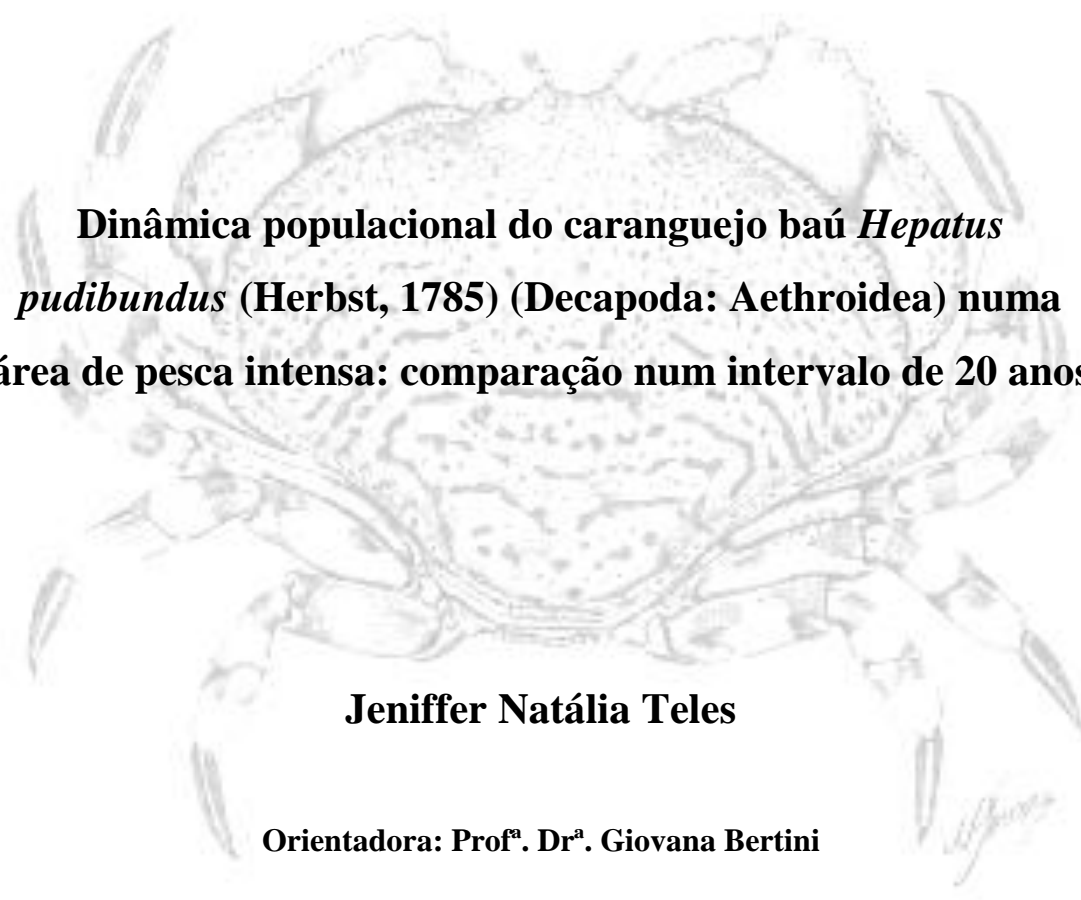


UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU  
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO



**Dinâmica populacional do caranguejo baú *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda: Aethroidea) numa área de pesca intensa: comparação num intervalo de 20 anos**

**Jeniffer Natália Teles**

**Orientadora: Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Giovana Bertini**

**Botucatu - SP  
2019**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU  
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA**

**Dinâmica populacional do caranguejo baú *Hepatus  
pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda: Aethroidea) numa  
área de pesca intensa: comparação num intervalo de 20 anos**

**Jeniffer Natália Teles**

**Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Giovana Bertini**

**Dissertação apresentada ao  
programa de Pós-Graduação em  
Ciências Biológicas (Zoologia) do  
Instituto de Biociências da  
Universidade Estadual Paulista –  
UNESP, Câmpus de Botucatu, como  
parte dos requisitos para a obtenção  
do título de Mestre em Ciências  
Biológicas (Zoologia).**

**Botucatu - SP  
2019**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Teles, Jeniffer Natália.

Dinâmica populacional do caranguejo baú *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda: Aethroidea) numa área de pesca intensa : comparação num intervalo de 20 anos / Jeniffer Natália Teles. - Botucatu, 2019

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Giovana Bertini

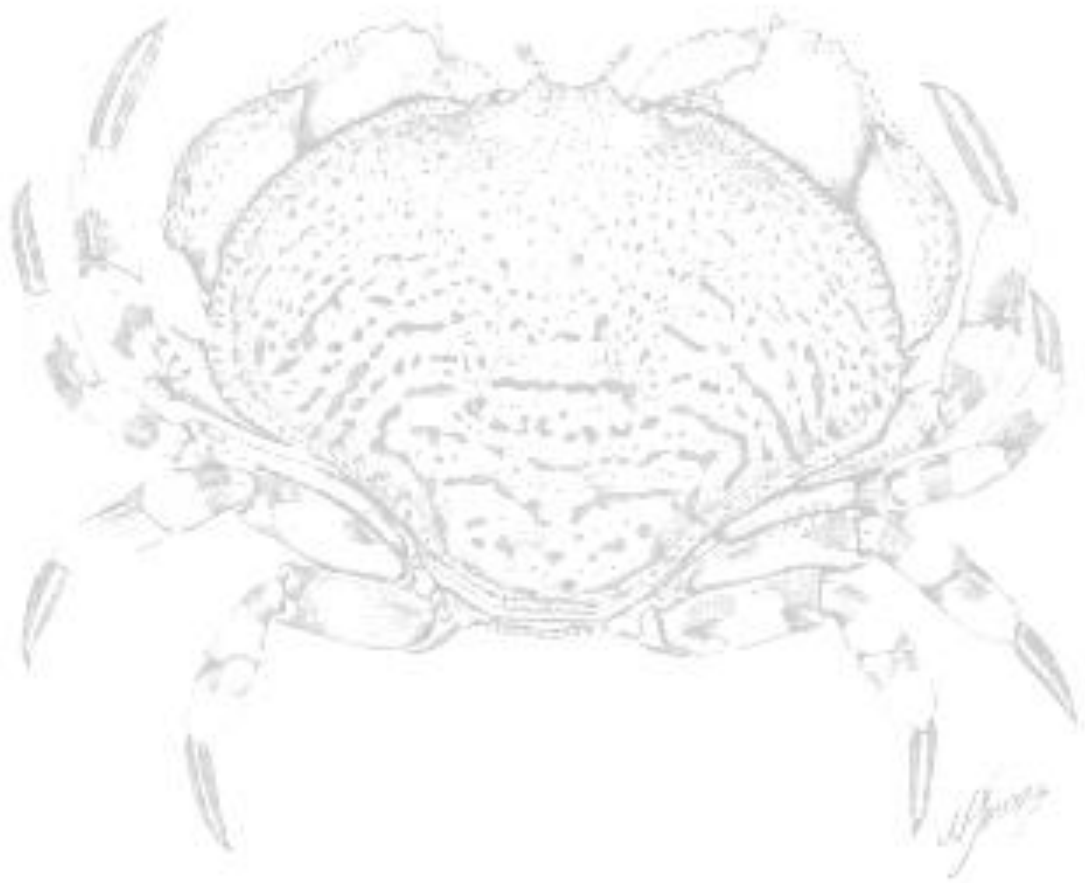
Capes: 20400004

1. Caranguejo. 2. El Niño Oscilação Sul. 3. Distribuição espacial da população. 4. Dinâmica populacional. 5. Sedimentação.

Palavras-chave: Brachyura; By-catch; ENSO; Escala temporal; Sedimentação.

## Epígrafe

---

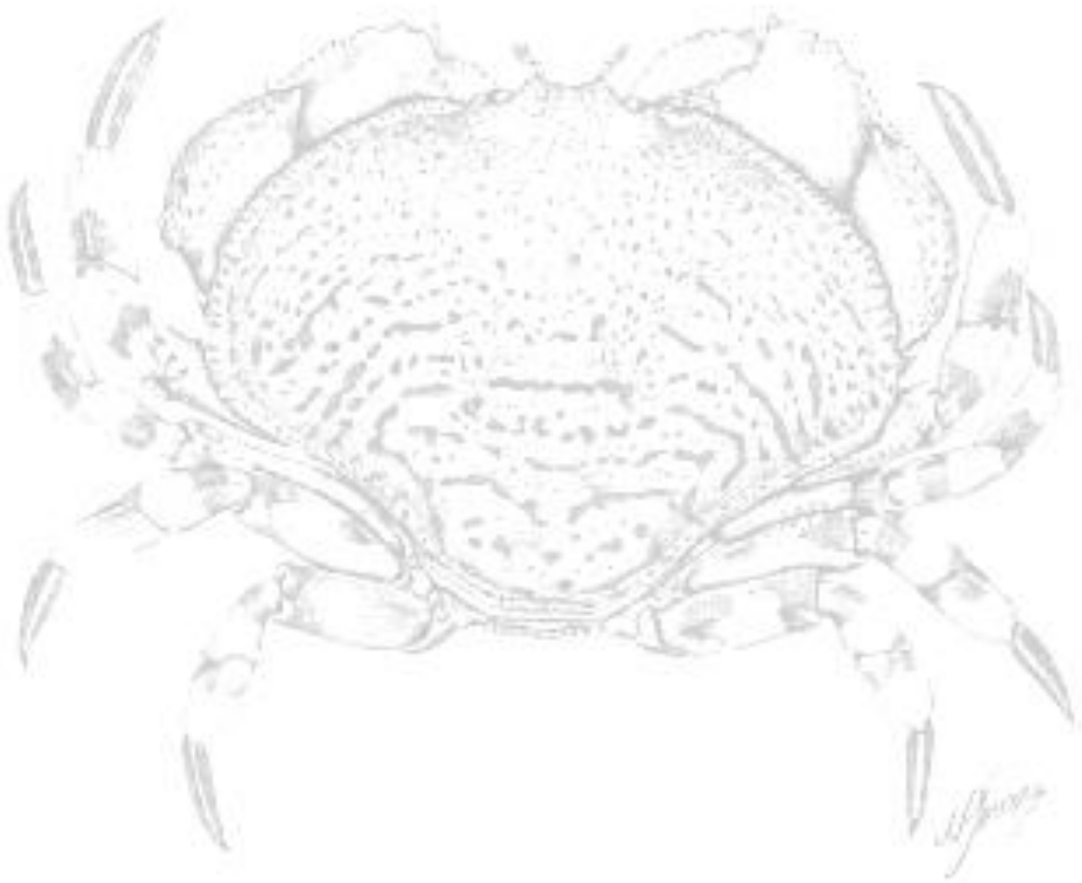


*“A persistência é o caminho do êxodo”*

*- Charles Chaplin*

## Dedicatória

---



Dedico esta dissertação aos meus pais Marcos e Márcia, aos meus irmãos Isabella e Marcos Jr. e a minha avó Maria, por toda a força e auxílio do começo ao fim.

## Agradecimentos

---

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus pela saúde, alegria e oportunidades que coloca em meu caminho.

A minha orientadora Professora Dra. Giovana Bertini por toda a dedicação, ajuda, compromisso e conhecimento, por disponibilizar o LABCRUST e a oportunidade de trabalhar juntas que me ajudaram na finalização dessa dissertação.

Ao programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da UNESP Botucatu pela oportunidade e suporte durante o desenvolvimento do trabalho e ao Câmpus da UNESP Registro por toda a estrutura fornecida.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo auxílio financeiro da bolsa de mestrado e à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela ajuda financeira concedida para parte das coletas realizadas para compor esta dissertação.

Ao IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) e a Polícia Federal pela licença para realizar as coletas.

Ao pescador e comandante de embarcação Djalma Rosa (Passarinho) pela ajuda e apoio nas coletas, também pelos ensinamentos sobre a vida marinha.

A minha família (Marcos, Márcia, Ju, Bella e Vó Maria) por toda força motivacional, conselhos, incentivos e apoio moral e financeiro que me ajudaram muito nesses dois anos.

A professora Dra. Maria Lúcia Negreiros Fransozo por todos os ensinamentos e conhecimentos passados que levarei para toda a vida acadêmica e pela paciência e compreensão durante esses dois anos.

Ao professor Dr. Adilson Fransozo pelos dados fornecidos e ajuda nos custos para se fazer as coletas e aos amigos do NEBECC que participaram das coletas para realização deste trabalho.

Ao professor Dr. Antonio Leão Castilho por toda a ajuda e compreensão durante os obstáculos enfrentados e por todos os ensinamentos que me passou, que serão levados para sempre.

Ao professor Dr. Fernando L. M. Mantelatto pelo fornecimento de parte dos dados e pela ajuda, orientação, ensinamentos e motivação para melhorar o trabalho.

Ao professor Dr. Fúlvio Freire pela ajuda nas análises estatísticas e interpretação dos dados.

A professora Dra. Virginia Uieda por me inspirar a ser professora e por todos os conhecimentos adquiridos de como ser um exemplo de profissional e valorizar a docência acadêmica.

Aos meus amigos Aline, Ges e Cabelo que conheci no laboratório e levarei para a vida, obrigada por todas as dicas, motivação, ensinamentos e puxões de orelhas. Juntamente com os amigos que conheci em Registro, Hiram Siandela e Maria Rodrigues que me apoiaram e ajudaram na etapa final deste trabalho com conhecimento, motivação e amizade.

Aos meus amigos e companheiros do NEBECC (Verônica, Fran, Gabriel, Camila, Camilo e Amanda) por toda ajuda, companheirismo e conhecimentos adquiridos. Aos outros colegas NEBECCs: Milena Wolf, Mariana Antunes, Isabela Moraes, Joyce Garcia e Alexandra Silva pela ajuda e auxílio nesses dois anos de trabalho.

A colega Lizandra Miazaki pela ajuda nas análises de crescimento e interpretação dos dados e ao professor Dr. Rogério Caetano da Costa por fornecer espaço no LABCAM e por ajudar na interpretação de parte dos dados e discussão desta dissertação.

As minhas companheiras e amigas para todas as horas Alves, Nunos e Cuador que me apoiaram e incentivaram nesses dois anos de mestrado, obrigada por tudo.

Ao time de futsal feminino da UNESP Botucatu e a Atlética de Botucatu que me apoiaram e deram suporte nesses dois anos jogando (em especial a Para-raio e Smart) e que propiciaram conhecer novas amigas (Cerol, Agarro, Putchuk, Karina) na qual levarei para toda a vida. Também, ao time de futsal feminino da UNESP Registro e Atlética UNESP Registro pelo acolhimento e companheirismo no time, jogos e treinos.

As políticas governamentais de facilidade ao acesso da classe trabalhadora as universidades públicas do Brasil, fornecidas no governo, na qual me propiciou cursar essa faculdade maravilhosa. Que essa oportunidade nunca acabe e seja justa para todos, que a democracia prevaleça e a justiça e igualdade a todos se torne uma realidade.





## Sumário

---

<b>Considerações iniciais .....</b>	<b>1</b>
1. Caracterização da Região de Estudo.....	1
2. Urbanização e Cenário pesqueiro de Ubatuba .....	2
3. Caracterização dos Decapoda e da espécie em estudo .....	4
4. Referências.....	8
<b>Capítulo I.....</b>	<b>13</b>
<b>Distribuição espaço-temporal de <i>Hepatus pudibundus</i> (Decapoda, Aethroidea) em     área intensa de pesca no sudeste do Brasil num intervalo de 20 anos .....</b>	<b>13</b>
1. Resumo.....	14
2. Introdução.....	15
3. Material e métodos .....	17
4. Resultados .....	23
5. Discussão.....	36
6. Referências .....	41
<b>Capítulo II .....</b>	<b>47</b>
<b>Biologia reprodutiva e estrutura populacional do caranguejo <i>Hepatus pudibundus</i>     (Herbst, 1785) (Crustacea, Aethroidea) num intervalo de 20 anos em uma área de     sobre-exploração pesqueira .....</b>	<b>47</b>
1. Resumo.....	48
3. Material e métodos .....	51
4. Resultados .....	56
5. Discussão.....	71
6. Referências .....	75
<b>Considerações finais .....</b>	<b>81</b>

## Considerações iniciais

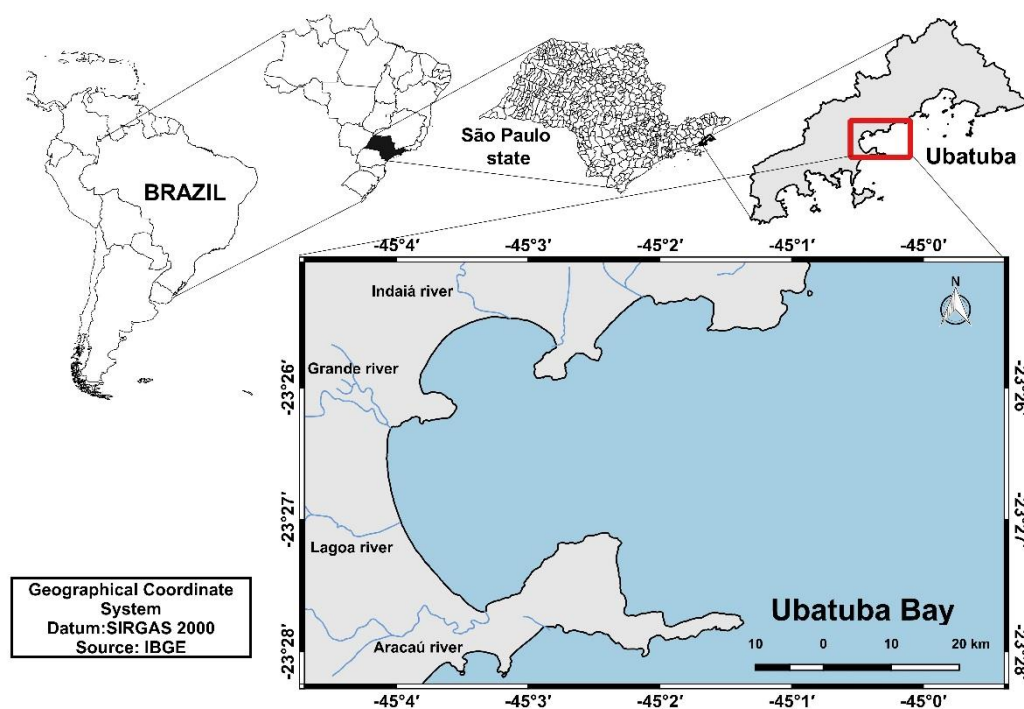
---

### 1. Caracterização da Região de Estudo

A enseada de Ubatuba (23°25'00" a 23°27'34" S e 45°00'30" a 45°03'30" W) situada na cidade de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo/Brasil, possui aproximadamente 8 km<sup>2</sup> de dimensão. Essa enseada está localizada em uma plataforma continental com região costeira bem recortada em função dos esporões terminais da Serra do Mar, que proporciona a formação de um litoral com várias baías e enseadas com limites internos irregulares, propícios para a diversidade de vida dos organismos bentônicos (Suguio & Martin 1978). Quatro pequenos rios fluem para esse local (Rio Indaiá, Rio Grande, Rio Lagoa e Rio Acaraú), o que diminui a salinidade da água na região costeira (Mantelatto & Fransozo 1999) (Fig. 1).

A região também é influenciada por três massas de águas: Água Costeira (AC: temperatura  $\geq 20^{\circ}\text{C}$ ; salinidade  $\leq 36$ ), Água Tropical (AT: temperatura  $\geq 20^{\circ}\text{C}$ ; salinidade  $\geq 36$ ) e Água Central do Atlântico Sul (ACAS: temperatura  $\leq 18^{\circ}\text{C}$ ; salinidade  $\leq 36$ ) (Castro Filho et al. 1987, Furtado et al. 1998, Odebrecht & Castello 2001). A atuação dessas massas de água em diferentes estações do ano modifica as condições de temperatura, salinidade e nutrientes, interferindo na dinâmica e distribuição populacional das comunidades bentônicas (De Léo & Pires-Vanin 2006).

O sedimento presente na Enseada de Ubatuba possui grande heterogeneidade que proporciona um aumento da diversidade dos organismos bentônicos e dos não bentônicos, visto que estão indiretamente relacionados (Mantelatto & Fransozo 1999). Esta região também é considerada uma área importante para investigação de crustáceos decápodes, além de ser uma região de transição faunística, considerando que apresenta uma mistura de fauna das regiões tropical e subtropical (Sumida & Pires-Vanin 1997, Mantelatto & Fransozo 2000).



**Figura 1.** Litoral norte do Estado de São Paulo evidenciando a Enseada de Ubatuba.

## 2. Urbanização e Cenário pesqueiro de Ubatuba

Desde de 1970, a cidade de Ubatuba tem recebido forte impacto decorrente não só da urbanização, mas também do aumento da densidade populacional (Bischof & Trajano 2014). A densidade demográfica na cidade de Ubatuba passou de aproximadamente 54 mil pessoas nos anos de 1995/1996 para 88 mil em 2016/2017 (IBGE 1996, 2017). A excessiva concentração populacional exerce uma forte pressão sobre a zona costeira o que pode gerar problemas sobre os recursos naturais, como por exemplo, a sobre-exploração de recursos, degradação da paisagem, poluição do ambiente (ar, água e sedimentos), alteração do uso do solo (erosão) e assoreamento de áreas costeiras marinhas, entre outros (Martins & Albuquerque 1997).

O litoral norte de São Paulo possui uma intensa exploração pesqueira, sendo que tal atividade possui grande importância para a economia brasileira (3<sup>a</sup> do Estado de São Paulo que mais contribui para a captura de pescados) (Ávila-da-Silva et al. 2017). Por consequência os recursos pesqueiros e naturais podem se tornar cada vez mais escassos (Braga et al. 2007, Mantelatto et al. 2016). Aliado a isto, a frota pesqueira artesanal no litoral norte paulista vem aumentando e, por consequência, pode diminuir a riqueza e

abundância das espécies de decápodes que fazem parte da fauna acompanhante devido, principalmente, à pesca de arrasto (Castilho et al. 2008, Fransozo et al. 2016).

O total de embarcações pesqueiras com redes de arrasto na cidade de Ubatuba em 1995/1996 era de 100 embarcações e em 2016/2017 aumentou para 162 (Vianna & Valentini 2004, Ávila-da-Silva et al. 2016, 2017). Além disso, nas últimas décadas, houve uma diminuição na captura de camarões de interesse comercial em Ubatuba e, por consequência, o esforço pesqueiro aumentou, tornando a pesca ainda mais prejudicial para a fauna acompanhante (Vianna & Valentini 2004, Ávila-da-Silva et al. 2016, 2017). Adicionalmente, a diminuição da captura dos camarões-rosa *Farfantepenaeus brasiliensis* (Latreille, 1817) e *F. paulensis* (Pérez Farfante, 1967), do camarão-branco *Litopenaeus schimitti* (Burkenroad, 1936) e do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862), outras espécies de camarões passaram a ser as espécies alvo, como o camarão barba-ruça *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888 e o camarão-santana *Pleoticus muelleri* (Spence Bate, 1888) (D’Incao et al. 2002, Castilho et al. 2012b, a).

A pesca de arrasto causa impactos no ecossistema que pode alterar toda a biota presente, tal como: desestruturação da cadeia alimentar, redução do tamanho corpóreo dos animais, mudanças nas relações de presa-predador, variações nos padrões de distribuição e abundância das espécies, maturidade sexual precoce, remoção de espécies sem importância econômica (*by-catch*), entre outras (Kaiser et al. 2002).

Nas últimas décadas a captura da fauna acompanhante não intencional (*by-catch*) nas pescas de arrasto tornou-se uma questão importante na gestão e conservação da pesca global, visto que a pesca de camarão é responsável pela maior captura de “*by-catch*” entre todas as artes de pesca do mundo (Soykan et al. 2008). Dentre os desembarques mundiais de camarão, cerca de 1,8 milhões de toneladas anuais, a captura anual é de aproximadamente 11,2 milhões de toneladas e o descartado é de cerca de 9,5 milhões de toneladas (Keunecke et al. 2007b). Os crustáceos decápodes representam um dos principais componentes deste descarte, pois são comuns e muitas vezes numerosos no ambiente marinho, e a maioria não possui interesse comercial (Mantelatto et al. 2016).

Em relação a este cenário de pesca, algumas medidas foram e estão sendo consideradas nas áreas de sobre pesca, como por exemplo, esforço de pesca por meio de requisitos de licenças, controle do tamanho e número de embarcações pesqueiras e turísticas, regulamentos de tamanho de malha da rede de pesca, determinação do tamanho

mínimo para captura de espécies comercialmente exploradas, períodos de defeso de espécies altamente capturadas, áreas de proteção ambiental com a legislação ajudando na proteção e manutenção desses ambientes e, recentemente, o uso de mecanismos de escape da fauna acompanhante e a criação de reservas marinhas (Amaral & Jablonski 2005, Gillett 2008, Franco et al. 2009, Devaraj 2010).

Em 2008 o Ministério do Meio Ambiente criou a APA (Área de Proteção Ambiental) Marinha do Litoral Norte pelo Decreto nº 53.525 com a finalidade de proteger, ordenar, garantir e disciplinar o uso racional dos recursos ambientais da região, inclusive suas águas, através do ordenamento das atividades de pesquisa, turísticas e de pesca de modo a promover o desenvolvimento sustentável. Assim, a partir de 2013 se deu início ao plano de Manejo da APA Marinha Litoral Norte, vigente até os dias atuais.

As APAs Marinhas complementam a proteção ao entorno de unidades de conservação de proteção integral estaduais, como os Parques Estaduais da Serra do Mar, de Ilha Anchieta, de Ilhabela, da Laje de Santos, Ilha do Cardoso; e federais, como as Estações Ecológicas Tupinambás e Tupiniquins. A APA Marinha do Litoral Norte abrange três setores: (1) Maembipe, no município de Ilhabela, (2) Ypautiba, ao longo da costa do município de São Sebastião e, (3) Cunhambebe, nos municípios de Ubatuba e Caraguatatuba.

### *3. Caracterização dos Decapoda e da espécie em estudo*

Os ecossistemas marinhos possuem uma grande biodiversidade, que pode ser explorada de maneira sustentável, como fonte de recursos naturais renováveis, fonte de alimentos e produtos naturais (Joly et al. 2011). Em termos de linhagens filogenéticas, a maior diversidade de espécies está neste ambiente, na qual, compreendem aproximadamente 230 mil espécies em 50 filós (Appeltans et al. 2012). Os crustáceos representam cerca de 68 mil espécies descritas no mundo, sendo aproximadamente 2.040 registradas para o Brasil (Amaral & Jablonski 2005, Brusca et al. 2016).

Os decápodes são um dos grupos mais comuns e abundantes de organismos marinhos, totalizando cerca de 17.000 espécies, dentre viventes e fósseis (De Grave et al. 2009). Pertencem ao grupo mais conhecido dentro dos Crustacea, uma vez que inclui espécimes populares e de interesse econômico, como: camarões, caranguejos e lagostas

(Martin & Davis 2001). A maioria das espécies ocorre em regiões tropicais e subtropicais, com um declínio no número de espécies em direção às regiões temperadas e frias (Boschi 2000).

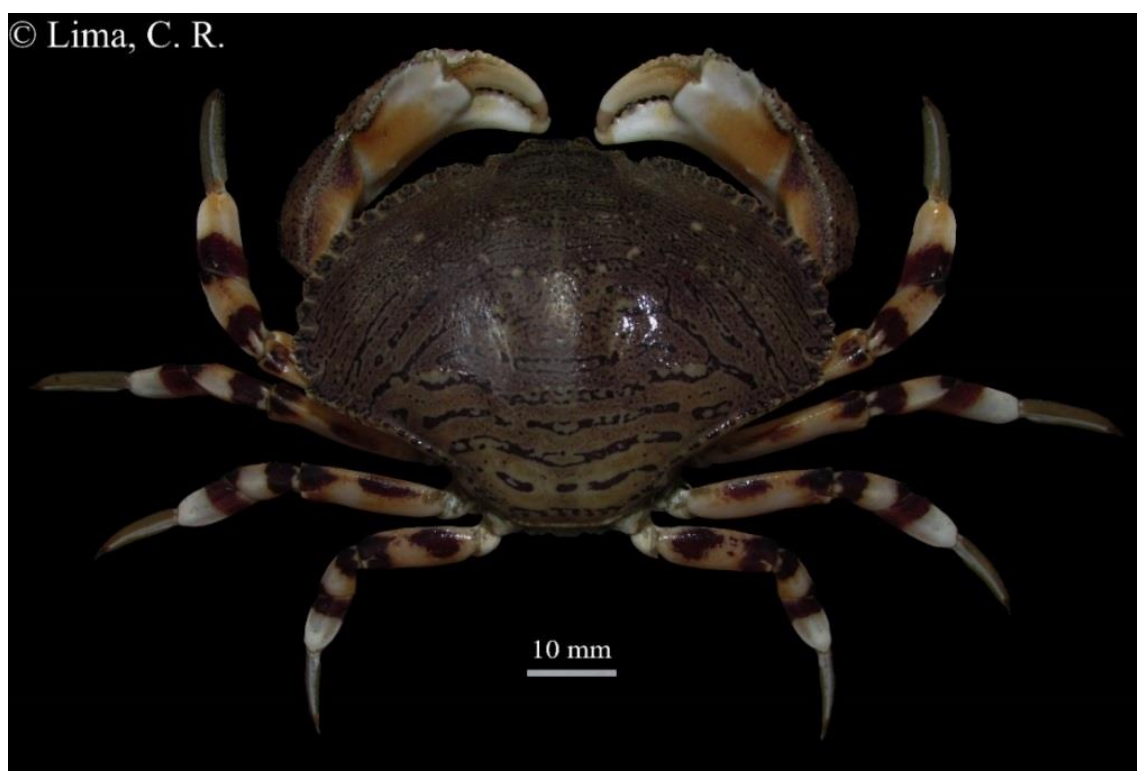
A infraordem Brachyura é representada pelo siris e caranguejos e conta com 7.250 espécies válidas (Davie et al. 2015). A costa brasileira abriga 302 espécies de Brachyura (Melo 1996), das quais 188 espécies ocorrem na costa do Estado de São Paulo (Bertini et al. 2004), número este que certamente encontra-se em franca atualização seja em função da descrição de novas espécies e registros, ou por erros taxonômicos anteriores (Almeida et al. 2018, Mantelatto et al. 2018).

O caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785), popularmente conhecido como “caranguejo-baú”, é um braquiúro pertencente à Superfamília Aethroidea e família Aethridae Dana, 1851. Possui uma ampla distribuição geográfica, que abrange o Atlântico ocidental na Geórgia, Golfo do México, Antilhas, Venezuela, Guianas e no Brasil (do Amapá até o Rio Grande do Sul), e no Atlântico oriental, da Guiné à África do Sul (Melo 1996). Comumente habita lugares com águas rasas de até 160 metros de profundidade (Melo 1996).

O caranguejo-baú (Fig. 2) é caracterizado por ser uma espécie generalista e possui o hábito alimentar onívoro (Mantelatto & Petracco 1997), também pode suportar uma ampla faixa de variação das características físicas do ambiente, e é encontrado em alta abundância no litoral norte do Estado de São Paulo, com destaque para a região de Ubatuba (Bertini & Fransozo 2004, Bertini et al. 2004, 2010, Fransozo et al. 2012, Mantelatto et al. 2016). Além disso, é um caranguejo considerado osmoconformador marinho, ou seja, não controla ativamente a condição osmótica de seus líquidos corporais, a qual é controlada pelo ambiente em que se encontra (Amado et al. 2012). Por fim, *H. pudibundus* é classificado como uma espécie eurihalina, pois possui adaptações fisiológicas para suportar largas faixas de variação de salinidade (Abreu 1980).

Vários estudos já foram realizados com este caranguejo como, por exemplo, estudos sobre a distribuição espacial e relação com os fatores ambientais (Mantelatto et al. 1995a, Lima et al. 2014b), estrutura populacional (Mantelatto et al. 1995b, Fracasso & Branco 2005, Klôh & Di Benedetto 2010, Sardá et al. 2013, Miazaki et al. 2018), hábito alimentar (Mantelatto & Petracco 1997), biologia reprodutiva (Reigada & Negreiros-

Fransozo 1995, Sardá et al. 2013, Lima et al. 2014a), morfometria (Mantelatto & Fransozo 1992, Reigada et al. 1994, Keunecke et al. 2007a, Marochi et al. 2016), desenvolvimento larval e juvenil (Hebling & Rieger 2003, Negreiros-fransozo et al. 2008) e análises de acúmulo de contaminantes ambientais em seu corpo (Magalhães et al. 2012). Tais estudos evidenciam a relevância deste caranguejo no ambiente marinho, mesmo não tendo importância econômica, possui uma participação considerável na cadeia alimentar, já que sua população está distribuída em alta abundância no litoral brasileiro.



**Figura 2.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785), exemplar de fêmea adulta.

Esta dissertação tem o objetivo geral de comparar o perfil da população recente do caranguejo baú *Hepatus pudibundus* na Enseada de Ubatuba com dados obtidos há 20 anos nesta mesma enseada. Dessa maneira busca-se elucidar as seguintes questões sobre a biologia dessa espécie: O que mudou em relação as características abióticas na Enseada de Ubatuba nos últimos 20 anos? A população do caranguejo baú *H. pudibundus* manteve o mesmo padrão após esses 20 anos? ou se modificou? se sim quais foram essas modificações? Além de fazer uma reflexão acerca da eficácia das medidas

governamentais em relação a pesca que foram tomadas na região e a influência sobre a população desse caranguejo.

Para melhor compreensão dos assuntos, estes foram separados em dois capítulos. O Capítulo I foi denominado de “Distribuição espaço-temporal de *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Aethroidea) em área intensa de pesca no sudeste do Brasil num intervalo de 20 anos”, e o Capítulo II de: “Biologia reprodutiva e estrutura populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Aethroidea) num intervalo de 20 anos em uma área de sobre-exploração pesqueira”.



#### 4. Referências

- Abreu J 1980. Distribuição e ecologia dos Decapoda numa área estuarina de Ubatuba (SP). *Bol. do Inst. Oceanogr.* 29: 1–3.
- Almeida AO, Terossi M, Buranelli RC, Castilho AL, Costa RC, Zara FJ, & Mantelatto FL 2018. Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of São Paulo State (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: II. Infraorder Caridea: Family Alpheidae. *Zootaxa* 4450: 331–358.
- Amado EM, Freire CA, Grassi MT, & Souza MM 2012. Lead hampers gill cell volume regulation in marine crabs: Stronger effect in a weak osmoregulator than in an osmoconformer. *Aquat. Toxicol.* 106–107: 95–103.
- Amaral ACZ & Jablonski S 2005. Conservation of marine and coastal biodiversity in Brasil. *Conserv. Biol.* 19: 625–631.
- Appeltans W, Ahyong ST, Anderson G, Angel M V., Artois T, Bailly N, Bamber R, Barber A, Bartsch I, Berta A, Błazewicz-Paszkowycz M, Bock P, Boxshall G, Boyko CB, Brandão SN, Bray RA, Bruce NL, Cairns SD, Chan TY, Cheng L, Collins AG, Cribb T, Curini-Galletti M, Dahdouh-Guebas F, Davie PJF, Dawson MN, Clerck O De, Decock W, Grave S De, Voogd NJ De, Domning DP, Emig CC, Erséus C, Eschmeyer W, Fauchald K, Fautin DG, Feist SW, Fransén CHJM, Furuya H, Garcia-Alvarez O, Gerken S, Gibson D, Gittenberger A, Gofas S, Gómez-Daglio L, Gordon DP, Guiry MD, Hernandez F, Hoeksema BW, Hopcroft RR, Jaume D, Kirk P, Koedam N, Koenemann S, Kolb JB, Kristensen RM, Kroh A, Lambert G, Lazarus DB, Lemaitre R, Longshaw M, Lowry J, MacPherson E, Madin LP, Mah C, Mapstone G, McLaughlin PA, Mees J, Meland K, Messing CG, Mills CE, Molodtsova TN, Mooi R, Neuhaus B, Ng PKL, Nielsen C, Norenburg J, Opresko DM, Osawa M, Paulay G, Perrin W, Pilger JF, Poore GCB, Pugh P, Read GB, Reimer JD, Rius M, Rocha RM, Saiz-Salinas JI, Scarabino V, Schierwater B, Schmidt-Rhaesa A, Schnabel KE, Schotte M, Schuchert P, Schwabe E, Segers H, Self-Sullivan C, Shenkar N, Siegel V, Sterrer W, Stöhr S, Swalla B, Tasker ML, Thuesen E V., Timm T, Todaro MA, Turon X, Tyler S, Uetz P, Land J Van Der, Vanhoorne B, Ofwegen LP Van, Soest RWM Van, Vanaverbeke J, Walker-Smith G, Walter TC, Warren A, Williams GC, Wilson SP, & Costello MJ 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Curr. Biol.* 22: 2189–2202.
- Ávila-da-Silva AO, Carneiro MH, Mendonça JT, Bastos GCC, Miranda LV, Ribeiro WR, & Santos S 2016. Produção pesqueira marinha e estuarina do estado de São Paulo em setembro de 2016. *Inf. Pesqueiro São Paulo* 77: 1–4.
- Ávila-da-Silva AO, Carneiro MH, Mendonça JT, Bastos GCC, Miranda LV, Ribeiro WR, & Santos S 2017. Produção pesqueira marinha e estuarina do estado de São Paulo em setembro de 2017. *Inf. Pesqueiro São Paulo* 89: 1–4.
- Bertini G & Fransozo A 2004. Bathymetric distribution of brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) communities on coastal soft bottoms off southeastern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 279: 193–200.
- Bertini G, Fransozo A, & Melo GAS 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 13: 2185–2207.

- Bertini G, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 2010. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. *Mar. Biodivers.* 40: 277–291.
- Bischof DC & Trajano E 2014. O desenvolvimento urbano da cidade de Ubatuba-SP no período de 1970 a 2011 e as mudanças econômica da década de 2000. XVIII Encontro Lat. Am. Iniciação Científica, XIV Encontro Lat. Am. Pós- Grad. e IV Encontro Iniciação à Docência –: 1–6.
- Boschi EE 2000. Species of decapods crustaceans and their distribution in the American marine zoogeography provinces. *Rev. Investig. y Desarro. Pesq.* 13: 1–136.
- Braga AA, Fransozo A, Bertini G, & Fumis PB 2007. Bathymetric distribution and recruitment of the spider crab *Libinia spinosa* H. Milne Edwards 1834 in the Ubatuba and Caraguatatuba regions, northern coast of São Paulo, Brazil. *Senckenb. Biol.* 87: 7–16.
- Brusca RC, Moore W, & Shuster SM 2016. *Invertebrates*. 1104 pp.
- Castilho AL, Fransozo A, Costa RC, & Carvalho-Batista A 2012a. Diel comparison of the catch and size of the shrimp *Artemesia longinaris* (Dendrobranchiata, Penaeidae) in the Ubatuba region, northern coast of the state of São Paulo. *Crustaceana* 85: 1179–1191.
- Castilho AL, Furlan M, Costa RC, & Fransozo V 2008. Abundance and temporal-spatial distribution of the rock shrimp *Sicyonia dorsalis* KINGSLEY, 1878 (Decapoda, Penaeoidea) from the northern coast of São Paulo state, Brazil. *Senckenbergiana maritima* 38: 75–82.
- Castilho AL, Wolf MR, Simões SM, Bochini GL, Fransozo V, & Costa RC 2012b. Growth and reproductive dynamics of the South American red shrimp, *Pleoticus muelleri* (Crustacea: Solenoceridae), from the southeastern coast of Brazil. *J. Mar. Syst.* 105–108: 135–144.
- Castro Filho BM, Miranda LB, & Miyao SY 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Bol. do Inst. Ocean.* 35: 135–151.
- D’Incao F, Valentini H, & Rodrigues LF 2002. Avaliação da pesca de camarões nas regiões sudeste e sul do Brasil. 1965-1999. *Atlântica* 24: 103–116.
- Davie PJF, Guinot D, & Ng PKL 2015. Phylogeny of Brachyura. In: *Treatise Zool.* Castro, P.; Davie, P. J. F.; Guinot, D.; Schram, F. R. & Vaupel Klein JC von, ed., pp. 921–979. Leiden.
- Devaraj M 2010. Fishery biology research: Glimpses on practices and application for genetic resource conservation. *Indian J. Anim. Sci.* 80: 78–84.
- Fracasso HAA & Branco JO 2005. Estrutura populacional de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda) na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 22: 343–348.
- Franco ACNP, Schwarz Junior R, Pierri N, & Santos GC 2009. Levantamento, sistematização e análise da legislação aplicada ao defeso da pesca de camarões para as regiões Sudeste e Sul do Brasil. *Bol. do Inst. Pesca* 35: 687–699.

- Fransozo A, Furlan M, Fransozo V, Bertini G, Costa RC, & Fernandes-góes LC 2012. Diversity of decapod crustaceans at the interface of unconsolidated seabed areas and rocky shores in tropical/subtropical Brazil. *African J. Mar. Sci.* 34: 361–371.
- Fransozo A, Sousa AN, Rodrigues GFB, Telles JN, Fransozo V, & Negreiros-Fransozo ML 2016. Crustáceos decápodes capturados na pesca do camarão-sete-barbas no sublitoral não consolidado do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. *Bol. do Inst. Pesca* 42: 369–386.
- Furtado VV, Bonetti Filho J, Rodrigues M, & Barcellos RL 1998. Aspectos da sedimentação no canal de São Sebastião. *Relat. téc. insto Ocean.*: 15–31.
- Gillett R 2008. Global study of shrimp fisheries. In:FAO Fish. Tech. Pap., p. 331. Roma.
- Grave S De, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan T, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, & Wetzer R 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bull. Zool.*: 1–109.
- Hebling NJ & Rieger PJ 2003. Desenvolvimento juvenil de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda, Calappidae), em laboratório. *Rev. Bras. Zool.* 20: 531–539.
- IBGE B 1996. Censo demográfico.
- IBGE B 2017. Censo demográfico.
- Joly CA, Verdade M, & Berlinck RGS 2011. Diagnóstico da pesquisa em biodiversidade no Brasil. *Rev. Usp* 89: 114–133.
- Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, & Poiner IR 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish Fish.* 3: 114–136.
- Keunecke KA, D’Incao F, & Fonseca DB 2007a. Growth and mortality of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Calappidae) in south-western Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 87: 885–891.
- Keunecke KA, Vianna M, Fonseca DB, & D’Incao F 2007b. The pink-shrimp trawling bycatch in the northern coast of São Paulo, Brazil, with emphasis on crustaceans. *Nauplius* 15: 49–55.
- Klôh ADS & Beneditto APM Di 2010. Estrutura populacional do siri *Hepatus Pudibundus* (Herbst , 1785) no Norte do Estado do Rio De Janeiro, Sudeste do Brasil. *Biota Neotrop.* 10: 463–467.
- Léo FC De & Pires-Vanin AMS 2006. Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. *J. Mar. Syst.* 60: 268–284.
- Lima PA, Bertini G, Fransozo V, Gregati RA, Fernandes-Góes LC, & Castilho AL 2014a. Reproductive biology of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Brachyura), the most abundant crab on the southeastern Brazilian coast. *Biologia (Bratisl).* 69: 219–227.
- Lima PA, Fransozo V, Andrade LS, Almeida AC, Furlan M, & Fransozo A 2014b. Distribution and population structure of the flecked box crab *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura) in the western South Atlantic. *Mar. Biol. Res.* 10: 589–600.

- Magalhães CA, Taniguchi S, Cascaes MJ, & Montone RC 2012. PCBs, PBDEs and organochlorine pesticides in crabs *Hepatus pudibundus* and *Callinectes danae* from Santos Bay, State of São Paulo, Brazil. Mar. Pollut. Bull. 64: 662–667.
- Mantelatto FL, Bernardo CH, Silva TE, Bernardes VP, Cobo VJ, & Fransozo A 2016. Composition and distribution of decapod crustaceans associated by fisheries of seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) at the northern coast of São Paulo. Bol. Do Inst. Pesca 42: 307–326.
- Mantelatto FL & Fransozo A 1992. Relação peso/largura da carapaça no caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) na região de Ubatuba, SP, Brasil. Arq. Biol. e Tecnol. 35: 719–724.
- Mantelatto FL & Fransozo A 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. Rev. Bras. Biol. 59: 23–31.
- Mantelatto FL & Fransozo A 2000. Brachyuran community in Ubatuba Bay, Northern Coast of Sao Paulo State, Brazil. J. Shellfish Res. 19: 701–709.
- Mantelatto FL, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 1995a. Distribuição do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) na Enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP), Brasil. Bolm Inst Ocean. 43: 51–61.
- Mantelatto FL, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 1995b. Population structure of *Hepatus pudibundus* (Decapoda: Calappidae) in Fortaleza Bay, Brazil. Rev. Biol. Trop. 43: 265–270.
- Mantelatto FL & Petracco M 1997. Natural diet of the crab *Hepatus pudibundus* (Brachyura: Calappidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. J. Crustac. Biol. 17: 440–446.
- Mantelatto FL, Terossi M, Negri M, Buranelli RC, Robles R, Magalhães T, Tamburus AF, Rossi N, & Miyazaki MJ 2018. DNA sequence database as a tool to identify decapod crustaceans on the São Paulo coastline. Mitochondrial DNA Part A. 29: 805–815.
- Marochi MZ, Trevisan A, Gomes FB, & Masunari S 2016. Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Iheringia. Série Zool. 106.
- Martin BJW & Davis GE 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Nat. Hist. Museum Los Angeles Cty. 39: 124.
- Martins F & Albuquerque HM 1997. Políticas de Planejamento, Ordenamento e Gestão Costeira: contributo para uma discussão metodológica. 1-251 pp.
- Melo GAS 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. São Paulo. 261 pp.
- Miazaki LF, Simões SM, Castilho AL, & Costa RC 2018. Population dynamics of the crab *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Aethridae) on the southern coast of São Paulo state, Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom: 1–12.
- Negreiros-fransozo ML, Fransozo A, & Hirose GL 2008. The megalopa and early juvenile development of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Brachyura: Aethroidea) reared from neuston samples. Rev. Bras. Zool. 25: 608–616.

- Odebrecht C & Castello JP 2001. The convergence ecosystem in the Southwest Atlantic. In:Coast. Mar. Ecosyst. Lat. Am., pp. 147–165. Berlin: Springer-Verlag.
- Reigada ALD & Negreiros-Fransozo ML 1995. Fecundidade do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calapidae) em Ubatuba (SP), Brasil. Brazilian Arch. Biol. Technol. 38: 661–668.
- Reigada ALD, Negreiros-Fransozo ML, & Mantelatto FL 1994. Avaliação do tamanho dos quelípodos de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Calappidae) em relação ao sexo e a maturação. Brazilian Arch. Biol. Technol. 37: 797–807.
- Sardá FO, Machado IF, Prata PFS, & Dumont LFC 2013. Population biology of the box crab *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Aethridae) off the coast of Santa Catarina State, southern Brazil. Panam. J. Aquat. Sci. 8: 126–138.
- Soykan CU, Moore JE, Zydels R, Crowder LB, Safina C, & Lewison RL 2008. Why study bycatch? An introduction to the Theme Section on fisheries bycatch. Endanger. Species Res. 5: 91–102.
- Suguio K & Martin L 1978. Formações quaternárias marinhas do litoral paulista e fluminense. In:Coast. Evol. Quat., p. 57. International Symposium, São Paulo (BR), 1978/09/11-18.
- Sumida PYG & Pires-Vanin AMS 1997. Benthic associations of the shelbreak and upper slope off Ubatuba - SP, south-eastern Brazil. Estuar. Coast. Shelf Sci. 44: 779–784.
- Vianna M & Valentini H 2004. Observações sobre a frota pesqueira em Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo, entre 1995 e 1996\*. Bol. do Inst. Pesca 30: 171–176.

# Capítulo I

**Distribuição espaço-temporal de *Hepatus pudibundus*  
(Decapoda, Aethroidea) em área intensa de pesca no sudeste  
do Brasil num intervalo de 20 anos**

## 1. Resumo

O objetivo deste estudo foi analisar e comparar a distribuição espaço-temporal de *Hepatus pudibundus* num intervalo de 20 anos, associado com os fatores ambientais, na Enseada de Ubatuba, SP. As coletas foram realizadas em dois períodos, de setembro/1995 a agosto/1996 (1º período = 1ºP) e setembro/2016 a agosto/2017 (2º período = 2ºP), em 5 áreas amostrais (5m, 10m e 15m, área exposta e área abrigada), com um barco de pesca camaroeiro. Os fatores ambientais coletados foram: temperatura e salinidade de fundo e superfície, sedimento para análise de phi e teor de matéria orgânica. Após 20 anos do primeiro período de estudo na Enseada de Ubatuba foi possível detectar que houve um aumento na deposição de sedimentos finos em todas as áreas amostradas. Em relação à população de *H. pudibundus* observou-se que no 1ºP foram coletados 865 caranguejos e no 2ºP 4222. Essa maior abundância de indivíduos no 2ºP pode ser devido a coleta ter sucedido um evento intenso de El Niño, que faz que com a ACAS (Águas Centrais do Atlântico Sul) permaneça mais tempo na região externa da enseada, diminuindo a temperatura da água, e podendo fazer com que os indivíduos se abriguem dentro da enseada. Houve uma alteração da distribuição espacial dos indivíduos, principalmente, dos caranguejos adultos, os quais mudaram da área exposta e 15m no 1ºP para área abrigada no 2ºP. Tal mudança pode estar relacionada ao aumento de sedimentos finos nesta área e por ela ser uma região de exclusão natural de pesca, o que pode proporcionar melhores condições de abrigo para a população. Os juvenis permaneceram na região dos 10m, local este que possui alta quantidade de matéria orgânica e sedimentos finos, que auxilia no hábito de se enterrar dessa espécie, além de possuir mais oferta de alimento. Quanto a análise de correspondência temporal dos caranguejos, observou-se que os machos corresponderam com a primavera e os juvenis com o inverno nos dois períodos, já as fêmeas no 1ºP corresponderam com a primavera, e no 2ºP com o verão. Esse aumento de fêmeas no verão no 2ºP, pode estar relacionado a maior quantidade de nutrientes para as larvas. Com base na comparação dos dados obtidos no intervalo de 20 anos, verificou-se que a distribuição espaço-temporal de *H. pudibundus* foi alterada na Enseada de Ubatuba, mas a população continua bem estabelecida na região.

**Palavras-chave:** Escala temporal, Caranguejo, sedimentação, *by-catch*, ENSO.

## **2. Introdução**

Estudos comparativos em escala temporal implicam no conhecimento dos processos que atuam na gestão e no uso adequado da zona costeira (Batista et al. 2009). Esses processos podem ser avaliados em duas escalas temporais distintas: mudanças a longo prazo (ciclos de dezenas a milhares de anos), na qual os processos de modelagem da costa estão associados às variações climáticas; e mudanças a curto prazo (escala de meses a anos), onde estão envolvidos processos dinâmicos que controlam a evolução da paisagem atual (Forbes & Liverman 1996, Alencar 2015).

As investigações em escala temporal sobre a dinâmica das populações presente no ecossistema marinho também são importantes para avaliar se está havendo modificação ao longo do tempo em função das alterações do ambiente (Connell et al. 1997). O fenômeno cíclico El Niño-Oscilação Sul (ENSO) é um dos eventos com forte impacto no clima global e na biota em escala temporal, sendo caracterizado por ser uma flutuação natural do sistema acoplado oceano-atmosfera (interação entre oceano e atmosfera) (Dijkstra 2006, Possamai et al. 2018). O ENSO se origina na região do Pacífico tropical e é caracterizado por uma fase mais quente (El Niño) e uma fase mais fria (La Niña) com flutuações irregulares em uma periodicidade de 2 a 7 anos (Fisher et al. 2015, Silva 2015). Os episódios do El Niño, em particular, influenciam fortemente o clima e a hidrologia no sudeste da América do Sul (Grimm et al. 1998, Grimm 2009, Possamai et al. 2018).

Além do aumento da temperatura da superfície da água do mar, outros fatores abióticos são alterados durante a presença do ENSO, como: mudanças na salinidade; aumento no aporte de sedimento e água doce e ação das ondas com maior intensidade (Arntz et al. 2006, Dijkstra 2006). Dessa forma, respostas bióticas para o ambiente alterado incluem variações na composição de espécies, abundância e biomassa devido à emigração, imigração, mudanças no sucesso reprodutivo, dispersão larval e recrutamento, assim como alterações na disponibilidade de alimento, competição e predação (Arntz et al. 2006).

Os limites de distribuição da maioria das espécies bentônicas marinhas são determinados por uma complexa ação ambiental em todo o seu ciclo de vida (Bertini et al. 2010). Essas ações ambientais incluem os fatores do meio físico, como temperatura, salinidade, teor de matéria orgânica e textura do substrato (Buchanan & Stoner 1988, Mantelatto et al. 1995a, De Léo & Pires-Vanin 2006). Sendo assim, a variação desses



fatores permite a presença ou não dos organismos no ambiente, dependendo da tolerância de cada indivíduo a essas variáveis (Hebling et al. 1994). Por isso é fundamental compreender as causas da distribuição espaço-temporal dos organismos bentônicos no ambiente marinho (Mantelatto et al. 1995a).

Outros fatores que podem interferir nas comunidades bentônicas são a exploração desenfreada e a captura de espécies sem valor econômico, que intensificam o desbalanceamento da cadeia alimentar, que existe naturalmente no ambiente, podendo levar a um desequilíbrio ambiental (Severino-Rodrigues et al. 2002, Worm et al. 2009). Entretanto, somente agora se tem dado uma maior importância à fauna acompanhante (captura de espécies diferentes da espécie-alvo de uma pescaria ou *by-catch*), já que constitui uma parcela relevante das pescarias (Britten et al. 2016).

Dos diversos grupos zoológicos que compõem a fauna acompanhante da pesca do camarão, os crustáceos constituem o segundo em importância, tanto em biomassa, quanto em diversidade de espécies (Severino-Rodrigues et al. 2002). Deste modo, estudos sobre capturas acessórias na pesca do camarão são importantes para a aplicação das regras de manejo e para prever o impacto da atividade pesqueira sobre a dinâmica populacional de espécies não-alvo (Clucas & Teutscher 1998).

Dentre a fauna acompanhante na pesca do camarão sete-barbas no sudeste do Brasil, *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) é a terceira, por vezes, a segunda espécie mais abundante dentre os braquiúros capturados (Severino-Rodrigues et al. 2002, Fracasso & Branco 2005, Fransozo et al. 2016). Apesar desse caranguejo não ser explorado comercialmente, ele pode desempenhar um papel ecológico importante em ambientes de substrato não consolidado, pois é considerado uma espécie generalista, resistente ao estresse da pesca e consumidor de resíduos descartados pelo *by-catch* (Mantelatto & Petracco 1997, Lima et al. 2014b).

*Hepatus pudibundus* possui uma ampla distribuição, abrangendo o Atlântico ocidental na Geórgia, Golfo do México, Antilhas, Venezuela, Guianas e no Brasil (do Amapá até o Rio Grande do Sul), e no Atlântico oriental, da Guiné à África do Sul (Melo 1996). Comumente habita lugares com águas rasas de até 160 metros de profundidade (Melo 1996). Na maioria das vezes é encontrado em maior abundância em regiões

lamosas e com maior teor de matéria orgânica (Klôh & Di Benedetto 2010, Mantelatto et al. 2016).

Conforme mencionado nas considerações iniciais dessa dissertação, *H. pudibundus* possui vários estudos relacionados a sua distribuição ecológica, estrutura populacional e reprodutiva, entre outros. Entretanto, nenhum estudo realizou uma análise comparativa temporal levando em consideração um longo período. Assim, o objetivo desse estudo foi realizar uma comparação da distribuição espaço-temporal de *H. pudibundus* na Enseada de Ubatuba num intervalo de 20 anos. Para isso, a população será correlacionada com os fatores ambientais (temperatura, salinidade, phi, teor de matéria orgânica) em ambos os períodos para verificar se tais fatores estão influenciando a distribuição dessa espécie.

### 3. Material e métodos

#### *Área de estudo*

A Enseada de Ubatuba (23°25'00" a 23°27'34" S e 45°00'30" a 45°03'30" W) está situada na cidade de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo/Brasil, e tem aproximadamente 8 km<sup>2</sup> de dimensão. Essa região litorânea se localiza numa plataforma continental bem recortada em função dos esporões terminais da Serra do Mar (Suguió & Martin 1978). Quatro pequenos rios fluem para a enseada (Rio Indaiá, Rio Grande, Rio Lagoa e Rio Aracaú), o que diminui a salinidade da água (Mantelatto & Fransozo 1999). A região também é influenciada por 3 massas de águas: a ACAS (Água Central do Atlântico Sul), a AC (Água Costeira) e a AT (Água Tropical), a atuação delas em diferentes estações do ano modifica as condições de temperatura, salinidade e nutrientes, interferindo na dinâmica e distribuição das comunidades bentônicas (De Léo & Pires-Vanin 2006).

Nos anos de 1995/1996 a região de Ubatuba era caracterizada por uma intensa prática pesqueira comercial e artesanal, e os estoques naturais estavam sendo cada vez mais escassos (Mantelatto & Fransozo 1999). Portanto, no ano de 2008 a região de Ubatuba Setor Cunhambebe, passou a ser considerada uma Área de Proteção Ambiental Marinha do Litoral Norte (APA), sendo uma Unidade de Conservação de Uso Sustentável, que visa compatibilizar a conservação da natureza com o uso sustentável dos seus recursos naturais, através da proclamação do decreto n°: 53.525, pelo Ministério do

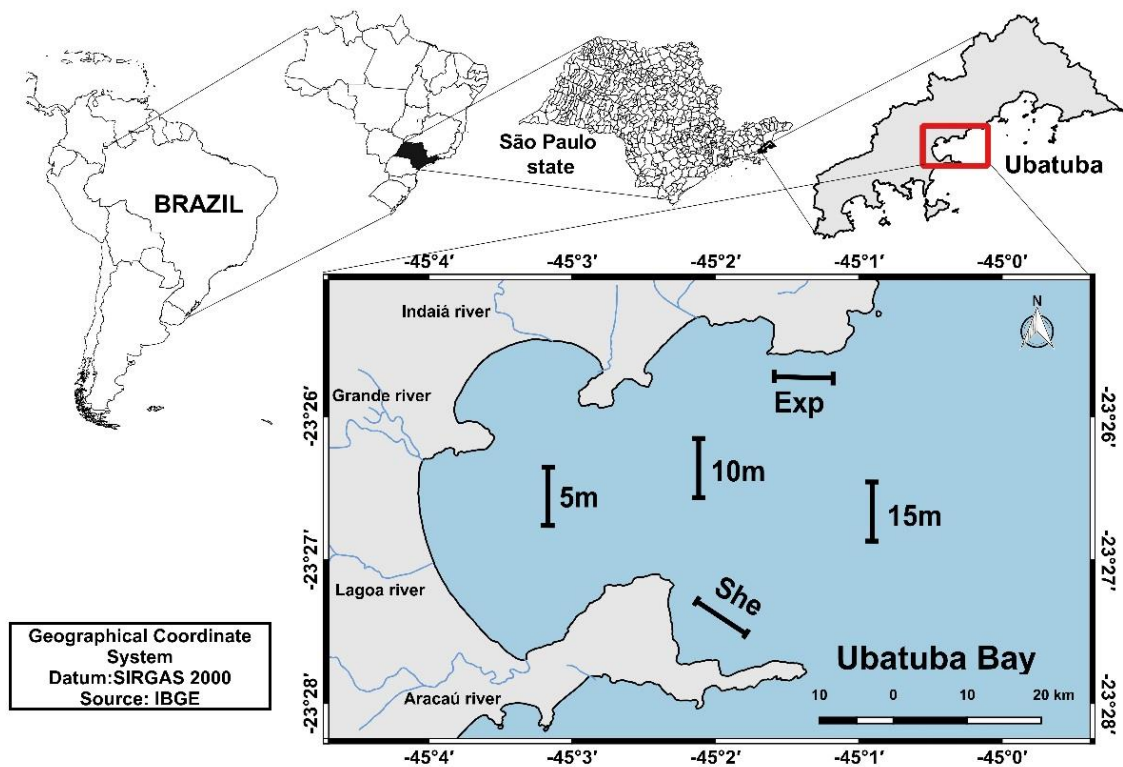
Meio Ambiente, Brasil. Além da APA, o período de defeso já é uma legislação concretizada na região desde 1983, atualmente a pesca artesanal dos camarões de interesse econômico fica fechada no período de 1º de março a 31 de maio.

#### *Coletas e análises bióticas*

O primeiro período de coleta (1ºP) foi efetuado de setembro/1995 a agosto/1996 e o segundo período (2ºP) de setembro/2016 a agosto/2017. As metodologias utilizadas foram as mesmas de forma a permitir comparações. Assim, as áreas amostrais foram efetuadas nas mesmas profundidades de 20 anos atrás, compreendendo os 5, 10 e 15m realizadas de forma paralela a linha da praia. Outras duas áreas foram perpendiculares a linha da praia compreendendo a costeira com influência das ondas (área exposta) e a outra área mais protegida do hidrodinamismo das ondas (área abrigada) (Fig. 1). Foi utilizado um barco de pesca camaroeiro, com redes de arrasto do tipo “double-rig” (tamanho de malha na panagem de 20mm e no saco da rede com 15mm). Os arrastos percorreram 1 km de distância, abrangendo uma área de aproximadamente 18.000m<sup>2</sup>, com duração de cerca de 20 minutos.

Após cada arrasto, ainda no barco, os crustáceos decápodes foram separados, ensacados, etiquetados e armazenados em caixas térmicas com gelo picado. No laboratório os exemplares de *H. pudibundus* foram separados dos demais decápodes (Melo 1996). O sexo foi verificado por meio da morfologia do abdome, sendo triangular para os machos e arredondado para fêmeas e pela contagem do número de pleópodes, machos com 2 pares e fêmeas com 4 pares (Lima et al. 2014b).

A fase jovem foi diferenciada da adulta pelo formato e a aderência do abdome ao esternito torácico, no qual foram considerados juvenis àqueles indivíduos que possuíam o abdome selado, seguindo a metodologia de Mantelatto & Fransozo (1994), Lima et al. (2014b) e Miazaki et al. (2018). No caso das fêmeas, a presença de ovos nos pleópodos também foi verificada. Por fim os caranguejos foram distribuídos em grupos demográficos (MJ= Machos juvenis; FJ= Fêmeas juvenis; MA= Machos adultos; FA= Fêmeas Adultas; FO= Fêmeas ovíferas).



**Figura 1.** Mapa da Enseada de Ubatuba, evidenciando as áreas amostrais nos dois períodos de coleta (Exp= exposta; She= abrigada).

#### *Análises dos fatores ambientais*

Para detectar as profundidades das áreas amostrais, foi utilizado um cabo graduado em metros no 1ºP e um ecobatímetro acoplado ao GPS (*Global Positioning System*) no 2ºP. Amostras de água de fundo e superfície foram coletadas mensalmente em cada área amostral, utilizando uma garrafa de Nansen, para mensurar a temperatura (°C, TF) e a salinidade ( $\text{g.L}^{-1}$ , SF). Amostras do sedimento foram coletadas com um pegador de fundo do tipo Van Veen ( $0,063 \text{ m}^2$ ), para as análises da composição granulométrica e do teor de matéria orgânica.

Os procedimentos para análise do sedimento seguiram similarmente o método descrito por Hakanson & Jansson (1983) e Tucker (1988). Para diferenciar a textura do sedimento de cada área amostral, duas subamostras de 50g cada foram secas em estufa a 70°C por 72h. Posteriormente, com o objetivo de suspender a fração silte + argila aderida às demais partículas do sedimento, foi adicionado 250ml de uma solução de 0,2 N de

hidróxido de sódio em cada subamostra e agitada por 5 minutos. Em seguida, tais subamostras foram lavadas em peneira de malha 0,063mm. O restante do sedimento foi novamente seco em estufa a 60°C por 24h e submetido ao peneiramento diferencial, seguindo a escala proposta por Wentworth (1922). Essa escala leva em consideração o diâmetro das partículas e é dividida em sete frações: cascalho (>2,0 mm), areia muito grossa (2,0 – 1,0 mm), areia grossa (1,0 – 0,5 mm), areia média (0,5 – 0,25 mm), areia fina (0,25 – 0,125 mm), areia muito fina (0,125 – 0,062 mm) e silte + argila (<0,062 mm). Com isto, obteve-se a separação das partículas de diferentes tamanhos do sedimento em cada peneira, cujos conteúdos foram novamente pesados, estimando-se assim, a porcentagem média retida em cada uma.

Os valores de phi, que é o logaritmo negativo na base 2 do diâmetro dos grãos (mm) foram calculados com base na transformação logarítmica:  $\phi = -\log_2 d$ , onde  $d$  = diâmetro do grão, obtendo-se deste modo as seguintes classes: (-1 |—0) areia muito grossa; (0 |—1) areia grossa; (1 |—2) areia média; (2 |—3) areia fina; (3 |—4) areia muito fina e (>4) silte+argila. A partir dos valores obtidos, foram calculadas as medidas de tendência central, as quais determinam as frações granulométricas mais frequentes no sedimento. Estes valores foram calculados com base em dados extraídos graficamente de curvas acumulativas de distribuição de frequência das amostras do sedimento mediante a fórmula  $MD = (\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84})/3$  (Suguio 1973).

Três classes granulométricas principais foram definidas segundo Magliocca & Kutner (1965): Classe A – corresponde a mais de 70% de areia média (AM), areia grossa (AG), areia muito grossa (AMG) e cascalho (Ca); Classe B – mais de 70% de areia fina (AF) e areia muito fina (AMF); Classe C – mais de 70% de silte+argila (S+A). Através destas três classes, grupos foram estabelecidos de acordo com a combinação das frações granulométricas nas várias proporções: PA= (AM+AG+AMG+Ca) > 70%; PAB= prevalência de A sobre B (AF+AMF); PAC= prevalência de A sobre C (S+A); PB= (AF+AMF) > 70%; PBA prevalência de B sobre A; PBC= prevalência de B sobre C; PC = (S+A) > 70%; PCA= prevalência de C sobre A; PCB= prevalência de C sobre B.

O conteúdo da matéria orgânica (MO) presente no substrato em cada área amostral foi obtido pelo peso livre das cinzas: três subamostras de 10g de substrato de cada profundidade foram colocadas em cadinhos de porcelana e incineradas em mufla a 500°C, por um período de três horas (Mantelatto & Fransozo 1999).

*Análises estatísticas*

A análise exploratória dos dados abióticos incluíram a verificação da presença de outliers, multicolinearidade e a independência das amostras (autocorrelação). A análise de colinearidade foi feita a partir do VIF (*Variance Inflation Factor*), que verifica qual o fator de colinearidade entre as variáveis, destacando as variáveis com valor  $>3$  como colinear (Zuur et al. 2010). Para essa análise, as variáveis ambientais não apresentaram colinearidade ( $VIF < 3$ ), assim todos os fatores foram considerados nas análises. Como os fatores ambientais amostrados possuem dimensões diversas (e, portanto, valores escalares diversos), os dados foram padronizados em média 0 e variância 1, uma padronização conhecida como *Z-score* (Gotelli & Ellison. 2001).

A normalidade dos valores dos fatores ambientais foi analisada através do teste de Shapiro Wilk (Shapiro & Wilk 1965) e a homocedasticidade através do teste de Levene (Sokal & Rohlf 1969). Os procedimentos e tomadas de decisão foram realizados de acordo com Zuur et al. (2010).

A variação nos valores da temperatura de fundo (TF) e salinidade de fundo (SF) foi analisada entre as estações do ano de cada período através do teste *t* de Student (Zar 1996).

A relação dos dados abióticos com as covariáveis foi avaliada através de um Painel de gráficos pareados (*Multi-panel scatterplots*) utilizando uma regressão do tipo LOESS, um método regressivo não-paramétrico. A Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para verificar a importância de cada variável ambiental nos dois períodos de coleta. Por fim foram realizados os testes de *randomForest* (Liaw & Wiener 2002) e *Classification Tree* do pacote Party do programa R (Strobl et al. 2007, 2008, R 2018), para verificar quais variáveis ambientais foram mais importantes entre os períodos, e em cada área amostral de cada período.

Para uma melhor visualização da distribuição dos tipos de sedimento presentes na Enseada de Ubatuba foi efetuado um mapa de interpolação das médias de phi por área amostral em ambos períodos com o software Qgis 2.18.22.

Os dados de número de indivíduos de *H. pudibundus* foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro Wilk (Shapiro & Wilk 1965) e a homocedasticidade

pelo teste de Levene (Sokal & Rohlf 1969). A análise de correspondência (CA) foi utilizada para relacionar os grupos demográficos com as áreas amostrais e estações do ano, nos diferentes períodos. Posteriormente, foi gerado um gráfico de contingência com os pontos gráficos relacionados aos grupos demográficos, proporcionalmente a sua abundância, gerando uma visualização da associação/abundância de cada grupo demográfico com as áreas amostrais e com as estações do ano.

A Análise de Redundância (RDA) foi realizada em cada período para verificar a influência dos fatores ambientais na abundância dos grupos demográficos de *H. pudibundus*. Para isso foram criadas duas matrizes, uma matriz biótica com os dados de abundância e uma matriz abiótica com os dados dos fatores ambientais amostrados. Os dados de fatores ambientais também foram padronizados pelo método de *Z-score* (Gotelli & Ellison. 2001). Previamente foi realizada uma análise exploratória de dados, seguindo as premissas indicadas por Zuur et al. (2010). Tais testes devem ser realizados para avaliar a ocorrência de normalidade pelo teste de simetria e curtose multivariada (Mardia 1970, 1980), homocedasticidade multivariada com o teste M de Box com permutações de Monte Carlo para o valor de *p* (Anderson 1958), outliers, colinearidade, independência entre variáveis, entre outras. Nenhuma das variáveis ambientais apresentou colinearidade ( $VIF < 3$ ).

Posteriormente, foram realizados ajustes dos vetores ambientais na RDA, um procedimento que traça a correlação máxima das variáveis ambientais com os dados de uma ordenação (Oksanen et al. 2018). Além de um teste de significância dos eixos da RDA através de procedimentos de permutação e particionamento dos eixos (Legendre et al. 2011). A avaliação da significância do ajuste dos vetores ambientais ocorreu por permutações ( $n = 9999$ ) utilizando a estatística Goodness-of-fit do coeficiente de correlação quadrado ( $r^2$ ). De acordo com Oksanen et al. (2018) para os fatores ambientais, isto é definido como  $r^2 = 1 - SS_w / SS_t$ , sendo:  $SS_w$  – soma dos quadrados dentro dos grupos e  $SS_t$  – Soma dos quadrados totais.

Para se obter uma melhor visualização da resposta de abundância de *H. pudibundus* frente aos fatores ambientais nos dois períodos de coleta foi realizado um mapa de calor com a utilização do pacote “ggplot2” e “scales” do programa R (Wickham & Chang 2014).

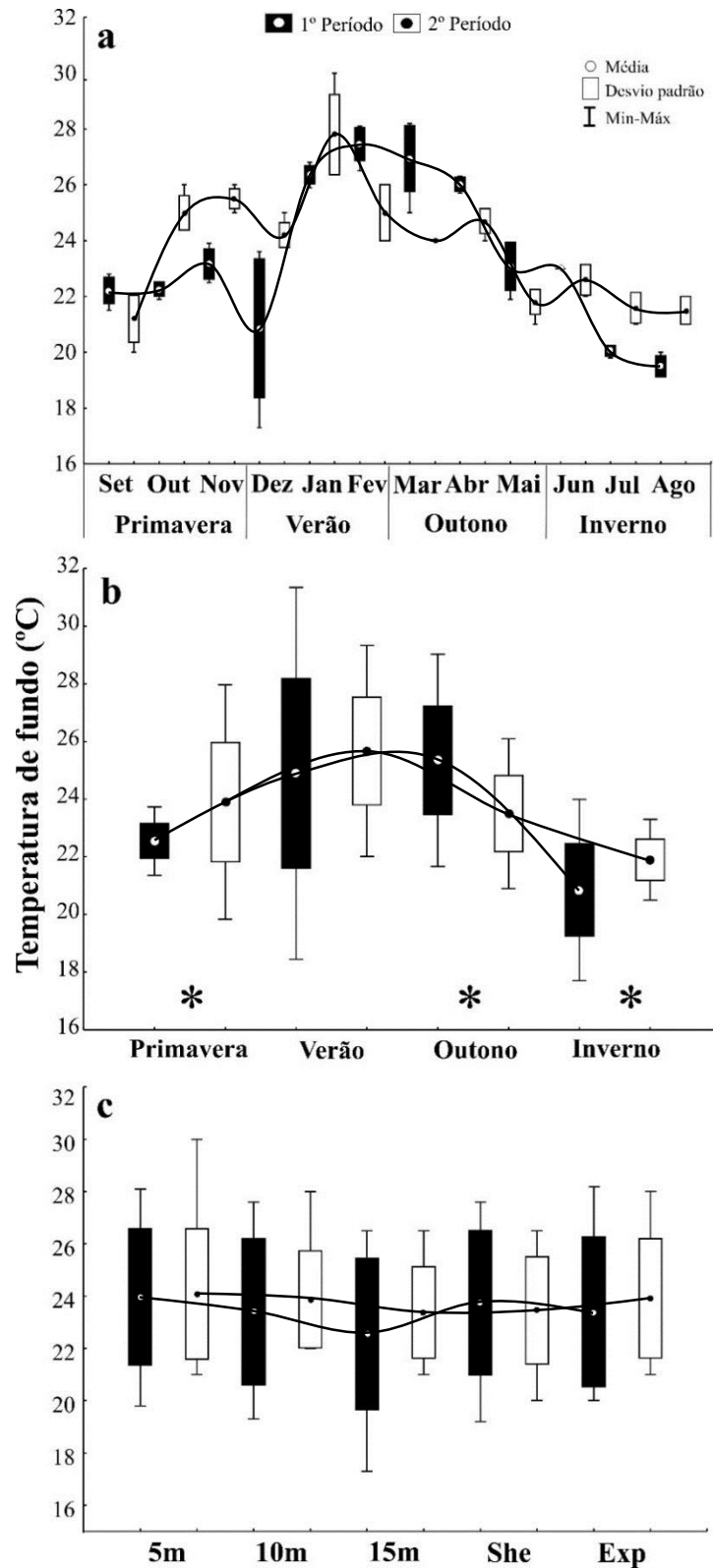
Todas as análises foram realizadas no software R 3.5.1 (R 2018). Para os testes das análises exploratórias utilizou-se os pacotes “tseries” (Trapletti et al. 2018), “lattice” (Sarkar 2017), “grid” e “stats”, sendo os dois últimos pacotes já acoplados ao programa R (R 2018). Para a RDA e CA foi utilizado o pacote “Vegan” de Oksanen et al. (2018). O nível de significância aceito em todas as análises foi de 5% (Zar 2010).

#### **4. Resultados**

##### *Fatores ambientais*

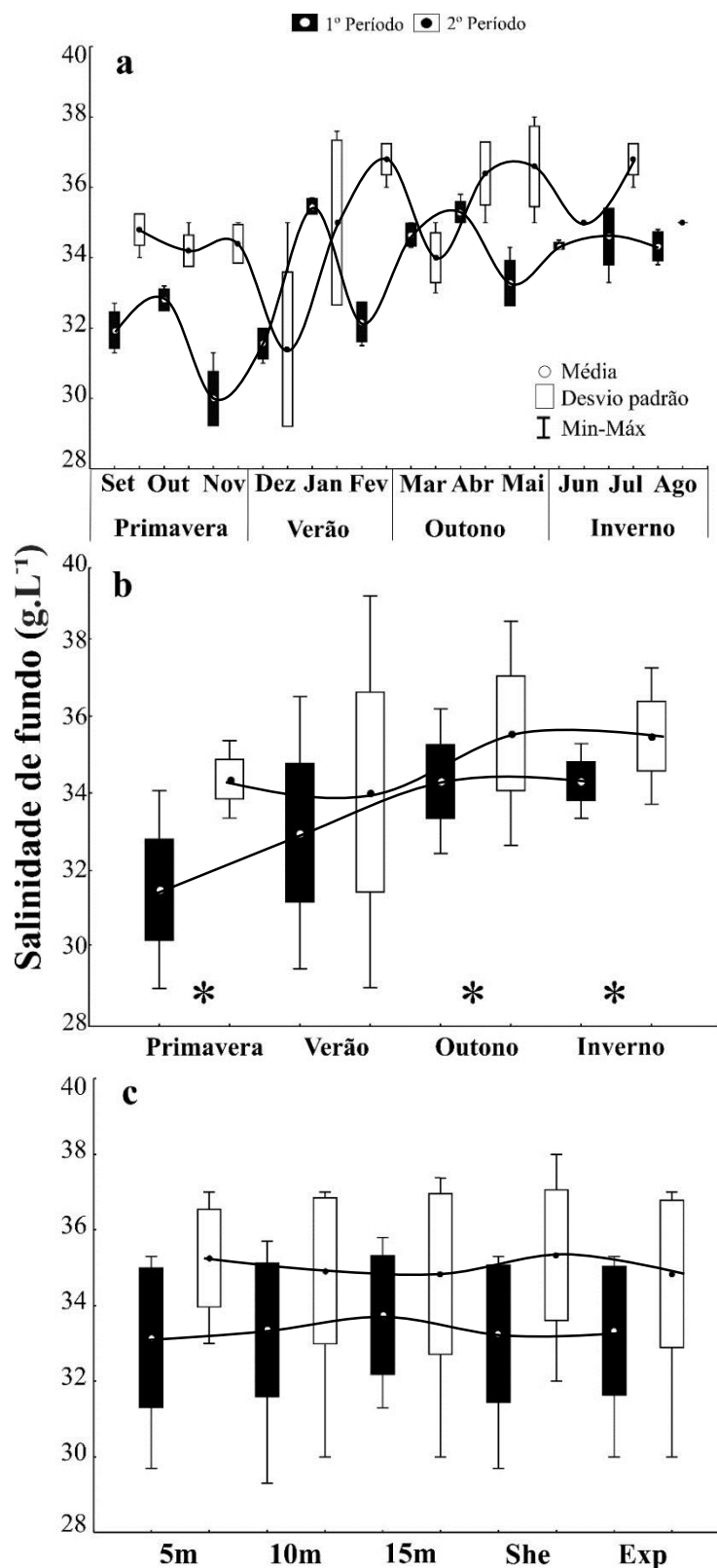
A temperatura de fundo (TF) variou de 17.30 a 28.20°C ( $23.41 \pm 2.73$ ) no 1ºP e de 20.0 a 30.0°C ( $23.74 \pm 2.05$ ) no 2ºP (Fig. 2a). Observou-se que a TF no 1ºP foi menor em relação ao 2ºP na maioria dos meses, exceto durante o outono e nos meses de fevereiro, junho e setembro. Apenas o verão não apresentou diferença significativa na temperatura de fundo entre as estações do ano ( $t = -0,79$ ;  $p = 0,43$ ) (Fig. 2b) na comparação entre os períodos. Na análise espacial, a temperatura de fundo foi similar entre os períodos nas áreas amostrais (Fig. 2c).





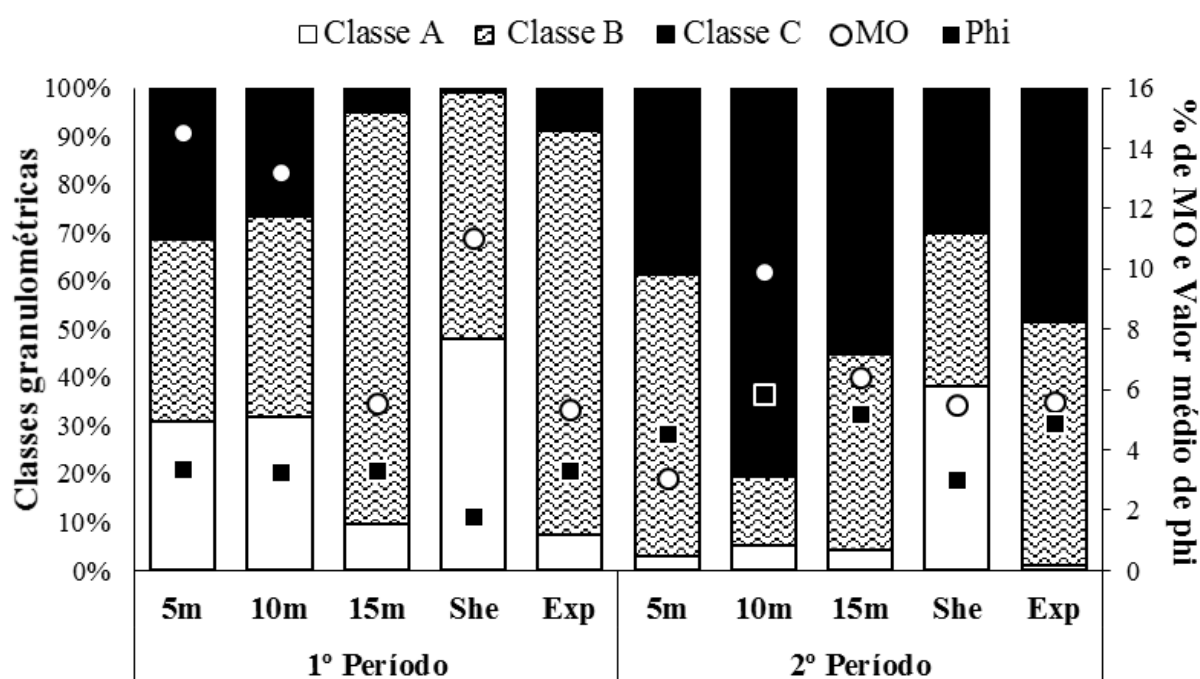
**Figura 2.** Box-plot dos valores da temperatura de fundo (°C) nos dois períodos de coleta entre os meses (a), estações do ano (b) e áreas amostrais (c) na Enseada de Ubatuba. (She= área abrigada; Exp= área exposta). \* valores significativos ( $p < 0.05$ ) do teste *t* de Student entre as estações do ano.

Em relação a salinidade de fundo (SF), os valores no 1ºP variaram de 29.30 a 35.80 g.L<sup>-1</sup> (33.37±1.69), já no 2ºP variou de 30.0 a 38.0 g.L<sup>-1</sup> (35.03±1.77) (Fig. 3a). Somente o verão não apresentou diferença ( $t = -1,51$ ;  $p = 0,14$ ) na salinidade de fundo entre as estações do ano (Fig. 3b). Espacialmente, observou-se que os valores de SF foram maiores no 2ºP em todas as áreas amostrais (Fig. 3c).

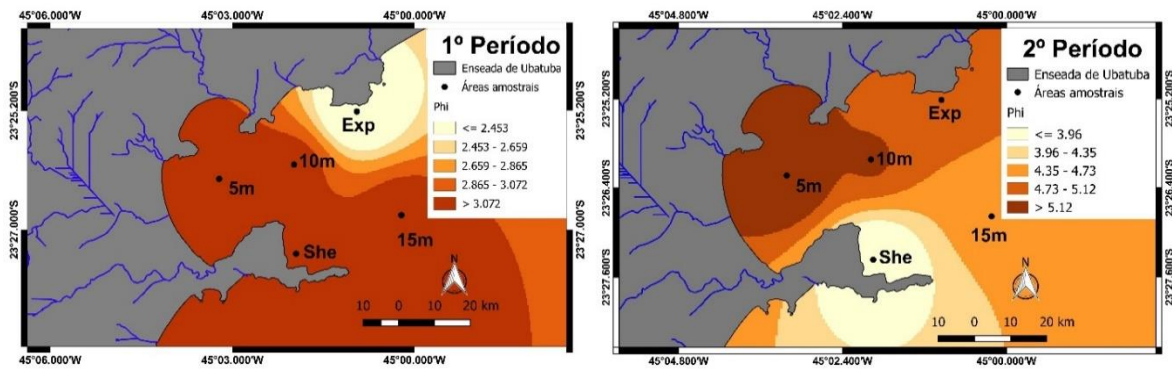


**Figura 3.** Box-plot dos valores da salinidade de fundo (g.L<sup>-1</sup>) nos dois períodos de coleta entre os meses (a), estações do ano (b) e áreas amostrais (c) na Enseada de Ubatuba. (She=área abrigada; Exp= área exposta). \* valores significativos (p<0.05) do teste *t* de *Student* entre as estações do ano.

Os valores de phi variaram de 1.45 a 4.56 ( $3.0 \pm 0.78$ ) no 1ºP e de 0.21 a 6.30 ( $4.69 \pm 1.30$ ) no 2ºP. Quanto ao teor de matéria orgânica (MO), os valores do 1ºP variaram de 1.90 a 19.2 ( $10.04 \pm 5.16$ ) e no 2ºP de 1.20 a 13.6 ( $6.62 \pm 3.27$ ). A distribuição do sedimento nas classes granulométricas foi distinta entre os períodos, com maior quantidade de classe C e menores de classe A e B no 2º período. Os valores de matéria orgânica coincidiram com os de phi, com os maiores valores no 1ºP, exceto nas áreas de 15m e exposta (Fig. 4). Pode-se observar que houve uma sedimentação na Enseada de Ubatuba, com maiores valores da classe C no 2º P (Fig. 4) e com valores de phi maiores (sedimento mais fino) no 2ºP em todas as áreas amostrais (Fig. 5).

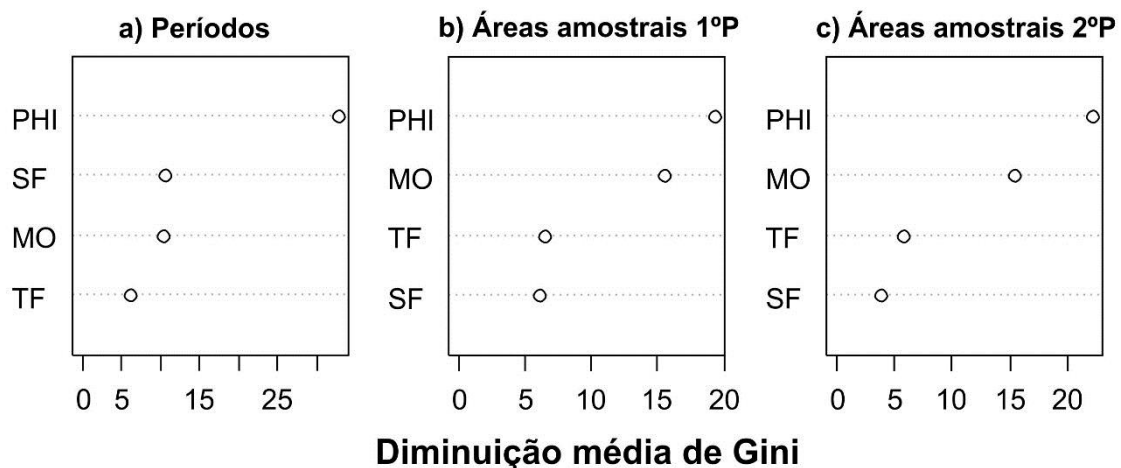


**Figura 4.** Porcentagens das classes granulométricas do sedimento, matéria orgânica (MO) e valores de phi nas áreas amostrais e nos dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba. (Classe A = cascalho, areia muito grossa, grossa e média; Classe B= areia fina e muito fina e Classe C = silte + argila; She= área abrigada, Exp= área exposta).



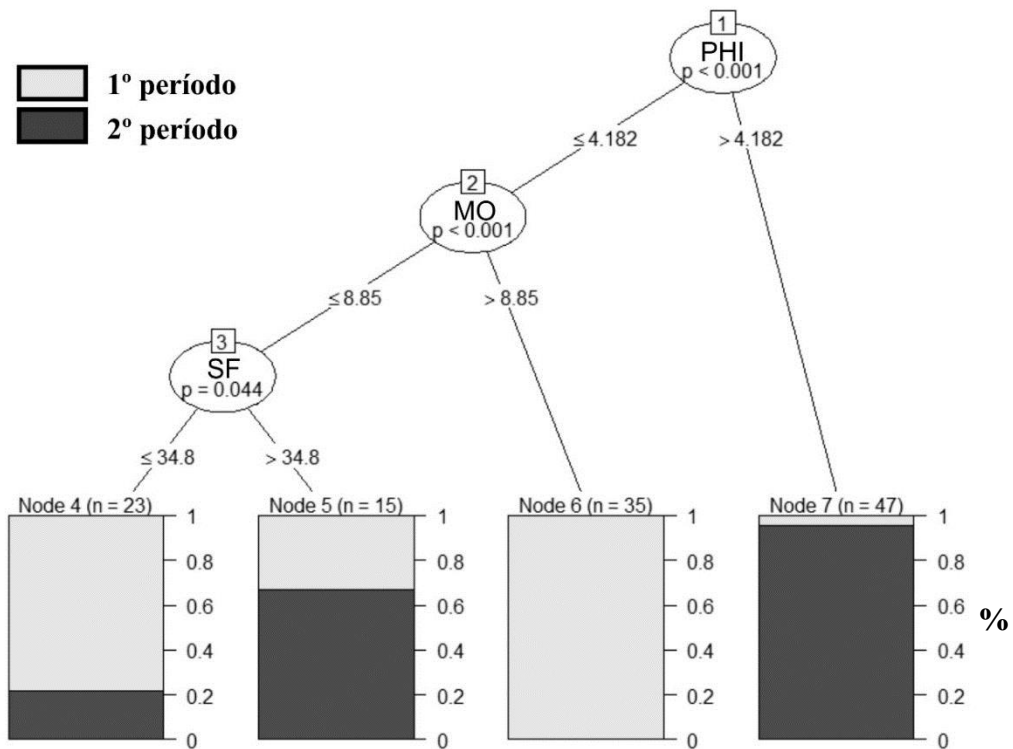
**Figura 5.** Valores médios de phi nas áreas amostrais no 1º período (1995/1996) e 2º período (2016/2017) de coleta na Enseada de Ubatuba (She= área abrigada: Exp= área exposta).

A figura 6 apresenta os resultados do teste de *randomForest* efetuados para cada fator ambiental durante os períodos de coleta e áreas amostradas. A comparação dos fatores ambientais entre os períodos apresentou uma taxa de confusão de 7,05% no modelo do teste, sendo que as variáveis mais explicativas na diferenciação entre os períodos foram, respectivamente, o phi, SF, MO e TF (Fig. 6a). Quando esta análise foi realizada separadamente para cada período e entre as áreas amostrais as variáveis que se destacaram foram o phi, MO, TF e SF, respectivamente, em ambos os períodos. A taxa de confusão foi de 50% para o 1ºP e de 48,33% para o 2ºP (Figs. 6 b, c).

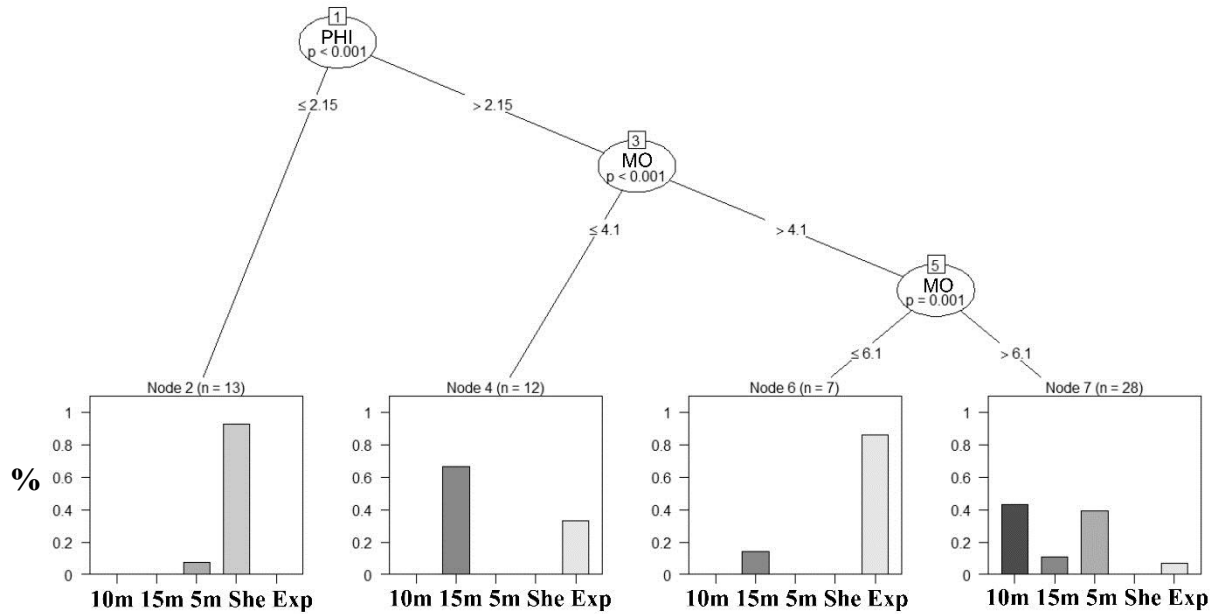


**Figura 6.** Variáveis ambientais de maior importância no modelo *randomForest* (índice de diminuição média de Gini). Todas as variáveis (TF, SF, MO, PHI) são classificadas em ordem crescente de acordo com sua importância mediana no modelo, entre os períodos e entre as áreas amostrais de cada período.

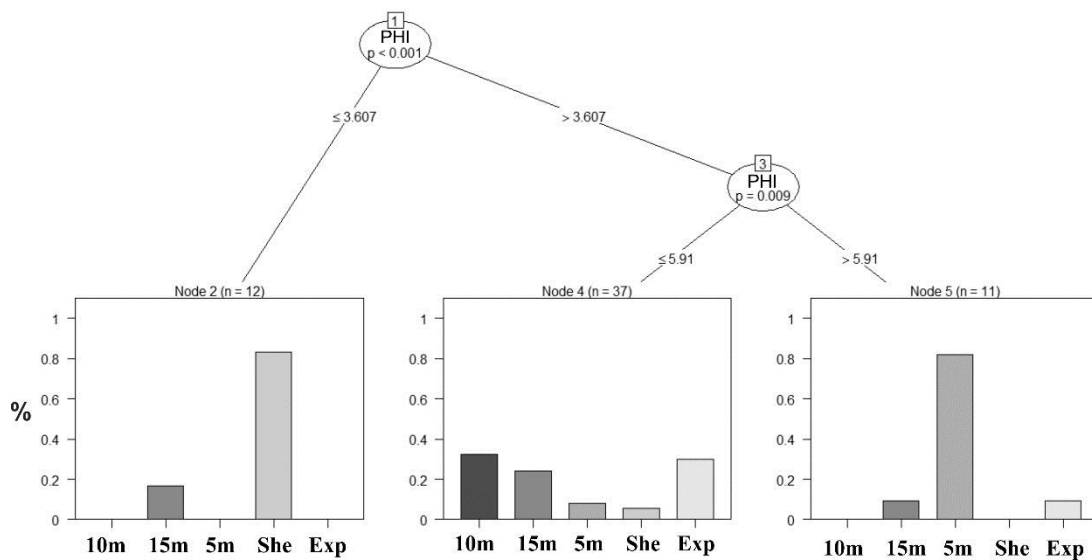
O resultado da análise *Classification Tree* também apresentou o phi como a variável ambiental mais explicativa na diferenciação entre as áreas amostrais dos períodos ( $p < 0.01$ ), com phi  $< 4.18$  no 1ºP e  $> 4.18$  no 2ºP, seguido da MO que foi  $> 8.85$  no 1ºP e  $< 8.85$  no 2ºP, e por último a SF que foi  $< 34.8$  no 1ºP e  $> 34.8$  no 2ºP (Fig. 7). O *Classification Tree* para as áreas de cada período também indicou o phi como a variável mais explicativa, sendo que para o 2ºP este foi o único fator significativo (Figs. 8 e 9).



**Figura 7.** Gráfico da análise do teste *Classification Tree* para os períodos, apresentando as variáveis ambientais mais explicativas e respectivos valores de  $p$ . (MO = matéria orgânica, ST = salinidade de fundo).



**Figura 8.** Gráfico da análise *Classification Tree* para as áreas amostrais do 1º período, apresentando as variáveis ambientais mais explicativas e respectivos valores de  $p$ . (MO = matéria orgânica, She = área abrigada; Exp = área exposta).



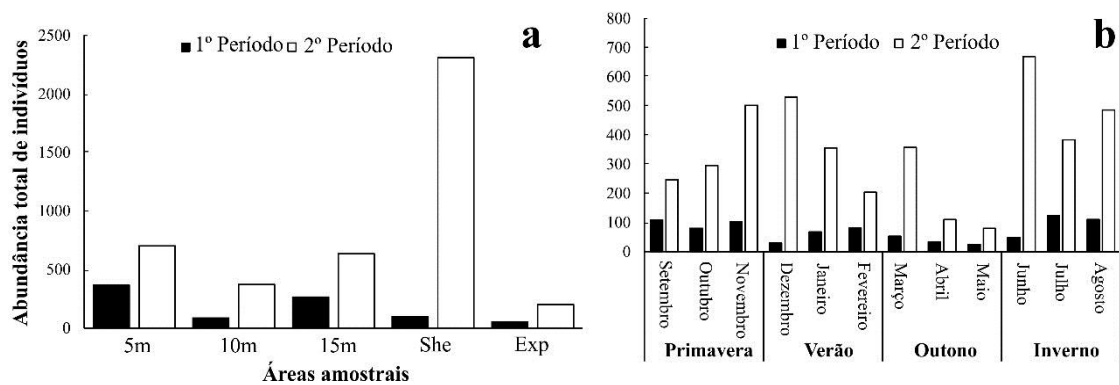
**Figura 9.** Gráfico da análise *Classification Tree* para as áreas amostrais do 2º período, apresentando as variáveis ambientais mais explicativas e respectivos valores de  $p$ . (She= área abrigada, Exp= área exposta).

*Abundância e distribuição demográfica*

Um total de 865 caranguejos foram coletados no 1ºP, sendo 78 juvenis, 602 fêmeas adultas e 185 machos adultos. Já no 2ºP foram 4222 indivíduos (584 juvenis, 2826 fêmeas adultas e 812 machos adultos).

Observou-se que a maioria da população de *H. pudibundus* ocupou áreas distintas na Enseada de Ubatuba entre os períodos analisados, onde no 1ºP os indivíduos se concentraram nos 5m e 15m e no 2ºP na área abrigada (Fig. 10a; Tab. 1). Esta distribuição também foi evidenciada na análise de correspondência, na qual as fêmeas e os machos adultos apresentaram alta correspondência com as mesmas áreas amostrais, entretanto, houve alteração dos 5m e 10m no 1ºP, para a área abrigada no 2ºP. Quanto aos juvenis, eles corresponderam, principalmente, com os 10m em ambos períodos (Fig. 11).

Em relação a distribuição temporal, observou-se indivíduos em todos os meses nos dois períodos, no 2ºP houve uma maior abundância no inverno, primavera e começo do verão (Fig. 10b). Quanto a análise de correspondência temporal, observou-se que houve uma mudança na correspondência de fêmeas adultas, no 1ºP se associaram com a primavera e no 2ºP com o verão e outono. Os machos adultos apresentaram alta correspondência com a primavera nos dois períodos. A distribuição temporal dos juvenis esteve associada com a primavera no 1ºP e com o inverno no 2ºP (Fig. 12).

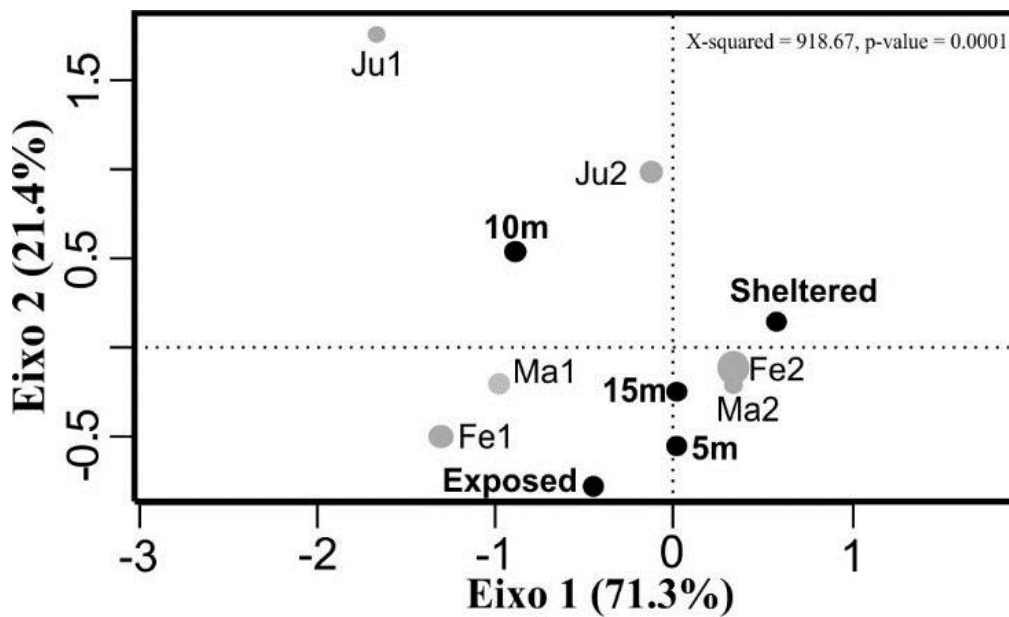


**Figura 10.** *Hepatus pudibundus*. (a) Abundância absoluta dos indivíduos pelas áreas amostrais, nos dois períodos de coleta; (b) Abundância absoluta dos indivíduos por meses e estações do ano, nos dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba. (She = área abrigada, Exp = área exposta).

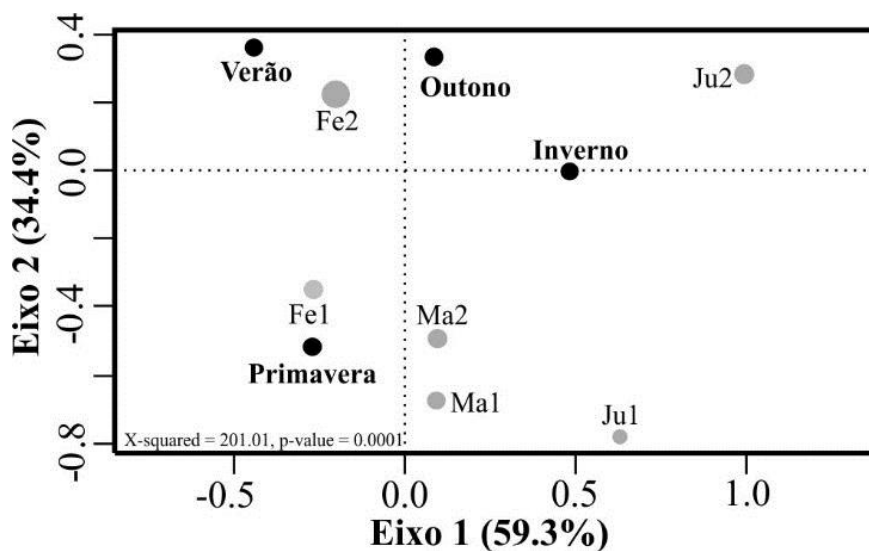


**Tabela 1.** Abundância total de *Hepatus pudibundus* entre os períodos, nas estações do ano, meses e áreas amostrais na Enseada de Ubatuba. (She = área abrigada, Exp = área exposta).

	Estações do ano	Meses	Áreas amostrais				Total geral	
			5m	10m	15m	She		Exp
1º Período	Verão	Dezembro	18	4	6	0	2	30
		Janeiro	20	21	16	0	11	68
		Fevereiro	16	1	60	0	4	81
		<b>Total</b>	<b>54</b>	<b>26</b>	<b>82</b>	<b>0</b>	<b>17</b>	<b>179</b>
	Outono	Março	17	1	30	0	5	53
		Abril	18	1	0	13	2	34
		Maio	8	1	1	14	1	25
		<b>Total</b>	<b>43</b>	<b>3</b>	<b>31</b>	<b>27</b>	<b>8</b>	<b>112</b>
	Inverno	Junho	20	7	18	2	2	49
		Julho	25	12	54	33	0	124
		Agosto	63	5	11	26	5	110
		<b>Total</b>	<b>108</b>	<b>24</b>	<b>83</b>	<b>61</b>	<b>7</b>	<b>283</b>
	Primavera	Setembro	45	20	32	2	10	109
		Outono	46	5	20	5	4	80
		Novembro	71	8	17	1	5	102
		<b>Total</b>	<b>162</b>	<b>33</b>	<b>69</b>	<b>8</b>	<b>19</b>	<b>291</b>
<b>Total geral</b>		<b>367</b>	<b>86</b>	<b>265</b>	<b>96</b>	<b>51</b>	<b>865</b>	
2º Período	Verão	Dezembro	98	54	52	278	48	530
		Janeiro	28	84	64	150	30	356
		Fevereiro	50	18	52	66	18	204
		<b>Total</b>	<b>176</b>	<b>156</b>	<b>168</b>	<b>494</b>	<b>96</b>	<b>1090</b>
	Outono	Março	36	6	164	150	2	358
		Abril	10	28	24	46	2	110
		Maio	12	8	10	50	0	80
		<b>Total</b>	<b>58</b>	<b>42</b>	<b>198</b>	<b>246</b>	<b>4</b>	<b>548</b>
	Inverno	Junho	132	36	36	458	8	670
		Julho	80	16	54	230	4	384
		Agosto	88	4	4	390	0	486
		<b>Total</b>	<b>300</b>	<b>56</b>	<b>94</b>	<b>1078</b>	<b>12</b>	<b>1540</b>
	Primavera	Setembro	102	10	36	98	0	246
		Outono	32	24	138	80	22	296
		Novembro	34	84	0	316	68	502
		<b>Total</b>	<b>168</b>	<b>118</b>	<b>174</b>	<b>494</b>	<b>90</b>	<b>1044</b>
<b>Total geral</b>		<b>702</b>	<b>372</b>	<b>634</b>	<b>2312</b>	<b>202</b>	<b>4222</b>	



**Figura 11.** *Hepatus pudibundus*. Análise de Correspondência da abundância dos grupos demográficos (Ju= juvenis; Fe= fêmeas adultas; Ma= machos adultos; Sheltered= área abrigada; Exposed= área exposta) nas áreas amostrais na Enseada de Ubatuba, nos dois períodos de coleta (1= 1º Período; 2= 2º Período). Na parte superior, o resumo estatístico do teste de chi-quadrado de Pearson, para aleatoriedade da associação observada.



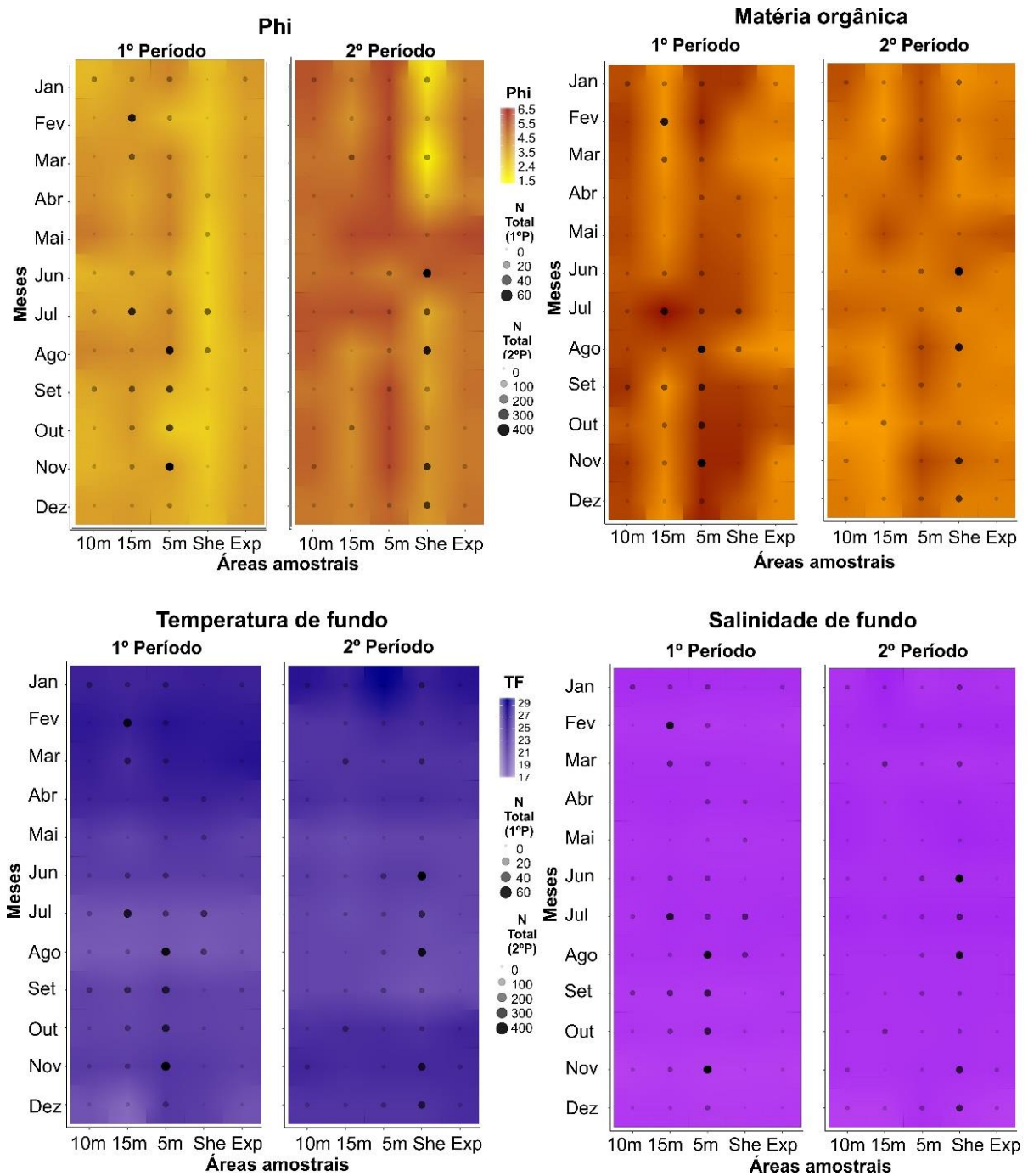
**Figura 12.** *Hepatus pudibundus*. Análise de Correspondência da abundância dos grupos demográficos (Ju= juvenis; Fe= fêmeas adultas; Ma= machos adultos; Sheltered= área abrigada; Exposed= área exposta) por estações do ano na Enseada de Ubatuba, nos dois períodos de coleta (1= 1º período; 2= 2º período). Na parte inferior, o resumo estatístico do teste de chi-quadrado de Pearson, para aleatoriedade da associação observada.

A análise de redundância efetuada tanto para o 1ºP como para o 2ºP evidenciou dois eixos com mais de 90% de proporção explicada, no entanto, eles não foram significativos de acordo com a análise de permutação dos eixos (Tab. 2).

**Tabela 2.** Resultados estatísticos da RDA para cada período analisado. Eixo destacado em negrito é significativo para interpretação de cada eixo da RDA de acordo com teste de permutações para cada eixo das RDAs (gl= graus de liberdade, Var= Variância, F= estatística F).

	<b>1º Período</b>				<b>2º Período</b>					
<i>Proporção de variância</i>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>			<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>				
Autovalor	0.010	0.004			0.009	0.007				
Proporção explicada	0.726	0.252			0.532	0.406				
Proporção acumulada	0.726	0.978			0.532	0.937				
<i>Score dos grupos demográficos</i>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>			<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>				
Juvenis (JU)	0.064	-0.166			-0.153	-0.263				
Fêmeas (FE)	0.255	0.147			-0.363	0.178				
Machos (MA)	0.307	-0.087			0.137	0.178				
<i>Score do biplot</i>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>			<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>				
Matéria orgânica (MO)	0.375	-0.877			-0.685	-0.655				
Phi	0.441	0.627			-0.188	-0.687				
Salinidade de fundo (SF)	-0.474	0.214			0.019	-0.587				
Temperatura de fundo (TF)	-0.672	-0.137			-0.671	0.552				
<i>Environmental fitting</i>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>p-valor</b>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>p-valor</b>		
MO	0.759	-0.65	0.06	0.167	-0.794	-0.607	0.11	<b>0.03</b>		
PHI	0.879	0.475	0.04	0.318	-0.325	-0.945	0.06	0.16		
BS	-0.977	0.215	0.03	0.396	0.039	-0.999	0.04	0.29		
BT	-0.999	-0.029	0.05	0.174	-0.835	-0.549	0.10	0.05		
<i>Teste de permutação (Eixos)</i>	<b>gl</b>	<b>Var</b>	<b>F</b>	<b>n</b>	<b>p-valor</b>	<b>gl</b>	<b>Var</b>	<b>F</b>	<b>n</b>	<b>p-valor</b>
Eixo1	1	0.01	2.62	999	0.49	1	0.00	3.37	999	0.27
Eixo2	1	0.00	0.90	999	0.90	1	0.00	2.57	999	0.32
Resíduo	56	0.21				56	0.15			

As figuras geradas pelo ajuste de superfícies (mapas de calor) apresentam as relações de abundância de *H. pudibundus* obtidas em cada período com as variáveis ambientais (Fig. 14). Observa-se que a distribuição dos caranguejos no 1ºP esteve relacionada com os maiores valores de phi e no 2ºP sua distribuição se deslocou para as áreas onde tais fatores apresentaram os menores valores. Os mapas de calor da temperatura da água (TF) e salinidade (SF) não evidenciaram mudanças na relação com a abundância de *H. pudibundus* entre os períodos, visto que tais fatores não sofreram grandes alterações entre períodos e áreas amostrais.



**Figura 14.** Ajuste de superfície espaço-temporal (Áreas amostrais vs. Meses) dos fatores ambientais, nos dois períodos de coleta e sua associação com a ocorrência e abundância de *Hepatus pudibundus* na Enseada da Ubatuba (She= área abrigada; Exp= área exposta).

## 5. Discussão

A análise comparativa da população de *H. pudibundus* e das características físicas da Enseada de Ubatuba num intervalo de 20 anos indicou que ocorreram algumas alterações ao longo deste período, que estão relacionadas com a abundância desse caranguejo e com a proporção das frações granulométricas presentes no substrato dessa enseada.

A abundância de *H. pudibundus* quintuplicou no 2ºP (2015/2016) em relação ao 1ºP (1995/1996). Isso pode decorrer de uma série de fatores abióticos (temperatura, matéria orgânica, salinidade, teor de oxigênio, entre outros) e bióticos (predação, competição, parasitismo, migração, entre outros).

Uma das hipóteses levantadas está relacionada com a intensidade da influência do fenômeno ENSO no litoral brasileiro entre os períodos estudados, na qual a abundância de *H. pudibundus* aumentou em eventos fortes de ENSO. As coletas do 2º foram logo após o ENSO de 2015/2016, o qual foi caracterizado como sendo o mais forte desde 1950, de acordo com a metodologia de Null (2016; <http://ggweather.com/enso/oni.htm>), que classifica a intensidade dos eventos ENSO obtidos com o ONI (Oceanic Niño Index) (Pereira et al. 2017).

Um El Niño intenso tende a propiciar condições meteorológicas que favorecem o transporte de águas superficiais da costa para o mar aberto, contribuindo com a permanência do fenômeno da ressurgência da massa d'água denominada Águas Centrais do Atlântico Sul (ACAS) na região, postergando sua retração durante o inverno (Paes & Moraes 2007). Dessa maneira, a maior abundância observada no 2ºP pode ter sido influência da maior persistência da ACAS na região. A forte influência do El Niño em 2015/2016 pode ter feito com que a temperatura da água na área externa da enseada ficasse mais fria por mais tempo, devido a características ambientais providas da ACAS (temperatura <18°C; salinidade <36), fazendo com que os caranguejos se abrigassem em regiões mais rasas da enseada e com temperaturas mais elevadas.

Essas alterações na abundância de *H. pudibundus* também foram observadas em outros períodos de coleta na Enseada de Ubatuba, como no caso de 1998/1999, em que Bertini et al. (2010) coletaram um total de 2698 indivíduos e, no ano 2000, a abundância

dessa espécie diminuiu novamente nessa enseada, sendo coletados 1808 indivíduos (Bertini & Fransozo, 2004). O El Niño de 1997/1998 foi singular por ter sua origem repentina e grande amplitude e ser, por algumas medidas, até então o mais forte já registrado antes do evento de 2015/2016, com elevações de até 4°C na temperatura superficial do mar (McPhaden 2008). Já o El Niño de 2015/2016 foi um dos mais intensos já registrados, comparável ao evento de 1997/1998, e até superando-o em termos de anomalias de temperatura e pressão em algumas regiões (Climate Prediction Center/NOAA, 2017). Sendo assim, sugere-se que em períodos sem a ocorrência do El Niño, a abundância de *H. pudibundus* diminui dentro da enseada visto que a população pode se distribuir mais amplamente e encontrar temperaturas favoráveis.

Além da temperatura da água as características do sedimento também podem ser alteradas durante os eventos intensos da Oscilação do El Niño-Sul (ENSO) e La Niña-Oscilação Sul (LNSO), onde de acordo com Mahiques et al. (2002) as partículas sedimentares finas depositadas acima e abaixo do Rio da Prata são ressuspensas e carregadas ao longo da costa sudeste do Brasil durante esses eventos. Aliado a isso, Gyllencreutz et al. (2010) e Mahiques et al. (2010), discutiram que tais eventos promovem em uma deposição significativa de grãos finos no litoral norte de São Paulo, podendo haver a formação de manchas de acúmulo de sedimento não homogêneas nas enseadas. Assim, o aumento das partículas finas em todas as áreas amostradas no presente estudo após 20 anos pode ser por consequência dos fortes eventos ENSO que ocorreram no Brasil, onde as coletas do sedimento ocorreram exatamente nas áreas de manchas de sedimento, como dizem os autores citados acima.

Outro fator que pode causar sedimentação no ambiente marinho é a urbanização, sendo esta uma das principais causas antropogênicas (Katsanevakis et al. 2011). No 1ºP deste estudo em 1995/1996, a cidade de Ubatuba possuía aproximadamente 54.000 habitantes, e após 20 anos, havia 88.000 (IBGE 1996, 2017). A excessiva concentração populacional exerce uma forte pressão sobre a zona costeira, gerando problemas sobre os recursos naturais, como por exemplo, a sobre-exploração de recursos, degradação da paisagem, a poluição do ambiente (ar, água e sedimentos), a alteração do uso do solo (erosão) e assoreamento das áreas costeiras marinhas (Martins & Albuquerque 1997).

A pesca de arrasto na enseada de Ubatuba, também pode estar modulando a distribuição espacial de *H. pudibundus*, já que a maioria da população está ocupando a

área abrigada atualmente, em vez do meio da enseada (5m, 10m e 15m) que é a região mais influenciada pela pesca. Segundo Mantelatto et al. (2016) a área abrigada é considerada uma região de exclusão natural de pesca, por conter obstáculos no fundo, que impedem os arrastos dos barcos de pesca camaroeiros. Assim, a costeira abrigada pode ser considerada uma área de refúgio para *H. pudibundus*, na qual pode fugir da pesca predatória (concentrada no meio da enseada) possibilitando o aumento da abundância de sua população. Tal suposição se baseia no fato de que a pesca de arrasto pode causar vários impactos no ambiente, entre eles as variações nos padrões de abundância e distribuição das espécies; remoção de espécies não exploradas comercialmente (*bycatch*); redução da complexidade de habitats e alteração da estrutura das comunidades bentônicas (D’Incao et al. 2002, Kaiser et al. 2002).

Dessa maneira, pressupondo que não ocorre pesca artesanal na área abrigada, a população de *H. pudibundus* pode se reproduzir e se desenvolver com mais facilidade e frequência nessa área, e como é uma espécie osmoconformadora (Foster et al. 2010), pode adaptar muito bem as alterações ambientais. Além disso, pelo aparente aumento de sedimentação na enseada, essa área também passou a ter mais sedimento fino e muito fino, que favorece o estabelecimento dessa espécie nessa área, já que esse tipo de sedimento ajuda no comportamento de se enterrar de *H. pudibundus* (Lima et al. 2014b).

Os juvenis permaneceram na área dos 10m nos dois períodos, a qual foi caracterizada por possuir maior quantidade de silte-argila, principalmente no 2ºP, conseqüentemente maior teor de matéria orgânica. Tal observação condiz com o fato de que o tamanho dos grãos do sedimento atua na fauna bentônica direta e/ou indiretamente (abrigo, captura de alimento, comportamento, etc.) e podem fornecer uma melhor disponibilidade de alimentos para os juvenis (Mantelatto et al. 1995a). Os juvenis de outras espécies de braquiúros, como os siris *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 e *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) também foram encontrados nessas mesmas áreas por Andrade et al. (2014) e Silva et al. (2018), respectivamente.

Em relação a maior abundância de fêmeas adultas do que machos adultos nos dois períodos de coleta, pode estar relacionada ao padrão de dispersão, migração, mortalidade e taxas de crescimento diferenciais entre os sexos (Haley 1979). Outro fator importante pode ser devido a mortalidade diferencial (Wenner 1972), na qual as fêmeas possuem o comportamento de ficar em regiões mais abrigadas e evitarem conflitos, isso fornece uma

maior proteção contra predadores para elas e sua prole. Em contrapartida, os machos apresentam um comportamento de sair do abrigo para encontrar fêmeas, causando um maior risco de ser predado devido à exposição, além de constantemente entrar em combate com outros machos por fêmeas em fase de reprodução (Mantelatto & Fransozo 1996).

A distribuição temporal dos sexos foi similar no períodos de coleta, estando associada, principalmente, com o verão e a primavera. Esse padrão de distribuição é comum para *H. pudibundus* e já foi encontrado na região de Ubatuba por Lima et al. (2014b) e em outras regiões do litoral brasileiro, como por exemplo, na região de Cananéia/SP por Miazaki et al. (2017) e em Balneário Camboriú/SC por Sardá et al. (2013).

A primavera e início do verão é a época do ano que mais favorece a distribuição e abundância de diversos crustáceos decápodes na região de estudo em virtude da entrada da massa de água ACAS. Este evento auxilia o enriquecimento de nutrientes, favorecendo a produção primária e contribuindo para a disponibilidade de alimentos para os organismos planctônicos (Pires-Vanin 1993) e que irá contribuir para uma maior disponibilidade de alimento para a fauna bentônica. Exemplos de espécies beneficiadas são: *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936) (Bochini et al. 2014); *C. ornatus* (Andrade et al. 2014); *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Castilho et al. 2015); *Dardanus insignis* (Saussure 1858) (Frameschi et al. 2015); *Leurocyclus tuberculosus* (H. Milne Edwards & Lucas, 1834) (Bernardes et al. 2016) e *A. cribrarius* (Silva et al. 2018). Apesar dessas condições favorecerem o estabelecimento e aumento de *H. pudibundus*, elas também beneficiam as espécies citadas acima, o que pode causar uma competição interespecífica por recursos (alimento, abrigo, acasalamento, etc.) entretanto esse fator não parece estar prejudicando *H. pudibundus*.

O recrutamento dos juvenis foi principalmente na primavera no 1ºP e no inverno no 2ºP. Essa alteração da época de recrutamento pode ser devido ao período reprodutivo das fêmeas terem mudado também de estação. O recrutamento no inverno diminui a competição com outras espécies, que como já citado acima, são mais abundantes no verão e primavera. Portanto, o sucesso do recrutamento pode ser mais efetivo, e os juvenis podem se desenvolver mais rápido e se tornarem adultos, evitando confrontos e disputas com outros indivíduos. O período de recrutamento na primavera já foi encontrado



anteriormente para *H. pudibundus* por Lima et al. (2014b) em Ubatuba-SP. Entretanto, Sardá et al. (2013) encontraram o período de recrutamento no verão em Balneário Camboriú-SC e Miazaki et al. (2018) identificaram o período de recrutamento na primavera e no inverno na região de Cananéia-SP, semelhante ao presente estudo.

Com base na comparação dos resultados obtidos no intervalo de 20 anos, foi possível verificar que distribuição espaço-temporal de *H. pudibundus* foi alterada na Enseada de Ubatuba, mas a população está bem estabelecida na região. Um dos fatores principais do aumento na abundância pode ter sido a influência do ENSO de 2015/2016 que favoreceu a entrada da espécie na enseada, aumentando a captura de indivíduos. Esse fenômeno deve ser investigado constantemente visto que o aquecimento global vem ocorrendo mundialmente e com o passar dos anos a intensidade desse evento está cada vez maior, o que pode influenciar a dinâmica das espécies bentônicas marinhas.

Além disso, a população está ocupando áreas pouco habitadas há 20 anos, tal como a área abrigada, podendo estar relacionada com a maior distribuição de sedimentos finos na enseada e a pressão pesqueira. O assoreamento que vem ocorrendo na Enseada de Ubatuba pode acabar se intensificando nesse local, caso as medidas de contenção de construções e urbanização não sejam controladas, pois ainda não se sabe a capacidade de resiliência desse ecossistema. Este trabalho também mostra como as medidas de preservação e conservação dos recursos pesqueiros naturais tem se mostrado eficaz na manutenção e crescimento da população de *H. pudibundus*, e que certamente também esteja beneficiando outras espécies na teia alimentar. Entretanto, estudos posteriores sobre as comunidades ao longo do tempo são necessários para identificar a real situação desse ecossistema, já que a maioria dos estudos são feitos apenas com espécies de interesse comercial, descartando as espécies ecologicamente importantes.

## 6. Referências

- Alencar CERD 2015. Respostas ecológicas e morfológicas de Portunoidea da Plataforma continental rasa Sudeste brasileira. Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) (Tese de doutorado). 224 pp.
- Anderson TW 1958. An introduction to multivariate statistical analysis. New York, London and Sydney. 675 pp.
- Andrade LS, Bertini G, Fransozo V, Teixeira GM, Barros-Alves SP, & Fransozo A 2014. Differential occupation of habitat as a reproductive strategy of the blue crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1968 (Crustacea: Decapoda). Mar. Biodivers. 44: 27–36.
- Arntz WE, Gallardo VA, Gutiérrez D, Isla E, Levin LA, Mendo J, Neira C, Rowe GT, Tarazona J, Wolff M, & To 2006. El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems. Adv. Geosci. 1983: 243–265.
- Batista EM, Souza Filho PWM, & Silveira OFM 2009. Avaliação de áreas deposicionais e erosivas em cabos lamosos da zona costeira Amazônica através da análise multitemporal de imagens de sensores remotos. Rev. Bras. Geofis. 27: 83–96.
- Bernardes VP, Sousa AN, Teles JN, & Fransozo A 2016. Abundance and ecological distribution of the endemic spider crab *Leurocyclus tuberculatus* (H. Milne Edwards & Lucas, 1834) (Crustacea: Decapoda: Majoidea) at different depths in the north coast of São Paulo. Ciência Prax. 9: 7–15.
- Bertini G & Fransozo A 2004. Bathymetric distribution of brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) communities on coastal soft bottoms off southeastern Brazil. Mar. Ecol. Prog. Ser. 279: 193–200.
- Bertini G, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 2010. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. Mar. Biodivers. 40: 277–291.
- Bochini GL, Fransozo A, Castilho AL, Hirose GL, & Costa RC 2014. Temporal and spatial distribution of the commercial shrimp *Litopenaeus schmitti* (Dendrobranchiata: Penaeidae) in the south-eastern Brazilian coast. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 94: 1001–1008.
- Britten GL, Dowd M, & Worm B 2016. Changing recruitment capacity in global fish stocks. Proc. Natl. Acad. Sci. 113: 134–139.
- Buchanan BA & Stoner AW 1988. Distributional Patterns of Blue Crabs (*Callinectes sp.*) in a Tropical Estuarine Lagoon. Estuaries 11: 231–239.
- Castilho AL, Bauer RT, Freire FAM, Fransozo V, Costa RC, Grabowski RC, & Fransozo A 2015. Lifespan and reproductive dynamics of the commercially important sea bob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Penaeoidea): synthesis of a 5-year study. J. Crustac. Biol. 35: 30–40.
- Clucas I & Teutscher F 1998. Expert consultation on bycatch utilization in tropical

- fisheries. Beijing. 329 pp.
- Connell JH, Hughes TP, & Wallace CC 1997. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecol. Monogr.* 67: 461–488.
- D’Incao F, Valentini H, & Rodrigues LF 2002. Avaliação da pesca de camarões nas regiões sudeste e sul do Brasil. 1965-1999. *Atlântica* 24: 103–116.
- Dijkstra HA 2006. The ENSO phenomenon: theory and mechanisms. *Adv. Geosci.* 6: 3–15.
- Fisher JL, Peterson WT, & Rykaczewski RR 2015. The impact of El Niño events on the pelagic food chain in the northern California Current. *Glob. Chang. Biol.* 21: 4401–4414.
- Forbes DL & Liverman DGE 1996. Geological indicators in the coastal zone. In: *Geoindicators Assess. rapid Environ. Chang. Earth Syst.* Berger AR & Iams WJ, eds., pp. 175–192. Rotterdam.
- Foster C, Amado EM, Souza MM, & Freire CA 2010. Do osmoregulators have lower capacity of muscle water regulation than osmoconformers? A study on decapod crustaceans. *J. Exp. Zool. Part A Ecol. Genet. Physiol.* 313 A: 80–94.
- Fracasso HAA & Branco JO 2005. Estrutura populacional de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda) na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 22: 343–348.
- Frameschi IF, Andrade LS, Alencar CERD, Teixeira GM, Fransozo V, Fernandes-Góes LC, & Fransozo A 2015. Life-history traits of the red brocade hermit crab *Dardanus insignis* on the subtropical Brazilian coast. *Mar. Biol. Res.* 11: 283–293.
- Fransozo A, Sousa AN, Rodrigues GFB, Telles JN, Fransozo V, & Negreiros-Fransozo ML 2016. Crustáceos decápodes capturados na pesca do camarão-sete-barbas no sublitoral não consolidado do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. *Bol. do Inst. Pesca* 42: 369–386.
- Gotelli NJ & Ellison. AM 2001. *Princípios de Estatística em Ecologia.* Porto Alegre. 532 pp.
- Grimm AM 2009. Variabilidade interanual do clima no Brasil. In: *Tempo e Clima no Bras.* Cavalcanti, I.F.A., Ferreira, N.J., Silva, M.G.A.J., Dias MAFS, ed., pp. 353–374. São Paulo.
- Grimm AM, Ferraz SET, & Gomes J 1998. Precipitation anomalies in Southern Brazil associated with El Niño and La Niña events. *J. Clim.* 11: 2863–2880.
- Gyllencreutz R, Mahiques MM, Alves DVP, & Wainer IKC 2010. Mid- to late-Holocene paleoceanographic changes on the southeastern Brazilian shelf based on grain size records. *Holocene* 20: 863–875.
- Hakanson L & Jansson M 1983. *Principles of Lake Sedimentology.* Berlim: Springer-Verlag. 320 pp.
- Haley SR 1979. Sex ratio as a function of size in *Hippa pacifica* Dana (Crustacea, Anomura, Hippidae): A test of the sex reversal and differential growth rate hypotheses. *Am. Nat.* 113: 391–397.

- Hebling NJ, Mantelatto FLM, Negreiros-Fransozo ML, & Fransozo A 1994. Levantamento e distribuição de braquiúros e anomuros (Crustacea, Decapoda) dos sedimentos sublitorais da região da Ilha Anchieta, Ubatuba (SP). Bol. do Inst. Pesca 21: 1–9.
- IBGE B 1996. Censo demográfico.
- IBGE B 2017. Censo demográfico.
- Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, & Poiner IR 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. Fish Fish. 3: 114–136.
- Katsanevakis S, Stelzenmüller V, South A, Sørensen TK, Jones PJS, Kerr S, Badalamenti F, Anagnostou C, Breen P, Chust G, D'Anna G, Duijn M, Filatova T, Fiorentino F, Hulsman H, Johnson K, Karageorgis AP, Kröncke I, Mirto S, Pipitone C, Portelli S, Qiu W, Reiss H, Sakellariou D, Salomidi M, Hoof L van, Vassilopoulou V, Vega Fernández T, Vöge S, Weber A, Zenetos A, & Hofstede R 2011. Ecosystem-based marine spatial management: Review of concepts, policies, tools, and critical issues. Ocean Coast. Manag. 54: 807–820.
- Klôh ADS & Beneditto APM Di 2010. Estrutura populacional do siri *Hepatus Pudibundus* (Herbst, 1785) no Norte do Estado do Rio De Janeiro, Sudeste do Brasil. Biota Neotrop. 10: 463–467.
- Legendre P, Oksanen J, & Braak CJF 2011. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. Methods Ecol. Evol. 2: 269–277.
- Léo FC De & Pires-Vanin AMS 2006. Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. J. Mar. Syst. 60: 268–284.
- Liaw A & Wiener M 2002. Classification and Regression by randomForest. R news 2: 18–22.
- Lima PA, Fransozo V, Andrade LS, Almeida AC, Furlan M, & Fransozo A 2014. Distribution and population structure of the flecked box crab *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura) in the western South Atlantic. Mar. Biol. Res. 10: 589–600.
- Magliocca A & Kutner AS 1965. Sedimentos de fundo da Enseada do Flamengo, Ubatuba, SP. Contrib. do Inst. Ocean. 198: 1–15.
- Mahiques MM, Silveira ICAMS, Mello SH, & Rodrigues M 2002. Post-LGM sedimentation on the outer shelf-upper slope of the northernmost part of the São Paulo Bight, southeastern Brazil. Mar. Geol. 181: 387–400.
- Mahiques MM, Sousa SHM, Furtado VV, Tessler MG, Toledo FAL, Burone L, Figueira RCL, Klein DA, Martins CC, & Alves DPV 2010. The Southern Brazilian shelf: General characteristics, quaternary evolution and sediment distribution. Brazilian J. Oceanogr. 58: 25–34.
- Mantelatto FLM, Bernardo CH, Silva TE, Bernardes VP, Cobo VJ, & Fransozo A 2016. Composition and distribution of decapod crustaceans associated by fisheries of seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) at the northern coast of São Paulo. Bol. Do Inst. Pesca 42: 307–326.

- Mantelatto FLM & Fransozo A 1994. Crescimento relativo e dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura) no litoral norte paulista. Pap. Avulsos Zool. 39: 33–48.
- Mantelatto FLM & Fransozo A 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. Nauplius 4: 29–38.
- Mantelatto FLM & Fransozo A 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. Rev. Bras. Biol. 59: 23–31.
- Mantelatto FLM, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 1995. Distribuição do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) na Enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP), Brasil. Bolm Inst Ocean. 43: 51–61.
- Mantelatto FLM & Petracco M 1997. Natural diet of the crab *Hepatus pudibundus* (Brachyura: Calappidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. J. Crustac. Biol. 17: 440–446.
- Mardia KV 1970. Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. Biometrika 57: 519–530.
- Mardia KV 1980. 9 Tests of univariate and multivariate normality. North-Holland Publishing Company. 279-320 pp.
- Martins F & Albuquerque HM 1997. Políticas de Planejamento, Ordenamento e Gestão Costeira: contributo para uma discussão metodológica. 1-251 pp.
- McPhaden MJ 2008. Evolution of the 2006-2007 El Niño: The role of intraseasonal to interannual time scale dynamics. Adv. Geosci. 14: 219–230.
- Melo GAS 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. São Paulo. 261 pp.
- Miazaki LF 2017. Dinâmica populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea: Decapoda: Aethridae) na região de Cananéia, extremo sul do Estado de São Paulo. Universidade Estadual Paulista (UNESP) (Dissertação de mestrado). 1-79 pp.
- Miazaki LF, Simões SM, Castilho AL, & Costa RC 2018. Population dynamics of the crab *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Aethridae) on the southern coast of São Paulo state, Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom: 1–12.
- NOAA CPC-NWS 2017. El Niño/Southern Oscillation (ENSO) > Historical El Niño/La Niña episodes (1950-present). Cold warm episodes by Seas. Available in. [http://www.cpc.ncep.noaa.gov/ Prod](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/Prod).
- Oksanen AJ, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, Hara RBO, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, & Szoecs E 2018. Package “vegan”: community ecology package. R Packag. version 2.5-2.
- Paes ET & Moraes LES 2007. A new hypothesis on the influence of the El Niño/La Niña upon the biological productivity, ecology and fisheries of the Southern Brazilian Bight. Panam. J. Aquat. Sci. 2: 94–102.
- Pereira HR, Reboita MS, & Ambrizzi T 2017. Características da Atmosfera na Primavera Austral Durante o El Niño de 2015/2016. Rev. Bras. Meteorol. 32: 293–310.

- Pires-Vanin AMS 1993. A macrofauna bêntica da plataforma continental ao Largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. Publicação Espec. do Inst. Ocean. 10: 137–158.
- Possamai B, Vieira JP, Grimm AM, & Garcia AM 2018. Temporal variability (1997–2015) of trophic fish guilds and its relationships with El Niño events in a subtropical estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 202: 145–154.
- R TC 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Sardá FO, Machado IF, Prata PFS, & Dumont LFC 2013. Population biology of the box crab *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Aethridae) off the coast of Santa Catarina State, southern Brazil. *Panam. J. Aquat. Sci.* 8: 126–138.
- Sarkar D 2017. Package “lattice.” R Packag. version 0.20-35.
- Severino-Rodrigues E, Guerra DSF, & Graça-Lopes R 2002. Carcinofauna acompanhante da pesca dirigida ao camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kryeri*) desembarcada na praia do Perequê, Estado de São Paulo, Brasil. *Bol. do Inst. Pesca* 28: 33–48.
- Shapiro SS & Wilk MB 1965. Biometrika trust an analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52: 591–611.
- Silva JV 2015. El niño e seus impactos na américa do sul: clima atual e cenários futuros. Universidade Estadual do Amazonas (UEA) (Dissertação de mestrado). 1-85 pp.
- Silva TE, Andrade LS, Fransozo V, Freire FAM, & Fransozo A 2018. Population parameters and distribution of *Arenaeus Cribrarius* (Crustacea, Portunoidea), in southeastern Brazilian coast. *Bol. do Inst. Pesca* 44: 1–9.
- Sokal RR & Rohlf FJ 1969. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York 3: 887.
- Strobl C, Boulesteix A, Kneib T, Augustin T, & Zeileis A 2008. Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9: 1–11.
- Strobl C, Boulesteix A, Zeileis A, & Hothorn T 2007. Bias in random forest variable importance measures: Illustrations , sources and a solution. *BMC Bioinformatics* 8: 1–21.
- Suguio K 1973. Introdução à sedimentologia Blücher E, ed. São Paulo. 1-317 pp.
- Suguio K & Martin L 1978. Formações quaternárias marinhas do litoral paulista e fluminense. In: *Coast. Evol. Quat.*, p. 57. International Symposium, São Paulo (BR), 1978/09/11-18.
- Trapletti A, Hornik K, & LeBaron B 2018. Package “tseries.” R Packag. version 0.10-45.
- Tucker M 1988. *Techniques in sedimentology*. Oxford: Blackwell Scientific. 394 pp.
- Wenner AM 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *Am. Nat.* 106: 123–138.
- Wentworth CK 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.* 30: 377–392.
- Wickham MH & Chang W 2014. Package “ggplot2”: An implementation of the Grammar of Graphics Version. R Packag. version 1.0.0.

Worm B, Hilborn R, Baum JK, Branch TA, Collie JS, Costello C, Fogarty MJ, Fulton EA, Hutchings JA, Jennings S, Jensen OP, Lotze HK, Mace PM, & Mcclanahan TR 2009. Rebuilding global fisheries. *Science* (80-. ). 325: 578–585.

Zar JH 1996. *Biostatistical analysis*. New Jersey. 931 pp.

Zar JH 2010. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, NJ. 944 pp.

Zuur AF, Ieno EN, & Elphick CS 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14.

## Capítulo II

**Biologia reprodutiva e estrutura populacional do caranguejo  
*Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Aethroidea)  
num intervalo de 20 anos em uma área de sobre-exploração  
pesqueira**



## 1. Resumo

Nas últimas décadas a captura da fauna acompanhante não intencional nas pescas de arrasto tornou-se uma questão importante na gestão e conservação da pesca global. O objetivo deste trabalho foi analisar e comparar a biologia populacional e reprodutiva de *H. pudibundus* num intervalo de 20 anos em uma área intensa de pesca. As coletas foram realizadas com um barco de pesca camaroeiro, em dois períodos distintos: setembro/1995 à agosto/1996 (1ºP) e setembro/2016 à agosto/2017 (2ºP) em cinco áreas amostrais (5m, 10m, 15m, área batida e área abrigada), na Enseada de Ubatuba/SP. Para analisar os dados foram utilizados os testes: ANOVA Two-Way para ver a diferença nos tamanhos dos grupos demográficos, Binomial para análise de razão sexual, LC50% na análise de maturidade sexual, análise de correspondência para verificar o recrutamento e período reprodutivo, correlação cruzada para analisar a relação entre fêmeas e juvenis e fêmeas e adultos e por fim análise de crescimento e longevidade. Obteve-se um total de 865 caranguejos no 1ºP e 4.222 no 2ºP. A razão sexual apresentou desvio significativo para as fêmeas nos dois períodos, podendo estar relacionado a uma mortalidade diferencial entre os sexos, na qual os machos podem ter uma mortalidade maior, devido ao comportamento mais agressivo na competição com outros machos e exposição à predadores na busca ativa pelas fêmeas. O tamanho médio da população nos grupos demográficos e o tamanho da maturidade sexual diminuiu no 2ºP, mas as taxas de crescimento e longevidade aumentaram no 2ºP o que pode ter relação com a seletividade de indivíduos maiores na captura pelas redes de arrasto. Mesmo *H. pudibundus* não sendo uma espécie alvo comercial, ela é capturada junto com a fauna acompanhante, sendo influenciada pelos impactos causados pela pesca. O período reprodutivo e recrutamento foram caracterizados como contínuos. Esse tipo de reprodução é típica de espécies tropicais e subtropicais, na qual há pouca variação na faixa de temperatura durante o ano. A comparação num intervalo de 20 anos permitiu visualizar que a população de *H. pudibundus* presente na Enseada de Ubatuba embora tenha tido certas alterações em sua dinâmica, continua bem estabelecida na região.

**Palavras-chave:** Brachyura, caranguejo-baú, escala temporal, reprodução, razão sexual, maturidade sexual.

## 2. Introdução

Estudos sobre estrutura populacional podem explicar vários aspectos da ecologia dos organismos marinhos, os quais podem englobar: distribuição e frequência de tamanho, maturidade sexual, período reprodutivo, recrutamento, longevidade, mortalidade e razão sexual (Hartnoll & Bryant 1990, Negreiros-Fransozo & Fransozo 1992, Mantelatto & Garcia 2001, Costa-Souza et al. 2017).

A caracterização da estrutura populacional pode fornecer uma melhor compreensão dos processos interativos entre as espécies, no espaço e no tempo, facilitando a compreensão sobre a vulnerabilidade de uma população, o que pode ser resultado de fenômenos naturais ou de ações antrópicas (Almeida et al. 2011). Isso ajuda a entender como as diferentes populações podem apresentar variações em relação aos fatores ambientais, podendo ser analisado através da distribuição de frequência de tamanho e proporção sexual (Pescinelli et al. 2016, Martínez-Mayén & Romero-Rodríguez 2018).

Um dos princípios da ecologia marinha é que os invertebrados marinhos adaptam suas estratégias reprodutivas aos ambientes locais para otimizar a sobrevivência da prole e a estabilidade da população (Best et al. 2017). Pelo fato dos crustáceos decápodes exibirem uma alta diversidade e habitarem diversos ambientes, eles apresentam uma variedade de padrões reprodutivos (Sastry 1983, Reigada & Negreiros-Fransozo 2000). Dessa maneira, a biologia reprodutiva é uma questão importante para elucidar a dinâmica populacional de uma espécie e estabelecer planos de gestão e conservação (Varisco & Vinuesa 2011).

O processo reprodutivo das espécies de *Brachyura* é governada por uma série de mudanças morfológicas e fisiológicas, esse processo somente se inicia quando o caranguejo atinge a maturidade sexual, na qual está apto para se reproduzir (Waiho et al. 2017). A maturidade funcional pode ser investigada com base no tamanho mínimo em que cada sexo é capaz de se reproduzir, no entanto, trata-se de um conceito bem mais complexo que também deve abordar a eficiência do acasalamento e aspectos fisiológicos, comportamentais e morfológicos de cada espécie (Mura et al. 2005, Teixeira et al. 2008). De modo geral, a maturidade sexual em caranguejos baseia-se em três parâmetros: morfométrico (mudança em relações morfométricas de caracteres sexuais secundários),

fisiológico (maturação gonadal) e funcional (tamanho em que eles são capazes de acasalar) (Pollock 1955, Waiho et al. 2017).

Neste sentido, é de grande importância o conhecimento do tamanho mínimo de captura dos animais para a pesca legalizada, tanto de espécies economicamente importantes quanto para as capturadas acidentalmente (*by-catch*), permitindo que elas se reproduzam antes da captura (Gonçalves et al. 2017). Tal fato se deve que as atividades constantes da pesca de arrasto em regiões costeiras podem interferir no tamanho e na estrutura das populações de caranguejos a partir da retirada sistemática de indivíduos, modificando o seu recrutamento e o tamanho populacional (Kaiser et al. 2002, Klôh & Di Benedetto 2010, Sardá et al. 2013). Dessa maneira, muitas populações de crustáceos sob pressão pesqueira intensa podem apresentar tamanhos corporais reduzidos (Vazzoler 1996, Keunecke et al. 2012).

Dentre os decápodes capturados pelo *bycatch*, a espécie em estudo, *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785), é considerada a terceira, e por vezes, a segunda maior população na biomassa de *Brachyura* capturada em redes de arrasto em Ubatuba (Mantelatto & Fransozo 2000, Braga et al. 2005, Bertini et al. 2010, Mantelatto et al. 2016). Tal fato pode provocar alterações nas características populacionais e sua investigação se torna importante, principalmente, em áreas de sobre-exploração de pesca, tendo o intuito de verificar e analisar como a espécie vem se comportando ao longo do tempo. Assim, o entendimento dos fenômenos espaço-temporais pode contribuir para o estabelecimento de propostas adequadas de manejo e monitoramento ambiental.

Nesta perspectiva, alguns estudos de comparação em escala temporal sobre biologia populacional dos crustáceos decápodes vêm sendo realizados no Brasil, tais como o de Hiroki (2012) com a comunidade de decápodes, Almeida (2012) com os camarões *Penaeoidea*, Alencar (2015) com os portunóideos e Bernardo et al. (2018) com os camarões *Artemesia longinaris* (Spence Bate, 1888) e *Pleoticus muelleri* (Spence Bate, 1888).

O objetivo deste estudo foi realizar uma comparação da população de *H. pudibundus* presente atualmente na Enseada de Ubatuba com a população amostrada há 20 anos nessa mesma enseada. Serão abordados aspectos da biologia populacional (distribuição e frequência dos indivíduos em classes de tamanho, razão sexual, tamanho,

crescimento e longevidade) e reprodutiva (período reprodutivo, recrutamento, investimento reprodutivo e maturidade sexual). Sugere-se que após esse intervalo de 20 anos, em função da pressão da pesca na Enseada de Ubatuba a população de *H. pudibundus* tenha alterado certas características populacionais tal como o tamanho corporal e a diminuição do tamanho mínimo da maturidade sexual.

### 3. Material e métodos

#### *Área de estudo*

As coletas foram realizadas na Enseada de Ubatuba (23°25'00" a 23°27'34" S e 45°00'30" a 45°03'30" W) que está localizada no litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. Esta região apresenta um litoral constituído de maciços isolados e promontórios dos esporões terminais da Serra do Mar. Esta geomorfologia proporciona à região uma linha de costa bastante recortada, encerrando várias enseadas que por sua configuração, apresentam características de semiconfinamento (Mahiques 1995). Também é parcialmente afetada por três massas de água: Água Costeira (AC: temperatura  $\geq 20$  °C; salinidade  $\leq 36$ ), Água Tropical (AT: temperatura  $\geq 20$  °C; salinidade  $\geq 36$ ) e Água Central do Atlântico Sul (ACAS: temperatura  $\leq 18$  °C; salinidade  $\leq 36$ ) (Castro Filho et al. 1987, Furtado et al. 1998, Odebrecht & Castello 2001). A atuação dessas massas de água em diferentes estações do ano modifica as condições de temperatura, salinidade e nutrientes, interferindo na dinâmica e distribuição populacional das comunidades bentônicas (De Léo & Pires-Vanin 2006). Adicionalmente, na Enseada de Ubatuba a salinidade é menor do que outras regiões devido ao desaguamento de quatro pequenos rios (Rio Indaiá, Rio Grande, Rio Lagoa e Rio Aracajú) (Mantelatto & Fransozo 1999).

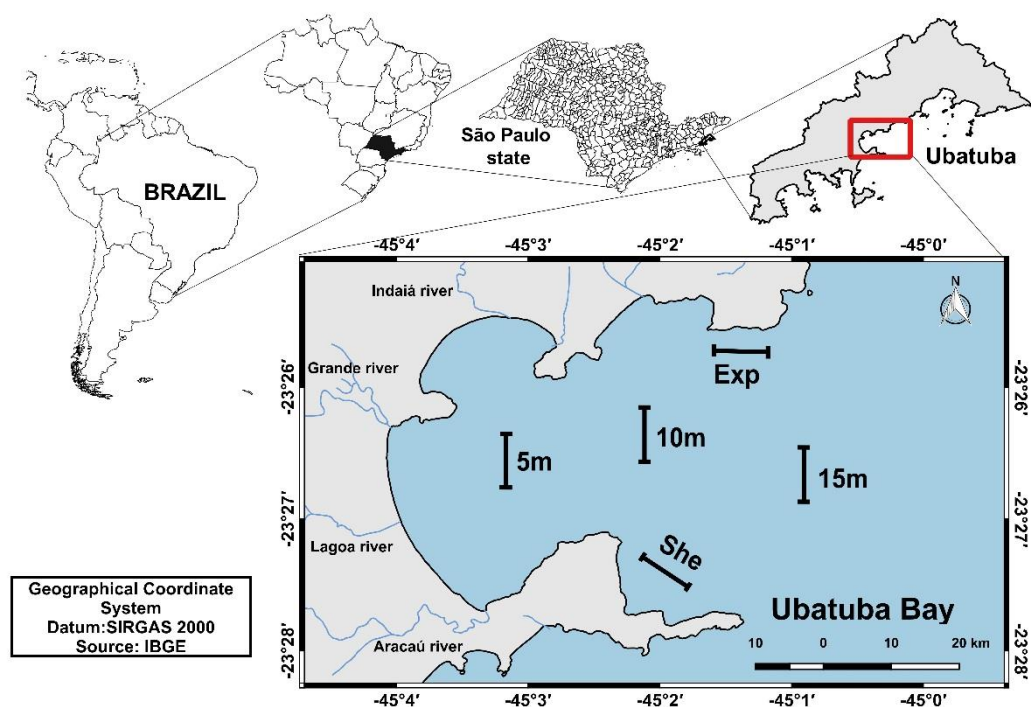
O município de Ubatuba é o terceiro do Estado de São Paulo que mais contribui na captura de pescados (Ávila-da-Silva et al. 2017). Essa área de estudo vem sendo afetada pela urbanização, dragagens e a pesca excessiva, que são fatores antrópicos que desestruturam as comunidades bentônicas marinhas (Fransozo et al. 2016, Mantelatto et al. 2016). Além disso, essa região vem sendo prejudicada pela exploração de gás natural e a ampliação do Porto de São Sebastião, que já abriga o maior entreposto comercial de petróleo e derivados da América do Sul, isso também aumentou a demanda do trânsito de navios e outras embarcações (Junior et al. 2011).

Na década de 90 a região de Ubatuba era conhecida nacionalmente por ser caracterizada por uma intensa prática pesqueira comercial e artesanal (Mantelatto & Fransozo 1999). Entretanto em 2008, passou a ser considerada uma área de proteção ambiental marinha do litoral norte (APA), caracterizada por ser uma Unidade de Conservação de Uso Sustentável, que visa compatibilizar a conservação da natureza com o uso sustentável dos seus recursos naturais, através da proclamação n°: 53.525, pelo Ministério do Meio Ambiente, Brasil.

#### *Coleta de dados*

O 1º período (1ºP) de coleta foi realizado de setembro/1995 a agosto/1996 e o 2º período (2ºP) de setembro/2016 a agosto/2017. As metodologias utilizadas foram as mesmas de forma a permitir comparações. Assim, as áreas amostrais foram efetuadas nas mesmas profundidades de 20 anos atrás, compreendendo os 5, 10 e 15m com arrastos paralelos a linha da praia. Outras duas áreas foram perpendiculares a linha da praia compreendendo a costeira com influência das ondas (exposta) e a outra área protegida do hidrodinamismo das ondas (abrigada) (Fig. 1). Foi utilizado um barco de pesca camaroeiro, com redes de arrasto do tipo “double-rig” (tamanho de malha na panagem de 20mm e no saco da rede com 15mm). Os arrastos percorreram 1 km de distância, abrangendo uma área de aproximadamente 18.000m<sup>2</sup>, com duração de cerca de 20 minutos.

Para detectar as profundidades das áreas amostrais, foi utilizado um cabo graduado em metros no 1ºP e um ecobatímetro acoplado ao GPS (*Global Positioning System*) no 2ºP. Mensalmente em cada área amostral foram coletadas amostras de água com uma garrafa de Nansen para mensurar a temperatura da água de fundo (°C).



**Figura 1.** Mapa do local de estudo, evidenciando as áreas amostrais nos dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba (Exp= área exposta; She= área abrigada).

#### *Análises das variáveis bióticas*

Em laboratório, os espécimes de *H. pudibundus* foram identificados com base em Melo (1996). O sexo foi determinado por meio da morfologia abdominal (triangular= machos; arredondado= fêmeas), além do número de pleópodes (2 pares= machos; 4 pares= fêmeas). A fase jovem foi diferenciada da adulta pelo formato e a aderência do abdome ao esternito torácico, no qual foram considerados juvenis àqueles indivíduos que possuíam o abdome selado, seguindo a metodologia de Mantelatto & Fransozo (1994), Lima et al. (2014b) e Miazaki et al. (2018). No caso das fêmeas a presença de ovos nos pleópodos também foi registrada.

O tamanho de todos os caranguejos foi mensurado na região da largura da carapaça (LC) com um paquímetro de precisão (0.01 mm). Os caranguejos foram dissecados e suas gônadas classificadas macroscopicamente em quatro estágios: imaturo (IM), rudimentar (RU), em desenvolvimento (ED) e desenvolvido (DE) dependendo da forma, cor e volume segundo Reigada & Negreiros-Fransozo (2000). Os grupos demográficos foram separados em: juvenis (JU) indivíduos de ambos os sexos no estágio

imaturo, machos adultos (MA), fêmeas não reprodutivas (FNR) com gônadas ED e RU e fêmeas reprodutivas (FR) com gônadas DE e com presença de ovos nos pleópodos (FO).

#### *Análises estatísticas*

Os dados bióticos foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro Wilk (Shapiro & Wilk 1965) e quanto a homocedasticidade através do teste de Levene (Sokal & Rohlf 1969). Em seguida, utilizou-se ANOVA fatorial seguido do teste *a posteriori* de Tukey (Zar 1996) para análise de diferença da largura da carapaça de machos, fêmeas e fêmeas ovíferas entre os períodos (1ºP e 2ºP). Os indivíduos foram distribuídos em classes de tamanho (LC) de acordo com a fórmula de Sturges:  $K = 1 + 3,32 \log n$ , sendo K o número de classes e n o tamanho da amostra (Sampaio et al. 2011).

Os picos modais foram analisados utilizando o programa PeakFit version 4.12 (Automatic Peak Fitting Detection and Fitting, Method I-Residual, no Data Smoothing) e a técnica de Bhattacharya foi usada para identificar distribuição normal (Bhattacharya 2016). Essa técnica também permite inferir os períodos de alocação de energia para o crescimento e desenvolvimento gonadal de fêmeas, na qual estimou-se os índices de separação entre diferentes coortes. Posteriormente, as fêmeas foram agrupadas mensalmente por classes de tamanho de 5 mm de LC de acordo com a fórmula de Sturges (1926). Levando em conta que o crescimento diminui ou cessa completamente quando as gônadas estão em desenvolvimento, foi determinado que (1) o período em que coortes sucessivas mostraram pouca ou nenhuma diferença, ou seja, sem aumento do tamanho dos indivíduos após um período de tempo, pode ser caracterizado como um período de alocação de energia para o desenvolvimento gonadal; e (2) o período em que as diferenças entre coortes consecutivas são aparentes, o que indica que os indivíduos estão aumentando de tamanho, sendo caracterizados como período de alocação de energia ao crescimento (Andrade et al. 2015).

Para analisar o crescimento populacional de *H. pudibundus* para cada sexo e período de estudo, foi utilizado o método de distribuição dos indivíduos em classes de tamanho através do acompanhamento da progressão modal (AJMOD), utilizando o método de máxima verossimilhança para estimar os parâmetros da curva de von Bertalanffy (1938) (VBGM).

Cada sexo em cada período de estudo foi analisado separadamente para estabelecer as taxas de crescimento. As modas foram calculadas e ajustadas através do programa PeakFit version 4.12 (Automatic Peak Fitting Detection and Fitting, Method I-Residual, no Data Smoothing), que ajusta as frequências observadas a curvas normais, na qual, os valores da média e da moda ajustadas sejam os mesmos. Para a detecção dos valores centrais dos picos modais foi utilizada a opção “Automatic peak detection and fitting (I)”, escolhendo o ajuste a uma curva de Gauss (normal), descrita pela equação:  $Y = a_0[\exp(-1/2(x-a_1)/a_2)^2]$  ( $a_0$  = amplitude,  $a_1$  = média e  $a_2$  = desvio padrão da curva).

Todas as coortes escolhidas para estimar os parâmetros das curvas foram ajustadas ao modelo de crescimento de von Bertalanffy (1938), dada por  $LC_t = LC_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$ , onde: o comprimento da carapaça  $LC_t$  é o tamanho estimado na idade  $t$ ;  $LC_\infty$  é o tamanho assintótico;  $k$ , o coeficiente de crescimento e  $t_0$  equivale à idade teórica que o caranguejo teria no tamanho igual a zero.

Os parâmetros de crescimento foram estimados para as diferentes coortes com a ferramenta “Solver” (Microsoft Excel), variando na equação:  $LC_\infty$ ,  $k$  e  $t_0$ . As coortes selecionadas foram aquelas com um ritmo biológico coerente, no que diz respeito à longevidade, coeficiente de crescimento e tamanho assintótico ( $LC_\infty$ ). A comparação das curvas de crescimento foi realizada utilizando um teste F ( $p = 0,05$ ) (Cerrato 1990).

Por último, a longevidade foi estimada utilizando a equação inversa de von Bertalanffy, com modificações sugeridas por D’Incao e Fonseca (1999), considerando  $t_0 = 0$  e  $LC/LC_\infty = 0,99$ , e a equação de longevidade dada por:  $t = t_0 - (1/k) \ln [1 - LC_t/LC_\infty]$ .

O teste binomial foi utilizado para verificar se a razão sexual dos indivíduos segue o padrão teórico de 1:1 por classes de tamanho, estação do ano e área amostral (Wilson & Hard 2002).

Para a análise do tamanho da primeira maturidade sexual gonadal (fisiológica) de machos e fêmeas utilizou-se a técnica de LC50% (Fonteles-Filho 2011), na qual a maturidade sexual é estimada por meio da frequência relativa dos adultos (%) em cada classe de tamanho, com intervalo de 5mm cada. Posteriormente, os dados foram ajustados a uma curva sigmóide, baseada na seguinte equação logística:  $y = 1/(1 + e^{-r(LC - LC50)})$ ; na qual, “ $y$ ” é a proporção estimada de machos e fêmeas



adultos, e “ $r$ ” é o coeficiente de angulação da curva logística. A equação foi ajustada pela técnica dos mínimos quadrados (Vazzoler 1996).

Utilizou-se a análise de correspondência (CA) a fim de relacionar os grupos demográficos com as estações do ano para evidenciar o período de recrutamento e reprodutivo. Os pontos gráficos relacionados aos grupos demográficos foram dispostos, proporcionalmente, a sua abundância na tabela de contingência, gerando uma visualização clara da associação/abundância de cada grupo demográfico com as estações do ano. Para atestar a significância do padrão de associação gerado, realizou-se um teste de chi-quadrado de Pearson, com valor de  $p$  simulado.

Foi utilizada a análise de correção cruzada em série temporal entre juvenis e fêmeas reprodutivas nos meses dos dois períodos de coleta para determinar quanto tempo os juvenis levam para serem capturados na pesca após as fêmeas liberarem a massa de ovos. Esta análise também foi utilizada para verificar a relação das fêmeas reprodutivas com a temperatura da água de fundo. Para esta correlação cruzada, três intervalos de tempo (-3 a 3) foram considerados, os valores significativos no correlograma foram utilizados para verificar a magnitude e os atrasos de covariação entre o tempo série (Chatfield 2004, Barros-alves et al. 2017).

Para realizar a análise multivariada (CA) utilizou-se o pacote “vegan” (Oksanen et al. 2018) no software estatístico R 3.5.1 (R 2018). O nível de significância aceito em todas as análises foi de 5% (Zar 2010).

#### **4. Resultados**

Ao todo foram capturados 865 caranguejos no 1ºP, sendo 78 juvenis, 602 fêmeas adultas e 185 machos adultos, já no 2ºP foram coletados 4222 indivíduos, sendo 584 juvenis, 2826 fêmeas adultas e 812 machos adultos.

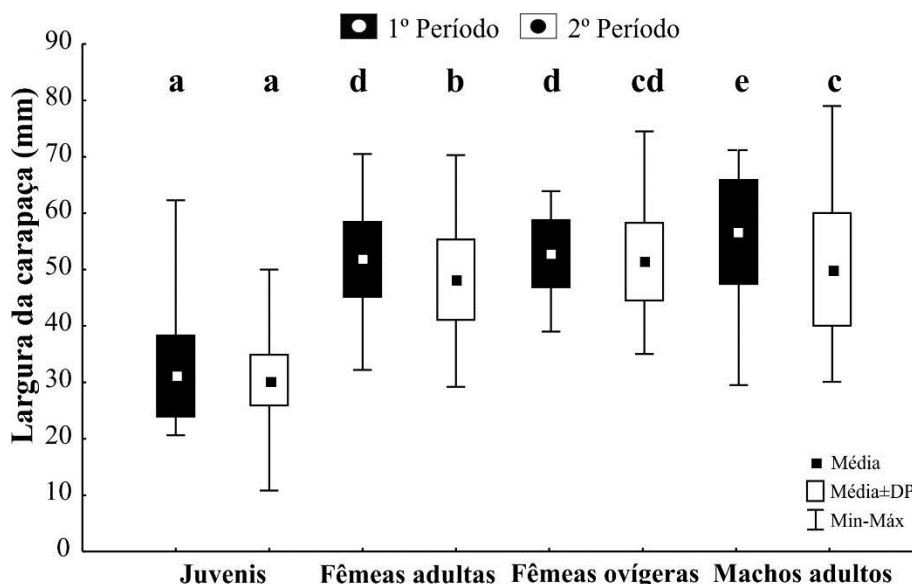
Observou-se que os indivíduos, por grupos demográficos, coletados no 1ºP foram estatisticamente menores em relação ao 2ºP, exceto o grupo de juvenis e fêmeas ovígeras. No 1ºP as fêmeas adultas e ovígeras não apresentaram diferença entre si, assim como os machos adultos e fêmeas ovígeras no 2ºP (Tabs. 1 e 2; Fig. 2).

**Tabela 1.** *Hepatus pudibundus*. Resultado da ANOVA Two-Way para o tamanho da largura da carapaça dos grupos demográficos entre os períodos de estudo.

ANOVA Two-Way	GL	F	p
Período	1	93.6	<0.001
Grupo demográfico	3	227.4	<0.001
Período:Grupo demográfico	3	14.6	<0.001

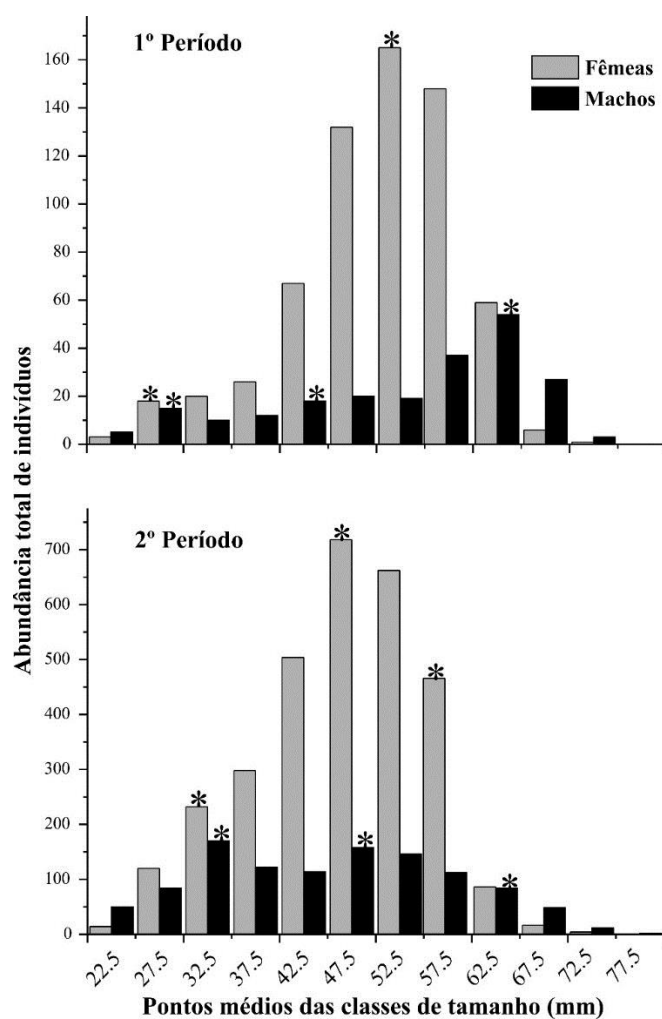
**Tabela 2.** *Hepatus pudibundus*. Tamanho mínimo, máximo e médio da largura da carapaça (LC - mm) dos indivíduos em cada grupo demográfico por período de coleta.

	Grupo demográfico	N	LC ( $\bar{x}$ )	Desvio padrão	Min	Máx
1º Período	Juvenis	78	31.12	7.16	20.60	62.30
	Fêmeas adultas	459	51.83	6.66	32.20	70.50
	Machos adultos	185	56.69	9.23	29.50	71.20
	Fêmeas ovígeras	143	52.90	5.95	39.10	64.00
2º Período	Juvenis	584	30.39	4.51	10.80	50.00
	Fêmeas adultas	2536	48.19	7.12	29.20	70.30
	Machos adultos	812	50.05	10.00	30.10	79.00
	Fêmeas ovígeras	290	51.51	6.89	35.10	74.60



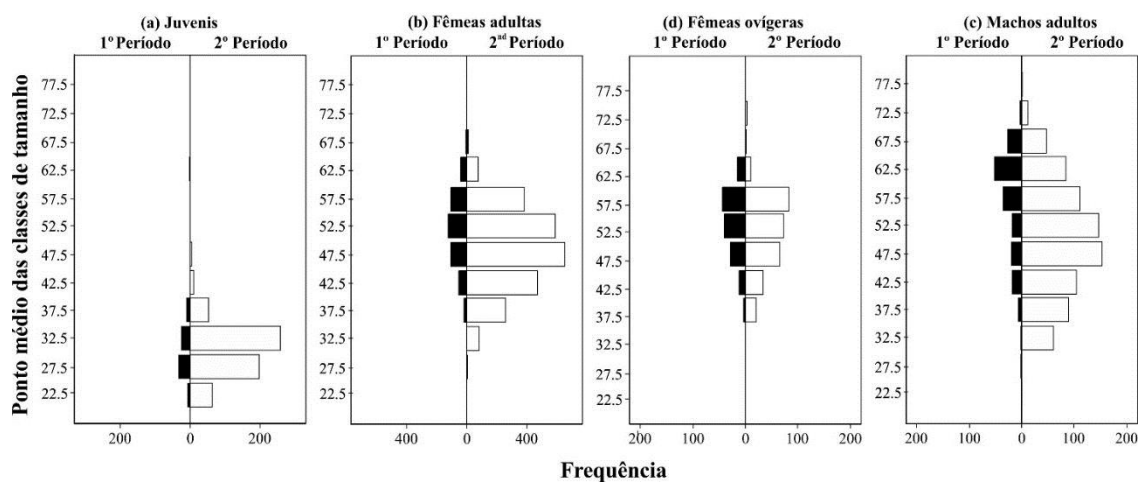
**Figura 2.** *Hepatus pudibundus*. Boxplot dos valores de largura da carapaça (mm) para os grupos demográficos. Letras em negrito indicam as diferenças no teste de Tukey, que sucede a análise ANOVA Two-Way entre os períodos para cada grupo demográfico ( $p < 0.05$ ).

Com o resultado da fórmula de Sturges foram estipuladas 12 classes de tamanho com intervalo de 5mm de largura de carapaça. A distribuição de frequência dos indivíduos nas classes de tamanho foi bimodal para as fêmeas e polimodal para os machos no 1ºP, e polimodal para ambos os sexos no 2ºP (Fig. 3).



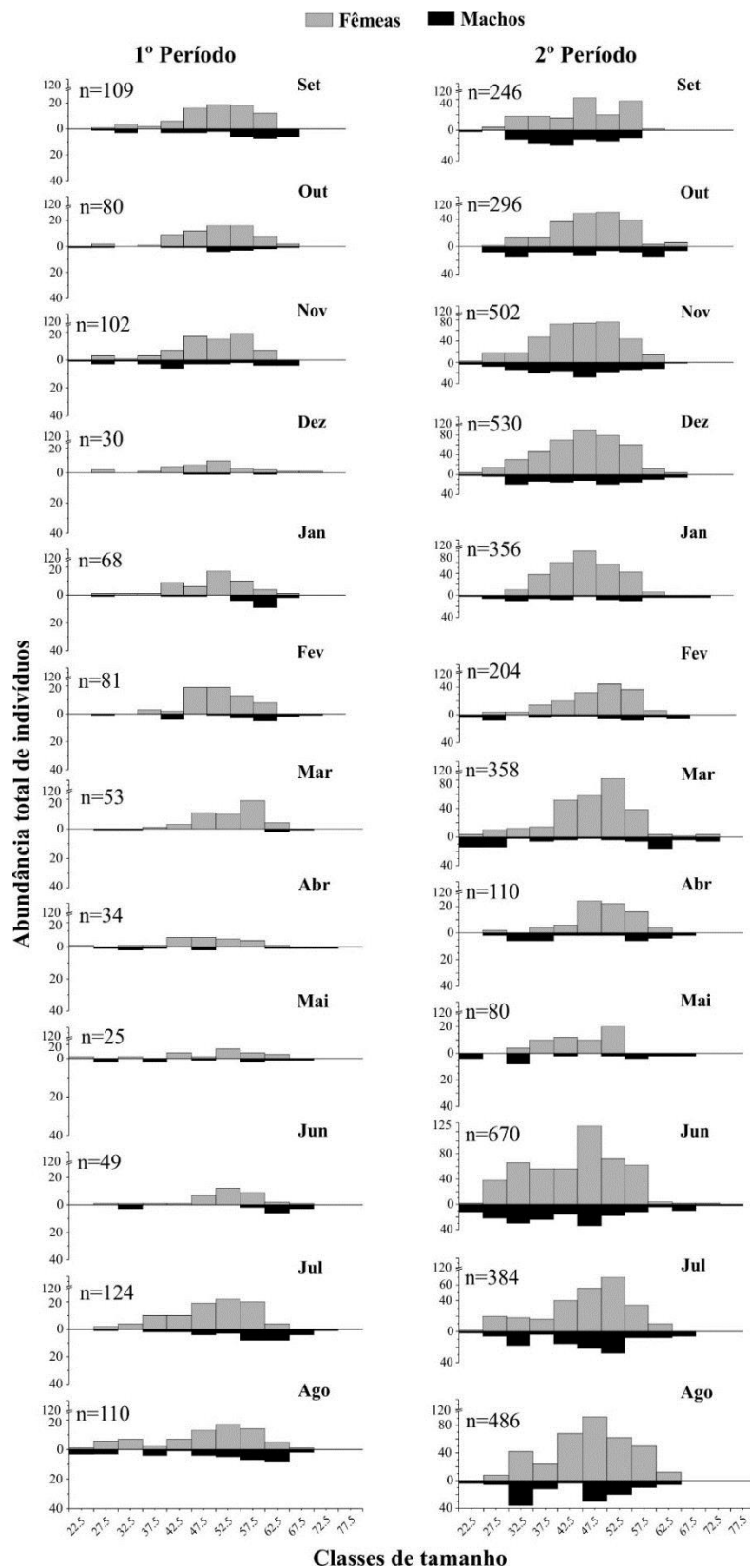
**Figura 3.** *Hepatus pudibundus*. Número total de indivíduos por classes de tamanho nos dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba (\* indica os picos modais).

Os juvenis foram encontrados até a sexta classe (45–|50), já as fêmeas adultas ovígeras e não ovígeras permaneceram nas classes intermediárias, enquanto os machos adultos foram os únicos a serem encontrados nas maiores classes de tamanho (Fig. 4).



**Figura 4.** *Hepatus pudibundus*. Distribuição de frequência pelas classes de tamanho dos grupos demográficos (largura da carapaça; mm), nos dois períodos de estudo.

Na distribuição de frequência mensal do total de fêmeas e de machos pelos períodos indicou que os dois sexos de *H. pudibundus* foram capturados em todos os meses (Fig. 5).



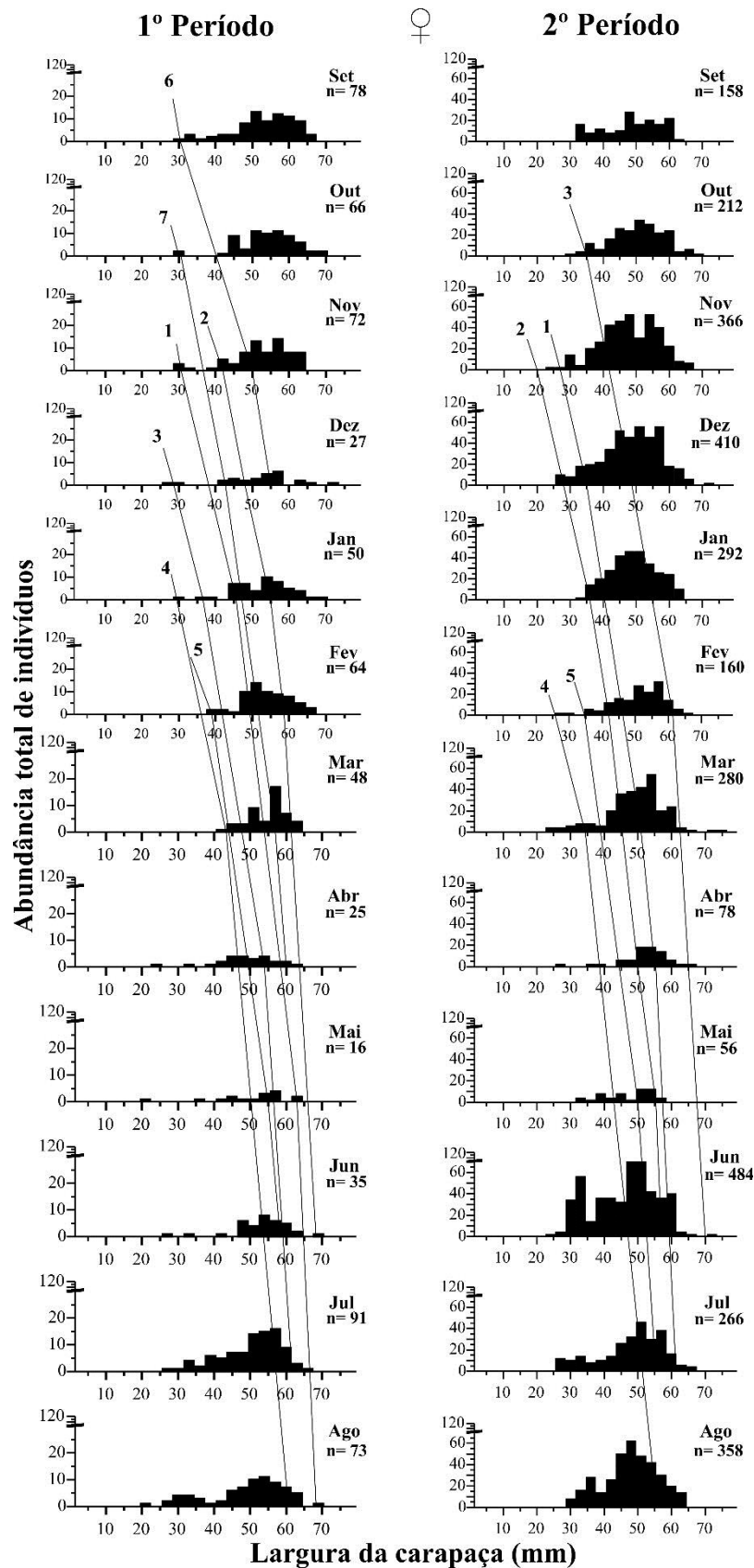
**Figura 5.** *Hepatus pudibundus*. Distribuição mensal do número total de indivíduos nos dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba.

Para compor as curvas de crescimento, foram selecionadas sete coortes para as fêmeas no 1ºP e cinco para o 2ºP (Fig. 6), quanto aos machos foram selecionadas cinco coortes para ambos os períodos (Fig. 7).

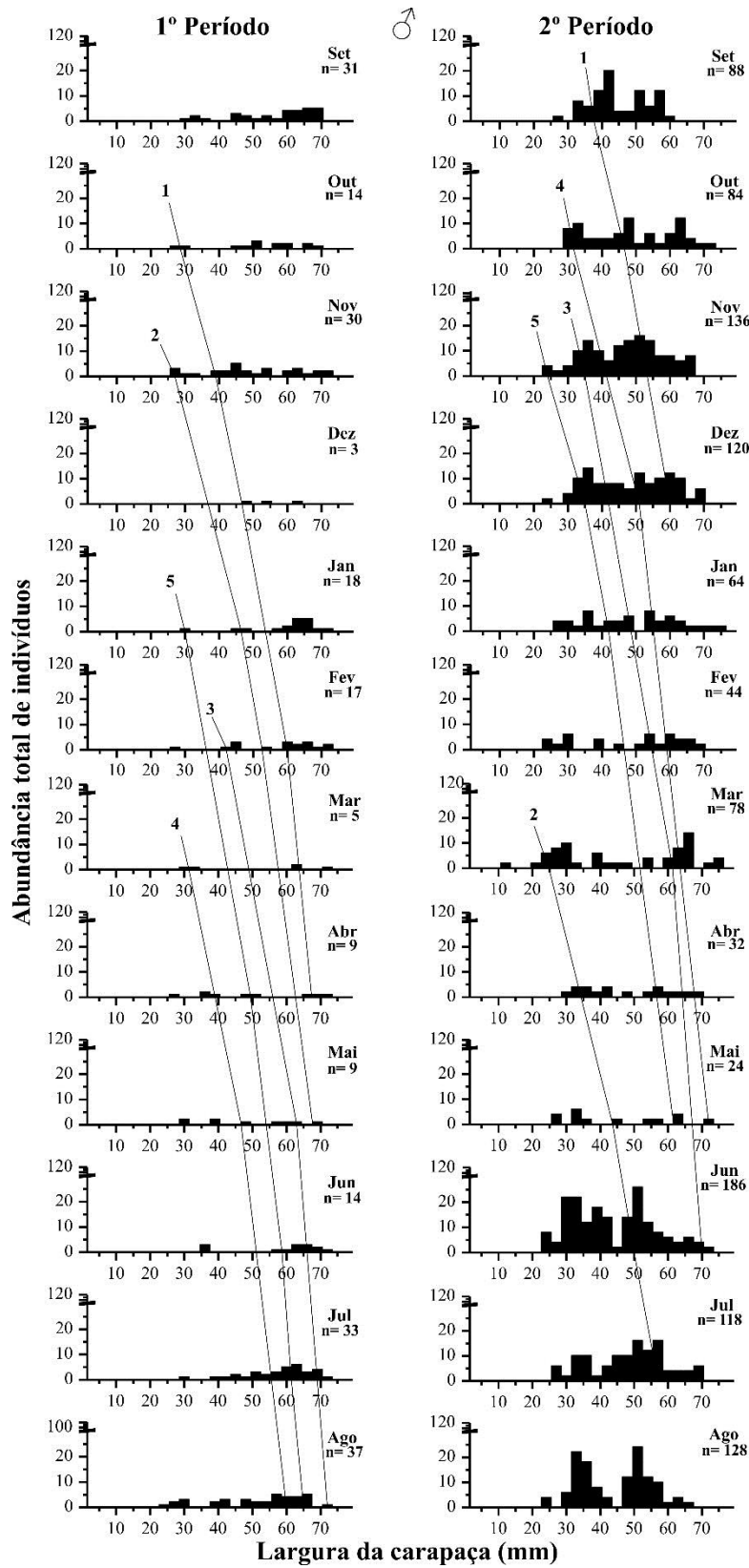
A curva média, agrupando as curvas das coortes de fêmeas, resultou em estimativas de  $LC_{\infty} = 71,97$  mm,  $k = 0,008/\text{dia}$  (2,87mm/ano),  $t_0 = 0,168$  no 1ºP e  $LC_{\infty} = 75,29$  mm,  $k = 0,006/\text{dia}$  (2,22 mm/ano),  $t_0 = -0,561$  no 2ºP (Fig. 8). A longevidade máxima ( $t_{\text{máx}}$ ) das fêmeas foi estimada em 585 dias (1,60 anos) no 1ºP e 765 dias (2,07 anos) no 2ºP. A comparação estatística (Teste F) entre as curvas estimadas para as fêmeas indicou diferenças no crescimento entre os períodos ( $F_{\text{calc}} = 17,91 < F_{\text{tab}} = 2,78$ ;  $p < 0,05$ ) (Fig. 8)

Já para os machos a curva média das coortes resultou em estimativas de  $LC_{\infty} = 77,80$  mm,  $k = 0,007/\text{dia}$  (2,69mm/ano),  $t_0 = -0,283$  no 1ºP e  $LC_{\infty} = 80,73$  mm,  $k = 0,007/\text{dia}$  (2,57mm/ano),  $t_0 = -0,003$  no 2ºP. A longevidade máxima ( $t_{\text{máx}}$ ) dos machos foi estimada em 625 dias (1,71 anos) no 1ºP e 654 dias (1,79 anos) no 2ºP. Não houve diferença estatística entre as curvas estimadas para os machos nos dois períodos ( $F_{\text{calc}} = 0,53 < F_{\text{tab}} = 2,82$ ;  $p > 0,05$ ), assim uma só curva representa o crescimento dos machos (Fig. 8).

A comparação estatística (Teste F) das curvas estimadas entre os sexos do 1º e 2º períodos apresentaram diferenças estatísticas (1ºP=  $F_{\text{calc}} = 8,37 < F_{\text{tab}} = 2,78$ ; 2ºP=  $F_{\text{calc}} = 37,12 < F_{\text{tab}} = 2,82$ ). Isso indica que os sexos possuem padrões de crescimento diferentes, apresentando dimorfismo sexual, no qual os machos crescem mais do que as fêmeas.

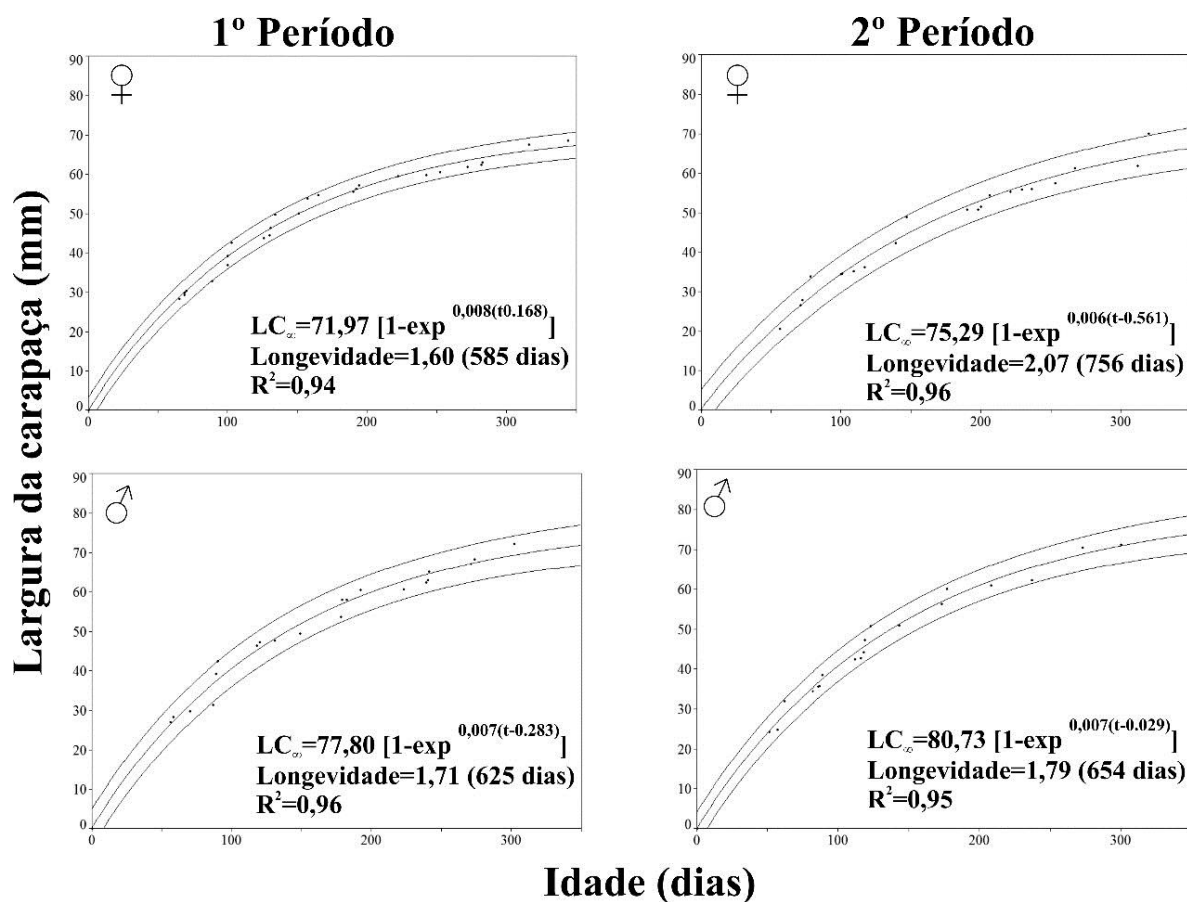


**Figura 6.** *Hepatus pudibundus*. Distribuição das fêmeas em classes de tamanho (3 mm) coletadas mensalmente nos dois períodos de estudo na Enseada de Ubatuba. Linhas representam as coortes selecionadas durante o período de estudo que descrevem o crescimento dos indivíduos.



**Figura 7.** *Hepatus pudibundus*. Distribuição dos machos em classes de tamanho (3 mm) coletados mensalmente nos dois períodos de estudo na Enseada de Ubatuba. Linhas representam as coortes selecionadas durante o período de estudo que descrevem o crescimento dos indivíduos.



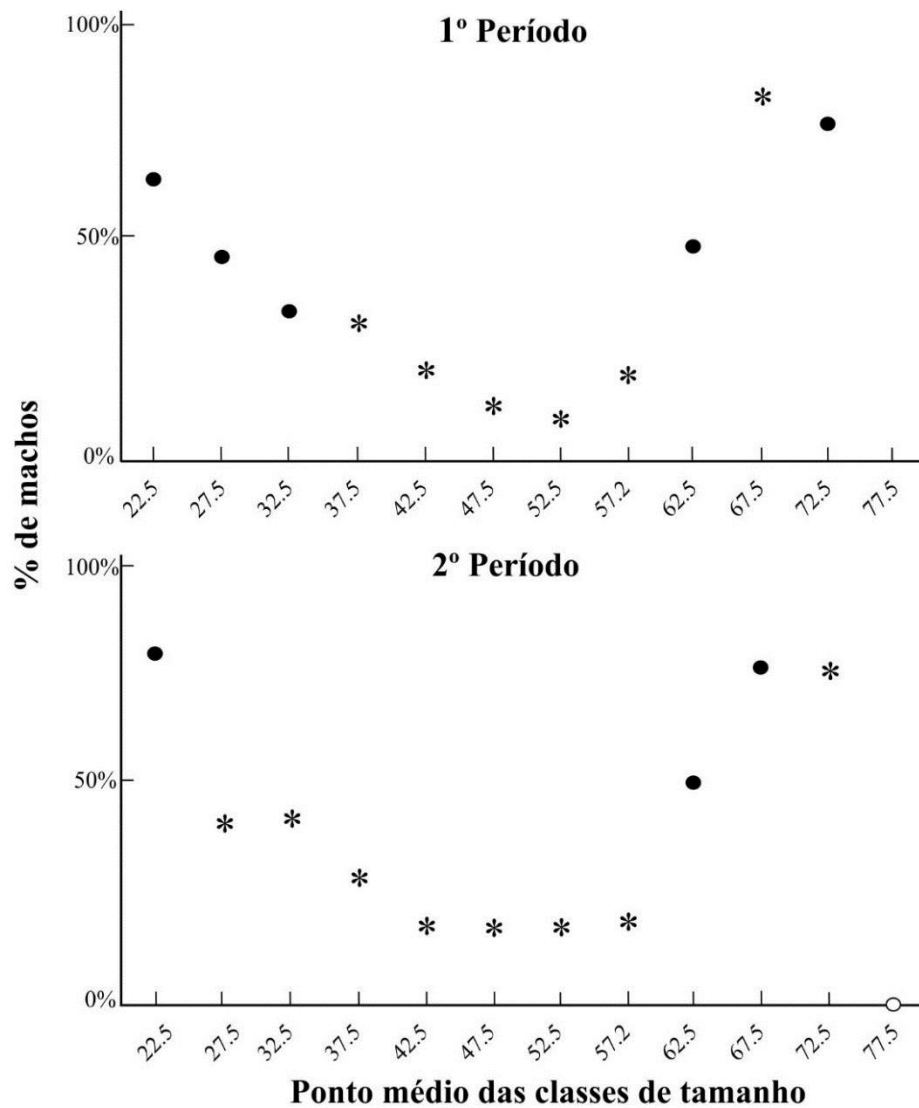


**Figura 8.** *Hepatus pudibundus*. Curvas de crescimento e parâmetros da equação de von Bertalanffy estimados separadamente para machos e fêmeas amostrados mensalmente durante os dois períodos de estudo na Enseada de Ubatuba. A linha central é a média e as linhas externas são os intervalos de predição (95%).

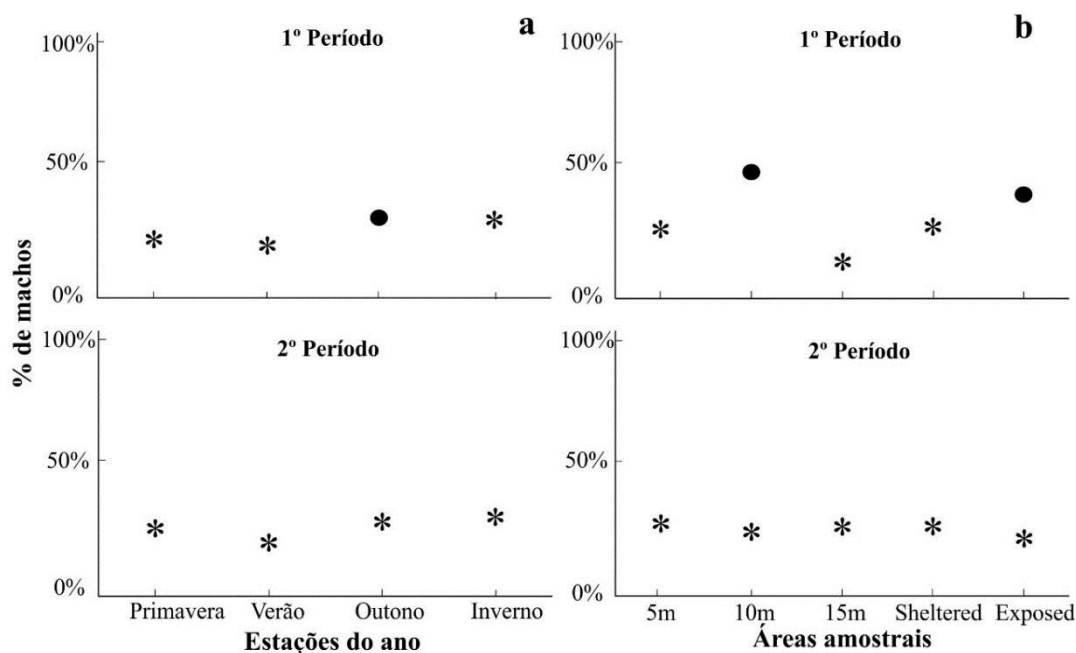
Na análise total da razão sexual de *H. pudibundus*, houve diferenças significativas na proporção sexual em favor das fêmeas nos dois períodos (1ºP= 1M:2.93F;  $p= 0.001$ ) (2ºP= 1M:2.83F;  $p=0.001$ ).

Quanto as classes de tamanho no 1ºP, apenas as classes intermediárias apresentaram diferenças de 1:1 na razão sexual e no 2ºP quase todas as classes apresentaram diferenças significativas de 1:1 (Fig. 9). Na análise temporal houve diferença em todas as estações no 1ºP, exceto no outono, já no 2ºP todas as estações do ano diferiram do padrão esperado de 1:1 (Fig. 10a). Especialmente, no 1ºP não foi observado diferença estatística na razão sexual nas áreas amostrais de 10m e exposta, já no 2ºP em todas as áreas foram detectadas diferenças no padrão de 1:1 (Fig. 10b). Todas

as diferenças encontradas, nas classes de tamanho, estações do ano e áreas amostrais foram em favor das fêmeas.

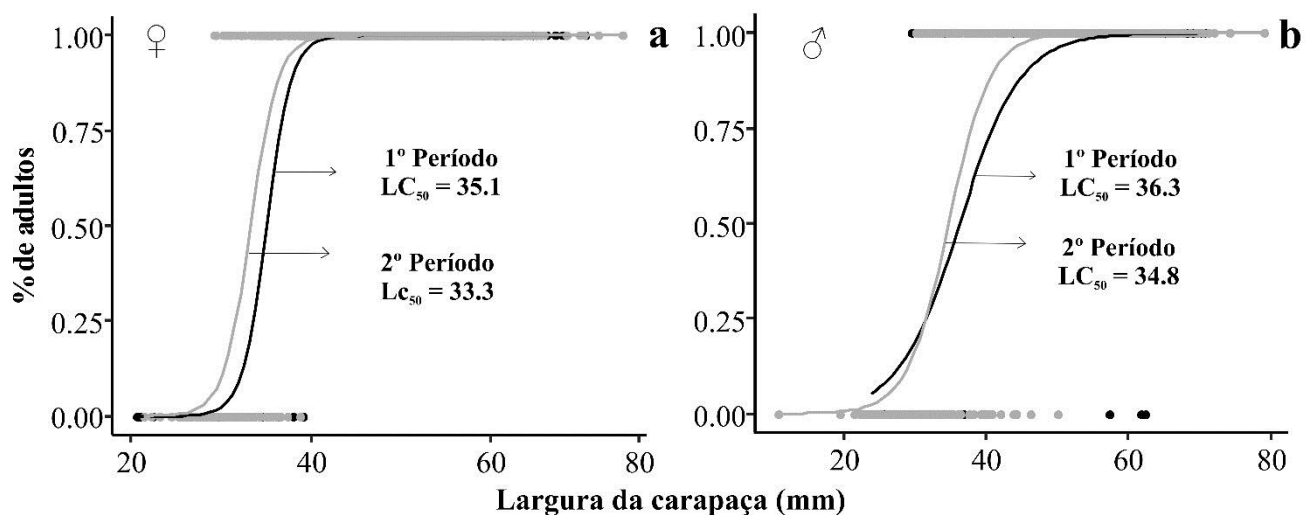


**Figura 9.** *Hepatus pudibundus*. Razão sexual como percentual de machos em relação as classes de tamanho, com indicação desses valores mostrando diferença significativa da razão 1:1 (\*), não significativas (●), ou apenas um dos sexos foi encontrado (○).



**Figura 10.** *Hepatus pudibundus*. Razão sexual como percentual de machos nas estações do ano (a) e as áreas amostrais (b), com indicação desses valores mostrando diferença significativa da razão 1:1 (\*), não significativas (●).

A análise de maturidade sexual gonadal ( $LC_{50}$ ) indicou que houve uma diminuição do tamanho da maturidade no 2ºP para os dois sexos. Nos dois períodos os machos atingiram a maturidade com tamanho um pouco maior que as fêmeas no 1ºP ( $\sigma=36.3$  e  $\varphi=35.1$ ) e no 2ºP ( $\sigma=34.8$  e  $\varphi=33.3$ ) (Fig. 11 a, b).

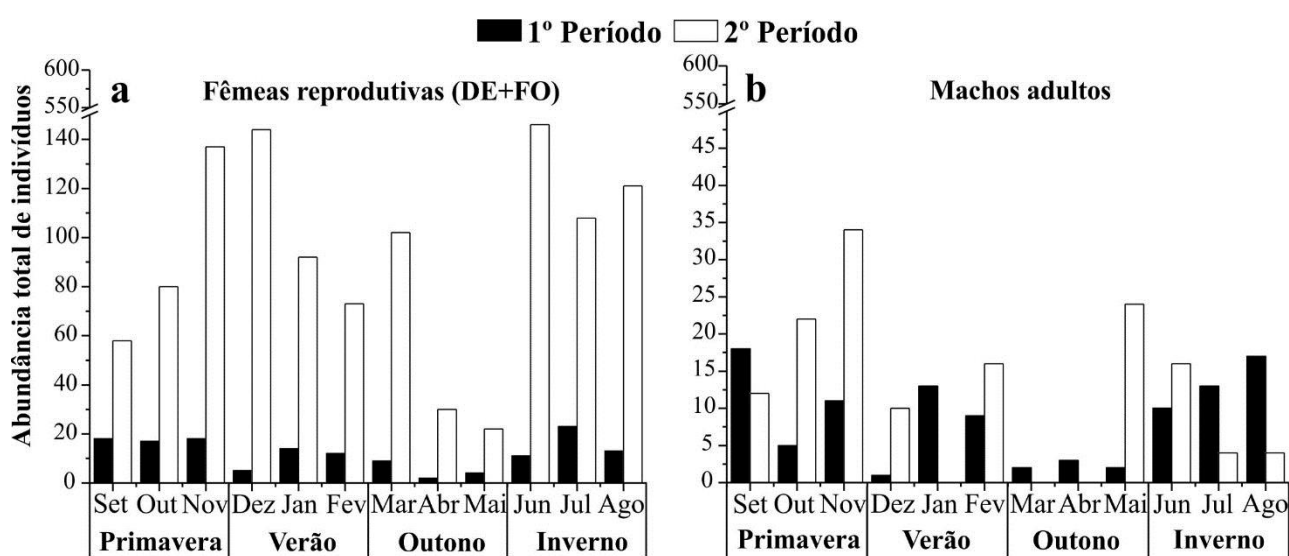


**Figura 11.** *Hepatus pudibundus*. Curva de maturação sexual gonadal ( $LC_{50}$ ) para fêmeas (a) e machos (b).

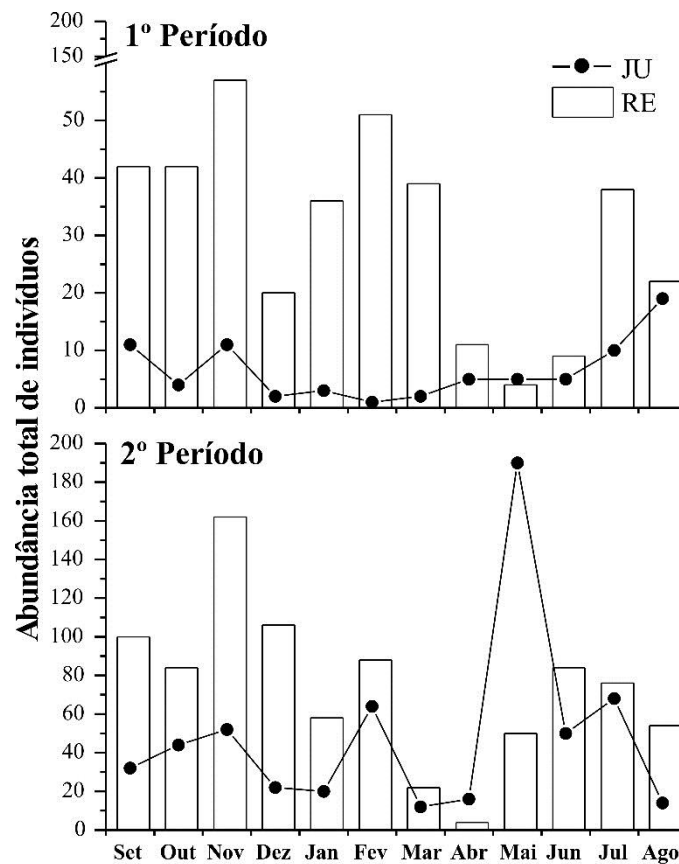
No que se refere a reprodução, foram encontradas fêmeas reprodutivas (DE +FO) ao longo dos dois períodos (Fig. 12a). Já os machos adultos foram encontrados em todos os meses no 1ºP e no 2ºP não foram coletados em janeiro, março e abril (Fig. 12b).

O recrutamento de juvenis foi observado em todos os meses nos dois períodos, assim como a presença das fêmeas reprodutivas (Fig. 13). Quanto à análise macroscópica das gônadas, observou-se que as fêmeas apresentaram todos os estágios gonadais durante todas as estações do ano nos dois períodos de coleta (Fig. 14).

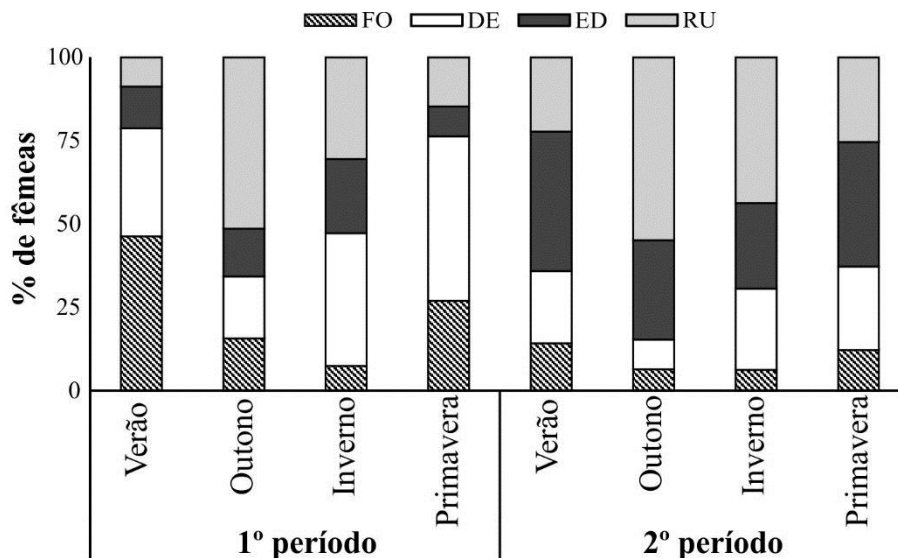
A análise de correspondência por estação do ano indicou que o eixo 1 explicou 73.1% e o eixo 2, 22.5% da variação total dos dados. Observou-se que os caranguejos juvenis tiveram correspondência com o inverno nos dois períodos, caracterizando o pico de recrutamento. As fêmeas reprodutivas tiveram alta correspondência com a primavera no 1ºP e com o verão no 2ºP, definindo o período reprodutivo. Os machos adultos corresponderam com a primavera nos dois períodos (Fig.15).



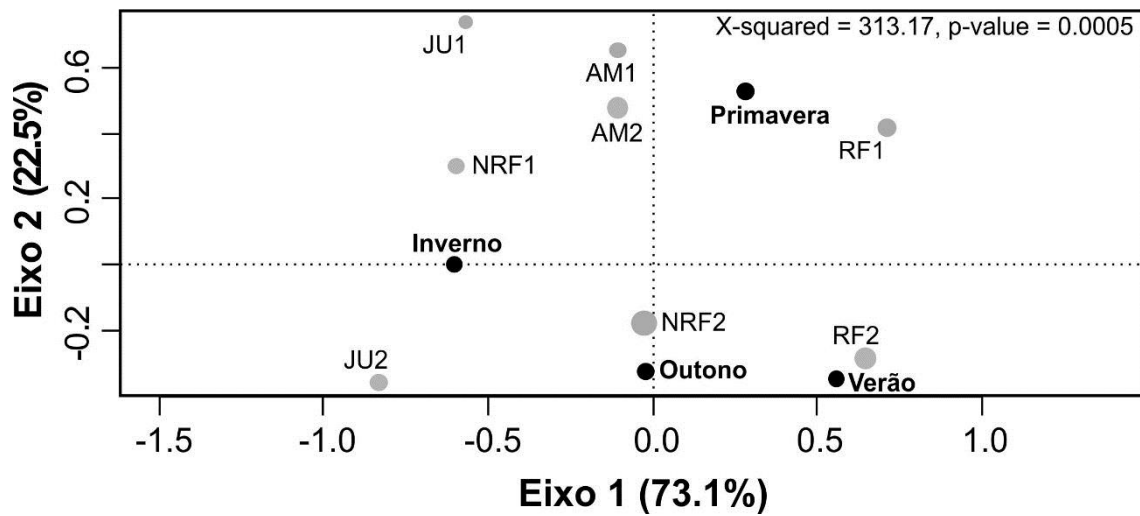
**Figura 12.** *Hepatus pudibundus*. Abundância absoluta de fêmeas (a) e machos adultos (b), por estações do ano, nos dois períodos do estudo.



**Figura 13.** *Hepatus pudibundus*. Abundância total de fêmeas reprodutivas (RE) e juvenis (JU) por mês nos dois períodos do estudo, na Enseada de Ubatuba.

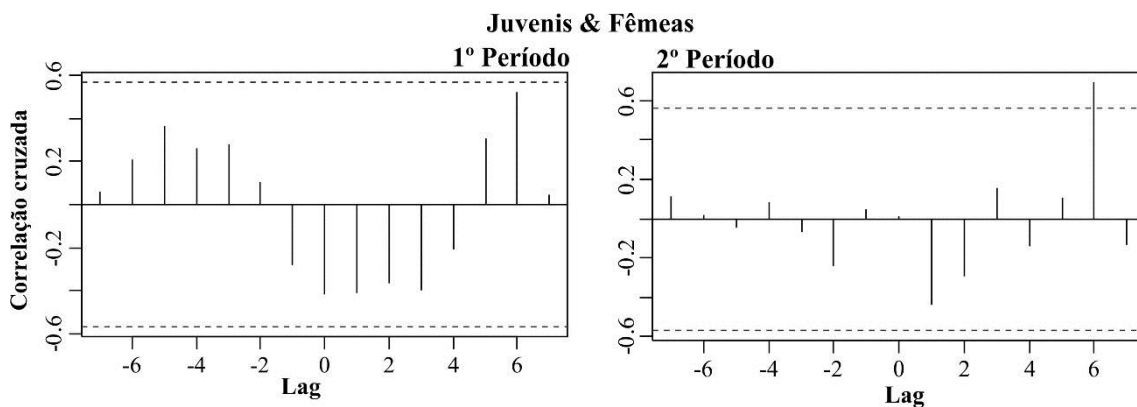


**Figura 14.** *Hepatus pudibundus*. Variação da proporção de fêmeas ovíferas e demais fêmeas com seus respectivos estágios de desenvolvimento gonadal pelas estações do ano e períodos (FO= fêmeas ovíferas; DE= gônadas desenvolvidas; ED= gônadas em desenvolvimento; RU= gônadas rudimentares).



**Figura 15.** *Hepatus pudibundus*. Análise de Correspondência (CA) da abundância de grupos demográficos (JU= juvenis; AM= machos adultos; RF= fêmeas reprodutivas; NRF= fêmeas não reprodutivas) por estações do ano na Enseada de Ubatuba. Na parte superior o resumo estatístico do teste de chi-quadrado de Pearson para aleatoriedade da associação observada. (1= 1ºP e 2= 2ºP).

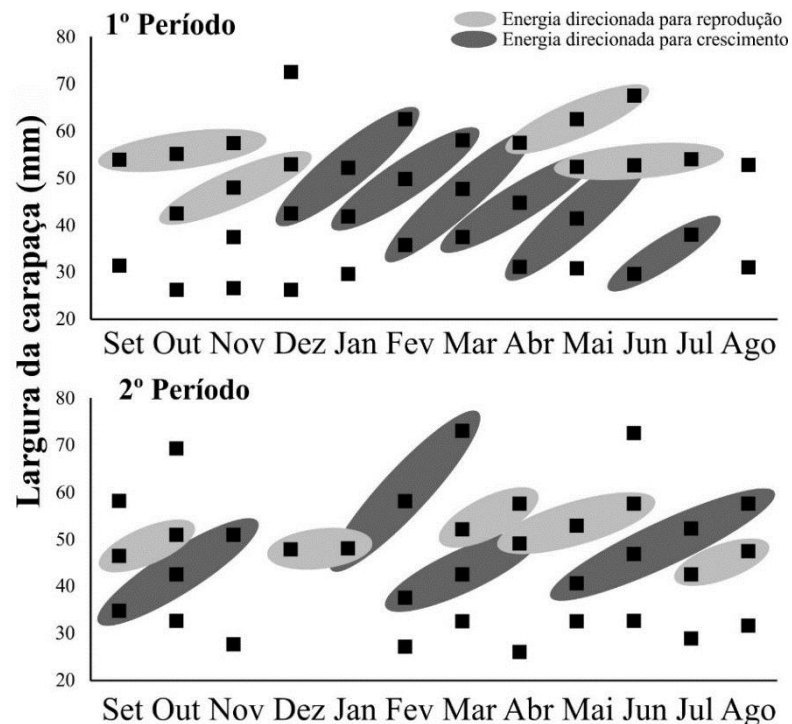
A análise de correção cruzada não mostrou significância no 1ºP, já no 2ºP de coleta, os juvenis demoram cerca de 6 meses para serem capturados nas redes de arrasto, após as fêmeas liberarem a massa de ovos ( $p < 0.05$ ) (Fig. 16).



**Figura 16.** *Hepatus pudibundus*. Resultados obtidos a partir da análise de correlação cruzada entre fêmeas reprodutivas e juvenis amostrados mensalmente durante os dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba.

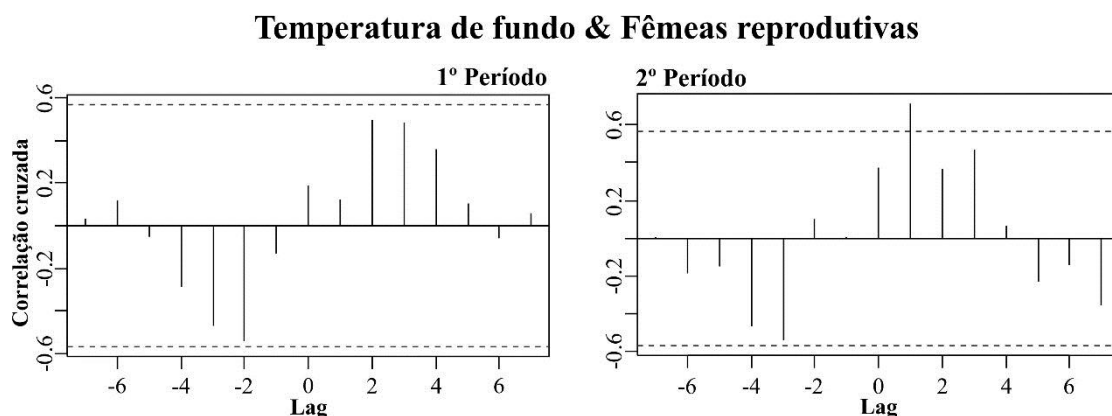
Em relação ao investimento de energia das fêmeas, observou-se que no 1ºP houve um investimento em crescimento em todos os meses do ano, e em reprodução na

primavera e no outono. Já no 2ºP os investimentos de energia foram intercalados em períodos de crescimento e reprodução ao longo do ano (Fig. 17).



**Figura 17.** *Hepatus pudibundus*. Coortes de largura média do tamanho da carapaça (mm) das fêmeas ao longo dos dois períodos de estudo.

A análise de correlação cruzada para a relação entre a temperatura de fundo e fêmeas reprodutivas apresentou relação significativa somente no 2ºP de coleta na time lag 1 ( $p < 0,05$ ) (Fig.18).



**Figura 18.** *Hepatus pudibundus*. Resultados obtidos a partir da análise de correlação cruzada entre temperatura de fundo e fêmeas reprodutivas amostradas mensalmente durante os dois períodos de coleta na Enseada de Ubatuba.

## 5. Discussão

A análise em escala temporal das características populacionais de *H. pudibundus* evidenciou que a distribuição de frequência de *H. pudibundus* apresentou-se mais homogênea no 2ºP com ambos os sexos tendo três picos modais. Esse padrão, provavelmente, está relacionado ao reflexo dos picos de recrutamento ou taxas de mortalidade distintas, influenciadas por variações ambientais (Silva et al. 2018).

As maiores classes de tamanho foram ocupadas pelos machos o que está provavelmente relacionado com a estratégia reprodutiva dos Brachyura, na qual machos maiores vencem a competição por fêmeas aptas ao acasalamento (Hartnoll 1982). Além disso, na maioria das espécies de caranguejos, os machos possuem um comportamento pré-copulatório, no qual seguram e manipulam as fêmeas até que a cópula definitivamente ocorra, dessa forma, machos maiores garantem um maior sucesso reprodutivo (Mantelatto & Fransozo 1994, Reigada et al. 1994). Além do mais, fêmeas de decápodes investem mais energia na reprodução do que no crescimento, pois a produção de oócitos necessita de mais e melhores recursos energéticos, comparado com a produção de espermatozoides (Fransozo et al. 2013).

Já foi verificado por vários autores que *H. pudibundus* possui dimorfismo sexual, onde os machos crescem mais que as fêmeas (Keunecke et al. 2007a, Sardá et al. 2013, Marochi et al. 2016, Miazaki et al. 2018). No presente trabalho os machos atingiram um tamanho assintótico ( $LC_{\infty}$ ) de aproximadamente 6 mm a mais que as fêmeas. Esta diferença de tamanho está relacionada às diferentes funções e adaptações reprodutivas dos sexos, podendo ser uma consequência das diferentes estratégias sexuais dos braquiúros, já que a energia para o crescimento é usada de forma diferente entre machos e fêmeas (Marochi et al. 2016).

Os resultados comparativos dos períodos de estudo evidenciaram uma diminuição no tamanho médio dos indivíduos adultos no 2ºP e como reflexo a maturidade sexual também foi atingida com tamanhos menores. Entretanto, a análise do crescimento populacional indicou que ambos os sexos tiveram um aumento no tamanho assintótico e na longevidade no 2ºP. O aumento da taxa de crescimento pode ser associada com a maturação em menores tamanhos, se considerado, que o mecanismo fisiológico é compensado para reduzir o aumento da mortalidade, sem sofrer alterações genéticas e, também, o tamanho assintótico e/ou tamanho na maturidade podem variar em função da



temperatura ou condições de alimentação durante o período de crescimento (Pollock 1955).

Em relação à longevidade é comum os machos apresentarem longevidade menores do que as fêmeas, como observado no 2ºP para *H. pudibundus*, visto que eles possuem taxas de crescimento maior, e a relação das taxas entre crescimento e longevidade são inversamente proporcionais (von Bertalanffy 1938, Vogt 2012). Tal observação também foi efetuada para esse caranguejo por Keunecke et al. (2007a) em Ubatuba (SP) (machos= 1,68 anos e fêmeas= 1,75 anos) e Miazaki et al. (2018) em Cananéia (SP) (machos= 1,91 e fêmeas= 1,98).

Além disso, tais alterações nas características populacionais de *H. pudibundus* podem estar ocorrendo devido as atividades constantes da pesca de arrasto na região de Ubatuba. Alguns autores têm mostrado que a malha das redes de arrasto selecionam indivíduos maiores retirando-os da população e impedindo que os animais cresçam e atinjam a maturidade sexual, o que interfere no tamanho e na estrutura das populações de caranguejos (Kaiser et al., 2002; Klôh & Di Benedetto, 2010; Sardá et al., 2013).

A razão sexual da população foi favorável para as fêmeas nos dois períodos de coleta, embora no 2ºP tenha sido coletado um número muito maior de indivíduos. Esse padrão para *H. pudibundus* já foi observado em outras enseadas da região de Ubatuba por Mantelatto et al. (1995b) e Lima et al. (2014b) e em Balneário Camboriú por Fracasso & Branco (2004), podendo ser considerado uma característica dessa população. As fêmeas de crustáceos decápodes produzem ovos com porcentagens semelhantes entre os sexos, assim desde quando as larvas são liberadas até a fase juvenil, a razão sexual tende a seguir o padrão de 1:1 (Darnell 1962). Após os indivíduos atingirem a maturidade sexual e se tornarem adultos, eles passam a ter comportamentos diferentes de dispersão, migração, competição intra e interespecífica, mortalidade e crescimento, influenciando na proporção sexual dos indivíduos (Wenner 1972, Pile et al. 1996). Geralmente os machos tem uma mortalidade maior, porque apresentam um comportamento mais agressivo na competição com outros machos e, também, são frequentemente expostos a predadores na busca ativa pelas fêmeas (Hartnoll 2001).

Em relação ao período reprodutivo de *H. pudibundus* foi observado que houve uma manutenção de uma reprodução contínua com picos nos meses mais quentes do ano

(primavera no 1ºP e verão no 2ºP). Esse tipo de reprodução é descrito para várias espécies de crustáceos das regiões tropicais e subtropicais, devido as condições de temperatura constantes e elevadas durante todo o ano (Bauer 1992, Costa & Negreiros-Fransozo 1998, Reigada & Negreiros-Fransozo 2000). Tal fato gera uma alta taxa de sucesso reprodutivo e, consequentemente, influencia em altas abundâncias de indivíduos dessa espécie no litoral brasileiro como observado no presente estudo e por Braga et al. (2005), Bertini et al. (2010), Fransozo et al. (2012, 2016) e Mantelatto et al. (2016) na região de Ubatuba.

Além disso, a ocorrência dos picos reprodutivos de várias espécies bentônicas na primavera e verão pode ser devido à essas estações apresentarem uma maior oferta de alimento provida pela produtividade planctônica, já que, durante o verão, na região de Ubatuba, a massa de água ACAS penetra na camada de fundo sobre a plataforma continental, alcançando a região costeira (Pires-Vanin 1993). Esse padrão reprodutivo se manteve constante após vinte anos, indicando que *H. pudibundus* está bem adaptado as condições ambientais da região.

A presença de fêmeas em todos os estágios gonadais, durante todas as estações do ano nos dois períodos de coleta, indica que *H. pudibundus* possui um desenvolvimento gonadal constante durante sua longevidade e pode completar todas as fases do ciclo de vida dentro da Enseada de Ubatuba. Adicionalmente, já foi observado por Reigada & Negreiros-Fransozo (2000) que *H. pudibundus* não apresenta muda terminal, mantendo-se em atividade de muda nas últimas classes de tamanho. Essa característica de não possuir muda terminal é comum em crustáceos com reprodução contínua, diferente de outros caranguejos como os da superfamília Majoidea que apresentam muda terminal e reprodução sazonal (Stauffer et al. 2011, Gonçalves et al. 2017).

O período de recrutamento contínuo de *H. pudibundus*, com pico no final do outono até o final do inverno está relacionado ao pico reprodutivo no verão. Além disso, a baixa abundância de juvenis em alguns meses pode ser devido a áreas amostrais não coletadas dentro da enseada, levando em conta que Mantelatto et al. (1995a) encontraram um maior número de indivíduos jovens em profundidade menores que 5 m na Enseada da Fortaleza, próxima a Enseada de Ubatuba.

A distribuição temporal dos caranguejos em fase reprodutiva em ambos períodos esteve intimamente relacionada com as épocas de picos reprodutivos de *H. pudibundus*.

Assim, a alta correspondência dos machos com a primavera pode ser devido à esse período anteceder a maior abundância das fêmeas no verão, o que gera competição entre os machos pelas fêmeas. Além disso, a maioria dos machos de caranguejos braquiúros apresenta o comportamento de abraço copulatório antes da ecdise da fêmea, para obter sucesso na transferência dos espermatozoides, garantido que seus genes sejam passados adiante (Hartnoll 1969, 2006, Orensanz et al. 1995, Jivoff & Hines 1998, MCLay & Becker 2015).

O investimento de energia das fêmeas para a reprodução foi distinto entre os períodos. No 1ºP (95/96) as estações de maior alocação de energia foram a primavera e o outono. Apesar da reprodução ser contínua, o aumento da abundância de fêmeas reprodutivas na primavera pode ser devido a entrada de ACAS na enseada, aumentando o aporte de nutrientes no local. Quanto ao outono, o investimento em reprodução coincidiu com o período de defeso na Enseada de Ubatuba, na qual fica proibida a pesca de arrasto motorizado dos camarões economicamente importantes. Portanto, o caranguejo baú que é parte da fauna acompanhante da pesca de camarões, acaba sendo beneficiado nesse período alocando energia para a reprodução sem ser antecipadamente retirado do ambiente. Já no 2ºP a alocação de energia para o crescimento e reprodução foram intercaladas mensalmente, resultando num aumento do sucesso reprodutivo. Assim, pode-se inferir que *H. pudibundus* exibe um modelo de reprodução tropical/subtropical seguindo a determinação de Dall et al. (1990), na qual há um período reprodutivo principal na primavera até o início do verão e um secundário no outono.

As alterações observadas na estrutura e biologia populacional de *H. pudibundus* nesses 20 anos estão favorecendo a população, propiciando o aumento de sua abundância ao longo do tempo. Apesar da hipótese de que a maturidade sexual diminuiria após 20 anos ter sido corroborada, o crescimento e longevidade populacional aumentaram. Isso demonstra como esse pequeno intervalo de tempo pode mudar as características populacionais de uma espécie e como os estudos de base e monitoramento dessa e outras espécies marinhas são necessários para identificar as mudanças que ocorrem sendo benéficas ou malélicas, para então poder agir de acordo com a necessidade de cada ambiente, sempre visando à manutenção dos recursos naturais e preservação do ecossistema marinho.

## 6. Referências

- Alencar CERD 2015. Respostas ecológicas e morfológicas de Portunoidea da Plataforma continental rasa Sudeste brasileira. Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) (Tese de doutorado). 224 pp.
- Almeida AC 2012. Composição e diversidade dos camarões marinhos (Crustacea: Decapoda: Penaeoidea) e dinâmica populacional de *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) no litoral sudeste do Brasil. Universidade Estadual Paulista (UNESP) (Tese de doutorado). 1-176 pp.
- Almeida AC, Fransozo V, Teixeira GM, Furlan M, Hiroki KAN, & Fransozo A 2011. Population structure and reproductive period of whitebelly prawn *Nematopalaemon schmitti* (Holthuis 1950) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) on the southeastern coast of Brazil. *Invertebr. Reprod. Dev.* 55: 30–39.
- Andrade LS, Fransozo V, Bertini G, Negreiros-Fransozo ML, & López-Greco LS 2015. Reproductive plasticity in the speckled crab *Arenaeus cribrarius* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) associated with a population decline. *J. Coast. Res.* 31: 645–652.
- Ávila-da-Silva AO, Carneiro MH, Mendonça JT, Bastos GCC, Miranda LV, Ribeiro WR, & Santos S 2017. Produção pesqueira marinha e estuarina do estado de São Paulo em setembro de 2017. *Inf. Pesqueiro São Paulo* 89: 1–4.
- Barros-alves SP, Alves DFR, & Cobo VJ 2017. Brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) assemblage associated with *Sargassum cymosum* in southeastern Brazil. *Mar. Biodivers.*: 1–13.
- Bauer RT 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebr. Reprod. Dev.* 22: 193–202.
- Bernardo CH, Sancinetti GS, Taddei FG, Hiroki KAN, Almeida AC, Fransozo A, & Bernardo CH 2018. Abundance and spatio-temporal distribution of two Southwest Atlantic endemic shrimps: changes after 20 years. *Biologia (Bratisl.)* 73: 589–598.
- Bertalanffy L von 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Hum. Biol.* 10: 181–213.
- Bertini G, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 2010. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. *Mar. Biodivers.* 40: 277–291.
- Best K, McKenzie CH, & Couturier C 2017. Reproductive biology of an invasive population of European green crab, *Carcinus maenas*, in Placentia Bay, Newfoundland. *Manag. Biol. Invasions* 8: 247–255.
- Bhattacharya ACG 2016. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23: 115–135.
- Braga AA, Fransozo A, Bertini G, & Fumis PB 2005. Composition and abundance of the crabs (Decapoda, Brachyura) off Ubatuba and Caraguatatuba, Northern Coast of São Paulo, Brazil. *Biota Neotrop.* 5: 1–34.

- Branco JO & Fracasso HAA 2004. Biologia e pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Penaeidae), na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. Rev. Bras. Zool. 21: 295–301.
- Castro Filho BM, Miranda LB, & Miyao SY 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. Bol. do Inst. Ocean. 35: 135–151.
- Cerrato RM 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1416–1426.
- Chatfield C 2004. The analysis of time series, an introduction Hall/CRC, ed. New York.
- Costa-Souza AC, Roberto J, Souza B, Sá M, Câmara L, & Almeida AO 2017. Population structure of the shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical estuarine Tidal Mudflat. Thalassas.
- Costa TM & Negreiros-Fransozo ML 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1969 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. Crustaceana 71: 615–627.
- D’Incao F & Fonseca DB 1999. Performance of the von Bertalanffy growth curve in penaeid shrimps: a critical approach. In: Proc. fourth Int. Crustac. Congr. Klein JC V. & Schram FR, eds., p. Amsterdam.
- Dall W, Hill BJ, Rothlisberg P., & Sharples DJ 1990. The biology of the Penaeidae. In: Adv. Mar. Biol. Press A, ed., pp. 1–489. San Diego.
- Darnell RM 1962. Sex ratios: Aquatic animals Altman PL & Dittmner DS, eds. Washington, D.C. 439-442 pp.
- Fonteles-Filho AA 2011. Oceanografia, biologia e dinâmica populacional de recursos pesqueiros. Fortaleza. 464 pp.
- Fransozo A, Castilho AL, Simões SM, D’Incao F, & Costa RC 2013. Sex ratio, growth and recruitment of the pelagic shrimp *Acetes americanus* on the Southeastern Coast of Brazil. J. Crustac. Biol. 33: 1–9.
- Fransozo A, Furlan M, Fransozo V, Bertini G, Costa RC, & Fernandes-góes LC 2012. Diversity of decapod crustaceans at the interface of unconsolidated seabed areas and rocky shores in tropical/subtropical Brazil. African J. Mar. Sci. 34: 361–371.
- Fransozo A, Sousa AN, Rodrigues GFB, Telles JN, Fransozo V, & Negreiros-Fransozo ML 2016. Crustáceos decápodes capturados na pesca do camarão-sete-barbas no sublitoral não consolidado do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. Bol. do Inst. Pesca 42: 369–386.
- Furtado VV, Bonetti Filho J, Rodrigues M, & Barcellos RL 1998. Aspectos da sedimentação no canal de São Sebastião. Relat. téc. insto Ocean.: 15–31.
- Gonçalves GRL, Bolla Júnior EA, Negreiros-Fransozo ML, & Castilho AL 2017. Morphometric and gonad maturity of the spider crab *Libinia ferreirae* Brito Capello, 1871 (Decapoda: Majoidea: Epialtidae) on the south-eastern Brazilian coast. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 97: 289–295.
- Hartnoll RG 1969. Mating in the Brachyura. Crustaceana 16: 161 – 181.

- Hartnoll RG 1982. Growth. In: Biol. Crustac. Bliss D, ed., pp. 111–185. New York.
- Hartnoll RG 2001. Growth in Crustacea—twenty years on. In: Adv. decapod Crustac. Res. Springer, ed., pp. 111–122. Dordrecht.
- Hartnoll RG 2006. Reproductive investment in Brachyura. Hydrobiologia 557: 31–40.
- Hartnoll RG & Bryant AD 1990. Size-frequency distributions in Decapod Crustacea - The quick, the dead, and the cast-offs. J. Crustac. Biol. 10: 14–19.
- Hiroki KAN 2012. Estrutura e dinâmica das comunidades de crustáceos decápodos no litoral norte do Estado de São Paulo. Universidade Estadual Paulista (UNESP) (Tese de Doutorado). 1-159 pp.
- Jivoff P & Hines AH 1998. Female behaviour, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. Anim. Behav. 55: 589–603.
- Junior HG, Vianna LP, Poletto CRB, & Olivato D 2011. Análise das políticas de proteção ambiental na área marinha do litoral norte de São Paulo, Brasil. Rev. Geográfica América Cent. Número Esp: 1–15.
- Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, & Poiner IR 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. Fish Fish. 3: 114–136.
- Keunecke KA, D’Incao F, & Fonseca DB 2007. Growth and mortality of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Calappidae) in south-western Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 87: 885–891.
- Keunecke KA, D’Incao FD, Verani JR, & Vianna M 2012. Reproductive strategies of two sympatric swimming crabs *Callinectes danae* and *Callinectes ornatus* (Crustacea: Portunidae) in an estuarine system, south-eastern Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 92: 343–347.
- Klôh ADS & Beneditto APM Di 2010. Estrutura populacional do siri *Hepatus Pudibundus* (Herbst , 1785) no Norte do Estado do Rio De Janeiro, Sudeste do Brasil. Biota Neotrop. 10: 463–467.
- Léo FC De & Pires-Vanin AMS 2006. Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. J. Mar. Syst. 60: 268–284.
- Lima PA, Fransozo V, Andrade LS, Almeida AC, Furlan M, & Fransozo A 2014. Distribution and population structure of the flecked box crab *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura) in the western South Atlantic. Mar. Biol. Res. 10: 589–600.
- Mahiques MM 1995. Dinâmica sedimentar atual nas enseadas da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. Bol. do Inst. Ocean. 43: 111–122.
- Mantelatto FLM, Bernardo CH, Silva TE, Bernardes VP, Cobo VJ, & Fransozo A 2016. Composition and distribution of decapod crustaceans associated by fisheries of seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) at the northern coast of São Paulo. Bol. Do Inst. Pesca 42: 307–326.
- Mantelatto FLM & Fransozo A 1994. Crescimento relativo e dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura) no litoral norte paulista. Pap. Avulsos Zool. 39: 33–48.

- Mantelatto FLM & Fransozo A 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 59: 23–31.
- Mantelatto FLM & Fransozo A 2000. Brachyuran community in Ubatuba Bay, Northern Coast of Sao Paulo State, Brazil. *J. Shellfish Res.* 19: 701–709.
- Mantelatto FLM, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 1995a. Population structure of *Hepatus pudibundus* (Decapoda: Calappidae) in Fortaleza Bay, Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 43: 265–270.
- Mantelatto FLM, Fransozo A, & Negreiros-Fransozo ML 1995b. Distribuição do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) na Enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP), Brasil. *Bolm Inst Ocean.* 43: 51–61.
- Mantelatto FLM & Garcia RB 2001. Biological aspects of the nonindigenous portunid crab *Charybdis helleri* in the western tropical south atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 68: 469–477.
- Marochi MZ, Trevisan A, Gomes FB, & Masunari S 2016. Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia. Série Zool.* 106.
- Martínez-Mayén M & Romero-Rodríguez J 2018. Population structure and reproduction of the longtail grass shrimp *Urocaris longicaudata* (Decapoda, Caridea, Pontoniinae) in Laguna de Términos, SW Gulf of Mexico. *Invertebr. Reprod. Dev.* 62: 10–18.
- MCLay CL & Becker C 2015. Reproduction in brachyura. In: *Crustac.*, pp. 185–243. Boston.
- Melo GAS 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. São Paulo. 261 pp.
- Miazaki LF, Simões SM, Castilho AL, & Costa RC 2018. Population dynamics of the crab *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Aethridae) on the southern coast of São Paulo state, Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*: 1–12.
- Mura M, Orrù F, & Cau A 2005. Size at sexual maturity of the spider crab *Anamathia rissoana* (Decapoda: Majoidea) from the Sardinian sea. *Jounal Crustac. Biol.* 25: 110–115.
- Negreiros-Fransozo ML & Fransozo A 1992. Estrutura populacional e relação com a concha em *Paguristes tortugae* Sshmitt, 1933 (Decapoda, Diogenidae), no litoral norte do estado de São Paulo, Brasil. *Naturalia* 17: 31–42.
- Odebrecht C & Castello JP 2001. The convergence ecosystem in the Southwest Atlantic. In: *Coast. Mar. Ecosyst. Lat. Am.*, pp. 147–165. Berlin: Springer-Verlag.
- Oksanen AJ, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, Hara RBO, Simpson GL, Solyomos P, Stevens MHH, & Szoecs E 2018. Package “vegan”: community ecology package. *R Packag. version 2.5-2*.
- Orensanz JM, Parma AM, Armstrong DA, Armstrong J, & Wardrup P 1995. The breeding ecology of *Cancer gracilis* (Crustacea: Decapoda: Cancridae) and the mating systems of cancrid crabs. *J. Zool.* 235: 411–437.
- Pescinelli RA, Carosia MF, Farinelli JA, Simões SM, & Costa RC 2016. Population

- biology and size at the onset of sexual maturity of the amphidromous prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) in an urban river in Southeastern Brazil. *Invertebr. Reprod. Dev.* 60: 254–262.
- Pile AJ, Lipcius RN, Montfrans J Van, & Orth RJ 1996. Density-dependent settler- recruit juvenile relationships in blue crabs. *Ecol. Monographs* 66: 277–300.
- Pires-Vanin AMS 1993. A macrofauna bêntica da plataforma continental ao Largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Publicação Espec. do Inst. Ocean.* 10: 137–158.
- Pollock DE 1955. Changes in maturation ages and sizes in crustacean and fish populations. *South African J. Mar. Sci.* 15: 99–103.
- R TC 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Reigada ALD & Negreiros-Fransozo ML 2000. Reproductive cycle of *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 60: 483–491.
- Reigada ALD, Negreiros-Fransozo ML, & Mantelatto FLM 1994. Avaliação do tamanho dos quelípodos de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Calappidae) em relação ao sexo e a maturação. *Brazilian Arch. Biol. Technol.* 37: 797–807.
- Sampaio FDF, Carmo TMS, Ostrensky A, Castilho G, & Zeni T de O 2011. Determinação do período reprodutivo e do tamanho de maturação funcional dos ovários de *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Brachyura, Ocypodidae) na baía de Vitória, Espírito Santo. *Arch. Vet. Sci.* 16: 87–96.
- Sardá FO, Machado IF, Prata PFS, & Dumont LFC 2013. Population biology of the box crab *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Aethridae) off the coast of Santa Catarina State, southern Brazil. *Panam. J. Aquat. Sci.* 8: 126–138.
- Sastry AN 1983. Ecological aspects of reproduction. In: *Biol. Crustac. Environ. Adapt.* Vernberg FJ & Vernberg WB, eds., pp. 179–270. New York.
- Shapiro SS & Wilk MB 1965. Biometrika trust an analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52: 591–611.
- Silva TE, Andrade LS, Fransozo V, Freire FAM, & Fransozo A 2018. Population parameters and distribution of *Arenaeus Cribrarius* (Crustacea, Portunoidea), in southeastern Brazilian coast. *Bol. do Inst. Pesca* 44: 1–9.
- Sokal RR & Rohlf FJ 1969. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.* New York 3: 887.
- Stauffer T, Ostrovski MC, Silva-Ferreira TCG, & Costa T 2011. Biology of the crab *Leurocyclus tuberculatus* (H. Milne Edwards & Lucas, 1843) bycatch from pink shrimp trawl fishery in the coast of Rio de Janeiro, Brazil. *Nauplius* 19: 55–61.
- Sturges HA 1926. The Choice of a Class Interval. *J. Am. Stat. Assoc.* 21: 65–66.
- Teixeira GM, Fransozo V, Castilho AL, Costa RC, & Freire FAM 2008. Size distribution and sex ratio in the spider crab *Epiplatys brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil. *Senckenbergiana Biol.* 88: 169–176.
- Varisco M & Vinuesa J 2011. Reproductive biology of the spider crab *Leucippa*



- pentagona* (Decapoda: Epialtidae), in Bustamante Bay, Argentina. Lat. Am. J. Aquat. Res. 39: 471–480.
- Vazzoler AEAM 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: Eduem. 169 pp.
- Vogt G 2012. Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): A review. Zool. Anz. 251: 1–25.
- Waiho K, Fazhan H, Baylon JC, Madihah H, Noorbaiduri S, Ma H, & Ikhwanuddin M 2017. On types of sexual maturity in brachyurans, with special reference to size at the onset of sexual maturity. J. Shellfish Res. 36: 807–839.
- Wenner AM 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. Am. Nat. 106: 123–138.
- Wilson K & Hard ICW 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. In: Sex ratios concepts Res. methods. ICW H, ed., pp. 48–92.
- Zar JH 1996. Biostatistical analysis. New Jersey. 931 pp.
- Zar JH 2010. Biostatistical analysis. Upper Saddle River, NJ. 944 pp.

## Considerações finais

---

Essa dissertação apresentou resultados importantes da distribuição, reprodução e estrutura da população de *H. pudibundus* na Enseada de Ubatuba. Além de fornecer informações relevantes sobre algumas modificações na estrutura abiótica da enseada, que ocorreu nesse intervalo de 20 anos.

O fator ambiental que mais apresentou modificações foi o sedimento, onde houve diminuição das porcentagens de sedimento grosso e aumento da quantidade de silte-argila. Isso pode ocorrer devido a urbanização, ação de massas de água, poluição, degradação de paisagens, concentração de sedimento provido do ambiente terrestre levados pelos rios, entre outros. Medidas para diminuir ou evitar essas condições são necessárias para evitar uma sedimentação acelerada e intensa nessa enseada, causando prejuízos as populações marinhas bentônicas e não bentônicas.

Pode-se observar que após 20 anos a abundância total de *H. pudibundus* quintuplicou na enseada. Isso pode ter sido efeito do fenômeno ENSO que ocorreu com forte intensidade no 2º período de coleta, causando esse aumento exacerbado na abundância da espécie. Também pode ser devido a distribuição espacial da maioria dos grupos demográficos que mudou de uma região de pesca intensa (10 e 15m) para uma região com exclusão natural de pesca (área abrigada), na qual os indivíduos puderam se abrigar e aumentar a população.

O período reprodutivo e recrutamento apresentaram-se contínuos para os dois períodos, sendo comum para espécies de braquiúros que habitam as regiões tropicais. Essa condição, provavelmente, também auxiliou a grande abundância de indivíduos observada no 2º período.

A discrepância na razão sexual com desvio a favor das fêmeas é comum para *H. pudibundus*, já sendo verificada por diversos autores. Isso pode ocorrer devido à mortalidade diferencial entre os sexos, migração ou ocupação diferencial em locais que não foram amostrados durante esse e outros trabalhos.

O tamanho da largura da carapaça para atingir a maturidade em ambos os sexos diminuiu no 2º período. Tal fato, pode ser devido que a pressão pesqueira na Enseada de Ubatuba esteja selecionando indivíduos menores afetando a maturidade sexual.

Entretanto, apesar das médias de tamanho total dos grupos demográficos terem diminuído, as análises de crescimento e longevidade mostraram o oposto disso, na qual os indivíduos de *H. pudibundus* estão crescendo e vivendo mais. Isso pode ser associado com a maturação em menores tamanhos, considerando que o mecanismo fisiológico é compensado para reduzir o aumento da mortalidade, sem sofrer alterações genéticas e, também, o tamanho assintótico e/ou tamanho na maturidade podem variar em função da temperatura e disponibilidade alimentar.

Em suma, pode-se inferir que a população de *H. pudibundus* na Enseada de Ubatuba vem mantendo seus estoques e aumentando sua abundância apesar da intensa pesca que essa área possui. Isso pode ter ocorrido devido a estratégias reprodutivas, de distribuição e refúgio da espécie e, também, pela realização de algumas medidas antrópicas como fatores legislativos e governamentais realizados na região para preservar os recursos naturais e estoques pesqueiros da enseada.

Pode-se concluir que este trabalho gerou informações importantes para a compreensão da ecologia e biologia de *H. pudibundus* e da Enseada de Ubatuba, podendo auxiliar nas medidas de manejos pesqueiros e ecológicos a fim de preservar e conservar os ecossistemas marinhos no Brasil, mantendo seus estoques naturais.