

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - CAMPUS DE BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – ZOOLOGIA

TESE DE DOUTORADO

Distribuição ecológica dos Brachyura
(Crustacea, Decapoda) do sublitoral
rochoso de ilhas continentais do
litoral norte do Estado de São Paulo

Douglas Fernandes Rodrigues Alves

Orientadora: Prof^a. Dra. Maria Lucia Negreiros Fransozo

Co-orientador: Prof. Dr. Valter José Cobo

Botucatu – SP
2013

Distribuição ecológica dos Brachyura
(Crustacea, Decapoda) do sublitoral rochoso
de ilhas continentais do litoral norte do Estado
de São Paulo

Douglas Fernandes Rodrigues Alves

Orientadora: Prof^a. Dra. Maria Lucia Negreiros Fransozo

Co-orientador: Prof. Dr. Valter José Cobo

Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas – Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista, “Campus” de
Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção
Do título de Doutor em Ciências Biológicas – Área de
Concentração: Zoologia

Botucatu – SP

2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE - CRB 8/5651

Alves, Douglas Fernandes Rodrigues.

Distribuição ecológica dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do sublitoral rochoso de ilhas continentais do litoral norte do Estado de São Paulo / Douglas Fernandes Rodrigues Alves. - Botucatu, 2013

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Maria Lucia Negreiros Fransozo

Coorientador: Valter José Cobo

Capes: 20400004

1. Caranguejo - Distribuição geográfica. 2. Nicho (Ecologia). 3. Habitat (Ecologia). 4. Ecologia animal.

Palavras-chave: Comunidade; Distribuição espacial; Microhabitat; Subcomunidade; Subtidal.

Dedico esta obra à minha amada esposa, **Samara**, meus pais, **Rita** e **José Roberto** e irmãos, **Felipe** e **Lucio**. Que juntos formam a coluna que me sustenta ao longo da minha trajetória.

**“Uma vida sem desafios não
vale a pena ser vivida.”**

(Sócrates)

**“Eu prefiro ser
essa metamorfose ambulante
do que ter aquela velha opinião formada sobre tudo...”**

(Raul Seixas)

Agradecimientos

Ao Prof. Dr. Valter José Cobo, quem primeiro acreditou que um dia eu chegaria aqui e como “pai científico” me ensinou toda a base e sempre me incentivou a buscar pelo conhecimento, onde ele estivesse. Além disso, por me apoiar e orientar ao longo de TODAS as fases do desenvolvimento deste estudo. Mas principalmente, por ser um grande amigo.

À Profa. Dra. Maria Lucia Negreiros Fransozo, que tão gentilmente me acolheu em seu laboratório durante o cumprimento desta importante etapa da minha formação e MUITO me ensinou. Por ter me apoiado e orientado, além de ser um grande exemplo de dedicação e competência profissional que levarei comigo.

Ao Prof. Dr. Adilson Fransozo, um grande incentivador, para estudar, aprender, melhorar, publicar, crescer profissionalmente, etc. Por ser um formador nato, além de sempre ter um conselho amigo. Por ter apoiado, incondicionalmente, minha ida à Botucatu o que possibilitou um grande salto na minha formação acadêmica.

À minha querida esposa Samara, incentivadora e parceira em tudo (nas batalhas vencidas, lutas perdidas, estudos realizados, sonhos de futuro, etc.). Por ter sido o exemplo que segui desde que comecei a estagiar, o que facilitou bastante, por me mostrar o caminho a seguir, mas que sempre me desafiou a ser melhor. Pelo amor, carinho, paciência, respeito e tudo mais que foi voluntariamente me dado ao longo desta jornada.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pela bolsa concedida, a qual tornou possível a realização desta pesquisa.

Ao Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (NEBECC) por fornecer uma infraestrutura ideal em termos de laboratórios, equipamentos e materiais, além disso, por proporcionar grande troca de conhecimento entre os pesquisadores e estudantes membros.

À Seção de Pós-Graduação em Ciências Biológicas e ao Departamento de Zoologia, pelo apoio e estrutura disponibilizada, em especial aos seus funcionários: Davi B.O. Müller, Flávio da Silva, Hamilton A. Rodrigues, Herivaldo M. Santos, Juliana Ramos e Silvio C. Almeida, por toda ajuda, paciência, competência e profissionalismo.

À operadora de mergulhos OMNIMARE, pelo apoio logístico dado durante as amostragens, em especial ao Pedro Paulo Orabona, Elsie C. Orabona, Neuza Faria e “Manolito”.

Aos professores que contribuíram com sugestões, discussões teóricas e/ou com ensinamentos importantes para a conclusão desta obra: Dr. Antonio Leão Castilho, Msc. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar (UFRN), Dr. Fúlvio Aurélio de Moraes Freire (UFRN), Dr. Gustavo Augusto Schmidt de Melo (MZUSP), Dra. Karine Colpo (UNESP), Dr. Marcos Domingos Tavares (MZUSP), Dr. Roberto Munehisa Shimizu (USP), Dr. Rogério Caetano da Costa (UNESP), Dr. Sergio Rosso (USP).

Aos amigos do Laboratório de Biologia Marinha (LabBMar) e do Laboratório de Zoologia da Universidade de Taubaté, em especial, Daniel, Eduardo Teixeira, Flávio, Prof. Dr. Itamar Martins, Isabela, João Paulo, Mariana Aquino, Mariana Rodrigues e Profa. MSc. Marisa Cardoso, por terem participado comigo de intermináveis reuniões “científicas”, quase sempre aos finais de semana, nas quais discutíamos soluções para todos os problemas que afligem a humanidade... rrsrrs

Aos amigos do NEBECC que já trilham seus próprios rumos ou que ainda estão em Botucatu, em especial, Bruno (Pessoa), Mariana, Daniela (Val), Eduardo (Frio), Ariádine, Michele, Rafael (Xuxa), Gustavo (Guga), Gustavo (Japa), Kátia, Milena, Gustavo (Gari) e todos os demais, com os quais sempre aprendi algo e tive ótimos momentos.

Aos amigos que tive grande prazer em conhecer no LabCam, Sabrina, João, Thiago (Chuck Noris), Gabriel (Woody), Gisele Heckler, Matheus (Samuca) e Sara, que sempre se interessaram em discutir assuntos relacionados com este estudo.

Aos meus irmãos, Felipe e Lucio, dos quais tenho saudades da convivência. Mas tenho certeza, que mesmo de longe, eles torceram muito pelo meu sucesso em mais essa etapa.

Aos meus pais, Rita e José Roberto, pelo exemplo, amor e apoio incondicional, sem os quais eu não teria chegado até aqui. Por me ensinarem, desde cedo, princípios tão importantes, para a vida ou no meio científico, tais como, ética, respeito, lealdade e perseverança.

À DEUS, por renovar minhas forças a cada manhã e por me tranquilizar, sempre que eu penso que ELE está no controle.

Sumário

Resumo	1
Abstract	2
Introdução	
A distribuição espacial dos Brachyura em distintas escalas de observação	3
Estrutura e dinâmica de comunidades	5
Objetivos	8
Material & Métodos	
Localidades amostrais	10
Procedimento amostral	13
Procedimento laboratorial	16
Análise dos resultados	16
Resultados	
Distribuição ecológica dos Brachyura em macroescala	22
Composição	22
Organização hierárquica da comunidade	34
Caracterização dos conjuntos de indivíduos	38
Relevância ecológica dos microhabitats selecionados <i>a priori</i>	41
Distribuição ecológica de Brachyura em microescala	45
Composição por microhabitat	45
Organização hierárquica dos Brachyura nos distintos microhabitats	48
Distribuição dos Brachyura entre os distintos microhabitats	54
Dinâmica temporal das comunidades de Brachyura	59
Dinâmica temporal dos parâmetros ecológicos das comunidades	59
Relação dos parâmetros ecológicos com a salinidade e a temperatura da água	66
Discussão	
Distribuição ecológica dos Brachyura em macroescala	69
Composição	69

Organização hierárquica da comunidade	71
Caracterização dos conjuntos de indivíduos	74
Relevância ecológica dos microhabitats selecionados <i>a priori</i>	75
Distribuição ecológica de Brachyura em microescala	76
Composição por microhabitat	77
Organização hierárquica dos Brachyura nos distintos microhabitats	78
Distribuição dos Brachyura entre os distintos microhabitats	81
Dinâmica temporal das comunidades de Brachyura	83
Dinâmica temporal dos parâmetros ecológicos das comunidades	83
Relação dos parâmetros ecológicos com a salinidade e a temperatura da água	85
Considerações Finais	86
Referências	88

Resumo

O objetivo deste estudo é avaliar a distribuição ecológica dos Brachyura que habitam o sublitoral rochoso de ilhas continentais no litoral norte do Estado de São Paulo. Desse modo, quatro objetivos específicos foram selecionados: avaliar a distribuição dos braquiuros em micro e macroescala; avaliar a relevância ecológica dos microhabitats selecionados a priori para caranguejos, além de descrever e comparar a dinâmica temporal das comunidades registradas em cada localidade amostral. O programa amostral foi realizado em duas localidades, a Ilha da Rapada (23°25'27"S-44°54'15"W) e o Ilhote de Couves (23°25'15"S-44°51'39"W). As amostragens ocorreram mensalmente, desde agosto de 2008 até julho de 2010 no sublitoral rochoso, durante sessões de mergulho autônomo. Para cada caranguejo registrou-se o “microhabitat” em que foi capturado, como segue: entre rochas (R), interface rocha/areia (RA), cascalho (C), ou em associação com outros invertebrados, (AI). Os fatores ambientais, temperatura e salinidade da água foram tomados durante as coletas. Foram registradas 40 espécies de Brachyura, sendo 32 e 34 registradas para o Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, respectivamente, em que *M. forceps* representou o caranguejo mais abundante. Em cada localidade, a comunidade de Brachyura apresentou uma composição e organização hierárquica distinta. A composição, organização hierárquica e o número de espécies acumuladas também diferiram entre os distintos microhabitats analisados. As espécies mais abundantes ao longo de todo o período de estudo foram registradas nos quatro tipos de microhabitats, entretanto, apenas *M. forceps* foi abundante e frequente em todos eles. Dinâmicas temporais similares foram registradas para as comunidades estabelecidas em ambas as localidades, mas com distinções em relação aos resultados de diversidade, equidade e dominância. As diferenças registradas entre as comunidades de Brachyura amostradas permitem sugerir que as mesmas são moduladas pela variação de intensidade, frequência e/ou duração de fatores perturbadores. Além disso, sugere-se também que a ação desses agentes perturbadores contribuiu para o estabelecimento das diferenças registradas ao nível das subcomunidades em cada microhabitat. Assim, considerando que as localidades estudadas estão sob uma mesma dinâmica de massas d’água, encontram-se em bom estado de conservação e, principalmente, pelos resultados serem característicos de comunidades afetadas por diferentes graus de forças hidrodinâmicas, sugere-se que os distintos padrões hidrodinâmicos, que caracterizam as duas localidades amostrais, possam atuar de modo significativo sobre o sublitoral rochoso e, por conseguinte, representar um dos mais importantes fatores moduladores das comunidades de caranguejos.

Palavras-chave: Comunidade; Subcomunidade; Microhabitat; Subtidal; Distribuição espacial.

Abstract

The aim of this study is to evaluate the ecological distribution of brachyurans that inhabit the rocky subtidal of continental islands of the north coast of São Paulo State. Within this aim, four specific objectives were set: to evaluate the distribution of brachyurans in macroscale among sampling locations; to assess the ecological relevance of microhabitats selected *a priori* for crabs; to evaluate the distribution of Brachyura in microscale among microhabitats considered relevant; and to describe and compare the temporal dynamics of the communities recorded in each collection site. Samplings were carried out in two localities, Rapada Island (23°25'27"S-44°54'15"W) and Couves Islet (23°25'15"S-44°51'39"W), both in the north coast of São Paulo. The samples were collected monthly, between August/2008 and July/2010 in the rocky subtidal, by SCUBA diving. The “microhabitat” was noted for each sampled crab, as rocks (R), rock/sand interface (R/S), gravel (G), or in association with other invertebrates, (AI). Temperature and salinity were also recorded during sampling. A total of 40 species of Brachyura were found, with 32 species for Couves Islet and 34 species for Rapada Island, highlighting that in both islands *M. forceps* was recorded as the most abundant and frequent crab. In each site, the brachyuran community showed a distinct composition and hierarchic organization. Differences regarding composition and number of species accumulated among the four microhabitats selected *a priori*. For each microhabitat a distinct hierarchic composition and organization was recorded, which also differed between localities. The set of most abundant species, verified during the whole sampling period, were recorded at the four microhabitat types, however, only *M. forceps* was abundant and frequent for all of them. The communities established in both islands revealed similar temporal dynamics, but with remarkable differences in diversity, evenness and dominance. The differences suggesting that these communities may be modulated by the action of disturbing factors within distinct intensities, frequency and/or the duration. In addition, it's suggested that such disturbing factors may be responsible for the differences verified at sub-community level for the microhabitats. Thus, since the localities are under the same dynamic of water masses, remain well-conserved and, most importantly, under different degrees of wave exposure and consequently distinct hydrodynamics patterns, it is suggested that the hydrodynamics forces that act upon the rocky subtidal are one of the main modulating factors of these crab community.

Key words: Community; Subcommunity; Microhabitat; Subtidal; Spatial distribution.

Introdução

A DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS BRACHYURA EM DISTINTAS ESCALAS DE OBSERVAÇÃO

A infraordem Brachyura Latreille, 1802, representada por caranguejos e siris é constituída por mais de 90 famílias, 1.270 gêneros e subgêneros e 6.800 espécies e subespécies descritas ao redor do mundo (Ng *et al.*, 2008), ou seja, cerca de 40% dos representantes viventes da ordem Decapoda (Grave *et al.*, 2009). Para o litoral do Estado de São Paulo encontram-se registradas, pelo menos, 210 espécies de caranguejos e siris (Negreiros-Fransozo, 1996; Melo, 1998; Dall’Occo *et al.*, 2004; Mantelatto *et al.*, 2004a; Mantelatto *et al.*, 2004b; Alves *et al.*, 2006; Camargo *et al.*, 2010 e Bertini *et al.* 2010). Esta diversidade de espécies reflete o sucesso ecológico desses braquiuros, que colonizam e exploram diferentes tipos de habitats, apresentando uma grande variedade de padrões de ciclos de vida e estratégias reprodutivas (Sastry, 1983).

No Estado de São Paulo, os braquiuros são encontrados em vários ambientes, *e.g.*, manguezais, estuários, supralitoral e mediolitoral de praias arenosas e rochosas e o sublitoral consolidado e não-consolidado (Melo, 1998). Nessa região, várias investigações foram realizadas sobre a distribuição de caranguejos e siris em alguns ambientes costeiros, principalmente em manguezais e estuários (Castiglioni & Negreiros-Fransozo, 2005; Gregati & Negreiros-Fransozo, 2008; Colpo *et al.*, 2011) e no sublitoral não-consolidado (Fransozo *et al.*, 1992; Pinheiro *et al.*, 1997; Negreiros-Fransozo & Nakagaki, 1998; Mantelatto & Fransozo, 2000; Bertini *et al.*, 2001; Bertini & Fransozo, 2004; Braga *et al.*, 2007). Por outro lado, o esforço amostral direcionado para a caracterização da distribuição ecológica dos braquiuros presentes no sublitoral rochoso no litoral paulista ainda é bastante restrita, apesar de uma rica carcinofauna ser registrada nesse ambiente (ver, Mantelatto *et al.*, 2004a; Alves *et al.*, 2012a).

Apesar da escassez de estudos sobre os padrões de distribuição dos caranguejos que habitam o sublitoral consolidado, sabe-se que esta distribuição ocorre de maneira não-aleatória (Witman & Dayton, 2001). Entre os estudos que trataram desse assunto, Lindberg *et al.* (1990) avaliaram a distribuição de caranguejos do gênero *Menippe* em uma área do Golfo do México e afirmam que esses caranguejos se distribuem localmente em resposta ao mosaico de recursos disponíveis; Giraldes *et al.* (2012) investigaram a distribuição dos decápodos em três áreas de recifes de corais, localizadas em Porto de Galinhas, no nordeste do Brasil e apontaram o hidrodinamismo como um dos principais fatores responsáveis pela distribuição regional registrada.

Além do conhecimento pouco expressivo sobre os fatores moduladores da distribuição dos Brachyura no sublitoral rochoso, observa-se que os esparsos estudos disponíveis tratam da distribuição em diferentes escalas de observação. Em geral, as considerações sobre a escala espacial têm sido cada vez mais importantes em relação à metodologia ecológica, visto que a detecção de padrões e a identificação de mecanismos causais dependem criticamente das escalas utilizadas

(Levin, 1992; Peterson & Parker, 1998; Gardner *et al.*, 2001). De acordo com Levin (1992), as forças que regem a evolução da história de vida, moldadas por pressões competitivas e interações coevolutivas, são tais que cada espécie explora o ambiente em seu próprio conjunto de escalas de espaço e tempo e por isso, pode-se dizer que a distribuição espacial, de uma espécie ou grupo de espécies, pode ser descrita em diferentes escalas de resolução (Oigman-Pszczol *et al.*, 2004).

Em escala biogeográfica, a distribuição dos Brachyura foi moldada ao longo do tempo geológico, por eventos responsáveis pelo estabelecimento dos parâmetros ambientais que hoje caracterizam cada província, além disso, por processos evolutivos que determinaram as tolerâncias fisiológicas, que limitam a distribuição das espécies deste grupo entre as províncias (Boschi, 2000). O litoral do Estado de São Paulo está localizado no extremo norte da província Argentina, cujo limite norte é a latitude de 23°S, na região de Cabo Frio, Rio de Janeiro (Boschi, 2000). A região da província Argentina, que corresponde à costa do Estado de São Paulo, é caracterizada por apresentar temperaturas que oscilam entre 12,5°C e 25°C (García, 1997), sendo considerada uma região de transição hidrológica e, como consequência, de transição faunística (Melo, 1990).

Além de toda a complexidade acima descrita, relacionada com os aspectos biogeográficos, o litoral norte do Estado de São Paulo apresenta sua linha de costa extremamente recortada, formando diversas enseadas, com distintas características geomorfológicas. Outra importante característica dessa região é a proximidade da Serra do Mar em relação à linha de costa, que deu origem a inúmeras ilhas costeiras (Mahiques *et al.*, 1998; Rodrigues *et al.*, 2002; Léo & Pires-Vanin, 2006). Tais características geomorfológicas proporcionam à região uma grande heterogeneidade de parâmetros ambientais como sedimentação, sentido de correntes locais, e ação de ondas (Mahiques, 1995; Mahiques *et al.*, 1998; Mahiques *et al.*, 2004), entre outros.

Reduzindo-se, ainda mais, a escala de observação, sabe-se que a pressão de predação pode aumentar a competição por espaço entre as espécies de presas (Chase *et al.*, 2002), uma vez que, sob maior risco de predação os organismos vágeis tendem a disputar mais intensamente sítios de refúgio (Wieters *et al.*, 2009), o que pode resultar em distintos padrões interespecíficos para o uso de habitats e microhabitats. Entretanto, as diferenças nos padrões interespecíficos para o uso de habitats e microhabitats podem ser totalmente independentes de competições interespecíficas no passado, uma vez que tais padrões podem refletir as vantagens de *fitness* de determinadas espécies em ocupar determinados habitats ou microhabitats (MacArthur & Levins, 1964; Wiens, 1977; Connell, 1980).

Contudo, ressalta-se a importância do desenvolvimento de estudos que avaliem, em escalas distintas, a distribuição ecológica dos Brachyura presentes no sublitoral rochoso do litoral do Estado de São Paulo, no sentido de contribuir para o conhecimento dos fatores moduladores da distribuição nesta região. Do mesmo modo, a validação de algumas teorias ecológicas pode ser obtida, embora

tenham sido primariamente baseadas em mecanismos e organismos do mediolitoral, mas que muitas vezes, também são utilizadas para explicar padrões observados para comunidades estabelecidas no sublitoral (Witman & Dayton, 2001). Estas informações são, ainda, importantes para a tomada de decisão sobre possíveis áreas prioritárias na conservação da biodiversidade em macroescala, uma vez que tais ambientes destacam-se por serem habitados por uma rica e característica fauna. O conhecimento da distribuição desses animais pode favorecer o mapeamento das áreas com maior biodiversidade.

ESTRUTURA E DINÂMICA DE COMUNIDADES

À medida que o conhecimento sobre composição faunística foi sendo acumulado, foram também levantadas sobre como, por exemplo, as espécies interagem entre si. Ao mesmo tempo, estudos sobre comunidades passaram a ser cada vez mais frequentes, embora, muitas vezes, ainda seja discutida a melhor definição para o termo comunidade (ver Fauth *et al.*, 1996). Entretanto, a definição mais utilizada ainda é a mais ampla, na qual uma comunidade nada mais é do que o conjunto de populações, vivendo em uma determinada área ou habitat (Krebs, 1972, 2001; Dajoz, 2005; Begon *et al.*, 2007). Desse modo, torna-se necessário definir habitat, termo que segundo a revisão realizada por Morris (2003), também é utilizado de maneira ambígua, por muitas vezes representar bioma, ecossistema, mosaico espacial, entre outros.

Ainda de acordo com Morris (2003), o termo habitat pode ser definido como o subconjunto de condições abióticas e bióticas, espacialmente delimitado de outros subconjuntos adjacentes, entre os quais varia a densidade populacional de uma espécie focal. Nesse sentido, o sublitoral rochoso de regiões insulares se assemelha a um laboratório natural, visto que alguns dos fatores abióticos e bióticos característicos desses ambientes são facilmente delimitados em relação aos habitats adjacentes (o mediolitoral e o sublitoral não consolidado). Entretanto, ao direcionar o foco a cada espécie, para muitas, o sublitoral rochoso torna-se um habitat muito amplo. Um conceito frequentemente utilizado é o de “microhabitat”, que pode ser definido como áreas menores dentro de um habitat maior, com diferentes condições ambientais em relação à média de seus arredores (ver McGuinness & Underwood, 1986).

Nesse sentido, Dayton (1971) foi um dos precursores dos estudos relacionados com a utilização do espaço no substrato rochoso e a organização das comunidades em função da competição e dos fatores perturbadores, entretanto, esse estudo e a maioria dos que foram realizados posteriormente, trataram dos organismos e mecanismos ecológicos do mediolitoral. Witman & Dayton (2001) concluíram que, até então, pouco se sabia sobre a ecologia das comunidades do sublitoral rochoso, em comparação com as comunidades do mediolitoral e destacaram a necessidade urgente de entender melhor o funcionamento sublitoral sob o ponto de vista teórico e aplicado.

Contudo, de acordo com Witman (1985) os padrões de distribuição e a abundância das espécies no sublitoral rochoso, também, são determinados pela ação de fatores perturbadores. Sousa (2001), define como perturbadores aqueles fatores ou forças capazes de causar mortalidade ou danos aos organismos, sendo, de acordo com sua origem, classificados como fatores abióticos ou bióticos. Entretanto, a detecção precisa da importância relativa de cada fator perturbador que atua sobre uma comunidade é uma tarefa árdua, geralmente, realizada a partir de inúmeros estudos experimentais em campo.

A ação isolada ou conjunta de alguns fatores perturbadores, que teoricamente atuam sobre as comunidades de invertebrados vágéis do sublitoral rochoso, tais como a predação (Wieters *et al.*, 2009), podem favorecer a competição intra e interespecífica por sítios de refúgio. Considera-se que o substrato e, por consequência, os sítios de refúgios, são recursos limitados no sublitoral rochoso (Jackson, 1977; Russ, 1982; Sebens, 1986). Por outro lado, sob uma menor ação de fatores perturbadores, a partilha dos recursos limitados localmente por diferentes espécies é uma forma eficaz de reduzir a competição interespecífica e de promover a convivência em uma escala local (MacArthur & Levins, 1967; Amarasekare, 2003).

A heterogeneidade na distribuição do substrato, que tipicamente é observada em fundos formados por rochas pequenas, proporciona a formação de um mosaico de gradientes ambientais, *e.g.*, exposição às forças hidrodinâmicas, estresse térmico, intensidade de luz e oferta de tipos e tamanhos de sítios de refúgio, formando comunidades que são caracterizadas por uma grande variabilidade espacial em pequena escala (Witman & Dayton, 2001). Nesses casos, a fauna vágil pode ocupar de modo diferencial os microhabitats distribuídos neste mosaico e assim formar subcomunidades (Le Hir & Hily, 2005).

Na caracterização da estrutura de uma comunidade ou subcomunidade, uma das etapas principais é mensurar a importância ecológica de cada espécie, providenciando a organização hierárquica das mesmas. Para tanto, além da abundância, várias medidas de importância das espécies podem ser utilizadas, tais como, área de cobertura (para organismos sésseis), e biomassa e produtividade (Whittaker, 1965; McNaughton & Wolf, 1970; Krebs, 2008). Entretanto, de acordo com Fager (1968), a maioria desses critérios é de aplicação limitada ou conflitante, para se determinar a “importância das espécies” em comunidades bentônicas. Por isso, muitos estudos utilizam duas ou mais medidas de importância, que sejam ecologicamente descritivas para cada tipo de organismo (ver, McCloskey, 1970; Giordano, 2001; Alves *et al.*, 2012c; Alves *et al.*, 2013a).

Entretanto, além dos organismos estarem espacialmente mais ou menos susceptíveis aos fatores perturbadores, o que resulta em diferenças espaciais quanto à estrutura das comunidades, a intensidade da maioria dos fatores perturbadores varia temporalmente, o que resulta em uma dinâmica temporal na estrutura dessas comunidades. Witman & Grange (1998) observaram que o

sucesso na predação pode variar, espacialmente ou temporalmente, no sublitoral rochoso, de acordo com variações em alguns fatores abióticos, sendo registrada a tendência de que o sucesso na predação é menor durante a ação de fatores perturbadores de origem abiótica, o que corrobora com a teoria proposta a partir dos estudos realizados por Connell (1975) e Menge & Sutherland (1976).

Nesse sentido, a ação de ondas é um dos fatores perturbadores que comumente varia, tanto espacialmente, como temporalmente. Denny (1988, 1995) ressalta que as forças hidrodinâmicas geradas pela arrebentação de ondas no mediolitoral atuam como o maior fator perturbador de origem física sobre os organismos estabelecidos no sublitoral raso, sendo que a intensidade dessa perturbação diminui, proporcionalmente, com o aumento da profundidade. Num estudo realizado na Califórnia por Dayton *et al.* (1989), a comunidade de invertebrados estabelecida em fundos rochosos foi mais severamente afetada à uma profundidade de 8m do que outra aos 22 m, embora os efeitos das forças hidrodinâmicas tenham sido observados em ambas as profundidades.

Muitos fatores perturbadores, de origem física, podem modular a dinâmica das comunidades estabelecidas no sublitoral rochoso, tanto sazonalmente, como episodicamente. Witman & Dayton (2001) apontam alguns fatores catastróficos como passagem de furacões e derramamento de lava vulcânica, além de outros meteorológicos como a intensidade dos eventos de El Niño, como sendo responsáveis por grandes impactos na dinâmica de comunidades do sublitoral. Entretanto, a variação sazonal de outros fatores ambientais, como a pluviosidade, entradas de frentes frias e diferenças hidrográficas, como por exemplo, alternâncias na predominância de massas d'água, também podem ser importantes fatores perturbadores para as comunidades estabelecidas no sublitoral rochoso.

Objetivos

OBJETIVO GERAL:

Avaliar a distribuição ecológica dos representantes da infraordem Brachyura no sublitoral rochoso da Ilha da Rapada e Ilhote das Couves, ao largo de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- 1- Avaliar em macroescala a distribuição ecológica dos representantes da infraordem Brachyura que habitam o sublitoral rochoso, ou seja, entre localidades (Ilha da Rapada e Ilhote das Couves), da região de Ubatuba, Estado de São Paulo:
 - 1.1- Descrever e comparar os representantes da infraordem Brachyura que habitam o sublitoral rochoso da Ilha da Rapada e Ilhote das Couves, ao largo de Ubatuba, Estado de São Paulo, além de comparar a diversidade taxonômica registrada em cada localidade;
 - 1.2- Hierarquizar as espécies registradas, em cada localidade, por meio dos valores de abundância, ocorrência e equitatividade de cada espécie, além de categorizar as espécies, em grupos hierárquicos de importância ecológica;
 - 1.3- Caracterizar o conjunto de indivíduos de cada espécie, em cada localidade amostral, exceto para os braquiuros que representarem o grupo de menor importância ecológica.
- 2- Avaliar a relevância ecológica dos “microhabitats” selecionados *a priori*, por meio de análises de similaridade da composição da fauna e da riqueza acumulada registrada em cada “microhabitat”.
- 3- Avaliar a distribuição ecológica dos Brachyura em microescala (entre os microhabitats que apresentam relevância ecológica):
 - 3.1- Comparar a composição de espécies entre os microhabitats de uma mesma localidade e entre os microhabitats similares de distintas localidades, além de analisar a diversidade taxonômica dos Brachyura para cada microhabitat, referente a cada localidade;
 - 3.2- Comparar a organização hierárquica dos Brachyura nos distintos microhabitats de uma mesma localidade e em microhabitats iguais de distintas localidades amostrais;
 - 3.3- Avaliar a distribuição dos Brachyura entre os distintos microhabitats em cada localidade;

- 4- Descrever e comparar a dinâmica temporal das comunidades de Brachyura estabelecidas no sublitoral rochoso da Ilha Rapada e Ilhote das Couves, litoral norte do Estado de São Paulo:
 - 4.1- Descrever a dinâmica temporal das comunidades estabelecidas em cada localidade, por meio da variação da abundância, riqueza, diversidade, equidade e dominância;
 - 4.2- Relacionar os parâmetros ecológicos, abundância, riqueza, diversidade, equidade e dominância, com a salinidade e temperatura da água.

Material & Métodos

LOCALIDADES AMOSTRAIS

Localização

O programa amostral foi realizado em duas ilhas continentais, Ilha da Rapada (IR) ($23^{\circ}25'27''\text{S}$ - $44^{\circ}54'15''\text{W}$) e Ilhote das Couves (IC) ($23^{\circ}25'15''\text{S}$ - $44^{\circ}51'39''\text{W}$), localizadas no extremo norte do município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Figura 1).

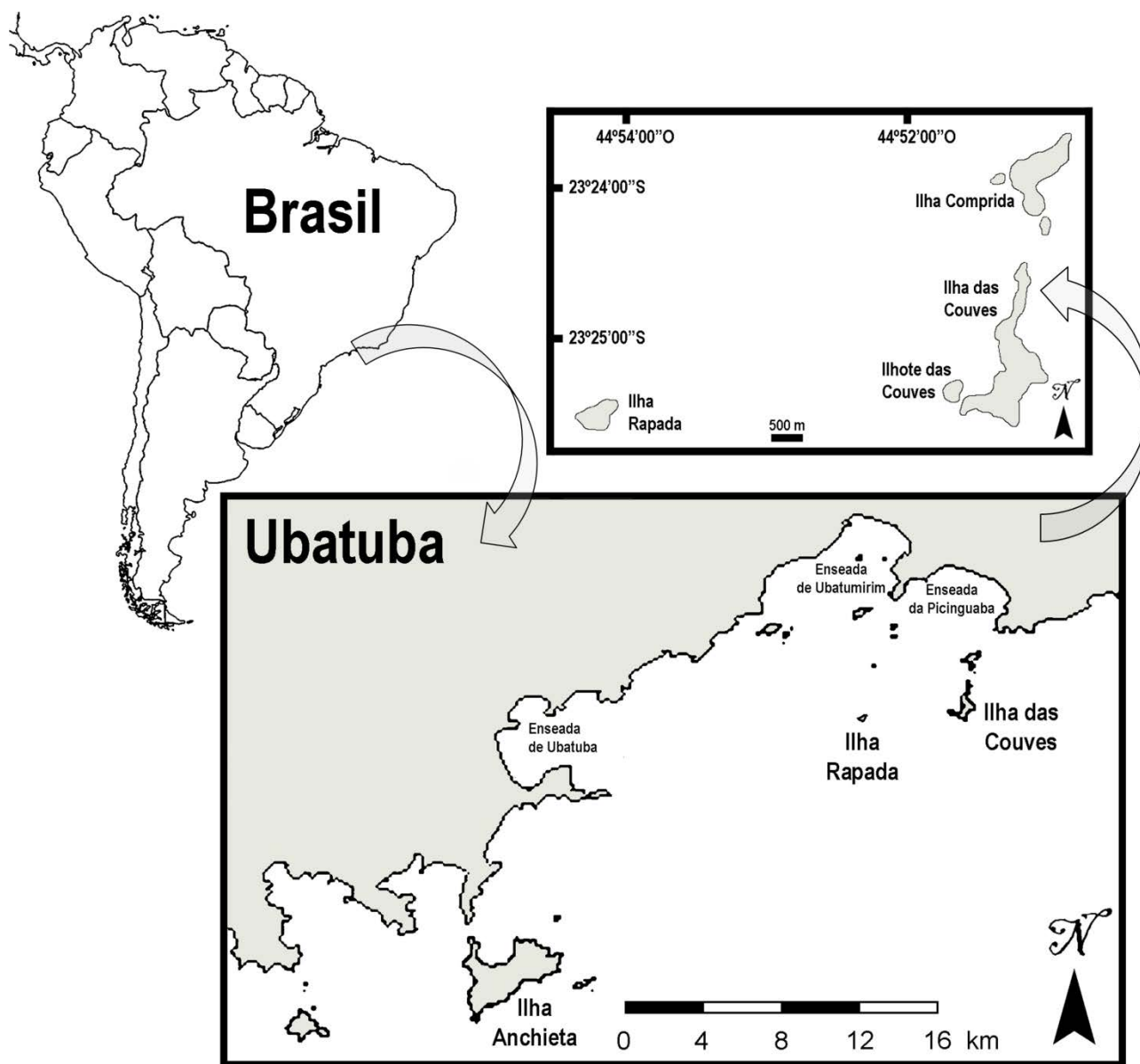


Figura 1 – Localização das áreas amostrais, Ilha da Rapada e Ilhote das Couves, Ubatuba, na costa norte do litoral do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

As ilhas estão distantes, entre si, cerca de quatro quilômetros (Figura 2, A), a Ilha da Rapada possui uma linha de costa com cerca de 1,5 quilômetros e se encontra à cerca de seis quilômetros da costa de Ubatuba (Figura 2, A e B). Enquanto que, o Ilhote das Couves, apesar de ser menor em área do que a Ilha da Rapada, com apenas cerca de 800 metros de linha de costa, faz parte de um arquipélago com cerca de 10 quilômetros de linha de costa, constituído também pelas ilhas das Couves e Comprida (Figura 2, A e C), o que confere a esta localidade uma maior proteção contra a ação de ventos e ondas. Além disso, o Ilhote das Couves se encontra a cerca de quatro quilômetros do ponto mais próximo da costa, a Ponta da Cruz, próxima à Praia da Fazenda (Figura 2, A).

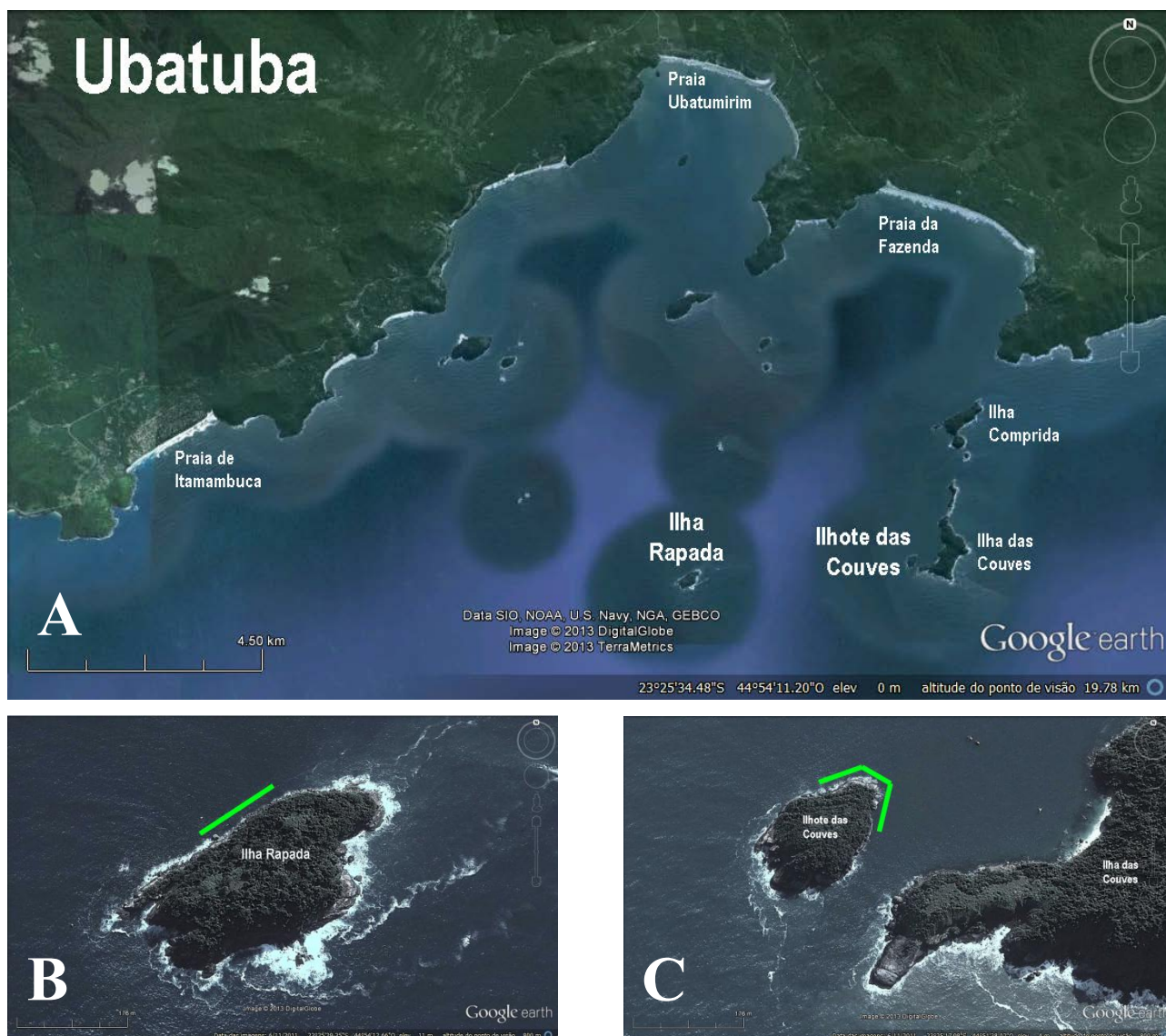


Figura 2 – Cartas-imagem das localidades de estudo. A = Localização geral das áreas de amostragem na região do litoral norte de Ubatuba, São Paulo; B = Ilha da Rapada; C = Ilhote das Couves. Em verde, face abrigada das ilhas, onde foram realizadas as amostragens dos braquiuros.

Características ambientais

Além das características físicas das localidades amostrais, tais como, o tamanho e geomorfologia, observam-se alguns importantes aspectos ambientais que diferenciam tais localidades. Apesar de ambas as regiões se encontrarem em bom estado de conservação (Rodrigues *et al.*, 2002; Poletto & Batista, 2008) é possível verificar pequenas ações antrópicas às quais estas localidades estão submetidas, entre as quais destacam-se: 1) o uso de ambas as regiões como pontos turísticos de mergulho recreativo e de pesca esportiva; 2) a “fazenda marinha” instalada na face abrigada da Ilha da Rapada, que cultiva comercialmente a vieira *Nodipecten nodosus* (Linnaeus, 1758) (Mollusca, Pectinidae); 3) a utilização da Ilha das Couves como abrigo e dormitório para barcos de pequeno porte da frota pesqueira artesanal de Ubatuba.

As duas áreas amostrais estão localizadas na Plataforma Continental Sudeste Brasileira (PCSE), região com o predomínio de três massas de água, Água Tropical (AT), Água Central do Atlântico Sul (ACAS) e Água Costeira (AC) (Castro-Filho *et al.*, 1987). A AT foi descrita por Emilson (1961) como parte da massa de água quente e salina que ocupa a superfície do Atlântico Sul Tropical, a qual é transportada para o sul pela Corrente do Brasil (CB). Essa água de superfície é formada como consequência da intensa radiação e excesso de evaporação em relação à precipitação, características do Atlântico Tropical. O resultado é que a AT é caracterizada por temperaturas maiores que 20°C e salinidades acima de 36,2 ao largo do sudeste brasileiro. A ACAS apresenta temperaturas maiores que 8,7°C e menores que 20°C, e salinidades entre 34,66 e 36,20. Esta massa d'água é transportada, ao largo do sudeste brasileiro, pela Corrente Sul Equatorial (CSE). A AC é resultado de mistura entre águas presentes na plataforma continental (AT e/ou ACAS) com águas de origem continental (Mascarenhas *et al.*, 1971; Castro-Filho & Miranda, 1998).

Em menor escala, as massas de água presentes na região apresentam uma dinâmica dependente principalmente do vento (direção, intensidade e tempo de atuação sobre a superfície do oceano), das correntes e do relevo submarino (Rodrigues *et al.*, 2002). Durante o verão, a ação de ventos, predominantemente de nordeste, faz com que a água superficial seja levada para regiões mais externas da plataforma possibilitando que a ACAS penetre na camada profunda em direção à costa, atingindo muitas vezes a parte mais interna da plataforma continental da região de Ubatuba (Castro-Filho *et al.*, 1987; Pires-Vanin *et al.*, 1993; Santos & Pires-Vanin, 2004). Durante o inverno, por outro lado, a massa de água afasta-se em direção à quebra da plataforma continental, aumentando a largura da faixa costeira onde a AC é predominante nesta região.

A variação dos ventos na região está relacionada com sistemas meteorológicos sazonais, que resulta em ventos predominantemente de leste e nordeste, durante o verão e o inverno, com inversões de sentido associadas à passagem de frentes frias, ocorrendo com maior frequência no

inverno (Borovik, 2006). Tal variação atua diretamente sobre a intensidade e a direção predominante de correntes de superfície e ondas (Mahiques *et al.*, 1998; Borovik, 2006). Duas principais direções de ondas afetam a área, provenientes de S-SE que estão associadas com a passagem de frentes frias sobre a área e ondas provenientes de E-NE que são geradas, principalmente, pelos ventos alísios (Tessler & Mahiques, 1995; Mahiques *et al.*, 1998), assim, o padrão predominante de ondas incidentes sobre as localidades amostrais varia (Rodrigues *et al.*, 2002), sendo a área amostral da Ilha da Rapada mais exposta a ação das ondas, quando comparada com a do Ilhote das Couves (Figura 3). Nesse sentido, a Ilha das Couves atua como uma barreira física diminuindo a exposição do Ilhote das Couves às ondas. Além disso, as ilhas próximas às enseadas de Ubatumirim e da Fazenda são importantes para a dinâmica sedimentar e padrões de circulação de massa d'água nas enseadas (Figura 3).

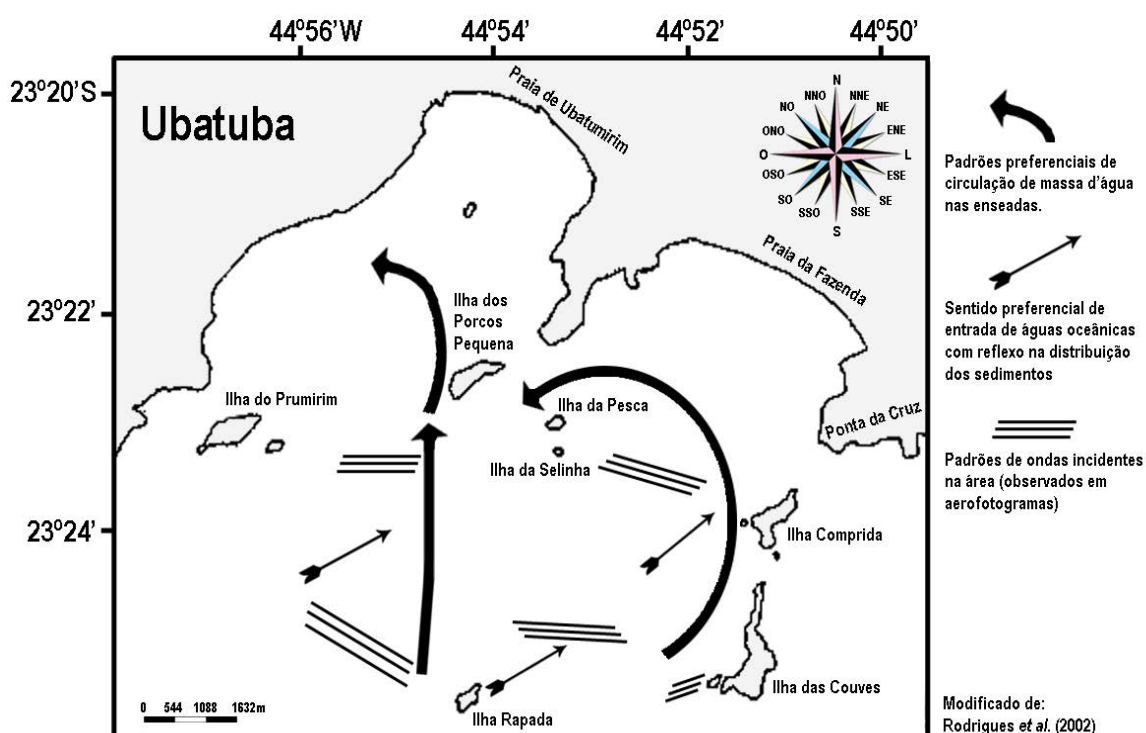


Figura 3 – Padrões hidrodinâmicos predominantes, atuantes sobre a região das enseadas de Ubatumirim e da Fazenda, Ubatuba, Estado de São Paulo.

PROCEDIMENTO AMOSTRAL

O programa amostral foi realizado entre agosto de 2008 e julho de 2010, durante o qual mensalmente, coletou-se uma amostra de caranguejos braquiuros no sublitoral rochoso de cada uma das localidades, Ilha Rapada e Ilhote de Couves. Considerando a tridimensionalidade e os distintos graus de heterogeneidade que se pode observar em uma mesma localidade (Figuras 4, A e B), o esforço amostral foi padronizado por tempo, sendo fixado em duas horas, por localidade, por mês, realizado por dois mergulhadores. Assim, durante este período de tempo, o sublitoral rochoso

compreendido entre três e dez metros de profundidade foi cuidadosamente inspecionado, durante sessões diurnas de mergulho autônomo, tempo no qual os caranguejos foram capturados manualmente (Figura 5).

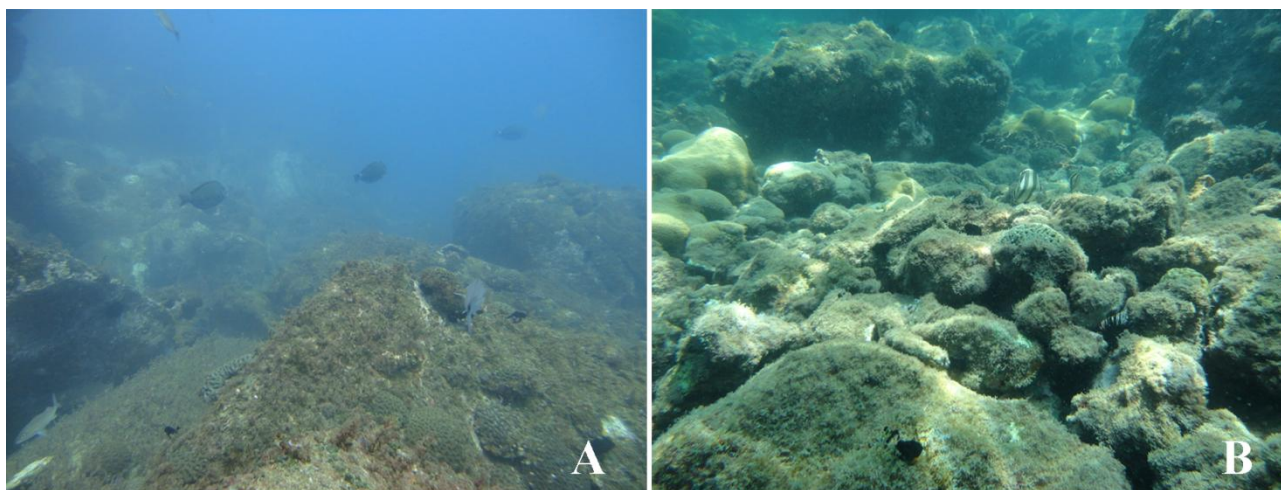


Figura 4 – Sublitoral rochoso no Ilhote das Couves, Ubatuba, Litoral norte do Estado de São Paulo. A = Trecho do sublitoral rochoso formado, principalmente, por rochas maiores, pouco fragmentadas; B = Trecho do sublitoral rochoso com maior heterogeneidade espacial, formado por rochas grandes e pequenas. (Imagens: Alves, D.F.R.).



Figura 5 – Mergulhador durante procedimento de captura manual de caranguejos no sublitoral rochoso. (Imagem: Cobo, V.J.).

Em sessões piloto de mergulho, foram selecionadas quatro categorias de microhabitats, *entre rochas* (R), *interface rocha-areia* (RA), *associação com outros invertebrados* (AI) e *entre cascalho* (C) (Figura 6), que intuitivamente teriam relevância ecológica para a carcinofauna estabelecida no sublitoral rochoso da região. A relevância destes microhabitats selecionados *a priori* foi testada registrando-se em qual destes locais cada caranguejo foi capturado. Portanto, após cada captura, o material foi individualizado em um saco plástico numerado e esta numeração foi anotada, imediatamente, em uma tabela própria para utilização durante mergulhos (previamente preparada). No laboratório, tais dados foram transferidos para planilhas eletrônicas as quais informam a categoria de microhabitat em que cada caranguejo foi capturado.

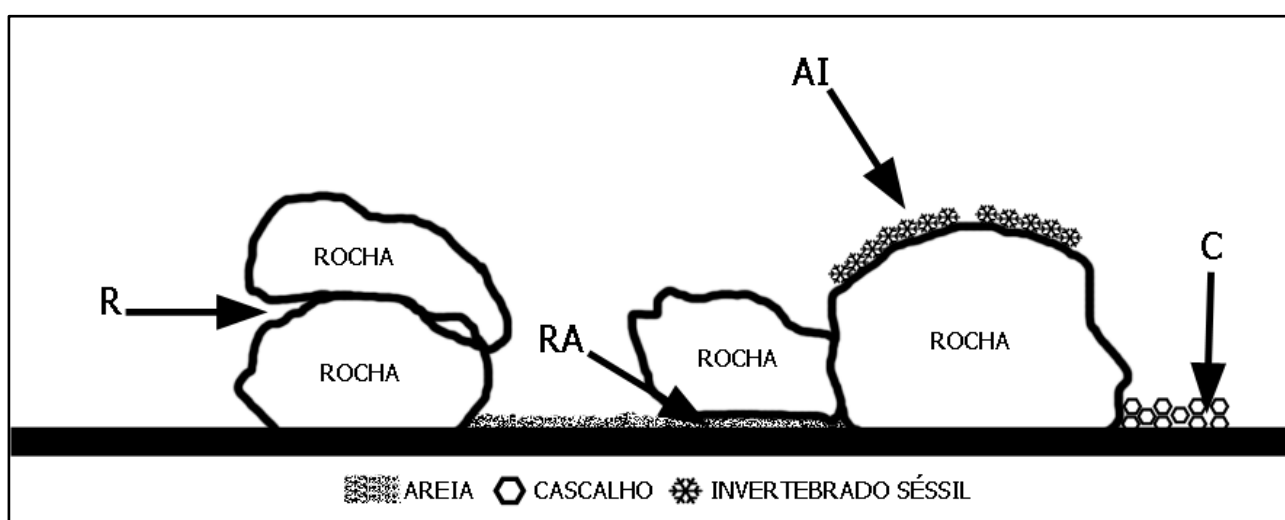


Figura 6 – Esquema dos microhabitats selecionados *a priori*. AI = em associação com outros invertebrados; C = entre cascalho; R = entre rochas; RA = na interface entre rocha e areia.

Ainda durante cada mergulho, a temperatura da água foi mensurada, com precisão de 1°C, por meio de um sensor térmico acoplado a um computador de mergulho. Além disso, coletou-se uma amostra da água (acondicionada em uma caixa térmica durante o traslado até o laboratório) para mensuração da salinidade da água, com precisão de 1 unidade padrão de salinidade (UPS), por meio de um refratômetro óptico.

Após o término de cada amostragem, os caranguejos capturados foram acondicionados em caixas térmicas e transferidas para o Laboratório de Biologia Marinha (LabBMar), da Universidade de Taubaté, localizado em Ubatuba, no qual todo o material coletado foi devidamente etiquetado e congelado, para posterior análise.

PROCEDIMENTO LABORATORIAL

No Laboratório de Zoologia da Universidade de Taubaté, em Taubaté e no laboratório do Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (NEBECC), em Botucatu, os caranguejos foram identificados ao nível de espécie, segundo Melo (1996), além de, quando necessário, por meio de consultas a outros especialistas. No geral, a classificação taxonômica foi realizada segundo Ng *et al.* (2008), porém algumas publicações mais recentes também se fizeram necessárias em alguns casos (*e.g.*, Windson & Felder, 2009).

Cada caranguejo foi mensurado quanto à maior largura da carapaça (LC), por meio de um paquímetro (precisão 0,1 mm), além de ser identificado quanto ao sexo e fase do desenvolvimento (juvenil e adulto), com base na morfologia externa do abdome e de seus apêndices, de acordo com Haefner (1990). Os caranguejos de cada espécie foram separados em seis categorias demográficas: não identificados (IN), quando o caranguejo capturado não pode ter o sexo identificado, devido ao tamanho muito reduzido e ausência de gonopódios no macho e pleópodos na fêmea; macho jovem (MJ); fêmea jovem (FJ); macho adulto (MA); fêmea adulta (FA); e fêmea ovígera (FO), quando a fêmea carregava ovos aderidos aos pleópodos.

Os exemplares obtidos foram acondicionados em frascos contendo solução de álcool 70% e devidamente etiquetados e estão depositados, como material testemunho, na Coleção Científica de Carcinologia do Laboratório de Biologia Marinha da Universidade de Taubaté (UNITAU).

ANÁLISE DOS RESULTADOS

Considerando que a principal proposta deste estudo foi avaliar a distribuição ecológica dos Brachyura, os quais habitam o sublitoral rochoso de ilhas do litoral norte do Estado de São Paulo, em diferentes escalas (macro e micro), a distribuição dos Brachyura entre áreas amostrais foi considerada como sendo em macroescala, enquanto que, entre microhabitats de uma mesma localidade, foi considerada em microescala.

As análises estatísticas foram realizadas observando suas premissas básicas. Primeiramente, para cada análise, os conjuntos amostrais foram verificados quanto à sua distribuição e variância, pelos testes de Shapiro Wilk's e Levene. A partir dos resultados obtidos optou-se por tratamentos paramétricos ou não-paramétricos (Zar, 1999).

Distribuição ecológica dos Brachyura em macroescala

As comunidades de braquiuros estabelecidas nas duas localidades amostrais foram comparadas por meio da composição de espécies, de sua organização em grupos hierárquicos e caracterização dos conjuntos de indivíduos capturados. Três principais atributos são fundamentais para a compreensão da estrutura de uma dada comunidade de acordo com Price (1986): a riqueza

(número de espécies), a abundância relativa das espécies e as características morfológicas das mesmas.

A comparação da composição da carcinofauna, entre localidades, foi realizada a partir das análises da diversidade taxonômica e do tamanho dos indivíduos capturados. A diversidade taxonômica é estimada pelo número esperado de nós, em uma hipotética árvore filogenética, entre quaisquer dois indivíduos sorteados em uma comunidade (Clarke & Warwick, 1998). Portanto, para o cálculo da diversidade taxonômica foram considerados os gêneros e as famílias, aos quais pertence cada espécie registrada. Os valores de diversidade taxonômica foram obtidos por meio do programa *Paleontological Statistics* (PAST), versão 2.17. O tamanho médio do total de caranguejos capturados, em cada localidade, foi comparado por meio do teste *t-Student* ($\alpha < 0,05$) (Zar, 1999). Além disso, foi calculado o tamanho médio dos indivíduos capturados por espécie.

Para a comparação da organização hierárquica das comunidades amostradas, as espécies registradas em cada localidade foram descritas por meio de três parâmetros de natureza quantitativa: a abundância relativa; a ocorrência relativa (OR), que descreve a presença de cada espécie no conjunto das observações; e a equitatividade (E), que indica a igualdade dos efetivos relativos nas observações em que se registrou a ocorrência. Tal metodologia é similar às utilizadas por Giordano (2001) e Alves *et al.* (2012c). Os parâmetros foram calculados a partir das seguintes fórmulas:

$$AbR = n/N$$

em que:

n = total absoluto da abundância registrada para uma dada espécie;

N = total de indivíduos registrados em todo programa amostral

$$OR = p_j/P$$

em que:

p_j = número de amostras com ocorrência da espécie “j”

P = número total de amostras

$$E = \frac{Levins_j}{\ln(p_j)}$$

no qual:

$$Levins_j = - \sum_{i=1}^N AbR_{i,j} \cdot \ln(AbR_{i,j})$$

em que:

p_j = número de amostras com ocorrência da espécie “j”

AbR_{ij} = abundância relativa da espécie “j” na amostra “i”

A hierarquização da importância das espécies foi realizada por meio de uma análise de agrupamento, a qual foi realizada a partir dos resultados referentes somente à abundância relativa e ocorrência relativa, evitando o acréscimo de importância das espécies pouco abundantes. Os resultados foram transformados por meio do método de “Z-scores”, com o intuito de evitar problemas relacionados com multidimensionalidade dos parâmetros utilizados (Lepš & Šmilauer, 2003). A matriz dos resultados transformados foi utilizada para o cálculo da similaridade das espécies, pelo inverso do índice de Gower (1-Gower), modo R (Legendre & Legendre, 2003). Por conseguinte, para a tomada de decisão sobre qual algoritmo seria utilizado, “*Unweighted pair-group average*” (UPGMA) ou “*Single linkage*”, adotou-se a análise de correlação cofenética (Sokal & Rohlf, 1962) associada à análise de agrupamento, para assim, aumentar a confiabilidade da interpretação do dendrograma (Kopp *et al.*, 2007) e como critério de fidelidade (Romesburg, 1985). As espécies com similaridade superior a 75% foram consideradas como pertencentes ao mesmo grupo hierárquico de importância.

A caracterização do conjunto de indivíduos, referente a cada espécie, proveniente de cada localidade amostral, foi realizada em termos da distribuição dos indivíduos capturados por categorias demográficas e da análise da razão sexual. Para as espécies pertencentes ao grupo de menor importância, ou seja, as espécies menos abundantes e/ou frequentes, não foram realizadas tais análises, uma vez que a baixa abundância diminui sensivelmente o poder explicativo para os resultados destas análises.

A razão sexual de cada espécie foi estimada com base no quociente entre o número de machos e o número total de indivíduos amostrados. Valores superiores ou inferiores a 0,5 indicam desvios favoráveis para machos ou fêmeas respectivamente, na população. A razão sexual foi testada utilizando-se o teste Binomial ($\alpha = 0,05$) (Wilson & Hardy, 2002).

Relevância ecológica dos “microhabitats” selecionados *a priori*

Os quatro “microhabitats” selecionados *a priori*, ou seja, entre rochas (R), na interface entre rocha e areia (RA), entre cascalho (C) e em associação com outros invertebrados (AI), foram verificados quanto à relevância ecológica para os Brachyura, por meio de quatro análises: 1) análise da similaridade na composição registrada, entre cada tipo de “microhabitat”, para cada localidade; 2) análise da similaridade na composição registrada, entre cada tipo “microhabitat” e localidade; 3)

análise da independência dos conjuntos amostrados em cada “microhabitat”; e 4) verificação da riqueza acumulada ao longo do período de estudo, em cada tipo de “microhabitat”.

Para as duas primeiras análises utilizou-se do índice de similaridade de Jaccard, a partir de uma matriz de presença ou ausência de espécie, por “microhabitat”, por localidade amostral. O resultado da análise de correlação cofenética foi considerado para definir o algoritmo utilizado.

Com o intuito de verificar a independência entre os caranguejos capturados em cada tipo de “microhabitat” utilizou-se a análise de ordenação multidimensional não métrica (nMDS), referente ao que foi registrado em cada localidade amostral, a qual foi construída a partir de uma matriz de dissimilaridade calculada a partir da distância de Bray-Curtis (Clarke, 1993; Clarke & Warwick, 2001). A independência da fauna amostrada por “microhabitat” foi testada, *a posteriori*, a partir da análise de similaridade não paramétrica “one-way” ANOSIM. Comparações entre os pares de “microhabitats” amostrados foram realizadas considerando-se significativos os valores de $p < 0,05$.

Distribuição ecológica dos Brachyura em microescala

A distribuição dos Brachyura em microescala foi avaliada entre os microhabitats para os quais foi registrada relevância ecológica significativa, de acordo com as análises realizadas no tópico anterior. A distribuição dos caranguejos entre os microhabitats relevantes foi avaliada por meio de três aspectos: composição registrada em cada tipo de microhabitat, organização hierárquica da carcinofauna registrada em cada tipo de microhabitat e distribuição das espécies entre os microhabitats.

Alguns caranguejos não foram considerados neste tópico, para os quais havia dúvida sobre qual habitat os mesmos ocupavam, o que explica a diferença entre o número total de caranguejos capturados, apresentado no tópico sobre a distribuição ecológica em macroescala, com o número de caranguejos considerados para as análises quanto à distribuição ecológica em microescala.

A composição da carcinofauna em cada microhabitat foi avaliada e comparada, entre os diferentes microhabitats de uma mesma localidade e entre o mesmo tipo de microhabitat de localidades distintas, por meio dos seguintes critérios: 1) lista das espécies, gêneros e famílias registradas para cada microhabitat e em cada localidade amostral; 2) diversidade taxonômica registrada para cada microhabitat e em cada localidade amostral, seguindo o mesmo procedimento utilizado no tópico sobre a distribuição em macroescala; e 3) tamanho dos caranguejos capturados em cada tipo de microhabitat e em cada localidade amostral, pela distribuição de frequência dos indivíduos registrados em classes de tamanho.

Para a avaliação da organização hierárquica das espécies registradas em cada tipo de microhabitat adotou-se o mesmo procedimento utilizado para a distribuição em macroescala.

As análises sobre a distribuição dos Brachyura entre os distintos tipos de microhabitats foram realizadas por meio dos resultados obtidos da abundância relativa de cada espécie em cada microhabitat. Dois tipos de análises foram realizadas para as espécies registradas em cada localidade: 1) para as espécies que representaram os grupos A ou B, em ao menos um tipo de microhabitat efetuou-se uma análise de correspondência (AC), com o intuito de agrupar as espécies, de acordo com os resultados de abundância relativa de cada espécie em cada microhabitat; 2) para as espécies menos abundantes e/ou frequentes, ou seja, as que foram registradas como representantes do grupo C em todos os microhabitats analisados, realizou-se apenas um exame da distribuição da abundância relativa de cada espécie por tipo de microhabitat.

Dinâmica temporal das comunidades de Brachyura

Avaliou-se a dinâmica da comunidade por meio da variação temporal dos seguintes parâmetros ecológicos:

- **Abundância absoluta** (n_i), representada pelo número de indivíduos registrados nas amostras.

- **Riqueza** (S), representada pelo número absoluto de espécies presentes nas amostras, de acordo com McIntosh (1967).

- Diversidade de Shannon

A análise da diversidade de cada amostra foi realizada por meio do índice de Shannon (1948). A diversidade de Shannon (H') é obtida pela seguinte fórmula:

$$H = - \sum_{i=1}^s AbR_i \cdot \log_2 AbR_i$$

em que:

$$AbR_i = n_i/N$$

n_i = abundância absoluta da espécie “i” na amostra

N = número total de indivíduos na amostra

- Equidade de Pielou

Calculou-se o índice de equidade (J') pelo modelo proposto por Pielou (1966), o qual é representado pela equação:

$$J = \frac{H'}{\log_2 S}$$

em que:

H' = diversidade de Shannon

S = riqueza

- Dominância de Berger-Parker

Estimou-se a dominância (D) pelo modelo proposto por Berger-Parker (1970), representada por:

$$D = \frac{N_{m\ x}}{N_{total}}$$

em que:

$N_{m\ x}$ = número de indivíduos da espécie mais abundante na amostra

N_{total} = número total de indivíduos na amostra

As áreas amostrais foram testadas quanto à igualdade por meio do teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$), em relação à mediana da abundância, riqueza, diversidade, equidade e dominância, os valores médios dos índices ecológicos, referentes a cada localidade. Embora alguns desses índices sejam naturalmente correlacionados (Krebs, 1998; Ricklefs & Miller, 1999; Begon *et al.*, 2007), realizou-se ainda uma análise de correlação de *Spearman*, entre os resultados de cada par de índices ecológicos ($p < 0,05$) (Zar, 1999), visto que, a interpretação dos resultados destas correlações pode facilitar o entendimento da dinâmica da referida comunidade (Alves *et al.*, 2012c).

Finalmente, possíveis relações entre os resultados dos índices ecológicos e dos fatores abióticos mensurados, salinidade e temperatura da água, foram avaliadas, para cada localidade por meio de uma correlação de *Spearman* ($p < 0,05$) (Zar, 1999).

Resultados

1. DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DOS BRACHYURA EM MACROESCALA: ENTRE DUAS ILHAS DO LITORAL PAULISTA

1.1 COMPOSIÇÃO

1.1.1 Composição e diversidade taxonômica

No total, foram registradas 40 espécies de Brachyura, das quais, 32 e 34 espécies, para o Ilhote das Couves e Ilha da Rapada respectivamente. Entre elas, 26 espécies foram registradas em ambas as ilhas, o que representou 65% do total capturado.

Os seguintes taxa foram registrados ao longo do período de estudo:

Superfamília Dromioidea De Haan, 1833

Família Dromiidae De Haan, 1833

Subfamília Dromiinae De Han, 1833

Dromia erythropus (George Edwards, 1771) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Bermuda, Antilhas, norte da América do Sul e Brasil (Fernando de Noronha e do Amapá até Santa Catarina) (Melo & Campos Jr., 1999; Viana *et al.*, 2003a, b).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 4 FJ e 1 FA); Ilha da Rapada (1 MJ e 1 FJ).

Superfamília Eriphioidea MacLeay, 1838

Família Menippidae Ortmann, 1893

Menippe nodifrons Stimpson, 1859 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, América Central, Antilhas, norte da América do Sul, Guianas e Brasil (do Pará até Santa Catarina). Atlântico Oriental – de Cabo Verde até Angola (Melo, 1998; Coelho *et al.*, 2008).

Material examinado: Ilhote das Couves (4 MJ, 3 MA, 4 FJ, 2 FA e 1 FO); Ilha da Rapada (10 MJ, 10 MA, 10 FJ, 14 FA e 1 FO).

Superfamília Majoidea Samouelle, 1819

Família Epialtidae MacLeay, 1838

Subfamília Pisinae Dana, 1851

Apiomithrax violaceus (A. Milne Edwards, 1868) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Venezuela e Brasil (do Ceará até o Rio Grande do Sul) (Coelho *et al.*, 2008; Mora-Day *et al.*, 2008; Lira *et al.*, 2010; Melo, 2010). Atlântico oriental – Cabo Verde e do Cabo Branco até Angola. Atlântico central – Ilha Ascensão (Melo, 2010).

Material examinado: Ilhote das Couves (2 MA e 1 FO); Ilha da Rapada (1 FJ).

Pelia rotunda A. Milne Edwards, 1875 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Brasil (do Pará até o Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 FO).

Subfamília Tychinae Dana, 1851

Pitho lherminieri (Desbonne, in Desbonne and Schramm, 1867) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – da Carolina do Norte até a Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil (do Pará até São Paulo e Fernando de Noronha) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 FJ); Ilha da Rapada (1 FO).

Família Inachidae MacLeay, 1838

Stenorhynchus seticornis (Herbst, 1788) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Bermuda, Carolina do Norte, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Colômbia, Venezuela, Guianas e Brasil (do Amapá até o Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (58 MJ, 64 MA, 52 FJ, 18 FA e 35 FO); Ilha da Rapada (31 MJ, 31 MA, 33 FJ, 9 FA e 22 FO).

Família Majidae Samouelle, 1819

Subfamília Mithracinae MacLeay, 1838

Macrocoeloma trispinosum (Latreille, 1825) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Carolina do Norte, Bermuda, Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil (Fernando de Noronha e do Pará até São Paulo) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ e 1 MA).

Microphrys bicornutus (Latreille, 1825) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Carolina do Norte até o sul da Flórida, Bermuda, Golfo do México, Antilhas, América Central, Venezuela e Brasil (Atol das Rocas, Fernando de Noronha e do Maranhão até o Rio Grande do Sul) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MA).

Mithraculus coryphe (Herbst, 1801) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas, norte da América do Sul e Brasil (Fernando de Noronha e do Ceará até São Paulo) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilha da Rapada (1 MA e 1 FJ).

Mithraculus forceps A. Milne-Edwards, 1875 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – da Carolina do Norte até o sul da Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (Fernando de Noronha, Rocas, São Pedro e São Paulo e do Maranhão até Santa Catarina) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilhote das Couves (60 MJ, 76 MA, 52 FJ, 18 FA e 35 FO); Ilha da Rapada (142 MJ, 143 MA, 132 FJ, 30 FA e 123 FO).

Mithrax hispidus (Herbst, 1790) (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – de Delaware até o sul da Flórida, Golfo do México, Bermuda, Bahamas, Colômbia, Antilhas e Brasil (do Amapá até São Paulo e Santa Catarina) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ e 4 FJ); Ilha da Rapada (2 MJ, 2 MA, 2 FJ e 3 FO).

Mithrax tortugae Rathbun, 1920 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Antilhas, Colômbia, Venezuela e Brasil (Pará, Pernambuco, Alagoas, Bahia até São Paulo e Santa Catarina) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilhote das Couves (8 MJ, 2 MA, 10 FJ, 2 FA e 1 FO); Ilha da Rapada (7 MJ, 2 MA, 8 FJ, 2 FA e 8 FO).

Mithrax verrucosus H. Milne Edwards, 1832 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental –Carolina do Sul, Flórida, Golfo do México, Curaçao, Antilhas, Venezuela e Brasil (Fernando de Noronha, Rocas e São Paulo) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilha da Rapada (1 MJ).

Teleophrys ornatus Rathbun, 1901 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Golfo do México, Antilhas e Brasil (Fernando de Noronha, Bahia e São Paulo) (Alves et al., 2012b).

Material examinado: Ilha da Rapada (1 MA e 1 FO).

Superfamília Pilumnoidea Samouelle, 1819

Família Piluminidae Samouelle, 1819

Subfamília Pilumninae Samouelle, 1819

Pilumnus caribbaeus Desbonne & Schramm, 1867 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas, norte da América do Sul e Brasil (do Pará até Santa Catarina) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilha da Rapada (1 MJ, 1 MA, 1 FJ e 1 FA).

Pilumnus diomedae Rathbun, 1894 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Golfo do México, Antilhas e Brasil (do Amapá até o Rio Grande do Sul) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilha da Rapada (1 FJ).

Pilumnus reticulatus Stimpson, 1860 (Figura 7)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Antilhas, América Central, norte da América do Sul, Brasil (do Amapá até o Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina. Pacífico oriental – Golfo da Califórnia até o Golfo do Panamá (Barreto *et al.*, 1993; Hendrickx, 1995; Melo, 1998; Coelho *et al.*, 2008).

Material examinado: Ilha da Rapada (4 MA e 1 FJ).

***Pilumnus spinosissimus* Rathbun, 1898 (Figura 7)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas, América Central, norte da América do Sul, Brasil (Paraíba e da Bahia até o Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina (Melo, 1998; Melo & Veloso, 2005; Serejo *et al.*, 2006; Coelho *et al.*, 2008).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 1 FA e 2 FO); Ilha da Rapada (1 MA, 2 FA e 1 FO).

Superfamília Portunoidea Rafinesque, 1815

Família Portunidae Rafinesque, 1815

Subfamília Portuninae Rafinesque, 1815

***Cronius ruber* (Lamarck, 1818) (Figura 7)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Virgínia, da Carolina do Norte até sul da Flórida, Golfo do México, América Central, Antilhas, norte da América do Sul, Guianas e Brasil (do Amapá até o Rio Grande do Sul). Atlântico oriental – da Mauritânia até a Angola, Cabo Verde, Príncipe, São Tomé e Ilha Annobón. Pacífico oriental – da Baixa Califórnia até o Peru e Ilhas Galápagos (Melo, 2010).

Material examinado: Ilhote das Couves (5 MJ, 5 MA, 13 FJ e 5 FA); Ilha da Rapada (5 MJ, 4 MA, 9 FJ, 7 FA e 1 FO).

Superfamília Trapezioidea Miers, 1886

Família Domeciidae Ortmann, 1893

Subfamília Domoeciinae Ortmann, 1893

***Domecia acanthophora* (Desbonne, in Desbonne and Schramm, 1867) (Figura 7)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Carolina do Norte, Bermuda, Flórida, Golfo do México, Antilhas, nordeste da América do Sul e Brasil (Rochedos de São Pedro e São Paulo, Rocas, Fernando de Noronha, Ceará, Pernambuco e São Paulo) (Melo, 1998; Alves *et al.*, 2006; Coelho-Filho, 2006).

Material examinado: Ilha da Rapada (1 FJ).

Superfamília Xanthoidea MacLeay, 1838

Família Panopeidae Ortmann, 1893

Subfamília Panopeinae Ortmann, 1893

Acantholobulus bermudensis Benedict & Rathbun, 1891 (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas, norte da América do Sul, Guianas e Brasil (do Ceará até Santa Catarina). Pacífico oriental – do México ao Peru (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 32 MA, 1 FA e 3 FO); Ilha da Rapada (2 MJ, 15 MA, 1 FJ, 8 FA e 2 FO).

Acantholobulus schmitti (Rathbun, 1930) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Brasil (do Ceará até Santa Catarina) e Uruguai (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 32 MA, 1 FA e 3 FO); Ilha da Rapada (2 MJ, 15 MA, 1 FJ, 8 FA e 2 FO).

Hexapanopeus angustifrons (Benedict and Rathbun, 1891) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – de Massachusetts até a Carolina do Sul, Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil (de Pernambuco até Santa Catarina) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (2 MJ, 17 MA, 1 FA e 2 FO); Ilha da Rapada (1 MJ, 15 MA, 1 FJ, 1 FA e 1 FO).

Hexapanopeus caribbaeus (Stimpson, 1871) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Antilhas, nordeste da América do Sul e Brasil (do Piauí até o Rio Grande do Sul) (Rieger *et al.*, 1996; Melo, 1998; Coelho *et al.*, 2008).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 3 MA, 2 FJ, 5 FA e 2 FO); Ilha da Rapada (2 MJ, 3 MA, 3 FJ, 8 FA e 1 FO).

Hexapanopeus paulensis Rathbun, 1930 (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Carolina do Sul, Flórida, Golfo do México e Brasil (do Pará até Santa Catarina) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 3 MA e 1 FJ); Ilha da Rapada (1 MJ, 3 MA, 1 FJ e 1 FO).

***Panopeus austrobesus* Williams, 1983 (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Brasil (do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul) e Uruguai (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (3 FJ e 2 FA); Ilha da Rapada (1 MA, 1 FJ e 1 FA).

***Panopeus harttii* Smith, 1869 (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil (Fernando de Noronha e do Maranhão até São Paulo). Atlântico Central – Ilha Ascensão (Fausto-Filho, 1974; Mannig & Chace, 1990; Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (10 MJ, 12 MA, 8 FJ e 5 FA); Ilha da Rapada (13 MJ, 23 MA, 11 FJ, 10 FA e 1 FO).

***Panopeus occidentalis* Saussure, 1857 (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental –da Carolina do Norte até a Flórida, Golfo do México, América Central, Antilhas, nordeste da América do Sul, Guianas e Brasil (do Maranhão até o Rio Grande do Sul) (Powers, 1977; Ramos-Porto *et al.*, 1978; Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (3 MJ, 37 MA, 1 FJ, 18 FA e 3 FA); Ilha da Rapada (26 MA, 4 FJ, 19 FA e 6 FO).

***Panopeus rugosus* A. Milne-Edwards, 1880 (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, América Central, Antilhas, nordeste da América do Sul e Brasil (de Alagoas até o Rio Grande do Sul) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (16 MJ, 77 MA, 15 FJ, 65 FA e 21 FA); Ilha da Rapada (25 MJ, 51 MA, 23 FJ, 65 FA e 22 FO).

Família Xanthidae MacLeay, 1838

Subfamília Actaeinae Alcock, 1898

***Paractaea nodosa* (Stimpson, 1860) (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental –Carolina do Norte, Flórida, Golfo do México, Antilhas, nordeste da América do Sul, Brasil (Fernando de Noronha e do Amapá até São Paulo) e Uruguai (Melo, 1998; Cobo *et al.*, 2002; Coelho-Filho, 2006).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 2 MA, 1 FA e 1 FO); Ilha da Rapada (1 MJ).

Subfamília Euxanthinae Alcock, 1898

Glyptoxanthus vermiculatus (Lamarck, 1818) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Venezuela, Guianas e Brasil (Bahia, Espírito Santo e São Paulo) (Melo, 1998; Cobo *et al.*, 2002; Serejo *et al.*, 2006).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MJ, 1 MA e 3 FA).

Subfamília Xanthinae MacLeay, 1838

Cataleptodius floridanus (Gibbes, 1850) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Bermuda, Antilhas, América Central, nordeste da América do Sul e Brasil (Rocas, Fernando de Noronha e do Ceará até Rio Grande do Sul). Atlântico oriental – de Guiné até o Gabão (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MA).

?*Cataleptodius parvulus* (Fabricius, 1793) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Bermuda, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (Rocas Atol, Fernando de Noronha, Rio Grande do Norte e São Paulo) (Melo, 1998; Ferreira & Sankarankutty, 2002; Alves *et al.*, 2006).

Material examinado: Ilhote das Couves (6 MJ, 31 MA, 1 FJ, 26 FA e 1 FO); Ilha da Rapada (2 MJ, 4 MA e 5 FA).

Garthiope spinipes (A. Milne-Edwards, 1880) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (Maranhão, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Espírito Santo e São Paulo) (Coelho & Ramos-Porto, 1980; Grajal & Laughlin, 1984; Coelho *et al.*, 1986; Melo, 1998; Coelho *et al.*, 2002; Melo & Veloso, 2005; Alves *et al.*, 2006).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 FO).

?*Micropanope nuttingi* (Rathbun, 1898) (Figura 8)

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Carolina do Norte, Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil (do Amapá até São Paulo) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (21 MA e 3 FA); Ilha da Rapada (18 MA e 1 FA).

***Micropanope sculptipes* Stimpson, 1871 (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Carolina do Norte, Carolina do Sul, Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil (do Pará até São Paulo) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (18 MA, 1 FJ, 17 FA e 5 FO); Ilha da Rapada (14 MA, 16 FA e 3 FO).

***Xanthodius denticulatus* (White, 1848) (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Bermuda, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (Rochedos de São Pedro e São Paulo, do Ceará até a Bahia e São Paulo) (Melo, 1998; Alves *et al.*, 2006).

Material examinado: Ilha da Rapada (2 MA).

Subfamília Zosiminae Alcock, 1898

***Platypodiella spectabilis* (Herbst, 1794) (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Bermuda, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (Fernando de Noronha, Trindade e do Rio Grande do Norte até São Paulo) (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 MA e 2 FA); Ilha da Rapada (1 MA e 1 FA).

Superfamília Pinnotheroidea De Haan, 1833

Família Pinnotheridae De Haan, 1833

Subfamília Pinnotherinae De Haan, 1833

***Fabia byssomiae* (Say, 1818) (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – Brasil (do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul) e Argentina (Melo, 1998).

Material examinado: Ilhote das Couves (5 FA e 2 FO); Ilha da Rapada (1 MA, 1 FA e 3 FO).

***Tumidotheres maculatus* (Say, 1818) (Figura 8)**

Distribuição geográfica: Atlântico ocidental – de Massachusetts até a Flórida, Golfo do México, Antilhas, Venezuela e Brasil (do Maranhão até São Paulo), Uruguai e Argentina (Melo, 1998; Hernández *et al.*, 1999; Coelho *et al.*, 2008).

Material examinado: Ilhote das Couves (1 FJ); Ilha da Rapada (1 FJ).

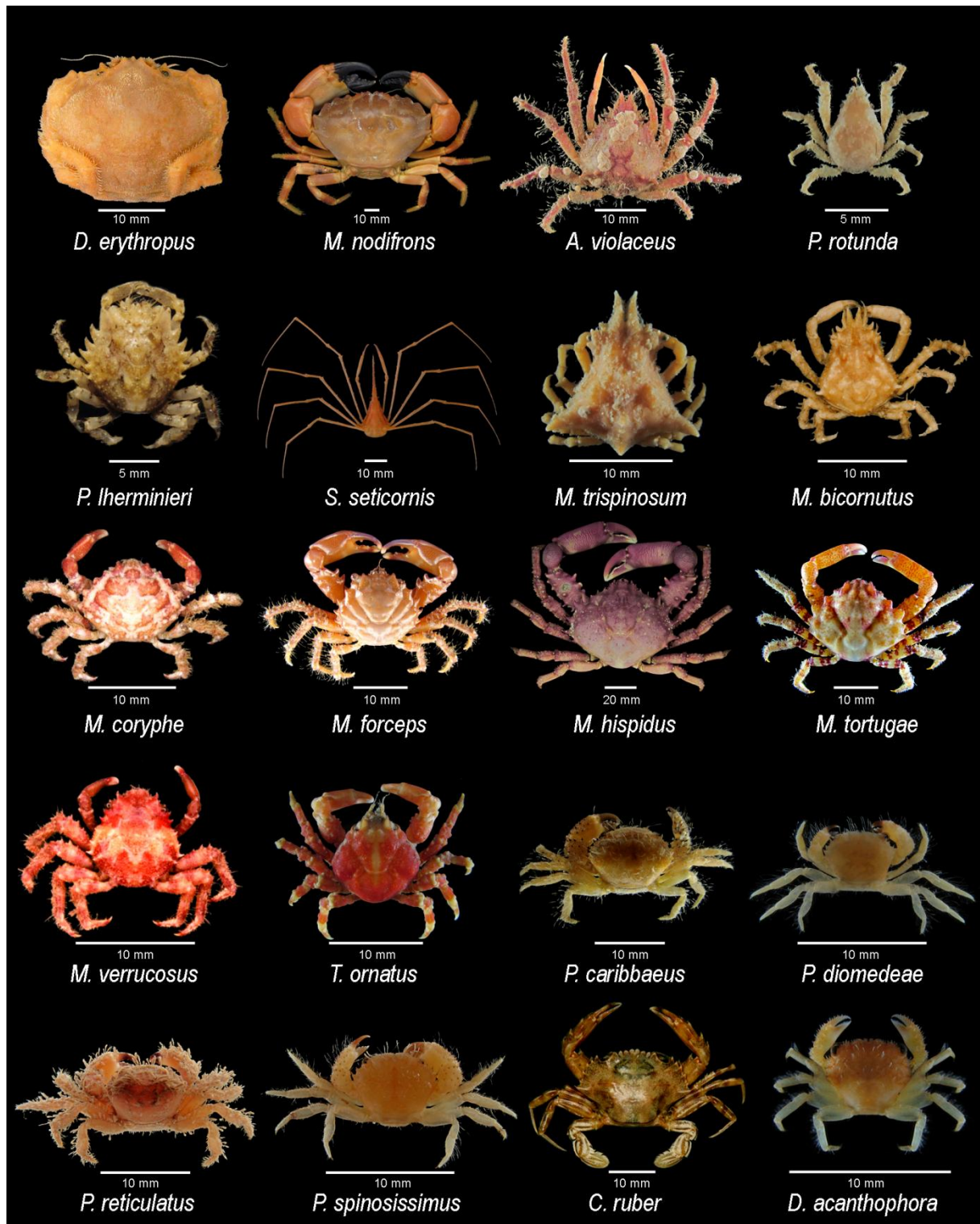


Figura 7 – Caranguejos (Dromioidea, Eriphioidea, Majoidea, Pilumnoidea, Portunoidea e Trapezioidea) registrados durante amostragens no sublitoral rochoso do Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, litoral norte do Estado de São Paulo. Fotos: *P. lherminieri*, *M. coryphe*, *M. forceps* e *C. ruber* (Cobo, V.J.); *S. seticornis* e *M. bicornutus*, (Barros-Alves, S.P.); demais fotos (Alves, D.F.R.).

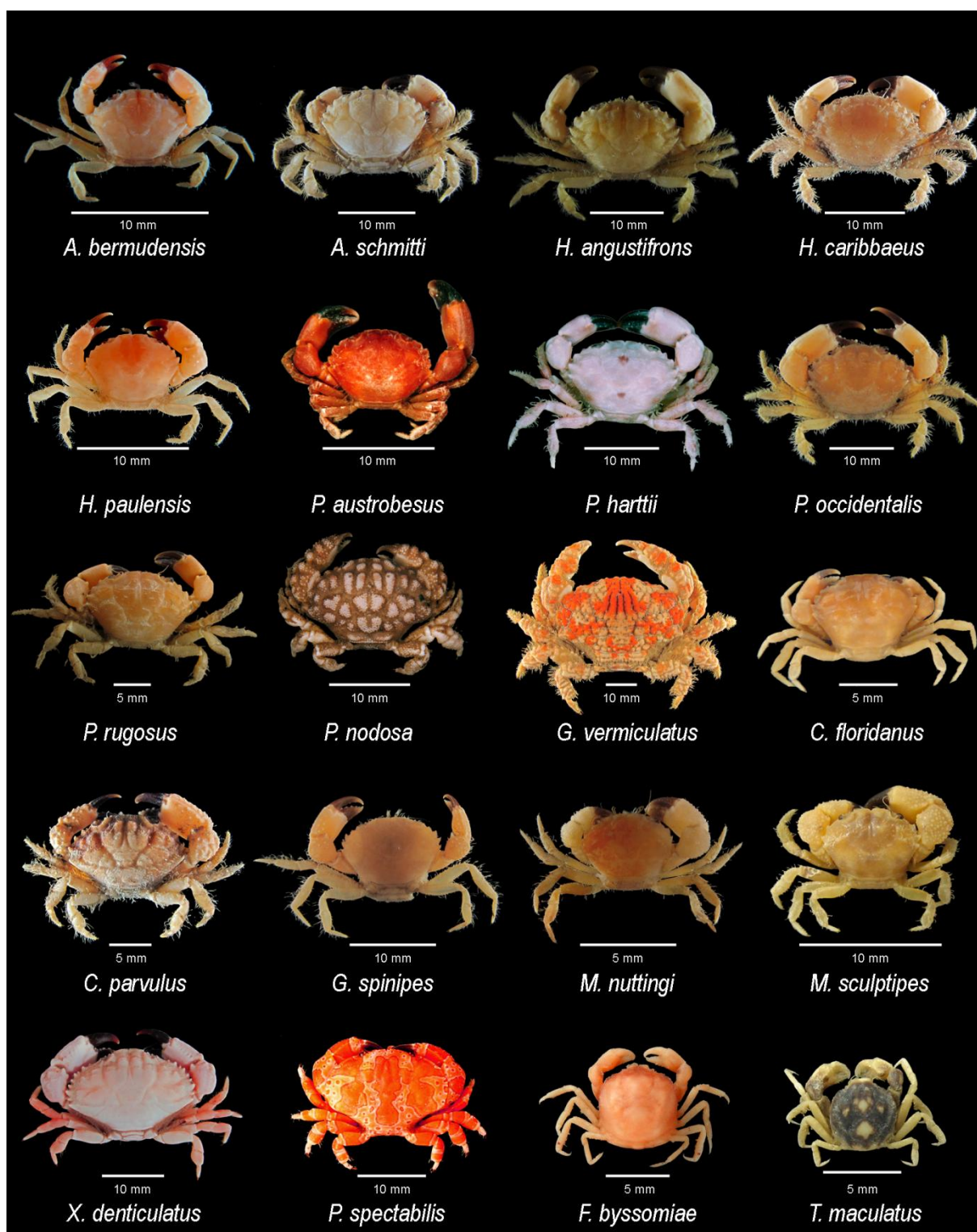


Figura 8 – Caranguejos (Xanthoidea e Pinnotheroidea) registrados durante amostragens no sublitoral rochoso do Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, litoral norte do Estado de São Paulo. Fotos: *C. floridanus* (Barros-Alves, S.P.); demais fotos (Alves, D.F.R.).

Os caranguejos: *Glyptoxanthus vermiculatus*, *Macrocoeloma trispinosum*, *Pelia rotunda*, *Microphrys bicornutus*, *Cataleptodius floridanus* e *Garthiope spinipes* foram registrados apenas em amostras do Ilhote das Couves. Enquanto, *Pilumnus caribbaeus*, *Pilumnus reticulatus*, *Mithraculus*

coryphe, *Teleophrys ornatus*, *Xanthodius denticulatus*, *Mithrax verrucosus*, *Pilumnus diomedae* e *Domecia acanthophora* foram capturados apenas na Ilha da Rapada. Foram capturados 10 e 18 exemplares de panopeídeos, no Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, respectivamente, os quais não puderam ser identificados até o nível de espécie, por se tratarem de exemplares jovens e ainda não terem as características morfológicas necessárias para assegurar a identificação.

Apesar de ter sido registrado um menor número de espécies para o Ilhote das Couves, a diversidade taxonômica foi maior (2,422) quando comparada à Ilha da Rapada (2,159). Tal resultado se deve a fato de que alguns gêneros, como *Mithrax* e *Pilumnus*, tiveram um maior número de espécies registrado para a Ilha da Rapada.

1.1.2 Tamanho dos caranguejos

O menor caranguejo capturado no Ilhote das Couves foi um exemplar de *S. seticornis*, medindo 2,5 mm LC enquanto que, o maior foi de *C. ruber* com 68,3 mm LC, sendo que nessa localidade a média de tamanho dos caranguejos capturados foi de $10,1 \pm 6.7$ mm LC. Entre os caranguejos registrados na Ilha da Rapada, o tamanho dos exemplares variou desde 2,4 mm LC, para um exemplar de *S. seticornis*, até 76,3 mm LC, para um exemplar de *M. hispidus*, enquanto que a média de tamanho registrada foi de $10,8 \pm 9.46$ mm LC. Foi verificada uma diferença significativa para as médias de tamanho dos caranguejos capturados em cada uma das duas ilhas ($t = -2,14$; $p = 0,03$).

Os valores de tamanho médio das espécies registradas foram distribuídos em 16 classes de tamanho, entre 3,0 e 51,0 mm LC, com amplitude de 3,0 mm LC. Por meio dessa distribuição verificou-se, para ambas as localidades, que cerca da metade das espécies capturadas possui tamanho médio entre 6,0 e 12,0 mm LC. Além disso, apenas cerca de 10% das espécies foram registradas com média de tamanho a partir da classe entre 21,0 e 24,0 mm LC (Figura 9).

Entre as espécies capturadas no Ilhote das Couves, o maior tamanho médio foi registrado para *C. ruber*, $34,1 \pm 18,9$ mm LC (Figura 10), enquanto que para as espécies da Ilha da Rapada, a maior média de tamanho foi registrada para *M. hispidus*, $48,8 \pm 28,1$ mm LC (Figura 10). Os panopeídeos, que não puderam ser identificados até o nível de espécie foram representados por larguras de carapaça entre 2,8 e 6,0 mm (Figura 10).

Das espécies registradas para o Ilhote das Couves, cerca de 80% da riqueza amostrada (27 espécies) tiveram apenas exemplares menores que 20 mm LC capturados. Para a Ilha da Rapada observou-se que 76% da riqueza da área (26 espécies) foi representada apenas por indivíduos menores de 20 mm LC (Figura 10). Em ambas as localidades, apenas quatro espécies foram registradas com largura de carapaça média superior a 20 mm (Figura 10), sendo, no Ilhote das

Couves: *D. erythropus*, *M. nodifrons*, *C. ruber* e *G. vermiculatus* (Figura 10, IC); enquanto na Ilha da Rapada: *M. nodifrons*, *C. ruber*, *M. hispidus* e *M. tortugae* (Figura 10, IR).

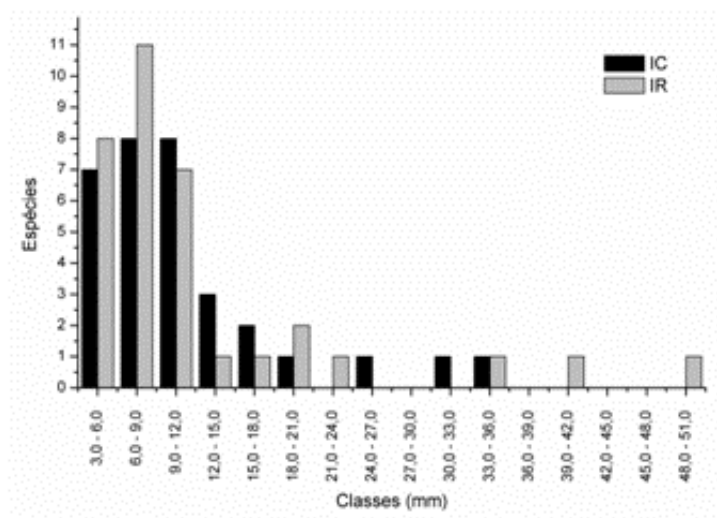


Figura 9 – Número de espécies por classe de tamanho. Valores médios de largura da carapaça por espécie dos caranguejos capturados no Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), Ubatuba, São Paulo, de agosto de 2008 a julho de 2010.

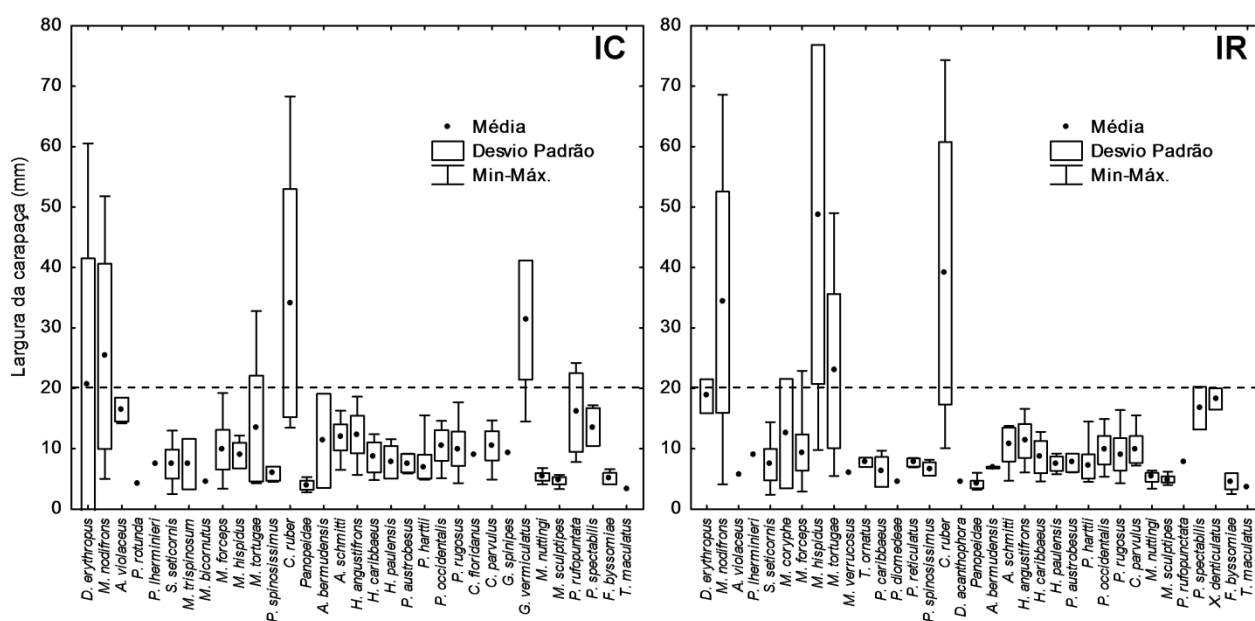


Figura 10 – Tamanho dos caranguejos capturados no Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), Ubatuba, São Paulo, de agosto de 2008 a julho de 2010.

1.2 ORGANIZAÇÃO HIERÁRQUICA DA COMUNIDADE

No total, foram capturados 1147 e 1293 caranguejos para o Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, respectivamente. Em ambas as ilhas, *M. forceps* foi o caranguejo mais abundante (Tabela

1), com 294 e 570 indivíduos capturados, no Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, respectivamente, sendo esta diferença significativa (ANOVA, $p = 0,0011$). As outras duas espécies abundantes, em ambas as ilhas, foram *S. seticornis* e *P. rugosus* (Tabela 1), sendo que, para *S. seticornis* a diferença na abundância entre as ilhas foi significativa (ANOVA, $p = 0,0231$), enquanto que, para *P. rugosus* não houve diferença significativa (ANOVA, $p = 0,578$).

Em relação à abundância relativa das espécies capturadas no Ilhote das Couves observa-se que *M. forceps* é a espécie mais representativa (25% do total amostrado nessa localidade), seguida por *S. seticornis* (20%) e *P. rugosus* (17%). Por outro lado, para a Ilha da Rapada a representatividade de *M. forceps* foi muito maior (cerca de 45% de todos os caranguejos capturados). Além disso, *P. rugosus* foi mais representativa (14%) do que *S. seticornis* (10%) nessa localidade (Tabela 1).

Para o Ilhote das Couves as três espécies mais abundantes (*M. forceps*, *S. seticornis* e *P. rugosus*) foram as únicas a serem registradas em todas as amostragens e também, as únicas para as quais se registrou valor máximo de ocorrência relativa (1,00). Para a Ilha da Rapada, apenas *M. forceps* foi capturada em todas as amostragens, enquanto para *S. seticornis* e *P. rugosus* foram registrados, respectivamente, 0,88 e 0,96 de ocorrência relativa (Tabela 1). Além disso, no Ilhote das Couves, seis espécies foram registradas em apenas uma amostra, enquanto que na Ilha da Rapada, apenas quatro espécies foram registradas em apenas uma amostra (Tabela 1).

Durante todo o período amostral sete espécies foram representadas por apenas um indivíduo capturado: *Pelia rotunda*, *Microphrys bicornutus*, *Cataleptodius floridanus* e *Garthiope spinipes*, no Ilhote das Couves; enquanto na Ilha da Rapada, *Mithrax verrucosus*, *Pilumnus diomedae* e *Domecia acanthophora*, também, foram representados por apenas um indivíduo (Tabela 1).

Para todas as espécies de ambas as localidades amostrais foi registrada a tendência de altos valores de equitatividade, superiores à 0,9 (Tabela 1). Entre as espécies mais abundantes, a exceção foi *S. seticornis*, na Ilha da Rapada, para a qual registrou-se 0,87 de equitatividade (Tabela 1). Somente espécies com abundância absoluta menor que 5 indivíduos registraram valor máximo de equitatividade (Tabela 1).

Em ambas as localidades os resultados permitiram categorizar as espécies em três grupos, de acordo com os índices de abundância relativa, ocorrência relativa e equitatividade (Figuras 11 e 12). Para o Ilhote das Couves, o grupo “A” constituiu-se de três espécies, 10% do total registrado nessa localidade, *M. forceps*, *P. rugosus* e *S. seticornis*, com similaridade superior a 85%; o grupo “B” formado por 11 espécies, representando 34% do total, *C. parvulus*, *M. sculptipes*, *A. schmitti*, *P. harttii*, *P. occidentalis*, *C. ruber*, *M. nodifrons*, *H. angustifrons*, *H. caribbaeus*, *M. nuttingi* e *M. tortugae*, para as quais se registrou similaridade superior a 80% entre si; e o grupo “C” constituiu-se

das 18 espécies restantes, que representam 56% do total amostrado, caracterizadas por apresentarem cerca de 95% de similaridade entre si (Figura 11).

Tabela 1 – Espécies de braquiuros capturados no Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo, de agosto de 2008 a julho de 2010. (Ab = Abundância absoluta; AbR = Abundância relativa; O = Número de amostras em que a espécie ocorreu; OR = Ocorrência relativa; E = Equitatividade).

ESPÉCIE/FAMÍLIA	Ilhote das Couves					Ilha da Rapada				
	Ab	AbR	O	OR	E	Ab	AbR	O	OR	E
<i>Mithraculus forceps</i>	294	0.256	24	1.00	0.977	570	0.441	24	1.00	0.985
<i>Stenorhynchus seticornis</i>	227	0.198	24	1.00	0.926	126	0.097	21	0.88	0.87
<i>Panopeus rugosus</i>	194	0.169	24	1.00	0.977	186	0.144	23	0.96	0.956
<i>Cataleptodius parvulus</i>	65	0.057	17	0.71	0.887	11	0.009	8	0.33	0.971
<i>Panopeus occidentalis</i>	62	0.054	20	0.83	0.934	55	0.043	20	0.83	0.964
<i>Panopeus hartii</i>	35	0.031	18	0.75	0.927	58	0.045	19	0.79	0.902
<i>Menippe nodifrons</i>	14	0.012	11	0.46	0.961	45	0.035	19	0.79	0.951
<i>Micropanope sculptipes</i>	41	0.036	16	0.67	0.918	33	0.026	14	0.58	0.931
<i>Acantholobulus schmitti</i>	37	0.032	18	0.75	0.949	28	0.022	13	0.54	0.953
<i>Cronius ruber</i>	28	0.024	11	0.46	0.929	26	0.020	16	0.67	0.968
<i>Mithrax tortugae</i>	23	0.020	14	0.58	0.951	27	0.021	18	0.75	0.967
<i>Micropanope nuttingi</i>	24	0.021	14	0.58	0.902	19	0.015	12	0.50	0.957
<i>Hexapanopeus angustifrons</i>	22	0.019	9	0.38	0.867	19	0.015	10	0.42	0.894
Panopeidae	10	0.009	7	0.29	0.943	18	0.014	12	0.50	0.965
<i>Hexapanopeus caribbaeus</i>	13	0.011	7	0.29	0.914	17	0.013	8	0.33	0.924
<i>Mithrax hispidus</i>	5	0.004	3	0.13	0.865	9	0.007	5	0.21	0.810
<i>Fabia byssomiae</i>	7	0.006	4	0.17	0.921	5	0.004	5	0.21	1.000
<i>Hexapanopeus paulensis</i>	5	0.004	3	0.13	0.960	6	0.005	5	0.21	0.970
<i>Dromia erythropus</i>	6	0.005	5	0.21	0.970	2	0.002	2	0.08	1.000
<i>Panopeus austrobesus</i>	5	0.004	4	0.17	0.961	3	0.002	3	0.13	1.000
<i>Paractea nodosa</i>	5	0.004	3	0.13	0.865	1	0.001	1	0.04	-
<i>Pilumnus spinosissimus</i>	4	0.003	3	0.13	0.946	4	0.003	3	0.13	0.946
<i>Platypodiella spectabilis</i>	3	0.003	3	0.13	1.000	2	0.002	2	0.08	1.000
<i>Apiomithrax violaceus</i>	3	0.003	3	0.13	1.000	1	0.001	1	0.04	-
<i>Acantholobulus bermudensis</i>	2	0.002	2	0.08	1.000	2	0.002	2	0.08	1.000
<i>Pitho lherminieri</i>	1	0.001	1	0.04	-	1	0.001	1	0.04	-
<i>Tumidotheres maculatus</i>	1	0.001	1	0.04	-	1	0.001	1	0.04	-
<i>Glyptoxanthus vermiculatus</i>	5	0.004	4	0.17	0.961					
<i>Macrocoeloma trispinosum</i>	2	0.002	2	0.08	1.000					
<i>Pelia rotunda</i>	1	0.001	1	0.04	-					
<i>Microphrys bicornutus</i>	1	0.001	1	0.04	-					
<i>Cataleptodius floridanus</i>	1	0.001	1	0.04	-					
<i>Garthiope spinipes</i>	1	0.001	1	0.04	-					
<i>Pilumnus reticulatus</i>						5	0.004	3	0.13	0.960
<i>Pilumnus caribbaeus</i>						4	0.003	3	0.13	0.946
<i>Mithraculus coryphe</i>						2	0.002	2	0.08	1.000
<i>Teleophrys ornatus</i>						2	0.002	1	0.04	-
<i>Xanthodius denticulatus</i>						2	0.002	2	0.08	1.000
<i>Mithrax verrucosus</i>						1	0.001	1	0.04	-
<i>Pilumnus diomedae</i>						1	0.001	1	0.04	-
<i>Domecia acanthophora</i>						1	0.001	1	0.04	-
	1147	1.000				1293	1.000			

A partir da análise de agrupamento realizada para as espécies registradas na Ilha da Rapada, verificou-se que *M. forceps* não se agrupou com nenhuma das demais espécies. Desse modo, o que seria o grupo “A” foi representado por uma única espécie, o que representa 3% da riqueza verificada nessa localidade. O grupo “B” foi composto por sete espécies (20% do total), sendo *P. rugosus*, *S. seticornis*, *P. harttii*, *M. nodifrons*, *P. occidentalis*, *M. tortugae* e *C. ruber*, para as quais foi registrada similaridade superior a 80% entre si. O grupo “C” constituiu-se das 26 espécies restantes, o que representa 76% da riqueza dessa localidade, com cerca de 80% de similaridade entre si (Figura 12).

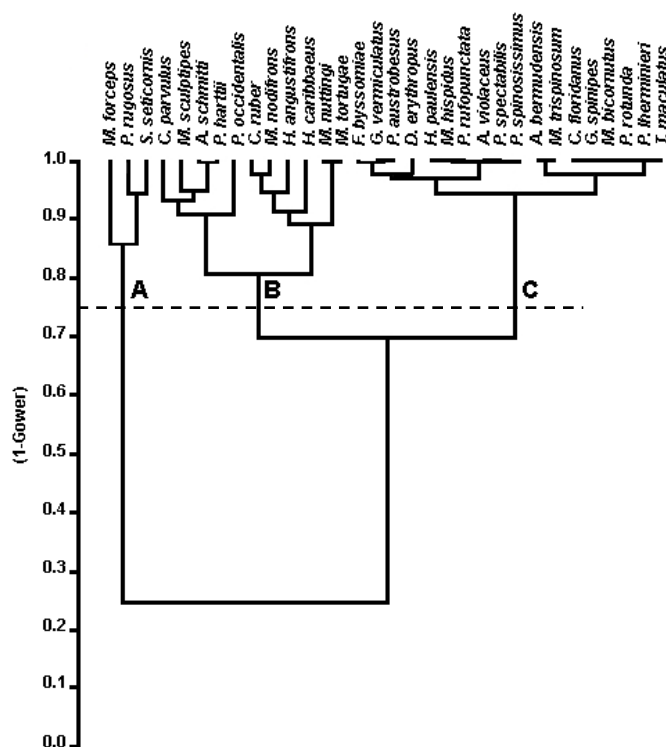


Figura 11 – Agrupamento (Gower – UPGMA) dos braquiúros, de acordo com os valores de abundância relativa e ocorrência relativa, registrados durante as amostragens no Ilhote das Couves, Ubatuba, São Paulo.

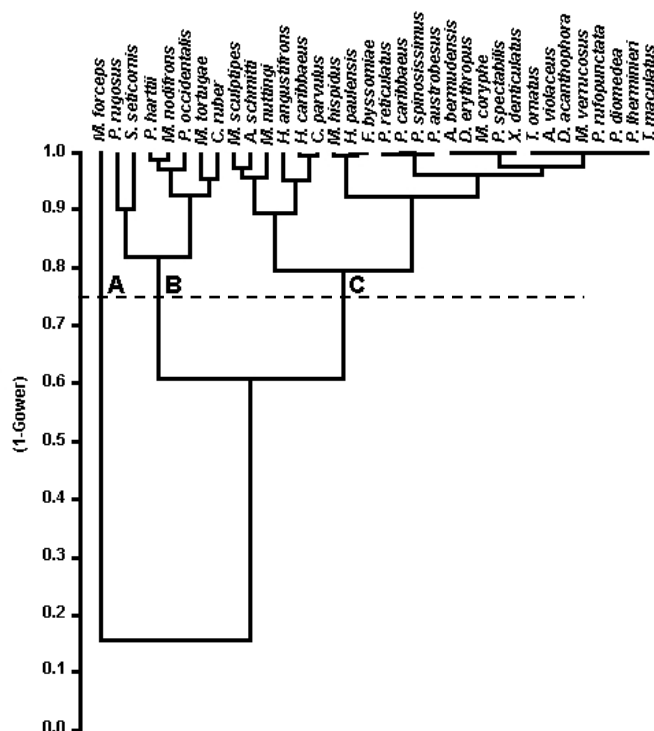


Figura 12 – Agrupamento (Gower – UPGMA) dos braquiuros, de acordo com os valores de abundância relativa e ocorrência relativa, registrados durante as amostragens na Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo.

1.3 CARACTERIZAÇÃO DOS CONJUNTOS DE INDIVÍDUOS

1.3.1 Razão sexual

Em relação aos componentes dos grupos “A” e “B” do Ilhote das Couves, desvios significativos na razão sexual foram registrados para apenas quatro espécies do grupo “B”, *A. schmitti*, *H. angustifrons*, *P. occidentalis* e *M. nuttingi*, a favor dos machos (Figura 13, IC). Por outro lado, para as espécies da Ilha da Rapada, desvio significativo na razão sexual foi verificado apenas para *P. rugosus*, a favor das fêmeas (Figura 13, IR).

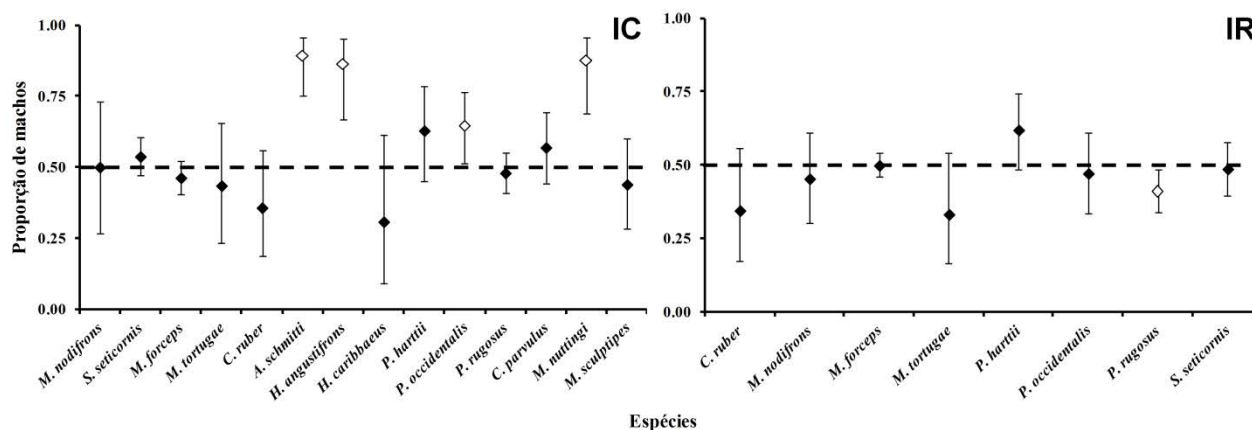


Figura 13 – Razão sexual das espécies representantes dos grupos “A” e “B” que foram registradas para o Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), Ubatuba, São Paulo. (Losango vazio = $p < 0,05$)

1.3.2 Categoria demográfica

A partir da distribuição dos indivíduos capturados por categoria demográfica verifica-se, como tendência geral, que as espécies dos grupos “A” e “B” foram observadas em todas as categorias demográficas. Para as espécies registradas no Ilhote das Couves registram-se algumas exceções como para *P. harttii* e *C. ruber*, para as quais não foi capturada nenhuma fêmea ovígera (FO); para *M. nuttingi* que apenas indivíduos machos adultos (MA) e fêmeas adultas (FA) foram capturados (Figura 14).

Além disso, entre os caranguejos capturados no Ilhote das Couves fica evidente o predomínio de indivíduos de determinadas categorias demográficas: para *A. schmitti*, *M. nuttingi* e *H. angustifrons* houve predomínio de indivíduos machos adultos (MA); para *P. rugosus*, *C. parvulus*, *P. occidentalis* e *M. sculptipes* verificou-se o predomínio de indivíduos adultos, machos adultos (MA) e fêmeas adultas (FA) (Figura 14).

Todas as espécies capturadas na Ilha da Rapada, pertencentes aos grupos “A” e “B”, estiveram representadas em todas as categorias demográficas, a única exceção foi *P. occidentalis*, para a qual não foram registrados machos jovens (MJ) (Figura 15). Além disso, para *P. occidentalis* registrou-se o predomínio de indivíduos adultos (Figura 15).

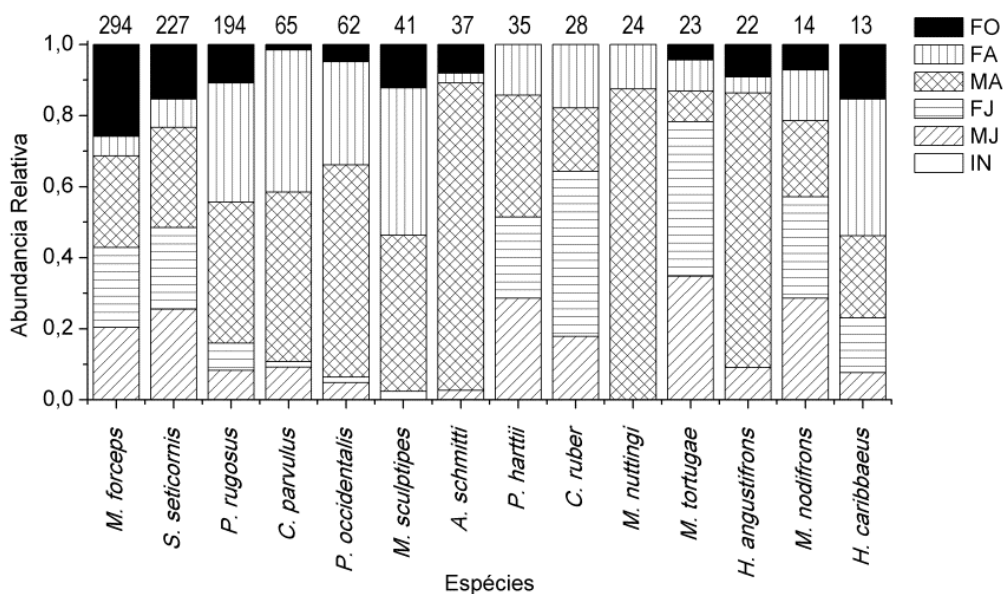


Figura 14 – Proporção de indivíduos por categoria demográfica, das espécies referentes aos grupos “A” e “B” que foram registradas para o Ilhote das Couves, Ubatuba, São Paulo. IN = sexo não identificado; MJ = macho jovem; FJ = fêmea jovem; MA = macho adulto; FA = fêmea adulta; FO = fêmea ovígera; Número acima da coluna = abundância absoluta.

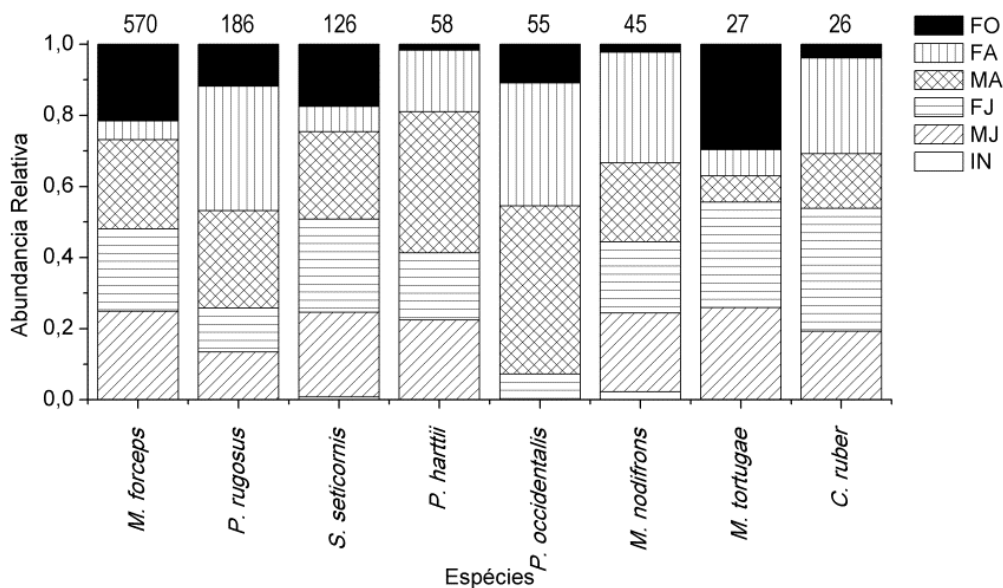


Figura 15 – Proporção de indivíduos por categoria demográfica, das espécies referentes aos grupos “A” e “B” que foram registradas para a Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. IN = sexo não identificado; MJ = macho jovem; FJ = fêmea jovem; MA = macho adulto; FA = fêmea adulta; FO = fêmea ovígera; ; Número acima da coluna = abundância absoluta.

2. RELEVÂNCIA ECOLÓGICA DOS “MICROHABITATS” SELECIONADOS A *PRIORI* PARA OS BRACHYURA

Para as análises referentes à distribuição ecológica em microescala 2241 caranguejos foram considerados, sendo, 1000 e 1241 indivíduos capturados no Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, respectivamente. No Ilhote das Couves, foram capturados 144 caranguejos associados a outros invertebrados (AI), 108 indivíduos no cascalho (C), 420 entre rochas (R) e 328 na interface entre rochas e areia (RA). Na Ilha da Rapada, foram obtidos 174 braquiuros associados a outros invertebrados (AI), 85 entre cascalho (C), 548 entre rochas (R) e 434 na interface entre rochas e areia (RA).

Em ambas as localidades, observou-se que várias espécies foram registradas em mais de um tipo de microhabitat, porém, antes de analisar cada microhabitat separadamente, verificou-se que existem diferenças relevantes quanto à composição de braquiuros entre os distintos microhabitats. No Ilhote das Couves, a composição de espécies registrada para o microhabitat “C” foi cerca de 75% similar ao microhabitat “RA”, enquanto que, obteve-se para “R” e “AI”, 55% de similaridade com relação às demais (Figura 16, IC).

Com relação à composição de espécies de cada microhabitat, observada para a Ilha da Rapada, a maior similaridade foi registrada entre “RA” e “C”, cerca de 70%, enquanto que, entre “R” e “AI” registrou-se cerca de 65%. Entre “RA” e “C” vs. “R” e “AI” registrou-se cerca 55% de similaridade (Figura 16, IR).

Com relação à composição, observou-se uma maior similaridade para amostras retiradas do mesmo tipo de microhabitat, em comparação com aquelas retiradas numa mesma localidade. A composição observada em “RA” no Ilhote das Couves registrou cerca de 85% de similaridade com a composição observada para o mesmo tipo de microhabitat na Ilha da Rapada (Figura 17). Para as amostras referentes à “AI”, retiradas de cada localidade, registrou-se maior similaridade entre si do que com outros microhabitats (Figura 17).

Os resultados da análise multidimensional não métrica (nMDS) e do teste de ANOSIM ($R=0,6381$; $p=0,0001$) observou-se que a composição de caranguejos registrada para os 4 microhabitats avaliados no Ilhote das Couves é distinta (Figura 18, IC). Ao se comparar a composição de caranguejos registrada em cada par de microhabitat analisado, observa-se que esta foi significativamente diferente ($p < 0,001$) entre todos os pares de microhabitats possíveis (Tabela 2). Com relação ao amostrado na Ilha da Rapada, a ordenação nMDS também indicou que a composição da fauna nos 4 microhabitats é distinta (teste de ANOSIM, $R=0,5883$; $p=0,0001$)

(Figura 18, IR). Além disso, entre todos os pares de microhabitats possíveis, a diferença na composição de braquiuros também foi significativa ($p < 0,01$) (Tabela 2).

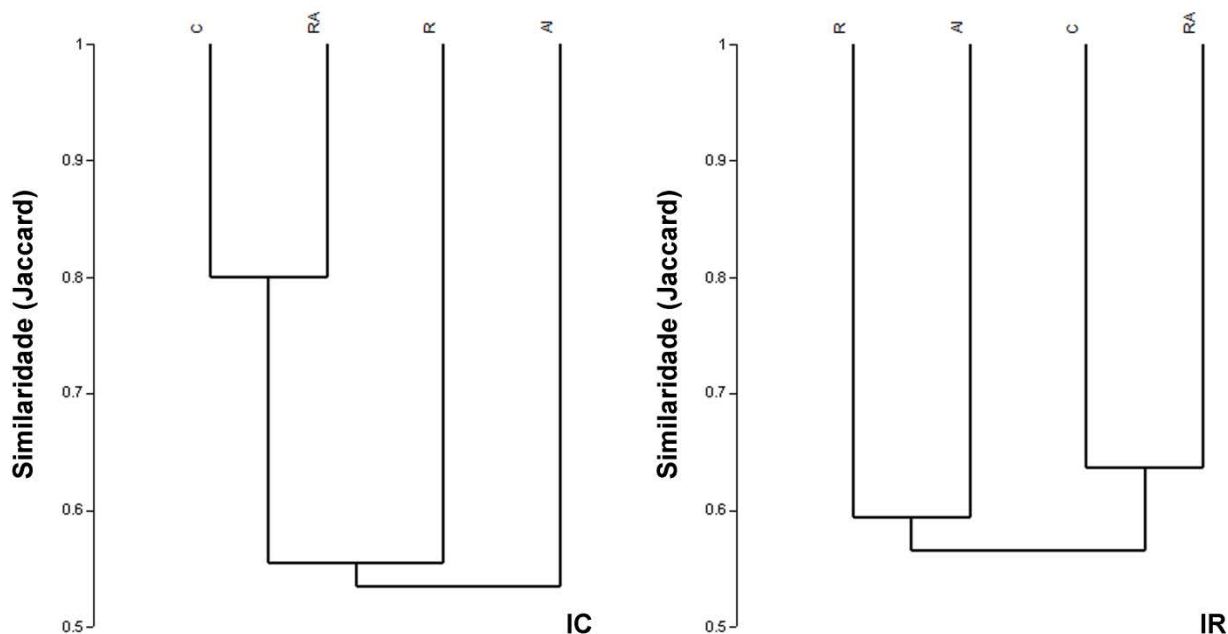


Figura 16 – Dendograma da análise de agrupamento (UPGMA - Jaccard) realizada para a ocorrência de espécies por microhabitat, considerando as amostras do Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), Ubatuba, São Paulo. (C= cascalho; RA= interface entre rochas e areia; R= entre rochas; AI= em associação com outros invertebrados).

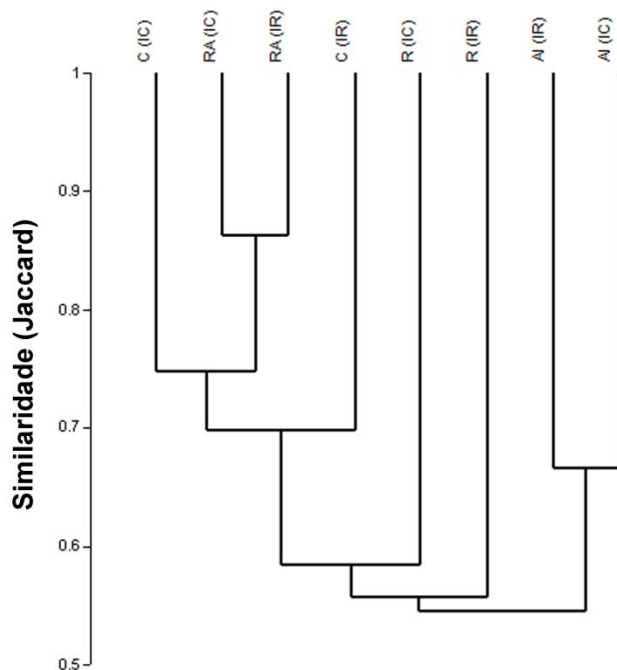


Figura 17 – Dendograma da análise de agrupamento (UPGMA - Jaccard) realizada para a ocorrência de espécies por microhabitat, considerando as amostras do Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. (IC= Ilhote das Couves; IR= Ilha da Rapada; C= cascalho; RA= interface entre rochas e areia; R= entre rochas; AI= em associação com outros invertebrados).

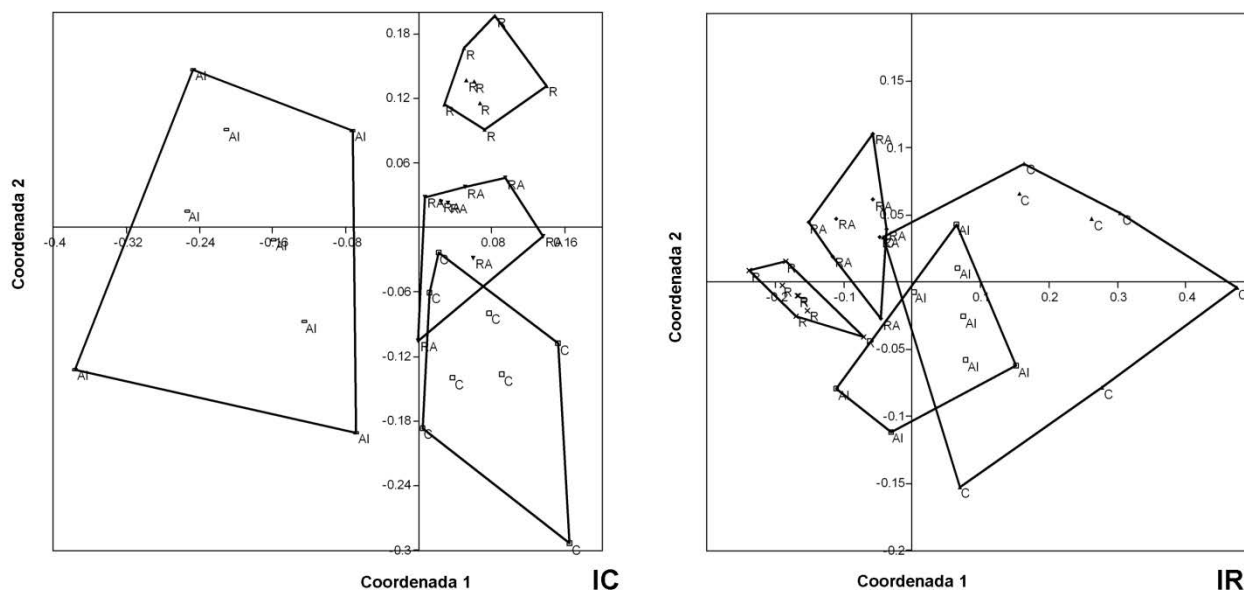


Figura 18 - Representação dos resultados obtidos na análise multidimensional não métrica (nMDS) dos braquiuros obtidos por microhabitat analisado do sublitoral rochoso do Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR). C= cascalho; RA= interface entre rochas e areia; R= entre rochas; AI= em associação com outros invertebrados.

Tabela 2 - Valores de p obtidos pela ANOSIM. Comparação da composição de caranguejos capturados por microhabitat analisado do sublitoral rochoso do Ilhote das Couves e Ilha da Rapada. AI= em associação com outros invertebrados; C= cascalho; R= entre rochas e RA= interface entre rochas e areia.

	Ilhote das Couves				Ilha da Rapada			
	AI	C	R	RA	AI	C	R	RA
AI	0				0			
C	0.0005	0			0.0021	0		
R	0.0002	0.0003	0		0.0005	0.0003	0	
RA	0.0001	0.0004	0.0006	0	0.0003	0.001	0.0008	0

Ao longo das amostras, verifica-se que o número de espécies acumuladas por microhabitat tendeu à estabilidade, sendo que as curvas de espécies acumuladas por amostra diminuem, em relação à inclinação para todos os substratos, nas duas localidades (Figura 19). Tal tendência é mais evidente para os microhabitats “C” e “RA”, para os quais se verificou a menor riqueza em comparação com “R” e “AI” (Figura 19). Além disso, nas amostras referentes ao Ilhote das Couves,

o número de espécies acumuladas em “C” e “RA” se tornou estável a partir da 15ª e 16ª amostra, respectivamente (Figura 19, IC).

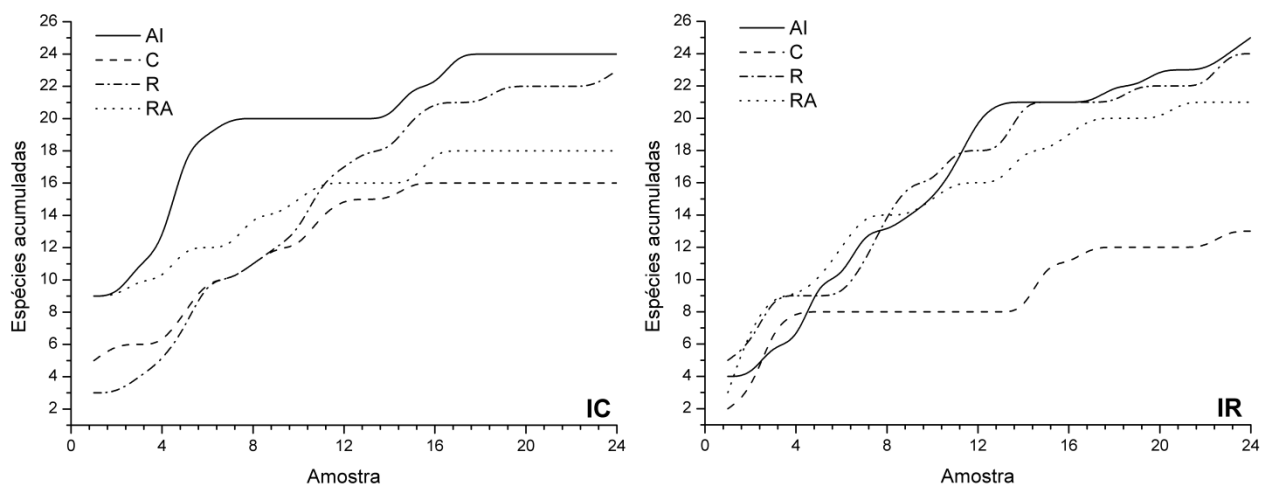


Figura 19 – Curvas de espécies acumuladas por amostra para cada microhabitat do Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), Ubatuba, São Paulo. (C= cascalho; RA= interface entre rochas e areia; R= entre rochas; AI= em associação com outros invertebrados).

3. DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DOS BRACHYURA EM MICROESCALA: ENTRE MICROHABITATS DO SUBLITORAL ROCHOSO

3.1 COMPOSIÇÃO POR MICROHABITAT

3.1.1 Composição e diversidade taxonômica

No Ilhote das Couves foram registradas 24 espécies de caranguejos em “AI”, representantes de 18 gêneros e nove famílias, sendo 16 espécies em “C”, distribuídas em nove gêneros e seis famílias; 23 espécies, distribuídas em 18 gêneros e oito famílias, em “R”; e 18 espécies em “RA”, representantes de 11 gêneros e sete famílias (Tabela 3). Enquanto que na Ilha da Rapada foram capturadas: 25 espécies de Brachyura em “AI”, representantes de 17 gêneros e 10 famílias; 13 espécies em “C”, distribuídas em 10 gêneros e 6 famílias; 24 espécies em “R”, representantes de 14 gêneros e oito famílias; e 21 espécies em “RA”, distribuídas em 13 gêneros e nove famílias (Tabela 3).

Assim como os maiores valores de riqueza, os maiores valores de diversidade taxonômica foram registrados para AI, em ambas as localidades amostrais. Por outro lado, apesar de terem sido registrados maiores valores de riqueza para R, em comparação com RA, os valores de diversidade taxonômica foram maiores em RA. (Tabela 3). Ainda com relação à diversidade taxonômica é importante ressaltar que ao se comparar os valores registrados para o mesmo tipo de microhabitat em cada localidade, os valores registrados para as amostras do Ilhote das Couves foram maiores do que os registrados para a Ilha da Rapada, para todos os tipos de microhabitat (Tabela 3).

Tabela 3 – Caranguejos Brachyura capturados e diversidade taxonômica por microhabitat do Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, litoral norte do Estado de São Paulo. (AI= associados a outros invertebrados; C= cascalho; R= entre rochas; RA= na interface entre rochas e areia).

Espécies	Ilhote das Couves				Ilha da Rapada			
	AI	C	R	RA	AI	C	R	RA
Dromiidae								
<i>Dromia erythropus</i>	X		X	X	X			X
Menippidae								
<i>Menippe nodifrons</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
Epialtidae								
<i>Apiomithrax violaceus</i>	X		X				X	
<i>Pelia rotunda</i>			X					
<i>Pitho lherminieri</i>			X					X
Inachidae								
<i>Stenorhynchus seticornis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
Majidae								
<i>Macrocoeloma trispinosum</i>	X		X					
<i>Microphrys bicornutus</i>			X					
<i>Mithraculus coryphe</i>							X	
<i>Mithraculus forceps</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Mithrax hispidus</i>			X				X	X
<i>Mithrax tortugae</i>	X		X	X	X	X	X	X
<i>Mithrax verrucosus</i>							X	
<i>Teleophrys ornatus</i>							X	
Pilumnidae								
<i>Pilumnus caribbaeus</i>					X		X	
<i>Pilumnus diomedae</i>								X
<i>Pilumnus reticulatus</i>					X		X	
<i>Pilumnus spinosissimus</i>	X				X		X	
Portunidae								
<i>Cronius ruber</i>		X	X	X	X	X	X	X
Domeciidae								
<i>Domecia acanthophora</i>					X			
Panopeidae								
<i>Acanthobolus bermudensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Acanthobolus schmitti</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hexapanopeus angustifrons</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hexapanopeus caribbaeus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hexapanopeus paulensis</i>		X		X	X		X	X
<i>Panopeus austrobesus</i>	X	X		X	X			X
<i>Panopeus hartii</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Panopeus occidentalis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Panopeus rugosus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
Xanthidae								
<i>Paractaea nodosa</i>	X		X		X			
<i>Glyptoxanthus vermiculatus</i>	X							
<i>Cataleptodius floridanus</i>		X						
<i>?Cataleptodius parvulus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Garthiope spinipes</i>			X					
<i>?Micropanope nuttingi</i>	X	X	X	X	X		X	X
<i>Micropanope sculptipes</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Xanthodius denticulatus</i>							X	
<i>Platypodiella spectabilis</i>	X				X			
Pinnotheridae								
<i>Fabia byssomiae</i>	X				X			
<i>Tumidothere maculatus</i>	X				X			
DIVERSIDADE TAXONÔMICA	2,458	2,130	2,181	2,259	2,276	1,949	1,905	2,153

3.1.2 Tamanho dos caranguejos

Os caranguejos capturados no Ilhote das Couves e Ilha da Rapada foram distribuídos em 25 classes de tamanho, entre 2,0 e 77,0 mm LC, com 3,0 mm LC de amplitude por classe. Por meio da distribuição dos indivíduos capturados por microhabitat nessas classes de tamanho, observa-se que os caranguejos registrados em AI e C são representados, quase que exclusivamente, por indivíduos de tamanho inferior a 20,0 mm LC, por outro lado, em R e RA, observou-se um maior número de exemplares nas classes acima de 20,0 mm LC, embora a maioria, também seja representada por caranguejos das cinco primeiras classes de tamanho (Figura 20).

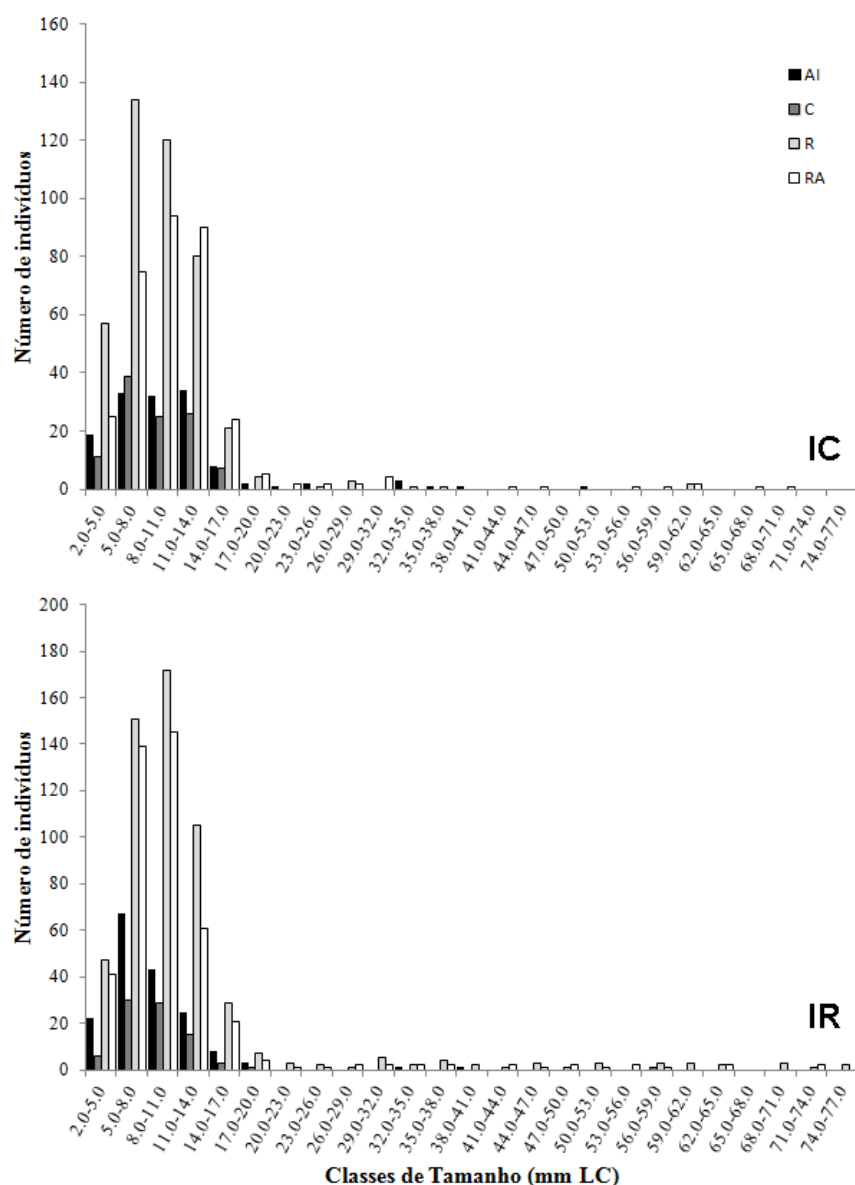


Figura 20 – Distribuição de frequência dos indivíduos capturados por classe de largura da carapaça, capturados em cada microhabitat do Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), Ubatuba, São Paulo, de agosto de 2008 a julho de 2010.

3.2 ORGANIZAÇÃO HIERÁRQUICA DOS BRACHYURA NOS DISTINTOS MICROHABITATS

Nas amostras provenientes do Ilhote das Couves, em AI *C. parvulus* foi registrado com a maior abundância relativa (0.255), enquanto que *M. forceps* foi a segunda mais abundante (0.168) e a mais frequente, sendo observada nesse microhabitat em metade das amostras (Tabela 4). Em C, *P. rugosus* foi registrado com a maior abundância (0,298) e a maior frequência (0,500), enquanto que *M. forceps* e *S. seticornis* foram registrados com 0,183 e 0,154, respectivamente (Tabela 4).

Tabela 4 – Abundância relativa (AbR) e ocorrência relativa (OR) dos braquiuros capturados por microhabitat do Ilhote das Couves, litoral norte do Estado de São Paulo. AI= associados a outros invertebrados, C= cascalho, R= rochas, RA= na interface entre rochas e areia.

Espécies	AI		C		R		RA	
	AbR	OR	AbR	OR	AbR	OR	AbR	OR
<i>A. bermudensis</i>	0.007	0.042	-	-	-	-	0.003	0.042
<i>A. schmitti</i>	0.029	0.125	0.067	0.167	0.015	0.167	0.056	0.458
<i>A. violaceus</i>	0.015	0.083	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>C. floridanus</i>	-	-	0.010	0.042	-	-	-	-
<i>C. parvulus</i>	0.255	0.458	0.010	0.042	0.032	0.292	0.037	0.375
<i>C. ruber</i>	-	-	0.010	0.042	0.010	0.083	0.062	0.375
<i>D. erythropus</i>	0.007	0.042	-	-	0.010	0.125	0.003	0.042
<i>F. byssomiae</i>	0.049	0.167	-	-	-	-	-	-
<i>G. spinipes</i>	-	-	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>G. vermiculatus</i>	0.036	0.167	-	-	-	-	-	-
<i>H. angustifrons</i>	0.007	0.042	0.029	0.125	0.002	0.042	0.040	0.208
<i>H. caribbaeus</i>	0.007	0.042	0.010	0.042	0.007	0.125	0.016	0.083
<i>H. paulensis</i>	-	-	0.019	0.042	-	-	0.009	0.083
<i>M. trispinosum</i>	0.007	0.042	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>M. nodifrons</i>	0.022	0.125	0.010	0.042	0.015	0.167	0.003	0.042
<i>M. nuttingi</i>	0.080	0.250	0.010	0.042	0.007	0.083	0.016	0.167
<i>M. sculptipes</i>	0.095	0.333	0.010	0.042	0.046	0.375	0.012	0.167
<i>M. bicornutus</i>	-	-	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>M. forceps</i>	0.168	0.500	0.183	0.417	0.337	0.875	0.189	0.708
<i>M. hispidus</i>	-	-	-	-	0.010	0.083	-	-
<i>M. tortugae</i>	0.036	0.167	-	-	0.024	0.292	0.022	0.208
<i>P. austrobesus</i>	0.015	0.083	0.010	0.042	-	-	0.006	0.083
<i>P. harttii</i>	0.007	0.042	0.077	0.333	0.010	0.083	0.050	0.375
<i>P. occidentalis</i>	0.036	0.125	0.096	0.167	0.005	0.083	0.102	0.667
<i>P. rugosus</i>	0.051	0.208	0.298	0.500	0.093	0.667	0.261	0.792
<i>P. nodosa</i>	0.029	0.125	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>P. rotunda</i>	-	-	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>P. spinosissimus</i>	0.007	0.042	-	-	-	-	-	-
<i>P. lherminieri</i>	-	-	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>P. spectabilis</i>	0.022	0.125	-	-	-	-	-	-
<i>S. seticornis</i>	0.051	0.125	0.154	0.333	0.351	0.917	0.102	0.458
<i>T. maculatus</i>	0.007	0.042	-	-	-	-	-	-

Entre os caranguejos capturados em R, *S. seticornis* foi o mais abundante (0,351) e o mais frequente (0,917), mas com pouca diferença em comparação com os valores de abundância (0,337) e frequência (0,875) registrados para *M. forceps* (Tabela 4). Finalmente, em RA, *P. rugosus* foi o

caranguejo mais abundante (0,261) e frequente (0,792), assim como em C, enquanto que *M. forceps* foi, mais uma vez, a segunda espécie mais abundante (0,189) e frequente (0,708) (Tabela 4). Assim, observa-se que *M. forceps* foi registrado como o segundo caranguejo mais abundante em todos os tipos de microhabitats do Ilhote das Couves (Tabela 4).

Consequentemente, *M. forceps* foi registrado como integrante do grupo A, *i.e.*, entre os caranguejos mais representativos, em três dos quatro microhabitats analisados (Figura 21), sendo a exceção registrada para C, microhabitat no qual *P. rugosus* foi registrado com abundância e frequência muito maior, com cerca de 45% de diferença em relação às espécies do grupo B, com representatividade intermediária, formado por *M. forceps*, *P. harttii* e *S. seticornis*. Ainda em relação às amostras retiradas em C, 12 espécies foram agrupadas como as menos representativas (Figura 21, C).

Em AI, *C. parvulus* e *M. forceps* formaram o grupo A, com cerca de 80% de similaridade, enquanto que o grupo B foi formado por três espécies, *M. nuttingi*, *P. rugosus* e *M. sculptipes*, com cerca de 80% de similaridade entre si e no grupo C, 18 espécies foram agrupadas como as menos representativas, com cerca de 90% de similaridade entre si (Figura 21, AI).

Em R, *S. seticornis* e *M. forceps* foram agrupadas com cerca de 95% de similaridade, como as representantes do grupo A (Figura 21, R). *P. rugosus*, registrou representatividade intermediária, com apenas 55% de similaridade com o grupo C, que foi formado por 21 espécies, as quais foram agrupadas com mais de 80% de similaridade entre si (Figura 21, R).

Em RA, *P. rugosus* e *M. forceps* se agruparam, com cerca de 80% de similaridade, como representantes do grupo A (Figura 21, RA). O grupo B foi formado por seis espécies, *P. occidentalis*, *S. seticornis*, *C. parvulus*, *P. harttii*, *C. ruber* e *A. schmitti*, com cerca de 80% de similaridade entre si, enquanto que as demais 11 espécies foram agrupadas como as menos representativas, com cerca de 90% de similaridade entre si (Figura 21, RA).

Considerando as amostragens realizadas nos microhabitats da Ilha da Rapada, observa-se que *M. forceps* foi o mais abundante em três dos quatro microhabitats, em AI, R e RA, enquanto que no microhabitat C, *P. rugosus* foi o mais abundante (Tabela 5). Em relação a *M. forceps*, destaca-se também, que este foi o caranguejo mais frequente nos quatro microhabitats investigados na Ilha da Rapada, sendo o único a ser registrado em todas as amostras do microhabitat R (Tabela 5).

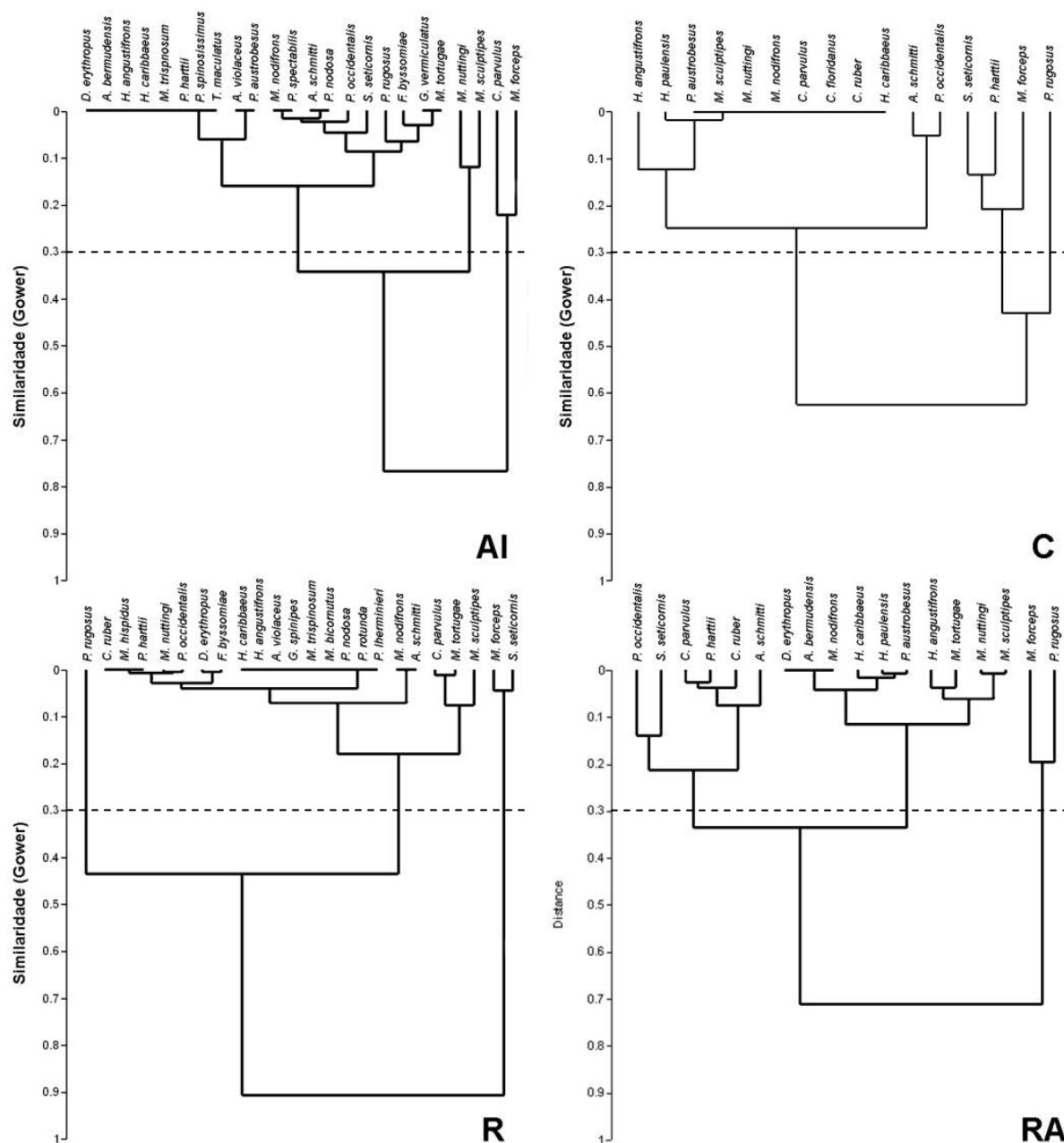


Figura 21 – Agrupamento (Gower – UPGMA) dos braquiuros, de acordo com os valores de abundância relativa e ocorrência relativa, registrados durante as amostragens no Ilhote das Couves, Ubatuba, São Paulo. AI= associados a outros invertebrados, C= cascalho, R= rochas, RA= na interface entre rochas e areia.

Nas amostras retiradas em AI, *M. forceps* foi registrado com o caranguejo mais abundante (0,418) e mais frequente (0,625), seguido de *P. rugosus* e *M. sculptipes*, as quais foram registradas com 0,139 e 0,127 de abundância relativa, respectivamente (Tabela 5). Observou-se uma menor representatividade de *C. parvulus* no microhabitat AI da Ilha da Rapada em comparação com o mesmo microhabitat do Ilhote das Couves (Tabelas 4 e 5).

No microhabitat C, os caranguejos mais abundantes foram *P. rugosus* e *M. forceps* com 0,317 e 0,293, respectivamente; além disso foram mais frequentes, sendo registrado para ambas as espécies 0,417 (Tabela 5). Embora *P. rugosus* tenha sido registrado como o mais abundante em C, em ambas as localidades amostrais, destaca-se que nas amostras da Ilha da Rapada, a diferença de abundância em relação a *M. forceps* foi menor (Tabelas 4 e 5).

Tabela 5 – Abundância relativa (AbR) e ocorrência relativa (OR) dos braquiuros capturados por microhabitat da Ilha da Rapada, litoral norte do Estado de São Paulo. AI= associados a outros invertebrados, C= cascalho, R= rochas, RA= na interface entre rochas e areia.

Espécies	AI		C		R		RA	
	AbR	OR	AbR	OR	AbR	OR	AbR	OR
<i>A. bermudensis</i>	-	-	-	-	-	-	0.002	0.042
<i>A. schmitti</i>	0.018	0.083	0.024	0.042	0.009	0.125	0.037	0.375
<i>A. violaceus</i>	-	-	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>C. parvulus</i>	0.006	0.042	0.012	0.042	0.005	0.125	0.012	0.208
<i>C. ruber</i>	0.006	0.042	0.012	0.042	0.013	0.292	0.037	0.542
<i>D. acanthophora</i>	0.006	0.042	-	-	-	-	-	-
<i>D. erythropus</i>	0.006	0.042	-	-	-	-	0.002	0.042
<i>F. byssomiae</i>	0.030	0.208	-	-	-	-	-	-
<i>H. angustifrons</i>	0.018	0.125	0.024	0.083	0.005	0.083	0.023	0.292
<i>H. caribbaeus</i>	0.018	0.083	0.037	0.125	0.002	0.042	0.019	0.208
<i>H. paulensis</i>	0.006	0.042	-	-	0.004	0.083	0.007	0.125
<i>M. nodifrons</i>	0.024	0.167	0.012	0.042	0.055	0.750	0.021	0.208
<i>M. nuttingi</i>	0.042	0.292	-	-	0.009	0.208	0.016	0.167
<i>M. sculptipes</i>	0.127	0.375	0.012	0.042	0.011	0.208	0.012	0.208
<i>M. coryphe</i>	-	-	-	-	0.004	0.083	-	-
<i>M. forceps</i>	0.418	0.625	0.293	0.417	0.544	1.000	0.353	0.917
<i>M. hispidus</i>	-	-	-	-	0.015	0.208	0.002	0.042
<i>M. tortugae</i>	0.006	0.042	0.012	0.042	0.031	0.542	0.014	0.250
<i>M. verrucosus</i>	-	-	-	-	0.002	0.042	-	-
<i>P. austrobesus</i>	0.006	0.042	-	-	-	-	0.005	0.083
<i>P. harttii</i>	0.024	0.125	0.122	0.208	0.027	0.458	0.065	0.583
<i>P. occidentalis</i>	0.048	0.208	0.098	0.292	0.011	0.250	0.070	0.667
<i>P. rugosus</i>	0.139	0.458	0.317	0.417	0.047	0.667	0.245	0.917
<i>P. nodosa</i>	0.006	0.042	-	-	-	-	-	-
<i>P. caribbaeus</i>	0.006	0.042	-	-	0.005	0.083	-	-
<i>P. diomedae</i>	-	-	-	-	-	-	0.002	0.042
<i>P. reticulatus</i>	0.012	0.042	-	-	0.005	0.083	-	-
<i>P. spinosissimus</i>	0.012	0.083	-	-	0.004	0.042	-	-
<i>P. lherminieri</i>	-	-	-	-	-	-	0.002	0.042
<i>P. spectabilis</i>	0.012	0.083	-	-	-	-	-	-
<i>S. seticornis</i>	0.018	0.125	0.024	0.083	0.175	0.833	0.051	0.333
<i>T. ornatus</i>	-	-	-	-	0.004	0.042	-	-
<i>T. maculatus</i>	0.006	0.042	-	-	-	-	-	-
<i>X. denticulatus</i>	-	-	-	-	0.004	0.083	-	-

Nas amostras provenientes de R, *M. forceps* foi o mais abundante (0,544), além de ter sido registrado em todas as amostras, enquanto que *S. seticornis* foi o segundo caranguejo mais abundante (0,175) e frequente (0,833) (Tabela 5). Ressalta-se a grande diferença na

representatividade de *S. seticornis*, observada ao se comparar os valores de abundância relativa registrados para esta espécie em cada localidade (Tabelas 4 e 5).

Para o microhabitat RA, *M. forceps* foi o caranguejo mais abundante (0,353) e mais frequente (0,917), enquanto que *P. rugosus*, embora tenha sido igualmente frequente, foi registrado com menor abundância (0,245) (Tabela 5). Verificou-se uma inversão na representatividade de *M. forceps* e *P. rugosus* (Tabelas 4 e 5) no microhabitat RA, comparando-se o registrado para o Ilhote das Couves e Ilha da Rapada.

O majóideo *M. forceps* foi registrado como integrante do grupo de caranguejos mais representativo nos quatro microhabitats analisados na Ilha da Rapada (Figura 22). Nos microhabitats AI e R, esta espécie foi mais representativa (A), por registrar mais de 90% de diferença em relação às demais espécies registradas nestes microhabitats (Figura 23, AI e R). No microhabitat AI, *P. rugosus* e *M. sculptipes* foram agrupadas, com cerca de 90% de similaridade, como as espécies intermediariamente representativas, as quais formam o grupo B. Vinte e duas espécies foram agrupadas, com cerca de 80% de similaridade, como as menos representativas entre as amostradas em AI e representam o grupo C (Figura 22, AI).

No microhabitat R, *P. harttii*, *M. tortugae*, *P. rugosus*, *M. nodifrons* e *S. seticornis* foram agrupadas, com cerca de 75% de similaridade, formando o grupo B e 19 espécies foram agrupadas com cerca de 90% de similaridade entre si e representam o grupo C (Figura 22, R).

Entre os caranguejos amostrados no microhabitat C, *P. rugosus* e *M. forceps* foram agrupadas com cerca de 95% de similaridade, como as espécies do grupo A (Figura 22, C). O grupo B foi representado por *P. harttii* e *P. occidentalis*, com cerca de 85% de similaridade entre si; Enquanto que outros nove caranguejos foram agrupados em C, com cerca de 90% de similaridade, como as espécies menos representativas (Figura 22, C).

No microhabitat RA, *M. forceps* e *P. rugosus* foram agrupadas, com cerca de 85% de similaridade, como as espécies mais representativas (Figura 23, RA). Por outro lado, todas as demais 19 espécies foram agrupadas, com cerca de 75% de similaridade entre si, como as menos representativas C (Figura 22, RA).

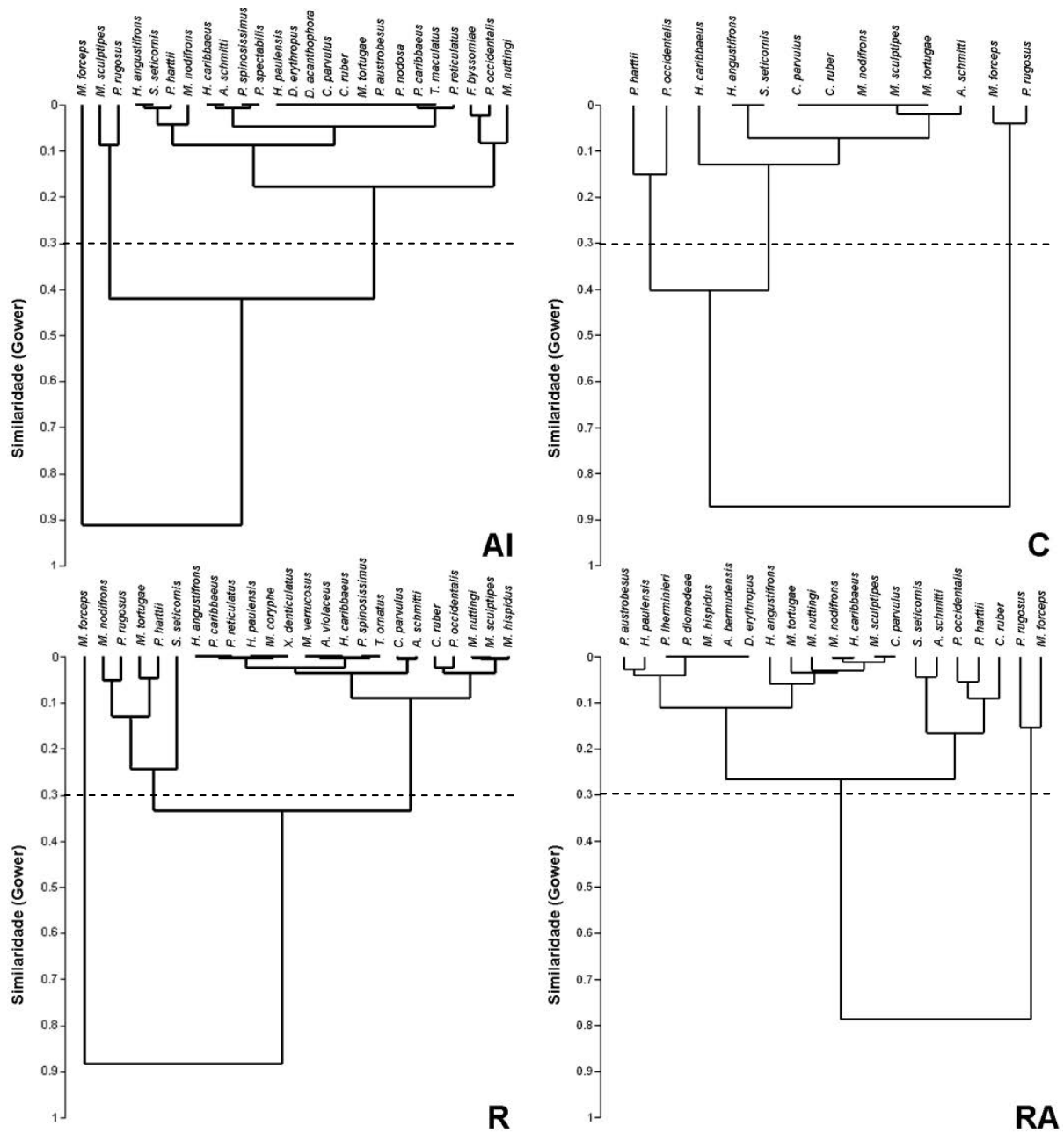


Figura 22 – Agrupamento (Gower – UPGMA) dos caranguejos braquiuros, de acordo com os valores de abundância relativa e ocorrência relativa, registrados na Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. AI= associados a outros invertebrados, C= cascalho, R= rochas, RA= na interface entre rochas e areia.

3.3. DISTRIBUIÇÃO DOS BRACHYURA ENTRE OS DISTINTOS MICROHABITATS

Entre as 32 espécies registradas para o Ilhote das Couves, 12 ocorreram nos quatro microhabitats avaliados, quatro ocorreram em três tipos de microhabitats, seis foram registradas em dois microhabitats e 11 espécies foram capturadas em apenas um microhabitat. Além disso, 10 indivíduos foram identificados somente até o nível de família, sendo todos representantes da família Panopeidae e registrados em três microhabitats diferentes, exceto em associação com outros invertebrados (AI).

Por outro lado, das 34 espécies registradas para a Ilha da Rapada, 13 ocorreram nos quatro microhabitats, duas foram registradas em três diferentes microhabitats, seis foram capturadas em dois microhabitats e 13 espécies ocorreram em apenas um tipo de microhabitat. Nesta localidade foram registrados 18 indivíduos identificados apenas ao nível de família, sendo todos pertencentes à família Panopeidae e registrados nos quatro tipos de microhabitats avaliados.

Entre os Brachyura que foram registrados para os quatro tipos de microhabitats, estão as espécies mais abundantes ao longo de todo o programa amostral, e.g., *M. forceps*, *S. seticornis* e *P. rugosus*. Ao verificar os Brachyura registrados nos quatro tipos de microhabitats, observa-se que foram as mesmas espécies em ambas as localidades amostrais, exceto por *M. nuttingi* que foi registrada para os quatro microhabitats no Ilhote das Couves, mas na Ilha da Rapada não foi registrada no microhabitat C; *C. ruber* e *M. tortugae* que foram registradas para todos os microhabitats na Ilha da Rapada, mas no Ilhote das Couves não foram registradas em AI e em C, respectivamente.

Por outro lado, as espécies registradas em apenas um tipo de microhabitat não foram as mesmas nas duas localidades amostrais, exceto para *F. byssomiae*, *P. lherminieri*, *P. spectabilis* e *T. maculatus*. As 11 espécies que foram registradas para apenas um tipo de substrato no Ilhote das Couves são: *G. vermiculatus*, *P. spinosissimus*, *P. spectabilis* e *T. maculatus* em “AI”; *C. floridanus* em “C”; além de, *G. spinipes*, *M. bicornutus*, *M. hispidus*, *P. rotunda* e *P. lherminieri* em “R”. Enquanto que, as 13 espécies que ocorreram em apenas um tipo de microhabitat na Ilha da Rapada foram: *D. acanthophora*, *P. nodosa*, *P. spectabilis* e *T. maculatus* em “AI”; *A. violaceus*, *M. coryphe*, *M. verrucosus*, *T. ornatus* e *X. denticulatus* em “R”; além de, *A. bermudensis*, *P. diomedae* e *P. lherminieri* em “RA”.

Os caranguejos capturados no Ilhote das Couves, 10 espécies, *S. seticornis*, *M. forceps*, *C. ruber*, *A. schmitti*, *P. harttii*, *P. occidentalis*, *P. rugosus*, *C. parvulus*, *M. sculptipes* e *M. nuttingi*, foram registradas como pertencentes dos grupos A ou B de importância hierárquica, em pelo menos um microhabitat. Para tais espécies, a eficiência na ocupação dos diferentes microhabitats foi testada por meio da análise de correspondência (AC), realizada a partir dos valores de abundância relativa de cada espécie, registrados em cada microhabitat. Por meio dessa análise foram observadas

maiores correspondências entre *C. ruber*, *A. schmitti*, *P. harttii*, *P. occidentalis* e *P. rugosus* com C e RA. Do mesmo modo, houve maior correspondência entre os majóideos *S. seticornis* e *M. forceps* com R e entre os xantóideos *C. parvulus*, *M. nuttingi* e *M. sculptipes* com AI (Figura 23).

Quanto aos caranguejos capturados na Ilha da Rapada, oito espécies foram registradas como integrantes do grupo A ou B, em pelo menos um dos microhabitats analisados, sendo que para *M. nodifrons*, *S. seticornis* e *M. tortugae* houve maior correspondência com R; o xantídeo *M. sculptipes* teve maior correspondência com AI; enquanto que os panopeídeos *P. harttii*, *P. occidentalis* e *P. rugosus* verificou-se maior correspondência com C; e finalmente para *M. forceps* registrou-se correspondência compartilhada entre R, RA e AI (Figura 24).

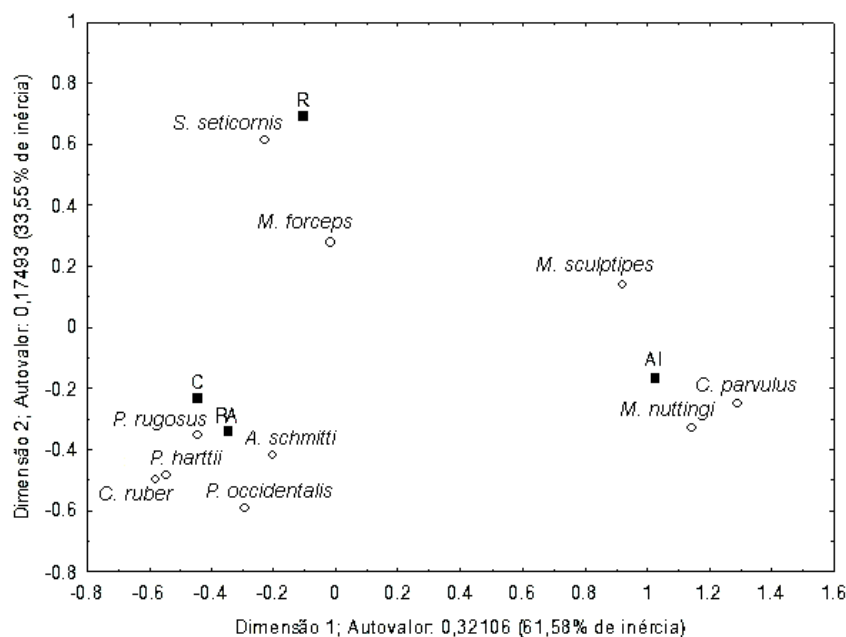


Figura 23 – Análise de correspondência (CA) entre os valores de abundância relativa, registrados para os braquiuros em cada microhabitat do Ilhote das Couves, Ubatuba, São Paulo. (C= cascalho; R= entre rochas; RA= interface entre rochas e areia; AI= associados a outros invertebrados). ○ = Espécies; ■ = Microhabitats.

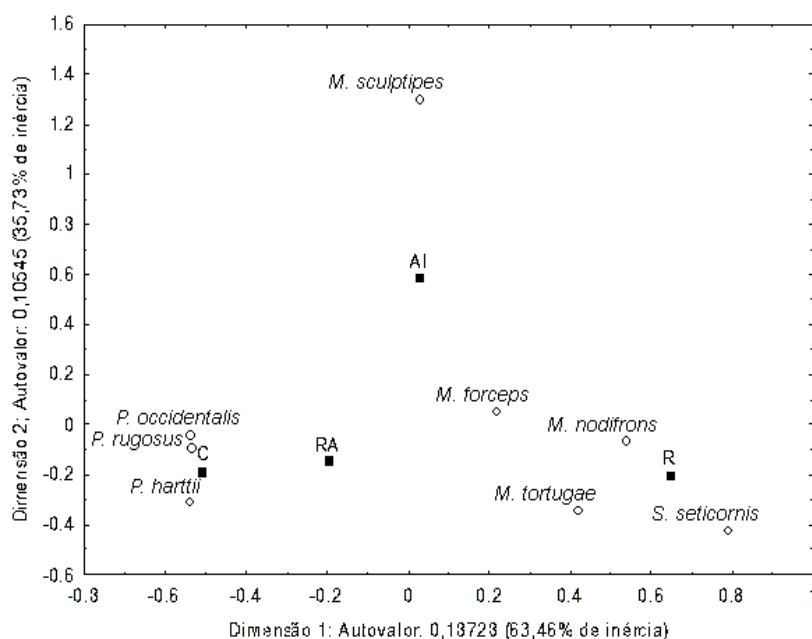


Figura 24 – Análise de correspondência (CA) entre os valores de abundância relativa, registrados para os caranguejos braquiuiros em cada microhabitat da Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. (C= cascalho; R= entre rochas; RA= interface entre rochas e areia; AI= associados a outros invertebrados). ○ = Espécies; ■ = Microhabitats.

Mesmo para as espécies pouco abundantes é possível verificar a existência de tendências, que são visíveis ao observar os valores de abundância relativa registrados para as espécies de uma mesma família, nos distintos microhabitats (Figuras 25 e 26). Nesse sentido, em ambas as localidades amostrais, as tendências de correspondência entre os membros de cada família com um determinado microhabitat são mais claras para as aquelas que foram representadas por um maior número de espécies, tais como Majidae e R, Pilumnidae e AI, Panopeidae e RA e/ou C e entre Xanthidae e AI (Figuras 25 e 26). Outras tendências que devem ser destacadas são da correspondência entre as espécies representantes da família Pinnotheridae com o microhabitat AI, em ambas as localidades amostrais; e entre o portunídeo *C. ruber*, com o microhabitat RA, nas amostras retiradas na Ilha da Rapada (Figuras 25 e 26). Para as outras famílias registradas neste estudo (Dromiidae, Menippidae, Epialtidae e Domeciidae) não foi possível observar nenhuma tendência que pudesse indicar a relação entre as espécies e o tipo de microhabitat que ocupam (Figuras 25 e 26).

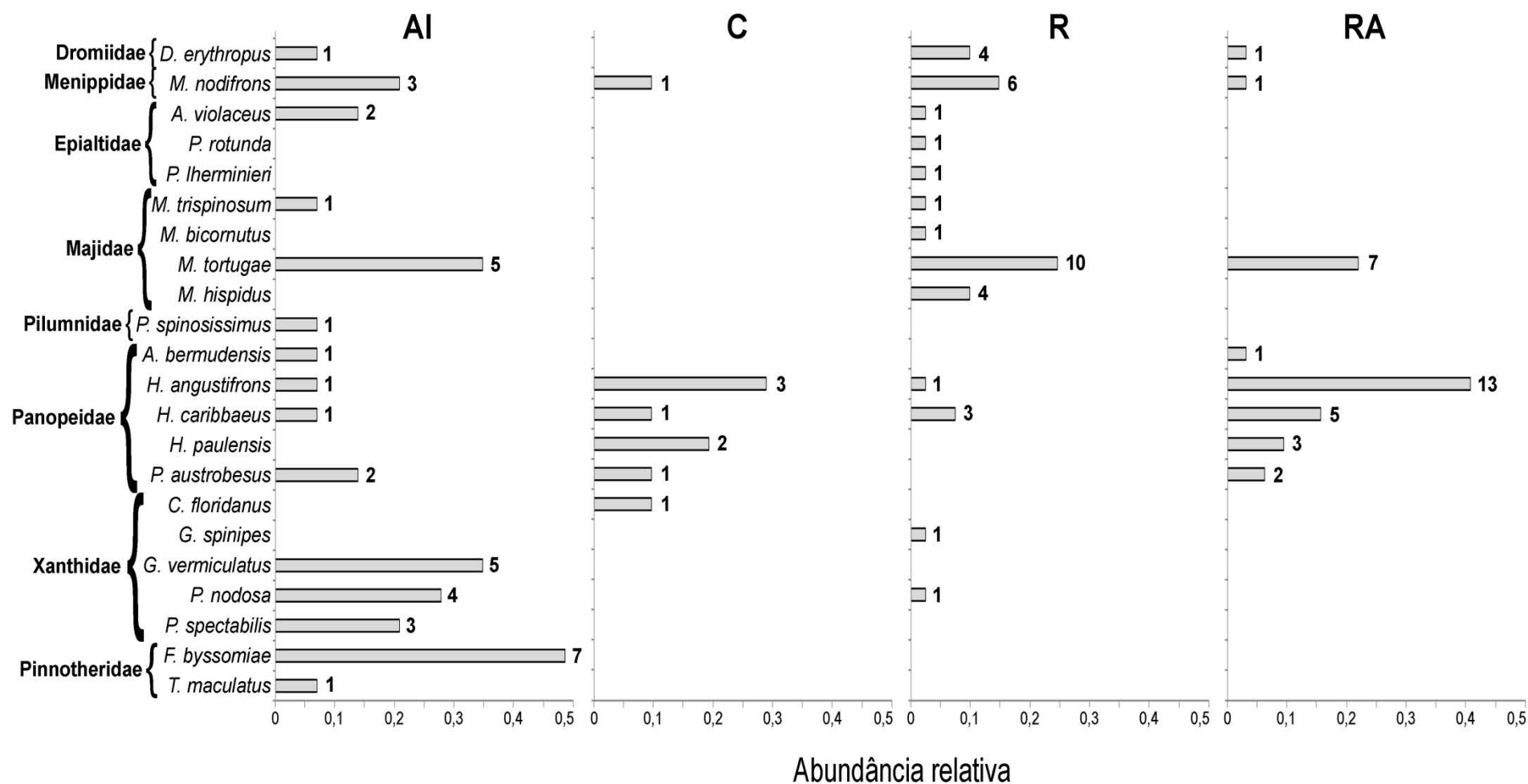


Figura 25 – Abundância relativa por microhabitat, das espécies registradas apenas entre as menos representativas (Grupo C) e capturadas no Ilhote das Couves, Ubatuba, São Paulo. AI= associados a outros invertebrados; C= cascalho; R= entre rochas; RA= interface entre rochas e areia; Número ao lado da barra = abundância absoluta.

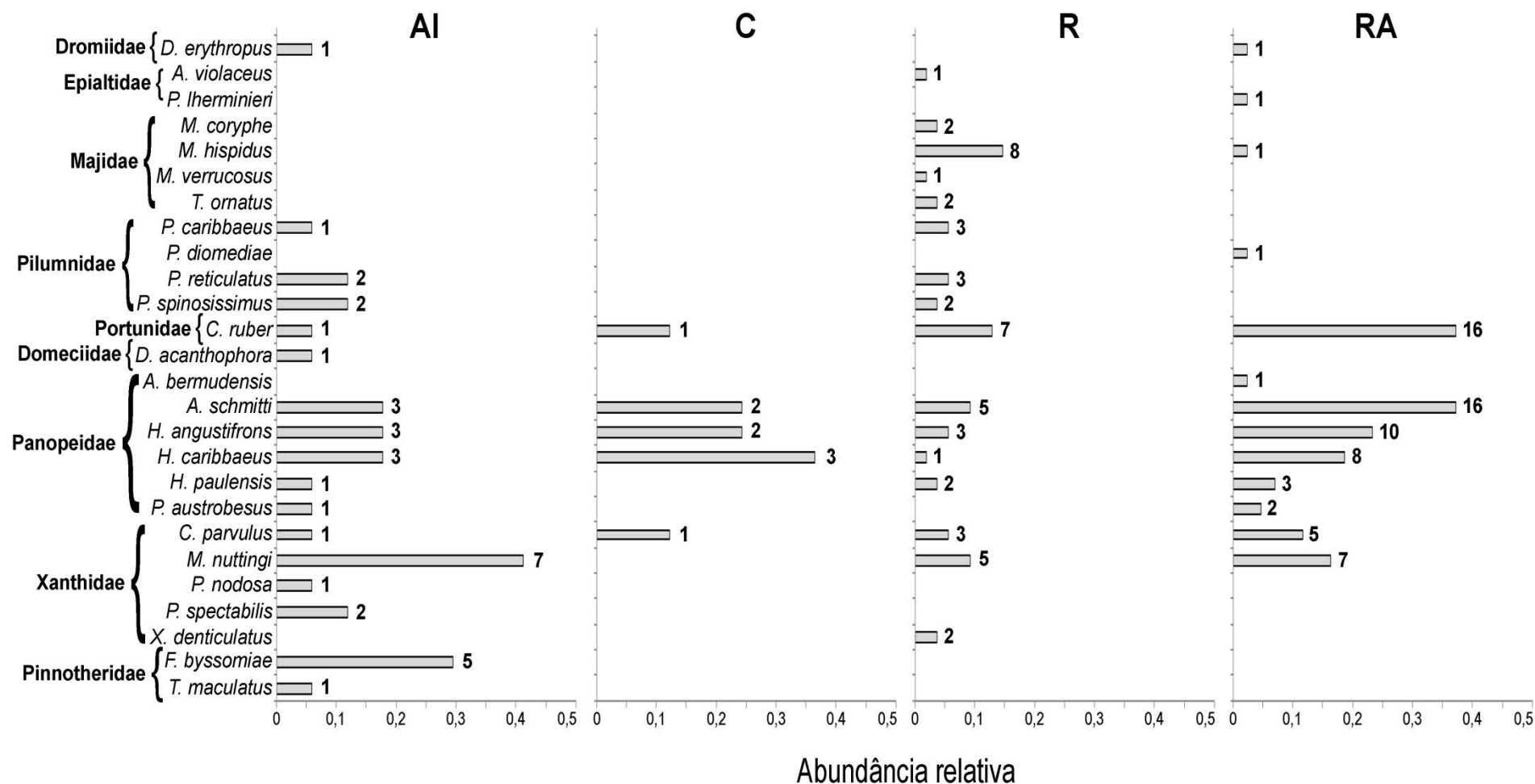


Figura 26 – Abundância relativa por microhabitat, das espécies registradas apenas entre as menos representativas (Grupo C) e capturadas na Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. AI= associados a outros invertebrados; C= cascalho; R= entre rochas; RA= interface entre rochas e areia; Número ao lado da barra = abundância absoluta.

4. DINÂMICA TEMPORAL DAS COMUNIDADES DE BRACHYURA ESTABELECIDAS NO ILHOTE DAS COUVES E ILHA DA RAPADA

4.1 DINÂMICA TEMPORAL DOS PARÂMETROS ECOLÓGICOS DAS COMUNIDADES

A abundância absoluta de caranguejos variou ao longo de todo o programa amostral em ambas as localidades. Para as amostras obtidas no Ilhote das Couves os valores de abundância absoluta variaram entre 30, em julho de 2010, e 70 indivíduos em novembro de 2009 (Tabela 6), com valor médio de $47,4 \pm 10,6$ indivíduos/amostra. Enquanto que, para a Ilha da Rapada, a amplitude de variação da abundância por amostra foi ainda maior. Nesta localidade, a abundância absoluta variou de 26 indivíduos, para as amostras de novembro de 2008 e maio de 2010, até 92 indivíduos capturados em dezembro de 2009 (Tabela 7). Para as amostras obtidas na Ilha da Rapada a abundância absoluta teve valor médio de $53,1 \pm 15,4$ indivíduos/amostra. Não foi registrada diferença significativa do valor médio de indivíduos capturados em cada localidade (Tabela 8).

Com relação à riqueza, para amostras retiradas no Ilhote das Couves, o menor valor, oito espécies, foi registrado para as amostras de setembro e novembro de 2008 e fevereiro e junho de 2010, enquanto que, o maior valor (18 espécies) foi registrado para outubro de 2009, 18 espécies (Tabela 6). Nesta localidade, registrou-se em média $11,3 \pm 2,5$ espécies/amostra. Para as amostras da Ilha da Rapada, a riqueza variou de sete espécies, nas amostras de novembro de 2008, maio de 2009 e julho de 2010, a 17 espécies em junho de 2009 (Tabela 7), com média de $11,2 \pm 2,6$ espécies/amostra, não sendo registrada diferença significativa em relação à riqueza registrada entre as localidades amostrais (Tabela 8).

Tabela 6 – Resultados dos índices ecológicos para cada amostra do Ilhote das Couves, litoral norte do Estado de São Paulo.

Índices	2008					2009								2010										
	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul
Abundância	61	31	55	32	46	59	60	54	44	57	59	48	47	42	49	70	42	47	33	51	43	40	37	30
Riqueza	12	8	14	8	13	13	12	14	13	9	14	12	12	11	18	10	11	11	8	13	9	10	8	9
Diversidade	3.050	2.450	3.270	2.510	3.190	2.990	2.960	3.020	3.340	2.690	3.170	3.080	2.960	2.810	3.430	2.450	2.700	2.700	2.290	2.700	2.470	2.570	2.610	2.210
Equidade	0.852	0.818	0.860	0.836	0.863	0.809	0.824	0.794	0.902	0.848	0.832	0.858	0.826	0.813	0.824	0.737	0.782	0.780	0.763	0.730	0.779	0.773	0.870	0.696
Dominância	0.279	0.323	0.218	0.313	0.261	0.288	0.317	0.370	0.182	0.281	0.305	0.229	0.277	0.381	0.306	0.457	0.333	0.319	0.333	0.451	0.419	0.350	0.324	0.567

Tabela 7 – Resultados dos índices ecológicos para cada amostra da Ilha da Rapada, litoral norte do Estado de São Paulo.

Índices	2008					2009								2010										
	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul
Abundância	47	39	75	26	44	55	72	38	50	26	61	58	52	60	68	92	55	69	50	39	55	57	40	47
Riqueza	8	8	13	7	13	10	13	10	13	7	17	13	12	13	12	10	13	13	13	13	12	8	12	7
Diversidade	1.820	2.480	2.740	2.080	2.860	2.380	2.900	2.470	2.600	1.850	2.960	2.610	2.780	2.490	2.470	2.040	2.960	2.890	2.620	3.080	2.500	2.240	2.940	1.990
Equidade	0.606	0.826	0.740	0.742	0.774	0.717	0.785	0.744	0.704	0.661	0.724	0.704	0.775	0.672	0.690	0.615	0.801	0.781	0.708	0.832	0.697	0.746	0.820	0.707
Dominância	0.660	0.410	0.453	0.539	0.409	0.509	0.417	0.474	0.500	0.615	0.459	0.448	0.308	0.533	0.427	0.478	0.327	0.348	0.460	0.333	0.455	0.474	0.350	0.447

O menor valor (2,21 bits/indivíduo) registrado para o índice de diversidade, nas amostras do Ilhote das Couves, refere-se a julho de 2010; enquanto que, o maior valor (3,43 bits/indivíduo) foi registrado em outubro de 2009 (Tabela 6). A média de diversidade registrada para esta localidade foi de $2,82 \pm 0,34$ bits/indivíduo. Enquanto que, para as amostras da Ilha da Rapada, os valores do índice de diversidade variaram entre 1,82, em agosto de 2008, e 3,08 bits/indivíduo em março de 2010 (Tabela 7), com valor médio de $2,53 \pm 0,37$ bits/indivíduo, valor significativamente menor do que o registrado para o Ilhote das Couves (Tabela 8).

A equidade teve o menor valor (0,696) registrado, entre as amostras do Ilhote das Couves, em julho de 2010; enquanto que o maior valor (0,902) em abril de 2009 (Tabela 6). Nesta localidade, o valor médio de equidade foi de $0,810 \pm 0,050$. Para as amostras obtidas na Ilha Rapada os valores de equidade variaram entre 0,606, registrado em agosto de 2008, e 0,832, em março de 2010 (Tabela 7), com média de $0,730 \pm 0,060$, significativamente menor do que o valor registrado para o Ilhote das Couves (Tabela 8).

O valor de dominância referente a cada mês amostral da Ilha da Rapada foi sempre maior do que o registrado para o mesmo mês para o Ilhote das Couves, com exceção dos meses de dezembro de 2009, março e julho de 2010 (Tabelas 6 e 7). Para as amostras obtidas no Ilhote das Couves os valores de dominância variaram de 0,182, registrado para abril de 2009, até 0,567, registrado em julho de 2010 (Tabela 6), com média de $0,330 \pm 0,080$. Para as amostras da Ilha da Rapada, os resultados de dominância variaram entre 0,308, em agosto de 2009, e 0,660 em agosto de 2008 (Tabela 7). Nesta localidade, o valor médio de dominância foi de $0,450 \pm 0,09$, significativamente maior do que o valor registrado para o Ilhote das Couves (Tabela 8).

Os resultados dos índices ecológicos obtidos para amostras do Ilhote das Couves apontaram correlação significativa ($p < 0,05$) para seis pares de índices: riqueza vs. abundância; riqueza vs. diversidade; riqueza vs. dominância; abundância vs. diversidade; diversidade vs. equidade; e equidade vs. dominância (Tabela 9). Destes pares, riqueza vs. dominância e equidade vs. dominância foram registradas correlação negativa, ou seja, os valores são inversamente relacionados, enquanto que as demais correlações foram positivas (Tabela 9).

A tendência temporal registrada para a riqueza de espécies, referente às amostras do Ilhote das Couves, aponta para um acréscimo gradual na riqueza a partir de setembro/outubro, até meados de abril/maio. A partir daí inicia-se uma diminuição gradual da riqueza até julho/agosto, quando os valores de riqueza voltam a aumentar novamente (Figura 27, A, B e C). Tal tendência foi registrada para os dois anos amostrais, sendo, mais acentuada nas amostras do segundo ano (Figura 27, A, B e C). Tendências temporais, correlatas à obtida para a riqueza, foram registradas para os valores de abundância absoluta (Figura 27, A), diversidade (Figura 27, B) e dominância (Figura 27, C).

Para a variação temporal dos resultados do Ilhote das Couves observou-se uma tendência no aumento dos valores de diversidade foram observados de novembro a março, em ambos os anos amostrais (Figura 27, D e E). Para os resultados de abundância absoluta (Figura 27, D) e equidade (Figura 27, E), também, verificou-se a mesma tendência temporal verificada para a diversidade. Como esperado, a tendência temporal registrada para a equidade foi inversa à tendência temporal obtida para a dominância (Figura 27, F).

Tabela 8 – Comparações estatísticas entre os valores dos índices ecológicos referentes aos braquiuros de cada localidade, Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), litoral norte do Estado de São Paulo. (U = *Mann-Whitney*; p = probabilidade de significância; * = valores significativos).

Relação	U	P
Abundância IC vs. Abundância IR	224	0.190
Riqueza IC vs. Riqueza IR	287	0.991
Diversidade IC vs. Diversidade IR	172	0.017*
Equidade IC vs. Equidade IR	95	< 0,001*
Dominância IC vs. Dominância IR	78,5	< 0,001*

Tabela 9 – Análises de correlação (*Spearman*) entre os valores dos índices ecológicos das amostras do Ilhote das Couves, litoral norte do Estado de São Paulo. Valor da correlação na parte inferior da matriz e probabilidade de significância (p) na parte superior da matriz. (* = valores significativos; R= riqueza; n= abundância absoluta; H'= diversidade; E= equidade; D= dominância).

	R	n	H'	E	D
R	0	0,001*	<0.001*	0,244	0,041*
n	0,613	0	0,011*	0,498	0,166
H'	0,885	0,5086	0	<0,001*	0.802
E	0,247	0,14534	0,62944	0	0.003*
D	-0,421	-0,292	-0,717	-0,841	0

Para o Ilhote das Couves, observaram-se seis pares de índices correlatos (Tabela 9), Por outro lado, para a Ilha da Rapada registrou-se apenas três pares de índices ecológicos com correlação significativa ($p < 0,05$), riqueza vs. abundância absoluta, riqueza vs. diversidade e equidade vs. diversidade, todas elas correlações positivas (Tabela 10), além de uma correlação negativa entre riqueza vs. dominância, marginalmente significativa (Tabela 10).

Tabela 10 – Análises de correlação (*Spearman*) entre os resultados dos índices ecológicos obtidos para as amostras da Ilha da Rapada, litoral norte do Estado de São Paulo. Valor da correlação na parte inferior da matriz e probabilidade de significância (p) na parte superior da matriz. (R = riqueza; n = abundância absoluta; H' = diversidade; E = equidade; D = dominância; * = valores significativos; ** = valor marginalmente significativo).

	R	n	H'	E	D
R	0	0,017*	0.005*	0,294	0,053**
n	0,480	0	0,333	0,346	0,612
H'	0,830	0,206	0	<0,001*	0.510
E	0,223	-0,201	0,666	0	0.435
D	-0,399	-0,109	-0,730	-0,735	0

Para a Ilha da Rapada, os valores de riqueza tenderam a ser maiores de novembro a março de ambos os anos amostrais, assim como o registrado para o Ilhote das Couves. Nesta localidade, registrou-se também um acréscimo de riqueza de março a agosto de 2009 (Figura 28, A e B).

Para a abundância absoluta registrada para a Ilha da Rapada, após abril/maio de 2009, a tendência de acréscimo se manteve até dezembro/janeiro de 2010. A partir de então, a tendência passou a ser de decréscimo da abundância absoluta, sendo inversamente relacionada à tendência temporal da dominância (Figura 28, B). A tendência temporal da diversidade correlacionou-se com as tendências temporais registradas para a riqueza e equidade (Figura 28, C e D).

Entre as análises de correlações realizadas para os resultados de cada índice ecológico, registrou-se uma correlação significativa entre Ilhote das Couves vs. Ilha da Rapada apenas para a riqueza; enquanto que, para a abundância verificou-se uma correlação marginalmente significativa (Tabela 11). Quanto à abundância verificaram-se dois picos no aumento do número de indivíduos, em ambos os anos amostrais e ambas as localidades, sendo o de maior amplitude de novembro a dezembro e um de menor amplitude de junho a julho (Figura 29, A). Por outro lado, mesmo que para a riqueza tenha sido registrada uma maior correlação, não é possível observar uma tendência sazonal tão evidente quanto para a abundância. Entretanto, observa-se que a linha de tendência de acréscimo ou decréscimo do número de espécies segue o mesmo padrão sazonal acima descrito para a abundância (Figura 29).

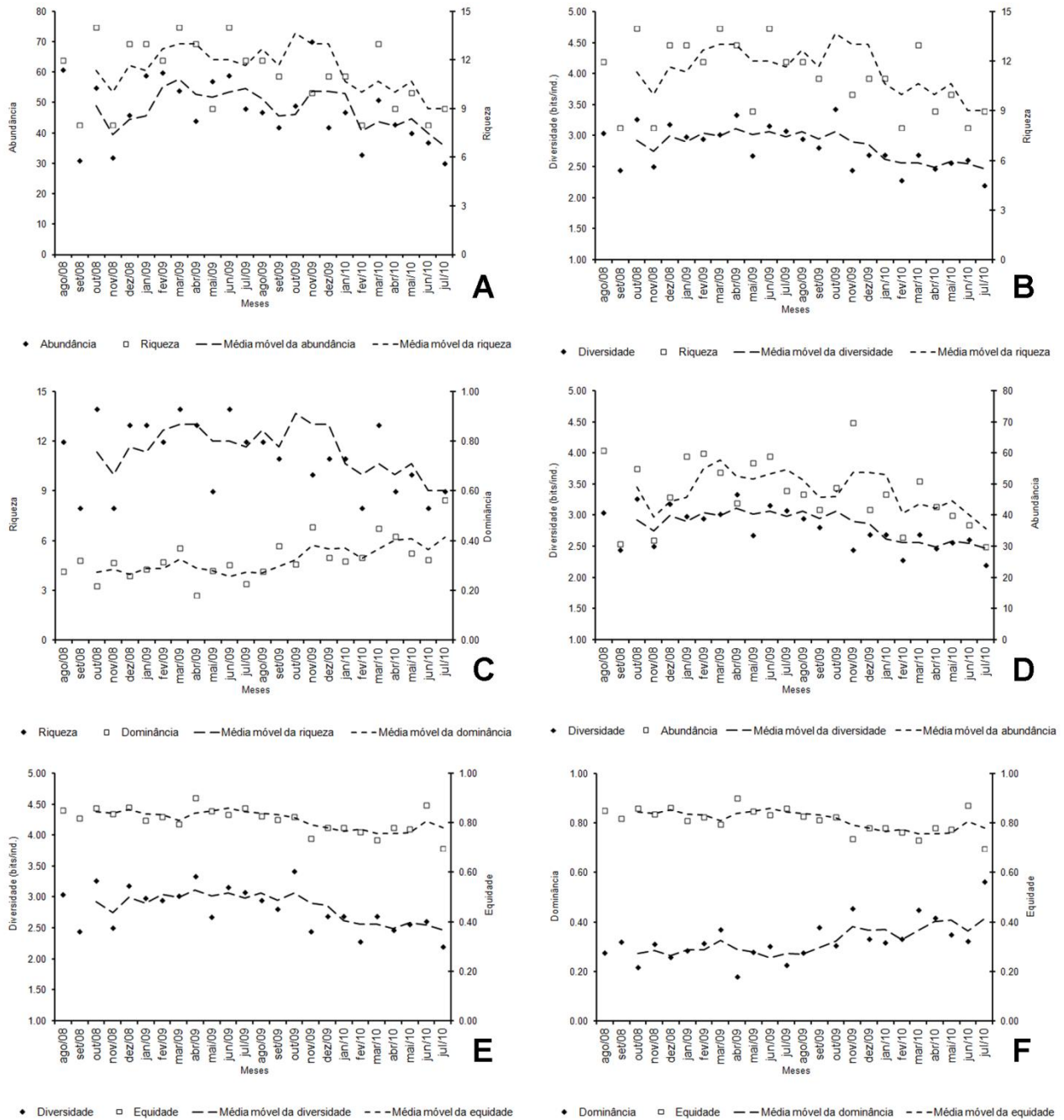


Figura 27 – Tendências temporais observadas para os valores dos índices ecológicos registrados para o Ilhote das Couves, Ubatuba, São Paulo. (Pontos = valores registrados para cada amostra, Linhas = linhas de tendência de média móvel).

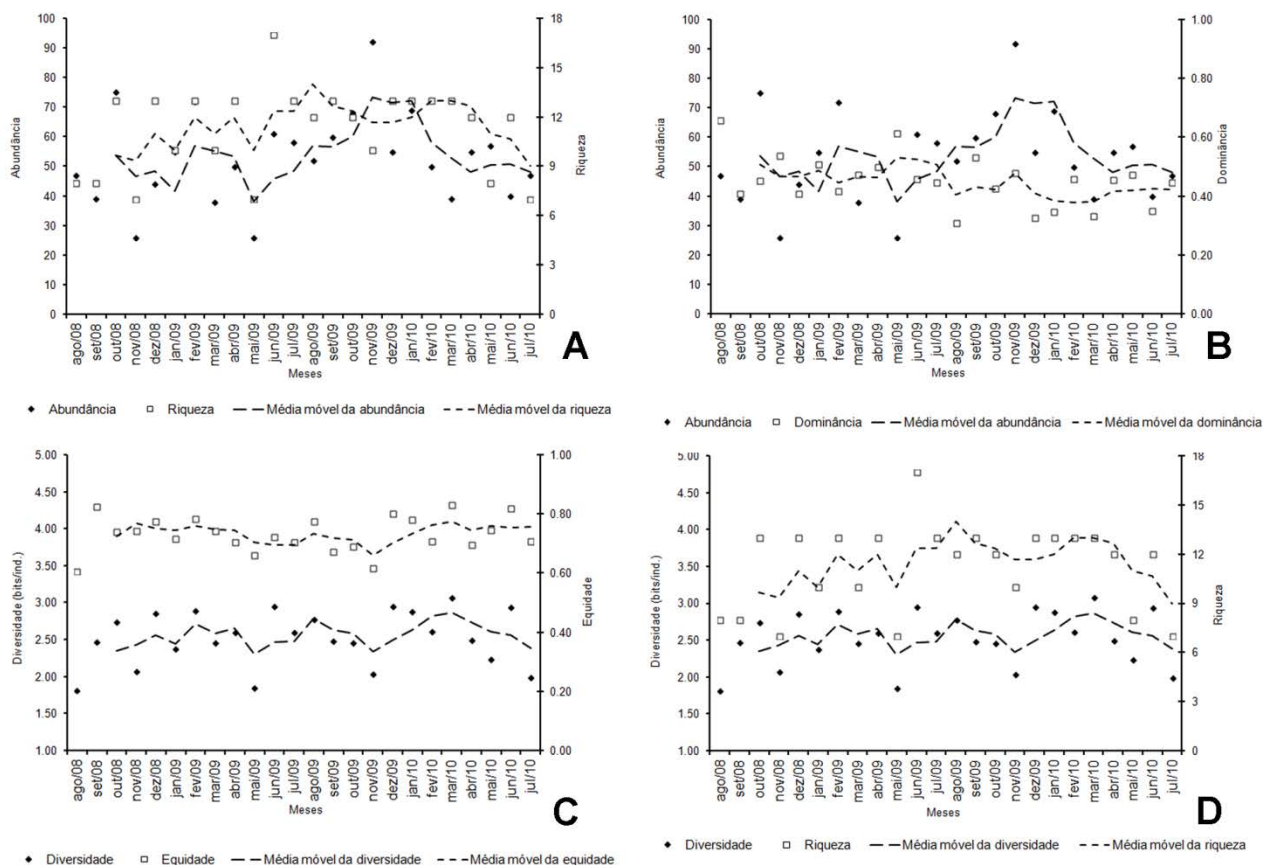


Figura 28 – Tendências temporais observadas para os valores dos índices ecológicos registrados para a Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. (Pontos = valores registrados para cada amostra, Linhas = linhas de tendência de média móvel).

Tabela 11 – Resultados das análises de correlações realizadas com os valores registrados para os índices ecológicos entre as localidades amostrais, Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), litoral norte do Estado de São Paulo. (S = Valor de *Spearman*; *p* = probabilidade de significância; * = valores significativos; ** = valor marginalmente significativo).

Relação	S	<i>p</i>
Abundância IC vs. Abundância IR	0,380	0,066**
Riqueza IC vs. Riqueza IR	0,452	0,026*
Diversidade IC vs. Diversidade IR	0,238	0,262
Equidade IC vs. Equidade IR	-0,057	0,789
Dominância IC vs. Dominância IR	-0,084	0,695

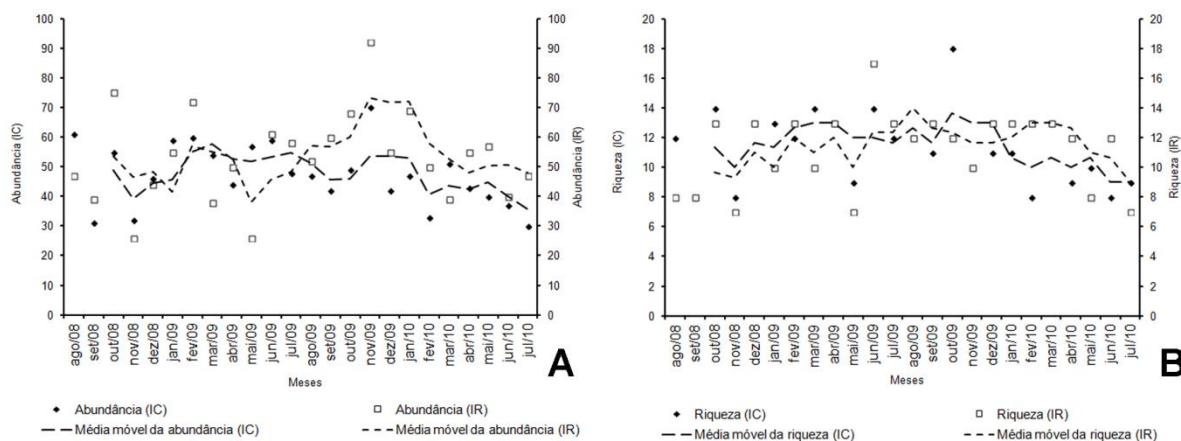


Figura 29 – Tendências temporais observadas para os valores de abundância (A) e riqueza (B) registrados para o Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, Ubatuba, São Paulo. (Pontos = valores registrados para cada amostra, Linhas = linhas de tendência de média móvel, IC = Ilhote das Couves, IR = Ilha da Rapada).

4.2 RELAÇÃO DOS ÍNDICES ECOLÓGICOS COM A SALINIDADE E A TEMPERATURA DA ÁGUA

No Ilhote das Couves, a salinidade variou de 30 em março de 2009, a 36 em agosto e setembro de 2008, e junho de 2009, sendo em média $34 \pm 1,7$. Na Ilha da Rapada a salinidade variou de 31 em maio e junho de 2010 a 36 em agosto e setembro de 2008 e março e junho de 2009, com valor médio de $34 \pm 1,5$. Não foi registrada diferença significativa para os valores de salinidade mensurados em cada localidade (Mann-Whitney, $U = 271,5$, $p = 0,732$). Foram verificadas correlações negativas, marginalmente significativas, entre salinidade vs. dominância no Ilhote das Couves e entre salinidade vs. abundância na Ilha da Rapada (Tabela 12).

A temperatura da água, durante as amostragens no Ilhote das Couves, variou de 14°C em novembro de 2008 a 26°C em março de 2009, sendo em média de $22 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$. Enquanto que na Ilha da Rapada, os valores de temperatura variaram de 13°C em novembro de 2008 a 25°C em abril e maio de 2009, com média de $22 \pm 2,4^{\circ}\text{C}$. Também não foi registrada diferença significativa para os valores de temperatura mensurados em cada localidade (Mann-Whitney, $U = 282$, $p = 0,907$). Não foi verificada a correlação entre os valores registrados de temperatura da água, com nenhum dos resultados dos índices ecológicos, para ambas as áreas amostrais (Tabela 12).

Os valores registrados para salinidade e temperatura indicam a predominância da Águas Costeiras (AC) durante o período amostral, sendo observadas exceções para agosto e setembro de 2008, meses nos quais há indícios de uma maior reflexo das Águas Tropicais (AT) e, ainda, em novembro e dezembro de 2008 e março de 2010, sendo registrados valores que indicam uma maior

representatividade das Águas Centrais do Atlântico Sul (ACAS), nas duas localidades amostrais (Figura 30).

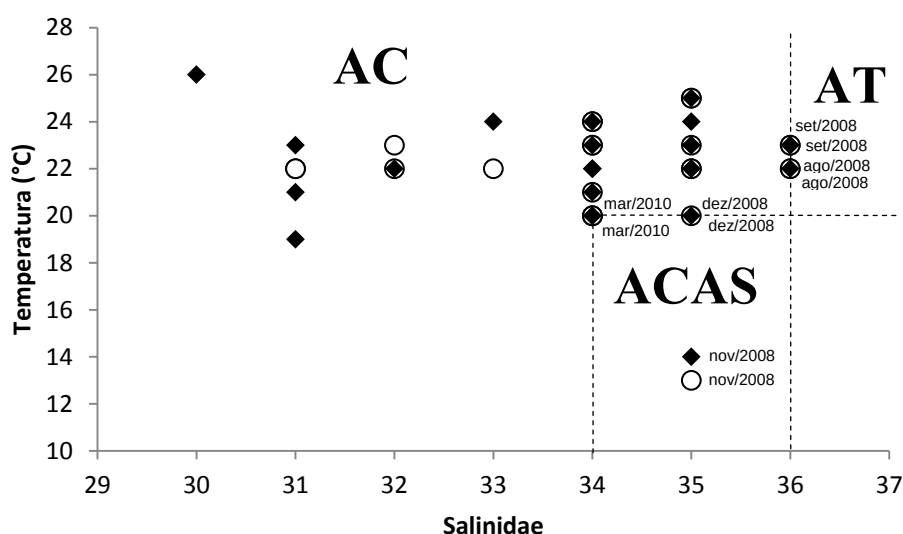


Figura 30 – Diagrama T-S dos valores de temperatura e salinidade da água, registrados, de agosto de 2008 a julho de 2010, no Ilhote das Couves e Ilha da Rapada, Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. AC = Águas Costeiras; AT = Águas Tropicais; ACAS = Águas Centrais do Atlântico Sul.

Tabela 12 – Resultados das análises de correlações realizadas com os valores dos índices ecológicos entre as localidades amostrais, Ilhote das Couves (IC) e Ilha da Rapada (IR), litoral norte do Estado de São Paulo. (S = Valor de *Spearman*; *p* = probabilidade de significância; * = valores significativos; ** = valor marginalmente significativo).

Relação	IC		IR	
	S	<i>p</i>	S	<i>p</i>
Salinidade vs. Abundância	0,061	0,774	-0,368	0,076**
Salinidade vs. Riqueza	-0,123	0,564	-0,169	0,427
Salinidade vs. Diversidade	0,031	0,882	-0,251	0,236
Salinidade vs. Equidade	0,334	0,109	-0,210	0,324
Salinidade vs. Dominância	-0,391	0,058**	0,232	0,273
Temperatura vs. Abundância	0,224	0,292	0,161	0,452
Temperatura vs. Riqueza	0,119	0,578	0,038	0,858
Temperatura vs. Diversidade	0,103	0,630	-0,020	0,923
Temperatura vs. Equidade	0,037	0,861	-0,234	0,270
Temperatura vs. Dominância	0,053	0,803	0,064	0,766

Por meio dos valores registrados no Ilhote das Couves observa-se uma tendência temporal, na qual há um decréscimo nos valores de salinidade e o aumento da dominância de novembro a março de ambos os anos amostrais (Figura 31, A). Para a Ilha da Rapada, observa-se uma tendência temporal semelhante, entre os valores de salinidade e de abundância de caranguejos capturados (Figura 31, B).

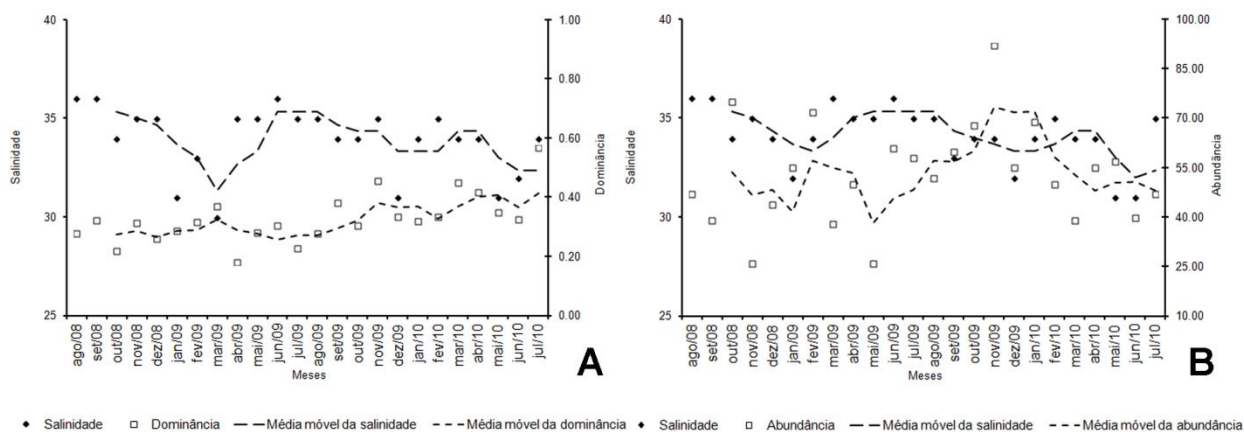


Figura 31 – Tendências temporais observadas entre os valores de salinidade e os de dominância para o Ilhote das Couves (A) e entre salinidade e abundância para a Ilha da Rapada (B), Ubatuba, São Paulo. (Pontos = valores registrados para cada amostra, Linhas = linhas de tendência de média móvel).

Discussão

1. DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DOS BRACHYURA EM MACROESCALA

1.1 COMPOSIÇÃO

Com o presente estudo, ao todo há quatro áreas insulares do litoral norte do Estado de São Paulo que apresentam investigações direcionadas à carcinofauna do sublitoral rochoso. Mantelatto *et al.* (2004a) estudaram a composição de braquiuros do sublitoral rochoso e arenoso da Ilha Anchieta e Alves *et al.* (2012a) analisaram a biodiversidade de caranguejos e siris do sublitoral rochoso do Arquipélago da Vitória. Estes estudos registraram distintos números de espécies em cada uma das áreas, como segue: 37, 42, 34 e 32 para a Ilha Anchieta, Vitória, da Rapada e das Couves, respectivamente.

Uma das possíveis explicações para a diferença na riqueza de braquiuros entre as áreas distintas, como a apontada acima, pode ser a relação espécie-área. Browne (1983) sugeriu que há uma relação não-linear entre o número de espécies (riqueza) e a área. Tal sugestão é apoiada em duas possíveis explicações, presentes na literatura, sobre a relação espécie-área: 1) que esta relação deve-se a um efeito da amostragem, uma vez que os organismos estão distribuídos aleatoriamente no espaço, sugerindo, portanto que em uma maior área amostral deve ser obtido um maior número de espécies (MacArthur & Wilson, 1963, 1967); 2) que maiores áreas tendem a ter uma maior diversidade de habitats, que por sua vez sustentam uma maior quantidade de diferentes espécies (Williams, 1943; Lack, 1969).

Assim, o estudo realizado por Alves *et al.* (2012a) no arquipélago da Vitória foi o que registrou o maior número de espécies e, também, no qual foram realizadas amostras abrangendo uma maior área, em sete localidades amostrais, ao redor deste arquipélago. Enquanto que Mantelatto *et al.* (2004a) amostraram apenas duas localidades da Ilha Anchieta e, além disso, também capturaram caranguejos comuns do sublitoral arenoso, e.g., *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) e *Leucippa pentagona* H. Milne Edwards, 1833. No presente estudo, as amostragens foram realizadas somente em uma única área do sublitoral rochoso de cada ilha.

Além da diferença em relação ao número de espécies registrado para cada região, observam-se também diferenças quanto à composição, sendo que em todas as ilhas foi capturada ao menos uma espécie, que não ocorreu nas demais, inclusive para o Ilhote das Couves, onde foi registrada a menor riqueza. Tal resultado pode indicar um alto grau de especificidade de distribuição ecológica para algumas espécies; entretanto, destaca-se que ainda são necessárias investigações que possam contribuir para o conhecimento dos fatores moduladores da distribuição espacial dos Brachyura em macroescala, neste tipo de ambiente, ou seja, dos fatores responsáveis pela distribuição do “pool” de espécies entre as localidades do litoral do Estado de São Paulo.

Com relação às ilhas que foram estudadas neste estudo, embora tenha sido registrado um maior número de espécies para a Ilha da Rapada, a maior diversidade taxonômica foi obtida para o

Ilhote das Couves. Tal fato deveu-se principalmente, por de ter sido registrado um menor número de espécies por gênero e/ou família nas amostras do Ilhote das Couves em comparação ao registrado para a Ilha da Rapada.

Nesse sentido, sugere-se que a diferença registrada na diversidade taxonômica entre as áreas amostrais seja consequência de haver, em cada uma delas, distintos padrões de competição entre espécies de um mesmo gênero. Elton (1946) postulou que o pequeno número de espécies por gênero em uma comunidade local, quando comparado ao banco de espécies regional, é uma evidência de exclusão competitiva entre as espécies congênicas, sendo que tais espécies geralmente são similares ecologicamente e, assim, tendem a competir pelos mesmos recursos. Contudo, o número de espécies congênicas coocorrentes deve ser menor, quando a competição por um recurso limitado for o principal processo ecológico atuante (Webb *et al.*, 2002).

Ao observar a tendência de que há um maior número de espécies congênicas para a Ilha da Rapada, pode-se levantar a hipótese de haver algum recurso que seja limitado para os braquiuros no Ilhote das Couves, o que justificaria o menor número de espécies congênicas para essa localidade. Neste caso, o principal recurso limitado aos organismos que vivem no sublitoral rochoso é o espaço (Dayton, 1971; Witman & Dayton, 2001). Pode-se esperar, também, que a competição não seja o principal processo ecológico atuante sobre a comunidade de braquiuros estabelecida no sublitoral rochoso da Ilha da Rapada. Tal suposição pode indicar, de que nessa localidade há uma maior ação de um fator perturbador agindo sobre a comunidade de braquiuros.

Como outra consequência para a diferença na diversidade taxonômica registrada entre as áreas amostrais, sugere-se que a região do Ilhote das Couves deva ter maior importância ao se pensar em áreas para conservação da biodiversidade de Brachyura. Visto que, alguns estudos ressaltam que a extinção de espécies sem parentes filogeneticamente próximos traz como consequência uma maior perda de informação genética, quando comparada a uma extinção de espécies com parentes filogeneticamente próximos (*e.g.*, May, 1990; Williams *et al.*, 1991).

Além da composição taxonômica, o tamanho dos indivíduos das espécies que compõem a comunidade também é um importante aspecto para descrever a estrutura e funcionamento dessas. Para ambas as localidades, os caranguejos capturados foram predominantemente de pequeno porte. Característica esta, também, registrada por Alves *et al.* (2012a) para os caranguejos do sublitoral rochoso no arquipélago da Vitória, o que indica que esta predominância possa ser resultado de forças seletivas, as quais ao longo do processo evolutivo atuaram de modo com que as espécies de menor porte alcançassem maior sucesso na utilização dos recursos disponíveis nesse ambiente, como sítios de alimentação e de refúgio.

A menor abundância de espécies de grande porte, registrada neste estudo, pode estar relacionada, ainda, com: 1) o procedimento amostral, por exemplo, *M. hispidus* forrageia

principalmente durante o período noturno (observação pessoal), *M. nodifrons* ocorre em maior densidade na região do entremarés (ver, Fransozo *et al.*, 2000; Oshiro, 1999; Alves *et al.*, 2013b) e *C. ruber* é uma espécie que faz rápidas natações de fuga, o que diminui o percentual de captura durante coletas manuais (observação pessoal); 2) a menor densidade desses caranguejos, como consequência de haver menor quantidade de sítios de refúgio de grande porte por unidade de área, 3); a maior necessidade energética de espécies de maiores tamanhos corpóreos o que implica em uma maior área para obtenção de alimento, que de acordo com a teoria de forrageio, o tamanho da área de que um indivíduo de uma determinada espécie necessita, afeta a densidade e o comportamento da população (McNab, 1963; MacArthur & Levins, 1964; Krebs, 2008).

Assim, comparando-se o tamanho dos caranguejos de cada área amostral, os maiores indivíduos e a maior média de tamanho referem-se aos indivíduos obtidos na Ilha da Rapada e tais resultados podem estar relacionados com duas principais hipóteses:

- 1) Considerando que a comunidade estabelecida em Ilha da Rapada está sobre maior perturbação física, devido ao maior hidrodinamismo que caracteriza a região, os braquiuros podem experimentar menor ação de predadores, e assim poderiam atingir maiores tamanhos e/ou os caranguejos maiores teriam o hábito críptico minimizado, o que aumentaria o sucesso de captura dos mesmos durante este estudo. Segundo Witman & Grange (1998), o sucesso de predação é menor durante a ação de fatores perturbadores de origem física.
- 2) Na Ilha da Rapada pode haver uma menor oferta de sítios de refúgio para caranguejos de pequeno porte, em consequência da menor quantidade de rochas pequenas nesta localidade. De acordo com Witman & Dayton (2001) e Jackson (2010), forças hidrodinâmicas podem remover ou depositar pequenas rochas, de acordo com as características locais.

No geral, é possível sugerir que as diferenças registradas entre as áreas amostrais, referentes à composição e à diversidade taxonômica, sustentam a hipótese de que as comunidades de caranguejos estabelecidas no sublitoral rochoso de cada uma dessas ilhas possuem estrutura própria, que foram moldadas e são mantidas por meio de distintas intensidades, frequência e/ou duração de fatores perturbadores de ação local.

1.2 ORGANIZAÇÃO HIERÁRQUICA DA COMUNIDADE

Os resultados sobre a abundância de *M. forceps* nas amostras do Ilhote das Couves e Ilha da Rapada estão de acordo com outros estudos realizados por Mantelatto *et al.* (2004a, b); Alves (2009), Alves *et al.* (2012c), os quais apontam este majóideo como a espécie mais abundante do sublitoral rochoso ló litoral do Estado de São Paulo. Entretanto, destaca-se que a abundância

relativa de *M. forceps* registrada nas amostras do Ilhote das Couves foi similar ao verificado por Mantelatto *et al.* (2004b) para a fauna de caranguejos da Ilha Anchieta. Enquanto que o resultado da abundância relativa de *M. forceps* nas amostras da Ilha da Rapada assemelhou-se ao registrado por Alves (2009) para os caranguejos do sublitoral rochoso da Ilha da Vitória.

Essa diferença, quanto ao padrão de abundância de *M. forceps* nas ilhas do litoral norte do Estado de São Paulo, pode ser devido às características hidrodinâmicas locais, como um agente perturbador para a carcinofauna estabelecida no sublitoral rochoso. Uma vez que cada localidade (Ilha Anchieta, arquipélago da Vitória, Ilhote das Couves e Ilha da Rapada) possui características próprias, tais como, o grau de exposição à ação de ondas, ventos e correntes locais. Nesse sentido, ressalta-se que forças hidrodinâmicas, geradas pela arrebentação das ondas, podem agir como agentes perturbadores sobre organismos estabelecidos no sublitoral (Witman & Dayton, 2001), em distintas intensidades, frequências e/ou duração, de acordo com as oscilações na direção e intensidade dos ventos na região. Variações na intensidade, frequência e/ou duração de ação de um determinado agente perturbador, tanto no espaço, quanto no tempo são capazes de modificar padrões de equilíbrio de uma população, comunidade ou ecossistema (Connel & Sousa, 1983).

Consequentemente, em locais com uma menor ação de agentes perturbadores, as relações interespecíficas são intensificadas, e.g., competição (Dayton, 1971; Sousa, 2001). Neste caso, a menor ação de forças hidrodinâmicas deve favorecer a competição de outros braquiuros frente a *M. forceps*, que é o caranguejo dominante no sublitoral rochoso na região.

Nesse sentido, sugere-se que *S. seticornis* seja um forte competidor em localidades com menor hidrodinamismo, equiparando-se a *M. forceps* na disputa pelos recursos disponíveis, principalmente, os sítios de refúgio. Esta hipótese é reforçada pelos resultados das comparações intraespecíficas da abundância de *M. forceps* e *S. seticornis*, registrada em cada localidade. Haja visto que *M. forceps* foi mais abundante na Ilha da Rapada, enquanto que, *S. seticornis* foi mais abundante no Ilhote das Couves, onde quase se equiparou a *M. forceps*. Estes majóideos, também estiveram entre os caranguejos mais abundantes em outros estudos que trataram sobre a carcinofauna do sublitoral rochoso de ilhas na costa brasileira (e.g., Mantelatto *et al.*, 2004b; Gaeta *et al.*, 2011; Alves *et al.*, 2012a).

As populações de *Panopeus rugosus* parecem não ser moduladas pelos mesmos agentes perturbadores, visto que não foi registrada diferença significativa da abundância desse panopeídeo entre as áreas amostrais, o que pode ser um indicativo de que *P. rugosus* não compete fortemente pelos mesmos recursos explorados por *S. seticornis* e *M. forceps*. O substrato é tratado como o principal recurso disputado pelos organismos que habitam o sublitoral rochoso, principalmente na forma de sítios de alimentação e refúgio, sugerindo que *P. rugosus* ocupa preferencialmente diferentes habitats em relação aos ocupados por *S. seticornis* e *M. forceps*.

Os resultados de ocorrência relativa das espécies por localidade, também reforçam a sugestão de que a comunidade de braquiuros registrada para a Ilha da Rapada estava sobre maior impacto de algum fator perturbador e em menor equilíbrio, em comparação com a comunidade registrada para o Ilhote das Couves. Ressalta-se que para a Ilha da Rapada apenas *M. forceps* ocorreu em todas as amostras e para o Ilhote das Couves as três espécies mais abundantes foram registradas em todas as amostras. Além disso, para a Ilha da Rapada registrou-se um maior número de espécies, que foram capturadas em apenas uma amostra ao longo do programa amostral, comparado com o registrado para o Ilhote das Couves.

A baixa frequência de ocorrência e baixa abundância registradas para várias espécies (e.g., *P. lherminieri*, *T. maculatus*, *G. vermiculatus*, *M. trispinosum*, *P. rotunda*, *M. bicornutus*, entre outras) podem ser atribuídas a alguns fatores, tais como 1) registro de espécie acidental, quando a captura é consequência de uma ocorrência não-natural; 2) registro de espécie rara, a qual possui como característica formar população pouco densa; 3) registro de espécie críptica, ou seja, espécie que habita fendas de rochas e locais de difícil acesso, ou ainda que se camufle no substrato onde vive. De acordo com Endler (1988), um padrão de coloração críptica minimiza a probabilidade de detecção do animal contra o fundo ambiental.

O agrupamento das espécies em grupos hierárquicos de importância ecológica facilitou a interpretação da estruturação das comunidades em cada localidade. No geral as comunidades registradas em cada localidade apresentaram estrutura muito similar, com as espécies podendo ser agrupadas em três grupos hierárquicos. O grupo C esteve representado por um maior número de espécies, o grupo B sendo representado por um número intermediário de espécies e o grupo A representado por poucas espécies.

A organização das comunidades em grupos hierárquicos de importância também tornou evidente o grande domínio de *M. forceps* em Ilha da Rapada, onde este majóideo não se agrupou com nenhuma outra espécie. Desta forma, constituindo-se na espécie mais importante da comunidade, representando o grupo A. Por outro lado, para o Ilhote das Couves, o grupo A constituiu-se por *M. forceps*, *P. rugosus* e *S. seticornis*, o que pode indicar uma maior eficiência competitiva de *S. seticornis* frente a *M. forceps* nessa localidade, como sugerido anteriormente. Com a configuração dos grupos hierárquicos, reforça-se a hipótese de que a comunidade de caranguejos estabelecida no sublitoral rochoso de Ilha da Rapada está sobre maior impacto de algum fator perturbador, em comparação com o registrado para Ilhote das Couves. De acordo com Dayton (1971), na ausência de fatores perturbadores um grupo mais restrito de espécies mostra-se capaz para competir pelo recurso escasso.

Com a menor representatividade de *M. forceps* nas amostras do Ilhote das Couves, além das consequências na constituição do grupo A, o grupo B constituiu-se por um maior número de

espécies, em relação ao registrado para Ilha da Rapada. Consequentemente, o grupo C constituiu-se de um menor número de espécies para o Ilhote das Couves em comparação com o registrado para Ilha da Rapada. Estas são evidências de que *M. forceps* seja a espécie estruturadora da comunidade.

1.3 CARACTERIZAÇÃO DOS CONJUNTOS DE INDIVÍDUOS

Cabe ressaltar, que neste tópico, apenas as espécies representantes dos grupos hierárquicos A e B de cada localidade, foram consideradas.

Assim, com relação aos caranguejos capturados na região do Ilhote das Couves, sugere-se que apenas *M. forceps*, *S. seticornis*, *P. rugosus* e *C. parvulus* tiveram um número de indivíduos suficientes para representar as populações estabelecidas nessa região. Torna-se, fica evidente que tais espécies utilizam os recursos disponíveis no sublitoral rochoso para o desenvolvimento de todo o ciclo de vida pós-larval, uma vez que os indivíduos capturados foram bem distribuídos em todas as categorias demográficas e não foram registrados desvios significativos na razão sexual.

Para outras espécies, tais como *P. harttii*, *C. ruber*, *M. tortugae*, *H. angustifrons*, *M. nodifrons* e *H. caribbaeus*, sugere-se que estas também utilizem os recursos do sublitoral rochoso durante todo o ciclo de vida pós-larval, embora o baixo número de indivíduos registrados aqui para tais espécies diminua o poder desta sugestão. Uma exceção é *C. ruber*, com baixa frequência de indivíduos jovens, o que pode ser um indicativo de que o recrutamento juvenil desta espécie ocorra em outro ambiente ou que, alternativamente, ocorre em um microhabitat específico do sublitoral rochoso, diferente dos investigados durante este estudo.

Finalmente, ainda em relação aos braquiuros registrados para a região do Ilhote das Couves, sugere-se que *P. occidentalis*, *M. sculptipes*, *A. schmitti* e *M. nuttingi*, possam utilizar algum microhabitat específico para o recrutamento e desenvolvimento de suas formas juvenis, uma vez que registrou-se um predomínio de indivíduos maduros para estas espécies. Assim, acredita-se que o microhabitat utilizado deva ser adjacente, ou mesmo, dentro dos limites do sublitoral rochoso, considerando o pequeno porte desses animais o que deve implicar em um limitado poder de migração durante a vida pós-larval.

Para as espécies da Ilha da Rapada verificaram-se características similares às registradas para aquelas do Ilhote das Couves, quanto à distribuição dos indivíduos por categoria demográfica e sexo. A partir desses resultados, sugere-se que as espécies explorem igualmente os recursos disponíveis no sublitoral rochoso em ambas as localidades. A única diferença significativa observada ocorreu com *P. rugosus*, para o qual foi registrado um desvio significativo na razão sexual a favor das fêmeas. Este fator pode ser reflexo da ação, isolada ou conjunta, de distintos fatores intrínsecos e/ou extrínsecos à espécie, *e.g.*, taxas de mortalidade, longevidade, comportamento e migração diferencial entre os sexos (Wenner, 1972; Gable & Crooker, 1977;

Botelho *et al.*, 2001). Contudo, tendo em vista o hábito de vida críptico que esse caranguejo apresenta durante a fase pós-larval, que hipoteticamente limita a migração, sugere-se que os machos de *P. rugosus* possam estar sobre uma maior pressão de algum fator perturbador.

A caracterização dos indivíduos capturados em relação ao sexo e categoria demográfica buscou produzir informações sobre em qual fase do ciclo de vida cada espécie utiliza os recursos disponíveis no ambiente em questão. Nesse sentido, vários estudos vêm sendo desenvolvidos com o principal objetivo de se entender o uso de distintos habitats entre representantes de diferentes categorias demográficas, relacionando a seleção de habitats durante o assentamento larval, as taxas de mortalidade em cada tipo de habitat, assim como, a dispersão juvenil entre habitats adjacentes (Fernández *et al.*, 1993; Eggleston & Armstrong, 1995; Flores & Negreiros-Fransozo, 1998; Moksnes, 2002; Moksnes & Heck, 2006; Alves *et al.*, 2013b). Porém, este tipo de estudo ainda é necessário, visto que as publicações estão limitadas a poucas espécies.

Contudo, os resultados obtidos são de grande relevância para uma maior compreensão sobre o ciclo de vida pós-larval das espécies que ocorrem no sublitoral rochoso da região, e podem servir de base para o delineamento de estudos populacionais sobre tais espécies. Além disso, destaca-se que os resultados indicam que alguns caranguejos, tais como *M. nodifrons*, *C. ruber*, *M. nuttingi* e *M. sculptipes*, apesar de serem relativamente abundantes, podem explorar os recursos disponíveis desse ambiente apenas em determinadas fases do ciclo de vida pós-larval.

2. RELEVÂNCIA ECOLÓGICA DOS “MICROHABITATS” SELECIONADOS A PRIORI PARA OS BRACHYURA

Por meio das análises realizadas é possível sugerir que todos os microhabitats selecionados *a priori* possuem relevância ecológica para os Brachyura estabelecidos no sublitoral rochoso, assim, podem ser considerados microhabitats ecologicamente válidos. Tal sugestão baseia-se no fato de que foram verificadas distintas unidades bióticas para cada tipo de microhabitat investigado, este mesmo critério de avaliação de relevância ecológica foi utilizado por Le Hir & Hily (2005).

Nesse sentido, os resultados de quatro diferentes análises apoiam a validação dos “microhabitats” avaliados: 1) registrou-se, em geral, menos de 70% similaridade, na composição de caranguejos, entre cada par de microhabitat avaliado, com uma exceção entre C vs. RA nas amostras do Ilhote das Couves, entre os quais se registrou cerca de 80% de similaridade; 2) a composição de braquiuros assemelhou-se mais entre amostras provenientes do mesmo tipo de microhabitat de distintas localidades amostrais, do que provenientes de uma mesma localidade, mas de microhabitats distintos; 3) ausência de sobreposição significativa na composição de braquiuros registrados em cada tipo de microhabitat, pela ordenação de nMDS e *a posteriori* por ANOSIM; 4) diferenças em relação ao número de espécies acumuladas em cada tipo de microhabitat, indicando

que além de serem compostos por distintas espécies, pode haver um número máximo de espécies aptas a ocupar cada tipo de microhabitat. Com base nas análises deste estudo, considera-se que os microhabitats selecionados *a priori* possuem relevância ecológica para a fauna de braquiuros e que, portanto, distribuem-se de forma não-aleatória entre os distintos microhabitats no sublitoral rochoso do litoral norte paulista.

Deve-se considerar, também, que os microhabitats estudados apresentam características distintas, principalmente, em relação à complexidade estrutural, apesar de este atributo não ter sido avaliado neste estudo. Vários estudos vêm comprovando a importância da complexidade estrutural dos microhabitats, que pode estar diretamente relacionada à ocupação dos mesmos (Moksnes, 2002; Le Hir & Hily, 2005; Moksnes & Heck, 2006).

Nesse sentido, sugere-se que há uma menor diferença de complexidade estrutural entre RA e C, considerando o maior valor de similaridade na composição dos Brachyura registrado para estes microhabitats, em ambas as localidades amostrais. Além disso, nas amostras do Ilhote das Couves a similaridade registrada entre RA e C foi ainda maior, quando comparado ao registrado para o conjunto amostral proveniente da Ilha da Rapada, o que pode ser resultado de uma menor diferença em relação à complexidade dos microhabitats C e RA nesta localidade.

Por outro lado, para AI e R os valores de similaridade registrados sugerem que esses microhabitats possuem grandes diferenças estruturais, tanto entre si, quanto em relação a C e RA, uma vez que AI e R foram ocupados por espécies pouco frequentes e/ou ausentes nos demais tipos de microhabitats. Além disso, sugere-se que AI e R sejam os habitats mais complexos estruturalmente e que, portanto, os caranguejos sofreriam menor risco de predação, favorecendo o maior número de espécies registrado para estes microhabitats. De acordo com Palma *et al.* (1998), animais vágéis podem responder às pressões de predação selecionando habitats com menor risco, ou seja, aqueles que tipicamente são mais complexos.

Finalmente, uma vez que os caranguejos ocupam diferencialmente os tipos de microhabitats disponíveis no sublitoral rochoso da região do Estado de São Paulo, eleva-se a necessidade da preservação dos distintos tipos de microhabitats presentes neste ambiente, pois os resultados indicaram que cada um destes microhabitats hospeda uma diversidade biológica específica, com caranguejos que cumprem distintos papéis ecológicos para o funcionamento do ecossistema como um todo.

3. DISTRIBUIÇÃO ECOLÓGICA DOS BRACHYURA EM MICROESCALA

Sugere-se que a diferença no número total de caranguejos capturados por microhabitat seja consequência de vários fatores tais como: 1, maior facilidade de visualização e/ou captura dos caranguejos em determinados microhabitats; 2, maior disponibilidade de determinados

microhabitats no sublitoral rochoso, e ainda; 3, maior abundância de caranguejos em determinados microhabitats. Entretanto, embora este seja um grande desafio, estudos futuros devem buscar soluções para minimizar os efeitos da técnica de amostragem, considerando todos os fatores acima e, assim, possibilitar comparações da abundância de cada espécie de braquiuro entre os distintos microhabitats existentes no sublitoral rochoso.

3.1 COMPOSIÇÃO POR MICROHABITAT

O maior número de famílias, gêneros e espécies registrado para AI reflete as variadas características deste tipo de microhabitat, tais como a complexidade e a heterogeneidade dos sítios de refúgio e alimentação. Além disso, o registro de um grande número de espécies em associação com outros invertebrados pode ser consequência das vantagens em se viver em associação com outros organismos, desenvolvendo ou não um padrão simbiótico (Baeza & Thiel, 2003), assim várias espécies registradas neste estudo podem ter se adaptado ao longo do processo evolutivo a esse estilo de vida (*e.g.* *P. spectabilis*, *P. nodosa*, *T. maculatus* e *F. byssomiae*). No outro extremo, C foi o microhabitat para o qual se registrou um menor número de espécies, gêneros e famílias, o que pode indicar maior homogeneidade nos tipos de refúgio e alimento disponíveis aos caranguejos neste microhabitat.

Porém, cabe destacar que a variação na composição entre os distintos tipos de microhabitats se deu exclusivamente por meio da ocorrência de espécies pouco representativas em relação à abundância e ocorrência relativa. No entanto, mesmo se tratando de espécies pouco representativas houve coerência entre a ocorrência de algumas dessas espécies e os microhabitats nos quais as mesmas foram capturadas. Por exemplo, a existência de estreita relação entre espécies de pinoterídeos e xantídeos com outros invertebrados (*e.g.*, esponjas, poliquetos, equinodermatos, briozoários, entre outros) (Melo, 1998; Fransozo *et al.*, 2000; Brown *et al.*, 2005; Bezerra & Coelho, 2006; Hirose, 2012).

As tendências observadas, tanto para o maior número de espécies de panopeídeos em RA, assim como de majídeos em R, ainda carecem de confirmação; mas, para ambos os casos, essa provável relação pode estar associada a certas características morfológicas dos representantes dessas famílias, as quais proporcionariam maior sucesso de ocupação nos referidos microhabitats. Nesse sentido, tanto a forma do dátilo, recurvado e agudo, típica dos majídeos (Williams, 1984; Melo, 1996), assim como a forma do corpo dos panopeídeos, ovalada e achatada dorsoventralmente, típica dos panopeídeos (Williams, 1984; Melo, 1996), podem ser caracteres que favorecem a fixação ao substrato rochoso e ao enterramento no substrato não consolidado, respectivamente. Entretanto, esta é apenas uma hipótese que, ainda, carece de confirmação a partir de estudos detalhados sobre o comportamento desses decápodos.

A análise da diversidade taxonômica de cada um dos microhabitats indicou que AI foi o mais diverso taxonomicamente, em ambas as localidades. Este microhabitat, provavelmente, abriga uma maior diversidade morfológica e consequentemente, desempenha uma maior variedade de papéis ecológicos. Nesse sentido, é possível sugerir que AI apresente uma maior importância ecológica, entre os microhabitats analisados neste estudo. Entretanto, ressalta-se que esta sugestão poderá ser reforçada à medida que se realizem estudos com uma maior abrangência taxonômica.

A menor ação de fatores perturbadores sobre a comunidade registrada para a região do Ilhote das Couves, também pode ser a principal variável explicativa da diferença registrada nos valores de diversidade taxonômica registrados para cada tipo de microhabitat. Assim, em localidades com maior intensidade, periodicidade ou duração de fator perturbador, como sugerido para a Ilha da Rapada em relação ao Ilhote das Couves, deve ser registrada uma menor diversidade taxonômica em cada tipo de microhabitat.

A maior diversidade taxonômica observada para AI deveu-se ao fato de que os caranguejos capturados neste microhabitat são, na maioria, de pequeno porte (classes de tamanho até 14 mm LC). Com isso, sugere-se que a maior riqueza de espécies e diversidade taxonômica registrada nesse microhabitat não deve ter relação obrigatória ou ser resultado de uma maior variedade de tamanhos de sítios de refúgio. Por outro lado, os maiores caranguejos foram registrados em RA e R, se tratando de exemplares adultos de *C. ruber* e de *M. nodifrons*, *M. hispidus* e *M. tortugae*, respectivamente. Tal fato permite sugerir que esses microhabitats são os principais a serem ocupados pelos adultos dessas espécies, sendo esta sugestão corroborada por alguns estudos como Fransozo *et al.* (2000), Cobo & Alves (2009), Mantelatto *et al.* (2009) e Baeza *et al.* (2010).

3.2 ORGANIZAÇÃO HIERÁRQUICA DOS BRACHYURA NOS DISTINTOS MICROHABITATS

A análise da organização hierárquica por microhabitat evidenciou dois aspectos importantes para a compreensão das comunidades de caranguejos estabelecidos no sublitoral rochoso das localidades estudadas: 1) Os caranguejos mais importantes ecologicamente do sublitoral rochoso são mais abundantes e frequentes em apenas um dos tipos de microhabitat, embora possam ocorrer nos quatro tipos de microhabitats; 2) O *status* hierárquico de cada braquiuro em cada tipo de microhabitat (microescala) pode variar de acordo com as características ambientais predominantes de cada localidade (macroescala).

Destaca-se ainda que algumas espécies agrupadas entre as mais importantes do sublitoral rochoso, tais como *S. seticornis*, *C. parvulus*, *P. rugosus*, foram registradas entre as menos importantes em determinados microhabitats, ao diminuir a escala de observação (ver, *S. seticornis* em C na Ilha da Rapada, *C. parvulus* em C e *P. rugosus* em AI ambos, no Ilhote das Couves).

Portanto, fica claro que cada tipo de microhabitat proporciona vantagens e desvantagens que facilitam ou impedem o estabelecimento e a eficiência competitiva destes braquiuros.

Por outro lado, embora *M. forceps* não tenha sido registrado como o caranguejo mais abundante e frequente nos microhabitats do Ilhote das Couves, este majídeo foi representante do grupo A em todos eles, com exceção para o registrado para C, onde *P. rugosus* foi dominante. Desse modo, verifica-se que *M. forceps* não apresenta características que o torne especialista em um determinado tipo de microhabitat, e sim um competidor eficiente em todos os tipos de microhabitats presentes no sublitoral rochoso. Tal verificação indica uma grande dominância, registrada em maior escala de observação, *i.e.*, em uma localidade (tópico 1.2).

Além disso, os resultados indicam que em localidades com uma maior ação de algum fator perturbador, como sugerido para a Ilha da Rapada, *M. forceps* é dominante em um maior número de microhabitats. Na Ilha da Rapada este majídeo foi o mais abundante em três dos quatro microhabitats analisados e o mais frequente em todos os tipos de microhabitats e, como consequência, representou o grupo de maior importância ecológica em todos microhabitats investigados, sugerindo que essa espécie é generalista em relação à ocupação de microhabitats.

Em AI no Ilhote das Couves, *C. parvulus* foi o braquiuro mais abundante e o segundo mais frequente seguido de *M. forceps*. Tal xantóideo foi capturado, principalmente, sobre ou em reentrâncias de corais, como *Mussismilia hispida* (Verrill, 1902) (Scleractinia, Mussidae) e *Madracis decactis* (Lyman, 1859) (Scleractinia, Pocilloporidae). Por outro lado, na Ilha da Rapada, *C. parvulus* foi registrado em menor abundância e frequência em AI, apesar da presença das mesmas espécies de corais. Assim, apesar de não haver registros sobre a abundância de tais corais em cada uma das localidades, sugere-se que a oferta de hospedeiro não seja o principal fator responsável pela diferença na abundância de *C. parvulus* entre as localidades.

Entre os quatro microhabitats analisados, *M. forceps* parece ter a menor eficiência competitiva em C, uma vez que neste tipo de microhabitat *P. rugosus* foi registrado como o mais abundante e frequente em ambas as localidades, o que indica que esse panopeídeo é um forte competidor nesse microhabitat, principalmente, em localidades com maior estabilidade, visto que *P. rugosus* foi dominante nas amostras do Ilhote das Couves, resultando no agrupamento de *M. forceps* entre os braquiuros com importância ecológica intermediária. Tal constatação é reforçada, sendo que em localidades nas quais as comunidades se encontram sobre menor ação de agentes perturbadores abióticos, as relações bióticas, tais como a competição e a predação são intensificadas (Dayton, 1971).

Entre os microhabitats analisados, R parece ser o qual *M. forceps* alcança maior eficiência competitiva, considerando os valores de abundância e ocorrência registrados em ambas as localidades. Apesar disso, no Ilhote das Couves, *S. seticornis* e *M. forceps* foram agrupados com

cerca de 95% de similaridade em relação à abundância e ocorrência, sendo os representantes do grupo de maior importância ecológica, o que permite sugerir que o domínio nesse microhabitat é compartilhado por esses majóideos. Além disso, o fato de *S. seticornis* ser tão representativo nesse tipo de microhabitat em Ilhote das Couves pode ser reflexo de uma maior aptidão que esse caranguejo apresenta em habitar fendas de rochas em localidades mais abrigadas, entretanto, esta sugestão ainda carece ser testada.

Finalmente, em RA, *P. rugosus* e *M. forceps* foram os braquiuros representantes do grupo de maior importância ecológica, em ambas as localidades amostrais, apesar dos valores registrados de abundância e ocorrência dessas espécies terem variado entre as localidades amostrais. A habilidade de *P. rugosus* em habitar e competir por recursos disponíveis em RA parece não diferir entre as localidades, uma vez que os valores de abundância e ocorrência registrados em cada ilha são similares. Por outro lado, *M. forceps* parece ter maior potencial competitivo na Ilha da Rapada, considerando a diferença nos valores registrados tanto de abundância como de ocorrência dessa espécie nas duas localidades. O alto poder competitivo de *M. forceps* parece ser exercido, principalmente, contra alguns dos caranguejos representantes do grupo B de importância ecológica, tais como, *P. occidentalis* e *S. seticornis*, o que resultou na ausência de um grupo de espécies com importância ecológica intermediária em RA na Ilha da Rapada.

No geral, verificou-se, para ambas as localidades amostrais, que uma ou duas espécies foram dominantes em cada tipo de microhabitat. A partir de tal constatação fica evidenciado que os braquiuros registrados, neste estudo, como os mais importantes ecologicamente são responsáveis por estruturar as “subcomunidades” formadas em cada um dos microhabitats. Verificou-se, também, um pequeno número de espécies com importância ecológica intermediária em cada tipo de microhabitat, entre uma e seis espécies, as quais parecem ser as mais afetadas em condições ambientais que favorecem as espécies dominantes. Desse modo, tais espécies tendem a se agrupar com as espécies de menor importância ecológica.

Por conseguinte, para todos os tipos de microhabitats, em ambas as localidades, registrou-se um grande número de espécies pouco abundantes e frequentes, porém, com representantes de diversas famílias. Assim, os caranguejos mais raros de cada “subcomunidade” são os responsáveis pela maior diversidade de funções ecológicas desempenhadas em cada microhabitat, uma vez que, entre eles há representantes de diversos tamanhos e hábitos. Neste sentido, ressalta-se a importância de se preservar e monitorar as espécies menos representativas, mas que juntas devem desempenhar um maior número de funções ecológicas ao ecossistema como um todo.

3.3 DISTRIBUIÇÃO DOS BRACHYURA ENTRE OS DISTINTOS MICROHABITATS

Observou-se uma tendência de que as espécies mais abundantes serem registradas nos quatro tipos de microhabitats. Parece óbvio que, ao estar apta a habitar uma maior variedade de microhabitats, a espécie apresente uma característica limitante a menos, ou seja, espaço para viver, o que pode favorecer sua abundância. Neste caso, pode haver um ajuste na distribuição dos membros da população a fim de habitar os microhabitats nos quais os indivíduos estarão sob menor ação dos agentes perturbadores, bióticos e abióticos, podendo resultar em uma menor mortalidade.

Entretanto, mesmo que várias espécies estejam aptas a ocupar os quatro microhabitats, sugere-se que apenas *M. forceps* seja, de fato, generalista em relação à ocupação dos distintos tipos de microhabitats avaliados, sendo esta sugestão baseada nos resultados obtidos tanto da análise de correspondência quanto nos resultados da organização hierárquica por microhabitat. Por outro lado, para os outros caranguejos que foram registrados entre os mais abundantes, sugere-se que existem características próprias a cada espécie que favorecem a um maior *fitness* em um determinado microhabitat, resultando em uma preferência em ocupar um ou outro local e, com isso, em um padrão de distribuição não-aleatório.

Os adultos de *M. nodifrons*, *S. seticornis* e *M. tortugae* foram capturados quase que exclusivamente em R, entretanto, no Ilhote das Couves, *M. nodifrons* e *M. tortugae* foram obtidos com maior abundância em AI. O uso diferenciado dos microhabitats do sublitoral rochoso ao longo do ciclo de vida desses caranguejos, também foi verificado por Alves *et al.* (2013b), com *M. nodifrons*, que evidenciou o uso de diferentes tipos de substratos biogênicos, entre os exemplares de distintos tamanhos e categorias demográficas.

Os xantídeos *C. parvulus*, *M. nuttingi* e *M. sculptipes* foram capturados em maior abundância em AI, em ambas as localidades, com uma exceção observada para *C. parvulus* na Ilha da Rapada. Com isso, deve-se considerar que nessa localidade esse caranguejo foi pouco abundante. Esses xantídeos foram capturados, principalmente, em reentrâncias e espaços entre os corais *M. hispida* e *M. decactis*, os quais são muito comuns nas duas localidades. Tais resultados podem indicar a estreita relação destes braquiuros com os outros invertebrados, sendo o hábito preferencial desses caranguejos, enquanto que os registros em outros microhabitats podem ter sido oportunistas.

Ainda em relação às espécies mais representativas, *C. ruber* foi registrado em maior abundância em RA, enquanto que os panopeídeos *A. schmitti*, *P. harttii*, *P. occidentalis* e *P. rugosus* em C e/ou RA. O siri *C. ruber* ocorreu em todos os microhabitats do sublitoral rochoso e pode utilizar esses locais durante o comportamento de forrageamento, embora esse ocorra em maior abundância a interface entre o substrato consolidado e não-consolidado, onde utiliza refúgios

formados por rochas e rápidas natações para fugir de prováveis predadores (observação pessoal). Por outro lado, os panopeídeos em questão foram capturados em maior abundância enterrados no substrato não-consolidado, na interface com o substrato rochoso e/ou entre cascalho, o qual na maioria das vezes foi encontrado depositado nessa interface. Neste caso, sugere-se que tais espécies passem grande parte do tempo enterradas em RA e/ou C, onde se alimentam e estão mais escondidos de predadores e façam apenas pequenos deslocamentos.

Com base nos resultados da abundância relativa das espécies menos representativas (grupo C) bem como, nas discussões acima sobre a distribuição ecológica dos caranguejos mais representativos no sublitoral rochoso, torna-se possível sugerir que cada família de braquiuros ocupa com maior eficiência competitiva um determinado tipo de microhabitat. Nesse sentido, observou-se 1) uma maior riqueza de majídeos em R; 2) maior abundância relativa de piluminídeos em AI; 3) maior abundância relativa de panopeídeos em C e/ou RA; 4) maior riqueza e abundância relativa de xantídeos em AI; e 5) os pinoterídeos só foram registrados em AI.

Destacam-se algumas espécies que foram registradas com baixa abundância, mas com clara relação com o tipo de microhabitat, como é o caso de *G. vermiculatus* e *P. nodosa*, as quais foram capturadas quase que exclusivamente em associação com o coral *M. decactis*, o que indica uma estreita associação entre essas espécies, e ainda, *P. spectabilis* que foi capturada apenas em associação com *Palythoa caribaeorum* Duchassaing & Michelotti, 1860 (Anthozoa, Sphenopidae). Esta última pode estar relacionada com a coloração críptica que este xantídeo possui em associação com este antozoário (observação pessoal). Além desses, *F. byssomiae* foi capturado apenas em associação com bivalves da família Limidae Rafinesque, 1815. Entretanto, esse pinoterídeo também pode ser encontrado em associação com outros bivalves (Melo, 1996), destacando-se ainda, que os bivalves foram encontrados na maioria das vezes em R (observação pessoal).

Com isso, a semelhança na distribuição das espécies representantes de cada família registrada, entre os tipos de microhabitats analisados, pode indicar um padrão moldado ao longo do processo evolutivo, devido à manutenção de determinados caracteres morfológicos e comportamentais que favoreceram a utilização de um mesmo microhabitat. Assim, características estruturais típicas de cada microhabitat, como conformidade e grau de heterogeneidade, podem favorecer o estabelecimento de determinados morfotipos e assim selecionar determinadas categorias demográficas e/ou espécies (Underwood & Chapman, 1996; Le Hir & Hily, 2005; O'Donnell & Denny, 2008; Jackson, 2010). Além disso, as características estruturais de cada microhabitat podem estar diretamente relacionadas à suscetibilidade em relação aos agentes perturbadores, bióticos e/ou abióticos (Witman, 1985; Sousa, 2001).

4. DINÂMICA TEMPORAL DAS COMUNIDADES DE BRACHYURA ESTABELECIDAS NO ILHOTE DAS COUVES E ILHA DA RAPADA

Os tópicos anteriores deste estudo apontaram para uma série de diferenças entre as comunidades de braquiuros estabelecidas em cada localidade, apesar da proximidade entre essas regiões, cerca de quatro quilômetros, e além de ambas fazerem parte de uma mesma região biogeográfica (Boschi, 2000) e consequentemente, em larga escala, estarem sob a mesma dinâmica hidrológica (Castro-Filho *et al.*, 1987; Silveira *et al.*, 2000). Assim, ressalta-se a importância de buscar reconhecer os fatores de ação local, responsáveis pela modulação da dinâmica temporal das comunidades de caranguejos, estabelecidas no litoral norte do Estado de São Paulo.

4.1 DINÂMICA TEMPORAL DOS PARÂMETROS ECOLÓGICOS DAS COMUNIDADES

Nos tópicos anteriores discutiu-se a diferença entre as estruturas das comunidades estabelecidas no Ilhote das Couves e na Ilha da Rapada, que são reforçadas aqui pelos distintos valores médios de diversidade, equidade e dominância. Assim, sugere-se que a ação de fatores perturbadores sobre a comunidade de cada região, modula a estrutura dessas comunidades, principalmente, por meio de alterações nos padrões de diversidade, equidade e dominância. Por outro lado, não se registrou diferença significativa entre as áreas amostrais, para os valores de abundância e riqueza, o que indica que tais parâmetros possam ser mais conservativos, não sendo tão afetados pela ação dos fatores perturbadores atuantes sobre essas regiões.

Nesse sentido, outros resultados que corroboram para as sugestões acima são os obtidos por meio das análises de correlações, realizadas para cada índice ecológico, entre as localidades amostrais. Por essas análises foram verificadas correlações significativas apenas para a abundância absoluta e riqueza, demonstrando que esses parâmetros variam temporalmente de forma similar entre as áreas amostrais e sazonalmente. Assim, fica evidente que os fatores moduladores de tais parâmetros não são locais, uma vez que indicam atuar de modo similar em ambas as localidades. Por outro lado, o inverso é sugerido para a diversidade, equidade e dominância, *i.e.*, com a ausência de relação entre os resultados registrados em cada ilha, sugere-se que a variação temporal de tais parâmetros também seja afetada por fatores moduladores de ação local.

Para ambas as localidades verificaram-se correlações positivas entre riqueza e abundância absoluta, o que indica que esses parâmetros variam no tempo de maneira similar. Além disso, para esses parâmetros, observou-se um padrão sazonal com dois picos anuais, nos meses que correspondem ao final da primavera e início do verão e final de outono e início do inverno. De acordo com Pires-Vanin *et al.* (1993), nesses dois períodos a região é afetada pela intrusão da ACAS na região costeira e por eventos de resuspensão de sedimentos causados pela passagem de

frentes frias, que enriquecem primariamente a coluna d'água e secundariamente o bentos. Ainda segundo esses autores, a região de Ubatuba apresenta condições subtropicais nítidas durante o verão, diretamente relacionadas à intrusão da ACAS sobre a plataforma continental e é nessa época que a macro e megafauna bêntica registram seus valores máximos de biomassa e abundância, corroborando para o observado nesse estudo, para ambas as localidades.

A sazonalidade obtida para a riqueza e abundância absoluta também é válida para a diversidade, uma vez que foram registradas correlações positivas entre a riqueza e a diversidade, para ambas as localidades. Além disso, a diversidade correlacionou-se positivamente com a equidade, o que indica que a diversidade varia temporalmente de acordo com a igualdade na abundância das espécies registradas. Por outro lado, não se obteve relação entre a diversidade e a dominância, ou seja, a variação na abundância relativa de *M. forceps* não resulta diretamente em variação na diversidade. Assim, pode-se concluir que a diversidade varia de acordo com a riqueza e abundância relativa dos caranguejos que alteram a equidade, com exceção de *M. forceps*. Tal sugestão tem ainda maior sustentação para a região da Ilha da Rapada, onde não se registrou correlação entre equidade e dominância.

Neste caso, sugere-se que a comunidade que está sujeita a uma maior ação de agentes perturbadores, deve ter uma menor taxa de competição interespecífica, sendo a comunidade dominada por um grupo mais restrito de espécies com maior aptidão em resistir tal instabilidade. Este deve ser o principal motivo pelo qual não se registrou correlação entre dominância e equidade para os resultados da Ilha da Rapada. O menor poder competitivo dos demais caranguejos frente à *M. forceps*, também, pode ser a resposta para a correlação positiva registrada entre abundância e dominância, apenas nas amostras provenientes da Ilha da Rapada.

Os padrões sazonais observados neste estudo apontam para o incremento na abundância, riqueza, diversidade e equidade, em dois períodos principais: no fim de primavera e início do verão e no fim do outono e início do inverno. Tal padrão sazonal corrobora com o registrado por diversos estudos realizados com comunidades de crustáceos decápodos no litoral norte do Estado de São Paulo, *e.g.*, Fransozo *et al.* (1998), Mantelatto & Fransozo (2000), Bertini & Fransozo (2004), Mantelatto *et al.* (2004b), Bertini *et al.* (2010), Alves *et al.* (2012c).

Portanto, a maior diferença registrada entre as localidades ocorreu com os padrões de dominância. Por esta razão, sugere-se que este seja o principal parâmetro dessas comunidades a ser afetado por fatores perturbadores locais, como o hidrodinamismo. Entretanto, estudos experimentais devem ser realizados com o intuito de quantificar a importância do hidrodinamismo como fator modulador da dominância em comunidades de caranguejos do sublitoral rochoso. Tal conhecimento poderia ser utilizado para a modelagem das populações dos braquiuros dominantes nesse tipo ambiente fornecendo, o que poderia resultar em uma série de informações de extrema importância

ecológica, como por exemplo, o reconhecimento das áreas com menor padrão de dominância e, consequentemente, de grande importância para a conservação biológica.

4.2 RELAÇÃO DOS ÍNDICES ECOLÓGICOS COM A SALINIDADE E A TEMPERATURA DA ÁGUA

Os valores de temperatura e salinidade da água registrados ao longo deste estudo foram coerentes com os padrões sazonais descritos para a região costeira de Ubatuba (ver, Castro-Filho *et al.*, 1987; Pires-Vanin *et al.*, 1993; Sumida *et al.*, 2005), uma vez que tais valores sugerem o predomínio das Águas Costeiras (AC) durante quase todo o período amostral e ocasionalmente maior influência de Águas Tropicais (AT) ou Águas Centrais do Atlântico Sul (ACAS).

Além disso, os resultados obtidos apontam que a salinidade e a temperatura da água oscilam temporalmente, em ambas as localidades, de maneira similar e por isso não devem ser consideradas boas variáveis explicativas para as diferenças registradas entre as comunidades de caranguejos estabelecidas no sublitoral rochoso de cada ilha. Tal resultado era esperado, uma vez que as áreas são próximas e fazem parte de uma mesma região hidrográfica. Assim, reforça-se a importância de fatores locais, tais como o hidrodinamismo. Nesse sentido, Barros-Alves *et al.* (2012) também sugeriram que forças hidrodinâmicas podem modular a estrutura de populações de caranguejos, entretanto, tal estudo tratou de uma espécie que ocorre no entremarés, assim, a real influência dessas forças no estabelecimento, distribuição e variação sazonal destas comunidades ainda deve ser avaliado de modo mais preciso.

Finalmente, as relações inversas registradas entre salinidade vs. dominância para o Ilhote das Couves e entre salinidade vs. abundância para a Ilha da Rapada, podem representar uma tendência sazonal de tais parâmetros, para ambas as localidades, com picos negativos de salinidade e positivos de dominância nas amostras do Ilhote das Couves e de abundância na Ilha da Rapada, nos meses do final do verão de 2009 e 2010. Estas tendências devem estar relacionadas, com o aumento na pluviosidade, característico na região no período de final do verão e com o período de maior abundância da macrofauna bêntica, devido ao enriquecimento do bentos, em termos de matéria orgânica (Pires-Vanin *et al.*, 1993).

Considerações

Finais

A proximidade entre a Serra do Mar e o litoral no norte do Estado de São Paulo resulta em uma linha de costa extremamente recortada, que traz como uma das consequências a presença de diversas enseadas e ilhas. Tal característica geomorfológica proporciona uma grande heterogeneidade ambiental, entre as localidades dessa região, que também pode ser vista por meio das características do sublitoral rochoso, tais como, a inclinação do perfil rochoso, o grau de fragmentação das rochas e a profundidade da interface entre o ambiente rochoso e arenoso.

Além dessas características que foram moldadas ao longo do tempo geológico, muitas outras, de natureza física e de maior dinamismo temporal, diferenciam ambientalmente as localidades do litoral norte do Estado de São Paulo, entre as quais estão: os padrões de circulação de massas d'água nas enseadas, o sentido predominante de entrada de águas oceânicas, a direção predominante de incidência de ventos e ondas.

No geral, os principais resultados obtidos neste estudo se ajustam aos padrões existentes na literatura, sobre o efeito da exposição de comunidades em diferentes graus ação de forças hidrodinâmicas. Assim, sugere-se que a estruturação das comunidades de *Brachyura* varia espacialmente ao longo do litoral norte do Estado de São Paulo, de acordo com as características geomorfológicas de cada localidade e do grau de exposição dessas comunidades aos fatores perturbadores, bióticos (principalmente por predação) e/ou abióticos (e.g., sentido predominante de correntes e ondas). Entretanto, com base nos aspectos geomorfológicos e ambientais que caracterizam as duas áreas amostrais, sugere-se que a comunidade estabelecida na Ilha da Rapada seja mais afetada por forças hidrodinâmicas, originadas pelas ondas e correntes locais.

Nesse sentido, com base nos resultados deste estudo corrobora-se com o descrito na literatura, de que em localidades com maior ação de fatores perturbadores a competição entre espécies que desempenham um mesmo papel ecológico, deve ser menor, favorecendo a ocorrência de um maior número de congêneres. Por outro lado, em localidades mais estáveis ambientalmente, deve haver um menor número de espécies por gênero, mas que podem representar as espécies de maior potencial competitivo. Tal sugestão tem consequência direta no que se refere à diversidade esperada em cada localidade da região.

Outra importante sugestão feita a partir dos resultados obtidos neste estudo é que, em cada localidade, a comunidade de caranguejos que habitam o sublitoral rochoso pode ser dividida em subcomunidades, as quais estão estabelecidas nos diferentes microhabitats desse ambiente. Tal sugestão é feita de acordo com as diferenças registradas para a composição da carcinofauna por tipo de microhabitat proposto. Além disso, mesmo que muitas espécies tenham sido capturadas nos quatro tipos de microhabitats avaliados, observou-se que esses caranguejos podem estar mais aptos a competir em um determinado microhabitat, uma vez que foram registrados como representantes de distintos grupos hierárquicos em cada tipo de microhabitat ocupado. A única exceção foi

registrada para *M. forceps*, que foi abundante e frequente em todos os tipos de microhabitat, assim, sendo considerado generalista em relação à ocupação de microhabitats do sublitoral rochoso. Tal resultado pode ser a principal explicação para o domínio desse majídeo neste tipo de ambiente.

Ainda com base nos resultados da organização hierárquica das subcomunidades, foi possível sugerir que algumas espécies podem ser mais susceptíveis à ação dos fatores perturbadores que modulam localmente as comunidades estudadas. Assim, destaca-se que na literatura a susceptibilidade dos organismos aos agentes perturbadores, geralmente esta associada às características de cada espécie (*e.g.*, morfologia, tamanho e comportamento) e de cada tipo de microhabitat que as mesmas ocupam (*e.g.*, heterogeneidade e complexidade estrutural).

Considerando que a região da Ilha da Rapada é mais afetada por forças hidrodinâmicas, em comparação com a região do Ilhote das Couves, sugere-se que *S. seticornis* seja uma espécie menos efetiva competitivamente em tais condições, em comparação com *M. forceps*, que foi ainda mais dominante nas amostras da Ilha da Rapada. Por outro lado, além da abundância de *P. rugosus* não ter sido significativamente diferente entre as localidades, a estrutura das subcomunidades estabelecidas nos microhabitats C e RA variaram menos entre as localidades, o que pode indicar que os caranguejos que habitam tais microhabitats estariam menos susceptíveis às forças hidrodinâmicas. Porém, somente com estudos experimentais em campo pode-se, futuramente, comprovar a importância dessas forças hidrodinâmicas como fatores perturbadores que modulam a estrutura da comunidade e subcomunidades de Brachyura.

Contudo, durante este estudo ficou ainda mais evidente a defasagem de conhecimento acumulado em estudos realizados no Brasil, em relação aos crustáceos decápodos estabelecidos no sublitoral rochoso, em comparação ao conhecimento já adquirido para as espécies deste mesmo grupo que habitam os ambientes de mediolitoral, supralitoral e sublitoral não-consolidado. Assim, alguns dos principais desafios para os estudos futuros são: 1) adequação do método amostral, para que seja possível responder em qual tipo de microhabitat há uma maior abundância de caranguejos; 2) providenciar uma metodologia com a qual sejam mensuradas as principais forças hidrodinâmicas atuantes em cada tipo de microhabitat; 3) realizar experimentos a fim de testar a susceptibilidade dos caranguejos à predação, quando estabelecidos em cada tipo de microhabitat; 4) testar a susceptibilidade dos caranguejos à predação quando expostos à ação de fatores perturbadores de origem hidrodinâmica.

Bibliografia

- Almeida, A.O.; Guerrazzi, M.L. & Coelho, P.A. 2007. Stomatopod and decapod crustaceans from Camamu Bay, state of Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 1553: 1-45.
- Alves, D.F.R. 2009. Estrutura e dinâmica da comunidade de caranguejos braquiúros e porcelanídeos (Crustacea, Decapoda) do sublitoral consolidado da região da Ilha da Vitória, Ilhabela, litoral norte do estado de São Paulo, Brasil. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 140p.
- Alves, D.F.R.; Cobo, V.J. & Melo, G.A.S. 2006. Extension of the geographical distribution of some brachyuran and porcellanid decapods (Crustacea) to the coast of the State of São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4): 280-283.
- Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P.; Cobo, V.J.; Lima, D.J.M. & Fransozo, A. 2012a. Checklist of the brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda) in the rocky subtidal of Vitória Archipelago, southeast coast of Brazil. *Check List*, 8(5): 940-950.
- Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P.; Teixeira, G.M. & Cobo, V.J. 2012b. Mithracinae (Decapoda: Brachyura) from the Brazilian coast: Review of the geographical distribution and comments on the biogeography of the group. *Nauplius*, 20(1): 51-62.
- Alves, D.F.R.; Carvalho, M.C.R.; Barros-Alves, S.P. & Cobo, V.J. 2012c. Brachyuran crabs (Decapoda, Brachyura) associated with the green sponge *Amphimedon viridis* (Demospongiae) from Itaguá beach, south-eastern coast of Brazil. *Crustaceana*, 85(4-5): 497-512.
- Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P.; Lima, D.J.M.; Cobo, V.J. & Negreiros-Fransozo, M.L. 2013a. Brachyuran and anomuran crabs associated with *Schizoporella unicornis* (Ectoprocta, Cheilostomata) from southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85(1): 245-256.
- Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P.; Fransozo, V.; Bertini, G. & Cobo, V.J. 2013b. Importance of biogenic substrates for the stone crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Brachyura: Eriphoidea). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3): 459-467.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6: 1109-1122.
- Baeza, J.A. & Thiel, M. 2003. Predicting territorial behavior in symbiotic crabs using host characteristics: a comparative study and proposal of a model. *Marine Biology*, 142: 93–100.
- Baeza, J.A.; Bolaños, J.A.; Fuentes, S.; Hernandez, J.E.; Lira, C. & López, R. 2010. Molecular phylogeny of enigmatic Caribbean spider crabs from the *Mithrax–Mithraculus* species complex (Brachyura: Majidae: Mithracinae): ecological diversity and a formal test of genera monophyly. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(4): 851–858.

- Barreto, A.V.; Coelho, P.A. & Ramos-Porto, M. 1993. Distribuição geográfica dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) coletados na plataforma continental do norte e nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 10(4): 641-656.
- Barros-Alves, S.P.; Alves, D.F.R. & Cobo, V.J. 2012. Comparison of the population biology of *Epialtus bituberculatus* from two rocky shores with distinct hydrodynamic patterns. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3): 693-702.
- Begon, M.; Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 752p.
- Berger, W.H. & Parker, F.L. 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*, 168: 1345-1347.
- Bertini, G. & Fransozo, A. 2004. Bathymetric distribution of brachyuran (Crustacea, Decapoda) communities in the coastal soft bottom of southeastern Brazil. *Marine Ecology. Progress Series*, 279: 193-200.
- Bertini, G.; Fransozo, A. & Costa, R.C. 2001. Ecological distribution of three species of *Persephona* (Brachyura, Leucosiidae) in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Nauplius*, 9(1): 31-41.
- Bertini, G.; Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M.L. 2010. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. *Marine Biodiversity*, 40: 277-291.
- Bezerra, L.E.A. & Coelho, P.A. 2006. Crustáceos decápodos associados a esponjas no litoral do Estado do Ceará. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 699-702.
- Borovik, R.P. 2006. Determinação da circulação marítima forçada por ventos no litoral norte do estado de São Paulo através de modelagem numérica hidrodinâmica. *Dissertação (Mestrado) – Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo*, 79p.
- Boschi, E.E. 2000. Biodiversity of the marine decapod brachyurans of the Americas. *Journal of Crustacean Biology*, 20: 337-342.
- Botelho, E.R.O.; Santos, M.C.F. & Souza, J.R.B. 2001. Aspectos populacionais do guaiaumum, *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1825, do estuário do Rio Una (Pernambuco-Brasil). *Boletim Técnico Científico do Cepene*, 9: 123–146.
- Braga, A.A.; Fransozo, A.; Bertini, G. & Fumis, P.B. 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. *Senckenbergiana Biologica*, 87: 7-16.
- Brown, K.M.; Keenan, S.F. & Banks, P.D. 2005. Dominance hierarchies in xanthid crabs: roles in resource-holding potential and field distributions. *Marine Ecology Progress Series*, 291: 189-196.

- Browne, J. 1983. The secular ark: studies in the history of biogeography. New Haven: Yale University Press, 273p.
- Camargo, F.V.; Alves, D.F.R. & Cobo, V.J. 2010. Range extensions for three majoid crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura) on the coast of São Paulo state, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5(1): 169-172.
- Castiglioni, D.S. & Negreiros-Fransozo, M.L. 2005. Comparative population biology of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from two subtropical mangroves on the Brazilian coast. *Journal of Natural History*, 39(19): 1627-1640.
- Castro-Filho, B. & Miranda, L.B. 1998. Physical oceanography so the western Atlantic continental shelf located between 4°N and 34°S coastal segment (4°W). Pp. 209-251. *In*: Robison, A.R. & Brink, K.H. (eds.). The sea. New York: John Wiley & Sons.
- Castro-Filho, B.M.; Miranda, L.B. & Myao, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 35(2): 135-151.
- Chase, J.M.; Abrams, P.A.; Grover, J.P.; Diehl, S.; Chesson, P.; Holt, R.D.; Richards, S.A.; Nisbet, R.M. & Case, T.J. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5: 302-315.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35(4): 523-531.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 144p.
- Cobo, V.J.; Pinheiro, A.P.; Freire, F.A.M. & Martins, I.A. 2002. Range extension of the geographic distribution of lobsters (Palinuroidea) and crabs (Xanthoidea) in Brazilian coast. *Nauplius*, 10(2): 155-158.
- Cobo, V.J. & Alves, D.F.R. 2009. Relative growth and sexual maturity of the spider crab, *Mithrax tortugae* Rathbun, 1920 (Brachyura, Mithracidae) on a continental island off the southeastern brazilian coast. *Crustaceana*, 82(10): 1265-1273.
- Coelho, P.A. & Ramos-Porto, M. 1980. Crustáceos decápodos da costa do Maranhão, Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29(2): 135-138.
- Coelho, P.A.; Ramos-Porto, M. & Calado, T.C.S. 1986. Litoral do Rio Grande do Norte: Decapoda. *Cadernos Ômega*, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Série Ciências Aquáticas, 2: 79-105.

- Coelho, P.A.; Ramos-Porto, M. & Melo, G.A.S. 1990. Crustáceos decápodos do estado de Alagoas. *Anais da Sociedade Nordestina de Zoologia*, 3(3): 21-24.
- Coelho, P.A.; Almeida, A.O. & Bezerra, L.E.A. 2008. Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. *Zootaxa*, 1956: 1-58.
- Coelho, P.A.; Coelho-Santos, M.A.; Torres, M.F.A.; Monteiro, B.R. & Almeida, V.A.K. 2002. Reino Animalia: Filo (ou Subfilo) Crustacea no Estado de Pernambuco. Pp. 429-482. *In*: Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (eds). *Diagnóstico da biodiversidade de Pernambuco*, Vol. 2. Recife: Massangana.
- Coelho-Filho, P.A. 2006. Checklist of the decapods (Crustacea) from the outer continental shelf and seamounts from Northeast of Brazil - REVIZEE Program (NE III). *Zootaxa*, 1184: 1-27.
- Colpo, K.D.; Chacur, M.M.; Guimarães, F.J. & Negreiros-Fransozo, M.L. 2011. Subtropical Brazilian mangroves as a refuge of crab (Decapoda: Brachyura) diversity. *Biodiversity and Conservation*, 20: 3239-3250.
- Connell J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. Pp. 460-490. *In*: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds). *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Belknap Press.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131–138.
- Connel, J.H. & Sousa, W.P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121(6): 789-824.
- Dajoz, R. 2005. *Princípios de Ecologia*. 7ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 519p.
- Dall’Occo, P.L.; Campos Jr., O. & Melo, G.A.S. 2004. The brachyuran (Crustacea: Decapoda) fauna from the coast of the States of São Paulo. *O Mundo da Saúde*, 28(4): 456-462.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41(4): 351-389.
- Dayton, P.K.; Seymour, R.J.; Seymour, P.E. & Tegner, M.J. 1989. Unusual marine erosion in San Diego County from a single storm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29: 151-160.
- Denny, M. 1995. Predicting physical disturbance: Mechanistic approaches to the study of survivorship on wave-swept shores. *Ecological Monographs*, 65: 371-418.
- Denny, M.W. 1988. *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton: Princeton University Press, 329p.
- Eggleston, D.B. & Armstrong, D.A. 1995. Pre- and post-settlement determinants of estuarine Dungeness crab recruitment. *Ecological Monographs*, 65, 193–216.

- Elton, C. 1946. Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, 15(1):54-68.
- Emilson, I. 1961. The shelf and coastal waters off Southern Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 17(2): 101-112.
- Endler, J.A. 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 319: 505–523.
- Fager, E.W. 1968. A sand-bottom epifaunal community of invertebrates in shallow water. *Limnology & Oceanography*, 13(3): 448-464.
- Fausto-Filho, J. 1974. Stomatopod and decapods crustaceans of the Archipelago of Fernando de Noronha, Northeast Brazil. *Arquivos de Ciências do Mar*, 14(1): 1-35.
- Fauth, J.E.; Bernardo, J.; Camara, M.; Resetarits, W.J.; Van Buskirk, J. & McCollum, S.A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *The American Naturalist*, 147(2): 282-286.
- Fernández, M.; Iribarne, O. & Armstrong, D. 1993. Habitat selection by young-of-the-year ungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Marine Ecology - Progress Series*, 92: 171–177.
- Ferreira, A. C. & Sankarankutty, C. 2002. Estuarine carcinofauna (Decapoda) of Rio Grande do Norte, Brazil. *Nauplius*, 10 (2): 121-129.
- Flores, A.A.V. & NegreirosFransozo, M.L. 1998. External factors determining seasonal breeding in a subtropical population of the shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 34(2-3): 149-155.
- Fransozo, A.; Bertini, G. & Correa, M.D. 2000. Population biology and habitat utilization of the stone crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Decapoda, Xanthidae) in Ubatuba region, Brazil. *Crustacean Issues*, 12: 275-281.
- Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Bertini, G.; Fernandes-Góes, L.C. & Martinelli, J.M. 1998. Distribution and assemblages of Anomuran Crustaceans in Ubatuba Bay, north coast of São Paulo State, Brazil. *Acta Biologica Venezuelica, Venezuela*, 18(4): 17-25.
- Fransozo, A.; Negreiros-Fransozo, M.L.; Mantelatto, F.L.M.; Pinheiro, M.A.A. & Santos, S. 1992. Composição e distribuição dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do substrato não consolidado da Enseada da Fortaleza Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4): 667-675.
- Gable M.F. & Crooker R.A. 1977. The salt marsh amphipod *Gammarus palustris* Bousfield, 1969 at the northern limit of its distribution. I. Ecology and life cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 5: 123–134.

- Gaeta, J.C.; Faria Júnior, E.; Aguiar, M.M. & Freire, A.S. 2011. The use of a non-destructive method to estimate the abundance of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda) in coastal islands of a marine protected area. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 6(4): 264-272.
- García, C.A.E. 1997. Hydrographic characteristics. Pp. 18-19. *In*: Seeliger, U.; Odebrecht, C. & Castello, J.P. (eds.). Subtropical convergence environments. The coast of the sea in the South Western Atlantic. Berlin: Springer.
- Gardner, R.H.; Kemp, W.M.; Kennedy, V.S. & Petersen, J.E. 2001. *Scaling Relations in Experimental Ecology*. New York: Columbia Univ. Press.,
- Giordano, F. 2001. Colonização de placas de fouling no estuário de Santos (Santos-SP): análises transicional e de sensibilidade complementando a abordagem baseada em recobrimentos específicos e diversidade. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 199p.
- Giraldes, B.W.; Coelho-Filho, P.A. & Coelho, P.A. 2012. Composition and spatial distribution of subtidal Decapoda on the “Reef Coast”, northeastern Brazil, evaluated through a low-impact visual census technique. *Nauplius*, 20(1): 187-201.
- Grajal, P.A. & Laughlin, G.R. 1984. Decapod crustaceans inhabiting live and dead colonies of three species of *Acropora* in the Roques Archipelago, Venezuela. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 54(2): 220-230.
- Grave S.D.; Pentcheff, N.D.; Ahyong, S.T.; Chan, T.; Crandall, K.A.; Dworschak, P.C.; Felder, D.L.; Feldmann, R.M.; Fransen, C.H.J.M.; Goulding, L.Y.D.; Lemaitre, R.; Low, M.E.Y.; Martin, J.W.; Ng, P.K.L.; Schweitzer, C.E.; Tan, S.H.; Tshudy, D. & Wetzer, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*, supplement, 21: 1–109.
- Gregati, R.A. & Negreiros-Fransozo, M.L. 2008. Distribution of *Neohelice granulata* (DANA 1851) in its northernmost latitudinal occurrence in a tropical mangrove forest, Brazil. *Senckenbergiana Biologica*, 88: 177-184.
- Haefner, Jr.P.A. 1990. Morphometry and size at maturity of *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) in Bermuda. *Bulletin of Marine Science*, 46: 274-286.
- Hendrickx, M.E. 1995. Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bulletin de l’Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 65: 125-150.
- Hernández, G., Lares, L.B.; Bolaños, J.A. & Hernández, J.E. 1999. Crustáceos decápodos bentónicos del Monumento Natural Laguna de las Marites, Isla de Margarita, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidade de Oriente*, 38(2): 25-31.

- Hirose, G.L. 2012. New record and biological features of the commensal porcellanid crab *Polyonyx gibbesi* (Crustacea: Anomura) from the north-eastern Brazilian coast. *Marine Biodiversity Records*, 5: 1-5.
- Jackson, A.C. 2010. Effects of topography on the environment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(1): 169-192.
- Jackson, J.B.C. 1977. Adaptation and diversity of reef corals. *Bioscience*, 41: 475-482.
- Kopp, M.M.; De Souza, V.Q.; Coimbra, J.L.M.; Luz, V.K.; Marini, N. & Oliveira, A.C. 2007. Melhoria da correlação cofrenética pela exclusão de unidades experimentais na construção de dendogramas. *Revista da Faculdade de Zootecnia, Veterinária e Agronomia*, 14(2): 46-53.
- Krebs, C.J. 1972. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. New York: Harper & Row Publishers, 694p.
- Krebs, C.J. 1998. *Ecological methodology*. 2ed. New York: Benjamin, 620p.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 5ed. San Francisco: Benjamin Cummings, 695p.
- Krebs, C. 2008. *The Ecological World View*. Los Angeles: University of California Press., 574 p.
- Lack, D. 1969. The numbers of bird species on islands. *Bird Study*, 16:193–209.
- Legendre, P. & Legendre, L. 2003. *Numerical Ecology*. 2ed. Amsterdam: Elsevier, 853p.
- Le Hir, M. & Hily, C. 2005. Macrofaunal diversity and habitat structure in intertidal boulder fields. *Biodiversity and Conservation*, 14: 233– 250.
- Léo, F.C. & Pires-Vanin, A.M.S. 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. *Journal of Marine Systems*, 60: 268-284.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge: Cambridge University Press, 269p.
- Levin, S.A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6): 1943-1967.
- Lindberg, W.J.; Frazer, T.K. & Stanton, G.R. 1990. Population effects of refuge dispersion for adult stone crabs (Xanthidae, *Menippe*). *Marine Ecology Progress Series*, 66: 239-249.
- Lira, C.; Bolaños, J.; Hernández, G.; Hernández, J. & López, R. 2010. Primer hallazgo de *Apiomithrax violaceus* (A. Milne-Edwards) (Brachyur: Epialtidae: Pisinae) para el Caribe. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 39(2): 417-425.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. N.A.S.*, 51: 1207-1210.

- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101(921): 377-385.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Mahiques, M.M. 1995. Dinâmica sedimentar atual nas enseadas da região de Ubatuba, Estado de São Paulo. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 43(2): 111-122.
- Mahiques, M.M.; Tessler, M.G. & Furtado, V.V. 1998. Characterization of Energy Gradient in Enclosed Bays of Ubatuba Region, South-eastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47: 431-446.
- Mahiques, M.M.; Tessler, M.G.; Ciotti, A.M.; Silveira, I.C.A.; Souza, S.H.M.; Figueira, R.C.L.; Tassinari, C.C.G.; Furtado, V.V. & Passos, R.F. 2004. Hydrodynamically driven patterns of recent sedimentation in the shelf and upper slope off Southeast Brazil. *Continental Shelf Research*, 24: 1685–1697.
- Manning, R.B. & Chace Jr., F.A. 1990. Decapod and Stomatopod Crustacea from Ascension Island, South Atlantic Ocean. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 503: 1-91.
- Mantelatto, F.L.M. & Fransozo, A. 2000. Brachyuran community in Ubatuba bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Shellfish Research*, 19(2): 701-709.
- Mantelatto, F.L.M.; Biagi, R.; Faria, F.C.R.; Meireles, A.L. & Melo, G.A.S. 2004a. Checklist on brachyuran fauna (Decapoda) from infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, São Paulo State, Brazil. *Nauplius*, 12(2): 135-142.
- Mantelatto, F.L.M.; Faria, F.C.R.; Garcia, R.B. & Melo, G.A.S. 2004b. Majoid crabs community (Crustacea: Decapoda) from infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, Ubatuba. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47(2): 273-279.
- Mantelatto, F.L.M.; Robles, R.; Schubart, C.D.; Felder, D.L. 2009. Molecular phylogeny of the genus *Cronius* Stimpson, 1860, with reassignment of *C. tumidulus* and several American species of *Portunus* to the genus *Achelous* De Haan, 1833 (Brachyura: Portunidae). *Crustacean Issues*, 29: 537-551.
- Mascarenhas Jr., A.S.; Miranda, L.B. & Rock, N.J. 1971. A study of the oceanographic conditions in the region of Cabo Frio. Pp.285-308. *In*: Costlow Jr., J.D. (Ed.) *Fertility of the sea*. New York: Gordon & Breach.
- May, R.M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature*, 347: 129-130.
- McCloskey, L.R. 1970. The dynamics of the community associated with a marine scleractinian corals. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 55: 13-81.
- McGuinness, K.A. & Underwood, A.J. 1986. Habitat structure and the nature of the communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 104: 97-123.

- McIntosh, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48: 392-404.
- McNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist*, 97(894): 133-140.
- McNaughton, S.J. & Wolf, L.L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science* 167: 131-139.
- Melo, G.A.S. 1990. A presença, no litoral sudeste brasileiro, de espécies de Brachyura (Crustacea: Decapoda) originárias das regiões biogeográficas Magelânica e Argentina do Atlântico Sul. *Atlântica*, 12(2): 71-83.
- Melo, G.A.S. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. São Paulo: Editora Plêiade, 604p.
- Melo, G.A.S. 1998. Malacostraca-Eucarida. Brachyura. Oxyrhyncha and Brachyrhyncha. Pp. 455-515. *In*: Young, P.S. (Ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional (Série Livros nº6).
- Melo, G.A.S. 2010. The Brachyura (Crustacea: Decapoda) collected by the GEDIP project between Torres, Rio Grande do Sul (Brazil) and Maldonado (Uruguay). *Atlântica*, 32(1): 39-57.
- Melo, G.A.S. & Campos Jr., O. 1999. A família Dromiidae De Haan no litoral brasileiro, com descrição de uma nova espécie (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(2): 273-291.
- Melo, G.A.S. & Veloso, V.G. 2005. The Brachyura (Crustacea, Decapoda) of the coast of the State of Paraíba Brazil, collected by Project Algas. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(3): 796-805.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, 110: 351-369.
- Moksnes, P.O. 2002. The relative importance of habitat-specific settlement, predation and juvenile dispersal for distribution and abundance of young juvenile shore crabs *Carcinus maenas* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271: 41-73.
- Moksnes, P.O. & Heck Jr., J.L. 2006. Relative importance of habitat selection and predation for the distribution of blue crab megalopae and young juveniles. *Marine Ecology - Progress Series*, 308: 165-181.
- Mora-Day, J.; Mesa, L. & Capelo, J.C. 2008. Crustáceos decápodos. Pp. 53-72. *In*: Lasso, C. & Señaris, J.C. (eds.). *Biodiversidad animal del caño Macareo, Punta Pescador y areas adyacentes, Delta del Orinoco*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales-StatOilHydro, Caracas.
- Morris, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136:1-13.

- Negreiros-Fransozo, M.L. 1996. The zoeal I of *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Brachyura: Portunidae) obtained in laboratory. *Nauplius*, 4: 165-168.
- Negreiros-Fransozo, M.L. & Nakagaki, J.M. 1998. Differential benthic occupation by crabs in the Ubatuba bay, São Paulo, Brazil. *Journal of Shellfish Research*, 17(1): 293-297.
- Ng, P.K.L.; Guinot, D. & Davie, P.J.F. 2008. Systema brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *Raffles Bulletin of Zoology*, 17: 1-208.
- Nizinski, M.S. 2003. Annotated checklist of decapod crustaceans of Atlantic coastal and continental shelf waters of the United States. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116(1): 96-157.
- O'Donnell, J. & Denny, M.W. 2008. Hydrodynamic forces and surface topography: Centimeter-scale spatial variation in wave forces. *Limnology and Oceanography*, 53(2): 579-588.
- Oigman-Pszczol, S.S.; Figueiredo, M.A.O. & Creed, J.C. 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, southeastern Brazil. *Marine Ecology*, 25(3): 173-190.
- Oshiro, L. M. Y. 1999. Aspectos reprodutivos do caranguejo guaia, *Menippe nodifrons* Stimpson (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) da Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(3): 827-834.
- Palma, A.T.; Wahle, R.A. & Steneck, R.S. 1998. Different early post-settlement strategies between American lobsters *Homarus americanus* and rock crabs *Cancer irroratus*: in the Gulf of Maine. *Marine Ecology - Progress Series*, 162, 215-225.
- Peterson, D.L. & Parker, V.T. 1998. *Ecological Scale: Theory and Application*. New York: Columbia Univ. Press.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131-144.
- Pinheiro, M.A.A.; Bertini, G.; Fernandes-Góes, L.C. & Fransozo, A. 1997. Decapod crustaceans associated to sand reefs of *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg, 1867 (Polychaeta, Sabellariidae) at Praia Grande, Ubatuba, SP, Brazil. *Nauplius*, 5(2): 77-83.
- Pires-Vanin, A.M.S.; Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B; Aida, E.; Mesquita, H.S.L.; Soares, L.S.H.; Katsuragawa, M. & Matsuura, Y. 1993. Estrutura e função do ecossistema de plataforma continental do Atlântico Sul brasileiro: síntese dos resultados. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico*, (10): 217-231.
- Poletto, C.R. B. & Batista, G.T. 2008. Sensibilidade ambiental das ilhas costeiras de Ubatuba, SP, Brazil. *Revista Ambiente e Água*, 3(2): 106-121.
- Powers, L.W. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contributions of Marine Science*, 20: 1-190.

- Price, M.V. 1986. Structure of desert rodent communities: a critical review of questions and approaches. *American Zoologist*, 49 : 39-49.
- Ramos-Porto, M., Ferreira-Correia, M.M. & Sousa, N.R. 1978. Levantamento da fauna aquática da ilha de São Luís (Estado do Maranhão, Brasil). II. Crustacea. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, 2(1): 77-88.
- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. 1999. *Ecology*. 4ed. New York: Freeman and Company, 822p.
- Rieger, P.J. & Giraldi, J.B. 1996. *Mithraculus forceps* (Edwards, 1875) novo registro de Brachyura (Decapoda, Majidae) para o litoral do Estado de Santa Catarina, Brasil. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 24: 237-240.
- Rieger, P.J. & Giraldi, J.L.B. 2001. *Mithrax hispidus* (Herbst) e *Mithrax tortugae* Rathbun, novos registros de Brachyura (Decapoda, Majidae) para o litoral de Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(2): 653-654.
- Rieger, P.J.; Vieira, R.R.R. & Santos, S. 1996. *Hexapanopeus caribbaeus* (Stimpson, 1871) novo registro de Brachyura (Decapoda, Xanthidae) para o litoral do Rio Grande do Sul. *Nauplius*, 4: 169-170.
- Rodrigues, M.; Michaelovitch, M. & Tessler, M.G. 2002. Sedimentação atual nas enseadas de Ubatumirim e Picinguaba, região norte de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Oceanografia*. 50(único): 27-45.
- Romesburg, H.C. 1985. *Cluster analysis for researchers*. Belmont: Lifetime Learning Publications, 334p.
- Russ, G.R. 1982. Overgrowth in a marine epifaunal community: competition hierarchies and competitive networks. *Oecologia (Berlin)*, 53:12-19.
- Santos, M.F.L. & Pires-Vanin, A.M.S. 2004. Structure and dynamics of the macrobenthic communities of Ubatuba bay, southeastern brazilian coast. *Brazilian Journal of Oceanography*, 63(1): 15-25.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. Pp. 179-270. *In*: Bliss, D.E.; Vernberg, F.J. & Vernberg, W.B. (eds.). *The Biology of Crustacea: Environmental adaptations*. New York: Academic Press.
- Sebens, K. P. 1986. Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. *Ecological Monographs*, 56: 73-96.
- Serejo, C.S.; Young, P.S.; Cardoso, I.C.; Tavares, C.; & Abreu Jr., C.R. 2006. Filo Arthropoda, Subfilo Crustácea; Pp. 299-337 *In*: H.P. Lavrado & B.L. Ignácio (eds.). *Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira*. Rio de Janeiro: Museu Nacional.

- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. Bell System Technical Journal, 27: 379-423.
- Silveira, I.C.A.; Schimidt, A.C.K.; Campos, E.J.D.; Godoi, S.S. & Ikeda, Y. 2000. Correntes do Brasil ao largo da costa leste brasileira. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, 48: 171-183.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. Taxon, 11: 33-40.
- Sousa, W.P. 2001. Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. Pp. 85-130. *In*: Bertness, M.D.; Gaines, S. & Hay, M.E. (eds.) Marine Community Ecology, Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- Sumida, P.Y.G.; Yoshinaga, M.Y.; Ciotti, A.M. & Gaeta, S.A. 2005. Benthic response to upwelling events off the SE Brazilian coast. Marine Ecology - Progress Series, 291: 35-42.
- Tessler, M.G. & Mahiques, M.M. 1995. Development of beach deposits in shadow zone in AsIlhas, northern coast of the States of São Paulo. Pp. 151-156. *In*: Symposium on Coastal Sedimentology, 11. Proceedings. Niterói (Brazil), Brazilian Association of Quarternary Studies.
- Underwood, A.J. & Chapman, M.G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. Oecologia, 107: 212-224.
- Viana, G.F.S.; Ramos-Porto, M.; Santos, M.C.F.; Silva, K.C.A.; Cintra, I.H.A.; Cabral, E.; Torres, M.F.A. & Acioli, F.D. 2003a. Caranguejos coletados no norte e nordeste do Brasil durante o programa REVIZEE (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Boletim Técnico-Científico do Cepene, 11(1): 117-144.
- Viana, G.F.S.; Ramos-Porto, M.; Travassos, P.E.P.F. & Carvalho, G. 2003b. Registro de *Dromiaerythropus* (G. Edwards, 1771) para o Arquipélago de Fernando de Noronha, Brasil (Crustacea, Decapoda, Dromiidae). Boletim Técnico-Científico do Cepnor, 3(1): 215-218.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 33: 475-505.
- Wenner, A.M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. American Naturalist, 106: 321-350.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science (Washington, D.C.), 147: 250-260.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. American Scientist, 65: 590-597.
- Wieters, E.A.; Salles, E.; Januario, S.M. & Navarrete, S.A. 2009. Refuge utilization and preferences between competing intertidal crab species. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 374: 37-44.
- Williams, C.B. 1943. Area and number of species. Nature, 152: 264-267.

- Williams, A. B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, maine to Florida. Washington: Smithsonian Institution Press, 550p.
- Williams, P.H.; Humphries, C.J. & Vane-Wright, R.I. 1991. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany*, 4(4): 665-679.
- Wilson, K. & Hardy, I.C.W. 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. Pp. 366-382. *In: Hardy, I.C.W. (Ed.). Sex Ratios - Concepts and Research Methods. Cambridge University Press.*
- Windsor, A.M. & Felder, D.L. 2009. Re-evaluation of species allied to *Mithrax hispidus* (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae) based on three mitochondrial genes. *Zootaxa*, 2302: 61–68.
- Witman, J.D. 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecological Monographs*, 55(4): 421-445.
- Witman, J.D. & Grange, K.R. 1998. Links between rain, salinity, and predation in a rocky subtidal community. *Ecology*, 79(7): 2429-2447.
- Witman, J.D. & Dayton, P.K. 2001. Rocky subtidal communities. Pp. 339-366. *In: Bertness, M.D.; Gaines, S.D. & Hay, M. (eds.). Marine community ecology. Sinauer Associates, Sunderland, USA.*
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4 ed. New Jersey: Prentice Hall, 663p.