

Ana Carolina Francelino

**A variação morfológica dos quelípodos hipertrofiados
entre as espécies de chama-marés pode influenciar na
ocupação de diferentes nichos térmicos?**

São Vicente/ SP

Dezembro de 2024

Ana Carolina Francelino

A variação morfológica dos quelípodos hipertrofiados entre as espécies de chama-marés pode influenciar na ocupação de diferentes nichos térmicos?

Trabalho de conclusão de curso apresentado à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Câmpus do Litoral Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do Grau de bacharel em Ciências Biológicas, com habilitação em Biologia Marinha.

Orientadora: Prof^ª. Dra. Tânia Marcia Costa

Coorientadores: Dra. Ana Paula Ferreira e Dr. Fernando Rafael De Grande

São Vicente/ SP

Dezembro de 2024

F815v

Francelino, Ana Carolina

A variação morfológica dos quelípodos hipertrofiados entre as espécies de chama-marés pode influenciar na ocupação de diferentes nichos térmicos? / Ana Carolina Francelino. -- São Vicente, 2024

31 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, São Vicente

Orientadora: Tânia Márcia Costa

Coorientadora: Fernando Rafael De Grande ; Ana Paula Ferreira

1. Ecologia térmica. 2. Mudanças do clima. 3. Morfologia. 4. Termorregulação. I. Título.

1. Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer à Universidade Estadual Paulista (UNESP), à Pró Reitoria e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro e concessão da bolsa de Iniciação Científica, que tornou possível a realização deste trabalho. Agradeço principalmente a professora Dra. Tânia Marcia Costa, que permitiu o meu ingresso no laboratório de Ecologia e Comportamento Animal (LABECOM), ampliando os horizontes profissionais da minha graduação e fornecendo todo o suporte teórico, profissional e emocional necessários para a realização deste projeto. Além do privilégio de aprender com uma referência profissional tão importante quanto ela. Gostaria de agradecer aos meus coorientadores Dr. Fernando De Grande e Dra. Ana Paula Ferreira, que também auxiliaram na minha formação científica, profissional e pessoal, vocês foram essenciais a cada passo nesse processo. Agradeço aos integrantes do LABECOM por todo o apoio durante a minha primeira Iniciação Científica, mas principalmente ao Alexandre, Alice, Caio A., Caio M., Eduardo, Jaqueline, Leonardo e Tainá pelo auxílio no campo e pelos aprendizados diários. Tenho um agradecimento especial para a minha família que me apoiou e permitiu chegar até aqui apesar das dificuldades. Sem o suporte e incentivo dos meus pais eu jamais estaria aqui hoje entregando este trabalho. Agradeço também aos meus colegas de sala pelo apoio emocional e companhia nesses anos de graduação, mas destaco o agradecimento ao meu grupo de trabalho composto pela Ana Clara, Júlia, Laena, Luisa e Sabrina, vocês me fizeram entender o significado de parceria e companheirismo, muito obrigada.

2. Resumo

Atualmente, as mudanças do clima impõem desafios significativos para a sobrevivência das populações devido às alterações de fatores abióticos, como a temperatura. Os caranguejos-chama-marés são ectotérmicos que habitam a região do entremarés de manguezais de forma diferencial e tem relevante importância ecológica. Eles apresentam um dimorfismo sexual acentuado, em que os machos apresentam um quelípodo para alimentação e um hipertrofiado. Este quelípodo hipertrofiado é utilizado para a corte, defesa do território e possui função termorreguladora. Neste estudo, hipotetizamos que as diferenças morfológicas dos quelípodos hipertrofiados entre espécies de chama-marés podem explicar sua distribuição diferencial diferente na zona entremarés. O objetivo deste trabalho foi caracterizar a distribuição diferencial das espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis* e analisar se essa zonação pode estar relacionada a diferença térmica ambiental e aos diferentes morfotipos de quelípodo hipertrofiado destes animais. Para isto, foi realizada a densidade de machos e fêmeas utilizando 10 quadrados amostrais por espécie. A temperatura das áreas de distribuição foi caracterizadas com dataloggers ibutton no verão. Em laboratório, utilizamos 15 animais por espécie para mensurar as proporções de tamanho, volume, peso úmido, peso seco e relação de superfície e volume entre o quelípodo hipertrofiado e o corpo dos animais. Os resultados obtidos mostraram que a densidade de machos de *L. cumulanta* é menor que as outras espécies, enquanto as fêmeas têm menor densidade que as da espécie *L. leptodactyla*. As temperaturas médias e mínimas não diferiram entre as áreas de distribuição. Já as temperaturas máximas diferiram entre as áreas de distribuição, sendo que a espécie *L. leptodactyla* obteve as maiores máximas, diferindo da *L. cumulanta* e *L. uruguayensis*. Isso pode indicar que a *L. leptodactyla* pode ser menos afetada pelo aumento da temperatura. A proporção de tamanho de *L. cumulanta* é a menor entre as espécies e isto pode ser devido ao seu quelípodo mais robusto e curto. Entretanto, as outras variáveis morfológicas não diferiram significativamente. Desta forma, *L. leptodactyla* possui a mesma proporção de tamanho quelípodo/corpo que *L. uruguayensis* apesar de habitarem diferentes temperaturas. Já *L. uruguayensis* habita temperaturas iguais a *L. cumulanta* apesar da diferença na proporção de tamanho quelípodo/corpo. Portanto, concluímos que a distribuição térmica destas espécies não está diretamente associada a variação morfológica dos quelípodos hipertrofiados.

Palavras-chave: Ecologia térmica; mudanças do clima; morfologia; termorregulação

3. Abstract

Currently, climate changes pose significant challenges to the survival of populations due to alterations in abiotic factors, such as temperature. Fiddler crabs are ectothermic organisms that inhabit the intertidal zones of mangroves differently and have significant ecological importance. They exhibit pronounced sexual dimorphism, where males possess one feeding cheliped and one hypertrophied cheliped. This hypertrophied cheliped is used for courtship, territory defense, and has a thermoregulatory function. In this study, we hypothesized that the morphological differences of the hypertrophied chelipeds among fiddler crab species could explain their differential distribution in the intertidal zone. The objective of this work was to characterize the differential distribution of the species *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla*, and *L. uruguayensis* and analyze whether this zonation could be related to the environmental thermal difference and the different morphotypes of the animals' hypertrophied chelipeds. For this, male and female densities were determined using 10 sampling quadrats per species. The temperature of the distribution areas was characterized by using iButton dataloggers in the summer. In the laboratory, we used 15 individuals per species to measure size proportions, volume, wet weight, dry weight, and the surface-area-to-volume ratio between the hypertrophied cheliped and the body of the animals. The results showed that the male density of *L. cumulanta* is lower than the other species, while females have a lower density compared to *L. leptodactyla*. Average and minimum temperatures did not differ between distribution areas. However, maximum temperatures differed, with *L. leptodactyla* experiencing the highest maximum temperatures, differing from *L. cumulanta* and *L. uruguayensis*. This may indicate that *L. leptodactyla* might be less affected by temperature increases. The size proportion of *L. cumulanta* is the smallest among the species, which may be due to its more robust and shorter cheliped. However, other morphological variables did not differ significantly. Thus, *L. leptodactyla* has the same cheliped/body size proportion as *L. uruguayensis*, despite inhabiting areas with different temperatures. On the other hand, *L. uruguayensis* inhabit temperatures similar to *L. cumulanta*, despite differences in cheliped/body size proportions. Therefore, we conclude that the thermal distribution of these species is not directly associated with the morphological variation of their hypertrophied chelipeds.

Keywords: Thermal ecology; climate change; morphology; thermoregulation.

4. Introdução

As mudanças do clima são caracterizadas pela modificação do clima global pela influência das ações antrópicas devido a emissão de gases do efeito estufa (IPCC, 2021). Essas mudanças têm sido cada vez mais intensas e rápidas e seus efeitos têm sido cada vez mais observados nos ecossistemas (Hooper et al, 2012; Antão et al, 2020; IPCC, 2021;). Os ecossistemas costeiros-marinhos são afetados de forma intensa por essas mudanças, como o aumento da temperatura, do nível do mar, da frequência e intensidade de eventos extremos (Antão et al, 2020; IPCC, 2021). Apesar do aumento da temperatura nas regiões tropicais ser proporcionalmente menor do que em regiões temperadas e polares, este aumento pode levar a danos irreversíveis nos ecossistemas tropicais e seus organismos, como o branqueamento de corais, a diminuição da biodiversidade de espécies e a mudança na composição das comunidades (Hooper et al, 2012; Chen et al, 2011; Antão et al, 2020; IPCC, 2021). Além disso, estudos demonstram que as espécies tropicais habitam regiões em que as temperaturas ambientais são próximas ao seu limite térmico e por isso, possuem uma capacidade de adaptação menor que as espécies temperadas (Vinagre et al, 2016). Desta forma, compreender mais sobre como essas espécies se distribuem em função da temperatura pode auxiliar a compreender como o aumento desta variável pode influenciar na ecologia das espécies tropicais.

Um dos efeitos das mudanças do clima já observado é a mudança na distribuição das espécies (i.e. migração em direção aos polos) (Chen et al, 2011; Arakaki et al, 2020). As áreas de distribuição destes organismos têm se expandido para ambientes com temperaturas mais amenas e adequadas a sua fisiologia, como já foi observado em plantas, aves, mamíferos e artrópodes (Maclean et al, 2008; Chen et al, 2011; Thurman et al, 2013; Arakaki et al, 2020). Esta migração em direção aos polos também é chamada de tropicalização, que é a mudança de distribuição de espécies tropicais para regiões temperadas que alteram a comunidade dessa região (Vergés et al, 2014). Tal fenômeno já foi observado, por exemplo, para o caranguejo-chama-maré *Leptuca cumulanta*, o qual recentemente expandiu sua distribuição para a região Sudeste e Sul do Brasil (Thurman et al, 2013; Checon & Costa, 2017; Arakaki et al, 2020). Sabendo disso, o aumento da temperatura pode alterar a distribuição de espécies semelhantes filogeneticamente (Chen et al, 2011; Thurman et al, 2013; Estevo et al, 2017). A ampliação da distribuição de uma espécie permite que ela chegue em regiões que já possuem comunidades

estabelecidas, podendo modificar sua estrutura e o processo de competição por recursos (Arakaki et al., 2020).

Essa competição pode ser intensificada quando a espécie em expansão encontra outras já estabelecidas e filogeneticamente próximas, devido a maior tendência de sobreposição de nicho entre elas (Borges et al., 2024). A segregação de nichos já foi estudada pelo seu papel fundamental na coexistência de espécies (Tang & Zhou, 2011). Já foi observado em aves tinamiformes que essa coexistência pode ser modulada pela preferência de habitat das espécies simpátricas que coexistem em função da altitude (Estevo et al, 2017). Este estudo mostra que as espécies *Crypturellus obsoletus* e *C. tataupa* coexistem e apresentam sobreposição pelos seus hábitos diurnos, porém, sem uma competição interespecífica devido a primeira preferir locais mais altos que sua congênere (Estevo et al., 2017). Entretanto, uma outra forma de segregação são os nichos térmicos, definidos como a faixa de temperatura ecossistêmica em que um organismo se distribui e reproduz (Gvozdk, 2018), fazendo com que espécies com tolerâncias diferentes habitem gradientes térmicos distintos (Kaspari et al., 2015). Os nichos térmicos influenciam nos comportamentos e na fisiologia das espécies que habitam ali (Canals et al, 2013). Portanto, compreender quais são os nichos térmicos que essas espécies habitam neste cenário climático é importante para estimar os possíveis impactos que elas sofrerão.

Os caranguejos-chama-marés habitam a região do entremarés dos manguezais (Thurman et al, 2013; Checon & Costa, 2017). São organismos ectotérmicos, tendo a sua temperatura corporal regulada pela do ambiente (Angilletta et al, 2002; Lagerspetz & Vainio, 2006). Estes animais são utilizados em estudos comportamentais, fisiológicos, morfológicos e de mudanças do clima pela sua importância no ecossistema (Rosenberg, 2002; Lagerspetz & Vainio, 2006; Checon & Costa, 2017; Arakaki et al, 2020; De Grande et al, 2021a). Eles são engenheiros de ecossistema devido a sua capacidade de bioturbação gerar uma renovação biológica, física e química do sedimento durante a construção e manutenção de suas tocas (McCraith et al, 2003; Min & Kathiresan, 2021). Essas tocas são importantes para esses animais para moradia, reprodução e como refúgio térmico para machos e fêmeas (Munguia et al, 2017). O dimorfismo sexual nestes indivíduos é acentuado, no qual as fêmeas possuem 2 quelípodos pequenos e simétricos para alimentação (Rosenberg, 2002). Já o macho possui um quelípodo pequeno e outro maior (hipertrofiado) que possui função agonística, reprodutiva e termorreguladora (Backwell et al, 2000; Windsor et al, 2005; Darnell et al, 2011). O quelípodo

hipertrofiado é utilizado para defesa da fêmea e da toca (Munguia et al, 2017). A movimentação do quelípodo ou aceno, é utilizada como display reprodutivo para atrair as fêmeas ou repelir outros machos competidores (Backwell et al, 2000). Este mesmo movimento permite a troca de calor com o ar através da convecção e condução, auxiliando no controle da temperatura do animal (Windsor et al, 2005; Darnell et al, 2011).

A morfologia do quelípodo hipertrofiado pode variar a nível intra e interespecífico (Backwell et al, 2000; Rosenberg, 2002; De Grande et al, 2021a). Os quelípodos hipertrofiados podem ser mais finos e delgados ou mais grossos e robustos (Rosenberg, 2002). A variação intraespecífica ocorre devido a regeneração do quelípodo após a autotomia. O quelípodo regenerado (leptoquélico) é mais delgado, fino e comprido que o não regenerado (braquiquélico) (Backwell et al, 2000; De Grande et al, 2021a). Esse morfotipo leptoquélico possui maior capacidade de perder calor devido a maior área de superfície, permitindo ao animal habitar áreas menos vegetadas e ficar mais tempo exposto ao sol buscando parceiras (De Grande et al, 2021a). Já a variação interespecífica do quelípodo, pode ser observada nas diferentes espécies de caranguejos-chama-marés (Crane, 1975; Rosenberg, 2002; Masunari et al, 2020). Essas diferenças na morfologia do quelípodo hipertrofiado são utilizadas pelas fêmeas para identificação de parceiros reprodutivos durante o display (Crane, 1975). As variações ocorrem no formato, na espessura e no tamanho (Crane, 1975; Rosenberg, 2002; Masunari et al, 2020). Além disso, as variações também podem estar relacionadas à proporção do comprimento dos quelípodos em relação à carapaça. Existem espécies com os quelípodos mais robustos como a *Uca maracoani*, enquanto outras espécies como as do gênero *Leptuca* possuem quelípodo mais delgados (Masunari et al, 2020). Portanto, analisar as diferenças nos quelípodos entre as espécies pode auxiliar a compreender mais sobre a importância desse apêndice para estes animais.

As espécies de chama-marés ocupam áreas dentro dos manguezais de forma diferencial, permitindo que sejam identificadas as zonas de distribuição de forma visual (Thurman et al, 2013; Arakaki et al, 2020; Borges et al, 2024). Essa distribuição depende de fatores como a granulometria, zona do entremarés, temperatura e vegetação (taxa de exposição ao sol) (Checon & Costa, 2017; De Grande et al, 2018; Sanches et al, 2023). As espécies do gênero *Leptuca* (*Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*) são congêneres e habitam o mesolitoral de forma diferencial (Arakaki et al, 2020; Borges et al, 2024). Nossa hipótese é que

os machos de *L. leptodactyla* habitem as áreas com as maiores temperaturas e possuam quelípodos mais finos e alongados, os quais, potencialmente, conferem maior capacidade de termorregulação. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi caracterizar a densidade, temperatura e a distribuição diferencial das espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis* e analisar se essa zonation pode estar relacionada a temperatura das áreas de distribuição e aos diferentes morfotipos de quelípodo hipertrofiado que estes animais apresentam.

5. Material e Métodos

5.1. Área de estudo

A amostragem deste estudo foi realizada no Parque Municipal Piaçabuçu, “Manguezal do Portinho”, localizado no município de Praia Grande, litoral sul do Estado de São Paulo (23°59'S; 46°24'W). Esta área está localizada em uma região de clima subtropical úmido e sob regime de marés semidiurnas. A temperatura média na região é de 17°C no inverno e no verão é de 24°C (Prefeitura da Praia Grande, 2024). A vegetação predominante nestes bosques de mangue são as espécies: *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa* e *Avicennia schaueriana* (Cordeiro & Costa, 2010). Nesta área podem ser encontradas 9 das 10 espécies de caranguejos-chama-marés que habitam o Brasil as quais são: *Leptuca cumulanta*; *L. leptodactyla*; *L. thayeri*; *L. uruguayensis*; *Minuca mordax*; *M. panema*; *M. rapax*; *M. vocator* e *Uca maracoani* (Crane, 1975; Checon & Costa, 2017; Borges et al, 2024).

As espécies alvo deste trabalho são filogeneticamente próximas, do gênero *Leptuca*, sendo elas: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis* (Shih et al, 2016). Estes animais possuem tamanhos similares entre 6-12 mm de largura de carapaça nos adultos (Crane, 1975). Sua distribuição pode ocorrer em assembleias mistas no mesolitoral, apesar disto é possível observar uma zonation entre elas (Borges et al, 2024). *Leptuca cumulanta* habita preferencialmente áreas vegetadas mais próximas da linha d'água com maior presença de silte e argila, enquanto *L. leptodactyla* habita toda a região mesolitoral com maior predominância na parte intermediária superior com sedimento mais arenoso, exposta diretamente ao sol (i.e. pouca vegetação) e *L. uruguayensis* ocorre majoritariamente na região intermediária do mesolitoral, principalmente em bancos de areia ou lama vegetados ou não (Thurman et al, 2013; Checon & Costa, 2017; De Grande et al, 2021; Borges et al, 2024).

5.2. Coleta de dados

5.2.1. Descrição das áreas de distribuição: estimativa de densidade e caracterização térmica

Para caracterizar as zonas de distribuição destas espécies foi realizada uma inspeção visual prévia da área de ocupação de cada uma delas. Primeiramente, nestas áreas, foi realizada a densidade de machos e fêmeas para delimitar essas faixas de distribuição com distância horizontal mínima de 10 metros entre elas (Figura 1). Dentro das faixas foi delimitado um transecto paralelo à linha d'água de 40m² (20 metros de comprimento por 2 de largura). Então, foram dispostos aleatoriamente 10 quadrados de 50x50cm em cada transecto (De Grande et al, 2021a). Logo após, foram utilizadas pás de jardinagem para escavar a área total dentro dos quadrados e os animais foram coletados e identificados a nível de espécie (Arakaki et al, 2020; De Grande et al, 2021a; Borges et al, 2024). Essa contagem foi posteriormente utilizada para estimar a densidade por metro quadrado da faixa de distribuição de cada espécie. Todos os organismos foram devolvidos imediatamente após identificação.

Para a caracterização térmica dessas áreas de distribuição de cada espécie, foi aferida a temperatura utilizando 3 Dataloggers iButton por transecto (Figura 1). Para amostrar de forma significativa essas temperaturas, estes equipamentos foram dispostos de forma perpendicular à linha d'água com distância entre eles de 5 metros, sendo posicionados na parte inferior, média e superior de cada transecto. Os iButtons foram fixados próximo ao sedimento utilizando amarras de plástico (presilhas abraçadeiras) em estacas de madeira fixas firmemente no sedimento, evitando assim o efeito da maré no posicionamento do equipamento. O monitoramento foi realizado durante aproximadamente 1 mês e meio no auge do verão com medições realizadas a cada 10 minutos (De Grande et al, 2021a; Jimenez et al, 2022). Este período foi escolhido com base na fase reprodutiva destes organismos, afinal a busca por parceiros reprodutivos leva a uma maior exposição deles às altas temperaturas, deixando-os mais vulneráveis aos efeitos de temperaturas extremas (Darnell et al, 2013; Munguia et al, 2017).

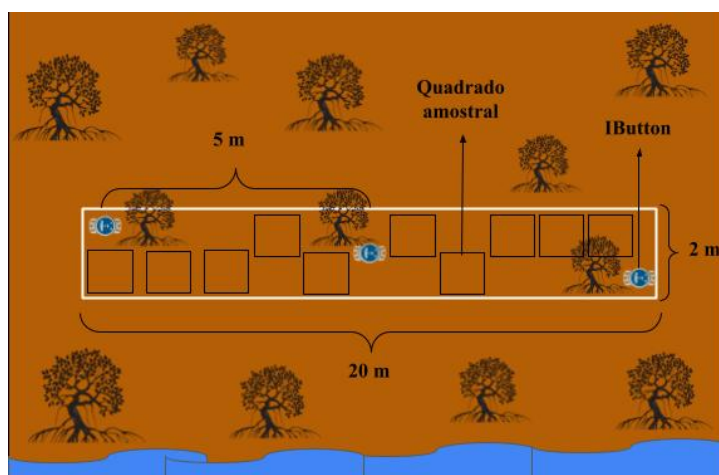


Figura 1: Esquema representando a amostragem em campo com os transectos e os dispositivos IButton. As medidas de distância também foram seguidas como neste esquema.

5.2.2. Proporções métricas do quelípodo hipertrofiado

Para avaliar a capacidade de dissipação de calor dos quelípodos entre as diferentes espécies, foram realizados três procedimentos para mensurar as proporções entre o quelípodo e o corpo dos machos de caranguejos-chama-marés. Foram analisadas as proporções de tamanho, volume, peso úmido e peso seco entre o quelípodos e o corpo de cada indivíduo coletado. A coleta dos animais foi realizada durante o verão nas populações caracterizadas na seção anterior. Os indivíduos foram sacrificados por congelamento ao chegarem ao laboratório. Foram coletados 15 machos adultos por espécie (n total = 45) com tamanho médio de largura de carapaça (LC) de aproximadamente $9 \text{ mm} \pm 1 \text{ mm}$. Para evitar que o morfotipo do quelípodos a nível intraespecífico fosse uma variável interferente, utilizamos apenas organismos com o quelípodo não regenerado (De Grande et al, 2021a).

Primeiramente, foi realizada a proporção de tamanho entre o quelípodo e o corpo destes indivíduos. Para isso, medimos a largura máxima da carapaça (LC), que consiste na distância entre as extremidades da carapaça, e o comprimento do quelípodo (CQ), que foi definido pela distância entre a ponta do pollex e o ponto de união entre o manus e o carpus. Para obter esta proporção, foi utilizado a seguinte fórmula: $PT = \frac{CQ}{LC}$ (McCraith et al, 2003), em que PT representa a proporção de tamanho entre CQ (comprimento do quelípodo) e LC (largura da carapaça). Em seguida, a proporção de volume foi aferida utilizando o método do deslocamento de água da proveta com base no Princípio de Arquimedes para calcular o volume de um corpo.

Este método é ideal para definir o volume de um objeto irregular e consiste por definição que o volume de um objeto é igual ao volume de água deslocado ao inseri-lo em um recipiente (Min & Kathiresan, 2021). Para aferir o volume de forma isolada do quelípodo, foi realizada cuidadosamente a separação do quelípodo utilizando o ponto de junção entre o propodus e o carpus. Foi utilizada uma proveta graduada de 10 ml, preenchida com 5 ml de água destilada para inserir primeiro o quelípodo e, logo após, o resto do corpo do animal. Para calcular os volumes foi utilizada a fórmula $V_{\text{objeto}} = V_{\text{inicial}} - V_{\text{final}}$, onde V_{objeto} representa o volume do quelípodo ou do corpo animal, definido pela diferença entre o volume inicial da água na proveta (V_{Inicial}) e o volume final obtido após a inserção do objeto na proveta (V_{Final}). Após a coleta dos dados, foi utilizada a fórmula $PV = \frac{Q}{C}$, na qual PV representa a proporção de volume entre o quelípodo (Q) e o corpo do organismo (C).

Posteriormente, a proporção de peso úmido e peso seco foram obtidas a partir da pesagem do quelípodo e do resto do corpo do animal em uma balança analítica. Essas pesagens foram realizadas para analisar a proporção entre a massa do quelípodo hipertrofiado e do corpo do organismo. Após a medição da PV os animais foram pressionados em papel absorvente por 5 segundos até a pesagem. Utilizamos a fórmula $PU = \frac{Q}{C}$ para obter a proporção de peso úmido (PU) entre o quelípodo (Q) e o corpo (C). Para obter o peso seco, os caranguejos foram colocados numa estufa a 60°C durante 48 horas para secagem (De Grande et al, 2021a). Logo após, foi aferido o peso do quelípodo e, em seguida, do corpo do animal. A fórmula $PS = \frac{Q}{C}$ foi utilizada após a coleta dos dados, na qual PS corresponde a proporção de peso seco entre o quelípodo (Q) e o corpo (C).

Por último, foi realizada a proporção superfície/volume (SV) do quelípodo hipertrofiado destes organismos. A análise da proporção superfície/volume teve como objetivo direcionar a comparação entre essas espécies diretamente para o quelípodo hipertrofiado que possui as variações morfológicas. Para isso, foram utilizados os dados coletados anteriormente de tamanho (T) e o volume do quelípodo hipertrofiado (V) de cada indivíduo. A fórmula utilizada foi $SV = \frac{T}{V}$, em que SV corresponde a proporção de superfície/volume do quelípodo hipertrofiado ao dividir o tamanho pelo volume deste apêndice para cada espécie.

5.3. Análise Estatística

Os testes de Shapiro-Wilk e de Bartlett foram usados para checagem da normalidade e homocedasticidade dos dados, respectivamente. Todas as análises foram perfomadas usando o seguinte design: 1 fator com 3 níveis (espécies: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*) para cada variável. A análise da densidade dos machos dos quadrados, da proporção de peso de tamanho e da proporção de peso úmido foram realizadas utilizando uma Análise de Variância (ANOVA). A análise da densidade de fêmeas dos quadrados foi realizada por um General Linear Model (GLM) com a distribuição binomial negativa. Para a análise da temperatura média, média máxima e média mínima das áreas de distribuição foram realizados GLM com a distribuição de quasipoisson. A proporção de volume, peso seco e superfície/volume foram analisadas por um GLM com a distribuição quasibinomial. Após todas as análises que tiveram resultados significativos foi realizado o teste a posteriori de Tukey. Todas as análises foram realizadas no software livre R versão 4.4.1. (R Core Team, 2023) utilizando os pacotes multcomp (Hothorn et al., 2008), readxl (Wickham & Bryan, 2023), ggplot2 (Wickham, 2016), tidyverse (Wickham et al., 2019), dplyr (Wickham et al., 2023), MASS (Venables & Ripley, 2002) e lme4 (Bates et al., 2015). O nível de significância adotado foi o valor mínimo de 95%.

6. Resultados

6.1. Caracterização dos nichos térmicos

6.1.1. Densidade

A densidade de machos de *L. cumulanta* foi menor significativamente quando comparada com *L. leptodactyla* (Tukey, $p < 0,001$) e *L. uruguayensis* (Tukey, $p = 0,019$), que não diferiram entre si (Tukey, $p = 0,128$, Figura 2) (ANOVA, $F_{(2,27)} = 12,14$, $p < 0,001$, Tabela 1). A densidade das fêmeas de *L. cumulanta* foi menor significativamente de *L. leptodactyla* (Tukey, $p = 0,023$) (Figura 3). Entretanto, não houve diferença na densidade média de fêmeas de *L. uruguayensis* com *L. cumulanta* (Tukey, $p = 0,779$) e nem com *L. leptodactyla* (Tukey, $p = 0,121$).

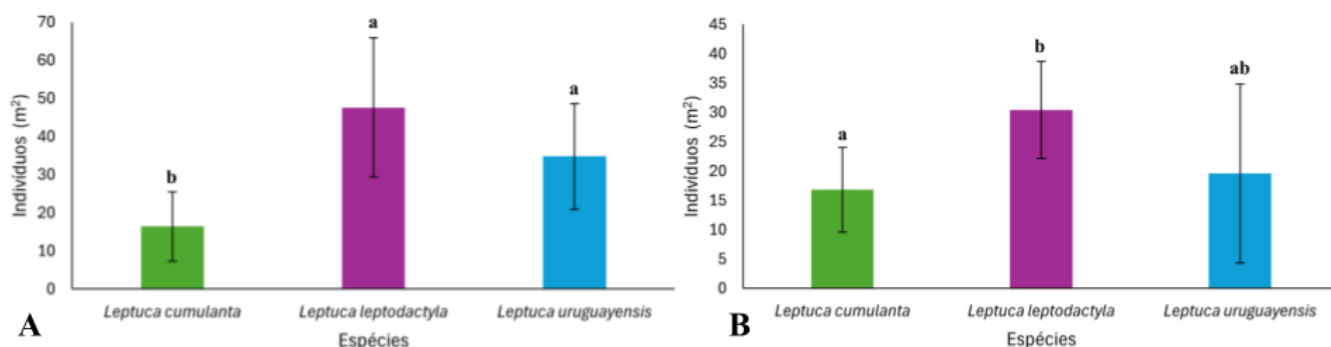


Figura 2: (a) Densidade dos machos (indivíduos/m²), (b) densidade das fêmeas (indivíduos/m²), ambas em função das espécies de caranguejos chama-marés: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. Barras de erro indicam o desvio padrão em relação às médias e as letras distintas indicam diferença estatística (Tukey, $p < 0,05$).

Tabela 1: Resumo dos resultados do General Linear Model (GLM, distribuição binomial negativa) comparando a densidade de fêmeas entre as espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*.

	<i>df</i>	Deviance	Residual <i>df</i>	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
NULL	-	-	29	196,13	-	-
Área	2	44,463	27	151,49	22,231	2,023. e^{-10}

6.1.2. Temperatura

As temperaturas médias (GLM, distribuição quasipoisson, $p=0,772$) e mínimas (GLM, quasipoisson, $p=0,995$) não diferiram entre as áreas de distribuição das espécies (Tabela 2). No entanto, para a temperatura máxima, a área de *L. leptodactyla* apresentou temperatura máxima significativamente maior que as áreas de *L. uruguayensis* (Tukey, $p=0,016$) e *L. cumulanta* (Tukey, $p=0,021$). Estas últimas, porém, similares entre si (Tabela 3).

Tabela 2: Resumo dos resultados do General Linear Model (GLM, distribuição quasipoisson) comparando a temperatura média entre as áreas de distribuição das espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*.

	<i>df</i>	Deviance	Residual <i>df</i>	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
NULL	-	-	140	17,531	-	-
Espécies	2	0,51649	138	17,015	2,1411	0,1214

Tabela 3: Valores médios ($\pm$ desvio padrão), máximos e mínimos da temperatura ($^{\circ}\text{C}$) das áreas de ocorrência das espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. Letras diferentes indicam diferença estatística.

Temperatura / Espécie	Temperaturas Mínimas	Temperaturas Máximas	Temperatura Média
<i>Leptuca cumulanta</i>	22,39 $^{\circ}\text{C} \pm 1,60$	36,36 $^{\circ}\text{C} \pm 6,29$ a	26,29 $^{\circ}\text{C} \pm 1,94$
<i>Leptuca leptodactyla</i>	22,39 $^{\circ}\text{C} \pm 1,58$	40,19 $^{\circ}\text{C} \pm 7,10$ b	25,75 $^{\circ}\text{C} \pm 1,66$
<i>Leptuca uruguayensis</i>	22,46 $^{\circ}\text{C} \pm 1,57$	36,23 $^{\circ}\text{C} \pm 7,18$ a	25,57 $^{\circ}\text{C} \pm 1,69$

6.2. Proporções métricas do quelípodo hipertrofiado.

6.2.1. Proporção de tamanho

Houve uma diferença significativa na proporção do comprimento do quelípodo hipertrofiado e o corpo (largura da carapaça) entre as espécies (ANOVA de uma via, $F_{(2,42)}=7,76$, $p=0,001$). A proporção média de tamanho das espécies foi: *L. cumulanta* com $1,55 \pm 0,144$ mm, *L. leptodactyla* com $1,76 \pm 0,198$ mm e *L. uruguayensis* com $1,74 \pm 0,145$ mm. A espécie *L. cumulanta* apresentou a menor proporção entre o quelípodo hipertrofiado e a carapaça, e diferiu significativamente de *L. leptodactyla* (Tukey, $p=0,003$) e *L. uruguayensis* (Tukey, $p=0,006$), as quais não diferiram entre si (Tukey, $p=0,956$) (Figura 3).

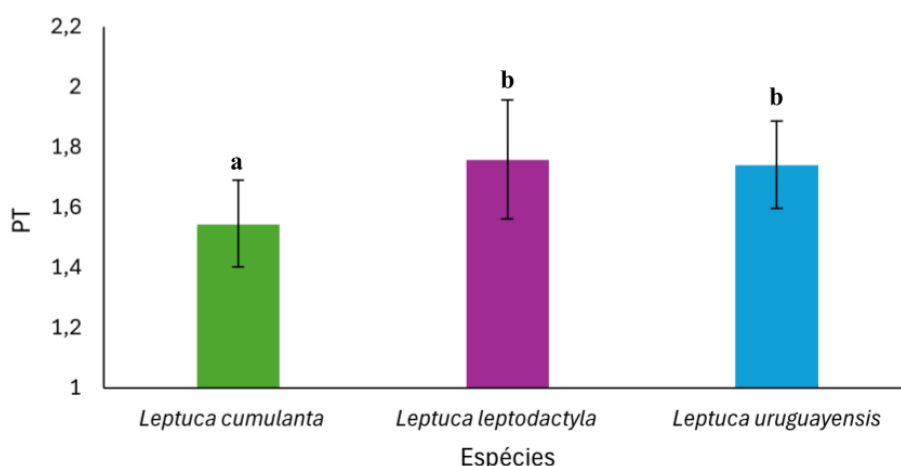


Figura 3: Proporção de tamanho (PT) do quelípodo hipertrofiado e a largura da carapaça em função das espécies de caranguejos chama-marés: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. Barras de erro indicam $\pm$ o desvio padrão em relação às médias e as letras distintas indicam diferença estatística (Tukey, $p < 0,05$).

6.2.2. Proporção volumétrica

A proporção de volume do quelípodo hipertrofiado e o corpo do animal não diferiu entre as espécies (GLM, distribuição quasibinomial, proporção volumétrica, $z = -2,503$, $p = 0,967$, Tabela 4) (Figura 4). A proporção de volume média apresentada pelas espécies foi de: *L. cumulanta* com $0,42 \pm 0,115$ mL, *L. leptodactyla* com $0,43 \pm 0,130$ mL e *L. uruguayensis* com $0,43 \pm 0,108$ mL.

Tabela 4: Resumo dos resultados do General Linear Model (GLM, distribuição quasibinomial) comparando a proporção de volume do quelípodo hipertrofiado e o corpo entre as espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*.

	<i>df</i>	Deviance	Residual <i>df</i>	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
NULL	-	-	44	2,5020	-	-
Espécies	2	0,0037827	42	2,4982	0,0329	0,9676

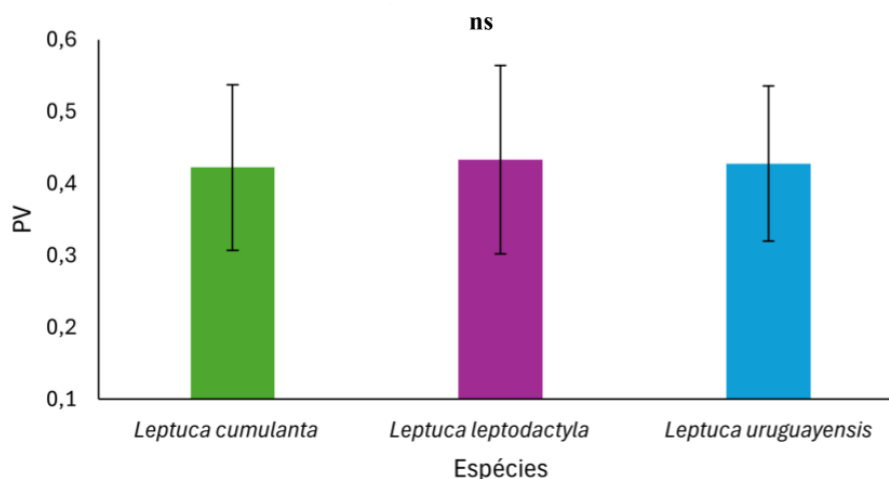


Figura 4: Proporção de volume (PV) do quelípodo hipertrofiado e o corpo do animal em função das espécies de caranguejos chama-marés: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. Barras de erro indicam $\pm$ o desvio padrão em relação às médias e ns= não houve diferença estatística.

6.2.3. Proporção de peso úmido

A proporção do quelípodo hipertrofiado e o corpo do animal entre as espécies não diferiu entre as espécies (ANOVA de uma via, $F_{(2,42)}=1,77$, $p=0,182$) (Figura 5). O valor médio de proporção de peso úmido das espécies foi: *L. cumulanta* com $0,37 \pm 0,044$ g, *L. leptodactyla* com $0,40 \pm 0,080$ g, *L. uruguayensis* com $0,41 \pm 0,060$ g.

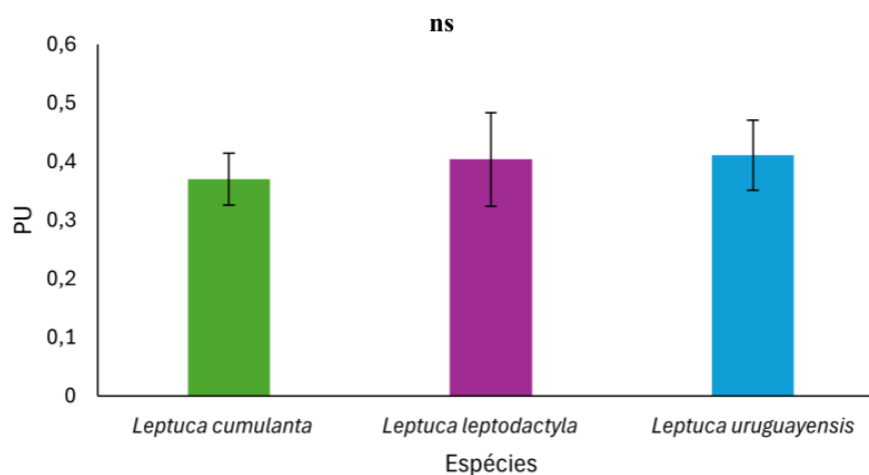


Figura 5: Proporção de peso úmido (PU) do quelípodo hipertrofiado e o corpo do animal em função das espécies de caranguejos chama-marés: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. Barras de erro indicam $\pm$ o desvio padrão em relação às médias e ns= não houve diferença estatística.

6.2.4. Proporção de peso seco

Não houve diferença na proporção de peso seco do quelípodo hipertrofiado e do corpo do animal entre as espécies de caranguejos-chama-marés estudadas (GLM, distribuição quasibinomial, $p=0,055$, Tabela 5) (Figura 6). Os valores médios de peso seco apresentados pelas espécies foi de: *L. cumulanta* com $0,53 \pm 0,070$ g, *L. leptodactyla* com $0,62 \pm 0,160$ g e *L. uruguayensis* com $0,62 \pm 0,116$ g.

Tabela 5: Resumo dos resultados do General Linear Model (GLM, distribuição quasibinomial) comparando a proporção de peso seco do quelípodo hipertrofiado e o corpo entre as espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*.

	<i>df</i>	Deviance	Residual <i>df</i>	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
NULL	-	-	44	3,1494	-	-
Espécies	2	0,36177	42	2,7876	2,8927	0,06653

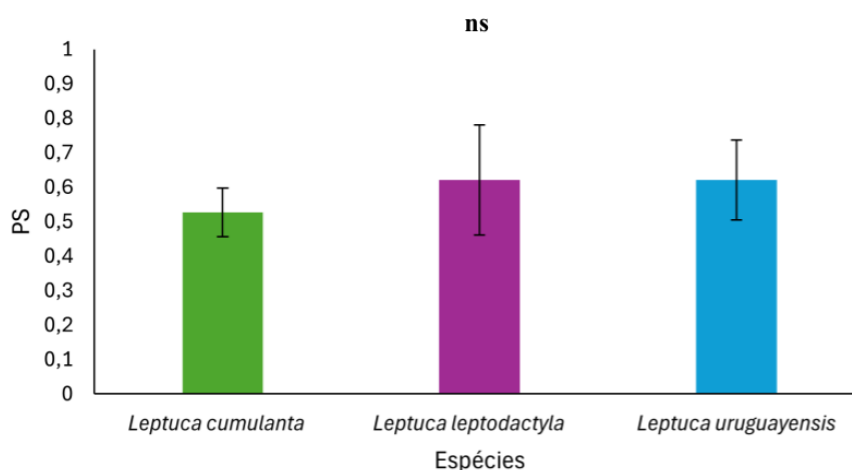


Figura 6: Proporção de peso seco (PS) do quelípodo hipertrofiado e o corpo do animal em função das espécies de caranguejos chama-marés: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L.*

uruguayensis. Barras de erro indicam $\pm$ o desvio padrão em relação às médias e ns= não houve diferença estatística.

6.2.5. Proporção superfície/volume

Não houve diferença entre a proporção superfície/volume do quelípodo hipertrofiado entre as espécies (GLM, distribuição quasibinomial, $p=0,127$, Tabela 6) (Figura 7). A média de superfície/volume dos organismos foi de: *L. cumulanta* com $16,73 \pm 6,19$ mm/mL, *L. leptodactyla* com $21,03 \pm 7,06$ mm/mL e *L. uruguayensis* com $17,53 \pm 4,96$ mm/mL.

Tabela 6: Resumo dos resultados do General Linear Model (GLM, distribuição quasipoisson) comparando a proporção superfície/volume do quelípodo hipertrofiado entre as espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*.

	<i>df</i>	Deviance	Residual <i>df</i>	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
NULL	-	-	44	90,030	-	-
Espécies	2	8,3568	42	81,673	2,0634	0,1397

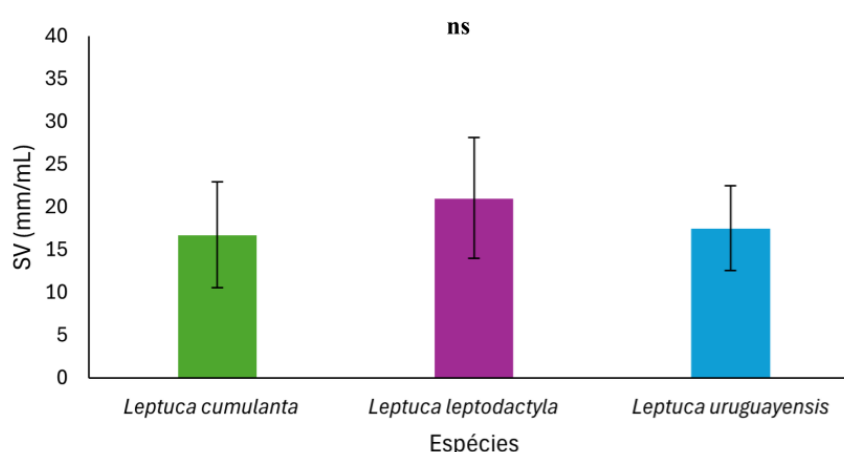


Figura 7: Proporção de superfície/volume (SV) do quelípodo hipertrofiado em função das espécies de caranguejos chama-marés: *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. Barras de erro indicam $\pm$ o desvio padrão em relação às médias e ns= não houve diferença estatística.

7. Discussão

Os resultados obtidos permitiram concluir que a espécie *Leptuca cumulanta* possui densidades menores quando comparadas com *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*. As temperaturas obtidas mostraram que *L. leptodactyla* habita regiões com as maiores temperaturas máximas, apesar de habitar áreas com temperaturas médias e mínimas semelhantes às de *L. cumulanta* e *L. uruguayensis*. A comparação das proporções métricas entre as espécies mostrou que apenas a proporção de tamanho do quelípodo hipertrofiado e corpo de *L. cumulanta* diferiu da *L. leptodactyla* e da *L. uruguayensis*, pois as outras medições (i.e. proporção de volume, peso úmido e seco do quelípodo/ corpo e superfície/volume do quelípodo) não diferiram entre as espécies. Desta forma, apesar das diferenças que foram observadas nos resultados, nossa hipótese de que *L. leptodactyla* habita regiões mais expostas e quentes devido ao formato do seu quelípodo, foi refutada. Entretanto, nós demonstramos que a *L. leptodactyla* é, neste estudo, a espécie que habita regiões com as maiores temperaturas médias máximas do mesolitoral.

A menor densidade encontrada para *L. cumulanta* em comparação com as outras espécies (*L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*) pode estar relacionado à expansão de distribuição geográfica recente desta espécie para a região sudeste e sul do Brasil devido às mudanças do clima (Checon & Costa, 2017; Arakaki et al, 2020). A distribuição de *L. cumulanta* nesta região é muito mais recente quando comparada com *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis* que são nativas e já habitavam a região anteriormente (Checon & Costa, 2017; Arakaki et al, 2020). A espécie *L. cumulanta* habitava anteriormente a região Norte e Nordeste do país, até ser encontrada no Espírito Santo e Rio de Janeiro há menos de 15 anos atrás (Thurman et al, 2013). Apesar dos trabalhos de Checon & Costa (2017), Arakaki et al (2020) e Borges et al (2024) mostrarem que esta espécie está estabelecida na região pelo sucesso reprodutivo já observado (i.e., fêmeas ovígeras), a densidade de *L. cumulanta* vem aumentando ao longo do tempo. Nossos resultados corroboram que esta espécie está bem estabelecida na região e que a densidade de fêmeas já é igual à da espécie nativa *L. uruguayensis* e difere apenas de *L. leptodactyla* nas áreas analisadas, enquanto os machos ainda têm a menor densidade dentre as 3 espécies.

Assim como foi descrito por Checon & Costa (2017), Arakaki et al (2020) e Borges et al (2024), as áreas de distribuição das espécies no entremarés foram identificadas visualmente pelos organismos e seguiam os padrões de vegetação, sedimento e zonação já observados

anteriormente. A caracterização térmica das zonas de ocorrências destas 3 espécies permite uma análise do contexto térmico desses congêneres. A nossa hipótese que *L. leptodactyla* habita regiões mais quentes (i.e. não vegetadas) devido a sua maior capacidade de termorregulação foi parcialmente corroborada, uma vez que esta espécie realmente habita regiões que atingem as maiores temperaturas, apesar de não diferir das outras espécies quanto às temperaturas mínimas e médias. Essa distribuição em regiões mais arenosas na parte superior do mesolitoral já foi observada por outros estudos (Thurman et al, 2013; Checon & Costa, 2017; Arakaki et al, 2020; Sanches et al, 2023; Borges et al, 2024). Entretanto, apesar da comparação térmica demonstrar que há diferença apenas nas temperaturas máximas da área de distribuição, isso pode significar que esta espécie será menos afetada pelo aumento da temperatura devido às mudanças climáticas e ter maior vantagem na competição com espécies congêneres (IPCC, 2021; Borges et al, 2024). Já foi observado por De Grande et al (2021b) que as larvas de *L. leptodactyla* suportam temperaturas máximas maiores que a *L. uruguayensis* e iguais às de *L. cumulanta*, enquanto a *L. cumulanta* possui menor tolerância a temperaturas mínimas que as outras duas espécies. O estudo de Sanches et al (2023) utilizando adultos também observou que *L. leptodactyla* possui maior tolerância (CT_{máx}) a altas temperaturas que *L. uruguayensis*. Neste trabalho também foi observado que *L. leptodactyla* habita regiões mais expostas e aumenta sua atividade na superfície em altas temperaturas (acima de 27°C), enquanto a *L. uruguayensis* habita regiões mais vegetadas e diminui sua atividade em superfície em altas temperaturas (acima de 27°C). Desta forma, o presente estudo demonstra que a temperatura máxima maior da área de *L. leptodactyla* em comparação com as outras espécies podem influenciar na distribuição desses organismos, afinal a temperatura é um fator que afeta o seu período de atividade, como visto no estudo citado acima.

Os resultados do presente estudo sobre a variação morfológica do quelípodo hipertrofiado entre espécies evidenciam que o morfotipo de *L. cumulanta* possui uma menor proporção em relação à largura da carapaça do animal, enquanto *L. uruguayensis* e *L. leptodactyla* não diferem entre si. Essa variação morfológica do quelípodo hipertrofiado já foi estudada anteriormente por Rosenberg (2002) a nível interespecífico e De Grande et al (2021a) a nível intraespecífico. Rosenberg (2002) discute como essa variação ocorre principalmente no quelípodo hipertrofiado e destaca as diferenças morfométricas entre as espécies de caranguejos-chama-marés. Entretanto, a diferença nesta variação de forma interespecífica foi

encontrada neste estudo apenas em relação a proporção de tamanho do quelípodo hipertrofiado/corpo do animal. Enquanto isso, De Grande et al. (2021a) analisaram essa diferença morfológica antes e depois da regeneração do quelípodo hipertrofiado em *L. uruguayensis* e observaram que quelípodos mais alongados e delgados possuem maior capacidade de termorregulação que os quelípodos menores e mais robustos. Estudos anteriores já evidenciaram que o quelípodo hipertrofiado de *L. cumulanta* possui um formato mais robusto e menos alongado que o das espécies *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis* (Crane, 1975; Masunari et al, 2020). Entretanto, o estudo de De Grande et al. (2021a) afirma que quelípodos curtos e mais robustos possuem menor capacidade de termorregulação, indicando que os nossos resultados que evidenciam a menor proporção de tamanho da *L. cumulanta* podem indicar que esta espécie possui uma menor capacidade de termorregulação e, conseqüentemente, uma menor distribuição em áreas expostas e mais quentes em comparação às outras espécies que não diferiram entre si. Todavia, os resultados obtidos da caracterização térmica demonstram que apesar da diferença na proporção de tamanho entre o quelípodo hipertrofiado e o corpo do animal, *L. cumulanta* habita regiões com temperaturas semelhantes à espécie *L. uruguayensis* e ambas diferem nas temperaturas médias máximas da *L. leptodactyla*. Desta forma, estes resultados refutam a nossa hipótese de que *L. leptodactyla* é a espécie que habita regiões mais quentes devido ao seu quelípodo hipertrofiado ser mais alongado e fino.

Estudos anteriores relacionando a variação morfológica com a distribuição já foram realizados em *Aegla* e peixes ciclídeos (Barría et al, 2011; Sampaio et al, 2013). No estudo de Barría et al (2011) foi observado que a diferença morfológica interespecífica influenciava na distribuição de *Aeglas*, mas que essa variação pode estar relacionada também à pressão de predação de outros organismos. Nosso estudo encontrou que apesar da diferença morfológica encontrada (i.e. proporção de tamanho) a distribuição térmica dessas espécies não está sendo influenciada por esta variação morfológica do quelípodo hipertrofiado. Já o estudo de Sampaio et al (2013) mostrou que a variação interespecífica leva a diferentes formas de exploração dos recursos do ambiente e que a diferença morfológica pode ser usada para prever a ecologia da espécie em ciclídeos (Sampaio et al, 2013). Entretanto, nossos resultados demonstraram que a variação morfológica do quelípodo hipertrofiado não é uma boa preditora da ecologia de caranguejos-chama-maré. Ambos analisaram a relação da variação morfológica de forma intra e interespecífica (Barría et al, 2011; Sampaio et al, 2013). Os resultados destes estudos trazem

que a variação morfológica intra e heteroespecífica auxilia a caracterizar o nicho da espécie, podendo facilitar a predição do ambiente que o organismo habita baseado na variação morfológica que ele apresenta. Entretanto, como já foi observado por Checon & Costa (2017) a variação morfológica para caranguejos-chama-marés pode não ser o mais indicado para prever a ecologia da espécie, visto que este estudo mostrou que a variação morfológica nos apêndices bucais não influenciou na ocupação no habitat entre 7 espécies de caranguejos-chama-marés que coabitam. Nosso estudo apesar de encontrar diferença morfológica no quelípodo hipertrofiado em uma das proporções medidas (i.e. tamanho), demonstrou que ela não influencia na distribuição e nem é uma boa preditora da ecologia do organismo modelo utilizado. Há a possibilidade de que a variação morfológica em outras estruturas em chama-marés possa auxiliar melhor a definir a ecologia desses organismos e influenciar nessa distribuição.

A análise da proporção volumétrica do quelípodo hipertrofiado não diferiu entre as espécies. Era esperado que *L. leptodactyla* tivesse um menor volume devido ao formato do seu quelípodo ser mais alongado e delgado que as outras espécies como observado nas chaves de identificação (Crane, 1975; Masunari et al, 2020). Entretanto, nós demonstramos que a proporção volumétrica do quelípodo hipertrofiado das espécies aqui estudadas se assemelham muito, apesar das diferenças no formato e tamanho dos quelípodos de cada espécie. Todavia, a metodologia utilizada pode ter sido inadequada para esta avaliação, considerando o pequeno tamanho das espécies estudadas. Objetos maiores deslocam mais água, tornando esse efeito mais visível nos experimentos. Como o organismo modelo deste estudo é de pequeno porte, isso pode ter afetado a precisão dos dados. De acordo com o Princípio de Arquimedes, que mede o volume pelo deslocamento de água (Min & Kathiresan, 2021), quanto menor o objeto, maior é a necessidade de usar vidrarias de alta precisão, o que dificulta a obtenção de dados detalhados. Portanto, outros métodos devem ser considerados para medir o volume desses organismos em trabalhos futuros.

Nesse estudo, não observamos diferença nas massas dos quelípodos, tanto para a proporção do peso seco como para o peso úmido entre as espécies. De Grande et al (2021) obtiveram resultados parecidos ao não encontrar diferenças no peso seco ao comparar diferentes morfotipos de quelípodo para a espécie *L. uruguayensis*. Desta forma, podemos observar que a variação morfológica interespecífica e intraespecífica não demonstraram nestes

casos uma diferença no peso seco e para este estudo, no peso úmido também. Estes resultados podem evidenciar que apesar da diferença na forma e tamanho dos quelípodos, a massa do quelípodo tende a se manter semelhante, o que pode estar relacionado ao gasto energético da movimentação deste quelípodo durante o display de aceno. Assim, a vantagem do quelípodo maior e alongado pode estar relacionada apenas com a maior proporção de tamanho em relação a carapaça, pois a sua massa se mantém semelhante à de um quelípodo mais robusto.

A nossa hipótese era de que *L. leptodactyla* possui a maior proporção de superfície/volume devido ao comprimento do seu quelípodo. Entretanto, não houve diferença significativa entre os quelípodos de *L. leptodactyla*, *L. uruguayensis* e *L. cumulanta*; isto pode indicar que, apesar dos quelípodos divergirem morfológicamente, essa proporção de superfície/volume se manteve semelhante. Uma hipótese a ser investigada é a de que esta simetria pode demonstrar que talvez quelípodos mais alongados sejam mais finos e que quelípodos mais robustos sejam mais curtos, mantendo assim uma proporção média semelhante para os outros parâmetros aqui analisados (i.e., proporção de volume, peso úmido e seco), ou seja, uma diferença apenas na proporção de tamanho do quelípodo em relação ao corpo. Isto pode estar relacionado às temperaturas médias semelhantes das áreas de distribuição destas espécies, afinal a diferença morfológica pode não estar influenciando diretamente na capacidade de termorregulação dos organismos e na sua capacidade de ocupar áreas com temperaturas médias semelhantes. Desta forma, seria interessante que estudos futuros investiguem se a simetria na superfície/volume entre diferentes formatos de quelípodos hipertrofiados em diferentes espécies está relacionada a proporção em que quelípodos mais finos possuem maior tamanho e quelípodos robustos possuem menor tamanho.

Ao analisar estes resultados em um cenário de aumento da temperatura global devido às mudanças do clima, pode-se observar que *L. leptodactyla* é, dentre as três espécies estudadas, a que possui maior vantagem térmica frente a esses efeitos. Afinal, ao habitar desde regiões expostas e com as maiores temperaturas até regiões vegetadas, esta espécie demonstra uma maior capacidade de enfrentar as altas temperaturas do que as espécies *L. uruguayensis* e *L. cumulanta*. Entretanto, apesar de não encontrar diferenças em todas as comparações entre *L. leptodactyla* e as outras espécies, a sua distribuição em áreas mais expostas e com as maiores temperaturas é observado neste e em outros estudos (Checon & Costa, 2017; Sanches et al, 2023, Borges et al, 2024). Desta forma, é possível que a distribuição de *L. leptodactyla* possa

ser influenciada por um conjunto de fatores não estudados nesta pesquisa como a granulometria do sedimento (Checon & Costa, 2017), o nível de inundação (Borges et al, 2024) e o nível de sombreamento (Checon & Costa, 2017; Sanches et al, 2023), e não apenas por um destes. Por outro lado, *L. cumulanta* demonstra uma maior vulnerabilidade frente ao aumento da temperatura, pois é uma espécie recente na região e que não é uma boa competidora em relação a *L. uruguayensis* que habita as mesmas temperaturas (Thurman et al, 2013; Arakaki et al, 2020). Neste contexto de mudanças do clima, a competição entre as espécies filogeneticamente próximas e de tamanho semelhante já foi comprovada ser mais intensa do que com espécies maiores (Borges et al, 2024). Por isso, quanto mais informações sobre como essas espécies se distribuem e lidam com as temperaturas, maiores as chances de prever suas respostas frente a essas alterações climáticas.

Os dados deste estudo permitem concluir que as diferenças morfológicas no quelípodo hipertrofiado dos machos não está relacionada a distribuição diferencial das espécies *Leptuca cumulanta*, *L. leptodactyla* e *L. uruguayensis*, que habitam a região do entremarés deste manguezal. Apesar de apresentar a menor proporção de tamanho, *L. cumulanta* habita regiões com temperaturas iguais às de *L. uruguayensis*. Entretanto, *L. uruguayensis* possui proporção de tamanho semelhante à de *L. leptodactyla*, mas elas habitam regiões com temperaturas máximas diferentes. Portanto, os resultados evidenciam que a distribuição diferencial não está sendo influenciada pelas diferenças morfológicas dos quelípodos hipertrofiados dos caranguejos-chama-marés. Desta forma, já foi observado que a nível intraespecífico a variação na morfologia do quelípodo hipertrofiado pode influenciar na sua distribuição, porém como analisado neste estudo a nível interespecífico outros fatores abióticos ou bióticos podem estar influenciando nesta distribuição diferencial.

8. Referências

- Antão, L.H., Bates, A.E., Blowes, S.A. et al. 2020. Temperature-related biodiversity change across temperate marine and terrestrial systems. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 927–933.
- Arakaki, J.Y., De Grande, F.R., Arvigo, A.L., et al. 2020. Battle of the borders: Is a range-extending fiddler crab affecting the spatial niche of a congener species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 532, 151445.

Backwell, P.R.Y., Christy, J.H., Telford, S.R., et al. 2000. Dishonest signaling in a fiddler crab. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 719–724.

Barría, E.M., Sepúlveda, R.D., Jara, C.G. 2011. Morphologic Variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from Central-Southern Chile: Interspecific Differences, Sexual Dimorphism, and Spatial Segregation. *Journal of Crustacean Biology*, 31, 231–239.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.

Borges, J.S., Arakaki, J.Y., Costa, T.M., & De Grande, F.R. 2024. Goliath is not the enemy: Fiddler crab species of similar size are stronger competitors than their larger adversaries in the climate change context. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 299, 108657.

Canals, M., Alfaro, C., Veloso, C., et al. 2013. Tolerancia a la desecación y sobreposición del nicho térmico entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* y un posible control biológico, la araña tigre *Scytodes globula*. *Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología*, 72, 52-60.

Checon, H.H., Costa, T.M. 2017. Fiddler crab (Crustacea: Ocypodidae) distribution and the relationship between habitat occupancy and mouth appendages. *Marine Biology Research*, 13, 618-629.

Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333, 1024–1026.

Cordeiro, C.A.M.M., Costa, T.M., 2010. Evaluation of solid residues removed from a mangrove swamp in the São Vicente estuary, SP, Brazil. *Marine Pollution Bulletin* 60, 1762–1767.

Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the world: Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton University Press. 1276.

Darnell, M.Z., Fowler, K.K., Munguia, P. 2013. Sex-specific thermal constraints on fiddler crab behavior. *Behavioral Ecology*, 24, 997–1003.

Darnell, M.Z., Munguia, P. 2011. Thermoregulation as an alternate function of the sexually dimorphic fiddler crab claw. *The American Naturalist*, 178, 419–428.

De Grande, F.R., Colpo, K.D., Queiroga, H., et al. 2018. Contrasting activity patterns at high and low tide in two Brazilian fiddler crabs (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 38, 407–412.

De Grande, F.R., Fogo, B.R., Costa, T.M. 2021a. Losers can win: Thermoregulatory advantages of regenerated claws of fiddler crab males for establishment in warmer microhabitats. *Journal of Thermal Biology*, 99, 102952.

De Grande, F.R., Arakaki, J.Y., Marochi, M., et al. 2021b. Cold water temperatures define the poleward range limits of South American fiddler crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 260, 107494.

Estevo, C.A., Nagy-Reis, M.B., Nichols, J.D. 2017. When habitat matters: Habitat preferences can modulate co-occurrence patterns of similar sympatric species. *Plos One* 12(7), e0179489.

Hooper, D., Adair, E., Cardinale, B. et al. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105–108.

Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50, 346–363.

Jimenez, P.J., Vorsatz, L.D., Costa, T.M., et al. 2022. Temperature extremes and sex-related physiology, not environmental variability, are key in explaining thermal sensitivity of bimodal-breathing intertidal crabs. *Frontiers in Marine Science*, 9, 858280.

Kaspari, M., Clay, N., Lucas, J., Yanoviak, S., Kay, A. 2015. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology*, 21, 1092-1102.

Lagerspetz, K.Y.H., & Vainio, L.A. 2006. Thermal behaviour of crustaceans. Cambridge University Press, 81, 237–258.

Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, S., Connors, C., Péan, S. et al. 2021. IPCC, 2021: Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Maclean, I.M.D., Austin, G.E., Rehfish, M.M., et al. 2008. Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Global Change Biology*, 14.

Masunari, S., Martins, S.B., Anacleto, A.F.M. 2020. An illustrated key to the fiddler crabs (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from the Atlantic coast of Brazil. *ZooKeys* 943, 1–20.

McCraith, B.J., Gardner, L.R., Wetthey, D.S., et al. 2003. The effect of fiddler crab burrowing on sediment mixing and radionuclide profiles along a topographic gradient in a southeastern salt marsh. *Journal of Marine Research*, 61, 359–390.

Min, W.W., Kathiresan, K. 2021. Burrow morphologies, crab characteristics and soil properties in different seasons across intertidal areas of a restored mangrove forest. *Journal of Sea Research*, 177, 102111.

Munguia, P., Backwell, P.R.Y., Darnell, M.Z. 2017. Thermal constraints on microhabitat selection and mating opportunities. *Animal Behaviour*, 123, 259-265.

Nobbs, M., and S. J. Blamires. 2015. Spatiotemporal distribution and abundance of mangrove ecosystem engineers: burrowing crabs around canopy gaps. *Ecosphere* 6, 84.

Prefeitura da Estância Balneária de Praia Grande. Perfil da Cidade. Disponível em: <https://www2.praiagrande.sp.gov.br/cidade/perfil>. Acesso em: 15 setembro 2024.

Rosenberg, M.S. 2002. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 147–162.

Sanches, F.H.C., De Grande, F.R., Costa, T.M., et al. 2023. Sharing is living: The role of habitat heterogeneity in the coexistence of closely related species. *Ecology and Evolution*, 13.

Sampaio, A.L.A., Pagotto, J. P. A., & Goulart, E. 2013. Relationships between morphology, diet and spatial distribution: testing the effects of intra and interspecific morphological variations on the patterns of resource use in two Neotropical Cichlids. *Neotropical Ichthyology*, 11, 351–360.

R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Shih, H.T., Ng, P.K., Davie, P.J., et al. 2016. Systematics of the family Ocypodidae Rafinesque, 1815 (Crustacea: Brachyura), based on phylogenetic relationships, with a reorganization of subfamily rankings and a review of the taxonomic status of *Uca* Leach, 1814, sensu lato and its subgenera. *Raffles Bulletin of Zoology*, 64, 139-175.

Tang, J., Zhou, S. 2011. The importance of niche differentiation for coexistence on large scales. *Journal of Theoretical Biology*, 273, 32-36.

Thurman, C. L., Faria, S. C., McNamara, J. C. 2013. The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 6, 1-21.

Venables, W.N., & Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S* (4th ed.). Springer, ISBN 978-0-387-95457-9.

Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G. B., Campbell, A. H. et al. 2014. The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 1789.

Vinagre, C., Leal, I., Mendonça, V., Madeira, D. et al. 2016. Vulnerability to climate warming and acclimation capacity of tropical and temperate coastal organisms. *Ecological Indicators*, 62, 317–332.

Wickham, H., & Bryan, J. 2023. readxl: Read Excel Files. R package version 1.4.3. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.

Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, ISBN 978-3-319-24277-4.

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., et al. 2019. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4, 1686.

Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. 2023. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.3. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

Windsor, A., Crowe, M., Bishop, J. 2005. Determination of temperature preference and role of the enlarged cheliped in thermoregulation in male sand fiddler crabs, *Uca pugilator*. *Journal of Thermal Biology*, 30, 37–41.

PARECER FINAL DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

Discente: ANA CAROLINA FRANCELINO

Título: "A variação morfológica dos quelípodos hipertrofiados entre as espécies de chama-marés pode influenciar na ocupação de diferentes nichos térmicos?"

Orientador: Profa. Dra. Tânia Marcia Costa

Curso/Habilitação: Bacharelado em Ciências Biológicas/Biologia Marinha

COMISSÃO EXAMINADORA	CONCEITO
Profa. Dra. Tânia Marcia Costa	APROVADA
MSC. Márcio Camargo Araújo João	Aprovado

PARECER:

A discente Ana Carolina Francelino apresentou, com excelência, seu trabalho de conclusão de curso, mostrando competência na escrita, apresentação e defesa de seu trabalho. Assim, conclui-se aprovado para concluir seu curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, com habilitação em Biologia Marinha.

CONCEITO FINAL:

A Comissão Examinadora abaixo assinada conclui que a discente **Ana Carolina Francelino** obteve o seguinte conceito:

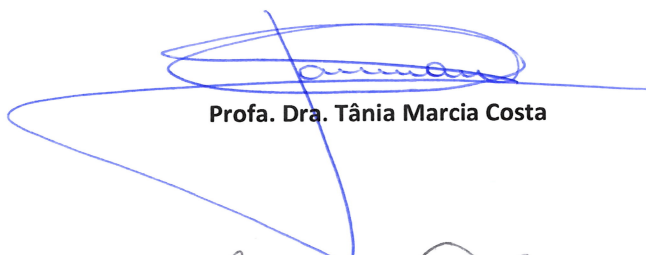


APROVADO

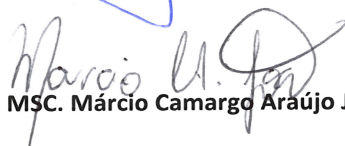


REPROVADO

São Vicente, 06 de dezembro de 2024.



Profa. Dra. Tânia Marcia Costa



MSC. Márcio Camargo Araújo João