



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
NÚCLEO DE ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA

NÍVIA CRISTO DE MELO GUIMARÃES

**ECOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO CHAMA-MARÉ *Minuca
mordax* (SMITH, 1870) (DECAPODA, OCYPODIDAE) EM UM ESTUÁRIO DA
COSTA AMAZÔNICA BRASILEIRA**

BELÉM
2025

NÍVIA CRISTO DE MELO GUIMARÃES

ECOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO CHAMA-MARÉ *Minuca mordax* (SMITH, 1870) (DECAPODA, OCYPODIDAE) EM UM ESTUÁRIO DA COSTA AMAZÔNICA BRASILEIRA

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do título de Mestra em Ecologia Aquática e Pesca.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Petracco

Co-orientador: Prof. Dr. Cleverson Rannieri Meira dos Santos

BELÉM
2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará

Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

G963e Guimarães, Nívia Cristo de Melo.

Ecologia populacional do caranguejo chama-maré
Minuca mordax (SMITH, 1870) (Decapoda, Ocypodidae)
em um estuário da costa amazônica brasileira / Nívia
Cristo de Melo Guimarães. — 2025.
54 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Marcelo Petracco

Coorientador(a): Prof. Dr. Cleverson Rannieri Meira dos Santos
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Núcleo
de Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia, Programa de
Pós- Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Belém,
2025.

1. Região tropical. 2. Zona entremarés. 3. Manguezal
amazônico. 4. Crustáceos. 5. Salinidade. I. Título.

CDD 574.5248

NÍVIA CRISTO DE MELO GUIMARÃES

ECOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO CHAMA-MARÉ *Minuca mordax* (SMITH, 1870) (DECAPODA, OCYPODIDAE) EM UM ESTUÁRIO DA COSTA AMAZÔNICA BRASILEIRA

Data da defesa: 19/02/2025

Conceito: Excelente

Banca Examinadora:

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Petracco
Universidade Federal do Pará – UFPA - PPGEAP

Co-orientador: Prof. Dr. Cleverson Rannieri Meira dos Santos
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

Membro interno: Profa. Dra. Jussara Moretto Martinelli Lemos
Universidade Federal do Pará – NEAP/UFPA - PPGEAP

Membro externo: Profa. Dra. Tânia Márcia Costa
Universidade Estadual Paulista - UNESP

Membro interno: Prof. Dr. Flávio Almeida Alves Júnior
Universidade Federal do Pará – UFPA - PPGEAP

BELÉM
2025

*À minha amada família, em especial, à minha prima Raíssa Cristo,
que partiu e nos deixou seu eterno amor incondicional. Te amo eternamente!*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Marcelo Petracco por confiar no meu trabalho e estar sempre presente e disposto a me ajudar, tornando possível a conclusão de mais uma etapa na minha vida.

Ao meu coorientador, Dr. Cleverson dos Santos, pela valiosa convivência com uma pessoa íntegra, que me acolheu há 5 anos no Laboratório de Invertebrados Aquáticos do Museu Paraense Emílio Goeldi, onde pude ter diversas oportunidades para a minha vida acadêmica e fazer grandes amizades com pessoas que levarei para sempre comigo.

À Dra. Daiane Aviz, por toda a sua paciência, auxílio, apoio, motivação e confiança durante todos esses anos. Sou grandiosamente grata pela nossa convivência.

À minha amada mãe, Rutirene Cristo, por sempre confiar em meus estudos, me motivar e me confortar nos momentos mais difíceis com todo o seu amor.

À minha madrinha e padrinho, Raquel Cristo e Raimundo Oliveira, por todo o carinho e amor, por acreditarem no meu potencial e sempre estarem ao meu lado.

À minha tia Renata Cristo, por ser a minha primeira referência de estudos, por sempre confiar em mim e por todo o carinho.

À minha prima Raíssa Cristo por todo o seu amor, por confiar em mim e acreditar no meu futuro como pesquisadora. Obrigada por me dar forças ao pensar em você todos os dias.

À minha irmã Nathalia Cristo e meu tão amado sobrinho(a) que irá vir ao mundo, obrigada por dividir os meus dias e pela felicidade incondicional que é ter vocês na minha vida.

Ao meu namorado, João Paulo, pelo seu amor, motivação e ajuda em todos momentos de alegrias e tristezas que dividimos.

A todos os meus amigos de laboratório e de vida pelo carinho, companheirismo, por fazerem os meus dias mais alegres, pelas confraternizações e momentos que irei guardar para sempre.

Ao Laboratório de Invertebrados Aquáticos do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela oportunidade de desenvolver a minha pesquisa, pela concessão do espaço e materiais necessários.

À CAPES, pela concessão da bolsa de mestrado a qual foi fundamental como suporte financeiro para que eu pudesse dedicar-me integralmente à minha pesquisa.

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante de meus olhos”.
(Isaac Newton)

APRESENTAÇÃO

A dissertação é composta por uma Introdução Geral e um Capítulo I em formato de manuscrito. Essa estrutura de apresentação está baseada no regimento em vigor do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará.

Na Introdução Geral são apresentadas considerações gerais sobre a importância dos caranguejos chama-maré no funcionamento dos ecossistemas estuarinos e aspectos da autoecologia do grupo, além das justificativas do estudo da espécie *Minuca mordax* nos manguezais amazônicos. Em seguida, são descritas as hipóteses e os objetivos desse estudo. O Capítulo I, compreende um manuscrito a ser submetido na revista Marine Environmental Research, com intuito de divulgar os aspectos da estrutura populacional da espécie de caranguejo chama-maré *Minuca mordax* em manguezais da Amazônia Oriental.

SUMÁRIO

1. Introdução geral	12
1.1. Hipóteses	16
2. Objetivos	17
2.1. Geral	17
2.2. Específicos	17
3. Metodologia	17
3.1. Amostragem	17
3.2. Procedimentos de laboratório	20
3.3. Análises estatísticas	21
4. Referências	22
CAPÍTULO 1	27
1. Introdução	28
2. Metodologia	31
2.1. Amostragem	31
2.2. Procedimentos de laboratório	33
2.3. Análises estatísticas	34
3. Resultados	35
3.1. Dados ambientais	35
3.2. Estrutura populacional	37
3.3. Densidade e biomassa	38
3.4. Relação entre dados ambientais e biológicos	42
4. Discussão	44
5. Conclusão	47
6. Referências	50

RESUMO

Os caranguejos chama-maré são característicos da zona entremarés de regiões tropicais e subtropicais, especialmente em ambientes estuarinos, onde têm importante papel na ciclagem de nutrientes devido à bioturbação do sedimento. O presente estudo objetiva descrever a estrutura populacional do caranguejo chama-maré, *Minuca mordax*, em áreas com diferentes salinidades em um estuário da costa amazônica do estado do Pará, Brasil. Aspectos populacionais (razão sexual, tamanho, densidade, biomassa e período reprodutivo) foram estudados em quatro áreas (E1, E2, E3 e E4) ao longo de um gradiente de salinidade e em períodos sazonais (chuvoso e seco). Os caranguejos foram coletados durante doze campanhas trimestrais de amostragem, sendo seis no período chuvoso (maio/2013, fevereiro/2014, maio/2014, fevereiro/2015, maio/2015 e fevereiro/2016), e seis no período seco (agosto/2013, novembro/2013, agosto/2014, novembro/2014, agosto/2015 e novembro/2015). Em cada área e campanha, as coletas foram realizadas manualmente em seis quadrados (1m^2) no entremarés, distribuídos ao longo de dois transectos (100 m, cada) perpendiculares a linha de maré baixa. Adicionalmente, os seguintes dados abióticos foram obtidos nas áreas: temperatura do ar e água, pH, salinidade, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica da água. Em laboratório, o sexo foi identificado e a largura da carapaça (LC) medida para cada indivíduo. Os caranguejos foram classificados em maduros ou imaturos, ou seja, indivíduos maiores ou menores do que a menor fêmea ovígera, respectivamente. Um total de 1001 espécimes foi coletado, sendo 527 machos e 474 fêmeas (29 ovígeras). A razão sexual total foi de 1,1:1 (macho:fêmea), sem desvio significativo entre os sexos. Os machos foram maiores e mais frequentes em classes de maior tamanho ($>15\text{mm}$), enquanto fêmeas predominaram nas menores classes de tamanho ($<13\text{ mm}$). A densidade e a biomassa total da espécie foram maiores em áreas superiores do estuário, em ambos os períodos, onde a salinidade apresentou médias entre 2,8 a 19,2 (período chuvoso) e 20,2 a 33,9 (período seco). No geral, os grupos de fêmeas ovígeras, maduros e imaturos também tiveram seus maiores quantitativos no estuário superior, em ambos os períodos sazonais. Nossos resultados sugerem que a densidade da população seja influenciada por variáveis ambientais relacionadas principalmente ao gradiente espacial, com destaque para a salinidade. O estabelecimento da população em diferentes condições de salinidade, confirma sua ampla plasticidade osmorreguladora.

Palavras-chaves: Região tropical, zona entremarés, manguezal amazônico, crustáceos, salinidade.

ABSTRACT

The fiddler crabs are characteristic of the intertidal zone of tropical and subtropical regions, especially in estuarine environments, more than they perform an important role in nutrient cycling due to sediment bioturbation. The study aimed to describe the population structure of fiddler crab *Minuca mordax* in areas with different salinities in an estuary on the Amazon coast of the state of Pará, Brazil. Population aspects (sex ratio, size, density, biomass and reproductive period) were studied in four areas (E1, E2, E3 and E4) along a salinity gradient and in seasonal periods (rainy and dry). The crabs were collected during twelve quarterly sampling campaigns, six in the rainy season (May/2013, February/2014, May/2014, February/2015, May/2015 and February/2016), and six in the dry season (August/2013, November/2013, August/2014, November/2014, August/2015 and November/2015). In each location and campaign, all crabs were manually sampled in six quadrants (1m²) in the intertidal, distributed along two transects (100 m, each) perpendicular to the low tide line. Furthermore, were collected abiotic factors: air and water temperature, pH, salinity, dissolved oxygen and electrical conductivity of the water. In the laboratory, sex was identified and carapace width (CW) measured for each individual. The crabs were classified as mature or immature, that is, individuals larger or smaller than the smallest ovigerous female, respectively. A total of 1001 specimens were collected, 527 males and 474 females (29 ovigerous). The total sex ratio was 1.1:1 (male: female), with no significant deviation between the sexes. Males were larger and more frequent in the larger size classes (>15 mm), while females predominated in the smaller size classes (<13 mm). The density and total biomass of species were higher in the upper areas of the estuary in both periods, where salinity averaged between 2.8 and 19.2 (rainy season) and 20.2 and 33.9 (dry season). In general, the groups of ovigerous, mature and immature females also had their highest numbers in the upper estuary, in both seasonal periods. Our results suggest that population density is influenced by environmental variables related mainly to the spatial gradient, especially salinity. The establishment of the population in different salinity conditions confirms its wide osmoregulatory plasticity.

Key-words: Tropical region, intertidal zone, Amazon mangroves, crustaceans, salinity.

1. Introdução geral

Os manguezais são ecossistemas litorâneos característicos de regiões tropicais e subtropicais sujeitos ao regime de marés, sendo considerados um dos ambientes mais produtivos do mundo, com elevada importância ecológica e socioeconômica (Owuor et al., 2024; Gomes et al., 2024). As áreas de manguezais abrigam uma grande biodiversidade e apresentam condições favoráveis a alimentação, proteção e reprodução de muitas espécies animais provendo, assim, diversos bens e serviços ecossistêmicos (Lee et al., 2014; Owuor et al., 2024). Dentre as diversas comunidades biológicas, os crustáceos se destacam como um dos grupos de alta diversidade de espécies e biomassa (Ferreira e Sankarankutty, 2002; Koch e Wolff, 2002).

Os estuários amazônicos são caracterizados pelas marcadas variações espaciais e temporais da salinidade, que são causadas pela forte influência fluvial e pelas modificações nos índices pluviométricos (Asp et al., 2018). Dessa forma, a salinidade é um dos fatores ambientais mais importantes que modulam os padrões de distribuição espacial e temporal de organismos bentônicos nos estuários amazônicos (Rosa Filho et al., 2018; Silva et al., 2023). Contudo, estudos sobre respostas das populações do macrobentos ao longo de gradientes horizontais de salinidade são escassos e limitados a poucas espécies de decápodes em estuários amazônicos (Diele e Koch, 2010; Cavalcante et al., 2012; Silva e Martinelli-Lemos, 2012; Oliveira et al., 2013; de Carvalho et al., 2016). Para as espécies de chama-maré, as variações sazonais da salinidade parecem influenciar a reprodução, com picos reprodutivos comumente ocorrendo no período de menor precipitação (período seco) (Koch et al., 2005; Aviz et al., 2022), relacionados a intolerância das larvas a baixa salinidade (Simith et al., 2012, 2014). De fato, o desenvolvimento larval de populações de chama-maré demonstra ser dependente de condições eurialinas (Simith et al., 2012, 2014).

A família Ocypodidae (Decapoda: Brachyura) abriga caranguejos semi-terrestres e escavadores, os quais totalizam mais de cem espécies que habitam estuários ao longo de uma

ampla faixa latitudinal (35°S a 55°N) (Crane, 1975; Rosenberg, 2020; Sharifian et al., 2020). Alguns representantes de Ocypodidae são chamados popularmente de caranguejos chama-maré, devido a heteroquelia evidente dos machos e movimento característico dos seus quelípodos (Crane, 1975). Os chama-maré formam um dos grupos de invertebrados mais abundantes e característicos do entremarés de regiões tropicais e subtropicais, particularmente em manguezais (Benetti et al., 2007). Esses decápodes bioturbadores/bioirrigadores do sedimento exercem funções importantes na dinâmica desses ecossistemas, removendo o sedimento ao construir suas tocas, atuando assim na ciclagem e transporte de nutrientes para as camadas mais superficiais (Diele et al., 2010; Natálio et al., 2016). Esses caranguejos são, ainda, importantes fontes de alimento para mamíferos, aves e peixes, muitos dos quais de importância comercial (Koch e Wolff, 2002; Koch et al., 2005). Na costa amazônica, os chama-maré são os organismos mais abundantes da epifauna dos manguezais, sendo recursos importantes na cadeia alimentar, os quais totalizam 90% da produção da macrofauna bentônica (Wolff et al., 2000; Koch e Wolff, 2002; Diele et al., 2010).

As espécies de chama-maré apresentam adaptações bioquímicas, fisiológicas, morfológicas e comportamentais às condições limitantes da zona entremarés, sujeitas à exposição a variação de temperatura, dessecação e a acentuada flutuação espacial e temporal da salinidade (Thurman et al., 2010; Thurman et al., 2017; Principe et al., 2018). A capacidade osmorreguladora é um fator essencial para caranguejos que habitam zona de transição entre habitats marinhos e continentais, pois permite manter o balanço hídrico frente às variações osmóticas externas, decorrentes de mudanças de salinidade (Anger, 2003; Thurman et al., 2017). Nesse contexto, esses crustáceos são conhecidos pela alta tolerância a diferentes variações de salinidade, sendo excelentes osmorreguladores (Thurman, et al., 2017). Apesar dessa habilidade bem desenvolvida no grupo, limites de tolerância são

variáveis entre as espécies, com algumas capazes de sobreviver em água doce/oligohalinas e de menor tolerância a condições eurialinas, enquanto outras são mais resistentes a salinidades elevadas (Thurman et al., 2017; Faria et al., 2017). Devido às diversas respostas às variações de salinidade expressas pelos representantes dessa família, esses caranguejos são excelentes modelos biológicos para estudos ecológicos comparativos, incluindo estudos fisiológicos e de estrutura de comunidades (Faria et al., 2017; Principe et al., 2018; Santos et al., 2020).

Minuca mordax (Smith, 1870) é uma espécie endêmica do Atlântico, com ampla distribuição geográfica do Golfo do México até o Brasil (do Amapá ao Rio Grande do Sul) (Thurman et al., 2013). Essa espécie é considerada eurialina, com alta capacidade osmorreguladora, ocorrendo em substratos lamosos (Thurman et al., 2013; Faria et al., 2017). No Brasil, *M. mordax* ocorre em uma ampla faixa de salinidade (0 a 24), e consequentemente, essa espécie pode habitar desde águas salobras até doce (Thurman et al., 2013; Martins et al., 2016). Os adultos de *M. mordax* são comumente encontrados em habitats oligohalinos como a zona superior dos estuários, onde desenvolvem densas populações, sendo considerados pouco tolerantes a salinidades elevadas (Faria et al., 2017; Thurman et al., 2017). Contudo, como em outros chama-maré, estudos em laboratório indicam bom desenvolvimento das larvas de *M. mordax* em salinidade mais alta (34 e 20) (Rieger, 1997; Martins et al., 2016).

O conhecimento sobre a autoecologia de *M. mordax* está concentrado na região sudeste do Brasil, principalmente em costas sob clima subtropical. Até o momento, os estudos sobre a espécie têm abordado a estrutura e/ou dinâmica de populações (Bedê et al., 2008; Franzoso et al., 2009; Scalco et al., 2016; Santos et al., 2020), alometria (Masunari e Dissenha, 2005, Santos Filho et al., 2016), taxonomia e filogenética (Bezerra, 2012; Faria et al., 2017; Masunari et al., 2020), fisiologia (Thurman et al., 2017; Strefezza et al., 2019)

descrição, limites de distribuição, desenvolvimento e dispersão larval (Rieger, 1997; Martins et al., 2016; De Grande et al., 2021; Martins et al., 2024), e estudo de comunidade (Diele et al., 2010). No geral, os chama-maré de regiões tropicais apresentam reprodução contínua, com alguns picos reprodutivos (Litulo, 2005; Costa e Soares-Gomes, 2009; Becker et al., 2019). Para *M. mordax*, picos reprodutivos na região subtropical ocorrem em períodos de maior temperatura, enquanto na região tropical, esse evento foi associado a períodos de maior disponibilidade alimentar (Franzoso et al., 2009; Santos et al., 2020).

Na costa amazônica, *M. mordax* é uma das espécies mais abundantes de chama-maré (Thurman et al., 2013), habitando áreas de maior influência de água doce no entremarés de manguezais (Diele et al., 2010) e também em várzeas de rios sob o efeito de marés. Apesar disso, os estudos sobre a estrutura populacional de *M. mordax* na região amazônica são escassos e se restringem a notas em levantamento de biodiversidade (Barros e Pimentel, 2001; Lima e Martinelli-Lemos, 2019) e estudo de comunidades (Diele et al., 2010). O entendimento dos padrões de distribuição espacial e temporal das espécies bentônicas torna-se cada vez mais necessário na Amazônia, pois é essencial na elaboração das ações de manejo e conservação dos ecossistemas, os quais estão sujeitos a diversas pressões antrópicas (Castello et al., 2013). A compreensão dos efeitos dos fatores ambientais sobre as populações, em especial da salinidade nos estuários, é importante para a utilização dessas populações como objetos de estudos frente às mudanças ambientais, principalmente de impactos locais e de larga escala, como o aquecimento global (Turra e Denadai, 2015). Nesse contexto, o aumento e a diminuição do fluxo de água doce nos estuários resultam em mudanças nos gradientes de salinidade, bem como de outros parâmetros da água, alterando os padrões de distribuição da biota e gerando perda de biodiversidade (Alber, 2002; Glamore et al., 2016).

Tendo em vista as lacunas no conhecimento sobre a ecologia de *M. mordax* na costa amazônica, o presente estudo propõe descrever a estrutura populacional desse caranguejo no estuário da Baía de Japerica (Nordeste do Pará), em áreas de manguezal distribuídas ao longo de eixo continente-oceano. Como em outros estuários amazônicos, no local de estudo, ocorre um gradiente de salinidade, com valores chegando a zero no estuário superior e próximo a 39 no estuário inferior, com mudanças sazonais significativas ao longo do ano (Santos et al., 2019).

1.1. Hipóteses

- Maiores densidades de *Minuca mordax* são esperadas em áreas do estuário superior, devido a melhor adaptação da espécie a ambientes oligohalinos;
- Espera-se que maiores densidades de *Minuca mordax* ocorram no período chuvoso, devido a melhor adaptação da espécie a ambientes oligohalinos;
- A população de *Minuca mordax* apresentará picos reprodutivos (maior abundância de fêmeas ovígeras) no período seco, devido à provável baixa tolerância das larvas a baixa salinidade.

2. Objetivos

2.1. Geral

Descrever a estrutura populacional de *Minuca mordax* às variações ambientais, espaciais e sazonais, ao longo de um gradiente de salinidade de um estuário amazônico, localizado na Baía de Japerica (Primavera, nordeste do Pará).

2.2. Específicos

- i. Analisar a variação espaço-temporal da densidade e biomassa de *M. mordax* no estuário da baía de Japerica;
- ii. Caracterizar a estrutura populacional (razão sexual, estrutura de tamanho e período reprodutivo) de *M. mordax* ao longo do estuário e em diferentes períodos sazonais do ano;
- iii. Relacionar as variações de densidade, biomassa e dos aspectos populacionais (presença de fêmeas ovígeras) de *M. mordax* com as flutuações de salinidade da água e da precipitação de chuvas, e outras variáveis ambientais mensuradas no estuário (pH, temperatura do ar, temperatura da água, oxigênio dissolvido da água e condutividade elétrica).

3. Metodologia

3.1. Amostragem

O estuário da Baía de Japerica está localizado no município de Primavera, entre os municípios de São João de Pirabas e Quatipuru do estado do Pará, região norte do Brasil. O estuário possui aproximadamente 24 km e é margeado por densas florestas de mangue, além de ser formado principalmente pelas águas do rio Morcego. A região é influenciada pelo Oceano Atlântico e está sujeita a um regime de macromarés semi-diurnas com amplitude de

4-7 m (Araújo da Silva et al., 2009).

A região é caracterizada por clima tropical úmido, com média anual em torno de 27°C, umidade relativa acima de 80%, e precipitação média anual (últimos 30 anos) de 1750 a 2500 mm (Moraes et al., 2005; De Andrade, 2017). Durante o ano, os índices de chuva na região variam de forma considerável, configurando um período chuvoso (>400 mm/mês: dezembro a maio) e um período seco (<200 mm/mês: junho a novembro) (Santos et al., 2024).

Além de *M. mordax*, na baía de Japerica, ocorrem outras espécies de chama-maré: *Minuca burgersi* (*Minuca panema*), *Minuca rapax*, *Minuca vocator*, *Leptuca cumulanta*, *Leptuca thayeri* e *Uca maracoani*. Para a coleta, foram escolhidas quatro áreas estudo de manguezal (E1, E2, E3 e E4) no sentido superior – inferior do estuário (Figura 1), ao longo de um marcado gradiente de salinidade (Santos et al., 2019): E1 (00° 55' 12.7" S 047° 05' 47.2" W); E2 (00° 51' 52.1" S 047° 04' 29.4" W); E3 (00° 49' 44.0" S 047° 04' 24.1" W); E4 (00° 47' 25.8" S 047° 03' 50.5" W).

A área E1 é a região mais superior (interna) do estuário, caracterizada pela presença de vegetação de transição, com vegetação típica de mangue (*Rhizophora mangle*, *Avicennia* sp. e *Laguncularia racemosa*) e espécies vegetais do ambiente terrestre. Essa área possui sedimento predominantemente lamoso e baixa salinidade (<5) no período de chuvas. Na área E2, a vegetação é típica de manguezal, com bosque dominado por *Rhizophora mangle* e *Avicennia* sp., sedimento lamoso e águas mesohalinas. A área E3 apresenta sedimento areno-lamoso, bosques dominados por *Rhizophora mangle* e *Avicennia* sp. e águas mesohalinas. A área E4 é mais inferior (externa) do estuário, sob maior influência do Oceano Atlântico, com maior salinidade (águas eurialinas), sedimento mais arenoso e bosque dominado por *Rhizophora mangle* (Figura 2).

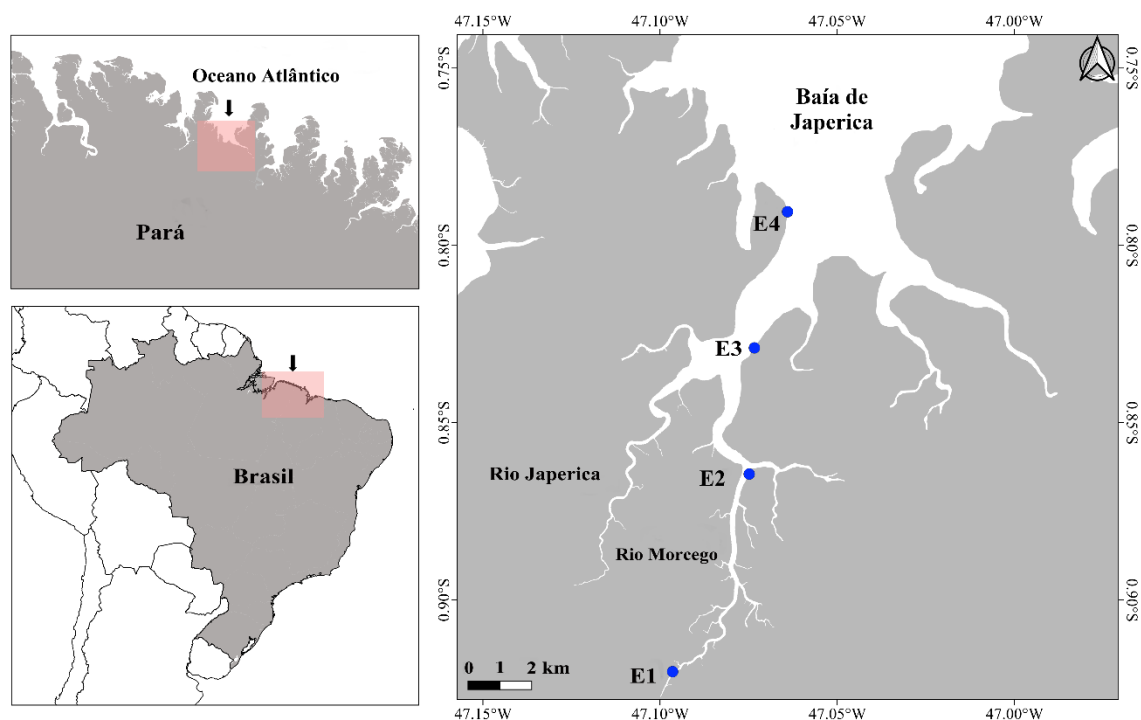


Fig. 1. Localização do estuário da Baía de Japerica (Estado do Pará, costa amazônica do Brasil), com indicação das áreas de amostragem de coletas (círculo azul), entre maio de 2013 e fevereiro de 2016.

Nas áreas de amostragens, as coletas ocorreram trimestralmente em horário diurno e durante a maré baixa de sizígia, ao longo de doze campanhas trimestrais de amostragem, sendo seis no período chuvoso (maio/2013, fevereiro/2014, maio/2014, fevereiro/2015, maio/2015 e fevereiro/2016), e seis no período seco (agosto/2013, novembro/2013, agosto/2014, novembro/2014, agosto/2015 e novembro/2015). Em cada área, foram demarcados dois transectos de 100 m de comprimento, paralelos à linha de maré baixa e separados por 50 m entre si. Em cada transecto, foram configurados três quadrados de 1 m², delimitados por placas de PVC de 20 cm para prevenir a fuga dos organismos. Nos quadrantes, foram realizados a coleta manual dos caranguejos na superfície do substrato, além da escavação de 10 cm, em caso de ocorrência de tocas.

Em todas as ocasiões de coleta, por área, foi determinada a temperatura do ar e foram mensuradas a salinidade, temperatura, pH e oxigênio dissolvido da água na linha de

maré baixa, durante a maré vazante. Dados de precipitação pluviométrica para o período do estudo, referentes à estação meteorológica de Primavera, foram obtidos junto à Agência Nacional das Águas (ANA- Brasil).



Fig. 2. Áreas de amostragem da Baía de Japerica (Estado do Pará, costa amazônica do Brasil). A- E1; B-E2; C-E3; D-E4. Fotos: Edma M. Cardoso.

3.2. Procedimentos de laboratório

Os organismos foram identificados baseados nas chaves e diagnoses de Bezerra (2012) e Masunari et al., (2020). Em laboratório, o sexo dos organismos foi identificado a partir da contagem de pleópodes, presença/ausência de gonopódios e heteroquelia. Em seguida, foi medida a largura da carapaça (LC). Além disso, os organismos foram classificados em maduros (machos e fêmeas) e imaturos (machos e fêmeas), ou seja, indivíduos com LC maiores ou menores que a menor fêmea ovígera (LC: 7,89 mm),

respectivamente, seguindo o critério de distinção entre juvenis e adultos como para outros crustáceos (e.g., Patton e Robertson, 1980; Garcia e Mantellato, 2001; Teoh e Chong, 2014; Aviz et al., 2022). Para fêmeas, foi ainda contabilizada as fêmeas ovígeras. Para calcular a biomassa, a relação peso-comprimento em massa seca livre de cinzas (gramas MSLC) foi estimada a partir de cerca da massa de 50 organismos de cada sexo, separados em classes de tamanho de 1,0 mm. Para tanto, os organismos foram colocados individualmente em estufa a 60°C até atingirem peso seco constante, e posteriormente foram pesados em balança analítica (0,001 g de precisão). Em seguida, foram incinerados em mufla a 500°C por 4 horas, mantidos por 10 minutos em dessecador e pesados novamente. A massa seca livre de cinzas (MSLC) foi obtida pela diferença das duas pesagens.

3.3. Análises estatísticas

A diferença das médias de LC entre os sexos foi testada pelo teste t para variâncias desiguais no estudo. A proporção sexual foi analisada pelo teste Qui-Quadrado para avaliar possível desvio significativo da proporção hipotética 1:1 para o período de estudo, por campanha e por classes de tamanho de LC.

Os dados de densidade (ind.m²), biomassa (g MSLC m²) total e por grupos (ovígeras, maduros e imaturos), e variáveis ambientais foram comparados entre as áreas de coleta (E1 a E4) e períodos sazonais (seco e chuvoso), por meio de análises de variância (bifatorial), seguida de teste Tukey. Anteriormente ao uso da ANOVA, os dados foram testados quanto a sua normalidade e homoscedasticidade das variâncias, por meio dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente (Zar, 1999).

Para avaliar as variáveis ambientais que melhor se relacionaram com a distribuição espacial e sazonal dos caranguejos, foi aplicado um Modelo Linear Generalizado (GLM) ajustado para analisar a relação entre as variáveis ambientais e dados biológicos (abundância), utilizando a distribuição de Poisson. Anterior ao ajuste do modelo, foram

excluídas variáveis ambientais com alta colinearidade (coeficiente de Spearman > 0,70).

As análises foram executadas no software R (versão 3.6.0.) e utilizado nível de significância de $\alpha = 0,05$.

4. Referências

- Alber, M. 2002. A conceptual model of estuarine freshwater inflow management. *Estuaries*, 25, 1246-1261. <https://doi.org/10.1007/BF02692222>.
- Asp, N.E., Gomes, V.J.C., Schettini, C.A.F., Souza-Filho, P.W.M., Siegle, E., Ogston, A.S., Nittrouer, C.A., Silva, J.N.S., Nascimento, W.R., Souza, S.R., Pereira, L.C.C., Queiroz, M.C., 2018. Sediment dynamics of a tropical tide-dominated estuary: turbidity maximum, mangroves and the role of the Amazon River sediment load. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214, 10–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.004>.
- Anger, K., 2003. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. *Invertebrate Reproduction and Development*, 43(1), 29–45. <https://doi.org/10.1080/07924259.2003.9652520>.
- Aviz, D., Amorim, C.P., Barbosa, A.C.C., Santos, C.R.M., 2022. Fecundity and reproductive patterns of the fiddler crab *Uca maracoani* Latreille 1802-1803 in an Amazonian estuary in northern Brazil. *Invertebrate Reproduction and Development*, 1–11. <https://doi.org/10.1080/07924259.2022.2125353>.
- Barros, M. P. D., Pimentel, F. R. 2001. A Fauna de. Decapoda (Crustacea) do Estado do Pará, Brasil: lista preliminar de espécies. <https://repositorio.museu-goeldi.br/handle/mgoeldi/660>.
- Becker, J., Silva Castiglioni, D., Ozga, A. V., 2019. Biologia populacional de *Minuca rapax* (SMITH, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em um manguezal do nordeste brasileiro. *Revista Nordestina de Zoologia, João Pessoa*, 12(1), 65-91.
- Bedê, L. M., Oshiro, L. M. Y., Mendes, L. M. D., Silva, A. A., 2008. Comparação da estrutura populacional das espécies de *Uca* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) no Manguezal de Itacuruçá, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira De Zoologia*, 25(4), 601–607. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000400004>.
- Benetti, A. S., Negreiros-Fransozo, M. L, Costa, T. M. D., 2007. Population and reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three subtropical mangrove forests. *Revista de Biología Tropical*, 55(1), 55-70. <https://doi.org/10.15517/rbt.v55i0.5806>.
- Bezerra, L. E. A., 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. *Nauplius*, 20, 203-246.
- Castello, L., McGrath, D.G., Hess, L.L., Coe, M.T., Lefebvre, P.A., Petry, P., Macedo, M.N., Renó, V.F., Arantes, C.C., 2013. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conservation Letters*, 6: 217-229. <https://doi.org/10.1111/conl.12008>.
- Cavalcante, D. V., Silva, B. B. D; Martinelli-Lemos, J. M. 2012. Biodiversity of decapod crustaceans in the estuarine floodplain around the city of Belém (Pará) in Brazilian Amazonia. *Zoologia (curitiba)*, 29, 203-209. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702012000300003>.
- Crane, J., 1975. Fiddler Crabs of the World. Ocypodidae: Genus *Uca*. Jersey: Princeton University Press pp. 1–736.

- de Carvalho, A. S. S., Martinelli-Lemos, J. M., das Nevis, A. B., Isaac, V., 2016. Spatio-temporal variation of the density of shrimps *Farfantepenaeus subtilis*, *Litopenaeus schmitti* and *Xiphopenaeus kroyeri* (Crustacea; Decapoda) in the Curuçá Estuary, North of Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(3), 598-610. <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2016v42n3p598>.
- Costa, T., Soares-Gomes, A., 2009. Population structure and reproductive biology of *Uca rapax* (Decapoda: Ocypodidae) in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 26, 647-657. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009000400009>.
- De Grande, F.R., Arakaki, J.Y., Marochi, M., Costa, T.M., 2021. Cold water temperatures define the poleward range limits of South American fiddler crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 260, 107494. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107494>.
- Diele, K., Koch, V., 2010. Comparative Population Dynamics and Life Histories of North Brazilian Mangrove Crabs, Genera *Uca* and *Ucides* (Ocypodoidea). In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (eds) Mangrove Dynamics and Management in North Brazil. *Ecological Studies*, vol 211. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-13457-9_18.
- Diele, K., Koch, V., Abrunhosa, F.A., de Farias Lima, J., de Jesus de Brito Simith, D., 2010. The Brachyuran Crab Community of the Caeté Estuary, North Brazil: Species Richness, Zonation and Abundance. In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (eds) Mangrove Dynamics and Management in North Brazil. *Ecological Studies*, vol 211. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-13457-9_16.
- Faria, S.C., Provete, D.B., Thurman, C.L., McNamara, J.C., 2017. Phylogenetic patterns and the adaptive evolution of osmoregulation in fiddler crabs (Brachyura, *Uca*). *PLoS ONE*, 12(2): e0171870. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171870>.
- Ferreira, A.C., Sankarankutty, C., 2002. Estuarine carcinofauna (Decapoda) of Rio Grande do Norte, Brazil. *Nauplius*, 10: 121-129.
- Fransozo, V., Mortari, R. C., Benetti, A. S., 2009. Population biology of *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the southeastern coast of Brazil. *Estudos de Biologia*, 31(73/75). <https://doi.org/10.7213/reb.v31i73/75.22833>.
- Glamore, W. C., Rayner, D. S., Rahman, P. F., 2016. Estuaries and Climate Change: Technical Monograph Prepared for the National Climate Change Adaptation Research Facility. *Water Research Laboratory of the School of Civil and Environmental Engineering, UNSW: Sydney, Australia*.
- Gomes, C. P., Gardunho, D. C., Virgulino-Júnior, P. C., Fernandes, M. E., 2024. The function of mangrove transition zones on the population structure and fishery of the mangrove crab *Ucides cordatus* on the Brazilian Amazon coast. *Wetlands Ecology and Management*, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s11273-024-10005-4>.
- Koch, V., Wolff, M., 2002. Energy budget and ecological role of mangrove epibenthos in the Caeté estuary, North Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 228, 119-130. [10.3354/meps228119](https://doi.org/10.3354/meps228119).
- Koch, V., Wolff, M., Diele, K., 2005. Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 177-188. <https://doi.org/10.3354/meps291177>.
- Lima, F. A., Martinelli-Lemos, J. M., 2019. Checklist of the Brachyura of the Brazilian Amazon coastal zone and knowledge status of their larval development. *Zootaxa*, 4646(2), 301-321. [10.11646/zootaxa.4646.2.6](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4646.2.6).
- Litulo, C., 2005. Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical East African mangrove (Mozambique). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62(1-2), 283-290. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.09.009>.

- Lee, S. Y., Primavera, J. H., Dahdouh-Guebas, F., McKee, K., Bosire, J. O., Cannicci, S., Record, S., 2014. Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems: a reassessment. *Global Ecology and Biogeography*, 23(7), 726-743. <https://doi.org/10.1111/geb.12155>.
- Masunari, S., Dissenha, N., 2005. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22, 984-990. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000400026>.
- Martins, S. B., Marochi, M. Z., Masunari, S., 2016. Description of the first juvenile stage of the fiddler crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 56(14), 163–169. <https://doi.org/10.1590/0031-1049.2016.56.14>.
- Martins, S. B., Marochi, M. Z., Masunari, S., Schubart, C. D., 2024. Comparing the effect of larval dispersal strategies on morphological versus genetic differentiation in two neotropical fiddler crabs. *Marine Ecology*, 45(1), e12783. <https://doi.org/10.1111/maec.12783>.
- Monteiro, S. de M., El-Robrini, M., Alves, I. C. C., 2015. Dinâmica sazonal de nutrientes em estuário amazônico. *Mercator (fortaleza)*, 14(1), 151–162. <https://doi.org/10.4215/RM2015.1401.0010>.
- Natálio, L. F., Pardo, J. C., Machado, G. B., Fortuna, M. D., Gallo, D. G., Costa, T. M., 2017. Potential effect of fiddler crabs on organic matter distribution: a combined laboratory and field experimental approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 184, 158-165. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.11.007>.
- Oliveira, D. B. D., Silva, D. C., Martinelli-Lemos, J. M., 2013. Larval and adult density of the porcellanid crab *Petrolisthes armatus* (Anomura: Porcellanidae) in an Amazon estuary, northern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 30, 592-600. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013005000002>.
- Owuor M., Santos, T.M.T., Otieno, P., Mazzuco, A.C.A., Iheaturu, C., Bernardino, A.F., 2024. Flow of mangrove ecosystem services to coastal communities in the Brazilian Amazon. *Frontiers in Environmental Science*, 12:1329006. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2024.1329006>.
- Principe, S. C., Augusto, A., Costa, T. M., 2018. Differential effects of water loss and temperature increase on the physiology of fiddler crabs from distinct habitats. *Journal of Thermal Biology*, 73, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.02.004>.
- Rieger, P. J., 1997. Desenvolvimento larval de *Uca* (*Minuca*) *mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da UFPE*, 25, 225-267.
- Rosa Filho, J. S., Pereira, L. C. C., Aviz, D., Braga, C. F., Monteiro, M. C., da Costa, R. A. M., Beasley, C. R., 2018. Benthic estuarine assemblages of the Brazilian north coast (Amazonia Ecoregion). *Brazilian estuaries: A Benthic Perspective*, 39-74. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77779-5_2.
- Rosenberg, M.S., 2020. A fresh look at the biodiversity lexicon for fiddler crabs (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Part 2: Biogeography. *Journal of Crustacean Biology*, 40(4):365–383. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruaa029>.
- Santos Filho, L. G. A., dos Santos, S. G. A. V., de Góes, J. M., Fernandes-Góes, L. C., 2016. Temporal analysis of the weight/carapace width relationship and the condition factor in *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in the Igaraçu River, Parnaíba, PI, Brazil. *Biotemas*, 29(1), 47-53.
- Santos, C. C. M., da Costa, J. F. M., Dos Santos, C. R. M., Amado, L. L., 2019. Influence of seasonality on the natural modulation of oxidative stress biomarkers in mangrove crab

- Ucides cordatus (Brachyura, Ucididae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 227, 146-153. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.10.001>.
- Santos, S. G. A. V., dos Santos Filho, L. G. A., Goés, L. C. F., de Góes, J. M., 2020. Population biology and relative growth of the crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in the Igarapu River, Parnaíba, state of Piauí, Brazil. *Biotemas*, 33(2), 2. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2020.e67620>
- Scalco, A. C., Ramos, C. A., Boos, H., 2016. Estrutura populacional de *Uca* (*Minuca*) *mordax* (Smith, 1870) (Decapoda: Ocypodidae) em um sistema estuarino impactado no Sul do Brasil. *Biodiversidade e Conservação Marinha*, 5, 17-28. <https://doi.org/10.37002/revistacepsul.vol5.61317-28>.
- Silva, D. C., Martinelli-Lemos, J. M., 2012. Species composition and abundance of the benthic community of Axiidea and Gebiidea (Crustacea: Decapoda) in the Marapanim Bay, Amazon estuary, northern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 29, 144-158. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702012000200007>.
- Silva, D. C., Rodrigues-Inoue, A. C. M., de Lima-Pismel, F. A., Martinelli-Lemos, J. M., Petracco, M., 2023. Population structure and dynamics of *Petrolisthes armatus* (Gibbes, 1850) (Anomura: Porcellanidae) in an Amazon estuary. *Regional Studies in Marine Science*, 62, 102940. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.102940>.
- Sharifian, S., Kamrani, E., Saeedi, H., 2020. Global biodiversity and biogeography of mangrove crabs: Temperature, the key driver of latitudinal gradients of species richness. *Journal of Thermal Biology*, 92, 102692. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102692>.
- Simith, D. D. J.B, de Souza, A. S., Maciel, C. R., Abrunhosa, F. A., Diele, K., 2012. Influence of salinity on the larval development of the fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters. *Helgoland Marine Research*, 66, 77-85. <https://doi.org/10.1007/s10152-011-0249-0>
- Simith, D. D. J.B, Pires, M. A. B., Abrunhosa, F. A., Maciel, C. R., Diele, K., 2014. Is larval dispersal a necessity for decapod crabs from the Amazon mangroves? Response of *Uca rapax* zoeae to different salinities and comparison with sympatric species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 457, 22-30. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.03.021>
- Strefezza, T. F., De Andrade, I. M., Augusto, A., 2019. Reduced pH and elevated salinities affect the physiology of intertidal crab *Minuca mordax* (Crustacea, Decapoda). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 52(5), 241–254. <https://doi.org/10.1080/10236244.2019.1681898>
- Turra, A., Denadai, M. R., 2015. A rede de monitoramento de habitats bentônicos costeiros: rebentos. *Protocolos para monitoramento de habitats bentônicos-rede de monitoramento de habitats bentônicos costeiros*.
- Thurman, C., Hanna, J., Bennett, C., 2010. Ecophenotypic physiology: osmoregulation by fiddler crabs (*Uca* spp.) from the northern Caribbean in relation to ecological distribution. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 43(5), 339–356. <https://doi.org/10.1080/10236244.2010.526407>.
- Thurman, C. L., Faria, S. C., McNamara, J. C., 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 6, e1. <https://doi.org/10.1017/S1755267212000942>.
- Thurman, C. L., Faria, S. C., McNamara, J. C., 2017. 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. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.07.007>
- Wolff, M., Koch, V., Isaac, V., 2000. A trophic flow model of the Caeté mangrove estuary (North Brazil) with considerations for the sustainable use of its resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50(6), 789-803. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0611>
- Zar, J. H. Biostatistical analysis. Pearson Education India, 1999.

CAPÍTULO 1

ASPECTOS DA ESTRUTURA POPULACIONAL DO CARANGUEJO

CHAMA-MARÉ *Minuca mordax* (SMITH, 1870) AO LONGO DE UM GRADIENTE DE SALINIDADE NA AMAZÔNIA ORIENTAL

RESUMO:

Minuca mordax é um caranguejo chama-maré abundante e característico da zona entremarés de estuários da costa amazônica brasileira, particularmente em condições oligohalinas. O presente estudo objetiva descrever a estrutura populacional (razão sexual, tamanho, densidade e biomassa) de *M. mordax* em áreas com diferentes salinidades ao longo de um estuário amazônico brasileiro. As amostragens ocorreram durante doze campanhas trimestrais, sendo seis no período chuvoso (maio/2013, fevereiro/2014, maio/2014, fevereiro/2015, maio/2015 e fevereiro/2016), e seis no período seco (agosto/2013, novembro/2013, agosto/2014, novembro/2014, agosto/2015 e novembro/2015). Juntamente às amostragens biológicas, foram coletadas as variáveis ambientais de temperatura da água e do ar, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica, pH e salinidade. A população apresentou razão sexual equilibrada, com machos maiores do que as fêmeas e mais frequentes nas classes de maior tamanho. A densidade e biomassa totais, bem como separadamente de maduros, imaturos e fêmeas ovígeras, foram significativamente maiores em áreas do estuário superior e no período chuvoso, onde a salinidade foi menor. A maior frequência de fêmeas ovígeras no período chuvoso sugere a dispersão larval para águas costeiras. Nossos resultados sugerem que a densidade da população seja influenciada por variáveis ambientais relacionadas principalmente ao gradiente espacial, sobretudo, a flutuação da salinidade e da precipitação pluviométrica dos estuários amazônicos. Dessa forma, a salinidade é um fator indicativo capaz de determinar a distribuição de *M. mordax*, que estabelece densas populações em manguezais amazônicos.

Palavras-chaves: Estuário, região tropical, zona entremarés, manguezal amazônico.

1. Introdução

Os caranguejos chama-maré (Brachyura: Ocypodidae) estão entre os decápodes mais comuns e abundantes na costa de regiões tropicais e subtropicais (Rosenberg, 2020; Shih e Chan, 2022), com importante papel na teia trófica desse ecossistema, servindo como fonte de alimento para outros crustáceos, aves, peixes e mamíferos (Koch et al., 2005; Azevedo et al., 2017). Além disso, esses caranguejos são importantes bioturbadores devido a escavação de numerosas galerias, contribuindo para a decomposição e redistribuição de matéria orgânica, e ciclagem de nutrientes no ecossistema estuarino (Kristensen, 2008; Pan et al., 2022; Neely, 2023).

A ocorrência de caranguejos chama-maré na zona costeira é determinada por condições ambientais, sobretudo às variações de salinidade e temperatura (Thurman et al., 2017; De Grande et al., 2021). A salinidade e suas flutuações são capazes de determinar padrões de distribuição espacial e temporal, bem como aspectos reprodutivos dos chama-maré (Faria et al., 2017; Aviz et al., 2024). Nesse sentido, a ampla capacidade osmorregulatória é um fator primário na diversificação de habitats entre as espécies de caranguejos chama-maré (Faria et al., 2017; Thurman et al., 2017). Esses caranguejos podem, ainda, responder de diferentes formas ao aumento da temperatura, apresentando comportamentos e habilidades termorreguladoras distintas (Principe et al., 2018). As altas temperaturas podem elevar o risco de dessecação e consequentemente, a desidratação pode causar mortalidade (Turra e Denadai, 2001). Além disso, temperaturas elevadas podem alterar a osmorregulação e elevar o estresse metabólico, o que pode aumentar o tempo de permanência em tocas, reduzindo as atividades de reprodução e forrageamento (Allen et al., 2012; Vianna et al., 2020).

Adicionalmente, relações interespecíficas como predação e competição, bem como características do sedimento (granulometria, umidade e conteúdo orgânico) e a presença da

vegetação no ambiente também influenciam os padrões de distribuição desses braquiúros (Nobbs e Blamires, 2015; Mokhtari et al., 2015; Checon e Costa, 2017; Peer et al., 2018).

Nos manguezais amazônicos, os chama-maré compõem quase 90% da produção da macrofauna bentônica (Koch et al., 2005). Apesar do conhecimento limitado a poucas espécies de caranguejos chama-maré em estuários e manguezais da região amazônica, alguns estudos verificaram que os chama-maré apresentam distribuição espacial bem marcada no entremarés, devido aos níveis de inundação das marés e exposição a dessecação, presença de vegetação e gradientes de salinidade (Koch et al., 2005; Diele et al., 2010). As acentuadas variações espaciais e temporais da salinidade são características marcantes dos estuários amazônicos, sendo um dos principais fatores capazes de determinar padrões de distribuição de organismos bentônicos (Asp et al., 2018; Rosa Filho et al., 2018; Silva et al., 2023). Além disso, as mudanças sazonais da salinidade nos estuários, demonstram moldar padrões reprodutivos (picos de reprodução) das espécies de decápodes amazônicos (Lima et al., 2014; Monteiro et al., 2015; Aviz et al., 2022a, 2024).

Minuca mordax (Smith, 1870), ocorre em 14 países no Oceano Atlântico Ocidental, desde o Golfo do México até o Sul do Brasil (Faria et al., 2017). Essa espécie é registrada em biótopos lamosos, sendo considerada excelente osmorreguladora que tolera uma ampla faixa de salinidade de 0 a 23 e de até 48 em condições experimentais (Thurman, 2013; Faria et al., 2017). Apesar disso, adultos de *M. mordax* são bem adaptados a ambientes oligohalinos a mesohalinos, na parte mais interna de estuários, onde desenvolvem densas populações (Faria et al., 2017; Martins et al., 2024). Apesar da adaptabilidade do adulto em salinidade mais baixa, as larvas de *M. mordax* mostraram boa sobrevivência em salinidades mais altas (20 e 34) (Rieger, 1997; Martins et al., 2016) e provavelmente, assim como outras espécies de chama-maré seu desenvolvimento é dependente de condições eurialinas (Simith et al., 2012, 2014). Estudos desenvolvidos com *M. mordax* no Atlântico Sul, têm indicado

que picos reprodutivos (maior presença de fêmeas ovígeras) ocorrem associados a maior temperatura e disponibilidade de matéria orgânica (Franzoso, 2009; Santos et al., 2020).

O entendimento sobre a autoecologia de *M. mordax* está predominantemente focado na região sudeste do Brasil, especialmente em áreas costeiras com clima subtropical. Até o momento, os estudos sobre a espécie têm abordado a estrutura e/ou dinâmica de populações (Bedê et al., 2008; Franzoso et al., 2009; Scalco et al., 2016; Santos et al., 2020), alometria (Masunari e Dissenha, 2005, Santos Filho et al., 2016), taxonomia e filogenética (Bezerra, 2012; Faria et al., 2017; Masunari et al., 2020), fisiologia (Thurman et al., 2017; Strefezza et al., 2019) descrição, limites de distribuição, desenvolvimento e dispersão larval (Rieger, 1997; Martins et al., 2016; De Grande et al., 2021; Martins et al., 2024), e estudo de comunidade (Diele et al., 2010). Em geral, os chama-maré de regiões tropicais apresentam reprodução contínua, com alguns picos reprodutivos (Litulo, 2005; Costa e Soares-Gomes, 2009; Becker et al., 2019). Em *M. mordax*, picos reprodutivos na região subtropical foram associados a períodos de maior temperatura, enquanto na região tropical, esse evento foi associado a períodos de maior disponibilidade alimentar (Franzoso et al., 2009; Santos et al., 2020).

Na Amazônia, *M. mordax* é uma espécie comum e abundante em manguezais e várzeas de rios com água doce, sob o efeito de marés. A autoecologia dessa espécie na região amazônica é praticamente desconhecida e restrita a dados de levantamentos faunísticos regionais (Barros e Pimentel, 2001; Lima e Martinelli-Lemos, 2019) e estudo de zonação (Diele et al., 2010). A adaptação de *M. mordax* em condições oligohalinas torna essa espécie um bom modelo biológico para avaliar as amplas variações espaciais e sazonais salinidade características de estuários amazônicos sobre a biota estuarina (Thurman et al., 2013; Faria et al., 2017; Asp et al., 2018).

Nesse contexto, o presente estudo objetivou testar as seguintes hipóteses: i) a maior densidade e biomassa da espécie ocorre em áreas do estuário superior; ii) a maior densidade e biomassa da população ocorre em períodos de maior precipitação e baixa salinidade; iii) os picos reprodutivos, ou seja, maior frequência e densidade de fêmeas ovígeras ocorrem no período seco, associados a elevada salinidade. Dessa forma, o principal objetivo deste estudo é descrever a estrutura populacional de *M. mordax* em um estuário amazônico brasileiro, ao longo de um gradiente de salinidade em um eixo continente-oceano.

2. Metodologia

2.1. Amostragem

O estudo foi realizado no estuário da Baía de Japerica, localizado geograficamente entre os municípios de Primavera, São João de Pirabas e Quatipuru, e com o Oceano Atlântico ao norte, situado na região nordeste do Estado do Pará, costa amazônica do Brasil. O estuário possui área de aproximadamente 24 km, margeado por densas florestas de mangue e formado principalmente pelas águas do Rio Morcego (Santos et al., 2019). A região é caracterizada por regime de macromarés semi-diurnas com amplitude de 4-7 m (Araújo da Silva et al., 2009).

O clima da região é tropical úmido, apresentando uma temperatura média anual em torno de 27°C, umidade relativa superior a 80% e precipitação média anual variando entre 1750 e 2500 mm nos últimos 30 anos. (Moraes et al., 2005; De Andrade, 2017). Ao longo do ano, os índices de precipitação na região apresentam variações significativas, caracterizando um período chuvoso (> 400 mm/mês de dezembro a maio) e um período seco (< 200 mm/mês de junho a novembro) (Santos et al., 2024).

O estudo foi realizado em quatro áreas de manguezal (E1, E2, E3 e E4) no sentido superior – inferior do estuário (Figura 1), ao longo de um marcado gradiente de salinidade

(Santos et al., 2019). As coletas ocorreram trimestralmente durante a maré baixa, em doze campanhas trimestrais de amostragem, sendo seis no período chuvoso (maio/2013, fevereiro/2014, maio/2014, fevereiro/2015, maio/2015 e fevereiro/2016), e seis no período seco (agosto/2013, novembro/2013, agosto/2014, novembro/2014, agosto/2015 e novembro/2015). Em cada área, foram delimitados dois transectos de 100 m de comprimento paralelos a linha de maré baixa, separados por 50 m entre si. Em cada transecto, foram estabelecidos três quadrados de 1m², os quais foram delimitados por placas de PVC de 20 cm para evitar a fuga de organismos. Nos quadrantes, ocorreu a coleta manual dos caranguejos na superfície do substrato, além de escavação de 10 cm, no caso de ocorrência de tocas.

Em todas as ocasiões de coleta, por local, foi determinada a temperatura do ar e foram mensuradas a salinidade, temperatura, pH e oxigênio dissolvido da água na linha de maré baixa. Dados de precipitação pluviométrica para o período do estudo, referentes à estação meteorológica de Primavera, foram obtidos junto à Agência Nacional das Águas (ANA-Brasil).

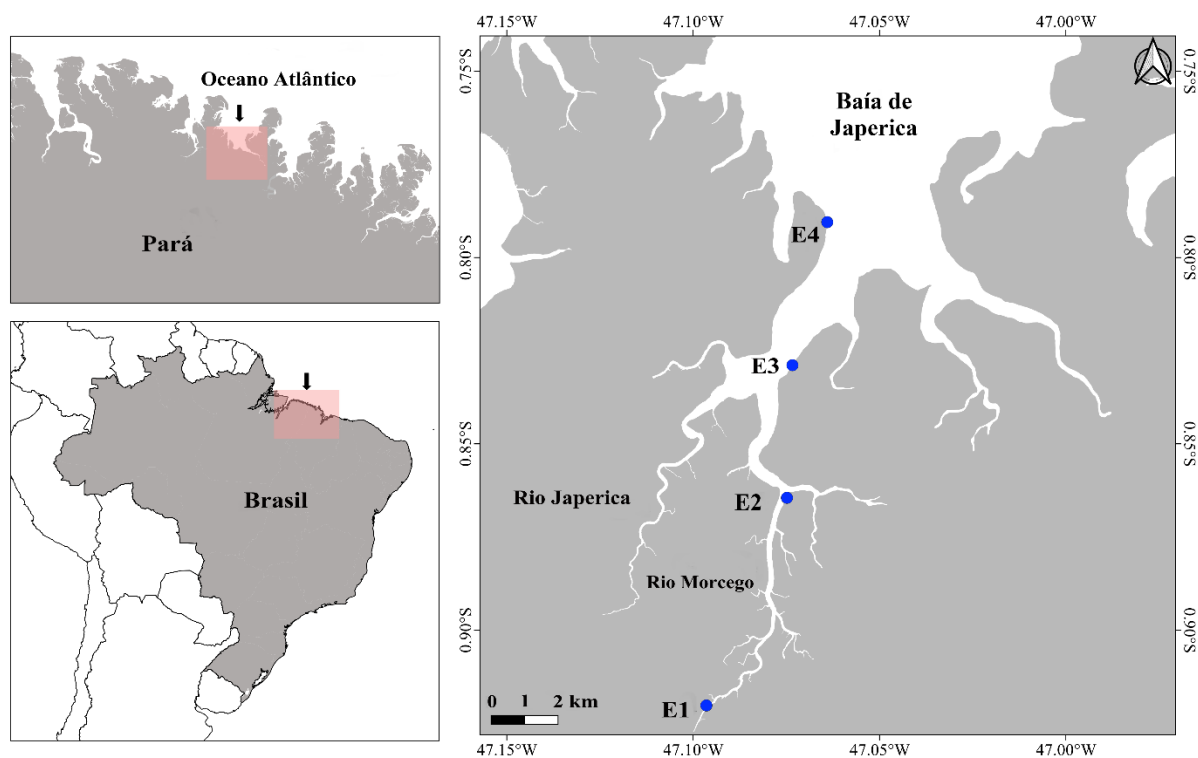


Fig. 1. Localização do estuário da Baía de Japerica (Estado do Pará, costa amazônica do Brasil), com indicação das áreas de amostragem de coletas (círculo azul), entre maio de 2013 e fevereiro de 2016.

2.2. Procedimentos de laboratório

Os organismos foram identificados baseados nas chaves e diagnoses de Bezerra (2012) e Masunari et al., (2020). Em laboratório, para cada organismo foi identificado o sexo (contagem de pleópodes, presença/ausência de gonopódios e heteroquelia) e mensurada a largura da carapaça (LC em mm). Além disso, os organismos foram classificados em maduros (machos e fêmeas) e imaturos (machos e fêmeas), ou seja, indivíduos com LC maiores ou menores que a menor fêmea ovígera (LC: 7,89 mm), respectivamente, seguindo o critério de distinção entre juvenis e adultos utilizado como para outros crustáceos (e.g., Patton e Robertson, 1980; Garcia e Mantellato, 2001; Teoh e Chong, 2014; Aviz et al., 2022b). Para fêmeas, foi ainda contabilizada as fêmeas ovígeras. Para calcular a biomassa, a relação peso-comprimento em massa seca livre de cinzas (gramas MSLC) foi estimada a partir da massa de 50 organismos de cada sexo, separados em classes de tamanho de 1,0 mm.

Para tanto, os organismos foram colocados individualmente em estufa a 60°C até atingirem peso seco constante, e posteriormente foram pesados em balança analítica (0,001 precisão). Em seguida, foram incinerados em mufla a 500°C por 4 horas, mantidos por 10 minutos em dessecador e pesados novamente. A massa seca livre de cinzas (MSLC) foi obtida pela diferença das duas pesagens.

2.3. *Análises estatísticas*

A diferença das médias de LC entre os sexos foi testada pelo Teste t para variâncias desiguais no estudo. A proporção sexual foi analisada pelo teste Qui-Quadrado para avaliar possível desvio significativo da proporção hipotética 1:1 para o período de estudo, por campanha e por classes de tamanho de LC.

Os dados de densidade (ind.m²), biomassa (g MSLC m²) total e por grupos (ovígeras, maduros e imaturos), e variáveis ambientais foram comparados entre as áreas de coleta (E1 a E4) e períodos sazonais (seco e chuvoso), por meio de análises de variância (bifatorial), seguida de teste Tukey. Anteriormente ao uso da ANOVA, os dados foram testados quanto a sua normalidade e homoscedasticidade das variâncias, por meio dos testes de Kolmogorov-Smirnov e Levene, respectivamente (Zar, 1999).

Para avaliar as variáveis ambientais que melhor se relacionaram com a distribuição espacial e sazonal dos caranguejos, foi aplicado um Modelo Linear Generalizado (GLM) ajustado para analisar a relação entre as variáveis ambientais e dados biológicos (abundância), utilizando a distribuição de Poisson. Anterior ao ajuste do modelo, foram excluídas variáveis ambientais com alta colinearidade (coeficiente de Spearman > 0,70).

As análises foram executadas no software R (versão 3.6.0.) e utilizado nível de significância de $\alpha = 0,05$.

3. Resultados

3.1. Dados ambientais

A precipitação pluviométrica apresentou elevadas variações sazonais, com os meses considerados chuvosos exibindo maiores índices de precipitação (196-557 mm/mês). Por outro lado, os meses do período seco apresentaram valores mínimos de precipitação (0-61 mm/mês) (Fig. 2).

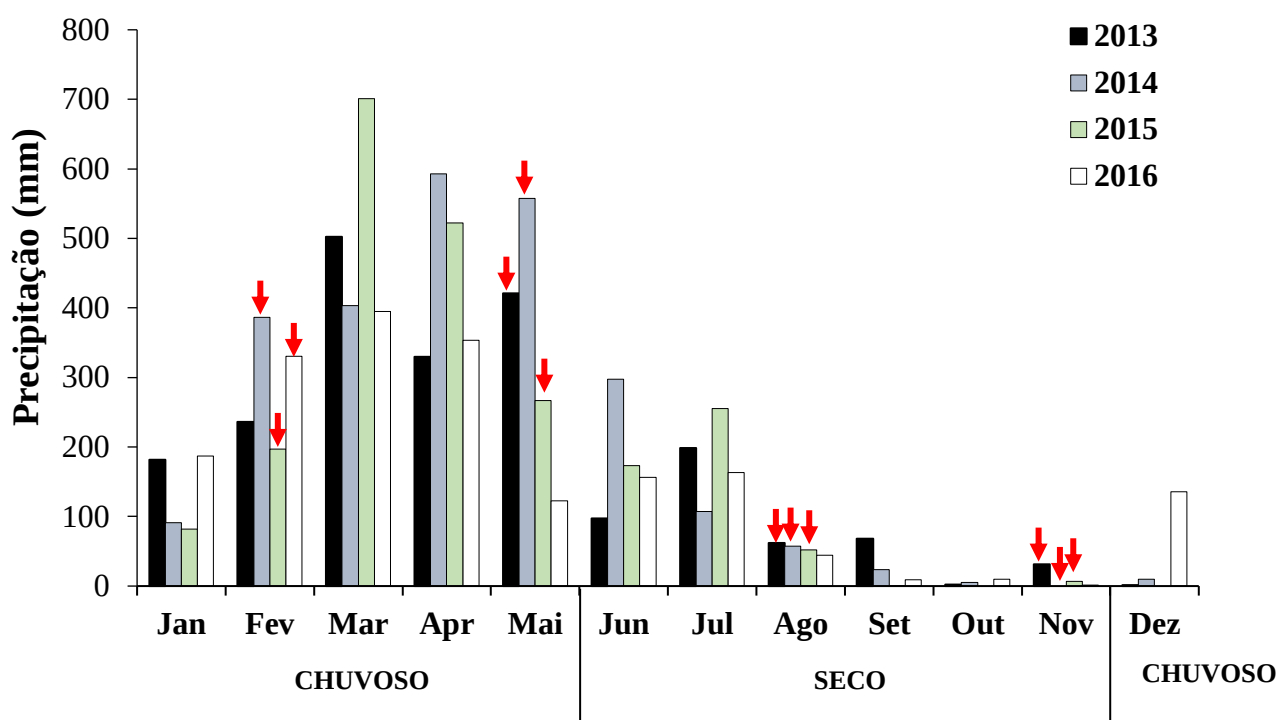


Fig. 2. Precipitação pluviométrica (mm) acumulada por mês entre 2013 e 2016 para a Baía de Japerica, PA. As setas indicam os meses de coleta de *Minuca mordax*. Dados: Estação Pluviométrica de Primavera (ANA, Brasil).

As demais variáveis ambientais também apresentaram variação sazonal (Tabela 1). O período chuvoso apresentou menores valores médios de temperatura do ar ($28,8 \pm 2,2$ °C) (DP), temperatura da água ($28,4 \pm 0,8$ °C), condutividade elétrica ($26,6 \pm 12,0$ μ S/cm), oxigênio dissolvido ($5,6 \pm 1,2$), pH ($7,2 \pm 0,3$) e salinidade ($12,8 \pm 8,7$), que variou entre 0 a 28. Diferentemente, o período seco apresentou maiores médias de temperatura do ar ($29,6 \pm 1,5$ °C), temperatura da água ($28,8 \pm 1,0$ °C), condutividade elétrica ($54,9 \pm 7,9$ μ S/cm), oxigênio dissolvido ($6,3 \pm 1,4$) e salinidade ($29,8 \pm 9,8$), variando entre 0 e 40,5.

Os testes de ANOVA e pareados, indicaram variações espaciais significativas para variáveis ambientais. A temperatura do ar, variou entre áreas, com menor média no em áreas mais superiores do estuário (E1 ou E2) em relação às demais, durante ambos os períodos sazonais. A temperatura da água apenas diferiu no período seco, ao contrastar novamente as áreas mais superiores do estuário (E1 ou E2), de menor média, com as do estuário médio-inferior (E3 ou E4). Ao contrário, a condutividade foi diferente apenas no período chuvoso, com menores valores em E1 e E2, em relação a E3 e/ou E4. Para a salinidade, o mesmo padrão ocorreu no período seco, mas diferenças também ocorreram no chuvoso, ao comparar E1 (menor média) às demais áreas (Tabela 1).

A variação longitudinal do oxigênio dissolvido foi similar em ambos os períodos, com menores médias em áreas mais superiores do estuário (E1 ou E2) e médio (E3) em contraste ao estuário mais inferior (E4). O pH diferiu apenas no período seco, com menor média no estuário superior (E1) em comparação às demais áreas (Tabela 1).

Diferenças sazonais ocorreram principalmente para condutividade elétrica, oxigênio dissolvido e salinidade em todas as áreas, com maiores valores no período seco. Ainda, ocorreram diferenças em E2 para a temperatura do ar, no estuário médio (E3) e inferior (E4) para a temperatura da água, e áreas do estuário superior-inferior (E2 a E4) para o pH, com maiores valores no período seco.

Tabela 1 – Variáveis ambientais registradas nas áreas e períodos sazonais, estuário da Baía de Japerica (costa amazônica brasileira). Temp.: temperatura.; O.D: oxigênio dissolvido. As letras maiúsculas indicam resultados do teste Tukey para diferenças entre áreas ($A \neq B \neq C$), dentro de um período sazonal, e entre período ($a \neq b$) para um mesmo local, $*p < 0,05$.

Períodos/ Áreas	Temp. ar °C	Temp. água °C	Condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Salinidade	O.D (mg/L)	pH
Chuvoso						
E1	28,9 $\pm$ 1,5 Aa	28,3 $\pm$ 0,7 Aa	19,7 $\pm$ 13,9 Aa	2,8 $\pm$ 2,5 Aa	5,2 $\pm$ 1,7 Aa	7,2 $\pm$ 0,3 Aa
E2	27,5 $\pm$ 2,0 Ba	28,3 $\pm$ 1,0 Aa	24,0 $\pm$ 10,9 ABa	12,8 $\pm$ 6,5 Ba	5,3 $\pm$ 0,8 Aa	7,1 $\pm$ 0,3 Aa
E3	29,2 $\pm$ 3,1 Ab	28,4 $\pm$ 0,7 Aa	29,5 $\pm$ 11,6 BCa	16,5 $\pm$ 9,0 BCa	5,4 $\pm$ 1,3 Aa	7,1 $\pm$ 0,3 Aa

E4	29,7±2,0 Ab	28,5±0,9 Aa	33,3±10,6 Ca	19,2±6,0 Ca	6,5±0,7 Ba	7,3±0,3 Aa
Seco						
E1	28,3±0,9 Ba	27,9±0,9 Aa	51,7±12,2 Ab	20,2±13,0 Ab	4,4±0,7 Bb	7,4±0,3 Aa
E2	29,7±1,4 Ab	28,7±0,6 Ba	53,6±8,8 Ab	32,9±7,3 Bb	6,3±0,9 Ab	7,7±0,2 Bb
E3	30,0±1,2 Ab	29,3±1,3 Cb	54,6±6,2 Ab	34,0±4,9 Bb	6,7±0,8 Ab	7,6±0,3 ABb
E4	29,8±1,9 Ab	29,0±0,9 Cb	55,5±4,9 Ab	32,6±6,1 Bb	8,1±0,4 Cb	8,0±0,2 Bb
ANOVA						
Período (1)	F=13,433*	F=15,937*	F=591,435*	F=448,584*	F=39,472*	F=133,764*
Local (2)	F=11,112*	F=13,306*	F=12,285*	F=68,859*	F=73,179*	F=5,163*
1 x 2	F=7,376*	F=8,208*	F=3,335*	F=2,009*	F=20,131*	F=5,163*

3.2. Estrutura populacional

Um total de 1001 caranguejos foi coletado, dos quais 527 machos e 474 fêmeas (29 ovígeras) (Tabela 2). Os machos (LC = 4,37 a 20,80 mm) foram significativamente ($t=4,34$; $p<0,01$; $n=1001$) maiores do que as fêmeas (LC = 5,55 a 16,45 mm). A LC das fêmeas ovígeras variou entre 7,89 e 14,99 mm.

Tabela 2 – Número de indivíduos, abundância relativa e tamanho por categoria populacional de *Minuca mordax* coletados entre maio de 2013 e fevereiro de 2016 no estuário da Baía de Japerica, PA, costa amazônica brasileira.

Categorias	N	Abundância relativa (%)	LC (mm)	
			Min-Max	Média ± DP
Machos	527	52,6%	4,37 – 20,80	11,31 ± 2,0
Fêmeas	474	47,4%	5,55 – 16,45	10,79 ± 1,9
Não-ovígeras	445	93,8%	5,55 – 16,45	10,79 ± 1,9
Ovígeras	29	6,2%	7,89 -14,99	10,74 ± 1,9
Total	1001	100	4,37 – 20,80	11,06 ± 2,0

N= número de caranguejos; LC= largura da carapaça; DP= desvio padrão.

A proporção sexual da população foi de 1, 1:1 (macho: fêmea) ($\chi^2=1,45$; $p=0,24$; $df=1$), e não diferiu da esperada (1:1). Em algumas campanhas ocorreu predominância significativa de machos ou fêmeas (Fig. 3-A). As fêmeas foram mais frequentes nas classes de tamanho menores (5-7 mm) e intermediárias (7-13 mm), enquanto os machos predominaram nas classes maiores (>15 mm) (Fig. 3-B).

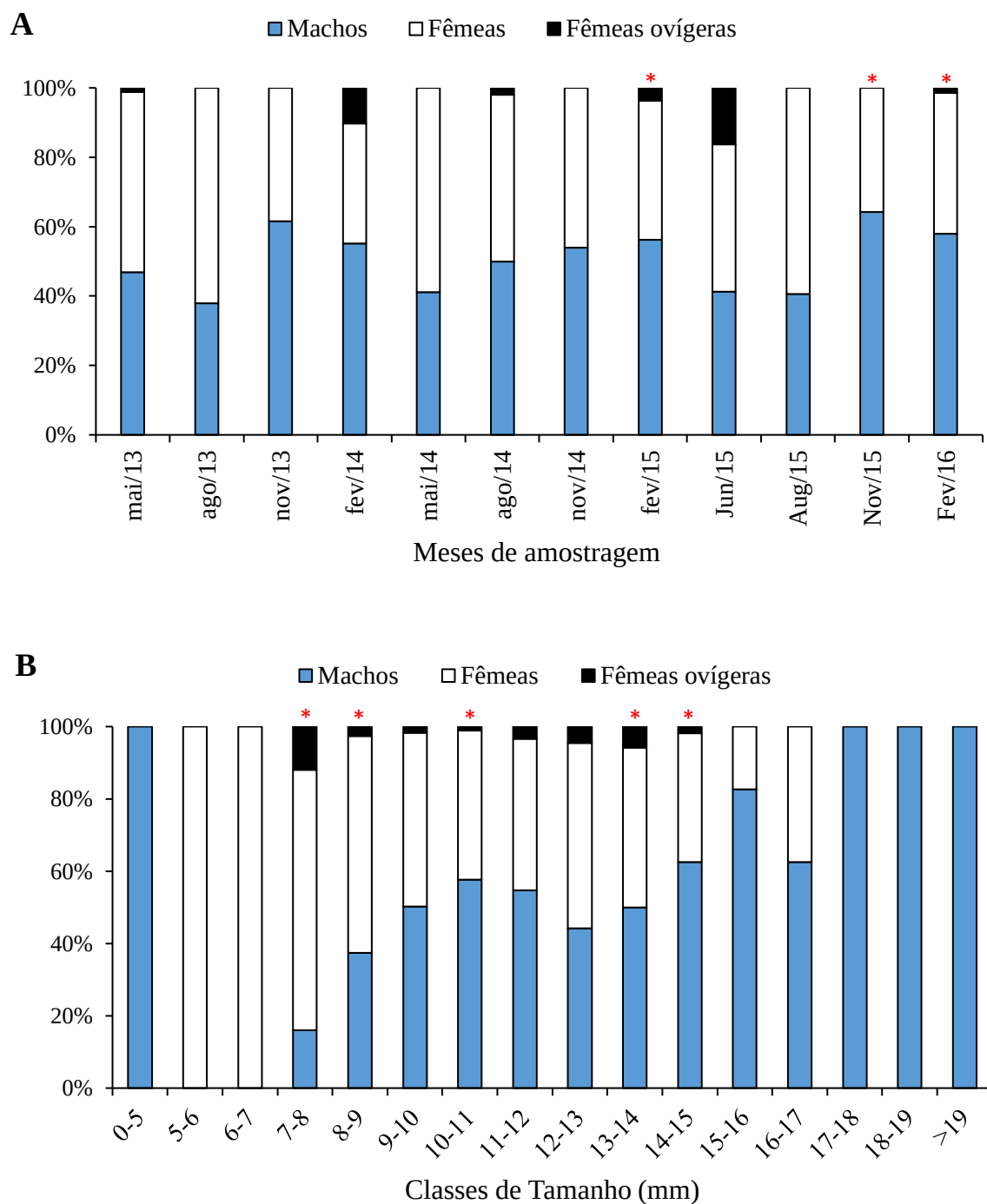


Fig. 3. *Minuca mordax*: (A) Porcentagem de machos, fêmeas e fêmeas ovígeras em cada mês, (B) Porcentagem de machos, fêmeas e fêmeas ovígeras em classes de tamanho (LC, mm) de caranguejos. Os asteriscos indicam um desvio significativo da proporção de 1:1.

3.3. Densidade e biomassa

A densidade e a biomassa de *M. mordax* apresentaram resultados muito semelhantes quanto aos testes analisados (Figura 4, A-B). Esses parâmetros foram mais

elevados em áreas mais superiores do estuário e no período chuvoso, variando significativamente entre áreas e períodos (Tabela 3). Em ambos os períodos sazonais, a densidade da espécie aumentou em direção ao estuário superior, com médias variando de 0,02 (E4) a 9,27 ind. m² (E2) no chuvoso, e de 0,5 (E4) a 5,38 ind. m² (E1) no seco. Esse mesmo padrão ocorreu para a biomassa, tanto no período chuvoso, 1,16x10⁴ (E4) a 0,04 g/m² (E1), quanto no período seco, 4,42x10³ g/m² (E4) a 0,02 g/m² (E1). Resultados dos testes aos pares, indicaram que os valores de densidade e biomassa das áreas mais superiores (E1 e/ou E2) do estuário foram significativamente maiores as demais, em ambos os períodos (Fig. 4, A-B). Em relação às mudanças sazonais, maiores densidades e biomassas ocorreram no período chuvoso, com diferença significativa apenas na área E2.

Tabela 3 - Resultados da análise de variância (ANOVA) comparando áreas e períodos sazonais da densidade e biomassa da espécie *Minuca mordax* coletados entre maio de 2013 e fevereiro de 2016 no estuário da Baía de Japerica, PA, costa amazônica brasileira, utilizando *p<0,05.

Fonte de variação	gL	SS	MS	F	p
DENSIDADE					
Local	3	2905,35	968,45	27,51	<0,01*
Período	1	348,92	348,92	9,91	<0,01*
Local*Período	3	472,87	157,62	4,47	<0,01*
BIOMASSA					
Local	3	0,06	0,02	24,32	<0,01*
Período	1	0,00	0,00	6,15	<0,01*
Período*Local	3	0,00	0,00	3,42	<0,01*

gL=graus de liberdade; SS=soma dos quadrados; MS=quadrado médio.

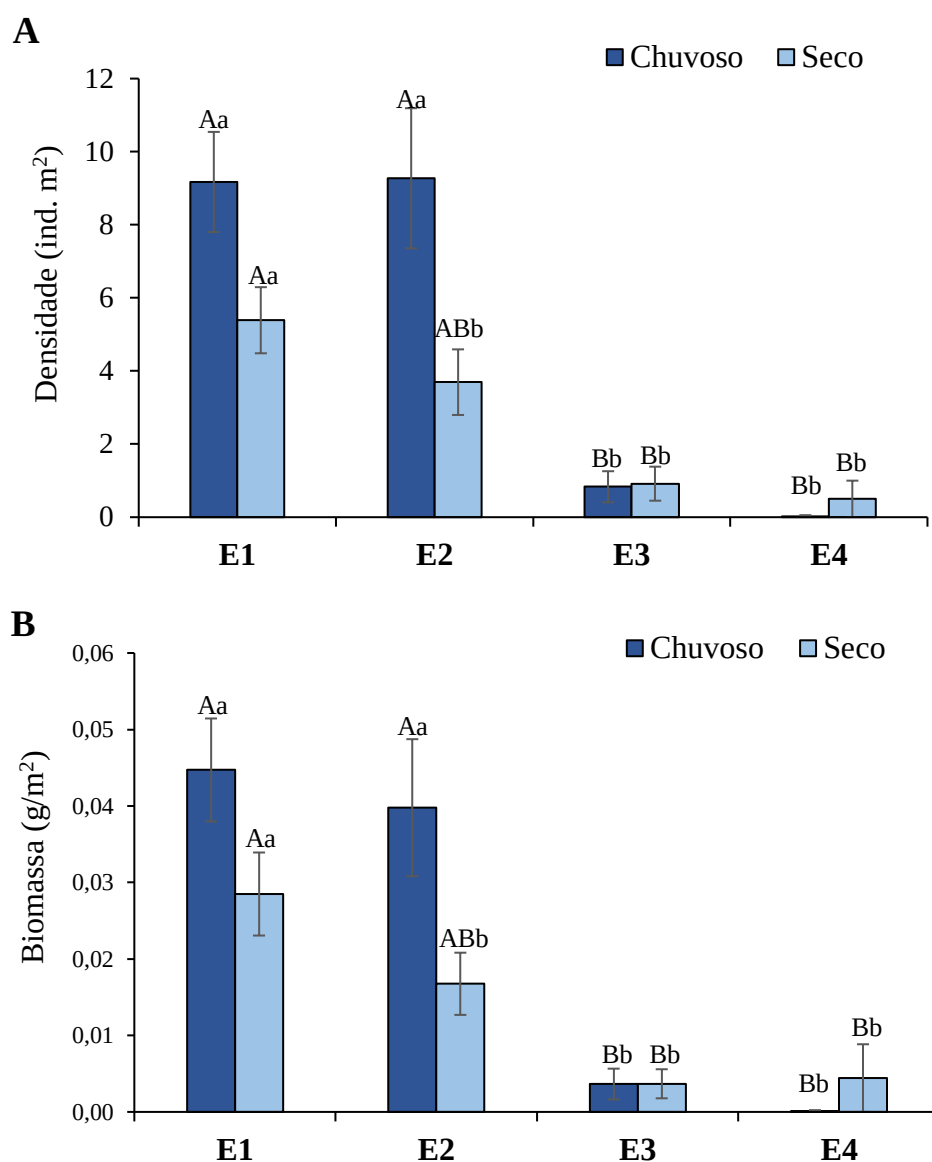


Fig. 4. A) Densidade média (ind. m²) e B) biomassa média (g/m²) da população de caranguejos de *Minuca mordax* entre maio de 2013 e fevereiro de 2016 no estuário da Baía de Japerica, PA, costa amazônica brasileira. Resultados da ANOVA, *p<0,05. As letras maiúsculas indicam resultados do teste Tukey para diferenças entre áreas (A≠B), dentro de um período sazonal, e entre período (a ≠ b) para um mesmo local.

Considerando os grupos, para os indivíduos maduros, as áreas superiores (E1 e/ou E2) também apresentaram maior densidade e biomassa, diferindo das áreas mais inferiores (E3 e E4) em ambos os períodos. Entre períodos, somente na área E2, ocorreu diferença significativa, com maiores valores de densidade e biomassa para o período chuvoso, quando comparado ao período seco. Os imaturos apresentaram maior densidade significativa no estuário superior (E1) em comparação às áreas inferiores (E3 e E4) em ambos os períodos,

no entanto, os testes aos pares não indicaram mudanças sazonais significativas. Em relação à biomassa de imaturos, apenas no período chuvoso ocorreu diferença significativa entre áreas dos estuários, sendo maior em E2 em comparação as demais áreas, enquanto sazonalmente, não indicou diferenças significativas (Tabelas 4 e 5). As fêmeas ovígeras apresentaram maior densidade e biomassa nas áreas mais superiores do estuário (E1 ou E2), em ambos os períodos, e sem diferenças sazonais significativas.

Tabela 4- Médias da densidade entre áreas e períodos entre grupos populacionais de *Minuca mordax* entre maio de 2013 e fevereiro de 2016 no estuário da Baía de Japerica, PA, costa amazônica brasileira. Resultados da ANOVA, * $p < 0,05$. As letras maiúsculas indicam resultados do teste Tukey para diferenças entre áreas ($A \neq B$), dentro de um período sazonal, e minúsculas para diferenças ($a \neq b$) entre períodos sazonais.

DENSIDADE			
Chuvoso	Maduros	Imaturos	Ovígeras
E1	9,08 $\pm$ 1,3 Aa	0,08 $\pm$ 0,0 A	0,27 $\pm$ 0,1 ABab
E2	9,05 $\pm$ 1,8 Aa	0,08 $\pm$ 0,0 A	0,47 $\pm$ 0,1 Bb
E3	0,83 $\pm$ 0,4 Bb	-	-
E4	0,02 $\pm$ 0,0 Bb	-	0,02 $\pm$ 0,0 Aa
Seco			
E1	5,27 $\pm$ 0,8 Aa	0,11 $\pm$ 0,0 A	0,02 $\pm$ 0,0 Aa
E2	3,69 $\pm$ 0,8 ABb	-	-
E3	0,88 $\pm$ 0,4 Bb	0,02 $\pm$ 0,0 B	-
E4	0,50 $\pm$ 0,5 Bb	-	-

Tabela 5- Médias da biomassa entre áreas e períodos entre grupos populacionais *Minuca mordax* entre maio de 2013 e fevereiro de 2016 no estuário da Baía de Japerica, PA, costa amazônica brasileira. Resultados da ANOVA, * $p < 0,05$. As letras maiúsculas indicam resultados do teste Tukey para diferenças entre áreas ($A \neq B$), dentro de um período sazonal, e minúsculas para diferenças ($a \neq b$) entre períodos sazonais.

BIOMASSA			
Chuvoso	Maduros	Imaturos	Ovígeras
E1	0,04 $\pm$ 0,0 Aa	0,0001 $\pm$ 0,0 ABa	0,001 $\pm$ 0,0 ABa
E2	0,03 $\pm$ 0,0 Aa	0,0003 $\pm$ 0,0 Ab	0,001 $\pm$ 0,0 Ab
E3	0,0 $\pm$ 0,0 Bb	-	-
E4	0,0 $\pm$ 0,0 Bb	-	0,0001 $\pm$ 0,0 Ba

Seco			
E1	0,02 ± 0,0 Aa	0,0002 ± 0,0 Aab	0,001 ± 0,0 a
E2	0,01 ± 0,0 ABb	-	-
E3	0,0 ± 0,0 Bb	0,00004 ± 0,0 Aab	-
E4	0,0 ± 0,0 Bb	-	-

3.4. Relação entre dados ambientais e biológicos

O modelo GLM revelou que associado aos efeitos do fator espacial e temporal, as variáveis de temperatura do ar, pH, oxigênio dissolvido e salinidade foram preditores significativos da densidade da espécie (Tabela 6). No geral, relações negativas foram observadas entre essas variáveis ambientais e a densidade. A maior frequência e densidade de organismos ocorreu em salinidade até cerca de 20, sob menor temperatura do ar (<30°C), pH (>8.0) e águas menos oxigenadas (< 6 mg/L) (Figura 5).

Tabela 6- Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) entre dados biológicos e variáveis ambientais, *p<0,05.

	Degr. of Freedom	Wald Stat.	p
Intercept	1	0,00	0,99
Temp. Ar	1	41,22	<0,01*
pH	1	8,97	<0,01*
O.D.	1	78,54	<0,01*
Salinidade	1	15,71	<0,01*
Período	1	0,00	0,99
Local	3	309,90	<0,01*
Período*Local	3	3,20	0,36

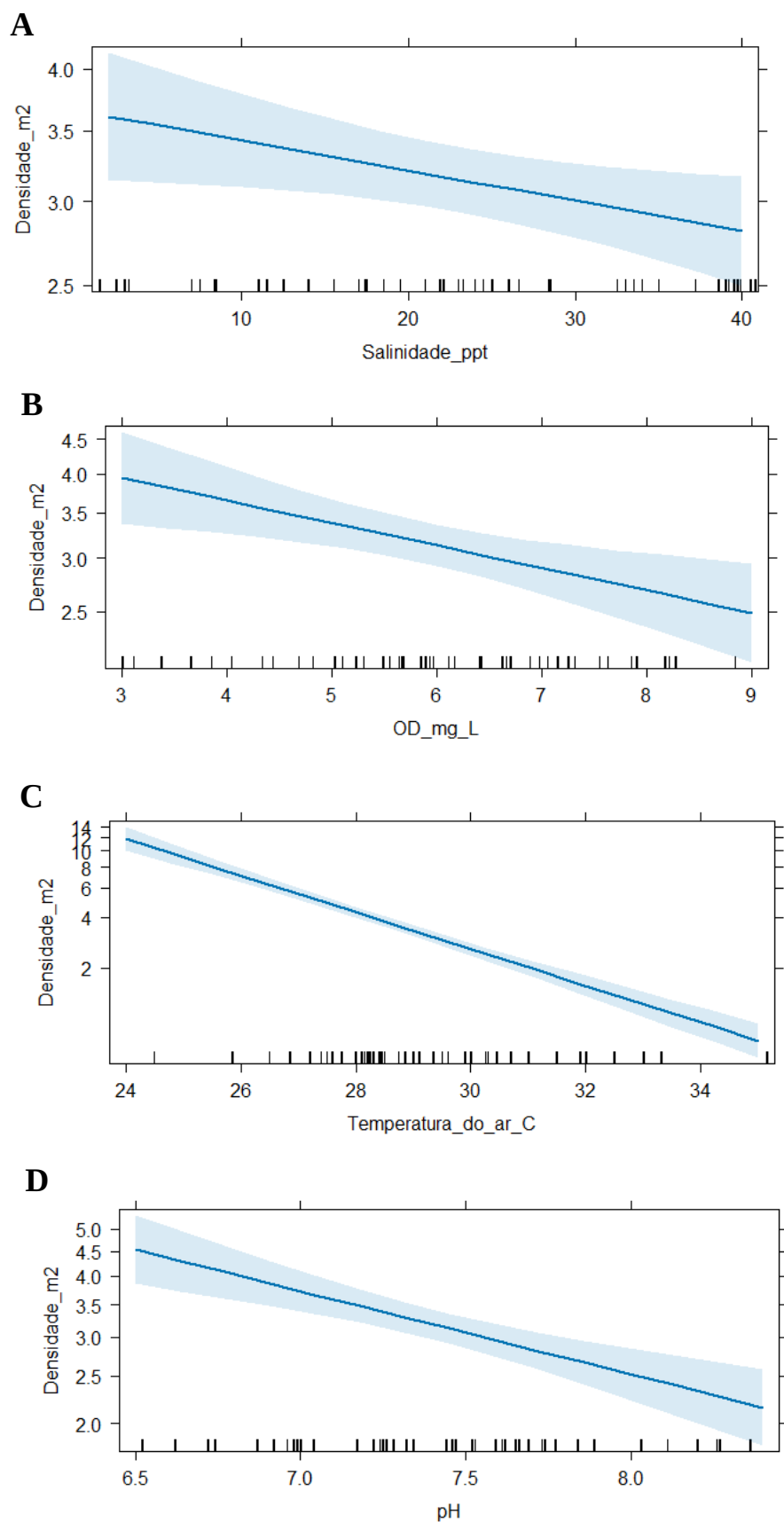


Figura 5 – Relações entre a densidade de *Minuca mordax* e variáveis ambientais mensuradas no estuário da Baía de Japerica (costa amazônica brasileira).

4. Discussão

Nosso estudo indicou que a população de *M. mordax* se mantém bem estabelecida no estuário da baía de Japerica, habitando principalmente as áreas estuarinas mais internas, onde a influência da salinidade é menor durante os períodos sazonais. Em geral, a população apresentou proporção sexual equilibrada, em concordância com o verificado em outras populações da espécie ao longo do litoral do Brasil (Tabela 7). No entanto, foram identificados desvios significativos em favor de um dos sexos em algumas campanhas de coleta. A mortalidade entre sexos e o crescimento diferenciais, indicado ao analisar as classes de tamanho, podem ter potencial de desequilibrarem a proporção sexual em caranguejos chama-maré (Johnson, 2003; Ewers, 2019).

Os machos de *M. mordax* da população estudada foram maiores do que as fêmeas, predominando nas maiores classes de LC. Esse é um padrão típico para caranguejos chama-maré, incluindo outras populações da espécie na costa brasileira (Tabela 7). Machos maiores têm mais chances de sucesso no cortejo de fêmeas e defesa da toca (Crane, 1975; Christy e Salmon, 1984). Por outro lado, a limitação do crescimento somático das fêmeas pode estar associada ao elevado custo energético para a maturação gonadal e incapacidade de muda durante o período de incubação dos ovos (Johnson, 2003; Hartnoll, 2006).

A menor fêmea ovígera de *M. mordax* capturada na Baía de Japerica teve LC menor, quando comparada com outras populações dessa espécie em estuários do Brasil (Tabela 7), indicando uma possível maturidade mais precoce da espécie na costa amazônica. De fato, em áreas tropicais, a maturação precoce e menor tamanho são associados a maior temperatura e ao metabolismo acelerado dos organismos, limitando seu crescimento (Pauly, 1981). Em braquiúros, o tamanho da maturidade sexual pode ser regulado por alguns fatores como a oferta de alimento, temperatura e competição intraespecífica, contribuindo para a aceleração do metabolismo e desenvolvimento dos tecidos gonadais (Hines, 1989; Castiglioni e Negreiros-Fransozo, 2006).

No presente estudo, 6,2% das fêmeas coletadas estavam ovígeras, ocorrendo praticamente apenas no período chuvoso. Em geral, os chama-maré apresentam reprodução contínua ao longo do ano, mas com picos de reprodução, podendo estar associados a disponibilidade alimentar (Santos et al., 2020) ou a grandes mudanças no volume de águas estuarinas, como na Amazônia (Lima et al., 2022). Ao contrário da nossa hipótese inicial, a maior abundância de fêmeas ovígeras foi registrada no período chuvoso, o que pode sugerir uma possível estratégia da espécie para em garantir sua dispersão das larvas até as águas costeiras mais salinas em momento com grande vazão fluvial. Um estudo de dispersão larval na Plataforma Continental Amazônica demonstrou que a maior abundância de larvas de *Minuca rapax*, congênere de *M. mordax*, ocorreu mais próximo a costa, sugerindo também a exportação larval (Lima et al., 2022). Por outro lado, um estudo para a região subtropical brasileira com populações de *M. mordax*, registrou ligeira limitação de troca genética entre as populações, considerando a espécie como modelo para estratégia de retenção larval nos estuários estudados (Martins et al., 2024). Essa ambiguidade deixa claro que ainda é necessário um entendimento do ciclo de vida larval de *M. mordax* em estuários amazônicos.

Confirmando a hipótese inicial, a maior densidade e biomassa de *M. mordax* ocorreram no estuário superior e período chuvoso. Contudo, os resultados evidenciam a alta tolerância da espécie a variações de salinidade, como descrita por Thurman et al., (2017), visto que essas áreas de manguezal estão sob salinidade entre 0 a 29 durante o período chuvoso, mas que alcançam valores superiores a 40 no período seco. Dessa forma, no presente estudo, a espécie ocorreu em condições naturais em faixas de salinidade bem mais elevadas, quando comparado aos demais registros de populações de áreas subtropicais (Tabela 7). Ademais, a baixa densidade da espécie no estuário inferior pode sugerir que *M. mordax* seja menos tolerante a salinidade elevada ao longo de todo ano, que poderia até mesmo reduzir seu sucesso na competição com outras espécies nas áreas mais salinas.

Nos estuários amazônicos, as variações temporais da precipitação pluviométrica e da salinidade refletem a correlação bem delineada entre essas variáveis, associadas ao clima, níveis da precipitação e ao ciclo da maré, e as respostas a esses fatores estão relacionadas à tolerância fisiológica dos organismos. Esses ajustes e diferentes respostas as condições ambientais dos estuários amazônicos são indicados em estudos com outras populações de chama-maré. Por exemplo, para *Minuca rapax* foi observado a maior abundância em área com maior influência de água doce, mas durante o período seco (Nóbrega e Martinelli-Lemos, 2016). Na baía de Japerica, para *Uca maracoani*, as mais altas abundâncias ocorreram no período de chuva, contudo, seus picos reprodutivos foram registrados no período seco (Aviz et al., 2024).

Além da salinidade, os resultados sugerem que outras variáveis como temperatura do ar, pH e oxigênio dissolvido podem ser indicativos importantes na distribuição da espécie. Nesse estuário tropical, maiores temperaturas do ar ocorreram nas áreas do estuário inferior e período seco, associadas a menor densidade e biomassa de caranguejos. Embora a temperatura não seja frequentemente referida como um fator modulador na região equatorial, para espécies do entremarés, suas elevações podem indicar maior estresse por dessecação e exposição ao ar. Dessa forma, a desidratação e o estresse metabólico devido às taxas de dessecação podem resultar em mortalidade ou diminuição das atividades de reprodução e alimentação devido ao maior tempo de recuo em tocas (Vianna et al., 2020; Aviz et al., 2024). Além disso, em altas temperaturas, a reserva de energia e atividades de superfície podem ser restringidas em outras espécies de caranguejos chama-maré do Atlântico Sul (Vianna et al., 2020).

Da mesma forma, as demais variáveis demonstram um padrão sazonal, com um aumento do pH e oxigênio dissolvido em direção a região costeira, assim como temperaturas mais altas no período menos chuvoso, conforme registrado em outros estuários amazônicos

(Pereira et al., 2010; Lima et al., 2014; Monteiro et al., 2015). Em outros estuários amazônicos, o gradiente crescente do pH e oxigênio dissolvido em direção ao estuário inferior foi associado a influência das águas oceânicas (Pereira et al., 2010; Lima et al., 2014; Monteiro et al., 2015). As águas marinhas tendem a ter mais pH básico e serem mais oxigenadas do que as dos estuários (Monteiro et al., 2015). A relação entre mudanças de pH e a fisiologia de *M. mordax* foi avaliada, mas sob águas ácidas (6,5 e 5,8), médias (25 e 30) e altas salinidades (35 a 45), e revelou respostas no metabolismo de aminoácidos e na demanda energética, que podem acarretar alterações no crescimento e na reprodução (Strefezza, 2019).

Diante dos resultados, propõe-se que a distribuição da população de *M. mordax* no estuário da Baía de Japerica seja influenciada principalmente pela salinidade, modulando sua densidade e biomassa ao longo do tempo e espaço. Apesar das acentuadas variações sazonais dos fatores abióticos em estuários amazônicos, a presença da espécie demonstra uma grande plasticidade fisiológica da população local.

5. Conclusão

Apesar das consideráveis variações sazonais nas características ambientais, uma população bem estabelecida de *M. mordax* foi encontrada no estuário da Baía de Japerica. A população amazônica apresentou proporção sexual equilibrada, com machos de tamanho corporal maior do que as fêmeas, em conformidade com diversos estuários do Atlântico Sul. Mudanças temporais e espaciais significativas da densidade e biomassa foram identificadas, com seus maiores valores nas áreas do estuário superior e durante o período de maior precipitação pluviométrica e menor salinidade. Baseado na frequência de fêmeas ovígeras, sugere-se que haja maior intensidade reprodutiva durante o período chuvoso. A espécie, que comumente é encontrada em ambientes oligohalinos, foi capaz de habitar áreas estuarinas que experimentam amplas variações de salinidade ao longo do ano. O presente estudo é

pioneiro ao descrever aspectos populacionais de *M. mordax* em manguezais amazônicos. Apesar dos evidentes efeitos da salinidade, recomenda-se mais estudos sob a perspectiva das respostas fisiológicas, além da avaliação de outros aspectos ambientais, como as características do sedimento e cobertura vegetal, que podem ampliar a compreensão dos mecanismos de distribuição da espécie.

Tabela 7- Aspectos populacionais de *Minuca mordax* de diferentes localidades do litoral brasileiro.

Localidade	Largura da carapaça (mm)				Razão sexual	Pico reprodutivo	Faixa de salinidade	Fonte
	Média	Maior macho	Maior fêmea	Menor fêmea ovígera				
						Período		
Estuário da Baía de Japerica (0°S)	11,06	20,80	16,45	7,89	1,1:1	chuvoso	0 – 40,5	Presente estudo
Estuário do Rio Itajaí-Açú (26°S)	16,60	26,1	20,8	12,2	1,3:1	-	9,2 - 17,3	Scalco et al. (2016)
Manguezal de Itacuruçá, Baía de Sepetiba (22°S)	11,90	20,8	19,9	-	1:0,55*	-	-	Bedê et al. (2008)
Ilha do Chapeuzinho, Baía de Guaratuba (25°S)	-	20,0	18,9	-	0,89:1	-	0,0 – 16,0♦	Masunari e Dissenha (2005)
						Período		
Rio Igaraçu, Parnaíba (02°S)	16,14	25,1	22,0	10,5	1:0,35*	chuvoso	-	Santos et al. (2020)
Rio Igaraçu, Parnaíba (02°S)	16,12	21,1	22,0	-	2,9:1	-	-	Santos Filho et al. (2016)
Itamambuca, Ubatuba (23°S)	15,25	22,9	20,8	12,9	1,05:1	Verão	2,0 – 5,7◇	Fransozo et al. (2009)

*Desvio da proporção sexual 1:1; ♦Masunari (2006); ◇ variação média da salinidade (Castiglioni e Negreiros-Fransozo, 2006).

6. Referências

- Allen, B. J., Rodgers, B., Tuan, Y., Levinton, J. S., 2012. Size-dependent temperature and desiccation constraints on performance capacity: implications for sexual selection in a fiddler crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 438, 93-99. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.09.009>.
- Araújo da Silva, C., Souza-Filho, P.W.M., Rodrigues, S.W.P., 2009. Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Continental Shelf Research*, 29, 619–631. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2008.09.018>.
- Asp, N.E., Gomes, V.J.C., Schettini, C.A.F., Souza-Filho, P.W.M., Siegle, E., Ogston, A.S., Nitttrouer, C.A., Silva, J.N.S., Nascimento, W.R., Souza, S.R., Pereira, L.C.C., Queiroz, M.C., 2018. Sediment dynamics of a tropical tide-dominated estuary: turbidity maximum, mangroves and the role of the Amazon River sediment load. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 214, 10–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.004>.
- Aviz, D., Amorim Carmona, P., Caroline de Castro Barbosa, A., Rannieri Meira dos Santos, C., 2022a. Fecundity and reproductive patterns of the fiddler crab *Uca maracoani* Latreille 1802-1803 in an Amazonian estuary in northern Brazil. *Invertebrate Reproduction and Development*, 66(3–4), 197–207. <https://doi.org/10.1080/07924259.2022.2125353>.
- Aviz, D., Rosa Filho, J. S., dos Santos, T. M., dos Santos, C. R. M., 2022b. Brachyuran crab diversity and the population biology of *Panopeus americanus* on a tropical Sabellariidae (Polychaeta: Annelida) reef. *Regional Studies in Marine Science*, 53, 102415. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102415>.
- Aviz, D., Petracco, M., Carmona, P. A., Dos Santos, C. R. M., 2024. Influence of environmental patterns on the population structure and secondary production of the fiddler crab *Uca maracoani* (Latreille) in the Amazon mangroves. *Marine Environmental Research*, 199, 106603. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2024.106603>.
- Azevedo, D. S., Silva, J. V. C. L., Castiglioni, D. S., 2017. Population biology of *Uca maracoani* in a tropical mangrove. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*, 33, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s41208-015-0008-0>.
- Barros, M. P. D., Pimentel, F. R. 2001. A Fauna de Decapoda (Crustacea) do Estado do Pará, Brasil: lista preliminar de espécies. <https://repositorio.museu-goeldi.br/handle/mgoeldi/660>.
- Becker, J., Silva Castiglioni, D., Ozga, A. V., 2019. Biologia populacional de *Minuca rapax* (SMITH, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em um manguezal do nordeste brasileiro. *Revista Nordestina de Zoologia, João Pessoa*, 12(1), 65-91.
- Bedê, L. M., Oshiro, L. M. Y., Mendes, L. M. D., Silva, A. A., 2008. Comparação da estrutura populacional das espécies de *Uca* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) no Manguezal de Itacuruçá, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira De Zoologia*, 25(4), 601–607. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000400004>.
- Bezerra, L. E. A., 2012. The fiddler crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae: genus *Uca*) of the South Atlantic Ocean. *Nauplius*, 20, 203-246.
- Castiglioni, D. D. S., Negreiros-Fransozo, M. L., 2006. Physiologic sexual maturity of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in Ubatuba, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 239-248. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000300009>.

- Costa, T., Soares-Gomes, A., 2009. Population structure and reproductive biology of *Uca rapax* (Decapoda: Ocypodidae) in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 26, 647-657. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702009000400009>.
- Crane, J., 1975. Fiddler Crabs of the World (Ocypodidae, Genus). Princeton University Press, New Jersey. <https://doi.org/10.1515/9781400867936>.
- Christy, J.H., Salmon, M., 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Reviews*, 59, 483–509. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1984.tb00412.x>.
- Checon, H. H., Costa, T. M., 2017. Fiddler crab (Crustacea: Ocypodidae) distribution and the relationship between habitat occupancy and mouth appendages. *Marine Biology Research*, 13(6), 618–629. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1273530>.
- De Andrade, V. M. S., Cordeiro, I. M. C. C., Schwartz, G., Rangel-Vasconcelos, L. G. T., Oliveira, F. D. A., 2017. Considerações sobre clima e aspectos edafoclimáticos da mesorregião Nordeste paraense. In: CORDEIRO, I.M.C.C., RANGEL-VASCONCELOS, L.G., SCHWARTZ, G., OLIVEIRA, F.D.A. 2017. Belém: EDUFRA. pp. 59–96.
- De Grande, F.R., Arakaki, J.Y., Marochi, M., Costa, T.M., 2021. Cold water temperatures define the poleward range limits of South American fiddler crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 260, 107494. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107494>.
- Diele, K., Koch, V., 2010. Comparative Population Dynamics and Life Histories of North Brazilian Mangrove Crabs, Genera *Uca* and *Ucides* (Ocypodoidea). In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (Eds) *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil. Ecological Studies*, vol 211. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-13457-9_18.
- Diele, K., Koch, V., Abrunhosa, F.A., de Farias Lima, J., de Jesus de Brito Smith, D., 2010. The Brachyuran Crab Community of the Caeté Estuary, North Brazil: Species Richness, Zonation and Abundance. In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (eds) *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil. Ecological Studies*, vol 211. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-13457-9_16.
- Ewers-Saucedo, C., 2019. Evaluating reasons for biased sex ratios in Crustacea. *Invertebrate Reproduction and Development*, 63(3), 222-230. <https://doi.org/10.1080/07924259.2019.1588792>.
- Faria, S.C., Provete, D.B., Thurman, C.L., McNamara, J.C., 2017. Phylogenetic patterns and the adaptive evolution of osmoregulation in fiddler crabs (Brachyura, *Uca*). *PLoS One*, 12, e0171870. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171870>.
- Fransozo, V., Mortari, R. C., Benetti, A. S., 2009. Population biology of *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the southeastern coast of Brazil. *Estudos de Biologia*, 31(73/75). <https://doi.org/10.7213/reb.v31i73/75.22833>
- Garcia, R. B., Mantelatto, F. L., 2001. Population dynamics of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Diogenidae) from Anchieta Island, southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(6), 955-960. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004891>.
- Hartnoll, R. G., 2006. Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia*, 557, 31-40. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-9305-6>.
- Hines, A. H. 1989. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, 45(2), 356-368.

- Johnson, P. T., 2003. Biased sex ratios in fiddler crabs (Brachyura, Ocypodidae): a review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex-specific mortality. *Crustaceana*, 559-580. <http://www.jstor.org/stable/20105595>.
- Koch, V., Wolff, M., Diele, K., 2005. Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps291177>.
- Kristensen, E., 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment process. *Journal of Sea Research*, 59: 30-43. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.05.004>
- Lima, M. W., Alves, M. A. M. S., Santos, M. L. S., Ribeiro, A. M., Santos, E. T., Nunes, D. M., 2014. Influência do ciclo de maré na variação dos parâmetros físico químicos no Estuário do Rio Curuçá, Nordeste Paraense. *Boletim Técnico-Científico do CEPNOR*, 14(1), 9-15. <https://doi.org/10.17080/1676-5664/btcc.v14n1p9-15>.
- Lima, F. A., Martinelli-Lemos, J. M., 2019. Checklist of the Brachyura of the Brazilian Amazon coastal zone and knowledge status of their larval development. *Zootaxa*, 4646(2), 301-321. [10.11646/zootaxa.4646.2.6](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4646.2.6).
- Lima, F. A., Butturi-Gomes, D., das Neves Pantoja, M. H., Martinelli-Lemos, J. M. 2022. Larval dispersal of Brachyura in one of the largest estuarine/marine systems in the world. *PLoS One*, 17(8), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252695>.
- Litulo, C., 2005. Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Brachyura: Ocypodidae) in a tropical East African mangrove (Mozambique). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62: 283–290. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.09.009>.
- Martins, S. B., Marochi, M. Z., Masunari, S., 2016. Description of the first juvenile stage of the fiddler crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae). *Papéis Avulsos De Zoologia*, 56(14), 163–169. <https://doi.org/10.1590/0031-1049.2016.56.14>.
- Martins, S. B., Marochi, M. Z., Masunari, S., Schubart, C. D., 2024. Comparing the effect of larval dispersal strategies on morphological versus genetic differentiation in two neotropical fiddler crabs. *Marine Ecology*, 45(1), e12783. <https://doi.org/10.1111/maec.12783>
- Masunari, S., Dissenha, N., Falcão, R. C., 2005. Crescimento relativo e destreza dos quelípodos de *Uca maracoani* (Latreille) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) no Baixo Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira De Zoologia*, 22(4), 974–983. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000400025>.
- Masunari, S., 2006. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira De Zoologia*, 23(4), 901–914. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400001>.
- Masunari, S., Martins, S.B., Anacleto, A.F.M., 2020. An illustrated key to the fiddler crabs (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the Atlantic coast of Brazil. *ZooKeys*, 943: 1-20. <https://doi.org/10.3897/zookeys.943.52773>.
- Mokhtari, M., Ghaffar, M.A., Usup, G., Cob, Z.C., 2015. Determination of Key Environmental Factors Responsible for Distribution Patterns of Fiddler Crabs in a Tropical Mangrove Ecosystem. *PLoS One* 10(1): e0117467. [10.1371/journal.pone.0117467](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117467).
- Monteiro, S. de M., El-Robrini, M., Alves, I. C. C., 2015. Dinâmica sazonal de nutrientes em estuário amazônico. *Mercator (fortaleza)*, 14(1), 151–162. <https://doi.org/10.4215/RM2015.1401.0010>.
- Moraes, B.C., Costa, J.M.N., Costa, A.C.L., Costa, M.H., 2005. Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. *Acta Amazonica*, 35, 207–214. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672005000200010>.

- Neely, S. H., 2023. Effects of bioturbation by the fiddler crab *Leptuca speciosa* (Ives, 1891) (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) on mangrove peat in Barnes Sound, Florida, USA. *Journal of Crustacean Biology*, 43(1), ruad006. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruad006>.
- Nobbs, M., Blamires, S. J., 2015. Spatiotemporal distribution and abundance of mangrove ecosystem engineers: burrowing crabs around canopy gaps. *Ecosphere*, 6(5), 1-13. <https://doi.org/10.1890/ES14-00498.1>
- Nóbrega, P. S., Martinelli-Lemos, J. M., 2016. Composition and spatio-temporal variation in the density of the Brachyura (Decapoda, Pleocyemata) in the rocky substrates of an Amazonian estuary. *Crustaceana*, 89(13), 1447-1466. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003599>.
- Pan, F., Xiao, K., Guo, Z., Li, H., 2022. Effects of fiddler crab bioturbation on the geochemical migration and bioavailability of heavy metals in coastal wetlands. *Journal of Hazardous Materials*, 437, 129380. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.129380>.
- Patton, W. K., Robertson, D. R., 1980. Pair formation in a coral inhabiting hermit crab. *Oecologia*, 47, 267-269. <https://doi.org/10.1007/BF00346831>.
- Pauly, D., 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. <https://hdl.handle.net/20.500.12348/3729>.
- Peer, N., Rishworth, G. M., Miranda, N. A., Perissinotto, R., 2018. Biophysical drivers of fiddler crab species distribution at a latitudinal limit. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 208, 131-139. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.05.001>.
- Pereira, L. C., Monteiro, M. C., Guimarães, D. O., Matos, J. B., Costa, R. M. D., 2010. Seasonal effects of wastewater on the water quality of the Caeté river estuary, Brazilian Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82, 467-478. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652010000200022>.
- Principe, S. C., Augusto, A., Costa, T. M., 2018. Differential effects of water loss and temperature increase on the physiology of fiddler crabs from distinct habitats. *Journal of Thermal Biology*, 73, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.02.004>.
- Rieger, P. J., 1997. Desenvolvimento larval de *Uca* (Minuca) mordax (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da UFPE*, 25, 225-267.
- Rosa Filho, J. S., Pereira, L. C. C., Aviz, D., Braga, C. F., Monteiro, M. C., da Costa, R. A. M., Beasley, C. R., 2018. Benthic estuarine assemblages of the Brazilian north coast (Amazonia Ecoregion). *Brazilian estuaries: A benthic perspective*, 39-74. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77779-5_2.
- Rosenberg, M.S., 2020. A fresh look at the biodiversity lexicon for fiddler crabs (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Part 2: Biogeography. *Journal of Crustacean Biology*, 40(4):365–383. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruaa029>.
- Santos, C.C.M., da Costa, J.F.M., dos Santos, C.R.M., Amado, L.L., 2019. Influence of seasonality on the natural modulation of oxidative stress biomarkers in mangrove crab *Ucides cordatus* (Brachyura, Ucidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 227, 146–153. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.10.001>.
- Santos, S. G. A. V., dos Santos Filho, L. G. A., Goés, L. C. F., de Góes, J. M., 2020. Population biology and relative growth of the crab *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in the Igarçu River, Parnaíba, state of Piauí, Brazil. *Biotemas*, 33(2), 2. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2020.e67620>.

- Santos, M. R. S., Paula, E. M. S., de Rabelo, D. R., Pimentel, M. A. S., 2024. Variação espaço-temporal (1981-2020) da chuva na região costeira do estado do Pará – Amazônia Oriental. *Caminhos de Geografia*, 25(99), 167-178. <https://doi.org/10.14393/RCG259970567>
- Santos Filho, L. G. A., dos Santos, S. G. A. V., de Góes, J. M., Fernandes-Góes, L. C., 2016. Temporal analysis of the weight/carapace width relationship and the condition factor in *Uca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in the Igaraçu River, Parnaíba, PI, Brazil. *Biotemas*, 29(1), 47-53.
- Scalco, A. C., Ramos, C. A., Boos, H., 2016. Estrutura populacional de *Uca* (Minuca) *mordax* (Smith, 1870) (Decapoda: Ocypodidae) em um sistema estuarino impactado no Sul do Brasil. *Biodiversidade e Conservação Marinha*, 5, 17-28. <https://doi.org/10.37002/revistacepsul.vol5.61317-28>.
- Silva, D. C., Rodrigues-Inoue, A. C. M., de Lima-Pismel, F. A., Martinelli-Lemos, J. M., Petracco, M., 2023. Population structure and dynamics of *Petrolisthes armatus* (Gibbes, 1850) (Anomura: Porcellanidae) in an Amazon estuary. *Regional Studies in Marine Science*, 62, 102940. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.102940>.
- Smith, D.J.B., Souza, A.S., Maciel, C.R., Abrunhosa, F.A., Diele, K., 2012. Influence of salinity on the larval development of the fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters. *Helgoland Marine Research*, 66(1):77–85. <https://doi.org/10.1007/s10152-011-0249-0>.
- Smith, D. D. J.B., Pires, M. A. B., Abrunhosa, F. A., Maciel, C. R., Diele, K., 2014. Is larval dispersal a necessity for decapod crabs from the Amazon mangroves? Response of *Uca rapax* zoeae to different salinities and comparison with sympatric species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 457, 22-30. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.03.021>.
- Shih, H. T., Chan, B. K. K., 2022. Systematics and Biogeography of Fiddler Crabs -A Special Issue in *Zoological Studies*. *Zoological studies*, 61, e64. <https://doi.org/10.6620/ZS.2022.61-64>.
- Strefezza, T. F., De Andrade, I. M., Augusto, A., 2019. Reduced pH and elevated salinities affect the physiology of intertidal crab *Minuca mordax* (Crustacea, Decapoda). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 52(5), 241–254. <https://doi.org/10.1080/10236244.2019.1681898>.
- Teoh, H. W., Chong, V. C., 2014. Reproduction strategies and population dynamics of two Diogenes hermit crabs (Superfamily: Paguroidea) in a tropical mangrove estuary. *Hydrobiologia*, 724, 255-265. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1738-8>.
- Thurman, C.L., Faria, S.C., McNamara, J.C., 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: Implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 6, 1–21. <https://doi.org/10.1017/S1755267212000942>.
- Thurman, C.L., Faria, S.C., McNamara, J.C., 2017. 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. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.07.007>.
- Turra, A., Denadai, M. R., 2001. Desiccation tolerance of four sympatric tropical intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 34(4), 227–238. <https://doi.org/10.1080/10236240109379076>.
- Vianna, B. da S., Miyai, C.A., Augusto, A., Costa, T.M., 2020. Effects of temperature increase on the physiology and behavior of fiddler crabs. *Physiology and Behavior*, 215, 112765. <http://dx.doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.112765>.
- Zar, J. H. Biostatistical analysis. Pearson Education India, 1999.