

Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil ¹

Setuko Masunari ², Nadia Dissenha ³ & Rafael C. Falcão ³

¹ Contribuição número 1549 do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná.

² Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná. Caixa Postal 19020, 81531-980 Curitiba, Paraná, Brasil.

E-mail: setmas@ufpr.br

³ Ex-Bolsista PIBIC-CNPq.

ABSTRACT. Relative growth and handedness in the fiddler crab *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea Decapoda Ocypodidae) in the Baixio Mirim, Guaratuba Bay, Paraná, Brazil. Relative growth of the male major chela and the female abdomen was studied in a population of the fiddler crab *Uca maracoani* from Baixio Mirim, Guaratuba Bay, in the municipality of Guaratuba, Paraná State coast, southern Brazil. The male handedness was also analyzed. Major chela length (CMQ) was measured from 486 males, and abdomen width (LAB) from 150 females. Furthermore, 67 crabs without secondary sexual differentiation were analyzed. Carapace width (LC) was the reference dimension for both sexes, which ranged from 3.36 to 34.15 mm for males, from 3.18 to 29.20 mm for females and from 1.27 to 4.82 for crabs without sexual differentiation. Relationship between CMQ and LC showed a transition point at 17.85 mm LC in males, and between LA and LC at 11.75 mm LC in females. Major chela had allometrically positive growth all the male life, while female abdomen had isometric growth in the early ontogenesis and allometrically positive after the puberal molting. These body dimensions are connected with reproductive activity of this species. The dactyl (range 0.82-38.15 mm long) growth in relation to major chela (range 1.36 to 52.35 mm long) was better explained by isometric relationship. The handedness had a proportion of 1:1 between right-handed and left-handed males.

KEY WORDS. Abdomen width, fiddler crab, major chela, Regrans.

RESUMO. O crescimento relativo da maior quela do macho e do abdome da fêmea foi estudado numa população do chama-maré *Uca maracoani* proveniente do Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Guaratuba, Paraná. Também, foi realizado um estudo do crescimento relativo do dátilo em relação à maior quela nos machos e da destreza dos quelípodos. O comprimento da maior quela (CMQ) foi medido em 486 machos, e a largura do abdome (LAB) em 150 fêmeas. Adicionalmente, 67 caranguejos sem dimorfismo sexual aparente foram analisados. A largura da carapaça (LC) foi a dimensão de referência para ambos os sexos, a qual variou de 3,36 to 34,15 mm para machos, de 3,18 to 29,20 mm para fêmeas e de 1,27 a 4,82 para juvenis sem dimorfismo sexual. A relação entre o CMQ e a LC mostrou um ponto de inflexão em 17,85 mm LC nos machos e, entre a LA e a LC em 11,75 mm LC nas fêmeas. A maior quela teve crescimento alométrico positivo durante toda vida dos machos, ao passo que, o abdome das fêmeas, crescimento isométrico no período pré-puberal e alométrico positivo durante a fase adulta. O CMQ e a LAB estão relacionados com as atividades reprodutivas da espécie. A proporção de machos destros foi estatisticamente a mesma daqueles sinistros (1:1). Machos com heteroquelia evidente tiveram o CMQ variando de 1,36 a 52,35 mm e o comprimento do dátilo (CD), de 0,82 a 38,15 mm. A relação isométrica explicou melhor o crescimento do CD em relação ao CMQ e, portanto, independe da maturação sexual. Foram estabelecidas as equações das relações entre LC e CMQ nos machos, entre LC e LAB das fêmeas e entre CMQ e CD dos machos com heteroquelia.

PALAVRAS CHAVE. Chama-marés, comprimento da quela, largura do abdome, Regrans.

Os Crustacea normalmente mudam a forma do corpo à medida que eles crescem, o qual é referido como crescimento relativo ou alométrico. Os diferentes padrões de crescimento relati-

vo são responsáveis pelo desenvolvimento do dimorfismo sexual a partir do instar inicial mais ou menos indiferenciado. Evidentemente, a alometria pode ocorrer também em outros

animais, mas, como o tegumento rígido dos Crustacea permite obter medidas acuradas, e as diferenças na forma do corpo associadas com o sexo e a puberdade são contrastantes, este grupo animal tem se tornado particularmente atraente para estudos alométricos (HARTNOLL 1974, 1978).

Nos estudos de crescimento relativo, é comum comparar a relação entre duas dimensões de cada vez. Uma delas é normalmente considerada como dimensão de referência ou variável independente (X), e é normalmente uma dimensão representativa do tamanho geral do animal. A outra é a dimensão cujo crescimento relativo é o objeto de estudo, a variável dependente (Y), tais como o comprimento do quelípedo ou a largura do abdome. Quando as duas variáveis são plotadas uma contra a outra, uma linha reta resultará se as proporções das duas dimensões permanecerem constantes durante todo o desenvolvimento do animal, o que é conhecido como crescimento isométrico. Mas, este é um caso especial, e mais frequentemente, obtém-se uma curva devido à mudança na proporção à medida que o animal se desenvolve; neste caso é chamado de crescimento alométrico. Tem sido demonstrado que nos casos de crescimento relativo, quase sempre há uma taxa de crescimento diferencial constante, de tal modo que, a razão entre a taxa de crescimento por unidade de comprimento de Y e a taxa de crescimento por unidade de comprimento de X permanece constante. Devido a estas características, o crescimento relativo foi representado pela fórmula: $Y = aX^b$, onde a é a intersecção de Y, e b é a constante de crescimento alométrico ou taxa de crescimento relativo. Se a fórmula é transformada em termos logarítmicos, ela é expressa: $\log Y = \log a + b \cdot \log X$. Consequentemente, log Y produzirá uma reta quando plotado contra log X, tendo a inclinação da reta um valor b. Quase todos os exemplos de crescimento alométrico em Crustacea podem ser ajustados nesta correlação, embora ela seja essencialmente empírica, e não é baseada em qualquer entendimento do mecanismo que controla o crescimento relativo (HARTNOLL 1982).

O valor de b define o tipo de crescimento alométrico. Se o b é maior do que 1, então existe um crescimento alométrico positivo, com a variável crescendo mais rápido do que o tamanho do corpo. Quando o b é igual a 1, existe isometria. Se b é menor do que 1, há uma alometria negativa, com a variável crescendo mais devagar do que o tamanho do corpo. Entretanto, os parâmetros de uma dada equação de uma variável podem não ser constantes durante a ontogênese de um animal. Mudanças abruptas no valor de b podem ocorrer em determinadas fases críticas da vida do animal, como, por exemplo, na passagem da fase larval para o juvenil ou deste para adulto (HARTNOLL 1982).

Dentre os Decapoda Brachyura, há partes do corpo que mostram padrões de variação marcantes e consistentes no nível de alometria, notadamente as quelas e o abdome. O nível de alometria das quelas nas fêmeas é geralmente perto da unidade em todas as fases e, portanto, o crescimento é essencialmente isométrico a vida inteira. Nos machos, entretanto, o crescimento tende a ser isométrico na fase indiferenciada sexual-

mente, mas, o nível de alometria aumenta na muda pré-puberal, de tal modo que, na fase juvenil é alométrico positivo. Na muda da puberdade, há um aumento adicional marcante no nível de alometria, frequentemente acompanhado de um aumento abrupto do tamanho relativo das quelas (HARTNOLL 1982). O significado funcional do crescimento alométrico positivo das quelas está na utilização das mesmas na defesa territorial, combates, exibições e até na sustentação da fêmea durante a corte nupcial (HARTNOLL 1968).

Por outro lado, o crescimento da largura do abdome exibe padrões inversos aos das quelas nos dois sexos. Dentre os machos, o abdome serve somente para cobrir e sustentar os primeiros dois pares de pleópodos que agem como órgãos introdutores durante a cópula. Como estes pleópodos mudam pouco nas mudas pré-puberal e puberal, o crescimento do abdome do macho é aproximadamente isométrico durante a vida inteira. Em contraste, o abdome das fêmeas exibe uma alometria positiva mesmo antes da puberdade, com um aumento pronunciado na largura relativa. Nestas, o abdome em conjunção com o esterno abriga uma câmara que facilita a fixação dos ovos nos pleópodos e a proteção dos mesmos durante a incubação (HARTNOLL 1982).

Os caranguejos do gênero *Uca* Leach, 1814 são especialmente atraentes para o estudo do crescimento relativo, devido ao seu dimorfismo sexual contrastante: a quela gigante do macho o distingue da fêmea. Esta enorme quela tem importante papel nos comportamentos agonísticos, de defesa de território e de corte nupcial (CRANE 1975, BACKWELL *et al.* 1999, MORITO & WADA 2000, POPE 2000, PRATT *et al.* 2003). Devido a esta característica, estes animais foram objetos de estudos morfométricos em diversos países, a saber, *Uca pugilator* (Bosc, 1802) de Massachusetts, E.U.A. (MILLER 1973), *Uca subcylindrica* (Stimpson, 1859) do Texas, E.U.A. (THURMAN II 1984), *Uca pugnax* (Smith, 1870) de New York, E.U.A. (ROSENBERG 1997), *Uca lactea* (de Haan, 1835) de várias regiões do Japão (YAMAGUCHI 1977) e *Uca arcuata* (de Haan, 1833) de Kyushu, Japão (YAMAGUCHI 2001, YAMAGUCHI & HENMI 2001).

No Brasil, o crescimento relativo de chama-marés foi estudado em *Uca thayeri* Rathbun, 1900, *Uca burgersi* Holthuis 1967 e *Uca rapax* (Smith, 1870) provenientes do litoral de São Paulo por NEGREIROS-FRANZOZO *et al.* (2003), BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004) e CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004), respectivamente. Do sul do Brasil, somente *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 ocorrente no litoral de Santa Catarina e *Uca mordax* (Smith, 1870) do Paraná tiveram o seu crescimento relativo descrito por MASUNARI & SWIECH-AYOUB (2003) e MASUNARI & DISSENHA (2005), respectivamente. Outros Decapoda Brachyura ocorrentes no litoral brasileiro foram estudados nas variadas dimensões de seu crescimento relativo: *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) por PINHEIRO & FRANZOZO (1993), *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) por MANTELATTO & FRANZOZO (1994), *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 por SANTOS *et al.* (1995), *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) por HIYODO & FRANZOZO (1995), *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803)

por COBO & FRANSOZO (1998) e *Armasas angustipes* (Dana, 1852) por KOWALCZUK & MASUNARI (2000).

Os estudos sobre a destreza dos quelípodos (quelípodo portador da maior quela) mostram que a maioria das espécies de *Uca* possui igual proporção entre os que possuem o maior quelípodo do lado direito (destro) e os do lado esquerdo (sinistro) (YAMAGUCHI 1977, AHMED 1978, YAMAGUCHI & HENMI 2001). Forte dominância de destros é conhecida somente nas populações de *Uca tetragonon* (Herbst, 1790), *Uca vocans* (Linnaeus, 1758), *Uca vomeris* McNeill, 1920 e *Uca dampieri* Crane, 1975, todas ocorrentes no Indo-Pacífico (v. revisões em WILLIAMS & HENG 1981, JONES & GEORGE 1982, YAMAGUCHI & HENMI 2001). O único caso de dominância de sinistros é registrado para *U. burgersi* numa população isolada de Barbuda, nas Antilhas (GIBBS 1974).

A literatura não contempla estudos sobre o crescimento relativo do dátilo em relação ao maior própodo quelar. Por outro lado, poucos autores analisaram o crescimento relativo do dátilo em relação ao comprimento da carapaça, dos quais destacamos PINHEIRO & FRANSOZO (1993). MILLER (1973) concluiu que, em *U. pugilator* de Massachusetts, E.U.A., o maior própodo quelar aparenta ser curto e espesso nos chama-marés juvenis enquanto nos adultos, ele é mais alongado em função do crescimento em taxas mais elevadas do dedo fixo em relação à palma. Mais tarde, ROSENBERG (1997), num estudo comparativo da geometria morfométrica das quelas gigante e pequena dos machos de *Uca pugnax* (Smith, 1870) ocorrentes em New York, E.U.A., concluiu que ambas possuem crescimento alométrico, porém, a forma final da maior quela não é uma simples extrapolação alométrica da menor quela, pois, aquela permite produzir mais força do que esta. Mais recentemente, num estudo abrangente e comparativo de machos adultos de 88 espécies de *Uca*, o mesmo autor observou que o padrão de alometria na variabilidade da forma da maior quela pode ser caracterizado pelo aumento geral no comprimento do dedo fixo em relação à palma e do tamanho do própodo relativamente ao carpo (ROSENBERG 2002).

De ampla distribuição geográfica no Atlântico Ocidental, *Uca maracoani* (Latreille, 1802) ocorre nas Antilhas, Venezuela, Guianas e, no Brasil, do Maranhão até o Paraná (MELO 1996). O presente estudo visa descrever o crescimento relativo desta espécie, numa população ocorrente no seu limite sul de distribuição geográfica. Os parâmetros morfológicos escolhidos foram o comprimento do própodo quelar do maior quelípodo dos machos e a largura do abdome das fêmeas, por estarem associados às atividades reprodutivas dos Brachyura (HARTNOLL 1982). Adicionalmente, um estudo morfométrico no crescimento da maior quela dos machos foi tratado, envolvendo o comprimento do própodo e do dátilo, em função da diversidade de formas da maior quela nos machos de chama-marés. *U. maracoani* possui uma quela com dedos achatados, largos e de pouca espessura que formam um hiato estreito (tipo C de ROSENBERG 2002): estas características são únicas dentre as espécies ocorrentes na Baía de Guaratuba. Uma análise da proporção de machos destros e sinistros, também, foi realizada.

MATERIAL E MÉTODOS

O Baixo Mirim é uma área de substrato inconsolidado com aproximadamente 6300 m² no interior da Baía de Guaratuba (25°52'37"S e 48°36'44"W) e está isolado do continente por um estreito canal de 15-20 m de largura. Com forte influência antrópica devido à proximidade com a zona urbana, freqüentemente, o baixo recebe sedimento provindo dos trabalhos de dragagem do referido canal. Manchas irregulares de marismas, de substrato arenoso compacto e substrato lamoso caracterizam este baixo. Marismas crescem abundantemente na maior parte do substrato lamoso. O substrato compacto é habitado por uma densa população de *U. leptodactyla* e por poucos indivíduos de *Uca uruguayensis* Nobili, 1901, ao passo que os substratos lodosos e moles são dominados por populações de *U. maracoani*. Aves marinhas de espécies variadas pousam neste baixo durante as marés baixas e constituem os principais predadores terrestres destes caranguejos (Pedro Scherer Neto, com. pes.).

Os animais foram coletados manualmente à moda do catador profissional de caranguejos-de-mangue, durante um período de tempo de 30-40 minutos, nas marés de sizígia, de abril de 2003 a abril de 2004. Os caranguejos de maior porte tiveram os dados morfométricos tomados *in situ* com um paquímetro manual de precisão de 0,01 mm, e foram devolvidos ao hábitat de origem; os de porte menor foram fixados e mensurados sob microscópio estereoscópico provido de lentes graduadas. Dos machos, foram medidos a largura da carapaça (LC) na altura dos ângulos antero-laterais, e o comprimento do própodo da maior quela (CMQ), tomado da borda proximal do própodo até a extremidade distal do dedo fixo; também, foi anotado o lado do quelípodo que portava a maior quela. Foi chamado de destro o caranguejo macho que portava a maior quela no quelípodo direito e de sinistro, aquele com a maior quela no quelípodo esquerdo, conforme YAMAGUCHI (1977). Ainda, dos machos, foi mensurado o comprimento do dátilo (ou dedo móvel-CD) do maior quelípodo, da borda da extremidade proximal até a distal. Das fêmeas, foram mensuradas a largura da carapaça (LC) (como descrito para os machos) e a do abdome (LAB) na altura do quarto segmento. Os chama-marés juvenis sem dimorfismo sexual aparente foram incluídos tanto no estudo de crescimento relativo dos machos quanto das fêmeas, os quais juntamente com outros juvenis com caracteres sexuais secundários aparentes formaram o grupo de juvenis imaturos dentro da população de *U. maracoani*. No estudo da relação de crescimento entre CMQ e CD, somente os machos com heteroquelia evidente foram considerados.

Os pontos de inflexão nos gráficos de dispersão foram estimados com o auxílio do programa Regrans segundo PEZZUTO (1993). A largura da carapaça (LC) foi utilizada como variável independente ou de referência (X) por ser a dimensão mais representativa do tamanho geral do animal (HARTNOLL 1982), contra a qual foram testados o CMQ nos machos e a LAB nas fêmeas como variáveis dependentes (Y). No estudo do crescimento relativo do dátilo (Y), a variável independente escolhida foi o com-

primário do própodo quelar (X). Foi utilizada a transformação logarítmica $\log Y = \log a + b \cdot \log X$ da função $Y = aX^b$ seguindo HARTNOLL (1982). Os valores de a e b foram obtidos pela determinação da regressão de $\log Y$ e $\log X$ usando o método dos mínimos quadrados, o qual permite a aplicação de testes sobre a declividade de acordo com HUBER (1985). Para verificar alometria ou isometria no crescimento, utilizou-se o teste-t de Student, com nível de significância de 5%, seguindo HUBER (1985).

O ponto de inflexão foi testado através da comparação da soma dos quadrados dos resíduos em Y (SSRy) da reta total e da somatória da SSRy à direita e à esquerda do ponto de inflexão segundo SOMERTON (1980). Os intervalos de confiança para os valores da declividade foram calculados com base em SOKAL & ROHLF (1969).

No estudo da destreza dos quelípodos dos machos, foi utilizado o teste do Qui-quadrado, com 95% de confiança.

RESULTADOS

Foram mensurados 703 caranguejos, dos quais, 486 machos com características sexuais secundárias aparentes, 150 fêmeas e 67 juvenis sem diferenciação sexual aparente. A LC dos machos diferenciados variou de 3,36 a 34,15 mm (média de 21,53 mm), enquanto a das fêmeas, de 3,18 a 29,20 mm (média de 19,13 mm). O CMQ destes machos variou de 1,36 a 52,35 mm e o CD, de 0,82 a 38,15 mm, enquanto a LAB destas fêmeas, de 0,82 a 16,50 mm. Os juvenis sem diferenciação sexual apresentaram LC de 1,27 a 4,82 mm e LAB, de 0,36 a 1,82 mm; as quelas esquerda e direita destes caranguejos mostraram comprimentos semelhantes que variaram de 0,55 a 2,00 mm.

Na ontogênese dos machos, o CMQ mostrou um ponto de inflexão em 17,85 mm LC, tendo o subconjunto dos juvenis 167 indivíduos e no dos adultos, 385 indivíduos (Fig. 1) (SQD em $Y = F(3,02) = 258,90$, $\alpha = 5\%$). O CMQ tanto dos juvenis como o dos adultos mostrou um crescimento alométrico positivo e, portanto, o CMQ cresce numa taxa mais elevada do que a LC. Entretanto, o CMQ dos adultos cresce num nível de alometria muito maior ($b = 1,95$) do que o dos primeiros ($b = 1,39$).

A expressão que determina a relação entre LC e CMQ em machos juvenis é a seguinte (teste de significância da declividade – TSD = $t(1,645) = 35,49$, $\alpha = 5\%$): $\log \text{CMQ} = -0,565265 + 1,39 \cdot \log \text{LC}$. Por outro lado, o crescimento dos machos adultos tem a seguinte expressão de crescimento, que é também, alométrico positivo (TSD = $t(1,645) = 46,81$, $\alpha = 5\%$): $\log \text{CMQ} = -0,249564 + 1,95 \cdot \log \text{LC}$.

No gráfico de dispersão dos pontos empíricos, foi possível verificar que o CMQ tem valor menor do que a LC entre os caranguejos com LC menor do que 21,10 mm. Após este valor, o CMQ passa a ter valor maior do que a própria LC.

O menor macho com heteroquelia evidente tinha 3,27 mm LC. De um total de 484 machos, 236 (48,76%) apresentaram o maior quelípodo no lado direito, ao passo que 248 (51,24%) no esquerdo, numa proporção de 1:1, sem diferença estatisticamente significativa.

Na relação entre o CMQ e o CD dos machos, os indivíduos com CMQ menor do que 7,65 mm (ponto de inflexão) mostraram um crescimento isométrico ($b = 0,95$) passando depois para levemente alométrico positivo ($b = 1,10$) (SQD em $Y = F(2,99) = 26,80$, $\alpha = 5\%$). Houve um subconjunto de 36 pontos à esquerda e 448 à direita do ponto de inflexão no gráfico de dispersão. As equações que definem estas retas são respectivamente, $\log \text{CD} = -0,227297 + 0,95 \cdot \log \text{CMQ}$; (TSD = $t(1,68) = -1,06$, $\alpha = 5\%$) e $\log \text{CD} = -0,316921 + 1,11 \cdot \log \text{CMQ}$; (TSD = $t(1,645) = 17,05$, $\alpha = 5\%$).

Entretanto, o crescimento isométrico para a totalidade dos dados explica melhor a relação de CD com CMQ (Fig. 2), com a equação: $\log \text{CD} = -0,30848 + 1,1026 \cdot \log \text{CMQ}$, (TSQ em $Y = F(2,99) = 27,03$, $\alpha = 5\%$), mostrando que a relação entre estas duas dimensões independe da maturação sexual.

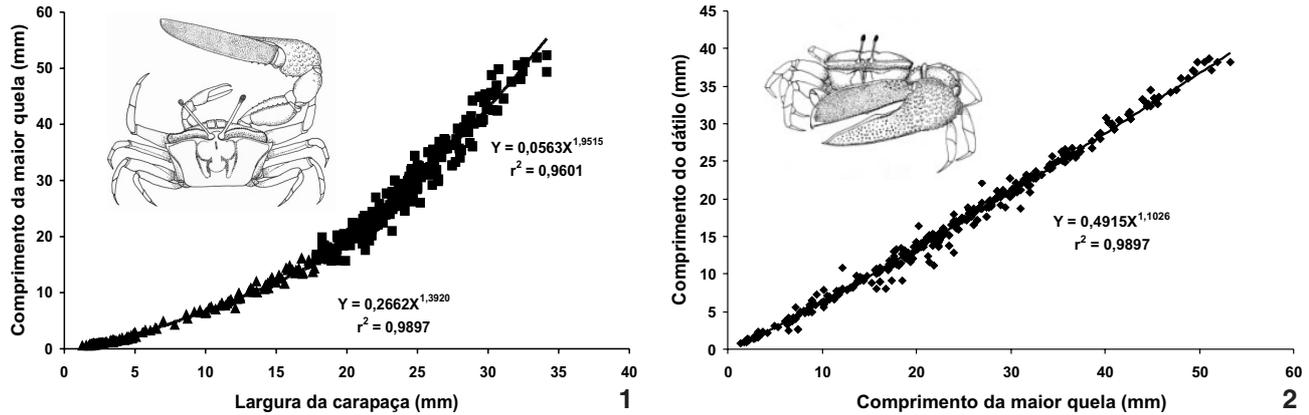
Dentre as fêmeas, o crescimento da largura do abdome foi isométrico no início do desenvolvimento e após a muda puberal, tornou-se alométrico positivo. O gráfico de dispersão dos pontos empíricos entre a LC e a LAB mostrou um ponto de inflexão em 11,75 mm LC, tendo o subconjunto das fêmeas juvenis 83 indivíduos e no das adultas, 134 indivíduos (Fig. 3) (SQD em $Y = F(3,02) = 92,53$, $\alpha = 5\%$). A LAB das juvenis mostrou um crescimento isométrico ($b = 1,00$) (TSD = $t(1,66) = 0,33$, $\alpha = 5\%$), ou seja, a LAB cresce na mesma taxa da LC, cuja expressão da relação entre LC e LAB é: $\log \text{LAB} = -0,487137 + 1,00 \cdot \log \text{LC}$.

Por outro lado, o subconjunto das fêmeas adultas reflete um crescimento alométrico positivo entre LC e LAB ($b = 1,52$) (TSD = $t(1,645) = 17,36$, $\alpha = 5\%$), com a seguinte equação da reta: $\log \text{LAB} = -0,953140 + 1,52 \cdot \log \text{LC}$.

A tabela I mostra os resultados obtidos na análise do crescimento relativo de *U. maracoani*.

DISCUSSÃO

A alometria positiva observada no crescimento do CMQ de *U. maracoani*, tanto na fase juvenil (com caracteres sexuais secundários diferenciados) como no adulto está de acordo com as predições de HARTNOLL (1974) para os Brachyura. Este tipo de crescimento parece caracterizar os machos de *Uca*: das oito espécies/populações cujo crescimento relativo foi estudado, apenas *U. leptodactyla* de Santa Catarina e a população de *U. burgersi* proveniente do manguezal do Rio Cavalão no litoral de São Paulo mostraram resultados diferentes: crescimento isométrico na fase adulta da primeira espécie e o mesmo crescimento na fase juvenil da segunda (Tab. II). Entretanto, o nível de alometria ($b = 1,66$) alcançado pelos juvenis de *U. burgersi* mostra que ele está muito próximo de um crescimento alométrico positivo. A favor desta hipótese, a outra população desta espécie apresentou alometria positiva no crescimento do CMQ dos machos (Tab. II). No caso de *U. leptodactyla*, o alto nível de alometria observado dentre os juvenis ($b = 2,19$) parece ter sido suficiente para atingir um tamanho compatível com as necessidades na fase adulta, quando o crescimento teve a mesma taxa de crescimento com a largura da carapaça (isometria).



Figuras 1-2. *Uca maracoani*. Dispersão dos pontos empíricos da relação entre: (1) a largura da carapaça (LC) e o comprimento da maior quela (CMQ) e (2) o comprimento da maior quela (CMQ) e o comprimento do dátilo (CD) dos machos.

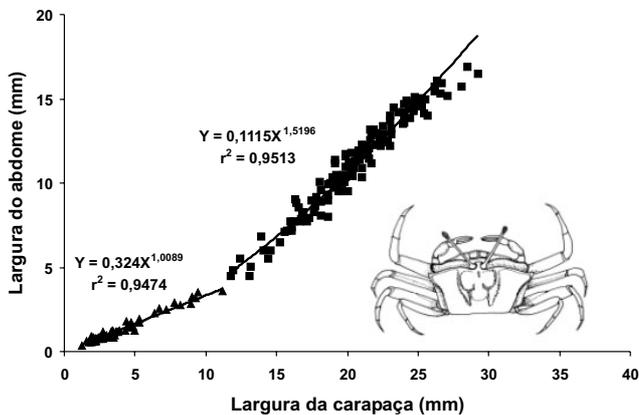


Figura 3. *Uca maracoani*. Dispersão dos pontos empíricos da relação entre a largura da carapaça (LC) e a largura do abdome (LAB) das fêmeas.

O crescimento isométrico dos juvenis sem diferenciação nos caracteres sexuais secundários previsto pelo autor acima não pôde ser observado em *U. maracoani*, em virtude destes

juvenis terem sido incorporados ao grupo dos juvenis diferenciados sexualmente.

O nível mais alto de alometria do CMQ observado nos machos adultos quando comparados com o dos juvenis do presente estudo ($b = 1,35$ para juvenis e $b = 1,95$ para adultos) e da maioria das espécies constantes na tabela II, indica um grande aumento no tamanho relativo do CMQ após a muda da puberdade. Segundo HARTNOLL (1982), o significado funcional deste crescimento está na combinação dos fatores que determinam o tamanho funcional pleno das quelas somente na maturidade sexual, época em que ele é exigido e, portanto, o desperdício de recursos foi minimizado por ter evitado que quelas grandes se desenvolvessem sem necessidade durante os instares iniciais. No caso de *U. leptodactyla*, o crescimento numa taxa maior na fase juvenil do que no adulto pode ser explicado pela extrema delicadeza da maior quela dos machos: os dedos são finos e longos, o hiato é largo e a palma mede menos de 1/3 do comprimento dos dedos (ver figura em MELO 1996). Quelas com estas características, provavelmente, permitiriam um crescimento alométrico positivo mesmo dentre os juvenis, pois, o custo energético seria baixo e o pouco peso das mesmas não comprometeriam o equi-

Tabela I. *Uca maracoani*. Estatística das relações lineares entre a largura da carapaça (LC) e o comprimento da maior quela (CMQ) dos machos, entre o CMQ e o comprimento do dátilo (CD) dos machos e entre a LC e a largura do abdome (LAB) das fêmeas. (X) ponto de inflexão, (a) interseção, (b) declividade, (N) tamanho da amostra, (r) coeficiente de correlação, (r²) coeficiente de determinação.

Variáveis	N	r	r ²	a	b (I.C. 95%)	Alometria	
Machos (LC x CMQ; X = 17,85)	Juvenis	167	0,994844	0,989715	0,2662	1,392077 (1,38-1,40)	Positiva
	Adultos	385	0,979882	0,960169	0,0563	1,95 1543 (1,93-1,97)	Positiva
Quela (CMQ x CD; X = 7,65)	< X	36	0,955952	0,913845	0,5926	0,947076 (0,90-0,89)	Isometria
	≥ X	448	0,992636	0,985327	0,4824	1,109149 (1,10-1,12)	Positiva
	Total	484	0,994818	0,989663	0,4915	1,102817 (1,09-1,15)	Isometria
Fêmeas (LC x LAB; X = 11,75)	Juvenis	83	0,973390	0,947489	0,3240	1,008910 (0,98-1,03)	Isometria
	Adultas	134	0,975389	0,951383	0,1115	1,519683 (1,49-1,55)	Positiva

Tabela II. Níveis de alometria (b) nas espécies de *Uca* em que a largura da carapaça (LC) foi considerada a variável independente.

Espécie	Autores	Machos (LC x CMQ)		Fêmeas (LC x LAB)	
		Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto
<i>Uca burgersi</i> (1)	BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004)	1,66 (0)	2,01 (+)	1,29 (0)	1,64 (+)
<i>Uca burgersi</i> (2)	BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004)	1,62 (+)	2,04 (+)	1,40 (+)	1,59 (+)
<i>Uca leptodactyla</i>	MASUNARI & SWIECH-AYOUB (2003)	2,19 (+)	1,24 (0)	1,30 (+)	1,07 (0)
<i>Uca mordax</i>	MASUNARI & DISSENHA (2005)	1,51 (+)	2,37 (+)	1,22 (+)	1,60 (+)
<i>Uca rapax</i> (2)	CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004)	1,43 (+)	1,86 (+)	1,45 (+)	1,31 (+)
<i>Uca rapax</i> (3)	CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004)	1,55 (+)	1,52 (+)	1,67 (+)	1,23 (+)
<i>Uca thayeri</i>	NEGREIROS-FRANZOZO <i>et al.</i> (2003)	1,52 (+)	2,24 (+)	1,32 (+)	1,10 (+)
<i>Uca maracoani</i>	Presente estudo	1,39 (+)	1,95 (+)	1,00 (0)	1,51 (+)

(1) População do Rio Cavalão, (2) População de Ubatimirim, (3) População de Itamambuca, (0) = isometria, (+) = alometria positiva.

líbrio do corpo nesta fase de desenvolvimento.

Outra característica no crescimento do CMQ dos machos de *Uca* parece ser o alto nível de alometria: a amplitude da constante de alometria (b) em *Uca* variou de 1,24 (isometria nos adultos de *U. leptodactyla*) a 2,37 (alometria positiva nos adultos de *U. mordax*) (Tab. II). A favor desta hipótese, na tabela que resume os níveis de alometria em algumas espécies de Portunidae, PINHEIRO & FRANZOZO (1993) registraram amplitude de b = 1,00 nos juvenis de *Ovalipes stephensoni* Williams, 1796 até b = 1,59 nos adultos de *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758). Mais tarde, SANTOS *et al.* (1995) confirmaram baixos valores de alometria no crescimento do CMQ, também, para *Portunus spinimanus* Latreille, 1819, um outro Portunidae, cujos juvenis mostraram b = 1,19 e adultos b = 1,59. Outros Brachyura, também, mostraram níveis de alometria mais baixos quando comparados com as espécies de *Uca*: MANTELATTO & FRANZOZO (1994) encontraram valores de b de 0,85 e 1,38 para juvenis e adultos, respectivamente, de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Calappidae), HIYODO & FRANZOZO (1995) de 1,15 e 1,03 para *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) (Majidae), COBO & FRANZOZO (1998) de 1,21 e 1,51 para *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) (Grapsidae) e KOWALCZUK & MASUNARI (2000) de 1,13 e 1,43 para *Armases angustipes* (Dana, 1852) (Grapsidae).

Os elevados níveis de alometria no crescimento do CMQ dos machos na fase adulta ou juvenil constituem o fator responsável pelo seu tamanho gigantesco em *Uca*: em *U. maracoani* do presente estudo, machos com tamanho mediano (21,10 cm LC ou mais) passam a portar a maior quela com comprimento maior do que a largura da própria carapaça. Da mesma forma, adultos de outras espécies do gênero, também a possuem (CRANE 1975).

Para uma outra espécie de Ocypodidae, *Ilyoplax stevensi* (Kemp, 1919) ocorrente na Baía de Sulaibikhat, KUW, CLAYTON & SNOWDEN (1991) registraram alometria positiva no crescimento da quela direita dos machos (neste gênero, não há heteroquelia pronunciada como em *Uca*) em relação à largura da carapaça, com valores de b = 1,20 para juvenis e b = 2,15 para adultos.

Estes dados mostram uma amplitude mais próxima de *Uca* do que dos outros Brachyura acima mencionados, o que permitiria supor que, altos níveis de alometria (b > 1,50) na fase juvenil ou adulto caracterizam o crescimento relativo das quelas dos machos de Ocypodidae. Entretanto, esta inferência terá validade quando a maioria das espécies desta família tiver o crescimento relativo do CMQ estudado.

A extensão do dimorfismo sexual das quelas (ou quelípodos) pode ser correlacionada com os padrões de comportamento. Em *Goniopsis cruentata*, há pouco dimorfismo sexual nas quelas e ambos os sexos desempenham papéis iguais nas exibições interespecíficas e combate, enquanto no altamente dimórfico *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837), a fêmea é notadamente subserviente (WARNER 1970 in HARTNOLL 1982). Em *U. maracoani*, como nas demais espécies de *Uca*, certamente, o maior quelípodos tem função primordial nas exibições de aceno sexual para atração das fêmeas, uma vez que, comportamentos agonísticos entre machos foram raramente observados em campo, e indícios de perda de quelas conseqüentes de combates não foram registrados na população do Baixio Mirim.

O tamanho do macho em que se tem início a heteroquelia parece estar relacionado diretamente com o tamanho máximo que a espécie de *Uca* pode atingir: espécies de porte menor iniciam a heteroquelia com menor tamanho e as de maior porte, com maior tamanho. Assim, a heteroquelia em *U. pugilator* tem início em 2,95 mm LC nas populações de Massachusetts, E.U.A. (MILLER 1973), em *U. arcuata* do Japão começa a partir de 3,00 mm LC (YAMAGUCHI & HENMI 2001) e em *U. maracoani*, a partir de 3,27 mm LC (presente trabalho). Os tamanhos máximos registrados para as referidas espécies são, respectivamente, 21,0 mm LC (população de Florida, E.U.A.), 37,00 mm LC (Japão) e 42,5 mm LC (Georgetown, Guiana) (CRANE 1975).

A igual proporção na destreza no par de quelípodos (destro: sinistro) observada em *U. maracoani* do presente estudo confirma os estudos de YAMAGUCHI & HENMI (2001) e, coloca a presente espécie dentro da maioria das espécies de *Uca*, cuja

destreza já foi descrita. É interessante notar que as espécies com dominância de destros e distantes da proporção de 1:1 ocorrem exclusivamente no litoral Indo-Pacífico. Talvez, esta característica possa auxiliar nos estudos filogenéticos como agrupar as espécies de *Uca* em “frontes largas” ou “frontes estreitas” como sugerem JONES & GEORGE (1982). A única espécie com dominância de sinistros, *U. burgersi*, vive numa ilha e, provavelmente, a população está isolada reprodutivamente o que explicaria esta exceção dentre as espécies do Atlântico Ocidental cuja destreza é conhecida (GIBBS 1974, WILLIAMS & HENG 1981).

Por meio de experimentos de extirpação de quelípodos, foi demonstrado que a destreza das quelas em *U. arcuata* não é determinada geneticamente, mas, está em estreita relação com a perda de um dos quelípodos (AHMED 1978, YAMAGUCHI & HENMI 2001). Entretanto, a dinâmica da regeneração dos quelípodos dos machos da maioria das espécies de *Uca* ainda continua desconhecida, incluindo *U. maracoani* do presente estudo, no qual raramente foi observada perda do maior quelípodo. Machos com duas quelas gigantes foram registrados em *Uca lactea* (de Haan, 1835) (YAMAGUCHI 1977) e em *Uca arcuata* (de Haan, 1835) (YAMAGUCHI 2001), condição esta, tampouco observada em *U. maracoani* do Baixo Mirim.

Embora a técnica do Regrans tenha definido um ponto de inflexão no gráfico de dispersão dos pontos empíricos, no crescimento do dátilo em relação à maior quelas dos machos em *U. maracoani* do presente estudo e, portanto, definindo uma isometria no início do desenvolvimento e uma alometria levemente positiva na maior parte do mesmo, nota-se que o valor de inclinação de ambas as retas (b) está muito próximo da unidade. Além disso, o número de pontos empíricos à esquerda ($N = 36$) representa menos de 8% do total ($N = 484$) (Tab. I). Estes fatos permitem considerar todos os pontos empíricos na sua totalidade compondo uma única reta e, a relação entre CMQ e CD seria melhor explicada por um crescimento isométrico durante a vida inteira do caranguejo. Portanto, o ponto de inflexão em 7,65 mm CMQ não está relacionado com a maturidade sexual da espécie ou qualquer outro parâmetro biológico. Como consequência desta isometria, o comprimento do dátilo não excede o comprimento do dedo fixo da quelas nos machos adultos, embora as extremidades possam se cruzar (MELO 1996). Portanto, o CD tem um crescimento praticamente de mesma taxa do CMQ durante a ontogênese dos machos.

PINHEIRO & FRANZOZO (1993) demonstraram que o dátilo tem crescimento alométrico positivo em relação à largura da carapaça (e não em relação ao própodo como foi realizado no presente estudo), tanto na fase juvenil como na adulta do siri *Arenaeus cribrarius* proveniente do litoral de São Paulo. O referido dado permite inferir que, neste siri, também, o dátilo acompanha o crescimento do própodo que teve crescimento alométrico positivo.

O abdome das fêmeas de *U. maracoani* do presente estudo teve crescimento relativo à semelhança de *U. burgersi*, população de manguezal do Rio Cavalão (Tab. II): isométrico antes

da muda puberal e alométrico positivo quando adultas. Isto indica que o abdome das fêmeas nestas duas populações atinge o tamanho funcional somente quando adultas diferindo, em parte, das predições de HARTNOLL (1982), isto é, crescimento levemente alométrico na fase juvenil e fortemente alométrico nas adultas. Pode-se dizer que, nestas espécies, a economia de recursos observada no crescimento da maior quelas dos machos parece ser exercida, também, pelas fêmeas. Adicionalmente, é provável que haja uma concentração na alocação de recursos energéticos no período imediatamente anterior ou no início da fase puberal. O nível de alometria de 1,52 obtida para adultas indica que a largura do abdome das fêmeas cresce, numa taxa, pelo menos, 50 % a mais após a muda puberal (Fig. 3).

Nas demais espécies de *Uca*, com exceção de *U. leptodactyla*, o abdome das fêmeas teve crescimento alométrico positivo tanto na fase juvenil como na adulta (Tab. II), conforme HARTNOLL (1982). A isometria encontrada para as adultas de *U. leptodactyla* é de difícil interpretação, mas, pode estar relacionada com a forma geral da carapaça desta espécie: cilíndrica, com largura equivalente ao dobro do comprimento, ao passo que nas demais, a carapaça é aproximadamente quadrangular ou trapezoidal (ver figuras em CRANE 1975). Nas espécies de Portunidae (PINHEIRO & FRANZOZO 1993) e de várias famílias de Brachyura (CLAYTON & SNOWDEN 1991), o crescimento do abdome das fêmeas se mostra variado numa permuta de isometria e alometria positiva dentre as juvenis e adultas, indicando que esta variável cresce de modo particular para cada espécie de Brachyura.

A largura do abdome das fêmeas de *Uca* deve ser uma função do volume da massa ovígera (equivalente à fecundidade e o tamanho dos ovos) que elas podem incubar nos seus pleópodos: uma característica específica que pode mudar conforme a disponibilidade de recursos no hábitat, como foi inferida para as populações de *Uca vocator* (Herbst, 1804) ocorrentes em diferentes manguezais (COLPO & NEGREIROS-FRANZOZO 2003).

Pode-se ainda observar na tabela II que, os níveis de alometria (valores de b) registrados para o crescimento relativo do abdome das fêmeas de *Uca* tiveram uma amplitude de 1,00 (isometria em *U. maracoani*) até 1,67 (alometria positiva em *U. rapax*, população de Itamambuca) dentre as juvenis, e de 1,07 (isometria em *U. leptodactyla*) a 1,64 (alometria positiva em *U. burgersi*, população do Rio Cavalão) dentre as adultas. Os valores máximos destas amplitudes são cerca de 30% inferiores aos do crescimento do CMQ dos machos de *Uca*. Esta diferença pode ser explicada pela observação de HARTNOLL (1982) de que, os quelípodos (ou quelas) constituem apêndices independentes e não estão restritas funcionalmente pelo tamanho dos outros órgãos; além disto, dentro das limitações mecânicas, quelípodos maiores serão mais vantajosos para a espécie. Por outro lado, como o abdome não é um executor independente e só pode funcionar junto com o esterno, ao atingir um tamanho efetivo na muda da puberdade, qualquer aumento desproporcional adicional na largura do abdome reduziria a eficiência no mecanismo e tornaria difícil o movimento de caminhar.

Uca maracoani atinge as maiores dimensões não apenas dentre as espécies do gênero ocorrentes no litoral brasileiro (MASUNARI & SWIECH-AYOUB 2003, NEGREIROS-FRANZOZO *et al.* 2003, BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004, CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004), como também, dentre as espécies de outros países, sendo ultrapassado somente por *Uca ornata* (Smith, 1870) do Panamá, *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) do litoral da África e *Uca insignis* (H. Milne-Edwards, 1852) do Equador. Estas últimas espécies atingem, respectivamente, 50,5 mm LC, 87 mm CMQ e 67,5 mm CD, 47,0 mm LC, 109,0 mm CMQ e 75,5 mm CD e 46,5 mm LC, 94 mm CMQ e 77 mm CD (CRANE 1975). Com dimensões mais próximas da espécie estudada, *Uca arcuata* (de Haan, 1835) do Japão pode atingir até 37,0 mm LC, 68,0 mm CMQ e 45,0 mm CD (CRANE 1975) e, portanto, um pouco maior que a *U. maracoani* do presente estudo.

Populações de *U. maracoani* de locais diferentes mostram tamanhos máximos variados e dimensões do corpo que nem sempre são proporcionais entre os representantes da espécie. Assim, a população de Georgetown, GUI pode atingir 42,5 mm LC, 66,0 mm CMQ e 51,0 mm CD (CRANE 1975). Estes dados, quando comparados com a população de Baía de Guaratuba (34,15 mm LC, 52,35 mm CMQ e 38,15 mm CD), mostram que a de Georgetown cresce cerca de 20% mais do que a do presente estudo. Esta diferença de dimensão em chama-marés de uma mesma espécie pode estar sob influência de variáveis abióticas distintas, como variabilidade no teor de matéria orgânica presente no solo, como foi observado recentemente em *U. burgersi* Holthuis, 1967 por BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004), e *Uca rapax* (Smith, 1870) por CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO (2004), ambos ocorrentes no litoral de São Paulo. Apesar do tamanho relativamente menor de *U. maracoani* observado no presente estudo, pode-se considerar que a população da Baía de Guaratuba está bem estabelecida, pois, representantes de tamanhos variados estão distribuídos em todos os meses do ano neste local.

A figura 4 relaciona a largura máxima atingida pelas diversas populações e espécies de *Uca* (incluindo os dados do presente estudo) e o respectivo ponto de inflexão, nas dimensões LC e CMQ dos machos com base na literatura (MILLER 1973, MASUNARI & SWIECH-AYOUB 2003, NEGREIROS-FRANZOZO *et al.* 2003, BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004, CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004, MASUNARI & DISSENHA 2005). Houve uma correlação direta e linear entre estes valores que têm relação com o início da maturidade sexual morfológica nas espécies ou populações de *Uca*. Portanto, o tamanho em que um macho de uma determinada espécie de caranguejo sofre a muda puberal está em estreita relação com o tamanho máximo que a respectiva espécie ou população atinge. Por outro lado, esta correlação não foi observada nas fêmeas, na dimensão largura do abdome: espécies cujas fêmeas têm tamanhos máximos semelhantes apresentaram valores variados (MILLER 1973, MASUNARI & SWIECH-AYOUB 2003, NEGREIROS-FRANZOZO *et al.* 2003, BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004, CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004, MASUNARI & DISSENHA 2005). Este fato indica que as dimensões do corpo da fêmea sofrem influência de variáveis diferentes daquelas do macho.

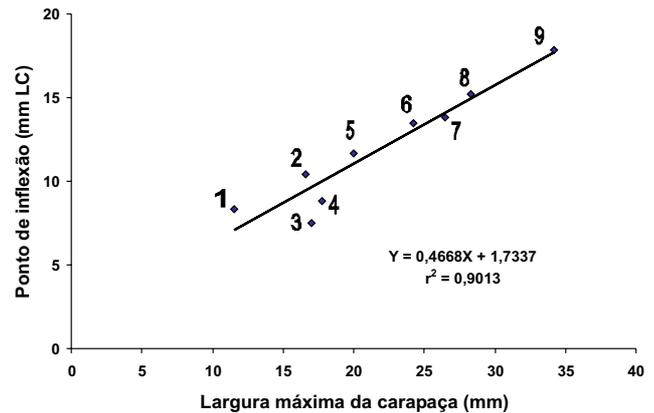


Figura 4. Relação entre a largura máxima da carapaça e o respectivo valor do ponto de inflexão nos machos das espécies de *Uca* cujo crescimento relativo da maior quela já foi descrito. (1) *Uca leptodactyla*; (2) *U. pugilator*; (3) *U. burgersi*, população de Ubatumirim; (4) *U. burgersi*, população do Rio Caval; (5) *U. mordax*; (6) *U. rapax*, população de Ubatumirim; (7) *U. thayeri*; (8) *U. rapax*, população de Itamambuca; (9) *U. maracoani* (ver referências no texto).

Observa-se, ainda que, o ponto de inflexão tem valor sempre um pouco superior à metade do valor do valor máximo da LC nos machos (Fig. 4), ao passo que nas fêmeas, esta relação foi variada. Adicionalmente, em todas as espécies de *Uca* incluídas na figura, os machos atingem tamanho maior do que as fêmeas. Este último fato pode estar relacionado com a necessidade das fêmeas dividirem recursos energéticos entre a vitelogenese e o crescimento, o que determinaria o menor tamanho da mesma em relação aos machos. Os dados da figura 4, indicam, também, que o crescimento dos caranguejos *Uca* é contínua, mesmo após atingir a maturidade em ambos os sexos, corroborando outros estudos sobre o crescimento relativo em Crustacea Decapoda (ver revisão em BENETTI & NEGREIROS-FRANZOZO 2004).

O estudo do crescimento relativo do CMQ dos machos e da LA das fêmeas se mostrou adequado para conhecer o tamanho em que *U. maracoani* passa da fase juvenil para adulto. A praticidade do programa Regrans em conhecer os pontos críticos desta passagem foi novamente confirmada. Embora a muda puberal possa não coincidir com a maturação das gônadas, ela indica invariavelmente a entrada para o instar no qual a atividade sexual terá início. Exceções a isto são os machos de certas espécies que podem copular antes da muda puberal (HARTNOLL 1982).

Outras dimensões podem estar relacionadas com a maturidade sexual dos Decapoda, por exemplo, o comprimento do pedúnculo ocular dos machos do Brachyura Ocypodidae, *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) de Oahu, Ilhas Havaianas, E.U.A.: ele cresce numa taxa mais elevada quando se tornam adultos e, portanto, uma simples mensuração desta dimensão permite saber se o macho é adulto ou juvenil (HALEY 1973).

Esta informação constitui um indicativo de que, outras dimensões diferentes daquelas tratadas no presente estudo possam ser úteis na determinação do tamanho dos caranguejos quando atinge a maturidade sexual dentre as espécies de *Uca*.

Adicionalmente, o crescimento relativo permite inferir não somente o tamanho dos caranguejos que entram na maturidade, como também, dos estágios de natureza ontogênica em espécies que realizam migrações em áreas de grande extensão com mudanças de hábitos, como foi demonstrado por KOBAYASHI (2002), com o *Brachyura Grapsidae*, *Eriocheir japonica* (de Haan, 1835), um habitante de águas estuarinas e continentais. Nesta espécie, o mero do terceiro par de pernas ambulatórias tem crescimento alométrico positivo (quando plotado contra a largura da carapaça) nos juvenis que estão se preparando para a migração, praticamente isométrico na fase em que realiza migração rio acima, alométrico negativo na fase pós-migração e de crescimento do corpo até atingir a maturidade, e alométrico negativo na fase de maturidade acompanhada de dimorfismo sexual contrastante. Portanto, ficou evidente que o crescimento alométrico positivo do mero deste caranguejo tem significado adaptativo, com evidente benefício ao incrementar a eficiência na atividade de migração feita com pereiópodos relativamente mais longos; nas fases pós-migração ou de estabelecimento no substrato, quando já não existe a necessidade de locomoção a longas distâncias, o crescimento do mero foi alométrico negativo.

AGRADECIMENTOS

À Presidência do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pelo apoio financeiro na forma de Bolsa de Produtividade à primeira autora. Ao Prof. Dr. Gustavo Augusto Schmidt de Melo do Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo e à Profa. Dra. Tereza Cristina dos Santos Calado da Universidade Federal de Alagoas pela confirmação de identificação de *U. maracoani* do presente estudo. Ao Prof. Dr. Paulo Ricardo Pezzuto da Universidade do Vale do Itajaí e ao Prof. Dr. Petrônio Alves Coelho da Universidade Federal de Pernambuco pela leitura crítica do trabalho. Ao consultor anônimo da Revista Brasileira de Zoologia pelas preciosas sugestões ao presente manuscrito. Aos acadêmicos Massilon de Oliveira Astarita Júnior, bolsista do PIBIC/CNPq da Universidade Federal do Paraná e Diogo Kawakami de Rezende, pelo auxílio na obtenção de medidas morfométricas. Aos dirigentes da Universidade Federal do Paraná pela concessão de bolsas PIBIC/CNPq aos segundo e terceiro autores do presente trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMED, M. 1978. Development of asymmetry in the fiddler crab *Uca cumulanta* Crane, 1943 (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, Leiden, **34** (3): 294-300.
- BACKWELL, P.R.Y.; M.D. JENNIONS; J.H. CHRISTY & N.I. PASSMORE. 1999. Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, Berlin, **105**: 415-421.
- BENETTI, A.S. & M.L. NEGREIROS-FRANZOZO. 2004. Relative growth of *Uca burgesi* (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in the southeastern Brazil coast. *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, **94** (1): 67-72.
- CASDIGLIONI, D.S. & M.L. NEGREIROS-FRANZOZO. 2004. Comparative analysis of the relative growth of *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, **21** (1): 137-144.
- CLAYTON, D.A. & R.J. SNOWDEN. 1991. Allometric growth in *Ilyoplax stevensi* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, Leiden, **61** (1): 1-10.
- COBO, V.J. & A. FRANZOZO. 1998. Relative growth of *Goniopsis cruentata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae), on the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, (84): 21-28.
- COLPO, K.D. & M.L. NEGREIROS-FRANZOZO. 2003. Reproductive output of *Uca vocator* (Herbst, 1804) (Brachyura, Ocypodidae) from three subtropical mangroves. *Crustaceana*, Leiden, **76** (1): 1-11.
- CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world*. New Jersey, Princeton, 736p.
- GIBBS, P.E. 1974. Notes on *Uca burgesi* Holthuis (Decapoda, Ocypodidae) from Barbuda, Leeward Islands. *Crustaceana*, Leiden, **27**: 84-91.
- HALEY, S.R. 1973. On the use of morphometric data as a guide to reproductive maturity in the ghost crab, *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Brachyura, Ocypodidae). *Pacific Science*, Honolulu, **27** (4): 350-362.
- HARTNOLL, R.G. 1968. Reproduction in the burrowing crab *Corystes cassivelaunus* (Pennant, 1777) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, Leiden, **15**: 165-170.
- HARTNOLL, R.G. 1974. Variation in growth patterns between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda: Brachyura). *Crustaceana*, Leiden, **27**: 131-136.
- HARTNOLL, R.G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, Leiden, **34** (3): 281-289.
- HARTNOLL, R.G. 1982. Growth, p. 111-196. In: L.G. ABELE (Ed.), *The biology of Crustacea*. New York, Academic Press, vol. 2, XX + 440p.
- HIYODO, C.M. & A. FRANZOZO. 1995. Relative growth of spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) (Crustacea, Decapoda, Majidae). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, Curitiba, **38** (3): 969-981.
- HUBER, M.E. 1985. Allometric growth of the carapace in *Trapezia* (Brachyura, Xanthidae). *Journal of Crustacean Biology*, Lawrence, **5** (1): 79-83.
- JONES, D.S. & R.W. GEORGE. 1982. Handedness in fiddler crabs as an aid in taxonomic grouping of the genus *Uca* (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, Leiden, **43** (1): 100-102.
- KOBAYASHI, S. 2002. Relative growth pattern of walking legs of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica*. *Journal of Crustacean Biology*, Lawrence, **22** (3): 601-606.

- KOWALCZUK, V.G.L. & S. MASUNARI. 2000. Crescimento relativo e determinação da idade na fase juvenil de *Armases angustipes* (Dana) (Decapoda, Brachyura, Grapsidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 17 (1): 17-24.
- MANTELATTO, F.L.M. & A. FRANSOZO. 1994. Crescimento relativo e dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Brachyura) no litoral norte paulista. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, 39 (4): 33-48.
- MASUNARI, S. & N. DISSENHA. 2005. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 22 (4): 984-990.
- MASUNARI, S. & B.P. SWIECH-AYOUB. 2003. Crescimento relativo em *Uca leptodactyla* Rathbun (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 20 (3): 487-491.
- MORIITO, M. & K. WADA. 2000. The presence of neighbors affects waving display frequency by *Scopimera globosa* (Decapoda, Ocypodidae). **Journal of Ethology**, Kyoto, 18: 43-45.
- MELO, G.A.S. 1996. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo, Plêiade/FAPESP, 604p.
- MILLER, C. 1973. Growth in *Uca*, 1. Ontogeny of asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Ocypodidae). **Crustaceana**, Leiden, 24: 119-131.
- NEGREIROS-FRANZOZO, M.L.; K.D. COLPO & T.M. COSTA. 2003. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, 23 (2): 273-279.
- PEZZUTO, P.R. 1993. Regrans: a "basic" program for an extensive analysis of relative growth. **Atlântica**, Rio Grande, 15: 93-105.
- PINHEIRO, M.A.A. & A. FRANSOZO. 1993. Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae), near Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. **Crustaceana**, Leiden, 65 (3): 377-389.
- POPE, D.S. 2000. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlin, 47: 432-437.
- PRATT, A.E.; D.K. MCLAIN & G.R. LATHROP. 2003. The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. **Animal Behaviour**, London, 65: 945-955.
- ROSENBERG, M.S. 1997. Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, 17 (1): 52-59.
- ROSENBERG, M.S. 2002. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, London, 75 (2): 147-162.
- SANTOS, S.; M.L. NEGREIROS-FRANZOZO & A. FRANSOZO. 1995. Morphometric relationships and maturation in *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, 55 (4): 545-553.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1969. **Biometry. The principles and practice of statistics in biological research**. San Francisco, Freeman, 776p.
- SOMERTON, D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, 37: 1488-1494.
- THURMAN II, C.L. 1984. Ecological notes on fiddler crabs of South Texas with special reference to *Uca subcylindrica*. **Journal of Crustacean Biology**, Lawrence, 4 (4): 665-681.
- YAMAGUCHI, T. 1977. Studies on the handedness of the fiddler crab *Uca lactea*. **Biological Bulletin**, Woods Hole, 152: 424-436.
- YAMAGUCHI, T. 2001. Dimorphism of chelipeds in the fiddler crab, *Uca arcuata*. **Crustaceana**, Leiden, 74 (9): 913-923.
- YAMAGUCHI, T. & Y. HENMI. 2001. Studies on the differentiation of handedness in the fiddler crab, *Uca arcuata*. **Crustaceana**, Leiden, 74 (8): 735-747.
- WILLIAMS, M.J. & P. K. HENG. 1981. Handedness in males of *Uca vocans* (Linnaeus, 1758) (Decapoda, Ocypodidae). **Crustaceana**, Leiden, 40 (2): 215-216.

Recebido em 11.III.2005; aceito em 30.X.2005.