

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CÂMPUS DE BOTUCATU  
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**Aspectos reprodutivos de *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) e *P.*  
*punctata* (Linnaeus, 1758) (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) na  
Enseada de Ubatuba litoral norte do Estado de São Paulo**

Gabriel Vieira Martins Rezende Gois

Orientador: Prof. Dr. Rogerio Caetano Costa



**BOTUCATU**

**2023**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CÂMPUS DE BOTUCATU  
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**Aspectos reprodutivos de *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) e *P. punctata*  
(Linnaeus, 1758) (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) na Enseada de Ubatuba  
litoral norte do Estado de São Paulo**

Gabriel Vieira Martins Rezende Gois

Orientador: Prof. Dr. Rogerio Caetano Costa

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

BOTUCATU

2023

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: MARIA CAROLINA ANDRADE CRUZ E SANTOS-CRB 8/10188

Gois, Gabriel Vieira Martins Rezende.

Aspectos reprodutivos de *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) e *P. punctata* (Linnaeus, 1758) e (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) na Enseada de Ubatuba litoral norte do Estado de São Paulo / Gabriel Vieira Martins Rezende Gois. - Botucatu, 2023

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu  
Orientador: Rogerio Caetano da Costa  
Capes: 20402007

1. Ecologia litorânea. 2. Pesca de arrastão. 3. Fecundidade.  
4. Reprodução animal. 5. Pesca - Aspectos econômicos.

Palavras-chave: Aspectos ecológicos; *Bycatch*; Fecundidade; Investimento reprodutivo.

“Em todas as coisas da natureza existe algo de maravilhoso.”

(Aristóteles)

Dedico este trabalho com carinho  
aos meus familiares, obrigado por  
todo suporte, cuidado e apoio.

Amo muito vocês!

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço primeiramente a Deus por ter chegado até aqui com saúde, por cada experiência vivida e por todas as pessoas que ele colocou no meu caminho. Em segundo lugar ao *Prof. Dr. Rogerio Caetano Costa* por ter me aceitado em seu laboratório desde o estágio, iniciação científica até a orientação desse trabalho, por todas as coletas e por ter me ensinado lições sobre responsabilidade, como conduzir minha pesquisa e principalmente sobre os crustáceos.

À *Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo FAPESP*, pelos recursos financeiros concedidos para o projeto Temático *BIOTA INTERCRUSTA* (Proc. 2018/13685-5) que subsidiaram as coletas e materiais necessários para a realização dos trabalhos vinculados ao projeto. Ao *Prof. Dr. Fernando L. M. Mantelatto* juntamente com o *Prof. Dr. Fernando José Zara*, *Prof. Dr. Sérgio Bueno* e *Prof. Dr. Rogerio Caetano Costa* por coordenarem o projeto mostrando resultados produtivos e contribuindo para o avanço da ciência brasileira.

Ao auxílio concedido por meio da bolsa de mestrado (Proc. 88887.604989/2021-00) ao longo desses 24 meses provinda da *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior CAPES*.

À *Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)* da UNESP de Botucatu e ao Departamento de Zoologia (IB Unesp-Botucatu) pelas disciplinas oferecidas que tanto contribuíram para a minha formação como cientista.

Ao *Departamento de Ciências Biológicas*, Faculdade de Ciências da UNESP de Bauru, onde se localiza o *Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce* no qual estou vinculado. A Janaina e a toda a equipe de funcionários vinculados ao

Depto. que foram sempre solícitos em relação a burocracia e documentos necessários da Graduação e Pós-Graduação.

Ao *Instituto Oceanográfico da USP*, base de Ubatuba e toda a equipe por disponibilizar o espaço e materiais para a identificação, mensuração e acondicionamento dos animais coletados durante o período de amostragem e principalmente por hospedar a equipe de coleta de forma tão receptiva, pondo a disposição as melhores acomodações e refeições muito gostosas.

Ao *Ministério do Meio Ambiente* e ao *Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA)* por conceder a licença para coletar o material na Enseada de Ubatuba.

Aos pescadores *Djalma Rosa* e *Oseas Lopes de Oliveira* fica a minha admiração por essa profissão tão trabalhosa e sobretudo meus agradecimentos por compartilharem seus ensinamentos sobre pesca e principalmente por todo o auxílio durante os arrastos mensais. Sempre estavam dispostos a ajudar desde as pescarias mais calmas até as mortais onde a maioria da equipe de coleta estava desmaiada no barco por conta dos enjoos, queda de pressão e outros problemas.

A todos que participaram das coletas durante os 12 meses de amostragem. Principalmente nos meses de tempestade e mar agitado. Em especial ao time do Arrasto *Delucca, Julia e Milena* pelo suporte, motivação e companheirismo em campo, pelas horas mal dormidas e pelas madrugadas de triagem dos animais, sem esse time o trabalho seria inviável.

A todos os membros do LABCAM: *Daphine, Regis, Rafa, Caio, Julia, Ana, Delucca, Milena, Nadia, Leo, Sene, Sara, Helena* e ex-membros: *João, Abner, Lizandra, Andrea, Natalia e Bianca* pela amizade, troca de conhecimento e pelos vários momentos

divertidos vividos dentro e fora do laboratório. Em especial aos meus parceiros *Rafa* e *Caio* pela amizade conquistada ao longo desses anos, pelo constante incentivo na pesquisa científica e no mundo acadêmico. A *Isa* por todo o apoio no final da graduação, ao longo do mestrado e por sempre estar à disposição para ajudar e tirar dúvidas.

Ao *Caio, Ju e Mi* pela vivência no cultivo que muitas das vezes era a nossa segunda casa, pelos lanches, cafés, trabalhos paralelos e por todas as contribuições para esta dissertação, ensinamentos, troca de ideias e disponibilidade de sempre ajudar com qualquer dúvida que surgia desde documentação até as análises estatísticas.

Ao *Prof. Dr. Fernando José Zara* por todo o aprendizado durante a disciplina de reprodução de decápodes, pelas sugestões na dissertação e pela ajuda em campo.

E por fim, mas não menos importante a toda a minha família, que é a minha base, meu suporte nos momentos mais felizes ou difíceis. Obrigado por tudo! Em especial a minha mãe, a minha inspiração para ser uma pessoa melhor e que sempre me apoiou nas decisões, e sempre esteve do meu lado em todas elas.

Enfim, agradeço a todos que contribuíram para a minha formação como pessoa e profissional e que de forma direta ou indireta ajudaram na elaboração desta dissertação. Um grande abraço a todos!

## SUMÁRIO

Resumo .....	7
Abstract.....	8
Introdução .....	9
Objetivos .....	14
Material e Métodos .....	15
1.1    Caracterização da área de estudo.....	15
1.2    Amostragem dos caranguejos.....	16
1.3    Amostragem dos fatores ambientais.....	17
1.4    Análise de dados.....	19
1.4.1    Aspectos reprodutivos .....	19
Resultados .....	22
1.5    Variáveis ambientais .....	22
1.6    Aspetos reprodutivos.....	26
1.6.1    Volume dos ovos.....	31
1.6.2    Fecundidade .....	34
1.6.3    Fecundidade relativa .....	36
1.6.4    Investimento reprodutivo .....	38
Discussão.....	42
Referências.....	49

## Resumo

Os caranguejos *Persephona mediterranea* e *Persephona punctata* apresentam ampla distribuição na região costeira do litoral de São Paulo e são intensamente capturados como fauna acompanhante (*bycatch*) na pesca de arrasto dos camarões peneídeos. Apesar de não serem comercializados, estão sujeitos aos mesmos impactos causados as espécies economicamente importantes. Considerando a carência de informações a respeito da fecundidade, investimento reprodutivo e volume dos ovos desses caranguejos, tais aspectos foram investigados. Realizaram-se coletas mensais durante o período de julho de 2021 a junho de 2022 em quatro transectos com profundidades diferentes localizados entre 5 e 15 metros na Enseada de Ubatuba, São Paulo, Brasil, por meio de um barco de pesca camaroeiro equipado com redes de arrasto do tipo “*double-rig*”. A temperatura e salinidade da água de fundo, o teor de matéria orgânica e granulometria do sedimento foram registrados durante todo o período de amostragem. Os caranguejos coletados foram identificados, pesados (g), mensurados quanto a largura da carapaça (LC mm), separados por sexo, e as fêmeas ovígeras foram individualizadas. De acordo com os resultados obtidos foram empregadas as análises estatísticas pertinentes a cada objetivo proposto, buscando interpretar possíveis variações em função dos fatores ambientais e da pesca de arrasto. *Persephona punctata* apresentou maior abundância quando comparada com *Persephona mediterranea*. No entanto, *P. mediterranea* apresentou maiores estimativas de fecundidade ( $24949 \pm 14326$ ) e investimento reprodutivo ( $4,25\% \pm 1,7$ ) do que *P. punctata* ( $13856 \pm 9095$ ), ( $3,44\% \pm 1,5$ ), respectivamente. Essas diferenças nas estratégias reprodutivas, provavelmente possibilitam a coexistência dessas espécies na região de Ubatuba. Desse modo, os dados apresentados aqui fornecem um maior conhecimento acerca desses aspectos da história de vida das duas espécies disponibilizando subsídios para um melhor manejo e gerenciamento dessas espécies que são impactadas diretamente pela pesca de arrasto como fauna acompanhante.

**Palavras-chave:** Aspectos ecológicos, *bycatch*, fecundidade, investimento reprodutivo.

## Abstract

The crabs *Persephona mediterranea* and *Persephona punctata* are widely distributed along the coast of São Paulo and are intensively captured as bycatch in the trawling of penaeid shrimp. Despite not being commercialized, they are subject to the same impacts caused by economically important species. Considering the lack of information regarding fecundity, reproductive investment and egg volume, the reproductive aspects of these leucosideos were investigated. Monthly collections were carried out during the period from July 2021 to June 2022 in four collection transects with different depths (5 – 15 meters) in Enseada de Ubatuba, São Paulo, Brazil, using a shrimp fishing boat equipped with nets “double-rig” drag type. Bottom water temperature and salinity, organic matter content and sediment granulometry were recorded throughout the sampling period. The collected crabs were identified, weighed, measured in terms of carapace width (CW mm) separated by sex, and ovigerous females were individualized. According to the results obtained, statistical analyzes relevant to each proposed objective were used, seeking to interpret possible variations due to environmental factors and trawl fishing. *Persephona punctata* showed greater abundance when compared to *Persephona mediterranea*. However, *P. mediterranea* showed higher estimates of fecundity ( $24949 \pm 14326$ ) and reproductive investment ( $4.25\% \pm 1.7$ ) than *P. punctata* ( $13856 \pm 9095$ ), ( $3.44\% \pm 1.5$ ), respectively. These differences in reproductive strategies probably allow the coexistence of these species in the Ubatuba region. Thus, the data presented here provide greater knowledge about these aspects of the life history of the two species, providing subsidies for a better management of these species that are directly impacted by trawl fishing as by-catch fauna.

**Keywords:** Bycatch, ecological aspects, fecundity, reproductive investment.

## **Introdução**

A pesca de arrasto no Estado de São Paulo atua sobre áreas de elevada diversidade faunística, impactando diversos organismos e exigindo atenção redobrada quanto a capacidade de tal prática de desestabilizar ecossistemas marinhos (Mantelatto et al., 1995; Graça-Lopes et al., 2002; Larsen et al., 2021). Ainda que a pesca de arrasto seja direcionada a espécies-alvo (i.e., camarões peneídeos comerciais), sempre haverá a captura de outras espécies sem interesse econômico devido à baixa seletividade das redes (Broadhurst & Kennelly, 1996; Perroca et al., 2019). Essas espécies são chamadas de *bycatch* ou fauna acompanhante e geralmente são descartadas no mar, ocasionando muitas vezes a morte desses animais (Hobday et al., 2011; Costa et al., 2016; Hamilton & Baker, 2019). Como resultado, as comunidades marinhas são prejudicadas, já que essas espécies possuem papel importante na concentração de energia para os demais níveis tróficos (Kaiser et al., 2002).

A frequência na qual crustáceos decápodes são capturados e classificados como fauna acompanhante supera consideravelmente a biomassa dos camarões comercializados (Chul-Woong et al., 2009; Branco et al., 2013). Dessa forma, o monitoramento frequente das populações naturais afetadas pela atividade pesqueira é necessário para a avaliação dos impactos antrópicos nos ecossistemas marinhos (Bielli et al., 2020).

Os efeitos da pesca de arrasto nos ambientes incluem alterações na estrutura da cadeia alimentar; efeitos sobre a abundância e distribuição das espécies; diminuição do tamanho assintótico, podendo resultar em uma fauna dominada por indivíduos menores, antecipação da maturidade sexual, e recrutamento juvenil reduzido alterando toda estrutura da comunidade bentônica (Kaiser et al., 2002; Silva et al., 2013).

Os caranguejos braquiúros constituem uma grande parcela da fauna acompanhante associada a pesca camaroeira representando aproximadamente 70% de toda a diversidade de indivíduos que são classificados como *bycatch* (Graça-Lopes et al. 2002). Os caranguejos *Callinectes ornatus* Ordway, 1863, *Callinectes danae* Smith, 1869, *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785), *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) e *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758) estão entre os mais frequentes como *bycatch* em áreas rasas do Sudeste brasileiro (Braga et al., 2005; Costa et al., 2016; Bochini et al., 2019; Perroca et al., 2019).

*Persephona mediterranea* e *P. punctata* (Figura 1 A e B) apresentam ampla distribuição no Atlântico Ocidental, nas Antilhas, Colômbia, Venezuela, Suriname e Guiana. Recentemente foi encontrado novos registros de indivíduos de *P. mediterranea* no Uruguai (Martínez et al., 2009; Magalhães et al., 2016). No Brasil, são encontradas do Amapá ao Rio Grande do Sul (Melo et al., 1989; Raz-Guzman & Sánchez, 1992; Mantelatto & Fransozo 2000) habitando zonas bentônicas, em substratos compostos por lodo, areia, conchas, algas e corais, desde a costa marinha até 70 m de profundidade (Melo, 1996; Perroca et al., 2019; Mantelatto et al., 2020). As duas partilham o mesmo ambiente em determinadas áreas (Perroca et al., 2019).

A partilha pelo mesmo ambiente em espécies próximas filogeneticamente pode levar a competição por recursos como abrigo e alimento (Huntinford et al., 1995; Zhu et al., 2021) ou a pressão da competição pode ser menor quando essas espécies utilizam estratégias diferentes que permitem explorar o mesmo ambiente (Abrams, 1990; Reis-Junior et al., 2020). Isso é muito comum em lagoas costeiras, estuários e ambientes marinhos com baixa profundidade devido à alta abundância de recursos e a alta diversidade de espécies que colonizam esses habitats (González-Gurriaran et al., 1989).

Diversos estudos sobre caranguejos do gênero *Persephona* já foram realizados no Brasil, sendo eles a respeito do desenvolvimento pós-embrionário por Negreiros-Fransozo et al., (1989), a distribuição espacial e temporal (Bertini et al., 2001; Perroca et al., 2020), o período reprodutivo e a maturidade sexual (Bertini et al., 2010; Almeida et al., 2013; Perroca et al., 2019; Reis-Junior et al., 2020) e a descrição taxonômica das oito espécies de *Persephona* (Magalhães et al., 2016). No entanto, há uma carência sobre os aspectos reprodutivos como a fecundidade, investimento reprodutivo e volume dos ovos de *Persephona* spp (Hayer et al., 2017). A maioria dos estudos sobre esses aspectos se referem a outros Brachyura como Portunidae (Hamasaki et al., 2021) e Majoidea (Schejter & Spivak, 2005; Gonzalez-Pisani & López-Greco, 2014).

O estudo dos aspectos reprodutivos desses caranguejos é extremamente importante no fornecimento de dados relacionados a dinâmica populacional. Informações a respeito da fecundidade e investimento reprodutivo também podem auxiliar no estabelecimento de um período para avaliar a capacidade de renovação das espécies exploradas (Pinheiro & Terceiro, 2000; Johnston & Yeoh, 2021; Mustaquim et al., 2022) e averiguar a melhor época para o fechamento da pesca (i.e., defeso).

A fecundidade refere-se ao número de descendentes produzidos por uma fêmea em um determinado período do seu ciclo de vida (Ramírez-Llodra, 2002) e a unidade para medir a fecundidade é a prole, das quais as diferentes formas podem ser: oócitos, óvulos, embriões, larvas e juvenis.

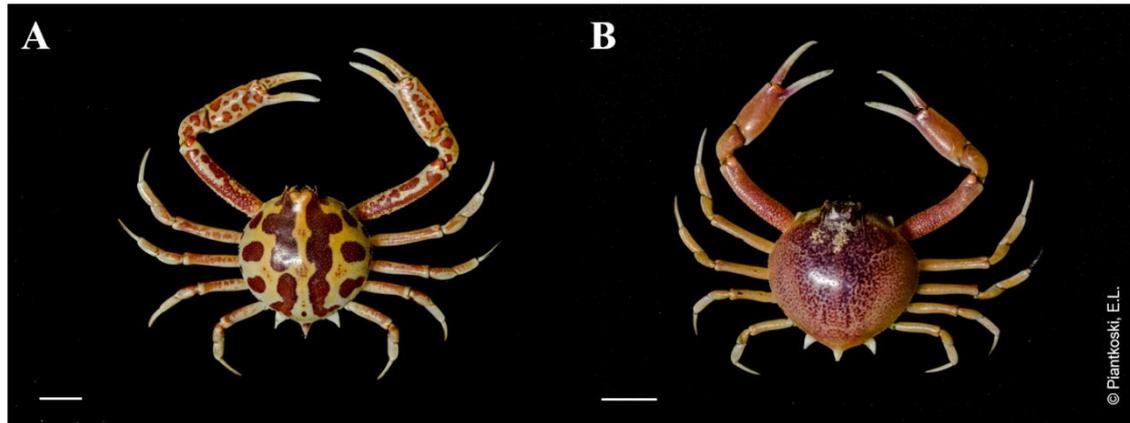
Segundo Anger e Moreira (1998) é possível distinguir 3 categorias de fecundidade trabalhando com decápodes: fecundidade potencial definida como o número de oócitos no ovário, incluindo células em desenvolvimento e maduras; fecundidade realizada, definida como o número de ovos aderidos nos pleópodes ou encontrados no abdômen e a fecundidade real, definida como o número de larvas que eclodiram e sobreviveram. E

para estimar a fecundidade dos caranguejos é comum utilizar o número de ovos produzidos pela fêmea (Pinheiro & Fransozo, 1996; Castiglioni & Negreiros-Fransozo, 2006). A estimativa da fecundidade geralmente é obtida utilizando modelos matemáticos ajustados para gráficos de dispersão relacionando o número de ovos, com o tamanho da carapaça, o que está correlacionado com o tamanho ou peso dos ovos (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1995).

O investimento reprodutivo é utilizado para avaliar a energia que a fêmea destina a reprodução. Essa energia é calculada por meio da relação da biomassa dos ovos e a biomassa das fêmeas (Clarke et al., 1991). A informação desse aspecto é muito importante já que a produção de gametas e o desenvolvimento dos embriões é de alto custo energético e depende diretamente de reservas energéticas da fêmea e está relacionado com fatores abióticos como, temperatura, disponibilidade de alimentos, variações latitudinais, salinidade ou presença de elementos tóxicos no habitat. (Ramirez-Llodra, 2002; Henmi, 2003; Leme, 2006; Bertini et al., 2010; Verissimo et al., 2011).

A partir da análise da biomassa em função do tamanho da fêmea é possível calcular o fator de condição, que avalia o bem-estar dos indivíduos, dando indicativos sobre seu estado nutricional e a interação deles com o ambiente (Jisr et al., 2019). Além disso, o fator de condição está relacionado a interações complexas de fatores endógenos, como processos fisiológicos, metabólicos, hormonais e de carga genética (Gopal et al., 2010; Gautam et al., 2014; Miazaki, 2021). Esses processos também são influenciados por fatores abióticos (Gautam et al., 2014). A avaliação desses parâmetros é importante para compreender o grau de engorda da espécie, além de indicar épocas que caracterizam o crescimento somático ou o processo reprodutivo (Pinheiro & Taddei, 2005).

O presente estudo analisou sazonalmente as estratégias reprodutivas referentes à fecundidade, investimento reprodutivo de *P. mediterranea* e *P. punctata*, na Enseada de Ubatuba. Sendo assim, esse estudo fornece um melhor conhecimento do ciclo de vida desses organismos no litoral norte de São Paulo, além de conceder subsídios importantes para compreender a biologia e adaptações reprodutivas frente às condições ambientais.



**Figura 1.** Vista dorsal de um exemplar de (A) *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) e (B) *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758).

## Objetivos

O estudo objetiva investigar aspectos da biologia reprodutiva de *P. mediterranea* e *P. punctata* na Enseada de Ubatuba, litoral norte paulista, Brasil. Para tal, foram averiguados os seguintes objetivos específicos:

- Comparar os aspectos reprodutivos entre *P. mediterranea* e *P. punctata*;
- Calcular o volume dos ovos ao longo das estações e se há perda significativa de ovos entre os estágios de desenvolvimento dos embriões;
- Estimar a fecundidade, fecundidade relativa e o investimento reprodutivo, além de analisar o fator de condição sazonal para ambas espécies;
- Aferir a variação temporal da fecundidade e investimento reprodutivo e sua relação com fatores ambientais (temperatura da água de fundo, salinidade, granulometria e matéria orgânica do sedimento).

## Material e Métodos

### 1.1 Caracterização da área de estudo

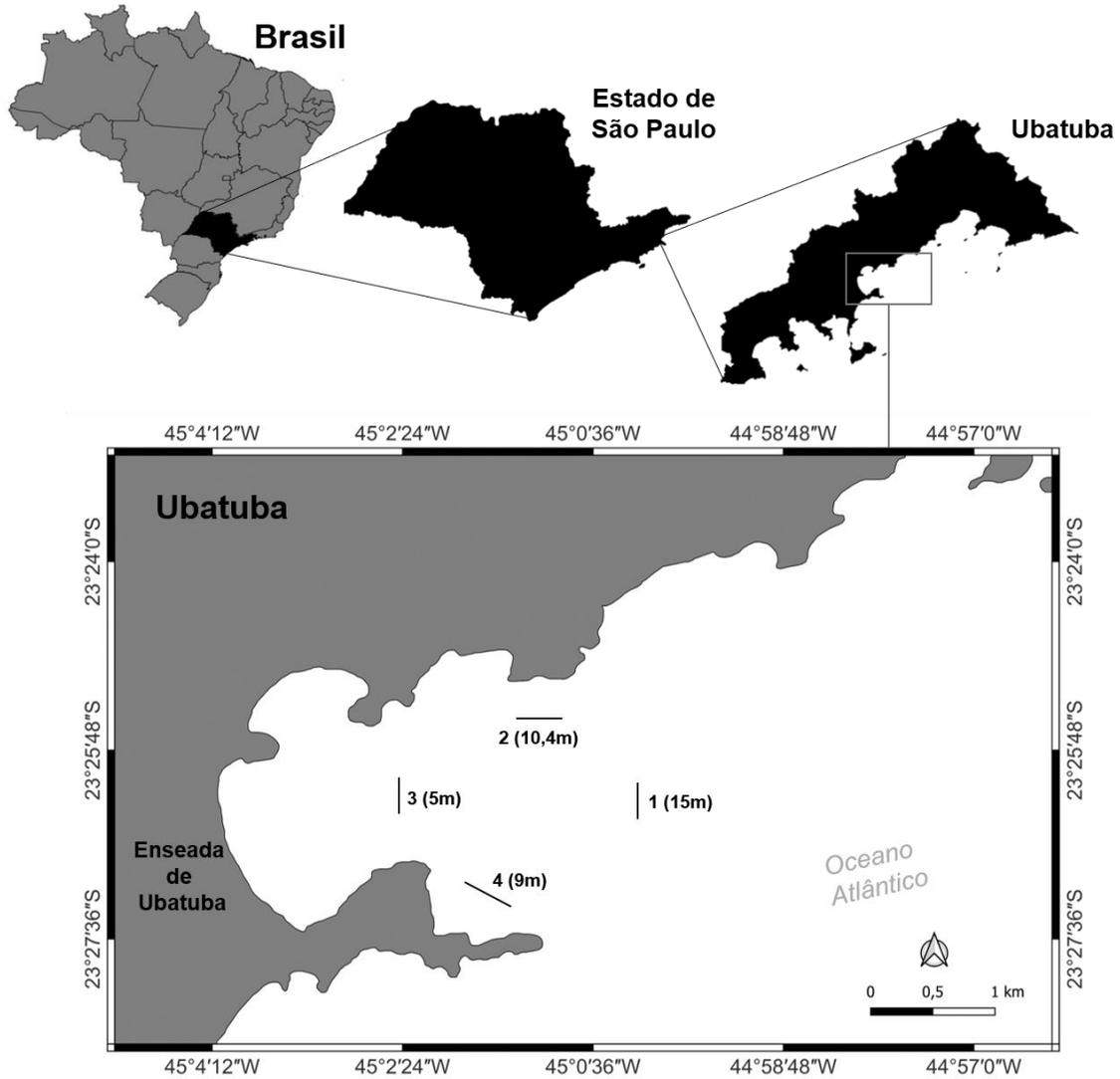
As coletas foram realizadas na Enseada de Ubatuba, município de Ubatuba (23°35'00''S/44°53'24''W), litoral norte do Estado de São Paulo. Grande parte do município compõe o Parque Estadual Serra do Mar, a região é de Mata Atlântica e as encostas acompanham o litoral paulista, o que possibilita a existência de várias praias com diferentes características geomorfológicas (Ab´Saber, 2001). A área total da Enseada é de aproximadamente 8 km<sup>2</sup>, sendo 4,5 km de largura na entrada e diminuindo em direção à praia e possui quatro rios que desembocam no mar: Rio Indaía, Rio Grande, Rio Lagoa e Rio Acaraú, que auxiliam no transporte de matéria orgânica e conseqüentemente interferem na salinidade da água (Mantelatto & Fransozo, 1999).

A região de Ubatuba é influenciada por três grandes massas de água que quando comparadas entre si, apresentam características específicas e modelos distintos de distribuição durante as estações do ano: Água Tropical (AT) proveniente da Corrente do Brasil e apresentando temperaturas e salinidade altas ( $t > 20\text{ }^{\circ}\text{C}$  e  $s > 36\%$ ), Água Central do Atlântico Sul (ACAS) que apresenta temperaturas e salinidades baixas ( $t > 18\text{ }^{\circ}\text{C}$  e  $s < 36\%$ ) e Água Costeira (AC) influenciada pelas duas últimas e por águas de origem continental (Castro-Filho et al., 1987), com temperaturas e salinidades baixas ( $t > 20\text{ }^{\circ}\text{C}$  e  $s < 36\%$ ). No verão ocorre uma estratificação das massas de água, onde a ACAS é predominante, enquanto na camada sub-superficial a AC e AT se misturam. No inverno, AC é mais intrusiva nas proximidades da costa, enquanto AT é nas regiões mais afastadas (Castro-Filho, 1987). Essas variações fazem com que a região estudada seja singular no que se refere às características sazonais de fatores como a temperatura da água e salinidade (Teixeira, 2010).

## 1.2 Amostragem dos caranguejos

As coletas foram realizadas com auxílio de um barco de pesca camaroeiro equipado com redes do tipo *double-rig* com malha de abertura de 20 mm e 18 mm no saco final, navegando a uma velocidade média de 1,7 nós com esforço amostral de 30 minutos. As amostras foram obtidas de coletas mensais de julho de 2021 a junho de 2022 em quatro transectos com profundidade de 5 a 15 metros (Figura 2). Os locais foram escolhidos com base em sua posição na enseada, e diferenças quanto a profundidade e exposição das ondas. O transecto 1, localizado na área central da abertura da enseada é o mais exposto e apresenta 15 m de profundidade, o transecto 2 é o mais influenciado pela ação das ondas com 10,4 m de profundidade e está perpendicular aos transectos 1 e 3; o 3 é o mais raso com 5 m e paralelo ao 1, enquanto o transecto 4 é o mais abrigado em relação a ação de ondas do mar aberto e localiza-se perpendicular também ao transecto 1 e 3 e apresenta 9,2 m de profundidade (Perroca et al., 2022).

Após o término de cada arrasto, as redes foram recolhidas ao convés e os organismos capturados foram triados, ensacados em sacos plásticos etiquetados e acondicionados em caixas térmicas com gelo picado e transportados ao laboratório. A identificação das espécies seguiu Melo (1996).



**Figura 2.** Mapa da Enseada Ubatuba-SP com indicação dos transectos de coleta e suas respectivas profundidades.

### 1.3 Amostragem dos fatores ambientais

Em cada transecto foram coletados também amostras de água de fundo, com uma garrafa de Van Dorn, objetivando determinar o valor da temperatura da água com um termômetro de mercúrio ( $^{\circ}\text{C}$ ) e salinidade com refratômetro óptico específico (%).

O substrato foi coletado por meio de um pegador do tipo Van Veen (área de  $0.06\text{ m}^2$ ) afim de obter valores de conteúdo de matéria orgânica (MO) e granulometria. Cada amostra foi devidamente identificada, congelada e levada até o laboratório para análises.

A metodologia utilizada para as análises do substrato tem como referência Tucker (1988). No laboratório, cada amostra de sedimento foi submetida a 70°C numa estufa de secagem pelo período de 72 horas. Em seguida, foram separadas três subamostras de dez gramas para o teor de matéria orgânica e mais três subamostras de 100 g, tratadas com 250 mL de solução de NaOH 0,2M, agitadas por 5 min para liberar as partículas de lodo e argila e depois enxaguadas em uma peneira de 0,063 mm de malha e que foi separado do restante. Posteriormente as amostras para determinação da granulometria foram submetidas à várias peneiras com tamanhos de malhas diferentes dispostas em ordem decrescente, em 2 mm (cascalho), 1[-2 mm (areia muito grossa), 0,5[-1 mm (areia grossa), 0,25[-0,5 mm (areia média), 0,125[-0,25 mm (areia fina) e 0,063[-0,125 mm (areia muito fina), as partículas menores foram classificadas como silte-argila.

As categorias de tamanho das partículas foram baseadas no padrão proposto por Wentworth (1999), e as frações foram expressas na escala phi ( $\phi$ ) de acordo com a fórmula  $\phi = -\log_2 d$ , onde “d” é o diâmetro do grão (mm). Logo após, o phi foi calculado por curvas cumulativas de tamanho de partículas usando valores correspondentes aos percentis 16, 50 e 84 usados para determinar o diâmetro médio (Dm) do sedimento usando a fórmula:  $Dm = (\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84}) / 3$  (Tucker, 1988).

Para a análise do teor de MO (%) as subamostras foram colocadas em cadinhos de cerâmica numerados e pesados inicialmente. Os cadinhos foram colocados em mufla a 500°C e após três horas foram retirados e pesados novamente. A diferença entre o peso inicial e peso final foi o resultado de MO observado em cada transecto e, em seguida, foi convertido em porcentagem (Mantelatto & Fransozo, 1999).

Em relação a variação dos fatores ambientais, para comparar a temperatura de água de fundo entre as estações e transectos, os dados foram testados quanto a

homoscedasticidade e normalidade e logo em seguida, foi utilizado anova (*one-way*), para salinidade, phi e MO foi usado o teste de *Kruskal-Wallis* (Zar, 1999).

## 1.4 Análise de dados

### 1.4.1 Aspectos reprodutivos

Em laboratório as fêmeas ovígeras (FO) de *P. mediterranea* e *P. punctata* foram separadas, individualizadas e mensuradas quanto a largura da carapaça (LC) com um paquímetro de 0,01 mm de precisão. Os dados foram testados quanto à homoscedasticidade (*Teste de Levene*) e normalidade (*Shapiro-Wilk*) e de acordo com os resultados os testes estatísticos mais adequados foram selecionados para cada análise (Zar, 2010).

O estágio de desenvolvimento dos embriões (ovos fertilizados) foi classificado como: estágio inicial (IN) onde não há evidência de olhos e observa-se grande quantidade de vitelo; estágio intermediário (IT) onde observa-se olhos pouco desenvolvidos e estágio final (FI) no qual os olhos se encontram bem evidentes e pouca quantidade de vitelo (Oliveira et al., 2018).

A massa de ovos foi removida cuidadosamente da câmara incubatória (Figura 3) e de cada massa ovígera foram retirados 20 ovos, foto documentados por meio de câmera AxioCam ERc 5s acoplada ao estereomicroscópio Zeiss Stemi 2000 C e software AxioVision v.4.8.2 Carl Zeiss MicroImaging GmbH®. Os ovos foram medidos através do software citado anteriormente, quanto ao menor e maior diâmetro, medidas às quais foram utilizadas para o cálculo do volume do ovo (VO), onde  $VO = \pi/6 * d^2 * D$ , no qual “d” é menor diâmetro; “D” o maior diâmetro e  $\pi = 3.14$  (Bas et al., 2007). Com intuito de analisar a variação do volume dos ovos em cada fase do desenvolvimento embrionário,

foram utilizadas fêmeas portando ovos nos três estágios. Além disso foi verificado se houve diferença no volume dos ovos para as duas espécies durante as estações do ano com o teste de anova (*one-way*).

Para o cálculo da fecundidade, foi selecionado um número máximo de 15 fêmeas ovígeras por mês e de cada massa ovígera foram retiradas três subamostras de 1000 ovos que também foram contados por meio de estereomicroscópio Zeiss Stemi 2000 C. De acordo com Verísimo et al., (2011) uma subamostra de 1000 ovos é a quantia robusta para se estimar a fecundidade, uma vez que, pequenas diferenças no peso seco dos ovos podem levar a grandes diferenças nas estimativas de fecundidade, especialmente em grandes ninhadas.

Posteriormente, as subamostras de ovos juntamente com o restante da massa ovígera e as fêmeas ovígeras (subamostra  $a= 1000$  ovos, subamostra  $b=1000$  ovos, subamostra  $c= 1000$  ovos,  $d=$  restante da massa de ovos e  $e=$  fêmea ovígera) foram secos separadamente em estufa a 60 °C e então pesados em balança analítica com precisão de 0,0001 g afim de obter o peso corporal seco (PCS), peso total da massa de ovos (PMO) e o peso seco das subamostras (PSS).

O número total de ovos foi obtido a partir da relação entre o peso das subamostras ( $a$ ,  $b$  e  $c$ ) e o peso total da massa de ovos ( $d$ ). A fecundidade relativa é a razão da relação da fecundidade pela largura da carapaça (calculada pelo número de embriões dividido pelo tamanho da fêmea) e foi utilizada nas análises referentes a variação na sazonalidade com o intuito de mitigar o efeito do tamanho da fêmea na fecundidade, conforme proposto por Bas et al., (2007).

Além disso, a fecundidade em relação aos estágios de desenvolvimento dos ovos foi analisada com teste de *Kruskal-Wallis* para ambas as espécies e a fecundidade em

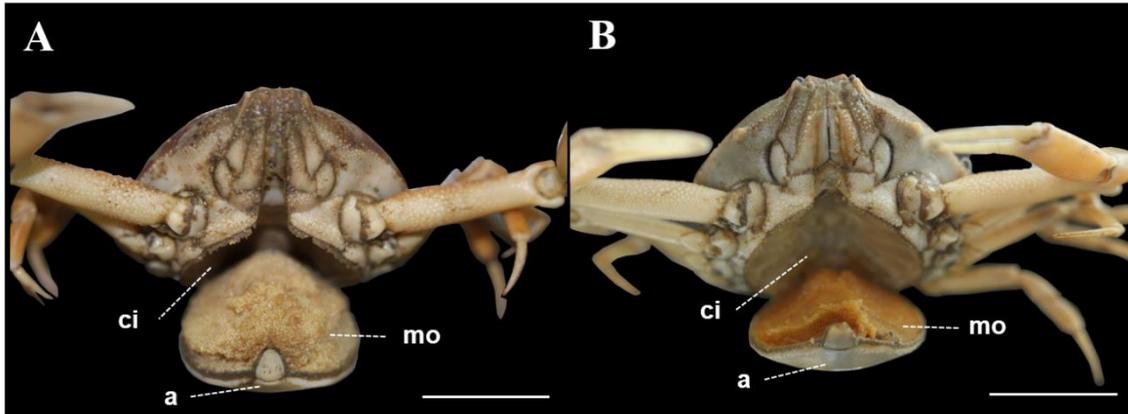
função do tamanho/peso das fêmeas foi avaliada por meio de regressão linear para fêmeas ovígeras em estágio IN. Antes desta análise os dados (largura da carapaça, peso total e fecundidade) foram transformados em log, e então ajustados a equação alométrica  $y=a+b^x$  onde  $x= \log$  (largura da carapaça ou peso total) e  $y= \log$  de fecundidade, e  $a$  e  $b$  são constantes que indicam o intercepto e a inclinação, respectivamente.

O investimento reprodutivo foi estimado apenas para fêmeas portando ovos no estágio inicial, uma vez que o ganho de peso durante a incubação dos ovos pode levar a subestimação do investimento reprodutivo (Zimmermann et al., 2015). Foi calculado como a média de  $PMO/PCS * 100$  (Hines, 1982). E analisado de acordo com as estações do ano e entre os transectos amostrados. Anova (*one-way*) foi utilizado para os dados de *P. mediterranea* e *Kruskal-Wallis* para *P. punctata*.

O fator de condição foi estimado para as fêmeas ovígeras de ambas as espécies através da função potência:  $FC= e/LC^b$  onde  $b$  é o coeficiente alométrico obtido através da relação peso/largura das fêmeas (Okon & Sikoki, 2014; Miazaki, 2021).

Para comparação da largura da carapaça, volume dos ovos, fator de condição e investimento reprodutivo entre *P. mediterranea* e *P. punctata* foi utilizado o teste de *Mann-Whitney* ( $p < 0,05$ ) (Zar, 1999).

Para investigar uma possível influência dos fatores ambientais (temperatura da água de fundo, salinidade, phi e conteúdo de matéria orgânica) na fecundidade relativa e investimento reprodutivo foi utilizada uma análise de séries temporais (Cross-correlation, Statistica 7,0, StatSoft, Inc) com nível de significância de 0,05% à qual permite determinar relações tardias ou prematuras (“Lag”) entre as variáveis (Zar, 2010).



**Figura 3.** Esquema das estruturas corporais de (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata*, indicando a câmara incubatória (ci), massa ovígera (mo) e o abdômen (a).

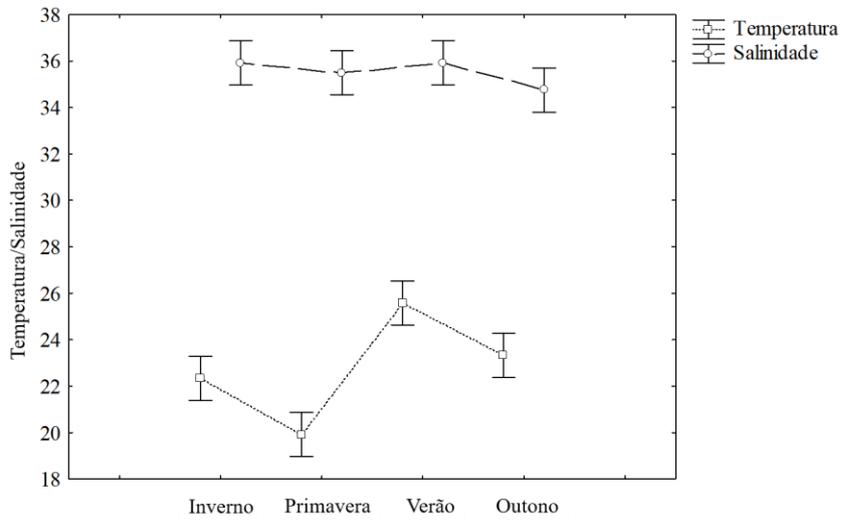
## Resultados

### 1.5 Variáveis ambientais

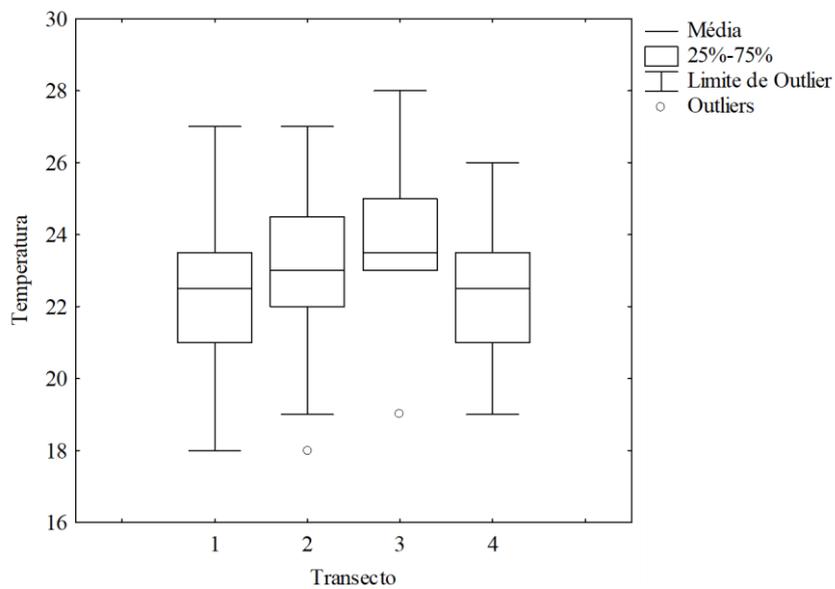
Os valores de temperatura de água de fundo apresentaram diferença significativa entre as estações (*Anova*,  $F= 38,78$ ,  $p < 0,01$ ). Ao longo do período amostral a média foi de  $22,8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,3$ , com a menor temperatura ocorrendo na primavera ( $19,9\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1,8$ ) e a maior no verão ( $25,6\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1,5$ ). A salinidade também apresentou valores diferentes entre as estações (*Kruskal-Wallis*,  $H= 14,27$ ,  $p < 0,01$ ) e variou de 33,5 a 35,9 com média de  $35 \pm 1,14$ , o menor valor foi registrado no outono ( $34,7 \pm 0,4$ ) e o maior no inverno ( $35,9 \pm 0,9$ ) (Figura 4).

Em relação aos transectos de amostragem não houve diferença para a temperatura da água de fundo (*Anova*,  $F= 0,6573$ ,  $p= 0,5827$ ). No transecto 1 registrou-se a média de  $22,3\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,4$ , no transecto 2 a média de  $22,8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,4$  e nos transectos 3 e 4,  $23,5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2,7$  e  $22,4^{\circ}\text{C} \pm 2$ , respectivamente (Figura 5). Os valores de salinidade entre os transectos também não diferiram (*Kruskal-Wallis*,  $H= 1,781$ ,  $p= 0,619$ ). A média obtida no

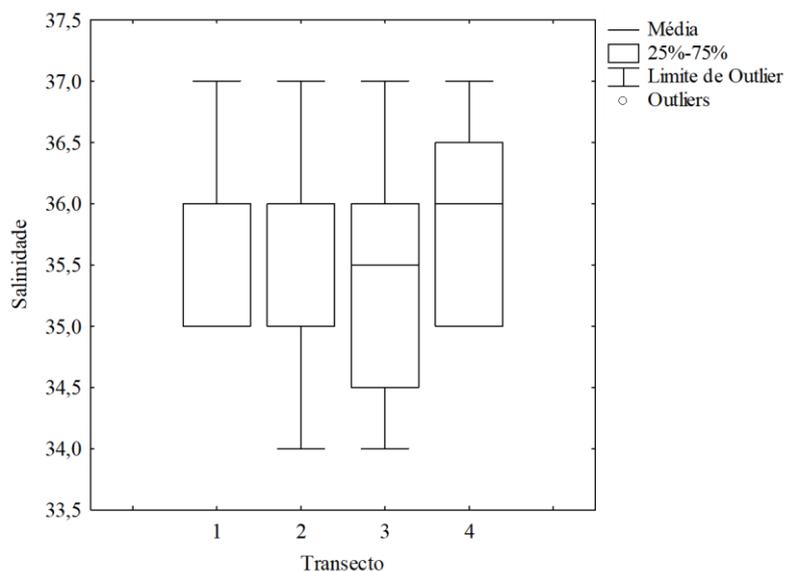
transecto 1 foi de  $35,5 \pm 0,6$ , no transecto 2 foi de  $35,4 \pm 0,9$ , no transecto 3 foi de  $35,3 \pm 0,9$  e no transecto 4,  $35,8 \pm 0,8$  (Figura 6).



**Figura 4.** Variação dos valores médios da temperatura e salinidade durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP.



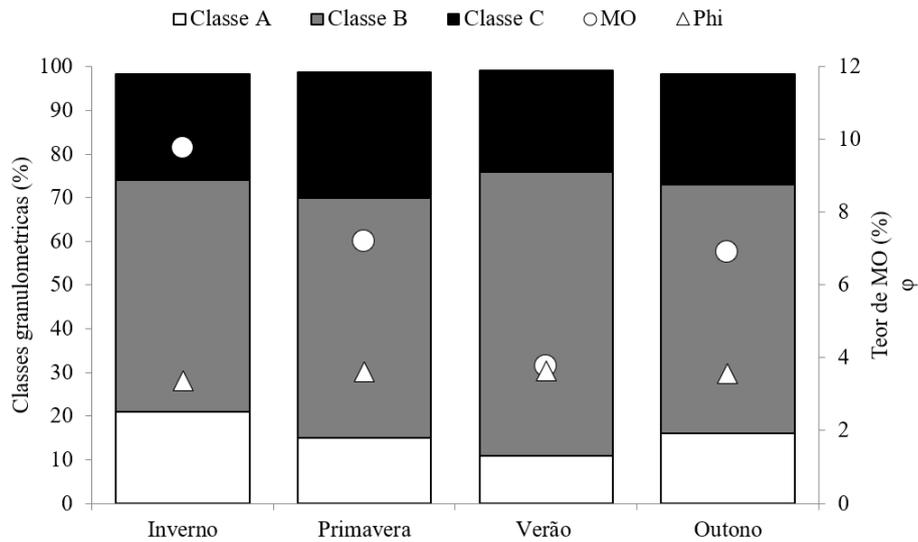
**Figura 5.** Variação dos valores médios da temperatura entre os transectos (1, 15m; 2, 10,4m; 3, 5m; 4, 9,2m) durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP.



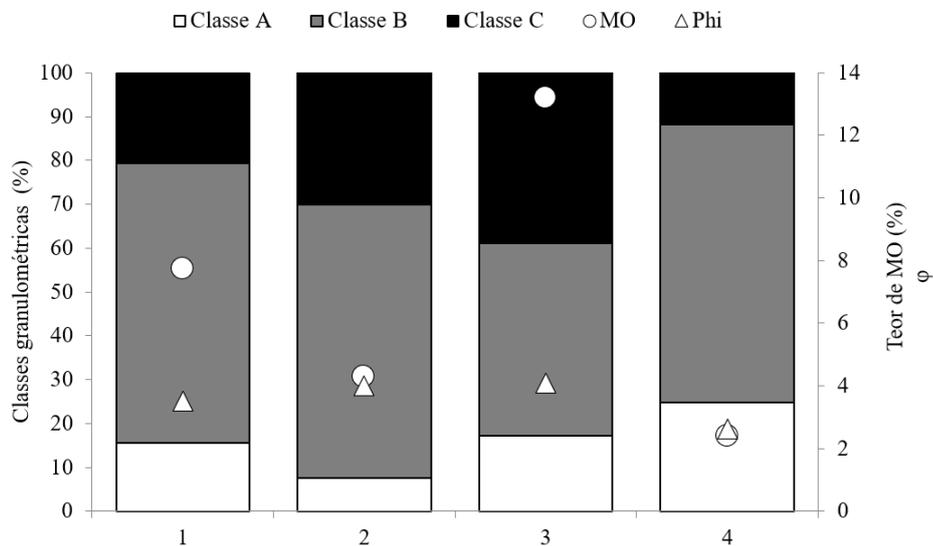
**Figura 6.** Variação dos valores médios da salinidade entre os transectos (1, 15m; 2, 10,4m; 3, 5m; 4, 9,2m) durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP.

Com relação ao sedimento, o teor de matéria orgânica variou de 3,77% e 9,75% com média de  $6,9\% \pm 2,45$ , apresentando menor porcentagem no verão (3,77%) e maior no inverno (9,75%). Enquanto o phi ( $\phi$ ) apresentou menor valor no inverno (3,38) e o maior no verão (3,63) ( $3,54 \pm 0,12$ ) (Figura 7).

Quanto ao sedimento analisado entre os transectos, foi possível observar diferenças significativas no teor de matéria orgânica (*Kruskal-Wallis*,  $H= 27,99$ ,  $p < 0,01$ ) e no phi (*Kruskal-Wallis*,  $H= 39,95$ ,  $p < 0,01$ ). Os maiores valores de teor de matéria orgânica foram encontrados no transecto 3, apresentando média de  $13,2\% \pm 4,2$  e os menores no transecto 4, com média de  $2,4\% \pm 0,96$ . Em relação ao phi, os maiores valores foram encontrados no transecto 3, com média de  $4,08 \pm 0,17$  enquanto que os menores no transecto 4, apresentando média de  $2,62 \pm 0,09$  (Figura 8).



**Figura 7.** Porcentagem das classes granulométricas, matéria orgânica (MO) e phi ( $\phi$ ) das estações durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP. Classe A: cascalho, areia muito grossa, grossa e média; Classe B: areia fina e muito fina; Classe C: silte + argila.

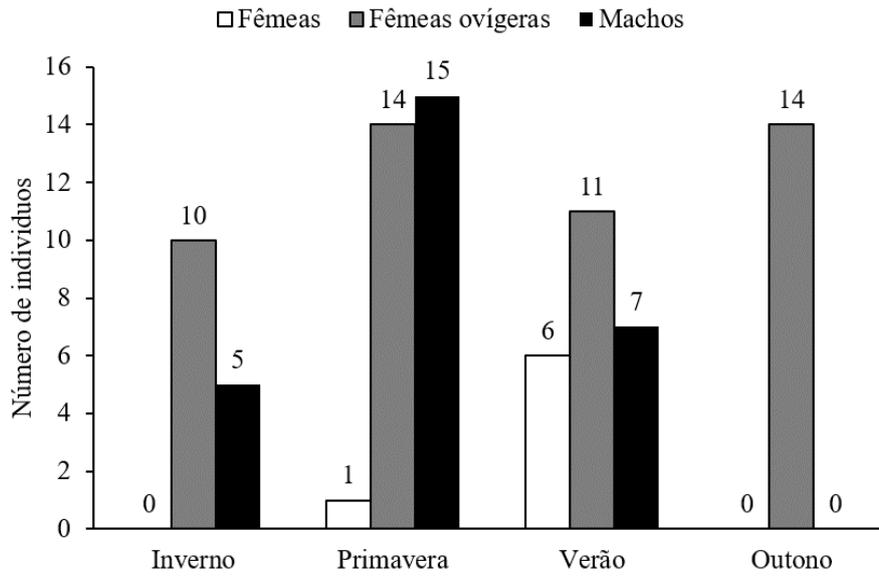


**Figura 8.** Porcentagem das classes granulométricas, matéria orgânica (MO) e phi ( $\phi$ ) entre os transectos (1, 15m; 2, 10,4m; 3, 5m; 4, 9,2m) durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP. Classe A: cascalho, areia muito grossa, grossa e média; Classe B: areia fina e muito fina; Classe C: silte + argila.

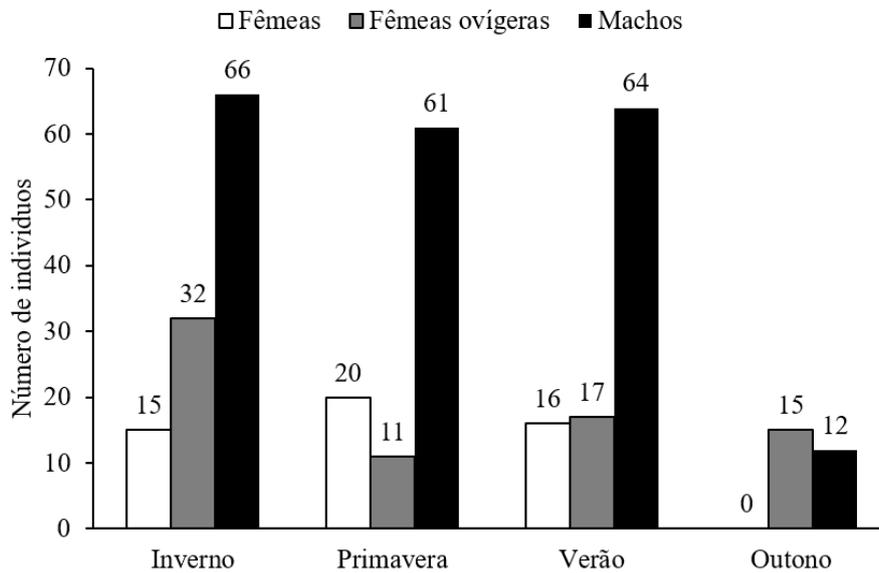
## 1.6 Aspectos reprodutivos

Durante o período de estudo foram amostrados 83 indivíduos de *P. mediterranea*, sendo 27 machos e 56 fêmeas, das quais 49 eram ovígeras (FO). Para *P. punctata* foram amostrados 329 indivíduos, no qual 203 deles eram machos e 126 fêmeas, e 75 destas FO.

As FO de *P. mediterranea* foram amostradas em todas as estações do ano com maior abundância na primavera (14). Não foi observado a presença de machos no outono e de fêmeas não ovígeras no inverno e outono (Figura 9). Por outro lado, as FO e machos de *P. punctata* foram encontrados em todas as estações, com maior abundância de FO no inverno (32). As fêmeas não ovígeras não ocorreram no outono (Figura 10).



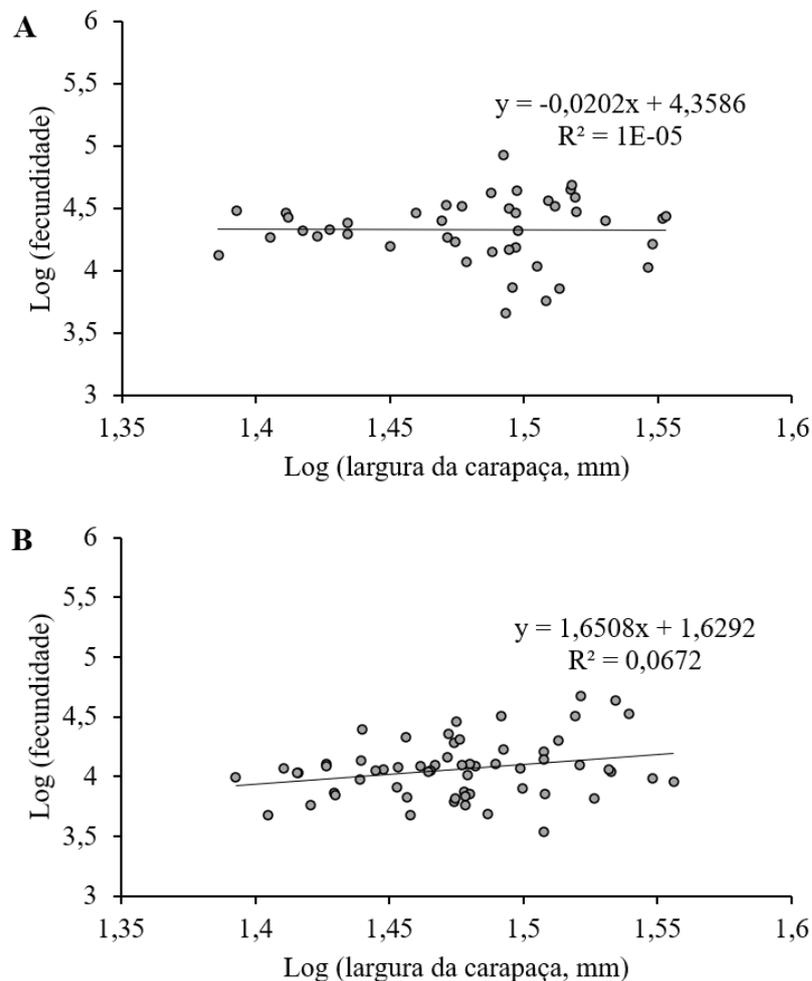
**Figura 9.** *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794). Variação da abundância dos indivíduos durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP.



**Figura 10.** *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758). Variação da abundância dos indivíduos durante as estações coletadas mensalmente no período de julho/21 a junho/22 em Ubatuba-SP.

O tamanho das FO de *P. mediterranea* variou entre 24,33 e 35,71 mm LC (30,17 ± 3,00 mm LC) e de 24,7 a 35,98 mm LC (30,31 ± 2,49 mm LC) para *P. punctata*. Não houve diferença significativa entre o tamanho das duas espécies (*Mann-Whitney*,  $T=1134$ ,  $p=0,2968$ ).

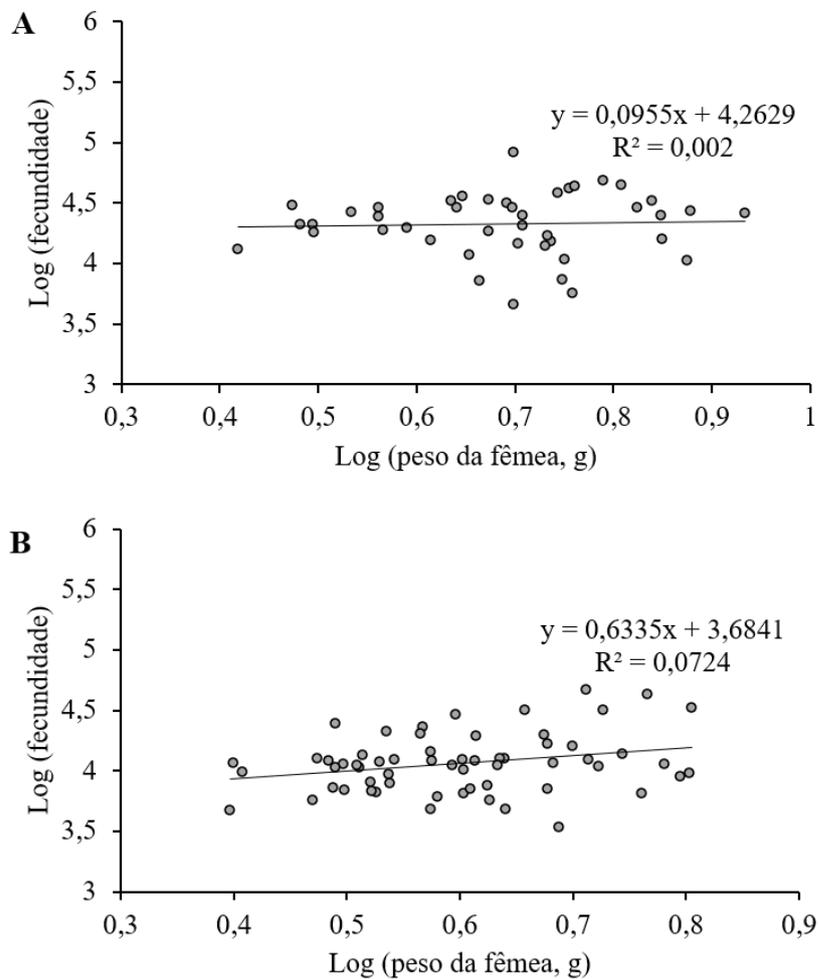
*Persephona mediterranea* não apresentou correlação entre o tamanho da fêmea e a fecundidade (LC vs. F) ( $p > 0,05$ ;  $t_{tab} = 1,68$ ;  $t_{cal} = 1,02$ ) (Figura 11 A). Por outro lado, em *P. punctata* foi verificado uma correlação positiva entre a LC vs. F ( $p < 0,05$ ;  $t_{tab} = 1,67$ ;  $t_{cal} = -1,04$ ) (Figura 11 B).



**Figura 11.** Relação entre a largura da carapaça (log) e a fecundidade relativa (log) das fêmeas de (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata* amostradas durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP.

O peso total das fêmeas ovígeras de *P. mediterranea* variou de 2,61 a 8,57 g ( $5,06 \pm 1,35$  g), enquanto o peso total das fêmeas ovígeras de *P. punctata* variou entre 2,49 a 6,38 g ( $4,09 \pm 0,94$  g). Houve diferença significativa entre os pesos (Mann-Whitney,  $T=749$ ,  $p < 0,05$ ).

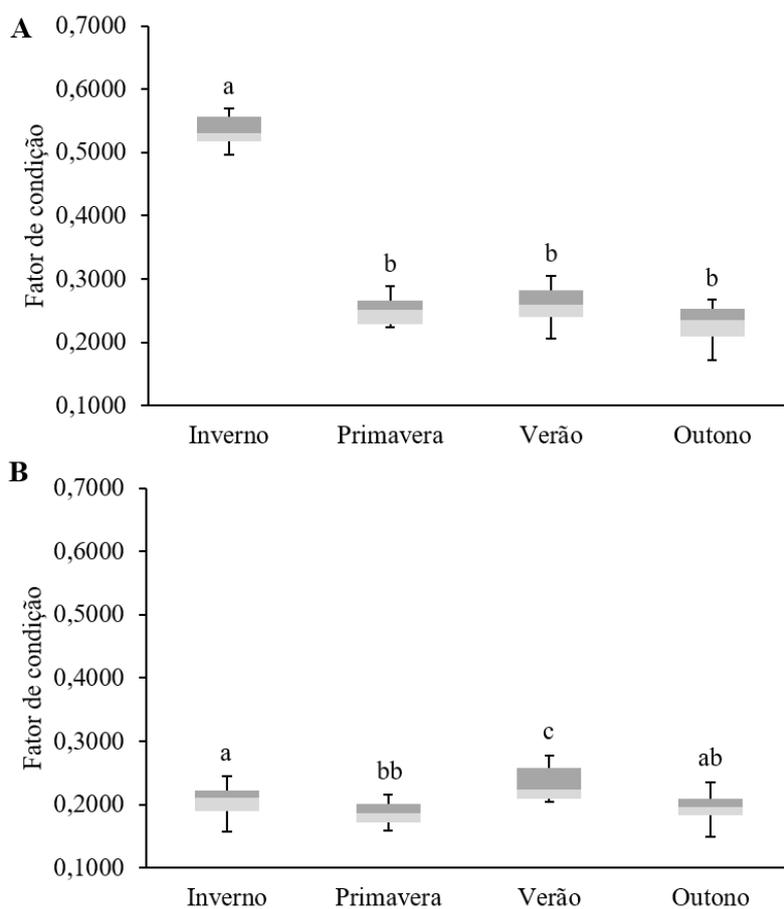
*Persephona mediterranea* não houve correlação entre PT vs. F ( $p > 0,05$ ;  $t_{tab} = 1,68$ ;  $t_{cal} = 0,71$ ) (Figura 12 A), porém em *P. punctata* registrou a correlação positiva entre PT vs. F ( $p < 0,05$ ;  $t_{tab} = 1,67$ ;  $t_{cal} = -1,12$ ) (Figura 12 B).



**Figura 12.** Relação entre a largura da carapaça (log) e o peso total (log) das fêmeas de (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata* amostradas durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP.

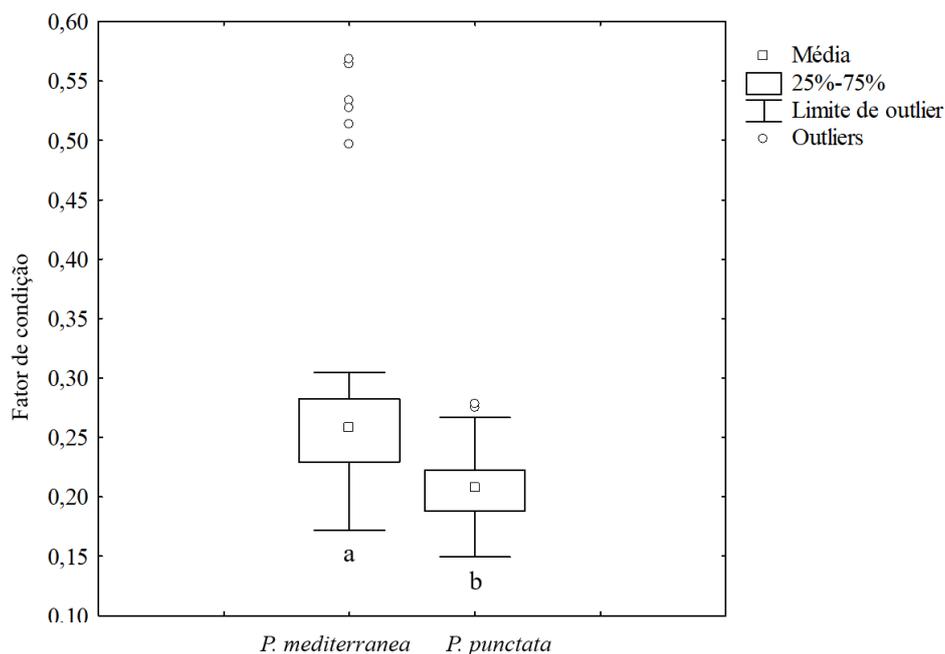
A média do fator de condição para *P. mediterranea* foi de  $0,2864 \pm 0,1054$  com variação de 0,1719 a 0,5686. Sazonalmente foi possível observar que a maior média de fator de condição foi no inverno ( $0,5341 \pm 0,0282$ ) e a menor foi no outono ( $0,2274 \pm 0,0311$ ) (Figura 13 A).

O fator de condição para *P. punctata* apresentou média de  $0,2081 \pm 0,0275$  com variação de 0,1493 a 0,2781. Entre as estações do ano, a maior média foi no verão ( $0,2075 \pm 0,0211$ ) enquanto a menor foi na primavera ( $0,1877 \pm 0,0198$ ) (Figura 13 B). Houve diferença do fator de condição entre ambas as espécies (*Mann-Whitney*,  $T= 411$ ;  $p < 0,01$ ) (Figura 14).



**Figura 13.** Variação do fator de condição (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata* durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na

Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.



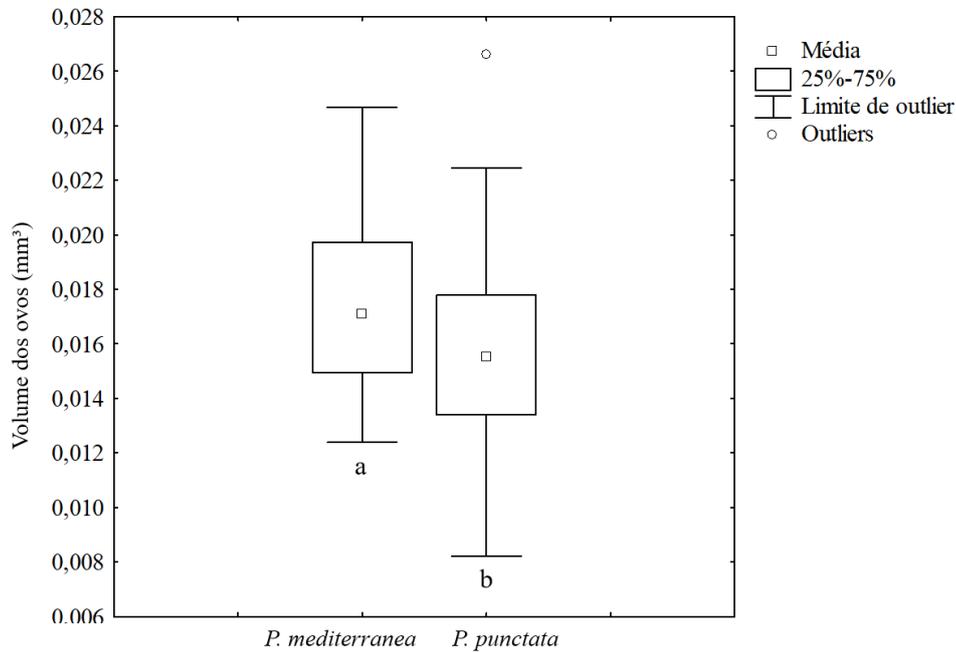
**Figura 14.** Variação do fator de condição entre *Persephona mediterranea* e *Persephona punctata* durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

### 1.6.1 Volume dos ovos

Das 49 fêmeas ovígeras de *P. mediterranea* analisadas, 43 portavam ovos em estágio inicial (IN) com volume médio de  $0,0176 \pm 0,0033 \text{ mm}^3$ . Três fêmeas ovígeras apresentavam ovos em estágio intermediário (IT) com volume médio de  $0,0219 \pm 0,0019 \text{ mm}^3$ . Três fêmeas ovígeras apresentaram ovos em estágio final (FI) com volume médio de  $0,0361 \pm 0,0176 \text{ mm}^3$ .

Para *P. punctata*, 61 portavam ovos em estágio IN, com o volume médio  $0,0156 \pm 0,0033 \text{ mm}^3$ . Dez fêmeas ovígeras portavam ovos em estágio IT com volume médio de  $0,0212 \pm 0,0063 \text{ mm}^3$  e quatro fêmeas ovígeras portavam ovos em estágio FI com volume

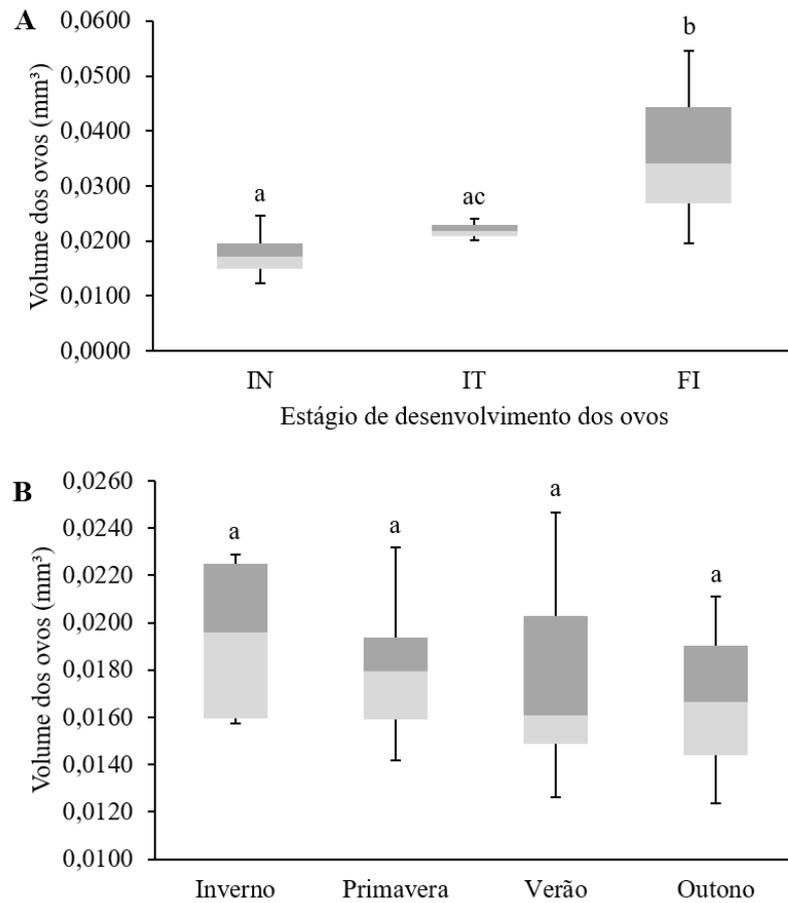
médio de  $0,0186 \pm 0,0073 \text{ mm}^3$ . Houve diferença do volume médio dos ovos entre ambas as espécies (*Mann-Whitney*,  $T= 1283$ ;  $p= 0,0046$ ) (Figura 15).



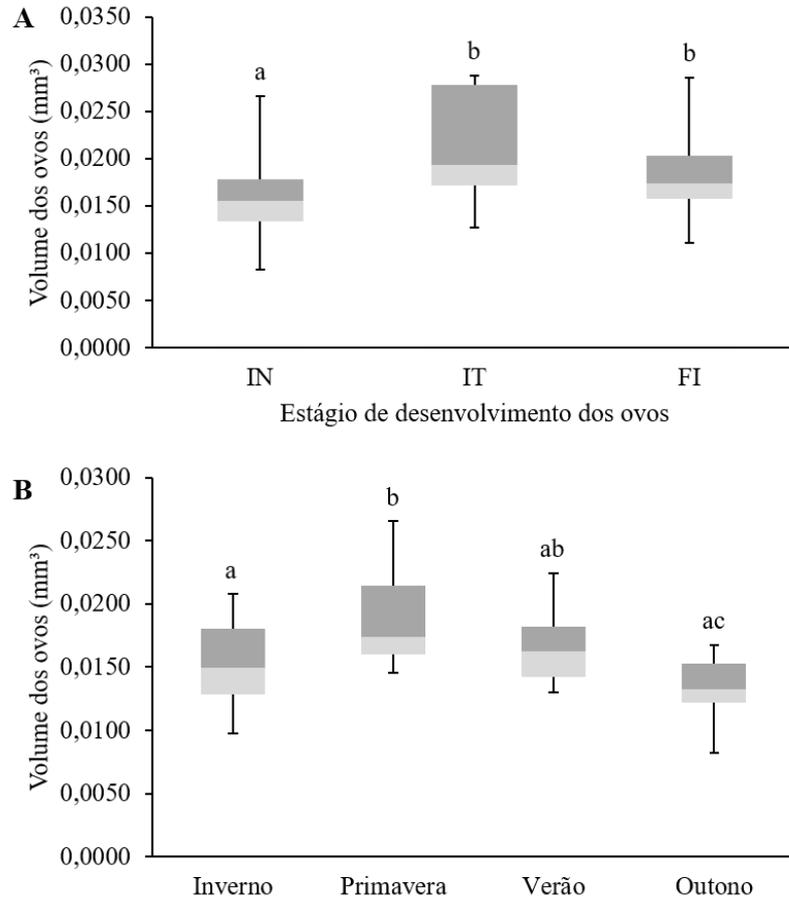
**Figura 15.** Variação do volume dos ovos entre *Persephona mediterranea* e *Persephona punctata* durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

O volume dos ovos em *P. mediterranea* foi maior no estágio FI, variando significativamente dos demais estágios (*Anova*,  $F= 20,55$ ;  $p= <0,01$ ) (Figura 16 A) e não diferiu entre as estações (*Anova*,  $F=0,8146$ ,  $p= 0,4936$ ) e entre os transectos (*Anova*,  $F= 1,12$ ;  $p= 0,2962$ ).

Para *P. punctata*, o volume dos ovos apresentou variações significativas ao longo das estações (*Anova*,  $F= 7,102$ ;  $p= < 0,01$ ); a média do volume foi maior na primavera ( $0,0189 \pm 0,0039 \text{ mm}^3$ ) e menor no outono ( $0,0134 \pm 0,0016 \text{ mm}^3$ ) (Figura 17 B) e não diferiu entre os transectos (*Anova*,  $F= 0,0924$ ;  $p= 0,9119$ ).



**Figura 16.** *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794). Variação do volume dos ovos (A) entre os estágios de desenvolvimento embrionário IN – inicial; IT – intermediário; FI – final. (B) Durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.



**Figura 17.** *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758). Variação do volume dos ovos (A) Entre os estágios de desenvolvimento embrionário IN – inicial; IT – intermediário; FI – final. (B) Durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

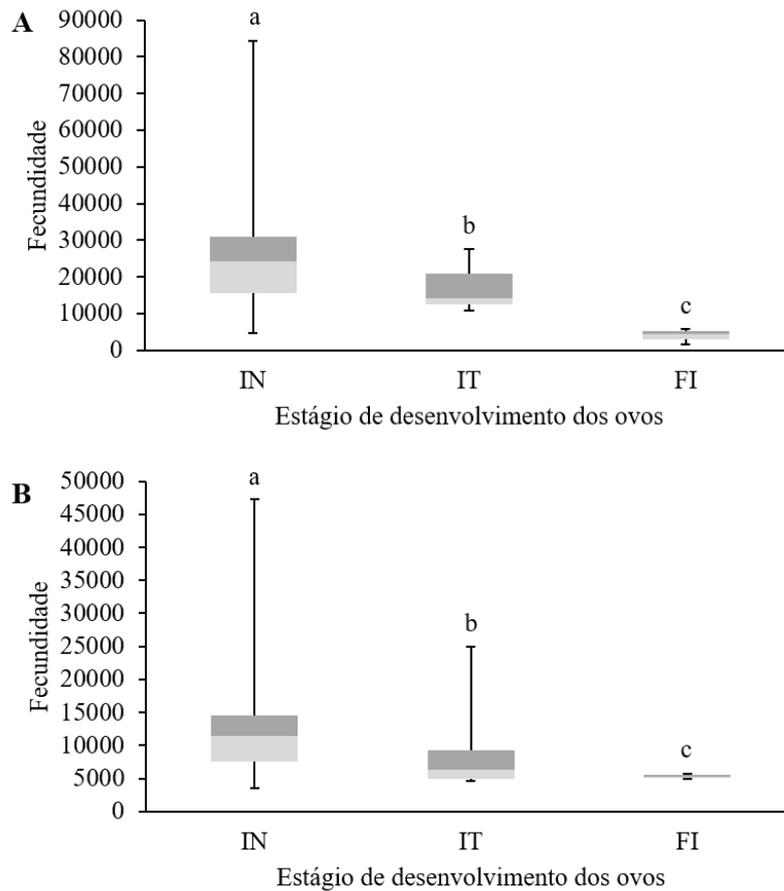
### 1.6.2 Fecundidade

A fecundidade de *P. mediterranea* para fêmeas ovígeras em estágio IN foi de  $24949 \pm 14326$ , em estágio IT o número médio foi de  $17565 \pm 8850$  e para o estágio FI foi de  $3955 \pm 2202$ .

Em *P. punctata* para fêmeas ovígeras em estágio IN foi de  $13856 \pm 9095$ , para fêmeas com ovos em fase IT foi de  $8820 \pm 6297$  e em fêmeas com ovos em estágio FI foi de  $5324 \pm 326$ .

Houve diferença significativa na fecundidade em relação ao estágio de desenvolvimento dos ovos em ambas as espécies. Em *P. mediterranea*, a fecundidade foi maior nas fêmeas que portavam ovos em estágio IN e menor nas fêmeas com ovos em estágio FI (Kruskal-Wallis,  $H= 8,76$ ;  $p= <0,01$ ) (Figura 18 A).

*Persephona punctata* também apresentou fecundidade maior no estágio IN e menor no estágio FI (Kruskal-Wallis,  $H= 13,23$ ;  $p= <0,01$ ) (Figura 18 B). Sendo assim, foi possível observar que houve diminuição do número de ovos com o decorrer do desenvolvimento embrionário em ambas as espécies.



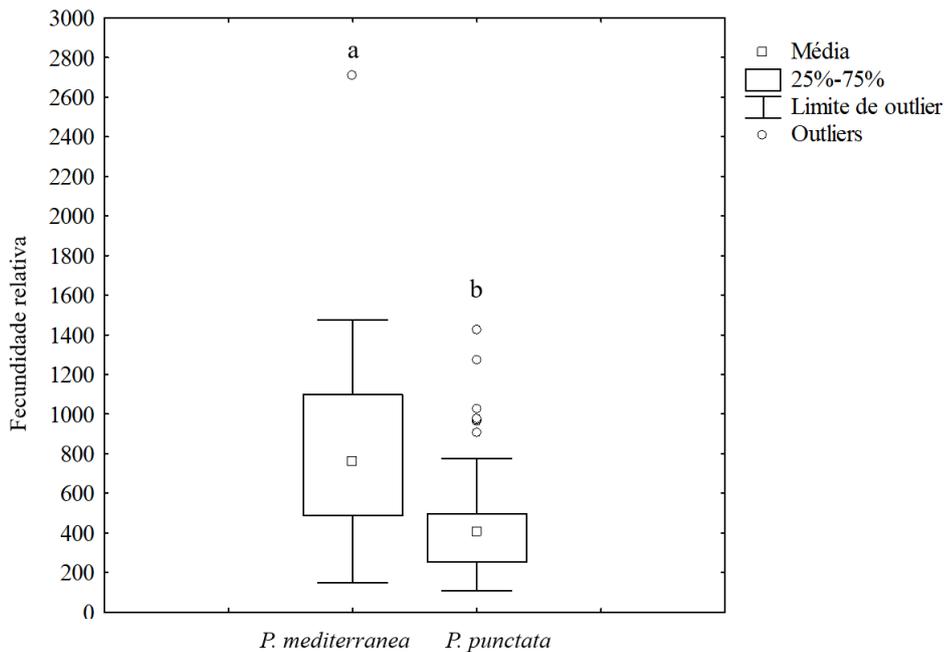
**Figura 18.** Variação da fecundidade entre os estágios de desenvolvimento embrionário (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata*. Durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. IN – inicial; IT – intermediário; FI – final. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

### 1.6.3 Fecundidade relativa

A fecundidade relativa de *P. mediterranea* (ovos em estágio IN) foi de  $823 \pm 457$ , para ovos em estágio IT foi de  $600 \pm 309$  e nas fêmeas com ovos em estágio FI foi de  $141 \pm 72$ .

Para *P. punctata* fêmeas portando ovos em estágio IN foi de  $456 \pm 275$ , fêmeas com ovos em estágio IT foi de  $280 \pm 205$  e em fêmeas com ovos no estágio FI foi de  $168 \pm 14$ .

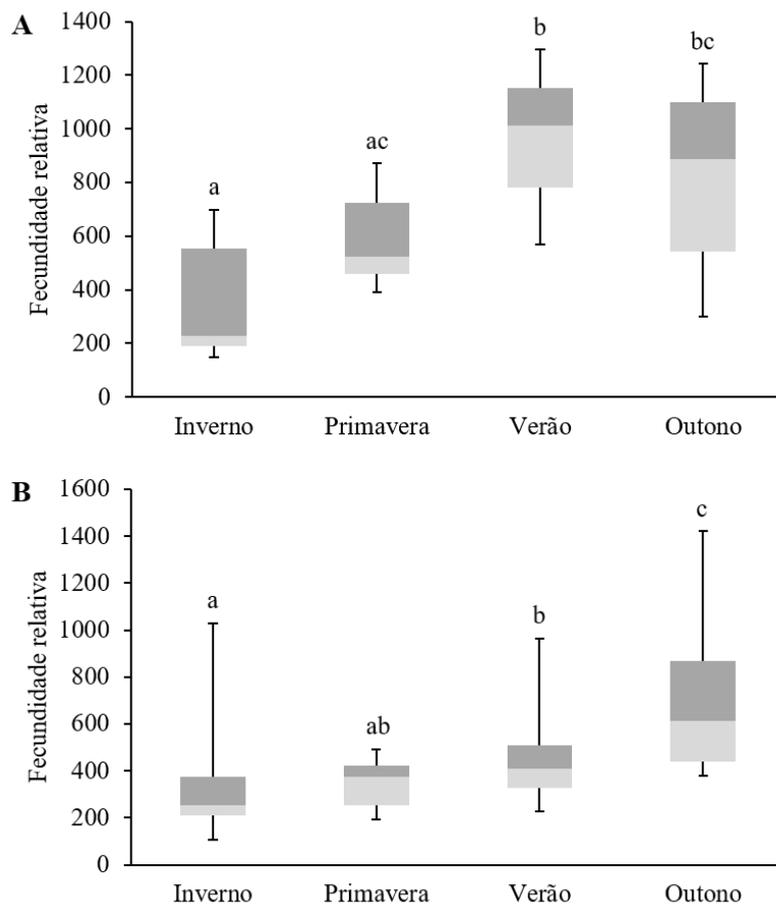
Houve diferença entre a fecundidade relativa de ambas as espécies (*Mann-Whitney*,  $T= 590$ ;  $p < 0,01$ ) (Figura 19).



**Figura 19.** Variação da fecundidade relativa entre *Persephona mediterranea* e *Persephona punctata* durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

A fecundidade relativa de *P. mediterranea* apresentou diferenças significativas entre as estações (*Kruskal-Wallis*,  $H=14,02$ ;  $p < 0,01$ ), sendo maior no verão ( $1074 \pm 500$ ) e menor no inverno ( $429 \pm 393$ ) (Figura 20 A) e não houve diferença entre os transectos (*Kruskal-Wallis*,  $H= 3,322$ ;  $p= 0,0683$ ).

Em *P. punctata* a fecundidade relativa variou entre as estações do ano (*Kruskal-Wallis*,  $H= 23,72$   $p < 0,01$ ), sendo maior no outono ( $704 \pm 324$ ) e menor no inverno ( $313 \pm 195$ ) (Figura 20 B) e não apresentou diferença entre os transectos coletados (*Kruskal-Wallis*,  $H= 1,51$ ;  $p= 0,4699$ ).

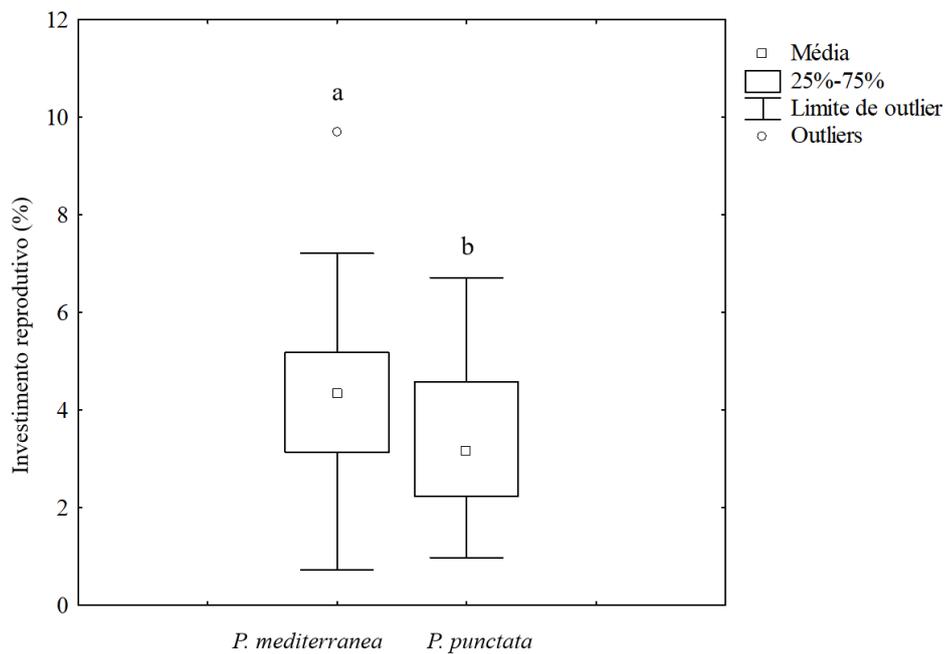


**Figura 20.** Variação da fecundidade relativa de (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata*. Durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

### 1.6.4 Investimento reprodutivo

O investimento reprodutivo foi calculado apenas para fêmeas portando ovos em estágio IN. Para *P. mediterranea* a média do investimento foi de  $4,25\% \pm 1,7$  e em fêmeas de *P. punctata* foi de  $3,44\% \pm 1,5$ .

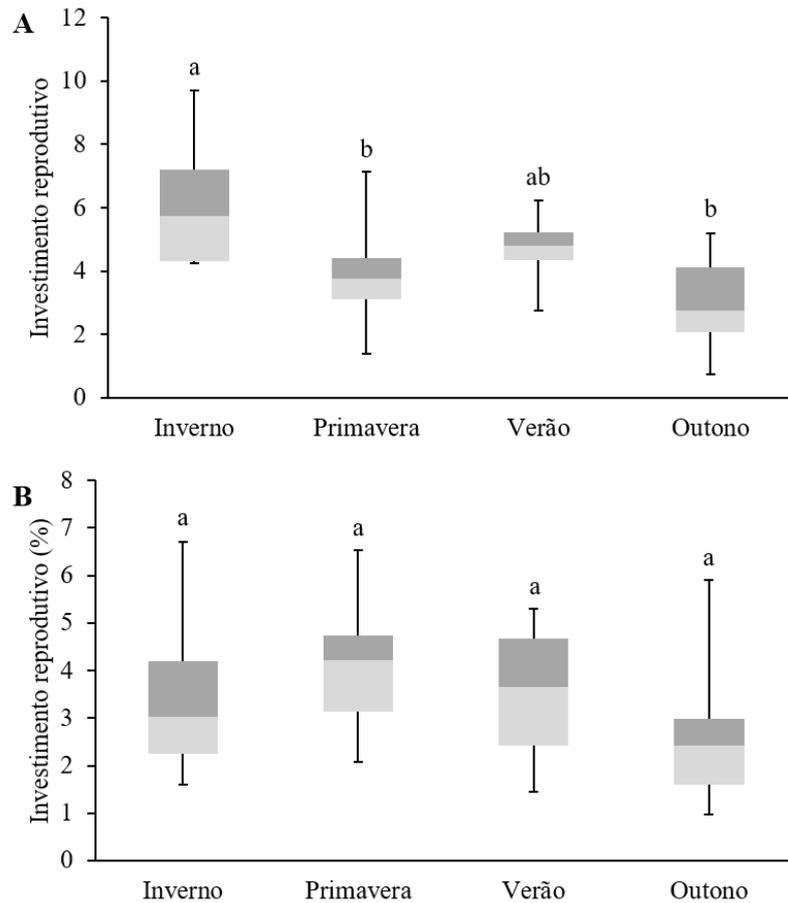
Houve diferença do investimento reprodutivo das fêmeas entre ambas as espécies (Mann-Whitney,  $T= 935$ ;  $p < 0,01$ ) (Figura 21).



**Figura 21.** Variação do investimento reprodutivo entre *Persephona mediterranea* e *Persephona punctata* durante as estações no período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

O investimento reprodutivo de *P. mediterranea* apresentou variação significativa entre as estações (Anova,  $F=6,816$ ;  $p= < 0,01$ ). No inverno, a média do investimento foi de  $6,25\% \pm 2,27$  enquanto no outono foi  $2,95\% \pm 1,92$  (Figura 22 A) e não foi observado variação entre os transectos (Anova,  $F= 0,0356$ ;  $p= 0,0851$ ). Para *P. punctata*, o

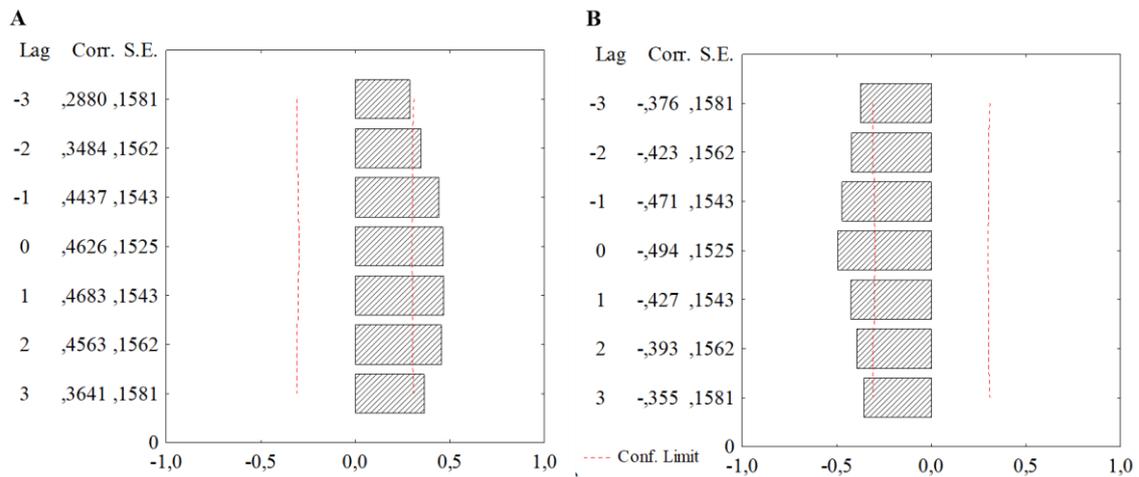
investimento reprodutivo não diferiu entre as estações (*Kruskal-Wallis*,  $H=7,204$ ;  $p=0,0656$ ) (Figura 22 B) e entre os transectos (*Kruskal-Wallis*,  $H=0,6941$ ;  $p=0,7068$ ).



**Figura 22.** Variação do investimento reprodutivo de (A) *Persephona mediterranea* e (B) *Persephona punctata*. Durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Letras semelhantes indicam que não apresentam diferenças significativas.

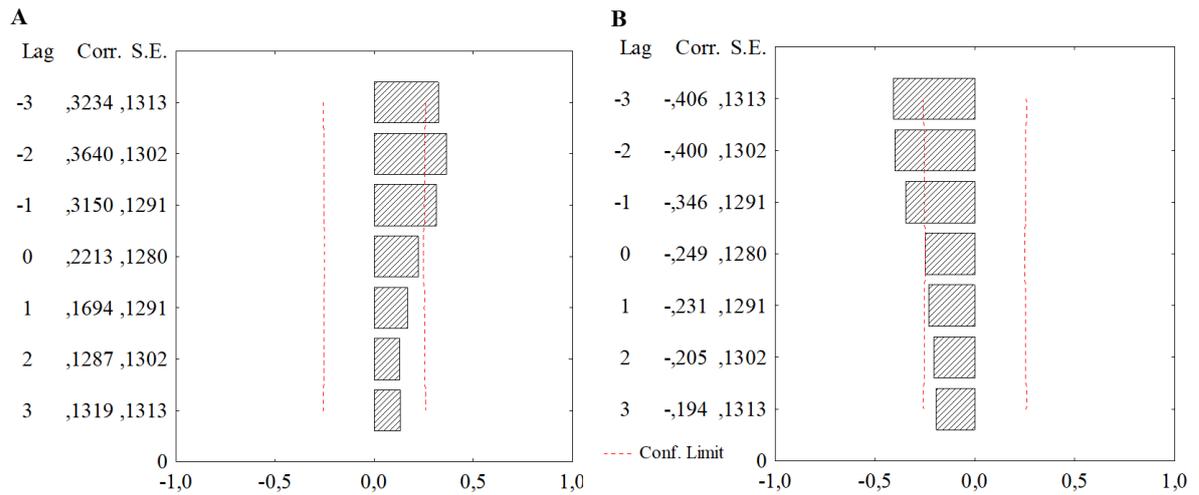
Em relação as análises de séries temporais, a fecundidade relativa de *P. mediterranea* apresentou correlação positiva (Correlação cruzada,  $p < 0,05$ ) com a temperatura da água de fundo de um a dois meses em atraso no instante 0 e de um a três meses após o tempo zero (“Lags – 2, -1, 0, 1, 2 e 3”), indicando que a fecundidade relativa aumentou com a média da temperatura da água de fundo (Figura 23 A).

Houve correlação negativa (Correlação cruzada,  $p < 0,05$ ) entre a fecundidade relativa e o teor de MO em todos os instantes (“Lags -3, -2, -1, 0, 1, 2 e 3”) (Figura 23 B). Apontando que a fecundidade relativa aumenta com a diminuição da média do teor de matéria orgânica.



**Figura 23.** *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794). Análise de séries temporais da fecundidade relativa e (A) temperatura da água de fundo; (B) teor de matéria orgânica, durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Lag: tempo; Corr: valor da correlação; S.E.: erro padrão; Conf. Limit: limites de confiança.

A fecundidade relativa de *P. punctata* correlacionou de forma positiva (Correlação cruzada,  $p < 0,05$ ) com a temperatura da água de fundo, de um a três meses de atraso (“Lags -3, -2 e -1”) (Figura 24 A). E negativa para o teor de matéria orgânica (Correlação cruzada,  $p < 0,05$ ) de um a três meses de atraso (“Lags -3, -2 e -1”) (Figura 24 B).



**Figura 24.** *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758). Análise de séries temporais da fecundidade relativa e (A) temperatura da água de fundo; (B) teor de matéria orgânica, durante o período de julho/2021 a junho/2022 na Enseada de Ubatuba/SP. Lag: tempo; Corr: valor da correlação; S.E.: erro padrão; Conf. Limit: limites de confiança.

## Discussão

A hipótese de que *P. mediterranea* e *P. punctata* apresentam estratégias reprodutivas diferentes foi confirmada. Foi possível evidenciar diferenças em aspectos da biologia reprodutiva dessas espécies, como por exemplo diferenças no volume dos ovos, fecundidade e no investimento reprodutivo, corroborando com alguns estudos que descrevem estratégias reprodutivas divergentes entre indivíduos de espécies do mesmo gênero (Costa & Negreiros-Fransozo, 1998; Mantelatto & Fransozo, 1997; Miazaki, 2021).

Um aspecto que não diferiu entre as espécies foi o tamanho do corpo da fêmea, que de acordo com Danielsen et al., 2019 é o principal determinante da fecundidade por desova e pelo potencial reprodutivo de caranguejos, ou seja, fêmeas maiores produzem uma desova maior e essa premissa é comum em vários grupos de animais como insetos, aracnídeos e peixes (Elgar, 1990; Crabtree et al., 1992; Kinnison et al., 2001; Fischer & Vasconcellos-Netos, 2005; Barbosa-Andrade et al., 2017). Porém *P. mediterranea* e *P. punctata* apresentaram pouca influência do tamanho/peso corpóreo da fêmea em relação a quantidade de ovos produzidos. Esse resultado pode indicar a presença de mais de uma desova por período anual (Varisco & Vinuesa, 2011). Assim como foi observado em *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933, no qual os autores afirmaram que essa diferença pode ser causada por múltiplas desovas no mesmo período reprodutivo e/ou baixa fecundidade em fêmeas primíparas ou com idade avançada (Mantelatto et al., 2002; Ramírez-Llodra, 2002).

Outro fator que pode contribuir para a grande variação na fecundidade entre *P. mediterranea* e *P. punctata* é a quantidade do conteúdo espermático disponível nos receptáculos seminais das fêmeas (González-Pisani & Greco, 2014). Algumas espécies de caranguejos produzem ovos independentemente da quantidade do conteúdo

espermático, enquanto outras não desovam se não houver espermatozoides suficiente nos receptáculos para a fecundação dos oócitos (Paul & Adams, 1984). Embora esse fator não tenha sido investigado nesse trabalho, destaca-se a importância de estudos que caracterizem e descrevam o funcionamento dos receptáculos seminais das fêmeas de *Persephona* para auxiliar na melhor compreensão desses aspectos reprodutivos.

Os ovos estão entre as maiores células de um organismo e representam a unidade energética investida para a próxima geração (Eckelbarger, 1986). Eles apresentam uma ampla variação no tamanho entre as espécies de invertebrados marinhos, variando de < 100 µm a 4 mm em algumas espécies lecitróficas (Ramírez-Llodra, 2002).

Conforme os resultados obtidos para o volume dos ovos neste estudo, observou-se diferenças entre os três estágios de desenvolvimento embrionário. O estágio IN apresentou coloração alaranjada mais clara e menor volume, sem olhos visíveis, como proposto por Mossolin et al., (2006). O estágio IT apresentou olhos em formação e uma coloração mais escura de um tom mais alaranjado para marrom (Haefner, 1978; Martinez-Rivera & Stevens, 2020). Essa mudança de cor ocorre provavelmente pelo surgimento dos cromatóforos e dos olhos (Sarker-Moniruzzaman et al., 2009). Na fase FI, a coloração marrom foi mais escura, sendo possível observar o corpo do embrião e os olhos bem desenvolvidos.

Outra diferença evidente é o aumento do volume dos ovos em estágios mais avançados. Resultado do desenvolvimento larval, consequentemente a absorção de água para a formação dos tecidos e da permeabilidade da membrana perto do momento da eclosão (Pavanelli et al., 2008; Lima-Silva et al., 2023). Isso ocorre em resposta ao processo de regulação osmótica que permite maior absorção de água, e facilita a ruptura

da membrana no estágio de desenvolvimento mais avançado do embrião (Mossolin et al., 2010; Oliveira et al., 2018).

De acordo com Sastry (1983) e Ramirez-Llodra (2002) o volume dos ovos assim como o fator de condição podem variar sazonalmente, decorrente de mudanças das condições ambientais e disponibilidade de alimento em determinadas regiões (Pinheiro & Fiscarelli, 2009). Isso é evidenciado pelos resultados obtidos para *P. mediterranea*, no qual o volume médio dos ovos e o fator de condição foram maiores no inverno, enquanto *P. punctata* apresentou maior volume médio dos ovos na primavera e maior valor do fator de condição no verão. Tal relação pode indicar que as estações com maiores valores de fator de condição, provavelmente são as que apresentam melhores condições (disponibilidade de recursos) para ambas as espécies (Pinheiro & Fiscarelli, 2009; Lira et al., 2012).

A fecundidade é um aspecto reprodutivo que normalmente difere entre as populações e entre os estágios de desenvolvimento dos ovos. A perda dos ovos durante o desenvolvimento dos mesmos é a mais relatada (Corey & Reid, 1991; Oh & Lee, 2020; Sudnik & Marin, 2021). Essas diferenças na fecundidade durante o desenvolvimento embrionário são comumente encontradas em Brachyura (Hartnoll, 1969; Hamasaki et al., 2006; Peñas, 2019). Algumas espécies de caranguejos podem produzir até 200 ovos (Sánchez et al., 2023) enquanto outras produzem até 3 milhões em uma única desova (Graham et al., 2012). Tal variação pode estar relacionada a estratégias reprodutivas adotadas pelas espécies, afim de minimizar a taxa de perda dos ovos.

Algumas espécies de Brachyura podem apresentar altas taxas de perda de ovos (Hamasaki et al., 2006) principalmente devido a fatores ambientais, como a predação por outros animais ou a exposição a condições desfavoráveis de temperatura ou salinidade

(Kuris, 1991). Em outras espécies, a taxa de perda de ovos pode ser relativamente baixa, sendo influenciada principalmente pelo tamanho e idade da fêmea (Torres et al., 2009).

Sendo assim, foi possível observar para *P. mediterranea* e *P. punctata* que a fecundidade diminuiu ao longo dos estágios de desenvolvimento dos ovos. Apesar de que indivíduos da família Leucosiidae apresentam carapaça e abdômen globular formando uma câmara incubatória fechada (Rathbun, 1937; Magalhães et al., 2016), foi observado durante as coletas que algumas fêmeas abriam o abdômen com frequência, provavelmente para a oxigenação e limpeza dos mesmos. Segundo Bleakley et al., (2018) quando fêmeas ovíferas de caranguejo estão em situação de estresse ou sem disponibilidade de alimento elas podem comer alguns ovos. Embora essa observação tenha sido realizada durante o período de amostragem do material biológico, é importante que haja estudos experimentais envolvendo caranguejos *Persephona* para melhor compreensão do comportamento durante o período reprodutivo.

Como a fecundidade varia muito em virtude do tamanho corporal, assim, a melhor forma de se comparar a fecundidade entre espécies do mesmo gênero é utilizando a fecundidade relativa (Andrade et al., 2010; González-Pisani & Greco 2014). Deste modo, foi possível observar que a fecundidade relativa e a fecundidade média foram maiores para *P. mediterranea* quando comparada com *P. punctata*. Essa variação no número de ovos pode ser influenciada por diversos fatores, desde genéticos a fatores bióticos e abióticos, como competição, predação, fotoperíodo e disponibilidade e qualidade em termos energéticos dos recursos alimentares (Sastry, 1893; Cavalli et al., 1999).

As variações sazonais em relação aos fatores ambientais podem influenciar na atividade reprodutiva dos caranguejos (Sastry, 1983; Aviz et al., 2022), principalmente a temperatura da água (Shields, 1991). Observou-se uma correlação positiva entre a fecundidade relativa e a temperatura da água de fundo. Indicando que com o aumento da

temperatura ocorre aumento da fecundidade relativa. Esse resultado também pode ser observado para várias outras espécies de caranguejo, como *Arenaeus cribarius* (Lamarck, 1818) (Pinheiro & Terceiro, 2000), *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Mantelatto & Fransozo, 1997), *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Rodrigues et al., 2011; Graham et al., 2012) e *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Pinheiro et al., 2003). A correlação negativa do teor de matéria orgânica com a fecundidade relativa pode ser esperada durante o período de incubação de ovos. Os principais itens alimentares de *P. mediterranea* são poliquetas das famílias Capitellidae e Maldanidae (Petti et al., 1996). Portanto o teor de matéria orgânica no sedimento aparentemente não está diretamente relacionado a fecundidade desses leucosídeos. Visto que em algumas espécies de caranguejos, fêmeas na fase da incubação dos ovos investem na procura de locais ideais para a liberação das larvas (Epifanio & Cohen, 2016; Christy, 2011).

De acordo com os resultados obtidos para *P. punctata*, a fecundidade relativa correlacionou-se de maneira positiva com a temperatura da água de fundo e negativa para o teor de matéria orgânica, respectivamente. O resultado demonstrado pela correlação cruzada de ocorrer aumento da temperatura da água de fundo e suceder o aumento da fecundidade relativa se enquadra a inferências de Sastry (1983) e Bauer & Lin (1994) no qual a temperatura da água de fundo é considerada um importante fator que atua diretamente nos aspectos reprodutivos dos decápodes pois há um pico de produção primária maior, aumentando assim a disponibilidade de alimento.

Apesar de que locais de elevados teores de matéria orgânica estão diretamente ligados à alta atividade primária (Tyson, 1995), este não foi um fator determinante para interferir na fecundidade de *P. punctata* já que apresentou uma correlação negativa.

Sendo assim foi possível notar que a temperatura da água de fundo pode modular a produção de mais ovos por fêmeas de ambas as espécies, diferentemente do teor de matéria orgânica.

Segundo Costa & Negreiros-Fransozo (1998) a estação do ano, disponibilidade de alimento no ambiente e a fase do período reprodutivo de cada fêmea também podem influenciar na fecundidade. Durante as estações do ano, foi possível notar que a presença de fêmeas ovígeras foi contínua durante o período de estudo, porém picos foram observados, a maior média de fecundidade para *P. mediterranea* foi no verão enquanto que para *P. punctata* foi no outono, o que pode ser uma forma de ajuste das espécies para evitar a competição. A mesma estratégia pode ser observada para o investimento reprodutivo.

O investimento reprodutivo é a energia total utilizada na reprodução (Ramirez-Llodra, 2002). Geralmente em porcentagem indica quanto ao peso gonadal ou peso da massa ovígera representa no peso corporal da fêmea. Essa porcentagem assim como a fecundidade é amplamente variável entre os caranguejos variando de 0,91% a 8,73% para *Petramithrax pymaeus* (Bell, 1836) (Fields et al., 2020).

A média de investimento reprodutivo para *P. mediterranea* foi de 4,25% e para *P. punctata* foi de 3,44%. *Persephona mediterranea* apresentou média de investimento reprodutivo maior no inverno (6,25%) e menor no outono (2,95%). Esse resultado permite aferir que o investimento coincidiu com o período de maior quantidade e maior volume dos ovos e maiores taxas de fator de condição. Pode-se dizer que fêmeas com maior disponibilidade de recursos, tendem a apresentar maior investimento reprodutivo produzindo mais ovos e/ou ovos maiores. Diferentemente de *P. punctata*, onde a média de investimento reprodutivo não diferiu estatisticamente entre as estações e

provavelmente por isso a fecundidade, volume dos ovos e fator de condição não coincidiram entre os períodos.

Durante o período amostral do presente estudo, o defeso (fechamento da pesca) ocorreu de 1º de março a 31 de maio (IBAMA, 2008). Esta medida proíbe a pesca de arrasto dos camarões nas regiões Sul e Sudeste do Brasil afim de proteger principalmente juvenis de camarões-rosa *Farfantepenaeus* spp para que estes possam se desenvolver e completar sua emigração de áreas estuarinas ao mar aberto passando por enseadas com a do presente estudo (Costa et al. 2016; Perroca et al. 2022). Embora essa medida seja tomada em decorrência a tais camarões, a fauna acompanhante acaba se beneficiando uma vez que são pescados acidentalmente por conta da não seletividade das redes de arrasto.

Portanto, foi possível notar que o defeso nessas condições beneficia *P. punctata* pois as maiores taxas de fecundidade ocorreram durante o outono, estação que decorre o fechamento da pesca de arrasto. Por mais que *P. mediterranea* apresente altas taxas de fecundidade no verão (estação que antecede o defeso), o fechamento da pesca continua apresentando importância para a espécie, já que a mesma terá um intervalo para que ocorra a eclosão dos ovos, e as larvas possam migrar até uma região favorável. Segundo Oh & Lee, (2020) o processo de recrutamento ocorre quando indivíduos larvais se estabelecem, chegam a fase juvenil e atingem a maturidade, a partir daí são adicionados ao estoque adulto.

Durante o período de amostragem não foram capturados indivíduos juvenis de *P. mediterranea*, o mesmo resultado foi observado em Hiyodo (1996) e Bertini et al., (2010). A escassez de indivíduos nessa fase, pode indicar que o recrutamento ocorra em áreas ainda não conhecidas. Desta forma, estudos envolvendo a dispersão larval e distribuição dos juvenis de *P. mediterranea* devem ser realizados para preencher lacunas acerca da história de vida dessa espécie.

Assim, constata-se aqui que os resultados obtidos são indicativos de estratégias reprodutivas distintas que podem viabilizar a coexistência entre ambas espécies, e que auxiliam na elucidação de um dos aspectos da história de vida de *P. mediterranea* e *P. punctata* na região de Ubatuba, disponibilizando subsídios para um melhor manejo e gerenciamento dessas espécies que são impactadas diretamente pela pesca de arrasto como captura acessória.

## Referências

- Ab'saber AN. 2001. Litoral do Brasil. (Metalivros, São Paulo).
- Almeida AC, Hiyodo CM, Cobo VJ, Bertini G, Fransozo V, Teixeira GM. 2013. Relative growth, sexual maturity, and breeding season of three species of the genus *Persephona* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae): a comparative study. *J Mar Biolog.* 93:1581–1591.
- Andrade DR, Junior V, Godinho HP, Tonini WCT, Burket D. 2010. Fecundidade da manjuba *Curimatella lepidura* (Curimatidae) na represa de Três Marias, rio São Francisco, MG. *Arq Bras Med Vet Zootec.* 62:1401–1408.
- Anger K, Moreira GS. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *J Crustac Biol.* 18(4):823–838.
- Aviz D, Amorim CP, Caroline CA, Rannieri MSC. 2022. Fecundity and reproductive patterns of the fiddler crab *Uca maracoani* Latreille 1802-1803 in an Amazonian estuary in northern Brazil. *Invertebr Reprod Dev.* 1–11.
- Bähr S, Johnson ML, Berumen ML, Hardenstine RS, Rich WA, Van der Meij S. 2021. Morphology and reproduction in the *Hapalocarcinus marsupialis* Stimpson, 1859 species complex (Decapoda: Brachyura: Cryptochiridae). *J Crustac Biol.* 41(3):ruab052.
- Barbosa-Andrade CL, Cividanes FJ, Matos STS, Andrade DJ. 2017. The life cycle of neotropical ground beetle, *Abaris basistriata* (Coleoptera: Carabidae) reared on different substrates. *Braz J Biol.* 78:457–463.

Bas CC, Spivak ED, Anger K. 2007. Seasonal and interpopulational variability in fecundity, egg size, and elemental composition (CHN) of eggs and larvae in a grapsoid crab, *Chasmagnathus granulatus*. Helgol Mar Res. 61(4):225–237.

Bauer RT, Lin J. 1994. Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the north-central Gulf of México. J Exp Mar. 182:205–222.

Bertini G, Fransozo A, Costa RC. 2001. Ecological distribution of three species of *Persephona* (Brachyura, Leucosiidae) in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. Nauplius. 9:31–42.

Bertini G, Teixeira GM, Fransozo V, Fransozo A. 2010. Reproductive period and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast. Invertebr Reprod Dev. 54:7–17.

Bielli A, Alfaro-Shigueto J, Doherty PD, Godley BJ, Ortiz C, Pasara A, Mangel JC. 2020. An illuminating idea to reduce bycatch in the Peruvian small-scale gillnet fishery. Biol Conserv. 241:108277.

Bleakley B, Wellborn GA, Thiel M. 2018. Cannibalism in crustaceans. The Natural History of the Crustacea. Life Histories. 5:347-373.

Bochini GL, Stanski G, Castilho, AL, Costa RC. 2019. The crustacean bycatch of seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) fisheries in the Cananéia region, southern coast of São Paulo, Brazil. Reg Stud Marine Sci. 31:100799.

Braga AA, Fransozo A, Bertini G, Fumis PB. 2005. Composition and abundance of the crabs (Decapoda, Brachyura) off Ubatuba and Caraguatatuba, northern coast of São Paulo, Brazil. Biota Neotrop. 5(2):1–34.

Branco JO, Santos LR, Barbieri E, Santos MCF, Rodrigues-Filho JL. 2013. Distribuição espaço-temporal das capturas do camarão-sete-barbas na Armação do Itapocory, Penha, SC. Bol Inst Pesca. 39(3):237–250.

Broadhurst MK, Kennelly SJ. 1996. Effects of the circumference of codends and a new design of squaremesh panel in reducing unwanted by-catch in the New South Wales oceanic prawn-trawl fishery, Australia. Fish Res. 27:203–214.

Castiglioni DDS, Negreiros-Fransozo ML. 2006. Ciclo reprodutivo do caranguejo violinista *Uca (Minuca) rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) habitante de um estuário degradado em Paraty, Rio de Janeiro, Brasil. R B Zool. 23(2):331–339.

Castro-Filho BMC. 1987. Condições oceanográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: Variações sazonais e em média escala. Bol Inst Paul Oceanogr. 35:135–151.

Cavalli RO, Lavens P, Sorgeloos P. 1999. Performance of *Macrobrachium rosenbergii* broodstock fed diets with different fatty acid composition. Aquac. 179:387–402.

Christy, J. H. (2011). Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: patterns, adaptive significance and control. Integrative and comparative biology, 51(1):62–72.

Chul-Woong O, Kim ST, Na JH. 2009. Variations in species composition, biomass, and density in shrimp trawl bycatch across seasons and tidal phases in southern Korean Waters: Developing a fisheries risk management approach. Fish Aquat Sci. 12(2):138–151.

Clarke A, Hopkins CCE, Nilssen EM. 1991. Egg size and reproductive output in the deep-water prawn *Pandalus borealis* Kroyer, 1838. Funct Ecol. 5:724–730.

Coelho PA, Torres MFA. 1980. Zoogeografia marinha do Brasil. II. – Considerações ecológicas e biogeográficas sobre a família Leucosiidae (Decapoda, Brachyura). Rev Nordestina Biol. 3:67–77.

Corey S, Reid DM. 1991. Comparative fecundity of decapods crustaceans. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimps. Crustaceana. 60:271–294.

Costa RC, Carvalho-Batista A, Herrera DR, Pantaleão JAF, Teodoro SSA, Davanso TM 2016. Carcinofauna acompanhante da pesca do camarão-sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* em Macaé, Rio de Janeiro, sudeste brasileiro. Bol Inst Pesca. 42:61–624.

Costa RCD, Bochini GL, Simões SM, Lopes M, Sancinetti GS, Castilho AL, Fransozo A. 2016. Distribution pattern of juveniles of the pink shrimps *Farfantepenaeus*

*brasiliensis* (Latreille, 1817) and *F. paulensis* (Pérez-Farfante, 1967) on the southeastern Brazilian coast. Nauplius. 24.

Costa TM, Negreiros-Fransozo ML. 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana*. 71(6):615–627.

Crabtree RE, Cyr EC, Chaverri DC, Mclarney WO, Dean JM. 1992. Age and growth of tarpon, *Megalops atlanticus*, larvae in the eastern Gulf of Mexico, with notes on relative abundance and probable spawning areas. *Environ Biol Fishes*. 35:(4)361–370.

Danielsen HE, Hjelset AM, Bluhm BA, Hvingel C, Agnalt AL. 2019. A first fecundity study of the female snow crab *Chionoecetes opilio* Fabricius, 1788 (Decapoda: Brachyura: Oregoniidae) of the newly established population in the Barents Sea. *J Crustac Biol*. 39(4):485–492.

Eckelbarger KJ. 1986. Vitellogenic mechanisms and the allocation of energy to offspring in polychaetes. *Bull Mar Sci*. 39:426–443.

Elgar MA. 1990. Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. *Oikos*. 59:283–287.

Epifanio CE, Cohen JH. 2016. Behavioral adaptations in larvae of brachyuran crabs: a review. *J Exp Mar Biol Ecol*. 482:85–105.

Fields JT, Mullen HK, Kroenke CM, Salomon KA, Craft AJ, Conrad IE, Baeza JA. 2020. Reproductive performance in a phyletic dwarf, the spider crab *Petramithrax pygmaeus* (Bell, 1836) (Decapoda: Brachyura: Mithracidae). *J Crustac Biol*. 40(3):325–329.

Fischer ML, Vasconcellos-Neto J. 2005. Parameters affecting fecundity of *Loxosceles intermedia* Mello-Leitao 1934 (Araneae, Sicariidae). *J Arachnol*. 33(3):670–680.

Gautam K, Nazar AR, Anand Ganesh E, Mahendran S, Mahadevan G. 2014. Study of length and weight relationship of *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) from east coast of India. *Int J Sci Invent*. 3:365–376.

Gonzalez-Gurrianin, E., Freire, J., Fernandez, L., & Poza, E. (1989). Incidencia deI cultivo de mejin en la dieta de *Liocarcinus depurator* (L.) (Brachyura: Portunidae) en la Ría de Arousa (Galicia, NW Espafia). *Cah Biol Mar.* 30:307–319.

Gonzalez-Pisani X, López-Greco L. 2014. Comparative reproductive effort and fecundity in the spider crabs. *Leurocyclus tuberculosus* and *Libinia spinosa* (Majoidea, Brachyura). *Zool Sci.* 31:244–250.

Gopal C, Gopikrishna G, Krishna G, Jahageerdar SS, Rye M, BJ, Paulpandi S, Kiran RP, Pillai SM, Ravichandran P, Ponniah AG, Kumar D. 2010. Weight and time of onset of female-superior sexual dimorphism in pond reared *Penaeus monodon*. *Aquac.* 300:237–239.

Graça-Lopes R, Tomás ARG, Tutui SLS, Severino-Rodrigues E, Puzzi A. 2002. Fauna acompanhante da pesca camaroneira no litoral do estado de São Paulo, Brasil. *Bol Inst Pesca.* 28:173–188.

Graham DJ, Perry H, Biesiot P, Fulford R. 2012. Fecundity and egg diameter of primiparous and multiparous blue crab *Callinectes sapidus* (Brachyura: Portunidae) in Mississippi waters. *J Crustac Biol.* 32(1):49–56.

Haefner JR, Paul A. 1978. Seasonal aspects of the biology, distribution an relative abundance of the deep-sea red crab *Geryon quinquedens* Smith, in the vicinity of the Norfolk Canyon, Western North Atlantic. *Proceedings of the National Shellfisheries Association.* 68:49–62.

Hamasaki K, Fukunaga K, Kitada S. 2006. Batch fecundity of the swimming crab *Portunus trituberculatus* (Brachyura: Portunidae). *Aquac.* 253(1-4):359–365.

Hamasaki K, Ishii M, Dan S. 2021. Seasonal variability in fecundity and egg size in the porcellanid crab *Petrolisthes japonicus* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Crustac Res.* 50:17–27.

Hamilton S, Baker GB. 2019. Technical mitigation to reduce marine mammal bycatch and entanglement in commercial fishing gear: lessons learnt and future directions. *Rev Fish Biol Fisheries.* 29:223–247.

Hartnoll RG. 1969. Mating in the brachyura. *Crustaceana.* Netherlands. 16:161–181.

Hayer S, Kohnk S, Schubar CD, Boretius S, Gorb SN, Brandis D. 2017. Comparative study of the morphology of the female seminal receptacles of *Ilia nucleus* and *Persephona mediterranea* (Decapoda, Brachyura, Leucosiidae). *Arthropod Struct Dev.* 46:274–286.

Henmi, Y. 2003. Trade-off between brood size and brood interval and the evolution of underground incubation in three fiddler crabs (*Uca perplexa*, *U. vocans*, and *U. dussumieri*). *J Crustac Biol.* 23:46–54.

Hines AH. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Mar Biol.* 69(3):309–320.

Hiyodo CM. 1996. Biologia populacional do gênero *Persephona* Leach, 1817 (Crustacea, Decapoda, Leucosiidae) na região de Ubatuba, SP. Ph.D Thesis, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, São Paulo, Brazil.

Hobday AJ, Smith ADM, Stobutzki IC, Bulman C, Daley R, Dambacher JM. 2011. Ecological risk assessment for the effects of fishing. *Fisheries Res.* 108:372–384.

Huntingford FA, Smith IP, Thorpe KE. 1995. Behavioral and physiological studies of aggression in swimming crabs. *J Exp Mar Biol Ecol.* 193:21–39.

IBAMA, 2008. Instrução Normativa N° 189, de 23 de setembro de 2008.

Jisr N, Younes G, Sukhn C, El-Dakdouki MH. 2018. Length-weight relationships and relative condition factor of fish inhabiting the marine area of the Eastern Mediterranean city, Tripoli-Lebanon. *Egypt J Aquat Res.* 44(4):299–305.

Johnston DJ, Yeoh DE. 2021. Temperature drives spatial and temporal variation in the reproductive biology of the blue swimmer crab *Portunus armatus* A. Milne-Edwards, 1861 (Decapoda: Brachyura: Portunidae). *J Crustac Biol.* 41(3):ruab032.

Kaiser MJ, Collie JS, Hall SJ, Jennings S, Poiner IR. 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish Fish.* 3:114–136.

Kinnison MT, Unwin MJ, Hendry AP, Quinn TP. 2001. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. *Evol.* 55(8):1656–1667.

Kuris AM. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. In Wenner, A. and Kuris, A. (eds) Crustacean issues. Volume 7. Crustacean egg production. Rotterdam: Balkema. 117–141.

Larsen RB, Herrmann B, Brčić J, Sistiaga M, Cerbule K, Nielsen KN, Cuende E. 2021. Can vertical separation of species in trawls be utilized to reduce bycatch in shrimp fisheries?. Plos one. 16(3):e0249172.

Leme MHA. 2006. Investimento reprodutivo e produção de ovos em desovas consecutivas do caranguejo *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards) (Crustacea, Brachyura, Grapsoidea). Rev Bras Zool. 23:727–732.

Lima-Silva RF, Soledade GO, Pescinelli RA, Almeida AO. 2023. Egg production by the exotic shrimp *Athanas dimorphus* (Caridea: Alpheidae) in a harbor area in northeastern Brazil. Reg Stud Mar Sci. 57:102754.

Lira JJ, Calado T, Araújo MS. 2012. Condition factor of *Goniopsis cruentata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) from Mundaú/Manguaba estuarine complex, Alagoas, Brazil. Iheringia Ser Zool. 102:285–291.

Llodra ER. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. Adv Mar Biol. 43:87–170.

Magalhães T, Robles R, Felder DL, Mantelatto FLM. 2016. Integrative taxonomic study of the purse crab genus *Persephona* Leach, 1817 (Brachyura: Leucosiidae): Combining Morphology and Molecular Data. Plos one. 11(4):e0152627.

Mantelatto FL, Alarcon VF, Garcia RB. 2002. Egg production strategies of the tropical hermit crab *Paguristes tortugae* from Brazil. J Crustac Biol. 22(2):390-397.

Mantelatto FL, Bernardo CH, Silva TE, Bernardes VP, Fransozo A. 2016. Composição e distribuição de crustáceos decápodes associados à pesca do camarão-sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) no litoral norte do estado de São Paulo. Bol Inst Pesca. 42(2):307–326.

Mantelatto FL, Tamburus AF, Magalhães T, Buranelli RC, Terossi M, Negri M, Castilho AL, Costa RC, Zara FJ. 2020. Checklist of decapod crustaceans from the coast of the São Paulo state (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: III. Infraorder Brachyura Latreille, 1802. Zootaxa. 4872:1–108.

Mantelatto FLM, Fransozo A, Negreiros-Fransozo ML. 1995. Population structure of *Hepatus pudibundus* (Decapoda: Calappidae) in Fortaleza Bay, Brazil. *Rev Biol Trop*. 43:265–270.

Mantelatto FLM, Fransozo A. 1997. Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*. 70:214–226.

Mantelatto FLM, Fransozo A. 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, Northern Coast of São Paulo State, Brazil. *Rev Bras Biol*. 59:23–31.

Mantelatto, F.L. & Fransozo, A. 2000. Brachyuran community in Ubatuba Bay, Northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Shellfish Research*, 19:701–709.

Martínez G, Scarabino F, Delgado E. 2009. Scientific Note New records of the brachyuran crabs *Hepatus pudibundus* (Aethridae) and *Persephona mediterranea* (Leucosiidae) in their southernmost Western Atlantic distribution. *Pan-Am J Aquat Sci*. 4(3):279–282.

Martínez-Rivera S, Stevens BG. 2020. Embryonic development and fecundity of the red deep-sea crab *Chaceon quinquedens* (Smith, 1879) (Decapoda: Brachyura: Geryonidae) in the Mid-Atlantic Bight determined by image analysis. *J Crustac Biol*. 40(3):230–236.

Melo GAS, Veloso VG, Oliveira M. 1989. A fauna de Brachyura (Crustacea, Decapoda) do litoral do Estado do Paraná. *Lista Preliminar. Nerítica*, 4:1–31.

Melo GAS. 1996. Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do litoral brasileiro. Editora Plêiade, São Paulo, SP.

Miazaki, Lizandra Fernandes. 2021. Parâmetros reprodutivos e populacionais dos camarões sete-barbas *Xiphopenaeus* spp. (Decapoda: Penaeidae) na região sudeste do Brasil: uma abordagem interdisciplinar [thesis] – Botucatu (SP): São Paulo State University (UNESP).

Mossolin EC, Mantelatto F, Pavanelli C. 2010. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). *Anim Biol*. 60:237–247.

Mossolin EC, Shimizu RM, Bueno SLS. 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. *J Crustac Biol.* 26:48–54.

Mustaquim J, Khatoon S, Rashid S. 2022. A note on sex ratio, size at maturity, fecundity and breeding season of the portunid crab, *Thranita crenata* (Rüppell, 1830) from the Pakistani coast. *Crustaceana.* 95(2):127–136.

Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, Hebling NJ. 1989. Desenvolvimento larval de *Persephona mediterranea* (Flerbsl, 1794) (Brachyura, Leucosiidae) em condições de laboratório. *Crustaceana.* 57:177–193.

Oh IK, Lee SW. 2020. Population Structure and Reproductive Biology of the Endangered Crab *Deiratonotus japonicus* (Brachyura, Camptandriidae) Surveyed for Nine Years in the Kita River, Japan. *J Mar Sci Eng.* 8(11):921.

Okon EA, Sikoki FD. 2014. Length-weight relationship and condition factor of the West African fiddler crab (*Uca tangeri*) in Mbo River, AkwaIbom state, Nigeria. *J Nat Sci Res.* 4:33–41.

Oliveira MV, Costa-Souza AC, Mariano R, Almeida AO. 2018. Fecundity, embryo size and embryo loss in the estuarine shrimp *Salmoneus carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Alpheidae) from a tidal mudflat in northeastern Brazil. *Pap Avulsos Zool.* 58:1–7.

Paul AJ, Adams AE. 1984. Breeding and fertile period for female *Chionocetes bairdii* (Decapoda, Majidae). *J Crustac Biol.* 44:589–594.

Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J Cons Int Mer.* 39:175–192.

Pavanelli CAM, Mossolin EC, Mantelatto FL. 2008. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus* H. MilneEdwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features, and reproductive output. *Invertebr Reprod Dev.* 52(3):123–130.

Peñas-Torramilans R. 2019. Fecundidade e volume de ovos do siri *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Decapoda: Grapsidae) no Rio Grande do Sul.

Pereira RT, Teixeira GM, Bertini G, Lima PA, Alencar CERD, Fransozo V. 2014. Environmental factors influencing the distribution of three species within the genus *Persephona* Leach, 1817 (Crustacea, Decapoda, Leucosiidae) in two regions on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Lat Am J Aquat Res.* 42:307–321.

Perroca JF, Herrera DR, Castilho AL, Costa RC. 2020. Dynamics of a subtropical population of the purse crab *Persephona punctata* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) in southeastern Brazil. *Nauplius.* 28.

Perroca JF, Herrera DR, Costa RC. 2019. Spatial and temporal distribution and abundance of two species of *Persephona* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) on the southern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Biota Neotrop.* 19.

Perroca JF, Rodrigues Filho JL, Fransozo A, Costa RC. 2022. Variations in pink-shrimps *Farfantepenaeus brasiliensis* and *F. paulensis* juvenile abundance: clarifying ecological patterns and providing subsidies to management in shallow marine ecosystems. *Fish Res.* 256:106482.

Pescinelli RA, Almeida AO, Costa RC. 2018. Population structure, relative growth and morphological sexual maturity of the snapping shrimp *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012 (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Mar Biol Res.* 14(6):610–620.

Pescinelli RA, Davanzo TM, Costa RC. 2017. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasiliensis* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *J Mar Biol Assoc UK.* 1519–1526.

Petti MAV, Nonato EF, Paiva PC. 1996. Trophic relationships between polychaetes and brachyuran crabs on the southeastern Brazilian coast. *Rev Bras Ocean.* 44(1):61–67.

Pinheiro MAA, Baveloni MDA, Terceiro ODSL. 2003. Fecundity of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Brachyura, Ocypodidae). *Invertebr Reprod Dev.* 43(1):19-26.

Pinheiro MAA, Fiscarelli AG. 2009. Length-weight relationship and condition factor of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ucidiidae). *Brazilian Arch Biol Technol.* 52:397–406.

Pinheiro MAA, Fransozo A, Negreiros-Fransozo ML. 1996. Distributional patterns of *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Portunidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. *Rev Bras Biol.* 56:705–716.

Pinheiro MAA, Taddei FG. 2005. Crescimento do caranguejo de água doce *Dilocarcinus pagei* Stimpson (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae). *Rev Bras Zool.* 22:522–528.

Pinheiro MAA, Terceiro OSL. 2000. Fecundity and reproductive output of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae). *Crustaceana.* 73:1121–1137.

Rathbun MJ. 1937. The *Oxystomatous* and allied crabs of America. *Bull US Natl Mus.* 166:1–278.

Raz-Guzman, A. Sánchez AJ. 1992. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) de Laguna de Términos, Campeche. *Anales del Instituto de Biología,* 63(1):29–45.

Reigada ALD, Negreiros-Fransozo ML. 1995. Fecundidade do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) em Ubatuba (SP), Brasil. *Arq Biol Tecn.* 38:661–668.

Reis-Júnior J, Freire KMF, Rosa LC. 2021. Population structure and reproductive biology of two sympatric species of *Persephona* (brachyura: leucosiidae) off northeastern Brazil. *Thalassas* 37:243–254.

Rodrigues MA, Heberle MF, D'Incao F. 2011. Fecundity variation and abundance of female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in the Patos Lagoon estuary, RS, Brazil.

Sánchez MM, Spencer PM, Villegas GR, Granados TR. 2023. Fecundity traits of young ovigerous females of yellow-line-arrow spider crab *Stenorhynchus debilis* (Brachyura: Inachoididae) in Bahía de La Paz Baja California Sur, México. *Lat Am J Aquat Res.* 51(1).

Sarker-Moniruzzaman M, Islam-Sirajul M, Uehara T. 2009. Artificial insemination and early embryonic development of the mangrove crab *Perisesarma bidens* (De Haan) (Crustacea: Brachyura). *Zool Stud.* 48:607–618.

Sastry AN. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: T.H. Waterman (ed.). The biology of Crustacea. Vol. 8. Environmental adaptation. Academic Press, New York (NY). 179–270.

Schejter L, Spivak E. 2005. Morphometry, sexual maturity, fecundity and epibiosis of the South American spider crab *Libidoclaea granaria* (Brachyura: Majoidea). J Mar Biol Assoc UK. 85(4):857–863.

Sforza R, Nalesso RC, Joyeux JC. 2010. Distribution and population structure of *Callinectes danae* (Decapoda: Portunidae) in a tropical Brazilian estuary, J Crustac Biol. 30(4):597–606.

Shields, JD. 1991. The reproductive ecology and fecundity of Cancer crabs. In: Wenner A. & Kuris, A. eds. Crustacean egg production Rotterdam A. A. Balkema. p. 193–213.

Silva CN, Broadhurst MK, Medeiros RP, Dias JH. 2013. Resolving environmental issues in the southern Brazilian artisanal penaeid-trawl fishery through adaptive co-management. Mar Policy. 42:133–141.

Sudnik SA, Marin IN. 2021. Biological features of symbiotic pea crabs of the genus *Pinnixa* sensu lato (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae) from Vostok Bay of the Sea of Japan. Arthropoda Selecta. Русский артроподологический журнал, 30(2):167–178.

Teixeira, Gustavo Monteiro. 2010. Dinâmica populacional de caranguejos marinhos (Crustacea, Decapoda, Brachyura) do sudeste do Brasil. [thesis] – Botucatu (SP): São Paulo State University (UNESP).

Torres P, Penha-Lopes G, Narciso L, Macia A, Paula J. 2009. Fecundity and brood loss in four species of fiddler crabs, genus *Uca* (Brachyura: Ocypodidae), in the mangroves of Inhaca Island, Mozambique. J Mar Biol Assoc UK. 89(2):371–378.

Tucker M. 1988. Techniques in sedimentology. Oxford: Blackwell, Blackwell Scientific Publications, Boston, EUA.

Tyson RV. 1995. Abundance of organic matter in sediments: TOC, hydrodynamic equivalence, dilution and flux effects. In Sedimentary organic matter. Springer, Dordrecht, NL.

Varisco M, Vinuesa J. 2011. Reproductive biology of the spider crab *Leucippa pentagona* (Decapoda: Epialtidae), in Bustamante Bay, Argentina. Lat. Am. J. Aquat. Res. 39(3):471–480.

Verísimo P, Bernardez C, Gonzalez-Gurriaran E, Freire J, Muino R, Fernandez L. 2011. Changes between consecutive broods in the fecundity of the spider crab, *Maja brachydactyla*. J Mar Sci. 68:472–478.

Wentworth CK. 1999. A scale of grade and terms of cladistic sediments. J Geol. 30:377–392.

Zar J H. 2010. Biostatistical analysis. 5th ed. (Prentice Hall, New Jersey).

Zhu B, Wang F, Su X, Lu Y, Zhang H. 2021. Effect of different amount of food and female resource on competitive strategy and agonistic behavior of swimming crab (*Portunus trituberculatus*). Aquac. 536:736471.

Zimmermann U, Carvalho FL, Mantelatto FL. 2015. The reproductive performance of the Red-Algae shrimp *Leander paulensis* (Ortmann, 1897) (Decapoda, Palaemonidae) and the effect of post-spawning female weight gain on weight-dependent parameters. Braz J Oceanogr. 63:207–216.