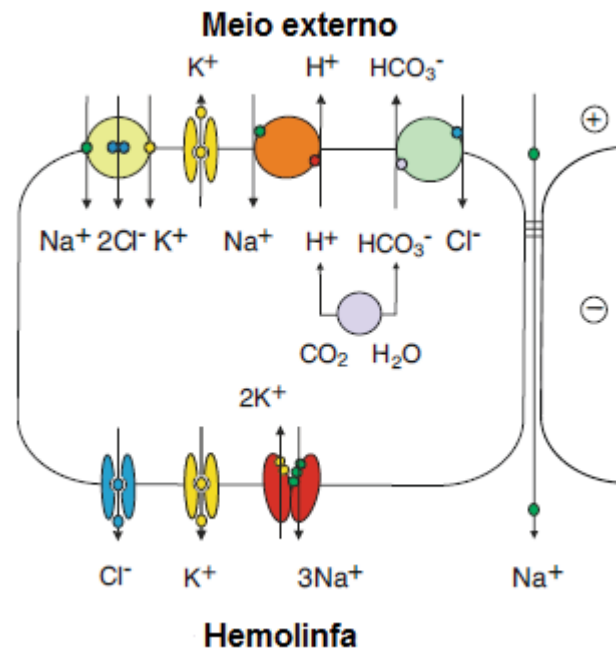
FIGURA 3. Modelo de absorção de sal de um crustáceo hiperregulador forte.



FONTE: Modificado de McNamara e Faria (2012).

Os hiperreguladores estuarinos/entre-marés (hiperreguladores fracos) absorvem sal de maneira semelhante aos hiperreguladores de água doce, mas ao invés da enzima V- H^+ -ATPase e dos canais de sódio apical, esses crustáceos possuem um trocador Na^+/H^+ , além do co-transportador apical $\text{Na}^+/\text{K}^+/2\text{Cl}^-$ que também contribui com a entrada dos íons Na^+ e Cl^- e da via paracelular que também é responsável pelo influxo de Na^+ (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017) (Figura 4).

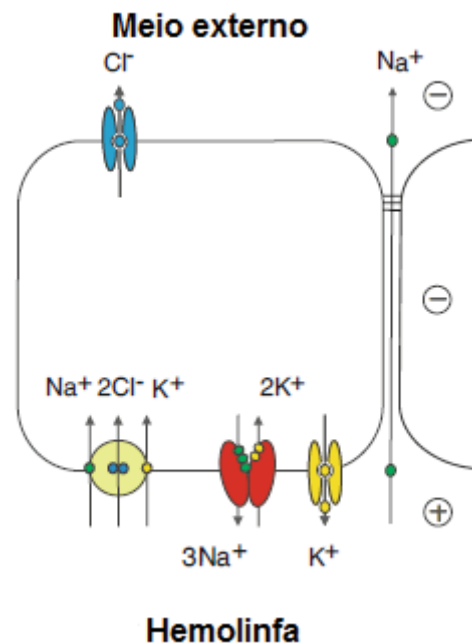
FIGURA 4. Modelo de absorção de sal de um crustáceo hiperregulador fraco.



FONTE: Modificado de McNamara e Faria (2012).

Os crustáceos hiporreguladores são encontrados em estuários, na região entre-marés, no mar, em lagos hipersalinos ou são espécies semi-terrestres e conseguem manter a osmolalidade da hemolinfa inferior à osmolalidade do meio externo (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009; HILL et al., 2012). As espécies hiporreguladoras secretam sal ativamente através do transporte de íons por proteínas de membranas e pela via paracelular (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012). A atividade da enzima basolateral Na^+/K^+ -ATPase cria um gradiente de Na^+ que favorece a entrada desse íon junto com o íon Cl^- através do co-transportador basolateral $\text{Na}^+/\text{K}^+/2\text{Cl}^-$ para o meio intracelular (Figura 5). O íon Cl^- será secretado para o meio externo por canais de Cl^- apicais, gerando uma voltagem transepitelial negativa que favorece a secreção de Na^+ pela via paracelular (FREIRE et al., 2008; MCNAMARA e FARIA, 2012). A vantagem da osmorregulação é que as células permanecem em condições estáveis e a sua grande desvantagem é que ela é energeticamente dispendiosa (HILL et al., 2012).

FIGURA 5. Modelo de secreção de sal de um crustáceo hiporregulador.



FONTE: Modificado de McNamara e Faria (2012).

Os crustáceos também podem ser classificados como hiper-isorreguladores, que é uma mistura de hiperregulador com osmoconformador (Figura 1). Esses crustáceos são geralmente estuarinos ou dulcícolas e hiperregulam a osmolalidade da sua hemolinfa em águas mais diluídas e conformam em águas mais concentradas (CHARMANTIER et al., 2009; LARSEN et al., 2014).

ÓRGÃOS OSMORREGULATÓRIOS

Os principais órgãos osmorregulatórios nos decápodos são as brânquias (PÉQUEUX, 1995). Nos decápodos osmoconformadores as brânquias anteriores e posteriores possuem um epitélio fino (1 a 5 μm) com poucas mitocôndrias e estão mais relacionadas com a respiração (FREIRE et al., 2008; CHARMANTIER et al., 2009). Nos camarões peneídeos as brânquias anteriores e posteriores também não apresentam diferenças morfológicas e funcionais e estão mais relacionadas com a função respiratória (CHARMANTIER et al., 2009). O principal órgão responsável pela osmorregulação nos camarões peneídeos são os epipoditos, que possuem células com mitocôndrias em abundância (CHARMANTIER et al., 2009).

Entretanto, nos braquiúros (caranguejos e siris) osmorreguladores e hiper-isorreguladores as brânquias anteriores e posteriores diferem-se tanto morfológicamente quanto funcionalmente. Nos braquiúros as brânquias anteriores possuem um epitélio fino (1 a 5 μm) com poucas mitocôndrias e são responsáveis pela respiração e as brânquias posteriores possuem um epitélio espesso (10 a 20 μm) com muitas mitocôndrias e estão mais relacionadas com a função osmorregulatória (FREIRE et al., 2008; CHARMANTIER et al., 2009). Muitos estudos realizados com braquiúros osmorreguladores ou hiper-isorreguladores mostram que a atividade da Na^+/K^+ -ATPase e da anidrase carbônica é maior nas brânquias posteriores do que nas brânquias anteriores, mostrando o envolvimento dessas enzimas nos processos de osmorregulação (HENRY et al., 2002, KIRSCHNER, 2004; FREIRE et al., 2008; LARSEN et al., 2014).

Os decápodos também possuem glândulas antenais, que são responsáveis pela produção de urina (LARSEN et al., 2014). A maioria dos decápodos produzem urina isosmótica em relação à hemolinfa (CHARMANTIER et al., 2009). Porém, alguns decápodos de água doce, como os lagostins e algumas espécies de camarões são capazes de produzir urina diluída em relação à hemolinfa (RIEGEL, 1964; KERLEY e PRITCHARD, 1967; SARVER et al., 1994; BORN, 1968; DENNE, 1968; STERN et al., 1987). Em algumas regiões da glândula antenal dos lagostins, como o labirinto e a parte distal do túbulo, a expressão e a atividade da Na^+/K^+ -ATPase é alta, mostrando o papel dessa enzima na reabsorção de sal (CHARMANTIER et al., 2009).

DECÁPODAS HIPORREGULADORES

Provavelmente, o ancestral comum de todos os decápodos era marinho osmoconformador, mas esses crustáceos foram capazes de invadir águas mais diluídas devido a seleções de adaptações fisiológicas, morfológicas e bioquímicas, como por exemplo a hiperregulação da osmolalidade da hemolinfa (RUPPERT et al., 2005; AUGUSTO et al., 2009). Secundariamente, os decápodos retornaram para o ambiente marinho também devido a diversas seleções, como a hiporregulação da osmolalidade da hemolinfa (PÉQUEUX, 1995; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; MCNAMARA e FARIA, 2012).

A hiporregulação é mais comumente encontrada em vertebrados do que em invertebrados (SCHMIDT-NIELSEN, 2002). Dentro dos crustáceos, os branchiopodos, isopodos, copepodos, Mysidacea e decapodos são hiporreguladores (PÉQUEUX, 1995).

Dentro da Ordem Decapoda muitas espécies de camarões peneídeos, camarões carídeos e caranguejos semi-terrestres são capazes de hiporregular a sua hemolinfa. Os camarões peneídeos marinhos *Penaeus aztecus*, *Penaeus duorarum*, *Penaeus setiferus*, *Penaeus stylirostris* e *Penaeus vannamei* conseguem hiporregular a sua hemolinfa na salinidade de 40‰ após 5 dias de exposição (CASTILLE e LAWRENCE, 1981a).

Algumas espécies de camarões dos gêneros *Palaemon*, *Macrobrachium* e *Palaemonetes* pertencentes à família Palaemonidae também são capazes de hiporregular a sua hemolinfa. No geral, a maioria das espécies do gênero *Palaemon* que vivem em águas costeiras (MCNAMARA e FARIA, 2012), como *Palaemon pandaliformes* (FREIRE et al., 2003), *P. elegans* (PANIKKAR, 1941), *P. northropi* (FREIRE et al., 2003), *P. macrodactylus* (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2006), *P. serratus* (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2006) e *P. longirostris* (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2006) são capazes de hiporregular a osmolalidade da hemolinfa e apenas a espécie dulcícola/mesohalina *P. zariquieyi* (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2016) apresenta um padrão hiper-isorregulador. O gênero *Macrobrachium* (com representantes vivendo na água doce e estuários) possui os padrões hiper-hiporreguladores e hiper-isorreguladores bem divididos, com as espécies *Macrobrachium carcinus* (MOREIRA et al., 1988), *M. heterochirus* (MOREIRA et al., 1983), *M. ohione* (CASTILLE e LAWRENCE, 1981b), *M. brasiliense* (FREIRE et al., 2003), *M. rosenbergii* (CASTILLE e LAWRENCE, 1981b) e *M. amazonicum* (AUGUSTO et al., 2007) mostrando um padrão hiper-isorregulador e as espécies *M. olfersi* (MOREIRA et al., 1983), *M. potiuna* (FREIRE et al., 2003), *M. acanthurus* (FALEIROS et al., 2017) e *M. equidens* (DENNE, 1968) mostrando um padrão hiper-hiporregulador. O gênero *Palaemonetes* possui espécies que vivem em águas costeiras e na água doce/oligohalina (MCNAMARA e FARIA, 2012). As espécies costeiras *Palaemonetes pugio* (ROESIJADI et al., 1976), *P. vulgaris* (KNOWLTON e SCHOEN, 1984) e *P. intermedius* (DOBKIN e MANNING, 1964) apresentam o padrão hiper-hiporregulador. Entretanto, as espécies dulcícolas/oligohalinas do

gênero *Palaemonetes* possuem representantes hiper-hiporreguladores como o camarão *Palaemonetes varians* (GONZÁLEZ-ORTÉGON et al., 2006) e representantes hiper-isorreguladores como o camarão *Palaemonetes paludosos* (DOBKIN e MANNING, 1964).

Além dos camarões da família Penaeidae e Palaemonidae, outros decápodos que possuem a capacidade de hiporregular sua hemolinfa são os caranguejos semi-terrestres das famílias Grapsidae, Sesarmidae e Ocypodidae. Os grapsídeos semi-terrestres *Pachygrapsus marmoratus* e *Pachygrapsus transversus*, em condições experimentais, hiporregulam a osmolalidade da sua hemolinfa na salinidade de 70‰ durante 1 dia de exposição (WARBURG et al., 1987). Os sesarmídeos semi-terrestres marinhos *Armases ricordi* e *Armases miersii* e o seu congênere dulcícola/semi-terrestre *Armases robertii*, em condições experimentais, hiporregulam a osmolalidade da sua hemolinfa nas salinidades de 45‰ e 48‰, respectivamente, após 5 dias de exposição nessas salinidades (SCHUBART et al., 1998).

Todavia, os decápodos que mostram uma maior capacidade hiporregulatória são pequenos caranguejos ocipodídeos semi-terrestres dos gêneros *Leptuca* e *Minuca* (FARIA et al., 2017; THURMAN et al., 2017). A espécie semi-terrestre *Leptuca subcylindrica*, que vive desde a água doce até lagos hipersalinos, em condições experimentais, hiporregulou a osmolalidade da sua hemolinfa na salinidade de 107‰ por 5 dias de exposição (THURMAN, 2002). A espécie *Minuca rapax*, que vive em estuários e lagos hipersalinos, mostrou ser uma das espécies que possui a maior capacidade hiporregulatória já registrada, pois em condições experimentais conseguiu hiporregular a sua hemolinfa na salinidade de 139‰ após 2 dias de exposição (ZANDERS e ROJAS, 1996).

Todas as espécies de camarões e caranguejos citadas anteriormente que hiporregulam também são capazes de hiperregular a sua hemolinfa. Gross (1955) observou que todos os caranguejos capazes de hiporregular a osmolalidade da sua hemolinfa também são hiperreguladores e que mecanismos fisiológicos envolvidos na hiperregulação podem ser necessários para a hiporregulação.

Pelo exposto acima e para tentar explicar a relação que existe entre a hiporregulação e a hiperregulação, nós hipotetizamos que a hiperregulação é um

mecanismo fisiológico associado com a hiporregulação nos crustáceos decápodos. A hiporregulação pode estar relacionada com a capacidade de hiperregulação em águas mais diluídas ($\leq 10\text{‰}$) e, por isso, será observada apenas nas espécies em que a família possui uma história evolutiva em nessas águas. Essa hipótese baseia-se no fato das espécies de água doce ou oligohalinas possuírem mitocôndrias em abundância para fornecer ATP para absorver sal (BARRA et al., 1983; MCNAMARA e TORRES, 1999; FURRIEL et al., 2010; MCNAMARA e FARIA, 2012) e isso pode favorecer o surgimento da hiporregulação, que também necessita de muita energia (ATP) para as ATPases localizadas nas membranas celulares secretarem sal ativamente. A força motriz da secreção de sal depende da atividade da enzima Na^+/K^+ -ATPase localizada na membrana basolateral das células branquiais, que aumenta a osmolalidade e a pressão hidrostática no espaço paracelular e força a secreção do sódio através da via paracelular (THABET et al., 2017). Essa hipótese será testada em dois capítulos, através de uma revisão da literatura utilizando como métrica a capacidade osmótica de estudos independentes de decápodos, que vivem em diferentes ambientes (marinho, estuarino/entre-marés, água doce/oligohalinos) (capítulo 1) e através de um teste de independência χ^2 (capítulo 2). Uma vez que os decápodos com as maiores capacidades hiporregulatórias são pequenos caranguejos semi-terrestres também foi verificado se o tamanho do corpo influencia na estratégia osmorregulatória no capítulo 1. Além disso, no capítulo 2 foram gerados dados experimentais, com os quais foram avaliadas as repostas fisiológicas (osmolalidade e íons da hemolinfa, teor hídrico muscular e atividade da anidrase carbônica nas brânquias) das espécies *Hepatus pudibundus*, *Callinectes danae*, *Penaeus schmitti*, *Panopeus austrobesus* e *Pachygrapsus transversus* em diferentes salinidades em 3 tempos de exposição. Sua capacidade de hiporregular a osmolalidade da hemolinfa foi avaliada, junto com a análise do histórico de sua linhagem em relação à ocupação de ambientes mais diluídos.

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL

Verificar se a capacidade de hiporregulação da hemolinfa em águas com altas concentrações de sal ($\geq 35\text{‰}$) está associada com a capacidade de hiperregulação da hemolinfa e com a ocupação de ambientes aquáticos com baixas concentrações de sal ($\leq 10\text{‰}$). A hipótese nula é que as capacidades hiper e hiporregulatória não estão associadas, ou seja, são mecanismos fisiológicos independentes nos crustáceos da Ordem Decapoda, que vivem em diferentes ambientes (marinhos, estuarinos, entre-marés, dulcícolas, hipersalinos, semi-terrestres e terrestres).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Sintetizar os dados de estudos independentes de osmorregulação dos decápodos, que vivem em diferentes ambientes (marinho, estuarino/entre-marés, água doce/oligohalinos) e verificar se os decápodos que hiporregulam também hiperregulam, usando como métrica a capacidade osmótica.
- Verificar se o tamanho do corpo dos decápodos pode influenciar na estratégia osmorregulatória.
- Avaliar se as espécies da Ordem Decapoda *Hepatus pudibundus* (Família Aethridae), *Callinectes danae* (Família Portunidae), *Penaeus schmitti* (Família Penaeidae), *Panopeus austrobesus* (Família Panopeidae) e *Pachygrapsus transversus* (Família Grapsidae) são capazes de hiporregular a osmolalidade da sua hemolinfa.
- Comparar o comportamento osmorregulatório e de regulação iônica das espécies *Hepatus pudibundus* (Família Aethridae), *Callinectes danae* (Família Portunidae), *Penaeus schmitti* (Família Penaeidae), *Panopeus austrobesus* (Família Panopeidae) e *Pachygrapsus transversus* (Família Grapsidae).
- Verificar o grau de terrestrialidade das espécies entre-marés/semi-terrestres *Panopeus austrobesus* e *Pachygrapsus transversus*.

- Testar se a hiperregulação está associada com a hiporregulação nos crustáceos da Ordem Decapoda através do teste de independência χ^2 .

REFERÊNCIAS

- AUGUTO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.; MCNAMARA, J.C. The ontogeny of isosmotic intracellular regulation in the diadromous, freshwater palaemonid shrimps, *Macrobrachium amazonicum* and *M. olfersi* (Crustacea, Decapoda). **Journal of Crustacean Biology** 27 (4): 626-634, 2007.
- AUGUSTO, A.; PINHEIRO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.J.; MCNAMARA, J.C. Evolutionary transition to freshwater by ancestral marine palaemonids: evidence from osmoregulation of in a tide pool shrimp. **Aquatic Biology** 7: 113-122, 2009.
- BARRA, J-A.; PÉQUEUX, A.; HUMBERT, W. A morphological study on gills of a crab acclimated to freshwater. **Tissue & Cell** 15(4): 583-596, 1983.
- BORN, J.W. Osmoregulatory capacities of two caridean shrimps, *Syncaris pacifica* (Atyidae) and *Palaemon macrodactylus* (Palaemonidae). **Biological Bulletin** 134, 235-244, 1968.
- CAIN, M.L., BOWMAN, W.D., HACKER, S.D., 2018. **Ecologia**. Porto Alegre, Artmed 3^a edição.
- CASTILLE, F.L.Jr., LAWRENCE, A.L. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of euryhaline shrimp of the genus *Penaeus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 68A: 75-80, 1981a.
- CASTILLE, F.L.; LAWRENCE, A.L. The effect of salinity on the osmotic, sodium, and chloride concentrations in the hemolymph of the freshwater shrimps, *Macrobrachium ohione* smith and *Macrobrachium rosenbergii* De Man. **Comparative Biochemistry and Physiology** 70A: 47-52, 1981b.
- CHARMANTIER, G.; CHARMANTIER-DAURES, M.; TOWLE, D. Osmotic and ionic regulation in aquatic arthropods. In: EVANS, D.H., editor. **Osmotic and ionic regulation**. Cells and animals. Boca Raton: CRC Press. P 165-230, 2009.
- DENNE, L.B. Some aspects of osmotic and ionic regulation in the prawns *Macrobrachium australiense* (Holthuis) and *M. equidens* (Dana). **Comparative Biochemistry and Physiology** 26: 17-30, 1968.
- DOBKIN, S.; MANNING, R.S. Osmoregulation in two species of *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda) from Florida. **Bulletin of Marine Science** 14: 149-157, 1964.
- FALEIROS, R.O.; FURRIEL, R.P.M.; MCNAMARA, J.C. Transcriptional, translational and systemic alterations during the time course of osmoregulatory acclimation in two palaemonid shrimps from distinct osmotic niches. **Comparative Biochemistry and Physiology** 212A, 97-106, 2017.
- FARIA, S.C.; THURMAN, C.L.; MCNAMARA, J.C. Phylogenetic patterns and the adaptive osmoregulatory evolution in fiddler crabs (Brachyura, *Uca*). **Plos One** 12 (2): e0171870, 2017. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0171870>.
- FREIRE, C.A., CAVASSIN, F.; RODRIGUES, E.M.; TORRES, A.H.; MCNAMARA, J.C. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the

invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. **Comparative Biochemistry and Physiology** 136A: 771-778, 2003.

FREIRE, C.A.; ONKEN, H.; MCNAMARA, J.C. A structure-function analysis of ion transport in crustacean gills and excretory organs. **Comparative Biochemistry and Physiology** 151A, 272-304, 2008.

FURRIEL, R.P.M.; FIRMINO, K.C.S.; MASUI, D.C.; FALEIROS, R.O.; TORRES, A.H.; MCNAMARA, J.C. Structural and Biochemical Correlates of Na⁺/K⁺-ATPase Driven Ion Uptake Across the Posterior Gill Epithelium of the True Freshwater Crab, *Dilocarcinus pagei* (Brachyura, Trichodactylidae). **Journal of Experimental Zoology** 313A: 508-523, 2010.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E.; PASCUAL, E.; CUESTA, J.A.; DRAKE, P. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). **Estuarine Coastal and Shelf Science** 67, 293-302, 2006.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E.; PALERO, F.; LEJEUSNE, C.; DRAKE, P.; CUESTA, J.A. A salt bath will keep you going? Euryhalinity tests and genetic structure of caridean shrimps from Iberian rivers. **Science of the Total Environment** 540: 11-19, 2016.

GROSS, W.J. Aspects of osmotic regulation in crabs showing the terrestrial habit. **American Naturalist** 89: 205-222, 1955.

HENRY, R.P.; GARRELTS, E.E.; MCCARTY, M.M.; TOWLE, D.W. Differential induction of branchial carbonic anhydrase and Na⁺/K⁺-ATPase activity in the euryhaline crab, *Carcinus maenas*, in response to low salinity exposure. **Journal of Experimental Zoology** 292, 595-603, 2002.

HILL, R.W.; WYSE, G.A.; ANDERSON, M. **Fisiologia Animal**. Editora Artmed 2ª edição, Porto Alegre, 2012.

KERLEY, D.E.; PRITCHARD, A.W. Osmotic regulation in the crayfish *Pacifastacus leniusculus*, stepwise acclimated to dilutions of sea water. **Comparative Biochemistry and Physiology** 20: 101-113, 1967.

KIRSCHNER, L.B. The mechanism of sodium chloride uptake in hyperregulating aquatic animals. **Journal of Experimental Biology** 207: 1439-1452, 2004.

KNOWLTON, R.E.; SCHOEN, R.H. Salinity tolerance and sodium balance in the prawn *Palaemonetes vulgaris* compared with *P. pugio*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 79: 519-524, 1984.

LARSEN, E.H.; DEATON, L.E.; ONKEN, H.; O'DONNELL, M.; GROSELL, M.; DANTZLER, W.H.; WEIHRAUCH, D. Osmoregulation and Excretion. **Comprehensive Physiology** 4: 405-573, 2014.

MCNAMARA, J.C.; TORRES, A.H. Ultracytochemical location of Na⁺/K⁺-ATPase activity and effect of high salinity acclimation in gill and renal epithelia of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Crustacea, Decapoda). **Journal of Experimental Zoology** 284: 617-628, 1999.

MCNAMARA, J.C.; FARIA, S.C. Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. **Journal of Comparative Physiology** 182 B: 997-1014, 2012.

MOREIRA, G.S.; MCNAMARA, J.C.; SHUMWAY, S.E.; MOREIRA, P.S. Osmoregulation and respiratory metabolism in Brazilian *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). **Comparative Biochemistry and Physiology** 74A: 57-62, 1983.

MOREIRA, G.S.; NGAN, P.V.; MOREIRA, P.S.; SHUMWAY, S.E. The effect of salinity on the osmo-ionic regulation of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). **Comparative Biochemistry and Physiology** 91A (1): 105-108, 1988.

MOYES, C.D., SCHULTE, P.M. **Princípios de Fisiologia Animal**. 2. Ed. Porto Alegre: Artmed, 792p, 2010.

ODUM, E. **Fundamentos de Ecologia**. Lisboa: Fundação Calouste 6ª edição. Gulbenkian, 2001.

ODUM, E.P.; BARRETT, G.W. **Fundamentos de Ecologia**. Cengage Learning. Tradução da 5ª edição norte-americana. São Paulo, 2015.

PANIKKAR, N.K. Osmoregulation in some palaemonid prawns. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 25: 317-359, 1941.

PÉQUEUX, A. Osmotic regulation in crustaceans. **Journal of Crustacean Biology** 15: 1-60, 1995.

RANDALL, D.; BURGGREN, W.; FRENCH, K. **ECKERT – Fisiologia Animal, Mecanismos e Adaptações**. Editora Guanabara Koogan S.A. 4ª. Ed. Rio de Janeiro, 2000.

RIEGEL, J.A. Micropuncture studies of the concentrations of sodium, potassium and inulin in the crayfish antennal gland. **Journal of Experimental Biology** 42: 379-384, 1964.

ROESIJADI, G.; ANDERSON, J.W.; PETROCELLI, S.R.; GIAM, C.S. Osmoregulation of the Grass Shrimp *Palaemonetes pugio* exposed to polychlorinated biphenyls (PCBs). I. Effect on chloride and osmotic concentrations and chloride and water-exchange kinetics. **Marine Biology** 38: 343-355, 1976.

RUPPERT, E.E.; FOX, R.S.; BARNES, R.D. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva**. São Paulo, Roca, 7ª edição, 2005.

SARVER, R.G.; FLYNN, M.A.; HOLLIDAY, C.W. Renal Na⁺, K⁺-ATPase and osmoregulation in the crayfish, *Procambarus clarkii*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Part A 107: 349-356, 1994.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente**. 5ª. ed. São Paulo: Santos, 2002.

SCHUBART, C.D.; DIESEL, R. Osmoregulatory capacities and penetration into terrestrial habitats: a comparative study of Jamaican crabs of the genus *Armases* Abele, 1992 (Brachyura: Grapsidae: Sesarminae). **Bulletin of Marine Science**. 63 (2): 743-752, 1998.

STERN S.; BORUT, A.; COHEN, D. Osmotic and ionic regulation of the prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) adapted to varying salinities and ionic concentrations. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Part A 86: 373-379, 1987.

THABET, R.; AYADI, H.; KOKEN, M.; LEIGNEL, V. Homeostatic responses of crustaceans to salinity changes. **Hydrobiologia** 799, 1-20, 2017.

THURMAN, C.L. Osmoregulation in Six Sympatric Fiddler Crab (genus *Uca*) from the Northwestern Gulf of Mexico. **Marine Ecology** (P.S.Z.N.) 23 (4): 269-284, 2002.

THURMAN, C.L.; FARIA, S.C.; MCNAMARA, J.C. Geographical variation in osmoregulatory abilities among populations of ten species of fiddler crabs from the Atlantic coast of Brazil: a macrophysiological analysis. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 497: 243-253, 2017.

WARBURG, M.R., GOLDENBERG, S., TUDIVER, B. Osmotic and ionic regulation in two *Pachygrapsus* crabs, under varying salinities and dehydration. **Comparative Biochemistry and Physiology** 86A (4): 761-765, 1987.

WILLMER, P; STONE, G; JOHNSTON, I. **Environmental Physiology of Animals**. Blackwell, 2nd ed., Malden, USA, 2005.

ZANDERS, I.P.; ROJAS, W.E. Osmotic and ionic regulation in the fiddler crab *Uca rapax* acclimated to dilute and hypersaline seawater. **Marine Biology** 125: 315-320, 1996.

CAPÍTULO 1

**A quantitative review on the relationship
between hypo-osmoregulation and hyper-osmoregulation
in decapod crustaceans of different habitats**

ABSTRACT

Salinity is one of the main abiotic factors that limits the distribution of species in the aquatic environment. Decapods are distributed throughout aquatic environments, in addition to living in the terrestrial environment. Hyper-hyporegulators decapods are peneid shrimp (estuarine and marine), palaemonid shrimp (freshwater, estuarine and marine) and semi-terrestrial crabs. The objective of this work was to synthesize data from independent decapods studies, which live in marine, estuarine/intertidal and freshwater/oligohaline environments and verify if the hyporegulation is associated with hyperregulation, using as metric the osmotic capacity. It was made a Pearson correlation between the maximum osmotic capacity in marine environment and the largest body measure (total length: Dendrobranchiata and carapace width: Brachyura) only in taxa that had osmoconformers and hyper-hyporegulators. In addition, it was made a hierarchical cluster analysis using Euclidean distance to visualize relationships between species of the Brachyura, using ion transporters, the environment in which these species live and the systematic classification. Literature data analysis showed evidence that a high hyperregulatory capacity (≥ 350 mOsm/kg H₂O) in freshwater/oligohaline environments is associated with hypo-regulation in more concentrated waters ($\geq 35\%$). This hypothesis was accepted for Dendrobranchiata, Caridea and Brachyura. Data analysis also showed that terrestriality is a factor that contributes to the emergence of hyporegulation in Brachyura. In addition, cluster analysis contradicted previous analyzes and showed evidence that the apical V-H⁺-ATPase enzyme emerged earlier than the NKCC basolateral protein in the gill cells of the crustaceans of the Infra-order Brachyura. This study also showed that there is a *trade-off* between osmotic capacity and body size for Brachyura. This *trade-off* may be related to carapace calcification, since both salt secretion and carapace calcification require energy (ATP) for the activity of Na⁺/K⁺-ATPase and Ca²⁺-ATPase enzymes, respectively, and these crustaceans compensate for a lesser capacity to grow and calcify the carapace with a greater ability to hyporegulate the hemolymph osmolality or vice versa.

Keywords: Crustaceans, osmotic capacity, hyper-hyporegulator, phylophysiology, *trade-off*.

1. INTRODUCTION

Salinity is one of the main abiotic factors that limits the distribution of species in the aquatic environment (RICKLEFS and RELYEA, 2016; CAIN et al., 2018). Decapods are able to be distributed throughout aquatic environments (from freshwater to hypersaline waters) and can also live in the terrestrial environment (RUPPERT et al., 2005; HICKMAN et al., 2016; THABET et al., 2017). The distribution of crustaceans of the Decapoda Order in all habitats was possible due to physiological, morphological and biochemical adaptations (PÉQUEUX, 1995; FREIRE et al., 2008a; MCNAMARA and FARIA, 2012; THABET et al.; 2017). All of these adaptations relate to body surface permeability, regulation of cell volume, absorption or secretion of salt, and conservation of water or ions through the production of urine (LOCKWOOD, 1962; PÉQUEUX, 1995; FREIRE et al., 2008a; CHARMANTIER et al., 2009). According to these characteristics, decapods can be classified: (1) osmoconformers, (2) hyper-isoregulators and (3) hyper-hyporegulators (LOCKWOOD, 1962; PÉQUEUX, 1995; CHARMANTIER et al., 2009).

Decapods osmoconformers have high permeability to water and ions, and have the hemolymph osmolality isosmotic in relation to the water in which they live (LOCKWOOD, 1962; PÉQUEUX, 1995; CHARMANTIER et al., 2009). Osmoconformers are able to regulate cell volume to maintain their isosmotic osmolality when exposed to more dilute or more concentrated water than seawater, changing intracellular osmolyte concentrations (PÉQUEUX, 1995; SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009). In addition, osmoconforming crabs have thin cells (1-5 μm) in all their gills, with few mitochondria, which are mainly involved with respiration (FREIRE et al., 2008a; CHARMANTIER et al., 2009).

Hyper-isoregulators maintain the osmolality of hemolymph hyperosmotic when exposed to diluted waters and behave as osmoconformers in more concentrated waters (LOCKWOOD, 1962; PÉQUEUX, 1995; FREIRE et al., 2008a; CHARMANTIER et al., 2009). Hyper-isoregulators can be divided into weak hyperregulators, which inhabit coastal waters and estuaries; and strong, inhabiting freshwater (PÉQUEUX, 1995; CHARMANTIER et al., 2009; MCNAMARA and FARIA, 2012). Both weak and strong hyperregulators have lower permeability to water and ions than osmoconformers decapods, and in general freshwater decapods

are less permeable than estuarine decapods (LOCKWOOD, 1962; CHARMANTIER et al., 2009). Hyperregulators actively absorb salt from more dilute waters through the transport of ions by the combined action of intracellular proteins (carbonic anhydrase) and membrane proteins (Na^+/K^+ ATPase, V-H^+ -ATPase, $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$, Na^+/H^+ exchanger, $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ exchanger, Na^+ channels, Cl^- channels and K^+ channels), which are located in the branchial epithelium (FREIRE et al., 2008a; MCNAMARA and FARIA, 2012). Crabs hyperregulators have thick cells (10-20 μm) with abundant mitochondria in the posterior gills, which provide ATP for ATPases to maintain high activity during salt absorption in diluted waters (FREIRE et al., 2008a; MCNAMARA and FARIA, 2012). The osmoregulation level of a species can be measured by osmotic capacity (OC), which is the difference between hemolymph osmolality and medium osmolality (CIELUCH et al., 2005; ANGER et al., 2008; CHARMANTIER et al., 2009; TWALA et al., 2011; PALLARÉS et al., 2015). Freshwater species, such as the *Eriocheir sinensis* crab, *Pacifastacus leniusculus* crayfish and *Macrobrachium australiense* shrimp have high osmotic capacities of 615, 545 and 515 mOsm/kg H_2O , respectively (CHARMANTIER et al., 2009).

Hyper-hyporegulators maintain the osmolality of hemolymph hyperosmotic when exposed to dilute water and hyposmotic when exposed to concentrated water (LOCKWOOD, 1962; PÉQUEUX, 1995; FREIRE et al., 2008a; CHARMANTIER et al., 2009). Representatives of this group are semi-terrestrial crabs, palaemonid shrimps and peneid shrimps (LOCKWOOD, 1962; CHARMANTIER et al., 2009). Hyper-hyporegulators crustaceans, such as the semi-terrestrial crab *Pachygrapsus crassipes*, have low permeability to water and ions, similar to freshwater crustaceans (LOCKWOOD, 1962). Hyper-hyporegulators actively absorb salt in dilute waters, and actively secrete salt in concentrated water by transporting ions, both performed by membrane and intracellular proteins, which are also located in the branchial epithelium, with a high number of mitochondria (FREIRE et al., 2008a; MCNAMARA and FARIA, 2012). The species of small semi-terrestrial crabs belonging to the genera *Leptuca* and *Minuca* are able to maintain a very high osmotic capacity, with values above 1000 mOsm kg H_2O , when exposed to hypersaline waters, showing that these crabs have a high hyporegulatory capacity (THURMAN, 2002; FARIA et al., 2017). The semi-terrestrial crab *Neohelice granulata* when transferred from 30‰ to 2‰ showed increased mRNA expression of Na^+/K^+ -ATPase (50-fold) and

$\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$ (10-fold) proteins after 24h exposure; and when it was transferred from 30‰ to 45‰ also showed an increase in mRNA expression of these same proteins, being 28 times the increase of Na^+/K^+ -ATPase and 60 times the increase of $\text{Na}^+/\text{K}^+/\text{2Cl}^-$, both after 96h, showing that these proteins are involved in both hyperregulation and hyporegulation (LUQUET et al., 2005; CHARMANTIER et al., 2009).

Due to the Decapoda taxon being a monophyletic group and living in a variety of habitats, besides having the three osmoregulatory strategies, this taxon is an ideal group to study osmotic evolutionary history (CHARMANTIER et al., 2009; MCNAMARA and FARIA, 2012). Jones (1941) noted that the semi-terrestrial crabs *Pachygrapsus crassipes* and *Uca crenulata* are capable of hyporegulating osmolality of hemolymph and also have a high osmotic capacity for hyperregulation. Evidence shows that during the Silurian and Devonian periods arid conditions occurred, responsible for the desiccation of freshwater bodies, making possible some degree of terrestriality for many invertebrates and vertebrates (LULL, 1917; GROSS, 1955). Gross (1955) observed that the physiological mechanisms involved in hyperregulation may be necessary for hyporegulation, in order to conserve water by eliminating salts. Therefore, the objective of this work was to summarize data from independent crustacean studies of the Decapoda Order, of the taxa Dendrobranchiata, Caridea, Astacidea, Anomura and Brachyura, which live in marine, estuarine/intertidal and freshwater/oligohaline environments, and to verify if the hyporegulation is associated with hyperregulation, using as metric the osmotic capacity (OC). A quantitative review was conducted with 114 scientific articles, using the osmolality of crustaceans of the Order Decapoda exposed to a salinity considered as control and a salinity treatment. The quantitative review sought to answer the following question: Do species of the Decapoda Order that show hypo-osmoregulation in concentrated waters (≥ 35 ‰) show a freshwater/oligohaline period in their evolutionary lineages, with associated capacity for hyperregulation? Alternatively, the question could be posed as: "Are there exclusively marine lineages of decapods that display extant species with hypo-osmoregulatory behavior, without hyper-osmoregulatory capacity?"

2. MATERIAL AND METHODS

2.1 DATA ACQUISITION

The articles used in the quantitative review were searched in two databases (Web of Science and Pubmed), until December 2019, meeting a single search criterion: crustaceans should present hemolymph osmolality averages as control condition and one or more conditions for the treatment of hemolymph osmolality described in the text, tables, figures or calculated from a regression (linear or polynomial) of the paper. The averages used in the quantitative review were hemolymph osmolality. All the living genera of the Decapoda Order described in the study by De Grave et al. (2009) were searched, adding the words *osmo** or *salinity*.

2.2 DETAILS OF THE QUANTITATIVE REVIEW

The metric used in this quantitative review was osmotic capacity (OC), which is the difference between the hemolymph osmolality and the osmolality of the environment in which the animal lives (CHARMANTIER et al., 1998; CIELUCH et al., 2005; ANGER et al., 2008; TWALA et al., 2011; PALLARÉS et al., 2015). This was done in order to appropriately demonstrate the presence of hypo- and hyper-osmoregulatory capacity in the species examined. Next, we calculated the osmotic capacity of control and treatment. Control was the salinity that the crustacean lives in its natural environment. The treatment was a salinity that the animal does not live in its natural environment. Studies were sought from the five most abundant of the Order Decapoda (Dendrobranchiata, Caridea, Astacidea, Anomura and Brachyura) in the marine, estuarine/intertidal and freshwater/oligohaline environments. Marine species were considered to live in salinity between 30-38‰ and freshwater/oligohaline species living between 0-8.4‰. The estuarine/intertidal species were divided into two different salinity ranges: 20-28‰ and 9.3-18‰. The salinity ranges for the treatments were as follows: 0-9‰, 10-19‰, 20-28‰, 40-49‰ and 50-56‰ for the marine environment; 0-9‰, 10-19‰, 20-28‰; 30-35‰, 40-45‰, 50-60‰ and ≥65‰ for the estuarine/intertidal environment (20-28‰); 0-9‰, 20-28‰; 30-35‰, 40-45‰, 59-68‰ and ≥76‰ for the estuarine/intertidal environment (9.3-18‰); and 10-18.4‰, 20-28‰; 30-35‰, 45-49‰ and ≥60‰ for the

freshwater/oligohaline environment. In each environment was calculated the osmotic capacities of all species of the same taxon for control and treatments. All osmotic capacity that were used in the quantitative review and their references are included in the Supplementary Table 1. The scientific name of all species used in quantitative review was updated according to the WoRMS (World Register of Marine Species) website: www.marinespecies.org.

2.3 STATISTICAL ANALYSIS

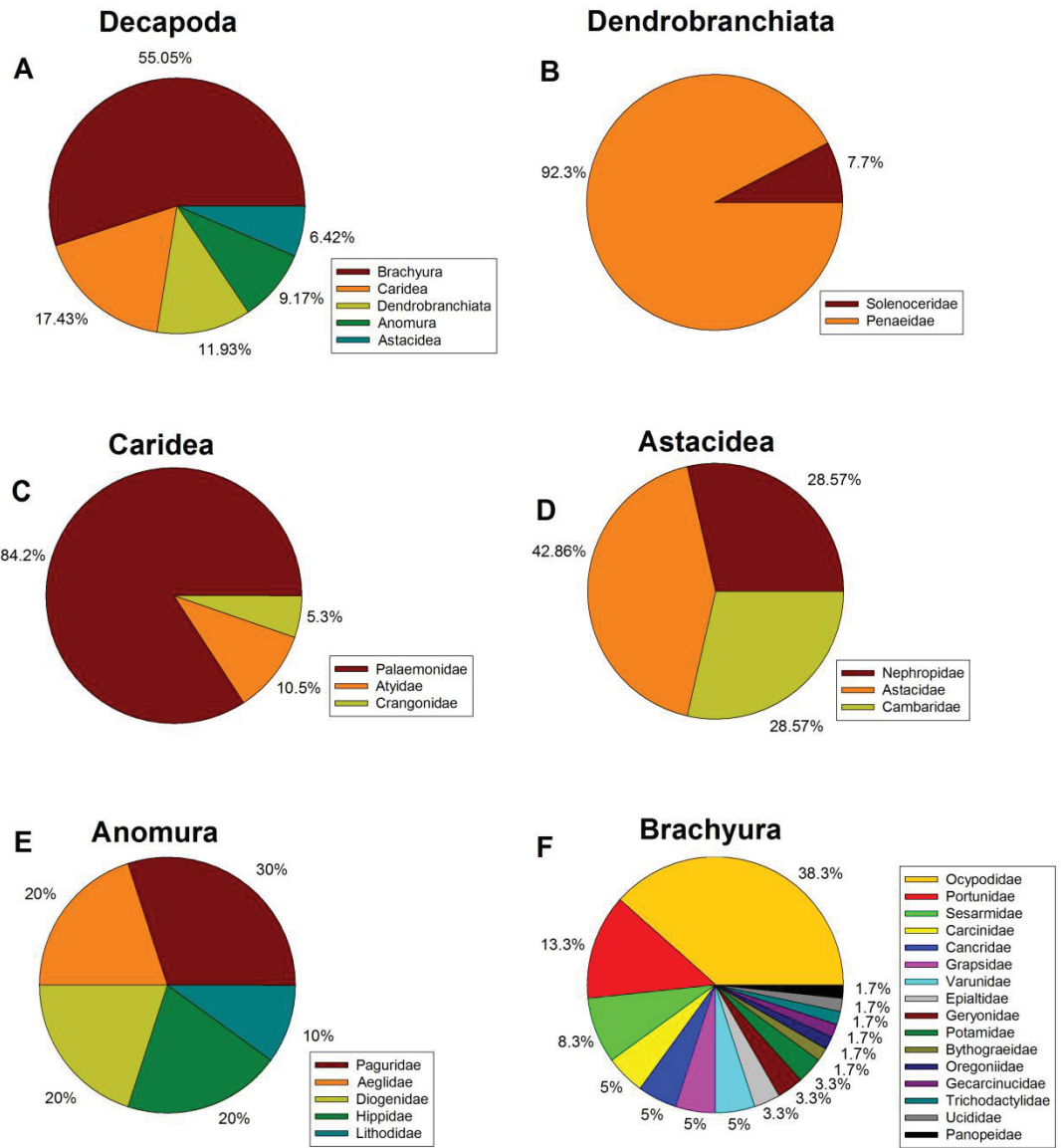
Results were expressed as the mean \pm standard error. Osmotic capacity was evaluated by t-test (parametric) or Mann-Whitney (nonparametric) when two taxa exposed to the same salinity range were compared and by One-way ANOVA (parametric) and Tukey (*post hoc*) or Kruskal-Wallis (nonparametric) and Dunn (*post hoc*) when three or more taxa exposed to the same salinity range were compared. A Pearson correlation was performed between the maximum osmotic capacity in marine environment (30-38‰) and the largest body length only in Dendrobranchiata (total length) and Brachyura (carapace width). This correlation was performed only in the marine environment because in this environment live osmoconformers and hyporegulators and we wanted to see if body size could influence in the osmoregulatory strategy. This correlation was not performed with the other three taxa studied because caridean shrimp are all hyper-hyporegulators; the lobsters (Astacidea) are osmoconformers and crustaceans of the Anomura are osmoconformers or hyper-osmoconformers. The maximum body length was present in the articles that we used to calculate osmotic capacity or we searched other articles that had this data. The maximum body length of each species and its reference are included in the Supplementary Table 1. In addition, a hierarchical cluster analysis was performed using Euclidean distance to visualize relationships between species of the Brachyura Infra-order. In this analysis were used ion transporters (0: protein absent; 1: protein present), the environment in which these species live (marine; estuarine/intertidal; freshwater and semi-terrestrial) and also the systematic classification (Section; Subsection; Family and Genus) to construct the dendrogram (Supplementary Table 2, 3 and 4). All tests used a significance level $\alpha =$

0.05. Statistical analyzes were performed using the SigmaPlot 11.0 and R 3.4.1 softwares.

3. RESULTS

Five Decapoda taxa were used to perform the quantitative review of osmotic capacity, with more than half of the species being represented by crabs and swimming crabs of the Brachyura taxon, followed by the Caridea and Dendrobranchiata shrimps (Figure 1A). Astacidea has the least representatives, with only 6.42% of the studied species (Figure 1A). Two families of the Dendrobranchiata were used, being most species belong to the family Penaeidae, being represented mainly by the genus *Penaeus* (9 species) (Figure 1B). Three families of the Caridea were used, most of the species from de Palaemonidae family, represented mainly by the genus *Palaemon* (9 species) and *Macrobrachium* (7 species) (Figure 1C). Three families of the Astacidea were also used and most species are freshwater crayfishes in the Astacidae family (Figure 1D). Five families of the Anomura were used, being represented mainly by hermit crabs of the Paguridae family, all belonging to the genus *Pagurus* (3 species) (Figure 1E). Sixteen families of the Brachyura were used, most of them represented by the Ocypodidae semi-terrestrial crab, followed by Portunidae swimming crabs and Sesarmidae semi-terrestrial crabs (Figure 1F). Most species of the family Ocypodidae belong to the genus *Leptuca* (8 species) and *Minuca* (8 species) (Figure 1F).

FIGURE 1. Percentage of crustacean families of different taxa used in the quantitative review.

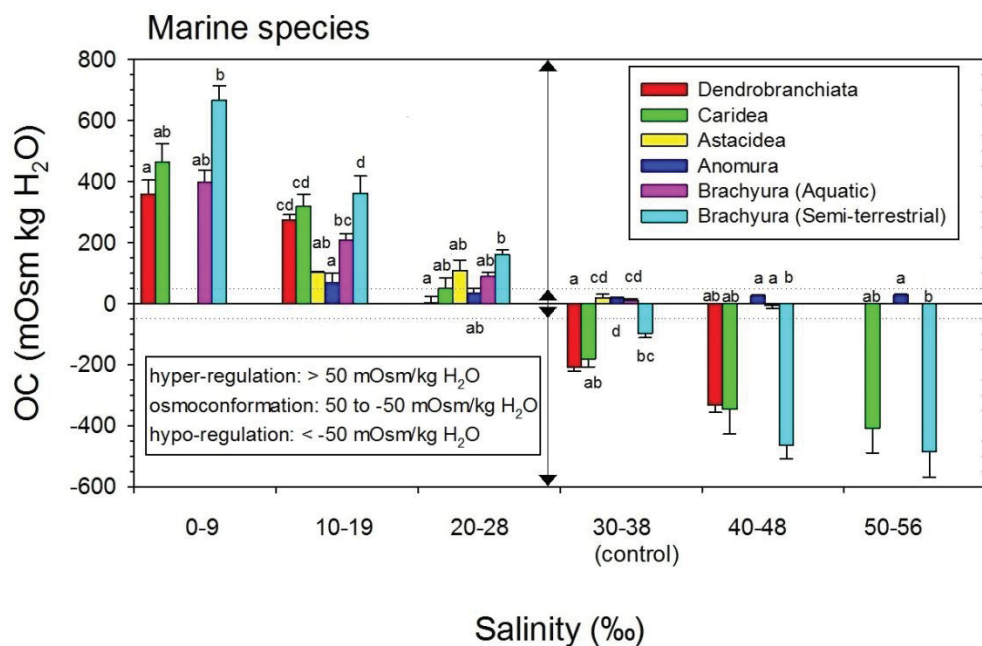


3.1 OSMOTIC CAPACITY IN DECAPODS

All 5 taxa of the Order Decapoda had studies with marine species transferred to lower or higher salinities. Astacidea (lobster, *Homarus gammarus*) has a single experiment of transfer from 37.7‰ to 47.6‰ (CHARMANTIER et al., 1984), and because it is a very low sample number (N = 1), the osmotic capacity (OC) of these studies has not been used. The same goes for the lobster *Homarus americanus*, transferred from 30‰ to 6.7‰ (CHARMANTIER et al., 2001) and the crab *Romaleon americanus*, transferred from 35‰ to 52.5‰ (FREEL, 1978).

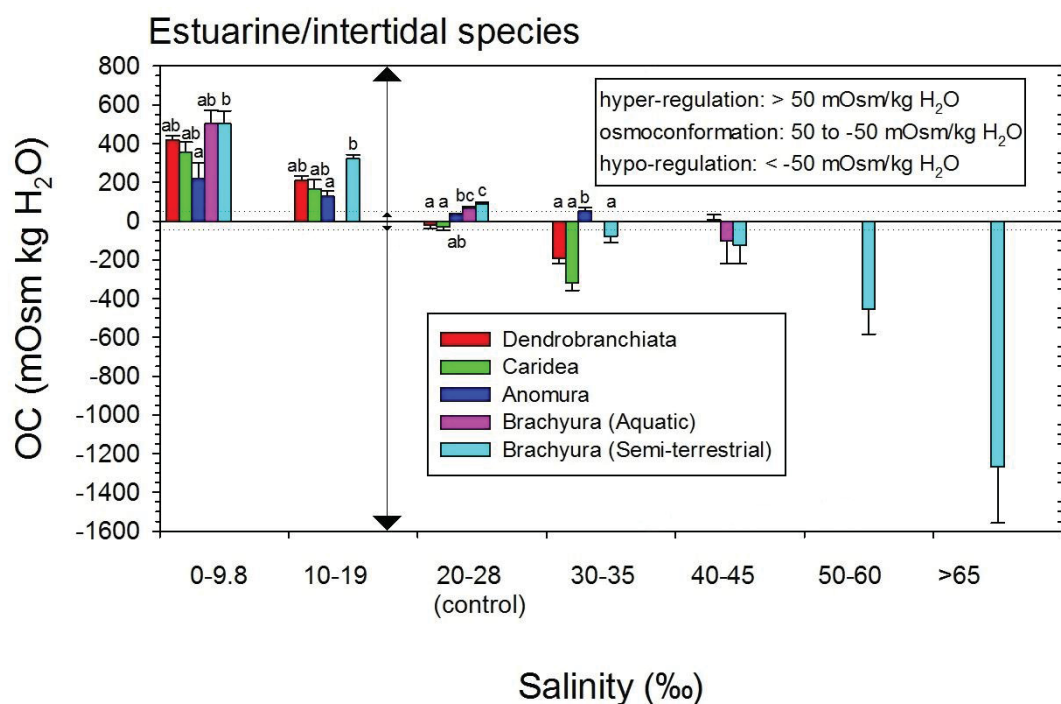
In the marine environment, the taxa of shrimp Dendrobranchiata and Caridea had similar OC in the control and in all salinity ranges studied. These two taxa, along with the Brachyura, are the only ones that hyperregulate between 0-9‰ and have a high OC (≥ 350 mOsm/kg H₂O) in this salinity range. Moreover, these 3 taxa are also the only ones capable of hyporegulation in the marine environment and also in salinity ≥ 40 ‰ (Figure 2; Supplementary Table 1).

FIGURE 2. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium; Dendrobranchiata (0-9‰: n = 7; 10-19‰: n = 25; 20-28‰: n = 30; 30-38‰: n = 82; 40-48‰: n = 20); Caridea (0-9‰: n = 10; 10-19‰: n = 8; 20-28‰: n = 10; 30-38‰: n = 34; 40-48‰: n = 3; 50-56‰: n = 3); Astacidea (10-19‰: n = 5; 20-28‰: n = 5; 30-38‰: n = 10); Anomura (10-19‰: n = 7; 20-28‰: n = 10; 30-38‰: n = 28; 40-48‰: n = 7; 50-56‰: n = 4); Brachyura (Aquatic, 0-9‰: n = 3; 10-19‰: n = 26; 20-28‰: n = 34; 30-38‰: n = 73; 40-48‰: n = 9); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9‰: n = 12; 10-19‰: n = 6; 20-28‰: n = 7; 30-38‰: n = 37; 40-48‰: n = 7; 50-56‰: n = 5). Data are expressed as mean \pm S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$).



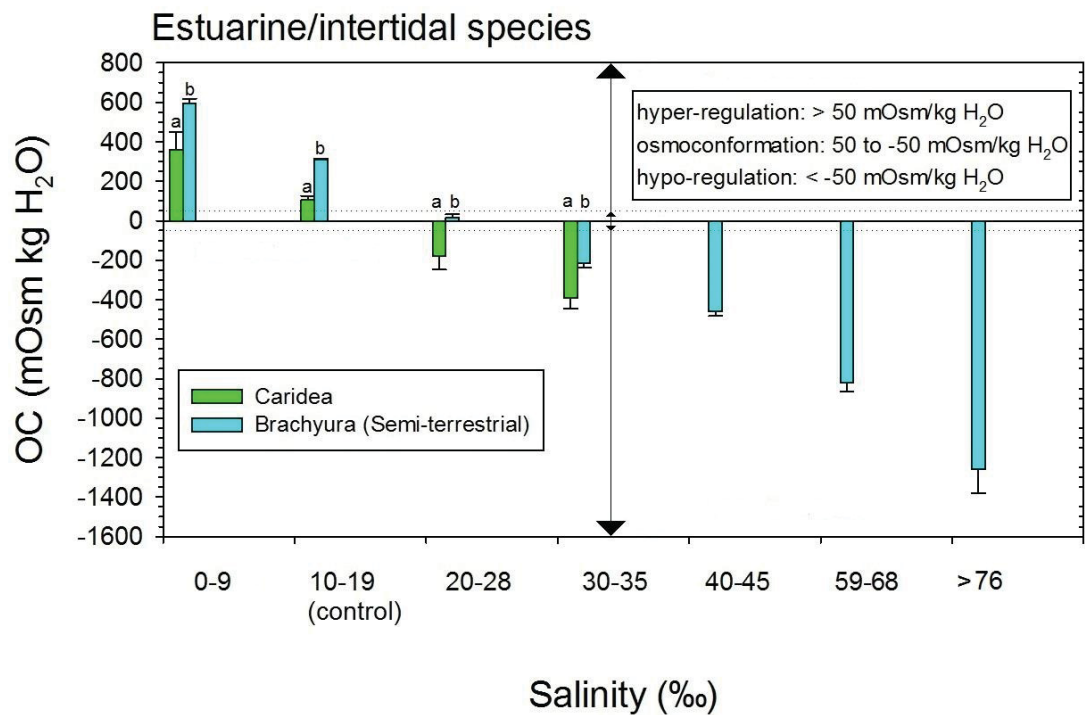
The taxa Dendrobranchiata, Caridea, Anomura and Brachyura presented studies with estuarine/intertidal (20-28‰) species transferred to higher or lower salinities. No studies of estuarine/intertidal species of Astacidea transferred to lower or higher salinity were found. Anomura has a single transfer from 25‰ to 50‰ of hermit crab *Clibanarius vittatus* (SHARP and NEFF, 1980), but because it is a very low sample number (N = 1), the OC of this study was not used. Dendrobranchiata has two transfer from 23.5‰ to 40.4‰ of shrimp *Penaeus setiferus* (CASTILLE and LAWRENCE, 1981) and from 25‰ to 45‰ of shrimp *Penaeus monodon* (LIN et al., 2000), but because it is a very low sample number (N = 2), the OC of these studies has not been used. In the estuarine/intertidal environment, shrimp taxa Dendrobranchiata and Caridea also showed similar OC in the control and in all salinity ranges studied. All 4 taxa hyperregulate between 0-9‰, but only those taxa that had a high OC (≥ 350 mOsm/kg H₂O) in this salinity range were able to hyporegulate in the marine environment and at salinity ≥ 40 ‰ (Figure 3; Supplementary Table 1).

FIGURE 3. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium; Dendrobranchiata (0-9.8‰: n = 12; 10-19‰: n = 9; 20-28‰: n = 24; 30-35‰: n = 3; 40-45‰: n = 2); Caridea (0-9.8‰: n = 3; 10-19‰: n = 3; 20-28‰: n = 9; 30-35‰: n = 3); Anomura (0-9.8‰: n = 6; 10-19‰: n = 16; 20-28‰: n = 44; 30-35‰: n = 13; 40-45‰: n = 9); Brachyura (Aquatic, 0-9.8‰: n = 3; 20-28‰: n = 6; 40-45‰: n = 3); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9.8‰: n = 9; 10-19‰: n = 8; 20-28‰: n = 41; 30-35‰: n = 7; 40-45‰: n = 5; 50-60‰: n = 6; >65‰: n = 6). Data are expressed as mean \pm S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$).



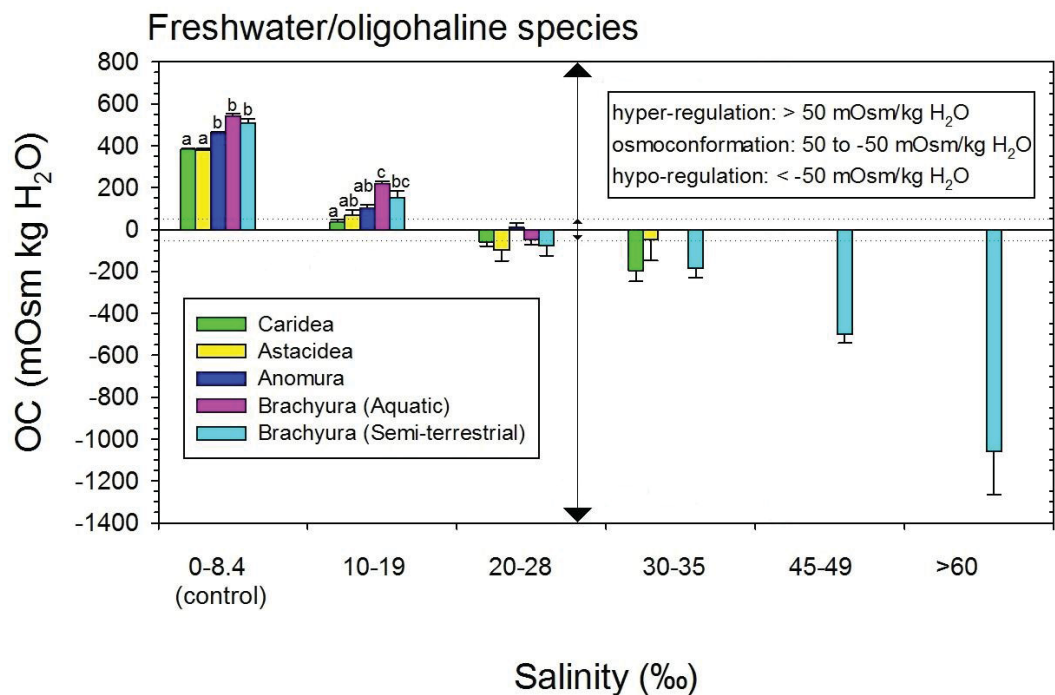
Only Caridea and Brachyura taxa have studies with estuarine/intertidal (9.3-18‰) species transferred to higher or lower salinity. These 2 taxa showed differences in control and treatment OC, but both showed high OC (≥ 350 mOsm/kg H₂O) between 0-9‰ and were able to hyporegulate in the marine environment and salinities ≥ 40 ‰ (Figure 4; Supplementary Table 1).

FIGURE 4. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium: Caridea (0-9‰: n = 3; 10-19‰: n = 14; 20-28‰: n = 4; 30-35‰: n = 7); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9‰: n = 9; 10-19‰: n = 65; 20-28‰: n = 15; 30-35‰: n = 15; 40-45‰: n = 13; 59-68‰: n = 9; >76‰: n = 4). Data are expressed as mean \pm S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$).



Caridea, Astacidea, Anomura and Brachyura taxa had studies with freshwater/oligohaline species transferred to higher salinity. No studies of freshwater/oligohaline species from the Dendrobranchiata transferred to higher salinities was found. Brachyura (aquatic) has two transfer from 0‰ to 35‰ of crab *Eriocheir sinensis* (PÉQUEUX et al., 1979) and from 0‰ to 30‰ of crab *Eosamon smithianum* (ESSER and CUMBERLIDGE, 2011), but because it is a very low sample number (N = 2), the OC of these studies was not used. In the freshwater/oligohaline environment, Caridea and Astacidea taxa presented similar OC in the control and in all salinity ranges studied. All 4 taxa hyperregulate between 0-8.4‰ and all have a high OC (≥ 350 mOsm/kg H₂O) in this salinity range, but only Caridea and Brachyura were able to hyporegulate in the marine environment and salinities ≥ 40 ‰ (Figure 5; Supplementary Table 1).

FIGURE 5. Variation of the osmotic capacity (OC) in different taxa of the Decapoda Order in relation to the salinity range of the external medium: Caridea (0-9‰: n = 42; 10-19‰: n = 6; 20-28‰: n = 28; 30-35‰: n = 8); Astacidea (0-9‰: n = 23; 10-19‰: n = 11; 20-28‰: n = 9; 30-35‰: n = 3); Anomura (0-9‰: n = 13; 10-19‰: n = 4; 20-28‰: n = 9); Brachyura (Aquatic, 0-9‰: n = 22; 10-19‰: n = 16; 20-28‰: n = 4); Brachyura (Semi-terrestrial, 0-9‰: n = 32; 10-19‰: n = 5; 20-28‰: n = 8; 30-35‰: n = 8; 45-49‰: n = 6; >60‰: n = 5). Data are expressed as mean \pm S.E. Letters indicate significant differences between taxa in each salinity range ($p < 0.05$).



3.2 CLUSTER ANALYSIS

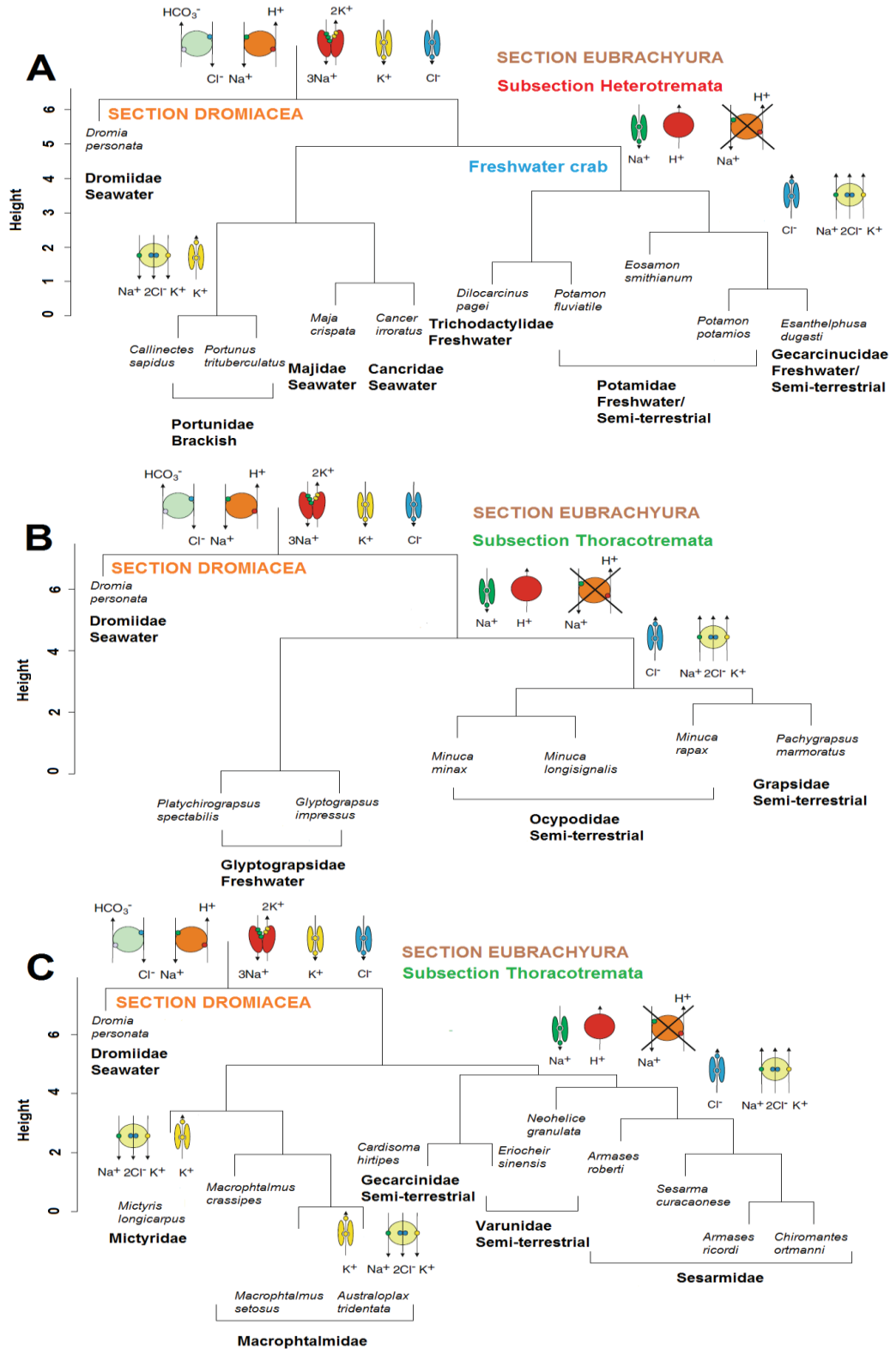
The presence of ion transporters evaluated by cluster analysis showed high cofenetic correlation values for the Heterotremata Subsection ($r = 0.92$) and Thoracotremata Subsection (Glyptograpsidae + Ocypodidae + Grapsidae: $r = 0.98$; Mictyridae + Macrophtalmidae + Gecarcinidae + Varunidae + Sesarnidae: $r = 0.95$), indicating that the clusters reflect well the evolution of membrane proteins present in the gills of the Brachyura Infra-order.

Cluster analysis of the Heterotremata Subsection showed the formation of three groups (Figure 6A). Group 1 is formed only by the marine species and osmoconformer *Dromia personata*. Group 2 is formed by the families Cancridae, Majidae and Portunidae. The families Cancridae and Majidae are also formed by marine and osmoconformers species. The Portunidae family is formed by two estuarine species that are able to hyperregulate the hemolymph osmolality in brackish waters and have the NKCC simporter and K^+ channels in the apical membrane of the gill cells. Group 3 consists of 3 families of freshwater crabs (Trichodactylidae, Potamidae and Gecarcinucidae) that lost the apical Na^+/H^+ exchanger and gained the enzyme V- H^+ -ATPase and Na^+ channels in the apical membrane of gill cells to absorb salt in freshwater. In the Potamidae and Gecarcinucidae families, the *Eosamon smithianum* freshwater species and the semi-terrestrial species *Potamon potamios* and *Esantheiphusa dugasti* lost Cl^- channels basolateral and gained the basolateral NKCC and Cl^- channels apical to secrete salt in more concentrated waters or in the terrestrial environment.

The Thoracotremata Subsection, composed by the Ocypodidae, Grapsidae and Glyptograpsidae families, also formed three groups (Figure 6B). Group 1 is formed by the marine osmoconformer *Dromia personata*, group 2 by two freshwater species of the Glyptograpsidae family and group 3 by the semi-terrestrial families Ocypodidae and Grapsidae. The ancestor of the Glyptograpsidae, Ocypodidae and Grapsidae families lost the Na^+/H^+ exchanger apical and gained the V- H^+ -ATPase enzyme and Na^+ channels in the apical membrane of the gills to absorb salt in freshwater. The semi-terrestrial families Ocypodidae and Grapsidae lost Cl^- channels basolateral and gained the NKCC basolateral and Cl^- channels apical to secrete salt in more concentrated waters or in the terrestrial environment.

Finally, the Thoracotremata Subsection, composed by the families Mictyridae, Macrophtalmidae, Gecarcinidae, Varunidae and Sesarmidae, formed four groups (Figure 6C). Group 1 is formed by the Dromiidae family, group 2 by the Mictyridae and Macrophtalmidae families, group 3 by Gecarcinidae family and the *Eriocheir sinensis* species and group 4 by the Sesarmidae family and the *Neohelice granulata* species. Group 1 is formed by the marine osmoconformer *Dromia personata*. Group 2 has two species of osmoconformers of the genus *Macrophtalmus* and the species *Mictyris longicarpus* and *Australoplax tridentata* that gained the NKCC symporter and K^+ channels in the apical membrane of the gill cells to absorb salt in brackish water. The common ancestor of groups 3 and 4 lost the Na^+/H^+ exchanger apical and gained the enzyme V- H^+ -ATPase and Na^+ channels in the apical membrane of gill cells to absorb salt in freshwater. Group 4 lost the basolateral Cl^- channels and gained the basolateral NKCC symporter and Cl^- channels apical to secrete salt in more concentrated waters or the terrestrial environment.

FIGURE 6. Cluster analysis using the Euclidean distance matrix of gill cells ion transporters of Brachyura Infra-Order species. A: Section Eubrachyura (Subsection Heterotremata) B: Section Eubrachyura (Subsection Thoracotremata: Families Glyptograpsidae, Ocypodidae and Grapsidae); C: Section Eubrachyura (Subsection Thoracotremata: Families Mictyridae, Macroptalmidae, Gecarcinidae, Varunidae and Sesamidae).



FONTE: Ion transporters images taken from McNamara and Faria (2012).

3.3 CORRELATION BETWEEN MAXIMUM OSMOTIC CAPACITY AND THE LARGEST MEASUREMENT OF THE BODY

The Dendrobranchiata (Figure 7) showed no correlation between maximum osmotic capacity and total length. However, the Brachyura (Figure 8) showed a negative correlation between the maximum osmotic capacity and the carapace width. This correlation observed in Brachyura is a *trade-off* between calcification of the carapace and hyporegulation.

FIGURE 7. Correlation between the maximum osmotic capacity (OC) and the total length (TL) of each Dendrobranchiata species in marine environment ($r = 0.35$; $t = -1.05$; $df = 8$; $p = 0.33$).

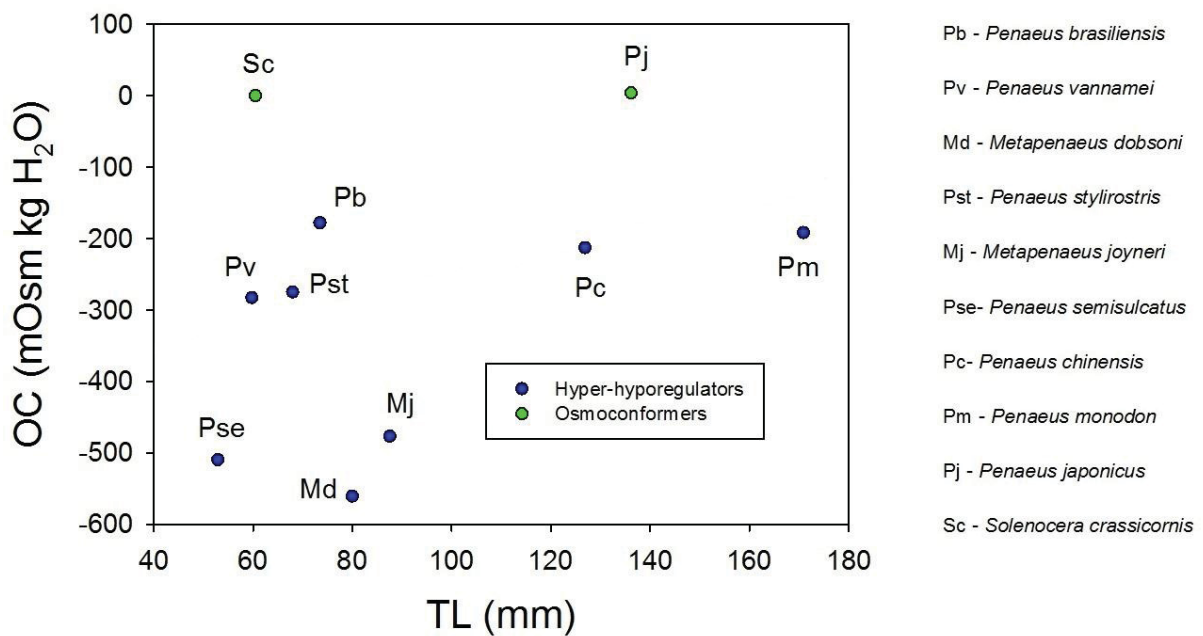
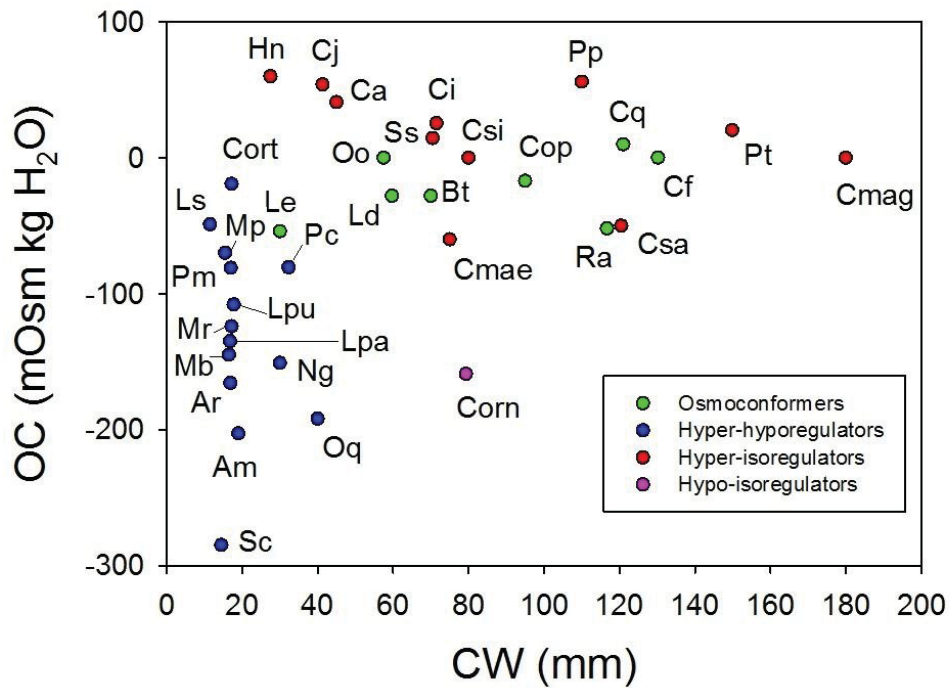


FIGURE 8. Correlation between the maximum osmotic capacity and the carapace width of each Brachyura species in marine environment ($r = 0.49$; $t = -3.19$; $df = 32$; $p = 0.003$).



Ra - *Romaleon antennarium*
 Ld - *Libinia dubia*
 Le - *Libinia emarginata*
 Cf - *Chaceon fenneri*
 Cq - *Chaceon quinquedens*
 Bt - *Bythograea therydron*
 Oo - *Ovalipes ocellatus*
 Cop - *Chionoecetes opilio*
 Ss - *Scylla serrata*

Pc - *Pachygrapsus crassipes*
 Pm - *Pachygrapsus marmoratus*
 Hn - *Hemigrapsus nudus*
 Oq - *Ocypode quadratai*
 Ar - *Armases ricordi*
 Am - *Armases miersii*
 Sc - *Sesarma curacaense*
 Cort - *Chiomantes ortmanni*
 Cj - *Charybdis japonica*

Corn - *Callinectes ornatus*
 Csi - *Callinectes similis*
 Csa - *Callinectes sapidus*
 Cmae - *Carcinus maenas*
 Ca - *Carcinus aestuarii*
 Ci - *Cancer irroratus*
 Cmag - *Cancer magister*
 Pt - *Portunus trituberculatus*
 Pp - *Portunus pelagicus*

Ng - *Neohelice granulata*
 Ls - *Leptuca speciosa*
 Lpu - *Leptuca pugilator*
 Mr - *Minuca rapax*
 Mp - *Minuca pugnax*
 Lpa - *Leptuca panacea*
 Mb - *Minuca burgersi*

4. DISCUSSION

The bibliographic survey performed in the present study showed that Brachyura is the taxon that gathers most of the studies on the osmoregulation of the Decapoda Order, representing about half of all this taxon's work. The second taxon that has the most osmoregulation studies is Caridea, with about 1/5 of the papers. These results coincide with the percentage of living species of these two taxa, which represent 46.6% (Brachyura) and 22.3% (Caridea) of the Decapoda Order (DE GRAVE et al., 2009). However, the third taxon with the most osmoregulation studies is the Dendrobranchiata, which is only the fifth Decapoda Order taxon in percentage of species (3.7%) (DE GRAVE et al., 2009). Dendrobranchiata has more work than other taxa that have a higher percentage of living species, such as Astacidea (4.5%) and Anomura (16.9%), probably due to the fact that the Penaeidae family are the main shrimp caught worldwide (about 700,000 tons per year) and are a major fishing resources in many countries (BUCKUP and BOND-BUCKUP, 1999; ROBERT et al., 2007).

4.1 OSMOTIC CAPACITY IN DECAPODS

The Dendrobranchiata species used in this study show high hyperregulatory capacity and also have the ability to hyporegulate their hemolymph. The shrimp species of the Dendrobranchiata used in these studies are marine and/or estuarine and belong to the family Penaeidae, except for the species *Solenocera crassicornis* (DAMLE e DESHMUKH, 2011), which belongs to the family Solenoceridae. The Penaeidae family has no representative in freshwater environment (TAVARES et al., 2009), but these shrimps are distributed in waters with salinity ranging from 3‰ to 50‰ (LIN et al., 2000). All Dendrobranchiata species that survived experimentally in waters with salinity between 0-9.8‰ and showed an osmotic capacity between 230-525 mOsm kg H₂O, live in estuaries in adulthood or their larval and juvenile stages occur in estuaries (HOLTHUIS, 1980), showing that these shrimp have a high hyperregulatory capacity. *P. vannamei* shrimp also maintained similar osmotic capacity when transferred from 30‰ to 5‰ (~450 mOsmkg H₂O) and 45‰ (~550 mOsmkg H₂O) for 7 days of exposure and carbonic anhydrase activity also increased at these same salinities in the anterior gills after 14 days, showing that the same

enzymes involved in hyperregulation may be involved in hyporegulation (ROY et al., 2007). These evidences shows that a high osmotic capacity (≥ 350 mOsm/kg H₂O) for hyperregulation is a physiological mechanism associated with hyporegulation in more concentrated waters ($\geq 35\%$).

The Caridea species used in this study also showed high hyperregulatory capacity, besides having the ability to hyporegulate their hemolymph. The Caridea shrimp species used in this study have marine, estuarine and freshwater representatives and belong mainly to the Palaemonidae family, in addition to the *Halocaridina rubra* (HAVIRD et al., 2014) and *Atyaephyra desmarestii* (DHAOUADI-HASSEN et al., 2004), belonging to the Atyidae family, which has most of the predominantly freshwater species (BRACKEN et al., 2009; DE GRAVE et al., 2015). The families Palaemonidae and Atyidae together have 97% of all freshwater shrimp species of the Caridea (DE GRAVE et al., 2015). *Palaemon northropi* marine shrimp, which is an excellent hyper-hyporegulator when transferred from seawater (33‰) to 8‰ and 50‰ for 10 days, showed an increase of Na⁺/K⁺-ATPase activity of 15 times in the most diluted water and 4 times in the most concentrated water, confirming the function this enzyme in the hyper and hyporegulation of this species (FALEIROS et al., 2017). Caridea also showed evidence that a high hyperregulatory capacity (≥ 350 mOsm/kg H₂O) in freshwater/oligohaline environments is associated with hyporegulation in more concentrated waters ($\geq 35\%$).

Astacidea showed high hyperregulatory capacity only for freshwater species and these species were not able to hyporegulate their hemolymph. This taxon has only marine lobster and freshwater crayfish species and no estuarine species. Lobsters are all osmoconformers and generally do not survive and do not hyperregulate in very dilute waters ($\leq 10\%$). The freshwater crayfish species are all hololimnetic and generally are not able to survive in salinities above 30‰, showing osmoconformation in more concentrated waters or poor hyporegulation capacity. In this study, of the five species studied only *Pacifastacus leniusculus* was able to hyporegulate its hemolymph at salinity of 30.7‰ (KERLEY e PRITCHARD, 1967), showing that our hypothesis may also apply to this taxon.

Anomura showed high hyper-regulatory capacity only for freshwater species, which are represented exclusively by species of the Aeglidae family. Anomura

marine species are osmoconformers or hyper-isoregulators and show poor hyperregulatory capacity in waters between 10-19‰ and do not survive in very dilute waters ($\leq 10‰$). The estuarine species can survive in very diluted waters, but the hyperregulatory capacity is the lowest (219 mOsm kg H₂O) of the 5 studied taxa. The two species of the Aeglidae family used in this study, which are *Aegla franca* (FARIA et al., 2011) and *Aegla schmitti* (BOZZA et al., 2019), as well as the freshwater crayfish are also hololimnetic and have poor hyporegulatory capacity or conform in salinities between 25-28‰ and do not survive for many days in salinity above 30‰. Most species of hololimnetic decapods have a long adaptation time in freshwater and cannot survive in salinity above 28‰ and are generally not able to hyporegulate their hemolymph osmolality when exposed to more concentrated waters (HARRIS and MICALEF, 1971; NEWSOM and DAVIS, 1994; ORDIANDO et al., 2005; AUGUSTO et al., 2007b; FARIA et al., 2011).

Brachyura aquatic species (marine, estuarine/intertidal and freshwater) showed high hyperregulatory capacity (between 400-600 mOsm/kg H₂O) in very dilute waters (0-9.8‰), but were not able to hyporegulate in high salinity ($\geq 30‰$). The semi-terrestrial Brachyura species showed hyperregulatory capacity similar to aquatic species in more diluted waters and showed the highest hyporegulatory capacities of (between 400-1200 mOsm/kg H₂O) all five studied taxa. Most of the hypo-regulating semi-terrestrial species belong mainly to 4 different families: Ocypodidae, Sesarmidae, Varunidae and Potamidae, which have many representatives living in freshwater (WARBURG and GOLDENBERG, 1984; SCHUBART and DIESEL, 1998; SCHUBART and DIESEL, 1999; REBELO et al., 1999; THURMAN, 2002; GILLIKIN, 2004; ESSER and CUMBERLIDGE, 2011; FARIA et al., 2017). Hyporegulation may be critical for these semi-terrestrial/terrestrial species that live exposed to desiccation, causing increased hemolymph osmolality and therefore need to actively secrete salt (ANGER, 2001). The hyper-hyporegulator crab *Neohelice granulata* showed high density of mitochondria and high activity of the Na⁺/K⁺-ATPase in the cells of the posterior gills when exposed to the salinities of 30‰ and 45‰, suggesting the involvement of this enzyme in the hyporegulation (GENOVESE et al., 2004). However, the high osmotic capacity observed in the hyper and hyporegulation of semi-terrestrial species may be related to the evolutionary time these species occupy in freshwater or more

concentrated waters, since species well adapted to freshwater tend to decrease the osmolality of the hemolymph and reduced osmotic capacity may be necessary for the gradual adaptation of metabolic processes (SCHUBART e DIESEL, 1999). Brachyura also showed evidence that a high hyperregulatory capacity (≥ 350 mOsm/kg H₂O) in freshwater/oligohaline environments is associated with hypo-regulation in more concentrated waters ($\geq 35\%$).

4.2 CLUSTER ANALYSIS

Although the evolutionary model of gill cell transporters proteins proposed by McNamara and Faria (2012) showed that the basolateral NKCC (hyporregulation) emerged earlier than apical V-H⁺-ATPase (hyperregulation) for semi-terrestrial crabs, our analysis showed the opposite. We have evidence that hyperregulation arose first because of the five families of freshwater crabs in the Heterotremata subsection, some species are semi-terrestrial (Potamidae, Potamonautidae and Gecarcinucidae families) and the species *P. potamios* and *E.dugasti* besides hyperregulating hemolymph osmolality, can also hyporegulate when exposed to more concentrated waters (WARBURG and GOLDENBERG, 1984; ESSER and CUMBERLIDGE, 2011). In addition, the 4 families of semi-terrestrial crabs in the Thoracotremata subsection: Ocypodidae, Grapsidae, Sesarmidae and Varunidae also have representatives living in more concentrated waters, but surviving in freshwater (WARBURG et al., 1987; SCHUBART and DIESEL, 1999; THURMAN, 2002; WANG et al., 2012). Based on Brachyura's phylogeny of Tsang et al. (2014) we reconstructed the evolutionary model of transporters proteins proposed by McNamara and Faria (2012) (Figure 6). In this model, the authors placed the Potamidae family, which is part of the Heterotremata subsection, together with families of the Thoracotremata subsection, and the Potamidae family is more closely related to the Trichodactylidae, Cancridae e Portunidae families. The present model puts the Potamidae family together with other families of freshwater crabs, due to the evidence raised in the analyzes performed. The model proposed by McNamra and Faria (2012) also shows that an osmoconformer ancestor can lose the Na⁺/H⁺ exchanger and gain Na⁺ channels and the V-H⁺-ATPase enzyme in the apical membrane of gill cells to actively absorb salt. Our cluster analysis has shown that the same may have happened on at least 3

different occasions of the Eubrachyura section: once in the common ancestor of freshwater crabs (Trichodactylidae, Potamidae and Gecarcinucidae families) and twice in the Thoracotremata subsection, in the common ancestor of the families Glyptograpsidae, Ocypodidae and Grapsidae; and in the common ancestor of the families Gecarcinidae, Varunidae and Sesarmidae. Secondly, the crabs of the Potamidae, Gecarcinucidae, Ocypodidae, Grapsidae, Gecarcinidae, Varunidae and Sesarmidae families adapted to terrestrial environment and acquired Cl⁻ channels and basolateral NKCC required for hyporegulation. Our Idea is based on the fact that freshwater or oligohaline species have abundant mitochondria to provide salt-absorbing ATP (GENOVESE et al., 2004; CIELUCH et al., 2007) and this may favor the emergence of hyporegulation, which also needs a lot of energy for membrane proteins to actively secrete salt. Freshwater crustaceans must actively absorb salt due to the low ionic concentrations present in the water, but crustaceans that have always lived at sea do not need to secrete salt, as they live in a very stable environment where salinity is virtually unchanged, therefore, they maintain the osmolality isosmotic in relation to seawater. Thus, only crustaceans that have an evolutionary history in more dilute waters ($\leq 10\text{‰}$) and abundant mitochondria are able to hyporegulate their hemolymph osmolality in more concentrated waters or in the terrestrial environment.

4.3 CORRELATION BETWEEN MAXIMUM OSMOTIC CAPACITY AND THE LARGEST MEASUREMENT OF THE BODY

A negative correlation was observed between maximum osmotic capacity and body size for Brachyura. Body size is an important feature that directly affects the ecology and physiology of organisms (PETERS, 1983; KLOMPMAKER et al., 2015). The negative correlation between two features of life history is known as *trade-off*, which is nothing more than ecological compensation, where resources and energy available for one activity are unavailable for another activity (BEGON et al., 2007; CAIN et al., 2018). *Trade-offs* are very rare to observe in nature (LESSELS, 1991; BEGON et al., 2007). The *trade-off* observed in Brachyura is a negative correlation between growth and the ability to secrete salt. All semi-terrestrial Brachyura species this study are classified as hyper-hyporegulators (except

Hemigrapsus nudus which is hyper-isoregulator) and the carapace width of these species reaches a maximum of 40 mm. Aquatic Brachyura species are all osmoconformers or hyper-osmoconformers and the carapace width of these species varies between 41.3 and 180 mm. The only species of Brachyura aquatic that showed a high hyporegulatory capacity (- 159 mOsm/kg H₂O) was the *Callinectes ornatus* swimming crab, which has a carapace width of 79.3 mm and shown to be a hypo-isoregulator, maintaining the osmolality of isosmotic hemolymph at salinities \geq 21‰ and hyporegulating in salinity of 33‰ (GARÇON et al., 2009). The taxon that showed no negative correlation between osmotic capacity and body size are shrimp (Dendrobranchiata), which have a flexible, thin and noncalcified carapace. However, the Brachyura, which showed the negative correlation between osmotic capacity and body size, have all species with a hard and calcified carapace (RUPPERT et al., 2005). Therefore, we believe that this correlation between growth and hyporegulatory capacity observed in Brachyura and not observed in Dendrobranchiata is related to carapace calcification. Carapace calcification requires energy expenditure (ATP production) for Ca²⁺-ATPase activity and enzymatic systems (GREENAWAY, 1985; WHEATLY, 1997; LUQUET, 2012), as well as salt secretion for Na⁺/K⁺-ATPase enzyme activity (FREIRE et al., 2008a; MCNAMARA and FARIA, 2012). Thus, crustaceans that have a hard carapace and calcified (Brachyura) compensate for a lesser capacity to grow and calcify the carapace with a greater ability to hyporegulate the hemolymph osmolality or vice versa. Another factor that we should also take into consideration, besides body size, is that marine semi-terrestrial crab species are not always exposed to seawater and secreting salt, which may also contribute to the reduction of energy expenditure to actively secrete salt.

5. CONCLUSION

This study showed evidence that a high hyperregulatory capacity (\geq 350 mOsm/kg H₂O) in freshwater/oligohaline environments is associated with hyporegulation in more concentrated waters (\geq 35‰). This hypothesis was accepted for 3 (Dendrobranchiata, Caridea and Brachyura) of the 5 Decapoda Order crustacean taxa studied. This study also showed that terrestriality is a factor that contributes to the emergence of hyporegulation, mainly due to dehydration and increased salt

concentration in hemolymph, which causes the need to actively secrete salt in this environment. In addition, the cluster analysis contradicted previous analyzes and showed strong evidence that the apical V-H⁺-ATPase (and hyperregulation) enzyme emerged earlier than the NKCC basolateral (and hyporegulation) protein in the gill cells of the crustaceans of the Infra-order Brachyura. Finally, this study also showed that there is a *trade-off* between osmotic capacity and body size for Brachyura. This *trade-off* may be related to carapace calcification, since both salt secretion and carapace calcification require energy (ATP) for the activity of Na⁺/K⁺-ATPase and Ca²⁺-ATPase enzymes, respectively, and these crustaceans compensate for a lesser capacity to grow and calcify the carapace with a greater ability to hyporegulate the hemolymph osmolality or a lesser ability to hyporegulate the hemolymph osmolality with a greater capacity to grow and calcify the carapace.

6. PERSPECTIVES

In future research, we suggest that further osmoregulation studies be conducted with the semi-terrestrial/freshwater families Potamonautidae, Potamidae and Gecarcinucidae, which together have more than 600 species (YEO et al., 2008), to test whether our hypothesis (that hyperregulation is associated with hyporegulation) also applies to these species not studied in the present work. In the Caridea a greater focus is also needed on the species of the Atyidae family, which has more freshwater representatives than the Palaemonidae family (DE GRAVE et al., 2015), but has a smaller number of osmoregulation works (present study). In the Dendrobranchiata we suggest osmoregulation studies with the only exclusively freshwater species of the *Acetes* genus, which is the shrimp *Acetes paraguayensis* (OMORI, 1975; VERESHCHAKA, 2017). In the species of freshwater crayfish of the Astacidea (families Astacidae, Cambaridae and Parastacidae) and anomurans of the Aeglidae family, since they are hololimnetic (FARIA et al., 2011) and have lived for many millions of years in freshwater, we believe that these species are osmoconformers or have a poor hyporegulatory capacity at high salinities.

In addition, we also suggest that studies be conducted that correlate osmoregulation with carapace calcification in Brachyura crustaceans. These studies can compare small sized marine/semi-terrestrial crabs that have a high

hyporegulatory capacity, as the species of the genera *Leptuca*, *Minuca*, *Armases* or *Sesarma*, with large osmoconformers marine crabs, showing the activity of Ca^{2+} -ATPase enzyme in calcifying tissues, such as cuticular hypodermis, gastric epithelium and posterior caeca and the activity of the enzyme Na^{+} - K^{+} -ATPase in the gills, to support the hypothesis that species that spend a lot of energy for carapace calcification spend little energy for hyporegulation and vice versa.

REFERENCES

- ALLAN, G.F.; MAGUIRE, G.B.; Effect of pH and salinity on survival, growth and osmoregulation in *Penaeus monodon* Fabricius. **Aquaculture** 107: 33-47, 1992.
- ANGER, K. **The Biology of Decapod Crustacean Larvae**. Crustacean issues, vol.14. A.A. Balkema, Lisse, 2001.
- ANGER, K.; TORRES, G.; CHARMANTIER-DAURES, M.; CHARMANTIER, G. Adaptive diversity in congeneric coastal crabs: Ontogenetic patterns of osmoregulation match life-history strategies in *Armases* spp (Decapoda, Sesamidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 367: 28-36, 2008.
- AUGUSTO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.; MCNAMARA, J.C. The ontogeny of isosmotic intracellular regulation in the diadromous, freshwater palaemonid shrimps, *Macrobrachium amazonicum* and *M. olfersi* (Crustacea, Decapoda). **Journal of Crustacean Biology** 27 (4): 626-634, 2007a.
- AUGUSTO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.; MCNAMARA, J.C. Adaptive shifts in osmoregulatory strategy and the invasion of fresh water by brachyuran crabs: evidence from *Dilocarcinus pagei* (Trichodactylidae). **Journal of Experimental Zoology** 307A: 688-698, 2007b.
- AUGUSTO, A.; PINHEIRO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.J.; MCNAMARA, J.C. Evolutionary transition to freshwater by ancestral marine palaemonids: evidence from osmoregulation in a tide pool shrimp. **Aquatic Biology** 7: 113-122, 2009.
- BARNES, R.S.K. The osmotic behavior of a number of grapsoid crabs with respect to their differential penetration of an estuarine system. **Journal of Experimental Biology** 47: 535-551, 1967.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Artmed. Porto Alegre, 2007.
- BEZERRA, L.E.A.; COELHO, P.A. Intraspecific variation in preserved specimens of the fiddler crabs *Uca panacea* and *Uca pugilator* (Decapoda: Ocypodidae). **Zoologia** 26 (1): 175-182, 2009.
- BEZERRA, L.E.A. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. **Nauplius** 20 (2): 203-246, 2012.
- BINDU, R.P.; DIWAN, A.D. Osmoregulatory Adaptations of the Shrimp *Metapenaeus monoceros* in an Estuarine Environment. **Proceedings of the Indian National Science Academy** B63 (4): 315-322, 1997.
- BIRCHARD, G.F.; DROLET, L.; MANTEL, L.H. The effect of reduced salinity on osmoregulation and oxygen consumption in the lady crab, *Ovalipes ocellatus* (Herbst). **Comparative Biochemistry and Physiology** 71A: 321-324, 1982.
- BLASCO, E.; FORWARD, R.B Jr. Osmoregulation of the xanthid crab, *Panopeus herbstii*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 90A (1): 135-139, 1988.

BOZZA, D.C.; FREIRE, C.A.; PRODOCIMO, V. Osmo-ionic regulation and carbonic anhydrase, Na⁺/K⁺-ATPase and V-H⁺-ATPase activities in gills of the ancient freshwater crustacean *Aegla schmitti* (Anomura) exposed to high salinities. **Comparative Biochemistry and Physiology** 231A: 201-208, 2019.

BRACKEN, H.D.; DE GRAVE, S.; FELDER, D.L. Phylogeny of the infraorder Caridea based on nuclear and mitochondrial genes (Crustacea: Decapoda), 274-300. In: MARTIN, J.W.; FELDER, D.L.; CRANDALL, K.A., (eds.), **Decapod Crustacean Phylogenetics** (Crustacean Issues 18). – CRC Press, Boca Raton, 2009.

BRANCO, J.O.; VERANI, J.R. Aspectos bioecológicos do camarão-rosa *Penaeus brasiliensis* Latreille (Natantia, Penaeidae) da Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 15 (2): 345-351, 1998.

BRITO, R.; CHIMAL, M.E.; ROSAS, C. Effect of salinity in survival, growth, and osmotic capacity of early juveniles of *Farfantepenaeus brasiliensis* (Decapoda: Penaeidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 244: 253-263, 2000.

BROWN, A.C.; TERWILLIGER, N.B. Developmental changes in ionic and osmotic regulation in the Dungeness crab, *Cancer magister*. **Biological Bulletin** 182 (2): 270-277, 1992.

BÜCKLE, L.F.; BARÓN, B.; HERNÁNDEZ, M. Osmoregulatory capacity of the shrimp *Litopenaeus vannamei* at different temperatures and salinities, and optimal culture environment. **Revista de Biología Tropical** 54 (3): 45-53, 2006.

BUCKUP, L.; BOND-BUCKUP, G. **Os Crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Editora da Universidade, UFRGS, 1999.

BURSEY, C.R.; BONNER, E.E. Osmotic regulation and salinity tolerance of the mole crab, *Emerita talpoida* (Say)(Crustacea, Anomura). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 57A: 207-210, 1977.

BURSEY, C.R. Salinity tolerance and osmotic response in two species of spider crabs of the genus *Libinia* (Decapoda Brachyura, Majidae). **Crustaceana** 42 (2): 194-200, 1982.

CAIN, M.L.; BOWMAN, W.D.; HACKER, S.D. **Ecologia**. Porto Alegre, Artmed 3ª edição, 2018.

CAMPBELL, P.J.; JONES, M.B. Water permeability of *Palaemon longirostris* and other euryhaline caridean prawns. **Journal of Experimental Biology** 150: 145-158, 1990.

CANTELMO, A.C. Water permeability of isolated tissues from decapod crustaceans. I. Effect of osmotic conditions. **Comparative Biochemistry and Physiology** 58A: 343-348, 1977.

CAPPARELLI, M.V.; ABESSA, D.M.; MCNAMARA, J.C. Effects of metal contamination in situ on osmoregulation and oxygen consumption in the mudflat fiddler crab *Uca rapax* (Ocypodidae, Brachyura). **Comparative Biochemistry and Physiology** C 185-186: 102-111, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2016.03.004>.

CAPPARELLI, M.V.; MCNAMARA, J.C.; GROSELL, M. Effects of waterborne copper delivered under two different exposure and salinity regimes on osmotic and ionic regulation in the mudflat fiddler crab, *Minuca rapax* (Ocypodidae, Brachyura). **Ecotoxicology and Environmental Safety** 143: 201-209, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.05>.

CARROLL, J. Seasonal abundance, size composition and growth of rock crab, *Cancer antennarius* Stimpson, off central California. **Journal of Crustacean Biology** 2 (4): 549-561, 1982.

CASTILLE, F.L.Jr.; LAWRENCE, A.L. A comparison of the osmotic, sodium, and chloride concentrations between the urine and hemolymph of *Penaeus setiferus* (L.) and *Penaeus stylirostris* Stimpson. **Comparative Biochemistry and Physiology** 70A: 525-528, 1981.

CHARMANTIER, G.; THUET, P.; CHARMANTIER-DAURES, M. La regulation osmotique et ionique chez *Homarus gammarus* (L.) (Crustacea:Decapoda). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 76: 191-199, 1984.

CHARMANTIER, G.; CHARMANTIER-DAURES, M. Osmoregulation and salinity tolerance in zoeae and juveniles of the snow crab *Chionoecetes opilio*. **Aquatic Living Resources** 8: 171-179, 1995.

CHARMANTIER, G.; CHARMANTIER-DAURES, M.; ANGER, K. Ontogeny of osmoregulation in the grapsid crab *Armases miersii* (Crustacea, Decapoda). **Marine Ecology Progress Series** 164: 285-292, 1998.

CHARMANTIER, G.; HOAND, C.; LIGNOT, J.H. CHARMANTIER-DAURES, M. Ecophysiological adaptation to salinity throughout a life cycle: a review in Homarid lobsters. **Journal of Experimental Biology** 204: 967-977, 2001.

CHARMANTIER, G.; CHARMANTIER-DAURES, M.; TOWLE, D. Osmotic and ionic regulation in aquatic arthropods. In: EVANS, D.H., editor. **Osmotic and ionic regulation**. Cells and animals. Boca Raton: CRC Press. P 165-230, 2009.

CHEN, J.C.; CHIA, P.G. Osmotic and Ionic Concentrations of *Scylla serrata* (Forskål) Subjected to Different Salinity Levels. **Comparative Biochemistry and Physiology** 117A (2): 239-244, 1997.

CHEN, J.C.; LIN, J.L. Responses of osmotic and chloride concentrations of *Penaeus chinensis* Osbeck subadults acclimated to different salinity and temperature levels. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 179: 267-278, 1994a.

CHEN, J.C.; LIN, J.L. Osmolality and chloride concentration in the haemolymph of subadult *Penaeus chinensis* subjected to different salinity levels. **Aquaculture** 125: 167-174, 1994b.

CHEN, J.C.; LIN, J.N. Osmotic concentration and tissue water of *Penaeus chinensis* juveniles reared at different salinity and temperature levels. **Aquaculture** 164: 173-181, 1998.

CHUNG, K.F.; LIN, H.C. Osmoregulation and Na, K-ATPase expression in osmoregulatory organs of *Scylla paramamosain*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 144A: 48-57, 2006.

CIELUCH, U.; CHARMANTIER, G.; GROUSSET, E.; CHARMANTIER-DAURES, M.; ANGER, K. Osmoregulation, immunolocalization of Na⁺/K⁺-ATPase, and ultrastructure of branchial epithelia in the developing brown shrimp, *Crangon crangon* (Decapoda, Caridea). **Physiological and Biochemical Zoology** 78 (6): 1017-1025, 2005.

CIELUCH, U.; ANGER, K.; CHARMANTIER-DAURES, M.; CHARMANTIER, G. Osmoregulation and immunolocalization of Na⁺/K⁺-ATPase during the ontogeny of the mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Grapsoidea). **Marine Ecology Progress Series** 329: 169-178, 2007.

COROTTO, F.S.; HOLLIDAY, C.W. Branchial Na-K-ATPase and osmoregulation in the purple shore crab, *Hemigrapsus nudus* (Dana). **Comparative Biochemistry and Physiology** 113A (4): 361-368, 1996.

DAMLE, R.S.; DESHMUKH, V.D. Salinity tolerance and fishery of mud shrimp *Solenocera crassicornis* (H. Milne Edwards) in the coastal waters of Mumbai. **Journal of the Marine Biological Association of India** 53 (2): 230-236, 2011.

DE GRAVE, S.; PENTCHEFF, N.D.; AHYONG, S.T.; CHAN, T-Y.; CRANDALL, K.A.; DWORSCHAK, P.C.; FELDER, D.L.; FELDMANN, R.M.; FRANSEN, C.H.J.M.; GOULDING, L.Y.D. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology** Supplement 21: 1-109, 2009.

DE GRAVE, S.; SMITH, K.G.; ADELER, N.A.; ALLEN, D.J., ALVAREZ, F.; ANKER, A. Dead Shrimp Blues: A Global Assessment of Extinction Risk in Freshwater Shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea). **PLoS ONE** 10(3): e0120198, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0120198

DEVESCOVI, M.; LUCU, C. Copper levels during osmotic stress in the shore crab *Carcinus aestuarii*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 115C (3): 195-200, 1996.

DHAOUADI-HASSEN, S.; TRILLES, J.P.; CHARMANTIER, G.; BOUMAIZA, M. Ecophysiologie d'une crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) (Crustacea, Decapoda) dans trois barrages tunisiens: résultats préliminaires. **Zoologica baetica** 15: 175-183, 2004.

DING, S.; WANG, F.; DONG, S.; GAO, Q. Effects of salinity fluctuation amplitudes on growth, osmolarity, Na⁺ -K⁺ - ATPase activity and Hsp70 of juvenile Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis* Osbeck. **Chinese Journal of Oceanology and Limnology** 27 (4): 723-728, 2009.

DISSANAYAKE, A.; ISHIMATSU, A. Osmoregulatory ability and salinity tolerance in several decapod crustaceans (Palaemonidae & Penaeidae) of the East China Sea. **Plankton & Benthos Research** 6 (3): 135-140, 2011.

ESSER, L.; CUMBERLIDGE, N. Evidence that salt water may not be a barrier to the dispersal of Asian freshwater crabs (Decapoda: Brachyura:

Gecarcinucidae and Potamidae). **Raffles Bulletin of Zoology** 59 (2): 259-268, 2011.

FALEIROS, R.O.; GOLDMAN, M.H.S.; FURRIEL, R.P.M.; MCNAMARA, J.C. Differential adjustment in gill Na⁺/K⁺- and V-ATPase activities and transporter mRNA expression during osmoregulatory acclimation in the cinnamon shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Palaemonidae). **Journal of Experimental Biology** 15: 3894-3905, 2010.

FALEIROS, R.O.; FURRIEL, R.P.M.; MCNAMARA, J.C. Transcriptional, translational and systemic alterations during the time course of osmoregulatory acclimation in two palaemonid shrimps from distinct osmotic niches. **Comparative Biochemistry and Physiology** 212A: 97-106, 2017.

FALEIROS, R.O.; GARÇON, D.P.; LUCENA, M.N.; MCNAMARA, J.C.; LEONE, F.A. Short- and long-term salinity challenge, osmoregulatory ability, and (Na⁺, K⁺)-ATPase kinetics and α -subunit mRNA expression in the gills of the thinstripe hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Anomura, Diogenidae). **Comparative Biochemistry and Physiology** 225A: 16-25, 2018. doi: 10.1016/j.cbpa.2018.06.016

FARIA, S.C.; AUGUSTO, A.S.; MCNAMARA, J.C. Intra- and extracellular osmotic regulation in the hololimnetic Caridea and Anomura: a phylogenetic perspective on the conquest of fresh water by the decapod Crustacea. **Journal of Comparative Physiology** 181B: 175-186, 2011.

FARIA, S.C.; THURMAN, C.L.; MCNAMARA, J.C. Phylogenetic patterns and the adaptive osmoregulatory evolution in fiddler crabs (Brachyura, *Uca*). **Plos One** 12 (2): e0171870, 2017. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0171870>.

FERNANDES, F.A.; DUTRA, B.K.; MOSELE, F.; ARAUJO, A.S.R.; FERREIRA, G.D.; BELLÓ-KLEIN, A.; KUCHARSKI, L.C.; VINAGRE, A.S.; DA SILVA, R.S.M. Redox and metabolic strategies developed by anterior and posterior gills of the crab *Neohelice granulata* after short periods of hypo- or hyperosmotic stress. **Science of the Total Environment** 639: 457-464, 2018.

FOSTER, C.; AMADO, E.M.; SOUZA, M.M.; FREIRE, C.A. Do osmoregulators have lower capacity of muscle water regulation than osmoconformers? A study on decapods crustaceans. **Journal of Experimental Zoology** 313A: 80-94, 2010.

FREEL, R.W. Patterns of water solute regulation in the muscle fibres of osmoconforming marine decapod crustaceans. **Journal of Experimental Biology** 72: 107-126, 1978.

FREIRE, C.A., CAVASSIN, F.; RODRIGUES, E.M.; TORRES, A.H.; MCNAMARA, J.C. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. **Comparative Biochemistry and Physiology** 136A: 771-778, 2003.

FREIRE, C.A.; ONKEN, H.; MCNAMARA, J.C. A structure-function analysis of ion transport in crustacean gills and excretory organs. **Comparative Biochemistry and Physiology** 151A: 272-304, 2008a.

FREIRE, C.A.; AMADO, E.M.; SOUZA, L.R.; VEIGA, M.P.; VITULE, J.R.; SOUZA, M.M.; PRODOCIMO, V. Muscle water control in crustaceans and fishes as a function of habitat, osmoregulatory capacity, and degree of euryhalinity. **Comparative Biochemistry and Physiology** 149A: 435-446, 2008b.

FREIRE, C.A.; MARASCHI, A.C.; LARA, A.F.; AMADO, E.M.; PRODOCIMO, V. Late rise in hemolymph osmolality in *Macrobrachium acanthurus* (diadromous freshwater shrimp) exposed to brackish water: Early reduction in branchial Na(+)/K(+) pump activity but stable muscle HSP70 expression. **Comparative Biochemistry and Physiology** 216B: 69-74, 2018.

GARÇON, D.P.; MASUI, D.C.; MANTELATTO, F.L.M.; FURRIEL, R.P.M.; MCNAMARA, J.C.; LEONE, F.A. Hemolymph ionic regulation and adjustments in gill (Na⁺, K⁺)-ATPase activity during salinity acclimation in the swimming crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Brachyura). **Comparative Biochemistry and Physiology** 154A: 44-55, 2009.

GENOVESE, G.; LUCHETTI, C.G.; LUQUET, C.M. Na⁺/K⁺-ATPase activity and gill ultrastructure in the hyper- hypo-regulating crab *Chasmagnathus granulatus* acclimated to dilute, normal and concentrated seawater. **Marine Biology** 144: 111-118, 2004.

GILLIKIN, D.P. Osmoregulatory ability of *Chiromantes ortmanni* (Crosnier, 1965) subjected to dilute and hypersaline seawater. **Crustaceana** 77 (1): 67-74, 2004.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E.; PASCUAL, E.; CUESTA, J.A.; DRAKE, P. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). **Estuarine Coastal and Shelf Science** 67: 293-302, 2006.

GREENAWAY, P. Calcium balance and molting in the Crustacea. **Biological Reviews** 60: 425-454, 1985.

GREENAWAY, P. Sodium balance and adaptation to fresh water in the amphibious crab *Cardisoma hirtipes*. **Physiological Zoology** 62 (3): 639-953, 1989.

GROSS, W.J. Aspects of osmotic regulation in crabs showing the terrestrial habit. **The American Naturalist** 89: 205-222, 1955.

GUERIN, J.L.; STICJKLE, W.B. A comparative study of two sympatric species within the genus *Callinectes*: osmoregulation, long-term acclimation to salinity and the effects of salinity on growth and moulting. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 218: 165-186, 1997.

HAGERMAN, L. Osmoregulation and sodium balance in *Crangon vulgaris* (Fabricius) (Crustacea, Natantia) in varying salinities. **Ophelia** 9: 21-30, 1971.

HARDY, H.; MUNRO, J.; DUTIL, J.-D. Temperature and salinity tolerance of the soft-shell and hard-shell male snow crab. *Chionoecetes opilio*. **Aquaculture** 122: 249-265, 1994.

HARRIS, R.R.; MICALLEF, H. Osmotic and ionic regulation in *Potamon edulis*, a freshwater crab from Malta. **Comparative Biochemistry and Physiology** 38A: 769-776, 1971.

HAVIRD, J.C.; SANTOS, S.R.; HENRY, R.P. Osmoregulation in the Hawaiian anchialine shrimp *Halocaridina rubra* (Crustacea: Atyidae): expression of ion transporters, mitochondria-rich cell proliferation, and hemolymph osmolality during salinity transfers. **Journal of Experimental Biology** 217: 2309-2320, 2014.

HENRY, R.P.; CAMERON, J.N. The distribution and partial characterization of carbonic anhydrase in selected aquatic and terrestrial decapods crustaceans. **Journal of Experimental Zoology** 221: 309-321, 1982.

HENRY, R.P.; PERRY, H.M.; TRIGG, C.B.; HANDLEY, H.L.; KRAUP, A. Physiology of two species of deep-water crabs, *Chaceon fenneri* and *C. quinquedens*: gill morphology and hemolymph ionic and nitrogen concentrations. **Journal of Crustacean Biology** 10 (3): 375-381, 1990.

HENRY, R.P. Environmentally mediated carbonic anhydrase induction in the gills of euryhaline crustaceans. **Journal of Experimental Biology** 204: 991-1002, 2001.

HICKMAN, C.P.; ROBERTS, L.S.; KEEN, S.L.; EISENHOUR, D.J.; LARSON, A., l'ANSON, H. **Princípios Integrados de Zoologia**. Guanabara Koogan, 16ª edição, Rio de Janeiro, 2016.

HOLDICH, D.M.; HORLIOGLU, M.M.; FIRKINS, I. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 44: 147-154, 1997.

HOLTHUIS, L.B. **Shrimps and prawns of the world: an annotated catalogue of species of interest to fisheries**. In **FAO Species Catalogue: FAO Fisheries Synopsis** 125 (1). Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations, 1980.

HONG-YU, L.; LU-QING, P.; DEBIN, Z. Effects of Salinity on Biogenic Amines, Hemolymph Osmotic Pressure, and Activity of Gill's Na⁺/K⁺-ATPase in *Charybdis japonica* (Crustacea, Decapoda). **Journal of the World Aquaculture Society** 39 (6): 812-820, 2008.

HUANG, Y-H.; ZHANG, M.; LI, Y-M.; WU, D-L.; LIU, Z-Q.; JIANG, Q-C.; ZHAO, Y-L. Effects of salinity acclimation on the growth performance, osmoregulation and energy metabolism of the oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* (De Haan). **Aquaculture Research** 50: 685-693, 2019.

HUONG, D.T.T.; JASMANI, S.; JAYASANKAR, V., WILDER, M. Na/K-ATPase activity and osmo-ionic regulation in adult whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei* exposed to low salinities. **Aquaculture** 304: 88-94, 2010.

JILLETTE, N.; CAMMACK, L.; LOWENSTEIN, M.; HENRY, R.P. Down-regulation of activity and expression of three transport-related proteins in the gills of

the euryhaline green crab, *Carcinus maenas*, in response to high salinity acclimation. **Comparative Biochemistry and Physiology** 158A: 189-193, 2011.

JONES, L.L. Osmotic regulation in several crabs of the Pacific Coast of North America, **Journal of Cellular and Comparative Physiology** 18: 79-92, 1941.

KAKA, R.M.; JUNG'A, J.O.; BADAMANA, M.; RUWA, R.K.; KARISA, H.C. Morphometric length-weight relationships of wild penaeid shrimps in Malindi-Ungwana Bay: Implications to aquaculture development in Kenya. **Egyptian Journal of Aquatic Research** 45: 167-173, 2019.

KATAYAMA, T.; KUNISAKI, Y.; SHIMAYA, M.; SIMPSON, K.L.; CHICHESTER, C.O. The biosynthesis of astaxanthin. XIV. The conversion of labelled beta-carotene-15, 15-3H into astaxanthin in the crab, *Portunus tuberculatus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 48B: 269-272, 1973.

KERLEY, D.E.; PRITCHARD, A.W. Osmotic regulation in the crayfish, *Pacifastacus leniusculus*: stepwise acclimated to dilutions of seawater. **Comparative Biochemistry and Physiology** 20: 101-113, 1967.

KLOMPMAKER, A.A.; SCHWEITZER, C.E.; FELDMANN, R.M.; KOWALEWSKI, M. Environmental and scale-dependent evolutionary trends in the body size of crustaceans. **Proceedings Royal Society B** 282: 20150440, 2015. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0440>.

KONG, X.; WANG, G.; LI, S. Seasonal variations of ATPase activity and antioxidant defence in gills of the mud *Scylla serrata* (Crustacea, Decapoda). **Marine Biology** 154: 269-276, 2008.

LANG, M.A. Correlation between osmoregulation and cell volume regulation. **American Journal of Physiology** 252: R768-R773, 1987.

LESSELLS, C.M. The evolution of life histories. In: **Behavioural Ecology**, 3rd edn (J.R. Krebs & N.B. Davies, eds), 32-68. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1991.

LIMA, A.G.; MCNAMARA, J.C.; TERRA, W.R. Regulation of hemolymph osmolytes and gill Na⁺/K⁺-ATPase activities during acclimation to saline media in the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 215: 81-91, 1997.

LIN, S.-C.; LIOU, C.-H.; CHENG, J.-H. The role of the antennal glands in ion and body volume regulation of cannulated *Penaeus monodon* reared in various salinity conditions. **Comparative Biochemistry and Physiology** 127A: 121-129, 2000.

LIN, H.C.; SU, Y.C.; SU, S.H. A comparative study of osmoregulation in four fiddler crabs. **Zoological Science** 19 (6): 643-650, 2002.

LIU, H.; PAN, L.; LÜ, F. Effect of salinity on haemolymph osmotic pressure, sodium concentration and Na⁺-K⁺-ATPase activity of gill of Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*. **Journal of Ocean University of China** 7 (1): 77-82, 2008.

LOCKWOOD, A.P.M. The osmoregulation of Crustacea. **Biological Reviews** 37: 257-305, 1962.

LU, Y.L.; WANG, F.; JIA, X.Y.; GAO, Q.F.; DONG, S.L. A laboratory simulation of the effects of acute salinity decrease on osmoregulation and Hsps expression in the swimming crab, *Portunus trituberculatus*: implications for aquaculture. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 46 (5): 301-311, 2013.

LUCU, C.; SIEBERS, D.; SPERLING, K.-R. Comparison of osmoregulation between Adriatic and North sea *Carcinus*. **Marine Biology** 22: 85-95, 1973.

LUCU, C.; DEVESCOVI, M. Osmoregulation and branchial Na⁺, K⁺-ATPase in the lobster *Hommerus gammarus* acclimated to dilute seawater. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 234: 291-304, 1999.

LUCU, C.; DEVESCOVI, M.; SKARAMUCA, B.; KOZUL, V.V. Gill Na, K-ATPase in the spiny lobster *Palinurus elephas* and other marine osmoconformers. Adaptiveness of enzymes from osmoconformity to hyperregulation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 246: 163-178, 2000.

LULL, R.S. **Organic Evolution**, First Edition, 729 pages, Macmillan Co., New York, 1917.

LUQUET, G. Biomineralizations: insights and prospects from crustaceans. **ZooKeys** 176: 103-121, 2012.

MAÑANES, A.A.L.; MAGNONI, L.J.; GOLDEMBERG, A.L. Branchial carbonic anhydrase (CA) of gills of *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). **Comparative Biochemistry and Physiology** 127B: 85-95, 2000.

MARASCHI, A.C. **O cotransportador Na⁺, K⁺, 2Cl⁻ e a secreção de cloreto branquial em camarões Palaemonidae (Decapoda, Crustacea): padrões moleculares, fisiológicos e evolutivos**. 122 p. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

MARTINEZ, A.-S.; TOULLEC, J.-Y.; SHILLITO, B.; CHARMANTIER-DAURES, M.; CHARMANTIER, G. Hydromineral regulation in the hydrothermal vent crab *Bythograea thermydron*. **Biological Bulletin** 201 (2): 167-174, 2001.

MCGAW, I.J.; REIBER, C.L.; GUADAGNOLI, J.A. Behavioral physiology of four crab species in low salinity. **Biological Bulletin** 196 (2): 163-176, 1999.

MCGAW, I.J. Impacts of habitat complexity on physiology: purple shore crabs tolerate osmotic stress for shelter. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 53: 865-876, 2001.

MCNAMARA, J.C. The time course of osmotic regulation in the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Decapoda, Palaemonidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 107: 245-251, 1987.

MCNAMARA, J.C.; FARIA, S.C. Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. **Journal of Comparative Physiology** 182B: 997-1014, 2012.

MINI, P. **Studies on osmotic adaptations with respect to haemolymph osmolality and changes in gill structure in *Metapenaeus dobsoni* (Miers)**. 78 p. Dissertação de Mestrado. Cochin University of Science and Technology, Cochin, 1990.

MITCHELL, R.T.; HENRY, R.P. Carbonic anhydrase induction in euryhaline crustaceans is rate-limited at the post-transcriptional level. **Comparative Biochemistry and Physiology** 169A: 15-23, 2014.

MOREIRA, G.S.; NGAN, P.V.; MOREIRA, P.S.; SHUMWAY, S.E. The effect of salinity on the osmo-ionic regulation of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). **Comparative Biochemistry and Physiology** 91A (1): 105-108, 1988.

NEWSOM, J. E.; DAVIS, K. B. Osmotic responses of haemolymph in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) and white river crayfish (*P. zonangulus*) to changes in temperature and salinity. **Aquaculture** 126: 373-381, 1994.

OMORI, M. The systematics, biogeography, and fishery of epipelagic shrimps of the genus *Acetes* (Crustacea, Decapoda, Sergestidae). **Bulletin of the Ocean Research Institute - University of Tokyo** (Japan) 7: 1-91, 1975.

ONKEN, H.; TRESGUERRES, M.; LUQUET, C.M. Active NaCl absorption across posterior gills of hyperosmoregulating *Chasmagnathus granulatus*. **Journal of Experimental Biology** 206: 1017-1023, 2003.

ORDIANO, A.; ALVAREZ, F.; ALCARAZ, G. Osmoregulation and oxygen consumption of the hololimnetic prawn, *Macrobrachium tuxtilaense* at varying salinities (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana** 78: 1013-1022, 2005.

PALLARÉS, S.; ARRIBAS, P.; BILTON, D.T.; MILLÁN, A.; VELASCO, J. The Comparative Osmoregulatory Ability of Two Water Beetle Genera Whose Species Span the Fresh-Hypersaline Gradient in Inland Waters (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae). **PLoS ONE** 10(4): e0124299, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0124299

PAVIČIĆ-HAMER, D.; DEVESCOVI, M.; LUCU, C. Activation of carbonic anhydrase in branchial cavity tissues of lobsters (*Homarus gammarus*) by dilute seawater exposure. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 287: 79-92, 2003.

PENNEY, C.M.; PATTON, R.L.; WHITELEY, N.M.; DRIEDZIC, W.R.; MCGAW, I.J. Physiological responses to digestion in low salinity in the crabs *Carcinus maenas* and *Cancer irroratus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 191A: 127-139, 2016.

PÉQUEUX, A.; VALLATA, A.C.; GILLES, R. Blood proteins as related to osmoregulation in Crustacea. **Comparative Biochemistry and Physiology** 64A: 433-435, 1979.

PÉQUEUX, A. Osmotic regulation in crustaceans. **Journal of Crustacean Biology** 15 (1): 1-60, 1995.

PEREIRA, M.J. **Estrutura populacional do gênero *Callinectes* na Baía da Babitonga, São Francisco do Sul, SC**. 61p. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Itajaí – Univali, Itajaí, 2006.

PETERS, R. **The ecological implications of body size**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1983.

PILLER, S.C.; HENRY, R.P.; DOELLER, J.E.; KRAUS, D.W. A comparison of the gill physiology of two euryhaline crab species, *Callinectes sapidus* and *Callinectes similis*. I. Energy production, transport-related enzymes and osmoregulation as a function of acclimation salinity. **Journal of Experimental Biology** 198: 349-358, 1995.

PIERROT, C.; PÉQUEUX, A.; THUET, P. Effects of ions substitutions and of inhibitors on transepithelial potential difference and sodium fluxes in perfused gills of the crab *Pachygrapsus marmoratus*. **Archives of Physiology and Biochemistry** 103 (4): 466-475, 1995.

POUPIN, J.; DAVIE, P.J.F.; CEXUS, J.-C. A revision of the genus *Pachygrapsus* Randall 1840 (Crustacea: Decapoda: Brachyura, Grapsidae), with special reference to the Southwest Pacific species. **Zootaxa** 1015: 1-66, 2005.

POTTER, I.C.; CHRYSAL, P.J.; LONERAGAN, N.R. The biology of the blue manna crab, *Portunus pelagicus* in an Australian estuary. **Marine Biology** 78: 75-85, 1983.

REBELO, M.F.; SANTOS, E.A.; MONSERRAT, J.M. Ammonia exposure of *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda) Dana, 1851: accumulation in haemolymph and effects on osmoregulation. **Comparative Biochemistry and Physiology** 122A: 429-435, 1999.

RHODES-ONDI, S.E.; TURNER, R.L. Salinity tolerance and osmotic response of the estuarine hermit crab *Pagurus maclaughlinae* in the Indian River Lagoon, Florida. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 86: 189-196, 2010.

RICKLEFS, R.; RELYEA, R. **A Ecomonia da Natureza**. Guanabara Koogan 7ª edição, Rio de Janeiro, 2016.

ROBERT, R.; BORZONE, C.A.; NATIVIDADE, C.D. Os camarões da fauna acompanhante na pesca dirigida ao camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) no litoral do Paraná. **Boletim do Instituto de Pesca** 33 (2): 237-246, 2007.

ROMANO, N., ZENG, C. The effects of salinity on the survival, growth and haemolymph osmolality of early juvenile blue swimmer crabs, *Portunus pelagicus*. **Aquaculture** 260: 151-162, 2006.

ROMANO, N.; ZENG, C. Survival, osmoregulation and ammonia-N excretion of blue swimmer crab, *Portunus pelagicus*, juveniles exposed to different ammonia-N and salinity combinations. **Comparative Biochemistry and Physiology** 151C: 222-228, 2010.

ROY, L.A.; DAVIS, D.A.; SAOUD, I.P.; HENRY, R.P. Branchial carbonic anhydrase activity and ninhydrin positive substances in the Pacific white

shrimp, *Litopenaeus vannamei*, acclimated to low and high salinities. **Comparative Biochemistry and Physiology** 147A: 404-411, 2007.

RUPPERT, E.E.; FOX, R.S.; BARNES, R.D. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva**. São Paulo, Roca, 7ª edição, 2005.

SALMON, M.; FERRIS, S.D.; JOHNSTON, D.; HYATT, G.; WHITT, G.S. Behavioral and biochemical evidence for species distinctiveness in the fiddler crabs, *Uca speciosa* and *Uca spinicarpa*. **Evolution** 33 (1): 182-191, 1979.

SANTOS, M.C.F.; SALOMÃO, L.C. Haemolymph osmotic and ionic concentrations in the gecarcinid crab *Ucides cordatus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 81A (3): 581-583, 1985.

SANTOS, M.C.F.; MOREIRA, G.S. Time course of osmoionic compensations to acute salinity exposure in the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 235: 91-104, 1999.

SANTOS, M.C.F. Drinking and osmoregulation in the mangrove crab *Ucides cordatus* following exposure to benzene. **Comparative Biochemistry and Physiology** 133A: 29-42, 2002.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente**. 5ª. ed. São Paulo: Santos, 2002.

SCHUBART, C.D.; DIESEL, R. Osmoregulatory capacities and penetration into terrestrial habitats: a comparative study of Jamaican crabs of the genus *Armases* Abele, 1992 (Brachyura: Grapsidae: Sesarminae). **Bulletin of Marine Science**. 63 (2): 743-752, 1998.

SCHUBART, C.D.; DIESEL, R. Osmoregulation and the transition from marine to freshwater and terrestrial life: a comparative study of Jamaican crabs of the genus *Sesarma*. **Archiv für Hydrobiologie** 145 (3): 331-347, 1999.

SCHUBART, C.D.; CUESTA, J.A.; DIESEL, R.; FELDER, D.L. Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of nonmarine lineages within the American grapsoid crabs (Crustacea: Brachyura). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 15 (2): 179-190, 2000.

SETIARTO, A.; STRUSSMANN, C.A.; TAKASHIMA, F.; WATANABE, S.; YOKOTA, M. Short-term responses of adult kuruma shrimp *Marsupenaeus japonicus* (Bate) to environmental salinity: osmotic regulation, oxygen consumption and ammonia excretion. **Aquaculture Research** 35: 669-677, 2004.

SHARP, M.S.; NEFF, J.M. Steady state hemolymph osmotic and chloride ion regulation and percent body water in *Clibanarius vittatus* (Decapoda, Anomura) from the Texas Gulf coast. **Biochemistry and Physiology** 66A: 455-460, 1980.

SIMONIK, E.; HENRY, R.P. Physiological responses to emersion in the intertidal green crab, *Carcinus maenas* (L.). **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 47 (2): 101-115, 2014.

STEHLIK, L.L.; PIKANOWSKI, R.A.; MCMILLAN, D.G. The Hudson-Raritan estuary as a crossroads for distribution of blue (*Callinectes sapidus*), lady (*Ovalipes*

ocellatus), and Atlantic rock (*Cancer irroratus*) crabs. **Fishery Bulletin** 102: 693-710, 2004.

STERN, S.; BORUT, A.; COHEN, D. Osmotic and ionic regulation of the prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) adapted to varying salinities and ionic concentrations. **Comparative Biochemistry and Physiology** 86A (2): 373-379, 1987.

TANTULO, U.; FOTEDAR, R. Osmo and ionic regulation of black tiger prawn (*Penaeus monodon* Fabricius, 1798) juveniles exposed to K⁺ deficient inland saline water at different salinities. **Comparative Biochemistry and Physiology** 146A: 208-214, 2007.

TAVARES, C.; SEREJO, C.; MARTIN, J.W. A Preliminary Phylogenetic Analysis of the Dendrobranchiata Based on Morphological Characters, 261-279. In: MARTIN, J.W.; FELDER, D.L.; CRANDALL, K.A., (eds.), **Decapod Crustacean Phylogenetics** (Crustacean Issues 18). – CRC Press, Boca Raton, 2009.

THABET, R.; AYADI, H.; KOKEN, M.; LEIGNEL, V. Homeostatic responses of crustaceans to salinity changes. **Hydrobiologia** 799: 1-20, 2017.

THOMAS, R.E.; RICE, S.D. Salinity tolerance of adult and juvenile red king crabs *Paralithodes camtschatica*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 103A (3): 433-437, 1992.

THURMAN, C.L. Osmoregulation in Six Sympatric Fiddler Crab (genus *Uca*) from the Northwestern Gulf of Mexico. **Marine Ecology** (P.S.Z.N.) 23 (4): 269-284, 2002.

THURMAN, C.L. Osmoregulation by six species of fiddler crabs (*Uca*) from the Mississippi delta area in the northern Gulf of Mexico. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 291: 233-253, 2003a.

THURMAN, C.L. Osmoregulation in fiddler crabs (*Uca*) from temperate Atlantic and Gulf of Mexico coasts of North America. **Marine Biology** 142: 77-92, 2003b.

THURMAN, C.L. A comparison of osmoregulation among subtropical fiddler crabs (*Uca*) from Southern Florida and California. **Bulletin of Marine Science** 77 (1): 83-100, 2005.

THURMAN, C.L.; HANNA, J.; BENNETT, C. Ecophenotypic physiology: osmoregulation by fiddler crabs (*Uca* spp.) from the northern Caribbean in relation to ecological distribution. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 43 (5): 339-356, 2010.

THURMAN, C.L.; FARIA, S.C.; MCNAMARA, J.C. Geographical variation in osmoregulatory abilities among populations of ten species of fiddler crabs from the Atlantic coast of Brazil: a macrophysiological analysis. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 497: 243-253, 2017.

THWALA, M.; NEWMAN, B.K.; CYRUS, D.P. Influence of salinity and cadmium on the survival and osmoregulation of *Callinassa kraussi* and *Chiromantes*

eulimene (Crustacea: Decapoda). **African Journal of Aquatic Science** 36 (2): 181-189, 2011.

TRIGG, C.; PERRY, H.; BREHM, W. Size and weight relationships for the golden crab, *Chaceon fenneri*, and the red crab, *Chaceon quinque-dens*, from the eastern Gulf of Mexico. **Gulf Research Reports** 9 (4): 339-343, 1997.

TSANG, L.M.; SCHUBART, C.D.; AHYONG, S.T.; LAI, J.C.Y.; AU, E.Y.C.; CHAN, T-Y.; NG, P.K.L.; CHU, K.H. Evolutionary history of true crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the origin of freshwater crabs. **Molecular Biology and Evolution** 31 (5): 1173-1187, 2014. <http://doi:10.1093/molbev/msu068>

VERESHCHAKA, A.L. The shrimp superfamily Sergestoidea: a global phylogeny with definition of new families and an assessment of the pathways into principal biotopes. **Royal Society Open Science** 4: 170221, 2017. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.170221>

WANG, R.F.; ZHUANG P.; FENG, G.P.; ZHANG, L.Z.; HUANG, X.R.; JIA, X.Y. Osmotic and ionic regulation and Na⁺/K⁺-ATPase, carbonic anhydrase activities in mature Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Decapoda, Brachyura) exposed to different salinities. **Crustaceana** 85 (12-13): 1431-1447, 2012. <http://doi.org/10.1163/15685403-00003125>

WARBURG, M.R.; GOLDENBERG, S. Water loss and haemolymph osmolarity of *Potamon potamios*, an aquatic land crab, under stress of dehydration and salinity. **Comparative Biochemistry and Physiology** 79A (3): 451-455, 1984.

WARBURG, M.R.; GOLDENBERG, S.; TUDIVER, B. Osmotic and ionic regulation in two *Pachygrapsus* crabs, under varying salinities and dehydration. **Comparative Biochemistry and Physiology** 86A (4): 761-765, 1987.

WEIS, J.S. Interactions of methylmercury, cadmium, and salinity on regeneration in the fiddler crabs *Uca pugilator*, *Uca pugnax*, and *Uca minax*. **Marine Biology** 49: 119-124, 1978.

WHEATLY, M.G.; MCMAHON, B.R. Responses to hypersaline exposure in the euryhaline crayfish *Pacifastacus leniusculus*. I. The interaction between ionic and acid-base regulation. **Journal of Experimental Biology** 99: 425-445, 1982.

WHEATLY, M. G. Crustacean models for studying calcium transport: the journey from whole organisms to molecular mechanisms. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 77: 107-125, 1997.

WILDER, M.N.; IKUTA, K.; ATMOMARSONO, M.; HATTA, T.; KOMURO, K. Changes in osmotic and ionic concentrations in the hemolymph of *Macrobrachium rosenbergii* exposed to varying salinities and correlation to ionic and crystalline composition of the cuticle. **Comparative Biochemistry and Physiology** 119A: 941-950, 1998.

WORTHAM, J.L.; LAVELLE, A.D. Setal morphology of grooming appendages in the spider crab, *Libinia dubia*. **Journal of Morphology** 277: 1045-1061, 2016.

YEO, D.C.; NG, P.K.; CUMBERLIDGE, N.; MAGALHÃES, C.; DANIELS, S.R.; CAMPOS, M.R. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. **Hydrobiologia** 595: 275-286, 2008.

YOUNG, A.M. Osmoregulation in three hermit crab species, *Clibanarius vittatus*, *Pagurus longicarpus* Say and *P. pollicaris* Say (Crustacea: Decapoda: Anomura). **Comparative Biochemistry and Physiology** 63A: 377-382, 1979.

ZANDERS, I.P.; ROJAS, W.E. Osmotic and ionic regulation in the fiddler crab *Uca rapax* acclimated to dilute and hypersaline seawater. **Marine Biology** 125: 315-320, 1996.

SUPPLEMENTARY TABLE 1. Osmotic capacities (OC) (mOsm/kg H₂O) in decapods from various Sub/Infraorders.

Marine (30-38‰)				
Sub/infraorder species/ TL (Total Length) or CW (Carapace Width)	Habitat	Salinity Control / OC Control (mOsm kg H₂O)	Salinity Treatment/ OC Treatment (mOsm kg H₂O)	References
Dendrobranchiata				
<i>Penaeus brasiliensis</i>	Estuarine	35‰/ -178	5‰/ 230	Brito et al., 2000;
TL: 72.5 mm (male)	(juvenil)/		10‰/ 303	Branco and Verani, 1998
TL: 75 mm (female)	Marine		15‰/ 283	
Mean TL: 73.75 mm	(adult)		20‰/ 114	
			25‰/ 83 40‰/ - 402	
<i>Penaeus stylirostris</i>	Marine	36.2‰/ -275	10.8‰/ 201	Castille and Lawrence, 1981
TL: 68 mm	(adult)/ Estuarine (juvenil)		20.2‰/ 63	
<i>Penaeus vannamei</i>	Marine	34‰/ -223	10‰/ 364	Bücker et al., 2006;
TL: 59.8 mm	(adult)/ Estuarine (juveni)		16‰/ 236 22‰/ 92 28‰/ -95 40‰/ -408	
		34‰/ -283	10‰/ 367 16‰/ 210 22‰/ 55	

			28‰/ -113	
			40‰/ -457	
		34‰/ -216	10‰/ 483	
			16‰/ 345	
			22‰/ 152	
			28‰/ -1	
			40‰/ -261	
		34‰/ -209	10‰/ 409	
			16‰/ 257	
			22‰/ 118	
			28‰/ -36	
			40‰/ -372	
		30‰/ -140.1	2.5‰/ 557.2	Roy et al., 2007
			5‰/ 510.8	
			15‰/ 252	
			45‰/ -495.9	
<i>Penaeus japonicus</i>	Marine	35‰/ 3.6	20‰/ 87.7	Setiarto et al., 2004;
TL: 136.2 mm			25‰/ 14.2	Kaka et al, 2019
<i>Metapenaeus joyneri</i>	Marine	32‰/ -477	10‰/ 169	Dissanayake and Ishimatsu, 2011
TL: 87.59 mm			20‰/ 59	
			25‰/ -213	
<i>Penaeus semisulcatus</i>	Marine	32‰/ -510	10‰/ 80	Dissanayake and Ishimatsu, 2011
TL: 52.94 mm	(adult)/		20‰/ -205	
	Estuarine		25‰/ -295	

		(juvenile)		
<i>Penaeus chinensis</i>	Marine	30‰/ -158.5	10‰/ 286.3	Chen and Lin, 1994a;
TL: 127 mm			10‰/ 263.8	
			10‰/ 287.8	
			10‰/ 267.7	
			10‰/ 248.7	
			10‰/ 240.5	
			20‰/ 61	
			20‰/ 72.8	
			20‰/ 46.7	
			20‰/ 48.7	
			20‰/ 36.7	
			20‰/ 29.7	
			40‰/ -360	
			40‰/ -310	
			40‰/ -292.3	
			40‰/ -302.7	
			40‰/ -329	
			40‰/ -329.5	
		30‰/ -131.5	10‰/ 340.8	Chen and Lin, 1994b;
			20‰/ 95.8	
			40‰/ -286.4	
		30‰/ -166.5	20‰/ 54.7	Chen and Lin, 1998
			40‰/ -333.8	
		30‰/ -179.5	10‰/ 259	

			20‰/ 31.5	
			40‰/ -361.3	
		30‰/ -196	10‰/ 255.3	
			20‰/ 24.8	
			40‰/ -397	
		30‰/ -214	10‰/ 252.7	
			20‰/ 59	
			40‰/ -431	
<i>Penaeus monodon</i>	Marine	30‰/ -192	15‰/ 202	Allan and Maguire, 1992;
TL:170.9 mm	(adult)/			Kaka et al., 2019
	Estuarine			
	(juvenil)			
<i>Solenocera crassicornis</i>	Marine	35‰/ 0	22‰/ -183	Damle and Deshmukh, 2011
TLmín: 41mm			25‰/ -154	
TLmáx: 80 mm			40‰/ -44	
Mean TL: 60.5 mm			45‰/ -114	
<i>Metapenaeus dobsoni</i>	Marine/	35‰/ -446.5	5‰/ 331	Mini, 1990
TLmín: 70mm	Estuarine	35‰/ -561	5‰/ 296	
TLmáx: 90 mm		35‰/ -434	5‰/ 289.5	
Mean TL: 80 mm		35‰/ -409	5‰/ 288	
Caridea				
<i>Palaemon pacificus</i>	Marine	32‰/ -315	10‰/ 287	Dissanayake and Ishimatsu, 2011
			20‰/ 7	
			25‰/ -146	
<i>Halocaridina rubra</i>	Marine/	32‰/ 0	0‰/ 898	Havird et al., 2014

	anchialine		5‰/ 675	
			10‰/ 427	
			15‰/ 253	
			15‰/ 550	
			15‰/ 250	
			15‰/ 250	
			20‰/ 260	
			25‰/ 177	
			56‰/ -252	
<i>Palaemon northropi</i>	Marine/ intertidal	35‰/ -336	5‰/ 398	Augusto et al., 2009
			5‰/ 405	
			5‰/ 455	
			20‰/ -1	
			45‰/ -402	
			50‰/ -519	
			50‰/ -456	
<i>Crangon crangon</i>	Marine/ estuarine	35‰/ -95	5‰/ 300	Hagerman, 1971;
			10‰/ 300	
			15‰/ 235	
			20‰/ 95	
			25‰/ -5	
		34‰/ -81	7‰/ 201	Campbell and Jones, 1990;
			22‰/ 16	
		32.2‰/ -100	44.3‰/ -184	Cieluch et al., 2005
<i>Palaemon longirostris</i>	Marine/	34‰/ -395	0.5‰/ 492	Campbell and

	Estuarine		7‰/ 423	Jones, 1990
			22‰/ 13	
			43‰/ -451	
<i>Palaemon varians</i>	Marine/ estuarine	34‰/ -304	0.5‰/ 378	Campbell and Jones, 1990
<i>Palaemon elegans</i>	Marine/ intertidal	34‰/ -220	22‰/ 75	Campbell and Jones, 1990
Astacidea				
<i>Homarus gammarus</i>	Marine	37.7‰/ 9	13.6‰/ 110	Charmantier et al., 1984;
			17‰/ 102	
			22.2‰/ 77	
			27.3‰/ 34	
			47.6‰/ -7	
		38‰/ 126	20‰/ 234	Lucu and Devescovi., 1999;
		38‰/ 28	20‰/ 101	Pavičić-Hamer et al., 2003
<i>Homarus americanus</i>	Marine	30‰/ 0	6.67‰/ 99.9	Charmantier et al., 2001
			10‰/ 100	
			13.3‰/ 100.1	
			16.7‰/ 99.9	
			20‰/ 100	
Anomura				
<i>Emerita analoga</i>	Marine/ intertidal	35‰/ -36	17.5‰/ 36.7	Freel, 1978
			52.5‰/ 24	

<i>Emerita talpoida</i>	Marine	31.2‰/ 28	18.3‰/ 169.1	Bursey and Bonner., 1977
			21.7‰/ 98.9	
			26.7‰/ 21.9	
			40‰/ 25	
			48.3‰/ 42.1	
			53.3‰/ 32.1	
			18.3‰/ 106.1	
			21.7‰/ 113.9	
			26.7‰/ 47.9	
			40‰/ 24	
			48.3‰/ 21.1	
			53.3‰/ 32.1	
			18.3‰/ 133.1	
			21.7‰/ 59.9	
			26.7‰/ 26.9	
			40‰/ 27	
			48.3‰/ 22.1	
			53.3‰/ 24.1	
			18.3‰/ 111.1	
			21.7‰/ 44.9	
			40‰/ 24	
<i>Paralithodes camtschatica</i>	Marine	30‰/ 0	15‰/ -40	Thomas and Rice, 1992
			18‰/ -40	
			21‰/ -30	
			24‰/ -20	

27‰/ -20

Brachyura

<i>Romaleon antennarium</i>	Marine/ intertidal	35‰/ -52.2	21‰/ -16.9	Freel, 1978;
CW: 121.5 mm (males)			52.5‰/ -73	Carroll, 1982
CW: 111.8 mm (females)				
Mean CW: 116.7 mm				
<i>Pachygrapsus crassipes</i>	Intertidal/ Semi- terrestrial	35‰/ -81	8.75‰/ 436.4	Freel, 1978;
Mean CW: 32.3 mm			52.5‰/ -171	Poupin et al., 2005
<i>Bythograea thermydron</i>	Marine/ Deep-sea	34.6‰/ -13	27.5‰/ -8	Martinez et al., 2001
CWmín: 60 mm			27.5‰/ -17	
CWmáx: 80 mm		34.6‰/ -28	25.4‰/ -2	
Mean CW: 70 mm			27.5‰/ -15	
			41.9‰/ -57	
<i>Cancer irroratus</i>	Marine	33‰/ 25.5	13‰/ 96.8	Cantelmo, 1977;
CW: 92 mm (males)				Stehlik et al., 2004;
CW: 51 mm (females)				
Mean CW: 71.5 mm				
		32‰/ -60	16‰/ 45	Penney et al., 2016
			24‰/ 5	
<i>Callinectes sapidus</i>	Marine/ estuarine	33‰/ 29.1	13‰/ 357.8	Cantelmo, 1977;
CW: 112 mm (males)				Stehlik et al., 2004;
CW: 129 mm (females)				
Mean CW: 120.5 mm				

		30‰/ 36	25‰/ 66	Péqueux et al., 1979;
		35‰/ 42	17.5‰/ 209	Lang, 1987;
		35‰/ 0	45‰/ 0	
		35‰/ 14	22.5‰/ 219 22.5‰/ 114	Mitchell and Henry, 2014;
		35‰/ -50	5‰/ 450	Henry, 2001
<i>Libinia emarginata</i>	Marine/ estuarine	34.5‰/ 3	20‰/ 31	Burseley, 1982;
CWmín: 20 mm			25‰/ 28	McGaw et al., 1999;
CWmáx: 40 mm			41.7‰/ 33	
Mean CW: 30 mm			46.7‰/ 33	
		33‰/ -54	13.5‰/ -44 16‰/ 32 25‰/ -19	Péqueux et al., 1979
<i>Libinia dubia</i>	Marine/ estuarine	34.5‰/ -28	20‰/ 9	Burseley, 1982;
CWmín: 32.1 mm			25‰/ 5	Wortham and LaVelle, 2016
CWmáx: 87.2 mm			41.7‰/ 6	
Mean CW: 59.7 mm			46.7‰/ 10	
<i>Chionoecetes opilio</i>	Marine	33.9‰/ -17	16.6‰/ -6 23.7‰/ -8 44.5‰/ -21	Charmantier and Charmantier- Daures, 1995; Hardy et al., 1994
CW: >95 mm				
<i>Carcinus maenas</i>	Marine	32‰/ -30	15‰/ 297	Jillette et al., 2011;
CWmín: 60 mm				Simonik and Henry, 2014;
CWmáx: 90 mm				

Mean CW: 75 mm		32‰/ -60	8‰/ 318	Penney et al., 2016
<i>Scylla serrata</i>	Marine/	34‰/ 14.5	14‰/ 352.4	Chen and Chia, 1997; Kong et al., 2008
Mean CW: 70.5 mm	estuarine/ mangrove		24‰/ 83.5 44‰/ -46	
<i>Callinectes ornatus</i>	Marine/	33‰/ -159.5	21‰/ 51.8	Garçon et al., 2009; Pereira, 2006
CW: 76 mm (males)	estuarine			
CW: 82.5 mm (females)				
Mean CW: 79.3 mm				
<i>Charybdis japonica</i>	Marine	30‰/ 54.4	14‰/ 300.3	Hong-Yu et al., 2008
Mean CW: 41.3 mm			14‰/ 274.3	
			14‰/ 281.1	
			14‰/ 283.9	
			14‰/ 278.9	
			14‰/ 276.1	
			18‰/ 271.1	
			18‰/ 244.3	
			18‰/ 261.9	
			18‰/ 258.7	
			18‰/ 253.1	
			18‰/ 249.3	
			22‰/ 208.4	
			22‰/ 225.6	
			22‰/ 229.7	

			22‰/ 232.7	
			22‰/ 241.3	
			22‰/ 221.7	
			26‰/ 135.9	
			26‰/ 139.8	
			26‰/ 136.9	
			26‰/ 132.1	
			26‰/ 131.4	
			26‰/ 136.3	
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	Intertidal/ Semi-terrestrial	36‰/ -81	10‰/ 548	Pierrot et al., 1995;
Mean CW: 17 mm				Poupin et al., 2005
<i>Neohelice granulata</i>	Estuarine/ Intertidal/ Semi-terrestrial	35‰/ -151	10‰/ 450.5	Mañanes et al., 2000;
CWmín: 28 mm				Onken et al., 2003
CWmáx: 32 mm				
Mean CW: 30 mm				
<i>Hemigrapsus nudus</i>	Estuarine/ Intertidal/ Semi-terrestrial	32‰/ 60	8‰/ 297	Corotto and Holliday, 1996;
CWmín: 20 mm			16‰/ 326	McGaw, 2001
CWmáx: 35 mm			24‰/ 191	
Mean CW: 27.5 mm				
<i>Ocyropode quadrata</i>	Intertidal/ Semi-terrestrial	32‰/ -100	0‰/ 840	Santos and Moreira, 1999
CW: 40 mm			48‰/ -601.8	
		32‰/ -154	0‰/ 693.5	
			40‰/ -336	
			48‰/ -534	

		32‰/ -192	48‰/ -584	
<i>Leptuca speciosa</i>	Euryhaline/	36.1‰/ -49	5.9‰/ 527	Thurman, 2005;
CWmín: 10.4 mm	Estuarine/		21.5‰/ 186	Salmon et al., 1979
CWmáx: 12.5 mm	Oligohaline/			
Mean CW: 11.5 mm	Semi- terrestrial			
<i>Leptuca pugilator</i>	Euryhaline/	35.3‰/ -108	2.5‰/ 781	Thurman, 2005;
Mean CW: 17.8 mm	Estuarine/ Semi- terrestrial			Bezerra and Coelho, 2009;
		30‰/ -35	55‰/ -522	Thurman, 2003a
		34‰/ -18	25‰/ 149	
<i>Minuca rapax</i>	Euryhaline/	35.5‰/ -124	2.5‰/ 744	Thurman, 2005;
Mean CW: 17.2 mm	Estuarine/ Semi- terrestrial		21.5‰/ 205	Bezerra, 2012;
		30.6‰/ -91	50.9‰/ -642	Thurman et al., 2010
<i>Leptuca panacea</i>	Euryhaline/	33.5‰/ -135	22.2‰/ 96	Thurman, 2003b;
Mean CW: 16.8 mm	Estuarine/ Hypersaline/ Semi- terrestrial			Bezerra and Coelho, 2009
<i>Minuca burgersi</i>	Euryhaline/	35.8‰/ -145	21.3‰/ 191	Thurman, 2005;
Mean CW: 16.5 mm	Semi- terrestrial			Bezerra, 2012
<i>Minuca pugnax</i>	Euryhaline/	30‰/ -70	55‰/ -616	Thurman, 2003a;

CWmín: 15 mm	Estuarine/	31‰/ -44	22‰/ 102	Weis,1978
CWmáx: 16 mm	Semi-			
Mean CW: 15.5 mm	terrestrial			
<i>Armases ricordi</i>	Marine/	35‰/ -165.7	0‰/ 736	Schubart and Diesel, 1998
CWmín: 14.7 mm	Semi-		45‰/ -414	
CWmáx: 19.1 mm	terrestrial			
Mean CW: 16.9 mm				
<i>Armases miersii</i>	Marine/	35‰/ -202.8	0‰/ 721	Schubart and Diesel, 1998
CWmín: 15.3 mm	Semi-		45‰/ -468	
CWmáx: 22.6 mm	terrestrial			
Mean CW: 19 mm				
<i>Chaceon fenneri</i>	Marine/	35‰/ 0	20‰/ 50	Henry et al., 1990;
CW: 142 mm (males)	Deep-sea			Trigg et al., 1997
CW: 118 mm (females)				
Mean CW: 130 mm				
<i>Chaceon quinquedens</i>	Marine/	35‰/ 10	20‰/ 55	Henry et al., 1990;
CW: 128 mm (males)	Deep-sea			Trigg et al., 1997
CW: 114 mm (females)				
Mean CW: 121 mm				
<i>Sesarma curacaoense</i>	Marine/	38‰/ -285	0‰/ 670	Schubart and Diesel, 1999
CWmín: 11.2 mm	Mangrove/		16‰/ 271	
CWmáx: 17.8 mm	Semi-			
Mean CW: 14.5 mm	terrestrial			
<i>Chiromantes ortmanni</i>	Marine/	35‰/ -19,2	0‰/ 779	Gillikin, 2004
Mean CW: 17.2 mm	Mangrove/		16‰/ 414	
	Semi-			

	terrestrial		48‰/ -316	
			55‰/ -475	
<i>Cancer magister</i>	Marine/	32‰/ 0	16‰/ 270	Brown and
CWmín: 160 mm	estuarine		24‰/ 140	Terwilliger, 1992;
CWmáx: 200 mm				McGaw et al.,
Mean CW: 180 mm				1999
<i>Ovalipes ocellatus</i>	Marine/	31‰/ 0	18.6‰/ 0	Birchard et al.,
CW: 60 mm (males)	intertidal		24.8‰/ 0	1982;
CW: 55 mm (females)				Stehlik et al.,
Mean CW: 57.5 mm				2004
<i>Carcinus aestuarii</i>	Marine	35‰/ 41	17.5‰/ 208	Lucu et al., 1973;
CWmín: 40 mm				Devescovi and
CWmáx: 50 mm				Lucu, 1996
Mean CW: 45 mm				
<i>Portunus trituberculatus</i>	Marine/	30‰/ 20	15‰/ 194	Lu et al., 2013;
CW: 150 mm	estuarine		25‰/ 33	Katayama et al.,
				1973
<i>Portunus pelagicus</i>	Marine/	30‰/ 56.2	15‰/ 144.8	Romano and
CW: 110 mm	estuarine		45‰/ -10.8	Zeng, 2010;
				Potter et al., 1983
<i>Callinectes similis</i>	Marine	30‰/ 0	5‰/ 425	Guerin and
Mean CW: 80 mm				Stickle, 1997;
				Piller et al., 1995
<hr/>				
Estuarine/				
Intertidal (20-28‰)				
<hr/>				
Dendrobranchiata				
<hr/>				

<i>Penaeus setiferus</i>	Marine	23.5‰/ 24	9.8‰/ 249	Castille and Lawrence, 1981
	(adult)/ Estuarine (juvenil)		40.4‰/ -312	
<i>Penaeus vannamei</i>	Marine	28‰/ -40	0.5‰/ 525	Huong et al., 2010
	(adult)/ Estuarine (juvenil)		1‰/ 510	
			3‰/ 470	
			3‰/ 470	
			3‰/ 510	
			7‰/ 420	
			7‰/ 360	
		18‰/ 360		
<i>Metapenaeus monóceros</i>	Estuarine/	24.5‰/ -146	5.18‰/ 329.6	Bindu and Diwan, 1997
	Marine			
<i>Penaeus keranthurus</i>	Marine/	21.7‰/ 92.5	3.3‰/ 320.8	González- Ortegón et al., 2006
	Estuarine		10‰/ 262.8	
			15‰/ 219.4	
			31.5‰/ -176.8	
<i>Penaeus monodon</i>	Marine/	25‰/ -110.3	5‰/ 397	Tantulo and Fotedar, 2007;
	(adult)/ Estuarine (juvenil)		15‰/ 198.7	
			35‰/ -244.1	
		25‰/ -98.8	5‰/ 431.8	
			15‰/ 160.4	
		35‰/ -162		
		25‰/ -56	45‰/ -445	Lin et al., 2000

<i>Penaeus chinensis</i>	Marine	20‰/ 35	12‰/ 240	Ding et al., 2009
			14‰/ 195	
			16‰/ 145	
			18‰/ 90	

Caridea

<i>Palaemon serratus</i>	Marine/	21.7‰/ 13.9	1.6‰/ 314.4	González-Ortegón et al., 2006
	Estuarine		5‰/ 289.7	
			14‰/ 225.1	
			31.1‰/ -243	
<i>Palaemon varians</i>	Marine/	21.7‰/ -39.3	2.5‰/ 458.9	González-Ortegón et al., 2006
	Estuarine		15‰/ 76.9	
			32.1‰/ -310.1	
<i>Palaemon orientis</i>	Estuarine	20‰/ -109	10‰/ 199	Dissanayake and Ishimatsu, 2011
			32‰/ -411	

Anomura

<i>Clibanarius vittatus</i>	Estuarine/	25‰/ 59	5‰/ 463	Young, 1979; Sharp and Neff, 1980
	Intertidal		10‰/ 345	
			15‰/ 205	
			35‰/ 89	
			40‰/ -39	
		25‰/ -57	5‰/ 32	
		25‰/ 26	10‰/ 341	
			15‰/ 195	
			30‰/ 13	

			35‰/ -18	
			40‰/ -17	
			50‰/ -91	
<i>Clibanarius symmetricus</i>	Intertidal	25‰/ 30.4	5‰/ 351.2	Faleiros et al., 2018
			15‰/ 247.6	
			35‰/ -61.8	
			45‰/ -93.3	
		25‰/ 31.1	5‰/ 364.1	
			15‰/ 190	
			35‰/ 27.2	
			45‰/ 57.6	
<i>Pagurus longicarpus</i>	Estuarine	25‰/ -57	5‰/ 32	Young, 1979
			10‰/ 38	
			15‰/ 35	
			35‰/ 11	
			40‰/ -90	
<i>Pagurus pollicaris</i>	Estuarine	25‰/ 40	5‰/ 69	Young, 1979
			10‰/ 58	
			15‰/ 40	
			35‰/ 60	
			40‰/ -50	
<i>Pagurus maclaughlinae</i>	Estuarine	25‰/ 66	10‰/ 77	Rhodes-Ondi and Turner, 2010
			15‰/ 71	
			30‰/ 154	
			35‰/ 147	

			40‰/ 109	
		25‰/ 48	10‰/ 51	
			15‰/ 67	
			30‰/ 65	
			35‰/ 82	
			40‰/ 94	
		25‰/ 58	10‰/ 57	
			15‰/ 45	
			30‰/ 58	
			35‰/ 62	
			40‰/ 87	
<hr/>				
Brachyura				
<hr/>				
<i>Scylla paramamosain</i>	Marine/	25‰/ 75.5	5‰/ 638	Chung and Lin, 2006
	Estuarine		45‰/ -330.2	
			45‰/ 47.3	
<i>Callinectes sapidus</i>	Marine/	28‰/ 25	6.7‰/ 457	Henry and Cameron, 1982
	Estuarine			
		28‰/ 60	8‰/ 410	Henry, 2001
<i>Portunus pelagicus</i>	Marine/	25‰/ 92	40‰/ -20	Romano and Zeng, 2006
	Estuarine			
<i>Neohelice granulata</i>	Marine/	20‰/ 137.1	5‰/ 454.2	Rebelo et al., 1999;
	Estuarine/		40‰/ -512.2	
	Intertidal/			
	Semi-			

	terrestrial			
		20‰/ 31	0‰/ 657 34‰/ -277	Fernandes et al., 2018
<i>Ucides cordatus</i>	Mangrove/ Estuarine/ Intertidal/ Semi- terrestrial	26‰/ -4.8	9‰/ 10.4 34‰/ -12.2	Santos, 2002
<i>Panopeus herbstii</i>	Estuarine/ Intertidal/ Semi- terrestrial	27‰/ 60 27‰/ 65	19‰/ 230 35‰/ -40	Blasco and Forward, 1988
<i>Xeruca formosensis</i>	Estuarine/ Euryhaline/ Semi- terrestrial	25‰/ 110.9	0‰/ 487.2 35‰/ -70.2 45‰/ -20.4	Lin et al., 2002
<i>Uca maracoani</i>	Estuarine/ Polyhaline/ Semi- terrestrial	20.2‰/ 229	5.1‰/ 560 59.5‰/ -508.9	Faria et al., 2017
<i>Leptuca leptodactyla</i>	Polyhaline/ Euhaline/ Semi- terrestrial	20.3‰/ 178	1.1‰/ 587 86.2‰/ -1282	Faria et al., 2017
		20.3‰/ 183	15‰/ 324	Thurman et al., 2017
<i>Minuca rapax</i>	Estuarine/	26‰/ -19	1.7‰/ 599	Zanders and

	Euryhaline/		139‰/ -2670	Rojas, 1996;
	Semi-terrestrial			
		25‰/ 50	0‰/ 580 60‰/ -700	Capparelli et al., 2016;
		25‰/ 60	0‰/ 600 60‰/ -750	Capparelli et al., 2017;
		24.4‰/ 104	15‰/ 300	Thurman, 2005
<i>Minuca pugnax</i>	Estuarine/	22‰/ 102	15‰/ 389	Thurman, 2003a
	Euryhaline/		66.7‰/ -1016	
	Semi-terrestrial			
<i>Leptuca speciosa</i>	Euryhaline/	22‰/ 127	15‰/ 329	Thurman, 2003a
	Estuarine/		66.7‰/ -685	
	Oligohaline/			
	Semi-terrestrial			
<i>Leptuca panacea</i>	Estuarine/	22‰/ 123	15‰/ 390	Thurman, 2003a
	Euryhaline/		66.7‰/ -1014	
	Hypersaline/			
	Semi-terrestrial			
<i>Leptuca pugilator</i>	Estuarine/	22‰/ 149	15‰/ 358	Thurman, 2003a
	Euryhaline/		66.7‰/ -941	
	Semi-terrestrial			

<i>Minuca burgersi</i>	Euryhaline/ Semi-terrestrial	21.1‰/ 89	14.6‰/ 247	Thurman, 2010
<i>Tubuca arcuata</i>	Estuarine/ Oligohaline/ Semi-terrestrial	25‰/ 5.8	35‰/ -37.4	Lin et al., 2002
<i>Gelasimus vocans</i>	Estuarine/ Hypersaline/ Semi-terrestrial	25‰/ 36	35‰/ -68.8 35‰/ -48.4 45‰/ 14.3 45‰/ -73.4 60‰/ -52.5	Lin et al., 2002
<i>Austruca lactea</i>	Estuarine/ Euryhaline/ Semi-terrestrial	25‰/ 90.1	45‰/ -20.5 60‰/ -642.4 60‰/ -81.5	Lin et al., 2002

Estuarine/
Intertidal (9.3-18‰)

Caridea

<i>Palaemon pandaliformis</i>	Estuarine/ Freshwater	12‰/ 63	2‰/ 181 35‰/ -432	Foster et al., 2010;
		15‰/ -75	25‰/ -325	Freire et al., 2003;
		17‰/ 10	32‰/ -465 32‰/ -491	Maraschi, 2018

<i>Crangon crangon</i>	Marine/	17.3‰/ 166.1	2.3‰/ 459.2	González-Ortegón et al., 2006
	Estuarine		25‰/ -31.7	
			31.4‰/ -93.8	
<i>Palaemon macrodactylus</i>	Estuarine	11.7‰/ 192.4	1.5‰/ 439.1	González-Ortegón et al., 2006
			25‰/ -262.9	
			32.1‰/ -473.7	
<i>Palaemon northropi</i>	Marine/	15‰/ 150	25‰/ -100	Freire et al., 2003;
	Intertidal			
		18‰/ 79	35‰/ -355	Maraschi, 2018
			35‰/ -426	

Brachyura

<i>Minuca victoriana</i>	Mesohaline/	11.27‰/ 339	0‰/ 602	Faria et al., 2017;
	Semi-terrestrial		60.83‰/ -789	
		11.3‰/ 339	25‰/ 21	Thurman et al., 2017
			35‰/ -209	
			40‰/ -325	
<i>Minuca vocator</i>	Mesohaline/	10.17‰/ 348	0‰/ 558	Faria et al., 2017;
	Semi-terrestrial		67.93‰/ -1071	
		10.1‰/ 340	25‰/ -34	Thurman et al., 2017
			35‰/ -291	
			40‰/ -419	
<i>Minuca burgersi</i>	Mesohaline/	11.63‰/ 321	0‰/ 608	Faria et al., 2017;
	Semi-		64.13‰/ -706	

	terrestrial		10.4‰/ 365	25‰/ -39 35‰/ -301 40‰/ -431	Thurman et al., 2017
<i>Leptuca cumulanta</i>	Mesohaline/ Semi- terrestrial	12.83‰/ 317	5.03‰/ 494 63.5‰/ -899		Faria et al., 2017;
		11.9‰/ 345	25‰/ 17 35‰/ -234		Thurman et al., 2017
<i>Leptuca uruguayensis</i>	Mesohaline/ Semi- terrestrial	16.67‰/ 259	0‰/ 610 76.9‰/ -947		Faria et al., 2017;
		15.5‰/ 294	25‰/ 17.5 35‰/ -259 45‰/ -536		Thurman et al., 2017
<i>Leptuca thayeri</i>	Estuarine/ Euhaline/ Semi- terrestrial	17.63‰/ 241	3.3‰/ 574 59.43‰/ -630		Faria et al., 2017;
		17.6‰/ 238	25‰/ 61.5 35‰/ -205.5 45‰/ -473		Thurman, 2005
<i>Minuca rapax</i>	Estuarine/ Euryhaline/ Semi- terrestrial	15.87‰/ 302	0‰/ 680 82.5‰/ -1280		Faria et al., 2017;

		15.6‰/ 331	25‰/ 18	Thurman, 2003b
			35‰/ -254	
			45‰/ -525	
			60‰/ -933	
<i>Leptuca pugilator</i>	Estuarine/	13‰/ 424	25‰/ 149	Thurman, 2002
	Euryhaline/		34‰/ -18	
	Semi- terrestrial		45‰/ -396	
			60‰/ -774	
			80‰/ -1276	
<i>Minuca minax</i>	Mesohaline/	13‰/ 239	25‰/ -57	Thurman, 2002
	Freshwater/		35‰/ -306	
	Oligohaline/		45‰/ -557	
	Semi- terrestrial			
<i>Minuca pugnax</i>	Estuarine/	13‰/ 364	27‰/ 21	Thurman, 2002
	Euryhaline/		31‰/ -44	
	Semi- terrestrial		45‰/ -427	
			60‰/ -835	
<i>Leptuca spinicarpa</i>	Estuarine/	16.1‰/ 202	25‰/ -59	Thurman, 2003b
	Freshwater/		35‰/ -321	
	Oligohaline/		45‰/ -583	
	Semi- terrestrial			
<i>Leptuca panacea</i>	Estuarine/	17.1‰/ 308	25‰/ 55	Thurman, 2003b;
	Euryhaline/		35‰/ -174	
	Hypersaline/		45‰/ -404	
	Semi- terrestrial		60‰/ -748	

		18‰/ 248	99‰/ -1535	Thurman, 2003a
<i>Minuca longisignalis</i>	Estuarine/	16.1‰/ 224	25‰/ -48	Thurman, 2003b
	Freshwater/		35‰/ -298	
	Oligohaline/		45‰/ -549	
	Semi-terrestrial			
<i>Leptuca speciosa</i>	Oligohaline/	16.4‰/ 266	25‰/ 49	Thurman, 2005
	Euryhaline/		35‰/ -163	
	Semi-terrestrial		45‰/ -374	
<i>Ucides cordatus</i>	Estuarine/	17.5‰/ 298.8	0‰/ 717.3	Santos and Salomão, 1985
	Mangrove/		8.75‰/ 510.9	
	Semi-terrestrial		26.25‰/ 76.8	
			35‰/ -111.5	

Freshwater/
Oligohaline (0-8.4‰)

Caridea

<i>Macrobrachium amazonicum</i>	Freshwater	0‰/ 400	15‰/ 59	Faleiros et al., 2010;
			21‰/ 30	
			25‰/ -8	
			25‰/ -300	
			25‰/ -315	
			25‰/ -28	
			25‰/ -5	

		0‰/ 403	25‰/ -109	Augusto et al., 2007a
			25‰/ -24	
<i>Macrobrachium olfersii</i>	Freshwater	0‰/ 346	14‰/ 7.3	McNamara, 1987;
			21‰/ -51.8	
			28‰/ -304.4	
			35‰/ -426.5	
		0‰/ 334.1	14‰/ 41.8	
			21‰/ -130.9	
			28‰/ -225.9	
			35‰/ -229.6	
		0‰/ 373.6	14‰/ 3.4	
			21‰/ 9.9	
			28‰/ -49.1	
			35‰/ -118.6	
		0‰/ 340	21‰/ 107	Lima et al., 1997
			28‰/ 28	
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	Freshwater/	0.2‰/ 442	15‰/ 10	Stern et al., 1987;
	Estuarine		24‰/ -84	
		0.3‰/ 421	21.7‰/ -11	Wilder et al., 1998
			31.7‰/ -131	
		0.3‰/ 416	23.3‰/ -119	
			32.7‰/ -401	
			32.7‰/ -161	
			32.7‰/ -1	
<i>Macrobrachium</i>	Freshwater/	0‰/ 297.3	14‰/ 83.7	Huang et al.,

<i>nipponense</i>	Estuarine		22‰/ -88.3	2019
<i>Macrobrachium brasiliense</i>	Freshwater	0.5‰/ 389.2	21‰/ 2	Faria et al., 2011
<i>Macrobrachium carcinus</i>	Freshwater/ Estuarine	0‰/ 460	28‰/ -140	Moreira et al., 1988
<i>Macrobrachium acanthurus</i>	Freshwater/ Estuarine	0‰/ 443.5	20‰/ 51.5 20‰/ 32.7 20‰/ 26.3	Freire et al., 2018;
		0‰/ 378	30‰/ -94	Foster et al., 2010
<i>Atyaephyra desmarestii</i>	Freshwater	0‰/ 337	25‰/ 59	Dhaouadi-Hassen et al., 2004
		0‰/ 332	25‰/ 10	
		0‰/ 339	25‰/ 11	
Astacidea				
<i>Pontastacus leptodactylus</i>	Freshwater	0‰/ 414.5	14‰/ 35 14‰/ 134	Holdich et al., 1997
		0‰/ 360	26.7‰/ -240	
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Freshwater	0‰/ 431.5	14‰/ 59 14‰/ 88	Holdich et al., 1997;
		0‰/ 360	26.7‰/ -175	
		0‰/ 446	12.27‰/ 106.9 18.4‰/ -25	Kerley and Pritchard, 1967;

			24.5‰/ -110.2	
			30.67‰/ -247	
		0‰/ 366.3	17,5‰/ -94.7	Wheatly and McMahon, 1982
			26.25‰/ -317	
<i>Austropotamobius pallipes</i>	Freshwater	0‰/ 360	26.7‰/ -240	Holdich et al., 1997
<i>Procambarus clarkii</i>	Freshwater	0‰/ 350	10‰/ 150	Newsom and Davis, 1994
			15‰/ 70	
			20‰/ 50	
			25‰/ 50	
			30‰/ 50	
<i>Procambarus zonangulus</i>	Freshwater	0‰/ 330	10‰/ 160	Newsom and Davis, 1994
			15‰/ 80	
			20‰/ 40	
			25‰/ 50	
			30‰/ 50	
Anomura				
<i>Aegla schmitti</i>	Freshwater	0‰/ 453	15‰/ 62	Freire et al., 2008b;
		0‰/ 478	15‰/ 118	Bozza et al., 2019
			15‰/ 134	
			15‰/ 94	
			20‰/ 19	
			20‰/ 1	
			20‰/ 84	

			25‰/ -123	
			25‰/ 56	
			25‰/ -62	
<i>Aegla franca</i>	Freshwater	0‰/ 409.3	25‰/ 34.8	Faria et al., 2011
			25‰/ -9	
			28‰/ 76	

Brachyura

<i>Eriocheir sinensis</i>	Freshwater	0‰/ 571.3	12‰/ 246	Liu et al., 2008;
			12‰/ 254.7	
			12‰/ 264	
			12‰/ 269	
			12‰/ 279	
			12‰/ 278.4	
			12‰/ 276.9	
			12‰/ 279.7	
			16‰/ 141	
			16‰/ 142.3	
			16‰/ 158	
			16‰/ 166	
			16‰/ 172	
			16‰/ 173.4	
			16‰/ 173	
			16‰/ 175.3	
		0‰/ 615	35‰/ 4	Péqueux et al., 1979
<i>Dilocarcinus pagei</i>	Freshwater	0‰/ 420	25‰/ 3	Augusto et al., 2007b
			25‰/ -109	
			25‰/ -24	
<i>Eosamon smithianum</i>	Freshwater	0‰/ 448.5	22‰/ -57.7	Esser and Cumberlidge, 2011
		0‰/ 459.8	30‰/ -178.1	
<i>Potamon potamios</i>	Freshwater/ Semi-	0‰/ 560.8	14‰/ 190	Warburg and Goldenberg,
		0‰/ 554	17.5‰/ 68.3	
			26.3‰/ -187.4	

	terrestrial		35‰/ -299.3	1984
		0‰/ 532.3	17.5‰/ 177	
			26.3‰/ 55.3	
			35‰/ -244.3	
		0‰/ 551	21‰/ 54.1	
		0‰/ 550.6	28‰/ -52.1	
		0‰/ 599.8	26.3‰/ -56.5	
			35‰/ -4.33	
		0‰/ 533.9	35‰/ -130.25	
<i>Esanthelephusa dugasti</i>	Freshwater/	0‰/ 394.1	22‰/ -153.3	Esser and
	Semi- terrestrial	0‰/ 358.6	30‰/ -116.1	Cumberlidge, 2011
<i>Armases roberti</i>	Freshwater/	0‰/ 678	32‰/ -67.5	Schubart and
	Semi- terrestrial		48‰/ -437.1	Diesel, 1998
<i>Minuca minax</i>	Freshwater/	4.38‰/ 338.6	17.5‰/ 91	Péqueux et al,
	Oligohaline/		26.3‰/ -180.5	1979;
	Semi- terrestrial		35‰/ -421	
		8.33‰/ 370.1	13.33‰/ 232.1	Thurman, 2003a;
			30‰/ -171	
			48.3‰/ -450.9	
		2.33‰/ 530	66.7‰/ -410	Thurman, 2002
<i>Minuca longisignalis</i>	Freshwater/	8.33‰/ 442.1	26‰/ -86	Thurman, 2003a
	Oligohaline/		48.3‰/ -670.9	
	Estuarine/			
	Semi- terrestrial			
<i>Minuca mordax</i>	Oligohaline/	5‰/ 408	48.4‰/ -395.9	Faria et al., 2017
	Semi- terrestrial			

<i>Leptuca spinicarpa</i>	Freshwater/	5.8‰/ 440	45‰/ -582.5	Thurman, 2003b;
	Oligohaline/ Semi- terrestrial			
		0‰/ 600	67.7‰/ -900	Thurman, 2003a
<i>Leptuca pugilator</i>	Mesohaline/	5.3‰/ 639	45‰/ -454	Thurman, 2003b
	Estuarine/		76.5‰/ -1220	
	Euryhaline/			
	Semi- terrestrial			
<i>Leptuca subcylindrica</i>	Oligohaline/	3.3‰/ 700	107‰/ -1680	Thurman, 2002
	Estuarine/			
	Euryhaline/			
	Hypersaline/			
	Semi- terrestrial			
<i>Minuca vocator</i>	Oligohaline/	1‰/ 557	68‰/ -1071	Faria et al., 2017
	Semi- terrestrial			

SUPPLEMENTARY TABLE 2. Table of membrane proteins and the environment in which the species of Section Dromiacea and Section Eubrachyura (Subsection Heterotremata) live. Dper: *Dromia personata*; Mcri: *Maja crispata*; Cirr: *Cancer irroratus*; Csap: *Callinectes sapidus*; Pflu: *Potamon fluviatile*; Esmi: *Eosamon smithianum*; Ppot: *Potamon potamios*; Edug: *Esantheiphusa dugasti*; Dpag: *Dilocarcinus pagei*; S: Section (0: Dromiacea; 1: Eubrachyura); SS: Subsection (0: Don't have; 1: Heterotremata); F: Family (0: Dromiidae; 1: Majidae; 2: Cancridae; 3: Portunidae; 4: Potamidae; 5: Gecarcinucidae; 6: Trichodactylidae); G: Genus (0: *Dromia*; 1: *Maja*; 2: *Cancer*; 3: *Callinectes*; 4: *Portunus*; 5: *Potamon*; 6: *Eosamon*; 7: *Esantheiphusa*; 8: *Dilocarcinus*); Aq: Aquatic (0: Marine; 1: Marine and Estuarine; 2: Estuarine or Intertidal; 3: Estuarine and Freshwater; 4: Freshwater); ST: Semi-terrestrial (0: no; 1: yes); Na/H ap.: apical Na⁺/H⁺ exchanger (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap.: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na ap.: apical Na⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC ap.: apical NKCC symporter (0: absent; 1: present); K ap.: apical K⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC bas.: basal NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl ap.: apical Cl⁻ channels (0: absent; 1: present).

Species	S	SS	F	G	Aq	ST	Na/H ap.	Cl bas.	VHA ap. e Na ap.	NKCC ap. e K ap.	NKCC bas. e Cl ap.	Reference
Dper	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	Lucu et al. 2000
Mcri	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	Lucu et al. 2000
Cirr	1	1	2	2	0	0	1	1	0	0	0	Cantelmo, 1977
Csap	1	1	3	3	1	0	1	1	0	1	0	Lang, 1987
Ppel	1	1	3	4	1	0	1	1	0	1	0	Romano e Zeng, 2006
Pflu	1	1	4	5	4	0	0	1	1	0	0	Harris e Micallef, 1971
Ppot	1	1	4	5	4	1	0	0	1	0	1	Warburg e Goldenberg, 1984
Esmi	1	1	4	6	4	0	0	0	1	0	1	Esser e Cumberlidge, 2011
Edug	1	1	5	7	4	1	0	0	1	0	1	Esser e Cumberlidge, 2011
Dpag	1	1	6	8	4	0	0	1	1	0	0	Augusto et al. 2007b

SUPPLEMENTARY TABLE 3. Table of membrane proteins and the environment in which the species of Section Dromiacea and Section Eubrachyura (Subsection Thoracotremata: Families Glyptograpsidae, Ocypodidae and Grapsidae) live. Dper: *Dromia personata*; Pspe: *Platychoirapsus spectabilis*; Gimp: *Glyptograpsus impressus*; Mmin: *Minuca minax*; Mlongis: *Minuca longisignalis*; Mrap: *Minuca rapax*; Pmar: *Pachygrapsus marmoratus* S: Section (0: Dromiacea; 1: Eubrachyura); SS: Subsection (0: Don't have; 2: Thoracotremata); F: Family (0: Dromiidae; 7: Glyptograpsidae; 8: Ocypodidae; 9: Grapsidae); G: Genus (0: *Dromia*; 9: *Platychoirapsus*; 10: *Glyptograpsus*; 11: *Minuca*; 12: *Pachygrapsus*); SW: Seawater (0: no; 1: yes); BW or IT: Brackish or Intertidal (0: no; 1: yes); FW: Freshwater (0: no; 1: yes); ST: semi-terrestrial (0: no; 1: yes); Na/H ap.: apical Na⁺/H⁺ exchanger (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap.: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na ap.: apical Na⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC bas.: basal NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl ap.: apical Cl⁻ channels (0: absent; 1: present). * We consider that these species hyperregulate in freshwater and osmoconform to more concentrated waters, as do most hololimnetic species.

Species	S	SS	F	G	SW	BW or IT	FW	ST	Na/H ap.	Cl bas.	VHA ap. e Na ap.	NKCC bas. e Cl ap.	Reference
Dper	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	Lucu et al. 2000
*Pspe	1	2	7	9	0	0	1	0	0	1	1	0	Schubart et al. 2000
*Gimp	1	2	7	10	0	0	1	0	0	1	1	0	Schubart et al. 2000
Mmin	1	2	8	11	0	0	1	1	0	0	1	1	Thurman, 2002
Mlongis	1	2	8	11	0	1	1	1	0	0	1	1	Thurman, 2002
Mrap	1	2	8	11	1	1	0	1	0	0	1	1	Thurman, 2002
Pmar	1	2	9	12	0	1	0	1	0	0	1	1	Warburg et al. 1987

SUPPLEMENTARY TABLE 4. Table of membrane proteins and the environment in which the species of Section Dromiacea and Section Eubrachyura (Subsection Thoracotremata: Families Mictyridae, Macroptalmidae, Gecarcinidae, Varunidae and Sesarmidae) live. Dper: *Dromia personata*; Chir: *Cardisoma hirtipes*; Mlongic: *Mictyris longicarpus*; Mcra: *Macroptalmus crassipes*; Mset: *Macroptalmus setosus*; Atri: *Australoplax tridentata*; Ngra: *Neohelice granulata*; Esin: *Eriocheir sinensis*; Aro: *Armases roberti*; Aric: *Armases ricordi*; Scur: *Sesarma curacaoense*; Cort: *Chiromantes ortmanni*; S: Section (0: Dromiacea; 1: Eubrachyura); SS: Subsection (0: Don't have; 2: Thoracotremata); F: Family (0: Dromiidae; 10: Gecarcinidae; 11: Mictyridae; 12: Macroptalmidae; 13: Varunidae; 14: Sesarmidae); G: Genus (0: *Dromia*; 13: *Cardisoma*; 14: *Mictyris*; 15: *Macroptalmus*; 16: *Australoplax*; 17: *Neohelice*; 18: *Eriocheir*; 19: *Armases*; 20: *Sesarma*; 21: *Chiromantes*); SW: Seawater (0: no; 1: yes); BW or IT: Brackish or Intertidal (0: no; 1: yes); FW: Freshwater (0: no; 1: yes); ST: Semi-terrestrial (0: no; 1: yes); Na/H ap.: apical Na⁺/H⁺ exchanger (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap.: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na/H ap.: apical Na⁺/H⁺ exchanger (0: absent; 1: present); NKCC ap.: apical NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl bas.: basal Cl⁻ channels (0: absent; 1: present); VHA ap.: apical V-H⁺-ATPase (0: absent; 1: present); Na ap.: apical Na⁺ channels (0: absent; 1: present); NKCC bas.: basal NKCC symporter (0: absent; 1: present); Cl ap.: apical Cl⁻ channels (0: absent; 1: present). K ap.: apical K⁺ channels (0: absent; 1: present).

Species	S	SS	F	G	SW	BW or IT	FW	ST	Na/H ap.	Cl bas.	VHA ap. e Na ap.	NKCC ap. e K ap.	NKCC bas. e Cl ap.	Reference
Dper	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	Lucu et al. 2000
Chir	1	2	1 0	1 3	0	0	1	1	0	1	1	0	0	Greenaway, 1989
Mlongic	1	2	1 1	1 4	0	1	0	0	1	1	0	1	0	Barne s, 1967
Mcra	1	2	1 2	1 5	1	0	0	0	1	1	0	0	0	Barne s, 1967
Mset	1	2	1 2	1 5	1	1	0	0	1	1	0	0	0	Barne s, 1967
Atri	1	2	1 2	1 6	1	1	0	0	1	1	0	0	0	Barne s, 1967
Ngra	1	2	1 3	1 7	0	1	0	1	1	0	0	1	1	Rebel o et al. 1999
Esin	1	2	1 3	1 8	0	0	1	0	0	1	1	0	0	Wang et al. 2012
Arob	1	2	1 4	1 9	0	0	1	1	0	0	1	0	1	Schub art e Diesel , 1998
Aric	1	2	1 4	1 9	0	1	0	1	0	0	1	0	1	Schub art e Diesel , 1998
Scur	1	2	1 4	2 0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	Schub art e Diesel , 1999

CAPÍTULO 2

A hiporregulação osmótica é um mecanismo fisiológico associado à hiperregulação em crustáceos decápodos?

RESUMO

Os decápodos se originaram no mar, mas alterações fisiológicas como a capacidade de hiperregular a osmolalidade da hemolinfa, possibilitou que diversas espécies desse grupo invadissem águas mais diluídas. Secundariamente, algumas espécies de decápodos começaram a hiporregular a osmolalidade da hemolinfa e retornaram para o mar. Nos decápodos, a hiporregulação é observada em caranguejos semi-terrestres, camarões carídeos e peneídeos. O objetivo desse trabalho foi verificar se a hiperregulação da osmolalidade da hemolinfa está associada com a hiporregulação, através de experimentos com decápodos marinhos, estuarinos e entre-marés. O caranguejo marinho *Hepatus pudibundus* foi exposto a 10‰, 25‰, 30‰, 35‰ e 40‰ por 6, 24 e 120h. O camarão marinho *Penaeus schmitti*, os caranguejos entre-marés/semi-terrestres *Pachygrapsus transversus* e *Panopeus austrobesus*, e o siri marinho/estuarino *Callinectes danae* foram expostos a 0‰, 10‰, 20‰, 30‰ e 40‰ por 6, 24e 120h. Foram medidas as concentrações de Na⁺, Cl⁻, Mg²⁺ e a osmolalidade da hemolinfa; a atividade da anidrase carbônica (AAC) nas brânquias anteriores e posteriores e o teor hídrico (TH) muscular. Para testar a hipótese foi realizada uma revisão da literatura, somada as 5 espécies estudadas e utilizado um teste de independência χ^2 . As 5 espécies hiporregularam a osmolalidade da hemolinfa e são eficientes hiperreguladores em 10‰, exceto *H. pudibundus*. O Cl⁻ foi hiporregulado em *H. pudibundus* e *P. schmitti* e foi hiper-hiporregulado em *C. danae* e *P. transversus*. O Na⁺ foi hiper-hiporregulado em todas as espécies, exceto *H. pudibundus*. O Mg²⁺ foi hiporregulado nas 5 espécies. As 5 espécies estudadas mantêm TH inalterado em 10‰ e 40‰. A AAC (brânquias anteriores e posteriores) manteve-se praticamente inalterada em *H. pudibundus* e *P. schmitti*, mostrando o papel dessa enzima na respiração em caranguejos osmoconformadores e em camarões peneídeos. Porém, a AAC nas brânquias posteriores aumentou em comparação com as brânquias anteriores em *C. danae* (em 10‰ e 40‰ após 6h), *P. austrobesus* (em 10‰ e 40‰ após 24h) e *P. transversus* (em 20‰ após 6h e em 40‰ após 24h), mostrando que essa enzima está envolvida com a hiperregulação e com a hiporregulação. A hipótese desse trabalho foi aceita através do teste de χ^2 ($p \leq 0,001$), mostrando evidências de que a hiporregulação da osmolalidade da hemolinfa observada em *C. danae*, *P. schmitti*,

P. austrobesus e *P. transversus*, 15 espécies de camarões peneídeos, 22 espécies de camarões carídeos, 3 espécies de lagostins, 2 espécies de ermitões, no anomuro *A. schmitti*, no caranguejo *E. sinensis* e 37 espécies de caranguejos semi-terrestres está associada com a hiperregulação nos decápodos.

Palavras-chave: camarões peneídeos, camarões carídeos, caranguejos semi-terrestres, hiporregulador, osmolalidade.

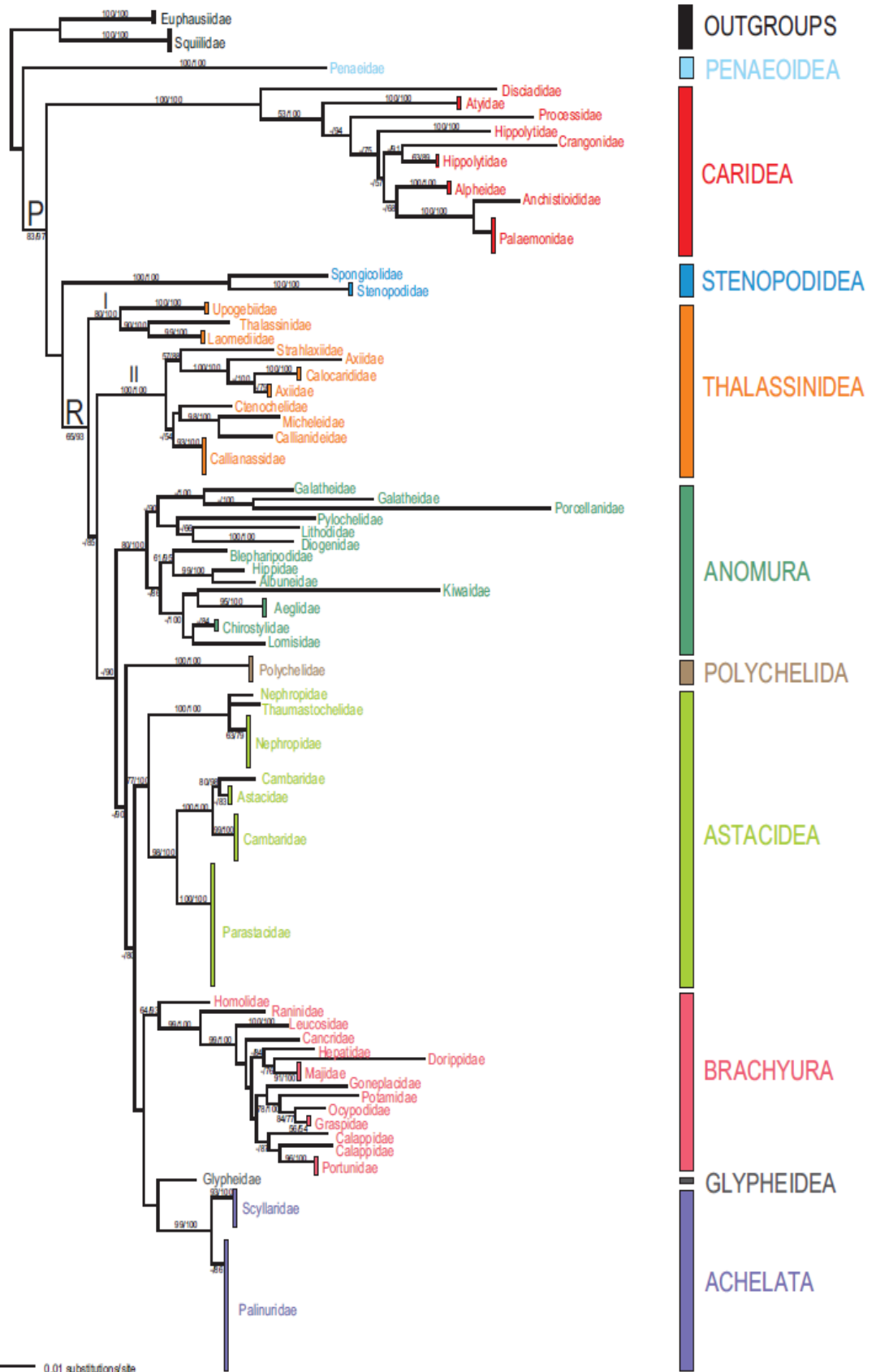
1. INTRODUÇÃO

Os crustáceos fazem parte de um dos maiores táxons de invertebrados com aproximadamente 42.000 espécies descritas que podem ser encontradas nos mais diversos ambientes: marinho, estuarino, entre-marés, dulcícola, anfíbio e terrestre. Essa enorme diversidade ecológica não é encontrada em nenhum outro grupo de invertebrados (RUPPERT et al., 2005). Os crustáceos decápodes como camarões, lagostas, caranguejos e siris são considerados de grande importância ecológica e econômica, pois muitos são consumidos e fazem parte de atividades pesqueiras (RUPPERT et al., 2005). Por pertencerem a um grupo monofilético e viverem em diferentes nichos osmóticos, os decápodes são considerados bons modelos para estudos de filofisiologia, que utilizam a filogenia em conjunto com a fisiologia (MCNAMARA and FARIA, 2012).

Os crustáceos podem ser classificados como osmoconformadores estritos, osmorreguladores estritos ou hiper-isorreguladores. Os crustáceos osmoconformadores estritos possuem a osmolalidade da hemolinfa isosmótica à osmolalidade do ambiente aquático em que vivem. Os crustáceos osmorreguladores estritos mantêm a osmolalidade da hemolinfa praticamente constante, mesmo que ocorram variações na salinidade do meio em que vivem. Os osmorreguladores estritos ainda podem ser subdivididos em hiperreguladores e hiporreguladores. Os hiperreguladores absorvem sal ativamente e são capazes de manter a osmolalidade da hemolinfa mais concentrada do que a osmolalidade do meio em que vivem. Os hiporreguladores secretam sal ativamente e conseguem manter a osmolalidade da hemolinfa inferior à osmolalidade do meio em que vivem (SCHMIDT-NIELSEN, 2002; CHARMANTIER et al., 2009; HILL et al., 2012). Alguns animais podem ser hiperreguladores em baixas salinidades e conformadores em altas salinidades, apresentando um padrão hiper-isorregulador (CHARMANTIER et al., 2009) ou podem ser hiperreguladores em baixas salinidades e hiporreguladores em altas salinidades, apresentando um padrão hiper-hiporregulador.

A Ordem Decapoda (Figura 1) se originou no ambiente marinho (RUPPERT et al., 2005; CHARMANTIER et al., 2009; RAHI et al., 2018). A capacidade de hiperregular a osmolalidade da hemolinfa foi o principal fator que possibilitou a invasão da água salobra e da água doce por decápodas marinhos (AUGUSTO et al., 2009; MCNAMARA e FARIA, 2012; RAHI et al., 2018). Secundariamente, um novo mecanismo fisiológico chamado de hiporregulação foi selecionado quando os decápodas retornaram para o ambiente marinho (PÉQUEUX, 1995; MCNAMARA e FARIA, 2012). A maioria dos crustáceos que vivem no ambiente marinho são osmoconformadores (PÉQUEUX, 1995) e a hiporregulação é mais comumente encontrada em crustáceos braquiópodos, copépodos, isópodos, caranguejos semi-terrestres e terrestres (PÉQUEUX, 1995; WARBURG et al., 1987; ZANDERS e ROJAS, 1996), além de algumas espécies de camarões carídeos (HAGERMAN e UGLOW, 1983; GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2006; DISSANAYAKE e ISHIMATSU, 2011) e camarões peneídeos (CASTILLE e LAWRENCE, 1981a; DALL, 1981; RE et al., 2004). Os osmoconformadores utilizam osmólitos orgânicos (aminoácidos livres) para regular o volume celular e proteger as células contra o excesso de sal, sem alterar a função de proteínas e enzimas (PÉQUEUX, 1995; FREIRE et al., 2008a; HENRY et al., 2012; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017). Os animais osmorreguladores absorvem sal ativamente (hiperreguladores) na água doce com auxílio das enzimas Na^+/K^+ -ATPase e V-H^+ -ATPase ou secretam sal ativamente (hiporreguladores) também com o auxílio da Na^+/K^+ -ATPase em águas mais salinas e para isso utilizam muita energia (ATP) (PÉQUEUX, 1995; FREIRE et al., 2008a; HENRY et al., 2012; MCNAMARA e FARIA, 2012; THABET et al., 2017).

FIGURA 1. Filogenia da Ordem Decapoda baseada no DNA mitocondrial 16S e nos DNAs nucleares 18S, 28S e H3.



FONTE: Retirado de Bracken et al. (2009).

Devido à grande diversidade de estratégias osmorregulatórias observadas nos decápodos, o objetivo desse trabalho foi verificar se a hiporregulação da hemolinfa em águas com altas concentrações de sal ($\geq 35\%$) está associada com a capacidade de hiperregulação da hemolinfa e com a ocupação de ambientes aquáticos com baixas concentrações de sal (até 10%) ou se esses dois mecanismos fisiológicos são independentes nos decápodos.

A hipótese testada é que a hiporregulação está associada com a hiperregulação em água doce ou águas bem diluídas (até 10%), uma vez que, o aumento das mitocôndrias e o aumento na produção de ATP nas células branquiais para as ATPases (Na^+/K^+ -ATPase e V-H^+ -ATPase) envolvidas com a hiperregulação (FREIRE et al., 2008a; HENRY et al., 2012; MCNAMARA e FARIA, 2012) pode favorecer a secreção ativa de sal nessas células. A força motriz da secreção de sal depende da atividade da Na^+/K^+ -ATPase basolateral das células branquiais, que é a enzima responsável pelo aumento da osmolalidade e da pressão hidrostática no espaço paracelular e força a secreção do sódio através da via paracelular (THABET et al., 2017). Para testar essa hipótese foram realizados experimentos com cinco espécies de crustáceos da Ordem Decapoda nativas do Brasil: caranguejo marinho *Hepatus pudibundus*, caranguejo entre-marés/semi-terrestre *Panopeus austrobesus*, caranguejo entre-marés/semi-terrestre *Pachygrapsus transversus*, camarão marinho *Penaeus schimitti* e siri estuarino/marinho *Callinectes danae*. Os resultados da osmolalidade dessas cinco espécies foram somados a uma revisão bibliográfica sobre decápodos osmoconformadores, hiper-isorreguladores e hiper-hiporreguladores e foi testada a hipótese de que a hiporregulação está associada com a hiperregulação através do teste de independência χ^2 .

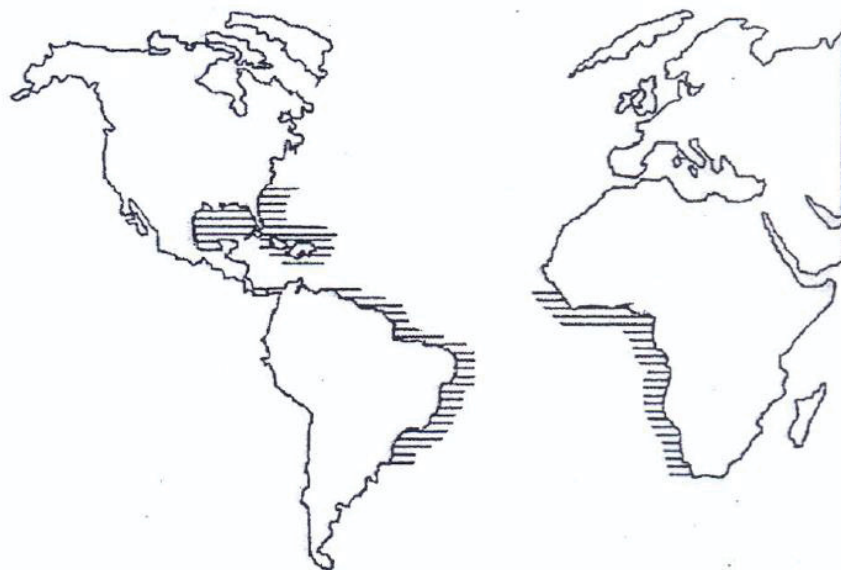
1.1 ESPÉCIES ESTUDADAS

1.1.1 *Hepatus pudibundus* (Família Aethridae)

Atualmente, a família Aethridae é formada por 7 gêneros viventes: *Actaeomorpha*, *Aethra*, *Drachiella*, *Hepatella*, *Hepatus*, *Osachila* e *Sakaila* (NG et al., 2008; DE GRAVE et al., 2009). O gênero *Hepatus* é formado por 7 espécies: *H. chiliensis*, *H. epheliticus*, *H. gronovii*, *H. krossmanni*, *H. lineatus*, *H. pudibundus* e *H. scaber* (NG et al., 2008). No Brasil, ocorrem 3 espécies: *H. gronovii*, *H. pudibundus* e *H. scaber* e no Estado do Paraná apenas *H. gronovii* e *H. pudibundus* (MELO, 1996).

A espécie *Hepatus pudibundus* (HERBST, 1785) (Figura 2) se distribui pelo Atlântico Ocidental dos Estados Unidos (Estado da Geórgia) até o México e também nas Antilhas, além de se distribuir pelo Norte da América do Sul (da Venezuela até a Guiana Francesa), pelo Brasil (Estado do Amapá até o Estado do Rio Grande do Sul) e Uruguai. Essa espécie ainda se distribui pelo Atlântico Oriental (da Guiné até a África do Sul) (Figura 2) (MELO, 1996; MARTÍNEZ et al., 2009).

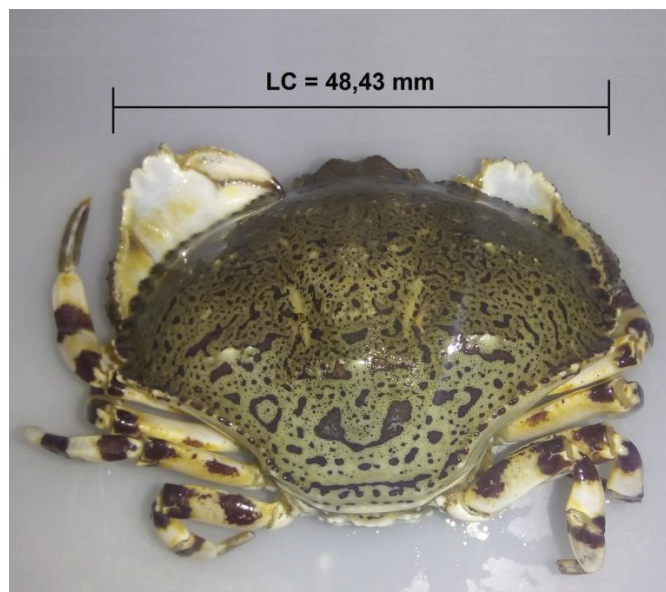
FIGURA 2. Distribuição da espécie *Hepatus pudibundus* (HERBST, 1785).



FONTE: Melo (1996).

O caranguejo *H. pudibundus* (Figura 3), conhecido popularmente como caranguejo-baú (TELES, 2019) ou dorminhoco (FOSTER et al., 2010), é uma espécie marinha, que vive desde águas rasas até 160 metros de profundidade, sendo mais abundante entre 10 e 25m, e vivendo enterrado em fundos arenosos e lamosos (MELO, 1996; BERNARDES et al., 2019). Na enseada de Ubatuba-SP, essa espécie vive em salinidades que variam entre 29‰ e 38‰ (TELES, 2019).

FIGURA 3. Caranguejo marinho *Hepatus pudibundus* (HERBST, 1785).



O ciclo de vida desse caranguejo é dividido em estágios larvais, juvenis e adultos. Esse caranguejo pode apresentar de quatro a seis estágios de zoea (RIEGER e HEBLING, 1993) e um estágio de megalopa (NEGREIROS-FRANSOZO et al., 2008), além de pelo menos oito estágios juvenis (HEBLING e RIEGER, 2003; NEGREIROS-FRANSOZO et al., 2008). A maturidade sexual deve ocorrer quando a largura da carapaça é de aproximadamente 35 mm para os machos e 36 mm para as fêmeas (FRACASSO e BRANCO, 2005).

O caranguejo-baú é classificado como generalista e onívoro e a sua dieta é composta principalmente de quatro itens: crustáceos (camarões peneídeos, caranguejos, caranguejo-ermitão e isópodos), peixes, sedimentos e moluscos

(gastrópodos, bivalves e cefalópodos), que representam aproximadamente 70% da sua dieta nas quatro estações do ano, e em menor porcentagem briozoários, algas, poliquetas, foraminíferos, cnidários (hidrozoários) e equinodermos (ofiuróides e ouriços-do-mar), além de praticarem o canibalismo (MANTELATTO e PETRACCO, 1997; LUNARDON-BRANCO et al., 2006). O caranguejo-baú faz parte da dieta da tartaruga-cabeçuda *Caretta caretta* (LENZ, 2009); da miragaia *Pogonias cromis* (HAIMOVICI, 1997); do peixe-porco *Balistes caprisacus* (NOGUEIRA et al., 2001); do siri *Portunus spinimanus*, do coró *Pomadasya corvinaeformis*, do linguado *Etropus crossotus* e dos micholes-da-areia *Diplectrum formosum* e *D. radiale* (LUNARDON-BRANCO et al., 2006).

Embora *H. pudibundus* não apresente interesse comercial, esse caranguejo está entre as três espécies de Brachyura mais abundante na carcinofauna acompanhante, a qual é rejeitada na pesca de arrasto do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (MANTELATTO e FRANSOZO, 2000; SEVERINO-RODRIGUES et al., 2002; BRAGA et al., 2005; BERTINI et al., 2010).

A osmolalidade, o sódio e o cloreto da hemolinfa de *H. pudibundus* diminuíram após 6h de exposição na salinidade de 25‰ (Osmolalidade: 684 mOsm/kg H₂O, Na⁺: 331 mM e Cl⁻: 344 mM) em comparação ao controle na salinidade de 33‰ (Osmolalidade: 962 mOsm/kg H₂O, Na⁺: 426 mM e Cl⁻: 414 mM) (FOSTER et al., 2010). Porém, o teor hídrico de *H. pudibundus* não se alterou após 16h de exposição na salinidade de 25‰ em comparação ao controle em 33‰ (FOSTER et al., 2010). Esses resultados mostram que adultos de *H. pudibundus* são osmoconformadores estritos e têm excelente capacidade de regulação de volume celular frente ao choque hiposmótico.

A espécie *Hepatus pudibundus* foi escolhida por ser osmoconformador e por isso representa um ancestral marinho de todos os crustáceos da Ordem Decapoda.

1.1.2 *Callinectes danae* (Família Portunidae)

Atualmente, a família Portunidae é formada por 22 gêneros vivos e 307 espécies, que vivem principalmente no ambiente marinho até 700 m de profundidade, mas algumas espécies também podem ser encontradas em estuários

e em foz de rios (DE GRAVE et al., 2009; PINHEIRO et al., 2016). O gênero *Callinectes* é formado por 15 espécies: *C. affinis*, *C. amnicola*, *C. arcuatus*, *C. bellicosus*, *C. bocourti*, *C. danae*, *C. exasperatus*, *C. gladiator*, *C. maracaiboensis*, *C. marginatus*, *C. ornatus*, *C. rathbunae*, *C. sapidus*, *C. similis* e *C. toxotes* (NG et al., 2008). No Brasil, ocorrem 6 espécies: *C. bocourti*, *C. danae*, *C. exasperatus*, *C. marginatus*, *C. ornatus* e *C. sapidus* e no Estado do Paraná também ocorrem as mesmas espécies, exceto *C. marginatus* (MELO, 1996).

A espécie *Callinectes danae* (SMITH, 1869) (Figura 4) se distribui pelo Atlântico Ocidental dos Estados Unidos (Estado da Flórida) até o México e também nas Antilhas e Bermuda, além de se distribuir pelo Norte da América do Sul (Colômbia e Venezuela) e pelo Brasil (Estado do Paraíba até o Estado do Rio Grande do Sul) (Figura 4) (Melo, 1996).

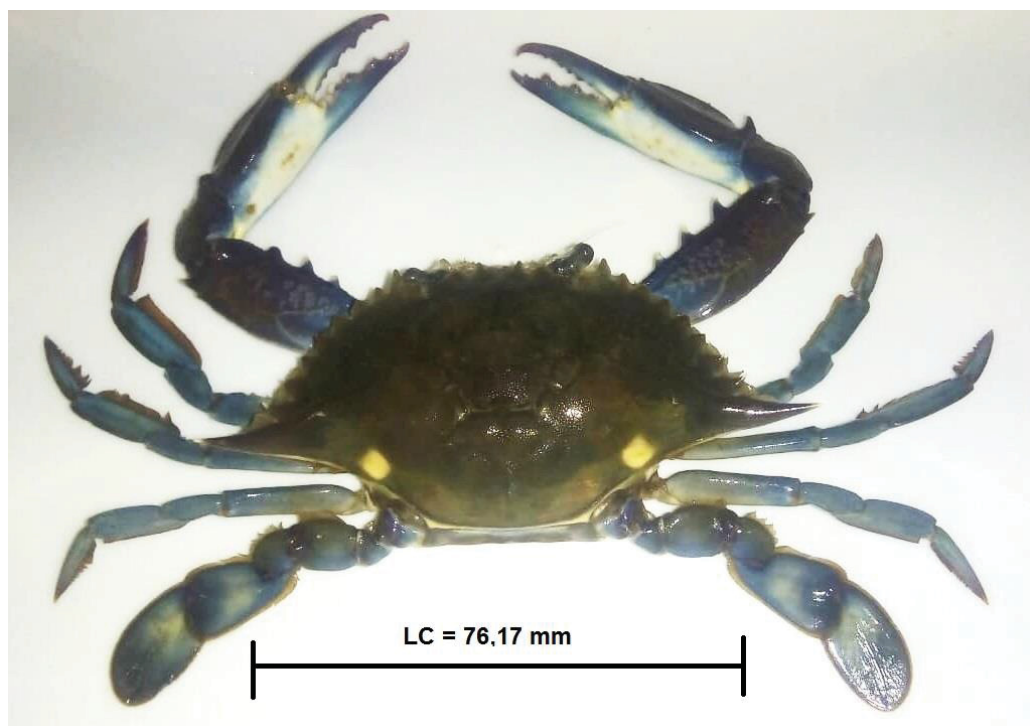
FIGURA 4. Distribuição da espécie *Callinectes danae* (SMITH, 1869).



FONTE: Melo (1996).

A espécie *C. danae* (Figura 5), conhecida popularmente como siri-azul, siringa ou siri-açú (BARRETO et al., 2006), pode viver da região entre-marés e em mar aberto (até 75 m de profundidade), além de estuários lamosos, manguezais, praias arenosas e águas hipersalinas (MELO, 1996; PINHEIRO et al., 2016). Essa espécie consegue tolerar uma grande variação de salinidade, sendo encontrada em águas entre 11,9‰ e 38‰ (ARAUJO, 2010; HERRERA, 2017).

FIGURA 5. Siri marinho/estuarino *Callinectes danae* (SMITH, 1869).



O ciclo de vida desse siri é dividido em estágios larvais, juvenis e adultos. Estudos na fase de zoea observaram apenas a morfologia do primeiro estágio de zoea de *C. danae* (SANKARANKUTTY et al., 1999; MANTELATTO et al., 2014), mas a espécie congênere *C. sapidus* apresentou oito estágios de zoea (COSTLOW e BOOKHOUT, 1959). *C. danae* apresenta um estágio de megalopa e doze estágios juvenis (BOLLA et al., 2014). A maturidade sexual dessa espécie ocorre quando a largura da carapaça é de aproximadamente 60,5 mm para os machos e 52,7 mm para as fêmeas (BAPTISTA et al., 2005). *C. danae* vive suas fases larvais no mar,

mas migra para regiões estuarinas na fase juvenil para se desenvolver e crescer e na fase adulta as fêmeas ovígeras retornam para águas com salinidade mais alta, como baías e mar aberto para desovar (BRANCO e MASUNARI, 2000; CHACUR e NEGREIROS-FRANZOZO, 2001; SANT'ANNA et al., 2012; PINHEIRO et al., 2016).

O siri-azul alimenta-se principalmente de poliquetas (Polynoidae, Nereidae, Eunicidae, Maldanidae e Pectinoridae), crustáceos (Ostracoda, Cirripédia, Caprellidae, Penaeidae, Xanthidae e Grapsidae), moluscos (*Perna perna*, *Brachidontes darwinianus*, *Anomalocardia brasiliana*, *Nassarius vibex*, *Bulia striata* e *Littoridina australis*), peixes ósseos e areia, mas também podem se alimentar de algas, macrófitas, foraminíferos, poríferos, cnidários, insetos (Coleoptera, Lepidoptera e Diptera), equinodermos e ascídias, além de praticarem o canibalismo (BRANCO, 1996; BRANCO e VERANI, 1997) e mostram uma maior atividade alimentar no período noturno (REIGADA e NEGREIROS-FRANZOZO, 2001). Os siris do gênero *Callinectes* também fazem parte da dieta da raia-chicote *Dasyatis guttata* (SILVA et al., 2001; GIANETI, 2011), do cação-rola-rola *Rhizoprionodon porosus* (SILVA e ALMEIDA, 2001), do tubarão-martelo *Sphyrna zygaena* (BORNATOWSKI et al., 2007), da gurijuba *Sciades parkeri* (DUARTE-PAULA et al., 2016) e da ave socó-do-mangue *Nyctanassa violácea* (RECHETELO, 2009).

De acordo com a avaliação do risco de extinção de crustáceos, realizada por pesquisadores do ICMBio (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade) e do CEPSUL (Centro Nacional de Pesquisa e Conservação da Biodiversidade Marinha do Sudeste e Sul) entre 2010 e 2014, a espécie *C. danae* foi classificada como Menos Preocupante (LC) (PINHEIRO et al., 2016). Porém, o siri *C. danae* é umas das três espécies mais abundante da carcinofauna acompanhante da pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (MANTELATTO e FRANZOZO, 2000; SEVERINO-RODRIGUES et al., 2002; BERTINI et al., 2010). Além disso, *C. danae* também está entre as duas espécies de siri do gênero *Callinectes* mais capturada pela pesca artesanal em baías e estuários, junto com a espécie *C. sapidus* (SEVERINO-RODRIGUES et al., 2001; SEVERINO-RODRIGUES et al., 2009; SCALCO et al., 2014). *Callinectes danae* possui uma regulamentação (Portaria nº N-024, de 26 de julho de 1983, SUDEPE, 1983) que proíbe a captura de fêmeas ovígeras em águas brasileiras (PINHEIRO et al., 2016).

A espécie de siri *C. danae* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa na salinidade de 20‰ e hiporregulou na salinidade de 40‰, após 3 dias de exposição (RAMAGLIA et al., 2018). Outro siri do gênero *Callinectes* da espécie *C. sapidus* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa em baixas salinidades e conformou em altas salinidades (BALLARD e ABBOTT, 1969; GERARD e GILLES, 1972; PILLER et al., 1995; GUERIN e STICKLE, 1997; HENRY, 2001). *C. sapidus* mostrou um aumento da atividade das 3 enzimas envolvidas com a hiper-regulação: Anidrase Carbônica, Na⁺-K⁺-ATPase e V-H⁺-ATPase na salinidade de 2‰, em comparação à salinidade de 30‰, após 4 dias de exposição (GOMES et al., 2019). Algumas populações de *C. sapidus* também podem ser encontradas vivendo em água doce (CAMERON, 1978). A espécie *C. similis* hiperregula a osmolalidade da hemolinfa entre 2,5 e 35‰ e conforma entre 35 e 60‰ (GUERIN e STICKLE, 1997). A espécie *C. similis* também mostrou um aumento na atividade das enzimas Anidrase Carbônica e Na⁺-K⁺-ATPase nas brânquias posteriores na salinidade de 10‰, em comparação à salinidade de 30‰, mostrando o papel dessas duas enzimas na absorção de sal em ebaixas salinidades (PILLER et al., 1995). Porém, a osmolalidade da hemolinfa de *Callinectes ornatus* ficou isosmótica na salinidade de 21‰ e hiposmótica na salinidade de 33‰, após 15 dias de exposição nessas salinidades (GARÇON et al., 2009), mostrando a diversidade de respostas osmorregulatórias que existem nas espécies do gênero *Callinectes*.

A espécie *Callinectes danae* foi escolhida por viver em ambientes estuarinos e marinhos, sendo comumente exposta a variações de salinidade e dessa forma pretende-se investigar a sua capacidade de hiper e hiporregulação.

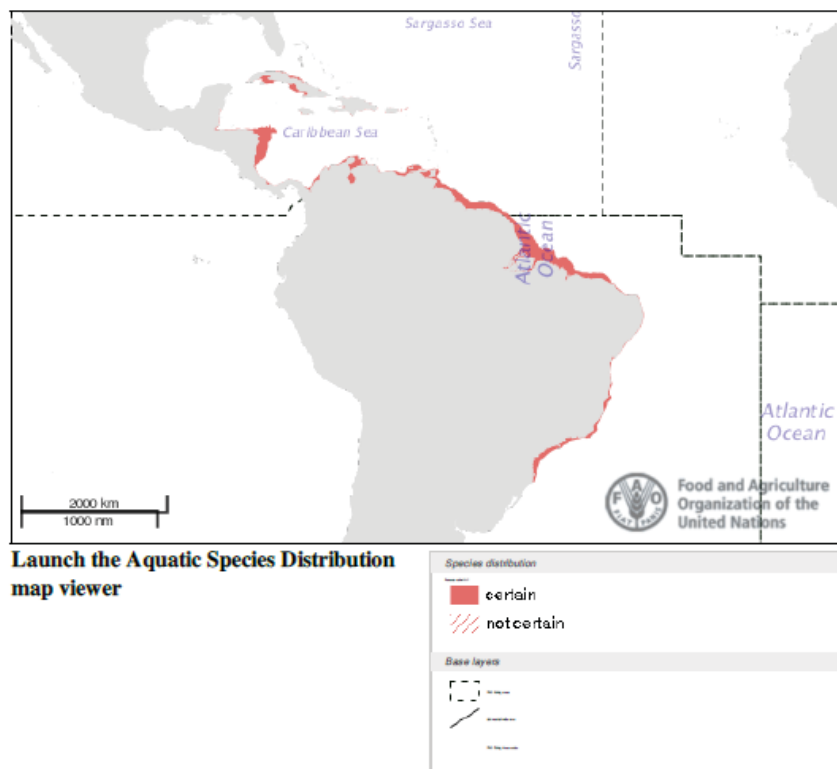
1.1.3 *Penaeus schmitti* (Família Penaeidae)

Atualmente, a família Penaeidae é formada por 25 gêneros vivos e mais de duzentas espécies que se distribuem por todos os oceanos (DE GRAVE et al., 2009; BOOS et al., 2016). O gênero *Penaeus* após décadas de estudo foi dividido em seis gêneros (*Litopenaeus*, *Farfantepenaeus*, *Fenneropenaeus*, *Marsupenaeus*, *Melicertus* e *Penaeus*) baseado em características morfológicas (MA et al., 2011). Porém, o trabalho de Ma et al., (2011), que analisou genes nucleares e mitocondriais de 31 espécies da família Penaeidae, refutou a classificação com seis gêneros e

mostrou que *Penaeus* é considerado um grupo monofilético. No Brasil, ocorrem as espécies nativas *P. schmitti*, *P. brasiliensis*, *P. paulensis*, *P. notialis* e *P. subtilis*, além de espécies exóticas como *P. vannamei* e *P. monodon* (COSTA et al., 2003; BARBIERI e MELO, 2006; ROBERT et al., 2007; SANTOS et al., 2016; BOOS et al., 2016). No Estado do Paraná ocorrem apenas três espécies: *P. schmitti*, *P. paulensis* e *P. brasiliensis* (ROBERT et al., 2007).

A espécie *Penaeus schmitti* (BURKENROAD, 1936) (Figura 6) se distribui pelo Atlântico Ocidental de Cuba até as Ilhas Virgens e de Honduras até o sul do Brasil (Estado do Rio Grande do Sul) (Figura 6) (HOLTHUIS, 1980; COSTA et al., 2003).

FIGURA 6. Distribuição da espécie *Penaeus schmitti* (BURKENROAD, 1936).



FONTE: <http://www.fao.org/fishery/species/3403/en>.

A espécie *P. schmitti* (Figura 7), conhecida popularmente como camarão-branco (SANTOS et al., 2004), vive parte do seu ciclo de vida em estuários e parte no ambiente marinho, entre 2 e 47 m de profundidade, sendo mais abundantes entre 15 e 30m (HOLTHUIS, 1980). Durante o dia, essa espécie costuma viver enterrada em fundos lamosos ou lodosos e às vezes com areia (HOLTHUIS, 1980; DALL et al., 1990). *P. schmitti* geralmente vive em águas com uma variação de salinidade entre 15‰ e 36‰ ao longo do ano (BOSCHI, 1968; SANTOS et al., 2004), mas em regiões estuarinas da Venezuela os juvenis dessa espécie são comumente encontrados em salinidades de até 50‰ (SCELZO, 1982; SANTOS et al., 2004). Além disso, pós-larvas e pré-adultos também já foram registradas em salinidades de 3‰ na região Nordeste do Brasil (SANTOS e FREITAS, 2004).

FIGURA 7. Camarão-branco *Penaeus schmitti* (BURKENROAD, 1936).

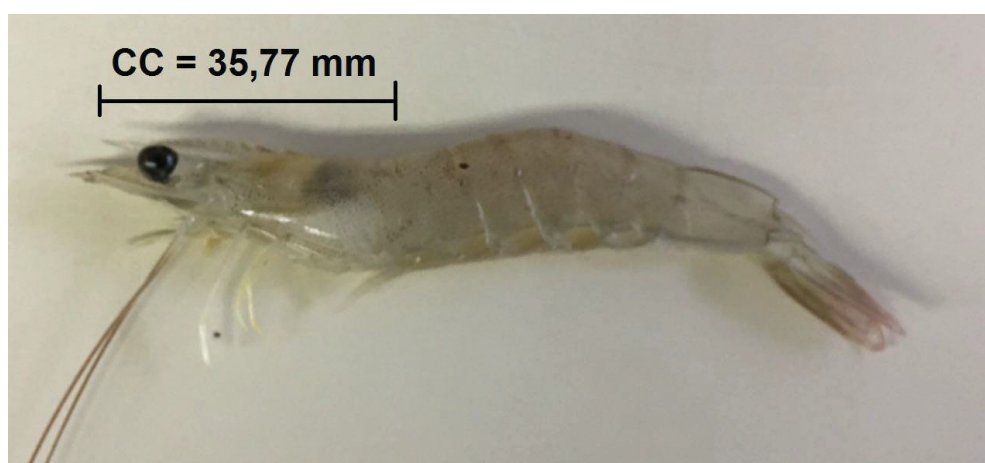
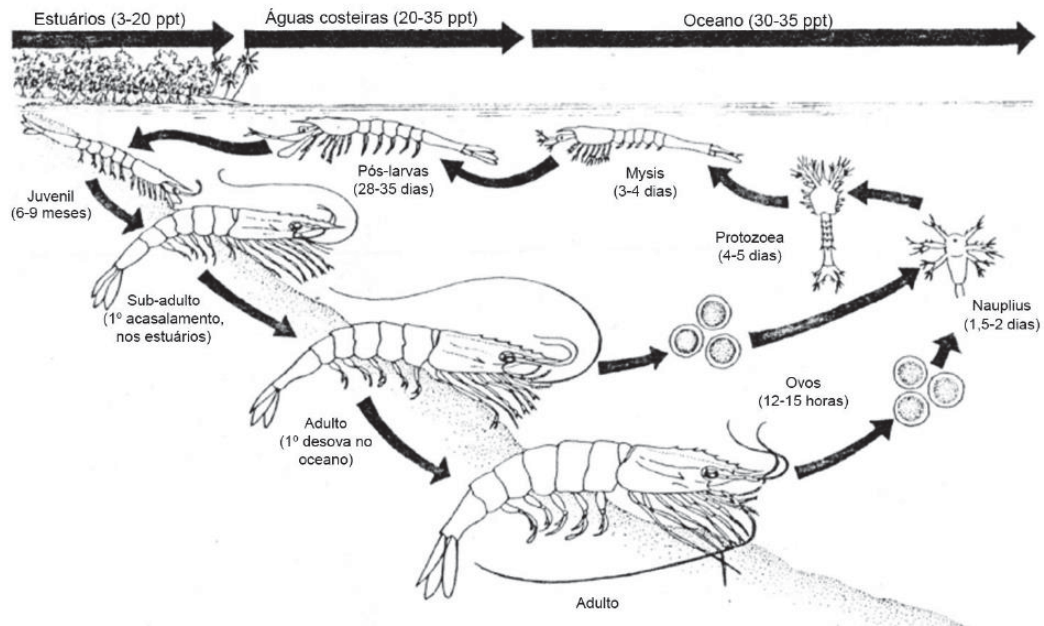


FOTO: Isis Danniele Cury da Cruz.

O ciclo de vida desse camarão é dividido em estágios larvais, pós-larvais, juvenis e adultos. Essa espécie apresenta de 4 a 6 sub-estágios de náuplio, 3 sub-estágios de protozoé, 2 a 4 sub-estágios de misis, 8 a 10 sub-estágios de pós-larva. Esse camarão nasce no ambiente marinho, migra para o estuário na fase juvenil para crescer e retorna ao mar na fase adulta para reproduzir e viver até a morte (PÉREZ-FARFANTE, 1970; SANTOS et al., 2004) (Figura 8). A maturidade sexual desse camarão ocorre quando o comprimento da carapaça é de aproximadamente 21 mm para ambos os sexos (PÉREZ-FARFANTE, 1970; SANTOS et al., 2004).

FIGURA 8. Ciclo de vida do camarão-branco *P. schmitti*.

FONTE: Retirado de Bagarinao et al. (1986) e modificado por Abbatepaulo (2016).

O camarão-branco alimenta-se exclusivamente de reservas nutricionais do ovo na fase de náuplio, de fitoplâncton na fase de protozoé, de fito e zooplâncton na fase de mysis e a partir da fase de pós-larva tornam-se onívoros (PÉREZ-FARFANTE, 1970; SANTOS et al., 2004). Os adultos alimentam-se de algas, anelídeos, moluscos, crustáceos e nematodos (PÉREZ-FARFANTE, 1970; SANTOS et al., 2004). Os principais predadores dos camarões peneídeos são peixes (Família Lutjanidae), medusas e outros crustáceos, além de também praticarem o canibalismo em larvas e juvenis (PÉREZ-FARFANTE, 1970; DALL et al., 1990; SANTOS et al., 2004).

A espécie *Penaeus schmitti* é pescada intensamente na costa brasileira em diferentes fases do seu ciclo de vida (BOOS et al., 2016). No litoral do Paraná, *P. schmitti* é a espécie mais abundante dos camarões da fauna acompanhante da pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (ROBERT et al., 2007). Devido a dificuldades em se estimar a redução populacional dessa espécie ao longo dos anos, *P. schmitti* foi classificada como DD (Dados Insuficientes) pela avaliação de risco de extinção realizada pelo ICMBio e CEPSUL, entre 2010 e 2014 (BOOS et al., 2016).

Não foi encontrado nenhum trabalho de osmorregulação com o camarão *Penaeus schmitti*. Porém, outros camarões peneídeos como as espécies *P. stylirostris*, *P. setiferus*, *P. aztecus*, *P. duorarum*, *P. vannamei*, *P. merguensis*, *P. esculentus*, *P. plebejus*, *P. chinensis* e *P. monodon* hiperregulam a osmolalidade da hemolinfa em baixas salinidades e hiporregulam em altas salinidades (CASTILLE e LAWRENCE, 1981a; DALL, 1981; CHEN e LIN, 1994; TANTULO e FOTEDAR, 2007). Os íons sódio e cloreto também seguem o mesmo padrão da osmolalidade da hemolinfa nas espécies *P. stylirostris*, *P. setiferus*, *P. aztecus*, *P. duorarum*, *P. vannamei*, *P. merguensis*, *P. esculentus*, *P. plebejus* (CASTILLE e LAWRENCE, 1981a; DALL e SMITH, 1981). O teor hídrico muscular da espécie *Penaeus chinensis* se manteve inalterado nas salinidades de 10, 20,30 e 40‰, após duas semanas de exposição nessas salinidades (CHEN e LIN, 1998). A atividade da Anidrase Carbônica nas brânquias anteriores e posteriores de *Penaeus vannamei* aumentou nas salinidades de 5, 15 e 45‰ após 14 dias de exposição, em comparação ao controle em 30‰, mostrando que essa enzima tem um papel importante tanto para a hiperregulação quanto para a hiporregulação dessa espécie (ROY et al., 2007).

A espécie de camarão *P. schmitti* foi escolhida por pertencer ao gênero *Penaeus* e a maioria das espécies desse gênero possuem a capacidade de hiper e de hiporregular a osmolalidade da hemolinfa.

1.1.4 *Panopeus austrobesus* (Família Panopeidae)

Atualmente, a família Panopeidae é formada por 93 espécies viventes de 29 gêneros (BEZERRA e RIBEIRO, 2016), que vivem em costões rochosos, estuários, manguezais, lagoas hipersalinas, em habitats dulcícolas ou associadas a cultivos de moluscos (WILLIAMS, 1983; MELO, 1996; SCHUBART et al., 2000; MAROCHI e MASUNARI, 2011). O gênero *Panopeus* é formado por 17 espécies viventes: *P. africanus*, *P. americanus*, *P. austrobesus*, *P. boekei*, *P. chilensis*, *P. convexus*, *P. diversus*, *P. harttii*, *P. herbstii*, *P. lacustris*, *P. meridionalis*, *P. obesus*, *P. occidentalis*, *P. purpureus*, *P. rugosus*, *P. simpsoni* e *P. turgidus* (NG et al., 2008). No Brasil, ocorrem 6 espécies: *P. americanus*, *P. austrobesus*, *P. harttii*, *P. lacustris*, *P.*

occidentalis e *P. rugosus* e no Estado do Paraná também ocorrem todas essas espécies, exceto *P. hartii* e *P. lacustris* (MELO, 1996).

A espécie *Panopeus austrobesus* (WILLIAMS, 1983) se distribui pelo Atlântico Ocidental em apenas dois países: no Brasil (do Estado do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul) e no Uruguai (MELO, 1996; PELUFFO, 2004) (Figura 9).

FIGURA 9. Distribuição da espécie *Panopeus austrobesus* (WILLIAMS, 1983).



FONTE: Melo (1996).

O caranguejo *P. austrobesus* (Figura 10) pode viver da região entre-marés até 30 metros de profundidade. Também pode ser encontrada em estuários, baías, manguezais, além de recifes de corais ou rochosos (MELO, 1996). Essa espécie também pode ser encontrada associada ao cultivo de moluscos, como ostras e

mexilhões (MAROCHI e MASUNARI, 2011; CAMARGO et al., 2017). Na enseada de Ubatuba-SP, as populações de *P. austrobesus* vivem em águas com salinidade variando entre 30‰ e 35‰ (CAMARGO et al., 2017).

FIGURA 10. Caranguejo entre-marés *Panopeus austrobesus* (WILLIAMS, 1983).



O ciclo de vida desse caranguejo é dividido em estágios larvais, juvenis e adultos. Esse caranguejo possui um estágio de pré-zoea, quatro estágios de zoea e um estágio de megalopa (MONTÚ et al., 1988). Não foi encontrado nenhum trabalho sobre a quantidade de estágios juvenis de *P. austrobesus*. O tamanho médio da largura da carapaça dos indivíduos de *P. austrobesus* pode variar de acordo com o ambiente, sendo de aproximadamente 16,1 mm para os machos e 13,3 mm para as fêmeas que vivem em estuários e manguezais (NEGREIROS-FRANSOZO e FRANSOZO, 2003) e de aproximadamente 5,7 mm para os machos e 5,5 mm para as fêmeas que vivem em ambientes marinhos associados ao cultivo de mexilhões *Perna perna* (CAMARGO et al., 2017). A maturidade sexual de *P. austrobesus* ocorre quando a largura da carapaça é de aproximadamente 14,6 mm para os machos e 13 mm para as fêmeas que vivem em estuários e manguezais (NEGREIROS-FRANSOZO e FRANSOZO, 2003).

Em relação a importância ecológica, os caranguejos da família Panopeidae são classificados como consumidores primários e secundários, em diversos ambientes: marinho, supralitoral e entre-marés (BEZERRA e RIBEIRO, 2016). Os

caranguejos panopeídeos são predadores de cracas, mexilhões, ostras e outros organismos bentônicos (SCHUBART et al., 2000; BEZERRA e RIBEIRO, 2016). *P. austrobesus* foi a espécie mais abundante encontrada associada ao cultivo do mexilhão *Perna perna* em Ubatuba-SP, mostrando ser um competidor mais eficiente em comparação com outros caranguejos, além de ser a principal espécie responsável pelo desenvolvimento inicial e regulação da entrada e abundância de outras espécies na comunidade de caranguejos nas redes de mexilhão (CAMARGO, 2011). O gênero *Panopeus* também faz parte da dieta do siri-azul *Callinectes sapidus* (HILL e WEISSBURG, 2013), da gurijuba *Sciades parkeri* (DUARTE-PAULA et al, 2016), do peixe-porco *Balistes capriscus* (NOGUEIRA et al., 2001), do peixe-sapo ostra *Opsanus tau* (GRABOWSKI, 2004) e da ave socó-do-mangue *Nyctanassa violacea* (RECHETELO, 2009).

De acordo com a avaliação do risco de extinção de crustáceos, realizada entre 2010 e 2014 pelo ICMBio e pelo CEPSUL, *P. austrobesus* foi classificada como Menos Preocupante (LC) (BEZERRA e RIBEIRO, 2016). Porém, como essa espécie também vive em manguezais, essa espécie também é susceptível às ameaças sofridas por esse ecossistema. No Brasil, estima-se que foram perdidos aproximadamente 50 mil hectares desse ecossistema apenas nos últimos 25 anos (FAO, 2007; BEZERRA e RIBEIRO, 2016).

Estudos de osmorregulação com espécies do gênero *Panopeus* ainda são raros e todos foram realizados com a espécie entre-marés *Panopeus herbstii* (BOONE e CLAYBROOK, 1977; SPENCER et al., 1979; BLASCO e FORWARD, 1988). Esses trabalhos mostraram que os íons sódio e cloreto diminuem em *P. herbstii* quando essa espécie é exposta à baixa salinidade (10‰) por 10 dias, assim como os aminoácidos livres do músculo e do hepatopâncreas (BOONE e CLAYBROOK, 1977). Além disso, essa espécie também mostrou que hiperregula a osmolalidade da hemolinfa em 10‰ e conforma em salinidades acima de 28‰ (BLASCO e FORWARD, 1988). O aumento da atividade da enzima Na^+/K^+ -ATPase nas brânquias de *P. herbstii*, quando essa espécie foi exposta às salinidades de 9‰ e 17‰ por uma semana, mostra o envolvimento dessa enzima na absorção de sal (SPENCER et al., 1979).

Devido à espécie *Panopeus austrobesus* viver na região entre-marés e ser exposta diariamente a variação de salinidade e ao ambiente terrestre pretende-se investigar a capacidade de hiper e de hiporregulação, além de se conhecer também o grau de terrestrialidade dessa espécie.

1.1.5 *Pachygrapsus transversus* (Família Grapsidae)

Atualmente, a família Grapsidae é formada por sete gêneros (*Pachygrapsus*, *Grapsus*, *Leptograpsus*, *Planes*, *Geograpsus*, *Metopograpsus* e *Goniopsis*), que vivem principalmente em costões rochosos de regiões entre-marés (IP et al., 2015; GUINOT et al., 2018). O gênero *Pachygrapsus* é considerado um grupo polifilético (SCHUBART, 2011; IP et al., 2015) e é formado por quinze espécies: *P. corrugatus*, *P. crassipes*, *P. fakaravensis*, *P. gracilis*, *P. laevimanus*, *P. loveridgei*, *P. marmoratus*, *P. maurus*, *P. minutus*, *P. planifrons*, *P. plicatus*, *P. propinquus*, *P. pubescens*, *P. socius* e *P. transversus* (SCHUBART, 2011). Porém, as espécies *P. gracilis*, *P. laevimanus* e *P. fakaravensis* podem ser incluídas futuramente nos gêneros *Geograpsus*, *Planes* e *Grapsus*, respectivamente (SCHUBART, 2011). No Brasil, ocorrem três espécies *P. corrugatus*, *P. gracilis* e *P. transversus* e no Estado do Paraná apenas *P. gracilis* e *P. transversus* (MELO, 1996; BROSSI-GARCIA e RODRIGUES, 1997).

P. transversus (GIBBES, 1850) (Figura 11) se distribui pelo Atlântico Ocidental dos Estados Unidos (Estado da Carolina do Norte) até o México e também nas Antilhas e Bermuda, além de se distribuir pelo Norte da América do Sul (da Colômbia até a Guiana Francesa), pelo Brasil (Estado do Amapá, do Estado do Ceará até o Estado do Rio Grande do Sul e Trindade) e pelo Uruguai. Essa espécie ainda se distribui pelo Pacífico Oriental dos Estados Unidos (Estado da Califórnia) até o Peru, pelo Mar Mediterrâneo e pelo Atlântico Oriental (de Cabo Verde até Angola) (Figura 11) (MELO, 1996).

FIGURA 11. Distribuição da espécie *Pachygrapsus transversus* (GIBBES, 1850).



FONTE: Melo (1996).

P. transversus (Figura 12) é abundante na região entre-marés e vive embaixo de rochas, em pilares de embarcadouros, em praias arenosas e em raízes de mangue (MELO, 1996). Essa espécie é encontrada em todos os níveis da região entre-marés (supralitoral, mediolitoral e infralitoral), sendo mais abundante no mediolitoral, um habitat com rochas, areia e argila, que proporciona um ambiente que serve de abrigo contra o impacto das ondas, além de aliviar a dessecação e o estresse térmico durante a maré baixa (MASUNARI e DUBIASKI-SILVA, 1998). Na Ilha do Farol, localizada no município de Matinhos-PR, essa espécie já foi encontrada em águas com salinidades que variam entre 6,7‰ e 29,4‰ ao longo do ano (MASUNARI et al., 1998).

FIGURA 12. Caranguejo entre-marés *Pachygrapsus transversus* (GIBBES, 1850).



O ciclo de vida desse caranguejo é dividido em estágios larvais, juvenis e adultos. Esse caranguejo pode apresentar até dez estágios de zoea (BROSSI-GARCIA e RODRIGUES, 1997) e um estágio de megalopa, além de sete estágios juvenis (FLORES et al., 1998). A maturidade sexual de *P. transversus* ocorre quando a largura da carapaça é de aproximadamente 10,1 mm para os machos e 9,5 mm para as fêmeas (ARAÚJO et al., 2016).

Os recifes de areia formados por colônias de poliquetas do gênero *Phragmatopoma* e as camas de mexilhões *Brachidontes* servem como berçário para os juvenis de *P. transversus*, enquanto os adultos vivem principalmente em abrigos de superfícies rochosas (FLORES e NEGREIROS, 1999). *P. transversus* também foi uma das espécies de caranguejos mais abundante associadas às redes do mexilhão *Perna perna*, sendo considerada uma espécie-chave e de fundamental importância na regulação da comunidade de caranguejos dessas redes (CAMARGO, 2011).

Os caranguejos da espécie *P. transversus* são classificados como onívoros e a sua dieta é composta principalmente de algas (*Chlorella* sp., *Coscinodiscus* sp., *Licmophora* sp., *Cocconeis* sp., *Cymbella* sp., *Diploneis* sp., *Navicula* sp., *Pinnularia* sp., *Nitzschia* sp., *Biddulphia* sp., *Anacystis* sp., *Lyngbya* sp., *Callithamnion* sp., *Acanthophora* sp., *Amphiroa* sp., algas filamentosas e biofilme de microalgas), caranguejos de porcelana (*Petrolisthes armatus* e *P. tridentatus*), peixes (anchovas),

da ascídia *Didemnum psamatodes*, poliquetas (*Phragmatopoma* sp.), cracas (*Chthamalus* sp.), mexilhões (*Brachidontes* sp.), esponjas, do isópodo *Ligia exotica*, além de também praticarem o canibalismo, alimentando-se de pequenos indivíduos de *P. transversus* (FURTADO-OGAWA, 1977; ABELE et al., 1986; CHRISTOFOLETTI et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2015). O caranguejo *P. transversus* serve de alimento para a batuira-bicuda *Charadrius wilsonia*, para o socó-do-mangue *Nyctanassa violacea*, para o grackle de cauda grande *Quiscalus mexicanus*, para o guaxinim *Procyon lotor*, para a rã-das-pedras *Thoropa miliaris*, para outros caranguejos e para peixes ósseos que vivem em poças de maré (*Malacosteus xonifer* e *Bathygobius soporator*) (SAZIMA, 1971; ABELE et al., 1986; RECHETELO, 2009).

A principal ameaça do caranguejo *Pachygrapsus transversus* é a ação antrópica intensa, principalmente em regiões entre-marés e em manguezais. No Brasil, aproximadamente 70 milhões de pessoas vivem a menos de 200 km das regiões costeiras, o que contribui com a exploração excessiva de recursos naturais, aumento da poluição agrícola, industrial e proveniente de esgotos, formação de lixões, além da utilização de áreas de manguezais para aquicultura (IBAMA, 2002; MMA, 2002; PINHEIRO et al., 2016). Os manguezais também são áreas que servem como refúgio para 28 espécies (incluindo *P. transversus*) de 9 famílias de caranguejos, principalmente para espécies das super-famílias Ocypodoidea e Grapsoidea, mostrando que esses ecossistemas necessitam de estratégias de conservação para a manutenção da riqueza e da diversidade da comunidade de caranguejos que vivem nesse ambiente (COLPO et al., 2011).

No Brasil, existem apenas dois estudos de sobrevivência em diferentes salinidades com o caranguejo *P. transversus*. O estudo realizado com *P. transversus* coletado em uma praia de Fortaleza-CE (Brasil) mostrou que esse caranguejo sobrevive 100% em salinidades entre 7‰ e 34‰ após um dia de exposição, mas a mortalidade é de 100% após 6 horas de exposição em água doce (ALVES, 1974). Outro estudo realizado com essa mesma espécie coletada em São Sebastião-SP (Brasil) mostrou resultados semelhantes, mas a mortalidade de 100% na água doce só ocorreu após 1 dia de exposição (SHUMWAY, 1983). Porém, um estudo feito com *P. transversus*, coletado em Shiqmona (Israel), mostrou que essa espécie sobrevive e hiperregula a osmolalidade da hemolinfa na água doce até 26,25‰ e hiporregula a

osmolalidade da hemolinfa entre 43,75 e 70‰, após um dia de exposição. A concentração de cloreto também quase não se alterou na água doce (\approx 340 mM) até a água do mar (\approx 430 mM), após um dia de exposição, mostrando que essa espécie também é um excelente íon-regulador de cloreto. Quando *P. transversus* foi exposto por um dia a desidratação, com 0% de umidade relativa, a osmolalidade da hemolinfa aumentou de 1000 mOsm/l (35‰) para 1300 mOsm/l, mostrando que um curto período de exposição ao ambiente terrestre contribui com o aumento da osmolalidade da hemolinfa (WARBURG et al., 1987).

A espécie *P. crassipes* hiperregula a osmolalidade da hemolinfa em meios diluídos e hiporregula em meios concentrados (PROSSER et al., 1955; GROSS, 1961; FREEL, 1978). Em condições experimentais, o teor hídrico muscular de *P. crassipes* se mantém constante na salinidade de 52,5‰, em comparação ao controle em 35‰ (72,3%), mas aumenta na salinidade de 8,75‰ (78,4%), após 5 dias de exposição, mostrando que essa espécie regula o volume celular quando exposta à águas hipersalinas, mas não quando exposta à águas muito diluídas (FREEL, 1978). A espécie *P. marmoratus* hiperregula a osmolalidade da hemolinfa entre 10‰ e 31‰, e hiporregula entre 31‰ e 45‰, após uma semana de exposição (PIERROT et al., 1995). Além disso, as concentrações de sódio e de cloreto na hemolinfa dessa espécie se mantêm praticamente inalteradas nas salinidades de 10‰ (Na^+ da hemolinfa: 390 mM e Cl^- da hemolinfa: 404 mM) e 36‰ (Na^+ da hemolinfa: 487 e Cl^- da hemolinfa: 453 mM), também após uma semana de exposição, mostrando que essa espécie também é um excelente íon-regulador de sódio e cloreto (PIERROT et al., 1995).

A espécie *Pachygrapsus transversus* foi escolhida por viver na região entre-marés e ser exposta a diferentes salinidades e ao ambiente terrestre diariamente, por isso pretende-se investigar a capacidade de hiper e hiporregulação dessa espécie e também avaliar o seu grau de terrestrialidade.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 COLETA DAS ESPÉCIES

O caranguejo marinho *Hepatus pudibundus* (Largura da Carapaça = LC: $48,43 \pm 0,62$ mm e Comprimento da Carapaça = CC: $37,03 \pm 0,46$ mm, n = 90) foi coletado com pescadores, utilizando rede de arrasto, na praia de Ipanema, Pontal do Paraná - PR ($25^{\circ}37'S$ e $48^{\circ}25'W$). O siri estuarino/marinho *Callinectes danae* (LC: $76,17 \pm 1,00$ mm e CC: $42,28 \pm 0,52$ mm, n = 71) e o camarão marinho *Penaeus schmitti* (Comprimento Total = CT: $113,76 \pm 1,50$ mm e CC: $35,77 \pm 0,49$ mm, n = 89) foram coletados com pescadores, utilizando gaiolas (siris) e rede de arrasto (camarões), na Baía de Paranaguá, no município de Paranaguá-PR ($25^{\circ}49'S$ e $48^{\circ}46'W$). As espécies de região entre-marés/semi-terrestres *Panopeus austrobesus* (LC: $25,63 \pm 0,59$ mm e CC: $19,95 \pm 0,43$ mm, n = 137) e *Pachygrapsus transversus* (LC: $15,74 \pm 0,15$ mm e CC: $12,79 \pm 0,14$ mm, n = 155) foram coletadas manualmente em Pontal do Paraná-PR ($25^{\circ}56'S$ e $48^{\circ}36'W$).

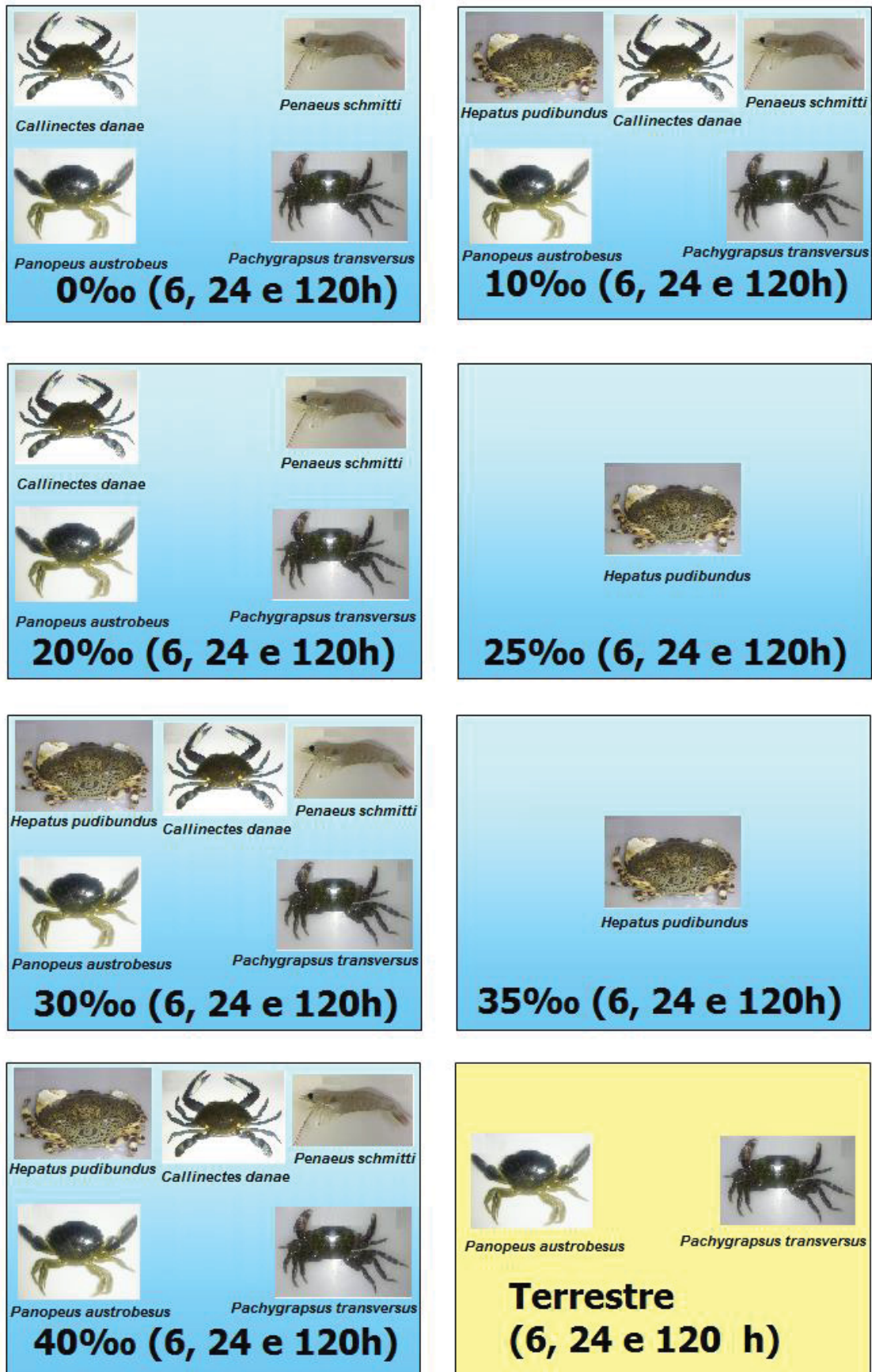
2.2 ACLIMATAÇÃO AO LABORATÓRIO

Após a coleta, os crustáceos foram transportados em caixas térmicas contendo água do local da coleta para o Laboratório de Fisiologia Comparativa da Osmorregulação, no Setor de Ciências Biológicas da UFPR. No laboratório, os crustáceos foram aclimatados em aquários por uma semana, com água filtrada e com salinidade semelhante ao local de coleta (30‰ para *P. austrobesus*, *P. transversus*, *C. danae* e *P. schmitti*; 35‰ para *H. pudibundus*), aeração constante, temperatura média de $22,9 \pm 0,1$ °C e fotoperíodo natural. As duas espécies de caranguejos entre-marés/semi-terrestres (*P. transversus* e *P. austrobesus*) foram aclimatadas em um aquaterrário, com água semelhante ao local da coleta e muitas rochas emersas na água, para que os crustáceos tivessem acesso também ao ambiente terrestre. No período de aclimação, os crustáceos foram alimentados em dias alternados com filé de peixe.

2.3 PROTOCOLO EXPERIMENTAL

Após a aclimação, todos os crustáceos (em período de intermuda) foram expostos a diferentes salinidades nos tempos de 6, 24 e 120 horas. O caranguejo marinho *Hepatus pudibundus* por ser estenoalino foi exposto às salinidades de 10‰, 25‰, 30‰, 35‰ e 40‰ (Figura 19). As espécies *Penaeus schmitti*, *Pachygrapsus transversus*, *Panopeus austrobesus* e *Callinectes danae* por serem eurialinas foram expostas às salinidades de 0‰, 10‰, 20‰, 30‰, e 40‰ (Figura 13). Os crustáceos foram transferidos individualmente para recipientes plásticos, com aproximadamente 3 litros de água (com diferentes salinidades) e aeração constante e foram submersos na água. As espécies semi-terrestres *P. austrobesus* e *P. transversus* também foram expostas ao ambiente terrestre, sem acesso à água, em recipientes plásticos com algumas rochas, nos tempos de 6, 24 e 120 horas (Figura 13). Foram realizadas taxas de sobrevivência dos animais por 6 horas para todas as espécies em todas as salinidades estudadas. Quando a taxa de sobrevivência foi inferior a 50% no tempo de 6h em uma determinada salinidade, os animais não foram expostos a essa mesma salinidade nos tempos de 24h e 120h. Foram utilizados de 5 a 9 indivíduos de cada espécie para cada salinidade estudada e também na exposição ao ambiente terrestre. A largura da carapaça e o comprimento da carapaça de todos os crustáceos foram mensurados com um paquímetro digital para determinar quais indivíduos eram adultos. Durante os experimentos, apenas os crustáceos expostos ao tempo de 5 dias foram alimentados no terceiro dia.

FIGURA 13. Protocolo experimental das cinco espécies de crustáceos estudadas.



Após os experimentos, todos os crustáceos foram crioanestesiados em gelo picado por aproximadamente 15 minutos, e em seguida foram coletadas as amostras da hemolinfa para as dosagens da osmolalidade e dos íons, do músculo abdominal para determinar o teor hídrico e das brânquias para a atividade da anidrase carbônica.

2.4 DOSAGENS DA HEMOLINFA

A osmolalidade foi determinada com a utilização de um micro-osmômetro de pressão a vapor, modelo Vapro 5520 (Wescor, Logan, E.U.A.). As concentrações de sódio foram determinadas com a utilização de um fotômetro de chama micrometral B462, em amostras diluídas com água deionizada (1:400 ou 1:500). As concentrações dos íons cloreto e magnésio foram determinadas utilizando um espectrofotômetro Ultrospec 2100 PRO Amersham Pharmacia biotech e kits Labtest, em amostras diluídas com água deionizada, seguindo as recomendações do fabricante, nas absorvâncias de 470 nm e 505 nm, respectivamente.

2.5 TEOR HÍDRICO

As amostras de músculo abdominal foram seccionadas com a utilização de uma tesoura e de uma pinça, transferidas para tubos de Eppendorf e congelados no freezer a -20°C . Posteriormente, as amostras de músculo abdominal foram utilizadas para determinar o teor hídrico (TH). Primeiramente, as amostras foram descongeladas à temperatura ambiente, gentilmente secadas em papel filtro e pesadas (*H. pudibundus* = $35,6 \pm 0,8$ mg, n = 71; *C. danae* = $126,6 \pm 8,8$ mg, n = 67; *P. schmitti* = $16,4 \pm 0,4$ mg, n = 71; *P. austrobeus* = $12,6 \pm 0,6$ mg, n = 104; *P. transversus* = $12,9 \pm 0,7$ mg, n = 109) para determinar o peso úmido (Pu). Após esta etapa, as amostras foram transferidas para uma estufa, com temperatura de aproximadamente 60°C por 24 h. Por último, as amostras foram retiradas da estufa e pesadas novamente para determinar o peso seco (Ps). O teor hídrico do músculo abdominal foi calculado pela seguinte fórmula: $\text{TH (\%)} = [(Pu - Ps) / Pu] \times 100$.

2.6 ATIVIDADE DA ANIDRASE CARBÔNICA

As brânquias anteriores e posteriores foram seccionados com o auxílio de uma tesoura e uma pinça. As brânquias foram transferidas para tubos de Eppendorfs de 0,5 ml e congeladas a -80°C . A atividade da enzima anidrase carbônica foi determinada através do método descrito por Vitale et al. (1999). As brânquias foram descongeladas, pesadas (*H. pudibundus*: brânquias anteriores = $16,7 \pm 0,7$ mg, n = 48 e brânquias posteriores = $21,0 \pm 0,9$ mg, n = 48; *C. danae*: brânquias anteriores = $21,8 \pm 0,8$ mg, n = 66 e brânquias posteriores = $26,5 \pm 0,8$ mg, n = 66; *P. schmitti*: brânquias anteriores = $14,1 \pm 0,5$ mg, n = 72 e brânquias posteriores = $16,5 \pm 0,6$ mg, n = 72; *P. austrobeus*: brânquias anteriores = $13,1 \pm 1,1$ mg, n = 97 e brânquias posteriores = $16,0 \pm 0,9$ mg, n = 99; *P. transversus*: brânquias anteriores = $10,9 \pm 1,1$ mg, n = 73 e brânquias posteriores = $11,6 \pm 1,6$ mg, n = 81) e homogeneizadas em 10% P/V (peso/volume) de tampão (225 mM de manitol, 75 mM de sacarose, 10 mM de Tris base, pH de 7,4). Em seguida, os homogeneizados foram centrifugados a 2000 xg durante 5 minutos a 4°C (VITALE et al., 1999; CASTELLANO, 2017). Após a centrifugação, o sobrenadante foi utilizado para determinar a atividade da enzima.

Foi mensurado a queda do pH de cada amostra, utilizando 7,5 ml do mesmo tampão da homogeneização e adicionando 0,05 ml do sobrenadante homogeneizado. Em seguida, foi adicionado 1 ml de água deionizada saturada com CO_2 a $2,5^{\circ}\text{C}$. A queda do pH foi mensurada a cada 4 segundos, nos tempos de 0, 4, 8, 12, 16 e 20 segundos, com o objetivo de gerar uma reta de regressão linear. A queda do pH foi mensurada com um pHmetro de bancada (inoLAB pH level 1 da WTW®, Alemanha) e o tempo foi mensurado com um cronômetro. A inclinação da reta de regressão linear corresponde a Taxa de Reação Catalisada (TC). A Taxa de Reação Não Catalisada (TNC) foi obtida da mesma forma que a Taxa de Reação Catalisada, substituindo a amostra homogeneizada por 0,05 ml do mesmo tampão. A Atividade da Anidrase Carbônica (AAC) foi calculada através da fórmula: $\text{AAC} = [\text{TC} / \text{TNC} - 1] / \text{mg proteína total}$. Para determinar a quantidade de proteína total nós utilizamos o método de Bradford (1976).

2.7 TESTE DE INDEPENDÊNCIA χ^2

A hipótese que a hiperregulação está associada com a hiporregulação nos crustáceos decápodas foi testada com o teste de independência χ^2 . O teste de independência χ^2 é usado para descobrir se existe uma associação entre duas variáveis (VIEIRA, 2011). As duas variáveis (hiper e hiporregulação) têm duas categorias cada (sim e não) e são utilizadas para gerar uma tabela 2x2 (Tabela 1).

TABELA 1. Exemplo de tabela 2x2 com valores literais.

	Hiperregulação		Total
	Sim	Não	
Sim	a	b	a + b
Não	c	d	c + d
Total	a + c	b + d	n

Em seguida, os valores presentes nessa na Tabela 1 são utilizados para calcular o valor de χ^2 através da seguinte fórmula:

$$\chi^2 = \frac{n(ad - bc)^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)}$$

A pesquisa dos artigos utilizados no teste de independência χ^2 foi realizada de acordo com a classificação de crustáceos da Ordem Decapoda do trabalho de De Grave et al. (2009). Todos os gêneros presentes nesse trabalho foram pesquisados no Web of Science e PubMed. A pesquisa foi realizada com o nome do gênero mais uma palavra chave (salinidade, osmo* ou hemolinfa) no período de 1945 até dezembro de 2019. Para esse teste foi observado nos artigos utilizados na revisão apenas a figura da osmolalidade da hemolinfa x osmolalidade do meio ou foi plotada a tabela com os valores das médias da osmolalidade utilizando o programa

SigmaPlot 11.0 software. Foi observado apenas se a espécie hiperregulou na água doce ou em alguma salinidade até 10‰ e também foi observado se a espécie hiporregulou em qualquer salinidade. A partir dessas observações foi feita uma tabela (Tabela 2) e a hipótese de que a hiporregulação está associada com a hiperregulação nos crustáceos da Ordem Decapoda foi testada através do teste de independência χ^2 utilizando o Programa SigmaPlot 11.0.

2.8 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Todos os resultados foram apresentados na forma de média \pm erro padrão. Primeiramente, foram realizados testes de normalidade e homogeneidade. Em seguida, a osmolalidade e os íons da hemolinfa, o teor hídrico muscular e a atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores e posteriores de todas as espécies foram avaliadas pela ANOVA de uma via e teste *post hoc* de Tukey. Foram utilizados o teste de Kruskal-Wallis (não paramétrico) e *post hoc* de Dunnett (N igual em todos os grupos) ou Dunn (N diferente) quando os testes de normalidade e homogeneidade não foram atendidos. Foram considerados como controle a salinidade de 35‰ (6, 24 e 120h) para o caranguejo marinho *H. pudibundus*; a salinidade de 30‰ (6, 24 e 120h) para *C. danae* e *P. shmitti*, que é a salinidade encontrada no local de coleta dessa espécies; e a salinidade 30‰ apenas no tempo de 6h para os caranguejos entre-marés *P. austrobesus* e *P. transversus*, pois essas duas espécies estão expostas ao ciclo de marés diariamente por aproximadamente 6 horas. Para comparar a atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores e posteriores na mesma salinidade de exposição foi utilizado o test-t (paramétrico) ou o teste de Mann-Whitney (não paramétrico). Todos os testes utilizados tinham nível de significância $\alpha = 0,05$.

3. RESULTADOS

3.1 SOBREVIVÊNCIA

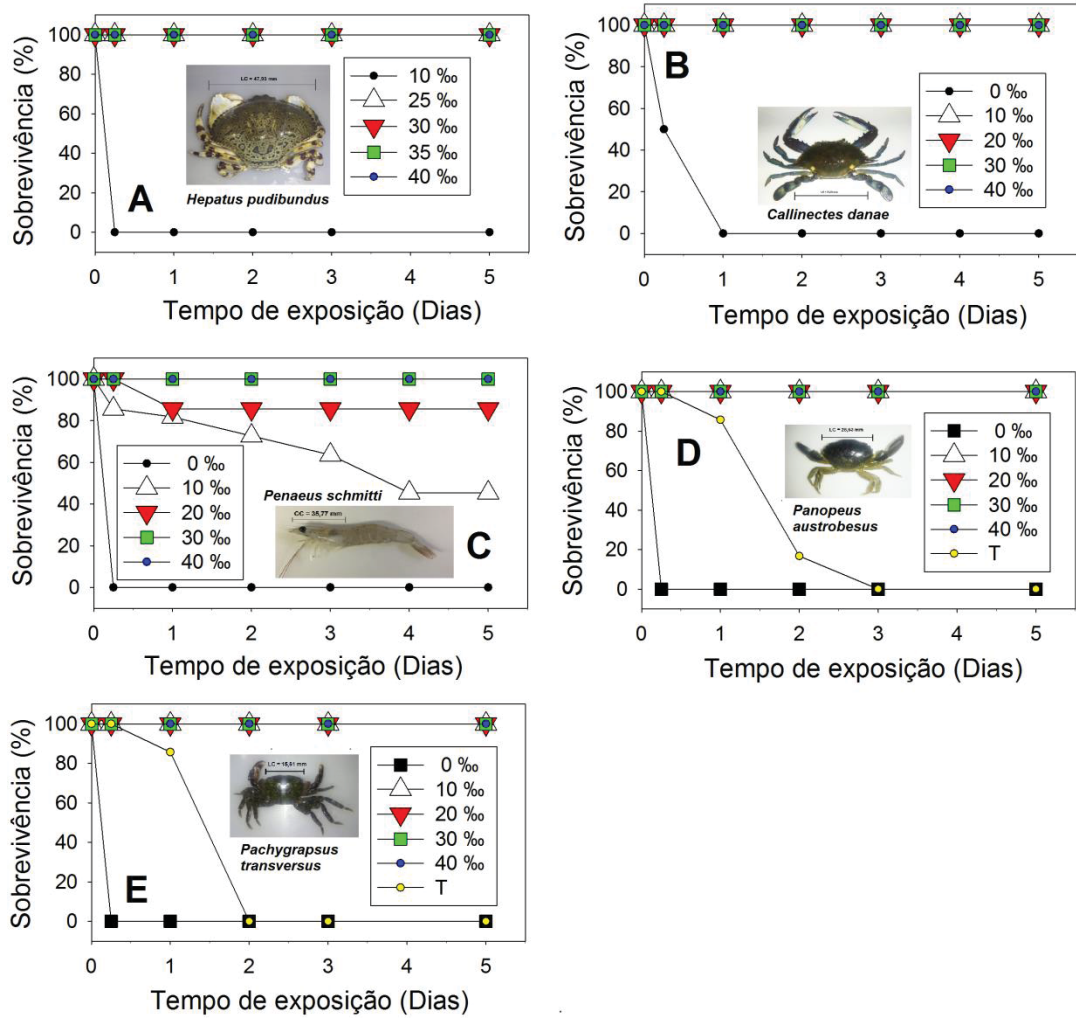
O caranguejo *Hepatus pudibundus* apresentou uma taxa de sobrevivência de 100% nas salinidades de 25, 30, 35 e 40‰ após 5 dias de exposição e de 0% na salinidade de 10‰ após 6h de exposição (Figura 14A).

O siri *Callinectes danae* apresentou uma taxa de sobrevivência de 100% em todas as salinidades e todos os tempos estudados, exceto na água doce, onde a sobrevivência foi de 50% após 6h e de 0% após 1 dia de exposição (Figura 14B).

O camarão *Penaeus schmitti* apresentou uma taxa de sobrevivência de 100% nas salinidades de 30 e 40‰ após 5 dias; de 86% na salinidade de 20‰ após 5 dias; de 45% na salinidade de 10‰ após 5 dias e de 0% na água doce (0%) após 6h (Figura 14C).

As espécies entre-marés/semi-terrestres *Panopeus austrobesus* e *Pachygrapsus transversus* apresentaram 100% de sobrevivência em todas as salinidades estudadas por 5 dias, exceto na água doce (0%), onde todos os indivíduos morreram após 6h de exposição (Figura 14D, Figura 14E). No ambiente terrestre, sem acesso à água, a sobrevivência dessas duas espécies foi semelhante e todos os indivíduos morreram após 3 dias de exposição (Figura 14D, Figura 14E).

FIGURA 14. Sobrevivência (%). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 5 dias (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 5 dias (n = 5-6); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 5 dias (n = 6-11); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e no ambiente terrestre (T) durante 5 dias (n = 6-7); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e no ambiente terrestre (T) durante 5 dias (n = 6-7).



3.2 OSMOLALIDADE E CONCENTRAÇÕES DE ÍONS NA HEMOLINFA

O caranguejo *H. pudibundus* hiporregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 25 e 30‰ e conformou entre 30 e 40‰ após 6h de exposição (Figura 15A). A osmolalidade da hemolinfa de *H. pudibundus* também conformou entre 25 e 40‰, nos tempos de 24 e 120h (Figura 15A). A osmolalidade da hemolinfa dessa espécie diminuiu nas salinidades de 25 e 30‰ nos três tempos e aumentou na salinidade de 40‰, também nos três tempos, todos em comparação ao controle em 35‰ (6, 24 e 120h) ($F_{11,58} = 133,954$; $p < 0,001$) (Figura 15A).

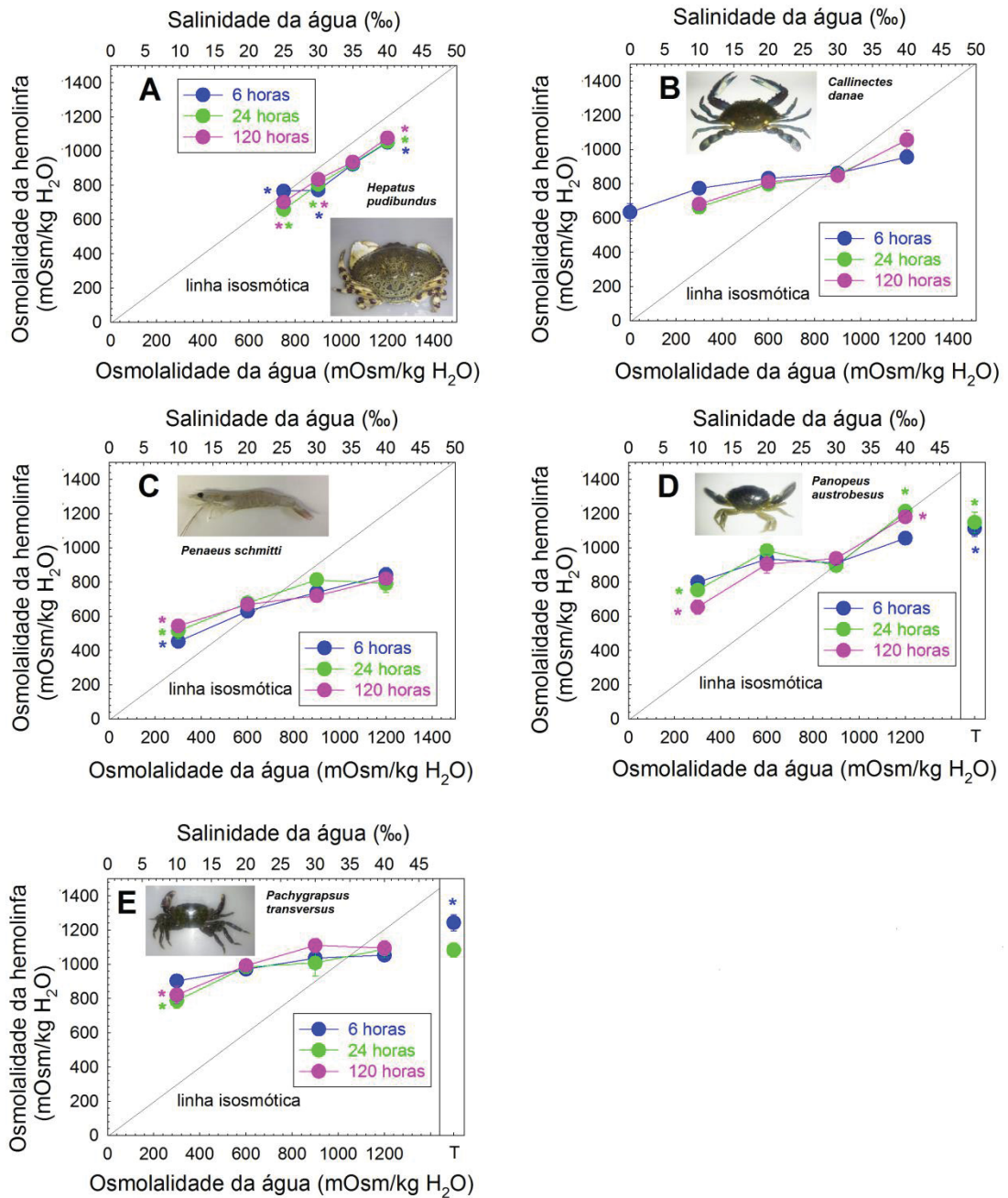
O siri *C. danae* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 10 e 20‰ e hiporregulou em 40‰ nos três tempos estudados (Figura 15B). A osmolalidade da hemolinfa dessa espécie manteve-se inalterada em todas as salinidades e todos os tempos, em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($H = 58,637$; $gl = 12$; $p \leq 0,001$) (Figura 15B).

O camarão *P. schmitti* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa em 10 e hiporregulou entre 30 e 40‰ nos três tempos estudados (Figura 15C). A osmolalidade da hemolinfa dessa espécie diminuiu na salinidade de 10‰ nos três tempos de exposição em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($F_{11,59} = 16,610$; $p < 0,001$) (Figura 15C).

O caranguejo *P. austrobesus* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 10 e 20‰ e hiporregulou em 40‰ após 6h (Figura 15D). *Panopeus austrobesus* hiporregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 10 e 30‰ e conformou entre 30 e 40‰ após 24 e 120h de exposição (Figura 15D). Essa espécie mostrou uma diminuição na osmolalidade da hemolinfa na salinidade de 10‰ após 24 e 120h e um aumento na salinidade de 40‰, após 24 e 120h; além da osmolalidade da hemolinfa também aumentar no ambiente terrestre após 6h e 24h, todos em comparação ao controle (6h-30‰) ($F_{13,77} = 16,327$; $p < 0,001$) (Figura 15D).

O caranguejo entre-marés *P. transversus* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 10 e 30‰ e hiporregulou em 40‰ nos três tempos estudados e a osmolalidade da hemolinfa só diminuiu na salinidade de 10‰ após 24 e 120h e aumentou no ambiente terrestre após 6h, ambos em comparação ao controle (6h-30‰) ($F_{13,75} = 7,868$; $p < 0,001$) (Figura 15E).

FIGURA 15. Osmolalidade da hemolinfa (mOsm/kg H₂O). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 6, exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120h (n = 6-9); *indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*).



A concentração de Cl⁻ na hemolinfa do caranguejo *H. pudibundus* foi hiporregulada nos três tempos em todas as salinidades (Figura 16A). O Cl⁻ de *H. pudibundus* diminuiu nas salinidades de 25‰ nos três tempos estudados e de 30‰ após 6 e 24h, em comparação ao controle em 35‰ (6, 24 e 120h) ($F_{11,58} = 21,675$; $p < 0,001$) (Figura 16A).

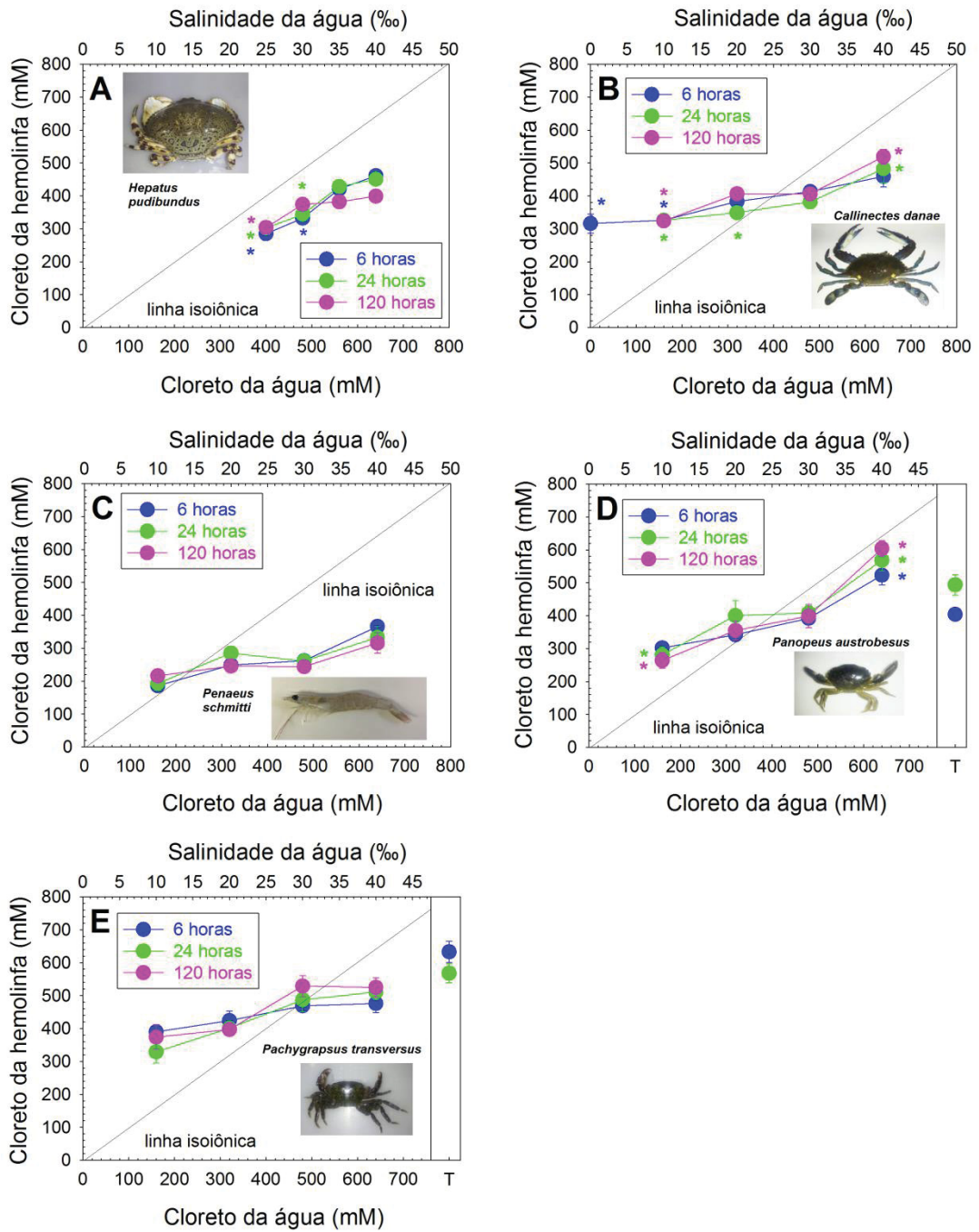
A concentração de Cl⁻ na hemolinfa do siri *C. danae* foi hiperregulada em 10 e hiporregulada entre 30 e 40‰ nos três tempos estudados (Figura 16B). O Cl⁻ de *C. danae* aumentou na salinidade de 40‰ nos tempos de 24 e 120h; e diminuiu na salinidade de 10‰ após 6 e 120h; e na água doce após 6h de exposição, todos em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($F_{12,54} = 21,164$; $p < 0,001$) (Figura 16B).

A concentração de Cl⁻ na hemolinfa do camarão *P. schmitti* foi hiporregulada entre 20 e 40‰ nos três tempos (Figura 16C). O Cl⁻ de *P. schmitti* não se alterou em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) em nenhuma salinidade e nenhum tempo de exposição ($H = 48,306$; $gl = 11$; $p \leq 0,001$) (Figura 16C).

A concentração de Cl⁻ na hemolinfa do caranguejo *P. austrobesus* foi hiperregulada em 10‰ e conformou entre 30 e 40‰ nos três tempos de exposição (Figura 16D). O Cl⁻ de *P. austrobesus* diminuiu em comparação ao controle (6h-30‰) na salinidade de 10‰, após 24 e 120h e aumentou na salinidade de 40‰, após 6, 24 e 120 h ($F_{13,74} = 15,070$; $p < 0,001$) (Figura 16D).

A concentração de Cl⁻ na hemolinfa do caranguejo *P. transversus* foi hiperregulada entre 10 e 20‰ e hiporregulada em 40‰ nos três tempos estudados (Figura 16E). O Cl⁻ de *P. transversus* não se alterou em comparação ao controle (6h-30‰) em nenhuma salinidade e nenhum tempo de exposição, nem durante a exposição ao ambiente terrestre por 6 e 24h ($H = 53,994$; $gl = 13$; $p \leq 0,001$) (Figura 16E).

FIGURA 16. Concentração de cloreto da hemolinfa (mM). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-8); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 5-9); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*).



A concentração de Na^+ na hemolinfa do caranguejo *H. pudibundus* foi hiporregulada em 25 e 30‰ após 6h e conformou entre 25 e 40‰ nos tempos de 24 e 120h (Figura 17A). O Na^+ de *H. pudibundus* permaneceu inalterado em todas as salinidades e todos os tempos de exposição, em comparação ao controle em 35‰ (6, 24 e 120h) ($H = 64,387$; $gl = 11$; $p \leq 0,001$) (Figura 17A).

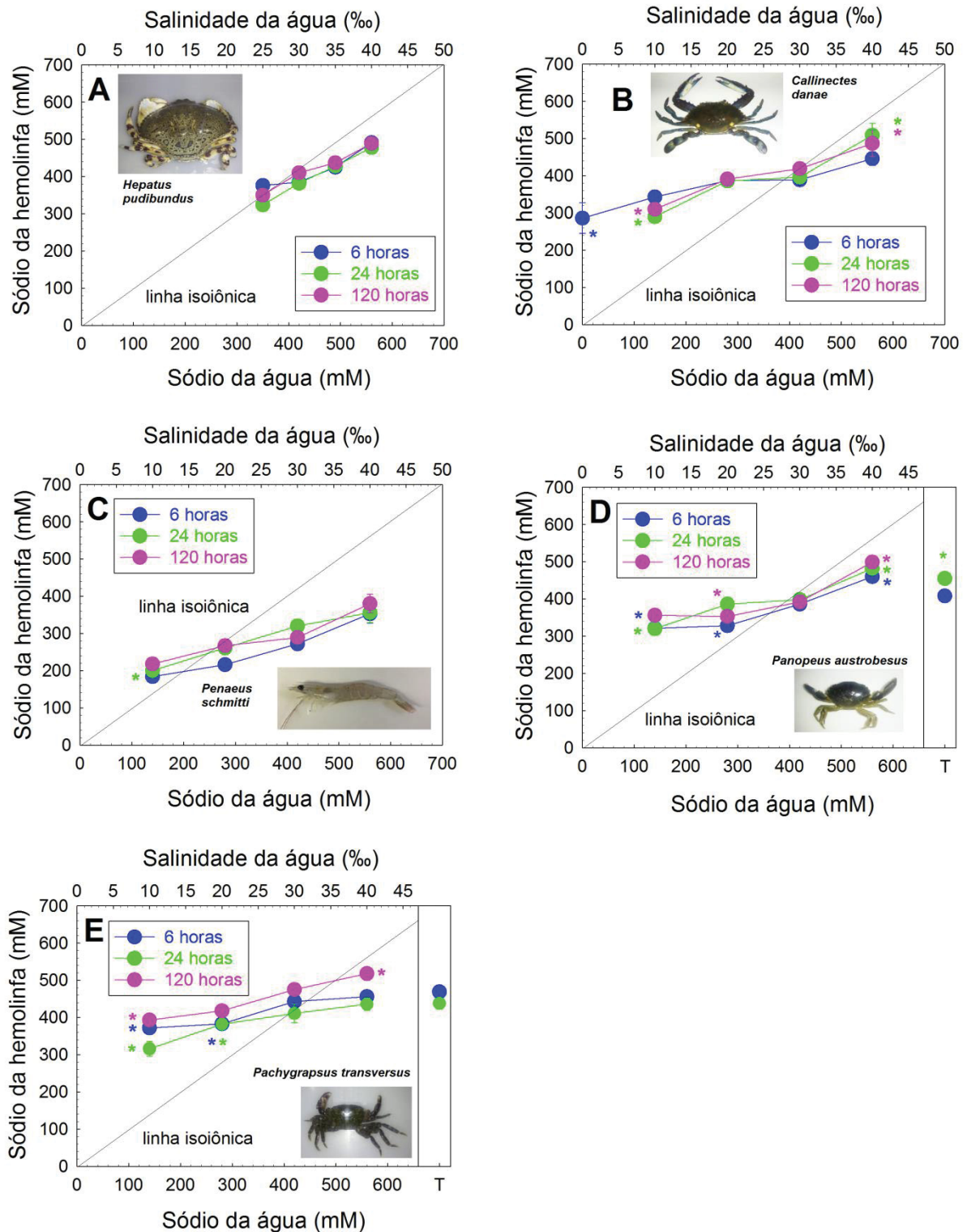
A concentração de Na^+ na hemolinfa do siri *C. danae* foi hiperregulada entre 10 e 20‰ e hiporregulada em 40‰ nos tempos de 6 e 120h (Figura 17B). O Na^+ da hemolinfa de *C. danae* hiperregulou entre 10 e 20‰ e conformou entre 30 e 40‰ após 24h (Figura 17B). O Na^+ de *C. danae* aumentou apenas na salinidade de 40‰ após 24 e 120h e diminuiu na salinidade de 10‰ após 24 e 120h, além de também diminuir na água doce após 6h, todos em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($F_{12,54} = 24,318$; $p < 0,001$) (Figura 17B).

A concentração de Na^+ na hemolinfa do camarão *P. schmitti* foi hiperregulada em 10‰ e hiporregulada entre 30 e 40‰ nos três tempos (Figura 17C). O Na^+ de *P. schmitti* diminuiu apenas na salinidade de 10‰ após 24h de exposição, em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($H = 57,831$; $gl = 11$; $p \leq 0,001$) (Figura 17C).

A concentração de Na^+ na hemolinfa do caranguejo *P. austrobesus* foi hiperregulada entre 10 e 20‰ e hiporregulada em 40‰ nos três tempos de exposição (Figura 17D). O Na^+ de *P. austrobesus* diminuiu nas salinidades de 10‰ após 6 e 24h e de 20‰ após 6 e 120h; e aumentou na salinidade de 40‰ nos três tempos; também aumentou no ambiente terrestre após 24h, todos em comparação ao controle (6h-30‰) ($F_{13,77} = 39,818$; $p < 0,001$) (Figura 17D).

A concentração de Na^+ na hemolinfa do caranguejo *P. transversus* foi hiperregulada entre 10 e 20‰ e hiporregulada em 40‰ nos três tempos estudados (Figura 17E). O Na^+ de *P. transversus* diminuiu nas salinidades de 10‰ nos três tempos e de 20‰ após 6 e 24h e aumentou na salinidade de 40‰ após 120h, todos em comparação ao controle (6h-30‰) ($F_{13,74} = 14,460$; $p < 0,001$) (Figura 17E).

FIGURA 17. Concentração de sódio da hemolinfa (mM). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 5-9); * indica diferenças em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*).



A concentração de Mg^{2+} na hemolinfa do caranguejo *H. pudibundus* foi hiporregulada nos três tempos de exposição (Figura 18A). O Mg^{2+} de *H. pudibundus* diminuiu nas salinidades de 25‰ e de 30‰ nos três tempos de exposição e aumentou em 40‰ após 120h, todos em comparação ao controle em 35‰ ($F_{11,58} = 27,476$; $p < 0,001$) (Figura 18A).

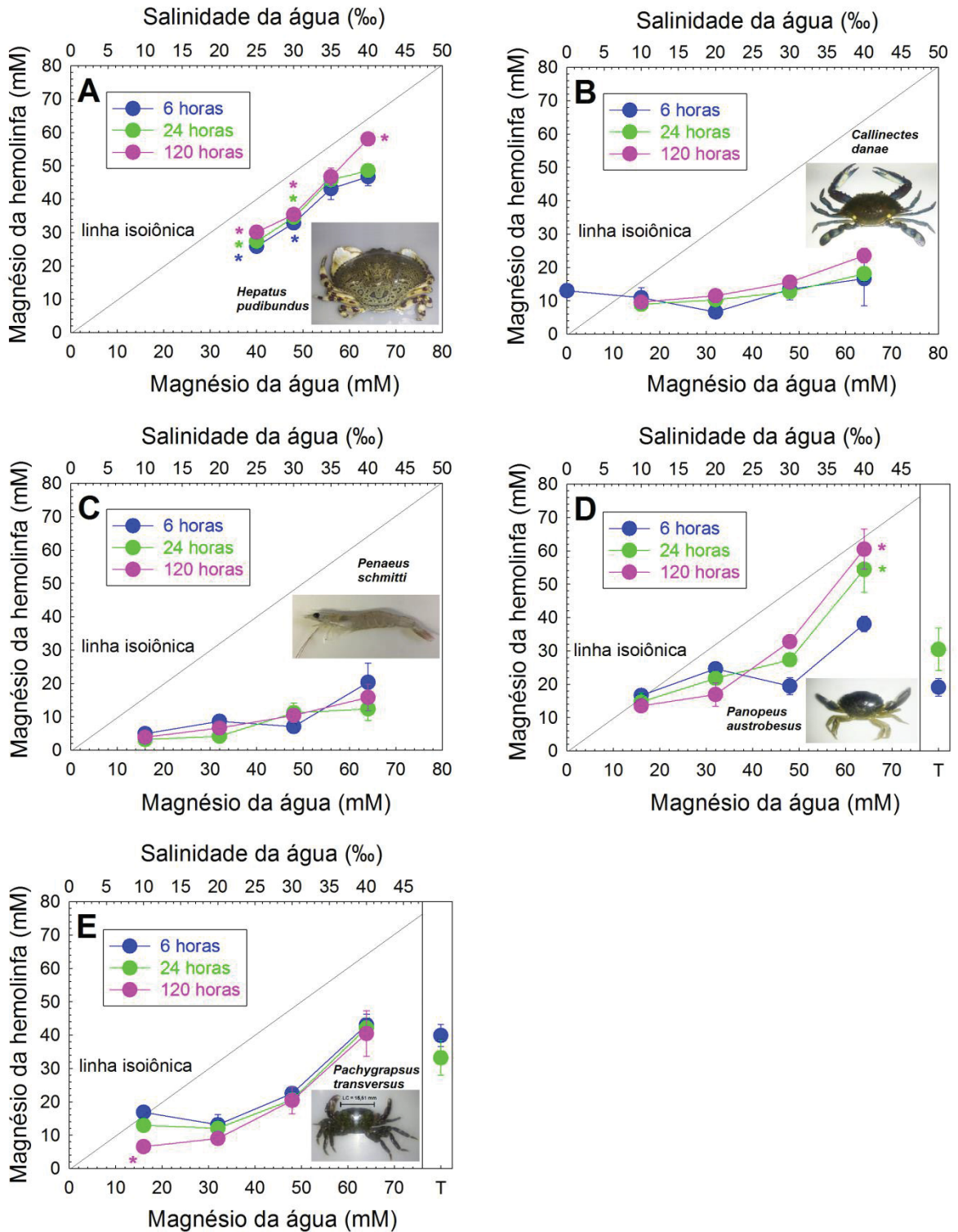
A concentração de Mg^{2+} na hemolinfa do siri *C. danae* foi hiperregulada apenas no tempo de 6h em água doce e fortemente hiporregulada entre 10‰ e 40‰ nos três tempos estudados (Figura 18B). O Mg^{2+} de *C. danae* manteve-se inalterado em todos os tempos e todas as salinidades estudadas, em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($H = 39,136$; $gl = 12$; $p \leq 0,001$) (Figura 18B).

A concentração de Mg^{2+} na hemolinfa de *P. schmitti* foi fortemente hiporregulada nos três tempos de exposição (Figura 18C). O Mg^{2+} de *P. schmitti* permaneceu inalterado em todas as salinidades e todos os tempos de exposição, em comparação ao controle em 30‰ (6, 24 e 120h) ($H = 37,619$; $gl = 11$; $p \leq 0,001$) (Figura 18C).

A concentração de Mg^{2+} na hemolinfa do caranguejo *P. austrobesus* conformou na salinidade de 10‰ e foi hiporregulada entre 20‰ e 40‰, todos nos três tempos de exposição, mas com tendência a conformar entre 30‰ e 40‰ nos tempos de 24 e 120h (Figura 18D). O Mg^{2+} de *P. austrobesus* aumentou apenas na salinidade de 40‰ após 24 e 120h, em comparação ao controle (6h-30‰) ($H = 60,983$; $gl = 13$; $p \leq 0,001$) (Figura 18D).

A concentração de Mg^{2+} na hemolinfa do caranguejo *P. transversus* foi hiporregulado nos três tempos estudados, exceto na salinidade de 10‰ após 6 e 24h, que esse íon conformou (Figura 18E). O Mg^{2+} de *P. transversus* só diminuiu na salinidade de 10‰ após 120h, em comparação ao controle (6h-30‰) ($H = 68,864$; $gl = 13$; $p \leq 0,001$) (Figura 18E).

FIGURA 18. Concentração de magnésio da hemolinfa (mM). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*).



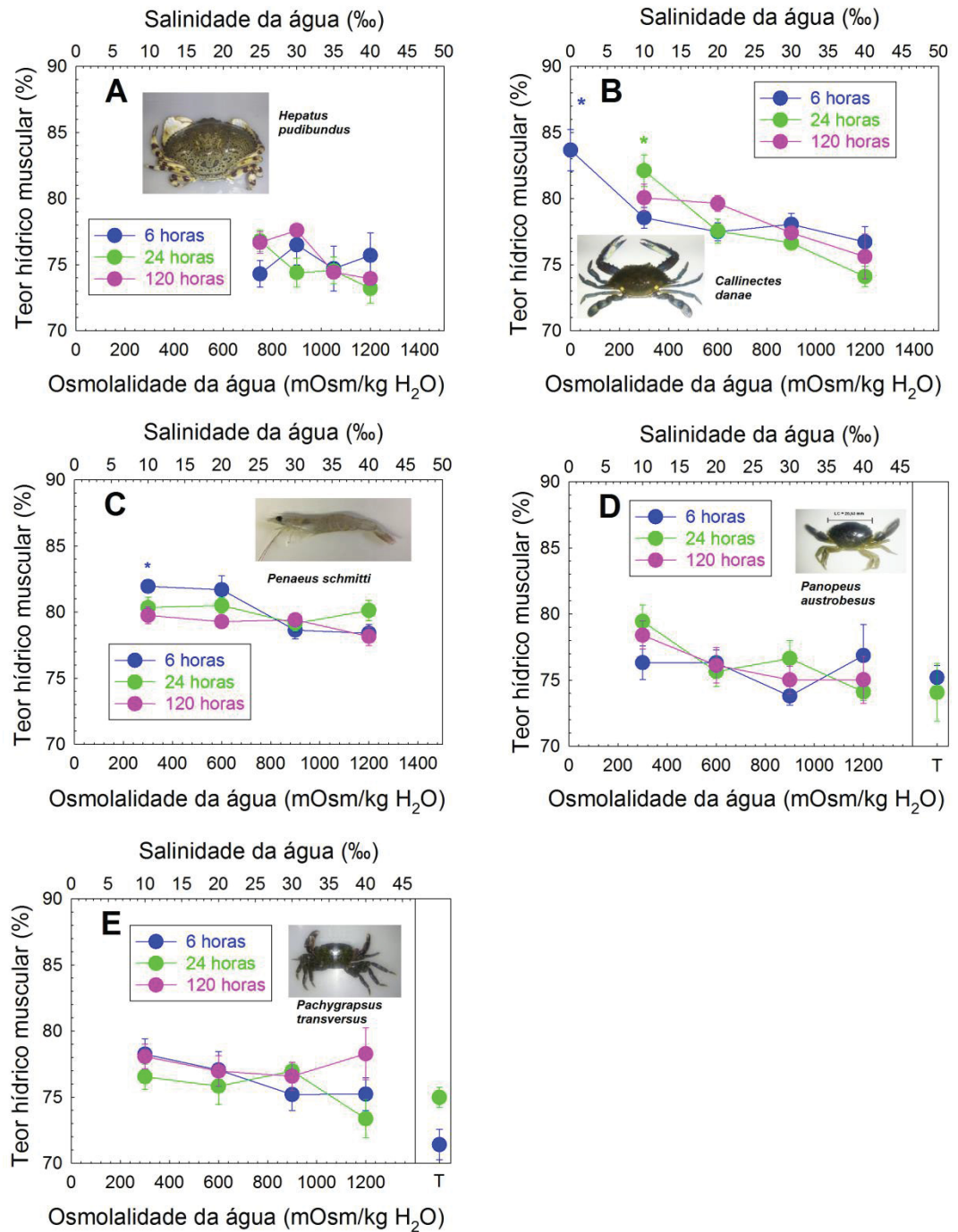
3.3 TEOR HÍDRICO MUSCULAR

O teor hídrico muscular permaneceu inalterado em comparação ao controle para as espécies *H. pudibundus* ($H = 19,148$; $gl = 11$; $p = 0,058$) (Figura 19A), *P. austrobesus* ($F_{13,74} = 1,422$; $p = 0,170$) (Figura 19D) e *P. transversus* ($F_{13,96} = 2,696$; $p = 0,003$) (Figura 19E) em todos os tempos e todas as salinidades estudadas. O teor hídrico também não se alterou em comparação ao controle para as duas espécies entre-marés *P. austrobesus* (Figura 19D) e *P. transversus* (Figura 19E) expostas ao ambiente terrestre por 6 e 24h.

O teor hídrico muscular do siri *C. danae* aumentou aproximadamente 7% na água doce após 6h de exposição e na salinidade de 10‰ após 1 dia, ambos em comparação ao controle na salinidade de 30‰ (6, 24 e 120h) ($F_{12,54} = 9,262$; $p < 0,001$) (Figura 19B)

O teor hídrico muscular do camarão *P. schmitti* aumentou aproximadamente 4% na salinidade de 10‰ após 6h de exposição, em comparação ao controle na salinidade de 30‰ (6, 24 e 120h) ($F_{11,59} = 3,386$; $p = 0,001$) (Figura 19C).

FIGURA 19. Teor hídrico muscular (%). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-6; exceto em 6h-0‰: n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 6; exceto em 120h-10‰: n = 5); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-9); * indica diferença em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*).



3.4 ATIVIDADE DA ANIDRASE CARBÔNICA

A atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores do caranguejo *H. pudibundus* diminuiu apenas em 6h-25‰, em comparação ao controle em 35‰ ($F_{11,36} = 4,890$; $p < 0,001$) (Figura 20A). A atividade da anidrase carbônica nas brânquias posteriores de *H. pudibundus* aumentou em 24h-30‰ e 24h-40‰, em comparação ao controle em 35‰ ($F_{11,36} = 9,726$; $p < 0,001$) (Figura 20A). A atividade da anidrase carbônica de *H. pudibundus* aumentou nas brânquias posteriores em comparação às brânquias anteriores apenas em 24h-40‰ ($t = 5,621$; $gl = 4$; $p = 0,005$) (Figura 20A).

A atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores ($H = 17,244$; $gl = 12$; $p = 0,141$) e posteriores ($F_{12,54} = 1,907$; $p = 0,054$) do siri *C. danae* não se alterou em nenhuma salinidade, nos três tempos estudados, em comparação ao controle em 30‰ (Figura 20B). A atividade da anidrase carbônica de *C. danae* aumentou nas brânquias posteriores em comparação às brânquias anteriores nas seguintes condições: 6h-10‰ ($t = 3,28$; $gl = 10$; $p = 0,008$), 6h-20‰ ($U = 5$; $p = 0,041$), 6h-40‰ ($U = 3$; $p = 0,015$), 24h-10‰ ($t = 2,527$; $gl = 8$; $p = 0,035$) e 120h-30‰ ($t = 4,208$; $gl = 8$; $p = 0,003$) (Figura 20B).

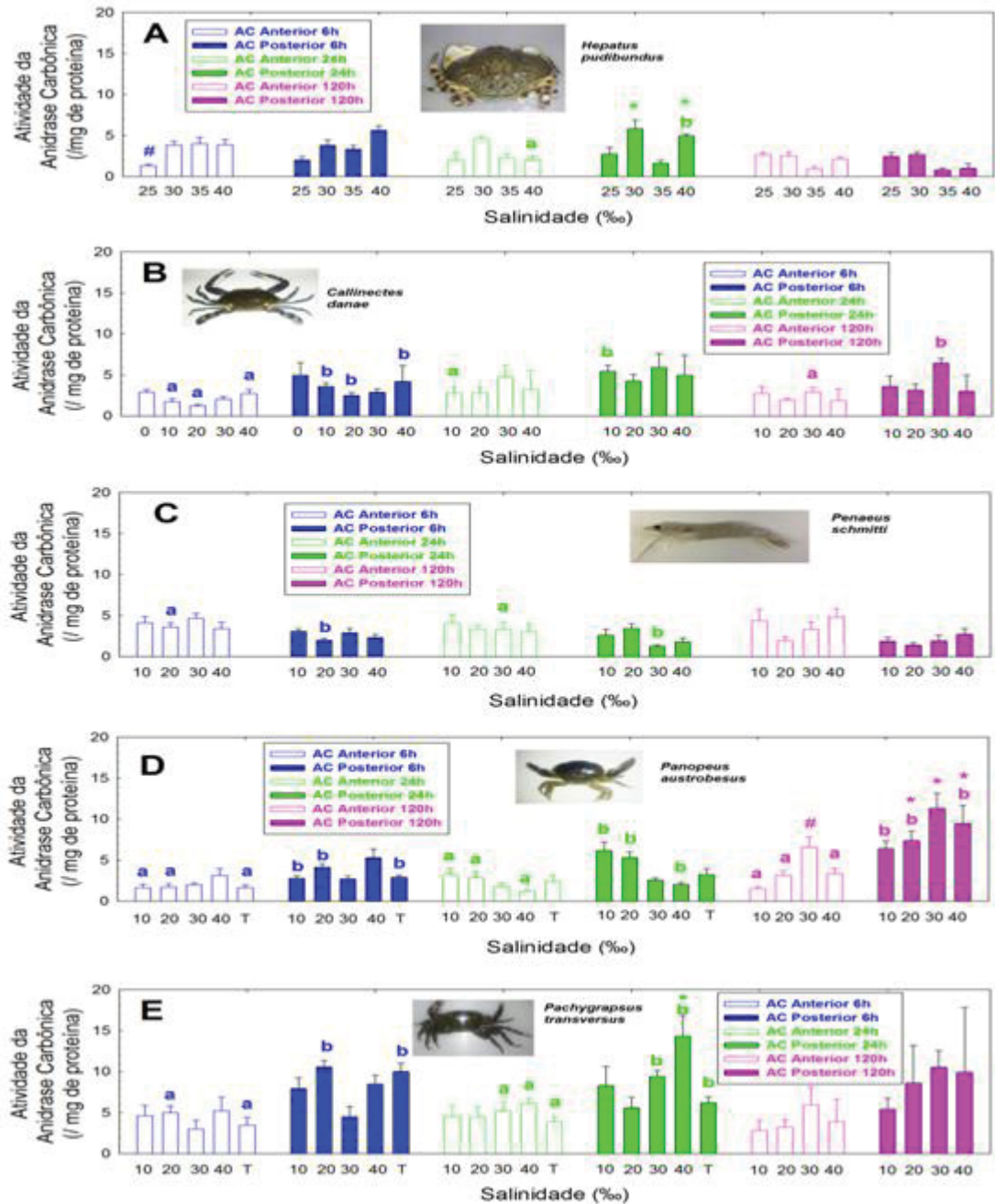
A atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores ($F_{11,59} = 0,965$; $p = 0,488$) e posteriores ($F_{11,60} = 1,632$; $p = 0,113$) do camarão *P. schmitti* não se alterou em nenhuma salinidade, nos três tempos estudados, em comparação ao controle em 30‰ (Figura 20C). A atividade da anidrase carbônica de *P. schmitti* diminuiu nas brânquias posteriores em comparação às brânquias anteriores apenas em 6h-20‰ ($t = 2,716$; $gl = 10$; $p = 0,022$) e 24h-30‰ ($U = 5$; $p = 0,041$) (Figura 20C).

A atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores do caranguejo *P. austrobesus* aumentou na salinidade 30‰ após 120h em comparação ao controle (6h-30‰) ($F_{13,71} = 4,551$; $p < 0,001$) e nas brânquias posteriores aumentou nas salinidades de 20‰, 30‰ e 40‰ após 120h, também em comparação ao controle (6h-30‰) ($H = 55,446$; $gl = 13$; $p \leq 0,001$) (Figura 20D). A atividade da anidrase carbônica de *P. austrobesus* aumentou nas brânquias posteriores em comparação às brânquias anteriores em 6h-10‰ ($U = 8$; $p = 0,043$), 6h-20‰ ($t = 4,104$; $gl = 11$; $p = 0,002$), 24h-10‰ ($U = 8$; $p = 0,041$), 24h-20‰ ($t = 2,373$; $gl = 10$; $p = 0,039$), 24h-

40‰ ($t = 2,329$; $gl = 10$; $p = 0,042$), 120h-10‰ ($t = 5,129$; $gl = 10$; $p \leq 0,001$), 120h-20‰ ($t = 3,201$; $gl = 10$; $p = 0,009$) e 120h-40‰ ($U = 5$; $p = 0,041$) e na exposição ao ambiente terrestre após 6h ($t = 3,024$; $gl = 10$; $p = 0,013$) (Figura 20D).

A atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores do caranguejo *P. transversus* não se alterou em nenhuma salinidade, nos três tempos estudados, em comparação ao controle (6h-30‰) ($H = 12,498$; $gl = 13$; $p = 0,487$) (Figura 20E). A atividade da anidrase carbônica nas brânquias posteriores dessa espécie aumentou apenas na salinidade de 40‰ após 24h de exposição, em comparação ao controle (6h-30‰) ($H = 26,227$; $gl = 13$; $p = 0,016$) (Figura 20E). A atividade da anidrase carbônica de *P. transversus* aumentou nas brânquias posteriores em comparação às brânquias anteriores em 6h-20‰ ($t = 4,885$; $gl = 8$; $p = 0,001$), 24h-30‰ ($t = 3,359$; $gl = 10$; $p = 0,007$), 24h-40‰ ($t = 3,149$; $gl = 8$; $p = 0,014$) e na exposição ao ambiente terrestre após 6h ($t = 4,265$; $gl = 8$; $p = 0,003$) e 24h ($t = 2,535$; $gl = 10$; $p = 0,003$) (Figura 20E).

FIGURA 20. Atividade da Anidrase Carbônica (AAC) nas brânquias anteriores e posteriores (/mg de proteína). A: *Hepatus pudibundus* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 3-5); B: *Callinectes danae* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 4-6; exceto em 6h-0‰, n = 3); C: *Penaeus schmitti* exposto a diferentes salinidades durante 6, 24 e 120 h (n = 5-7); D: *Panopeus austrobesus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 6-8); E: *Pachygrapsus transversus* exposto ao ambiente aquático em diferentes salinidades e ao ambiente terrestre (T) durante 6, 24 e 120 h (n = 4-6); * indica diferença na AAC das brânquias posteriores em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*); # indica diferença na AAC das brânquias anteriores em comparação ao controle (35‰ nos 3 tempos para *H. pudibundus*; 30‰ nos 3 tempos para *C. danae* e *P. schmitti*; 30‰ em 6h para *P. austrobesus* e *P. transversus*). Letras minúsculas indicam diferença entre a AAC nas brânquias anteriores e posteriores na mesma salinidade de exposição.



3.5 TESTE DE INDEPENDÊNCIA χ^2

Foram observados o padrão osmorregulatório de 172 espécies de crustáceos decápodos e a hipótese que a hiperregulação está associada com a hiporregulação nos crustáceos decápodos foi aceita ($\chi^2 = 20,573$; $gl = 1$; $p \leq 0,001$) (Tabela 2; Tabela 3). O nome científico de todas as espécies utilizadas no teste de independência χ^2 foi atualizado de acordo com o site da WoRMS (World Register of Marine Species) website: www.marinespecies.org.

TABELA 2. Espécies de crustáceos decápodos que foram utilizadas no teste de chi-quadrado.

Táxon/Espécie	Tempo	Hiperregulou entre 0 e 10 ‰?	Hiporregulou?	Referências
Dendrobranchiata				
<i>Penaeus schmitti</i>	5 dias	sim	sim	Presente estudo
<i>Sicyonia brevirostris</i>		não	não	Castille e Lawrence, 1981c
<i>Sicyonia dorsalis</i>		não	não	Castille e Lawrence, 1981c
<i>Penaeus aztecus</i>		sim	sim	Castille e Lawrence, 1981a
<i>Penaeus duorarum</i>		sim	sim	Castille e Lawrence, 1981a
<i>Penaeus setiferus</i>		sim	sim	Castille e Lawrence, 1981a
<i>Penaeus stylirostris</i>		sim	sim	Castille e Lawrence, 1981a
<i>Penaeus vannamei</i>		sim	sim	Castille e Lawrence, 1981a
<i>Solenocera crassicornis</i>		não	não	Damle e Deshmukh, 2011
<i>Melicertus keranthurus</i>		sim	sim	González-Ortegón et al., 2006
<i>Penaeus merguiensis</i>		sim	sim	Dall, 1981
<i>Penaeus esculentus</i>		não	sim	Dall, 1981
<i>Penaeus plebejus</i>		não	sim	Dall, 1981
<i>Metapenaeus bennettiae</i>		sim	sim	Dall, 1981
<i>Metapenaeus monoceros</i>		sim	sim	Bindu e Diwan, 1997
<i>Penaeus indicus</i>	1 dia	sim	sim	Diwan e Laxminarayana, 1989
<i>Penaeus chinensis</i>		sim	sim	Chen e Lin, 1994
<i>Penaeus monodon</i>	3 dias	sim	sim	Ferraris et al., 1986
<i>Metapenaeus joyneri</i>		sim	sim	Dissanayake e Ishimatsu, 2011
<i>Penaeus semisulcatus</i>		sim	sim	Dissanayake e Ishimatsu, 2011

<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	3 dias	não	sim	Ramaglia et al., 2018
Caridea				
<i>Palaemon orientalis</i>		sim	sim	Dissanayake e Ishimatsu, 2011
<i>Palaemon pacificus</i>		sim	sim	Dissanayake e Ishimatsu, 2011
<i>Atyaephyra desmarestii</i>	1 dia	sim	não	Dhaouadi-Hassen et al., 2004
<i>Lysmata seticaudata</i>		não	não	Spaargaren, 1972
<i>Macrobrachium tenellum</i>		sim	sim	Aguilar et al., 1998
<i>Macrobrachium australiense</i>		sim	não	Denne, 1968
<i>Macrobrachium equidens</i>		sim	sim	Denne, 1968
<i>Halocaridina rubra</i>	2 dias	sim	sim	Havird et al., 2014
<i>Palaemon longirostris</i>		sim	sim	González-Ortegón et al., 2006
<i>Palaemon macrodactylus</i>		sim	sim	González-Ortegón et al., 2006
<i>Palaemon serratus</i>		sim	sim	González-Ortegón et al., 2006
<i>Atyaephyra desmarestii</i>	1 dia	sim	não	González-Ortegón et al., 2016
<i>Dugastella valentina</i>	1 dia	sim	não	González-Ortegón et al., 2016
<i>Palaemon zariquieyi</i>	1 dia	sim	não	González-Ortegón et al., 2016
<i>Crangon crangon</i>	3 dias	sim	sim	Hagerman, 1971
<i>Crangon allmanni</i>		não	não	Spaargaren, 1971
<i>Crangon franciscorum</i>	2 dias	sim	sim	Shaner et al., 1985
<i>Macrobrachium sintangense</i>		sim	não	Putranto et al., 2014

<i>Palaemon affinis</i>		sim	sim	Kirkpatrick e Jones, 1985
<i>Macrobrachium tuxtlaense</i>	1 dia	sim	não	Ordiano et al., 2005
<i>Macrobrachium petersi</i>		sim	não	Read, 1984
<i>Macrobrachium heterochirus</i>	1 dia	sim	não	Moreira et al., 1983
<i>Palaemon argentinus</i>		sim	não	Charmantier e Anger, 1999
<i>Palaemon adspersus</i>		sim	sim	Janas et al., 2013
<i>Palaemon elegans</i>		sim	sim	Panikkar, 1941
<i>Palaemon varians</i>		sim	sim	Panikkar, 1941
<i>Palaemon pugio</i>	4 dias	sim	sim	Roesijadi et al., 1976
<i>Macrobrachium ohione</i>		sim	não	Castille e Lawrence, 1981b
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>		sim	não	Castille e Lawrence, 1981b
<i>Macrobrachium carcinus</i>	1 dia	sim	não	Moreira et al., 1988
<i>Palaemon northropi</i>	10 dias	sim	sim	Freire et al., 2003
<i>Palaemon pandaliformis</i>	10 dias	sim	sim	Freire et al., 2003
<i>Macrobrachium brasiliense</i>	10 dias	sim	não	Freire et al., 2003
<i>Macrobrachium potiuna</i>	10 dias	sim	sim	Freire et al., 2003
<i>Macrobrachium acanthurus</i>	7 dias	sim	sim	Signoret e Brailovsky, 2004
<i>Macrobrachium amazonicum</i>	10 dias	sim	não	Augusto et al., 2007a
<i>Macrobrachium olfersii</i>	1 dia	sim	sim	Moreira et al., 1983
<i>Macrobrachium nipponense</i>	7 dias	sim	sim	Huang et al., 2019

Axiidea				
<i>Neotrypaea</i>		não	não	Freel, 1978
<i>californiensis</i>				
<i>Callinassa major</i>		não	não	Felder, 1978
<i>Callichirus islagrande</i>		não	não	Felder, 1978
<i>Lepidophthalmus jamaicense</i>		sim	não	Felder, 1978
<i>Callinassa kraussi</i>	4 dias	sim	não	Thwala et al., 2011
Anomura				
<i>Pagurus</i>	2 dias	não	não	Rhodes-Ondi e Turner, 2010
<i>maclaughlinae</i>				
<i>Pagurus minutus</i>	1 dia	sim	sim	Yoshino et al., 2014
<i>Aegla schmitti</i>	10 dias	sim	sim	Bozza et al., 2019
<i>Aegla franca</i>	5 dias	sim	não	Faria et al., 2011
<i>Paralithodes camtschatica</i>	2 dias	não	não	Thomas e Rice, 1992
<i>Emerita talpoida</i>	12 horas	não	não	Bursey e Bonner, 1977
<i>Emerita analoga</i>		não	não	Freel, 1978
<i>Pagurus longicarpus</i>		não	não	Young, 1979
<i>Pagurus pollicaris</i>		não	não	Young, 1979
<i>Clibanarius vittatus</i>		sim	não	Young, 1979
<i>Clibanarius symmetricus</i>	10 dias	sim	não	Faleiros et al., 2018
<i>Clibanarius erythropus</i>	3 dias	não	não	Castillo et al., 1988
<i>Clibanarius taeniatus</i>	7 horas	sim	não	Dunbar e Coates, 2004
<i>Clibanarius virescens</i>	7 horas	sim	não	Dunbar e Coates, 2004
<i>Coenobita scaevola</i>		sim	não	Spaargaren, 1977

Astacidea				
<i>Homarus gammarus</i>	2 dias	não	não	Charmantier et al., 1984
<i>Homarus americanus</i>	1 dia	não	não	Jury et al., 1994
<i>Orconectes rusticus</i>	7 dias	sim	não	Bazer et al., 2016
<i>Orconectes propinquus</i>	7 dias	sim	não	Bazer et al., 2016
<i>Procambarus clarkii</i>	14 dias	sim	não	Newsom e Davis, 1994
<i>Procambarus zonangulus</i>	14 dias	sim	não	Newsom e Davis, 1994
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	21 dias	sim	não	Wheatly e Henry, 1987
<i>Austropotamobius pallipes</i>	2 dias	sim	sim	Holdich et al., 1997
<i>Astacus leptodactylus</i>	2 dias	sim	sim	Holdich et al., 1997
Achelata				
<i>Palinurus elephas</i>	1 dia	não	não	Lucu et al., 2000
Brachyura				
<i>Potamon edulis</i>		sim	não	Harris e Micallef, 1971
<i>Potamon potamios</i>	1 dia	sim	sim	Warburg e Goldenberg, 1984
<i>Panopeus herbstii</i>		sim	não	Blasco e Forward, 1988
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>		sim	não	Jones, 1941
<i>Leptuca crenulata</i>		sim	sim	Jones, 1941
<i>Hemigrapsus nudus</i>		sim	não	Jones, 1941
<i>Hemigrapsus oregonensis</i>		sim	não	Jones, 1941
<i>Pachygrapsus crassipes</i>		sim	não	Jones, 1941
<i>Leptuca</i>		sim	sim	Rabelais e Cameron, 1985

subcylindrica

<i>Bythograea thermydron</i>	1 dia	não	não	Martinez et al., 2001
<i>Potamon niloticus</i>		sim	não	Shaw, 1959
<i>Dotilla myctiroides</i>		não	não	Matsumasa et al., 2001
<i>Scopimera pilura</i>		sim	não	Matsumasa et al., 2001
<i>Pinnotheres novaezelandiae</i>		não	não	Baxter, 1982
<i>Calappa hepatica</i>	1 dia	não	não	Kamemoto e Kato, 1969
<i>Podophthalmus vigil</i>	1 dia	não	não	Kamemoto e Kato, 1969
<i>Metopograpsus messor</i>	1 dia	sim	sim	Kamemoto e Kato, 1969
<i>Portunus sanguinolentus</i>	1 dia	não	sim	Kamemoto e Kato, 1969
<i>Thalamita crenata</i>	1 dia	não	não	Kamemoto e Kato, 1969
<i>Austrothelphusa transversa</i>		sim	não	Greenaway, 1981
<i>Chionoecetes opilio</i>	4 dias	não	não	Hardy et al., 1994
<i>Libinia emarginata</i>	12 horas	não	não	Bursey, 1982
<i>Libinia dubia</i>	12 horas	não	não	Bursey, 1982
<i>Ucides cordatus</i>	15 dias	sim	sim	Santos e Salomão, 1985
<i>Necora puber</i>	2 dias	não	não	Dorgelo, 1979
<i>Paracleistostoma mneilli</i>		sim	não	Barnes, 1967
<i>Mictyrii longicarpus</i>		sim	não	Barnes, 1967
<i>Macrophthalmus crassipes</i>		não	não	Barnes, 1967
<i>Macrophthalmus setosus</i>		não	não	Barnes, 1967
<i>Australoplax</i>		sim	sim	Barnes, 1967

tridentata

<i>Dilocarcinus pagei</i>	10 dias	sim	não	Augusto et al., 2007b
<i>Cancer irroratus</i>	2 dias	não	não	Penney et al., 2016
<i>Ovalipes ocellatus</i>		não	não	Birchard et al., 1982
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	1 dia	sim	sim	Warburg et al., 1987
<i>Helice crassa</i>	5 dias	sim	não	Bedford, 1972
<i>Charybdis japonica</i>	6 dias	não	não	Hong-Yu et al., 2008
<i>Uca maracoani</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Minuca victoriana</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Minuca mordax</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Minuca vocator</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Minuca burgersi</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Leptuca cumulanta</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Leptuca leptodactyla</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Leptuca uruguayensis</i>	5 dias	sim	sim	Faria et al., 2017
<i>Uca major</i>		sim	sim	Thurman et al., 2010
<i>Minuca thayeri</i>	5 dias	sim	sim	Thurman, 2005
<i>Minuca minax</i>		sim	não	Wright et al., 1984
<i>Leptuca pugilator</i>		sim	sim	Wright et al., 1984
<i>Minuca longisignalis</i>	5 dias	sim	sim	Thurman, 2002
<i>Leptuca spinicarpa</i>	5 dias	sim	sim	Thurman, 2002
<i>Leptuca panacea</i>	5 dias	sim	sim	Thurman, 2002
<i>Leptuca speciosa</i>	5 dias	sim	sim	Thurman, 2003
<i>Minuca pugnax</i>	21 dias	sim	sim	Holliday, 1985
<i>Minuca rapax</i>		sim	sim	Zanders e Rojas, 1996
<i>Portunus pelagicus</i>		sim	não	Romano e Zeng, 2006
<i>Ocypode quadrata</i>	6 horas	sim	sim	Santos et al., 1989

<i>Callinectes similis</i>		sim	não	Guerin e Stickle, 1997
<i>Gaetice depressus</i>	10 dias	sim	não	Nanba et al., 2012
<i>Scylla serrata</i>	7 dias	sim	não	Davenport e Wong, 1987
<i>Eriocheir sinensis</i>	3 dias	sim	sim	Roast et al., 2002
<i>Eriocheir sinensis</i>	3 dias	sim	não	Cieluch et al., 2007
<i>Neohelice granulata</i>		sim	sim	Charmantier et al., 2002
<i>Carcinus maenas</i>		sim	não	Siebers et al., 1982
<i>Callinectes sapidus</i>		sim	não	Ballard e Abbott, 1969
<i>Ocypode saratan</i>		sim	não	Spaargaren, 1977
<i>Cranuca inversa</i>		sim	não	Spaargaren, 1977
<i>Metapograpsus tukuhar</i>		sim	sim	Spaargaren, 1977
<i>Callinectes ornatus</i>		não	sim	Garçon et al., 2009
<i>Armases roberti</i>		sim	sim	Schubart e Diesel, 1998
<i>Armases ricordi</i>		sim	sim	Schubart e Diesel, 1998
<i>Armases miersii</i>		sim	sim	Schubart e Diesel, 1998
<i>Chiromantes ortmanni</i>		sim	sim	Gillikin, 2004
<i>Sesarma curacaoense</i>		sim	sim	Schubart e Diesel, 1999
<i>Sesarma ayatum</i>		sim	não	Schubart e Diesel, 1999
<i>Sesarma bidentatum</i>		sim	não	Schubart e Diesel, 1999
<i>Sesarma fossarum</i>		sim	não	Schubart e Diesel, 1999
<i>Sesarma jarvisi</i>		sim	não	Schubart e Diesel, 1999
<i>Sesarma verleyi</i>		sim	não	Schubart e Diesel, 1999
<i>Sesarma reticulatum</i>		sim	não	Staton e Felder, 1992
<i>Hepatus pudibundus</i>	5 dias	não	não	Presente estudo
<i>Pachygrapsus</i>	5 dias	sim	sim	Presente estudo

transversus

Panopeus autrobesus 5 dias sim não Presente estudo

Callinectes danae 5 dias sim não Presente estudo

TABELA 3. Decápodos segundo o fato de serem capazes de hiperregular e hiporregular a osmolalidade da hemolinfa.

	Hiperregulação		Hiporregulação		Total
	Sim		Não		
	Observado	Esperado	Observado	Esperado	
Sim	74	61,09	59	71,91	133
Não	5	17,91	34	21,09	39
Total	79	79	93	93	172

4. DISCUSSÃO

4.1 SOBREVIVÊNCIA

As espécies que vivem em regiões estuarinas em alguma fase da vida ou em regiões entre-marés mostraram maior tolerância à variações de salinidade do que espécie que são exclusivamente marinhas. O caranguejo marinho *H. pudibundus* mostrou o menor grau de eurialinidade das cinco espécies estudadas, tolerando uma faixa de variação de salinidade de 15‰ (de 25‰ até 40‰), sendo que a salinidade de 10‰ após 6h é letal para essa espécie. Outro estudo realizado com essa mesma espécie mostrou que a salinidade de 20‰ também é letal após 1 dia de exposição (RIOS, 2017), confirmando a pequena variação de salinidade que *H. pudibundus* é capaz de suportar. Esses resultados eram esperados, uma vez que essa espécie vive apenas no ambiente marinho durante todo o seu ciclo de vida e está exposto a pequenas variações de salinidade (entre 29‰ e 38‰) ao longo do ano (TELES, 2019).

O siri *C. danae* sobreviveu nas salinidades de 10‰, 20‰, 30‰ e 40‰ por 5 dias e foi a única espécie que conseguiu sobreviver na água doce por um período de 6h de exposição, embora os indivíduos que sobreviveram nessa condição apresentavam um comportamento letárgico. Essa espécie costuma viver com uma variação de salinidade semelhante ao longo do ano, que vai de 11,9‰ até 38‰ (ARAÚJO, 2010; HERRERA, 2017). Outros siris do gênero *Callinectes* que vivem em regiões estuarinas mostram tolerância à salinidade semelhantes, como os siris *C. sapidus* e *C. similis* que sobrevivem por uma semana em salinidade variando entre 2,5‰ e 60‰ (GUERIN e STICKLE, 1997), mostrando que o alto grau de eurialinidade é comum para as espécies do gênero *Callinectes*.

A espécie marinha *P. schmitti* mostrou um padrão de eurialinidade semelhante a outros camarões peneídeos, como *Penaeus vannamei* (CHONG-ROBLES et al., 2014) e *Penaeus stylirostris* (RE et al., 2004), pois conseguiu sobreviver por até 5 dias em uma faixa de salinidade variando entre 10‰ e 40‰, mas com uma sobrevivência mais baixa na salinidade de 10‰. Na fase adulta, o camarão *P. schmitti* é encontrado em salinidades que variam entre 15‰ e 36‰ (BOSCHI, 1968; SANTOS et al., 2004), sendo que a salinidade de 10‰ começa a ser letal para esse camarão, uma vez que *P. schmitti* não é exposto à essa salinidade nessa fase da vida, mostrando a dificuldade de absorver sal e manter um gradiente osmótico em águas muito diluídas.

As duas espécies entre-marés/semi-terrestres (*P. austrobesus* e *P. transversus*) também mostraram um alto grau de eurialinidade e apresentaram taxas de sobrevivência semelhantes, pois sobreviveram nas salinidades de 10‰, 20‰, 30‰ e 40‰, além de também sobreviveram no ambiente terrestre, por até 1 dia de exposição. Nenhuma das duas espécies entre-marés/semi-terrestres foi capaz de sobreviver na água doce. A sobrevivência em laboratório na água doce de *P. transversus* que ocorre em Israel (WARBURG et al., 1987) e a não sobrevivência dessa mesma espécie em populações que ocorrem no Brasil (ALVES, 1974; SHUMWAY, 1983; Presente estudo) pode estar relacionada às diferenças genéticas encontradas entre as populações do Atlântico Leste e do Atlântico Oeste (SCHUBART, 2011). A espécie *P. austrobesus* possui um padrão de sobrevivência e eurialinidade semelhante a espécie *Panopeus herbstii* (BLASCO e FORWARD, 1988), que também sobreviveu em uma faixa de salinidade variando entre 10‰ e

40‰, mostrando que uma maior tolerância a variações de salinidade pode ser fundamental para a distribuição dessas espécies (HENRY et al., 2012; THABET et al., 2017), que vivem desde a região entre-marés até 30 metros de profundidade (MELO, 1996). A mortalidade de 100% após 3 dias de exposição ao ambiente terrestre para *P. austrobesus* e *P. transversus* está relacionada com o habitat natural que essas espécies vivem. As espécies de caranguejos semi-terrestres que habitam regiões entre-marés vivem em condições de desidratação durante o dia, mas a noite saem para forragear e podem se reidratar quando a maré está alta ou em poças de marés (TAYLOR e GREENAWAY, 1994).

4.2 OSMOLALIDADE E CONCENTRAÇÕES DE ÍONS NA HEMOLINFA

O tempo de exposição foi fundamental para a mudança na resposta osmorregulatória de *H. pudibundus*. O caranguejo-baú conformou a osmolalidade da hemolinfa entre 25‰ e 40‰ nos tempos de 24 e 120h, mas no tempo de 6h hiporregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 25‰ e 30‰. A hiporregulação de *H. pudibundus* ocorreu apenas em 6h, pois a maioria dos crustáceos levam de 12 a 24h para estabilizar a osmolalidade da sua hemolinfa quando são expostos a salinidades mais baixas (BLASCO E FORWARD, 1988; DIAMOND et al., 1989), mas após 24h de exposição, a osmolalidade da hemolinfa desse caranguejo ficou isosmótica em relação à água.

O siri *C. danae* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 10 e 20‰ e hiporregulou em 40‰ nos 3 tempos estudados, mas mostrou uma tendência a conformar a osmolalidade da hemolinfa entre 30‰ e 40‰ nos tempos de 24 e 120h. Esses resultados mostram que após 24h essa espécie possui uma menor capacidade tanto para absorver sal em águas mais diluídas, quanto para secretar sal em águas mais concentradas. O padrão hiper-isorregulador é comumente encontrado em outras espécies de siris eurialinos que também vivem em regiões estuarinas e são expostas a variações de salinidade, como *C. sapidus* e *C. similis* (GUERIN e STICKLE, 1997). Porém, assim como *C. danae*, a espécie *C. ornatus* também consegue hiporregular a osmolalidade da hemolinfa na salinidade de 33‰ após 15 dias de exposição (GARÇON et al., 2009).

O camarão *P. schmitti* mostrou um padrão hiper-hiporregulador nos três tempos estudados. Esse padrão é comumente encontrado em outras espécies de camarões peneídeos (CASTILLE e LAWRENCE, 1981; DALL, 1981; CHEN e LIN, 1994; TANTULO e FOTEDAR, 2007). Porém, na salinidade de 10‰, a osmolalidade da hemolinfa de *P. schmitti* diminuiu nos três tempos de exposição, em comparação ao controle em 30‰, mostrando a dificuldade que essa espécie tem de absorver sal e manter um alto gradiente osmótico em águas mais diluídas. Embora *P. schmitti* viva em estuários em algumas fases da vida, quando adulto esse camarão costuma viver no ambiente marinho e não é exposto à águas com salinidades menores do que 15‰ (BOSCHI, 1968; SANTOS et al., 2004).

A espécie entre-marés/semi-terrestre *P. austrobesus* só conseguiu manter a osmolalidade da hemolinfa inalterada durante 6h de exposição entre 10 e 40‰, mas após tempos mais longos de exposição (24 e 120h), a osmolalidade diminuiu em 10‰ e aumentou em 40‰, mostrando que essa espécie é classificada como hiper-isorregulador após tempos de exposição acima de 24h. Essa mudança na resposta osmorregulatória após 24h ocorre porque a maioria dos crustáceos necessitam de 12 a 24h para estabilizar a sua osmolalidade (BLASCO E FORWARD, 1988; DIAMOND et al., 1989). O caranguejo estuarino *Panopeus herbstii* hiporregulou a osmolalidade da hemolinfa quando transferido de 27‰ para 35‰ por até 48h, mas conformou a osmolalidade da hemolinfa entre 28‰ e 40‰ quando exposto a essas salinidades por uma semana, mostrando que caranguejos do gênero *Panopeus* possuem uma fraca capacidade hiporregulatória e que precisam de tempos de exposições maiores para se aclimatarem completamente à altas salinidades (BLASCO e FORWARD, 1988). Quando exposta ao ambiente terrestre, *P. austrobesus* também mostrou um aumento da osmolalidade da hemolinfa após 6 e 24h. Estudos realizados com caranguejos semi-terrestres ou entre-marés mostram que o aumento da osmolalidade da hemolinfa, quando esses crustáceos são expostos a desidratação por algumas horas ou alguns dias, é algo bastante comum (WARBURG e GOLDENBERG, 1984; WOOD et al., 1986; WARBURG et al., 1987; SANTOS et al., 1987; TAYLOR e GREENAWAY, 1994; NANBA et al., 2012).

A outra espécie entre-marés/semi-terrestre *P. transversus* hiperregulou a osmolalidade da hemolinfa entre 10 e 30‰ e hiporregulou em 40‰, mantendo a osmolalidade inalterada em todas as salinidades e todos os tempos de exposição,

exceto na salinidade de 10‰, após 24 e 120h. O caranguejo semi-terrestre *Pachygrapsus marmoratus* também mostrou um padrão hiper-hiporregulador após 24h de exposição em salinidades variando entre 0 e 43‰ (WARBURG et al., 1987), mostrando que espécies do gênero *Pachygrapsus* possuem eficientes mecanismos para hiperregular em águas mais diluídas e também para hiporregular em águas mais concentradas. Esses resultados se confirmam pelo aumento da expressão relativa de RNAm da Na⁺/K⁺-ATPase no caranguejo *P. marmoratus* transferido de 36‰ para 10‰ (aumento de 4 vezes na brânquia 7 após 48h) e para 45‰ (aumento de 2,5 vezes na brânquia 7 após 6h), mostrando a função dessa enzima na absorção e na secreção de sal (JAYASUNDARA et al., 2007). O tamanho do corpo é um fator que pode interferir na capacidade de hiporregulação e conservação de água dos caranguejos. Quando exposta ao ambiente terrestre, *P. transversus* (LC: 15,74 mm) mostrou um aumento da osmolalidade da hemolinfa de aproximadamente 20% após 6h de exposição, mas retornou a valores semelhantes ao controle em 6h-30‰ após 24h de exposição. A espécie entre-marés *P. marmoratus* (LC: 17 mm) também mostrou um aumento de aproximadamente 20% na sua osmolalidade quando exposta ao ambiente terrestre por 24h (WARBURG et al., 1987; POUPIN et al., 2005). Porém, o caranguejo entre-marés *Ocypode quadrata* (LC: 40 mm) apresentou um aumento de aproximadamente 40% na osmolalidade da hemolinfa após desidratação por 10h (SANTOS et al., 1987; SANTOS e MOREIRA, 1999). Esses resultados mostram que pequenos caranguejos do gênero *Pachygrapsus* conseguem conservar mais água no corpo do que o caranguejo *O. quadrata* (caranguejo duas vezes maior do que os caranguejos do gênero *Pachygrapsus*), mostrando que esses pequenos caranguejos possuem eficientes mecanismos de hiporregulação quando expostos ao ambiente terrestre (GROSS, 1955; SANTOS et al., 1987).

O íon Cl⁻ de *H. pudibundus* foi hiporregulado nos três tempos de exposição. A hiporregulação desse íon é menos comum em decápodos marinhos osmoconformadores (MALLEY, 1977), pois o Cl⁻ geralmente está em equilíbrio passivo entre a hemolinfa e a água do mar (ROBERTSON, 1960; MALLEY, 1977), mas já foi observada nessa mesma espécie quando ela foi exposta às salinidades de 25‰ e 33‰ por 16h (FOSTER et al., 2010) e também em algumas espécies de lagostas osmoconformadoras, como *Palinurus elephas* (LUCU et al., 2000) e

Panulirus argus (MALLEY, 1977). O Na⁺ de *H. pudibundus* foi hiporregulado apenas entre 25‰ e 30‰ após em 6h de exposição e ficou isoiónico em todas as outras salinidades e tempos de exposição, mostrando que *H. pudibundus* leva pelos menos 24h para estabilizar a osmolalidade e o sódio da hemolinfa, como ocorre com a maioria dos crustáceos, quando expostos a salinidades mais baixas (BLASCO E FORWARD, 1988; DIAMOND et al., 1989).

O Na⁺ e o Cl⁻ de *C.danae* foram íonregulados entre 20‰ e 30‰, mas quando exposto à águas mais diluídas (0‰ e 10‰) esses íons diminuíram e na salinidade de 40‰ esses íons aumentaram. O siri eurialino *C. sapidus* também mostra o mesmo padrão para os íons Na⁺ e Cl⁻, quando exposto a salinidades entre 5‰ e 30‰ (PILLER et al., 1995). A fraca hiperregulação de íons em águas mais diluídas está relacionada com fatores como a absorção ativa de sal, a difusão de íons pelas brânquias e a perda de íons através da urina (CAMERON, 1978; PILLER et al., 1995)

O íons Cl⁻ e Na⁺ da espécie *P. schmitti* mostraram um padrão hiper-hiporregulador, e apenas o Na⁺ diminuiu na salinidade de 10‰ após 24h, em comparação ao controle. Esses dois íons de *P. schmitti* seguem o mesmo padrão da osmolalidade da hemolinfa, quando essa espécie é exposta a diferentes salinidades. Outros camarões peneídeos como *Penaeus plebejus*, *Penaeus esculentus* e *Penaeus merguensis* também são classificados como hiper-hiporreguladores para esses dois íons e para a osmolalidade da hemolinfa, quando expostos a salinidades variando entre 10‰ e 50‰ (DALL, 1981; DALL e SMITH, 1981). Esses resultados confirmam que *P. schmitti*, assim como outras espécies de camarões peneídeos são eficientes hiper-hiporreguladores, sendo capazes de absorver sal ativamente em baixas salinidades e também de secretar sal ativamente em altas salinidades.

No geral, os íons Na⁺ e Cl⁻ da hemolinfa da espécie *P. austrobesus* diminuíram em salinidades mais baixas (10 e 20‰) e aumentaram na salinidade mais alta (40‰) em relação ao controle (30‰), com o aumento do tempo de exposição, seguindo o mesmo padrão da osmolalidade da hemolinfa. Esses resultados mostram que *P. austrobesus* não é capaz de hiperregular e hiporregular esses íons por muito tempo. A espécie *P. austrobesus* também aumentou a concentração de Na⁺ durante a exposição ao ambiente terrestre após 24h,

mostrando que esse íon segue o aumento da osmolalidade da hemolinfa. Outros trabalhos, realizados com a espécie entre-marés *Gaetice depressus* (NANBA et al., 2012) e a espécie semi-terrestre *Leptograpsus variegatus* (TAYLOR e GREENAWAY, 1994) mostraram resultados semelhantes e o íon Na^+ aumentou junto com o aumento da osmolalidade, quando esses caranguejos foram expostos à desidratação, após 48h e 24h, respectivamente.

O íon Cl^- da espécie *P. transversus* permaneceu inalterado em todas as condições estudadas, seguindo o padrão da osmolalidade da hemolinfa, mostrando que essa espécie também é um excelente regulador desse íon, em salinidades mais baixas (10 e 20‰), em salinidade mais alta (40‰) e também no ambiente terrestre. O caranguejo entre-marés *Pachygrapsus marmoratus* também apresentou respostas fisiológicas semelhantes, hiperregulando o Cl^- entre 0‰ e 26‰ e hiporregulando esse íon entre 35‰ e 52‰ após 24h de exposição (WARBURG et al., 1987), mostrando a capacidade ionregulatória do Cl^- é comum para espécies do gênero *Pachygrapsus*. O Na^+ de *P. transversus* diminui em 10‰ (3 tempos) e aumentou em 40‰ (120h), mostrando que é mais difícil para essa espécie hiperregular o sódio em águas muito diluídas e também de hiporregular em águas mais concentradas do que a água do mar (35‰), uma vez que esse caranguejo dificilmente será exposto a essas salinidades no seu ambiente natural. Porém, quando exposta ao ambiente terrestre por até 24h, o sódio de *P. transversus* se manteve inalterado. Esse resultado mostra que *P. transversus* também possui eficientes mecanismos fisiológicos para secretar Na^+ quando exposto ao ambiente terrestre.

O caranguejo marinho *H. pudibundus* hiporregulou o Mg^{2+} nos três tempos de exposição, mas apresentou uma tendência a conformar entre 30‰ e 40‰ após 120h. Quando exposto à água do mar (35‰) o caranguejo *H. pudibundus* manteve a concentração de Mg^{2+} em ~45 mM, que é uma concentração semelhante a encontrada em outros caranguejos osmoconformadores, como *Libinia emarginata* (44 mM) e *Pugettia producta* (46 mM) (CORNELL, 1979). Esses resultados mostram que a hiporregulação do Mg^{2+} é comumente encontrada em decapodas marinhos e é realizada pela glândula antenal, que mantém o magnésio hipoiônico na hemolinfa através da secreção ativa desse íon na urina (LIN et al., 2000). Porém, quando exposto à salinidade de 40‰ por um tempo maior (120h), o caranguejo *H. pudibundus* não conseguiu manter uma alta taxa de secreção de Mg^{2+} na urina e

mostrou uma tendência a conformar esse íon nessa condição. A secreção de Mg^{2+} na urina aumenta com o aumento da salinidade de exposição (LIN et al., 2000) e provavelmente na salinidade de 40‰ após 120h, a taxa de secreção de Mg^{2+} de *H. pudibundus* já está no limite máximo e esse caranguejo não consegue mais manter esse íon hiporregulado. Entretanto, o siri *C. danae* hiperregulou o Mg^{2+} apenas na água doce e hiporregulou fortemente esse íon em todas as outras salinidades, assim como o camarão *P. schmitti*, que também hiporregulou fortemente esse íon entre 10‰ e 40‰ nos três tempos de exposição. A espécie *Callinectes ornatus* também possui a capacidade de hiporregular o Mg^{2+} quando exposto às salinidades de 10‰, 35‰ e 45‰ por 6h (RIOS, 2014). A hiporregulação do Mg^{2+} também é observada em outros camarões marinhos do gênero *Penaeus*, como *P. plebejus* (DALL e SMITH, 1981), *P. esculentus* (DALL e SMITH, 1981), *P. merguensis* (DALL e SMITH, 1981), *P. monodon* (TANTULO e FOTEDAR, 2007). Esses resultados mostram que tanto os siris do gênero *Callinectes* quanto os camarões do gênero *Penaeus* são eficientes hiporreguladores de Mg^{2+} e são capazes de secretar esse íon ativamente na urina, mesmo quando expostos a águas mais concentradas (40‰). As espécies entre-marés *Panopeus austrobesus* e *Pachygrapsus transversus* também hiporregularam o Mg^{2+} entre 10‰ e 30‰, mas mostram uma tendência a conformar esse íon entre 30‰ e 40‰ com o aumento do tempo de exposição. Esses resultados mostram que *P. austrobesus* e *P. transversus* respondem de maneira semelhante ao caranguejo *H. pudibundus*, não sendo capazes de secretar o Mg^{2+} ativamente na urina para manter esse íon hiporregulado quando expostos à águas mais concentradas (40‰). As duas espécies *P. austrobesus* e *P. transversus* não apresentaram nenhuma alteração desse íon em comparação ao controle quando foram expostas ao ambiente terrestre por até 24h, mostrando a capacidade dessas espécies de hiporregular esse íon também nesse ambiente.

4.3 TEOR HÍDRICO MUSCULAR

Todas as espécies estudadas foram capazes de manter o teor hídrico muscular inalterado em todas as salinidades e todos os tempos estudados. As únicas exceções ocorreram com o camarão *P. schmitti* quando exposto a salinidade

de 10‰ por 6 horas, que aumentou em 4% o teor hídrico muscular nessa salinidade e com o siri *C. danae*, que também aumentou em 7% o teor hídrico na água doce após 6h e na salinidade de 10‰ após 24h. Esse aumento no teor hídrico muscular de *P. schmitti* em 10‰ coincide com a osmolalidade mais baixa (453 mOsm/kg H₂O) nessa salinidade, mostrando que o tecido muscular ganha água mas não consegue restaurar seu volume inicial após 6h de exposição. Porém, após ser exposto em 10‰ nos tempos de 24 e 120h, *P. schmitti* manteve o teor hídrico inalterado e a osmolalidade aumentou para 514 mOsm/kg H₂O e 544 mOsm/kg H₂O, respectivamente, mostrando que o tempo de exposição é fundamental para que a célula ative mecanismos fisiológicos e restaure seu volume inicial em água mais diluídas. O mesmo aconteceu com *C. danae*, que restabeleceu os valores do teor hídrico muscular na salinidade de 10‰ após 120 h. A regulação de volume celular frente ao choque hiposmótico pode levar duas horas ou mais nas células de invertebrados eurialinos, que normalmente vivem expostos à grandes variações de salinidade (GILLES, 1987; GILLES e DELPIRE, 1997). Experimentos *in vitro* com o tecido muscular do caranguejo marinho *H. pudibundus* mostraram que essa espécie leva duas horas para recuperar o peso úmido muscular quando exposta ao choque hiposmótico (FREIRE et al., 2008b). Esses resultados mostram que todas as 5 espécies estudadas possuem eficientes mecanismos para manter o teor hídrico muscular inalterado tanto para exposição à salinidades mais baixas, quanto para exposição à salinidades mais altas. Além disso, as espécies entre-marés/semi-terrestres *P. austrobesus* e *P. transversus* também são capazes de manter o teor hídrico muscular inalterado mesmo quando expostas à situações de desidratação por até 24h.

4.4 ATIVIDADE DA ANIDRASE CARBÔNICA

A anidrase carbônica do caranguejo *Hepatus pudibundus* mostrou baixa atividade tanto nas brânquias anteriores quanto nas brânquias posteriores, diminuindo apenas em 25‰ (após 6h) nas brânquias anteriores e aumentando em 30‰ e 40‰ após 24h nas brânquias posteriores, ambos em comparação ao controle em 35‰. Na comparação entre brânquias anteriores e posteriores também só houve diferença em 40‰ após 120h, onde a atividade da anidrase carbônica foi maior nas

brânquias posteriores. Esses resultados são semelhantes aos encontrados no caranguejo osmoconformador estenoalino *Libinia emarginata*, que também mostrou baixa atividade da anidrase carbônica tanto nas brânquias anteriores quanto nas brânquias posteriores, quando essa espécie foi exposta à água de 31,7‰ (HENRY e CAMERON, 1982). Nos caranguejos osmoconformadores, as células das brânquias anteriores e posteriores estão mais relacionadas com a respiração do que com a osmorregulação (FREIRE et al., 2008a; CHARMANTIER et al., 2009), e por isso a atividade da anidrase carbônica quase não se altera, mesmo quando esses crustáceos são expostos a águas um pouco mais concentradas ou um pouco mais diluídas do que a água do mar (35‰).

O siri eurialino *Callinectes danae* não apresentou nenhuma alteração na atividade da anidrase carbônica em nenhuma salinidade e nenhum tempo de exposição. Porém, a atividade da anidrase carbônica aumentou nas brânquias posteriores em comparação às brânquias anteriores, principalmente nas salinidades mais baixas de 10‰ (6 e 24h) e 20‰ (6h), mostrando a função hiperregulatória dessa enzima em águas mais diluídas (PILLER et al., 1995; HENRY, 2001). O aumento da atividade da anidrase carbônica nas brânquias posteriores de outras espécies eurialinas também é observada em *Carcinus maenas* (HENRY et al., 2002), *Callinectes similis* (PILLER et al., 1995) e *Callinectes sapidus* (HENRY, 2001), quando transferidas da água do mar para águas mais diluídas, mostrando o papel dessa enzima na absorção de sal, através da hidratação do CO₂ citosólico para produzir o ácido carbônico e conseqüentemente os íons H⁺ e HCO₃⁻, que serão trocados pelos íons Na⁺ (através de canais de Na⁺ e V-H⁺-ATPase nos hiperreguladores fortes ou trocador Na⁺/H⁺ nos hiperreguladores fracos) e Cl⁻ (trocador Cl⁻/HCO₃⁻), respectivamente (FREIRE et al., 2008a; HENRY et al. 2012; MCNAMARA e FARIA, 2012).

A espécie *Penaeus schmitti* não mostrou alterações na atividade da anidrase carbônica em comparação ao controle, o que pode estar relacionado com outras funções dessa enzima, como a respiração e equilíbrio ácido-base (GENOVESE et al., 2005; HENRY et al., 2012). A única exceção ocorreu nas brânquias posteriores em 20‰ após 24h, onde a atividade da anidrase carbônica aumentou em comparação ao controle, o que pode estar relacionado com a absorção de sal nessa salinidade. Quando comparamos a atividade da anidrase carbônica nas brânquias

anteriores e posteriores desse camarão, a atividade das brânquias anteriores nas salinidades de 20‰ após 6h e de 30‰ após 24h é maior nas brânquias anteriores. A maior atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores também foi observada na espécie congênere *P. vannamei*, quando exposta às salinidades de 5‰ e 15‰ por 14 dias, mostrando o envolvimento dessa enzima na absorção de sal (ROY et al., 2007). Porém, tanto as brânquias anteriores quanto as brânquias posteriores dos camarões peneídeos devem estar mais relacionadas com a respiração, pois possuem poucos ionócitos (células com muitas mitocôndrias e envolvidas com a osmorregulação), sendo que o local da osmorregulação nesses camarões deve acontecer principalmente nos epipoditos, que possuem grande quantidade de ionócitos (CHARMANTIER et al., 2009).

O aumento da atividade da anidrase carbônica de *P. austrobesus* nas brânquias posteriores (20‰, 30‰ e 40‰) após 120h pode estar relacionada tanto com a hiperregulação quanto com a hiporregulação (ROY et al., 2007; CASTELLANO, 2017). Quando comparada a atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores e posteriores essa afirmação fica ainda mais evidente, uma vez que a diferença foi observada principalmente nas salinidades de 10‰ (3 tempos), 20‰ (3 tempos) e 40‰ (24 e 120h), além de também ser observada na exposição ao ambiente terrestre após 6h. Esses resultados mostram o papel dessa enzima na absorção de sal, através do fornecimento dos íons H^+ e HCO_3^- que serão trocados pelos íons Na^+ e Cl^- (FREIRE et al., 2008a; HENRY et al. 2012; MCNAMARA e FARIA, 2012), como já foi explicado anteriormente, além de possivelmente também estar envolvida na secreção de sal, mas o mecanismo fisiológico ainda não está muito claro (ROY et al., 2007). O aumento da atividade da anidrase carbônica quando caranguejos semi-terrestres ou terrestres são expostos ao ambiente terrestre está relacionada com a adaptação dos decápodos do ambiente aquático para o ambiente terrestre, uma vez que essa enzima contribui para a excreção de CO_2 diretamente no ar, com a conversão do bicarbonato da hemolinfa em gás carbônico, fornecendo um gradiente adequado de pressão parcial de CO_2 através da superfície respiratória (HENRY, 1994).

O caranguejo entre-marés *P. transversus* mostrou aumento na atividade da anidrase carbônica apenas nas brânquias posteriores em 40‰ após 24h, que também pode estar relacionado com a hiporregulação da osmolalidade da hemolinfa

(ROY et al., 2007; CASTELLANO, 2017). Comparando a atividade da anidrase carbônica nas brânquias anteriores e posteriores, *P. transversus* mostrou resultados semelhantes ao caranguejo *P. austrobesus*, sendo que a atividade maior dessa enzima foi observada nas salinidades de 20‰ (6h), 30‰ (24h) e 40‰ (24h), além de também ser observada na exposição ao ambiente terrestre após 6h e 24h. Mais uma vez os resultados mostram o envolvimento da anidrase carbônica na hiperregulação da hemolinfa e provavelmente com a função hiporreguladora dessa enzima (ROY et al., 2007; CASTELLANO, 2017). Além disso, o caranguejo *P. transversus* mostrou as maiores atividades da anidrase carbônica (~10 atividade/mg de proteína) nas brânquias posteriores quando comparado com as outras espécies desse estudo, em quase todas as salinidades e tempos de exposição. Outras espécies de caranguejos que ocorrem na região entre-marés e em manguezais, como *Sesarma rectum*, *Armases rubripes*, *Aratus pisonii* e *Armases angustipes*, quando expostos à salinidade de 25‰ por 9 dias, também mostraram alta atividade dessa enzima nas brânquias posteriores (~10 atividade/mg de proteína, exceto *A. rubripes*: ~25 atividade/mg de proteína), que provavelmente está relacionado com a secreção de sal e a diminuição da osmolalidade da hemolinfa (CASTELLANO, 2017). Assim como foi observado em *P. austrobeus*, o maior aumento da atividade da anidrase carbônica quando *P. transversus* é exposto ao ambiente terrestre está relacionado com a sua adaptação a esse ambiente, com o objetivo de excretar CO₂ no ar (HENRY, 1994).

4.5 TESTE DE INDEPENDÊNCIA χ^2

O teste de independência χ^2 , utilizando 172 espécies de decápodos, mostrou evidências de que a hiperregulação está associada com a hiporregulação. As espécies analisadas nesse estudo, que foram capazes tanto de hiperregular quanto hiporregular, pertencem a 16 Super-famílias diferentes de crustáceos da Ordem Decapoda, sendo que dessas 16 super-famílias, 13 possuem representantes que vivem na água doce. As três Super-famílias Penaoidea, Crangonoidea e Xanthoidea, que as espécies conseguiram hiper e hiporregular, mas não possuem nenhum representante na água doce. Porém, as Super-famílias de camarões Penaoidea e Crangonoidea possuem muitas espécies que vivem em estuários nas fases larvais,

juvenis ou adulta (HOLTHUIS, 1980), mostrando que essas espécies possuem a capacidade de hiperregular a osmolalidade da hemolinfa nesse ambiente. A Super-família de caranguejos Xanthoidea também possuem muitas espécies vivendo em águas continentais rasas, estuários e na região entre-marés (MELO, 1996; THOMA et al., 2014), que são expostas a variações de salinidades e possuem alguma capacidade de hiperregular a osmolalidade da hemolinfa em águas diluídas (BLASCO e FORWARD, 1988; DIAMOND et al., 1989; Presente estudo). Esses resultados mostram evidências de que a hiporregulação é um mecanismo fisiológico associado com a hiperregulação nos crustáceos da Ordem Decapoda.

5. CONCLUSÃO

A hipótese de que a hiporregulação está associada com a hiperregulação foi aceita para os crustáceos decápodos através de um teste de independência χ^2 , após uma revisão da literatura somada as 5 espécies estudadas, mostrando que a hiperregulação da osmolalidade da hemolinfa observado em *C. danae*, *P. schmitti*, *P. austrobesus* e *P. transversus*, além de 15 espécies de camarões peneídeos, 22 espécies de camarões carídeos, 3 espécies de lagostins, 2 espécies de ermitões, o anomuro *Aegla schmitti*, o caranguejo *Eriocheir sinensis* e 37 espécies de caranguejos semi-terrestres, é um mecanismo fisiológico associado com a hiporregulação.

REFERÊNCIAS

- ABBATEPAULO, F.V. **Morfometria e variação espaço-temporal da abundância das fases iniciais do camarão-branco *Litopenaeus schmitti* no estuário de Santos-SP, Brasil.** São Paulo-SP. 71p. (Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-graduação em Aquicultura e Pesca do Instituto de Pesca - APTA - SAA), 2016.
- ABELE, L.G.; CAMPANELLA, P.J.; SALMON, M. Natural history and social organization of the semiterrestrial grapsid crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 104: 153-170, 1986.
- AGUILAR, M.; DIAZ, F.; BUCKLE, L.F. The effect of salinity on oxygen consumption and osmoregulation of *Macrobrachium tenellum*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 31: 105-113, 1998.
- ALVES, M.I.M. Resistência a variações de salinidade apresentada por *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) - Crustacea, Grapsidae. **Arquivos de Ciências do Mar** 14 (2): 91-93, 1974.
- ARAÚJO, M.S.L.C. **Aspectos reprodutivos e populacionais do siri *Callinectes danae* Smith (Crustacea: Decapoda: Portunidae) no canal de Santa Cruz, Itamaracá, Pernambuco.** Recife-PE. 148p. (Dissertação de Mestrado. Centro de Tecnologia e Geociências da Universidade Federal de Pernambuco - UFPE), 2010.
- ARAÚJO, M.S.L.C.; AZEVEDO, D.S.; SILVA, J.V.C.L.; PEREIRA, C.L.F.; CASTIGLIONI, D. S. Population biology of two sympatric crabs: *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) and *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Brachyura, Eriphidae) in reefs of Boa Viagem beach, Recife, Brazil. **PANAMJAS** 11 (3): 197-210, 2016.
- AUGUSTO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.; MCNAMARA, J.C. The ontogeny of isosmotic intracellular regulation in the diadromous, freshwater palaemonid shrimps, *Macrobrachium amazonicum* and *M. olfersi* (Crustacea, Decapoda). **Journal of Crustacean Biology** 27 (4): 626-634, 2007a.
- AUGUSTO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.; MCNAMARA, J.C. Adaptive shifts in osmoregulatory strategy and the invasion of fresh water by brachyuran crabs: evidence from *Dilocarcinus pagei* (Trichodactylidae). **Journal of Experimental Zoology** 307A: 688-698, 2007b.
- AUGUSTO, A.; PINHEIRO, A.S.; GREENE, L.J.; LAURE, H.J.; MCNAMARA, J.C. Evolutionary transition to freshwater by ancestral marine palaemonids: evidence from osmoregulation of in a tide pool shrimp. **Aquatic Biology** 7: 113-122, 2009.
- BAGARINAO, T.U.; SOLIS, N.B.; VILLAVÉR, W.R.; VILLALUZ, A.C. **Important fish and shrimp fry in Philippine coastal waters: identification, collection and handling. (Aquaculture extension manual No. 10).** Tigbauan, Iloilo, Philippines: Aquaculture Department, Southeast Asian Fisheries Development Center, 1986.

BALLARD, B.S.; ABBOTT, W. Osmotic accommodation in *Callinectes sapidus* Rathbun. **Comparative Biochemistry and Physiology** 29: 671-687, 1969.

BAPTISTA-METRI, C.; PINHEIRO, M.A.A.; BLANKENSTEYN, A.; BORZONE, C.A. Biologia populacional e reprodutiva de *Callinectes danae* Smith (Crustacea, Portunidae), no Balneário de Shangri-lá, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 22 (2): 446-453, 2005.

BARBIERI, E.; MELO, G.A.S. Biodiversidade: ocorrência da espécie exótica *Litopenaeus Vannamei* (Boone, 1931) no complexo estuarino-lagunar de Cananéia-Iguape-Ilha Comprida. **O Mundo da Saúde São Paulo** 30 (4): 654-659, 2006.

BARNES, R.S.K. The osmotic behavior of a number of grapsoid crabs with respect to their differential penetration of an estuarine system. **Journal of Experimental Biology** 47: 535-551, 1967.

BARRETO, A.V.; LEITE, L.M.A.B.; AGUIAR, M.C.A. Maturidade sexual das fêmeas de *Callinectes danae* (Crustacea, Decapoda, Portunidae) nos estuários dos rios Botafogo e Carrapicho, Itamaracá-PE Brasil. **Iheringia Série Zoologia** 96: 141-146, 2006.

BAXTER, A.S. Salinity tolerance and osmoregulation of the New Zealand pea crab, *Pinnotheres novaezelandiae* Filhol, 1886 (Brachyura: Pinnotheridae). **Mauri Ora** 10: 77-83, 1982.

BAZER, C.E.; PRESTON, R.L.; PERRY, W.L. Increased salinity affects survival and osmotic response of rusty crayfish *Orconectes rusticus* Girard, 1852 and northern clear water crayfish *O. propinquus* Girard, 1852 (Decapoda: Astacoidea: Cambaridae) as salinity increases: the potential for estuarine invasions. **Journal of Crustacean Biology** 00(0): 1-8, 2016.

BEDFORD, J.J. The composition of the blood of the grapsid crab, *Helice crassa* Dana. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 8: 113-119, 1972.

BERNARDES, V.P.; MANTELATTO, F.L.; SILVA, T.E.; SOUZA, A.N.; BERNARDO, C.H.; FRANSOZO, A. Influence of environmental factors on the bathymetric distribution of the flecked box crab *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea: Aethroidea) in the Southeastern Brazilian coast. **Biota Neotropica** 19 (1): e20180549, 2019.

BERTINI, G.; FRANSOZO, A.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. **Marine Biodiversity** 40 (4): 277-291, 2010.

BEZERRA, L.E.A.; RIBEIRO, F.B. Avaliação dos Caranguejos Panopeídeos (Decapoda: Panopeidae). Cap. 22: 284-299. In: Pinheiro, M. & Boos, H. (Org.). **Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014**. Porto Alegre, RS, Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, 466 p, 2016.

BINDU, R.P.; DIWAN, A.D. Osmoregulatory Adaptations of the Shrimp *Metapenaeus monoceros* in an Estuarine Environment. **Proceedings of the Indian National Science Academy** B63 (4): 315-322, 1997.

BIRCHARD, G.F.; DROLET, L.; MANTEL, L.H. The effect of reduced salinity on osmoregulation and oxygen consumption in the lady crab, *Ovalipes ocellatus* (Herbst). **Comparative Biochemistry and Physiology** 71A: 321-324, 1982.

BLASCO, E.; FORWARD, R.B.Jr Osmoregulation of the xanthid crab, *Panopeus herbstii*. **Comparative Biochemistry and Physiology A** 90: 135-139, 1988.

BOLLA, E.A.Jr; FRANSOZO, V.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. Juvenile development of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Portunidae) under laboratory conditions. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 86 (1): 211-228, 2014.

BOONE, W.R.; CLAYBROOK, D.L. The effect of low salinity on amino acid metabolism in the tissues of the common mud crab, *Panopeus herbstii* (Milne-Edwards). **Comparative Biochemistry and Physiology** 57A: 99-106, 1977.

BOOS, H.; COSTA, R.C.; SANTOS, R.A.F.; DIAS-NETO, J.; SEVERINO-RODRIGUES, E.; RODRIGUES, L.F.; D'INCAO, F.; IVO, C.T.C.; COELHO, P.A. Avaliação dos Camarões Peneídeos (Decapoda: Penaeidae). Cap. 23, 300-317. In: Pinheiro, M. & Boos, H. (Org.). **Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014**. Porto Alegre, RS, Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, 466 p, 2016.

BORNATOWSKI, H.; COSTA, L.; ROBERT, M.C.; PINA, J.V. Hábitos alimentares de tubarões-martelo jovens, *Sphyrna zygaena* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), no litoral sul do Brasil. **Biota Neotropica** 7 (1): 213-216, 2007.

BOSCHI, E.E. Biología y evaluación de los recursos camaroneros em el area de la CARPAS. **CARPAS, Documento Técnico** 8: 1-16, 1968.

BOZZA, D.C.; FREIRE, C.A.; PRODOCIMO, V. Osmo-ionic regulation and carbonic anhydrase, Na⁺/K⁺-ATPase and V-H⁺-ATPase activities in gills of the ancient freshwater crustacean *Aegla schmitti* (Anomura) exposed to high salinities. **Comparative Biochemistry and Physiology** 231A: 201-208, 2019.

BRACKEN, H.D.; TOON, A.; FELDER, D.L.; MARTIN, J.W.; FINLEY, M.; RASMUSSEN, J.; PALERO, F.; CRANDALL, K.A. The decapod tree of life: compiling the data and moving toward a consensus of decapod evolution. **Arthropod Systematics and Phylogeny** 67: 99-116, 2009.

BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for quantification of microgram quantities of proteins utilizing the principle of protein binding. **Analytical Biochemistry** 72: 248-254, 1976.

BRAGA, A.A.; FRANSOZO, A.; BERTINI, G.; FUMIS, P.B. Composition and abundance of the crabs (Decapoda, Brachyura) off Ubatuba and Caraguatatuba, northern coast of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica** 5 (2): 1-34, 2005.

BRANCO, J.O. Variações sazonais e ontogênicas na dieta natural de *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) na Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC. **Arquivos de Biologia e Tecnologia** 39 (4): 999- 1012, 1996.

BRANCO, J.O.; VERANI, J.R. Dinâmica da alimentação natural de *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) na Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 14 (4): 1003-1018, 1997.

BRANCO, J.O.; MASUNARI, S. Reproductive ecology of the blue crab, *Callinectes danae* Smith 1869, in the Conceição Lagoon System, Santa Catarina Isle, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** 60 (1): 17-27, 2000.

BROSSI-GARCIA, A.L.; RODRIGUES, M.D. Zoeal morphology of *Pachygrapsus transversus* (Gibbes) (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. **Revista Brasileira de Zoologia** 14 (4): 803-819, 1997.

BURSEY, C.R.; BONNER, E.E. Osmotic regulation and salinity tolerance of the mole crab, *Emerita talpoida* (Say) (Crustacea, Anomura). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 57A: 207-210, 1977.

BURSEY, C.R. Salinity tolerance and osmotic response in two species of spider crabs of the genus *Libinia* (Decapoda Brachyura, Majidae). **Crustaceana** 42 (2): 194-200, 1982.

CAMARGO, F.V. **Biodiversidade de caranguejos Braquiúros (Crustacea: Decapoda) associada ao Cultivo comercial de mexilhão *Perna perna* (Linnaeus, 1758) (Molusca: Bivalvia) no Litoral Norte do Estado de São Paulo**. Botucatu-SP. 95p. (Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista-UNESP), 2011.

CAMARGO, F.V.; ALVES, D.F.R.; LIMA, D.J.M.; COBO, V.J. Population dynamics of the mud crab *Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Brachyura: Panopeidae) associated with a mussel farm at the southeastern Brazilian coast. **Nauplius** 25: e2017017, 2017.

CAMERON, J. N. NaCl balance in blue crabs, *Callinectes sapidus*, in fresh water. **Journal of Comparative Physiology** 123: 127-135, 1978.

CASTELLANO, G.C. **A atividade da anidrase carbônica em invertebrados de diferentes ambientes**. Curitiba-PR. 117p. (Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná-UFPR), 2017.

CASTILLE, F.L.; LAWRENCE, A.L. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of euryhaline shrimp of the genus *Penaeus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 68A: 75-80, 1981a.

CASTILLE, F.L.; LAWRENCE, A.L. The effect of salinity on the osmotic, sodium, and chloride concentrations in the hemolymph of the freshwater shrimps, *Macrobrachium ohione* smith and *Macrobrachium rosenbergii* De Man. **Comparative Biochemistry and Physiology** 70A: 47-52, 1981b.

CASTILLE, F.L.; LAWRENCE, A.L. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of the rock shrimps, *Sicyonia*

brevirostris and *Sicyonia dorsalis*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 70A: 519-523, 1981c.

CASTILLO, R.; CHARMANTIER, G.; THUET, P. Osmotic regulation in the hermit crab *Clibanarius erythropus*. **Biochemical Systematics and Ecology** 16: 325-328, 1988.

CHACUR, M.M.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. Spatial and seasonal distribution of *Callinectes danae* (Decapoda, Portunidae) in Ubatuba Bay, São Paulo, Brazil. **Journal of Crustacean Biology** 21 (2): 414-425, 2001.

CHARMANTIER, G.; THUET, P.; CHARMANTIER-DAURES, M. La regulation osmotique et ionique chez *Homarus gammarus* (L.) (Crustacea:Decapoda). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 76: 191-199, 1984.

CHARMANTIER, G.; ANGER, K. Ontogeny of osmoregulation in the Palaemonid shrimp *Palaemonetes argentinus*. **Marine Ecology Progress Series** 181: 125-129, 1999.

CHARMANTIER, G.; GIMENEZ, L.; CHARMANTIER-DAURES, M.; ANGER, K. Ontogeny of osmoregulation, physiological plasticity, and export strategy in the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). **Marine Ecology Progress Series** 229: 185-194, 2002.

CHARMANTIER, G.; CHARMANTIER-DAURES, M.; TOWLE, D. Osmotic and ionic regulation in aquatic arthropods. In: Evans DH, editor. **Osmotic and ionic regulation**. Cells and animals. Boca Raton: CRC Press. P 165-230, 2009.

CHEN, J.C.; LIN, J.L. Osmolality and chloride concentration in the haemolymph of subadult *Penaeus chinensis* subjected to different salinity levels. **Aquaculture** 125, 167-174, 1994.

CHEN, J.C.; LIN, J.N. Osmotic concentration and tissue water of *Penaeus chinensis* juveniles reared at different salinity and temperature levels. **Aquaculture** 164, 173-181, 1998.

CIELUCH, U.; ANGER, K.; CHARMANTIER-DAURES, M.; CHARMANTIER, G. Osmoregulation and immunolocalization of Na⁺/K⁺-ATPase during the ontogeny of the mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Grapsoidea). **Marine Ecology Progress Series** 329: 169-178, 2007.

CHONG-ROBLES, J.; CHARMANTIER, G.; BOULO, V.; LIZÁRRAGA-VALDÉZ, J.; ENRÍQUEZ-PAREDES, L.M.; GIFFARD-MENA, I. Osmoregulation pattern and salinity tolerance of the white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) during post-embryonic development. **Aquaculture** 422-423: 261-267, 2014.

CHRISTOFOLETTI, R.A.; MURAKAMI, V.A.; OLIVEIRA, D.N.; BARRETO, R.E.; FLORES, A.A.V. Foraging by the omnivorous crab *Pachygrapsus transversus* affects the structure of assemblages on sub-tropical rocky shores. **Marine Ecology Progress Series** 420: 125-134, 2010.

COLPO, K.D.; CHACUR, M.M.; GUIMARAES, F.J.; NEGREIROS-FRANZOZO, M.L. Subtropical Brazilian mangroves as a refuge of crab (Decapoda: Brachyura) diversity. **Biodiversity and Conservation** 20: 3239-3250, 2011.

CORNELL, J.C. Salt and water balance in two marine spider crabs, *Libinia emarginata* and *Pugettia producta*. I. Urine production and magnesium regulation. **Biological Bulletin** 157: 221-233, 1979.

COSTA, R.C.; FRANZOZO, A.; MELO, G.A.S.; FREIRE, F.A.M. Chave ilustrada para identificação dos camarões Dendrobranchiata do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, São Paulo 3 (1): 1-12, 2003.

COSTLOW, J.D.; BOOKHOUT, C.G. The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in the laboratory. **Biological Bulletin** 116 (3): 373-396, 1959.

DALL, W. Osmoregulatory ability and juvenile habitat preference in some penaeid prawns. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 54: 55-64, 1981.

DALL, W.; SMITH, D.M. Ionic regulation of four species of penaeid prawn. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 55: 219-232, 1981.

DALL, W.; HILL, B.J.; ROTHILSBERG, P.C.; STAPLES, D.J. The biology of the Penaeidae. In **Advances in Marine Biology** (ed. J.H.S. Blaxter and A.J. Southward), San Diego, Academic Press 27: 1-489, 1990.

DAMLE, R.S.; DESHMUKH, V.D. Salinity tolerance and fishery of mud shrimp *Solenocera crassicornis* (H. Milne Edwards) in the coastal waters of Mumbai. **Journal of the Marine Biological Association of India** 53 (2): 230-236, 2011.

DAVENPORT, J.; WONG, T.M. Responses of adult mud crabs (*Scylla serrata*) (Forsk.) to salinity and low oxygen tension. **Comparative Biochemistry and Physiology** 86A: 43-47, 1987.

DE GRAVE, S.; PENTCHEFF, N.D.; AHYONG, S.T.; CHAN, T-Y.; CRANDALL, K.A.; DWORSCHAK, P.C.; FELDER, D.L.; FELDMANN, R.M.; FRANSEN, C.H.J.M.; GOULDING, L.Y.D.; LEMAITRE, R.; LOW, M.E.Y.; MARTIN, J.W.; NG, P.K.L.; SCHWEITZER, C. E.; TAN, S. H.; TSHUDY, D.; WETZER, R. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology Supplement** 21: 1-109, 2009.

DENNE, L.B. Some aspects of osmotic and ionic regulation in the prawns *Macrobrachium australiense* (Holthuis) and *M. equidens* (Dana). **Comparative Biochemistry and Physiology** 26: 17-30, 1968.

DHAOUADI-HASSEN, S.; TRILLES, J.P.; CHARMANTIER, G.; BOUMAIZA, M. Ecophysiologie d'une crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) (Crustacea, Decapoda) dans trois barrages tunisiens: résultats préliminaires. **Zoologica baetica** 15: 175-183, 2004.

DIAMOND, D.W.; SCOTT, L.K. FORWARD Jr, R.B.; KIRBY-SMITH, W. Respiration and osmoregulation of the estuarine crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): effects of the herbicide, alachlor. **Comparative Biochemistry and Physiology** 93A (2): 313-318, 1989.

DISSANAYAKE, A.; ISHIMATSU, A. Osmoregulatory ability and salinity tolerance in several decapod crustaceans (Paleomonidae & Penaeidae) of the East China Sea. **Plankton & Benthos Research** 6 (3): 135-140, 2011.

DIWAN, A.D.; LAXIMINARAYANA, A. Osmoregulatory ability of *Penaeus indicus* H. Milne Edwards in relation to varying salinities. **Proceedings: Animal Science** 98 (2): 105-111, 1989.

DORGELO, J. The influence of temperature on the blood osmoconcentration of an osmoconforming and an osmoregulating crab. **Hydrobiological Bulletin** 13: 22-28, 1979.

DUARTE-PAULA, J.; NOGUEIRA, L.C.; NUNES, Z.M.P.; BENTES, B. Dieta da gurijuba - *Sciades parkeri* (Traill 1832) - Capturada pelas pescarias artesanais de larga escala da costa norte do Brasil. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology** 20 (1): 1-9, 2016.

DUNBAR, S.G.; COATES, M. Differential tolerance of body fluid dilution in two species of tropical hermit crabs: not due to osmotic/ionic regulation. **Comparative Biochemistry and Physiology** 137A: 321-337, 2004.

FALEIROS, R.O.; GARÇON, D.P.; LUCENA, M.N.; MCNAMARA, J.C.; LEONE, F.A. Short- and long-term salinity challenge, osmoregulatory ability, and (Na⁺, K⁺)-ATPase kinetics and α -subunit mRNA expression in the gills of the thinstripe hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Anomura, Diogenidae). **Comparative Biochemistry and Physiology** 225A: 16-25, 2018. doi: 10.1016/j.cbpa.2018.06.016

FAO. **The world's mangroves 1980-2005**. Organization. Rome, Italy, 2007.

FARIA, S.C.; AUGUSTO, A.S.; MCNAMARA, J.C. Intra- and extracellular osmotic regulation in the hololimnetic Caridea and Anomura: a phylogenetic perspective on the conquest of fresh water by the decapod Crustacea. **Journal of Comparative Physiology** 181B: 175-186, 2011.

FARIA, S.C.; THURMAN, C.L.; MCNAMARA, J.C. Phylogenetic patterns and the adaptive osmoregulatory evolution in fiddler crabs (Brachyura, *Uca*). **Plos One** 12 (2): e0171870, 2017. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0171870>.

FELDER, D.L. Osmotic and ionic regulation in several western Atlantic Callianassidae (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). **Biological Bulletin** 154: 409-429, 1978.

FERRARIS, R.P.; PARADO-ESTEPA, F.D.; LADJA, J.M.; de JESUS, E.G. Effect of salinity on the osmotic, chloride, total protein and calcium concentrations in the hemolymph of the prawn *Penaeus monodon* (Fabricius). **Comparative Biochemistry and Physiology** 83A: 701-708, 1986.

FLORES, A.A.V.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L.; FRANSOZO, A. The megalopa and juvenile development of *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Decapoda, Brachyura) compared with other grapsid crabs. **Crustaceana** 71 (2): 197-222, 1998.

FLORES, A.A.V.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. **Bulletin of Marine Science** 65 (1): 59-63, 1999.

FOSTER, C.; AMADO, E.M.; SOUZA, M.M.; FREIRE, C.A. Do osmoregulators have lower capacity of muscle water regulation than osmoconformers? A study on decapods crustaceans. **Journal of Experimental Zoology** 313A: 80-94, 2010.

FRACASSO, H.A.A.; BRANCO, J.O. Estrutura populacional de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda) na Armação de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 22 (2): 342-348, 2005.

FREEL, R.W. Patterns of water solute regulation in the muscle fibres of osmoconforming marine decapod crustaceans. **Journal of Experimental Biology** 72, 107-126, 1978.

FREIRE, C.A., CAVASSIN, F.; RODRIGUES, E.M.; TORRES, A.H.; MCNAMARA, J.C. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. **Comparative Biochemistry and Physiology** 136A: 771-778, 2003.

FREIRE, C.A.; ONKEN, H.; MCNAMARA, J.C. A structure-function analysis of ion transport in crustacean gills and excretory organs. **Comparative Biochemistry and Physiology A** 151: 272-304, 2008a.

FREIRE, C.A.; AMADO, E.M.; SOUZA, L.R.; VEIGA, M.P.; VITULE, J.R.; SOUZA, M.M.; PRODOCIMO, V. Muscle water control in crustaceans and fishes as a function of habitat, osmoregulatory capacity, and degree of euryhalinity. **Comparative Biochemistry and Physiology** 149A: 435-446, 2008b.

FURTADO-OGAWA, E. Notas bioecológicas sobre *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) no Estado do Ceará (Crustacea: Brachyura). **Arquivos de Ciências do Mar** 17 (2): 107-113, 1977.

GARÇON, D.P.; MASUI, D.C.; MANTELATTO, F.L.; FURRIEL, R.P.; MCNAMARA, J.C.; LEONE, F.A. Hemolymph ionic regulation and adjustments in gill Na^+ , K^+ -ATPase activity during salinity acclimation in the swimming crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Brachyura). **Comparative Biochemistry and Physiology** 154 (1): 44-55, 2009.

GENOVESE, G.; ORTIZ, N.; URCOLA, M.R.; LUQUET, C.M. Possible role of carbonic anhydrase, V-H^+ -ATPase, and $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ exchanger in electrogenic ion

transport across the gills of the euryhaline crab *Chasmagnathus granulata*. **Comparative Biochemistry and Physiology A** 142: 362-369, 2005.

GERARD, J.F.; GILLES, R. The free amino-acid pool in *Callinectes sapidus* (Rathbun) tissues and its role in the osmotic intracellular regulation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 10: 125-136, 1972.

GIANETI, M.D. **Reprodução, alimentação, idade e crescimento de *Dasyatis guttata* (Bloch & Schneider, 1801) (Elasmobranchii: Dasyatidae) na região de Caiçara do Norte-RN**. São Paulo-SP. 131p. (Tese de Doutorado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo), 2011.

GILLES, R. Volume regulation in cells of euryhaline invertebrates. In: **Current Topics in Membranes and Transport**, edited by R. Gilles, A. Kleinzeller, and L. Bolis. New York: Academic, vol. 30, 205-247, 1987.

GILLES, R.; DELPIRE, E. Variations in salinity, osmolarity, and water availability: Vertebrates and invertebrates. In: **Handbook of Physiology**. 13. Comparative Physiology, Vol. II, edited by Dantzler WH. Oxford: Oxford University Press, 1523-1586, 1997.

GILLIKIN, D.P. Osmoregulatory ability of *Chiromantes ortmanni* (Crosnier, 1965) subjected to dilute and hypersaline seawater. **Crustaceana** 77 (1): 67-74, 2004.

GOMES, E.G.; FREITAS, L.S.; MACIEL, F.E.; JORGE, M.B.; MARTINS, C.M.G. Combined effects of waterborne copper exposure and salinity on enzymes related to osmoregulation and ammonia excretion by blue crab *Callinectes sapidus*. **Ecotoxicology** 28: 781-789, 2019.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E.; PASCUAL, E.; CUESTA, J.A.; DRAKE, P. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). **Estuarine Coastal and Shelf Science** 67: 293-302, 2006.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E.; PALERO, F.; LEJEUSNE, C.; DRAKE, P.; CUESTA, J.A. A salt bath will keep you going? Euryhalinity tests and genetic structure of caridean shrimps from Iberian rivers. **Science of the Total Environment** 540: 11-19, 2016.

GRABOWSKI, J.H. Habitat complexity disrupts predator-prey interactions but not the trophic cascade on oyster reefs. **Ecology** 84: 994-1004, 2004.

GREENAWAY, P. Sodium regulation in the freshwater/land crab *Holthuisana transversa*. **Journal of Comparative Physiology** 142B: 451-456, 1981.

GROSS, W.J. Aspects of osmotic regulation in crabs showing the terrestrial habit. **The American Naturalist** 89: 205-222, 1955.

GROSS, W. J. Osmotic tolerance and regulation in crabs from a hypersaline lagoon. **Biological Bulletin** 121 (2): 290-301, 1961.

GUERIN, J.L.; STICKLE, W.B. A comparative study of two sympatric species within the genus *Callinectes*: osmoregulation, long-term acclimation to salinity and the effects of salinity on growth and moulting. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 218 (2): 165-186, 1997.

GUINOT, D.; NG, N.K.; RODRIGUEZ MORENO, P.A. Review of grapsoid families for the establishment of a new family for *Leptograpsodes* Montgomery, 1931, and a new genus of Gecarcinidae H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Grapsoidea MacLeay, 1838). **Zoosystema** 40 (26): 547-601, 2018.

HAGERMAN, L. Osmoregulation and sodium balance in *Crangon vulgaris* (Fabricius) (Crustacea, Natantia) in varying salinities. **Ophelia** 9: 21-30, 1971.

HAGERMAN, L.; UGLOW, R.F. The influence of temperature on the osmoregulation of the brackish-water shrimp *Palaemonetes varians* Leach. **Ophelia** 22 (2): 229-236, 1983.

HAIMOVICI, M. **Recursos Pesqueiros Demersais da Região Sul. Avaliação do Potencial Sustentável de Recursos Vivos da Zona Económica Exclusiva (Revizee)**, editado pela Fundação de Estudos do Mar (FEMAR), Rio de Janeiro, 81 p, 1997.

HARDY, H.; MUNRO, J.; DUTIL, J.-D. Temperature and salinity tolerance of the soft-shell and hard-shell male snow crab. *Chionoecetes opilio*. **Aquaculture** 122: 249-265, 1994.

HARRIS, R.R.; MICALLEF, H. Osmotic and ionic regulation in *Potamon edulis*, a freshwater crab from Malta. **Comparative Biochemistry and Physiology** 38A: 769-776, 1971.

HAVIRD, J.C.; SANTOS, S.R.; HENRY, R.P. Osmoregulation in the Hawaiian anchialine shrimp *Halocaridina rubra* (Crustacea: Atyidae): expression of ion transporters, mitochondria-rich cell proliferation, and hemolymph osmolality during salinity transfers. **Journal of Experimental Biology** 217: 2309-2320, 2014.

HEBLING, N.J.; RIEGER, P.J. Desenvolvimento juvenil de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda, Calappidae), em laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia** 20 (3): 531-539, 2003.

HENRY, R.P.; CAMERON, J.N. The distribution and partial characterization of carbonic anhydrase in selected aquatic and terrestrial decapod crustaceans. **Journal of Experimental Zoology** 221: 309-321, 1982.

HENRY, R.P. Morphological, behavioral, and physiological characterization of bimodal breathing crustaceans. **American Zoologist** 34: 205-215, 1994.

HENRY, R.P. Environmentally mediated carbonic anhydrase induction in the gills of euryhaline crustaceans. **Journal of Experimental Biology** 204: 991-1002, 2001.

HENRY, R.P.; GARRELTS, E.E.; MCCARTY, M.M.; TOWLE, D.W. Differential induction of branchial carbonic anhydrase and Na⁺/K⁺ATPase activity in the euryhaline crab, *Carcinus maenas*, in response to low salinity exposure. **Journal of Experimental Zoology** 292: 595-603, 2002.

HENRY, R.P.; LUCU, C.; ONKEN, H.; WEIHRAUCH, D. Multiple functions of the crustacean gill: osmotic/ionic regulation, acid–base balance, ammonia excretion, and bioaccumulation of toxic metals. **Frontiers in Physiology** 3: 1-33, 2012.

HERRERA, D.R. **Distribuição, estrutura populacional, reprodução e crescimento de *Callinectes danae* Smith, 1869 e *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) na região de Cananéia, litoral sul paulista.** Botucatu-SP. 166p. (Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”), 2017.

HILL, R.W.; WYSE, G.A.; ANDERSON, M. **Fisiologia Animal.** Editora Artmed 2^a edição, 2012.

HILL, J.M.; WEISSBURG, M.J. Habitat complexity and predator size mediate interactions between intraguild blue crab predators and mud crab prey in oyster reefs. **Marine Ecology Progress Series** 488: 209-219, 2013.

HOLDICH, D.M.; HORLIOGLU, M.M.; FIRKINS, I. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 44: 147-154, 1997.

HOLLIDAY, C.W. Salinity-induced changes in gill Na,K-ATPase activity in the mud fiddler crab, *Uca pugnax*. **Journal of Experimental Zoology** 233: 199-208, 1985.

HOLTHUIS, L.B. Shrimps and prawns of the world: an annotated catalogue of species of interest to fisheries. In **FAO Species Catalogue: FAO Fisheries Synopsis 125 (1)**. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations, 1980.

HONG-YU, L.; LU-QING, P.; DEBIN, Z. Effects of Salinity on Biogenic Amines, Hemolymph Osmotic Pressure, and Activity of Gill's Na⁺/K⁺-ATPase in *Charybdis japonica* (Crustacea, Decapoda). **Journal of the World Aquaculture Society** 39 (6): 812-820, 2008.

HUANG, Y-H.; ZHANG, M.; LI, Y-M.; WU, D-L.; LIU, Z-Q.; JIANG, Q-C.; ZHAO, Y-L. Effects of salinity acclimation on the growth performance, osmoregulation and energy metabolism of the oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* (De Haan). **Aquaculture Research** 50: 685-693, 2019.

IBAMA. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. **GEO Brasil 2002 - Perspectivas do Meio Ambiente no Brasil**. Edições IBAMA. 440p, 2002.

IP, B.H.Y.; SCHUBART, C.D.; TSANG, L.M.; CHU, K.H. Phylogeny of the shore crab family Grapsidae (Decapoda: Brachyura: Thoracotremata) based on a multilocus approach. **Zoological Journal of the Linnean Society**: 1-11, 2015.

JANAS, U.; PILKA, M.; LIPÍŃSKA, D. Temperature and salinity requirements of *Palaemon adspersus* Rathke, 1837 and *Palaemon elegans* Rathke, 1837. Do they explain the occurrence and expansion of prawns in the Baltic Sea? **Marine Biology Research** 9: 293-300, 2013.

JAYASUNDARA, N.; TOWLE, D.W.; WEIHRAUCH, D.; SPANINGS-PIERROT, C. Gill-specific transcriptional regulation of Na⁺/K⁺-ATPase alpha-subunit in the euryhaline shore crab *Pachygrapsus marmoratus*: sequence variants and promoter structure. **Journal of Experimental Biology** 210: 2070-2081, 2007.

JONES, L.L. Osmotic regulation in several crabs of the Pacific Coast of North America, **Journal of Cellular and Comparative Physiology** 18: 79-92, 1941.

JURY, S.H.; KINNISON, M.T.; HOWELL, W.H.; WATSON III, W.H. The effects of reduced salinity on lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards) metabolism: implications for estuarine populations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 176: 167-185, 1994.

KAMEMOTO, F.I.; KATO, K.N. The osmotic and chloride regulative capacities of five Hawaiian decapod crustaceans. **Pacific Science** 23: 232-237, 1969.

KIRKPATRICK, K.; JONES, M.B. Salinity tolerance and osmoregulation of a prawn, *Palaemon affinis* Milne Edwards (Caridea: Palaemonidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 93: 61-70, 1985.

LENZ, A.J. **Dieta da tartaruga-cabeçuda, *Caretta caretta* (Testudines, Cheloniidae), no litoral norte do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre-RS. 39p. (Trabalho de Conclusão de Curso Bacharelado em Ciências Biológicas. Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul-UFRGS), 2009.

LIN, S.C.; LIOU, C.H.; CHENG, J.H. The role of the antennal glands in ion and body volume regulation of cannulated *Penaeus monodon* reared in various salinity conditions. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A** 127: 121-129, 2000.

LUCU, C.; DEVESCOVI, M.; SKARAMUCA, B.; KOZUL, V.V. Gill Na, K-ATPase in the spiny lobster *Palinurus elephas* and other marine osmoconformers. Adaptiveness of enzymes from osmoconformity to hyperregulation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 246: 163-178, 2000.

LUNARDON-BRANCO, M.J.; BRANCO, J.O.; VERANI, J.R. Relações tróficas entre macroinvertebrados e peixes, na Armação do Itapocoroy, Penha, SC, Cap. 13: 183-196. In: BRANCO, J.O.; MARENZI, A.W.C. **Bases ecológicas para um desenvolvimento sustentável: estudos de caso em Penha, SC**, 291p. Universidade do Vale do Itajaí, Itajaí, Santa Catarina, 2006.

MA, K.Y.; CHAN, T.Y.; CHU, K.H. Refuting the six-genus classification of *Penaeus s.l.* (Dendrobranchiata, Penaeidae): a combined analysis of mitochondrial and nuclear genes. **Zoologica Scripta** 40 (5): 498-508, 2011.

MALLEY, D.F. Salt and water balance of the spiny lobster *Panulirus argus*: the role of the antennal gland. **Journal of Experimental Biology** 70: 221-230, 1977.

MANTELATTO, F.L.M.; PETRACCO, M. Natural diet of the crab *Hepatus pudibundus* (Brachyura: Calappidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. **Journal of Crustacean Biology** 17 (3): 440-446, 1997.

MANTELATTO, F.L.; FRANSOZO, A. Brachyuran community in Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. **Journal of Shellfish Research** 19 (2): 701-709, 2000.

MANTELATTO, F.L.; REIGADA, A.L.D.; GATTI, A.C.R.; CUESTA, J.A. Morphology of the first zoeal stages of five species of the portunid genus *Callinectes* (Decapoda, Brachyura) hatched at the laboratory. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 86 (2): 755-767, 2014.

MAROCHI, M.Z.; MASUNARI, S. Os caranguejos Eriphiidae, Menippidae, Panopeidae e Pilluminidae (Crustacea, Brachyura) de águas rasas do litoral do Paraná, com chave pictórica de identificação para as espécies. **Biota Neotropica** 11: 21-33, 2011.

MARTINEZ, A.-S.; TOULLEC, J.-Y.; SHILLITO, B.; CHARMANTIER-DAURES, M.; CHARMANTIER, G. Hydromineral regulation in the hydrothermal vent crab *Bythograea thermydron*. **Biological Bulletin** 201 (2): 167-174, 2001.

MARTÍNEZ, G.; SCARABINO, F.; DELGADO, E. New records of the brachyuran crabs *Hepatus pudibundus* (Aethridae) and *Persephona mediterranea* (Leucosiidae) in their southernmost Western Atlantic distribution. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences** 4: 279-282, 2009.

MASUNARI, S.; DUBIASKI-SILVA, J. Crustacea Decapoda da praia rochosa da Ilha do Farol, Matinhos, Paraná. II. Distribuição espacial de densidade das populações. **Revista Brasileira de Zoologia** 15 (3): 643-664, 1998.

MASUNARI, S.; OLIVEIRA, E.; KOWALCZUK, V.G.L. Crustacea Decapoda da praia rochosa da Ilha do Farol, Matinhos, Paraná. I. Distribuição temporal de densidade das populações. **Revista Brasileira de Zoologia** 15 (1): 219-239, 1998.

MATSUMASA, M.; KIKUCHI, S.; TAKEDA, S.; POOVACHIRANON, S.; YONG, H.-S.; MURAI, M. Blood osmoregulation and ultrastructure of the gas windows ('Tympana') of intertidal ocypodid crabs: *Dotilla* vs. *Scopimera*. **Benthos Research** 56 (2): 47-55, 2001.

MCNAMARA, J.C.; FARIA, S.C. Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. **Journal of Comparative Physiology B** 182: 997-1014, 2012.

MELO, G.A.S. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo, Editora Plêiade, 603p, 1996.

MMA. Ministério do Meio Ambiente. **Avaliação e Identificação de Áreas e Ações Prioritárias para Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade Brasileira**. MMA/SBF. 404p, 2002.

MONTÚ, M.; ANGER, K.; BAKKER, C. de; ANGER, V.; LOUREIRO-FERNANDES, L. Larval development of the Brazilian mud crab *Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Decapoda, Xanthidae), reared in the laboratory. **Journal of Crustacean Biology** 8: 594-613, 1988.

MOREIRA, G.S.; MCNAMARA, J.C.; SHUMWAY, S.E.; MOREIRA, P.S. Osmoregulation and respiratory metabolism in Brazilian *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). **Comparative Biochemistry and Physiology** 74A: 57-62, 1983.

MOREIRA, G.S.; NGAN, P.V.; MOREIRA, P.S.; SHUMWAY, S.E. The effect of salinity on the osmo-ionic regulation of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). **Comparative Biochemistry and Physiology** 91A (1): 105-108, 1988.

NANBA, T.; TAKAHASHI, H.; ABE, T.; GODO, W.; OGOSHI, M.; SAKAMOTO, H.; TSUTSUI, N.; SAKAMOTO, T. Hemolymph osmotic, ionic status, and branchial Na⁺/K⁺-ATPase activity under varying environmental conditions in the intertidal grapsid crab, *Gaetice depressus*. **International Aquatic Research** 4: 1-12, 2012.

NEGREIROS-FRANSOZO, M.L.; FRANSOZO, V. A morphometric study of the mud crab, *Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Decapoda, Brachyura) from a subtropical mangrove in South America. **Crustaceana** 76: 281-294, 2003.

NEGREIROS-FRANSOZO, M.L.; FRANSOZO, A.; HIROSE, G.L. The megalopa and early juvenile development of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Brachyura: Aethroidea) reared from neuston samples. **Revista Brasileira de Zoologia** 25, 608-616, 2008.

NEWSOM, J. E.; DAVIS, K. B. Osmotic responses of haemolymph in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) and white river crayfish (*P. zonangulus*) to changes in temperature and salinity. **Aquaculture** 126: 373-381, 1994.

NG, P.K.L.; GUINOT, D.; DAVIE, P.J.F. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant Brachyuran crabs of the world. **Raffles Bulletin of Zoology Supplement 17**: 1-286, 2008.

NOGUEIRA, R.X.S.; HAIMOVICI, M.; CAPITOLÍ, R. Dieta alimentar do peixe-porco, *Balistes capriscus* (Gmelin, 1788), capturado pela frota de arrasteiros na plataforma continental do Rio Grande do Sul. In: **Anais XIV Semana Nacional de Oceanografia – Oceanografia e Sociedade: um desafio à teoria e à prática**, Rio Grande, RS, Brasil, 2001.

OLIVEIRA, D.N. de; CHRISTOFOLETTI, R.A.; BARRETO, R.E. Feeding Behavior of a Crab According to Cheliped Number. **PLoS ONE 10** (12): e0145121, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0145121

ORDIANO, A.; ALVAREZ, F.; ALCARAZ, G. Osmoregulation and oxygen consumption of the hololimnetic prawn, *Macrobrachium tuxtlense* at varying salinities (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana 78**: 1013-1022, 2005.

PANIKKAR, N.K. Osmoregulation in some palaemonid prawns. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 25**: 317-359, 1941.

PELUFFO, E. *Panopeus austrobesus*, 1983 (Decapoda Brachyura), a first record of the Brazilian mud crab at Uruguayan Atlantic Coast. **Nauplius 12**: 57-58, 2004.

PENNEY, C.M.; PATTON, R.L.; WHITELEY, N.M.; DRIEDZIC, W.R.; MCGAW, I.J. Physiological responses to digestion in low salinity in the crabs *Carcinus maenas* and *Cancer irroratus*. **Comparative Biochemistry and Physiology 191A**: 127-139, 2016.

PÉQUEUX, A. Osmotic regulation in crustaceans. **Journal of Crustacean Biology 15** (1): 1-60, 1995.

PÉREZ-FARFANTE, I. Sinopsis de datos biológicos sobre el camarón blanco *Penaeus schmitti* Burkenroad, 1936. **FAO Fisheries Reports 57** (4): 1417-1438, 1970.

PIERROT, C.; PÉQUEUX, A.; THUET, P. Perfusion of gills isolated from the hyper-hyporegulating crab *Pachygrapsus marmoratus* (Crustacea, Decapoda): Adaptation of a method. **Archives of Physiology and Biochemistry 103** (4): 401-409, 1995.

PILLER, S.C.; HENRY, R.P.; DOELLER, J.E.; KRAUS, D.W. A comparison of the gill of two euryhaline crab species, *Callinectes sapidus* and *Callinectes similis*: energy production, transport-related enzymes and osmoregulation as a function of acclimation salinity. **Journal of Experimental Biology 198**: 349-358, 1995.

PINHEIRO, M.A.A.; BOOS, H.; REIGADA, A.L.D.; SEVERINO-RODRIGUES, E.; ROCHA, S.S.; HEREMAN, M.J.; SOUZA, M.R. Avaliação dos Caranguejos Portunídeos (Decapoda: Portunoidea: Ovalipidae, Polybiidae e Portunidae). Cap. 26: 337-365. In: Pinheiro, M. & Boos, H. (Org.). **Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014**. Porto Alegre, RS, Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, 466 p, 2016.

POUPIN, J.; DAVIE, P.J.F.; CEXUS, J.-C. A revision of the genus *Pachygrapsus* Randall 1840 (Crustacea: Decapoda: Brachyura, Grapsidae), with special reference to the Southwest Pacific species. **Zootaxa** 1015: 1-66, 2005.

PROSSER, C.L.; GREEN, J.W.; CHOW, T.S. Ionic and osmotic concentrations in blood and urine of *Pachygrapsus crassipes* acclimated to different salinities. **Biological Bulletin** 109 (1): 99-107, 1955.

PUTRANTO, T.W.C.; ANDRIANI, R.; MUNAWWAROH, A.; IRAWAN, B.; SOEGIANTO, A. Effect of cadmium on survival, osmoregulation and gill structure of the Sunda prawn, *Macrobrachium sintangense* (de Man), at different salinities. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 47: 349-360, 2014.

RABELAIS, N.N.; CAMERON, J.N. Physiological and morphological adaptations of adult *Uca subcylindrica* to semi-arid environments. **Biological Bulletin** 168: 135-146, 1985.

RAHI, M.L.; MOSHTAGHI, A.; MATHER, P.B.; HURWOOD, D.A. Osmoregulation in decapod crustaceans: physiological and genomic perspectives. **Hydrobiologia**: 1-12, 2018.

RAMAGLIA, A.C.; CASTRO, L.M.; AUGUSTO, A. Effects of ocean acidification and salinity variations on the physiology of osmoregulating and osmoconforming crustaceans. **Journal of Comparative Physiology B** 188: 729-738, 2018

RE, A.D.; DÍAZ, F.; SIERRA, E.; GÓMEZ-JIMÉNEZ, S. Oxygen consumption ammonium excretion and osmoregulatory capacity of *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) exposed to different combinations of temperature and salinity. **Ciencias Marinas** 30 (3): 443-453, 2004.

READ, G.H.L. Intraspecific variation in the osmoregulatory capacity of larval, post-larval, juvenile and adult *Macrobrachium petersi* (Hilgendorf). **Comparative Biochemistry and Physiology** 78A: 501-506, 1984.

RECHETELO, J. **Biologia reprodutiva e dieta do socó-do-mangue *Nyctanassa violacea* no Parque Natural Municipal do Manguezal do Rio Perequê, no Estado do Paraná, Brasil**. Pontal do Sul-PR. 108p. (Dissertação de Mestrado. Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná-UFPR), 2009.

REIGADA, A.L.D.; NEGREIROS-FRANSOZO, M.L. Feeding activity of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil. **Hydrobiologia** 449: 249-252, 2001.

RHODES-ONDI, S.E.; TURNER, R.L. Salinity tolerance and osmotic response of the estuarine hermit crab *Pagurus maclaughlinae* in the Indian River Lagoon, Florida. **Estuarine Coastal and Shelf Science** 86: 189-196, 2010.

RIEGER, P.J.; HEBLING, N.J. Desenvolvimento larval de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Calappidae) em laboratório. **Revista Brasileira de Biologia** 53 (4): 513-528, 1993.

RIOS, L.P. Respostas de curto-prazo a desafios salinos hipo- e hiper-osmóticos em siris marinhos-estuarinos: o papel da redução aparente de permeabilidade. Curitiba-PR. 44p. (Monografia. Universidade Federal do Paraná-UFPR), 2014.

RIOS, L.P. **A expressão muscular de Hsp70 reflete estresse salino no crustáceos braquiúros *Callinectes danae* e *Callinectes ornatus* (osmorreguladores) e *Hepatus pudibundus* (osmoconformador)?** Curitiba-PR. 45p. (Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná-UFPR), 2017.

ROAST, S.D.; RAINBOW, P.S.; SMITH, B.D.; NIMMO, M.; JONES, M.B. Trace metal uptake by the Chinese crab *Eriocheir sinensis*: the role of osmoregulation. **Marine Environmental Research** 53: 453-464, 2002.

ROBERT, R.; BORZONE, C.A.; NATIVIDADE, C.D. Os camarões da fauna acompanhante na pesca dirigida ao camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) no litoral do Paraná. **Boletim do Instituto de Pesca** 33 (2): 237-246, 2007.

ROBERTSON, J.D. Osmotic and ionic regulation. In **The Physiology of Crustacea**, vol. 1 (ed. T. H. Waterman). London, New York: Academic Press, 317-339, 1960.

ROESIJADI, G.; ANDERSON, J.W.; PETROCELLI, S.R.; GIAM, C.S. Osmoregulation of the Grass Shrimp *Palaemonetes pugio* exposed to polychlorinated biphenyls (PCBs). I. Effect on chloride and osmotic concentrations and chloride and water-exchange kinetics. **Marine Biology** 38: 343-355, 1976.

ROMANO, N., ZENG, C. The effects of salinity on the survival, growth and haemolymph osmolality of early juvenile blue swimmer crabs, *Portunus pelagicus*. **Aquaculture** 260: 151-162, 2006.

ROY, L.A.; DAVIS, D.A.; SAOUD, I.P.; HENRY, R.P. Branchial carbonic anhydrase activity and ninhydrin positive substances in the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, acclimated to low and high salinities. **Comparative Biochemistry and Physiology** 147A: 404-411, 2007.

RUPPERT, E. E.; FOX, R. S.; BARNES, R. D. **Zoologia dos Invertebrados**. Sétima edição. Editora Roca, São Paulo. 1145 p, 2005.

SANKARANKUTY, C.; HONG, S.Y.; KIM, K.B. Description of laboratory reared first zoea of *Callinectes danae* (Crustacea, Decapoda, Portunidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 16 (2): 45-49, 1999.

SANT'ANNA, B.S.; TURRA, A.; ZARA, F.J. Reproductive migration and population dynamics of the blue crab *Callinectes danae* in an estuary in southeastern Brazil. **Marine Biology Research** 8 (4): 354-362, 2012.

SANTOS, M.C.F.; SALOMÃO, L.C. Haemolymph osmotic and ionic concentrations in the gecarcinid crab *Ucides cordatus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 81A (3): 581-583, 1985.

SANTOS, M.C.F.; MARTINEZ, C.B.R.; SUADICANI, S.O.; LOBO, E.S. Hemolymph osmo-ionic concentrations in terrestrial crabs following desiccation. **Comparative Biochemistry and Physiology** 88A: 83-87, 1987.

SANTOS, M.C.F.; MOREIRA, G.S.; BROTTTO, R.O. Osmo-ionic regulation in the Brazilian ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Brachyura). **Scientia Marina** 52: 691-694, 1989.

SANTOS, M.C.F.; MOREIRA, G.S. Time course of osmoionic compensations to acute salinity exposure in the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 235: 91-104, 1999.

SANTOS, M.C.F.; FREITAS, A.E.T.S. Estrutura populacional e pesca do camarão-branco, *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) capturado no estuário da Lagoa Papari, Município de Nísia Floresta (Rio Grande do Norte - Brasil). **Boletim Técnico Científico do CEPENE** 12 (1): 21-41, 2004.

SANTOS, M.C.F.; PEREIRA, J.A.; IVO, C.T.C. Sinopse sobre informações sobre a biologia e pesca do camarão-branco *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) (Crustácea, Decapoda), no nordeste do Brasil. **Boletim Técnico Científico do CEPENE** 12 (1): 149-185, 2004.

SANTOS, M.C.F.; SILVA, K.C.A.; CINTRA, I.H.A. Carcinofauna acompanhante da pesca artesanal do camarão-sete-barbas ao largo da foz do rio São Francisco (Alagoas e Sergipe, Brasil). **Acta of Fisheries and Aquatic Resources** 4: 1-10, 2016.

SAZIMA, I. The occurrence of marine invertebrates in the stomach contents of the frog *Thoropa miliaris*. **Ciência e Cultura** 23 (5): 647-648, 1971.

SCALCO, A.C.; SEVERINO-RODRIGUES, E.; SOUZA, M.R.; FAGUNDES, L.; TUTUI, S.L.S.; TOMÁS, A.R.G. Captura de siris pela comunidade da Vila dos pescadores (Cubatão) no estuário de Santos-São Vicente (SP). **Boletim do Instituto de Pesca** 40 (3): 389-395, 2014.

SCELZO, M.A. Crecimiento y migracion del camarón *Penaeus brasiliensis* Latreille (Decapoda, Penaeidae) em la laguna de manglar la Restinga Isla Margarita, Venezuela. **Atlântica** 5 (2): 104-112, 1982.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente**. 5.ed. São Paulo: Santos, 2002.

SCHUBART, C.D.; DIESEL, R. Osmoregulatory capacities and penetration into terrestrial habitats: a comparative study of Jamaican crabs of the genus *Armases* Abele, 1992 (Brachyura: Grapsidae: Sesarminae). **Bulletin of Marine Science**. 63 (2): 743-752, 1998.

SCHUBART, C.D.; DIESEL, R. Osmoregulation and the transition from marine to freshwater and terrestrial life: a comparative study of Jamaican crabs of the genus *Sesarma*. **Archiv für Hydrobiologie** 145 (3): 331-347, 1999.

SCHUBART, C.D.; NEIGEL, J.E.; FELDER, D.L. A molecular phylogeny of mud crabs (Brachyura: Panopeidae) from the northwestern Atlantic and the role of morphological stasis and convergence. **Marine Biology** 137: 11-18, 2000.

SCHUBART, C.D. Reconstruction of phylogenetic relationship within Grapsidae (Crustacea: Brachyura) and comparison of trans-isthmian versus amphiatlantic gene flow based on mtDNA. **Zoologischer Anzeiger** 250: 472-478, 2011.

SEVERINO-RODRIGUES, E.; PITA, J.B.; GRAÇA-LOPES, R. Pesca artesanal de siris (Crustacea, Decapoda, Portunidae) na região estuarina de Santos e São Vicente (SP), Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca** 27 (1): 7-19, 2001.

SEVERINO-RODRIGUES, E.; GUERRA, D.S.F.; GRAÇA-LOPES, R. Carcinofauna acompanhante da pesca dirigida ao camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) desembarcada na praia do Perequê, Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca** 28: 33-48, 2002.

SEVERINO-RODRIGUES, E.; SOARES, F.C.; GRAÇA-LOPES, R.; SOUZA, K.H.; CANÉO, V.O.C. Diversidade e biologia de espécies de Portunidae (Decapoda, Brachyura) no estuário de Iguape, Ilha Comprida e Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca** 35 (1): 47-60, 2009.

SHANER, S.W.; CROWE, J.H.; KNIGHT, A. W. Long-term adaptation to low salinities in the euryhaline shrimp *Crangon franciscorum* (Stimpson). **Journal of Experimental Zoology** 235: 315-323, 1985.

SHAW, J. Solute and water balance in the muscle fibres of the east African fresh-water crab, *Potamon niloticus* (M. Edw). **Journal of Experimental Biology** 36: 145-156, 1959.

SHUMWAY, S.E. Oxygen consumption and salinity tolerance in four Brazilian crabs. **Crustaceana** 44 (1): 76-82, 1983.

SIEBERS, D.; LEWECK, K.; MARKUS, H.; WINKLER, A. Sodium regulation in the shore crab *Carcinus maenas* as related to ambient salinity. **Marine Biology** 69: 37-43, 1982.

SIGNORET, G.P.B.; BRAILOVSKY, D.S. Adaptive osmotic responses of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann) and *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus) (Decapoda, Palaemonidae) from the southern Gulf of Mexico. **Crustaceana** 77: 455-465, 2004.

SILVA, C.M.L.; ALMEIDA, Z.S. Alimentação de *Rhizoprionodon porosus* (elasmobranchii: carcharhinidae) da costa do Maranhão, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca** 27 (2): 201-207, 2001.

SILVA, G.B.; VIANA, M.S.R.; FURTADO-NETO, M.A. Morfologia e alimentação da raia *Dasyatis guttata* (Chondrichthyes: Dasyatidae) na enseada do Mucuripe, Fortaleza, Ceará. **Arquivos de Ciências do Mar** 34: 67-75, 2001.

SPAARGAREN, D.H. Aspects of the osmotic regulation in the shrimps *Crangon crangon* and *Crangon allmanni*. **Netherlands Journal of Sea Research** 5: 275-335, 1971.

SPAARGAREN, D.H. The osmotic regulation in the prawns *Palaemon serratus* and *Lysmata seticaudata* from the bay of Naples. **Netherlands Journal of Sea Research** 5 (4): 416-436, 1972.

SPAARGAREN, D.H. On the water and salt economy of some decapod crustaceans from the Gulf of Aqaba (Red Sea). **Netherlands Journal of Sea Research** 11: 99-106, 1977.

SPENCER, A.McD.; FIELDING, A.H.; KAMEMOTO, F.I. The relationship between gill NaK-ATPase activity and osmoregulatory capacity in various crabs., **Physiological Zoology** 52 (1): 1-10, 1979.

STATON, J.L.; FELDER, D.L.. Osmoregulatory capacities in disjunct western Atlantic populations of the *Sesarma reticulatum* complex (Decapoda: Grapsidae). **Journal of Crustacean Biology** 12 (3): 335-341, 1992.

TANTULO, U.; FOTEDAR, R. Osmo and ionic regulation of black tiger prawn (*Penaeus monodon* Fabricius, 1798) juveniles exposed to K⁺ deficient inland saline water at different salinities. **Comparative Biochemistry and Physiology** 146A: 208-214, 2007.

TAYLOR, H.H.; Greenaway, P. The partitioning of water and solutes during evaporative water loss in three terrestrial crabs. **Physiological Zoology** 67: 539-565, 1994.

TELES, J.N. **Dinâmica populacional do caranguejo baú *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda: Aethroidea) numa área de pesca intensa: comparação num intervalo de 20 anos.** Botucatu-SP. 91p. (Dissertação

de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”), 2019

THABET, R.; AYADI, H.; KOKEN, M.; LEIGNEL, V. Homeostatic responses of crustaceans to salinity changes. **Hydrobiologia** 799: 1-20, 2017.

THOMA, B.P.; GUINOT, D. FELDER, D.L. Evolutionary relationships among American mud crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Xanthoidea) inferred from nuclear and mitochondrial markers, with comments on adult morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society** 170: 86-109, 2014.

THOMAS, R.E.; RICE, S.D. Salinity tolerance of adult and juvenile red king crabs *Paralithodes camtschatica*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 103A (3): 433-437, 1992.

THURMAN, C.L. Osmoregulation in Six Sympatric Fiddler Crab (genus *Uca*) from the Northwestern Gulf of Mexico. **Marine Ecology (P.S.Z.N.)** 23 (4): 269-284, 2002.

THURMAN, C.L. Osmoregulation by six species of fiddler crabs (*Uca*) from the Mississippi delta area in the northern Gulf of Mexico. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 291: 233-253, 2003.

THURMAN, C.L. A comparison of osmoregulation among subtropical fiddler crabs (*Uca*) from Southern Florida and California. **Bulletin of Marine Science** 77 (1): 83-100, 2005.

THURMAN, C.L.; HANNA, J.; BENNETT, C. Ecophenotypic physiology: osmoregulation by fiddler crabs (*Uca* spp.) from the northern Caribbean in relation to ecological distribution. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 43 (5): 339-356, 2010.

THWALA, M.; NEWMAN, B.K.; CYRUS, D.P. Influence of salinity and cadmium on the survival and osmoregulation of *Callinassa kraussi* and *Chiromantes eulimene* (Crustacea: Decapoda). **African Journal of Aquatic Science** 36 (2): 181-189, 2011.

VIEIRA, S. **Introdução à Bioestatística**. Rio de Janeiro, Elsevier, 4ª edição, 2011.

VITALE, A.M.; MONSERRAT, J.M.; CASTILHO, P.; RODRIGUEZ, E.M. Inhibitory effects of cadmium on carbonic anhydrase activity and ionic regulation of the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* (Decapoda, Grapsidae). **Comparative Biochemistry and Physiology** 122C: 121-129, 1999.

WARBURG, M.R.; GOLDENBERG, S. Water loss and haemolymph osmolarity of *Potamon potamios*, an aquatic land crab, under stress of dehydration and salinity. **Comparative Biochemistry and Physiology** 79A: 451-455, 1984.

WARBURG, M.R.; GOLDENBERG, S.; TUDIVER, B. Osmotic and ionic regulation in two *Pachygrapsus* crabs, under varying salinities and dehydration. **Comparative Biochemistry and Physiology** 86A (4): 761-765, 1987.

WHEATLY, M.G.; HENRY, R.P. Branchial and antennal gland Na⁺/K⁺-dependent ATPase and carbonic anhydrase activity during salinity acclimation of the euryhaline crayfish *Pacifastacus leniusculus*. **Journal of Experimental Biology** 133: 73-86, 1987.

WILLIAMS, A.B. The mud crab *Panopeus herbstii*, s.l.partition into six species (Decapoda: Xanthidae). **Fisheries Bulletin** 81(4): 863-882, 1983.

WOOD, C.M.; BOUTILIER, R.G.; RANDALL, D.J. The physiology of dehydration stress in the land crab. *Cardisoma carnifex*: respiration, ionoregulation, acid-base balance and nitrogenous waste excretion. **Journal of Experimental Biology** 126: 271-296, 1986.

WRIGHT, D.A.; ZANDERS, I.P.; PAIT, A. Ionic regulation in three species of *Uca*: a comparative study. **Comparative Biochemistry and Physiology A** 78: 175-179, 1984.

YOSHINO, K.; KOGA, T.; TANIGUCHI, K.; TASAKA, R. Adaptation in a peripheral habitat: intraspecific variation in osmoregulatory traits in an estuarine hermit crab (*Pagurus minutes*). **Journal of Shellfish Research** 33: 53-59, 2014.

YOUNG, A.M. Osmoregulation in three hermit crab species, *Clibanarius vittatus*, *Pagurus longicarpus* Say and *P. pollicaris* Say (Crustacea: Decapoda: Anomura). **Comparative Biochemistry and Physiology** 63A: 377-382, 1979.

ZANDERS, I.P.; ROJAS, W.E. Osmotic and ionic regulation in the fiddler crab *Uca rapax* acclimated to dilute and hypersaline seawater. **Marine Biology** 125: 315-320, 1996.

CONCLUSÃO GERAL

O presente estudo mostrou evidências através de duas análises diferentes (capacidade osmótica e teste de independência χ^2) que a hiperregulação e a hiporregulação são mecanismos fisiológicos associados nos decápodos. Esse trabalho também mostrou pela primeira vez que o tamanho do corpo dos braquiúros possui uma correlação negativa (*trade-off*) com a capacidade hiporregulatória desses crustáceos. Além disso, a análise de agrupamento contrariou análises anteriores e mostrou que a enzima apical V-H⁺-ATPase pode ter surgido antes do que a proteína basolateral NKCC, ou seja, é uma evidência de que a hiperregulação surgiu antes da hiporregulação nos decápodos. Nos experimentos realizados com cinco espécies de decápodos, a atividade da anidrase carbônica nas brânquias posteriores aumentou em comparação com as brânquias anteriores em *C. danae* (em 10‰ e 40‰ após 6h), *P. austrobesus* (em 10‰ e 40‰ após 24h) e *P. transversus* (em 20‰ após 6h e em 40‰ após 24h), mostrando que essa enzima está envolvida com a hiperregulação e também pode estar relacionada com a hiporregulação nessas espécies. Os resultados desse trabalho podem ser utilizados futuramente como base para novos estudos sobre a hiporregulação de decápodos, para tentar mostrar com mais clareza a relação que existe entre a hiporregulação e a calcificação da carapaça dos braquiúros e também para tentar evidenciar o papel da anidrase carbônica e de outros transportadores iônicos que possam estar envolvidos na hiporregulação de crustáceos.

REFERÊNCIAS GERAIS

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Artmed. Porto Alegre, 2007.

BRACKEN, H.D.; TOON, A.; FELDER, D.L.; MARTIN, J.W.; FINLEY, M.; RASMUSSEN, J.; PALERO, F.; CRANDALL, K.A. The decapod tree of life: compiling the data and moving toward a consensus of decapod evolution. **Arthropod Systematics and Phylogeny** 67: 99-116, 2009.

CAIN, M.L., BOWMAN, W.D., HACKER, S.D., 2018. **Ecologia**. Porto Alegre, Artmed 3ª edição.

CHARMANTIER, G.; CHARMANTIER-DAURES, M.; TOWLE, D. Osmotic and ionic regulation in aquatic arthropods. In: EVANS, D.H., editor. **Osmotic and ionic regulation**. Cells and animals. Boca Raton: CRC Press: 165-230, 2009.

DE GRAVE, S.; PENTCHEFF, N.D.; AHYONG, S.T.; CHAN, T-Y.; CRANDALL, K.A.; DWORSCHAK, P.C.; FELDER, D.L.; FELDMANN, R.M.; FRANSEN, C.H.J.M.; GOULDING, L.Y.D. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology** Supplement 21: 1-109, 2009.

FREIRE, C.A.; ONKEN, H.; MCNAMARA, J.C. A structure-function analysis of ion transport in crustacean gills and excretory organs. **Comparative Biochemistry and Physiology** 151A: 272-304, 2008.

HENRY, R.P.; LUCU, C.; ONKEN, H.; WEIHRAUCH, D. Multiple functions of the crustacean gill: osmotic/ionic regulation, acid–base balance, ammonia excretion, and bioaccumulation of toxic metals. **Frontiers in Physiology** 3: 1-33, 2012.

HICKMAN, C.P.; ROBERTS, L.S.; KEEN, S.L.; EISENHOUR, D.J.; LARSON, A., l'ANSON, H. **Princípios Integrados de Zoologia**. Guanabara Koogan, 16ª edição, Rio de Janeiro, 2016.

HILL, R.W.; WYSE, G.A.; ANDERSON, M. **Fisiologia Animal**. Editora Artmed 2ª edição, Porto Alegre, 2012.

HOLTHUIS, L.B. Shrimps and prawns of the world: an annotated catalogue of species of interest to fisheries. In **FAO Species Catalogue: FAO Fisheries Synopsis 125 (1)**. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations, 1980.

LARSEN, E.H.; DEATON, L.E.; ONKEN, H.; O'DONNELL, M.; GROSELL, M.; DANTZLER, W.H.; WEIHRAUCH, D. Osmoregulation and Excretion. **Comprehensive Physiology** 4: 405-573, 2014.

LOCKWOOD, A.P.M. The osmoregulation of Crustacea. **Biological Reviews** 37: 257-305, 1962.

MCNAMARA, J.C.; FARIA, S.C. Evolution of osmoregulatory patterns and gill ion transport mechanisms in the decapod Crustacea: a review. **Journal of Comparative Physiology** 182 B: 997-1014, 2012.

MELO, G.A.S. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo, Editora Plêiade, 603p, 1996.

MOYES, C.D., SCHULTE, P.M. **Princípios de Fisiologia Animal**. 2. Ed. Porto Alegre: Artmed, 792p, 2010.

ODUM, E. **Fundamentos de Ecologia**. Lisboa: Fundação Calouste 6ª edição. Gulbenkian, 2001.

ODUM, E.P.; BARRETT, G.W. **Fundamentos de Ecologia**. Cengage Learning. Tradução da 5ª edição norte-americana. São Paulo, 2015.

PÉQUEUX, A. Osmotic regulation in crustaceans. **Journal of Crustacean Biology** 15: 1-60, 1995.

RAHI, M.L.; MOSHTAGHI, A.; MATHER, P.B.; HURWOOD, D.A. Osmoregulation in decapod crustaceans: physiological and genomic perspectives. **Hydrobiologia**: 1-12, 2018.

RICKLEFS, R.; RELYEA, R. **A Ecomonia da Natureza**. Guanabara Koogan 7ª edição, Rio de Janeiro, 2016.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia Animal: adaptação e meio ambiente**. 5.ed. São Paulo: Santos, 2002.

THABET, R.; AYADI, H.; KOKEN, M.; LEIGNEL, V. Homeostatic responses of crustaceans to salinity changes. **Hydrobiologia** 799: 1-20, 2017.

RUPPERT, E.E.; FOX, R.S.; BARNES, R.D. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva**. São Paulo, Roca, 7ª edição, 2005.

WILLMER, P; STONE, G; JOHNSTON, I. **Environmental Physiology of Animals**. Blackwell, 2nd ed., Malden, USA, 2005.