



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

**FRANCIELLY ALCÂNTARA DE LIMA**

**ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DE LARVAS DE BRACHYURA**  
**(CRUSTACEA, DECAPODA) NA PLATAFORMA CONTINENTAL DO**  
**AMAZONAS**

**BELÉM, PARÁ**  
**2021**

FRANCIELLY ALCÂNTARA DE LIMA

**ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DE LARVAS DE BRACHYURA  
(CRUSTACEA, DECAPODA) NA PLATAFORMA CONTINENTAL DO  
AMAZONAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca do Núcleo de Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia da Universidade Federal do Pará, como requisito para a obtenção do título de Doutora em Ecologia Aquática e Pesca.

**Orientadora:** Profa. Dra. Jussara Moretto Martinelli-Lemos

BELÉM, PARÁ  
2021

**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)**

---

A347a Alcântara de Lima, Francielly.  
Abundância e distribuição de larvas de Brachyura (Crustacea,  
Decapoda) na Plataforma Continental do Amazonas / Francielly  
Alcântara de Lima. — 2021.  
153 f. : il. color.

Orientador(a): Prof<sup>ª</sup>. Dra. Jussara Moretto Martinelli Lemos  
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Núcleo de  
Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia, Programa de Pós-  
Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Belém, 2021.

1. Zoologia. 2. Caranguejo. 3. Zooplâncton. I. Título.

CDD 577.609811

---

FRANCIELLY ALCÂNTARA DE LIMA

**ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DE LARVAS DE BRACHYURA  
(CRUSTACEA, DECAPODA) NA PLATAFORMA CONTINENTAL DO  
AMAZONAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca do Núcleo de Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia da Universidade Federal do Pará, como requisito para a obtenção do título de Doutora em Ecologia Aquática e Pesca, cuja banca foi constituída pelos professores listados abaixo, tendo obtido o conceito Excelente. Tese apresentada e aprovada em 28 de janeiro de 2021.

Orientadora:

**Profa. Dra. Jussara Moretto Martinelli Lemos**

Núcleo de Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia, Universidade Federal do Pará

Banca examinadora:

**Profa. Dra. Andrea Freire**

Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina

**Profa. Dra. Antonina dos Santos**

Instituto Português do Mar e da Atmosfera, Lisboa-Portugal

**Prof. Dr. Fernando Araújo Abrunhosa**

Instituto de Estudos Costeiros, Universidade Federal do Pará

**Prof. Dr. Jonathan Ready**

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará

Suplentes:

**Prof. Dr. José Eduardo Martinelli Filho**

Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará

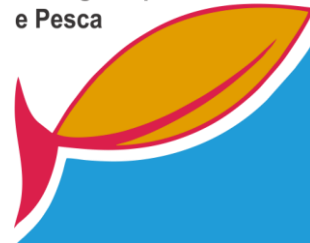
**Prof. Dr. Marcelo Petracco**

Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará

APOIO LOGÍSTICO E FINANCEIRO



Programa de pós-graduação  
Ecologia Aquática  
e Pesca



## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por me permitir chegar até aqui.

À Universidade Federal do Pará que se tornou minha segunda casa.

À minha orientadora, Profa. Dra. Jussara Martinelli-Lemos, pela atenção e amor em cada ensinamento.

À família GPECA que me acolheu desde o primeiro momento, ainda no Mestrado, e me inseriu no incrível universo dos crustáceos. Dani Brito, Dani Cavalcante, Dalila, Carol, Priscila, Marcela e Miani, obrigada por toda ajuda, parceria e pela amizade de uma vida inteira.

À Dra. Leiliane Silva, amiga e Coorientadora fictícia, por sempre me guiar quando estive perdida em meio a tantos dados.

Ao PPGEAP e a todos os professores que contribuíram para a minha formação, em especial ao Prof. Dr. Miguel Petre e ao Prof. Dr. Davi Butturi-Gomes, que foram essenciais para que a planilha “inflada de zeros” se tornasse a Tese que é hoje.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq, pelo fomento do Projeto INCT-AmbTropic (CNPq nº 565054/2010-4), e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-CAPES pela concessão de bolsa de Doutorado.

Agradeço também ao meu noivo, Victor Pismel, por todo o apoio e confiança quando pensei não conseguir.

Às vizinhas de laboratório, Ana Laura e Caroline, por nossos cafezinhos da tarde que aliviaram a tensão do dia a dia.

Às inúmeras pessoas que se aventuraram nas coletas de zooplâncton na Amazônia azul, e na árdua triagem do material. Sem vocês este trabalho não seria possível!

Meu muito obrigada!

“O que sabemos é uma gota; o que ignoramos é um oceano. Mas o que seria o oceano se não infinitas gotas?”

Isaac Newton

## RESUMO

As larvas meroplânctônicas de Brachyura são um dos principais componentes do zooplâncton, sendo bastante abundantes em algumas regiões e períodos do ano. Nesse estudo, investigamos os estágios e fases larvais de caranguejos no plâncton da Plataforma Continental Amazônica em termos de composição taxonômica, frequência de ocorrência nas categorias de pluma do Amazonas, distribuição em relação às águas superficiais e coluna d'água, extensão da dispersão horizontal em relação ao estuário, e probabilidade de ocorrência e abundância prevista nos perfis de temperatura, salinidade e clorofila-*a* da coluna d'água. Foram analisadas 84 amostras, provenientes das 7 expedições realizadas trimestralmente de julho/2013 a janeiro/2015, em seis locais, ao longo de um transecto que partiu da Ilha do Marajó até as proximidades da quebra da plataforma ( $\approx 240$  km, isóbata de 100m). O material biológico foi obtido através de arrastos superficiais e oblíquos com rede de plâncton cônico-cilíndrica (malha 200  $\mu$ m, 60 cm de diâmetro de abertura com fluxômetro acoplado), enquanto os valores de profundidade, salinidade, temperatura e clorofila-*a* foram registrados por um perfilador CTD, e os dados de vazão do Rio Amazonas foram obtidos via Agência Nacional das Águas. Identificamos um total de 17.759 larvas, distribuídas em 24 táxons, pertencentes às famílias Calappidae, Grapsidae, Leucosidae, Ocypodidae, Panopeidae, Pinnotheridae, Portunidae e Sesarmidae. A espécie *Panopeus lacustris* foi a mais abundante (67 %), seguida por *Achelous* spp. (12%) e *Armases rubripes* (9%). Os táxons *U. cordatus* e megalopa de Gelasiminae 2 ocorreram exclusivamente em águas estuarinas, *G. cruentata* e *L. cumulanta* somente em pluma intermediária, enquanto Grapsidae e megalopas de Pinnotheridae e Portunidae apenas em mar aberto. Dentre as variáveis ambientais analisadas, a salinidade foi a melhor preditora da distribuição larval, e por meio de modelos de abundância prevista e probabilidade de ocorrência nela baseados, verificamos maior heterogeneidade em larvas de Panopeidae, Pinnotheridae e Portunidae, com maior probabilidade de ocorrência em camadas d'água superficiais, enquanto Ocypodidae, Sesarmidae e Calappidae tem maior probabilidade de ocorrência em camadas mais profundas. Grapsidae e Leucosidae ocorrem de forma homogênea. Verificamos também que a extensão de dispersão larval é distinta entre as famílias, de modo que Grapsidae e Sesarmidae tem dispersão concentradas até 100 km da costa, Pinnotheridae e Ocypodidae até 150 km, Portunidae de 100 a 233 km, Calappidae de 100 a 150 km, enquanto Panopeidae e Leucosidae em toda a plataforma. Além disso, destacamos que a vazão do Amazonas regula a distribuição das famílias de caranguejos estuarinas e a pluma de água doce é fundamental para as espécies da plataforma, fornecendo grande aporte de nutrientes que favorece o desenvolvimento desses grupos no planctôn.

Palavras-chave: Calappidae, Grapsidae, Leucosidae, megalopa, meroplâncton, Ocypodidae, Panopeidae, Pinnotheridae, Portunidae, Sesarmidae, zoea.



## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo Geral

- Figura 1.** Ciclo de vida de *Brachyura* .....14
- Figura 2.** Plataforma Continental Amazônica e os seis locais de amostragem .....21

### Capítulo I

- Fig. 1** Área de estudo: costa dos estados do Amapá (AP), Pará (PA) e Maranhão (MA).....34

### Capítulo II

- Fig 1** Plataforma Continental Amazônica (PCA) e os seis locais de amostragem.....109
- Fig 2** Variação histórica da vazão do Rio Amazonas de 1985 a 2015 .....109
- Fig 3** Abundância esperada / probabilidade de ocorrência de larvas de *Brachyura* Grapsidae (A), Panopeidae (B) e Pinnotheridae (C).....110
- Fig 4** Abundância esperada / probabilidade de ocorrência de larvas de *Brachyura*. Portunidae (D), Ocypodidae (E) e *A. rubripes* (F) .....111
- Fig 5** Abundância esperada / probabilidade de ocorrência de larvas de *Brachyura*. *Calappa* sp. (G) e Leucosidae (H) .....112
- Fig 6** Densidade larval de *Brachyura* na PCA. Grapsidae (A), Panopeidae (B), Pinnotheridae (C) e Portunidae (D) .....113
- Fig 7** Densidade larval de *Brachyura* na PCA. Ocypodidae (E), *A. rubripes* (F), *Calappa* sp. (G) e Leucosidae (H) .....114

### Capítulo III

- Fig. 1** Plataforma Continental Amazônica e seis locais de amostragem.....140
- Fig. 2** Densidade relativa dos estágios larvais de *P. lacustris* ao longo dos meses na PCA.....141
- Fig. 3** Densidade relativa dos estágios larvais de *P. lacustris* nos locais amostrados na PCA .....142
- Fig. 4** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZI em relação a distância da costa na PCA e tipo de rede .....143

<b>Fig. 5</b> Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de <i>P. lacustris</i> ZII em relação a distância da costa na PCA e tipo de rede .....	143
<b>Fig. 6</b> Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de <i>P. lacustris</i> ZIII em relação a distância da costa na PCA e tipo de rede .....	144
<b>Fig. 7</b> Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de <i>P. lacustris</i> ZIV em relação a distância da costa na PCA e tipo de rede .....	144
<b>Fig. 8</b> Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de <i>P. lacustris</i> megalopa em relação a distância da costa na PCA e tipo de rede .....	145
<b>Fig. 9</b> Probabilidade de ocorrência e densidade esperada total de <i>P. lacustris</i> em relação a distância da costa na PCA e tipo de rede .....	145

**LISTA DE TABELAS****Capítulo Geral**

**Tabela 1.** Coordenadas geográficas, profundidade e distância estimada em relação ao continente e entre os locais amostrados na PCA.....21

**Capítulo I**

**Tabela 1.** Lista de espécies com ocorrência na Zona Costeira Amazônica Brasileira (ZCAB) e conhecimento do desenvolvimento larval e do habitat adulto.....36

**Capítulo II**

**Tabela 1.** Composição larval de Brachyura na Plataforma Continental Amazônica.....115

## SUMÁRIO

RESUMO .....	vii
LISTA DE FIGURAS .....	viii
LISTA DE TABELAS .....	x
CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	13
1 INTRODUÇÃO.....	14
<b>1.1 Desenvolvimento larval de Brachyura e aspectos morfológicos</b> .....	14
<b>1.2 Estratégias de dispersão larval e fatores de influência</b> .....	15
<b>1.3 A Plataforma Continental do Amazonas</b> .....	17
2 ESTRUTURA DA TESE .....	18
3 OBJETIVOS.....	19
<b>3.1 Objetivo Geral</b> .....	19
<b>3.2 Objetivos específicos</b> .....	19
4 MATERIAL E MÉTODOS.....	20
<b>4.1 Área de estudo e coleta de dados</b> .....	20
<b>4.2 Análise de dados do Capítulo II</b> .....	22
<b>4.3 Análise de dados do Capítulo III</b> .....	24
5 FINANCIAMENTO.....	25
6 REFERÊNCIAS .....	25
7 RESULTADOS .....	32
<b>CAPÍTULO I: Checklist de Brachyura da Zona Costeira Amazônica Brasileira e conhecimento sobre o desenvolvimento larval</b> .....	32
Introdução .....	32
Material e métodos.....	33
Resultados.....	34
Agradecimentos .....	35
Referências.....	58
<b>CAPÍTULO II: Dispersão larval de Brachyura no maior sistema estuarino / marinho do mundo</b> .....	68
<b>Introdução</b> .....	70
<b>Material e Métodos</b> .....	72
Área de estudo .....	72
Coleta de dados .....	73
Análise de dados .....	74

<b>Resultados</b> .....	76
Variáveis ambientais .....	76
Composição larval .....	77
Dispersão larval (estratos de profundidade, distância da costa e pluma estuarina) ....	78
<b>Discussão</b> .....	80
Grapsidae .....	82
Panopeidae .....	83
Pinnotheridae .....	84
Portunidae .....	86
Ocypodidae .....	88
<i>Armases rubripes</i> (Sesarmidae) .....	90
<i>Calappa</i> (Calappidae) .....	91
Leucosidae .....	93
<b>Conclusão</b> .....	95
<b>Agradecimentos</b> .....	96
<b>Aprovação ética e consentimento</b> .....	96
<b>Referências</b> .....	96
<b>Material Suplementar</b> .....	118
<b>CAPÍTULO III: Exportação larval de <i>Panopeus lacustris</i> (Decapoda, Panopeidae) para a Plataforma Continental do Amazonas</b> .....	126
<b>Introdução</b> .....	126
<b>Material e métodos</b> .....	128
Coleta de dados .....	128
Análises estatísticas .....	129
<b>Resultados</b> .....	130
Variáveis ambientais .....	130
Densidade larval .....	131
<b>Discussão</b> .....	132
<b>Agradecimentos</b> .....	135
<b>Referências</b> .....	135
<b>Material suplementar</b> .....	146
<b>8 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	153

## CONSIDERAÇÕES GERAIS

A tese está no formato de um capítulo geral introdutório, objetivos, metodologia geral, e três capítulos redigidos no formato de artigos científicos que contemplam os resultados e discussão de cada objetivo separadamente. Esta organização obedece ao Regimento Geral do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Resolução nº 4.094/2011. O capítulo geral apresenta tópicos sobre a Plataforma Continental Amazônica, as fases larvais de Brachyura no zooplâncton e os principais fatores que influenciam sua distribuição larval. Os artigos subsequentes seguem as normas dos periódicos a que estão publicados ou submetidos.

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 Desenvolvimento larval de Brachyura e aspectos morfológicos

As espécies pertencentes a Brachyura podem apresentar ciclos reprodutivos distintos entre si, algumas reproduzem continuamente com vários ciclos ao longo do ano, enquanto outras podem reproduzir duas ou uma única vez ao ano (Hartnoll, 2006; Costa e Soares-Gomes, 2011; Almeida et al., 2013). Assim como outros crustáceos decápodes, representantes desta Infraordem geralmente apresentam um período larval em seu ciclo de vida, composto pelas fases zoea e megalopa, que frequentemente representam uma grande porcentagem das comunidades planctônicas em regiões neríticas (Fernandes et al., 2002; Koettker e Freire, 2006; Brandão et al., 2015) (Figura 1). As larvas zoea realizam sucessivas mudas e tem número de estágios bastante variável, desde espécies com desenvolvimento larval abreviado, como *Sesarma curacaoense* que possui apenas duas zoeas (Anger, 1995), até espécies com desenvolvimento longo, como *Callinectes* que apresenta oito zoeas (Costlow e Bookhout, 1959). Já a megalopa é uma larva em transição entre a existência planctônica e a bentônica, com duas fases diferentes, a fase não competente onde os hábitos ainda são planctônicos, e a competente em que estas reconhecem sinais químicos e físicos na coluna d'água e buscam o assentamento no habitat adulto (Forward et al., 2001; Paula et al., 2004). Na região amazônica também existem espécies de caranguejos dulcícolas, que diferente dos caranguejos marinhos e estuarinos, apresentam desenvolvimento direto, de modo que as sucessivas mudas de zoea a megalopa ocorrem dentro do ovo, e a eclosão se dá na forma de juvenil (Boltovskoy, 1981).

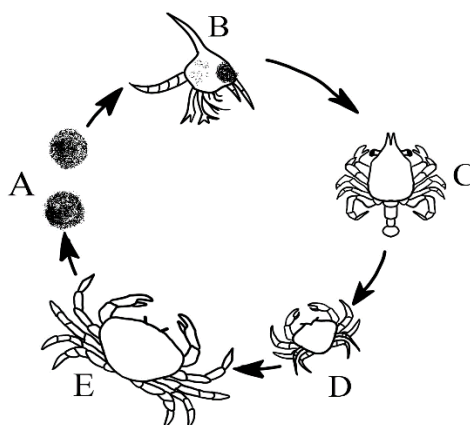


Figura 1. Ciclo de vida de Brachyura. Desova (A), larva zoea (B), larva megalopa (C), juvenil (D) e adulto (E). (Imagem: Gabriel Melo, 2021).

A identificação de larvas de *Brachyura* leva em consideração critérios como: comprimento e disposição dos espinhos dorsal, rostral e laterais, formato da antena e comprimento desta em relação ao espinho rostral, número de cerdas na antênula, número e tipos de cerdas da maxila, maxílula e maxilípedes, disposição e número de espinhos e cerdas nos segmentos abdominais e telson (Koettker et al., 2012; Souza et al., 2013). Características morfológicas particulares da antena, antênula e abdome quando combinadas, são chave para a distinção entre algumas famílias e gêneros. Este processo de identificação é minucioso e demorado, e por vezes conta com alguns fatores que o dificultam, tais como a própria variação morfológica espontânea entre famílias ou dentro de uma mesma família, a grande plasticidade fenotípica entre larvas encontradas no ambiente natural e aquelas cultivadas em laboratório (Morgan, 2008), além da elevada similaridade morfológica entre alguns gêneros, por exemplo *Panopeus*, *Achelous* e *Callinectes*, o que limita a identificação precisa a nível de espécie (Mantelatto et al., 2014; 2018), e demanda o uso futuro de técnicas como o DNA Barcoding.

## **1.2 Estratégias de dispersão larval e fatores de influência**

Além da reprodução, *Brachyura* também possui distintas estratégias de dispersão larval. Caranguejos que habitam regiões costeiras e oceânicas são capazes de desenvolverem-se e completar todo o ciclo larval no próprio ambiente parental (McDermott, 2013), enquanto espécies residentes no estuário podem realizar retenção de suas larvas nesse ambiente (Cronin, 1982; Morgan et al., 2018), ou exportá-las para a plataforma adjacente (Christy, 2003; Martins et al., 2020). Elas utilizam em ambos os casos, o transporte seletivo de correntes (DeVries et al., 1994; Shanks, 2006), que ocorre por meio da migração vertical de zoea e megalopa na coluna d'água, e possibilita que as larvas explorem e selecionem correntes de maré específicas, as quais determinarão a direção em que serão transportadas no plano horizontal (DiBacco et al., 2001; Forward e Tankersley, 2001; Yannicelli et al., 2006).

Tais padrões de transporte larval e natação de caranguejos são frequentemente associados a sinais detectados na coluna d'água como oscilações de gravidade, pressão hidrostática, luz, salinidade, temperatura e turbulência, além de ritmos endógenos (Morgan e Fisher, 2010; Epifanio e Cohen, 2016). Dentre estes fatores, os efeitos da temperatura e salinidade sobre a distribuição espacial e temporal do zooplâncton tem sido os mais amplamente estudados (Lopes, 1994; Badylak e Philips, 2008). Em águas



costeiras da região equatorial amazônica, as alterações de salinidade tendem a ser mais acentuadas durante o período chuvoso, em função da elevação da descarga do Rio Amazonas (Simith e Diele, 2008), enquanto que a temperatura segue o padrão encontrado em regiões tropicais, com variações mínimas ao longo do ano (Carvalho e Couto, 2011). A elevação da temperatura geralmente reduz a duração do período larval de caranguejos (Anger, 1991; Lárez et al., 2000; Hamasaki et al., 2009), enquanto limites extremos superiores e inferiores de salinidade prolongam o desenvolvimento larval e elevam as taxas de mortalidade (Giménez e Anger, 2001).

Um ponto importante é o fato da extensão da dispersão larval ser variável entre espécies e entre estágios larvais, o que pode se dar, principalmente, pela capacidade de osmorregulação e diferentes tolerâncias à salinidade, visto que, cada espécie possui uma salinidade ótima de sobrevivência e desenvolvimento (Anger, 2003; Simith et al., 2014). Em geral, mudanças ontogenéticas na tolerância de salinidade indicam se existe ou não dispersão de larvas para longe do habitat parental adulto (Anger, 2001; Diele e Simith, 2006). Desse modo, experimentos em laboratório são realizados a fim de analisar tais variações e sugerir possíveis estratégias de dispersão (Anger, 2003). Em espécies que realizam exportação larval, observam-se mudanças ontogenéticas nos níveis de tolerância dos estágios zoea (Charmantier, 2002), enquanto aquelas que realizam retenção já apresentam boa capacidade osmorregulatória desde a eclosão, e ao longo do desenvolvimento larval até juvenil (Anger, 1996; Anger e Charmantier, 2000).

Quanto às espécies que ocorrem na zona costeira amazônica, sabe-se apenas que *Sesarma curacaoense* retém suas larvas no estuário (Anger et al., 1995), e que *Minuca rapax*, *M. vocator* e *Ucides cordatus* exportam suas larvas para a região costeira adjacente, com salinidade alta favorável ao seu desenvolvimento (Simith e Diele, 2008; Simith et al., 2012). Além disso, *M. rapax* apresenta maior sensibilidade à baixa salinidade do que *M. vocator* e *U. cordatus*, e possivelmente tem maior extensão de dispersão na região costeira amazônica, devido sua necessidade de salinidade superior a 30 para sobrevivência (Simith e Diele, 2014). Estudos realizados em outras localidades já verificaram a dependência de águas costeiras e oceânicas mais salinas para o desenvolvimento larval de Ocypodidae (Christy e Tankerley, 2011), Portunidae (Morgan e Christy, 1997) e Grapsidae (DiBacco et al., 2001), assim, a probabilidade destas larvas e de demais famílias realizarem exportação para a Plataforma Continental Amazônica é bastante elevada.

### 1.3 A Plataforma Continental do Amazonas

A Plataforma Continental do Amazonas (PCA) dentro do limite territorial brasileiro compreende os estados do Amapá, Pará e Maranhão, desde o Cabo Orange no Amapá, até o Rio Parnaíba no Maranhão (Jablonski et al., 2006). A bacia do Rio Amazonas drena uma área de cerca de  $6,1 \times 10^6$  km<sup>2</sup>, que corresponde a aproximadamente 16% da descarga global de água doce dos rios (Nittrouer e Demaster, 1996; Dagg et al., 2004). Em decorrência deste alto aporte de água doce proveniente do Rio Amazonas para a PCA, há formação de uma pluma de baixa salinidade, alta disponibilidade de nutrientes e forte estratificação vertical, que proporciona um ambiente único para o aumento da produção primária (Subramaniam et al., 2008). A interação entre a água doce e a circulação oceânica altera a disponibilidade de luz, salinidade, e gera processos de dissolução da matéria orgânica (Medeiros et al., 2015), que juntamente com sedimentos e substâncias dissolvidas, entram em grande quantidade no sistema e exercem forte influência sobre a estrutura das comunidades biológicas (Dagg et al., 2004; Stukel et al., 2013; Ward et al., 2015).

A distribuição e movimentação da pluma amazônica esta diretamente relacionada à sazonalidade da vazão do Rio Amazonas, Tocantins e Araguaia, com máxima em torno de  $220.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  em maio, e mínima de aproximadamente  $100.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  em novembro (Dai e Trenberth, 2002; Isaac e Ferrari, 2016), além da ação de correntes e ventos que transportam a água de pluma até cerca de 1.000 km de distância da costa (Masson e Delecluse, 2001). Na PCA as principais correntes atuantes são a Corrente Norte do Brasil, Corrente da Guiana e a Contra Corrente Equatorial Norte (Bourles et al., 1999; Lentz e Limeburner, 1995). Durante o período de janeiro a abril (inverno boreal), a Zona de Convergência Intertropical Atmosférica-ITCZ encontra-se em sua posição sul, o que faz com que os ventos alísios soprem a pluma em direção ao continente, mantendo a água doce perto da foz, impedindo seu espalhamento ao longo da PCA. A descarga amazônica atinge o pico de abril a maio (primavera), quando a ITCZ inicia migração para a posição norte, diminuindo os ventos terrestres e fazendo a pluma se espalhar em direção ao Norte. De junho a julho (verão) a ITCZ atinge sua posição norte, e a descarga do rio começa a alimentar a Contra-Corrente Equatorial Norte (NECC), que por meio da retroflexão leva a água doce da pluma para leste, com seu ápice em setembro. No período que segue até dezembro (outono), a ITCZ se move novamente para o sul, e a retroflexão diminui, assim

como a vazão do Rio Amazonas (Moller et al., 2010; Coles et al., 2013; Gouveia et al., 2019).

Na PCA a comunidade zooplanctônica é bem diversificada, com representantes pertencentes à grande maioria dos filos zoológicos, como Protista, Cnidaria, Nematoda, Platyhelminthes, Annelida, Mollusca, Arthropoda, Bryozoa, Chaetognatha, Echinodermata e Chordata (Araújo Filho et al., 2017; Neumann-Leitão et al., 2018; Rodrigues et al., 2020). Um de seus componentes nesta área são as larvas meroplanctônicas de Decapoda, dentre eles os vários estágios de zoea da Infra-Ordem Brachyura (de Santana et al., 2020), ainda pouco estudados na região.

De modo geral, o movimento de larvas de Brachyura em plataformas é pouco conhecido, ainda que os mecanismos de saída de zoea do estuário e retorno de megalopa sejam bastante estudados e revisados (Epifanio e Garvine, 2001; Epifanio e Cohen 2016). Na PCA poucas são as informações sobre a distribuição do zooplâncton geral na área de influência da pluma (Conroy et al., 2016; de Santana et al., 2020), e para larvas de Brachyura estes são ainda mais escassos (de Santana et al., 2020), concentrados principalmente nos estuários (Simith et al., 2014, 2017; Lima et al., 2019), além disso, o conhecimento sobre a relação dessas larvas com as flutuações ambientais também é limitado. Nesse sentido, é pertinente investigar a distribuição larval deste grupo na PCA, e sua extensão de dispersão em ambiente natural, uma vez que tal conhecimento é de grande valor para conservação das espécies, estimativa do tamanho de populações e melhor compreensão do ciclo de vida destes crustáceos, contribuindo como importante ferramenta no auxílio às medidas de gerenciamento dos recursos aquáticos dessa região.

## **2 ESTRUTURA DA TESE**

A tese está organizada em capítulos que contemplam diferentes abordagens:

Capítulo I (artigo de revisão): Checklist de Brachyura da Zona Costeira Amazônica Brasileira e estado de conhecimento de seu desenvolvimento larval.

Capítulo II (manuscrito focado no conjunto larval de todas as espécies de Brachyura coletadas na PCA): Dispersão larval de Brachyura no maior sistema estuarino/ marinho do mundo.

Capítulo III (manuscrito focado na compreensão do padrão de uma espécie): Exportação larval de *Panopeus lacustris* (Decapoda, Panopeidae) para a Plataforma Continental do Amazonas.

### 3 OBJETIVOS

#### 3.1 Objetivo Geral

Identificar a composição taxonômica e compreender os padrões de distribuição da abundância larval de Brachyura em relação à distância da costa, à posição na coluna d'água e às variações dos fatores ambientais temperatura, salinidade e clorofila-*a*, na Plataforma Continental do Amazonas (PCA).

#### 3.2 Objetivos específicos

##### Capítulo I

- Realizar um levantamento das espécies de Brachyura com ocorrência na Zona Costeira Amazônica Brasileira (Amapá, Pará e Maranhão), e fornecer diagnóstico do atual estado de conhecimento sobre sua identificação larval, a fim de dar suporte para futuros trabalhos de identificação e comparação morfológica de espécimes.

##### Capítulo II

- Identificar a composição taxonômica e a distribuição da abundância larval de Brachyura na Plataforma Continental Amazônica em diferentes estratos da coluna d'água (superficial e meia água).

*H1: A distribuição larval de caranguejos é heterogênea, com algumas espécies/famílias sendo mais abundantes na camada d'água superficial, enquanto outras em camadas mais profundas; algumas larvas são mais costeiras enquanto outras oceânicas.*

- Verificar a extensão da dispersão larval das espécies encontradas, e quais fatores ambientais (temperatura, salinidade e clorofila-*a*) influenciam sua distribuição na plataforma.

*H1: A densidade larval de caranguejos estuarinos está relacionada principalmente às variações da vazão do Rio Amazonas, enquanto espécies da plataforma são influenciadas pela variação da pluma do rio.*

*H1: A densidade de zoea I é mais elevada próximo à zona costeira, enquanto a densidade de estágios larvais posteriores aumenta com o distanciamento do continente.*

### **Capítulo III**

- Verificar a hipótese de exportação das larvas de *Panopeus lacustris* e verificar qual a extensão de sua dispersão na Plataforma Continental Amazônica.

*H1: As larvas de P. lacustris estão presentes na Plataforma Continental do Amazonas, confirmando a hipótese de exportação larval da espécie cujos juvenis e adultos habitam predominantemente a zona costeira rasa.*

- Avaliar o efeito das variações de temperatura, salinidade e clorofila-*a* sobre a densidade e distribuição larval de *Panopeus lacustris* na Plataforma Continental Amazônica.

*H1: A distribuição das larvas posteriores de P. lacustris independe da salinidade da água, ocorrendo ao longo de todo o ano e em todos os locais amostrados.*

## **4 MATERIAL E MÉTODOS**

### **4.1 Área de estudo e coleta de dados**

As amostragens foram realizadas na Plataforma Continental do Amazonas (PCA), em área sob influência da pluma dos rios Amazonas, Araguaia e Tocantins, com periodicidade trimestral, de julho/2013 a janeiro/2015, e fazem parte do Projeto INCT-

Ambientes Marinhos Tropicais. O mesozooplâncton foi coletado em seis locais a partir da zona costeira da Ilha do Marajó, Estado do Pará, Brazil, até proximidades da quebra da plataforma, durante as marés de sizígia e luas cheia e nova, por meio de uma embarcação de médio porte com motor acima de 30hp, em um raio de aproximadamente 240 km da costa (Figura 2; Tabela 1).

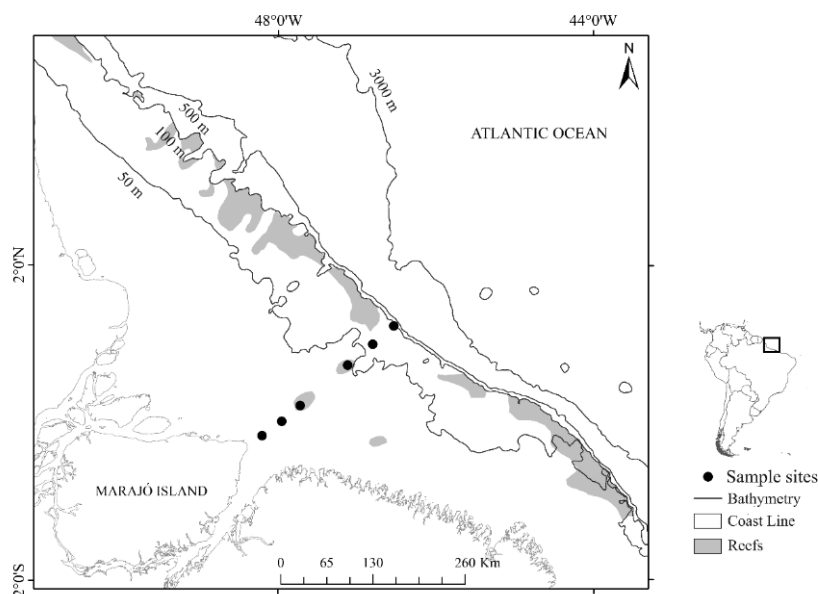


Figura 2. Plataforma Continental Amazônica e os seis locais de amostragem.

Tabela 1. Coordenadas geográficas, profundidade e distância estimada em relação ao continente e entre os locais amostrados na PCA no período de julho/13 a janeiro/15.

Locais	Coordenadas Geográficas		Profundidade (metros)	Distância em relação ao continente (km)
	Latitude	Longitude		
1	0° 10' S	48° 12' W	6	23
2	0° 01' N	47° 57' W	19	53
3	0° 13' N	47° 43' W	23	83
4	0° 44' N	47° 07' W	39	158
5	1° 00' N	46° 48' W	53	198
6	1° 14' N	46° 32' W	99	233

Dados baseados em amostragem piloto (abril/2013).

Em cada local foram realizados dois arrastos, um horizontal superficial e um oblíquo (executado em forma de 'V', abrangendo até 75% da profundidade local), ambos com duração de 5 minutos e velocidade de ~ 2 nós ( $\approx 4$  km/h). Para isto, utilizamos redes

de plâncton cônico-cilíndricas, com malha de 200  $\mu\text{m}$  (2 m de comprimento com 60 cm de diâmetro de abertura da rede) e fluxômetro acoplado. Os parâmetros abióticos temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinidade e clorofila-*a* ( $\mu\text{g/L}$ ) foram mensurados em cada local utilizando um perfilador CTD (Hydrolab DS 5).

Ao final das expedições obtivemos um total de 84 amostras (7 expedições x 6 locais x 2 métodos de arrasto) com volume inicial de 500 mL cada, fracionadas com um subamostrador do tipo Folsom em alíquotas de 250 mL. Todas as larvas das alíquotas de 250 mL foram dissecadas e identificadas sob microscópio Axioscope Zeiss A1 (Carl Zeiss, Oberkochen, Alemanha) conforme chaves de identificação disponíveis, por meio da observação de caracteres morfológicos da antena, antênula, maxilípedes e télson.

A densidade larval (larvas/100m<sup>3</sup>) foi estimada pela divisão do número de larvas em cada amostra pelo volume de água filtrada pela rede de plâncton. O volume filtrado foi calculado utilizando o número de rotações do fluxômetro acoplado na abertura da rede, a partir da diferença dos dígitos observada no início e no final de cada arrasto, calculados por:  $V = A \times R \times C$ , onde:  $A$  = área da abertura da rede (m<sup>2</sup>),  $R$  = n<sup>o</sup> de rotações do fluxômetro durante o arrasto (dígito final – dígito inicial) e  $C$  = fator de aferição após calibração.

## 4.2 Análise de dados do Capítulo II

A frequência de ocorrência (FO%) das larvas de cada espécie, foi obtida pela fórmula  $FO = a \times 100 / A$ , onde  $a$  = número de amostras contendo a espécie, e  $A$  = número total de amostras. Esses valores foram classificados com base no esquema de Cavalcanti e Larrazábal (2004), sendo atribuídas as seguintes categorias: muito frequente ( $FO \geq 70\%$ ), frequente ( $30 \leq FO < 70\%$ ), pouco frequente ( $10 < FO < 30\%$ ), e esporádico ( $FO \leq 10\%$ ).

A fim de prever a abundância esperada de cada grupo de espécies (família ou gênero, dependendo do nível mais profundo em que pudemos identificar as larvas), usamos uma abordagem multimodelo intensiva (Burnham e Andersen, 2002). Ajustamos vários preditores diferentes para cada um dos conjuntos de dados, correspondendo aos dados de abundância de cada grupo. Dada a presença de muitos zeros em nossos conjuntos de dados - alguns dos quais podem ser simplesmente zeros estruturais - prevemos condicionalmente a abundância esperada na probabilidade prevista de ocorrência de cada

grupo de espécies usando os dados de presença-ausência. Os detalhes de cada etapa da análise de dados são fornecidos a seguir.

Para os dados de presença-ausência, ajustamos modelos lineares generalizados binomiais com função de ligação logística (McCullagh e Nelder, 1989) usando diferentes preditores. Calculamos os preditores tomando o conjunto de poderes [excluindo, é claro, o conjunto vazio; por favor, verifique Devlin (1994) para esclarecimentos sobre esta questão] das covariáveis disponíveis (profundidade da rede de plâncton, temperatura, clorofila-*a*, distância do estuário, salinidade e seus valores quadrados) e usamos cada elemento do conjunto de potência para ajustar os modelos, o que resultou em 511 modelos diferentes. Para cada modelo, calculamos os pesos Akaike:

$$\omega_j = \frac{\exp\{-\Delta_j/2\}}{\sum_{i=1}^M \exp\{-\Delta_i/2\}} \quad (1)$$

onde  $\omega_j$  é o peso Akaike para o  $j$ -ésimo modelo e  $\Delta_j = AIC_j - \min_{i \in M} \{AIC_i\}$  é o AIC escalado para o modelo  $j$  em um conjunto  $M$  de modelos. O valor de  $M$  é a diferença entre o número de elementos no conjunto das covariáveis (511) e o número de modelos que alcançaram convergência; assim,  $M$  pode ter variado muito entre os dois grupos de espécies. Por fim, a predição da probabilidade de ocorrência foi baseada em todos os modelos ponderados por seus pesos Akaike correspondentes. Utilizamos como cenário de referência para as previsões, os valores medianos de temperatura, clorofila-*a*, três valores diferentes de salinidade (5, 23 e 33,5 g/L) e a distância do estuário que variou entre 23 e 233 km (respectivamente, o ponto mais próximo e o mais distante que visitamos no campo).

Devido a previsão da probabilidade de ocorrência utilizar dados de presença-ausência, ajustamos os modelos lineares generalizados de Poisson com a função log-link aos dados de abundância observada usando o raciocínio anterior (vários modelos, cada um com um elemento do conjunto de poderes de covariáveis, ponderado pelos pesos Akaike, descartando os modelos que não convergiram, computando as previsões no cenário de referência). Uma vez que as abundâncias observadas dependem em grande parte do volume de água coletado na amostra, definimos o volume como um offset em todos os modelos.

Nossa previsão final de abundância esperada para cada grupo foi o produto entre a abundância prevista e a probabilidade de ocorrência no cenário de referência. Observe que em nosso multimodelo e abordagem teórica da informação, é impossível (e sem



sentido) relatar valores-p de qualquer tipo (Burnham e Andersen, 2002; Johnson, 1999), portanto, usamos o peso total de cada variável em modelos plausíveis (aqueles em que  $\Delta_j < 2$ , um limite amplamente utilizado), variando de 0 (nunca importante) a 1 (sempre importante), como medida de influência nas previsões.

### 4.3 Análise de dados do Capítulo III

Nosso conjunto de dados final compreendeu uma matriz de  $84 \times 10$ , onde cada linha era uma observação independente e cada coluna continha as entradas das variáveis ambientais e das densidades de larvas de acordo com o estágio de desenvolvimento de *Panopeus lacustris*. Como tínhamos zero (ausência de larvas) ou uma observação positiva (densidade real), optamos por uma abordagem semicontínua; especificamente, um modelo delta-lognormal (Lo et al., 1992; Min e Agrest, 2002; Eggers, 2015).

Em um modelo delta-lognormal, um caso especial de um modelo hierárquico, deve-se condicionar as observações positivas à probabilidade de não se observar um zero (um "sucesso"), ou seja,

$$\Pi_i \sim \text{Bin}(1, \lambda_i) \quad \log Y_i | \Pi_i = 1 \sim N(\mu_i, \sigma^2)$$

onde  $\Pi_i$  é a realização do ensaio de Bernoulli com probabilidade de sucesso  $\lambda_i$  para a  $i$ -ésima observação, e  $\log Y_i$  é o logaritmo natural da  $i$ -ésima densidade de larvas, que é normalmente distribuída com média  $\mu_i$  e a variância constante  $\sigma^2$ , condicionado a um sucesso observado do ensaio de Bernoulli. Claramente, podemos usar as variáveis explicativas para modelar os parâmetros  $\lambda_i$  e  $\mu_i$  de maneira regular. Inicialmente, consideramos os preditores lineares,

$$\begin{cases} \text{logit}(\lambda_{ij}) = \beta_0 + \beta_{1j} + \beta_2 d_{ij}^2 + \beta_3 d_{ij}^2 + \beta_4 s_{ij}^2 + \beta_5 s_{ij}^2 + \beta_6 c_{ij}^2 + \beta_7 t_{ij}^2 \\ \mu_{ij} = \beta_0 + \beta_{1j} + \beta_2 d_{ij}^2 + \beta_3 d_{ij}^2 + \beta_4 s_{ij}^2 + \beta_5 s_{ij}^2 + \beta_6 c_{ij}^2 + \beta_7 t_{ij}^2 \end{cases}$$

onde  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação,  $\beta_{1j}$  é o efeito da  $j$ -ésima rede (oblíqua ou superficial);  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são os coeficientes associados aos efeitos da distância do estuário e seu correspondente valor quadrado;  $\beta_4$  e  $\beta_5$  são os coeficientes associados aos efeitos da salinidade e seu valor ao quadrado;  $\beta_6$  é a inclinação para a clorofila- $a$  e  $\beta_7$  é a inclinação para a temperatura.

A fim de evitar o sobreajuste e potencialmente chegar a resultados ineficazes e difíceis de interpretar, decidimos não incluir nem os valores quadrados de clorofila- $a$  e

temperatura, nem os termos de interação nesses preditores lineares iniciais. Na sequência, realizamos a seleção de variáveis usando stepwise baseado em AIC (limite de diferença definido como 2). Assim, para cada estágio de desenvolvimento larval e também para a densidade total, utilizamos os modelos finais (aqueles que encontramos após a seleção de variáveis) para prever a probabilidade de ocorrência e a densidade esperada ao longo das distâncias do estuário. Usamos três estratos de salinidade (5; 25 e 33,5) e os valores medianos de temperatura e clorofila-*a* para estabelecer os cenários preditivos.

Todos os modelos estatísticos finais foram validados usando análises de resíduos, especificamente plotagens quantil-quantil com envelopes simulados (Flack e Flores, 1989) ajustados usando R (R Core Team, 2018).

## 5 FINANCIAMENTO

Esta tese é produto integrante do Projeto multidisciplinar e multicêntrico INCT-Ambientes Marinhos Tropicais (CNPq nº 565054/2010-4), grupo 2.2: Variabilidade Espaço-Temporal da Diversidade e Estrutura Trófica do Ambiente Pelágico na Plataforma Continental ao Largo do Norte e Nordeste do Brasil.

## 6 REFERÊNCIAS

- Almeida, A. C., Hiyodo, C. M., Cobo, V. J., Bertini, G., Fransozo, V., Teixeira, G. M. (2013) Relative growth, sexual maturity, and breeding season of three species of the genus *Persephona* (Decapoda: Brachyura: Leucosidae): a comparative study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(6), 1581–1591.
- Anger, K. (1991) Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series*, 72, 103–110.
- Anger, K. (1996) Salinity tolerance of the larvae and first juvenile of a semiterrestrial grapsid crab, *Armases miersii* (Rathbun). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 202, 205–223.
- Anger, K. (2001) The biology of decapod crustacean larvae. *Crustacean Issues*, 14. A. A. Balkema, Lisse, The Netherlands.
- Anger, K. (2003) Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. *Invertebrate Reproduction & Development*, 43(1), 29–45.

Anger, K., Charmantier, G. (2000) Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in a mangrove crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251, 265–274.

Anger, K., Schreiber, D., Montú, M. (1995) Abbreviated larval development of *Sesarma curacaoense* (Rathbun, 1897) (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory. *Nauplius*, 3, 127–154.

Araújo Filho, M., Noriega, C. D., Hounsou-Gbo, G., Veleda, D., Araújo, J., Brutto, L., Feitosa, F. A. N., Montes, M. J. F., Lefreve, N., Melo, P. A. M. C., Otsuka, A., Schwamborn, R., Travassos, K., Neumann-Leitão, S. (2017) A synoptic assessment of the Amazon River-Ocean continuum during boreal autumn: from physics to plankton communities and carbon flux. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1–18.

Badylak, S., Phlips, E. J. (2008) Spatial and temporal distributions of zooplankton in Tampa Bay, Florida, including observations during a HAB event. *Journal of Plankton Research*, 30(4), 449–465.

Boltovskoy, D. (1981) Atlas del zooplâncton del Atlântico sudoccidental y métodos de trabajo com el zooplâncton marino. Argentina: Publicação especial del INIDEP, 935p.

Bourles, B., Gouriou Y., Chuchla R. (1999) On the circulation and upper layer of the western equatorial Atlantic. *Journal of Geophysical Research*. 104(C9), 21151–21170.

Brandão, M. C., Garcia, C. A. E., Freire, A. S. (2015) Large-scale spatial variability of decapod and stomatopod larvae along the South Brazil Shelf. *Continental Shelf Research* 107, 11–23.

Burnham, K. P., Andersen, D. R. (2002) Model selection and multimodel inference. 2nd ed. New York: Springer, 488 p.

Carvalho, F. L., Couto, E. C. G. (2011) Environmental variables influencing the *Callinectes* (Crustacea: Brachyura: Portunidae) species distribution in a tropical estuary-Cachoeira River (Bahia, Brazil). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91, 793–800.

Cavalcanti, E. A. H., Larrazábal, M. E. L. (2004) Macrozooplâncton da Zona Econômica Exclusiva do Nordeste do Brasil (Segunda Expedição Oceanográfica - REVIZEE/NE II) com ênfase em Copepoda (Crustacea). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21, 467–475.

Charmantier, G., Giménez, M., Charmantier-Daures, M., Anger, K. (2002) Ontogeny of osmoregulation, physiological plasticity and larval export strategy in the grapsid crab *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). *Marine Ecology Progress Series*, 229, 185–194.

Christy, J., Tankerley, R. A. (2011) A behavioral mechanism for dispersal in fiddler crab larvae (genus *Uca*) varies with adult habitat, not phylogeny. *Limnology and Oceanography*, 56, 1879–1892.

- Christy, J.H. (2003) Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: the predator avoidance hypothesis. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 177–185.
- Coles, V. J., Brooks, M. T., Hopkins, J., Stukel, M. R., Yager, P. L., Hood, R. R. (2013) The pathways and properties of the Amazon River Plume in the tropical North Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(12), 6894–6913.
- Conroy, B. J., Steinberg, D. K., Stukel, M. R., Goes, J. I., Coles, V. J. (2016) Meso and microzooplankton grazing in the Amazon River plume and western tropical North Atlantic. *Limnology Oceanography*, 61, 825–840.
- Cronin, T. W. (1982) Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 15, 207–220.
- Dagg, M., Benner, R., Lohrenz, S., Lawrence, D. (2004) Transformation of dissolved and particulate materials on continental shelves influenced by large rivers: plume processes. *Continental Shelf Research*, 24, 833–858.
- Dai, A., Trenberth, K. E. (2002) Estimates of freshwater discharge from continents: Latitudinal and seasonal variations. *Journal of Hydrometeorology*, 3(6), 660–687.
- De Santana, C. S., de Albuquerque, L. S. M., Varona, H., Neumann-Leitão, S., Araujo, M., Schwamborn, R. (2020) Amazon river plume influence on planktonic decapods in the tropical Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 103428.
- Devlin, K. (1994) *The joy of sets: fundamentals of contemporary set theory*. 2nd ed. [S. l.]: Springer, 194 p.
- DeVries, M. C., Tankersley, R. A., Forward Jr, R. B., Kirby-Smith, W. W., Luettich Jr, R. A. (1994) Abundance of estuarine crab larvae is associated with tidal hydrological variables. *Marine Biology*, 118, 403–413.
- DiBacco, C., Sutton, D., McConnico, L. (2001) Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 191–206.
- Diele, K., Simith, D. J. B. (2006) Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Necessity for larval export? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68, 600–608.
- Eggers, J. (2015) *On Statistical Methods for Zero-Inflated Models*. Available at: <https://uu.diva-portal.org/smash/get/diva2:816639/FULLTEXT01.pdf>
- Epifanio, C. E., Cohen, J. H. (2016) Behavioral adaptations in larvae of brachyuran crabs: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 482, 85–105.
- Epifanio, C. E., Garvine, R. W. (2001) Larval transport on the Atlantic Continental Shelf of North America: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52(1): 51–77.
- Flack, V. F., Flores, R. A. (1989) Using Simulated Envelopes in the Evaluation of Normal

Probability Plots of Regression Residuals. *Technometrics*, 31, 219–225.

Forward, R. B., Tankersley, R. A. (2001) Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and marine biology: An annual review*, 39, 305–353.

Forward, R. B., Tankersley, R. A., Rittschof, D. (2001) Cues for Metamorphosis of Brachyuran Crabs: An Overview. *American Zoologist*, 41, 1108–1122.

Giménez, L., Anger, K. (2001) Relationships among salinity, egg size, embryonic development, and larval biomass in the estuarine crab *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 260, 241–257.

Gouveia, N. A., Gherardi, D. F. M., Wagner, F. H., Paes, E. T., Coles, V. J., Aragão, L. E. O. C. (2019) The salinity structure of the Amazon River Plume Drives Spatiotemporal Variation of Oceanic Primary Productivity. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 147–165.

Hamasaki, K., Sugizaki, M., Dan, S., Kitada, S. (2009) Effect of temperature on survival and developmental period of coconut crab (*Birgus latro*) larvae reared in the laboratory. *Aquaculture*, 292, 259–263.

Hartnoll, R. G. (2006) Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia*, 57, 31–40.

Isaac, V. J., Ferrari, S. F. (2016) Assessment and management of the North Brazil Shelf Large Marine Ecosystem. *Environmental Development*, 22, 97–110.

Jablonski, S., Martins, A. S., Amaral, A. C. Z., Ávila-da-Silva, A. O., Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B., Hazin, F. H. V., Frédou, F. L., Olavo, G., Valentin, J. L., Madureira, L. S. P., El-Robrini, M., Haimovici, M., Cergole, M. C., Asano-Filho, M., Costa, P. A. S., Vieira, R. C., Bernardes, R. A., Lessa, R. P. (2006) Programa REVIZEE: Relatório Executivo. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 279 p.

Johnson D. H. (1999) The Insignificance of Statistical Significance Testing. *J. Wildl. Manage.*

Koettker, A. G., Freire, A. S. (2006) Spatial and temporal distribution of decapod larvae in the subtropical waters of the Arvoredo archipelago, SC, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 96(1), 31–39.

Koettker, A. G., Sumida, P. Y. G., Lopes, R. M., Freire, A. S. (2012) Illustrated key for the identification of the known zoeal stages of Brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from tropical and subtropical Brazil, southwestern Atlantic. *Zootaxa*, 3204, 1–19.

Laréz, M. B., Palazón-Fernandes, J. L., Bolaños, C. J. (2000) The effect of salinity and temperature on the larval development of *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Brachyura: Majidae) reared in laboratory. *Journal of Plankton Research*, 22(10), 1855–1869.

Lentz, S. J., Limeburner, R. (1995) The Amazon River Plume during AMASSEDS: Spatial characteristics and salinity variability. *Journal of Geophysical Research*, 100 (2), 2355–2375.

- Lima, F. A., Oliveira, T. F., Martinelli-Lemos, J. M. (2019) Distribution of brachyuran larvae in an Amazonian estuary as evidence for retention and export. *Journal of Crustacean Biology*, 39(5), 602–612.
- Lo, N. C., Jacobson, L. D., Squire, J. L. (1992) Indices of Relative Abundance from Fish Spotter Data based on Delta-Lognormal Models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 2515–2526.
- Lopes, R. M. (1994) Zooplankton distribution in the Guaraú River estuary (South Eastern Brazil). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 39, 287–302.
- Mantelatto, F. L., Pantaleão, J. A. F., Cuesta, J. A., Fransozo, A.; Felder, D. L. (2018) The first zoeal stage morphology of *Aquelous spinimanus* (Latreille), *A. gibbesii* (Stimpson), and *Portunus sayi* (Gibbes) (Decapoda: Brachyura) provides support for molecular phylogeny. *Zootaxa*, 4378(1), 71–84.
- Mantelatto, F. L., Reigada, A. L. D., Gatti, A. C. R., Cuesta, J. A. (2014) Morphology of the first zoeal stages of five Portunid genus *Callinectes* (Decapoda, Brachyura) hatched at the laboratory. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86(2), 755–767.
- Martins, S. B., Silva, U. A. T., Masunari, S. (2020) Larval export strategy as an indication of ontogenetic migrations towards open sea of the fiddler crab *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, in Rankin, 1898) (Crustacea, Ocypodidae) from Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius*, 28, e2020028.
- Masson, S., Delecluse, P. (2001) Influence of the Amazon River runoff on the tropical Atlantic. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere*, 26(2), 137–142.
- McCullagh, P., Nelder, J. A. (1989) *Generalized Linear Models*. 2nd ed. London: Chapman and Hall, 511 p.
- McDermott, J. J. (2013) The distribution of *Ocypode quadrata*, Atlantic Ghost Crab (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) megalopae, beyond the Presumptive Northern Boundary of adult populations in the Northwest Atlantic. *Northeastern Naturalist*, 20(4), 578–586.
- Medeiros, P. M., Seidel, M., Ward, N. D., Carpenter, E. J., Gomes, H. R., Niggemann, J., et al. (2015) Fate of the Amazon River dissolved organic matter in the tropical Atlantic Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 29, 677–690.
- Min, Y., Agrest, A. (2002) Modeling nonnegative data with clumping at zero: A survey. *Journal of the Iranian Statistical Society*, 1, 7–33.
- Molleri, G. S. F., Novo, E. M. L. M., Kampel, M. (2010) Space-time variability of the Amazon River plume based on satellite ocean color. *Continental Shelf Research*, 30(3–4), 342–352.

Morgan, A. D. (2008) The effect of food availability on phenotypic plasticity in larvae of the temperate sea cucumber *Australostichopus mollis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 363, 89–95.

Morgan, S. G., Christy, J. H. (1997) Planktivorous fishes as selective agents for reproductive synchrony *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 209, 89–101.

Morgan, S. G., Fisher, J. L. (2010) Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration in an upwelling shadow and along the open coast. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 109–126.

Morgan, S. G., Miller, S. H., Robart, M. J., Largier, J. L. (2018) Nearshore Larval Retention and Cross-Shelf Migration of Benthic Crustaceans at an Upwelling Center. *Frontiers in Marine Science*, 5, 161.

Neumann-Leitão, S., Melo, P. A. M. C., Schwamborn, R., Diaz, X. F. G., Figueiredo, L. G. P., Silva, A. P., Campelo, R. P. S., Melo Júnior, M., Melo, N. F. A. C., Costa, A. E. S. F., Araújo, M., Veleda, D. R. A., Moura, R. L., Thompson, F. Zooplankton from a reef system under the influence of the Amazon River Plume. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1–15.

Nittrouer, C. A., DeMaster, D. J. (1996) The Amazon shelf setting: tropical, energetic, and influenced by a large river. *Continental Shelf Research*, 16(5–6), 553–573.

Paula, J., Bartilotti, C., Dray, T., Macia, A., Queiroga, H. (2004) Patterns of temporal occurrence of brachyuran crab larvae at Saco mangrove creek, Inhaca Island (South Mozambique): implications for flux and recruitment. *Journal of Plankton Research*, 26(10), 1163–1174.

Rodrigues, A. C. M., Santos, A., Martinelli-Lemos, J. M. (2020) Description of the zoeal stages of *Albunea paretii* Guérin-Méneville, 1853 (Decapoda: Albuneidae) collected from the Amazon Continental Shelf (Brazil). *Zootaxa*, 4747, 253–274.

Santana, J. R., Costa, A. E. S. F., Veleda, D., Schwamborn, S. H. L., Mafalda Jr., P. O., Schwamborn, R. (2020) Ichthyoplankton community structure on the shelf break off northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Online)*, 92(2), e20180851.

Shanks, A.L. (2006) Mechanisms of cross-shelf transport of crab megalopae inferred from a time series of daily abundance. *Marine Biology*, 148: 1383–1398.

Simith, D. J. B., Abrunhosa, F. A., Diele, K. (2017) [Metamorphosis of the edible mangrove crab \*Ucides cordatus\* \(Ucididae\) in response to benthic microbial biofilms.](#) *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 492, 132–140.

Simith, D. J. B., Diele, K. (2008) O efeito da salinidade no desenvolvimento larval do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda: Ocypodidae) no Norte do Brasil. *Acta Amazonica*, 38(2), 345–350.

Smith, 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.

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.

Souza, A.S., Costa, R.M., Abrunhosa, F.A. (2013) Comparative morphology of the first zoea of twelve brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon region. *Zoologia*, 30, 273–290.

Stukel, M. R. R., Coles, V. J., Brooks, M. T., Hood, R. R. (2013) Diatom-diazotroph assemblage growth in the Amazon River Plume: Topdown, bottom-up and physical controls, *Biogeosciences Discussions*, 10(8), 13931–13976.

Subramaniam, A., Yager, P. L., Carpenter, E. J., Mahaffey, C., Bjorkman, K., Cooley, S., Kustka, A. B., Montoya, J. P., Sañudo-Wilhelmy, S. A., Shipe, R., Capone, D. G. (2008) Amazon River enhances diazotrophy and carbon sequestration in the tropical North Atlantic Ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 10460–10465.

Ward, N. D., Krusche, A. V., Sawakuchi, H. O., Brito, D. C., Cunha, A. C., Moura, J. M. S., Silva, R., Yager, P., Keil, R. G., Richey, J. E. (2015) The compositional evolution of dissolved and particulate organic matter along the lower Amazon River Óbidos to the ocean. *Marine Chemistry*, 177, 244–256.

Yannicelli, B., Castro, L. R., Valle-Levinson, A., Atkinson, L., Figueroa, D. (2006) Vertical distribution of decapod larvae in the entrance of an equatorward facing bay of central Chile: implications for transport. *Journal of Plankton Research*, 28(1), 19–37.



## 7 RESULTADOS

### CAPÍTULO I: Checklist de Brachyura da Zona Costeira Amazônica Brasileira e conhecimento sobre o desenvolvimento larval

FRANCIELLY ALCÂNTARA DE LIMA<sup>1, 2</sup>, JUSSARA MORETTO MARTINELLI-LEMO<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Grupo de Pesquisa em Ecologia de Crustáceos da Amazônia. Universidade Federal do Pará (UFPA). Avenida Perimetral, 2651, Bairro Montese, Belém, Pará 66077-530, Brasil.

<sup>2</sup> Autor correspondente. E-mail: [jussara@ufpa.br](mailto:jussara@ufpa.br)

doi:10.11646/zootaxa.4646.2.6

#### Resumo

Esta revisão bibliográfica inclui todas as espécies de Brachyura listadas para a Zona Costeira Amazônica Brasileira (abrangendo a ocorrência de espécies nos estados do Amapá, Pará e Maranhão), com desenvolvimento larval total ou parcialmente descrito. Para cada espécie há informações sobre o nome atual do táxon, nome atribuído ao trabalho de descrição, estágios larvais descritos e habitat da espécie adulta. Nesta área foi registrado um total de 194 espécies de Brachyura, 49 delas (25%) tem todos os estágios larvais descritos, 25 (13%) tem desenvolvimento larval incompleto com pelo menos um estágio descrito; 120 espécies (62%), ainda não tem descrições morfológicas de nenhuma fase ou estágio larval. Esta é claramente uma grande lacuna que precisa ser preenchida para o avanço do conhecimento das histórias de vida dos caranguejos em uma área única de biodiversidade costeira. Mais ainda porque esta área enfrenta ameaças da pesca do camarão rosa e atividades de prospecção de petróleo.

Palavras-chave: biodiversidade marinha, Crustacea, Decapoda, zooplâncton.

#### Introdução

A infra-ordem Brachyura (caranguejos e siris) é um dos grupos mais estudados e o mais diversificado de crustáceos, com 6.793 espécies conhecidas, distribuídas em 93 famílias e 38 superfamílias (Ng *et al.* 2008). A revisão mais recente da diversidade de caranguejos de toda a costa brasileira (aproximadamente 8.000 km de extensão), que é uma das mais extensas do mundo, revelou uma riqueza de espécies de 370 espécies (Melo 1996). Este grupo também é um dos principais componentes no zooplâncton, especialmente seus vários estágios larvais de zoea que são muito abundantes e chegam a ser dominantes em algumas regiões em determinadas épocas do ano (Fernandes *et al.* 2002, Koettker & Freire 2006).

Para a compreensão do ciclo de vida e ecologia dos caranguejos braquiúros é de suma importância a identificação destas larvas planctônicas ao nível de espécie (Koettker *et al.* 2012). No entanto, essa é uma tarefa complexa, pois exige descrições larvais detalhadas, ilustrações claras e chaves de identificação adequadas, que nem sempre estão disponíveis (González-Gordillo *et al.* 2001), o que acaba por restringir a identificação dos espécimes a nível de gênero ou família.

Desde a década de 1980 diversos trabalhos de descrição morfológica de larvas foram publicados, incluindo uma série de espécies de Brachyura pelo mundo (Martin *et al.* 1985, Paula & Hartnoll 1989, Cuesta & Rodríguez 1994, Schubart & Cuesta 1998). Porém, de um modo geral, a quantidade de descrições larvais desse grupo ainda é bastante escassa em comparação ao que há publicado sobre juvenis bentônicos e adultos (Anger 2001). Até o ano de 1999, em que foi realizada a última grande revisão para as larvas de caranguejo do Atlântico Sul, verificou-se que apenas 102 do total de 328 espécies registradas, apresentavam informações larvais disponíveis e aproximadamente dois terços ainda tinham seu desenvolvimento larval desconhecido (Pohle *et al.* 1999). Passados 20 anos, e apesar do aumento do número de descrições larvais para Brachyura, não houve uma mudança significativa neste cenário, em que diversas espécies permanecem sem informações morfológicas de seu desenvolvimento larval.

Para a região amazônica brasileira, o conhecimento sobre espécies de Brachyura adultas aumentou consideravelmente após coletas do Programa de Recursos Vivos da Zona Econômica Exclusiva (REVIZEE) (Coelho *et al.* 2008). No entanto, isso ainda não é suficiente, pois este projeto não amostrou a maior parte da biodiversidade desta área, que ainda é pouco conhecida. Áreas como o setor sob influência da descarga do rio Amazonas, que normalmente é de substrato lamacento, ainda permanecem pouco estudadas por se tratar de uma região muito extensa e diversificada (Leão & Dominguez 2000). Pesquisas sobre o zooplâncton nesta área de influência da pluma até o momento são inexistentes (Conroy *et al.* 2016), e as que abordam Brachyura em sua fase larval ainda são restritas a estuários e zonas costeiras (Costa *et al.* 2011, Costa *et al.* 2013). Isso pode se dar parcialmente devido à dificuldade de acesso à plataforma continental, à alta variação taxonômica nas comunidades planctônicas e à falta de descrições da morfologia larval.

Assim, de modo a auxiliar a identificação e a comparação morfológica de espécimes larvais, o presente estudo fornece um o presente estudo fornece um checklist atualizado de todas as espécies de Brachyura que ocorrem na Amazônia brasileira, incluindo dados sobre descrições de seus estágios e fases larvais disponíveis na literatura publicada.

## Material e métodos

A Zona Costeira Amazônica brasileira (ZCAB) abrange os Estados do Amapá, Pará e Maranhão. Para compor esta lista foram incluídas todas as espécies registradas na área compreendida entre o Cabo Orange, no norte do Estado do Amapá (04 ° 17'N; 51 ° 32'W) até a Foz do Rio Parnaíba (02° 44'S; 41° 47'W), no Maranhão (Fig. 1). A ZCAB recebe as descargas dos rios Amazonas e Pará, considerados a maior bacia hidrográfica do mundo, despejando  $940 \times 10^6$  ton/ano de sedimentos e  $180.000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  (Muller-Karger *et al.* 1988; Mikhailov 2010). As marés semidiurnas que se propagam na plataforma amazônica estão entre as maiores do mundo, com grandes intervalos de marés (8 m ou mais durante as marés de primavera) (Nittrouer & DeMaster 1996), influenciando fortemente a dispersão planctônica. O ZCAB é relativamente rasa (5 a 25 m de profundidade) e a camada hiposalina é impulsionada por ventos e correntes sazonais, fluindo para o norte no Caribe e retroflexionando para o leste durante setembro e outubro (Moura *et al.* 2016).

O registro de ocorrência das espécies teve como base as revisões de Melo (1996), Barros & Pimentel (2001), Coelho *et al.* (2008) e os trabalhos de Diele *et al.* (2010) e Bentes *et al.* (2013). O habitat dos táxons adultos foram descritos de acordo com Abele (1973), Williams (1984), Galil (1992), Melo (1996), Coelho (1996), Coelho (1997),

Oliveira et al. (2003), Coelho (2005), Melo & Veloso (2005), Melo (2010) e Marochi & Masunari (2011).

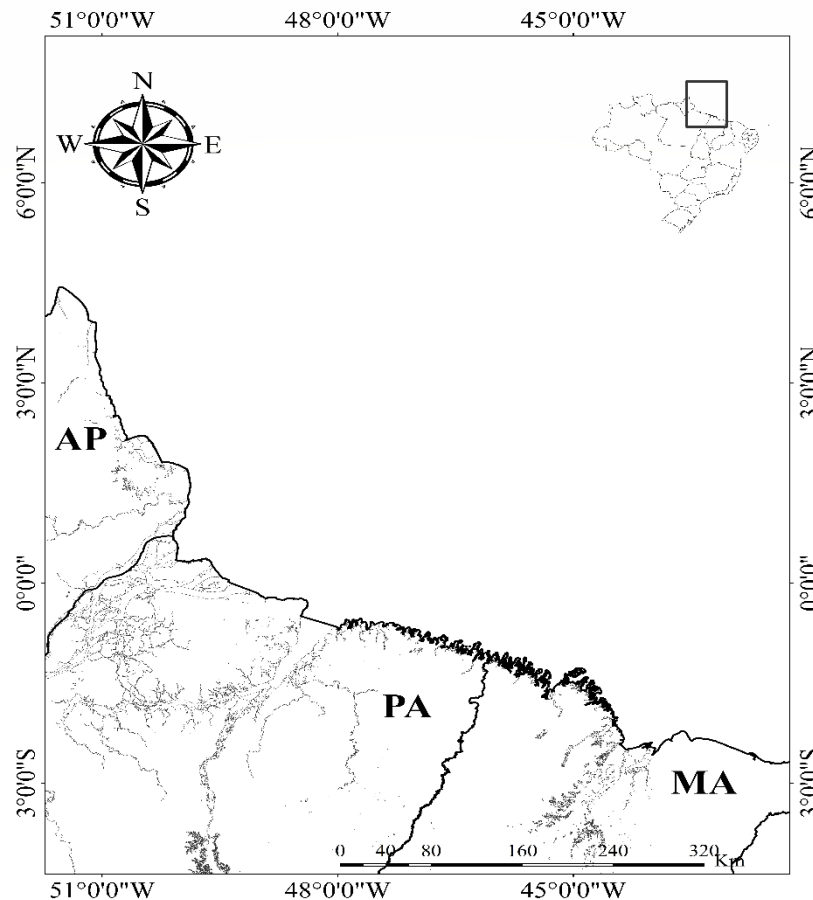


Figura 1. Área de estudo: costa dos estados do Amapá (AP), Pará (PA) e Maranhão (MA).

A lista de espécies de *Brachyura* baseia-se na nomenclatura e classificação do *Systema Brachyurorum* (Ng et al. 2008) e no site WoRMS (<http://www.marinespecies.org>). As buscas de referências bibliográficas foram realizadas principalmente na base de dados Web of Science (<http://www.isiofknowledge.com>), bem como outras fontes bibliográficas (Google Scholar e bibliotecas), utilizando as palavras-chave “*Brachyura* larval development”. Foram selecionadas apenas referências que permitam a identificação larval, fornecendo dados descritivos morfológicos, enquanto que referências sobre ocorrência de larvas ou aspectos ecológicos e/ou fisiológicos foram desconsideradas. Da mesma forma, referências sobre espécies de localidades fora da área delimitada não foram consideradas.

Famílias de caranguejos de água doce (com desenvolvimento direto) foram excluídas deste estudo, e apenas espécies de água salgada e salobra foram consideradas. As informações taxonômicas foram revisadas segundo Ng et al. (2008) e banco de dados online WoRMS.

Com base nessa literatura, as informações foram categorizadas em: nome atual do táxon; autor e data de publicação da descrição larval, fases larvais descritas sendo LU = larva não descrita, PLD = descrição larval parcial, FLD = descrição larval total, PT = protozoa, Z = zoea, M = megalopa e J = juvenil; e habitat dos táxons adultos.

## Resultados

Um total de 194 espécies de caranguejos são relatados ao longo da zona costeira da Amazônia brasileira, representando 129 gêneros e 33 famílias. Cerca de 2/3 das espécies que ocorrem no Brasil foram identificadas nesta região. Os grupos mais representativos nesta área foram as famílias Epialtidae (23 spp.), Leucosiidae (17 spp.), Portunidae (15 spp.), Inachoididae (13 spp.) E Pinnotheridae (13 spp.). Esses dados podem não refletir a real biodiversidade dessa região, uma vez que existem poucos estudos investigaram crustáceos bentônicos na Plataforma Continental Amazônica. Em nossa opinião, esta baixa diversidade reflete muito mais a falta de estudos do que as restrições ambientais.

Do total de espécies identificadas na ZCAB, apenas 74 têm descrições larvais disponíveis: 25 delas (13%) têm pelo menos um estágio larval descrito, e 49 (25%) tem todos os estágios larvais conhecidos. A maioria das espécies, 120 (62%) não tem nenhuma descrição morfológica para qualquer fase ou estágio larval (Tabela 1). Esses indivíduos são geralmente encontrados em maiores profundidades no ambiente da plataforma continental e pertencem às famílias Cyclodorippidae, Cymonomidae, Raninidae, Ethusidae, Acidopsidae, Chasmocarcinidae, Euryplacidae, Goneplacidae, Inachidae, Palicidae, Pseudoziidae, Xanthidae e Plagusiidae. Isso corrobora o fato de que o conhecimento sobre o desenvolvimento larval de Brachyura na ZCAB concentra-se na região estuarina, por ser este ambiente mais acessível aos pesquisadores. Devido à alta hidrodinâmica nesta região (Muller-Karger et al. 1988, Mikhailov 2010), juntamente com a falta de um navio oceanográfico bem equipado para amostragem de plâncton, os estudos na ZCAB exigem um alto custo financeiro, o que pode eventualmente representar uma restrição para pesquisas nesta área. Maiores investimentos de recursos devem ser feitos para preencher essa lacuna, considerando a importância de estudos sobre o período larval, que fornecem informações relevantes sobre a biodiversidade e o ciclo de vida das espécies de uma região, período de reprodução (Kornienko & Korn 2009), processos de dispersão e recrutamento de populações, entre outros (Anger 2001).

### **Agradecimentos**

Nosso agradecimento a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pela concessão de bolsa de doutorado de FA Lima, à ML Negreiros-Fransozo por nos auxiliar com algumas referências bibliográficas, e a Daniela Tannus pela versão em inglês do manuscrito.

Tabela 1. Lista de espécies com ocorrência na Zona Costeira Amazônica Brasileira (ZCAB) e conhecimento do desenvolvimento larval e do habitat adulto. As famílias estão organizadas em ordem alfabética nas seções Podotremata e Eubrachyura.

Taxon	Occurrence	Larval Develop.	Adult habitat	References
<b>SECTION PODOTREMATA Guinot, 1977</b>				
<b>Family Cyclodorippidae Ortmann, 1892</b>				
Subfamily Cyclodorippinae Ortmann, 1892				
<i>Clythrocerus carinatus</i> Coelho, 1973	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Clythrocerus granulatus</i> (Rathbun, 1898)	AP, PA, MA <sup>1</sup>	LU	SH	
<i>Deilocerus analogus</i> (Coelho, 1973)	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, CA	
<i>Deilocerus perpusillus</i> (Rathbun, 1901)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, GRA	
<i>Neocorycodus stimpsoni</i> (Rathbun, 1937)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, GRA, CA	
<b>Family Cynomomidae Bouvier, 1897</b>				
<i>Cynomomus quadratus</i> A. Milne-Edwards, 1880	AP <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, M	
<b>Family Dromiidae De Haan, 1833</b>				

---

 Subfamily Dromiinae De Haan, 1833

<i>Dromia erythropus</i> (George Edwards, 1771)	AP, MA <sup>4,2</sup>	FLD: Z (I–V); M	SH, CO, R	Laughlin <i>et al.</i> (1982)
<i>Moreiradromia antillensis</i> (Stimpson, 1858)	AP, PA, MA <sup>1,2,3,4</sup>	FLD: Z (I–VI); M	SH, CO, R (Melo & Veloso 2005)	Rice & Provenzano (1966) <sup>1</sup>

## Subfamily Hypoconchinae Guinot &amp; Tavares, 2003

<i>Hypoconcha arcuata</i> Stimpson, 1858	AP, PA, MA <sup>1,2,3,4</sup>	FLD: Z (I–III); M	SH, S	Kircher (1970)
<i>Hypoconcha parasitica</i> (Linnaeus, 1763)	AP, PA, MA <sup>1,2,3,4</sup>	FLD: Z (I–III);M	SH, S, CO	Lang & Young (1980) <sup>2</sup>

**Family Raninidae De Haan, 1839**

<i>Raninoides laevis</i> (Latreille, 1825)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M, CO	
--	-----------------------------	----	-----------	--

## Subfamily Notopodinae Serène &amp; Umali, 1972

<i>Ranilia constricta</i> (A. Milne-Edwards, 1880)		LU	SH, S, CO, R	
--	--	----	--------------	--

 Subfamily Symethinae Goeke, 1981
 

---

---

<i>Symethis variolosa</i> (Fabricius, 1793)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M, CA	
<b>SECTION EUBRACHYURA de Saint Laurent, 1980</b>				
<b>Family Acidopsidae Števcíć, 2005</b>				
<i>Acidops cessacii</i> (A. Milne-Edwards, 1878)	MA <sup>1</sup>	LU	SH, S, R	
<b>Family Aethridae Dana, 1851</b>				
<i>Hepatus gronovii</i> Holthuis, 1959	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Hepatus pudibundus</i> (Herbst, 1785)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: M; J	SH, S, M	Hebling & Rieger (1993); Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2008); Hebling & Rieger (2003)
<i>Hepatus scaber</i> Holthuis, 1959	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M	
<i>Osachila antillensis</i> Rathbun, 1916	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Osachila tuberosa</i> Stimpson, 1871	PA <sup>4</sup>	LU	SH, CO	
<b>Family Calappidae De Haan, 1833</b>				
<i>Calappa galloides</i> Stimpson, 1859	MA <sup>4</sup>	PLD: Z (I)	SH, CO, R	Taishaku & Konishi (1995) <sup>3</sup>

---

---

<i>Calappa nitida</i> Holthuis, 1958	AP, PA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO
<i>Calappa ocellata</i> Holthuis, 1958	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, GRA, R
<i>Calappa sulcata</i> Rathbun, 1898	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CA
<i>Cryptosoma balguerii</i> (Desbonne, 1867)	AP, PA, MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, M, CO
<b>Family Chasmocarcinidae Serène, 1964</b>			
Subfamily Chasmocarcininae Serène, 1964			
<i>Chasmocarcinus arcuatus</i> Coelho Filho & Coelho, 1998	AP, PA <sup>3,4</sup>	LU	SH, M
<i>Chasmocarcinus hirsutipes</i> Coelho Filho & Coelho, 1998	AP, PA <sup>3,4</sup>	LU	SH, S, M
<i>Chasmocarcinus meloi</i> Coelho Filho & Coelho, 1998	MA <sup>4</sup>	LU	SH, S, M
<i>Chasmocarcinus peresi</i> Rodrigues da Costa, 1968	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M
<i>Chasmocarcinus typicus</i> Rathbun, 1898	AP <sup>4</sup>	LU	SH, M
<b>Family Cryptochiridae Paul'son, 1875</b>			

---



---

<i>Troglocarcinus corallicola</i> Verrill, 1908		PLD: Z (I–V)	CO	Scotto & Gore (1981)
---	--	--------------	----	----------------------

**Family Epialtidae MacLeay, 1838**

Subfamily Epialtinae MacLeay, 1838

<i>Epialtoides rostratus</i> Coelho, 1972	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, CA	
---	-------------------	----	--------	--

<i>Mocosoia crebripunctata</i> Stimpson, 1871	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CA	
---	-------------------	----	-----------	--

Subfamily Pisinae Dana, 1851

<i>Chorinus heros</i> (Herbst, 1790)	MA <sup>4</sup>	LU	SH, S, CO, R	
--------------------------------------	-----------------	----	--------------	--

<i>Herbstia depressa</i> Stimpson, 1860	MA <sup>4</sup>	LU	SH, M	
---	-----------------	----	-------	--

<i>Holoplites armata</i> (A. Milne-Edwards, 1880)	PA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, CO, R	
---	---------------------	----	-----------	--

<i>Leptopisa setirostris</i> (Stimpson, 1871)	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, M, CA	
---	-------------------	----	-----------	--

<i>Libinia ferreirae</i> Brito Capello, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: PZ; Z (I–II); M	SH, M	Bakker <i>et al.</i> (1990)
--	-----------------------------	-------------------------	-------	-----------------------------

<i>Nibilia antilocapra</i> (Stimpson, 1871)	PA, MA <sup>4</sup>	LU	SH, S, M, CO, R	
---	---------------------	----	-----------------	--

<i>Macrocoeloma camptocerum</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, R	
--	-----------------------------	----	--------------	--

---

---

<i>Macrocoeloma concavum</i> Miers, 1886	PA, MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, CA	
<i>Macrocoeloma eutheca</i> (Stimpson, 1871)	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Macrocoeloma laevigatum</i> (Stimpson, 1860)	PA, MA <sup>1,3</sup>	LU	SH, S, CA, R	
<i>Macrocoeloma subparallelum</i> (Stimpson, 1860)	AP, PA, MA <sup>1,3</sup>	PLD: Z (I)	SH, S, CO, CA	Colavite <i>et al.</i> (2016)
<i>Macrocoeloma trispinosum</i> (Latreille, 1825)	PA, MA <sup>4</sup>	LU	SH, S, CA, R	
<i>Notolopas brasiliensis</i> Miers, 1886	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I-II); M	SH, M, CA	Santana <i>et al.</i> (2006)
<i>Pelia rotunda</i> A. Milne-Edwards, 1875	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CA	
<i>Picroceroides tubularis</i> Miers, 1886	AP, PA, MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, CA	
<i>Rochinia confusa</i> Tavares, 1991	AP <sup>4</sup>	LU	SH	
<i>Rochinia crassa</i> (A. Milne-Edwards, 1879)	AP <sup>4</sup>	LU	SH	
<i>Rochinia umbonata</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA <sup>4</sup>	LU	SH	
<i>Stenocionops spinimanus</i> (Rathbun, 1892)	PA <sup>4</sup>	LU	SH, S, M, CO, R	
<i>Stenocionops spinosissimus</i> (Saussure, 1857)	AP, PA <sup>4</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Stratiolibinia bellicosa</i> (Oliveira, 1944)	PA, MA <sup>4</sup>	LU	SH, M, GRA	

---

---

**Family Eriphiidae MacLeay, 1838**

*Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) PA, MA<sup>1,3</sup> FLD: Z (I–IV); M; SH, CO, CA, R Fransozo (1987)  
J1

**Family Ethusidae Guinot, 1977**

*Ethusa americana* A. Milne-Edwards, 1880 MA<sup>1,4</sup> LU SH, S, CO, R

**Family Euryplacidae Stimpson, 1871**

*Euryplax nitida* Stimpson, 1859 MA<sup>4</sup> LU SH, S, CO, R

*Frevillea hirsuta* (Borradaile, 1916) AP, PA, MA<sup>1,3,4</sup> LU SH, M

**Family Goneplacidae MacLeay, 1838**

*Bathyplox typhla* A. Milne-Edwards, 1880 AP<sup>4</sup> LU SH, M, CO

**Family Grapsidae MacLeay, 1838**

*Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) PA, MA<sup>1,3,4,5</sup> PLD: Z (I) E Fransozo *et al.* (1998)

*Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1857) PA, MA<sup>3,4,5</sup> FLD: Z (I–XIII); M E, BE, S, R Ingle (1987); Brossi-Garcia & Rodrigues (1993); Cházaro-Olvera & Rocha-Ramírez (2007)

---

---

<i>Pachygrapsus transversus</i> (Gibbes, 1850)	MA <sup>4</sup>	FLD: Z (I–VII); M; J	E, BE, S	Ingle (1987); Cuesta & Rodríguez (1994); Brossi-Garcia & Rodrigues (1997); Flores <i>et al.</i> (1998)
<i>Planes major</i> (MacLeay, 1838)	PA <sup>4,5</sup>	FLD: Z (I–II); M	O	Konishi & Minagawa (1990) <sup>16</sup>
<b>Family Inachidae MacLeay, 1838</b>				
Subfamily Podochelinae Neumann, 1878				
<i>Coryrhynchus algicola</i> (Stebbing, 1914)	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CA	
<i>Ericerodes gracilipes</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, GRA, CO, R	
<b>Family Inachoididae Dana, 1851</b>				
<i>Aepinus septemspinus</i> (A. Milne-Edwards, 1878)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, CO, CA, R	
<i>Anasimus fugax</i> A. Milne-Edwards, 1880	AP, PA, MA <sup>1,4</sup>	LU	AH, S	
<i>Anasimus latus</i> Rathbun, 1894	AP <sup>1,3,4</sup>	FLD: PZ; Z (I–II); M	SH, S, M	Sandifer & Van Engel (1972)
<i>Arachnopsis filipes</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, CA	

---

---

<i>Batrachonotus fragosus</i> Stimpson, 1871	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CA	
Subfamily Inachoidinae Dana, 1851				
<i>Collodes armatus</i> Rathbun, 1898	PA, MA <sup>4</sup>	LU	SH, S	
<i>Collodes inermis</i> A. Milne-Edwards, 1878	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CA	
<i>Collodes trispinosus</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, GRA	
<i>Euprognatha acuta</i> A. Milne-Edwards, 1880	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, CA	
<i>Euprognatha gracilipes</i> A. Milne-Edwards, 1878	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, CA	
<i>Inachoides forceps</i> A. Milne-Edwards, 1879	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, GRA, CO	
<i>Paulita tuberculata</i> (Lemos de Castro, 1949)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M	
Subfamily Stenorhynchinae Dana, 1851				
<i>Stenorhynchus seticornis</i> (Herbst, 1788)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–II); M	SH, S, CO, CA, R	Yang (1976); Mendes & Valença (2008)
<b>Family Leucosiidae Samouelle, 1819</b>				
Subfamily Ebaliinae Stimpson, 1871				
<i>Acanthilia intermedia</i> (Miers, 1886)	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, GRA	

---

---

<i>Callidactylus asper</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Ebalia stimpsoni</i> A. Milne-Edwards, 1880	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO	
<i>Iliacantha liodactylus</i> Rathbun, 1898	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M	
<i>Iliacantha sparsa</i> Stimpson, 1871	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, GRA, CO, R	
<i>Iliacantha subglobosa</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, R	
<i>Lithadia brasiliensis</i> (von Martens, 1872)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, GRA	
<i>Lithadia conica</i> (Coelho, 1973)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S	
<i>Lithadia obliqua</i> (Coelho, 1973)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S	
<i>Lithadia vertiginosa</i> (Coelho, 1973)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CA	
<i>Myropsis quinquespinosa</i> Stimpson, 1871	PA <sup>4</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Persephona crinita</i> Rathbun, 1931	AP, PA, MA <sup>1,3</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Persephona lichtensteinii</i> Leach, 1817	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I)	SH, S, M, CA	Hirose <i>et al.</i> (2012)
<i>Persephona mediterranea</i> (Herbst, 1794)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–IV); M	SH, S, CO	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (1989)
<i>Persephona punctata</i> (Linnaeus, 1758)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I)	SH, S, M	Hirose <i>et al.</i> (2012)

---

---

<i>Speloeophorus elevatus</i> Rathbun, 1898	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, GRA	
<i>Speloeophorus nodosus</i> (Bell, 1855)	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S	
<b>Family Menippidae Ortman, 1893</b>				
<i>Menippe nodifrons</i> Stimpson, 1859	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	FLD: Z (I–IV); M; J	BE	Scotto (1979); Fransozo <i>et al.</i> (1988)
<b>Family Mithracidae MacLeay, 1838</b>				
<i>Damithrax hispidus</i> (Herbst, 1790)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–II); M	SH, S, CO, R	Fransozo & Hebling (1982) <sup>4</sup> ; Santana <i>et al.</i> (2003) <sup>5</sup>
<i>Damithrax tortugae</i> (Rathbun, 1920)	PA <sup>3,4</sup>	FLD: Z (I–III); M	SH, CO	Magalhães <i>et al.</i> (2017) <sup>6</sup>
<i>Hemus cristulipes</i> A. Milne-Edwards, 1875	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CO, CA, R	
<i>Mithraculus forceps</i> A. Milne-Edwards, 1875	MA <sup>1,4</sup>	FLD: Z (I–ZII); M	SH, BE, S, CO, R	Wilson <i>et al.</i> (1979) <sup>7</sup>
<i>Mithrax hemphilli</i> Rathbun, 1892	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CA, R	
<i>Nemausa acuticornis</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, R	
<i>Nemausa cornuta</i> (Saussure, 1857)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO	

---

---

<i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825)	MA <sup>1,4</sup>	FLD: Z (I–II); M	SH, CO	Hartnoll (1964) <sup>8</sup> ; Gore <i>et al.</i> (1982) <sup>9</sup>
<i>Omalacantha interrupta</i> (Rathbun, 1920)	MA <sup>4</sup>	LU	SH, S, CA	
<i>Pitho lherminieri</i> (Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–II); M	SH, S, M	Bolaños <i>et al.</i> (1996)
<b>Family Ocypodidae Rafinesque, 1815</b>				
Subfamily Gelasiminae Miers, 1886				
<i>Leptuca cumulanta</i> (Crane, 1943)	PA, MA <sup>1,3,5</sup>	J	E, BE, S, M	Hirose <i>et al.</i> (2010) <sup>19</sup>
<i>Leptuca leptodactyla</i> (Rathbun in Rankin, 1898)	MA <sup>1,4</sup>	LU	E, S, M	
<i>Minuca burgersi</i> (Holthuis, 1967)	MA <sup>1</sup>	PLD: Z (I–V); J	E, BE	Rieger (1998) <sup>20</sup> ; Vieira <i>et al.</i> (2010) <sup>21</sup>
<i>Minuca mordax</i> (Smith, 1870)	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	FLD: Z (I–V/ VI); M; J	E	Rieger (1997) <sup>22</sup> ; Martins <i>et al.</i> (2016)
<i>Minuca rapax</i> (Smith, 1870)	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	PLD: Z (I)	E, S, M	Souza <i>et al.</i> (2013) <sup>23</sup>
<i>Minuca thayeri</i> (Rathbun, 1900)	PA, MA <sup>1,4,5</sup>	FLD: Z (I–V); M	E, M	Anger <i>et al.</i> (1990) <sup>24</sup> ; Souza <i>et al.</i> (2013) <sup>25</sup>

---



---

<i>Minuca vocator</i> (Herbst, 1804)	PA <sup>4,5</sup>	FLD: Z (I–IV/V,VI); M	E	Rieger 1999 <sup>26</sup>
Subfamily Ocypodinae Fabricius, 1798				
<i>Ocypode quadrata</i> (Fabricius, 1787)	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	FLD: Z (I–V); M	E, BE, S	Díaz & Costlow (1972); Souza <i>et al.</i> (2013)
Subfamily Ucidinae Števcíć, 2005				
<i>Ucides cordatus</i> (Linnaeus, 1763)	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	FLD: Z (I–VI); M	E, M	Rodrigues & Hebling (1989); Souza <i>et al.</i> (2013)
Subfamily Ucinae Dana, 1851				
<i>Uca maracoani</i> (Latreille, 1802)	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	PLD: Z (I); M; J	E, M	Hirose & Negreiros-Fransozo (2008); Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2009); Souza <i>et al.</i> (2013)
<b>Family Palicidae Bouvier, 1898</b>				
<i>Palicus affinis</i> (A. Milne-Edwards & Bouvier, 1880)	AP, PA, MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Palicus dentatus</i> (A. Milne-Edwards, 1880)	AP, PA <sup>4</sup>	LU	SH, CO	

---

---

<i>Palicus sicus</i> (A. Milne-Edwards, 1880)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO	
<b>Family Panopeidae Ortmann, 1893</b>				
<i>Acantholobulus bermudensis</i> Benedict & Rathbun, 1891	PA <sup>6</sup>	FLD: Z (I–IV); M; J	E, M, R	Martin <i>et al.</i> (1985) <sup>15</sup>
<i>Cycloplax pinnotheroides</i> Guinot, 1969	AP, PA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M	
<i>Eurypanopeus dissimilis</i> (Benedict & Rathbun, 1891)	PA <sup>4</sup>	LU	E, R (Marochi & Masunari 2011)	
<i>Eurytium limosum</i> (Say, 1818)	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	FLD: Z (I–IV); M; J	E, BE, M	Kurata <i>et al.</i> (1981); Messerknecht <i>et al.</i> (1991); Guimarães & Negreiros-Fransozo (2005); Souza <i>et al.</i> (2013)
<i>Hexapanopeus caribbaeus</i> (Stimpson 1871)	PA, MA <sup>1,3</sup>	FLD: Z (I–IV); M	E, BE, S	Vieira & Rieger (2004)
<i>Hexapanopeus paulensis</i> Rathbun, 1930	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–IV); M	E, S, R	Fransozo <i>et al.</i> (1991)
<i>Panopeus americanus</i> Saussure, 1857	PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	PLD: Z (I)	E, BE, M	Negreiros-Fransozo (1986); Souza <i>et al.</i> (2013)
<i>Panopeus harttii</i> Smith, 1869	MA <sup>1,3,4</sup>	LU	CO, R	

---

---

<i>Panopeus lacustris</i> Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867	PA, MA <sup>1,4,5</sup>	FLD: Z(I–IV); M	E	Souza <i>et al.</i> (2012)
<i>Panopeus occidentalis</i> Saussure, 1857	MA <sup>4</sup>	FLD: Z (I–IV); M	E, S, GRA, R	Ingle (1985)
<b>Family Parthenopidae MacLeay, 1838</b>				
Subfamily Daldorfiinae Ng & Rodriguez, 1986				
<i>Thyrolambrus astroides</i> Rathbun, 1894	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, CA	
Subfamily Parthenopinae MacLeay, 1838				
<i>Agolambrus agonus</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S	
<i>Celatopesia concava</i> (Stimpson, 1871)	AP, MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, M, CO	
<i>Heterocrypta granulata</i> (Gibbes, 1850)	PA, MA <sup>4</sup>	PLD: Z (I)	SH, S, GRA, CO, R	Kurata (1970)
<i>Heterocrypta lapidea</i> Rathbun, 1901	PA, MA <sup>1,3</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Leiolumbrus nitidus</i> Rathbun, 1901	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M	
<i>Mesorhoea sexspinosa</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I)	SH, S	Rieger <i>et al.</i> (2002)

---

---

<i>Platylambrus serratus</i> (H. Milne Edwards, 1834)	PA, MA <sup>1,4</sup>	FLD: Z (I–VI); M	SH, S, M	Yang (1971) <sup>10</sup>
<i>Solenolambrus tenellus</i> Stimpson, 1871	PA <sup>4</sup>	LU	SH	
<i>Spinolambrus fraterculus</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, GRA, CO, R	
<i>Spinolambrus pourtalesii</i> (Stimpson, 1871)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, GRA	
<b>Family Pilumnidae Samouelle, 1819</b>				
Subfamily Pilumninae Samouelle, 1819				
<i>Pilumnus caribaeus</i> Desbonne, in Desbonne & Schramm, 1867	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO	
<i>Pilumnus diomedae</i> Rathbun, 1894	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M, CO	
<i>Pilumnus quoyi</i> H. Milne Edwards, 1834	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S	
<i>Pilumnus reticulatus</i> Stimpson, 1860	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–IV); M	SH, S	Spivak & Rodríguez (2002)
<b>Family Pinnotheridae De Haan, 1833</b>				
Subfamily Pinnothereliinae Alcock, 1900				
<i>Alarconia guinotae</i> Coelho, 1996	PA <sup>4</sup>	LU	E, S	

---

---

<i>Austinixa aidae</i> (Righi, 1967)	AP, PA <sup>4,5</sup>	PLD: Z (I)	E, BE, S	Mantelatto & Cuesta (2010)
<i>Austinixa bragantina</i> Coelho, 2005	PA <sup>4,5</sup>	FLD: Z (I–V); M	E, BE, S (Coelho 2005)	Lima (2009)
<i>Austinixa cristata</i> (Rathbun, 1900)	AP <sup>1,3</sup>	PLD: Z (I)	E, S, M	Dowds (1980)
<i>Austinixa leptodactyla</i> (Coelho, 1997)	PA <sup>4</sup>	LU	E, BE, S, M (Coelho 1997)	
<i>Pinnixa floridana</i> Rathbun, 1918	MA <sup>4</sup>	LU	E (Coelho 1996)	
<i>Pinnixa gracilipes</i> Coelho, 1997	PA <sup>4,5</sup>	FLD: Z (I–V); M	E, S, M (Coelho 1997)	Lima <i>et al.</i> (2006)
<i>Pinnixa sayana</i> Stimpson, 1860	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–V); M; J	E, M	Hyman (1925); Sandifer (1972)
Subfamily Pinnotherinae De Haan, 1833				
<i>Dissodactylus crinitichelis</i> Moreira, 1901	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–III); M	SH, S, CO	Pohle & Telford (1981)
<i>Parapinnixa bouvieri</i> Rathbun, 1918	AP <sup>1</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Parapinnixa hendersoni</i> Rathbun, 1918	MA <sup>1,4</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Pinnaxodes tomentosus</i> Ortmann, 1894	PA <sup>3</sup>	LU	E (Melo & Boehs 2004)	

---

---

<i>Tumidotheres maculatus</i> (Say, 1818)	MA <sup>4</sup>	FLD: Z (I–V); M	S	Hyman (1925) <sup>27</sup> ; Costlow & Bookhout (1966) <sup>28</sup>
<b>Family Plagusiidae Dana, 1851</b>				
<i>Euchirograpsus antillensis</i> Türkay, 1975	MA <sup>4</sup>	LU	SH, S (Melo 2010)	
<b>Family Portunidae Rafinesque, 1815</b>				
Subfamily Portuninae Rafinesque, 1815				
<i>Achelous gibbesii</i> Stimpson, 1859	MA <sup>4</sup>	PLD: Z (I); M	E, S, M	Kurata (1970) <sup>11</sup> ; Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2007); Mantelatto <i>et al.</i> (2018)
<i>Achelous ordwayi</i> Stimpson, 1860	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, GRA, CO	
<i>Achelous rufiremus</i> (Holthuis, 1959)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M, CO	
<i>Achelous spinicarpus</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–VII); M	SH, S, M, GRA	Bookhout & Costlow (1974) <sup>12</sup>
<i>Achelous spinimanus</i> (Latreille, 1819)	AP, PA, MA <sup>4</sup>	PLD: Z (I); M; J	SH, S, M, GRA	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2007) <sup>13</sup> ; Bolla Jr & Negreiros-Fransozo (2015); Mantelatto <i>et al.</i> (2018)
<i>Achelous tumidulus</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I)	SH, S, CO, CA, R	Fransozo <i>et al.</i> (2002) <sup>14</sup>

---

---

<i>Arenaeus cribrarius</i> (Lamarck, 1818)	PA <sup>6</sup>	FLD: Z (I–VIII); M	BE, S	Stuck & Truesdale (1988)
<i>Callinectes bocourti</i> A. Milne-Edwards, 1879	AP, PA, MA <sup>1,3,4,6</sup>	PLD: Z (I)	E	Lopes <i>et al.</i> (2000); Mantelatto <i>et al.</i> (2014)
<i>Callinectes danae</i> Smith, 1869	PA <sup>3,4,6</sup>	PLD: Z (I); J	E, BE, S, M, O	Sankarankutty <i>et al.</i> (1999); Bolla Jr <i>et al.</i> (2014); Mantelatto <i>et al.</i> (2014)
<i>Callinectes exasperatus</i> (Gerstaecker, 1856)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I)	E	Mantelatto <i>et al.</i> (2014)
<i>Callinectes larvatus</i> Ordway, 1863	PA <sup>4</sup>	LU	E	
<i>Callinectes marginatus</i> (A. Milne-Edwards, 1861)	PA <sup>4</sup>	LU	E	
<i>Callinectes ornatus</i> Ordway, 1863	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I); J	SH, S, M	Bolla Jr <i>et al.</i> (2008); Mantelatto <i>et al.</i> (2014)
<i>Portunus anceps</i> (Saussure, 1857)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: J	PL, A, L	Lebour (1944)
Subfamily Thalamitinae Paul'son, 1875				
<i>Charybdis hellerii</i> (A. Milne-Edwards, 1867)	PA, MA <sup>4,6</sup>	FLD: Z (I–VI); M; J	SH, CO, R (Galil 1992)	Negreiros-Fransozo (1996); Dineen <i>et al.</i> 2001

---

---

<i>Cronius ruber</i> (Lamarck, 1818)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	PLD: Z (I)	SH, BE, S, GRA, R	Fransozo <i>et al.</i> (2002)
<b>Family Pseudorhombilidae Alcock, 190</b>				
<i>Micropanope pusilla</i> A. Milne-Edwards, 1880	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, GRA, CO	
<i>Micropanope sculptipes</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	FLD: Z (I–IV); M	SH, S, GRA, CO	Andryszak & Gore (1981)
<i>Nanoplax xanthiformis</i> (A. Milne-Edwards, 1880)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO	
<i>Panoplax depressa</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO	
<i>Scopolius nuttingi</i> (Rathbun, 1898)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, R	
<i>Speocarcinus carolinensis</i> Stimpson, 1859	AP <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, M	
<b>Family Pseudoziidae Alcock, 1898</b>				
<i>Euryozius sanguineus</i> (Linnaeus, 1767)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, GRA	
<b>Family Sesarmidae Dana, 1851</b>				
<i>Aratus pisonii</i> (H. Milne Edwards, 1837)	PA, MA <sup>3,4,5</sup>	FLD: Z (I–IV); M	E	Warner (1968); Díaz & Bevilacqua (1987); Fransozo <i>et al.</i>

---



---

				(1998); Cuesta <i>et al.</i> (2006); Souza <i>et al.</i> (2013)
<i>Armases angustipes</i> (Dana, 1852)	PA <sup>3,4,5</sup>	FLD: Z (I–IV); M	E, R	Cuesta & Anger (2001);
<i>Armases rubripes</i> (Rathbun, 1897)	PA <sup>5</sup>	FLD: Z (I–IV); M; J	E, R	Díaz & Ewald (1968) <sup>17</sup> ; Montú <i>et al.</i> (1990) <sup>18</sup> ; Schubart & Cuesta (1998); Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> (2011), Souza <i>et al.</i> (2013)
<i>Sesarma curacaoense</i> de Man, 1892	PA, MA <sup>4,5</sup>	FLD: Z (I–II); M	E, M, R (Abele 1973)	Anger <i>et al.</i> (1995); Schubart & Cuesta (1998); Souza <i>et al.</i> (2013)
<i>Sesarma rectum</i> Randall, 1840	AP, PA, MA <sup>1,3,4,5</sup>	FLD: Z (I–III); M; J	E	Fransozo & Hebling (1986); Fransozo (1986/87); Souza <i>et al.</i> (2013)

### Family Xanthidae MacLeay, 1838

#### Subfamily Actaeinae Alcock, 1898

<i>Actaea acantha</i> (H. Milne Edwards, 1834)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO
<i>Paractaea nodosa</i> (Stimpson, 1860)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, M, CO

#### Subfamily Banareiinae Števcíć, 2005

---

<i>Banareia palmeri</i> (Rathbun, 1894)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, CO
Subfamilia Euxanthinae Alcock, 1898			
<i>Batodaeus urinator</i> (A. Milne-Edwards, 1881)	PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO
Subfamily Xanthinae MacLeay, 1838			
<i>Garthiope spinipes</i> (A. Milne-Edwards, 1880)	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO
<i>Melybia thalamite</i> Stimpson, 1871	AP, PA, MA <sup>1,3,4</sup>	LU	SH, S, CO, R
<i>Xanthias inornatus</i> (Rathbun, 1898)	MA <sup>4</sup>	LU	SH, R

Occurrence of species according to: <sup>1</sup>Melo (1996), <sup>2</sup>Melo & Campos (1999), <sup>3</sup>Barros & Pimentel (2001), <sup>4</sup>Coelho *et al.* (2008), <sup>5</sup>Diele *et al.* (2010), and <sup>6</sup>Bentes *et al.* (2013). LU = larva undescribed, PLD = partial larval description, FLD = full larval description, PT = protozoa, Z = zoea, M = Megalopa, and J = juvenile. Species previously described as: <sup>1</sup>*Dromidia antillensis* Stimpson, 1858, <sup>2</sup>*Hypoconcha sabulosa* (Herbst, 1799), <sup>3</sup>*Calappa gallus* (Herbst, 1803), <sup>4,5</sup>*Mithrax hispidus* (Herbst, 1790), <sup>6</sup>*Mithrax tortugae* Rathbun, 1920, <sup>7</sup>*Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875), <sup>8,9</sup>*Microphrys bicornutus* (Latreille, 1825), <sup>10</sup>*Parthenope serrata* (H. Milne-Edwards, 1834), <sup>11</sup>*Portunus gibbesii* (Stimpson, 1859), <sup>12</sup>*Portunus spinicarpus* (Stimpson, 1871), <sup>13</sup>*Portunus spinimanus* Latreille, 1819, <sup>14</sup>*Cronius tumidulus* (Stimpson, 1871), <sup>15</sup>*Panopeus bermudensis* Benedict & Rathbun, 1891, <sup>16</sup>*Planes cyaneus* Dana, 1851, <sup>17,18</sup>*Metasesarma rubripes* (Rathbun, 1897), <sup>19</sup>*Uca cumulanta* Crane, 1943, <sup>20,21</sup>*Uca (Minuca) burgersi* Holthuis, 1967, <sup>22</sup>*Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870), <sup>23</sup>*Uca rapax* (Smith, 1870), <sup>24,25</sup>*Uca thayeri* (Rathbun, 1900), <sup>26</sup>*Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804), <sup>27,28</sup>*Pinnotheres maculatus* Say, 1818. SH = Shelf, E = estuary, BE = beach, S = sand, M = mud, GRA = gravel, CO = coral, CA = calcareous algae, R = rocks, S = symbiosis, O = open sea.

## Referências

- Abele, L.G. (1973) Taxonomy, Distribution and Ecology of the Genus *Sesarma* (Crustacea, Decapoda, Grapsidae) in Eastern North America, with Special Reference to Florida. *The American Midland Naturalist*, 90, 375–386.
- Andriszak, B.L. & Gore, R.H. (1981) The complete larval development in the laboratory of *Micropanope sculptipes* (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) with a comparison of larval characters in western Atlantic xanthid genera. *Fishery Bulletin*, 79, 487–506.
- Anger, K. (2001) The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean Issues. A. A. Balkema, Lisse, The Netherlands, 419 pp.
- Anger, K., Montú, M., Bakker, C. & Fernandes, L.L.M. (1990) Larval development of *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*, 32, 276–294.
- Anger, K., Schreiber, D. & Montú, M. (1995) Abbreviated larval development of *Sesarma curacaoense* (Rathbun, 1897) (Decapoda: Grapsidae) reared in the laboratory. *Nauplius*, 3, 127–154.
- Bakker, C., Montú, M., Anger, K. & Harms, J. (1990) Larval development of a tropical spider crab, *Libinia ferreirae* Brito Capello, 1871 (Decapoda: Majidae), reared in the laboratory. *Meeresforschung*, 30, 90–103.
- Bentes, A.B., Lima, W.G., Fernandes, S., Paula, J.D., Silva, K.C.A., Abrunhosa, F.A. & Bentes, B. (2013) Occurrence of *Charybdis hellerii* (Milne Edwards, 1867) (Crustacea, Decapoda, Portunidae) in an Amazonian Estuary. *Biota Amazônia*, 3, 181–184.
- Barros, M.P. & Pimentel, F.R. (2001) A fauna de Decapoda (Crustacea) do Estado do Pará, Brasil: lista preliminar das espécies. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 17, 15–41.
- Bolaños, J., Lares, L.B. & Hernández, J.E. (1990) Desarrollo larval de *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Crustacea: Decapoda: Majidae) realizado en condiciones de laboratorio. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 29, 67–89.
- Bolaños, J., Quinteiro, V., Hernandez, G. & Hernández, J.E. (1996) Desarrollo Larval del Cangrejo Araña *Pitho lherminieri* (Schramm, 1867) (Decapoda: Majidae: Ophthalminae) realizado en condiciones de laboratorio. In: Proceedings of the 2nd Symposium of Fauna and Flora of the Atlantic Island, Las Palmas, Spain, pp. 12–19.
- Bolla Jr, E.A., Fransozo, V. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2014) Juvenile development of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Portunidae) under laboratory conditions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86, 211–228.
- Bolla Jr, E.A., Negreiros-Fransozo, M.L. & Fransozo, A. (2008) Juvenile development of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Crustacea: Decapoda: Portunidae), from megalopae obtained from neuston samples. *Zootaxa*, 1788, 1–20.

- Bookhout, C.G. & Costlow, J.D. (1974) Larval development of *Portunus spinicarpus* reared in the laboratory. *Bulletin of Marine Science*, 24, 20–51.
- Brossi-Garcia, A.L. & Rodrigues, M.D. (1993) Zoeal morphology of *Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1858) (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Invertebrate Reproduction and Development*, 24, 197–204.
- Brossi-Garcia, A.L. & Rodrigues, M.D. (1997) Zoeal morphology of *Pachygrapsus transversus* (Gibbes) (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Zoologia*, 14, 803–819.
- Cházaro-Olvera, S. & Rocha-Ramírez, A. (2007) Morphology of the *Pachygrapsus gracilis* (De Saussure, 1858) megalopa (Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory. *Crustaceana*, 80, 19–30.
- Coelho, P.A. (1996) Distribuição de *Mixtopagurus paradoxos* A. Milne Edwards, 1880, *Pinnixa floridana* Rathbun, 1918 e *Osachila tuberosa* Stimpson, 1871 no litoral brasileiro (Crustacea, Decapoda). *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 24, 165–171.
- Coelho, P.A. (1997) Revisão do gênero *Pinnixa* White, 1846 no Brasil (Crustacea, Decapoda, Pinnotheridae). *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 25, 163–193.
- Coelho, P.A., Almeida, A.O. & Bezerra, L.E.A. (2008) Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northeastern Brazil. *Zootaxa*, 1956, 1–58.
- Colavite, J., López, R., Hernández, J., Bolños, J. & Santana, W. (2016) First zoeal stage of *Macrocoeloma subparallelum* (Stimpson, 1860) (Decapoda: Brachyura: Majoidea) described from laboratory hatched material. *Nauplius*, 24, e2016016.
- Conroy, B.J., Steinberg, D.K., Stukel, M.R., Goes, J.I. & Coles, V.J. (2016) Meso and microzooplankton grazing in the Amazon River plume and western tropical North Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 61, 825–840.
- Costa, R.M., Atique, P., Costa, K.G. & Pereira, C.C. (2011) Seasonal and spatial variation in hydrological parameters and microzooplankton communities in an Amazonian estuary. *Journal of Coastal Research*, 64, 1477–1481.
- Costa, K.G., Bezerra, T.R., Monteiro, M.C., Vallinoto, M., Berrêdo, J.F., Pereira, L.C.C. & Costa, R.M. (2013) Tidal-Induced Changes in the Zooplankton Community of an Amazon Estuary. *Journal of Coastal Research*, 29, 756–765.
- Costlow, J.D.Jr. & Bookhout, C.G. (1966) Larval stages of the crab, *Pinnotheres maculatus* under laboratory conditions. *Chesapeake Science*, 7, 157–163.
- Cuesta, J.A. & Anger, K. (2001) Larval morphology of the sesarmid crab *Armases angustipes* Dana, 1852 (Decapoda, Brachyura, Grapsoidea). *Journal of Crustacean Biology*, 21, 821–838.

- Cuesta, J.A., García-Guerrero, M.U., Rodríguez, A. & Hendrickx, M.E. (2006) Larval morphology of the sesarimid crab, *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Grapsoidea) from laboratory-reared material. *Crustaceana*, 79, 175–196.
- Cuesta, J.A. & Rodríguez, A. (1994) Early zoeal stages of *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius), *P. transversus* (Gibbes) and *P. maurus* (Lucas) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae), reared in the laboratory. *Scientia Marina*, 58, 323–327.
- Díaz, H. & Bevilacqua, M. (1987) Early developmental sequences of *Aratus pisonii* (Milne Edwards) (Brachyura, Grapsidae) under laboratory conditions. *Journal of Coastal Research*, 3, 63–70.
- Díaz, H. & Costlow, J.D. (1972) Larval development of *Ocypode quadrata* (Brachyura: Crustacea) under laboratory conditions. *Marine Biology*, 15, 120–131.
- Díaz, H. & Ewald, J.J. (1968) A comparison of the larval development of *Metasesarma rubripes* (Rathbun) and *Sesarma ricordi* H. Milne Edwards (Brachyura, Grapsidae) reared under similar laboratory conditions. *Crustaceana*, 2, 225–248.
- Diele, K., Koch, V., Abrunhosa, F.A., Lima, J.F. & Simith, D.J.B. (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 211, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 251–263.
- Dineen, J.F., Clark, P.F., Hines, A.H., Reed, S.A. & Walton, H.P. (2001) Life history, larval description, and natural history of *Charybdis hellerii* (Decapoda, Brachyura, Portunidae), an invasive crab in the Western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, 21, 774–805.
- Dowds, R.E. (1980) *The Crab Genus Pinnixa in a North Carolina Estuary: Identification of Larvae, Reproduction, and Recruitment*. University of North Carolina, Chapel Hill, 189 pp.
- Fernandes, L.D.A., Bonecker, S.L.C. & Valentin, J.L. (2002) Dynamic of decapod crustacean larvae on the entrance of Guanabara Bay. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45, 491–498.
- Flores, A.A.V., Negreiros-Fransozo, M.L. & Fransozo, A. (1998) The megalopa and juvenile development of *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Decapoda, Brachyura), compared with other grapsid crabs. *Crustaceana*, 71, 197–222.
- Fransozo, A., Negreiros-Fransozo, M.L. & Hiyodo, C.M. (1988) Développement juvénile de *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) au laboratoire. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 21, 297–308.
- Fransozo, A. (1986/87) Desenvolvimento dos estágios juvenis de *Sesarma (Holometopus) rectum* Randall, 1840 (Decapoda, Grapsidae) obtidos em laboratório. *Naturalia*, 12, 77–87.

- Fransozo, A. (1987) Desenvolvimento larval de *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Decapoda, Xanthidae), em laboratório. *Zoologia*, 4, 165–179.
- Fransozo, A., Mantelatto, F.L. & Negreiros-Fransozo, M.L. (1991) Larval development of *Hexapanopeus paulensis* Rathbun, 1930 (Crustacea, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions. *Zoologia*, 7, 31–45.
- Fransozo, A., Cuesta, J.A. & Negreiros-Fransozo, M.L. (1998) The first zoeal stage of two species of Grapsidae (Decapoda Brachyura) and a key to such larvae from the Brazilian coast. *Crustaceana*, 71, 331–343.
- Fransozo, A. & Hebling, N.J. (1986) Desenvolvimento larval de *Sesarma (Holometopus) rectum* Randall, 1840 (Decapoda, Grapsidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Biologia*, 46, 353–364.
- Fransozo, A. & Hebling, N.J. (1982) Desenvolvimento pós-embrionário de *Mithrax hispidus* (Hersbt, 1790) (Decapoda, Majidae) em laboratório. *Ciência e Cultura*, 34, 385–395.
- Fransozo, A., Mantelatto, F.L. & Bertini, G. (2002) The first zoeal stage of the genus *Cronius* (Brachyura, Portunidae) from the Brazilian coast, hatched in a laboratory. *Journal of Plankton Research*, 24, 1237–1244.
- Galil, B.S. (1992) Eritrean decapods in the Levant. Biogeography in motion. *Bulletin de l'Institut Oceanographique*, 9, 115–123.
- González-Gordillo, J.I., Santos, A. & Rodríguez, A. (2001) Checklist and annotated bibliography of decapod crustacean larvae from the Southwestern European coast (Gibraltar Strait area). *Scientia Marina*, 65, 275–305.
- Gore, R.H., Scotto, L.E. & Yang, W.T. (1982) *Microphrys bicornutus* (Latreille, 1825): The complete larval development under laboratory conditions with notes on other Mithracine larvae (Decapoda: Brachyura: Majidae). *Journal of Crustacean Biology*, 2, 514–534.
- Guimarães, F.J. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2005) Juvenile development and growth patterns in the mud crab *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions. *Journal of Natural History*, 39, 2145–2161.
- Hartnoll, R.G. (1964) The zoeal stages of the spider crab *Microphrys bicornutus* (Latr.). *Annals and Magazine of Natural History*, 7, 241–246.
- Hebling, N.J. & Rieger, P.J. (2003) Desenvolvimento juvenil de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda, Calappidae), em laboratório. *Zoologia*, 20, 531–539.
- Hirose, G.L. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2008) Growth and juvenile development of *Uca maracoani* Latreille, 1802-1803 in laboratory conditions (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Senckenbergiana Biologica*, 88, 161–168.

- Hirose, G.L., Bolla, Jr. E.A. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2010) Post-larval morphology, growth, and development of *Uca cumulanta* Crane, 1943 (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) under laboratory conditions. *Invertebrate Reproduction and Development*, 54, 95–109.
- Hirose, G.L., Gregati, R.A., Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M.L. (2012) Morphological and morphometric comparisons of the first zoea of four species of purse crabs (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) from the Brazilian South Atlantic. *Zootaxa*, 3167, 17–31.
- Hyman, O.W. (1925) Studies on larval crabs of the family Pinnotheridae. *Proceedings of the United States National Museum*, 64, 1–9.
- Ingle, R.W. (1985) Larval development of the mud crab *Panopeus occidentalis* de Saussure, from Bermuda (Crustacea: Xanthoidea: Panopeidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 48, 233–248.
- Ingle, R.W. (1987) The first zoea of three *Pachygrapsus* species and of *Cataleptodius floridanus* (Gibbes) from Bermuda and Mediterranean (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 52, 31–41.
- Kircher, A.B. (1970) The zoeal stages and glaucothoe of *Hypoconcha arcuata* Stimpson (Decapoda: Dromiidae) reared in the laboratory. *Bulletin of Marine Science*, 20, 769–792.
- Koettker, A.G. & Freire, A.S. (2006) Spatial and temporal distribution of decapod larvae in the subtropical waters of the Arvoredo archipelago, SC, Brazil. *Iheringia*, 96, 31–39.
- Koettker, A.G., Sumida, P.Y.G., Lopes, R.M. & Freire, A.S. (2012) Illustrated key for the identification of the known zoeal stages of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from tropical and subtropical Brazil, southwestern Atlantic. *Zootaxa*, 3204, 1–19.
- Konishi, K. & Minagawa, M. (1990) The first zoeal larva of the Gulfweed crab *Planes cyaneus* Dana, 1851 (Crustacea: Brachyura: Grapsidae). *Proceedings of the Japanese Society Systematic Zoology*, 42, 14–20.
- Kurata, H. (1970) Studies on the life histories of decapod Crustacea of Georgia, Part III. Larvae of decapod Crustacea of Georgia. University of Georgia, PhD thesis, Athens, 263 pp.
- Kurata, H., Heard, R.W. & Martin, J.W. (1981) Larval development under laboratory conditions of the xanthid mud crab *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura: Xanthidae) from Georgia. *Gulf Research Reports*, 7, 19–25.
- Lang, W.H. & Young, A.M. (1980) Larval development of *Hypoconcha sabulosa* (Decapoda: Dromiidae). *Fishery Bulletin*, 77, 851–863.
- Laughlin, R.A., Rodriguez, P.J. & Marval, J.A. (1982) The complete larval development of the sponge crab *Dromia erythropus* (George Edwards, 1771) (Brachyura: Dromiidae) from the Archipelago de Los Roques, Venezuela. *Journal of Crustacean Biology*, 2, 342–359.

- Leão, Z.M.A.N. & Dominguez, J.M.L. (2000) Tropical Coast of Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 41, 112–122.
- Lebour, M.V. (1944) Larval crabs from Bermuda. *Zoologica*, 29, 113–128.
- Lima, J.F. (2009) Larval development of *Austinixa bragantina* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) reared in the laboratory. *Zoologia*, 26, 143–154.
- Lima, J.F., Alves, S.T.M., Fernandes, M.E.B. & Vieira, I.M. (2009) First records of *Cardisoma guanhumi* (Decapoda, Brachyura, Gecarcinidae) from the coast of Brazilian Amazonia. *Crustaceana*, 82, 1463–1468.
- Lima, J.F. & Abrunhosa, F.A. (2006) The complete larval development of *Armases benedict* (Rathbun) (Decapoda, Sesamidae), from the Amazon region, reared in the laboratory. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 460–470.
- Lima, J.F., Abrunhosa, F.A. & Coelho, P.A. (2006) The larval development of *Pinnixa gracilipes* Coelho (Decapoda, Pinnotheridae) reared in the laboratory. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 480–489.
- Lopes, P.H.M., Abrunhosa, F.A. & Reis, V.S. (2000) Descrição da primeira larva do siri pimenta *Callinectes bocourti* (Crustacea: Decapoda: Portunidae) obtida em laboratório. *Revista Científica de Produção Animal*, 2, 208–212.
- Magalhães, T., Souza-Carvalho, E.A., Biagi, R., Cuesta, J.A. & Mantelatto, F.L. (2017) Larval stages of the crab *Mithrax tortugae* (Brachyura: Mithracidae) with comparisons between all species of *Mithrax*. *Marine Biology Research*, 13, 1108–1117.
- Mantelatto, F.L. & Cuesta, J.A. (2010) Morphology of the first zoeal stage of the commensal southwestern Atlantic crab *Austinixa aidae* (Righi 1967) (Brachyura: Pinnotheridae), hatched in the laboratory. *Helgoland Marine Research*, 64, 343–348.
- Mantelatto, F.L., Reigada, A.L.D., Gatti, A.C.R. & Cuesta, J.A. (2014) Morphology of the first zoeal stages of five Portunid genus *Callinectes* (Decapoda, Brachyura) hatched at the laboratory. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 86, 755–767.
- Marochi, M.Z. & Masunari, S. (2011) Os caranguejos Eriphiidae, Menippidae, Panopeidae e Pilumnidae (Crustacea Brachyura) de águas rasas do litoral do Paraná, com chave pictórica de identificação para as espécies. *Biota Neotropica*, 11, 21–33 21–33.
- Martin, J.W., Truesdale, F.M. & Felder, D.L. (1985) Larval development of *Panopeus bermudensis* Benedict and Rathbun, 1891 (Brachyura, Xanthidae) with notes on zoeal characters in xanthid crabs. *Journal of Crustacean Biology*, 5, 84–105.
- 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 do Departamento de Zoologia*, 56, 163–169.



Melo, G.A.S. (1996) Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro. Plêiade, São Paulo, 603 pp.

Melo, G.A.S. (2010) The Brachyura (Crustacea: Decapoda) collected by the gedip project between torres, Rio Grande do Sul Brazil) and Maldonado (Uruguay). *Atlântica*, 32, 39–57.

Melo, G.A.S. & Boehs, G. (2004) Rediscovery of *Holothuriophilus tomentosus* (Ortmann) comb. nov. (Crustacea, Brachyura, Pinnotheridae) in the Brazilian coast. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21, 229–232.

Melo, G.A.S. & Campos, Jr. O. (1999) A família Dromiidae De Haan no litoral brasileiro, com descrição de uma nova espécie (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16, 273–291.

Melo, G.A.S. & Veloso, V.G. (2005) The Brachyura (Crustacea, Decapoda) of the coast of the State of Paraíba Brazil, collected by Project Algas. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22, 796–805.

Mendes, G.N. & Valença, A.R. (2008) Observações preliminares sobre o desenvolvimento larval do caranguejo aranha *Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788) (Decapoda: Brachyura: Majidae) em laboratório. *Boletim do Instituto de Pesca*, 34, 325–329.

Messerknecht, I., Montú, M. & Anger, K. (1991) Larval development and salinity tolerance of Brazilian *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura: Xanthidae) reared in the laboratory. *Meeresforschung*, 33, 275–296.

Montú, M., Anger, K. & Bakker, C. (1990) Variability in the larval development of *Metasesarma rubripes* (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Neritica*, 5, 113–128.

Negreiros-Fransozo, M.L., Fernandes, C.S., Da Silva, S.M.J. & Fransozo, A. (2011) Early juvenile development of *Armases rubripes* (Rathbun 1897) (Crustacea, Brachyura, Sesarmidae) and comments on the morphology of the megalopa and first crab. *Invertebrate Reproduction and Development*, 55, 53–64.

Negreiros-Fransozo, M.L., Wenner, E.L., Knott, D. & Fransozo, A. (2007) The megalopa and early juvenile stages of *Calappa tortugae* Rathbun, 1933 (Crustacea, Brachyura) reared in laboratory from neuston samples. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 120, 469–485.

Negreiros-Fransozo, M.L. (1986) Desenvolvimento pós-embrionário de *Panopeus americanus* Saussure, 1857 (Decapoda, Xanthidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Biologia*, 46, 173–188.

Negreiros-Fransozo, M.L. (1996) The zoea I of *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Decapoda, Portunidae) obtained in laboratory. *Nauplius*, 4, 165–168.

- Negreiros-Fransozo, M.L., Fransozo, A. & Hebling, N.J. (1989) Larval development of *Persephona mediterranea* Herbst, 1794 (Brachyura, Leucosiidae) under laboratory conditions. *Crustaceana*, 57, 177–193.
- Negreiros-Fransozo, M.L., Fransozo, A. & Hirose, G.L. (2008) The megalopa and early juvenile development of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Brachyura: Aethroidea) reared from neuston samples. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, 608–616.
- Negreiros-Fransozo, M.L., Hirose, G.L., Fransozo, A. & Bolla Jr, E.A. (2009) First zoeal stage and megalopa of *Uca (Uca) maracoani* (Decapoda: Brachyura), with comments on the larval morphology of South-American species of Ocypodidae. *Journal of Crustacean Biology*, 29, 364–372.
- Negreiros-Fransozo, M.L., Meyers, N., Fransozo, V., Thorton-De Victor, S. (2007) The megalopa stage of *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 and *Portunus gibbesii* (Stimpson, 1859) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the southeastern Atlantic coast of the United States. *Zootaxa*, 1638, 21–37.
- Ng, P.K.L., Guinot, D. & Davie, P.J.F. (2008) Systema brachyurorum. Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1–286.
- Oliveira, V.S., Ramos-Porto, M., Santos, M.C.F., Hazin, F.H.V., Cabral, E., Acioli, F.D. & Matsui, N. (2003) Distribuição e abundância de *Rochinia crassa* A. Milne Edwards, 1880 (Decapoda, Brachyura, Majidae) capturada com armadilha de fundo na costa Nordeste do Brasil. *Boletim Técnico Científico do CEPENE*, 11, 211–222.
- Paula, J. & Hartnoll, R.G. (1989) The larval and post-larval development of *Percnon gibbesi* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) and the identify of the larval genus *Pluteocaris*. *Journal of Zoology*, 218, 17–37.
- Pohle, G. & Telford, M. (1981) The larval development of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901 (Brachyura: Pinnotheridae) in laboratory culture. *Bulletin of Marine Science*, 31, 753–773.
- Pohle, G., Mantelatto, F.L.M., Negreiros-Fransozo, M.L. & Fransozo, A. (1999) Larval Decapoda (Brachyura). In: Boltovskoy, D. (Eds) South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1281–1351.
- Rice, A.L. & Provenzano, A.J. (1966) The larval development of the West Indian sponge crab *Dromidia antillensis* (Decapoda: Dromiidae). *Journal of Zoology*, 149, 297–319.
- Rieger, P.J. (1998) Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burguesi* Holthuis (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15, 727–756.
- Rieger, P.J. (1997) Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trabalhos Oceanográficos da UFPE*, 25, 225–267.

- Rieger, P.J. (1999) Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius*, 7,1–37.
- Rieger, P.J. & Hebling NJ (1993) Desenvolvimento larval de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Calappidae) em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20, 513–528.
- Rieger, P.J., Santos, A.L.F. & Cichowski, V.L. (2002) Estudo dos primeiros estágios larvais de *Mesorhoea sexpinosa* Stimpson, 1871 (Crustacea: Decapoda: Parthenopidae), em laboratório, com ênfase em morfologia de cerdas. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, 15, 239–264.
- Rodrigues, M.D. & Hebling, N.J. (1989) *Ucides cordatus cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Decapoda). Complete larval development under laboratory conditions and its systematic position. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6, 147–166.
- Sandifer, P.A. (1972) Morphology and ecology of Chesapeake Bay decapod crustacean larvae. University of Georgia, PhD thesis, 532 pp.
- Sandifer, P.A. & Van Engel, W.A. (1972) Larval stages of the spider crab, *Anasimus latus* Rathbun, 1894 (Brachyura, Majidae, Inachinae) obtained in the laboratory. *Crustaceana*, 23, 141–151.
- Sankarankutty, C., Hong, S.Y. & Kim, K.B. (1999) Description of laboratory reared first zoea of *Callinectes danae* Smith (Crustacea, Decapoda, Portunidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16, 45–49.
- Santana, W., Marques, F., Fransozo, A. & Bertini, G. (2006) Larval development of *Notolopas brasiliensis* Miers, 1886 (Brachyura: Majoidea: Pisidae) described from laboratory reared material and a reappraisal of the characters of Pisidae. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, 46, 219–232.
- Santana, W., Pohle, G. & Marques, F. (2003) Zoeal stages and megalopa of *Mithrax hispidus* (Herbst, 1790) (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae): a reappraisal of larval characters from laboratory cultured material and a review for larvae of the *Mithrax* - *Mithraculus* species complex. *Invertebrate Reproduction and Development*, 44, 17–32.
- Schubart, C.D. & Cuesta, J.A. (1998) First zoeal stages of four *Sesarma* species from Panama, with identification keys and remarks on the American Sesarminae (Crustacea: Brachyura: Grapsidae). *Journal of Plankton Research*, 20, 61–84.
- Scotto, L.E. (1979) Larval development of the Cuban stone crab, *Menippe nodifrons* (Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions with notes on the status of the family Menippidae. *Fishery Bulletin*, 77, 359–386.
- Scotto, L.E. & Gore, R.H. (1981) Studies on decapod Crustacea from the Indian River region of Florida. XXIII. The laboratory cultured zoeal stages of the coral gall-forming crab *Troglocarcinus corallicola* Verrill, 1908 (Brachyura: Hapalocarcinidae) and its familial position. *Journal of Crustacean Biology*, 1, 486–505.

- Souza, A.S., Costa, R.M. & Abrunhosa, F.A. (2013) Comparative morphology of the first zoea of twelve brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon region. *Zoologia*, 30, 273–290.
- Souza, A.S., Costa, R.M. & Abrunhosa, F.A. (2012). The complete development of *Panopeus lacustris* Desbonne, 1867 (Brachyura: Panopeidae), from the Amazon region, reared in laboratory. *Acta Zoologica*, 94, 308–323.
- Spivak, E.D. & Rodríguez, A. (2002) *Pilumnus reticulatus* Stimpson, 1860 (Decapoda: Brachyura: Pilumnidae): a reappraisal of larval characters from laboratory reared material. *Scientia Marina*, 66, 5–1.
- Stuck, K.C. & Truesdale, F.M. (1988) Larval development of the speckled swimming crab, *Arenaeus cribrarius* (Decapoda: Brachyura: Portunidae) reared in laboratory. *Bulletin of Marine Science*, 42, 102–132.
- Taishaku, H. & Konishi, K. (1995) Zoeas of *Calappa* species with special reference to larval characters of the family Calappidae (Crustacea, Brachyura). *Zoological Science*, 12, 649–654.
- Vieira, R.R.R., Pinho, G.L.L. & Rieger, P.J. (2010) Juvenile development of *Uca (Minuca) burgersi* Holthuis, 1967 (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) in the laboratory. *Atlântica*, 32, 59–70.
- Vieira, R.R.R. & Rieger, P.J. (2004) Larval development of *Hexapanopeus caribbaeus* (Stimpson, 1817) (Crustacea, Decapoda, Xanthoidea, Panopeidae) reared under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research*, 26, 1175–1182.
- Warner, G.F. (1968) The larval development of the mangrove tree crab, *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards), reared in the laboratory (Brachyura, Grapsidae). *Crustaceana*, 2, 249–258.
- Williams, A.B. (1984) Shrimps, lobster and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, 545 pp.
- Wilson, K.A., Scotto, L.E. & Gore, R.H. (1979) Studies on decapod Crustacea from the Indian River region of Florida. XIII. Larval development under laboratory conditions of the spider crab *Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Brachyura: Majidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 92, 307–327.
- Yang, W.T. (1976) Studies on the western Atlantic arrow crab genus *Stenorhynchus* (Decapoda Brachyura, Majidae). Larval characters of two species and comparison with other larvae of Inachinae. *Crustaceana*, 31, 157–177.
- Yang, W.T. (1971) The larval and postlarval development of *Parthenope serrata* reared in the laboratory and the systematic position of the Parthenopinae (Crustacea, Brachyura). *The Biological Bulletin*, 140, 166–189.

1 **CAPÍTULO II: Dispersão larval de Brachyura no maior sistema estuarino/marinho**  
2 **do mundo**

3

4 **Francielly Alcântara de Lima<sup>1</sup>, Davi Butturi-Gomes<sup>2</sup>, Marcela Helena das Neves**

5 **Pantoja<sup>1</sup>, Jussara Moretto Martinelli-Lemos<sup>1</sup>**

6

7 <sup>1</sup> Grupo de Pesquisa em Ecologia de Crustáceos da Amazônia (GPECA). Núcleo de  
8 Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia (NEAP). Universidade Federal do Pará (UFPA).

9 <sup>2</sup> Departamento de Matemática e Estatística, Universidade Federal de São João del-Rei,  
10 Campus Santo Antônio.

11

12 <sup>#a</sup> Endereço atual: UFPA, Avenida Perimetral 2651, Terra Firme, Belém-PA 66077-830,  
13 Brasil.

14

15 <sup>#b</sup>Endereço atual: Praça Frei Orlando 170, Centro, São João del-Rei- MG, 36307-352,  
16 Brasil.

17

18 \* Autor Correspondente: [jussara@ufpa.br](mailto:jussara@ufpa.br)

19

20 ¶Concepção de desenho experimental: JMML. Análise dos dados: FAL DBG MHNP  
21 JMML. Contribuição com reagentes/materiais/ferramentas de análise: FAL DBG JMML.

22 Escrita do manuscrito: FAL. Desenho do estudo: JMML. Análise da abordagem  
23 multimodelo intensiva: DBG. Identificação taxonômica de Brachyura: FAL MHNP.

24 Sugestões e considerações aos manuscrito: FAL DBG MHNP JMML. Todos os autores  
25 leram e aprovaram a versão final do manuscrito.

26

## 27 **Resumo**

28 Pela primeira vez monitoramos seis locais a cada três meses em um transecto com raio de  
29 aproximadamente 240 km na Plataforma Continental Amazônica, e analisamos a  
30 composição larval de Brachyura, bem como sua abundância em arrastos superficial e  
31 oblíquo, extensão da dispersão larval em relação ao estuário, e probabilidade de  
32 ocorrência e abundância prevista nos perfis de temperatura, salinidade e clorofila-*a* da  
33 coluna d'água. Um total de 17.759 larvas foram identificadas, distribuídas em 8 famílias  
34 e 24 táxons. A salinidade da água foi o melhor preditor da distribuição larval, e os  
35 modelos estatísticos utilizados indicaram que larvas de Panopeidae, Pinnotheridae e  
36 Portunidae tem maior abundância prevista e probabilidade de ocorrência em camadas  
37 d'água superficiais, enquanto Ocypodidae, Sesarmidae e Calappidae ocorrem em  
38 camadas mais profundas, e Grapsidae e Leucosidae de modo similar em ambos estratos.  
39 A extensão da dispersão larval é distinta entre as famílias e varia ao longo do ano, além  
40 disso, os grupos se distribuem em diferentes salinidades ao longo da plataforma, sendo a  
41 probabilidade de ocorrência de Grapsidae, Panopeidae, Pinnotheridae e Portunidae maior  
42 em águas de salinidade intermediária e oceânica (25,5 a 33,5), e Ocypodidae, Sesarmidae  
43 e Calappidae em águas de salinidade estuarina e intermediária (5 a 25,5). Destacamos que  
44 a sazonalidade da vazão do Rio Amazonas regula a distribuição e dispersão larval de  
45 espécies estuarinas, e a movimentação da pluma ao longo do ano é fundamental para as  
46 espécies pertencentes à plataforma, fornecendo o aporte de nutrientes necessário ao  
47 desenvolvimento destas larvas no plâncton da região.

48

49 **Palavras chave:** Amazônia, Abordagem multimodelo intensiva, Decapoda,  
50 Distribuição vertical, Exportação larval, Zooplâncton.

51

## 52 **Introdução**

53

54 Os diversos aspectos do ciclo larval de *Brachyura* tais como morfologia, tolerância aos  
55 fatores abióticos e distribuição geográfica vem sendo estudados desde a década de 60 do  
56 século passado até a atualidade [1–3]. Sabe-se que as estratégias de dispersão larval  
57 (retenção e exportação) de espécies de caranguejos estuarinos apresentam forte relação  
58 com a migração vertical na coluna de água [4,5], uma vez que a velocidade e a direção  
59 das correntes horizontais variam com a profundidade [6,7], e mudanças na posição  
60 vertical de uma larva, seja por migração diária ou ontogenética, permitem o uso das  
61 correntes estratificadas para o deslocamento a distâncias e direções distintas [8], o  
62 chamado transporte seletivo por correntes (selective tidal stream transport) [9,10].

63 As estratégias de dispersão têm sido identificadas principalmente a partir de  
64 experimentos em laboratório, que avaliam a tolerância das larvas à variação de fatores  
65 abióticos, e com bases nesses resultados sugerem qual comportamento migratório é  
66 adotado. Esse tipo de estudo já foi realizado para caranguejos *Ocypodidae* [11],  
67 *Panopeidae* [12], *Varunidae* [13] entre várias outras famílias. Contudo, obter um  
68 experimento de sucesso simulando as condições ambientais e garantindo o  
69 desenvolvimento larval completo, ainda mais contando com a obtenção de fêmeas  
70 ovígeras cujos ovos estejam em condições de eclosão não é tarefa fácil, o que certamente  
71 contribui com a falta de dados para a maioria das espécies. Por outro lado, a investigação  
72 da distribuição larval em ambiente natural (estuário e plataforma continental), capaz de  
73 fornecer informações valiosas sobre o ciclo de vida das espécies e comportamento  
74 migratório também apresenta dificuldades de grande magnitude em países com baixo  
75 investimento em pesquisa, o que explica o baixo número de publicações nesta temática

76 comparada a estudos desenvolvidos com a população adulta nos mesmos ambientes [14–  
77 17].

78         Esse cenário é ainda mais agravante na Amazônia, que conta com uma das  
79 maiores diversidades aquáticas do planeta em vastidão e complexidade, da qual uma  
80 porção significativa de espécies ainda tem identificação e limites de distribuição  
81 desconhecidos [18–20], com exceção a alguns grupos de peixes comerciais relativamente  
82 bem documentados [21–23]. Em regiões estuarinas e costeiras amazônicas, informações  
83 sobre distribuição de larvas de Brachyura e seus fatores reguladores são muito restritas  
84 [24] e praticamente inexistentes para a extensa plataforma continental ( $\approx 240$  km da  
85 costa), [25], uma das mais largas do mundo. Essa lacuna pode ser explicada,  
86 principalmente, pelo elevado custo financeiro para amostragem, força das correntes, mau  
87 tempo na época de maior intensidade de chuvas, falta de embarcações adequadas,  
88 limitação do número de pesquisadores atuantes na região, entre outros, que dificultam o  
89 acesso à área, e limitam o conhecimento sobre a história de vida e distribuição geográfica  
90 da fauna de Brachyura.

91         Este ambiente megadiverso e conspícuo que é a Plataforma Continental  
92 Amazônica (PCA) [23], recebe a drenagem do sistema hidrográfico  
93 Amazonas/Araguaia/Tocantins, com descarga média de  $5.7 \times 10^{12}$  m<sup>3</sup>/ano [26]. Esta  
94 massa de água doce proveniente do continente forma uma pluma superficial na  
95 plataforma, que tem sua trajetória alterada ao longo do ano pela interação de diferentes  
96 fatores, como a descarga do Rio Amazonas, as Correntes Norte do Brasil (NBC), Contra-  
97 Corrente Norte Equatorial (NECC) e Corrente costeira da Guiana (GC), a Zona de  
98 Convergência Intertropical atmosférica (ITCZ), bem como ventos e marés [27,28]. Além  
99 do enorme suprimento de água, há grande aporte de matéria orgânica e sedimento, cerca  
100 de  $900$  a  $1150 \times 10^6$  ton/ano [29,30], que afetam sobremaneira a dinâmica e a biomassa



101 planctônica da região costeira e Atlântico adjacentes [31,32], e torna o estuário amazônico  
102 único entre os estuários do mundo [33].

103 Até o presente momento, há registro de ocorrência de 194 espécies de Brachyura  
104 adultos na PCA, das quais somente 74 têm algum estágio larval descrito [34], e 34  
105 espécies em sua fase bentônica são constantemente capturadas como fauna acompanhante  
106 pela frota industrial pesqueira com foco no camarão-rosa *Farfantepenaeus subtilis* [35].  
107 Avaliamos nesse estudo o período larval de Brachyura em termos de composição de  
108 espécies, abundância em ambientes raros e profundos, extensão da dispersão larval em  
109 relação ao estuário, frequência de ocorrência nas categorias de pluma, e probabilidade de  
110 ocorrência e abundância prevista em relação aos perfis de temperatura, salinidade e  
111 clorofila-*a* na PCA. Nosso objetivo é contribuir para o conhecimento da biodiversidade  
112 desse importante componente da cadeia trófica aquática, bem como caracterizar a  
113 configuração desde grupo no plâncton da plataforma, trazendo a luz às possíveis  
114 estratégias de dispersão, distribuição larval e ciclo de vida na maior região estuarino-  
115 marinha do mundo.

116

## 117 **Material e Métodos**

### 118 **Área de estudo**

119 O estudo foi realizado na Plataforma Continental do Amazonas (PCA), em área  
120 sob influência da pluma das Bacias Amazônica e Tocantins/Araguaia. Nossa amostragem  
121 ocorreu em seis locais, trimestralmente, de julho/2013 a janeiro/2015, a partir da zona  
122 costeira da Ilha do Marajó até proximidades do talude, de 23 a 233 km de distância da  
123 costa em marés de sizígia, durante as luas cheia e nova (Fig 1). A descarga do Rio  
124 Amazonas para a PCA apresenta forte sazonalidade, com máxima vazão em torno de  
125 220.000 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> em maio, e mínima em novembro, aproximadamente 100.000 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>

126 [36,37], assim como a pluma amazônica, que se mantém próxima à margem continental  
127 no inverno no Hemisfério Norte (janeiro a março/abril), começa a se espalhar para o norte  
128 durante o pico de descarga do Rio Amazonas na primavera (maio) [28,38]. No verão  
129 (junho a julho) a retroflexão da Corrente Norte do Brasil leva a pluma para leste, e no  
130 outono (setembro) 70% da água de pluma é exportada para o leste por esta via [28,38].

131

132 **Fig 1. Plataforma Continental do Amazonas (PCA) e os seis locais amostrados (23**  
133 **km, 53 km, 83 km, 158 km, 198 km e 233 km).**

134

135

### 136 **Coleta de dados**

137

138 Foram realizados dois arrastos de zooplâncton em cada local: um horizontal superficial à  
139 0,5 m da superfície e outro oblíquo (executado em forma de ‘V’, abrangendo até 75% da  
140 profundidade local), ambos utilizando redes de plâncton cônico-cilíndricas de malha 200  
141  $\mu\text{m}$  (2 m de comprimento, 60 cm de diâmetro de abertura e fluxômetro acoplado), com  
142 duração de cinco minutos e velocidade de aproximadamente 2 nós ( $\approx 4$  km/h).  
143 Simultaneamente à amostragem, foram aferidos os valores de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ),  
144 salinidade e clorofila-*a* ( $\mu\text{g/L}$ ) da água, por meio de um perfilador CTD (Hydrolab DS 5)  
145 no perfil vertical. Os dados de vazão do Rio Amazonas (estação de Óbidos – Pará) foram  
146 obtidos na página Hidroweb (<http://www.snirh.gov.br/hidroweb/>), disponibilizada pela  
147 Agência Nacional das Águas (ANA).

148 Ao final das expedições a campo obtivemos um total de 84 amostras (7 expedições  
149 x 6 locais x 2 métodos de arrasto), com volume inicial de 500 mL cada, preservadas em  
150 formaldeído tamponado com tetraborato de sódio, de solução final 4%. Em laboratório,  
151 as amostras foram fracionadas em alíquotas de 250 mL, com subamostrador do tipo

152 Folsom, e todas as larvas de *Brachyura* desta alíquota e foram dissecadas e identificadas  
153 sob microscópio óptico Axioscope Zeiss A1 (Carl Zeiss, Oberkochen, Alemanha) até o  
154 menor nível taxonômico possível, conforme [39–55], por meio da observação da  
155 morfologia, disposição e número de espinhos e cerdas nas antenas, antênulas,  
156 maxilípedes, maxilas, abdômen e télson. A nomenclatura taxonômica foi baseada nas  
157 espécies válidas disponíveis na base World Register of Marine Species  
158 [<http://www.marinespecies.org>]. Após término da identificação, algumas larvas não  
159 dissecadas foram enviadas ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) para depósito e  
160 registro no acervo da coleção carcinológica.

161

## 162 **Análise de dados**

163

164 A densidade foi estimada (larvas. m<sup>-3</sup>) pela divisão do número de larvas em cada amostra  
165 pelo volume de água filtrada pela rede de plâncton. O volume filtrado foi calculado  
166 utilizando o número de rotações do fluxômetro acoplado na abertura da rede, a partir da  
167 diferença dos dígitos observada no início e no final de cada arrasto, calculados por:  $V =$   
168  $A \times R \times C$ , onde  $A$  = área da abertura da rede ( $A = \pi.r^2$ ),  $R$  = n° de rotações do fluxômetro  
169 durante o arrasto (dígito final – dígito inicial), e  $C$  = fator de aferição (m rotações<sup>-1</sup> = 0.3)  
170 determinado após a calibração do dispositivo.

171 A frequência de ocorrência (FO%) das larvas de cada espécie foi obtida pela  
172 fórmula  $FO = a \times 100 / A$ , onde  $a$  = número de amostras contendo a espécie, e  $A$  = número  
173 total de amostras. Esses valores foram classificados nas seguintes categorias: muito  
174 frequente ( $FO \geq 70\%$ ), frequente ( $30 \leq FO < 70\%$ ), pouco frequente ( $10 < FO < 30\%$ ), e  
175 esporádico ( $FO \leq 10\%$ ) [56].

176 A fim de prever a abundância esperada de cada grupo de espécies (família ou  
 177 gênero, dependendo do nível mais profundo em que pudemos identificar as larvas),  
 178 usamos uma abordagem multimodelo intensiva [57]. Ajustamos vários preditores  
 179 diferentes para cada um dos conjuntos de dados, correspondendo aos dados de abundância  
 180 de cada grupo. Dada a presença de muitos zeros em nossos conjuntos de dados - alguns  
 181 dos quais podem ser simplesmente zeros estruturais - prevemos condicionalmente a  
 182 abundância esperada na probabilidade prevista de ocorrência de cada grupo de espécies  
 183 usando os dados de presença-ausência. Os detalhes de cada etapa da análise de dados são  
 184 fornecidos a seguir.

185 Para os dados de presença-ausência, ajustamos modelos lineares generalizados  
 186 binomiais com função de ligação logística [58] usando diferentes preditores. Calculamos  
 187 os preditores tomando o conjunto de poderes (excluindo, é claro, o conjunto vazio; por  
 188 favor, verifique [59] para esclarecimentos sobre esta questão) das covariáveis disponíveis  
 189 (profundidade da rede de plâncton, temperatura, clorofila-*a*, distância do estuário,  
 190 salinidade e seus valores quadrados) e usamos cada elemento do conjunto de potência  
 191 para ajustar os modelos, o que resultou em 511 modelos diferentes. Para cada modelo,  
 192 calculamos os pesos Akaike:

$$\omega_j = \frac{\exp\{-\Delta_j/2\}}{\sum_{i=1}^M \exp\{-\Delta_i/2\}}, \quad (1)$$

193 onde  $\omega_j$  é o peso Akaike para o  $j$ -ésimo modelo e  $\Delta_j = \text{AIC}_j - \min_{i \in M} \{\text{AIC}_i\}$  é o AIC  
 194 escalado para o modelo  $j$  em um conjunto  $M$  de modelos. O valor de  $M$  é a diferença entre  
 195 o número de elementos no conjunto das covariáveis (511) e o número de modelos que  
 196 alcançaram convergência; assim,  $M$  pode ter variado muito entre os dois grupos de  
 197 espécies. Por fim, a predição da probabilidade de ocorrência foi baseada em todos os  
 198 modelos ponderados por seus pesos Akaike correspondentes. Utilizamos como cenário

199 de referência para as previsões, os valores medianos de temperatura, clorofila-*a*, três  
200 valores diferentes de salinidade (5, 23 e 33,5) e a distância do estuário que variou entre  
201 23 e 233 km (respectivamente, o ponto mais próximo e o mais distante que visitamos no  
202 campo).

203       Devido a previsão da probabilidade de ocorrência utilizar dados de presença-  
204 ausência, ajustamos os modelos lineares generalizados de Poisson com a função log-link  
205 aos dados de abundância observada usando o raciocínio anterior (vários modelos, cada  
206 um com um elemento do conjunto de poderes de covariáveis, ponderado pelos pesos  
207 Akaike, descartando os modelos que não convergiram, computando as previsões no  
208 cenário de referência). Uma vez que as abundâncias observadas dependem em grande  
209 parte do volume de água coletado na amostra, definimos o volume como um offset em  
210 todos os modelos.

211       Nossa previsão final de abundância esperada para cada grupo foi o produto entre  
212 a abundância prevista e a probabilidade de ocorrência no cenário de referência. Observe  
213 que em nosso multimodelo e abordagem teórica da informação, é impossível (e sem  
214 sentido) relatar valores-*p* de qualquer tipo [57,60], portanto, usamos o peso total de cada  
215 variável em modelos plausíveis (aqueles em que  $\Delta_j < 2$ , um limite amplamente utilizado),  
216 variando de 0 (nunca importante) a 1 (sempre importante), como medida de influência  
217 nas previsões.

218

## 219 **Resultados**

220

### 221 **Variáveis ambientais**

222

223 A temperatura da água na PCA teve amplitude de 7°C (23 a 30°C), sendo o valor máximo  
224 observado em janeiro (início do período de chuvas mais intensas) e o mínimo em julho  
225 (início do período menos chuvoso). As temperaturas mais baixas foram registradas em  
226 profundidades elevadas, a partir de 200 km de distância do continente. No entanto, em  
227 grande parte da extensão da plataforma houve predominância de temperatura em torno de  
228 28°C.

229 A salinidade da água apresentou grande amplitude de variação (36), com mínima  
230 de 2 (maio, período chuvoso) e máxima de 38 (janeiro), aumentando gradualmente  
231 conforme o afastamento da costa. A concentração de clorofila-*a* variou de 0.3 a 85.1 µg/L<sup>-1</sup>  
232 <sup>1</sup>, ambas em janeiro, decrescendo à medida que a distância costa-oceano aumentou (para  
233 maior detalhamento das variáveis ambientais nesta região ver [61]).

234 A vazão do Rio Amazonas foi maior (291.900 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>) em maio e menor (≈110.000  
235 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>) em outubro/2013-2014, com variação do volume de água similar à média histórica  
236 de 1985 a 2015 (Fig 2).

237

238 **Fig 2. Variação histórica da vazão do Rio Amazonas de 1985 a 2015.**

239

## 240 **Composição larval**

241

242 Foram identificadas um total de 17.759 larvas, distribuídas em oito famílias e 24 táxons  
243 (Tabela 1).

244

245 **Tabela 1. Composição larval e frequência de ocorrência de Brachyura na**  
246 **Plataforma Continental Amazônica.**

247

248 *Panopeus lacustris* foi a espécie mais abundante (67 % de FO, das quais megalopa  
249 foi maioria: 57%), seguido por *Achelous* spp. (12%) e *Armases rubripes* (9%). Foram  
250 encontradas na PCA ambas as fases de desenvolvimento larval (zoea e megalopa) de *P.*  
251 *lacustris*, *A. rubripes*, Gelasiminae e Portunidae. Houve ocorrência ocasional dos estágios  
252 ZI e ZII de *Leptuca cumulanta*, e ZI de *Ucides cordatus* e *Goniopsis cruentata*, e por tal  
253 motivo essas não foram incluídas nos modelos matemáticos, enquanto os estágios larvais  
254 das demais espécies ocorreram de forma heterogênea na PCA (Tabela 1). Larvas de  
255 *Achelous* spp., *A. rubripes*, *Calappa* sp., *Callinectes* spp., Gelasiminae 2, *Pachygrapsus*  
256 *gracilis*, *P. lacustris*, *Pinnixa* sp., ocorreram durante todo o período de estudo, e zoea de  
257 *Hexapanopeus* sp. apenas não ocorreram em maio (maior vazão), enquanto Portunidae  
258 não ocorreu em outubro (menor vazão). Além disso, *Minuca rapax*, Gelasiminae 1, 2 e 3  
259 apresentaram pico de densidade larval durante a maior vazão do rio (maio) (ver material  
260 suplementar 1).

261

## 262 **Dispersão larval (estratos de profundidade, distância da costa e pluma** 263 **estuarina)**

264

265 Com base no modelo matemático, distintos padrões de dispersão larval foram  
266 observados ao longo da plataforma. Com relação à disposição na coluna d'água,  
267 observou-se que Panopeidae, e Portunidae apresentaram maior abundância e  
268 probabilidade de ocorrência em águas subsuperficiais, e que os estágios larvais de *A.*  
269 *rubripes* e Ocypodidae foram mais abundantes na coluna d'água. Larvas de Pinnotheridae  
270 não tiveram grande diferença de abundância nos dois estratos, larvas de *Calappa* sp.  
271 ocorreram quase exclusivamente no oblíquo, enquanto Grapsidae e Leucosidae

272 apresentaram abundância similar em ambos os estratos, superficial e coluna d'água  
273 arrastos (Fig 3, 4, 5).

274

275 **Fig 3. Abundância esperada/ probabilidade de ocorrência de larvas de Brachyura.**  
276 **Grapsidae (A), Panopeidae (B) e Pinnotheridae (C).**

277

278 **Fig 4. Abundância esperada/ probabilidade de ocorrência de larvas de Brachyura.**  
279 **Portunidae (D), Ocypodidae (E) e *A. rubripes* (F).**

280

281 **Fig 5. Abundância esperada/ probabilidade de ocorrência de larvas de Brachyura.**  
282 ***Calappa* sp. (G) e Leucosidae (H).**

283

284 A ocorrência larval de caranguejos foi heterogênea, variando em função da  
285 distância da costa e da salinidade da água. Larvas de Portunidae apresentaram maior  
286 abundância e probabilidade de ocorrência em locais mais afastados do continente, a partir  
287 de 83 km de distância da costa, em águas com salinidade 33.5 (Fig 4D). O padrão inverso  
288 foi verificado em Ocypodidae (Fig 4E) e *A. rubripes* (Fig 4F), com maior abundância e  
289 probabilidade de ocorrência em locais mais próximos à costa, até 158 km, em águas  
290 estuarinas e de pluma intermediária, com salinidade 5 e 25.5, respectivamente. Os  
291 estágios larvais de Grapsidae (Fig 3A), Panopeidae (Fig 3B) e Pinnotheridae (Fig 3C)  
292 também foram mais abundantes em águas costeiras, no entanto, com maior probabilidade  
293 de ocorrência em salinidade 25.5 e 33.5. Larvas de *Calappa* sp. ocorreram de 83 a 233km,  
294 com densidade concentrada principalmente à 158 km da costa (Fig 5G),  
295 preferencialmente em águas de salinidade 5 e 25.5, enquanto a distribuição larval de  
296 Leucosidae (Fig 5H) foi similar em toda a extensão da plataforma e, portanto, ocorreu em  
297 diversas salinidades.

298 Alguns taxóons tiveram ocorrência restrita a determinadas categorias de pluma [62]

299 tais como: *U. cordatus* e megalopa 2 de Gelasiminae exclusivas à águas estuarinas, *G.*



300 *cruentata* e *L. cumulanta* em pluma intermediária, e Grapsidae, assim como as megalopas  
301 de Pinnotheridae e Portunidae, encontradas somente em mar aberto (Tabela 1).

302 Durante o período de maior vazão, larvas de Grapsidae, Panopeidae, *Pinnixa* sp.,  
303 Portunidae e Leucosidae estiveram concentradas nas áreas média e externa da plataforma  
304 continental, , enquanto no período de menor vazão, houve presença de larvas destas  
305 famílias em locais mais próximos ao continente (23 e 53 km da costa), em função da  
306 menor entrada de água doce na PCA (Fig 6 e 7). Em contrapartida, durante o período de  
307 maior vazão, a dispersão larval de Ocypodidae expande atinge 198 km de distância da  
308 costa, e no período de menor vazão esta dispersão é reduzida, com larvas concentradas a  
309 23 km do continente. Os únicos táxons não afetados pela extensão da pluma amazônica  
310 são *Calappa* sp., que teve ocorrência concentrada à 158 km independente das variações  
311 da vazão do rio, e *D. crinitichelis* que ocorreu apenas em 83 e em 158 km da costa, ambos  
312 próximos aos recifes de corais (Fig 6 e 7).

313

314 **Fig 6. Densidade larval de Brachyura em maio/14 e outubro/14. Grapsidae (A),**  
315 **Panopeidae (B), Pinnotheridae (C) e Portunidae (D).**

316

317 **Fig 7. Densidade larval de Brachyura em maio/14 e outubro/14. Ocypodidae (E), *A.***  
318 ***rubripes* (F), *Calappa* sp. (G) e Leucosidae (H).**

319

## 320 **Discussão**

321

322 A dispersão larval de Brachyura ao longo da PCA foi estruturada pela pluma do Rio  
323 Amazonas, que apresenta maior e menor vazão em maio e outubro, respectivamente.

324 Larvas de espécies que eclodem próximo à região costeira estão sujeitas aos mesmos  
325 fatores abióticos como luz, temperatura, pressão e salinidade [63], e bióticos como  
326 predadores e disponibilidade de alimento [64,65]. No entanto, cada táxon é capaz de

327 ajustar seu posicionamento vertical na coluna d'água para cima ou para baixo conforme  
328 mudanças destes estímulos exógenos [10,66,67], influenciando a direção e distância que  
329 as larvas são transportadas no plano horizontal [17,68]. Estas diferentes respostas  
330 possivelmente estão relacionadas a características intrínsecas de cada espécie ou família,  
331 como condições do habitat adulto [69], osmorregulação [70], presença de predadores  
332 [71], entre outros fatores.

333 No processo de exportação as larvas de *Brachyura* são carregadas pela borda de  
334 pluma em direção à PCA. A pluma amazônica, em épocas de máxima vazão, pode  
335 alcançar até 300 km de extensão da região costeira [72], máximo de 10 metros de  
336 profundidade [73], e salinidade inferior a 35 [74]. A borda de pluma geralmente é  
337 controlada pela ação do vento e pelo fluxo de Ekman, de modo que, o equilíbrio da  
338 mistura do vento (que desfaz a estratificação vertical) e o transporte de Ekman por  
339 flutuabilidade (que reforça a estratificação vertical) resulta em uma borda da pluma que  
340 aumenta lentamente em salinidade enquanto move-se em direção ao mar transportando  
341 as larvas [75–77].

342 Ao contrário do padrão observado em outras regiões do mundo, por exemplo,  
343 onde a temperatura é o fator controlador mais importante nos processos biológicos nas  
344 populações e comunidades planctônicas [78,79], em nosso estudo essa variável e a  
345 clorofila-*a* não foram importantes preditores de dispersão, de modo que as diferentes  
346 estratégias das larvas parecem ser reguladas principalmente pela forte influência da vazão  
347 do Amazonas sobre a salinidade da água, e da pluma amazônica que se expande e retrai  
348 ao longo do ano. Apesar de neste estudo não termos acompanhado precisamente o fluxo  
349 da pluma, é notória a influência dessa sobre a salinidade, e sobre a comunidade larval de  
350 braquiúros na Plataforma, divergindo de outras regiões costeiras pela característica e  
351 força peculiar desse sistema hidrológico. Outros fatores frequentemente relacionados à

352 movimentação de larvas planctônicas, como ação das marés, ventos e correntes  
353 superficiais [17,80] não foram abordados neste trabalho, mas são importantes parâmetros  
354 a serem investigados em pesquisas futuras. Nesse contexto, a dispersão larval de cada  
355 família e sua distribuição na coluna d'água na PCA será tratada em mais detalhes a seguir.

356

### 357 **Grapsidae**

358

359 A distribuição das zoea de Grapsidae (*P. gracilis* e Grapsidae n. id.) ocorre de forma  
360 semelhante na camada superficial e na coluna d'água, com maior abundância prevista e  
361 probabilidade de ocorrência em águas de salinidade 25.5 e 33.5, características de  
362 plataforma intermediária e externa. Durante a maior descarga do Rio Amazonas (maio),  
363 houve afastamento das larvas da região costeira, que ocorreram apenas em 198 e 233 km,  
364 as quais se aproximaram do continente durante o período de menor vazão, com salinidade  
365 mais elevada em relação à água de pluma.

366 Nossos resultados confirmam a proposta de exportação larval de *P. gracilis* [81],  
367 comportamento também adotado por *P. transversus* [82], *P. crassipes* [5], *P. marmoratus*  
368 [83], *Hemigrapsus sanguineus* [84] e *Geograpsus lividus* [85]. Similar a *P. gracilis*,  
369 larvas dos gêneros *Pachygrapsus* e *Hemigrapsus* também passam todo o  
370 desenvolvimento larval na plataforma intermediária [86,87], mas zoea de *P. crassipes* se  
371 distribuem em todos os estratos da coluna d'água, nêuston, superfície e fundo [63],  
372 enquanto zoea de *Hemigrapsus* tem geotaxia negativa e nadam em direção à superfície  
373 [68] passando todo o ciclo larval em cerca de 15m de profundidade [88], o que revela que  
374 a disposição vertical na coluna d'água pode ser variável entre os gêneros e espécies de  
375 grapsídeos.

376 Zoea I, II e III de *P. gracilis* foram as larvas mais abundantes da família na PCA,  
377 e ocorreram em todos os meses, ratificando a reprodução sazonal contínua, similar à *P.*  
378 *transversus* [89,90]. No entanto, observamos pico larval da espécie em outubro na  
379 plataforma, enquanto no estuário amazônico esse se dá em maio [24,81]. As zoea de *P.*  
380 *gracilis* parecem ter ampla tolerância a variações salinas, pois, de pelo menos cinco  
381 estágios zoea que compõe o gênero [91,92], três deles são encontrados em toda a extensão  
382 da PCA (23 a 233 km) e em diferentes estratos de salinidade. Não encontramos megalopa  
383 dessa espécie na PCA, apesar da informação de que elas se desenvolvem na plataforma  
384 [93], e sua imigração é correlacionada com elevada salinidade e velocidade de corrente,  
385 típicas de marés enchentes dos estuários.

386 Reprodução sazonal contínua também foi observada em *G. cruentata* em regiões  
387 subtropicais, com pico reprodutivo no período menos chuvoso em alguns locais [94,95],  
388 e no período chuvoso em outros [96,97]. No estuário amazônico o pico larval de ZI ocorre  
389 na transição entre o período chuvoso e o menos chuvoso (maio a julho), com baixa  
390 densidade durante o restante do ano [24]. Baseado nisso, os demais estágios larvais de *G.*  
391 *cruentata* deveriam estar presentes na PCA ao longo do ano, todavia registramos uma  
392 única ocorrência de ZI em outubro. Nesse sentido, trabalhos futuros deverão elucidar tais  
393 lacunas referentes à *G. cruentata* e demais grapsídeos.

394

## 395 **Panopeidae**

396

397 As larvas de Panopeidae distribuem-se principalmente na camada superficial da coluna  
398 d'água, e tanto zoea quanto megalopa tiveram maior abundância prevista e probabilidade  
399 de ocorrência associadas à salinidade intermediária e oceânica (25.5 e 33.5), com menor  
400 densidade em maio e maior densidade em outubro. Por ocorrerem desde a costa até a

401 quebra da plataforma ( $\approx$  240 km), larvas do gênero *Panopeus* parecem ter maior  
402 tolerância a águas oceânicas em comparação à *Hexapanopeus* sp., que também realiza  
403 exportação larval, porém com extensão de dispersão limitada à 158 km da costa, com  
404 todos seus estágios zoea (I a IV) desenvolvendo-se na plataforma intermediária, similar  
405 ao observado para *Lophopanopeus bellus* [88].

406         Zoeas de *Hexapanopeus* sp. possuem morfologia parecida com *Rhithropanopeus*  
407 *harrisii*, com presença de longos espinhos rostral, dorsal, laterais e abdominais, além de  
408 longas antenas [98,99] e presença de cromatóforos [1] que são características  
409 morfológicas geralmente associadas a espécies que realizam retenção larval [100,101],  
410 por proporcionar maior resistência ao afundamento e flutuação em microcorrentes [102],  
411 garantindo a permanência próxima ao hábitat parental. Ainda assim esse é um argumento  
412 questionável, considerando que algumas larvas que possuem espinhos longos realizam  
413 exportação larval [103], como zoea de *Panopeus* [104] e *Callinectes* [52] (espinhos de  
414 menor tamanho quando comparado à *Hexapanopeus*). Essa estratégia de exportação já  
415 foi sugerida para outros panopeídeos como *Dyspanopeus sayi* [105], *Eurypanopeus*  
416 *depressus* [106], *Panopeus herbstii* [107], *Panopeus africanus*[83] e confirmada para  
417 *Panopeus lacustris* [108].

418

#### 419 **Pinnotheridae**

420

421 A abundância prevista e probabilidade de ocorrência de larvas de Pinnotheridae foram  
422 um pouco mais elevadas em águas superficiais e em salinidade intermediária e oceânica  
423 (25.5, 33.5), com presença de todos os estágios zoea na PCA, e dispersão larval de  
424 *Pinnixa* e *Austinixa* atingindo metade da extensão da plataforma (158 km).

425           Exportação larval de Pinnotheridae já foi sugerida com base na alta abundância  
426 de larvas zoea I na camada superficial em marés vazantes do estuário, além de correlação  
427 positiva da densidade larval com a salinidade [109], o que condiz com nossos resultados.  
428 A saída de zoea I do estuário da Califórnia (EUA) também foi relatada, onde o  
429 desenvolvimento larval completo de *Pinnixa faba*, *P. tubicola*, *Pinnotheres pugettensis* e  
430 *Scleroplax granulata* ocorre na parte interna da plataforma à 6 km da costa [88], com  
431 estágios zoea coletados em 17 m de profundidade, e megalopa até 49 m, embora esta  
432 plataforma não seja comparável em magnitude à PCA. Por outro lado, em Chesapeake  
433 Bay, todos os estágios larvais de *Pinnixa chaetoptera*, *P. sayana*, *Pinnotheres*  
434 *maculatus* e *P. ostreum* foram encontrados sempre em proximidade ao fundo, indicando  
435 retenção larval [2,110]. Em um estuário amazônico retenção larval também foi sugerida  
436 para *Pinnixa gracilipes*, devido à presença de ZI, ZII e ZIV no estuário inferior [24].

437           Diante desse contexto, acreditamos que os diferentes padrões possam estar  
438 relacionados ao habitat dos hospedeiros, pois Pinnotheridae é composta basicamente por  
439 caranguejos simbioss ou parasitas de invertebrados bentônicos, que habitam galerias de  
440 talassinóideos [111], tubos de poliquetos [112], moluscos bivalves [113], equinodermos,  
441 entre outros. E as relações simbióticas podem variar de bastante a muito específicas [114],  
442 assim, é provável que haja adaptações das espécies aos diferentes ambientes dos  
443 hospedeiros, o que sugerimos ser investigado no futuro.

444           Em nosso estudo, somente a distribuição de *Pinnixa* sp. foi influenciada pela  
445 vazão do Rio Amazonas, com ocorrência de larvas a partir de 83km durante a alta  
446 descarga, e à 23 km da costa na baixa descarga. A distribuição de *Austinixa* sp. não  
447 mostrou grande variação, enquanto as zoea de *D. crinitichelis* foram encontradas somente  
448 a 83 e 158 km da costa, locais estes que se sobrepõe aos recifes de corais da plataforma  
449 amazônica, potenciais habitats de diversos Echinoidea, organismos hospedeiros do

450 caranguejo adulto (principalmente as Ordens Clypeasteroidea e Spatangoidea) [50], o que  
451 explica a presença restrita de zoea de *D. crinitichelis* nesses locais de sobreposição.  
452 Muitas destas espécies de equinoides da PCA ainda são desconhecidas, porém,  
453 possivelmente são organismos que também ocorrem na plataforma continental Nordeste  
454 (32 espécies) [115,116]. Em nossas amostras não foram encontradas megalopas de *D.*  
455 *crinitichelis*, o que se deve ao parasitismo obrigatório desta larva, a qual necessita do  
456 hospedeiro para alimentação e metamorfose para o primeiro estágio de caranguejo, e  
457 portanto não encontra-se no plâncton [50].

458 A ocorrência larval de *D. crinitichelis* na PCA se deu somente em outubro, maio  
459 e janeiro, ao passo que *Pinnixa* e *Austinixa* estiveram presentes durante todo o ano, com  
460 pico de densidade em janeiro, condizente com hábitos reprodutivos já relatados em outras  
461 espécies de *Pinnixa* [112;117] e *Austinixa* [111;118].

462

### 463 **Portunidae**

464

465 Na região amazônica há portunídeos que ocorrem em estuários, como o gênero  
466 *Callinectes*, e na Plataforma como *Achelous*, *Arenaeus*, *Charybdis* e *Cronius* [34,35]. Na  
467 PCA encontramos todos os estágios larvais de *Achelous* spp. e *Callinectes* spp., além de  
468 larvas de Portunidae distribuídas na camada superficial, com maior abundância e  
469 probabilidade de ocorrência a partir de 83 km da costa e em salinidade elevada (33.5),  
470 onde há alta abundância dos estágios de desenvolvimento posteriores. Além disso, larvas  
471 dessa família apresentam maior distanciamento da costa no período de elevada vazão do  
472 Rio Amazonas (83 a 233 km), estando mais próximas do continente quando a vazão é  
473 menor (23 a 233 km), o que mostra sua afinidade com águas oceânicas e confirma  
474 trabalhos anteriores sobre o período larval do grupo. Sabemos que *Achelous rufiremus* é

475 a espécie de macroinvertebrado bentônico mais abundante em quase quatro graus de  
476 latitude de extensão na PCA [35], mas infelizmente, não há descrição dos estágios larvais  
477 dessa espécie, assim apesar de conter todos os estágios larvais em nossas amostras, estas  
478 não puderam ser identificadas.

479 Sabe-se que portunídeos estuarinos realizam exportação larval, que inicia com  
480 desova das fêmeas na foz dos estuários [119–121], e após a eclosão, como ocorre em  
481 *Callinectes sapidus*, as larvas zoea I que possuem forte geotaxia negativa [122], mantêm-  
482 se nos dois metros superiores da coluna d'água a fim de aproveitar as correntes de saída  
483 da baía/estuário, que impulsionadas pelo vento, seguem em direção a plataforma [75,  
484 103]. O deslocamento dessas manchas de larvas ocorre juntamente com a borda de pluma,  
485 e após alguns dias à deriva na plataforma, elas se movem da borda de pluma para o mar  
486 aberto [76], onde permanecem em águas superficiais durante todo o período de  
487 desenvolvimento larval [75,123,124]. Tal disposição na coluna d'água também favorece  
488 a ação dos ventos e correntes de superfície para o transporte da megalopa de volta as  
489 regiões costeiras [75,77].

490 Supomos que esse modelo de dispersão de *C. sapidus* por transporte seletivo,  
491 revisado por [125], provavelmente é seguido por larvas de *Callinectes* que saem dos  
492 estuários amazônicos e junto a pluma seguem para a plataforma continental. Enquanto  
493 que larvas de espécies totalmente marinhas que habitam a PCA, tais como *Achelous* e  
494 *Cronius*, por exemplo, se desenvolvem normalmente na faixa de salinidade oceânica [3],  
495 desde a eclosão até o assentamento no habitat bentônico ou livre nadante dos adultos. De  
496 todo modo, em ambos os casos, estar em águas de elevada salinidade é essencial para o  
497 desenvolvimento larval bem sucedido dessas espécies [126,127].

498 Zoea de *Achelous* e *Callinectes* apresentam pouca diferença morfológica entre si,  
499 que consiste basicamente no número de estágios zoea (ZVII em *Achelous* e ZVIII em



500 *Callinectes*), número de cerdas da antênula e tamanho do exopodito da antena, que  
501 permanece sem alteração em *Callinectes* [52], e aumenta de tamanho no decorrer do  
502 desenvolvimento em *Achelous* [53], sendo melhor visualizado a partir de ZIV. Nós  
503 acreditamos que as larvas aqui identificadas como *Achelous* spp., correspondam em  
504 grande parte à *Achelous rufiremus*, uma vez que esta espécie é a mais abundante na fauna  
505 acompanhante da pesca do camarão rosa, e a mais amplamente distribuída na PCA [35],  
506 assim como no Atlântico Ocidental, desde Nova Jersey (EUA) até o Sul do Brasil [128],  
507 porém sem a morfologia da larva descrita para efetuarmos tal confirmação.

508       A pouca diferenciação morfológica entre os gêneros somada à escassez de  
509 descrições larvais completas, não permite a identificação precisa a nível de espécie para  
510 zoea ou megalopa [53,129–131]. Por se tratar de uma família cujo desenvolvimento larval  
511 é de difícil obtenção em laboratório, poucas descrições completas estão disponíveis na  
512 literatura, e grande parte das espécies possui somente ZI ou nenhum estágio descrito  
513 [132,133]. Essa problemática pode ser resolvida futuramente com o uso da análise de  
514 DNA barcoding para identificação de larvas provenientes de ambiente natural.

515

## 516 **Ocypodidae**

517

518 Todos os estágios larvais de Ocypodidae estiveram presentes na PCA, zoea com  
519 distribuição concentrada até 158km e megalopa até 83km distância do continente. A  
520 maior abundância prevista e probabilidade de ocorrência se deu em águas de salinidade  
521 estuarina e intermediária (5 e 25.5), com maior extensão de dispersão (até 233km) durante  
522 a maior vazão do Rio Amazonas, e pico reprodutivo neste mesmo período (maio), tal  
523 como observado dentro do estuário amazônico [24].

524 A estratégia de exportação desta família para a plataforma adjacente já é  
525 conhecida [4,134–136], e estas larvas são incapazes de sobreviver por muito tempo sob a  
526 baixa salinidade do ambiente estuarino, como verificado em experimentos com *Austruca*  
527 *annulipes* [137], *Leptuca leptodactyla* [138], *Minuca minax* [139], *M. rapax* [140],  
528 *Minuca vocator* [141] e *U. cordatus* [142]. Uma exceção à regra é *L. cumulanta*, que  
529 realiza retenção de todos seus estágios larvais no estuário [24], de modo que larvas ZI e  
530 ZII podem ter sido acidentalmente arrastadas por correntes para a plataforma, o que  
531 justifica a única ocorrência à 23km da costa. Contudo, apesar de confirmarmos a  
532 exportação larval para a maioria das espécies, não é possível afirmar especificamente o  
533 quanto cada uma avança plataforma adentro, isso porque há grande semelhança  
534 morfológica entre elas [44–46,143], o que torna a distinção destas larvas um trabalho de  
535 alta dificuldade e imprecisão.

536 A densidade larval de Ocypodidae foi mais elevada em camadas d'água profundas  
537 do que superficiais. Isto é similar ao observado em larvas de *Minuca pugnax* [11] e outros  
538 ocipodídeos, onde ZI distribui-se perto da superfície, e os estágios zoea posteriores  
539 assumem posições mais profundas na coluna d'água, sugerindo alteração ontogenética na  
540 posição vertical [110], o que permite que essas larvas aproveitem a circulação  
541 gravitacional para eventual transporte de retorno da megalopa ao estuário [14], e  
542 assentamento dos juvenis nos mesmos habitats que os adultos específicos [144,145].

543 A espécie *U. cordatus* é um caso particular, pois apesar de nossa amostragem ter  
544 abrangido dois ciclos reprodutivos deste caranguejo, que se reproduz sazonalmente na  
545 Amazônia, especificamente na lua cheia ou nova do período chuvoso [142,146],  
546 encontramos um número reduzido de larvas, apenas três exemplares ZI na saída do  
547 estuário (23 km) em janeiro. Esta baixa abundância pode se dar em função da alta  
548 sincronização da espécie associada a ação de correntes, pois, *U. cordatus* desova sempre

549 na maré vazante noturna próxima às luas nova ou cheia [147], e sua sincronização é tão  
550 forte que um dia após a liberação, as larvas ZI não são mais encontradas no estuário [146].  
551 Assim, uma vez na plataforma, o transporte destas larvas pode ter sido potencializado,  
552 pois em janeiro os ventos terrestres sopram a pluma amazônica contra a margem  
553 continental, a qual segue rapidamente com a Corrente Norte do Brasil em direção à  
554 Guiana Francesa [28,73], o que justificaria a não captura por nossas redes, visto que os  
555 arrastos foram realizados sempre em período diurno.

556 Ainda que este caranguejo utilize um recurso de desova similar a outros  
557 Ocypodidae, esta espécie tem um ciclo inconspícuo. Desse modo, a possibilidade de  
558 encontrar larvas de Gelasiminae é sempre maior, decorrente de suas diversas desovas ao  
559 longo do ano, o que garante um suprimento larval constante para a plataforma, diferente  
560 de *U. cordatus*.

561

#### 562 ***Armases rubripes* (Sesarmidae)**

563

564 Este caranguejo semi terrestre possui reprodução sazonal contínua com pico de fêmeas  
565 ovíferas no verão (dezembro, janeiro e fevereiro) [148]. Diferente dos adultos que  
566 habitam estuários oligohalinos, as larvas de *A. rubripes* não são tão tolerantes à baixa  
567 salinidade, e o desenvolvimento completo só é possível em águas mais salinas, o que  
568 sugere migração para a plataforma continental [149,150]. Em estuários amazônicos,  
569 apenas ZI da espécie é encontrada ao longo do ano, e aproximadamente 10 vezes mais  
570 abundante em janeiro [151]. Nossos resultados confirmam sua exportação larval, com  
571 dispersão de todos os estágios larvais até 123 km da costa, e pico reprodutivo em janeiro,  
572 período de alta precipitação na região amazônica. A intensidade de chuvas parece ser o  
573 parâmetro que regula a reprodução de *A. rubripes* na região equatorial [151], assim como

574 ocorre com *Aratus pisonii* [152,153], e *Armases angustipes* [154]. A desova no período  
575 chuvoso pode trazer algumas vantagens para essas populações, como aumento da  
576 concentração de nutrientes, maiores marés - aumentando a chance de transporte em longas  
577 distâncias - e elevação da produtividade da água do mar, o que favorece o  
578 desenvolvimento das larvas no plâncton [152,155].

579 Na PCA zoea e megalopa de *A. rubripes* possuem abundância prevista e  
580 probabilidade de ocorrência mais elevadas em camadas d'água mais profundas,  
581 principalmente em salinidade estuarina (5), com menor ocorrência em salinidade  
582 intermediária (25.5). Esses valores de salinidade condizem com a utilizada no cultivo para  
583 descrição larval da espécie (cerca de 19) [54], mas diferem da faixa de elevada  
584 sobrevivência de zoea (30) de espécimes cultivadas no Uruguai [150]. Tal discordância  
585 parece indicar que a tolerância salina destas larvas varia entre populações de diferentes  
586 locais, de modo que, na região amazônica elas estão adaptadas à baixa salinidade  
587 proveniente da grande descarga de água doce dos estuários, e a sazonalidade da pluma e  
588 vazão do rio não afetam sua distribuição no plâncton. Além disso, observamos que a  
589 megalopa concentrou-se até 83km da costa, e parece optar por águas de salinidade ainda  
590 mais baixa em relação à zoea, padrão observado anteriormente em megalopas de *A.*  
591 *pisonii* [156] e *Armases* spp. [157,158], e também seguido por outras espécies de  
592 caranguejos que reemigram da plataforma para estuários e rios.

593

#### 594 ***Calappa* (Calappidae)**

595

596 As larvas zoea de *Calappa* ocorreram na plataforma durante todo o ano, o que indica  
597 reprodução contínua. Apresentaram elevadas abundância prevista e probabilidade de  
598 ocorrência em camadas mais profundas da coluna d'água, com zoea praticamente ausente

599 na camada superficial. Esse gênero é exclusivo de plataformas continentais, e habita  
600 fundos de corais, areia e lama [34] e na PCA, suas larvas estiveram concentradas  
601 principalmente na região localizada sobre os recifes de corais (83 a 158 km da costa),  
602 onde há ocorrência de adultos [35], que distribuem-se ao longo de toda a área do sistema  
603 de recifes, estimada de 9.500 a 56.000 km<sup>2</sup> [159,160]. Assim, esses ambientes são  
604 fundamentais para o desenvolvimento de *Calappa*, porém sofrem grande interferência  
605 humana, tanto pela pesca predatória de arrasto de fundo para captura do camarão-rosa  
606 desde 1960, que destrói os recifes e captura o gênero como fauna acompanhante [81,161],  
607 quanto pela possibilidade futura de exploração de petróleo e gás na área [160].

608         Embora os adultos habitem apenas a plataforma, e a distribuição larval do gênero  
609 não seja afetada pela sazonalidade da vazão do rio, verificamos que a zoea de *Calappa*  
610 parece ter alguma afinidade com a água de pluma, talvez pela injeção de sedimentos  
611 derivados da terra, nutrientes e matéria orgânica dissolvida no ambiente oceânico [162].  
612 Essa região de transição entre a frente de pluma e a água oceânica é um ecótono (83 a 158  
613 km), e está intimamente ligada ao fluxo de descarga do rio, sendo uma das áreas da PCA  
614 com maior amplitude de produtividade primária quando a concentração de nutrientes e as  
615 condições de irradiância são ótimas, principalmente no período de vazão máxima [38,74],  
616 o que sustenta larvas de espécies marinhas que vivem próximo ao encontro, como  
617 *Calappa*.

618         Há ocorrência de quatro espécies do gênero na população adulta da PCA [35]: *C.*  
619 *nitida*, *C. ocellata*, *C. sulcata*, e *C. galloides*, sendo esta última a única espécie da região  
620 com o estágio ZI descrito [39], o que limitou a identificação dos exemplares. As demais  
621 descrições disponíveis na literatura para o gênero são incompletas e de espécies que não  
622 ocorrem na área: *C. japonica* [39], *C. granulata* [163,164], *C. lophos*, *C. philargius* [165],  
623 e *C. tortugae* [166]. Durante nosso estudo, encontramos zoeas com características

624 morfológicas correspondentes à ZIV, com 10 cerdas no exópodo do primeiro e segundo  
625 maxilípedes, antena aumentada em tamanho e antênula com acréscimo de cerdas em  
626 relação a ZI, bem como presença de pleópodos bastante desenvolvidos, indícios da  
627 proximidade com a metamorfose para megalopa. Com base nisso, acreditamos que as  
628 espécies de *Calappa* da PCA tenham desenvolvimento larval composto por ZI a IV e  
629 megalopa, o que deverá ser confirmado em descrições larvais posteriores.

630

### 631 **Leucosidae**

632

633 As zoeas de Leucosidae apresentaram alta abundância prevista e probabilidade de  
634 ocorrência em águas de diversas salinidades (5, 25.5 e 33.5.), sem diferenças quanto à  
635 disposição vertical na coluna d'água. Essa resposta pode estar relacionada à junção de  
636 características distintas dos dois grupos encontrados, zoeas de *Persephona* com  
637 distribuição mais homogênea ao longo da PCA, não ocorrendo apenas em proximidade à  
638 região costeira (23 km), e zoeas de Leucosidae, presentes somente em locais mais  
639 afastados da costa (a partir de 83 km). Apesar disto, durante a maior vazão do rio, a  
640 ocorrência de ambos táxons foi restrita à 233 km da costa, e sua distribuição foi mais  
641 homogênea em outubro e janeiro.

642         Similar à *Calappa*, este é um grupo que habita fundos de areia, lama e coral na  
643 plataforma continental, ocorre durante quase todo o ano, e também é capturado como  
644 fauna acompanhante na pescaria camaroneira [35]. Dos oito gêneros de Leucosidae que  
645 habitam a PCA, somente *Persephona mediterranea* tem o desenvolvimento larval  
646 completo descrito (ZI–ZIV e megalopa) [42], e *P. lichtensteinii* e *P. punctata* apenas ZI  
647 descrita [43]. Muito pouco se conhece a respeito dessa parte do ciclo de vida destes

648 caranguejos, logo, estas são as primeiras informações sobre a ecologia larval do grupo  
649 em ambiente natural.

650

### 651 **Especificidade amazônica**

652

653 O processo de saída de larvas zoea dos estuários e posterior retorno como  
654 megalopa tem sido bastante estudado e revisado mundialmente [9,10,75,125]. Por se  
655 tratar de uma região tropical amazônica, com verão ao longo de todo o ano, o suprimento  
656 larval de Brachyura para a PCA é sazonal contínuo, com algumas exceções como *U.*  
657 *cordatus*, diferente do observado em ambientes temperados, com estações bem definidas,  
658 onde a primavera e o verão são os períodos de densidade larval mais elevada [167–169].

659 Apesar disso, coletar larvas de Brachyura no plâncton dessa área ainda é um  
660 desafio, pois, além do grande volume oceânico no qual as larvas potencialmente podem  
661 se dispersar, estas apresentam distribuição em manchas, que se mantém intactas desde a  
662 desova até a fase de megalopa [170,171], e portanto, as redes de plâncton estão sujeitas a  
663 não captura desses fragmentos. Diante dessa circunstância, conhecer a distribuição larval  
664 das famílias nos diferentes estratos da coluna d'água é relevante para amostragens futuras,  
665 onde o arrasto oblíquo mostrou ser eficaz na captura de larvas de Ocypodidae, *Armases*  
666 e *Calappa*, enquanto o arrasto superficial é ideal para coleta de Panopeidae, Pinnotheridae  
667 e Portunidae na PCA.

668 Além da descarga fluvial do Amazonas afetar a dispersão de famílias estuarinas,  
669 a pluma amazônica exerce influência sobre as espécies pertencentes à plataforma, sendo  
670 responsável pela distribuição contínua de nutrientes ao longo da PCA [72], e elevando a  
671 produção primária oceânica da área. Ademais, a área de conexão entre a PCA e a costa,  
672 formada pelos manguezais da Foz do Rio Amazonas e considerada sítio Ramsar, também

673 é de extrema importância para inúmeros organismos aquáticos, seja como habitat, zona  
674 de alimentação ou berçário [172,173].

675 Em síntese, há um universo a ser descoberto sobre Brachyura na PCA, desde  
676 pesquisas no amplo ambiente bentônico para registro de novas ocorrências, descrições  
677 completas dos estágios larvais das espécies, investigações nos estuários amazônicos para  
678 verificar quais caranguejos completam o ciclo de vida nesses locais, e quais possuem  
679 dependência de águas oceânicas, uso de DNA barcoding associado à identificação e  
680 ecologia, dentre outros estudos essenciais ao entendimento e preservação do rico e  
681 complexo ambiente que é a região amazônica.

682

## 683 **Conclusão**

684 Nosso estudo fornece uma das primeiras informações sobre a dispersão larval de  
685 Brachyura do maior sistema estuário/marítimo do mundo, a Plataforma Continental  
686 Amazônica. Além disso, é a primeira vez que os dados de predição final de abundância  
687 esperada para cada grupo são apresentados como o produto entre sua abundância predita  
688 por sua probabilidade de ocorrência. As larvas de caranguejos apresentam distribuição e  
689 limites de dispersão distintos, adaptado a este ambiente particular. Ressaltamos a  
690 necessidade de mais estudos sobre a descrição larval e DNA barcoding, com vistas a  
691 contribuir para o entendimento da ecologia larval de Brachyura, uma vez que, para  
692 proteger e valorar a biodiversidade da região, é fundamental que a identidade das  
693 espécies, sua distribuição espacial e suas relações com as condições ambientais sejam  
694 conhecidas, pois essas lacunas de conhecimento criam dificuldades para identificar e  
695 definir áreas prioritárias para conservação efetiva das espécies que habitam a região  
696 amazônica.



## 697 **Agradecimentos**

698 Agradecemos ao Conselho Nacional de Pesquisa, CNPq, pelo apoio ao projeto (INCT  
699 Ambientes Marinhos Tropicais Edital MCT / CNPq / FNDCT nº 71/2010). Gostaríamos  
700 de agradecer à PROPESP / FADESP (Programa PAPQ) pelo financiamento da tradução  
701 do manuscrito original por Ruth Kakogiannos. Agradecemos aos alunos do Grupo de  
702 Pesquisa em Ecologia de Crustáceos da Amazônia e outros colegas por sua ajuda na  
703 amostragem de campo e processamento de amostras. Em especial ao Prof. Dr. Fernando  
704 Abrunhosa pela confirmação de alguns grupos larvais, e à banca avaliadora da tese pelas  
705 valiosas contribuições.

706

## 707 **Aprovação ética e consentimento**

708

709 A investigação e os estudos de campo não envolveram espécies ameaçadas ou protegidas.  
710 Todas as diretrizes internacionais, nacionais e / ou institucionais aplicáveis para o cuidado  
711 e uso de animais foram seguidas.

## 712 **Referências**

713

714 1. Costlow JD, Bookhout CG. Larval development of the drab, *Hexapanopeus angustifrons*.  
715 Chesapeake Sci. 1966; 7: 148. doi:10.2307/1351162

716

717 2. Sandifer PA. Distribution and abundance of decapod crustacean larvae in the York River  
718 estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia, 1968–1968. Chesapeake Sci. 1973; 14:  
719 235–257. doi:10.2307/1350753

720

721 3. Anger K. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapods crustaceans. Invertebr  
722 Reprod Dev. 2003; 41: 29–45. doi:10.1080/07924259.2003.9652520

723

724 4. Epifanio CE. Transport of invertebrate larvae between estuaries and the continental shelf. Am  
725 Fish Soc Symp. 1988; 3: 104–114.

726

727 5. DiBacco C, Sutton D, McConnico L. Vertical migration behavior and horizontal distribution  
728 of brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. Mar Ecol  
729 Prog Ser. 2001; 217: 191–206. doi:10.3354/meps217191

730

- 731 6. Arana M, Sulkin SD. Behavioral basis of depth regulation in the first zoeal stage of the Pacific  
732 shore crab, *Hemigrapsus oregonensis* (Brachyura: Grapsidae). *Pac Sci.* 1993; 47: 256–262.  
733
- 734 7. MacTavish AL, Ladah LB, Lavín MF, Filonov A, Tapia FJ, Leichter J. High frequency (hourly)  
735 variation in vertical distribution and abundance of meroplanktonic larvae in nearshore waters  
736 during strong internal tidal forcing. *Cont Shelf Res.* 2016; 117: 92–99. doi:  
737 10.1016/j.csr.2016.02.004  
738
- 739 8. Drake PT, Edwards CA, Morgan SG, Satterthwaite EV. Shoreward swimming boosts modeled  
740 nearshore larval supply and pelagic connectivity in a coastal upwelling region. *J Mar Syst.* 2018;  
741 187: 96–110. doi: 10.1016/j.jmarsys.2018.07.004  
742
- 743 9. Queiroga H, Blanton J. Interactions Between Behaviour and Physical Forcing in the Control of  
744 Horizontal Transport of Decapod Crustacean Larvae. *Adv Mar Biol.* 2004; 47: 107–214.  
745
- 746 10. Epifanio, C.E.; Cohen, J.H. Behavioral adaptations in larvae of brachyuran crabs: A review.  
747 *J Exp Mar Biol Ecol.* 2016; 482: 85–105. doi: 10.1016/S0065-2881(04)47002-3  
748
- 749 11. O'Connor NJ, Epifanio CE. The effect of salinity on the dispersal and recruitment of fiddler  
750 crab larvae. *J Crustac Biol.* 1985; 5: 137–145. doi:10.2307/1548226  
751
- 752 12. Messerknecht I, Montu M, Anger K. Larval development and salinity tolerance of Brazilian  
753 *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura: Xanthidae) reared in the laboratory. *Meeresforsch.*  
754 1991; 33: 275–296.  
755
- 756 13. Anger K, Spivak E, Luppi T, Bas C, Ismael D. Larval salinity tolerance of the South American  
757 salt-marsh crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*: physiological constraints to estuarine  
758 retention, export and reimmigration. *Helgol Mar Res.* 2008; 62: 93–102. doi:10.1007/s10152-  
759 007-0076-5  
760
- 761 14. Dittel AI, Epifanio CE, Lizano O. Flux of crab larvae in a mangrove creek in the Gulf of  
762 Nicoya, Costa Rica. *Estuar Coast Shelf Sci.* 1991; 32: 129–140. doi:10.1016/0272-  
763 7714(91)90010-9  
764
- 765 15. DeVries MC, Tankersley RA, Forward Jr RB, Kirby-Smith WW, Luettich Jr RA. Abundance  
766 of estuarine crab larvae is associated with tidal hydrological variables. *Mar Biol.* 1994; 118: 403–  
767 413. doi:10.1007/BF00350297  
768
- 769 16. Santos A, Santos AMP, Conway DVP, Bartilotti C, Lourenço P, Queiroga H. Diel vertical  
770 migration of decapod larvae in the Portuguese coastal upwelling ecosystem: implications for  
771 offshore transport. *Mar Ecol Prog Ser.* 2008; 359: 171–183. doi:10.3354/meps07341  
772
- 773 17. Morgan SG, Fisher JL, McAfee ST, Largier JL, Miller SH, Sheridan MM, Neigel JE.  
774 Transport of crustacean larvae between a low-inflow estuary and coastal waters. *Estuaries Coast.*  
775 2014; 37: 1269–1283. doi:10.1007/s12237-014-9772-y  
776
- 777 18. Reis RE, Kullander SO, Ferraris Jr CJ. Checklist of the freshwater fishes of South and Central  
778 America. Porto Alegre: Edipucrs, 2003.  
779
- 780 19. Albert JS, Carvalho TP, Petry P, Holder MA, Maxime EL, Espino J, ... Reis RE. Aquatic  
781 Biodiversity in the Amazon: Habitat Specialization and Geographic Isolation Promote Species  
782 Richness. *Animals.* 2011; 1: 205–241. doi:10.3390/ani1020205  
783

- 784 20. Azevedo-Santos VM, Garcia-Ayala JR, Fearnside PM, Esteves FA, Pelicice FM, Laurance  
785 WF, Benine RC. Amazon aquatic biodiversity imperiled by oil spills. *Biodivers. Conserv.* 2016;  
786 25: 2831–2834. doi:10.1007/s10531-016-1192-9  
787
- 788 21. Ruffino ML, Isaac VJ. Life cycle and biological parameters of several Brazilian Amazon fish  
789 species. *The ICLARM Quartely.* 1995; 8: 40–45.  
790
- 791 22. Barthem RB, Fabr e NN. Biologia e diversidade dos recursos pesqueiros da Amaz nia. In:  
792 Ruffino ML, editor. *A pesca e os recursos pesqueiros na Amaz nia Brasileira.* Manaus:  
793 ProV rzea; 2004. pp. 11–55.  
794
- 795 23. Isaac VJ, Ferrari SF. Assessment and management of the North Brazil Shelf Large Marine  
796 Ecosystem. *Environ Dev.* 2016; 22: 97–110. doi:10.1016/j.envdev.2016.11.004/  
797
- 798 24. Lima FA, Oliveira TF, Martinelli-Lemos JM. Distribution of brachyuran larvae in an  
799 Amazonian estuary as evidence for retention and export.  
800 *J Crustac Biol.* 2019; 39: 602–612. doi:10.1093/jcbiol/ruz051  
801
- 802 25. Conroy BJ, Steinberg DK, Stukel MR, Goes JI, Coles VJ. Meso and microzooplankton  
803 grazing in the Amazon River plume and western tropical North Atlantic. *Limnol Oceanogr.* 2016;  
804 61: 825–840. doi:10.1002/lno.10261  
805
- 806 26. Nittrouer CA, DeMaster DJ. The Amazon shelf setting: tropical, energetic, and influenced by  
807 a large river. *Cont Shelf Res.* 1996; 16: 553–573. doi:10.1016/0278-4343(95)00069-0  
808
- 809 27. Nikiema O, Devenon JL, Baklouti M. Numerical modeling of the Amazon River Plume.  
810 *Cont Shelf Res.* 2007; 27: 873–899. doi:10.1016/j.csr.2006.12.004  
811
- 812 28. Coles V J, Brooks MT, Hopkins J, Stukel MR, Yager PL, Hood RR. The pathways and  
813 properties of the Amazon River Plume in the tropical North Atlantic Ocean. *J Geophys Res:*  
814 *Oceans.* 2013; 118: 6894–6913. doi:10.1002/2013JC008981  
815
- 816 29. Dagg M, Benner R, Lohrenz S, Lawrence D. Transformation of dissolved and particulate  
817 materials on continental shelves influenced by large rivers: plume processes. *Cont Shelf Res.*  
818 2004; 24: 833–858. doi:10.1016/j.csr.2004.02.003  
819
- 820 30. Mikhailov VN. Water and Sediment Runoff at the Amazon River Mouth. *Water Resour.* 2010;  
821 37: 145–159. doi:10.1134/S009780781002003X  
822
- 823 31. Santos MLS, Medeiros C, Muniz K, Feitosa FAN, Schwamborn R, Macedo SJ. Influence of  
824 the Amazon and Par  rivers on water composition and phytoplankton biomass on the adjacent  
825 shelf. *J Coast Res.* 2008; 24: 585–593. doi:10.2112/05-0538.1  
826
- 827 32. Medeiros PM, Seidel M, Ward ND, Carpenter EJ, Gomes HR, Niggemann J, et al. Fate of the  
828 Amazon River dissolved organic matter in the tropical Atlantic Ocean. *Global Biogeochem*  
829 *Cycles.* 2015; 29: 677–690. doi:10.1002/2015GB005115  
830
- 831 33. Smoak JM, Krest JM, Swarzenski PW. Geochemistry of the Amazon Estuary. In: Wangersky  
832 P, editors. *Estuaries. Handbook of Environmental Chemistry.* Berlin: Springer Verlag; 2006. pp.  
833 71–90.  
834
- 835 34. Lima FA, Martinelli-Lemos JM. Checklist of the Brachyura of the Brazilian Amazon Coastal  
836 Zone and knowledge status of their larval development. *Zootaxa.* 2019; 4646: 301–321. doi:  
837 10.11646/zootaxa.4646.2.6  
838

- 839 35. Nóbrega PSV, Santos CRM, Cordeiro, APB, Martinelli-Lemos JM. Invertebrates assemblage  
840 captured by a pink shrimps fisheries on Amazon Continental Shelf. *Lat Am J Aquatic Res.* 2020.  
841
- 842 36. Dai A, Trenberth KE. Estimates of freshwater discharge from continents: Latitudinal and  
843 seasonal variations. *J Hydrometeorol.* 2002; 3: 660–687. doi:10.1175/1525-  
844 7541(2002)003<0660:EOFDFC>2.0.CO;2
- 845
- 846 37. Moller GSF, Novo EMLM, Kampel M. Space-time variability of the Amazon River plume  
847 based on satellite ocean color. *Cont Shelf Res.* 2010; 30: 342–352. doi:10.1016/j.csr.2009.11.015  
848
- 849 38. Gouveia NA, Gherardi DFM, Wagner FH, Paes ET, Coles VJ, Aragão LEOC. The salinity  
850 structure of the Amazon River Plume Drives Spatiotemporal Variation of Oceanic Primary  
851 Productivity. *J Geophys Res Biogeosci.* 2019; 124: 147–165. doi:10.1029/2018JG004665  
852
- 853 39. Taishaku H, Konishi K. Zoeas of *Calappa* species with special reference to characters of the  
854 Family Calappidae (Crustacea, Brachyura). *Zool Sci.* 1995; 12: 649–654. doi:10.2108/zsj.12.649  
855
- 856 40. Fransozo A, Cuesta JA, Negreiros-Fransozo ML. The first zoea stage of two species of  
857 Grapsidae (Decapoda, Brachyura) and a key to such larvae from the Brazilian coast. *Crustaceana.*  
858 1998; 71: 331–343. doi:10.1163/156854098X00293
- 859
- 860 41. Brossi-Garcia AL, Rodrigues MD. Zoal morphology of *Pachygrapsus gracilis* (Saussure,  
861 1858) (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Invertebr Reprod Dev.* 1993; 24: 197–204.  
862 doi:10.1080/07924259.1993.9672352
- 863
- 864 42. Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, Hebling NJ. Larval development of *Persephona*  
865 *mediterranea* Herbst, 1794 (Brachyura, Leucosiidae) under laboratory conditions. *Crustaceana.*  
866 1989; 57: 177–193. doi:10.1163/156854089X00509
- 867
- 868 43. Hirose GL, Gregati RA, Fransozo A, Negreiros-Fransozo ML. Morphological and  
869 morphometric comparisons of the first zoea of four species of purse crabs (Decapoda: Brachyura:  
870 Leucosiidae) from the Brazilian South Atlantic. *Zootaxa.* 2012; 3167: 17–31. doi:  
871 10.11646/zootaxa.3167.1.2
- 872
- 873 44. Rieger PJ. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) mordax* (Smith, 1870) (Crustacea,  
874 Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Trab Oceanog UFPE.* 1997; 25: 225–267.  
875 doi:10.5914/tropocean.v25i1.2741
- 876
- 877 45. Rieger PJ. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) burguesi* Holthuis (Crustacea, Decapoda,  
878 Ocypodidae), em laboratório. *Rev Bras Zool.* 1998; 15: 727–756. doi:10.1590/S0101-  
879 81751998000300017.
- 880
- 881 46. Rieger PJ. Desenvolvimento larval de *Uca (Minuca) vocator* (Herbst, 1804) (Crustacea,  
882 Decapoda, Ocypodidae), em laboratório. *Nauplius.* 1999; 7: 1–37.
- 883
- 884 47. Rodrigues MD, Hebling NJ. *Ucides cordatus cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea,  
885 Decapoda). Complete larval development under laboratory conditions and its systematic position.  
886 *Rev Bras Zool.* 1989; 6: 147–166. doi:10.1590/S0101-81751989000100016
- 887
- 888 48. Fransozo A, Mantelatto FL, Negreiros-Fransozo ML. Larval development of *Hexapanopeus*  
889 *paulensis* Rathbun, 1930 (Crustacea, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions.  
890 *Zoologia.* 1991; 7: 31–45. doi:10.1590/S0101-81751990000200002
- 891
- 892 49. Lima JF. Larval development of *Austinixa bragantina* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae)  
893 reared in the laboratory. *Zoologia.* 2009; 26: 143–154. doi:10.1590/S1984-46702009000100020

- 894  
895 50. Pohle G, Telford M. The larval development of *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901  
896 (Brachyura: Pinnotheridae) in laboratory culture. Bull Mar Sci. 1981; 31: 753–773.  
897
- 898 51. Lima JF, Abrunhosa FA, Coelho PA. The larval development of *Pinnixa gracilipes* Coelho  
899 (Decapoda, Pinnotheridae) reared in the laboratory. Rev Bras Zool. 2006; 23: 480–489.  
900 doi:10.1590/S0101-81752006000200023  
901
- 902 52. Costlow JD, Bookhout CG. The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in  
903 the laboratory. Biol Bull. 1959; 116: 373–396. doi:10.2307/1538947  
904
- 905 53. Bookhout CG, Costlow JD. Larval development of *Portunus spinicarpus* reared in the  
906 laboratory. Bull Mar Sci. 1974; 24: 20–51.  
907
- 908 54. Díaz H, Ewald JJ. A comparison of the larval development of *Metasesarma rubripes*  
909 (Rathbun) and *Sesarma ricordi* H. Milne Edwards (Brachyura, Grapsidae) reared under similar  
910 laboratory conditions. Crustaceana. 1968; 2: 225–248. doi:10.2307/25027398  
911
- 912 55. Souza AS, Costa RM, Abrunhosa FA. Comparative morphology of the first zoea of twelve  
913 brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon region. Zoologia. 2013; 30: 273–  
914 290. doi:10.1590/S1984-46702013000300004  
915
- 916 56. Cavalcanti EAH, Larrazábal MEL. Macrozooplâncton da Zona Econômica Exclusiva do  
917 Nordeste do Brasil (Segunda Expedição Oceanográfica - REVIZEE/NE II) com ênfase em  
918 Copepoda (Crustacea). Rev Bras Zool. 2004; 21: 467–475. doi:10.1590/S0101-  
919 81752004000300008  
920
- 921 57. Burnham KP, Andersen DR. Model selection and multimodel inference. 2nd ed. New York:  
922 Springer; 2002.  
923
- 924 58. McCullagh P, Nelder JA. Generalized Linear Models. 2nd ed. London: Chapman and Hall;  
925 1989.  
926
- 927 59. Devlin K. The joy of sets: Fundamentals of contemporary set theory. 2nd ed. [S. l.]: Springer;  
928 1994.  
929
- 930 60. Johnson DH. The Insignificance of Statistical Significance Testing. J. Wildl. Manage; 1999.  
931
- 932 61. Silva LS, Cavalcante-Braga DV, Lourenço CB, Schwamborn R, Martinelli-Lemos JM.  
933 Factors affecting the seasonal variability of planktonic shrimps (Dendrobranchiata) along an  
934 estuary-ocean gradient on the Amazon Continental shelf. J Mar Biol Assoc U K. 2021; Submitted.  
935
- 936 62. Seidel M, Yager PL, Ward ND, Carpenter EJ, Gomes HR, Krusche AV, Richey JE, Dittmar  
937 T, Medeiros PM. Molecular-level changes of dissolved organic matter along the Amazon River-  
938 to-ocean continuum. Mar Chem. 2015; 177: 218–231. doi:10.1016/j.marchem.2015.06.019  
939
- 940 63. Morgan SG, Fisher JL. Larval behavior regulates nearshore retention and offshore migration  
941 in an upwelling shadow and along the open coast. Mar Ecol Prog Ser. 2010; 404: 109–126.  
942 doi:10.3354/meps08476  
943
- 944 64. Sulkin SD. Behavioral basis of depth regulation in the larvae of brachyuran crabs. Mar. Ecol.  
945 Prog. Ser. 1984; 15: 181–205. doi:10.3354/meps015181  
946

- 947 65. Miller SH, Morgan SG. Phenotypic plasticity in larval swimming behavior in estuarine and  
948 coastal crab populations. *J Exp Mar Biol Ecol.* 2013; 449: 45-50.  
949 doi:10.1016/j.jembe.2013.08.013  
950
- 951 66. Anger K, Queiroga H, Calado R. Larval development and behaviour strategies in Brachyura.  
952 In: Castro P, Davie P, Guinot D, Schram F, von Vaupel Klein C, editors. *Treatise on zoology –*  
953 *anatomy, taxonomy, biology.* Leiden: Brill; 2015. pp. 317–374.  
954 doi:10.1163/9789004190832\_008  
955
- 956 67. Gravinese PM. Vertical swimming behavior in larvae of the Florida stone crab, *Menippe*  
957 *mercenária*. *J. Plankton Res.* 2018; 40: 643–654. doi:10.1093/plankt/fby040  
958
- 959 68. Cohen JH, Hanson CK, Dittel AI, Miller DC, Tilburg CE. The ontogeny of larval swimming  
960 behavior in the crab *Hemigrapsus sanguineus*: Implications for larval transport. *J Exp Mar Biol*  
961 *Ecol.* 2015; 462: 20–28. doi:10.1016/j.jembe.2014.10.003  
962
- 963 69. Capaldo PS. Salinity preferences in the stage I zoea of three temperate zone fiddler crabs,  
964 Genus *Uca*. *Estuaries.* 1993; 16: 784–788. doi:10.2307/1352436  
965
- 966 70. Torres G, Giménez L, Anger K. Growth, tolerance to low salinity, and osmoregulation in  
967 decapod crustacean larvae. *Aquat Biol.* 2011; 12: 249–260. doi:10.3354/ab00341  
968
- 969 71. Morgan SG, Anastasia JR. Behavioral tradeoff in estuarine larvae favors seaward migration  
970 over minimizing visibility to predators. *Proc Natl Acad Sci.* 2008; 105: 222–227.  
971 doi:10.1073/pnas.0704725105  
972
- 973 72. Silva AC, Santos MLS, Araujo MC, Bourles B. Observações hidrológicas e resultados de  
974 modelagem no espalhamento sazonal e espacial da pluma de água Amazônica. *Acta Amaz.* 2009;  
975 39: 361–370. doi:10.1590/S0044-59672009000200014.  
976
- 977 73. Lentz SJ, Limeburner R. The Amazon River Plume during AMASSEDS: Spatial  
978 characteristics and salinity variability. *J Geophys Res.* 1995; 100: 2355–2375.  
979 doi:10.1029/94JC01411  
980
- 981 74. Smith WO Jr, DeMaster DJ. Phytoplankton biomass and productivity in the Amazon River  
982 plume: Correlation with seasonal river discharge. *Cont Shelf Res.* 1996; 6: 227–244.  
983 doi:10.1016/0278-4343(95)00007-N  
984
- 985 75. Epifanio CE, Garvine RW. Larval transport on the Atlantic Continental Shelf of North  
986 America: A review. *Estuar Coast Shelf Sci.* 2001; 52: 51–77. doi:10.1006/ecss.2000.0727  
987
- 988 76. Tilburg CE, Houser LT, Steppe CN, Garvine RW, Epifanio CE. Effects of coastal transport  
989 on larval patches: Models and observations. *Estuar Coast Shelf Sci.* 2006; 67: 145–160.  
990 doi:1016/j.ecss.2005.11.019  
991
- 992 77. Reynolds NB, Eggleston DB, Luetlich Jr RA. Dispersal dynamics of post-larval blue crabs,  
993 *Callinectes sapidus*, within a wind-driven estuary. *Fishe Oceanogr.* 2007; 16: 257–272.  
994 doi:10.1111/j.1365-2419.2007.00420.x  
995
- 996 78. Jackson TD, Torres G, Giménez L. Survival and development of larvae of two decapod  
997 crustaceans under limited access to prey across a thermal range. *J Plankton Res.* 2014; 1–12.  
998 doi:10.1093/plankt/fbu065  
999

- 1000 79. Vereshchaka AL, Anokhina LL. Composition and Dynamics of the Black Sea Benthopelagic  
1001 Plankton and Its Contribution to the Near Shore Plankton Communities. Plos One. 2014; 9:  
1002 e99595. doi:10.1371/journal.pone.0099595  
1003
- 1004 80. Forward Jr RB, Tankersley RA. Selective tidal-stream transport of marine animals. Oceanogr  
1005 Mar Biol. 2001; 39: 305–353.  
1006
- 1007 81. Nóbrega PSV, Quaresma MC, Lima FA, Martinelli-Lemos JM. Spatial-temporal distribution  
1008 of the population structure and density of the shore crab *Pachygrapsus gracilis* (Grapsidae) in an  
1009 estuary on the Brazilian Amazon coast. Nauplius. 2021.  
1010
- 1011 82. Bueno M, Flores AVV. Tidal-amplitude rhythms of larval release: variable departure from  
1012 presumed optimal timing among populations of the mottled shore crab. J Mar Biol Assoc U K.  
1013 2010; 90: 859–865. doi:10.1017/S0025315410000044  
1014
- 1015 83. Drake P, Arias AM, Rodríguez A. Seasonal and tidal abundance patterns of decapod  
1016 crustacean larvae in a shallow inlet (SW Spain). J Plankton Res. 1998; 20: 585–601.  
1017 doi:10.1093/plankt/20.3.585  
1018
- 1019 84. Park S, Epifanio CE, Grey EK. Behavior of larval *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan) in  
1020 response to gravity and pressure. J Exp Mar Biol Ecol. 2004; 307: 197–206.  
1021 doi:10.1016/j.jembe.2004.02.007  
1022
- 1023 85. Flores AAV, Mazzuco ACA, Bueno M. A field study to describe diel, tidal and semilunar  
1024 rhythms of larval release in an assemblage of tropical rocky shore crabs. Mar Biol. 2007; 151:  
1025 1989–2002. doi:10.1007/s00227-007-0639-7  
1026
- 1027 86. Morgan SG, Fisher JL, Mace AJ. Larval recruitment in a region of strong, persistent upwelling  
1028 and recruitment limitation. Mar Ecol Prog Ser. 2009; 394: 79–99. doi:10.3354/meps08216  
1029
- 1030 87. Miller SH, Morgan SG. Interspecific differences in depth preference: regulation of larval  
1031 transport in an upwelling system. Mar Ecol Prog Ser. 2013; 476: 301–306.  
1032 doi:10.3354/meps10150  
1033
- 1034 88. Morgan SG, Miller SH, Robart MJ, Largier JL. Nearshore larval retention and cross-shelf  
1035 migration of benthic crustaceans at an Upwelling Center. Front Mar Sci. 2018; 5.  
1036 doi:10.3389/fmars.2018.00161  
1037
- 1038 89. Flores AAV, Negreiros-Fransozo ML. On the population biology of the mottled shore crab  
1039 *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. Bull Mar  
1040 Sci. 1999; 65: 59–73.  
1041
- 1042 90. Araújo MSLC, Azevedo DS, Silva JVCL, Pereira CLF, Castiglioni DS. Population biology  
1043 of two sympatric crabs: *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) and  
1044 *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Brachyura, Eriphidae) in reefs of Boa Viagem beach, Recife,  
1045 Brazil. Pan-Am J Aquat Sci. 2016; 11: 197–210.  
1046
- 1047 91. Schlotterbeck RE. The Larval Development of the Lined Shore Crab, *Pachygrapsus Crassipes*  
1048 Randall, 1840 (Decapoda Brachyura, Grapsidae) Reared in the Laboratory. Crustaceana. 1976;  
1049 30: 184–200. doi:10.1163/156854076X00567  
1050
- 1051 92. Cuesta JA, Rodríguez A. Zoeal stages of the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*  
1052 (Fabricius, 1787) (Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory. Hydrobiologia. 2000; 436:  
1053 119–130. doi:10.1023/A:1026576614590  
1054

- 1055 93. Cházaro-Olvera S, Rocha-Ramírez A, Arellano-Rodarte P. Transport of *Pachygrapus gracilis*  
1056 megalopae from a lagoon system inlet in the Southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana*. 2007;  
1057 80: 955–968. doi:10.1163/156854007781681337  
1058
- 1059 94. Lira JJPR, Calado TCS. Reproductive aspects and adaptive relative growth of the tropical  
1060 crab *Goniopsis cruentata*. *Anim Biol*. 2013; 63: 407–424. doi:10.1163/15707563-00002422  
1061
- 1062 95. Lira JJPR, Calado TCS, Araújo MSLC. Breeding period in the mangrove crab *Goniopsis*  
1063 *cruentata* (Decapoda: Grapsidae) in Northeast Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 2013; 61: 29–38.  
1064 doi:10.15517/rbt.v61i1.10878  
1065
- 1066 96. Cobo VJ, Fransozo A. External factors determining breeding season in the red mangrove crab  
1067 *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) on the São Paulo State  
1068 northern coast, Brazil. *Rev Bras Zool.* 2003; 20: 213–217. doi:10.1590/S0101-  
1069 81752003000200007  
1070
- 1071 97. Campos CC, Garcia TM, Fortaleza MTV. Larval density of *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763)  
1072 e *Goniopsis cruentata* (Linnaeus, 1803) in a semiarid estuary, Ceará State. *Arq C Mar.* 2016; 49:  
1073 77–83.  
1074
- 1075 98. Fransozo A, Mantelatto FLM, Negreiros-Fransozo ML. Larval development of *Hexapanopeus*  
1076 *paulensis* Rathbun, 1930 (Crustacea, Brachyura, Xanthidae) under laboratory conditions. *Rev*  
1077 *Bras Zool.* 1990; 7: 21–45. doi:10.1590/S0101-81751990000200002  
1078
- 1079 99. Vieira RRR, Rieger PJ. Larval development of *Hexapanopeus caribbaeus* (Stimpson, 1817)  
1080 (Crustacea, Decapoda, Xanthoidea, Panopeidae) reared under laboratory conditions. *J Plankton*  
1081 *Res.* 2004; 26: 1175–1182. doi:10.1093/plankt/fbh107  
1082
- 1083 100. Cronin TW. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuar Coast*  
1084 *Shelf Sci.* 1982; 15: 207–220. doi:10.1016/0272-7714(82)90028-2  
1085
- 1086 101. Christy JH. Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: patterns, adaptive  
1087 significance and control. *Integr Comp Biol.* 2011; 51: 62–72. doi:10.1093/icb/icer013  
1088
- 1089 102. Smith AE, Jensen GC. The role of carapace spines in the swimming behavior of porcelain  
1090 crab zoeae (Crustacea: Decapoda: Porcellanidae). *J Exp Mar Biol Ecol.* 2015; 471: 175–179.  
1091 doi:10.1016/j.jembe.2015.06.007  
1092
- 1093 103. Caracappa JC, Munroe DM. Variability in swimming behaviour among broods of the blue  
1094 crab (*Callinectes sapidus*) zoeae. *J Exp Mar Biol Ecol.* 2019; 518: 151176.  
1095 doi:10.1016/j.jembe.2019.151176  
1096
- 1097 104. Souza AS, Costa RM, Abrunhosa FA. The complete larval development of *Panopeus*  
1098 *lacustris* Desbonne 1867 (Brachyura: Panopeidae), from the Amazon region, reared in the  
1099 laboratory. *Acta Zool.* 2012; 94: 308–323. doi:10.1111/j.1463-6395.2011.00557.x  
1100
- 1101 105. DeVries MC, Forward RB. Rhythms in larval release of the sublittoral crab *Neopanope sayi*  
1102 and the supralittoral crab *Sesarma cinereum* (Decapoda: Brachyura). *Mar Biol.* 1989; 248: 241–  
1103 248. doi:10.1017/S0025315400071794  
1104
- 1105 106. Tolley SG, Brosious BB, Peebles EB. Recruitment of the Crabs *Eurypanopeus depressus*,  
1106 *Rhithropanopeus harrisi*, and *Petrolisthes armatus* to Oyster Reefs: The influence of freshwater  
1107 inflow. *Estuar Coast.* 2013; 36: 820–833. doi:10.1007/s12237-013-9590-7  
1108
- 1109 107. Christy JH, Stancyk SE. Timing of larval production and flux of invertebrate larvae in a



- 1110 well-mixed estuary. *Estuar Comp.* 1982; 489–503. doi:10.1016/B978-0-12-404070-0.50035-1  
1111
- 1112 108. Lima FA, Butturi-Gomes D, Martinelli-Lemos JM. Larval exportation of *Panopeus*  
1113 *lacustris*: The paradox of species' name. *Hydrobiologia*. 2020; Submitted.  
1114
- 1115 109. Breckenridge JK, Bollen SM. Vertical distribution and migration of decapod larvae in  
1116 relation to light and tides in Willapa Bay, Washington. *Estuar Coast.* 2011; 34: 1255–1261.  
1117 doi:10.1007/s12237-011-9405-7  
1118
- 1119 110. Sandifer PA. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod  
1120 crustaceans in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay Virginia USA. *Estuar*  
1121 *Coast Mar Sci.* 1975; 3: 269–279. doi:10.1016/0302-3524(75)90028-6  
1122
- 1123 111. Peiró DF, Mantelatto FL. Population dynamics of the pea crab *Austinixa aidae* (Brachyura,  
1124 Pinnotheridae): a symbiotic of the ghost shrimp *Callinectes major* (Thalassinidea, Callinassidae)  
1125 from the southwestern Atlantic. *Iheringia*, 2011; 101: 5–14. doi:10.1590/S0073-  
1126 47212011000100001  
1127
- 1128 112. McDermott JJ. Biology of the brachyuran crab *Pinnixa chaetoptera* Stimpson (Decapoda:  
1129 Pinnotheridae) symbiotic with tubicolous polychaetes along the Atlantic coast of the United  
1130 States, with additional notes on other polychaete associations. *P Biol Soc Wash.* 2005; 118:742–  
1131 764. doi:10.2988/0006-324X(2005)118[742:BOTBCP]2.0.CO;2  
1132
- 1133 113. Huesh PW. Intertidal distribution, symbiotic association and reproduction of *Pinnotheres*  
1134 *bidentatus* (Brachyura: Pinnotheridae) from Taiwan. *J Nat Hist.* 2001; 35: 1681–1692.  
1135 doi:10.1080/002229301317092397  
1136
- 1137 114. Schmitt WL, McCain JC, Davidson ES. Decapoda I Brachyura I Fam. Pinnotheridae. In:  
1138 Gruner HE, Holthuis LB, editors. *Crustaceorum Catalogus*. Den Haag: 1973. pp. 32–37.  
1139
- 1140 115. Gondim AI, Dias TLP, Christoffersen ML. Annotated checklist of Echinoderms from  
1141 Maranhão and Piauí States, Northeastern Brazil. *Check List*, 2013; 9: 510–518.  
1142
- 1143 116. Gondim AI, Moura RB, Christoffersen ML, Dias TLP. Taxonomic guide and historical  
1144 review of echinoids (Echinodermata: Echinoidea) from northeastern Brazil. *Zootaxa.* 2018; 4529:  
1145 1–72. doi:10.11646/zootaxa.4529.1.1  
1146
- 1147 117. Alves ES, Pezzuto PR. Population dynamics of *Pinnixa patagoniensis* Rathbun, 1918  
1148 (Brachyura: Pinnotheridae) a symbiotic crab of *Sergio mirim* (Thalassinidea: Callinassidae) in  
1149 Cassino Beach, Southern Brazil. *Mar Ecol.* 1998; 19: 37–51. doi:10.1111/j.1439-  
1150 0485.1998.tb00452.x  
1151
- 1152 118. Dowds RE. Distribution and reproduction of four species of *Pinnixa* (Crustacea: Brachyura)  
1153 in a North Carolina estuary. *Amer Zool.* 1978; 18: 599. doi:10.1163/1937240X-00002294  
1154
- 1155 119. Epifanio CE, Valenti CC, Pembroke AE. Dispersal and recruitment of blue crab larvae in  
1156 Delaware Bay, U.S.A. *Estuar Coast Shelf Sci.* 1984; 18: 1–12. doi:10.1016/0272-7714(84)90002-  
1157 7  
1158
- 1159 120. Carr SD, Tankersley RA, Hench JL, Forward Jr RB, Luettich Jr RA. Movement patterns and  
1160 trajectories of ovigerous blue crabs *Callinectes sapidus* during the spawning migration. *Estuar*  
1161 *Coast Shelf Sci.* 2004; 60: 567–579. doi:10.1016/j.ecss.2004.02.012  
1162

- 1163 121. Darnell MZ, Kemberling AA. Large-Scale movements and postcopulatory female blue crabs  
1164 *Callinectes sapidus* in tidal and nontidal estuaries of North Carolina. *Trans Am Fish Soc.* 2018;  
1165 147: 716–728. doi:10.1002/tafs.10058  
1166
- 1167 122. Sulkin SD, Van Heukelem W, Kelly P, Van Heukelem L. The behavioral basis of larval  
1168 recruitment in the crab *Callinectes sapidus* Rathbun: a laboratory investigation of ontogenetic  
1169 changes in geotaxis and barokinesis. *Biol. Bull.* 1980; 159: 402–417. doi:10.2307/1541103  
1170
- 1171 123. McConaugha JR, Johnson DF, Provenzano AJ, Maris RC. Seasonal distribution of larvae of  
1172 *Callinectes sapidus* in the waters adjacent to Chesapeake Bay. *J Crust Biol.* 1983; 3: 582–591.  
1173 doi:10.2307/1547953  
1174
- 1175 124. Epifanio CE. Transport of blue crab (*Callinectes sapidus*) larvae in the waters off Mid-  
1176 Atlantic states. *Bull Mar Sci.* 1995; 57: 713–725.  
1177
- 1178 125. Forward Jr RB, Tankersley RA, Welch JM. Selective tidal-stream transport of the blue crab  
1179 *Callinectes sapidus*: An overview. *Bull Mar Sci.* 2003; 72: 347–365.  
1180
- 1181 126. Ogburn MB, Jackson JL, Forward Jr RB. Comparison of low salinity tolerance in *Callinectes*  
1182 *sapidus* Rathbun and *Callinectes similis* Williams postlarvae upon entry into an estuary. *J Exp*  
1183 *Mar Biol Ecol.* 2007; 352: 343–350. doi:10.1016/j.jembe.2007.08.008  
1184
- 1185 127. Ravi R, Manisseri MK. Survival rate and development period of the larvae of *Portunus*  
1186 *pelagicus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in relation to temperature and salinity. *Fish Aquac*  
1187 *J.* 2012; FAJ–49. doi:10.4172/2150-3508.1000049  
1188
- 1189 128. Melo GAS. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro.  
1190 São Paulo: Editora Plêiade; 1996.  
1191
- 1192 129. Stuck KC, Truesdale FM. Larval development of the speckled swimming crab, *Arenaeus*  
1193 *cribrarius* (Decapoda: Brachyura: Portunidae) reared in laboratory. *Bull Mar Sci.* 1988;42: 101–  
1194 132.  
1195
- 1196 130. Islam MS, Shokita S, Higa T. Larval development of the swimming crab *Charybdis natator*  
1197 (Crustacea: Brachyura: Portunidae) reared in laboratory. *Species Diversity.* 2000; 5: 329–349.  
1198 doi:10.12782/specdiv.5.329  
1199
- 1200 131. Islam MS, Machiko K, Shokita S. Larval development of the swimming crab *Thalamita*  
1201 *pelsarti* Montgomery, 1931 (Crustacea: Brachyura: Portunidae) reared in laboratory. *Russ J Mar*  
1202 *Biol.* 2005; 31: 78–90. doi:10.1007/s11179-005-0048-z  
1203
- 1204 132. Fransozo A, Mantelatto FL, Bertini G. The first zoeal stage of the genus *Cronius* (Brachyura,  
1205 Portunidae) from the Brazilian coast, hatched in a laboratory. *J Plankton Res.* 2002; 24: 1237–  
1206 1244. doi:10.1093/plankt/24.11.1237  
1207
- 1208 133. Mantelatto FL, Reigada ALD, Gatti ACR, Cuesta JA. Morphology of the first zoeal stages  
1209 of five species of the portunids genus *Callinectes* (Decapoda, Brachyura) hatched at the  
1210 laboratory. *An Acad Bras Ciênc.* 2014; 86: 755–767. doi:10.1590/0001-3765201420130030  
1211
- 1212 134. Dittel AIR, Epifanio CE. Seasonal abundance and vertical distribution of crab larvae in  
1213 Delaware Bay. *Estuaries.* 1982; 5: 197–202. doi:10.2307/1351835  
1214
- 1215 135. Morgan SG. Adaptive significance of hatching rhythms and dispersal patterns of estuarine  
1216 crab larvae: avoidance of physiological stress by larval export? *J Exp Mar Biol Ecol.* 1987; 113:  
1217 71–78. doi:10.1016/0022-0981(87)90083-9

- 1218  
1219 136. Rodríguez A, Drake P, Arias AM. Reproductive periods and larval abundance patterns of  
1220 the crabs *Panopeus africanus* and *Uca tangeri* in a shallow inlet (SW Spain). Mar Ecol Prog Ser.  
1221 1997; 149: 133–142. doi:10.3354/meps149133  
1222
- 1223 137. Peer N, Miranda NAF, Perissinotto R. Suspended silt and salinity tolerances of the first zoeal  
1224 stage of the fiddler crab *Uca annulipes* (Decapoda: Brachyura) and why marine connectivity is  
1225 essential to the survival of the species. Afr J Mar Sci. 2016; 38: 161–169.  
1226 doi:10.2989/1814232X.2016.1169217  
1227
- 1228 138. Martins SB, Silva UAT, Masunari S. Larval export strategy as an indication of ontogenetic  
1229 migrations towards open sea of the fiddler crab *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, in Rankin, 1898)  
1230 (Crustacea, Ocypodidae) from Guaratuba Bay, southern Brazil. Nauplius. 2020; 28: e2020028.  
1231 doi:10.1590/2358-2936e2020028  
1232
- 1233 139. Brodie RJ, Styles R, Borgianini S, Godley J, Butler K. Larval mortality during export to the  
1234 sea in the fiddler crab *Uca minax*. Mar Biol. 2007; 152: 1283–1291. doi:10.1007/s00227-007-  
1235 0777-y  
1236
- 1237 140. Simith DJB, Pires MAB, Abrunhosa FA, Maciel CR, Diele K. Is larval dispersal a necessity  
1238 for decapod crabs from the Amazon mangroves? Response of *Uca rapax* zoeae to different  
1239 salinities and comparison with sympatric species. J Exp Mar Biol Ecol. 2014; 457: 22–30. doi:  
1240 10.1016/j.jembe.2014.03.021  
1241
- 1242 141. Simith DJB, Souza AS, Maciel CR, Abrunhosa FA, Diele K. Influence of salinity on the  
1243 larval development of the fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic  
1244 migration towards offshore waters. Helgol Mar Res. 2011; 66: 77–85. doi:10.1007/s10152-011-  
1245 0249-0  
1246
- 1247 142. Diele K, Simith DJB. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides*  
1248 *cordatus* (Ocypodidae): Necessity for larval export? Estuar Coast Shelf Sci. 2006; 68: 600–608.  
1249 doi:10.1016/j.ecss.2006.03.012  
1250
- 1251 143. Anger K, Montú M, Bakker C, Fernandes LLM. Larval development of *Uca thayeri*  
1252 Rathbun, 1900 (Decapoda: Ocypodidae) reared in the laboratory. Meeresforschung. 1990; 32:  
1253 276–294.  
1254
- 1255 144. Brodie RJ, Behum ME, Monroe E, Glenn N, Staton JL. Recruitment to adult habitats  
1256 following marine planktonic development in the fiddler crabs, *Uca pugilator*, *U. pugnax*, and *U.*  
1257 *minax*. Mar Biol. 2005; 147: 105–111. doi:10.1007/S00227-005-1557-1  
1258
- 1259 145. O'Connor N. Settlement and recruitment of the fiddler crabs *Uca pugnax* and *U. pugilator*  
1260 in a North Carolina, USA; salt marsh. Mar Ecol Prog Ser. 1993; 93: 227–234.  
1261 doi:10.3354/meps093227  
1262
- 1263 146. Diele K. Life history and population structure of the exploited mangrove crab *Ucides*  
1264 *cordatus cordatus* (L.) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté estuary, North Brazil. Doc Tesis,  
1265 Center for Tropical Marine Ecology Contribution, Bremen. 2000. Available from:  
1266 <https://core.ac.uk/download/pdf/74034627.pdf>  
1267
- 1268 147. Hattori GY, Pinheiro MAA. Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus*  
1269 (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), em Iguape (São Paulo, Brasil). Rev Bras Zool.  
1270 2003; 20: 309–313. doi:10.1590/S0101-81752003000200022  
1271

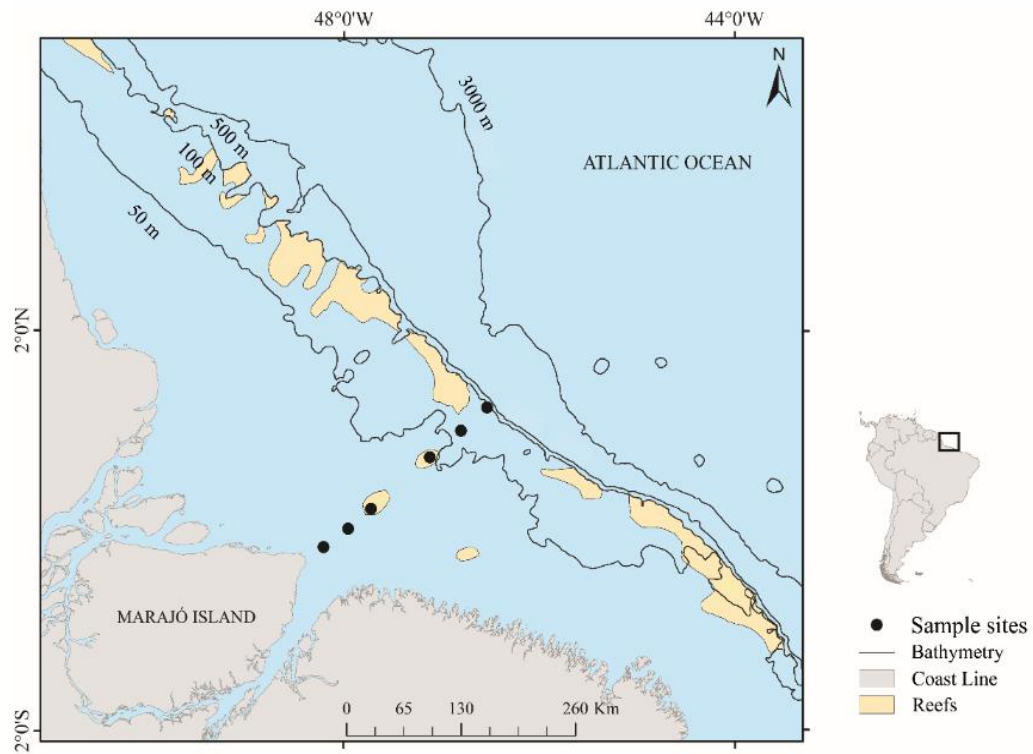
- 1272 148. Lima GV, Soares MRS, Oshiro LMY. Reproductive biology of the sesarmid crab *Armases*  
1273 *rubripes* (Decapoda, Brachyura) from an estuarine area of the Sahy River, Sepetiba Bay, Rio de  
1274 Janeiro, Brazil. *Iheringia*. 2006; 96: 47–52. doi:10.1590/S0073-47212006000100007  
1275
- 1276 149. Montú M, Anger K, Bakker C. Variability in the larval development of *Metasesarma*  
1277 *rubripes* (Decapoda, Grapsidae) reared in laboratory. *Nerítica*. 1990; 5: 113–128.  
1278
- 1279 150. Luppi TA, Spivak ED, Bas CC. The effects of temperature and salinity on larval development  
1280 of *Armases rubripes* Rathbun, 1897 (Brachyura, Grapsoidea, Sesarmidae), and the southern limit  
1281 of its geographical distribution. *Estuar Coast Shelf Sci*. 2003; 58: 575–585. doi:10.1016/S0272-  
1282 7714(03)00136-7  
1283
- 1284 151. Santa Brígida YG, Lima FA, Martinelli-Lemos JM. Reproductive period of *Armases*  
1285 *rubripes*. 2021  
1286
- 1287 152. Conde JE, Diaz H. The mangrove tree crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal  
1288 lagoon. *Estuar Coast Shelf Sci*. 1989; 28: 639–650. doi:10.1016/0272-7714(89)90051-6  
1289
- 1290 153. Leme MHA, Negreiros-Fransozo ML. Reproductive patterns of *Aratus pisonii* (Decapoda:  
1291 Grapsidae) from an estuarine area of São Paulo northern coast, Brazil. *Rev Biol Trop*. 1998; 46:  
1292 673–678.  
1293
- 1294 154. Araújo MSLC, Tenório DO, Castiglioni DS. Population biology of the crab *Armases*  
1295 *angustipes* (Crustacea, Decapoda, Sesarmidae) at Brazilian tropical coast. *Iheringia*. 2014; 104:  
1296 150–161. doi:10.1590/1678-476620141042150161  
1297
- 1298 155. Mantelatto FLM, Faria FCR, Garcia RB. Biological aspects of *Mithraculus forceps*  
1299 (Brachyura: Mithracidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. *J Mar Biol Assoc U K*. 2003;  
1300 83: 789–791. doi:10.1017/S0025315403007811h  
1301
- 1302 156. Marochi MZ, Martins SB, Masunari S. The salinity during larval development affects the  
1303 dispersion in adults of the tree-climbing crab *Aratus pisonii*. *J Nat Hist*. 2017; 51: 2271–2281.  
1304 doi:10.1080/00222933.2017.1365964  
1305
- 1306 157. Anger K. Salinity tolerance of the larvae and first juveniles of a semiterrestrial grapsid crab,  
1307 *Armases miersii* (Rathbun). *J Exp Mar Biol Ecol*. 1996; 202: 205–223. doi:10.1016/0022-  
1308 0981(96)00022-6  
1309
- 1310 158. Anger K, Torres G, Charmantier-Daures M, Charmantier G. Adaptative diversity in  
1311 congeneric coastal crabs: Ontogenetic patterns of osmoregulation match life-history strategies in  
1312 *Armases* spp (Decapoda, Sesarmidae). *J Exp Mar Biol Ecol*. 2008; 367: 28–36.  
1313 doi:10.1016/j.jembe.2008.08.009  
1314
- 1315 159. Moura RL, Amado-Filho GM, Moraes FC, Brasileiro PS, Salomon PS, Mahiques MM, ...  
1316 Thompson FL. An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Sci Adv*. 2016; 2:  
1317 e1501252. doi:10.1126/sciadv.1501252  
1318
- 1319 160. Francini-Filho RB, Asp NE, Siegle E, Hocevar J, Lowyck K, D'Avila N, ... Thompson FL.  
1320 Perspectives on the Great Amazon Reef: Extension, Biodiversity, and Threats. *Front Mar Sci*.  
1321 2018; 5. doi:10.3389/fmars.2018.00142  
1322
- 1323 161. Nóbrega PSV, Santos CRM, Martinelli-Lemos JM. Impacts of trawling on the invertebrate  
1324 assemblage of North Brazil Shelf Large Marine Ecosystem. 2021. Submitted.  
1325

- 1326 162. Hu C, Montgomery ET, Schmitt RW, Muller-Karger FE. The dispersal of the Amazon and  
1327 Orinoco River water in the tropical Atlantic and Caribbean Sea: Observation from space and S-  
1328 PALACE floats. Deep Sea Res Part II. 2004; 51: 1155–1171. doi:10.1016/j.dsr2.2004.04.001  
1329
- 1330 163. Guerao G, Abelló P, Cartes J. Morphology of the megalopa and first crab instar of the  
1331 shamefaced crab *Calappa granulata* (Crustacea, Brachyura, Calappidae). Misc Zool. 1998; 21:  
1332 37–47.  
1333
- 1334 164. Guerao G, Torres P. Morphology of the first zoea of the shamefaced crab *Calappa granulata*  
1335 (Linnaeus, 1758) Crustacea, Brachyura, Calappidae), obtained in the laboratory. Graellsia. 1999;  
1336 55: 157–162.  
1337
- 1338 165. Terada M. Zoeal forms of 14 species of crabs from the Enshunada. Res Crust. 1987; 16: 93–  
1339 120.  
1340
- 1341 166. Negreiros-Fransozo ML, Wenner EL, Knott DM, Fransozo A. The megalopa and early  
1342 juvenile stages of *Calappa tortugae* Rathbun, 1933 (Crustacea, Brachyura) reared in the  
1343 laboratory from South Carolina neuston samples. Proc Biol Soc Wash. 2007; 120: 469–485.  
1344 doi:10.2988/0006-324X(2007)120[469:TMAEJS]2.0.CO;2  
1345
- 1346 167. McConaughy JR. Decapod larvae: Dispersal, Mortality and Ecology. A working hypothesis.  
1347 Amer Zool. 1992; 32: 512–523. doi:10.1093/icb/32.3.512  
1348
- 1349 168. González-Gordillo JI, Rodríguez A. Comparative seasonal and spatial distribution of  
1350 decapod larvae assemblages in three coastal zones off the south-western Iberian Peninsula. Acta  
1351 Oecol. 2003; 24: S219–S233. doi:10.1016/S1146-609X(03)00032-8  
1352
- 1353 169. Christy JH. Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: the predator  
1354 avoidance hypothesis. Rev Chil Hist Nat. 2003; 76: 177–185. doi:10.4067/S0716-  
1355 078X2003000200005.  
1356
- 1357 170. Natunewicz CC, Epifanio CE, Garvine RW. Transport of crab larval patches in the coastal  
1358 ocean. Mar Ecol Prog Ser 2001; 222: 143–154. doi:10.3354/MEPS222143  
1359
- 1360 171. Jones MB, Epifanio CE. Patches of crab megalopae in the mouth of Delaware Bay- An  
1361 analysis of spatial scales. J Shellfish Res. 2005; 24: 261–267. doi:10.2983/0730-  
1362 8000(2005)24[261:POCMIT]2.0.CO;2  
1363
- 1364 172. Barletta M, Barletta-Bergan A, Saint-Paul U, Hubold G. Seasonal changes in density,  
1365 biomass, and diversity of estuarine fishes in tidal mangrove creeks of the lower Caeté Estuary  
1366 (northern Brazilian coast, east Amazon). Mar Ecol Prog Ser. 2003; 256: 217–228.  
1367 doi:10.3354/meps256217  
1368
- 1369 173. Giarrizo T, Krumme U. Heterogeneity in intertidal fish fauna assemblages along the world's  
1370 longest mangrove area in northern Brazil. J Fish Biol. 2008; 72: 773–779. doi:10.1111/j.1095-  
1371 8649.2007.01728.x  
1372  
1373
- 1374
- 1375
- 1376

1377

1378

1379

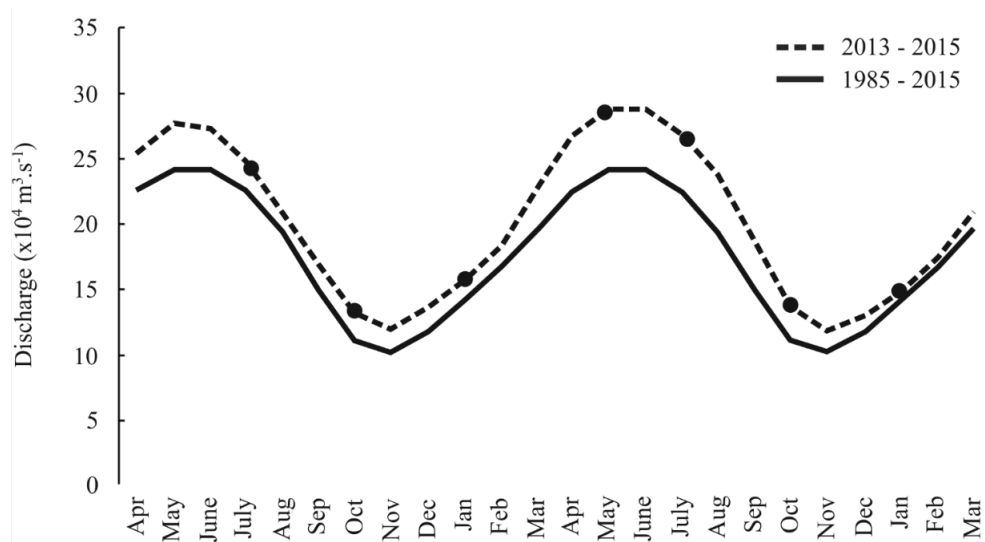
1380 **Figuras**

1381

1382 **Fig 1. Plataforma Continental do Amazonas (PCA) e os seis locais amostrados (23**  
1383 **km, 53 km, 83 km, 158 km, 198 km e 233 km).**

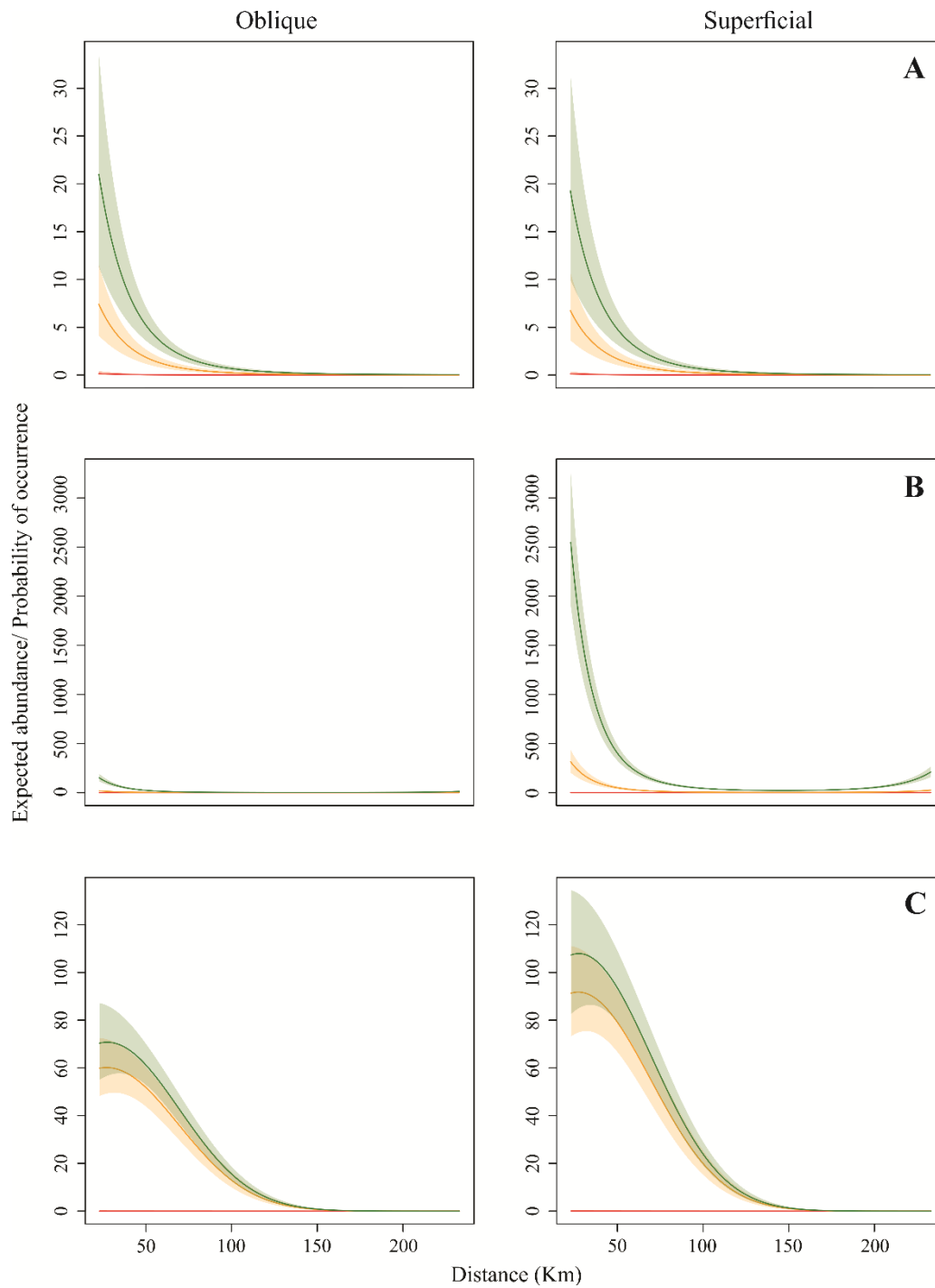
1384

1385



1386

1387 **Fig 2. Variação histórica da vazão do Rio Amazonas de 1985 a 2015, segundo**  
 1388 **Agência Nacional de Águas. Pontos pretos correspondem aos meses amostrados.**



1389

1390 **Fig 3. Abundância esperada/ probabilidade de ocorrência de larvas de Brachyura.**1391 **Grapsidae (A), Panopeidae (B) e Pinnotheridae (C). As cores vermelho, amarelo e**1392 **verde representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5**

1393

1394

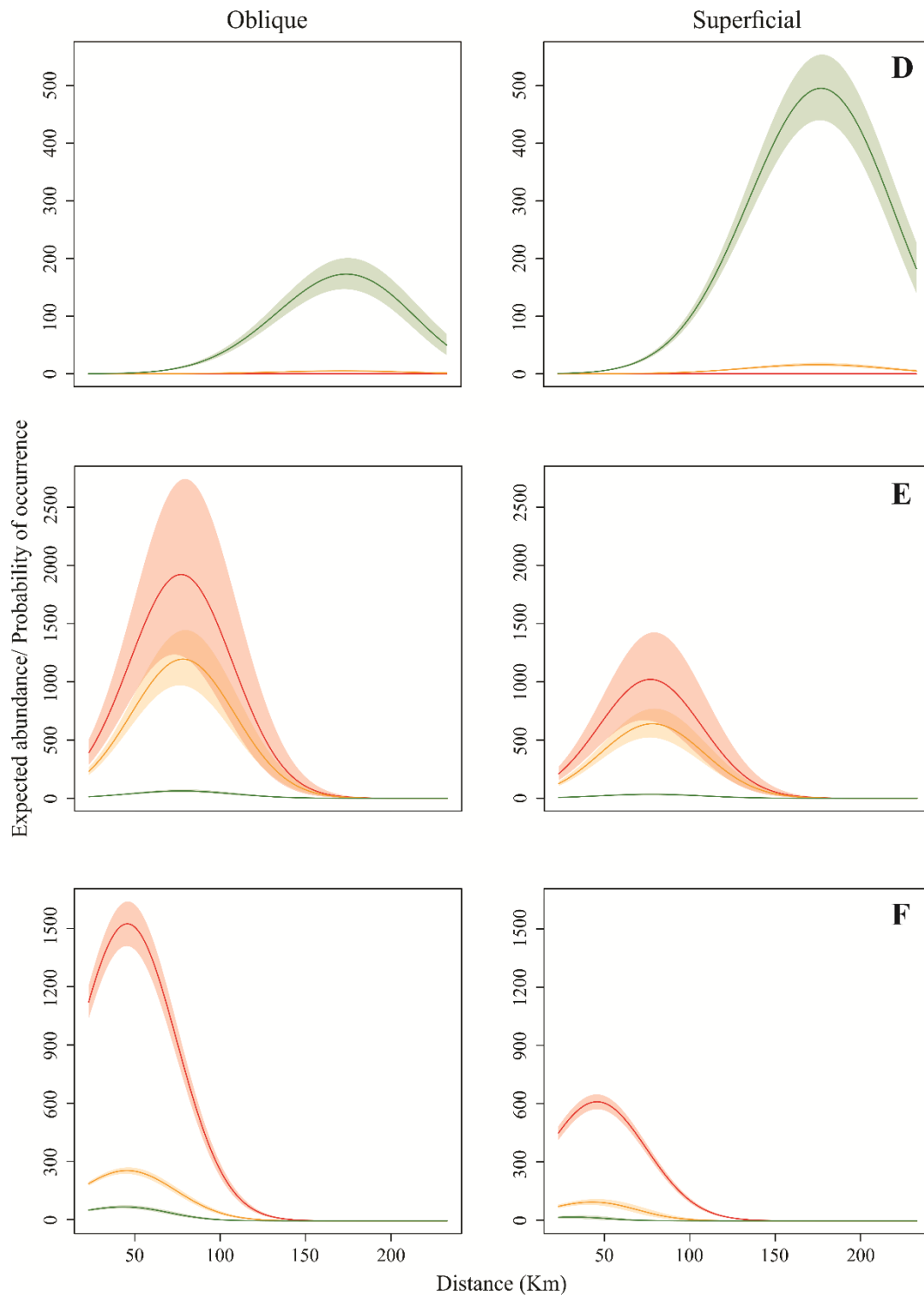
1395

1396

1397

1398





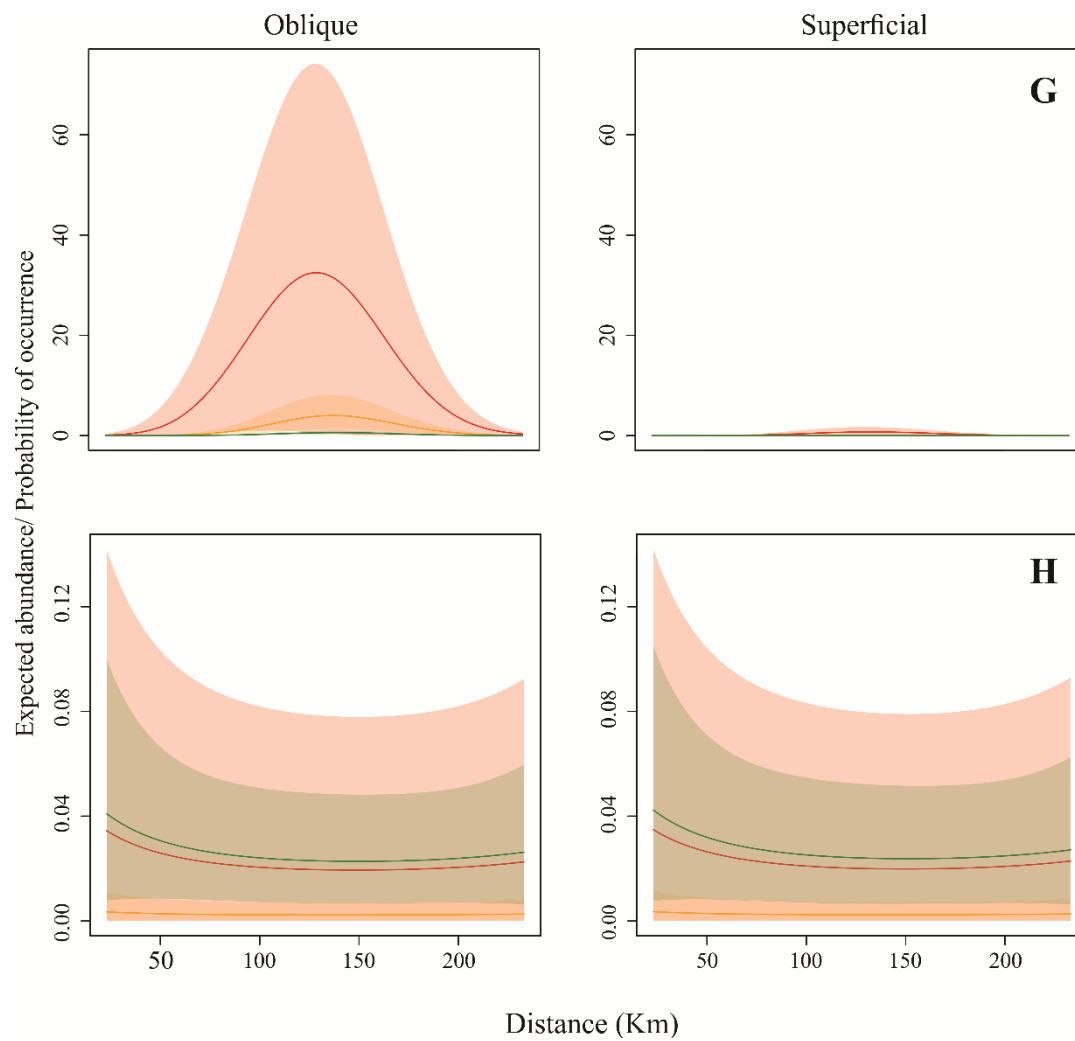
1399

1400 **Fig 4. Abundância esperada/ probabilidade de ocorrência de larvas de Brachyura.**  
 1401 **Portunidae (D), Ocypodidae (E) e *A. rubripes* (F). As cores vermelho, amarelo e**  
 1402 **verde representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5**

1403

1404

1405

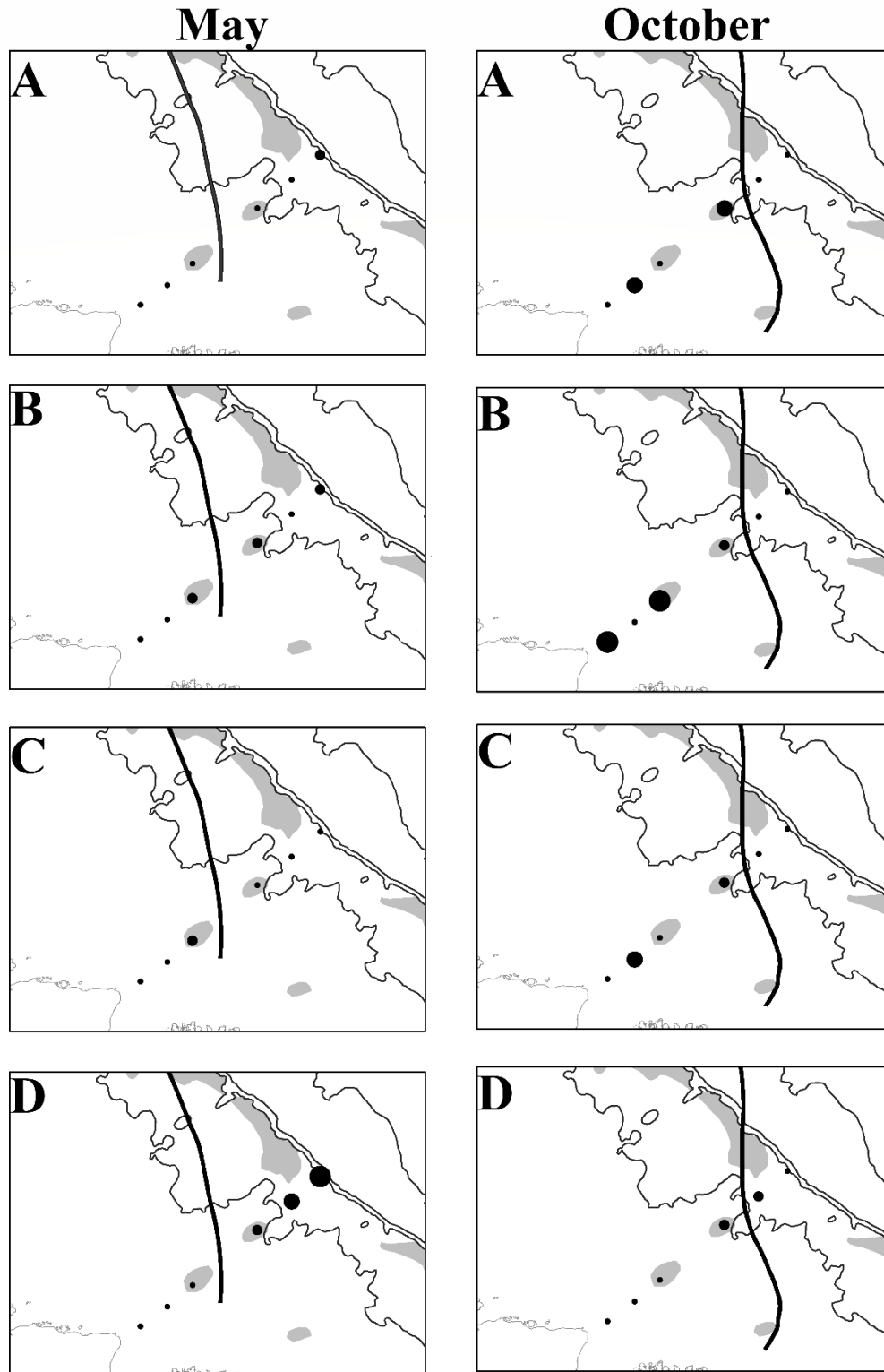


1406

Distance (Km)

1407 **Fig 5. Abundância esperada/ probabilidade de ocorrência de larvas de Brachyura.**  
 1408 ***Calappa* sp. (G) and Leucosidae (H). As cores vermelho, amarelo e verde**  
 1409 **representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5**

1410



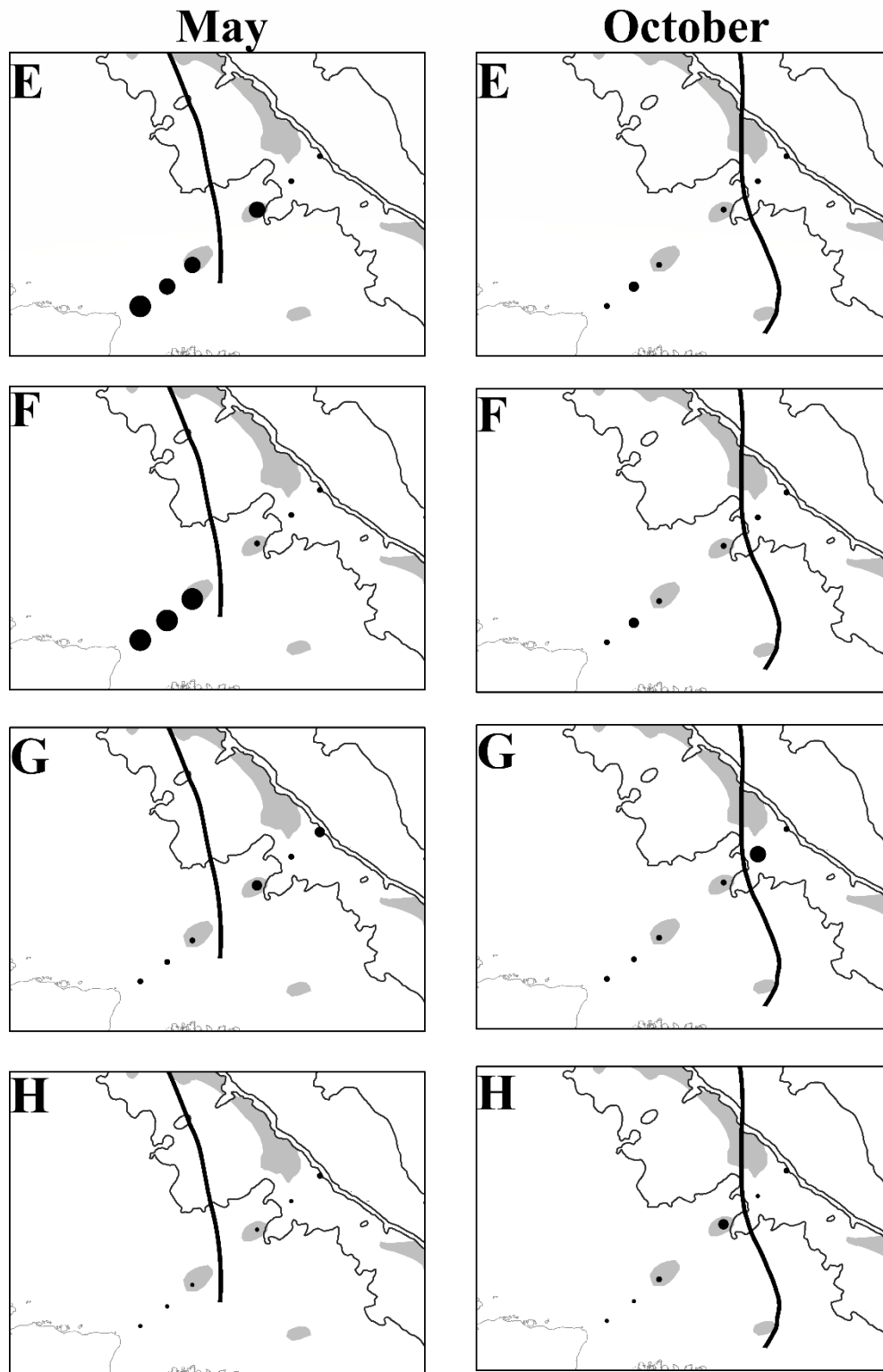
1411

1412 **Fig 6. Densidade larval de Brachyura na PCA. Grapsidae (A), Panopeidae (B),**  
 1413 **Pinnotheridae (C) e Portunidae (D). Linha em destaque: ecótone pluma-mar**  
 1414 **adaptado de Moura et al., (2016).**

1415

1416

1417



1418

1419 **Fig 7. Densidade larval de Brachyura na PCA. Ocypodidae (E),**  
 1420 ***A. rubripes* (F),**  
 1421 ***Calappa* sp. (G) e Leucosidae (H). Linha em destaque: ecótone pluma-mar adaptado**  
 1422 **de Moura et al., (2016).**

1422

1423





1424 **Tabelas**

1425






1426 **Tabela 1** Composição larval e frequência de ocorrência de Brachyura na Plataforma Continental  
1427 Amazônica.

Táxon	Estágios	Mês maior densidade	Arrasto	Pluma			
				E	PI	PE	OA
<b>Calappidae</b>							
<i>Calappa</i> sp.	ZI–ZIV	Out/14	O	■		■	■
<b>Grapsidae</b>							
<i>Goniopsis cruentata</i>	ZI	Out/13	O		■		
Grapsidae n. Id.	ZII–ZIV	Mai/14	O				■
<i>Pachygrapsus gracilis</i>	ZI–ZIII	Out/13	O	■	■	■	■
<b>Leucosidae</b>							
Leucosidae	ZII–ZIV	Jul/14	S			■	■
<i>Persephona</i> spp.	ZI–ZIV	Out/13	O	■			■
<b>Ocypodidae</b>							
Gelasiminae 1	ZI	Mai/14	S	■	■	■	
Gelasiminae 2	ZI	Mai/14	S	■	■	■	■
Gelasiminae 3	ZI	Mai/14	S	■	■	■	
Gelasiminae n. Id	ZII–ZVI	Jan/14	S	■	■	■	■
<i>Leptuca cumulanta</i>	ZI, ZII	Out/13	O		■		
Megalopa 1		Jan/14	O	■	■		■
Megalopa 2		Jul/14	S	■			
<i>Minuca rapax</i>	ZI, ZIII, ZIV	Mai/14	S	■	■		
<i>Uca maracoani</i>	ZI, ZIII, ZIV	Jul/13	O			■	■
<i>Ucides cordatus</i>	ZI	Jan/15	S	■			
<b>Panopeidae</b>							
<i>Hexapanopeus</i> spp.	ZI–ZIV	Jan/14	S	■	■	■	■
Megalopa		Jan/15	S				■
<i>Panopeus lacustris</i>	ZI–ZIV, M	Out/13	S	■	■	■	■
<i>Panopeus</i> sp.	ZI–ZIV	Out/13	S	■	■	■	■

**Pinnotheridae**

<i>Austinixa</i> sp.	ZI–ZV	Jan/14	S	
<i>Dissodactylus crinitichelis</i>	ZI–ZIV	Jan/15	S	
<i>Pinnixa</i> sp.	ZI–ZV	Jan/14	S	
Megalopa		Jan/15	O	

**Portunidae**

<i>Achelous</i> spp.	ZI–ZVII	Jul/13	S	
<i>Callinectes</i> spp.	ZI–ZVIII	Jul/13	S	
Megalopa 1		Jul/14	S	
Megalopa 2		Jan/14	O	
Portunidae n. Id.	ZI–ZIII	Mai/14	S	

**Sesarmidae**

<i>Armases rubripes</i>	ZI–ZIV, M	Jan/14	S	
-------------------------	-----------	--------	---	--

1428 ZI = zoea I; ZII = zoea II; ZIII = zoea III; ZIV = zoea IV; ZV = zoea V; ZVI = zoea VI; ZVII =  
 1429 zoea VII; ZVIII = zoea VIII; M = megalopa; n. Id. = não identificado; S = superficial; O = oblíquo;  
 1430 E = estuário; IP = pluma intermediária; OP = pluma externa; OO = oceano aberto; Heat map =  
 1431 <10%; ≥10–30%; ≥30–70%; ≥70%

1432

1433

1434

1435

1436

1437

1438

1439

1440

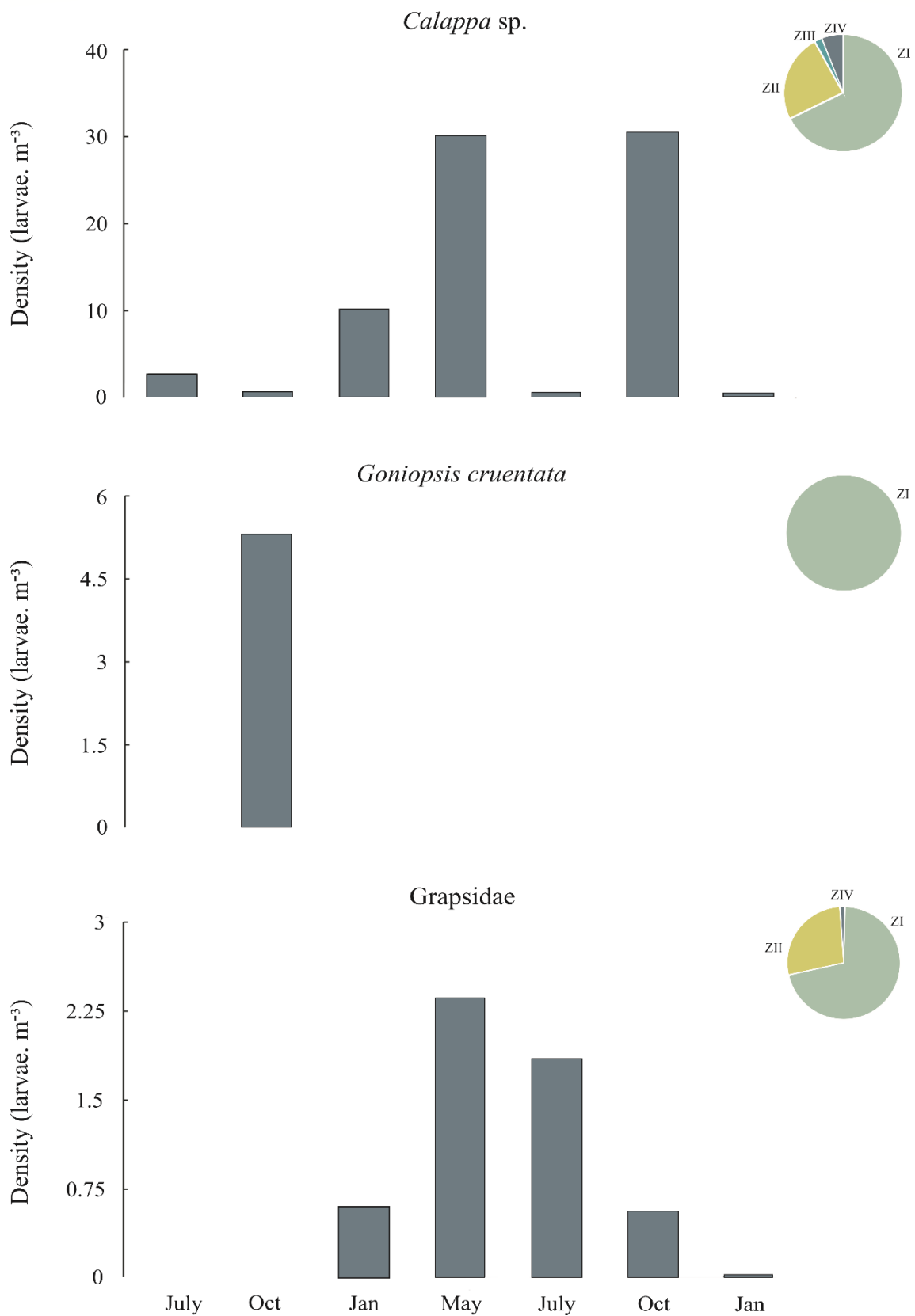
1441

1442

1443

1444

1445 **Material Suplementar**

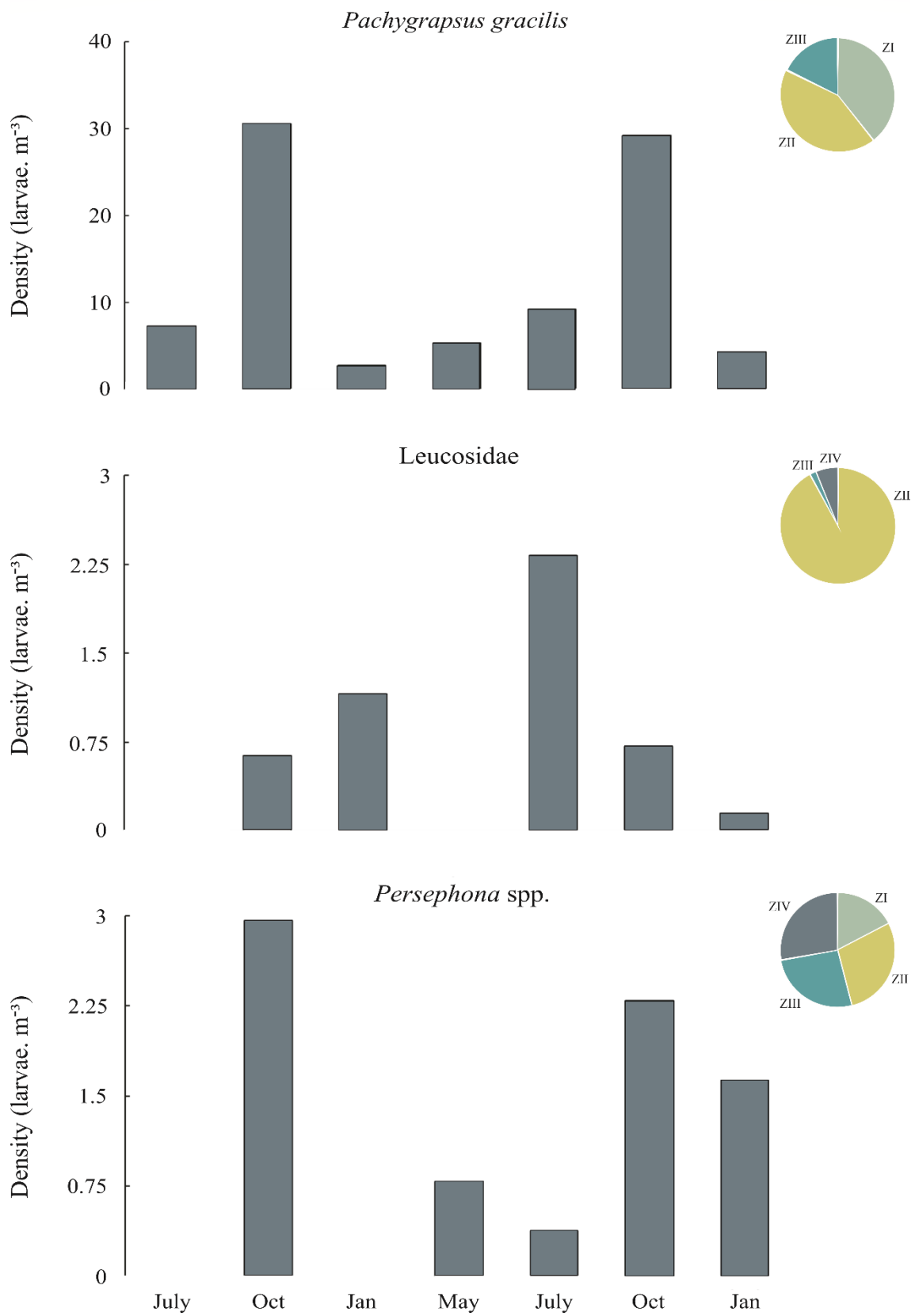


1446

1447 Densidade por mês e dos estágios larvais de *Calappa sp.*, *G. cruentata* e Grapsidae na

1448 PCA.

1449



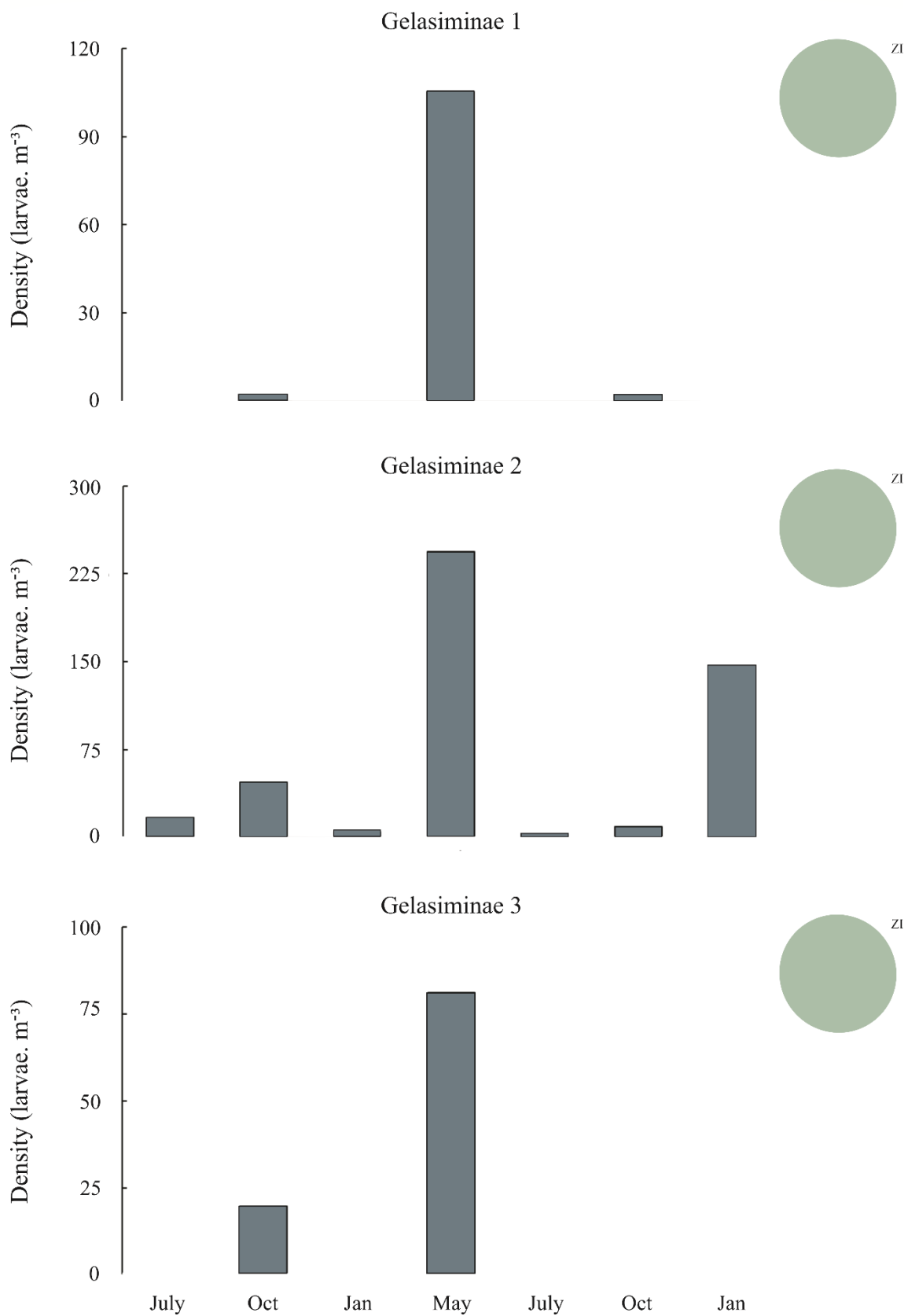
1450

1451 Densidade por mês e dos estágios larvais de *P. gracilis*, Leucosidae e *Persephona* spp.

1452 na PCA.



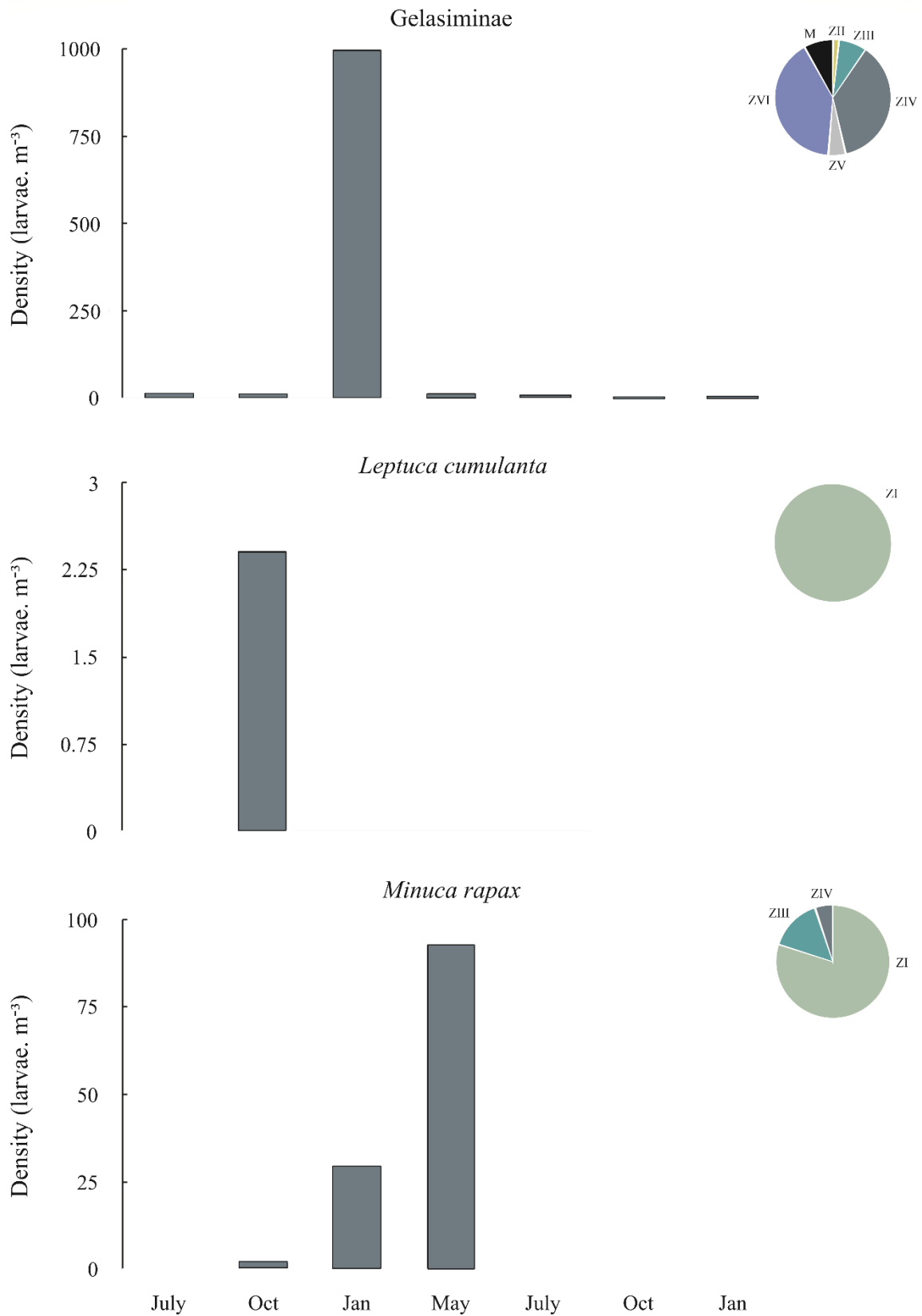
1453



1454

1455 Densidade por mês e dos estágios larvais de Gelasiminae 1, 2 e 3 na PCA.

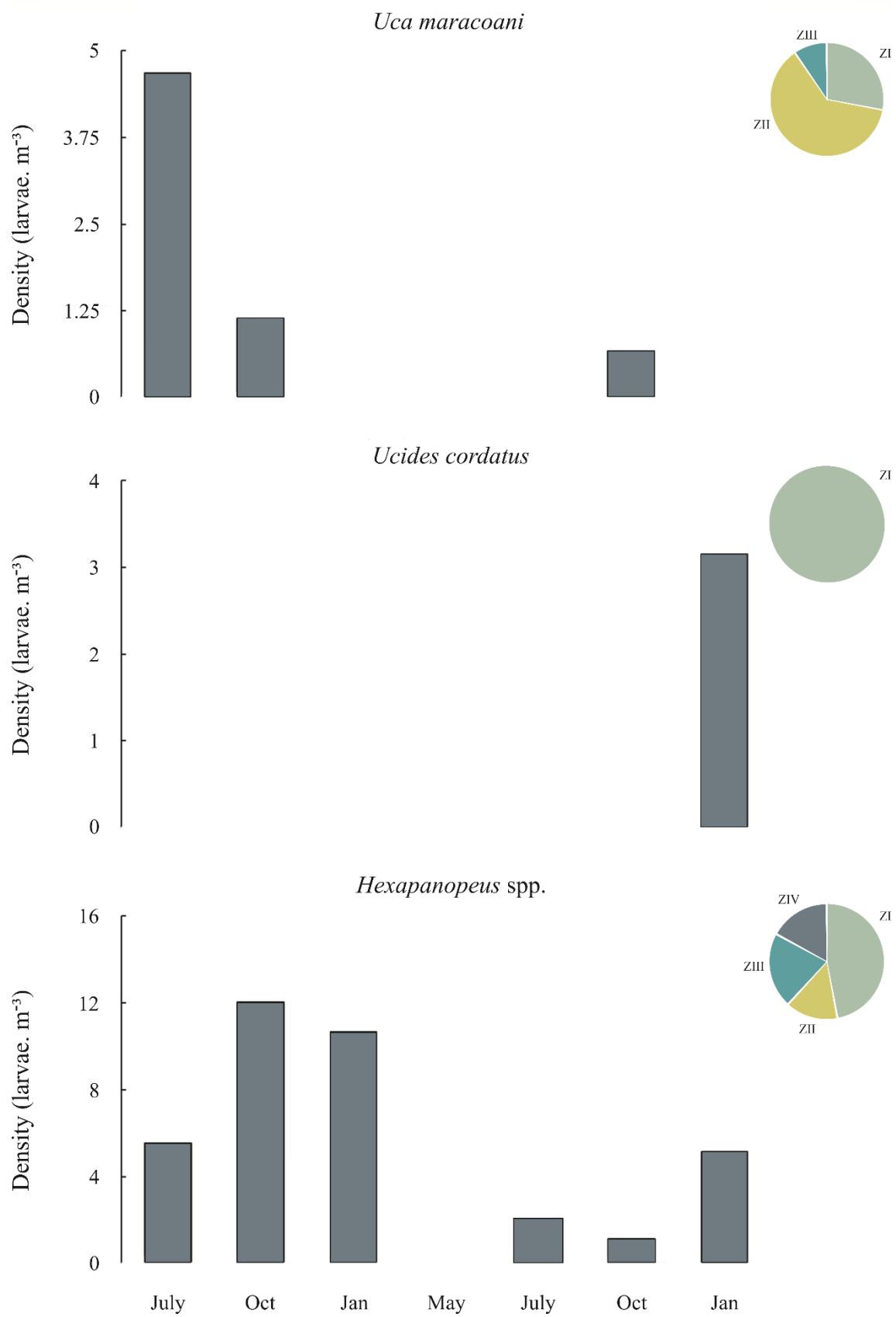
1456



1457

1458 Densidade por mês e dos estágios larvais de *Gelasiminae*, *L. cumulanta* e *M. rapax* na  
 1459 PCA.

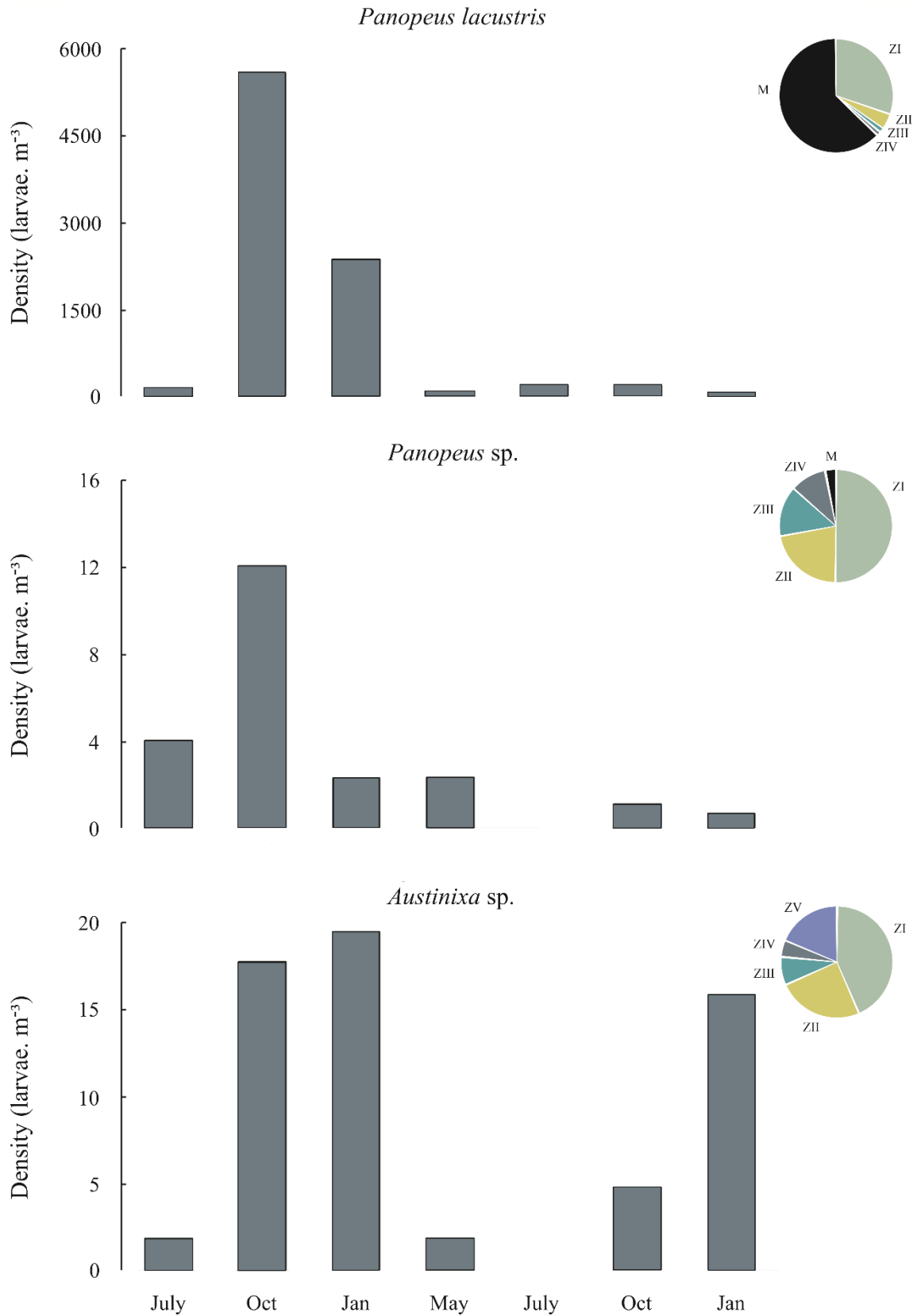
1460



1461

1462 Densidade por mês e dos estágios larvais de *U. maracoani*, *U. cordatus* e *Hexapanopeus*  
 1463 spp. na PCA.

1464

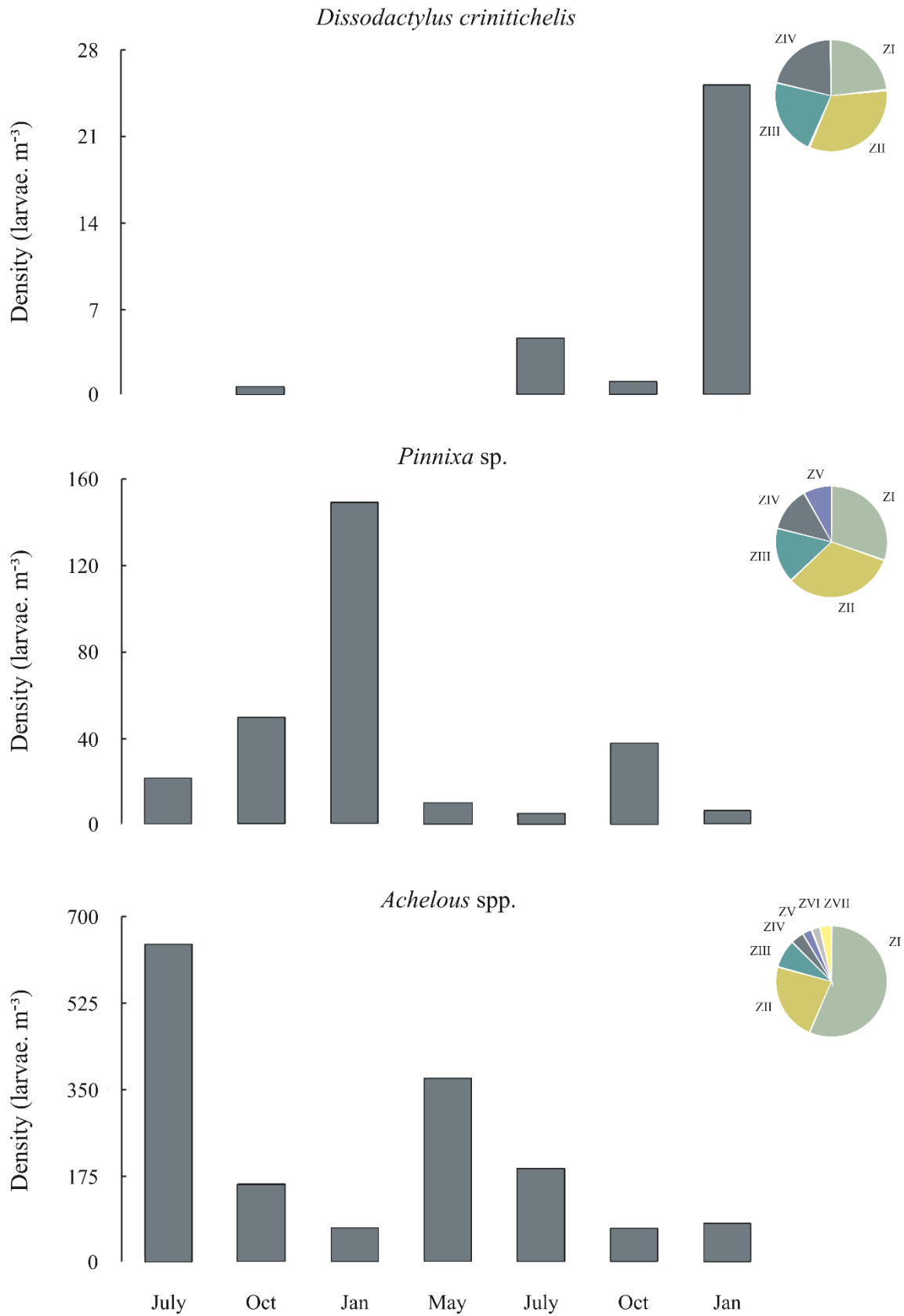


1465

1466 Densidade por mês e dos estágios larvais de *P. lacustris*, *Panopeus sp.* e *Austinixa sp.*

1467 na PCA.

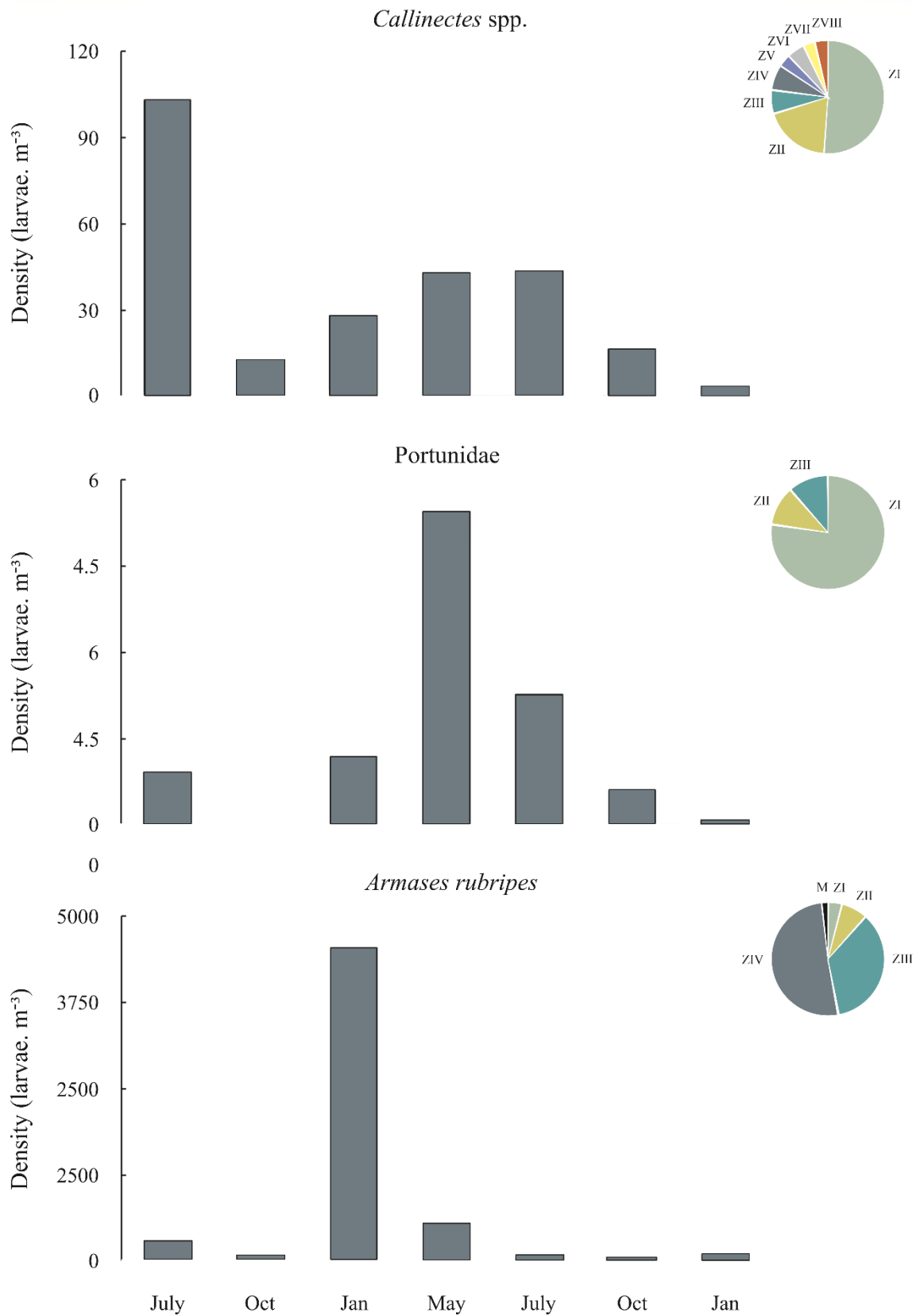
1468



1469

1470 Densidade por mês e dos estágios larvais de *D. crinitichelis*, *Pinnixa sp.* e *Achelous spp.*  
 1471 na PCA.

1472



1473

1474

1475

Densidade por mês e dos estágios larvais de *Callinectes* spp., Portunidae e *A. rubripes* na PCA.

### 1 **CAPÍTULO III: Exportação larval de *Panopeus lacustris* (Decapoda, Panopeidae)** 2 **para a Plataforma Continental do Amazonas**

3  
4 Francielly Alcântara de Lima, Davi Butturi-Gomes, Jussara Moretto Martinelli-Lemos

5  
6 F. A. Lima<sup>1</sup>, J. M. Martinelli-Lemos<sup>2</sup>  
7 Grupo de Pesquisa em Ecologia de Crustáceos da Amazônia (GPECA). Núcleo de Ecologia  
8 Aquática e Pesca da Amazônia (NEAP). Universidade Federal do Pará (UFPA). Belém, Brasil.

9 <sup>1</sup>0000-0002-0333-5338

10 <sup>2</sup>0000-0001-9646-4763

11 e-mail: jussara@ufpa.br

12  
13 D. Butturi-Gomes

14 Departamento de Matemática e Estatística, Universidade Federal de São João del-Rei, São João  
15 del-Rei, Brasil. ORCID: 0000-0002-8398-533X

#### 16 17 **Resumo**

18 Duas estratégias de desenvolvimento foram investigadas para larvas de *Panopeus*  
19 *lacustris* cujos adultos bentônicos vivem em águas salobras: i) retenção no habitat  
20 parental e ii) exportação para águas oceânicas. A fim de descobrir qual estratégia é  
21 adotada, coletas de mesozoplâncton foram realizadas ao longo de dois anos na  
22 Plataforma Continental Amazônica (PCA), aferindo, simultaneamente, os valores de  
23 temperatura, salinidade e clorofila-*a*. Foram coletados todos os estágios de  
24 desenvolvimento larval, comprovando a hipótese de reprodução contínua e exportação  
25 larval da espécie. O padrão de dispersão larval varia entre as fases, havendo inversão entre  
26 zoea e megalopa, de modo que a densidade de zoea é mais elevada na zona costeira em  
27 água salobra, e diminui à medida que se aproxima da quebra da plataforma continental,  
28 enquanto a fase não competente de megalopa apresenta maior abundância em águas  
29 oceânicas. A densidade larval independe das variações de salinidade da pluma do  
30 Amazonas, e larvas ocorrem continuamente na PCA independente do período do ano e  
31 da vazão do rio.

32 **Palavras chave** Amazônia; Decapoda; Dispersão larval; Estuário; Ecologia; Modelo  
33 delta-lognormal; Plâncton.

#### 34 35 **Introdução**

36  
37 Caranguejos Panopeidae são comuns em regiões marinhas de entremarés, no infralitoral,  
38 e em estuários ao longo da costa temperada e tropical das Américas (García-Guerrero et

39 al., 2005). Atualmente a família é composta por 77 espécies viventes, com 21 gêneros,  
40 dos quais apenas 06 espécies pertencentes ao gênero *Panopeus* H. Milne Edwards, 1834  
41 ocorrem na costa brasileira (WoRMS, 2020). *Panopeus americanus*, *P. austrobesus*, *P.*  
42 *hartii*, *P. lacustris*, *P. occidentalis* e *P. rugosus* representam a maioria das espécies  
43 encontradas no Atlântico Sul, conhecidos por suportarem as condições estressantes do  
44 habitat parental, como a dessecação e a predação (Vergamini & Mantelatto, 2008), por  
45 exemplo.

46 A espécie *Panopeus lacustris* Desbonne in Desbonne & Schramm, 1867, distribui-  
47 se pelo Atlântico Ocidental, no Hawai e desde a Flórida até o Brasil, sendo bastante  
48 abundante na região costeira amazônica. Foi descrita como “*lacustris*” devido ao habitat  
49 do adulto ser preferencialmente estuários, baías e canais de rios, vivendo sob pedras e  
50 associada a raízes e ostras (Melo, 1996). Alguns aspectos desta espécie já foram  
51 estudados, como ocorrência do adulto (Hart & Manning, 1989; Melo, 1996; Almeida et  
52 al., 2006), morfologia larval (Cházaro-Olvera et al., 2006; de Souza et al., 2012), biologia  
53 populacional (Santos Filho et al., 2018), parasitismo (Bush et al., 1993), composição de  
54 subunidade e ligação de O<sup>2</sup> (Reese & Mangum, 1994) e filogenia (Schubart et al., 2000).  
55 No entanto, informações sobre a dispersão da fase meroplancônica de seu ciclo de vida,  
56 bem como a ecologia larval da espécie ainda permanecem desconhecidas.

57 Geralmente, experimentos em laboratório são realizados a fim de avaliar a  
58 capacidade das larvas em tolerar diferentes gradientes de salinidade, sugerindo, com base  
59 nos resultados, o tipo de estratégia adotada por espécies habitantes de estuários, seja  
60 'retenção' ou 'exportação' larval (Anger et al., 2008). Esse tipo de simulação de variações  
61 salinas já foi realizada para algumas espécies de Ocypodidae (Diele & Simith, 2006;  
62 Spivak & Cuesta, 2009; Simith et al., 2012), Sesarmidae (Anger, 1996; Diesel & Schuh,  
63 1998; Anger & Charmantier, 2000), Grapsidae (Charmantier et al., 2002), Gecarcinidae  
64 (Cuesta & Anger, 2005), Varunidae (Anger et al., 2008), entre outros braquiúros.

65 Porém, quanto aos caranguejos Panopeidae, o conhecimento sobre a dispersão  
66 larval está disponível apenas para as espécies *Rithropanopeus harrisi*, *Eurytium limosum*,  
67 *Dyspanopeus sayi*, *Panopeus herbstii* e *Eurypanopeus depressus*, de modo que continua  
68 limitado para as demais espécies de *Panopeus* e outros gêneros da família.

69 A espécie *R. harrisi* realiza retenção contínua de todos os estágios larvais no  
70 estuário superior, migrando em direção à montante sempre que a salinidade atinge valores  
71 mais elevados no estuário (Cronin, 1982). Já, *E. limosum* apresenta sobrevivência larval  
72 máxima em salinidade 25, o que sugere desenvolvimento larval predominante em áreas



73 externas dos estuários (Messerknecht et al., 1991). As espécies *D. sayi* (Dittel & Epifanio,  
74 1982; De Vries & Forward Jr, 1989), assim como *P. herbstii* (Christy & Stancyk, 1982),  
75 liberam suas larvas principalmente nas marés altas noturnas, sendo transportadas por  
76 correntes marítimas para longe do habitat adulto. Larvas zoea de *E. depressus* são  
77 negativamente correlacionadas com influxos de água doce, possivelmente realizando  
78 exportação larval para a plataforma continental (Tolley et al., 2013).

79 Desse modo, com o intuito de preencher tal lacuna de conhecimento para *P.*  
80 *lacustris*, realizamos uma investigação em campo ao longo de dois anos na extensa  
81 Plataforma Continental Amazônica, a fim de verificar a ocorrência larval neste ambiente  
82 equatorial conspícuo, para elucidar qual a estratégia de dispersão larval adotada por esta  
83 espécie, contribuindo para a compreensão da sua história de vida e para auxiliar no  
84 estabelecimento de futuras medidas de conservação.

85

## 86 **Material e métodos**

87

### 88 **Coleta de dados**

89

90 O local de estudo foi a Plataforma Continental do Amazonas (PCA), em área sob  
91 influência da pluma dos rios Amazonas/Araguaia/Tocantins, considerado o maior  
92 estuário do mundo. A amostragem teve periodicidade trimestral, de julho/2013 a  
93 janeiro/2015. O mesozooplâncton foi coletado em seis locais a partir da zona costeira da  
94 Ilha do Marajó, Estado do Pará, Brasil, até proximidades da quebra da PCA, em um raio  
95 de aproximadamente 250 km (Fig. 1). Em cada local foram realizados dois arrastos, um  
96 horizontal superficial e um oblíquo (executado em forma de 'V', abrangendo até 75% da  
97 profundidade local), ambos com duração de 5 minutos e velocidade de ~ 2 nós ( $\approx 4$  km/h).  
98 Para isto, utilizamos redes de plâncton cônico-cilíndricas, com malha de 200  $\mu$ m (2 m de  
99 comprimento com 60 cm de diâmetro de abertura da rede) e fluxômetro acoplado. Os  
100 parâmetros abióticos temperatura ( $^{\circ}$ C), salinidade e clorofila-*a* ( $\mu$ g/L) foram mensurados  
101 em cada local utilizando um perfilador CTD (Hydrolab DS 5).

102

103 **Fig. 1** Plataforma Continental Amazônica e os seis locais de amostragem.

104

105 Ao final das expedições obtivemos um total de 84 amostras (7 expedições x 6  
106 locais x 2 métodos de arrasto) com volume inicial de 500 mL cada, fracionadas com um

107 subamostrador do tipo *Folsom* em alíquotas de 250 mL. Todas as larvas das alíquotas de  
 108 250 mL da espécie *P. lacustris* foram dissecadas e identificadas sob microscópio  
 109 Axioscope Zeiss A1 (Carl Zeiss, Oberkochen, Alemanha) conforme Souza et al. (2013),  
 110 por meio da observação de caracteres morfológicos da antena, antênula, maxilípedes e  
 111 telson.

112 A densidade larval (larvas/100m<sup>3</sup>) foi estimada pela divisão do número de larvas  
 113 em cada amostra pelo volume de água filtrada pela rede de plâncton. O volume filtrado  
 114 foi calculado utilizando o número de rotações do fluxômetro acoplado na abertura da rede,  
 115 a partir da diferença dos dígitos observada no início e no final de cada arrasto, calculados  
 116 por:  $V = A \times R \times C$ , onde:  $A$  = área da abertura da rede (m<sup>2</sup>),  $R$  = n° de rotações do  
 117 fluxômetro durante o arrasto (dígito final – dígito inicial) e  $C$  = fator de aferição após  
 118 calibração.

119

120 Análises estatísticas

121

122 Nosso conjunto de dados final compreendeu uma matriz de 84×10, onde cada linha era  
 123 uma observação independente e cada coluna continha as entradas das variáveis  
 124 ambientais e das densidades de larvas de acordo com o estágio de desenvolvimento.  
 125 Como tínhamos zero (ausência de larvas) ou uma observação positiva (densidade real),  
 126 optamos por uma abordagem semicontínua; especificamente, um modelo delta-log  
 127 normal (Lo et al., 1992; Min e Agrest, 2002; Eggers, 2015).

128 Em um modelo delta-lognormal, um caso especial de um modelo hierárquico,  
 129 deve-se condicionar as observações positivas à probabilidade de não se observar um zero  
 130 (um "sucesso"), ou seja,

$$131 \quad \Pi_i \sim Bin(1, \lambda_i) \log Y_i | \Pi_i = 1 \sim N(\mu_i, \sigma^2)$$

132 onde  $\Pi_i$  é a realização do ensaio de Bernoulli com probabilidade de sucesso  $\lambda_i$  para a  $i$ -  
 133 ésima observação, e  $\log Y_i$  é o logaritmo natural da  $i$ -ésima densidade de larvas, que é  
 134 normalmente distribuída com média  $\mu_i$  e a variância constante  $\sigma^2$ , condicionado a um  
 135 sucesso observado do julgamento de Bernoulli. Claramente, podemos usar as variáveis  
 136 explicativas para modelar os parâmetros  $\lambda_i$  e  $\mu_i$  de maneira regular. Inicialmente,  
 137 consideramos os preditores lineares,

$$138 \quad \begin{cases} \text{logit}(\lambda_{ij}) = \beta_0 + \beta_{1j} + \beta_2 d_{ij}^{\square} + \beta_3 d_{ij}^2 + \beta_4 s_{ij}^{\square} + \beta_5 s_{ij}^2 + \beta_6 c_{ij}^{\square} + \beta_7 t_{ij}^{\square} \\ \mu_{ij} = \beta_0 + \beta_{1j} + \beta_2 d_{ij}^{\square} + \beta_3 d_{ij}^2 + \beta_4 s_{ij}^{\square} + \beta_5 s_{ij}^2 + \beta_6 c_{ij}^{\square} + \beta_7 t_{ij}^{\square} \end{cases}$$

139 onde  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação,  $\beta_{1j}$  é o efeito da  $j$ -ésima rede (oblíqua ou  
140 superficial);  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são os coeficientes associados aos efeitos da distância do estuário e  
141 seu correspondente valor quadrado;  $\beta_4$  e  $\beta_5$  são os coeficientes associados aos efeitos da  
142 salinidade e seu valor ao quadrado;  $\beta_6$  é a inclinação para a clorofila- $a$  e  $\beta_7$  é a inclinação  
143 para a temperatura.

144 A fim de evitar o sobreajuste e potencialmente chegar a resultados ineficazes e  
145 difíceis de interpretar, decidimos não incluir nem os valores quadrados de clorofila- $a$  e  
146 temperatura, nem os termos de interação nesses preditores lineares iniciais. Na sequência,  
147 realizamos a seleção de variáveis usando passo-a-passo (stepwise) baseado em AIC  
148 (limite de diferença definido como 2). Assim, para cada estágio de desenvolvimento  
149 larval e também para a densidade total, utilizamos os modelos finais (aqueles que  
150 encontramos após a seleção de variáveis) para prever a probabilidade de ocorrência e a  
151 densidade esperada ao longo das distâncias do estuário. Usamos três estratos de salinidade  
152 (5; 25 e 33,5) e os valores medianos de temperatura e clorofila- $a$  para estabelecer os  
153 cenários preditivos.

154 Todos os modelos estatísticos finais foram validados usando análises de resíduos,  
155 especificamente plotagens quantil-quantil com envelopes simulados (Flack e Flores,  
156 1989) ajustados usando R (R Core Team, 2018).

157

## 158 **Resultados**

159

### 160 Variáveis ambientais

161

162 A salinidade da água na PCA teve grande amplitude de variação (36), com mínima de 2  
163 (maio/14) e máxima de 38 (janeiro/15), com variação crescente conforme maior  
164 afastamento do continente. As médias de temperatura oscilaram ao longo dos meses e em  
165 relação à distância da costa. A temperatura mais elevada (29,8 °C) foi registrada em  
166 julho/13 e a mínima (22,9 °C) em janeiro/14, no entanto, em grande parte da extensão da  
167 plataforma houve predominância de valores em torno de 28 °C. A concentração de  
168 clorofila- $a$  variou de 0,3 a 85,1  $\mu\text{g/L}^{-1}$ , ambas em janeiro/14 e apresentou tendência  
169 decrescente com o aumento da distância costa-oceano. A variação dos fatores abióticos  
170 está resumida no material suplementar (Apêndices A e B).

171

172 Densidade larval

173

174 Foram identificadas 11.911 larvas de *P. lacustris* ao longo da Plataforma Continental do  
175 Amazonas. Todos os estágios larvais foram encontrados, com ocorrência de toda a série  
176 larvar (ZI-ZIV e megalopa) em julho/13, janeiro/14 e outubro/14 (Fig. 2).

177

178 **Fig. 2** Densidade relativa dos estágios larvais de *P. lacustris* ao longo dos meses na PCA.  
179 ZI = zoea I, ZII = zoea II, ZIII = zoea III, ZIV = zoea IV, e M = megalopa

180

181 A maioria das larvas encontradas (n = 10064; 84,5% do total) estava em fase final  
182 de desenvolvimento, megalopa, coletadas principalmente à 233 km da costa, com  
183 ocorrência de um *bloom* de 8.328 indivíduos neste local em outubro de 2013. Em seguida,  
184 o estágio com maior contribuição foi zoea I (13,5%), zoea II (1,5%), zoea III (0,4%) e  
185 zoea IV (0,1%). Houve ocorrência dos estágios ZI, ZII e megalopa em todos os locais de  
186 amostragem, enquanto ZIII não ocorreu em 158 e 198 km e ZIV não ocorreu aos 198 km  
187 de distância da costa. Além disso, foi evidente um padrão de distribuição inverso para  
188 zoea e megalopa, visto que a densidade de ZI a ZIV foi mais elevada em 23, 53 e 83 km  
189 e diminuiu a partir de 158km, ao passo que a densidade de megalopa foi baixa na zona  
190 costeira em 23, 53 e 83 km, e aumentou a partir de 158 km, sendo o local próximo à  
191 quebra da PCA composto majoritariamente por tal estágio (Fig. 3).

192

193 **Fig. 3** Densidade relativa dos estágios larvais de *P. lacustris* nos locais amostrados na  
194 PCA. ZI = zoea I, ZII = zoea II, ZIII = zoea III, ZIV = zoea IV, e M = megalopa

195

196 As estimativas dos parâmetros e outras estatísticas associadas aos modelos de  
197 predição delta-lognormal, ajustados a cada um dos estágios larvais, estão descritas no  
198 material suplementar (Apêndice C). A probabilidade de ocorrência e a densidade esperada  
199 de *P. lacustris* tiveram distribuição similar nos dois tipos de arrasto (superficial e  
200 oblíquo), com sobreposição das curvas de salinidade em ZI, ZIII, ZIV e megalopa, e  
201 maior probabilidade de ocorrência larval em água salobra próxima à costa, com exceção  
202 à megalopa (Figuras 4 a 9).

203

204 **Fig. 4** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZI em relação à  
205 distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial).

206

207 **Fig. 5** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZII em relação à  
208 distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial).

209  
210 **Fig. 6** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZIII em relação  
211 à distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial).

212  
213 **Fig. 7** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZIV em relação  
214 à distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial).

215  
216 **Fig. 8** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* megalopa em  
217 relação à distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial).

218  
219 **Fig. 9** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada total de *P. lacustris* em relação  
220 à distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial).

221

## 222 **Discussão**

223

224 Utilizando um modelo de predição delta-lognormal, uma técnica pouco empregada para  
225 análise de dados de dispersão larval em crustáceos (provavelmente pela primeira vez  
226 neste trabalho), e com base na ocorrência em ambiente natural da série larvar completa  
227 de *P. lacustris* em uma extensão considerável da Plataforma Continental Amazônica, em  
228 vários meses ao longo de dois anos, a hipótese de estratégia de exportação larval da  
229 espécie foi confirmada. Tal padrão foi sugerido para *P. lacustris* por Lima et al. (2019),  
230 ao verificarem a presença de somente o estágio de zoea I ao longo de um ano em um  
231 estuário amazônico e confirmada com os resultados do presente trabalho. O caranguejo  
232 *P. lacustris* parece adotar a tática de outros decápodes no sentido de liberar suas larvas  
233 em marés de amplitude máxima, próximo ao período de maré alta noturna, em ciclos  
234 quinzenais ou mensais, a fim de que as larvas recém-eclodidas emigrem rapidamente para  
235 a plataforma (Christy, 2003). Isto explica a presença dos estágios de desenvolvimento  
236 larval em todos os meses, ratificando a indicação de reprodução contínua feita por Santos  
237 Filho et al., (2018), em função da ocorrência contínua de fêmeas ovígeras durante o ano,  
238 também observada em *Panopeus austrobesus* (Camargo et al., 2017), *Hexapanopeus*  
239 *paulensis* (Silva et al., 2017), e comum a várias outras espécies em habitats de clima  
240 tropical.

241 O processo de liberação larval em marés de amplitude máxima é o padrão mais  
242 frequente entre os caranguejos semiterrestres e os de entre-marés, que vivem no regime  
243 de marés previsível dos estuários, e que realizam exportação larval para plataforma  
244 adjacente (Christy, 2011). A emigração destas larvas não ocorre de forma passiva, sendo  
245 regulada por ritmos endógenos de natação vertical (circadiano), ou natação em resposta  
246 comportamental a estímulos ambientais, como gravidade, pressão e luz (Morgan &

247 Anastasia, 2008; Cohen et al., 2015), colocando as larvas em correntes mais favoráveis  
248 para transporte do estuário para o oceano costeiro (Forward Jr et al., 2003). Esse padrão  
249 já foi descrito para *Ucides cordatus* na zona costeira amazônica, em que a espécie possui  
250 ritmo de eclosão larval sincronizado com a maré alta e vazante, durante a lua nova e/ou  
251 cheia na estação chuvosa (Diele, 2000).

252 É provável que *P. lacustris* se utilize de recursos similares para facilitar a  
253 emigração, tendo em vista que alguns destes comportamentos já foram verificados em  
254 outras espécies de Panopeidae. O caranguejo subtidal *Dyspanopeus sayi*, por exemplo,  
255 apresenta ritmo circadiano de desova, liberando suas larvas quatro horas após o início da  
256 fase noturna quando a temperatura diminui (Waite et al., 2017), e em marés altas  
257 favorecendo o transporte (De Vries & Forward, 1989). *Rhithropanopeus harrisi* também  
258 libera suas larvas ritmicamente em marés altas nos estuários de marés, e duas horas após  
259 o pôr do sol em estuários que não possuem influência de marés. No entanto, estas ficam  
260 retidas perto da população adulta por meio de migração vertical diária, mecanismo  
261 amplamente estudado nesta espécie (Forward, 2009). Geotaxia negativa é observada em  
262 larvas ZI de *Eurypanopeus depressus* que mantém sua posição na camada superficial da  
263 coluna d'água, assim como em estágios zoea iniciais de *Panopeus herbstii* (Sulkin, 1973).

264 Nossa contribuição ao conhecimento da ecologia larval de *P. lacustris* reside no  
265 fato da distribuição de zoea e megalopa na PCA apresentar padrão inverso, com maior  
266 abundância de larvas zoea em águas próximas à zona costeira, ainda sob influência da  
267 pluma do Amazonas, enquanto que a megalopa é mais abundante em águas oceânicas,  
268 próximo à quebra de plataforma. O estágio zoea I de *P. lacustris* teve ocorrência restrita  
269 à 83 km, enquanto as zoeas de estágios posteriores, mesmo em baixas densidades,  
270 estiveram presentes em águas de até 233 km de distância do continente. A sobreposição  
271 das diferentes curvas de salinidade em ZI, ZIII, ZIV e megalopa indica que este não é um  
272 fator determinante na predição da densidade das larvas desta espécie, as quais parecem  
273 suportar bem as variações de salinidade da pluma do Amazonas, visto que ocorrem na  
274 maioria dos locais, independente do período do ano e da vazão do rio, diferente do  
275 observado por Tolley et al. (2013) para *E. depressus*, que verificaram variações na  
276 densidade larval de acordo com os períodos chuvoso e seco, com afastamento das larvas  
277 zoea de tributários com alto fluxo de água doce no período chuvoso, permanecendo  
278 próximas a águas mais salinas, na área de ligação com o oceano.

279 A maioria das megalopas deste estudo (> 65%) foi encontrada à 233 km, e  
280 acreditamos que esse *bloom* possivelmente seja composto por megalopas ainda não aptas

281 ao assentamento. Isto porque, este estágio larval possui dois momentos: um não  
282 competente, em que os hábitos são principalmente planctônicos e a larva ainda não atingiu  
283 capacidade fisiológica para progredir para a muda juvenil (Epifanio et al., 1988), e outro  
284 competente, em que as larvas deverão reconhecer pistas (cues) para o transporte seletivo  
285 ativo para áreas de assentamento apropriadas e metamorfose (Epifanio et al., 1988;  
286 Forward et al., 2001; Epifanio & Cohen, 2016). Nesse contexto, a diminuição da  
287 densidade de megalopa de *P. lacustris* na PCA no sentido oceano-continente, e ausência  
288 das mesmas no local mais próximo à entrada do estuário (23 km), podem suportar esta  
289 hipótese. As megalopas geralmente exibem respostas comportamentais opostas aos  
290 estágios de zoea, incluindo geotaxia positiva e respostas variáveis à luz (Epifanio &  
291 Cohen, 2016), com afundamento para a parte mais escura da água, condizente com a  
292 transição para um estilo de vida bentônico e assentamento no habitat adulto (Cohen et al.,  
293 2015).

294 De um modo geral, o mecanismo de retorno de megalopas de Brachyura ao local  
295 de assentamento se dá por transporte seletivo de marés, com entrada destas no estuário  
296 durante o ciclo de marés noturno, permanecendo no fundo ou próximo a ele durante o  
297 fluxo de vazante (De Vries et al., 1994). As megalopas de *Panopeus herbstii*, por  
298 exemplo, movem-se lentamente em direção à montante, principalmente durante a maré  
299 enchente noturna, com pouca ocorrência em marés enchentes diurnas, a fim de evitar a  
300 predação (Christy & Morgan, 1998). A megalopa de *E. depressus* responde ao aumento  
301 da pressão hidrostática associada às marés de enchente, que induz à natação e  
302 consequentemente, a exploração seletiva do fluxo das marés para deslocamento (Sulkin  
303 et al., 1983).

304 Acreditamos que a megalopa de *P. lacustris* possa adentrar os estuários  
305 amazônicos de modo similar, no entanto, não foi possível a realização de coletas durante  
306 o período noturno para tal confirmação, devido à grande dificuldade de amostragem na  
307 PCA, que envolve alta força das correntes e baixa visibilidade. Além disso, a captura de  
308 megalopas próximo ao assentamento pode requerer outra metodologia, como uso de  
309 coletores artificiais que imitam o substrato preferencial de assentamento. Apesar disso, é  
310 indiscutível que *P. lacustris* recruta aos estuários amazônicos, sendo a hipótese de  
311 estabelecimento da espécie na Plataforma Continental Amazônica rigorosamente  
312 descartada, em decorrência da ausência de registros de adultos deste caranguejo em águas  
313 oceânicas da região (Lima & Martinelli-Lemos, 2019; Nóbrega et al., 2020).

314 Finalmente, a muda metamórfica de megalopa para juvenil inicia lentamente em  
315 águas offshore (Wolcott & De Vries, 1994), e é acelerada por pistas solúveis associadas  
316 aos estuários (Forward et al., 2001). Para *P. herbstii* odores químicos do substrato adulto,  
317 biofilme (Weber & Epifanio, 1996), sinais químicos dos adultos e de presas podem  
318 desencadear a metamorfose em cerca de 15 dias, contudo, esta não inicia antes de um  
319 intervalo mínimo de 10 dias da muda para megalopa (Rodriguez & Epifanio, 2000;  
320 Andrews et al., 2001). Assim, levando em conta que o período larval de zoea a megalopa  
321 em *P. lacustris* em laboratório é de aproximadamente 11 dias (Souza et al., 2012), e  
322 considerando que esta espécie apresenta duração larval de megalopa a juvenil semelhante  
323 à *P. herbstii*, inferimos que o ciclo completo, desde a eclosão ao assentamento, deve  
324 finalizar em pouco mais de um mês, o que deverá ser investigado futuramente em  
325 pesquisas sobre desenvolvimento larval.

326 De todo modo, estudos futuros devem ser priorizados para elucidar de que maneira  
327 ocorre o retorno da megalopa competente para o hábitat dos adultos, e em qual/quais  
328 condições se dá o assentamento. Assim, somado aos resultados deste trabalho sobre a  
329 espécie apresentar reprodução contínua (ZI, ZII e megalopa em todos os locais e meses  
330 ao longo de dois anos consecutivos), com larga extensão de dispersão larval  
331 (aproximadamente 240 km ao longo da plataforma) e dependência dos estágios larvais  
332 iniciais da temperatura, clorofila-*a* e salinidade, tomadas de decisão sobre gestão das  
333 espécies de crustáceos na Amazônia poderão ser melhor embasadas.

334

### 335 **Agradecimentos**

336

337 Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
338 Tecnológico-CNPq pelo financiamento do Projeto INCT-AmbTropic (CNPq nº  
339 565054/2010-4), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior  
340 (CAPES) pela bolsa de Doutorado de Lima, F.A. Agradecemos também ao Programa de  
341 Apoio à Publicação Qualificada (PAPQ-UFPA) por fomentar a tradução deste trabalho,  
342 à Juliana Spadoto pela versão inglesa do manuscrito, e à banca avaliadora da tese pelas  
343 valiosas contribuições.

344

### 345 **Referências**

346

347 Almeida, A. O., P. A. Coelho, J. T. A. dos Santos, & N. R. Ferraz, 2006. Crustáceos  
348 decápodos estuarinos de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Biota Neotropica* 6: 1–24.



- 349  
350 Andrews, W. R., N. M. Targett, & C. E. Epifanio, 2001. Isolation and characterization of  
351 the metamorphic inducer of the common mud crab, *Panopeus herbstii*. Journal of  
352 Experimental Marine Biology and Ecology 261: 121–134.  
353
- 354 Anger, K., 1996. Salinity tolerance of the larvae and first juveniles of a semiterrestrial  
355 grapsid crab, *Armases miersii* (Rathbun). Journal of Experimental Marine Biology and  
356 Ecology 202: 205–223.  
357
- 358 Anger, K., & G. Charmantier, 2000. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance  
359 in a mangrove crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). Journal of  
360 Experimental Marine Biology and Ecology 251: 265–274.  
361
- 362 Anger, K., E. Spivak, T. Luppi, C. Bas, & D. Ismael, 2008. Larval salinity tolerance of  
363 the South American salt-marsh crab, *Neohelice (Chasmagnathus) granulata*:  
364 Physiological constraints to estuarine retention, export and reimmigration. Helgoland  
365 Marine Research 62: 93–102.  
366
- 367 Bush, A. O., R. W. Heard Jr., & R. M. Overstreet, 1993. Intermediate hosts as source  
368 communities. Canadian Journal of Zoology 71: 1358–1363.  
369
- 370 Camargo, F. de V., D. F. R. Alves, D. J. M. Lima, & V. J. Cobo, 2017. Population  
371 dynamics of the mud crab *Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Brachyura:  
372 Panopeidae) associated with a mussel farm at the southeastern Brazilian coast. Nauplius  
373 25: 1–10.  
374
- 375 Charmantier, G., L. Giménez, M. Charmantier-Daures, & K. Anger, 2002. Ontogeny of  
376 osmoregulation, physiological plasticity and larval export strategy in the grapsid crab  
377 *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda). Marine Ecology Progress Series 229:  
378 185–194.  
379
- 380 Cházaro-Olvera, S., Rocha-Ramírez, A., & H. Vázquez-López, 2006. Morphological  
381 differentiation of megalopae in the family Panopeidae Ortmann, 1893, from a lagoon  
382 system inlet in the Southwestern Gulf of Mexico. Crustaceana 79: 865–878.  
383
- 384 Christy, J. H., 2003. Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: The  
385 predator avoidance hypothesis. Revista Chilena de Historia Natural 76: 177–185.  
386
- 387 Christy, J. H., 2011. Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs:  
388 Patterns, adaptive significance and control. Integrative and Comparative Biology 51: 62–  
389 72.  
390
- 391 Christy, J. H., & S. G. Morgan, 1998. Estuarine immigration by crab postlarvae:  
392 Mechanisms, reliability and adaptive significance. Marine Ecology Progress Series 174:  
393 51–65.  
394
- 395 Christy, J. H., & S. E. Stancyk, 1982. Timing of Larval Production and Flux of  
396 Invertebrate Larvae in a Well-Mixed Estuary. Estuarine Comparisons. Academic Press,  
397 Inc.  
398

- 399 Cohen, J. H., C. K. Hanson, A. I. Dittel, D. C. Miller, & C. E. Tilburg, 2015. The ontogeny  
400 of larval swimming behavior in the crab *Hemigrapsus sanguineus*: Implications for larval  
401 transport. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* Elsevier B.V. 462: 20–  
402 28.
- 403  
404 Cronin, T. W., 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*.  
405 *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 15: 207–220.
- 406  
407 Cuesta, J. A., & K. Anger, 2005. Larval Morphology and Salinity Tolerance of a Land  
408 Crab from West Africa, *Cardisoma armatum* (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae).  
409 *Journal of Crustacean Biology* 25: 640–654.
- 410  
411 De Vries, M.C., & R. B. Forward, 1989. Rhythms in larval release of the sublittoral crab  
412 *Neopanope sayi* and the supralittoral crab *Sesarma cinereum* (Decapoda: Brachyura).  
413 *Marine Biology* 248: 241–248.
- 414  
415 De Vries, M.C., R. A. Tankersley, R. B. Forward Jr, W. W. Kirby-Smith & R. A. Luetlich,  
416 1994. Rhythms in larval release of the sublittoral crab *Neopanope sayi* and the  
417 supralittoral crab *Sesarma cinereum* (Decapoda: Brachyura). *Marine Biology* 100: 241–  
418 248.
- 419  
420 Diele, K. 2000. Life history and population structure of the exploited mangrove crab  
421 *Ucides cordatus cordatus* (L.) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté Estuary, North Brazil.  
422 Bremen, ZMT (Center For Marine Tropical Ecology), Contribution 9: 103pp.
- 423  
424 Diele, K., & D. J. B. Simith, 2006. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab  
425 larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Necessity for larval export?. *Estuarine, Coastal*  
426 *and Shelf Science* 68: 600–608.
- 427  
428 Diesel, R., & M. Schuh, 1998. Effects of salinity and starvation on larval development of  
429 the crabs *Armases ricordi* and *A. roberti* (decapoda: grapsidae) from Jamaica, with notes  
430 on the biology and ecology of adults. *Journal of Crustacean Biology* 18: 423–436.
- 431  
432 Dittel, A. I. R., & C. E. Epifanio, 1982. Seasonal abundance and vertical distribution of  
433 crab larvae in Delaware Bay. *Estuaries* 5: 197–202.
- 434  
435 Eggers, J., 2015. On Statistical Methods for Zero-Inflated Models. Available at:  
436 <https://uu.diva-portal.org/smash/get/diva2:816639/FULLTEXT01.pdf>
- 437  
438 Epifanio, C. E., & J. H. Cohen, 2016. Behavioral adaptations in larvae of brachyuran  
439 crabs: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 482: 85–105.
- 440  
441 Epifanio, C., K. Little, & P. Rowe, 1988. Dispersal and recruitment of fiddler crab larvae  
442 in the Delaware River estuary. *Marine Ecology Progress Series* 43: 181–188.
- 443  
444 Forward Jr, R. B., Tankersley, R. A., Welch, J. M., 2003. Selective tidal-stream transport  
445 of the blue crab *Callinectes sapidus*: An overview. *Bulletin of Marine Science* 72: 347–  
446 365.
- 447  
448 Forward Jr, R. B., 2009. Larval biology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): A

- 449 synthesis. *Biological Bulletin* 216: 243–256.  
450
- 451 Forward, R. B., R. A. Tankersley, & D. Rittschof, 2001. Cues for Metamorphosis of  
452 Brachyuran Crabs: An Overview I. *American Zoologist* 41: 1108–1122.  
453
- 454 García-guerrero, M. U., A. Rodríguez, J. A. Cuesta, & M. E. Hendrickx, 2005. The  
455 complete larval development of *Eurypanopeus canalensis* Abele and Kim, 1989  
456 (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) described from laboratory-reared material. *Scientia*  
457 *Marina* 69: 355–368.  
458
- 459 Hart, C. W., & R. B. Manning, 1989. The Occurrence of *Panopeus lacustris* Schramm in  
460 Marine Caves of Bermuda. *Crustaceana* 57: 313–315.  
461
- 462 Lima, F. A., & J. M. Martinelli-Lemos, 2019. Checklist of the Brachyura of the Brazilian  
463 Amazon Coastal Zone and knowledge status of their larval development. *Zootaxa* 4646:  
464 301–321.  
465
- 466 Lima, F. A., T. F. De Oliveira, & J. M. Martinelli-Lemos, 2019. Distribution of  
467 Brachyuran larvae in an Amazonian estuary as evidence for retention and export. *Journal*  
468 *of Crustacean Biology* 39: 602–612.  
469
- 470 Lo, N. C., L. D. Jacobson, & J. L. Squire, 1992. Indices of relative abundance from fish  
471 spotter data based on Delta-Lognormal Models. *Canadian Journal of Fisheries and*  
472 *Aquatic Sciences* 49: 2515–2526.  
473
- 474 Melo, G. A. S., 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do  
475 litoral brasileiro. Editora Plêiade, São Paulo.  
476
- 477 Messerknecht, I., M. Montu, & K. Anger, 1991. Larval Development and Salinity  
478 Tolerance of Brazilian *Eurytium limosum* (Say, 1818) (Brachyura, Xanthidae) Reared in  
479 the Laboratory. *Meeresforschung-Reports on Marine Research* 33: 275–296.  
480
- 481 Min, Y., & A. Agrest, 2002. Modeling nonnegative data with clumping at zero: A survey.  
482 *Journal of the Iranian Statistical Society* 1: 7–33.  
483
- 484 Morgan, S. G., & J. R. Anastasia, 2008. Behavioral tradeoff in estuarine larvae favors  
485 seaward migration over minimizing visibility to predators. *Proceedings of the National*  
486 *Academy of Sciences* 105: 222–227.  
487
- 488 Nóbrega, P.S.V., C. M. Santos, A. P. B. Cordeiro, & J. M. Martinelli-Lemos.  
489 Invertebrates assemblage captured by a pink shrimps fisheries on Amazon Continental  
490 Shelf. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 2020.  
491
- 492 R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing.  
493
- 494 Reese, J. E., & C. P. Mangum, 1994. Subunit Composition and O<sub>2</sub> Binding of the  
495 Crustacean Hemocyanins: Interspecific Relationships. *The Biological Bulletin* 187: 385–  
496 397.  
497
- 498 Rodriguez, R., & C. Epifanio, 2000. Multiple cues for induction of metamorphosis in

- 499 larvae of the common mud crab *Panopeus herbstii*. Marine Ecology Progress Series 195:  
500 221–229.  
501
- 502 Santos Filho, L. G. A., S. G. A. V. Santos, J. M. Góes, & L. C. Fernandes-Góes, 2018.  
503 Population biology of *Panopeus lacustris* Desbonne 1867 (Brachyura: Panopeidae) in  
504 Piauí Coastal, Brazil. Arquivos de Ciências do Mar 50: 53–71.  
505
- 506 Schubart, C. D., J. E. Neigel, & D. L. Felder, 2000. Molecular phylogeny of mud crabs  
507 (Brachyura: Panopeidae) from the northwestern Atlantic and the role of morphological  
508 stasis and convergence. Marine Biology 137: 11–18.  
509
- 510 Silva, T. E., I. F. Frameschi, A. C. Almeida, V. Fransozo, G. Bertini, & F. G. Taddei,  
511 2017. Ecological distribution and population features of *Hexapanopeus paulensis*  
512 Rathbun, 1930 (Crustacea: Decapoda: Xanthoidea) caught by bottom trawling in the  
513 southeastern coast of Brazil: implications for its population structure. Nauplius 25: 1–16.  
514
- 515 Simith, D. J. B., A. S. de Souza, C. R. Maciel, F. A. Abrunhosa, & K. Diele, 2012.  
516 Influence of salinity on the larval development of the fiddler crab *Uca vocator*  
517 (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters.  
518 Helgoland Marine Research 66: 77–85.  
519
- 520 Souza, A. S., R. M. da Costa, & F. A. Abrunhosa, 2012. The complete larval development  
521 of *Panopeus lacustris* Desbonne 1867 (Brachyura: Panopeidae), from the Amazon region,  
522 reared in the laboratory. Acta Zoologica 94: 308–323.  
523
- 524 Spivak, E. D., & J. A. Cuesta, 2009. The effect of salinity on larval development of *Uca*  
525 *tangeri* (Eydoux, 1835) (Brachyura: Ocypodidae) and new findings of the zoeal  
526 morphology. Scientia Marina 73: 297–305.  
527
- 528 Sulkin, S. D., 1973. Depth regulation of crab larvae in the absence of light. Journal of  
529 Experimental Marine Biology and Ecology 13: 73–82.  
530
- 531 Sulkin, S., W. Van Heukelem, & P. Kelly, 1983. Behavioral basis of depth regulation in  
532 hatching and post-larval stages of the mud crab *Eurypanopeus depressus*. Marine Ecology  
533 Progress Series 11: 157–164.  
534
- 535 Tolley, S. G., B. B. Brosious, & E. B. Peebles, 2013. Recruitment of the Crabs  
536 *Eurypanopeus depressus*, *Rhithropanopeus harrisi*, and *Petrolisthes armatus* to Oyster  
537 Reefs: The Influence of Freshwater Inflow. Estuaries and Coasts 36: 820–833.  
538
- 539 Vergamini, F. g., & F. I. Mantelatto, 2008. Continuous reproduction and recruitment in  
540 the narrowback mud crab *Panopeus americanus* (Brachyura, panopeidae) in a remnant  
541 human-impacted mangrove area. Invertebrate Reproduction and Development 51: 1–10.  
542
- 543 Waite, H. R., K. G. Sanchez, & R. B. Forward, 2017. Entrainment of the circadian rhythm  
544 in larval release of the crab *Dyspanopeus sayi* by temperature cycles. Marine and  
545 Freshwater Behaviour and Physiology 50: 41–54.  
546
- 547 Weber, J.C., & C. E. Epifanio, 1996. Response of mud crab (*Panopeus herbstii*)  
548 megalopae to cues from adult habitat. Marine Biology 126: 655–661.

549

550 Wolcott, D., & M. De Vries, 1994. Offshore megalopae of *Callinectes sapidus*: depth of  
 551 collection, molt stage and response to estuarine cues. Marine Ecology Progress Series  
 552 109: 157–163, <http://www.int-res.com/articles/meps/109/m109p157.pdf>.

553

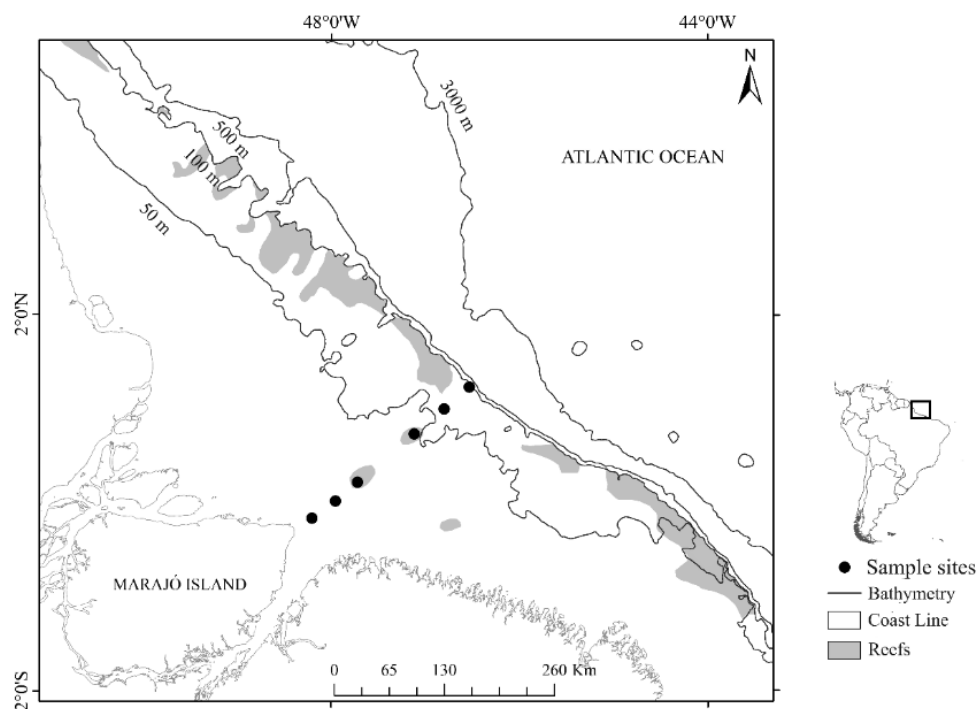
554 WoRMS Editorial Board 2020. World Register of Marine Species. Available at:  
 555 <http://marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2020-01-22. Doi:10.14284/170.

556

557

558 **Figuras**

559

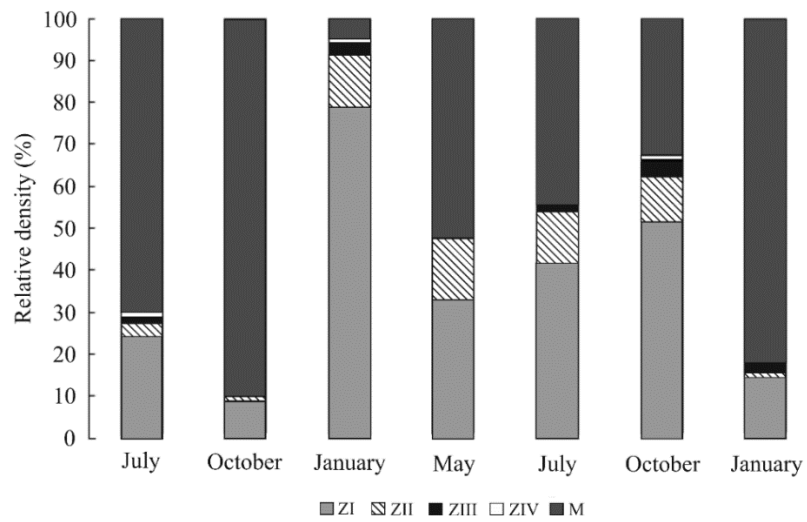


560

561 **Fig. 1** Plataforma Continental Amazônica e os seis locais de amostragem: A1 (0° 10' S, 48° 12'  
 562 W), A2 (0° 01' N, 47° 57' W), A3 (0° 13' N, 47° 43' W), A4 (0° 44' N, 47° 07' W), A5 (1° 00'  
 563 N, 46° 48' W), A6 (1° 14' N, 46° 32' W)

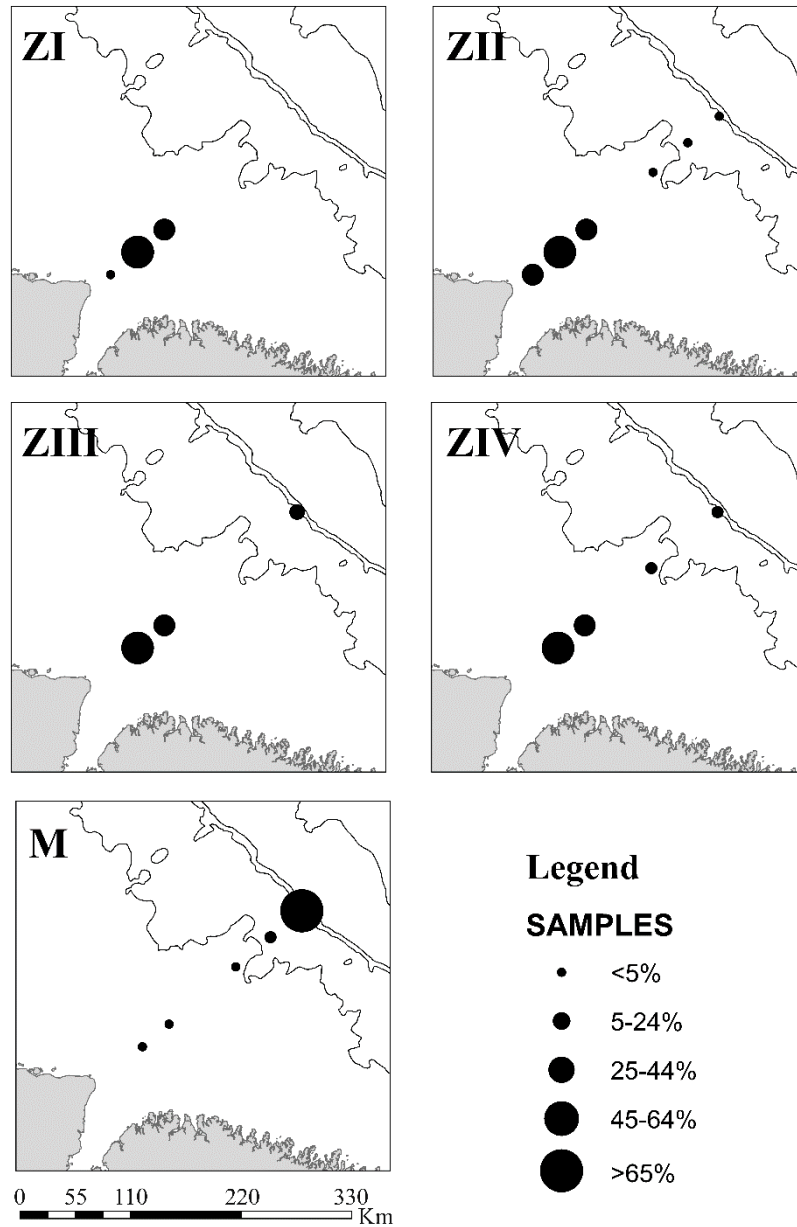
564

565



566  
567  
568  
569  
570  
571  
572

**Fig. 2** Densidade relativa dos estágios larvais de *P. lacustris* ao longo dos meses na PCA. ZI = zoea I, ZII = zoea II, ZIII = zoea III, ZIV = zoea IV, e M = megalopa



573

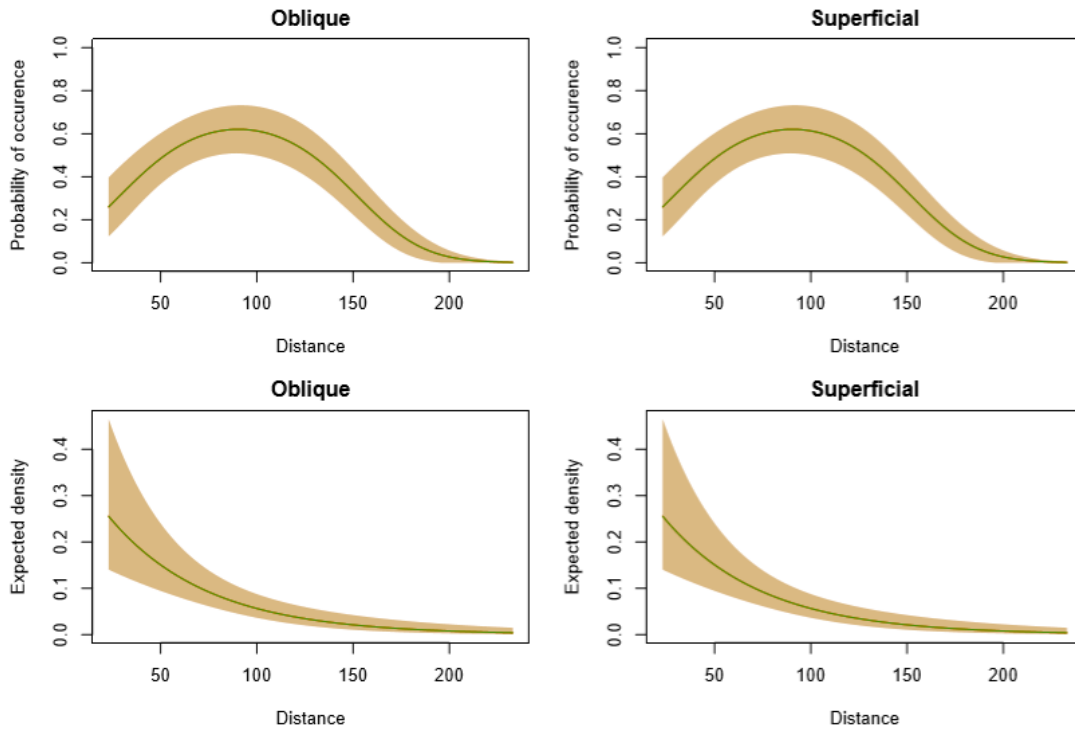
574

**Fig. 3** Densidade relativa dos estágios larvais de *P. lacustris* nos locais amostrados na PCA. ZI = zoea I, ZII = zoea II, ZIII = zoea III, ZIV = zoea IV, e M = megalopa

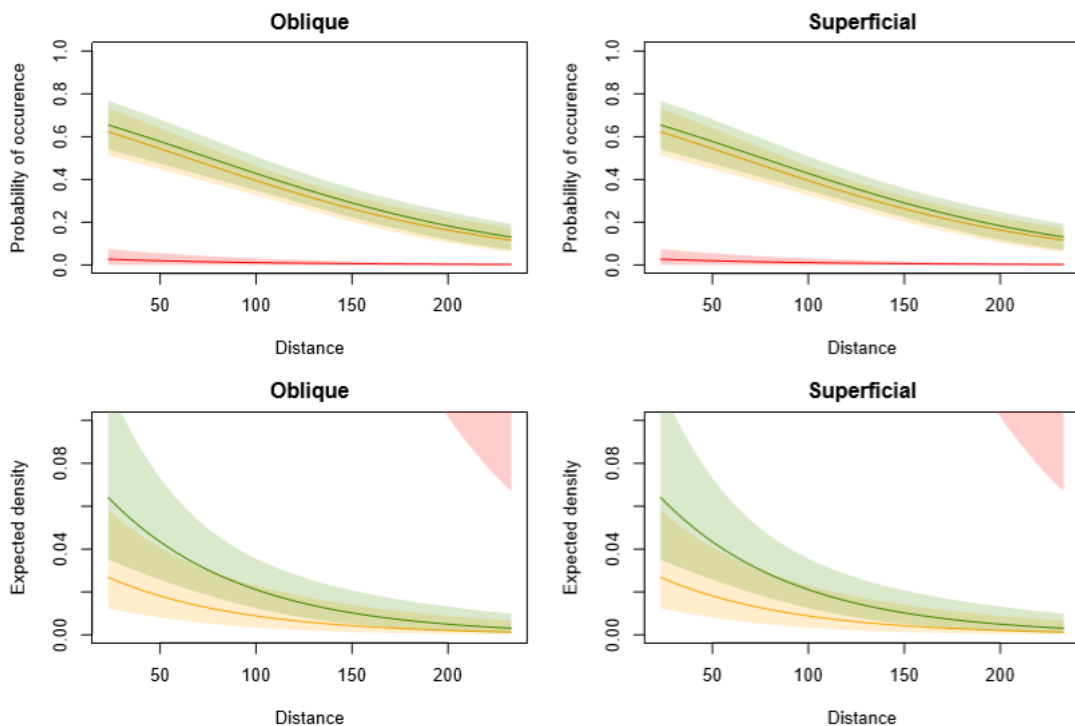
575

576

577

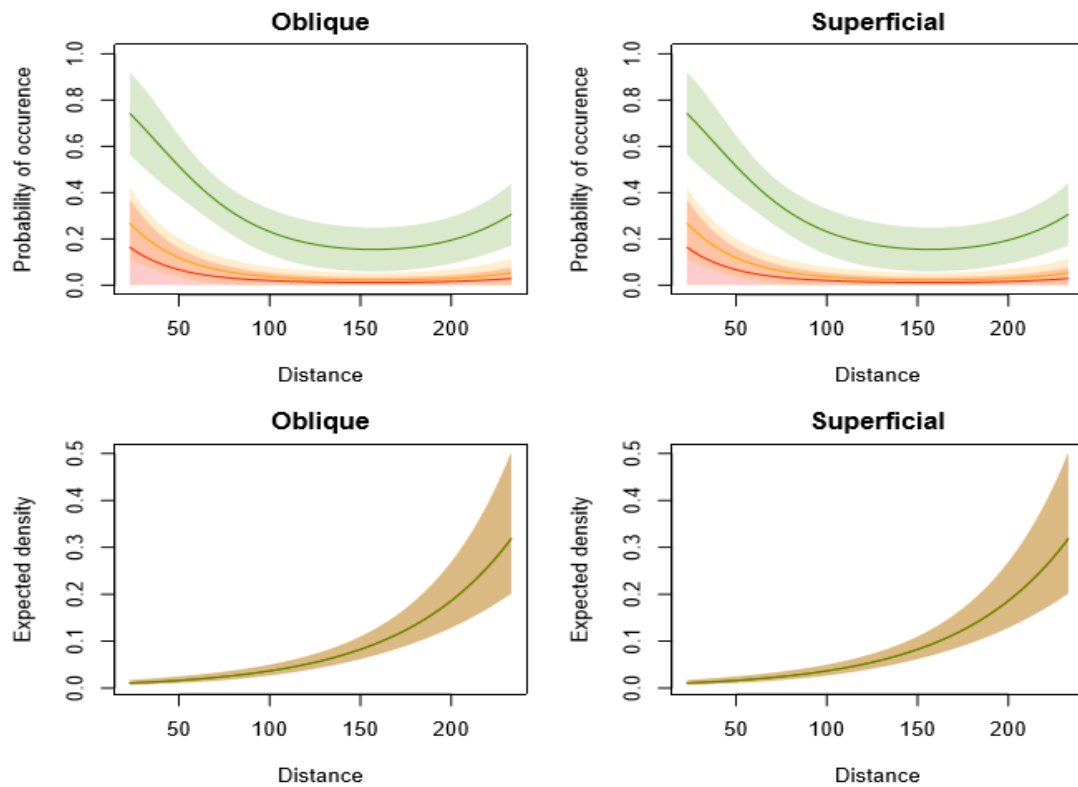


578  
 579 **Fig. 4** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZI em relação à distância  
 580 da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial). As cores amarelo e verde representam,  
 581 respectivamente, salinidade 25.5 e 33.5  
 582  
 583  
 584



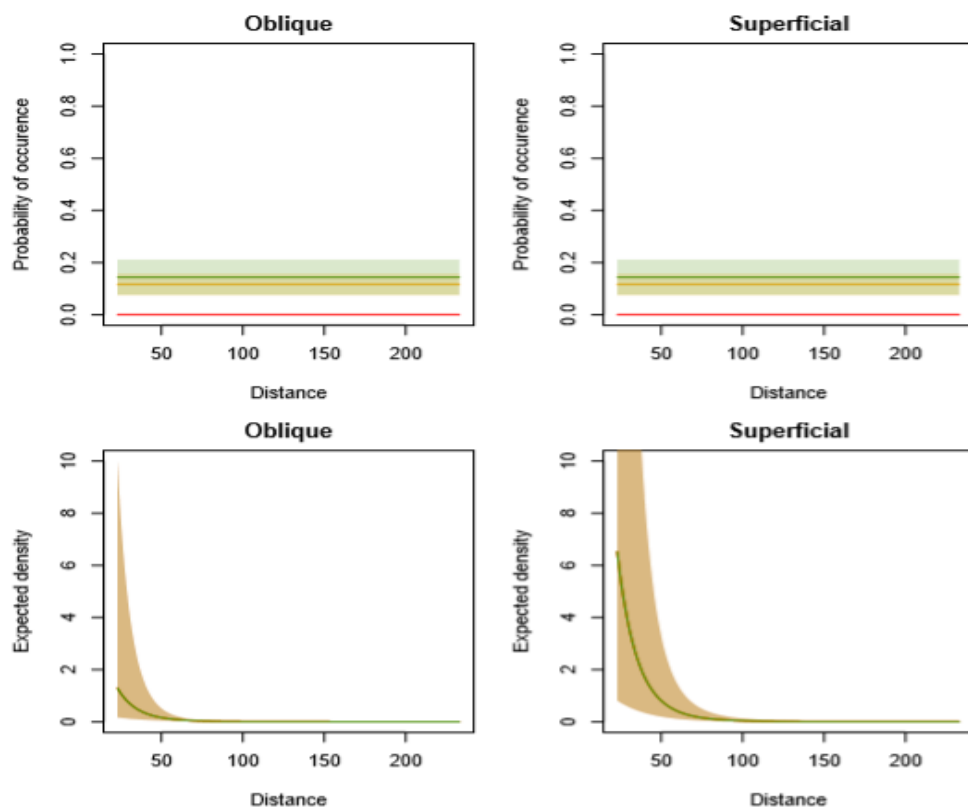
585  
 586 **Fig. 5** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZII em relação à distância  
 587 da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial). As cores vermelho, amarelo e verde  
 588 representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5  
 589  
 590





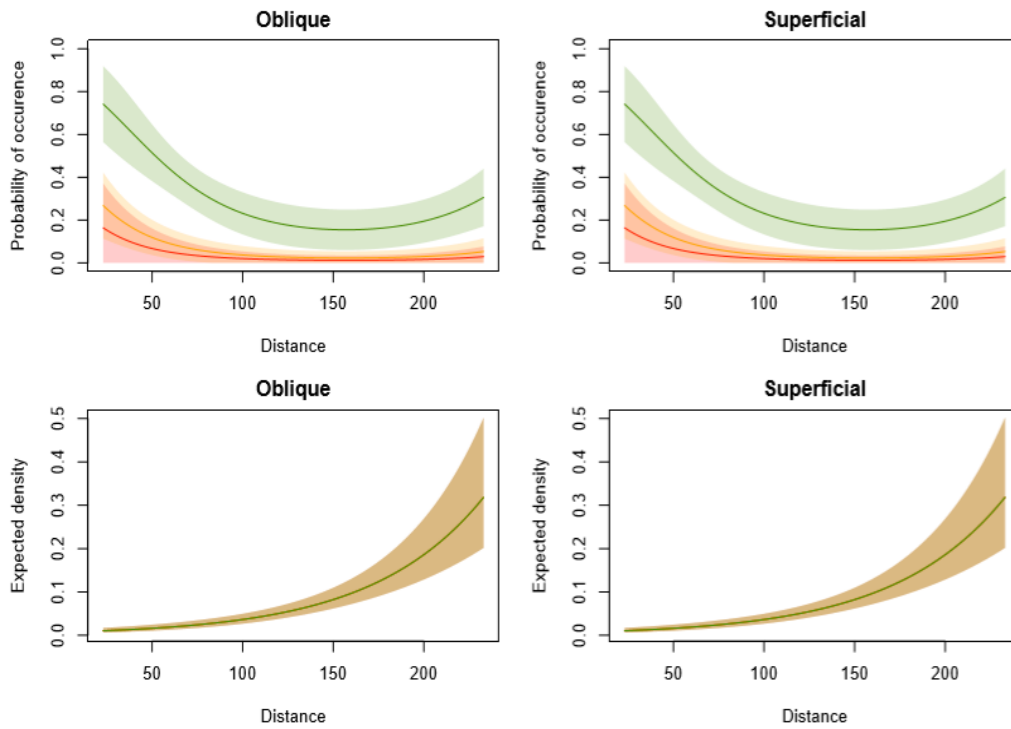
591  
592  
593  
594  
595

**Fig. 6** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZIII em relação à distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial). As cores vermelho, amarelo e verde representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5



596

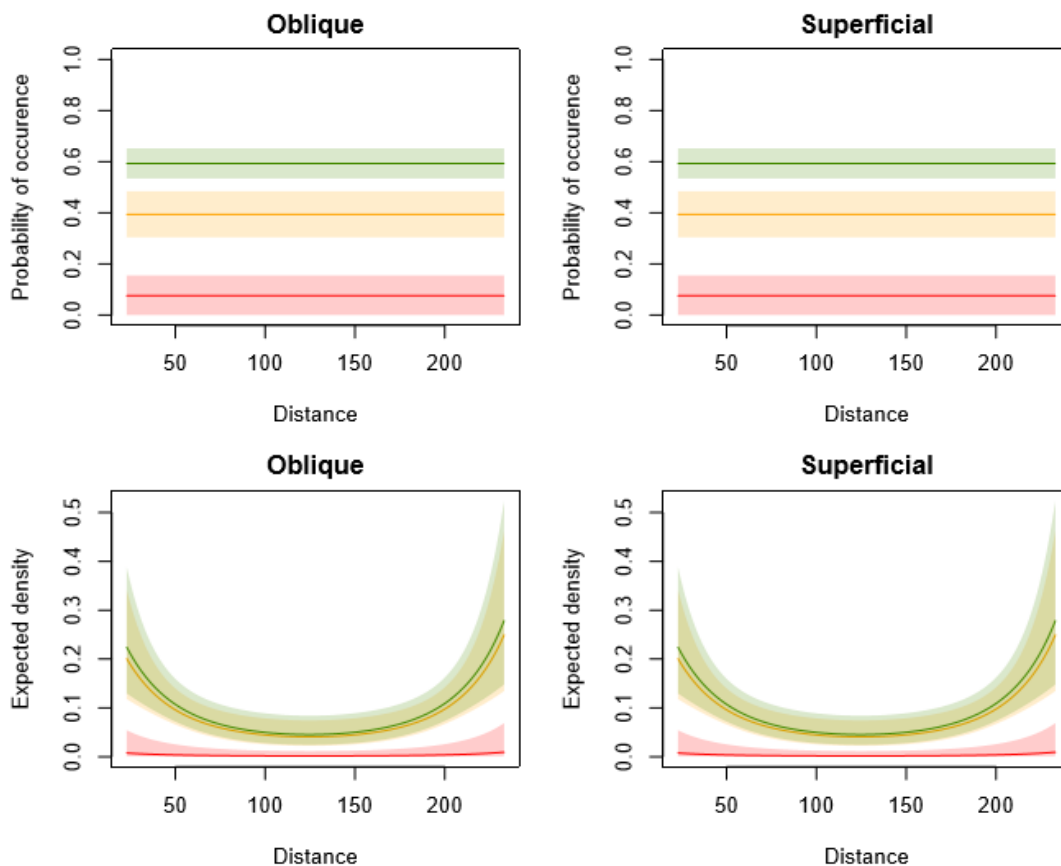
597 **Fig. 7** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* ZIV em relação à distância  
598 da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial). As cores vermelho, amarelo e verde  
599 representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5



600

601 **Fig. 8** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada de *P. lacustris* megalopa em relação à  
 602 distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial). As cores vermelho, amarelo e  
 603 verde representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5

604

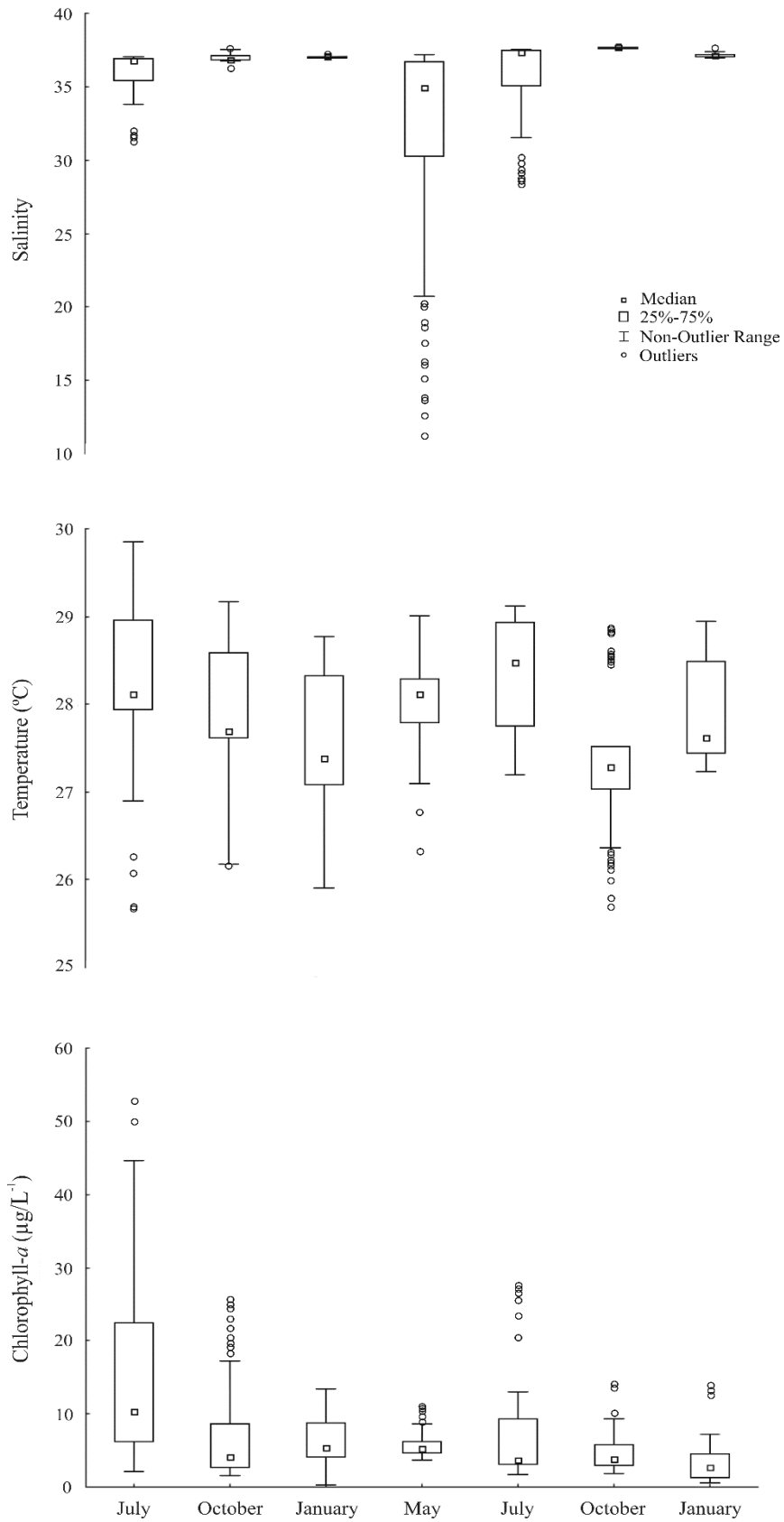


605

606 **Fig. 9** Probabilidade de ocorrência e densidade esperada total de *P. lacustris* em relação à  
 607 distância da costa na PCA e tipo de rede (oblíqua e superficial). As cores vermelho, amarelo e  
 608 verde representam, respectivamente, salinidade 5, 25.5 e 33.5

609 **Material suplementar**

610



611

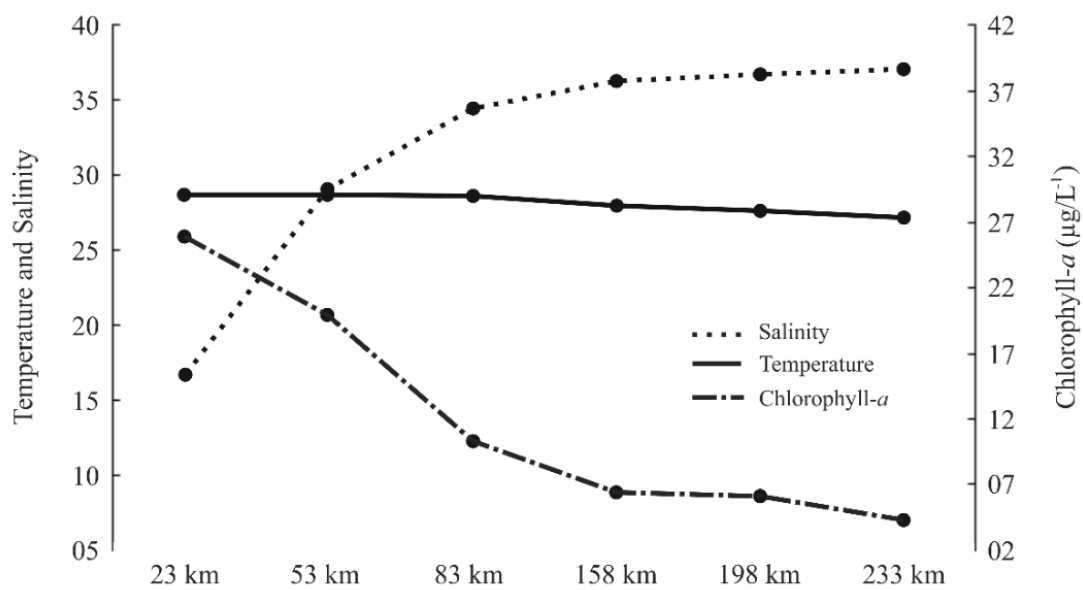
612

613

614

Apêndice A. Distribuição temporal dos valores medianos de salinidade, temperatura e clorofila-*a* na Plataforma Continental do Amazonas.

615



616

617 Apêndice B. Distribuição espacial dos valores médios de salinidade, temperatura e clorofila-*a* na  
 618 Plataforma Continental do Amazonas.

619

620

621

622

623

624

625

626

627

628

629

630

631

632

633

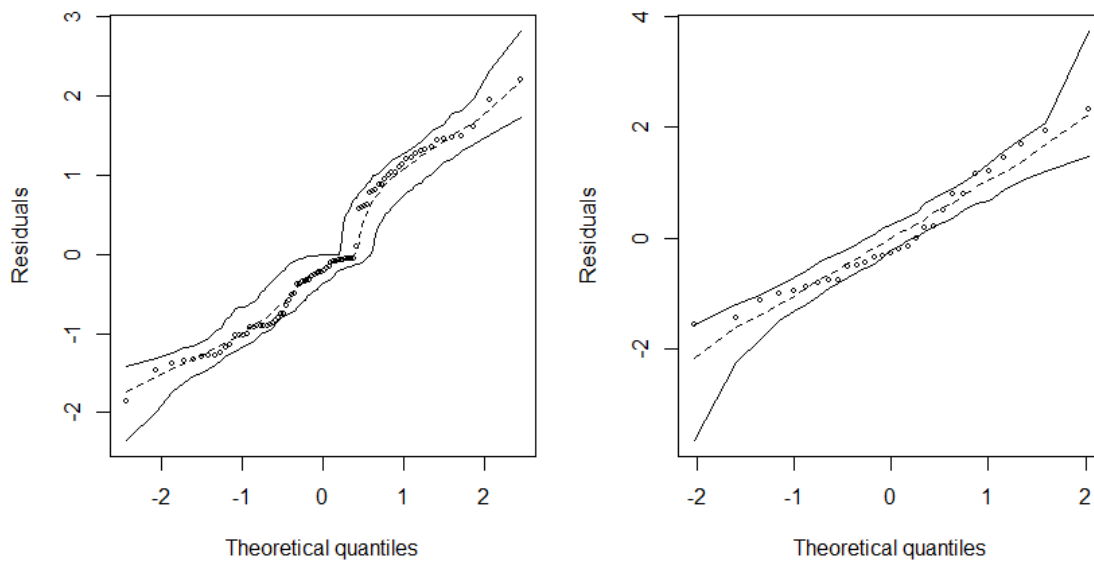
## 634 Apêndice C

635 Tabela 1. Estimativas de parâmetros do modelo delta-lognormal final ajustado aos dados de  
 636 densidade larval (estágio ZI).  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação,  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são os coeficientes  
 637 associados aos efeitos da distância do estuário e seu correspondente valor quadrado;  $\beta_6$  é o declive  
 638 da clorofila-a e  $\beta_7$  é o declive da temperatura;  $\sigma$  é o desvio padrão residual.

Binomial level			
Parameter	Estimate	SE	Z
$\beta_0$	0.6844	0.5387	1.270
$\beta_2$	-1.7897	0.6899	2.594
$\beta_3$	-2.0222	0.7055	2.866
$\beta_6$	0.9699	0.4505	2.153
$\beta_7$	-1.0097	0.4753	2.124
Lognormal level			
Parameter	Estimate	SE	t
$\beta_0$	-3.3535	0.5393	6.218
$\beta_2$	-1.5129	0.6059	2.497
$\sigma$	2.18		

639

640



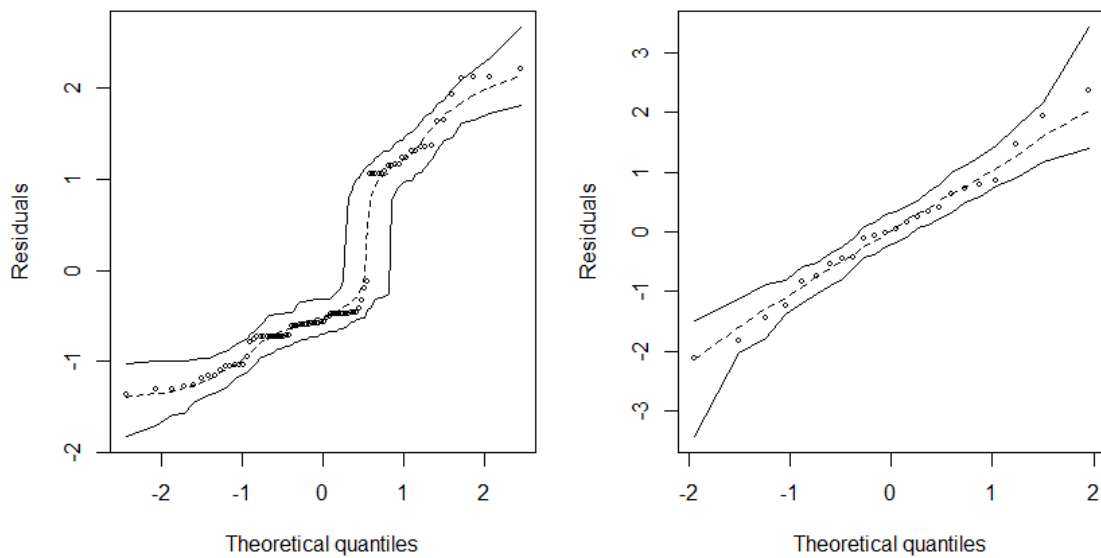
641

642 Apêndice C. Resíduos e envoltórios simulados de 95% do modelo delta-lognormal final ajustado  
 643 aos dados de densidade larval (estágio ZI). Painel esquerdo: nível binomial; painel direito: nível  
 644 lognormal.

645 Tabela 2. Estimativas de parâmetros do modelo delta-lognormal final ajustado aos dados de  
 646 densidade larval (estágio ZII).  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação;  $\beta_2$  é o coeficiente associado aos  
 647 efeitos da distância do estuário;  $\beta_4$  e  $\beta_5$  são os coeficientes associados aos efeitos da salinidade e  
 648 seu valor ao quadrado;  $\sigma$  é o desvio padrão residual.

Binomial level			
Parameter	Estimate	SE	Z
$\beta_0$	-0.5419	0.3232	1.677
$\beta_2$	-0.9319	0.3037	3.068
$\beta_5$	-0.5854	0.2843	2.059
Lognormal level			
Parameter	Estimate	SE	t
$\beta_0$	-4.7657	0.8663	5.501
$\beta_2$	-1.1148	0.5155	2.163
$\beta_4$	1.5259	1.0109	1.509
$\beta_5$	1.7164	1.0894	1.576
$\sigma$	1.727		

649



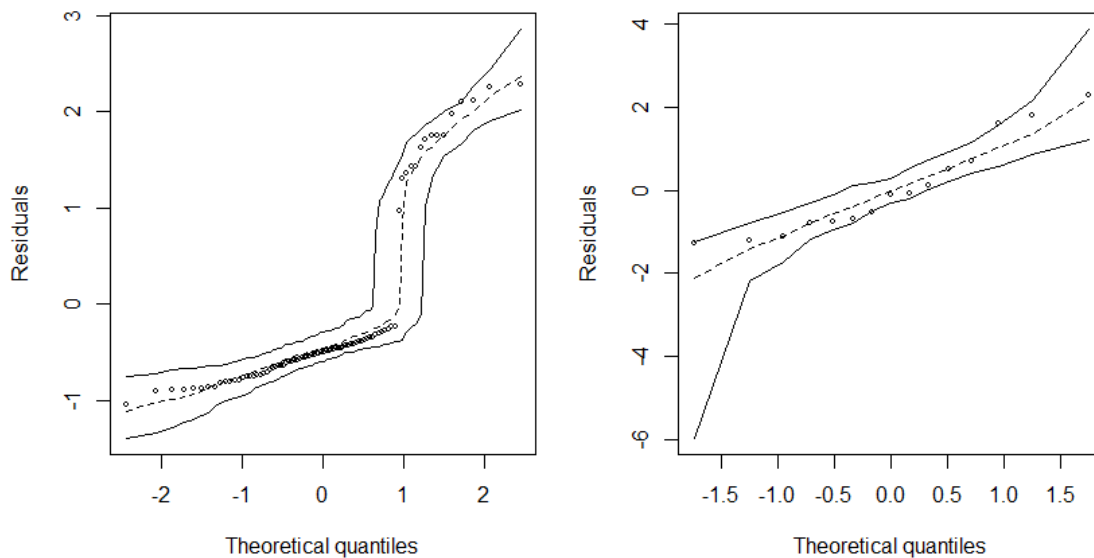
650

651 Apêndice D. Resíduos e envelopes simulados de 95% do modelo delta-lognormal final ajustado  
 652 aos dados de densidade larval (estágio ZII). Painel esquerdo: nível binomial; painel direito: nível  
 653 lognormal.

654 Tabela 3. Estimativas de parâmetros do modelo delta-lognormal final ajustado aos dados de  
 655 densidade larval (estágio ZIII).  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação,  $\beta_{12}$  é o efeito do uso de uma  
 656 rede superficial;  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são os coeficientes associados aos efeitos da distância do estuário e seu  
 657 correspondente valor quadrado;  $\beta_4$  e  $\beta_5$  são os coeficientes associados aos efeitos da salinidade e  
 658 seu valor ao quadrado;  $\beta_7$  é o declive da temperatura;  $\sigma$  é o desvio padrão residual.

Binomial level			
Parameter	Estimate	SE	Z
$\beta_0$	-1.7247	0.3354	5.143
$\beta_2$	-1.2267	0.5350	2.293
$\beta_4$	0.8701	0.4738	1.836
$\beta_7$	-0.6040	0.3661	1.650
Lognormal level			
Parameter	Estimate	SE	t
$\beta_0$	-5.0604	0.8049	6.287
$\beta_{12}$	0.8408	0.5393	1.477
$\beta_2$	-0.5811	0.3896	1.491
$\beta_3$	-1.0297	0.488	2.294
$\beta_4$	1.8226	0.7519	2.424
$\beta_5$	2.9114	0.6993	4.164
$\beta_7$	-0.3784	0.1869	2.025
$\sigma$	0.7416		

659



660

661 Apêndice E. Resíduos e envelopes simulados de 95% do modelo delta-lognormal final ajustado  
 662 aos dados de densidade larval (estágio Z3). Painel esquerdo: nível binomial; painel direito: nível  
 663 lognormal.

664

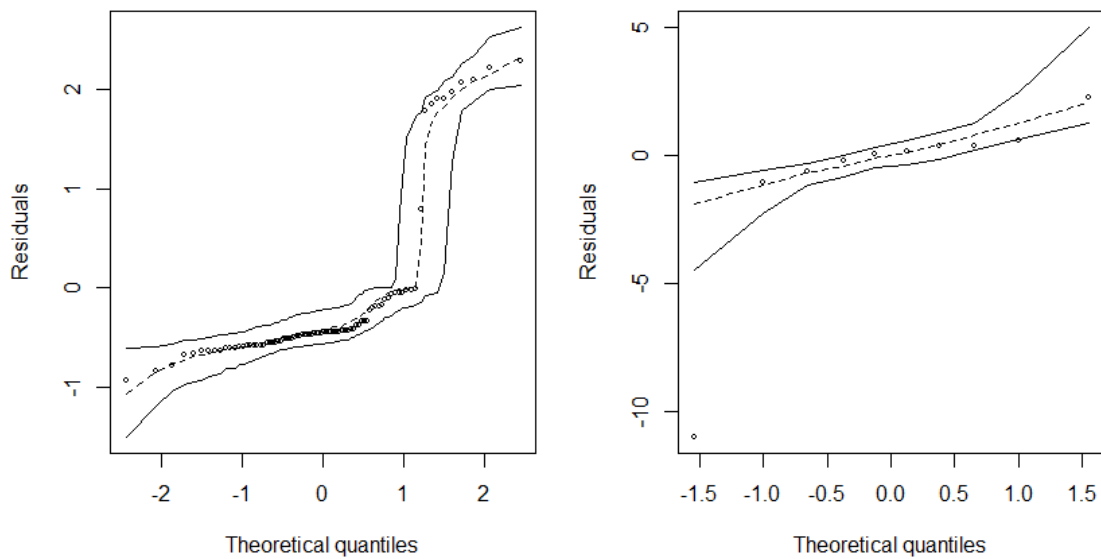
665

666

667 Tabela 4. Estimativas de parâmetros do modelo delta-lognormal final ajustado aos dados de  
 668 densidade larval (estágio ZIV).  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação,  $\beta_{12}$  é o efeito do uso de uma  
 669 rede superficial;  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são os coeficientes associados aos efeitos da distância do estuário e seu  
 670 correspondente valor quadrado; e  $\beta_5$  é o coeficiente associado aos efeitos do valor ao quadrado  
 671 da salinidade;  $\beta_7$  é o declive da temperatura;  $\sigma$  é o desvio padrão residual.

Binomial level			
Parameter	Estimate	SE	Z
$\beta_0$	-1.5683	0.5979	2.623
$\beta_5$	-1.0213	1.1800	0.865
$\beta_7$	-0.5397	0.2961	1.823
Lognormal level			
Parameter	Estimate	SE	t
$\beta_0$	-5.7702	0.8050	7.168
$\beta_{12}$	1.6168	1.1328	1.427
$\beta_2$	-2.9600	0.8498	3.483
$\beta_3$	1.3176	0.9578	1.376
$\beta_7$	-0.5650	0.3562	1.586
$\sigma$	1.365		

672



673

674 Apêndice F. Resíduos e envoltórios simulados de 95% do modelo delta-lognormal final ajustado  
 675 aos dados de densidade larval (estágio ZIV). Painel esquerdo: nível binomial; painel direito: nível  
 676 lognormal.  
 677



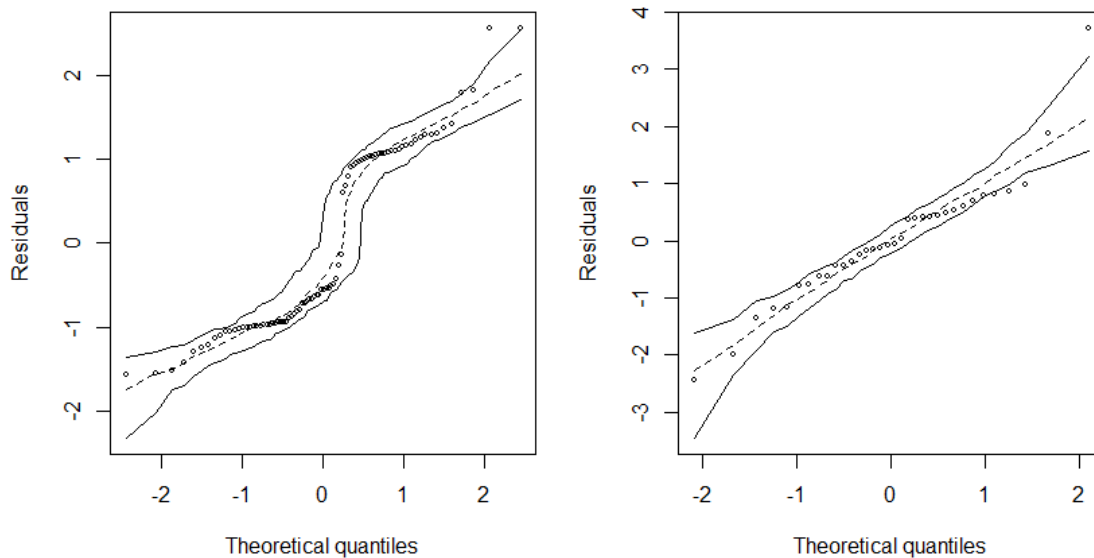
678 Tabela 5. Estimativas de parâmetros do modelo delta-lognormal final ajustado aos dados de  
 679 densidade larval (estágio M).  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação;  $\beta_2$  e  $\beta_3$  são os coeficientes  
 680 associados aos efeitos da distância do estuário e seu correspondente valor quadrado;  $\beta_4$  e  $\beta_5$  são  
 681 os coeficientes associados aos efeitos da salinidade e seu valor ao quadrado;  $\beta_6$  é o declive da  
 682 clorofila-*a*;  $\sigma$  é o desvio padrão residual.

Binomial level			
Parameter	Estimate	SE	Z
$\beta_0$	-2.1478	0.8892	2.416
$\beta_2$	-0.7695	0.4791	1.606
$\beta_3$	0.9150	0.5060	1.808
$\beta_4$	2.6737	1.0103	2.646
$\beta_5$	0.7314	0.4619	1.583
$\beta_6$	0.5369	0.3196	1.680

Lognormal level			
Parameter	Estimate	SE	t
$\beta_0$	-2.9078	0.2840	10.239
$\beta_2$	1.2585	0.2835	4.438
$\sigma$	1.641		

683



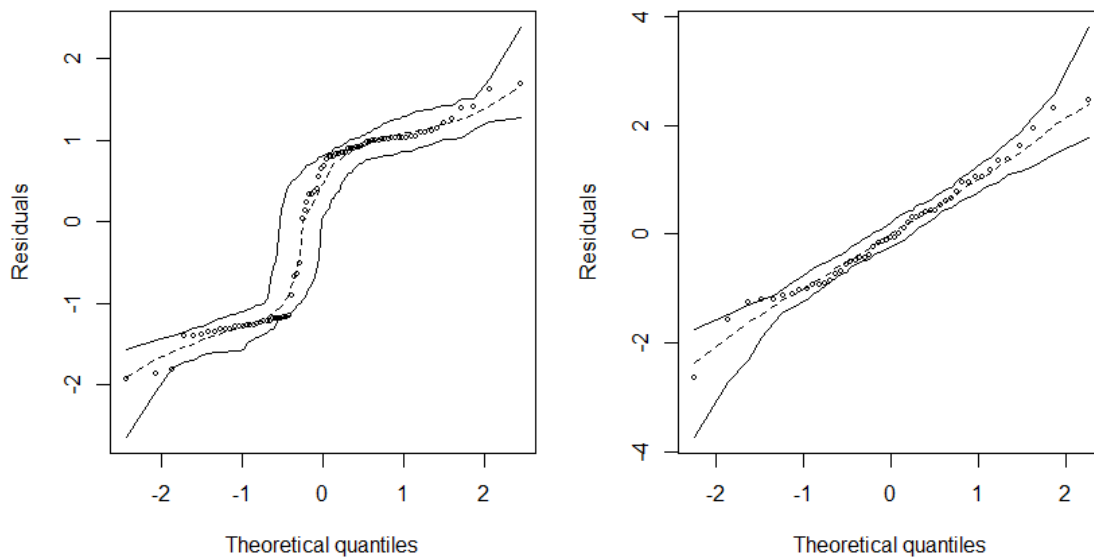
684

685 Apêndice G. Resíduos e envelopes simulados de 95% do modelo delta-lognormal final ajustado  
 686 aos dados de densidade larval (estágio M). Painele esquerdo: nível binomial; painele direito: nível  
 687 lognormal.

688 Tabela 6. Estimativas de parâmetros do modelo delta-lognormal final ajustado aos dados de  
 689 densidade larval combinados (todos os estágios).  $\beta_0$  é o parâmetro de interceptação;  $\beta_3$  é o  
 690 coeficiente associado aos efeitos do valor ao quadrado da distância do estuário;  $\beta_4$  e  $\beta_5$  são os  
 691 coeficientes associados aos efeitos da salinidade e seu valor ao quadrado;  $\beta_6$  é o declive da  
 692 clorofila-*a*;  $\sigma$  é o desvio padrão residual.

Binomial level			
Parameter	Estimate	SE	Z
$\beta_0$	0.5953	0.2646	2.250
$\beta_4$	0.9671	0.3789	2.553
$\beta_6$	1.4105	0.5749	2.454
Lognormal level			
Parameter	Estimate	SE	t
$\beta_0$	-2.8452	0.6142	4.633
$\beta_3$	0.9242	0.4903	1.885
$\beta_5$	-0.4706	0.2870	1.640
$\beta_6$	0.6160	0.3140	1.962
$\sigma$	2.387		

693



694

695 Apêndice H. Resíduos e envoltórios simulados de 95% do modelo delta-lognormal final ajustado  
 696 aos dados de densidade larval combinados (todos os estágios). Painel esquerdo: nível binomial;  
 697 painel direito: nível lognormal.

## 1 8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

2

3 O presente trabalho apresenta informações inéditas sobre a distribuição de larvas  
4 de Brachyura no plâncton da Plataforma Continental Amazônica, contribuindo com o  
5 conhecimento e caracterização desse grupo na região, o qual ainda é bastante restrito.

6 Nossas hipóteses foram confirmadas e verificamos que mais da metade das  
7 espécies com ocorrência na PCA (62%) não apresenta nenhum tipo de descrição larval, e  
8 que o conjunto de espécies estuarinas *P. gracilis*, Gelasiminae, *U. maracoani*, *P.*  
9 *lacustris*, *Panopeus* sp., *Austinixa* sp., *Pinnixa* sp., *Callinectes* sp. e *A. rubripes* realizam  
10 exportação larval para a plataforma, enquanto *Calappa* sp., Leucosidae, *Persephona* spp.,  
11 *D. crinitichelis* e *Achelous* spp., habitam a plataforma quando adultos e completam o ciclo  
12 larval neste mesmo ambiente.

13 Nossos resultados indicam padrões de abundância específicos para cada grupo no  
14 plano horizontal e vertical da coluna d'água, bem como ao longo do ano. Ratificamos que  
15 a vazão do Rio Amazonas exerce grande influência na dinâmica da Plataforma  
16 Continental Amazônica, principalmente o fator salinidade, o qual é diretamente  
17 relacionado à distribuição larval de Brachyura nesta área.

18