

Primeira evidência de Autotomia com Quelípode em regeneração no caranguejo *Portunus monspeliensis* do Miocénico Inferior de Portugal

Carlos Neto de Carvalho¹ & Pedro Marrecas²

¹Serviço de Geologia do Município de Idanha-a-Nova, Geopark Naturtejo Mundial da UNESCO, Centro Cultural Raiano, Av. Joaquim Morão 6060-101 Idanha-a-Nova, Colaborador do Earth Surface Processes Group (RG2) – Instituto Dom Luiz, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa. Membro do Centro Português de Geo-História e Pré-História. E-mail: carlos.praedichnia@gmail.com.

²Investigador independente. E-mail: pedro.marrecas@gmail.com

Aceite para publicação após revisão: 18-12-2022

Resumo

A autotomia, correspondente à perda voluntária de um membro como mecanismo de defesa face ao iminente ataque de um predador, a agressão intraespecífica ou a infecção, seguido de regeneração durante os processos de muda ou ecdise, é um comportamento comum nos crustáceos decápodes. No registo fóssil, contudo, as evidências de autotomia são apenas circunstanciais. No presente trabalho apresentamos a primeira evidência clara de autotomia seguida de regeneração em *Portunus monspeliensis* do Burdigaliano de Bicas-Foz da Fonte (Miocénico Inferior, Portugal). Nesta espécie homochelica, a regeneração parcial de um dos quelípodes mostra clara assimetria dimensional, tendo o indivíduo perecido antes de realizar o número de mudas necessário para a regeneração total do membro.

Palavras-chave: Autotomia; comportamento defensivo; regeneração parcial; caranguejo homochelico; *Portunus monspeliensis*; Miocénico Inferior; Portugal.

Abstract

Autotomy, corresponding to the voluntary rejection of a limb as a defense mechanism against an imminent attack by a predator, intraspecific aggression or infection, followed by regeneration during ecdysis, is a common behavior in decapod crustaceans. In the fossil record, however, the evidence for autotomy is only circumstantial. In the present work we describe the first clear evidence of autotomy followed by regeneration in *Portunus monspeliensis* from the Burdigalian of Bicas-Foz da Fonte (Lower Miocene, Portugal). In this homochelic species, the partial regeneration of one of the chelipeds shows clear dimensional asymmetry, with the individual perishing before performing the necessary number of molts for the regeneration of the total sized limb.

Key-words: Autotomy; defensive behavior; partial regeneration; homochelic crab; *Portunus monspeliensis*; Lower Miocene; Portugal.

1. Introdução

Os “verdadeiros caranguejos” pertencentes à infraordem Brachyura são um dos grupos de crustáceos mais bem sucedidos do ponto de vista evolutivo, ocupando actualmente a maioria dos habitats marinhos, mas também terrestres. No registo paleontológico, este grupo de decápodes encontra-se normalmente representado apenas pelos dígitos móveis ou pinças, as partes mais mineralizadas do exosqueleto, uma vez que estes animais desarticulam-se rapidamente após a morte e as suas carapaças, geralmente pouco mineralizadas, são rapidamente dissolvidas.

Em Portugal, as ocorrências dos Brachyura poderão ter uma origem precoce em relação ao que se conhece actualmente no resto do mundo, através de pistas de locomoção típicas encontradas no Jurássico Médio da “Praia Jurássica de S. Bento” do Bajociano superior, ~169 Ma; Neto de Carvalho et al., 2016). Não obstante, os primeiros achados de restos esqueléticos datam do Oxfordiano médio (Jurássico Superior) da Formação de Cabaços (Wehner, 1988; Müller et al., 2000), incluindo as espécies *Longodromites excisus* (v. Meyer), *Pithonoton marginatum* v. Meyer e *Eodromites grandis* (v. Meyer) (Mateus et al., 2013). No Kimmeridgiano da Praia do

Salgado-Sul encontra-se a localidade-tipo de *Psilodictyon tubiformis* Fürsich, e ainda *Macanopsis planiformis* Muñiz & Mayoral, icnofósseis atribuídos a comportamentos de habitação e reprodutivos de Brachyura ainda desconhecidos (Neto de Carvalho, 2016a). Apesar do Cretácico marinho português ter um enorme potencial para a preservação de restos de caranguejos, e destes serem genericamente identificados em trabalhos de cariz estratigráfico, paleontológico ou de cartografia geológica, nunca foram estudados do ponto de vista taxonómico, apesar de se conhecerem restos de crustáceos excepcionalmente preservados em algumas unidades (e.g., Neto de Carvalho, 2016b).

Já os caranguejos do Neogénico encontram-se mais bem estudados, desde o trabalho pioneiro de Fontanes (1884). Para tal, muito contribuíram os estudos taxonómicos de Veiga Ferreira (1954, 1958, 1964-65, Zbyszewski & Veiga Ferreira, 1962, Kotchetoff et al., 1975), aos quais se associa Galopim de Carvalho (1959) que, em unidades do Miocénico Inferior e Médio, identificaram: *Calappa heberti* Brocchi (restos de carapaça, quelípodas e dedos móveis no Miocénico Médio da praia do Penedo Norte e em Portimão); “*Dorippe* aff. *lanata*”, hoje *Medorippe* aff. *lanata* (Linnaeus) (uma carapaça dorsal completa do Miocénico Médio de Lisboa); “*Neptunus granulatus*” (numerosos exemplares completos, pinças e dedos móveis provenientes do Miocénico Inferior e Médio de várias localidades da Península de Setúbal), entretanto revista como *Portunus monspeliensis* (A. Milne Edwards); *Portunites* aff. *incerta* Bell (uma carapaça mal preservada e incompleta do Miocénico Médio de Lisboa); “*Achelous delgadoi*” Fontanes, hoje incluído no género *Portunus* (Schweitzer et al., 2010); o também portunídeo *Scylla* sp., incluindo grande quelípode e dedo móvel atribuídos a possível nova espécie (Miocénico Médio de Ribeira da Laje e Miocénico Inferior da Praia das Bicas); e finalmente Portunidae indet. Sobre estes trabalhos têm vindo a ser feitas revisões

taxonómicas, com destaque para Förster (1979), que incluiu a espécie *Neptunus granulatus* no género *Portunus*, mais tarde sinonimizada com a espécie *Portunus monspeliensis* por Müller (1984). Mais recentemente, Hyžný et al. 2020 incluiu as formas de *Neptunus granulatus* descritas por Zbyszewski & Veiga Ferreira (1962) no Miocénico da Ilha de Santa Maria (Açores) em *Portunus* sp.. No Penedo Norte, sem dúvida um sítio paleontológico referencial para o estudo dos crustáceos miocénicos em Portugal, foi descrita recentemente a nova espécie *Calappilia erwinhartei* (Waillard et al., 2020) com base numa única carapaça encontrada nas mesmas unidades de onde provêm os nossos exemplares de *Portunus monspeliensis* (Burdigaliano).

Das formas pliocénicas e pleistocénicas, as últimas encontradas sobretudo em contextos arqueológicos, não faremos menção pela relação taxonómica directa com as espécies que vivem actualmente nas costas portuguesas.

A autotomia é a amputação voluntária de uma parte do corpo de um animal, um mecanismo comum de escape face a um ataque predatório ou agressão intraspecífica (Juanes & Smith, 1995). A autotomia é um importante mecanismo de sobrevivência imediata face a uma acção predatória, agressão intraspecífica ou a provável infecção resultante de um membro fracturado. Muitos crustáceos decápodes possuem a capacidade de autotomia e regeneração de membros (Wood & Wood, 1932). De forma a escapar de um predador, muitos decápodes autotomizam qualquer um ou vários dos seus membros, incluindo quelípodas, pereópodes ou membros locomotores, assim como os membros utilizados na natação (5º par de pereópodes). Este comportamento só circunstancialmente tem sido descrito no registo fóssil dos decápodes, de acordo com Feldmann (2003); veja-se Luque et al. (2021). No presente trabalho apresentamos a primeira evidência clara de autotomia seguida de regeneração em caranguejos fósseis. Nesta espécie homoquémica, a regeneração parcial

de um dos quelípodes mostra clara assimetria dimensional, tendo o indivíduo perecido antes de realizar o número de mudas necessário para a regeneração total do membro, tal como é reconhecido na actualidade para várias espécies do género *Portunus*.

2. Materiais e Métodos

Dezenas de nódulos com caranguejos em excelente estado de preservação foram encontrados por um dos signatários do presente trabalho (P.M.), em níveis de biocalcarenitos e de margas, entre a Praia do Penedo e a Praia da Foz da Fonte (flanco meridional do sinclinal de Albufeira, Península de Setúbal). O exemplar em estudo foi encontrado num destes nódulos que, por erosão diferencial, se destacam das arribas entre o sul da Praia das Bicas e a Praia de Foz da Fonte. Estes nódulos carbonatados encontram-se na zona intermareal e são rapidamente destruídos por ação das ondas. Nenhum dos exemplares obtidos para estudo foi recolhido em contexto estratigráfico mas provêm da unidade de “Calcarenitos e margas de Foz da Fonte e do Penedo Sul” (Manupella et al., 1999). A idade $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ obtida por Antunes et al. (1995) para esta unidade é de ~20-17,6 Ma (Burdigaliano: Miocénico Inferior). A localização exacta

do sítio poderá ser facultada aos interessados a pedido aos autores.

Depois de recolhidos os nódulos foi necessário remover totalmente o sal de modo a não comprometer a sua conservação a longo prazo. A dessalinização dos nódulos é feita colocando-os em água doce, mudada frequentemente, durante algumas semanas.

A preparação foi feita por P.M. com recurso a micro-martelos pneumáticos modelo JQS-108A, com a agulha standard em tungsténio afiada de forma à ponta ficar com um ângulo mais apertado, bem como Borntun, modelo BD-0086, com uma agulha extra longa em tungsténio fabricada pela DNSONS TOOLS. O trabalho foi sendo realizado aplicando uma solução de Paraloid B72 em acetona à medida que as estruturas morfológicas dos caranguejos iam ficando expostas. No final da preparação, todos os espécimes foram estabilizados aplicando uma solução de 10% de Paraloid B72 em acetona. Da coleção existente e ainda em estudo seleccionou-se um sub-amostra de seis exemplares que foi preparada e utilizada para estudos comparativos e morfométricos, numerados CPM-BFF001 a BFF006, tendo cinco destes sido utilizados no estudo taxonómico e morfométrico presente (Tabela 1). A fêmea representada em CPM-BFF006 não foi medida por só ter sido possível preparar a face ventral. O exemplar

Tabela 1: Medidas dos exemplares utilizados para o estudo taxonómico de *P. monspeliensis* do Burdigaliano das arribas de Bicas-Foz da Fonte

Exemplar nº	Largura da carapaça (mm)	Largura frontal (mm)	Largura fronto-orbital (mm)	Largura posterior (mm)	Comprimento da carapaça (mm)
CPM-BFF001	51	12	28	20	32
CPM-BFF002	59	14	30	24	37
CPM-BFF003	74	15	38	27	44
CPM-BFF004	44	10	24	17	25
CPM-BFF005	68	15	35	25	43

central a este estudo apresenta a referência CPM–BFF001.

A totalidade de exemplares encontrados reporta-se a uma única espécie de *Portunus* Weber (1795). A preservação destes exemplares é excepcional apesar dos nódulos sofrerem rápida erosão, com a preservação usual dos dois quelípodas com toda a sua ornamentação espinhosa e da parte proximal da maioria dos pereópodes. Normalmente, a exocutícula não se encontra preservada pois foi por sua dissolução que se formou a película carbonatada que envolve os exemplares. No entanto, em nível basal da sucessão do Penedo foi possível observar pelo menos um exemplar de *P. monspeliensis* com vestígios da exocutícula sobre a carapaça dorsal, de cor castanha escura e com uma ornamentação granular grosseira. Tal significa, conjuntamente com a ausência de desarticulação dos pereópodes, que os caranguejos *P. monspeliensis* em estudo pereceram e foram preservados *in situ* fundamentalmente por causas ambientais (Gašparič et al., 2019), as quais não foram ainda apuradas.

Paleontologia sistemática

Infraordem Brachyura Latreille

Subsecção Heterotremata Guinot

Superfamília Portunoidea Rafinesque-Schmaltz

Família Portunidae Rafinesque-Schmaltz

Género *Portunus* Weber, 1795

Espécie-tipo : *Cancer pelagicus* Linnaeus

Portunus monspeliensis (A. Milne Edwards, 1860)

Fig. 1

1954. *Neptunus granulatus*; Veiga Ferreira, p. 63, Est. 1, Figs 1, 4, 7, Est. 2, Figs 8-14, Est. 3, Figs 18, 23, Est. 4, Figs 31-32, Est. 6, Figs 42, 44.

1959. *Neptunus granulatus*; Galopim de Carvalho, p. 80, Est. 1, e Est. 2, Figs 1-11.

1962. *Neptunus granulatus*; Zbyszewski & Veiga Ferreira, p. 286, Est. I, Fig. 6.

1965. *Neptunus granulatus*; Veiga Ferreira, p. 150.

1979. *Portunus granulatus*; Förster, p. 94.

1984. *Portunus monspeliensis* Müller, p. 79, Est. 62, Figs. 1-2.

2016. *Portunus monspeliensis*; Gašparič et al., p. 58.

Descrição: Os seis exemplares incluídos estudados correspondem a formas adultas de diferentes idades, com larguras máximas entre 44 e 74 mm, uma das quais representando as formas típicas homoquélidas para comparação (Fig. 1A), e o exemplar que mostra uma assimetria dimensional, com o quelípode esquerdo visivelmente de menores dimensões que o direito (Fig. 1B). Os exemplares têm uma carapaça hexagonal, bastante mais larga que comprida (razão largura/comprimento até 1.76); a maior largura é medida no nono espinho anterolateral (Tabela 1). A carapaça é ligeiramente convexa e a superfície dorsal é ornamentada com pequenos grânulos. A margem frontal expande-se para além da margem fronto-orbital, sendo rebaixada em relação a esta, apresentando um entalhe axial e dois pequenos espinhos apontados em diante seguidos de um espinho orbital interno apontado para fora, de cada lado. A margem fronto-orbital atinge cerca de 51-55% da largura máxima da carapaça. A margem supraorbital é sinuosa, marcada por duas fissuras fechadas, uma localizada na zona média e a outra próxima do dente orbital externo. A margem anterolateral é comprida e ligeiramente convexa com 9 espinhos, o primeiro dos quais externo à zona orbital, forte e apontado em diante, seguido de sete espinhos sub-triangularmente progressivamente mais pequenos e voltados para fora; o nono espinho é proeminente e afilado, atingindo cerca de 8 mm de comprimento, apontando à lateral e fazendo um quase ângulo recto com o eixo vertical. A margem posterolateral é rectilínea, terminando no seu último terço numa depressão côncava onde se move o 5º pereópode. A margem posterior é ampla, ligeiramente côncava e com bordo, com uma largura que corresponde a 71% da margem fronto-orbital. As regiões da carapaça estão bem definidas: a região protogástrica mostra lobos semicirculares

com uma crista transversal; as regiões mesogástrica e metagástrica têm forma sub-trapezoidal e são separadas por uma crista transversal mal definida; o processo mesogástrico é comprido, termiando atrás do entalhe frontal axial. A região cardíaca encontra-se bem definida, de forma pentagonal com suave depressão longitudinal, bordos anteriores rectilíneos, bordos posteriores côncavos e quase aplanados. A região intestinal mal se define e tem forma circular. A região hepática é plana e triangular. A região epibranchial é alargada, formando uma crista em arco transversal desde o nono espinho à região mesogástrica, acabando por separar as regiões epi- e mesobranchiais. Distingue-se o sulco cervical. Os sulcos branquiocárdiacos são também bem marcados, acompanhando as zonas laterais da região cardíaca. Na parte ventral do exemplar observado, o esterno torácico é largo, oval, alargado para a sua parte posterior até ao 6º esternito torácico, com suturas estreitas a mal definidas entre esternitos. Os esternitos torácicos 1–2 não são preservados, esternitos 3–4 são fundidos numa placa trapezoidal, com sulco axial atingindo a margem anterior do esternito 3, uma crista transversa interrompida a meio no esternito 4; esternitos 5–7 alongados transversalmente, arredondados na parte distal, formando epiesternitos lateralmente expandidos; o esternito 6 é o mais comprido; esternito 7 mais curto que o esternito 6; esternito 8 reduzido, sub-triangular. A sutura 2 está completa; as suturas 3/4 distintas; as suturas 4/5 a 7/8 lateralmente completas. No exemplar macho da Fig. 1, o abdómen é sub-triangular com margens lineares convergentes, sómitos abdominais 1 e 2 estreito e alargado, respectivamente, apenas o sómito 2 observável no lado ventral com um entalhe côncavo na parte distal, onde encaixa com o esternito torácico 8; sómitos abdominais 3–5 fundidos numa placa sub-trapezoidal alargada, com margens laterais ligeiramente côncavas, com quilhas transversais; sómito 6 trapezoidal, mais comprido que os sómitos 3–5, com margens laterais convexas; o telson é sub-triangular

e tão comprido como largo. O abdómen de fêmea é muito mais largo, atingindo metade da largura da carapaça, e de forma sub-circular; o sómito 1 é estreito e o 2 é largo; os sómitos 3–5 têm forma rectangular com margens laterais convexas; o sómito 6 é mais largo na zona posterior, com uma margem lateral sinuosa, convexa para a parte posterior e côncava para a anterior, com um telson triangular arredondado. Quelípodos com a mesma dimensão na forma da Fig. 1a, e assimétricos em 1b, sendo francamente mais pequeno o quelípode esquerdo nos seus vários segmentos por comparação com o direito. O *merus* ou ante-braço é alongado, com dois espinhos na margem anterior apontados para fora, e um terceiro apontado para cima; o *carpus* ou braço mostra-se mais curto, com um grande espinho a apontar para dentro. A *manus* é rectangular, com três cristas longitudinais na superfície externa e a granulação ornamental da carapaça torna-se aqui mais evidente. O *propodus* é triangular e alongado, com um comprimento semelhante à *manus*. A margem oclusal das quelas é heterodonte com um dente molariforme em forma de maçaneta na quela direita, seguida por fiada de dentes tuberosos.

Notas: A preservação de *P. monspeliensis* é normalmente deficiente, restringindo-se a pinças, *dactyla* ou dígitos móveis, ou a carapaças mal preservadas, comprimidas por compactação sedimentar, ou fracturadas (Gašparič & Ossó, 2016; Díaz-Medina et al., 2018). A preservação completa de exemplares, com a presença constante de ambos os quelípodos e dos segmentos proximais da maioria dos pereópodos, no sector Penedo-Praia da Foz da Fonte, é excepcional e só comparável com a ocorrência em calcários margosos do Miocénico Médio da Sardenha (Marangon & DeAngeli, 2009), que inclui a preservação da exocutícula com evidências da ornamentação e da pigmentação originais. No caso dos exemplares apresentados neste trabalho não existe a preservação da exocutícula, mas existem casos observados na área em estudo que

mostram essa preservação.

Actualmente, são conhecidas mais de 40 espécies fósseis válidas do género *Portunus* (Karasawa et al., 2008; Schweitzer et al., 2010). A espécie *P. monspeliensis* é o caranguejo mais abundante das formações do Burdigaliano (podendo atingir o Miocénico Médio no Penedo) em Portugal, sendo normalmente o decápode predominante onde quer que ocorra (Gašparič & Ossó, 2016). Esta espécie teve uma distribuição paleogeográfica alargada durante o Miocénico, nos ambientes subtidais das margens atlântica, mediterrânica e paratétis, tendo sido reconhecida em formações na Austria, França, Hungria, Itália, Malta, Portugal, Espanha, Eslovénia, Bósnia, Egipto e Península de Sinai (Gašparič & Ossó,

2016; Gašparič et al., 2019). A sua semelhança morfológica com *P. pelagicus*, presente actualmente nas margens orientais do Mar Mediterrânico, leva a inferir preferências ecológicas e de habitat, assim como comportamentos partilhados entre estas duas espécies (Lai et al., 2010; Kunsook et al., 2014). Desta forma, *P. monspeliensis* seria uma espécie euralina, habitante de ambientes litorais, estuarinos e lagunares, até 30 m de profundidade (Müller, 1984; Gašparič & Ossó, 2016). Nadador activo com recurso ao 5º par de pereópodes em forma de remo, permaneceria enterrado no substrato entre períodos de alimentação; necrófago e predador de oportunidade com recurso à quela direita, que possui um dente molariforme e forma de maçaneta, seguido por den-

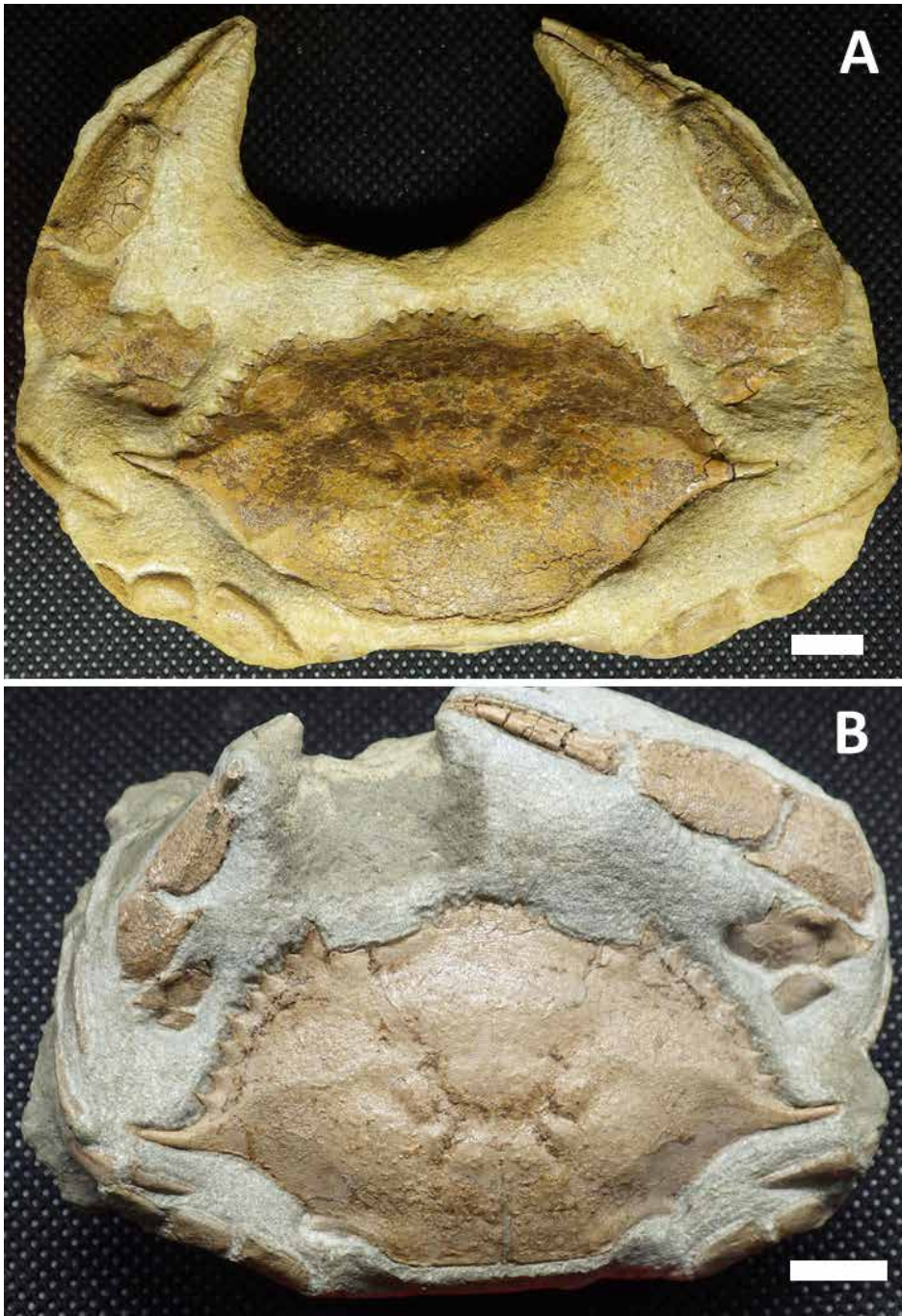


Fig. 1. A - Exemplar adulto característico de *P. monspeliensis* Weber (CPM-B-FF002: face dorsal). B – Exemplar auto-tomizado (face dorsal), com regeneração do quelípode esquerdo apresentando uma dimensão claramente inferior dos vários segmentos que o compõem (CPM-B-FF001). Escala gráfica de 10 mm.

tes tuberculares ou cónicos, próprios para esmagar e deliciar as suas presas (Spiridonov et al., 2014)

Discussão: evidência de autotomia voluntária de quelípode com regeneração

Marcas de predação não-letal foram reconhecidas no registo fóssil em moluscos, crinóides, ofiuros, amonóides, nautilóides e trilobites (Klomp maker et al., 2019). Os mesmos autores descrevem braços de crinóides regenerados que foram interpretados como registo de tentativas falhadas de predação ou autotomia em condições de stress ambiental. No entanto, as evidências de autotomia em crustáceos decápodes e, particularmente em caranguejos *Brachyura* são circunstanciais (Feldmann, 2003). Por exemplo, Luque et al. (2021) descreveu recentemente um caranguejo no Cretácico (~100 Ma) do Myanmar preservado em âmbar, no qual um dos apêndices locomotores se mostra destacado do corpo, sendo colocada a possibilidade de ter sido autotomizado no momento em que o caranguejo foi envolvido na resina. A autotomia resulta assim de uma interação defensiva do caranguejo com o ambiente em qualquer momento do seu ciclo de vida desde o estágio juvenil, que pode levar à fractura de um dos pereópodes com provável infecção, assim como de um comportamento defensivo face a ataques eminentes de predadores ou como resultado de comportamentos intraspecíficos agressivos. Os predadores de decápodes reconhecidos no registo fóssil são peixes, plesiossáurios, amonites, polvos e gastrópodes (Klomp maker et., 2019). Se a ausência de um ou mais membros locomotores num fóssil de caranguejo pode resultar de múltiplas razões tafonómicas e preservacionais, não sendo demonstrativo do comportamento de autotomia, a ocorrência de caranguejos homochélicos com um pereópode anormalmente pequeno pode ser o resultado de uma regeneração parcial interrompida pela morte do animal. Feldmann (2003) refere que pereópodes anormalmente pequenos em fósseis de caranguejos não são condição de autotomia, que um exemplo inequívoco de regeneração efectiva seria a

ocorrência de um membro deformado por acidente durante o processo de crescimento. No entanto, de acordo com vários estudos em diferentes espécies actuais de caranguejos, incluindo diferentes espécies de *Portunus* (e.g., Hopkins, 2001; Paterson et al., 2007; He et al., 2016; Fu et al., 2017; Liu et al., 2018; Triay-Portella et al., 2018), os membros perdidos por autotomia reflexiva podem ser regenerados completamente em, pelo menos, um ciclo de muda. No caso estudado para a espécie *P. trituberculatus* (Miers), He et al. (2016) observam três estádios para a regeneração de membros danificados (no caso um dos quelípodes) após autotomia: I) o estágio logo após a autotomia sem o desenvolvimento do broto de membro; II) início da muda com o broto de membro; III) final da muda com um membro ligeiramente mais pequeno, sem deformação.

A autotomia dá-se preferencialmente pela base de todos os apêndices dos caranguejos em zona pré-definida, entre a coxa e a base do ísquio, independentemente se resultam da fracturação de qualquer segmento dos membros locomotores. Esta é uma articulação não funcional (Wood & Wood, 1932; Bliss, 1960). A regeneração total de membros a partir deste ponto preferencial de ruptura foi documentada em diversas espécies de caranguejos (Bliss, 1960; Vernet & Charmantier-Daves, 1994). Até à próxima muda desenvolve-se um saco cuticular externo que fecha a articulação e encerra o broto em desenvolvimento (Smith, 1995). O crescimento do membro dá-se em períodos mais lentos ou mais rápidos, com proliferação mitótica, acumulação proteica e de água, conducente à diferenciação articular do membro regenerado. Na muda seguinte ao processo de autotomia, o membro regenerado emerge do saco cuticular. O membro regenerado atinge a sua dimensão normal em duas ou três mudas após a autotomia, podendo acontecer em apenas em uma muda para algumas espécies, como foi referido anteriormente (Ameer Hamsa, 1982; He et al., 2016). A rapidez e sucesso na regeneração depende da frequência de mudas e do grau de crescimento, do mem-

bro regenerado em cada ecidse, decrescendo com o tamanho (idade), chegando mesmo a não se dar quando o animal atinge a anecidse terminal (Juanes & Smith, 1995). Se o processo de perda de membro não se dá pela zona pré-definida, o processo de crescimento e diferenciação é mais lento e menos eficiente, e a regeneração nem sempre é total. No caso do exemplar adulto de *P. monspeliensis* CPM-BFF001, o quelípode esquerdo mostra-se sem evidências de crescimento anômalo ou deformações, apenas a dimensão dos vários segmentos que o constituem são significativamente menores do que aqueles que possui no quelípode direito. Com efeito, a diferença percentual entre os quelípodes esquerdo e direito é significativa, apresentando o quelípode esquerdo um comprimento e largura do *merus*, *carpus* e *manus*, respectivamente de 67% (comprimento não mensurável), 67 e 57% e 60 e 61%, em relação aos mesmos segmentos do quelípode direito. Por esta razão, interpretamos este como um caso de autotomia reflexiva que terá acontecido pela zona de ruptura preferencial na base do ísquio, permitindo uma normal regeneração, sem anormalidades morfológicas, dos vários segmentos do quelípode. Tipicamente, os danos causados nos dígitos móveis ou mesmo nas pinças não estimulam a autotomia da totalidade do membro (Juanes & Smith, 1995). No entanto, as pequenas dimensões dos segmentos do quelípode esquerdo serão o reflexo de uma morte por causas ambientais que ocorreu logo após a autotomia, antes que pudesse haver a regeneração total do quelípode na muda ou mudas seguintes.

Uma alta incidência de autotomia de membros, especialmente quelípodes, foi identificada em formas juvenis de *P. trituberculatus* (He et al., 2016), mas pode acontecer ao longo da ontogenia desta e de outras espécies de portunídeos (Smith, 1995; Juanes & Smith, 1995; Triay-Portella et al., 2018), em ambos os sexos. Nestes casos, a autotomia mostrou-se um comportamento de escape a agressões intraspecíficas (canibalismo) particularmente eficaz.

A autotomia de membros completos resulta na redução do tamanho corporal (identificada na largura da carapaça) em *P. pelagicus* depois da muda (Paterson et al., 2007), diminuindo a taxa de crescimento na altura da muda, alterando o timing da ecidse e debilitando a eficiência de busca de alimento. A autotomia poderá levar à redução de eficiência na manipulação de presas, do sucesso reprodutivo e aumenta a vulnerabilidade face a ataques inter- e intraspecíficos (Juanes & Smith, 1995). Não obstante, para a espécie *P. pelagicus* sabe-se que as formas autotomizadas podem mudar de estratégia de alimentação, tornando-se herbívoras, por exemplo (Juanes & Smith, 1995). Atendendo ao desvio-padrão da dimensão máxima da largura das carapaças da pequena subamostra preparada para este trabalho não nos é possível concluir que o exemplar de *P. monspeliensis* autotomizado é significativamente mais pequeno do que os restantes espécimes, até porque os exemplares estudados provêm de diferentes camadas e corresponderão a populações temporalmente distintas.

Bibliografia

- Antunes, M.T., Elderfield, H., Legoinha, P. & Pais, J. 1995. Datações isotópicas com Sr do Miocénico do flanco sul da Serra da Arrábida. Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro, 81, 73-78.
- Ameer Hamsa, K.M.S. 1982. Observations [sic!] on moulting of crab *Portunus pelagicus* Linnaeus reared in the laboratory. J. Mar. Biol. Ass. India, 24, 69-71.
- Bliss, D.E. 1960. Autotomy and regeneration. In: Waterman, T.H. (ed.), *The Physiology of Crustacea*. Academy Press, New York, 1, 561-589.
- Díaz-Medina, G., Ossó, À., and Hyžný, M. 2018. A middle Miocene decapod faunule from Granada (Spain), with remarks on distribution pattern of the crab *Portunus monspeliensis*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 288, 129-141. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2018/0728>
- Feldmann, R.M. 2003. Interpreting ecology and physiology of fossil decapod crustaceans. *Contributions to Zoology*, 72(2-3), 111-117.
- Fontanes, F. 1884. Note sur quelques gisements nouveaux des Terrains Miocènes du Portugal et description d'un Portunien du genre *Achelous*. Paris.

- Förster, R. 1979. Decapod crustaceans from the middle Miocene (Badenian) deposits of southern Poland. *Acta Geologica Polonica*, 29, 89–106.
- Fu, Y.-Y., Liu, L., Mu, C.-R., Zhu, F., Ren, Z.-M., Li, R.-H., Weiwei, S. & Wang, C.-L. 2017. On limb regeneration in early stage of *Portunus trituberculatus* in histomorphology. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 48(5), 1084-1091.
- Gašparič, R. & Ossó, À. 2016. New reports of decapod *Portunus monspeliensis* A. Milne Edwards, 1860 from Miocene beds of eastern Slovenia with notes on palaeoecology and palaeobiogeography. *Geologija*, 59(1), 55-66.
- Gašparič, R., Hyžný, M., Jovanović, G., Čorić, S. & Vrabac, S. 2019. Middle Miocene decapod crustacean assemblage from the Tuzla Basin (Tušanj, Bosnia and Herzegovina), with a description of two new species and comparison with coeval faunas from Slovenia. *Palaeontologia Electronica*, 22.1.9A, 1-21. <https://doi.org/10.26879/894> palaeo-electronica.org/content/2019/2430-decapods-from-the-tuzla-basin
- Galopim De Carvalho, A.M. 1959. Malacostráceos das formações glauconiosas do Miocénico superior do litoral a norte do Cabo Espichel. *Bol. Mus. Labor. Miner. Geol. Fac. Cienc. Univ. Lisboa*, 8, 77-82.
- He, J., Gao, Y., Wang, W., Xie, J., Hui, S., Wang, G. & Xu, W. 2016. Limb autotomy patterns in the juvenile swimming crab (*Portunus trituberculatus*) on earth ponds. *Aquaculture*, 463, 189-192.
- Hopkins, P.M. 2001. Limb regeneration in the fiddler crab *Uca pugilator*: hormonal and growth factor control. *American Zoologist*, 41, 389-398.
- Hyžný, M., Melo, C.S., Ramalho, R.S., Cordeiro, R., Madeira, P., Baptista, L., Rebelo, A.C., Gómez, C., Uchman, A., Johnson, M.E., Berning, B., & Ávila, S.p. 2020. Pliocene and late Pleistocene (MIS 5e) decapod crustaceans from Santa Maria Island (Azores Archipelago: Central Atlantic): systematics, palaeoecology and palaeobiogeography. *Journal of Quaternary Science*, 36(1), 91–109.
- Karasawa, H., Schweitzer, C.E. & Feldmann, R.M. 2008. Revision of Portunoidea Rafinesque, 1815 (Decapoda: Brachyura) with emphasis on the fossil genera and families. *Journal of Crustacean Biology*, 28(1), 82–127.
- Klompaker, A.A., Kelley, Ph., Chattopadhyay, D. Et Al. 2019. Predation in the marine fossil record: studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. *Earth-Science Reviews*, 194, 472-520.
- Kotchetoff, B., Kotchetoff, Y. & Veiga Ferreira, O. 1975. Contribution à la connaissance des gisements fossilifères miocènes au Nord du Cap d'Espichel. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 59, 59, 106.
- Kunsook, C., Gajaseeni, N. & Paphavasit, N. 2014. The feeding ecology of the Blue Swimming Crab, *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758), at Kung Krabaen Bay, Chanthaburi Province, Thailand. *Tropical Life Sciences Research*, 25(1), 13–27.
- Juanes, F. & Smith, L.D. 1995. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193, 197-223.
- Lai, J.C.Y., Ng, P.K.L. & Davie, P.J.F. 2010. A revision of the *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) species complex (Crustacea: Brachyura: Portunidae), with the recognition of four species. *Raffles Bulletin of Zoology*, 58(2), 199–237.
- Liu, L., Fu, Y., Zhu, F., Mu, C., Li, R., Song, W., Shi, C., Ye, Y. & Wang, C. 2018. Transcriptomic analysis of *Portunus trituberculatus* reveals a critical role for WNT4 and WNT signalling in limb regeneration. *Gene*, 658, 113-122.
- Luque, J., Xing, L., Briggs, D.E.G, Clark, E.G., Duque, A., Hui, J., Mai, H. & Mckeller, R.C. 2021. Crab in amber reveals an early colonization of nonmarine environments during the Cretaceous. *Science Advances*, 7: eabj5689.
- Manupella, G., Antunes, M.T., Pais, J., Ramalho, M.M. & Rey, J. 1999. Notícia explicativa da folha 38-B Setúbal, Carta Geológica de Portugal na escala 1/50000. Instituto Geológico e Mineiro, 143 pp.
- Marangon, S. & De Angeli, A. 2009. Exceptionally preserved specimens of *Portunus monspeliensis* (A. Milne Edwards, 1860) (Brachyura, Portunidae) from the Miocene of Sardinia (Italy). *Atti. Soc. It. Sci. Nat. Museo Civ. Stor. Nat. Milano*, 150(I), 3-12.
- Mateus, O., Neto De Carvalho, C. & Klompaker, A.A. 2013. Decapod crustacean body and ichnofossils from the Mesozoic of Portugal. In: Krobicki, M. (Ed.), 5th Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans. Polish Geological Institute – National Research Institute, Warszawa, 61-64.
- Milne Edwards, A. 1860: Histoire des Crustacés podophthalmes fossiles et Monographie des Décapodes Macroures de la famille des Thalassinens. *Annales des Sciences Naturelles*, 4e série, 14, 129–357.
- Müller, P. 1984. Decapod Crustacea of the Badenian. *Geologica Hungarica*, series Palaeontologica, 42, 1-317.

- Müller, P., Krobicki, M. & Wehner, G. 2000. Jurassic and Cretaceous primitive crabs of the family Prosopidae (Decapoda: Brachyura) – their taxonomy, ecology and biogeography. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 70, 49-79.
- Neto De Carvalho, C. 2016a. *Psilonichnus* Fürsich, 1981 in its type-locality (Praia do Salgado, western Portugal). *Comunicações Geológicas*, 103 (especial I), 13-22.
- Neto De Carvalho, C. 2016b. The massive death of lobsters smothered within their *Thalassinoides* burrows: the example of the lower Barremian from Lusitanian Basin (Portugal). *Comunicações Geológicas*, 103 (especial I), 143-152.
- Neto De Carvalho, C., Pereira, B., Klompmaker, A., Baucon, A., Moita, J.A., Pereira, P., Machado, S., Belo, J., Carvalho, J. & Mergulhão, L. 2016. Running crabs, walking crinoids, grazing gastropods: behavioral diversity and evolutionary implications of the Cabeço da Ladeira Lagerstätte (Middle Jurassic, Portugal). *Comunicações Geológicas*, 103 (especial I), 39-54.
- Neto De Carvalho, C., Rodrigues, N.P., Viegas, P.A., Baucon, A. & Santos, V.f. 2010. Patterns of occurrence and distribution of crustacean ichnofossils in the Lower Jurassic–Upper Cretaceous of Atlantic occidental margin basins, Portugal. *Acta Geologica Polonica*, 60, 19–28.
- Paterson, B., Mann, D., Kelly, B. & Barchiesi, M. 2007. Limb loss in pond-reared blue swimmer crabs *Portunus pelagicus* (L.): effect of growth in an indoor shedding system. *Aquaculture Research*, 38(14), 1569-1579.
- Schweitzer, C.E., Feldmann, R.M., Garassino, A., Karasawa, H. & Schweigert, G. 2010. Systematic list of fossil decapod crustacean species. *Crustaceana Monographs*, 10, 1–222.
- Smith, L.D. 1995. Effects of limb autotomy and tethering on juvenile blue crab survival from cannibalism. *Marine Ecology Progress Series*, 116, 65-74.
- Spiridonov, V.A., Neretina, T.V. & Schepetov, D. 2014. Morphological characterization and molecular phylogeny of Portunoidea Rafinesque, 1815 (Crustacea Brachyura): Implications for understanding evolution of swimming capacity and revision of the family level classification. *Zoologischer Anzeiger*, 253, 404–429.
- TRiay-Portella, R., Escribano, A., Zarcero, J., Tuya, F. & Pajuelo, J.G. 2018. Limb autotomy in *Portunus hastatus* population: temporal, sexual and ontogenetic variation. In: Rubio, B., Bernabeu, A.M., Rey, D., Varela, R., González-Castro, B., Pedrol, N. & Mohamed, K.J (Eds.), Abstracts Volume VI International Symposium on Marine Sciences, June 2018, University of Vigo, Spain, pp. 132.
- Veiga Ferreira, O. 1954. Malacostráceos do Miocénico marinho de Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 35, 57-78.
- Veiga Ferreira, O. 1958. Descoberta de “*Calappa heberti*” no Tortoniano do Penedo (Cabo Espichel). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 42, 203-207.
- Veiga Ferreira, O. 1964-65. Nova contribuição para o conhecimento dos Malacostráceos do Miocénico marinho de Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 48, 141-155.
- Vernet, G. & Charmantier-Daures, M. 1994. Mue, autotomie et régénération. In: Grassé, P.P. (ed.), *Traité de Zoologie*, 7(1), 153-194.
- Wallaard, J., Fraaije, R., Bakel, B.V. & Jagt, J.W.R. 2020. *Calappilia erwinhartei*, a new calappid crab (Crustacea, Decapoda) from the Lower Miocene of Portugal. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*, 238 (2), 147-153.
- Weber, F. 1795. *Nomenclator entomologicus secundum entomologiam systematicam ill. Fabricii, adjectis speciebus recens detectis et varietatibus*. Bohn, C. E. Hamburg/London, 171 p.
- Wehner G. 1988. Über die Prosoponiden (Crustacea, Decapoda) des Jura. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilians-Universität zu München, 154 pp.
- Wood, F.D. & Wood, H.e. 1932. Autotomy in decapod Crustacea. *Journal of Experimental Zoology*, 62, 1-55.
- Zbyszewski, G. & Veiga Ferreira, O. 1962. La faune miocene de l'île de Santa Maria (Açores). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 46, 247-289.