

***Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763): alterações na coloração do cefalotórax. Morfologia, ecologia e cor: a sua relação**

Matos, Fábio; 32678

Universidade de Aveiro, Departamento de Biologia
UNESP / Campus Experimental do Litoral Paulista (CLP)

A espécie *Ucides cordatus*, uma espécie de caranguejo semi-terrestre de manguezal, possui diferentes cores no cefalotórax em função do estágio de muda em que se encontra. Este trabalho estudou o efeito do congelamento na alteração dessa coloração através de espectros de reflectância. Os dados obtidos apontam para a alteração significativa na coloração das carapaças dos animais depois de congelados. Analisaram-se igualmente as possíveis relações existentes entre a coloração da carapaça e o estágio de muda, a época do ano e entre três tipos de bosque de manguezal, assim como, a origem de marcas de abrasão no abdómen que alguns animais apresentam e a presença de brotos de regeneração de apêndices ao longo de 15 meses de amostragens nos manguezais de Iguape (SP), Brasil.

Introdução

Os manguezais são ecossistemas típicos de regiões estuarinas, ocupando cerca de 70% da área costeira tropical, sendo bastante importante para a estabilização da orla litoral e o desenvolvimento do solo (Conde et al. 2000, Twilley et al. 1986). Este ambiente apresenta uma diversidade florística reduzida. As espécies vegetais lenhosas que dominam este ecossistema, denominadas genericamente por mangue, encontram-se adaptadas morfológica e fisiologicamente às águas salobras e aos substratos não consolidados com baixa concentração de oxigénio (Schaeffer-Novelli et al. 2000). Por outro lado, estes ecossistemas apresentam uma grande diversidade de microrganismos e fauna.

A Família Ocypodidae dos manguezais brasileiros está representada por 11 espécies pertencentes a dois géneros (Melo 1996): *Uca* spp. (10 espécies) e a espécie *Ucides cordatus*. Esta última espécie destaca-se pelo grande porte e importância económica (Pinheiro 2001). A sua distribuição segue as áreas de manguezal, desde a Florida, nos EUA, até ao Estado de Santa Catarina, Brasil (Melo 1996). A sua captura tornou-se numa das actividades mais antigas de exploração de recursos nos manguezais, continuando a ser praticada actualmente nas comunidades litorais.

O caranguejo *U. cordatus* durante o processo de muda permanece em galerias que constrói no sedimento.

Reprodução

O período reprodutivo nos crustáceos pleociematos é tradicionalmente definido tendo em consideração os meses em que ocorre a presença de fêmeas ovadas (Paul 1982, Potter et al. 1983, Mori 1987), bem como, pela análise temporal da percentagem de indivíduos com gónadas maduras (Kyomo 1988). Não menos usual é a utilização combinada destes dois métodos (Pinheiro e Fransozo 2001). Segundo Sastry (1983), a época reprodutiva pode variar consoante as características inter-específicas, ou ainda, segundo factores ambientais e a forma como estes interagem com os organismos. Esta influência pode acontecer durante todo o ano (padrão contínuo) ou restringir-se somente a alguns meses (padrão descontínuo), como por exemplo, a influência do aumento do foto-período nos meses de Verão e a relação que existe entre este e a ocorrência da cópula na espécie *U. cordatus*. Desta forma, a periodicidade reprodutiva dos crustáceos resulta da pressão exercida pelos factores abióticos, bióticos, e a interacção destes com própria biologia de cada indivíduo (Batoý et al. 1987). A maturidade morfológica nos crustáceos Braquiúros nem sempre coincide com a maturidade fisiológica (Sastry 1983, Pinheiro e Fransozo 1998). Na espécie *U. cordatus*, os machos são considerados maduros quando adquirem a capacidade de copular, ou seja, quando possuem gónadas com os espermatóforos maduros e os caracteres sexuais secundários formados. Por exemplo, a presença de um quelípede mais desenvolvido permite a selecção/manipulação da fêmea durante a cópula (Croll e McClintock 2000, Jivoff e Hines 1998, Koga et al. 2000). As fêmeas, por sua vez, só são consideradas maduras quando obtêm a capacidade de desovar e de incubar nos pleópodes os ovos (Hartnoll 1969), já que, nesta espécie, as fêmeas podem apresentar os gonóporos abertos sem ter necessariamente os ovários maduros (Pinheiro e Fransozo 1998).

Outros métodos têm sido utilizados na tentativa de determinar com mais precisão a maturação nos crustáceos. A determinação do tamanho em que ocorre a maturidade sexual pode ser apoiada na análise do estado de desenvolvimento das gónadas (análise fisiológica). O crescimento diferenciado de certos somitos durante a ontogenia pode também servir de indicativo para o estabelecimento da maturidade morfológica destes organismos, permitindo estabelecer limites de tamanho para a fase juvenil e adulta bem como o tamanho para a muda da puberdade (Hartnoll 1978).

Crescimento e muda

O crescimento nos crustáceos está condicionado pela presença de um exosqueleto rígido. Para garantir o crescimento do animal, o exosqueleto é substituído por um novo e maior. O processo de muda é o resultado de complexas interações entre o sistema endócrino e os *inputs* ambientais. A família de hormonas relacionadas com este processo denomina-se por ecdisteroides, estando por isso também envolvida no seu processo de crescimento (Styrishave et al. 2004).

Sob a coordenação de Pinheiro (2004), durante o desenvolvimento do Projecto Uça I (FAPESP # 1998/06055-0), foram definidos quatro estágios de muda para a espécie *U. cordatus*, e estes agrupados em duas categorias: Muda, que reúne os estágios relacionados com o processo de muda propriamente dito (A, B e D); e Inter-muda, representado apenas pelos animais no estágio C. O estágio A caracteriza-se por um exosqueleto pouco mineralizado, mostrando consistência mole quando tocado. A coloração do cefalotórax é geralmente azul clara. No estágio B o exosqueleto encontra-se no processo de endurecimento devido à mineralização, apresentando certa flexibilidade ao toque. O cefalotórax apresenta geralmente uma cor azul esverdeada. O estágio C, por sua vez, diferencia-se pela presença de um exosqueleto completamente mineralizado e robusto. A coloração do cefalotórax é geralmente verde escura, mostrando certa opacidade devido a colonização por parte de bactérias quitinolíticas. Alguns exemplares podem apresentar coloração castanho-escura. No quarto e último estágio, o D, o exosqueleto é pouco espesso e fragmenta-se com facilidade quando pressionado, principalmente na região das brânquias e nas laterais do cefalotórax (linhas epimerais). A coloração do cefalotórax neste último estágio pode variar de verde escura a castanho-escuro, embora esta última coloração seja mais frequente devido à grande presença de bactérias quitinolíticas. Alguns exemplares podem apresentar apêndices em regeneração (“brotos”) ou órgãos internos de coloração branca (nesta fase os animais são chamados vulgarmente por “caranguejo-leite”), ocorrendo extravasamento da hemolinfa branca nas regiões danificadas do exosqueleto.

Durante a transição do estágio D para o A verifica-se a existência do “caranguejo-leite”, que resulta da necessidade de preservar os carbonatos de cálcio e magnésio. Segundo Greenaway (1993), este processo ocorre unicamente em algumas espécies de caranguejos semi-terrestres e terrestres, e deve-se à baixa disponibilidade destas substâncias no seu habitat, e que são essenciais para o endurecimento do novo exosqueleto. Depois de absorvidos os carbonatos, estes são

incorporados na hemolinfa antes de ocorrer a ecdise, o que resulta na coloração branca dos órgãos internos do animal.

Nesta última fase do processo, a muda pode ser designada por pré-nupcial, pois o exosqueleto antigo, de coloração castanho-escuro, é substituído por outro de coloração intensa, azul-claro, independente do sexo. Durante o período de acasalamento, os animais perdem o mimetismo característico de seu antigo exosqueleto, adquirindo uma coloração vistosa para otimizar o reconhecimento sexual e a formação de pares reprodutivos (Pinheiro 2004).

Coloração

Os caranguejos da Família Ocypodidae exibem cores vivas na carapaça e apêndices (Crane 1975), incluindo o vermelho, amarelo, laranja, azul, verde, branco, castanho e preto (Crane, *op. cit.*, von Hagen e Jones 1989). Em teoria, a coloração nos animais desempenha funções na termo-regulação, na comunicação e defesa contra predadores que se orientam visualmente (Endler 1978, Lythgoe 1979, Andersson 1994, Bradbury e Vehrencamp 1998). Dentro destes factores, a defesa contra predadores é considerado o mais importante, afectando a evolução da coloração (Cott 1940, Hinton 1976). A cor, segundo Hartnoll (1969), desempenha um importante papel no reconhecimento entre espécimes de caranguejos semi-terrestres e terrestres estando envolvida em estímulos visuais. Na espécie de manguezal *U. cordatus*, para além dessas funções ecológicas, a cor pode servir como indício sobre o em que estágio de muda os animais se encontram (Pinheiro, *op. cit.*).

A coloração do tegumento nos crustáceos com um exosqueleto espesso e forte deve-se essencialmente a uma camada pigmentada, localizada imediatamente abaixo da epicutícula. Já nos crustáceos que possuem um exosqueleto fino e translúcido, a coloração do organismo resulta da presença de células pigmentadas no interior do corpo, presentes nos tecidos periféricos, ou mais profundamente, em redor dos órgãos internos.

As células pigmentadas responsáveis pela coloração nestes animais são denominadas por cromatóforos. Estas células localizam-se principalmente nas camadas inferiores do tegumento, e nas células pigmentadas da retina. Os pigmentos da retina localizam-se nos olhos compostos. Eles regulam a quantidade de luz que entra no rabdoma (a região sensível à luz de cada omatídio, a unidade funcional do olho composto dos crustáceos). A actividade dos restantes cromatóforos do animal resulta na pigmentação do corpo.

Os cromatóforos podem ser divididos em diferentes tipos. Histologicamente, a distinção é feita separando-os em unicelulares e multicelulares. Estas células podem também ser divididas com base nos pigmentos que ocupam o seu citoplasma. Dessa divisão resulta a classificação em granulares (formados por um único pigmento - monocromáticos); dicromáticos, e policromáticos se apresentam mais que dois pigmentos diferentes. No entanto, a classificação mais comum dos cromatóforos baseia-se na coloração que os pigmentos existentes apresentam, resultando terminologias como melanóforos (amarelo), eritróforos (vermelhos), e guanóforos (brancos).

O sistema de cromatóforos de uma espécie é caracterizado não só pelos tipos particulares de cromatóforos existentes, mas também pela sua distribuição específica. Dentro de uma espécie, pode haver variação suficiente na localização dos cromatóforos para que seja possível distinguir diferentes indivíduos (Dennell 1960)

Dentro dos pigmentos encontrados nos cromatóforos, os principais são os carotenóides e os omocromos. Os carotenóides, particularmente a astaxantina, são os principais pigmentos associados à coloração do exosqueleto dos crustáceos. (Wade et al. 2005). Os carotenóides caracterizam-se por possuírem um número variável de átomos carbonos na sua estrutura, existindo vários tipos: carotenos, xantofilas, e carotenóides conjugados. Dentro dessa variedade destacam-se como mais importantes aqueles que possuem 20 e 40 átomos de carbono. Os dois grupos diferem um do outro por diversas razões, especialmente no que concerne às suas propriedades foto-físicas e de foto-sensibilidade. Os pigmentos C₄₀ são compostos que se fundem a elevadas temperaturas e cristalizam rapidamente. São insolúveis em água, mas ligeiramente solúveis em óleos e gorduras, bem como em álcoois e solventes orgânicos como o benzeno, clorofórmio, éter ou acetona. As soluções deste tipo de carotenóide apresentam uma coloração que varia de amarela a vermelha, como consequência da grande absorção nos comprimentos de onda compreendidos entre os 400 e os 500 nm. Esta região do espectro do visível coincide com a faixa do azul/violeta, podendo observar-se um a quatro picos na curva espectral. Ocasionalmente a absorção é estendida à região do verde. As características do espectro dos pigmentos variam de acordo com diversos factores, como o comprimento da molécula, o número de duplas ligações, a configuração estrutural e a natureza dos substituintes.

Os carotenóides e os seus complexos podem ser encontrados em diferentes partes do corpo: no exosqueleto, nalgumas porções calcificadas das mandíbulas, em diferentes órgãos (olhos, ovários, etc.), células (ovos, cromatóforos), e na hemolinfa.

As xantofilas, outro tipo de carotenóide, contêm oxigénio na sua estrutura, facto que aproxima a sua natureza à do caroteno, do qual podem ser obtidas através de processos oxidativos (sobretudo hidroxilação e carbonilação). As xantofilas mais comuns são as astaxantinas e as *astacene*. Os carotenóides conjugados são maioritariamente carotenoproteínas, carotenolipoproteínas e quitinocarotenóides. Estes pigmentos possuem capacidades protectoras, permitindo a dissimulação cromática, controlar/filtrar a luz através da absorção das várias gamas do espectro solar e proteger contra a radiação intensa. Geralmente, o lado dorsal do exosqueleto do crustáceo, que fica exposto à luz, é mais rico em carotenóides do que o lado ventral, sendo os crustáceos que habitam em cavidades, como o *U. cordatus*, um bom exemplo disso.

Outros tipos de pigmentos, os carotenos (hidrocarbonetos como o α -caroteno e o β -caroteno), não são sintetizados pelos crustáceos sendo obtidos essencialmente através da dieta. Estes pigmentos desempenham funções importantes em vários processos fisiológicos, entre as quais, destacam-se as de protecção e armazenamento. Dados recentes relativamente à sua importância a nível fisiológico, apoiam que as funções foto-biológicas desempenhadas por estes pigmentos são as mais relevantes (Cheesman et al. 1967).

Este trabalho pretende avaliar se o processo de congelamento altera a coloração do cefalotórax desta espécie de caranguejo. Pretende-se ainda, analisar dados ecológicos e morfológicos (coloração, presença de brotos e calos) referentes a populações de *U. cordatus* presentes em três tipos de bosque de manguezal, nomeadamente, os dominados pelas espécies *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* ou *Rhizophora mangle*, existentes em Iguape, litoral Sul do Estado de São Paulo, Brasil. Os brotos estão relacionados com a regeneração de apêndices neste animais durante o processo de muda, enquanto que, os calos são marcas de abrasão que aparecem no abdómen sem se ter a certeza a que se deve a sua origem.

Materiais e métodos

Análise da variação da coloração de *U. cordatus* após congelamento

Foram capturados 84 animais (37 fêmeas e 47 machos) vivos da espécie *U. cordatus* no manguezal de Iguape, litoral do Estado de São Paulo, Brasil, nos dias 15

e 16 de Novembro de 2007. Os animais foram mantidos pelo menos 2 horas em água recolhida no estuário onde foram capturados. Ao fim desse período os animais foram limpos, e removido o sedimento que cobria algumas regiões do corpo.

As leituras dos espectros de reflectância foram feitas depois do animal seco e totalmente limpo. Definiram-se 8 pontos na carapaça tendo em conta regiões específicas do animal (Figura 1) para realizar as medições com o radiómetro da marca Ocean Optics modelo USB2000, nomeadamente a região branquial, cardíaca, cefálica e gástrica. Os indivíduos foram classificados subjectivamente pelo observador nas quatro classes de coloração já estabelecidas em Pinheiro (2004), designadamente azul-claro, azul-escuro, verde e castanho.

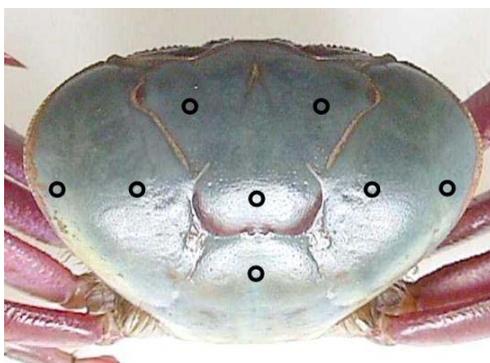


Figura 1 – Localização dos 8 pontos de leitura. (Fotografia adaptada do relatório final do Projecto Uça I)

As leituras dos espectros foram realizadas em laboratório, com o animal vivo e após um congelamento de 48 horas. A distância do feixe do radiómetro à carapaça em cada um dos pontos foi de $10 \text{ mm} \pm 1 \text{ mm}$, e o diâmetro do feixe foi de 0,6 mm. Aguardou-se pela estabilização dos espectros de reflectância no software utilizado (SpectraSuite) e procedeu-se posteriormente ao seu registo. Foram obtidos um total de 1344 espectros. A iluminação do local foi feita com uma lâmpada de incandescência comum, no entanto, o próprio radiómetro emitia uma fonte luminosa que garantia uma iluminação padronizada e constante.

A reflectância foi determinada com o radiómetro calibrado e com um tempo de integração de 30 ms, uma média espectral de 10 ciclos e um *boxcar* com o valor 15. O parâmetro *boxcar* realiza médias de grupos de pontos adjacentes ao longo do espectro consoante o valor definido, isto é, um valor de 15, como o utilizado, realiza a média de cada ponto dos dados, 15 pontos à esquerda e 15 pontos à direita. Desta forma o ruído presente num espectro pode ser reduzido. A incidência do feixe do radiómetro formou um ângulo de 90° em relação à superfície amostrada. Para o estabelecimento do branco que padronizou as medições foi usada uma placa de

Teflon. A medição do preto foi feita em total escuridão recorrendo para isso a uma caixa cilíndrica isolada.

Todos os animais foram fotografados, vivos e depois de congelados, tendo sido usada para isso uma máquina fotográfica digital da marca Olympus modelo X-170.

Depois de divididos os espécimes subjectivamente por classe de coloração (azul claro, azul escuro, verde e castanho) foram analisados os respectivos espectros de reflectância e estudada a variação desses mesmos espectros entre os animais vivos e depois de congelados.

Os resultados obtidos com estes animais não foram conclusivos, isto é, não se verificou a existência de espectros distintos como seria de esperar, já que visualmente existem diferenças nítidas na coloração dos animais. Assim, não sendo possível responder aos objectivos deste trabalho foi necessário repetir novamente as leituras. Para isso, no dia 28 de Março de 2008, foi usado o mesmo método com animais colhidos no manguezal de São Vicente, Estado de São Paulo, mas desta vez utilizou-se um valor de *boxcar* igual a zero, isto porque considerou-se que o resultado anterior poderia ter-se devido ao valor demasiado elevado de *boxcar* anteriormente utilizado, o que poderia ter conduzido à perda de resolução espectral. Só foi possível capturar dois animais. Como os resultados adquiridos foram semelhantes aos que se verificaram com o ensaio de Iguape (vide item resultados), optou-se por analisar as fotografias tiradas à amostra original e avaliar os espectros de reflectância de forma a responder às questões levantadas por este trabalho.

As fotos utilizadas estavam no formato TIFF de forma a conservar a informação capturada pelos ficheiros originais. Devido às limitações de prazo para a conclusão deste trabalho, e sem prejudicar a interpretação dos resultados, utilizou-se desta vez somente 4 dos 8 pontos de leitura anteriormente usados para cada animal (Figura 2). Os espectros das fotos foram obtidos no dia 13 de Junho de 2008, num total de 672. As áreas a amostra em cada foto foram seleccionadas formando, para cada ponto, um quadrado de área correspondente a 1 cm² e imprimidos em papel fotográfico mate. O sensor do espectro-radiómetro modelo UBS2000, da Ocean Optics, foi colocado a 10 ± 1 mm da amostra. O tempo de integração foi de 300 ms, uma média espectral de 3 ciclos e um *boxcar* 0. A fonte de luz utilizada foi feita pelo aparelho de iluminação da marca Intralux modelo 5000-1.

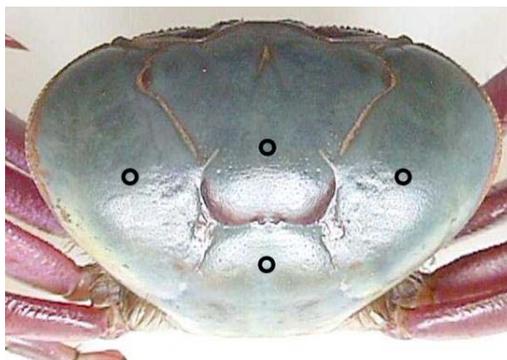


Figura 2 - Localização dos 4 novos pontos de leitura nas fotografias. (Fotografia adaptada do relatório final do Projecto Uça I)

O tratamento estatístico dos dados utilizado para a interpretação dos resultados obtidos com as fotografias foi a análise de variâncias (ANOVA) e a análise de variâncias com co-variável. Foram seleccionados os valores de reflectância correspondentes aos comprimentos de onda 420, 447, 471, 496, 516, 559, 589, 618, 644 nm. Estes comprimentos de onda foram escolhidos porque a segunda derivada da reflectância correspondente a cada um deles, correspondiam os principais pontos de inflexão da função, isto é, onde a curva espectral possuía um máximo ou um mínimo, e o comportamento da função, crescente ou decrescente, foi invertido formando-se uma concavidade, convexa ou côncava. Antes do tratamento estatístico das análises de variância os dados foram transformados pela função arcsen da raiz quadrada. O software usado para efectuar esta análise estatística foi o Minitab 14.

Análise de dados populacionais de *U. cordatus*

Analisaram-se igualmente dados referentes a trabalhos anteriores realizados pelo Professor Dr. Marcelo Pinheiro com esta espécie de caranguejo. Estes dados são referentes a populações existentes em 3 tipos diferentes de bosque de manguezal (nomeadamente os dominados pelas espécies *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa* ou *Rhizophora mangle*) de Iguape. Os dados dizem a respeito a 15 meses de colheitas, de Janeiro de 2004 a Março de 2005, realizados para o Projecto Uça II (FAPESP # 2002/05614-2). As colheitas foram realizadas através da captura directa do animal na galeria em que habitam, introduzindo para isso o braço, ou recorrendo a redes feita por vários fios de plástico colocados dentro das galerias, aprisionando o animal quando este tenta sair para o exterior. Os animais foram divididos por classes de tamanho, sexo, e classes de coloração, bem como, registada a presença de calos no abdómen (marcas de abrasão) e se se encontravam em fase de “caranguejo-leite”. Por questões de coerência deste trabalho, as classes de coloração então utilizadas na

classificação dos animais capturados (azul-claro, azul, azul-escuro, verde e castanho) foram compiladas de forma a corresponderem às classes de coloração enumeradas em Pinheiro, 2004. Assim sendo, conjugaram-se os dados referentes à classe azul com os dados da classe azul-escuro tornando-os num só. Esta decisão foi tomada tendo em conta a proximidade que os animais azuis têm dos azuis-escuros, comparativamente aos azuis-claros.

Resultados

Análise da variação da coloração de *U. cordatus* após congelamento

Depois de limpos, os animais foram diferenciados subjectivamente pelo observador segundo as classes de coloração definidas na introdução. Obteve-se aquando os animais vivos os seguintes resultados: 72 animais azuis-escuros, 3 azuis-claros, 4 castanhos e 5 verdes. Após congelamento, alguns animais apresentavam danos provocados pelo processo de congelamento (Figura 3), pelo que tiveram de ser ignorados os dados relativos a eles vivos. Os espectros dos dados referentes ao primeiro ensaio, realizado em Iguape, estão resumidos nas Figura 4 e Figura 5. Tanto no gráfico da Figura 4 como no da Figura 5, verifica-se um comportamento semelhante nas curvas dos espectros de reflectância. Não se observa grande diferença entre os espectros dos animais vivos, nem nos animais congelados, bem como, não é possível definir, com estes gráficos, diferenças significativas entre os resultados obtidos aquando os animais vivos e depois de congelados.



Figura 3 - Exemplo de danos causados pelo processo de congelamento.

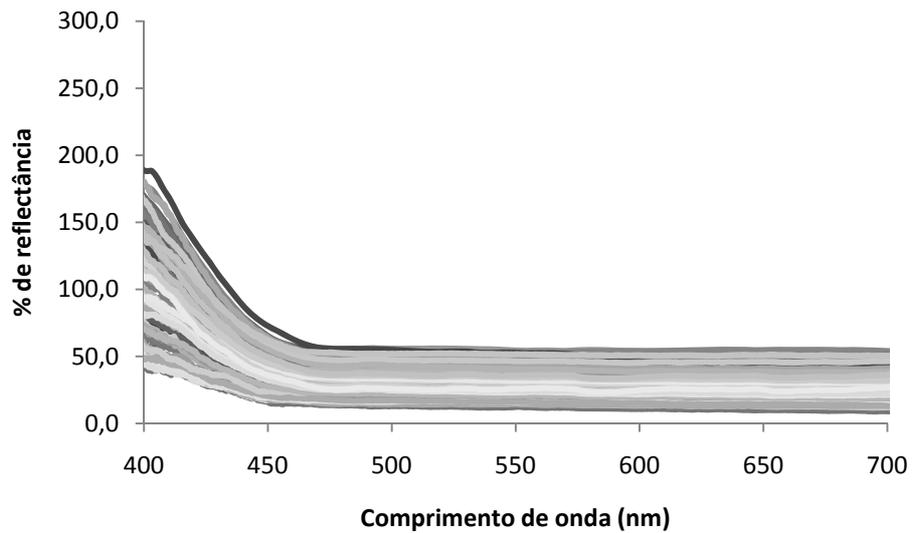


Figura 4 – Gráfico com a reflectância média dos 8 pontos por indivíduo vivo.

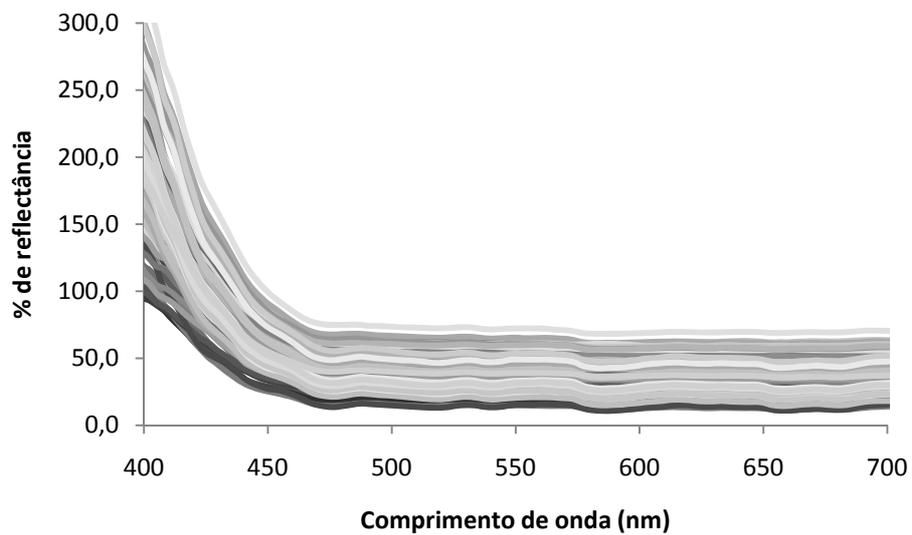


Figura 5 – Gráfico com a reflectância média dos 8 pontos por indivíduo após congelamento.

Sem recorrer aos resultados conseguidos pelos espectros de reflectância, e analisando somente os resultados das fotografias, é possível observar diferenças significativas na coloração entre indivíduos vivos e depois congelados (Figura 6) pelo que se considerou necessário repetir o ensaio.



Figura 6 - Alguns exemplos da variação da coloração das carapaças observadas. Animais vivos em cima, e os mesmos depois de congelados em baixo.

No que diz respeito ao segundo ensaio, feito com animais capturados no manguezal de São Vicente, estes quando apanhados apresentavam uma coloração amarela, pouco vulgar mas já conhecida e que carece de investigação acerca do seu motivo. Os mesmos animais, já em laboratório e passado algum tempo desde a captura, apresentavam uma nova coloração, então azul-escura (tendendo para o acinzentado). No entanto, quando determinados os espectros de reflectância destes animais, os resultados obtidos foram muito semelhantes aos conseguidos anteriormente, como se pode ver nas Figura 7 e Figura 8.

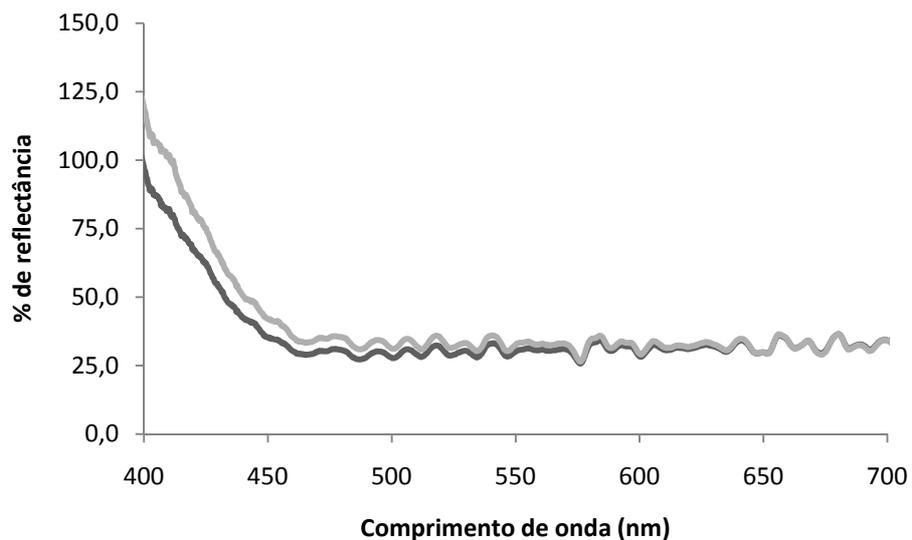


Figura 7 - Médias dos espectros de reflectância, dos 8 pontos analisados, para os dois animais vivos capturados no manguezal de São Vicente.

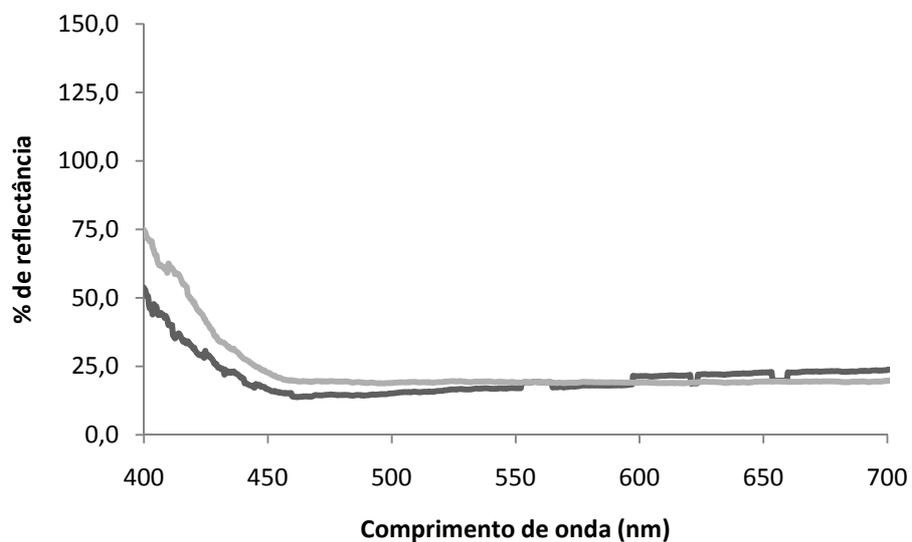


Figura 8 - Médias dos espectros de reflectância, dos 8 pontos analisados, para os dois animais capturados no manguezal de São Vicente após congelamento.

No que respeita aos resultados obtidos com a análise espectral das fotografias obteve-se os gráficos representados na fFigura 9 e Figura 10.

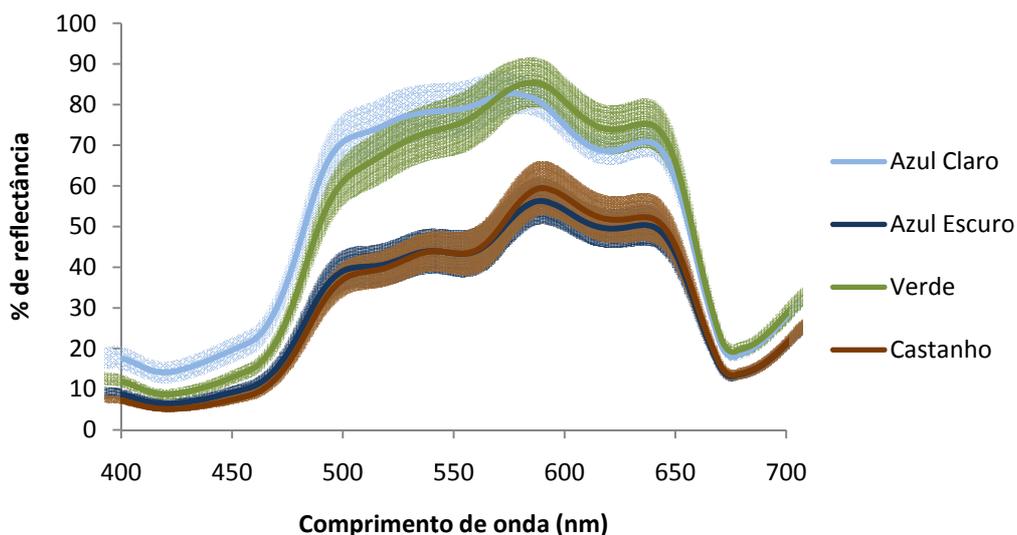


Figura 9 – Médias dos espectros de reflectância (\pm erro padrão) para cada classe de cor estabelecida obtidos a partir das fotografias dos animais capturados vivos, em Iguape.

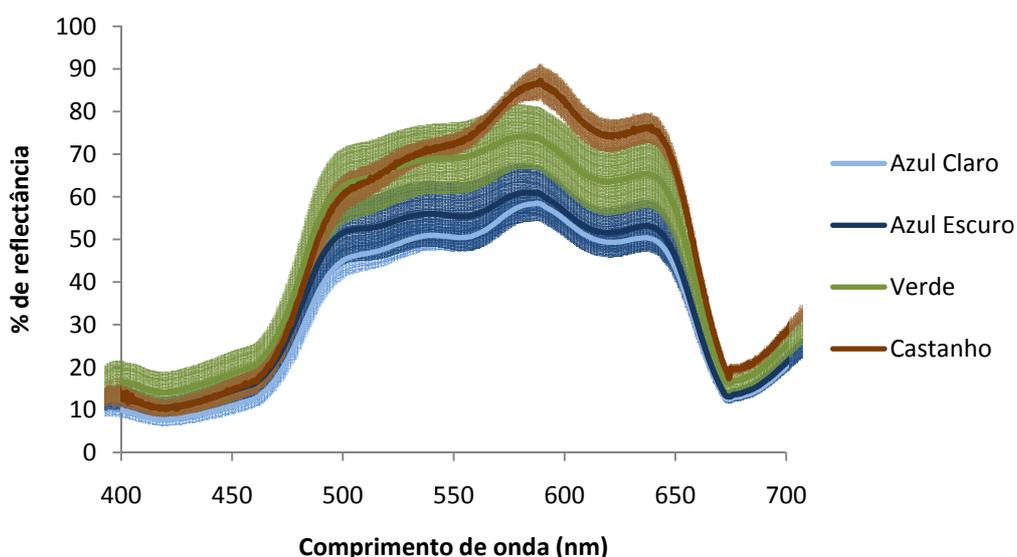


Figura 10 - Médias dos espectros de reflectância (\pm erro padrão) para cada classe de cor estabelecida obtidos a partir das fotografias dos animais capturados em Iguape após congelamento.

Nestes espectros (Figura 9 e Figura 10) já é possível distinguir picos de reflectância ao longo do espectro, como os que se observam nos comprimentos de onda 496 ou 589 nm. Estes podem ser utilizados para diferenciar os espectros entre si e entre os animais vivos e depois de congelados. Sensivelmente nos 670 nm verifica-se um vale na curva espectral de reflectância. Este resulta do tipo de iluminação utilizada e como tal não será considerado para a análise dos dados.

Tabela 1 - ANOVA para o arcsen da raiz quadrada da reflectância versus os Grupos (Azul-Claro, Azul-Escuro, Verde e Castanho), Estado (Vivo e Congelado) e o comprimento de onda (CO).

	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Grupo	3	0.22713	0.22713	0.07571	7.47	0.000
Estado	1	0.00463	0.00463	0.00463	0.46	0.502
CO	8	4.33229	4.33229	0.54154	53.41	0.000
Erro	59	0.59816	0.59816	0.01014		
Total	71	5.16221				

Tabela 2 - ANOVA com co-variável (animais vivos) para os animais congelados versus os grupos e o comprimento de onda (CO).

	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
asin sqr vivos	1	1.47618	0.00000	0.00000	0.00	0.988
Grupo	3	0.65984	0.17160	0.05720	19.00	0.000
CO	8	0.07950	0.07950	0.00994	3.30	0.012
Erro	23	0.06923	0.06923	0.00301		
Total	35	2.28475				

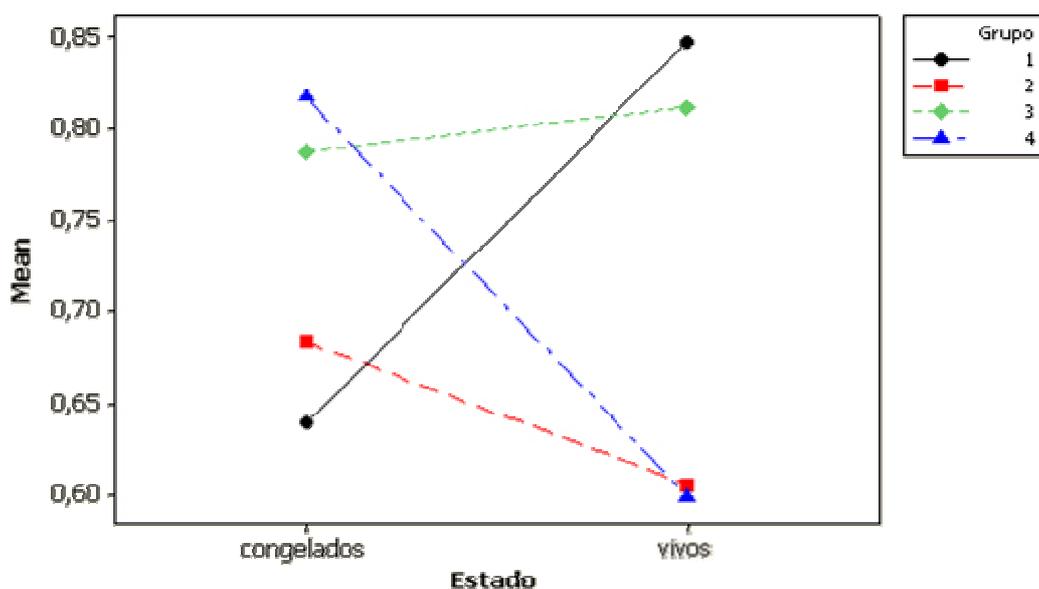


Figura 11 – Gráfico das interações para os grupos de coloração (1. Azul-claro, 2. Azul-escuro, 3. Verde e 4. Castanho)

A interpretação dos valores obtidos na Tabela 1 indica uma diferença estatisticamente muito significativa para os pontos de reflectância analisados entre as quatro classes de coloração (para um $\alpha=0,05$, $p=0,000$). O mesmo acontece com a análise dos comprimentos de onda e as diferenças observadas entre eles ($p=0,000$ para $\alpha=0,05$) em cada classe de coloração. Relativamente às diferenças entre os espectros dos animais vivos e os mesmos depois de congelados não é possível

estabelecer uma correlação entre as repostas no comportamento dos espectros ($p=0,502$, para $\alpha=0,05$) após o congelamento.

Na Tabela 2 avaliou-se as diferenças entre as classes de coloração através de uma ANOVA com co-variável. Aqui pode-se verificar a existência de diferenças significativa entre os espectros de reflectância dos animais vivos e congelados ($p=0,000$ e $p=0,012$) respectivamente, para um $\alpha=0,05$ nos comprimentos de onda analisados.

Pelo gráfico da Figura 11 observa-se que o grupo 2 e 3, animais azuis-escuros e verdes respectivamente, não apresentam interacção entre eles nos dois estados analisados. Por outro lado, é identificado no mesmo gráfico que os animais do grupo 1 e 4, azuis-claros e castanhos, apresentam interacção entre si e os restantes grupos.

Análise dos dados populacionais de *U. cordatus*

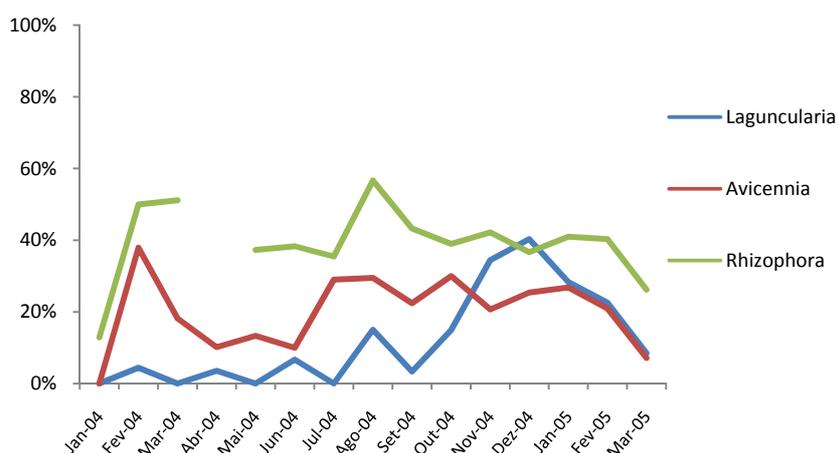


Figura 12 - Distribuição da ocorrência de calo por tipo de bosque de manguezal. No mês de Abril de 2004 não foi possível amostrar no bosque de *Rhizophora*.

Através do gráfico da Figura 12 é possível constatar que as menores percentagens de indivíduos com calo (direito, esquerdo ou ambos os lados do abdómen) ao longo do período de amostragem ocorreu no bosque de *Laguncularia*, exceptuando-se o mês de Janeiro de 2004 em que também no bosque de *Avicennia* não se encontrou animais com esta marca de abrasão. Os dados demonstram uma ausência ou baixa presença destas marcas nos animais entre os meses de Janeiro a Agosto (inferior a 10 %) e um aumento das observações, à excepção do mês de Setembro, que vai de Agosto (inclusivé) até Dezembro, altura em que começa a diminuir novamente. No bosque de *Avicennia* a percentagem de indivíduos com calo

mantêm-se sensivelmente constante, entre os 20 e 30%, à excepção do mês de Fevereiro em que se verificou o maior valor, com 37,93% dos indivíduos com calo. O período com menor presença de indivíduos com calo verificou-se no mês de Janeiro de 2004, e de Março a Junho do mesmo ano, tendo-se verificado novamente no mês de Março de 2008. Relativamente ao bosque de *Rhizophora*, foi neste que se encontrou os valores mais elevados de indivíduos com calo (56,67%). O mês com o valor mais baixo de indivíduos com marcas de abrasão (12,90%) verificou-se no mês de Janeiro de 2004, mas mesmo assim, o valor mais elevado nesse mês para os três tipos de bosque. Neste bosque não foi possível realizar amostragens no mês de Abril de 2004, pelo que não será tido em conta em nenhum ponto deste trabalho.

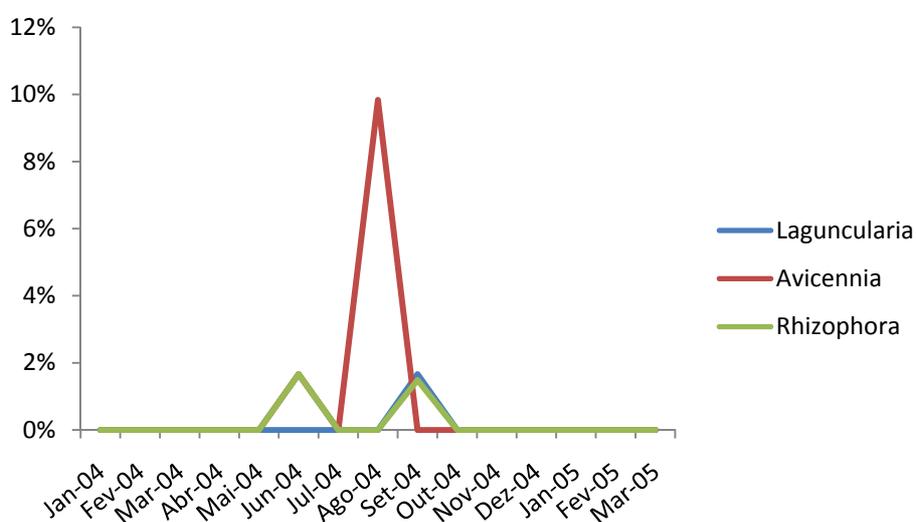


Figura 13 - Distribuição de indivíduos com broto por tipo de bosque de manguezal.

No gráfico da Figura 13 verifica-se que a presença de animais com broto foi encontrada somente entre os meses de Junho a Setembro. O bosque com maior percentagem de indivíduos com esta característica morfológica foi o dominado pela género de mangue *Avicennia*, com 9,84%, registado num único mês, Agosto de 2004, não tendo sido registadas mais presenças neste bosque. Relativamente aos outros tipos de manguezal as percentagens máximas encontradas foram inferiores a 2%, registadas nos meses de Junho e Setembro no caso do bosque de *Rhizophora* e somente no mês de Setembro no caso do bosque de *Laguncularia*. Com os dados que se possui não é possível justificar com clareza o motivo de, no bosque de *Avicennia*, só surgirem animais com broto no mês de Agosto e em tão grande quantidade comparativamente aos restantes bosques.

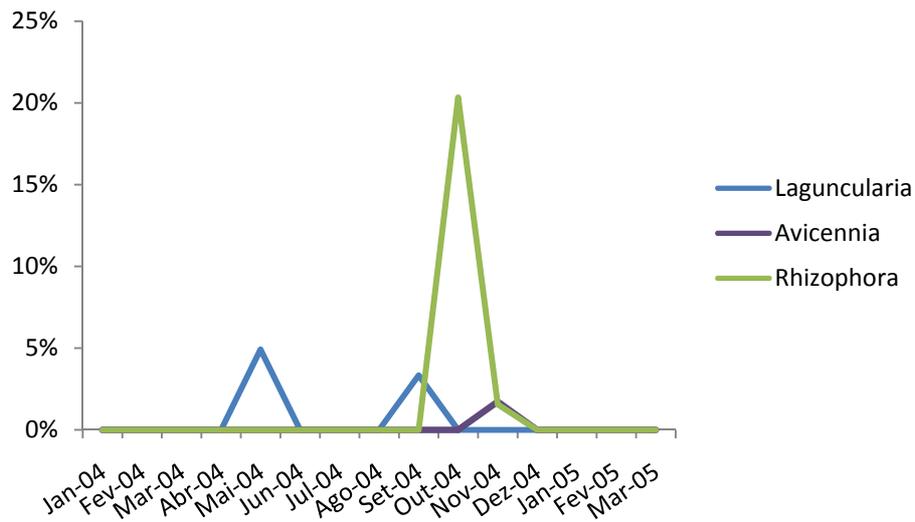


Figura 14 - Percentagem de indivíduos, ao longo do período de amostragem, em fase de leite por tipo de bosque.

A distribuição de animais em na fase “caranguejo-leite”, Figura 14, concentrou-se essencialmente nos meses compreendidos entre Setembro e Novembro. Excepção para o bosque de *Laguncularia*, onde também se registaram alguns casos no mês de Maio. A maior percentagem de indivíduos foi observada no bosque de *Rhizophora*, e também aqui a razão para que tal se verifique não pode ser justificada objectivamente tendo em conta, apenas, os dados em consideração.

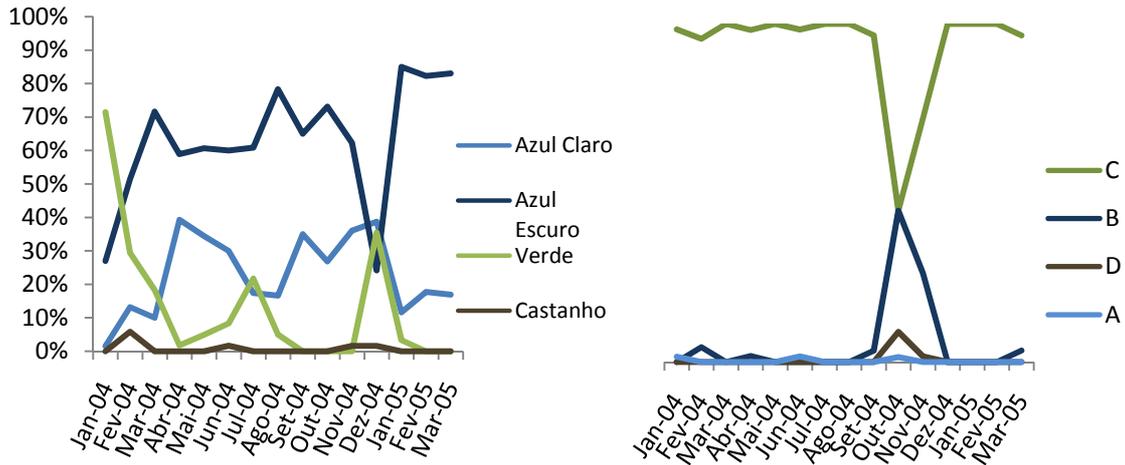


Figura 15 – Distribuição de indivíduos por classe cor (esquerda) e estágio de muda (direita) no **bosque de Laguncularia** durante o período de amostragem.

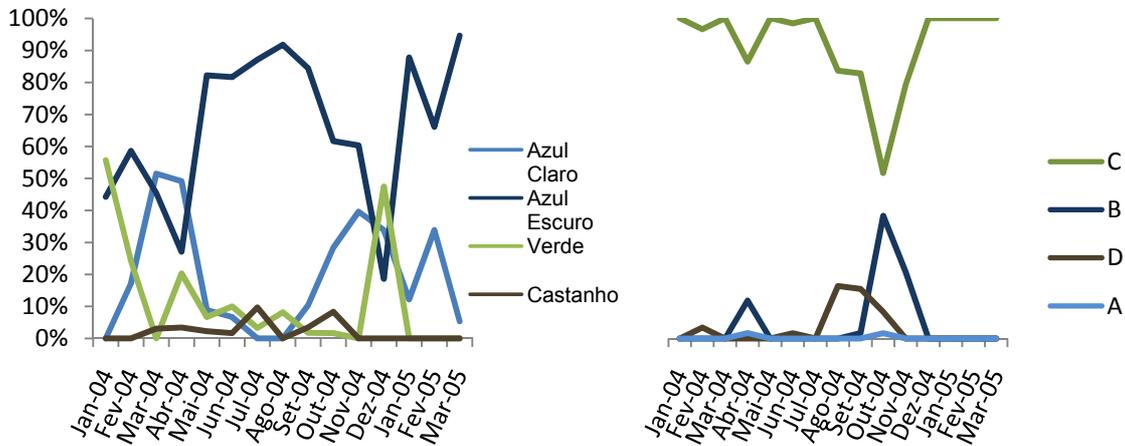


Figura 16 - Distribuição de indivíduos por classe cor (esquerda) e estágio de muda (direita) no **bosque de Avicennia** durante o período de amostragem.

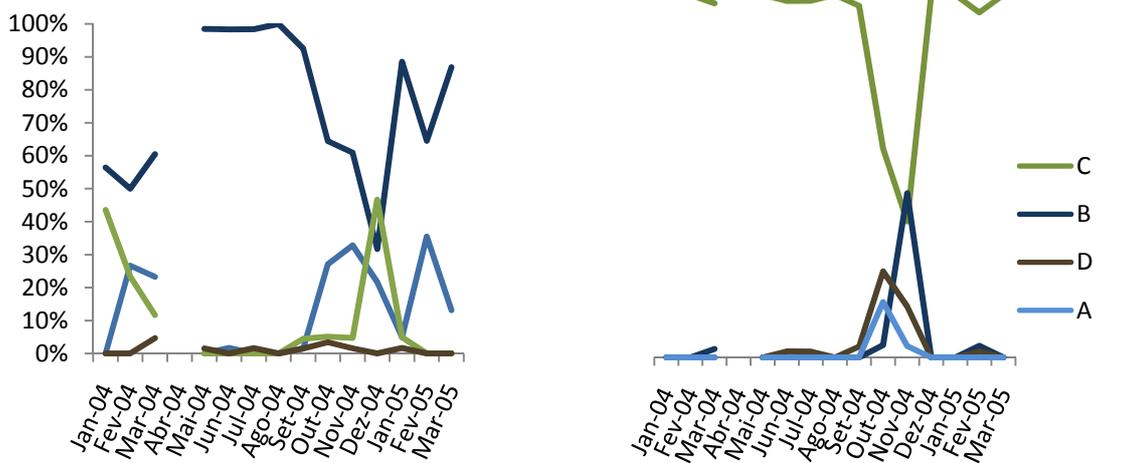


Figura 17 - Distribuição de indivíduos por classe cor (esquerda) e estágio de muda (direita) no **bosque de Rhizophora** durante o período de amostragem. No mês de Abril de 2004 não foi possível realizar amostragem.

Avaliando os três bosques em simultâneo (Figura 15Figura 16Figura 17), todos apresentam um comportamento muito semelhante quer relativamente à coloração como no estágio de muda ao longo do ciclo de amostragens. De uma forma geral, no mês de Janeiro a maioria dos animais são verdes, diminuindo em quantidade depois até os meses de Março e Abril, desse período em diante até Novembro, a percentagem de indivíduos mantém-se sensivelmente constante, embora com percentagens diferentes em cada tipo de bosque, excepção no bosque de *Languncularia* em que se verifica um pico de indivíduos com esta coloração no mês de Julho com 22% dos indivíduos da amostra. Entre Novembro e Dezembro a quantidade de indivíduos com esta coloração sofre um aumento importante em todos os bosques, diminuindo novamente em Janeiro e mantendo-se em pequenas quantidades nos restantes meses em estudo. A percentagem de indivíduos de coloração castanha manteve-se sempre muito baixa durante todo o período de amostragem, não ultrapassando os 10 % (máximo verificado no bosque de *Avicennia*). No que diz respeito à coloração azul-escura, nos meses entre Março e Novembro/Dezembro, registaram-se as maiores quantidades de indivíduos inseridos nesta classe, diminuindo significativamente no mês de Dezembro comparativamente aos restantes meses do ano. No mês de Janeiro os números de capturas de animais azuis-escuros retoma os valores mais comuns na maior parte do período em análise. A coloração azul-claro, nos bosques de *Avicennia* e *Rhizophora* apresentou as percentagens mais elevadas nos meses de Fevereiro a Março/Abril, e de Setembro a Novembro/Dezembro. No bosque de *Laguncularia* os indivíduos registados como azuis-claros registaram também os valores mais elevados no mês de Abril e de Novembro/Dezembro, mas ao contrário dos outros bosques, o período compreendido entre Maio e Novembro apresentaram valores bastante superiores desta classe de indivíduos, variando entre os 17% e 35% do total de animais observados. Em todos os bosques a percentagem de animais com coloração azul escura apresentou um comportamento inversamente correlacionado com a percentagem de animais verdes na maior parte dos meses analisados. No que respeita ao estágio de muda, de uma forma geral e nos três tipos de bosque, os dados são semelhantes. Durante a maior parte do ano registaram-se a grande maioria dos animais como pertencentes ao estágio de muda C, sendo esta situação só invertida no período de tempo compreendido entre os meses de Agosto a Dezembro, altura em que verificou-se um aumento importante dos animais nos estágios B e D, sendo que, em especial no bosque de *Rhizophora*, também o estágio A verificou um aumento relevante. Nos três tipos de habitat, esta alteração coincide com o período de muda desta espécie. Esperava-se encontrar uma correspondência entre a percentagem de indivíduos

inseridos numa classe de coloração e o seu respectivo estágio de muda, no entanto, nomeadamente na coloração azul-escura e verde e os estágios B e C, essa relação apresentou uma correlação inversa à esperada, uma vez que, era previsto que a grande maioria dos animais azuis-escuros encontrassem-se no estágio B e os animais verdes no estágio C. No caso da coloração azul-claro e castanho essa relação é quase sempre respeitada, ou seja, apresenta uma correspondência com o estágio A e D, respectivamente.

Discussão e conclusão

Neste trabalho escolheu-se a região do espectro compreendida entre os 400 e os 700 nm para se fazer a análise dos resultados. Embora esta região compreendida entre estes comprimentos de onda seja um pouco menor que a totalidade do espectro do visível optou-se por esta gama de forma a garantir a fidedignidade dos dados obtidos pelos aparelhos de análise usados.

Os dados relativos à análise espectral da carapaça de *U. cordatus* na amostra original, colhida no manguezal de Iguape, revelaram-se inconclusivos (Figura 4 e Figura 5). Como se pode observar, os espectros relativos à coloração dos animais vivos, como os que correspondem aos animais após o congelamento, são bastante semelhantes. Dentro desta faixa do espectro não são observáveis picos de reflectância significativamente elevados que permitam distinguir as diferentes colorações que os animais apresentavam quando observados a olho nu. Esta diferença foi nitidamente reconhecida pelos observadores, quer também, posteriormente, pela análise fotográfica dos animais utilizados.

Inicialmente considerou-se que o resultado obtido com os animais capturados em Iguape poderia estar relacionados com elevado valor de *boxcar* utilizado. Esta ferramenta do software, como já foi referido na secção dos materiais e métodos, reduz a resolução dos espectros. Por esse motivo, o método foi repetido novamente com animais vivos e depois de congelados, mas desta vez com o valor de *boxcar* zero, de forma a eliminar o seu efeito e observar as diferenças entre os novos resultados e os anteriores. As observações (Figura 7 e Figura 8) foram muito semelhantes ao ensaio de Iguape. Espectros idênticos foram obtidos por Hemmi (2006) quando avaliou a evolução da coloração na carapaça de caranguejos após a sua captura em função do passar do tempo. Sabe-se que os caranguejos possuem a capacidade de controlar a coloração que apresentam num relativo curto espaço de tempo. Esta capacidade pode ser modulada por motivação e/ou stress, propriedades da dieta e pelo próprio

substrato em que os animais se encontra, assim como, a idade e a genética da população. Por estes motivos, a captura, transporte, acomodação e manuseamento poderão ter influenciado estes resultados. Tendo em consideração estes princípios, as diferenças nos resultados entre os espectros obtidos com as fotografias e os obtidos com os animais podem ter tido origem no stress induzido entre o momento em que os animais foram fotografados e o momento em que foram determinados os seus espectros de reflectância. O stress resultou do manuseamento e da necessidade de imobilização dos animais durante os procedimentos. O período decorrido entre as fotografias e as leituras dos espectros também favoreceu as possíveis alterações na coloração do cefalotórax. No entanto, seria de esperar que tanto nos espectros obtidos com as fotografias, como os obtidos com os animais em Iguape, o resultado fosse semelhante para os dados após o congelamento o que não se veio a confirmar. Tendo as fotografias sido tiradas aos mesmos animais congelados com que se obtiveram os espectros de reflectância iniciais, em Iguape, as alterações causadas pelo stress na coloração dos organismos enquanto vivos, não poderão servir de justificação para as diferenças verificadas entre os espectros então obtidos depois do congelamento. Estas diferenças poderão resultar então, de questões inerentes ao próprio facto de terem sido utilizadas fotografias para a análise espectral, e que estas são impressões, e conseqüentemente, aproximações da coloração real dos animais e possuírem uma natureza e origem da coloração igualmente distinta.

A análise espectral das fotografias apresentou resultados distintos (Figura 9 e Figura 10) aos obtidos com os animais em Iguape e em São Vicente.

Embora o objectivo inicial deste trabalho não fosse avaliar as alterações na coloração desta espécie através de fotografias optou-se por realizar este ensaio de forma a obter resultados que pudessem ser analisados e deles tirar conclusões relativamente ao efeito do congelamento na cor da carapaça. Por este motivo, não foram assegurados sistematicamente todos os cuidados necessários ao uso de fotografias com fins deste género. Contudo, considera-se que os critérios necessários à análise fotográfica foram minimamente respeitados para que se possam tecer algumas considerações.

Nestes espectros, observam-se picos de reflectância ao longo da gama do visível que permitem a diferenciação das quatro classes de cor. A principal diferença entre os espectros ocorre sensivelmente entre os 450 e os 645 nm. Os picos de reflectância encontrados entre os 580-600 nm e os 635-660 nm, aproximadamente, representam as regiões do espectro do visível onde os comprimentos de onda são menos absorvidos pela carapaça dos animais, e conseqüentemente reflectidos em

maior quantidade. Como é possível observar pela Figura 9, o espectro correspondente aos animais vivos, classificados subjectivamente como pertencentes à classe dos castanhos, é muito semelhante aos então classificados como azuis-escuros. Esta semelhança poderá levar à sua classificação de forma errónea, uma vez que os erros padrão ficam em grande medida sobrepostos nestas duas colorações. Este resultado poderá também dever-se à baixa quantidade de indivíduos observados nesta classe (castanhos). Os espectros relativos à coloração azul-claro e verde dos animais vivos são suficientemente distintos para que não haja erros de interpretação pelos observadores quando classificam os animais subjectivamente.

Quanto ao comportamento espectral das curvas de reflectância não é possível estabelecer uma correlação na forma como ~~as~~ estas respondem ao efeito do congelamento, uma vez que, as curvas respondem de maneira diferente ao processo de congelação e não obedecem a uma tendência comum (Figura 9Figura 10). Este facto poderá dever-se à diferente natureza dos pigmentos que determinam a coloração em cada uma das quatro classes, bem como na presença ou ausência de bactérias e a sua quantidade, por exemplo. A análise das interações entre as classes de coloração aponta para a possibilidade dos animais inicialmente azuis-claros, depois de congelados poderem ser interpretados como pertencentes à classe de coloração azul-escura, enquanto os animais de coloração castanha enquanto vivos, após o congelamento, serem classificados como pertencentes à coloração verde. Estas alterações na coloração após o congelamento, significativas estatisticamente $p < \alpha$ (com $\alpha = 0,05$), poderão resultar em classificações erradas dos animais se estas forem feitas depois do processo de congelamento. Já os espectros de reflectância relativos à coloração verde e azul escura são, antes e após o congelamento, diferentes entre si, não existindo interacção entre eles. A grande variabilidade observada nos gráficos que resumem os espectros de reflectância obtidos com as fotografias deve-se à identificação prévia dos animais de forma subjectiva pelo observador. Muitas vezes é também difícil inserir um animal numa das quatro classes de coloração pelo que algumas vezes a sua classificação num ou outra poderá ser forçada. Este problema não pode ser contornado neste tipo de metodologia e é mais um ponto a ter em consideração. Também a diferença nas interpretações das colorações por diferentes pessoas resultará certamente em classificações diferentes.

No que diz respeito à origem de marcas de abrasão (calo) no abdómen dos animais, a baixa percentagem de indivíduos com estes sinais observada no bosque de *Laguncularia*, durante os meses de Janeiro a Agosto, e o aumento que se verificou seguidamente entre Setembro a Dezembro de 2004 está de acordo com a concepção

dos “catadores” que capturam esta espécie de caranguejo com fins comerciais e possuem um senso comum sobre os hábitos destes animais. Segundo eles, estas marcas de abrasão devem-se aos rituais de cópula.

Resultados obtidos por Pinheiro (2004) apontam para o período compreendido entre Novembro e Março como o correspondente à época reprodutiva desta espécie. Assim sendo, os dados sustentam que nos bosques de *Laguncularia* a existência de sinais de abrasão, caracterizados por calos no abdómen dos animais, poderá estar relacionado com os rituais de cópula. Contudo, uma vez que, os dados apenas correspondem a um único período reprodutivo completo não é possível estabelecer com grande grau de certeza, uma relação entre a cópula e a formação dos calos.

No que se refere aos bosques de *Avicennia* e de *Rhizophora*, as percentagens de indivíduos com calo permanece relativamente constante durante todo o período de amostragem, o que vai contra o que seria de esperar se se verificasse a teoria dos “catadores”, que defende que os calos surgem como resultado da cópula dos animais. Uma possível explicação para a ocorrência durante todo o período de amostragem de percentagens superiores a 10% da população com a presença de calo poderá deprender-se com o tipo de habitat em que se encontram, isto é, nestes bosques as raízes são mais propícia à abrasão que no de *Laguncularia*, uma vez que existe uma grande densidade das mesmas presentes no solo. A sua presença nas tocas e na superfície do sedimento poderá promover a abrasão no abdómen desta espécie de caranguejo. Contrariamente, no bosque de *Laguncularia*, as raízes são predominantemente aéreas e com uma densidade menor, localizando-se acima do solo, inserindo-se neste localmente, desta forma, a quantidade de raízes susceptíveis de “ferir” o abdómen é menor.

Relativamente à ocorrência de animais com broto verificou-se que a sua presença restringiu-se apenas os meses de Junho, Agosto e Setembro de 2004. A ocorrência de brotos nos animais está relacionada com a regeneração de apêndices, por este motivo, será de esperar que a sua ocorrência coincida com o período de muda, ou seja, entre Abril-Junho e Agosto-Novembro (Pinheiro 2004) como se verificou. Acerca do surgimento de um pico de indivíduos registados no bosque de *Avicennia* com broto, pode especular-se sobre a sua origem associando-o a um maior número conflitos entre indivíduos da mesma espécie durante aquele período associados à época de reprodução, por exemplo, ou da possível presença de um maior número de predadores naquela região. A origem da maior quantidade de brotos neste bosque carece de um estudo específico para determinar a sua causa.

A partir dos dados referentes ao “caranguejo-leite”, a maior parte dos indivíduos encontrados nesta situação foram registados entre os meses de Setembro e Novembro de 2004. Registou-se ainda a presença no mês de Maio de 2004 de alguns indivíduos no bosque de *Laguncularia*. Desta forma, os dados obtidos coincidem na sua grande maioria com a época de muda como seria de esperar, já que a regeneração dos apêndices, denunciada pela presença de brotos, ocorre durante o estágio D (fase de pré-muda) imediatamente anterior a troca de exosqueleto. O pico tão significativo de indivíduos na fase de “caranguejo-leite” observado no bosque de *Rhizophora*, poderá dever-se, por exemplo, a um maior número de indivíduos nesta condição em tocas menos profundas que o habitual e que permitiram a sua captura.

Com base nos dados resumidos nas Figura 15, Figura 16 e Figura 17 a relação estabelecida, em trabalhos anteriores, entre o estágio de muda e a coloração não se verifica para os estágios B e C e as cores azul-escuro e verde associadas. Seria de esperar que a oscilação ao longo do período de amostragem verificada para a cor verde concordasse com as variações encontradas para o estágio de muda C no mesmo período. O mesmo acontece para o estágio de muda B e a coloração que esperava-se ser correspondente, neste caso, o azul-escuro. Este resultado pode dever-se à dificuldade que muitas vezes significa incluir numa das classes de cor (azul-claro, azul-escuro, verde e castanho) um dado animal por este apresentar um meio-termo entre duas classificações, por este motivo, alguns animais podem ter sido incluídos numa classe diferente à que realmente deviam pertencer. Isto pode dever-se à subjectividade inerente do observador, como à variedade possivelmente associada à transição do animal de um estágio de muda para outro que se reflectirá na coloração. Esta questão é difícil de contornar quando a avaliação é feita subjectivamente pelo observador uma vez que as cores são a redução dos complexos espectrais num valor único, e por isso, cores interpretadas pelo observador como semelhantes podem resultar de diferentes espectros (Stambler e Shashar 2007).

A classe de coloração dominante durante o período de amostragem foi a azul-escura, no entanto, contrariamente ao que seria de esperar, o estágio que ocupa a maior parte do ciclo de vida é o C, o de inter-muda, como se pode observar nas figuras de 14 a 16. Sendo o estágio C o que ocupa a maior parte do ciclo de vida do animal seria espectável que a coloração verde também fosse a dominante, o que não se verificou. Isto pode resultar da dificuldade que é para o observador classificar o animal numa cor ou na outra, quando o faz subjectivamente, podendo acabar por classificar erroneamente várias vezes os animais. Também os animais poderão adquirir somente a coloração verde no final do estágio C e a coloração azul-escura prolongar-se do

estágio B para este estágio. No mês de Dezembro de 2004, foi registada uma presença superior de animais de coloração verde relativamente à coloração azul-escura. Este facto está associado ao aumento do número de indivíduos que se aproximam do início da muda (o fim do estágio C e todo o estágio D, este último também referido como de pré-muda). Neste mês também se observou um aumento de indivíduos de cor azul-clara, à semelhança do que se verificou com a cor verde. Esta observação é mais uma vez explicada pela época em que foi registada, isto é, em pleno período de muda, que terá resultado num grande número de indivíduos que realizaram a ecdise, entrando no estágio A, caracterizada pela coloração azul-claro.

Agradecimentos

Quero agradecer ao Professor Dr. Marcelo Pinheiro por me ter aceitado como orientado, pela sua hospitalidade e disponibilização de todas as estruturas necessárias ao desenvolvimento deste trabalho.

Ao Professor Dr. Henrique Queiroga pela sua responsabilidade na minha participação no intercâmbio entre a Universidade de Aveiro e a UNESP, bem como, pela ajuda no seguimento do projecto e no relatório quando do meu regresso.

À Professora Dr.^a Aurea Ciotti pela disponibilidade e ajuda com a manipulação do radiómetro e análise dos dados obtidos.

Ao Bruno Sant'anna, ao Alison Wunderlich e ao Leonardo Souza pela ajuda indispensável durante a campanha de Iguape e as leituras dos espectros de reflectância.

Ao Instituto Chico Mendes pela disponibilização das instalações na cidade de Iguape.

Ao Professor Dr. João Seródio pela ajuda e disponibilidade na interpretação dos dados e na oferta do seu laboratório e do material necessário à realização da leitura dos espectros das fotografias.

À Helena Coelho e à Sónia Vieira pelo apoio na utilização do espectro-radiómetro durante a análise das fotografias.

Ao Professor Dr. António Nogueira pela ajuda no tratamento estatístico dos dados de reflectância e na sua interpretação.

E a todos os outros que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Referências

- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Batoy, C.B., et al. (1987). Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab, *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and vicinity, Philippines. *Ann. Trop. Res.*, 9: 157-177.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of Animal Communication. Sunderland: Sinauer.
- Chayen, N.E., M. Cianci, et al. (2003) Unravelling the structural chemistry of the colouration mechanism in lobster shell. *Acta Crystallographica Section D-Biological Crystallography*, 59, 2072-2082.
- Cheesman, D.F., W.L. Lee, et al. (1967) Carotenoproteins in Invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 42(1), 131-&.
- Conde, J.E., M.M.P. Tognella, et al. (2000) Population and life history features of the crab *Aratus pisonii* (Decapoda : Grapsidae) in a subtropical estuary. *Interciencia*, 25(3), 151-158.
- Cott, H. B. 1940. Adaptive Coloration in Animals. London: Methuen.
- Crane, J., 1975. Fiddler crabs of the world. *Ocypodidae: Genus Uca*. Princeton University Press, New Jersey.
- cribrarius (Brachyura: Portunidae), in the southern coast of Brazil. *J. Crust. Biol.*
- Croll, G.A., J.B. McClintock (2000) An evaluation of lekking behavior in the fiddler crab *Uca* spp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 254(1), 109-121.
- Dennell, Ralph, 1960. The Physiology of crustacea Vol. 2 Chapter 14, edited by Talbot Howe Waterman. Academic press, USA.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal colour patterns. *Evolutionary Biology*, 11, 319-364.
- Greenaway, P. (1993) Calcium and Magnesium Balance during Molting in Land Crabs. *Journal of Crustacean Biology*, 13(2), 191-197.
- Hartnoll, R. G. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, v. 34, n. 3, p. 281-293, 1978.
- Hartnoll, R.G. 1969. Mating in Brachyura. *Crustaceana*, 16: 161-181.
- Hemmi, J.M., J. Marshall, et al. (2006) The variable colours of the fiddler crab *Uca vomeris* and their relation to background and predation. *Journal of Experimental Biology*, 209(20), 4140-4153.
- Hinton, H. E. 1976. Colour changes. In: *Environmental Physiology of Animals* (Ed. by J. Blyth, J. L. Cloudsley-Thompson & A. G. MacDonald), pp. 389-412. Oxford: Blackwell Science
- Jivoff, P., A.H. Hines (1998) Female behaviour, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Animal Behaviour*, 55, 589-603.
- Koga, T., M. Murai, et al. (2000) Underground mating in the fiddler crab *Uca tetragonon*: the association between female life history traits and male mating tactics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 248(1), 35-52.
- Kyomo, J. (1988) Analysis of the Relationship between Gonads and Hepatopancreas in Males and Females of the Crab *Sesarma-Intermedia*, with Reference to Resource Use and Reproduction. *Marine Biology*, 97(1), 87-93.
- Melo, G.A.S. 1996. Manual de Identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Ed. Plêiade/FAPESP, São Paulo, SP: 604p.
- Minghelli-Roman, A., J.R.M. Chisholm, et al. (2002) Discrimination of coral reflectance spectra in the Red Sea. *Coral Reefs*, 21(3), 307-314.

- Mori, M. 1987. Observations on reproductive biology and diet of *Macropipus tuberculatus* (Roux) of the Ligurian Sea. *Investigacion Pesquera*, 51(1): 147-152.
- Paul, R.K.G. (1982) Abundance, Breeding and Growth of *Callinectes-Arcuatus* Ordway and *Callinectes-Toxotes* Ordway (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in a Lagoon System on the Mexican Pacific Coast. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 14(1), 13-26.
- Pillay, K.K., N.B. Nair (1973) Observations on Biochemical Changes in Gonads and Other Organs of *Uca-Annulipes*, *Portunus-Pelagicus* and *Metapenaeus-Affinis* (Decapoda-Crustacea) during Reproductive-Cycle. *Marine Biology*, 18(3), 167-198.
- Pinheiro, M.A.A. & Fransozo, A. 1998. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in the Ubatuba littoral, São Paulo State, Brazil. *Crustaceana*, 71(4): 434-452.
- Pinheiro, M.A.A. & Fransozo, A. 2001. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus*
- Pinheiro, M.A.A. e Fiscarelli, A.G. 2001. Manual de apoio à fiscalização do caranguejo-uçá (*Ucides cordatus*). Instituto Brasileiro do Meio Ambiente (IBAMA)/Centro de Pesquisa e Extensão Pesqueira das Regiões Sudeste e Sul (CEPSUL), 1ª ed., Itajaí, 60 p.
- Pinheiro, M.A.A., A. Fransozo (1998) Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba Littoral, Sao Paulo state, Brazil. *Crustaceana*, 71, 434-452.
- Pinheiro, Marcelo A. A., 2004. Biologia do caranguejo uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Decapoda, Brachyura), no litoral Sul do Estado de São Paulo. São Vicente: UNESP / Campus Experimental do Litoral Paulista (CLP), 203 p.
- Potter, I. C.; J. P. Chrystal & N. R. Loneragan. 1983. The biology of the blue manna crab *Portunus pelagicus* in an Australian estuary. *Mar. Biol.*, 78: 75-85.
- Rao, K.R., 1985. Pigmentary effectors. D.E. Bliss & L.H. Mantel (Ed.). *The biology of Crustacea. Integument, Pigments and Hormonal Process*. New York, Academic Press. Vol. 9.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction, 179-270. In: VERNBERG, F.J. & VERNBERG, W.B. (ed.). *The Biology of Crustacea. Environmental Adaptations*. Academic Press, New York, v. 8, 383 p.
- Schaeffer-Novelli, Y, et al. (2000). Brazilian mangroves. *Aqua. Ecos. Healt. Manag.*, v. 3. p. 561-570
- Stambler, N., N. Shashar (2007) Variation in spectral reflectance of the hermatypic corals, *Stylophora pistillata* and *Pocillopora damicornis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351(1-2), 143-149.
- Styrishave, B., K. Rewitz, et al. (2004) Frequency of moulting by shore crabs *Carcinus maenas* (L.) changes their colour and their success in mating and physiological performance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313(2), 317-336.
- Twilley, R.R., A.E. Lugo, et al. (1986) Litter Production and Turnover in Basin Mangrove Forests in Southwest Florida. *Ecology*, 67(3), 670-683.
- von Hagen, H.-O., Jones, D.S., 1989. The fiddler crabs (Ocypodidae: *Uca*) of Darwin, Northern Territory, Australia. *Beagle* 6, 55-68.
- Wade, N., K.C. Goulter, et al. (2005) Esterified astaxanthin levels in lobster epithelia correlate with shell colour intensity: Potential role in crustacean shell colour formation. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology*, 141(3), 307-313.
- Wenner, A.M., C. Fusaro, et al. (1974) Size at Onset of Sexual Maturity and Growth-Rate in Crustacean Populations. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 52(9), 1095-1106.
- Zeil, J., M. Hofmann (2001) Signals from 'crabworld': Cuticular reflections in a fiddler crab colony. *Journal of Experimental Biology*, 204(14), 2561-2569.