UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E BIODIVERSIDADE

# BIOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO-AMARELO, *Johngarthia lagostoma* (H. MILNE EDWARDS, 1837) (CRUSTACEA: BRACHYURA: GECARCINIDAE), NA ILHA DA TRINDADE, BRASIL

**MARCIO CAMARGO ARAUJO JOÃO**

**Rio Claro – SP**
**2022**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E BIODIVERSIDADE**

# BIOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO-AMARELO, *Johngarthia lagostoma* (H. MILNE EDWARDS, 1837) (CRUSTACEA: BRACHYURA: GECARCINIDAE), NA ILHA DA TRINDADE, BRASIL

MARCIO CAMARGO ARAUJO JOÃO

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Antonio Amaro Pinheiro

Coorientador: Dr. Rafael Campos Duarte

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.

**Rio Claro – SP**
**2022**

J62b

João, Marcio Camargo Araujo
Biologia populacional do caranguejo-amarelo Johngarthia lagostoma (H. Milne Edwards, 1837) (Crustacea: Brachyura: Gecarcinidae), na Ilha da Trindade, Brasil / Marcio Camargo Araujo João. -- Rio Claro, 2022
116 p. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Pesquisa em Bioenergia, Rio Claro
Orientador: Marcelo Antonio Amaro Pinheiro
Coorientador: Rafael Campos Duarte

1. Brachyura. 2. Coloração. 3. Espécie Ameaçada. 4. Ilha Oceânica. 5. Reprodução. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Pesquisa em Bioenergia, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

## CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: BIOLOGIA POPULACIONAL DO CARANGUEJO-AMARELO, Johngarthia lagostoma (H. MILNE EDWARDS, 1837) (CRUSTACEA: BRACHYURA: GECARCINIDAE), NA ILHA DA TRINDADE, BRASIL

**AUTOR: MARCIO CAMARGO ARAUJO JOÃO**
**ORIENTADOR: MARCELO ANTONIO AMARO PINHEIRO**
**COORIENTADOR: RAFAEL CAMPOS DUARTE**

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E BIODIVERSIDADE, área: Zoologia pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. MARCELO ANTONIO AMARO PINHEIRO (Participaçao Virtual)
Instituto Biociencias Campus do Litoral Paulista / UNESP

Profa. Dra. LAURA SUSANA LÓPEZ GRECO (Participaçao Virtual)
Biodiversidad Y Biología Experimental / Universidad de Buenos Aires

Prof. Dr. MARCOS DOMINGUES SIQUEIRA TAVARES (Participaçao Virtual)
Museu de Zoologia / Universidade de São Paulo

Rio Claro, 20 de janeiro de 2022

*Dedico aos meus familiares e amigos,*
*especialmente a minha avó Aracy,*
*que nos deixou recentemente, mas*
*sempre nos cuidou com tanto carinho.*

## Agradecimentos

Eu sou eternamente grato a todos e todas que de alguma forma me ajudaram a chegar até aqui, em especial:

Às instituições que fizeram parte desse processo de diversas formas. Primeiramente, à *Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)* pelo suporte financeiro nos últimos seis anos, em especial à minha bolsa de mestrado (# 2019/16581-9). Ao *Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)* por financiar o projeto de meu orientador, do qual meu mestrado faz parte (# 404224/2016-4). Ao *Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade (ICMBio)* pela licença destinada ao meu orientador para realização do projeto (SISBIO # 65446-5). E, por último, à *Marinha do Brasil* e os comandantes das expedições que participei e do *Programa de Pesquisa Científica da Ilha da Trindade (PROTRINDADE)* por todo apoio logístico para realização do projeto.

Ao meu orientador *Prof. Dr. Marcelo Antonio Amaro Pinheiro*, não somente pelo período do mestrado, mas pelos últimos sete anos de minha formação. De fato, o tempo que desprendeu por mim em forma de incentivos, ensinamentos, conselhos, amizade e confiança fizeram muito pelo meu crescimento profissional e pessoal. Sei o trabalho que dei e ainda darei a ti, mas acredito que estamos escrevendo uma história bonita, sobretudo sobre a vida do nosso querido *Johngarthia lagostoma*. A sua admiração pelos caranguejos me fez conhecer um novo mundo, que quero para mim como carreira.

Ao meu co-orientador *Dr. Rafael C. Duarte* por todo ensinamento, não somente por me introduzir ao mundo fantástico das cores, mas pela força e paciência em toda a dissertação e pelo incentivo nos conhecimentos do ambiente R.

Aos colegas pesquisadores que compuseram as bancas de avaliação do projeto e o exame de qualificação de meu mestrado *Dr. Álvaro Reigada*, *Dra. Andrea Freire* e *Dr. Fernando De Grande*, agradeço pela solicitude e pelas importantes sugestões para melhoria deste trabalho. Além destes, agradeço antecipadamente a *Dra. Laura López Greco* e *Dr. Marcos Tavares* que em prontidão aceitaram contribuir na minha defesa de dissertação.

Aos *colegas militares* que serviram durante as expedições na Ilha da Trindade por todo apoio institucional e logístico. Além disso, destaco os *amigos pesquisadores* que dividiram comigo o tempo de Estação Científica da Ilha da Trindade (ECIT), bem como todos que fazem parte do Projeto Caranguejos de Ilhas Oceânicas.

Aos grandes amigos do Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), tanto pelo auxílio em questões acadêmicas, como facilitando o dia-a-dia por deixar o ambiente de nosso laboratório mais leve. Agradeço nominalmente aos mais próximos antigos e atuais colegas: *Akeme Matsunaga, Camila Pimenta, Caroline de Souza, Juliana Rio, Marcelo Souza, Michael Hereman, Michel Angeloni, Nicholas Kriegler, Patrício Hernáez* e *Wagner Vilano*. Além destes, destaco os mais novos, *Esli Domingues*, a *Isabela Dias*, a *Letícia Bispo* e a *Maria Antonia Machado*, aos quais pude contribuir neste início de suas carreiras acadêmicas, algo que foi um grande desafio para mim. Por fim, destaco meus grandes amigos, *Dr. Patrício Hernáez,* pelas parcerias, incentivos, ensinamentos e cervejas tomadas e, por fim, meu irmão de vida acadêmica, *Nicholas Kriegler*, não somente pelas ajudas em campo e laboratório, mas por ser um amigo de coração enorme.

Aos *funcionários do CLP*, minha casa acadêmica e o local que iniciou nesse mundo científico. Ressalto que todos me ajudaram de alguma forma, desde o pessoal da portaria, as meninas da limpeza, funcionários da parte acadêmica e administrativa e aos docentes, que em meio a tantas dificuldades de um campus por muitas vezes esquecido, seguem batalhando pela Biologia Marinha. Aos amigos que o CLP me deu e estiveram me apoiando e torcendo mesmo em meio a pandemia: *Ana Carolina Talamoni, Bruno Guerra, Cristiane Ottoni, Débora Lópes, Gabriel Souza, Helton de Sá, Murilo Pratezi* e *Otto Gadig*.

À minha querida companheira *Elisa*, que segurou minha mão em todos os momentos dessa caminhada de mestrado, desde a escrita do projeto e, sobretudo, no final do processo. Sem seu carinho, apoio, suporte e amor, tudo isso seria muito mais difícil e sei que estará comigo em muitos outros desafios. A vida fica mais leve com alguém tão doce quanto você, obrigado pela paciência e por sempre acreditar em mim!

Aos meus familiares, que acredito que não tenha palavras suficientes para agradecer ou mensurar o que sempre fizeram por mim, mas retorno com todo amor que tenho em meu coração. Ao meu cunhado, *Cahue*, pela amizade e cervejas compartilhadas! Aos amores da minha vida, meus sobrinhos *João Pedro, Mariah* e *Cecília*, obrigado por me ensinarem tanto! Aos meus irmãos, *Renata*, *Eduardo* e *Marcos,* que sempre me ajudaram e deram base para que eu, o "bebê da família", buscasse meus sonhos. E, por último, aos meus pais, *Loira* e *Reinaldo*, maiores exemplos da minha vida e que sempre me incentivaram a seguir o caminho que escolhi. Se um dia eu chegar perto das pessoas que vocês são, saberei que alcancei meus objetivos.

A todos e todas, muito obrigado!

## Resumo da Dissertação

Os caranguejos terrestres (família Gecarcinidae) são espécies-chave para a manutenção e equilíbrio de comunidades insulares. No entanto, os estudos biológicos sobre estes caranguejos ainda são incipientes. Além disso, a maioria das espécies deste grupo sofrem impactos devido a antropização das ilhas oceânicas, principalmente pela introdução de espécies invasoras. O caranguejo *Johngarthia lagostoma* é endêmico de ilhas oceânicas do Atlântico Sul e categorizado como "Em perigo (EN)" de extinção no território brasileiro, segundo os critérios da IUCN. Esta dissertação aborda alguns parâmetros populacionais para esta espécie na Ilha da Trindade (Brasil), por meio de três capítulos distintos. No *Capítulo 1*, foram avaliados os padrões de crescimento relativo e a cronologia da maturidade sexual de *J. lagostoma*. Trata-se de estudo pioneiro e devidamente detalhado para os gecarcinídeos insulares. De modo geral, ambos os sexos alcançaram sua maturidade morfológica, fisiológica e funcional dentro de um reduzido intervalo de largura cefalotorácica (~10 mm LC), com sincronia entre o tamanho em que cada sexo está funcionalmente apto à reprodução (machos: 56,4 mm LC; e fêmeas: 56,6 mm LC). Similarmente aos outros gecarcinídeos, *J. lagostoma* alcança a maturidade com cerca de metade de seu tamanho máximo registrado em campo (105,5 mm LC), valor este que pode ser utilizado com propósitos de manejo. O *Capítulo 2* aborda a estrutura e organização de uma população de *J. lagostoma* durante seu período reprodutivo, em locais de distintas altitudes na Ilha da Trindade, identificando áreas de reprodução e maior adensamento juvenil. Para o geral da ilha, ocorreu um predomínio de machos e indivíduos adultos, em detrimento das fêmeas e caranguejos juvenis. Porém, para uma das praias (Andradas) ocorreu o maior adensamento de indivíduos adultos, frequência similar entre os indivíduos reprodutivos de ambos os sexos e o registro de fêmeas ovígeras, caracterizando este local como uma área reprodutiva. Por outro lado, no Morro do Príncipe, local de altitude moderada (136m), foi registrado o maior adensamento de juvenis (12,9-56,6 mm LC). Assim, ambos os locais são considerados como de prioridade ao manejo e conservação da espécie na Ilha da Trindade. Ao longo do *Capítulo 3*, foram investigadas as ocorrências de distintos tipos cromáticos de *J. lagostoma*, testando se esta variação é influenciada por fatores ontogenéticos, sexuais e locais na Ilha da Trindade. Além disso, foi verificado se os tipos de cor se assemelham à coloração dos substratos disponíveis nos ambientes de praia e morro. Neste sentido, foi confirmada uma variação ontogenética para a espécie, com os menores caranguejos (< 30 mm LC) apresentando a coloração preta, com valor adaptativo para camuflagem, por se assemelhar ao substrato onde recrutam (areia das praias) e se adensam (terra de morro), que são compostos por sedimento de origem vulcânica, com coloração escura. Os adultos, por outro lado, compreendem dois padrões cromáticos (roxo e amarelo), indistintamente entre os sexos, com os amarelos predominando em toda a ilha. No entanto, não foi confirmado se esta variação dicromática dos adultos tem valor adaptativo, sendo postulada a hipótese de uma seleção neutra sobre esta variação de cor, como já descrito para outros crustáceos terrestres insulares. Não obstante, adultos com distintos padrões cromáticos aparentemente ocorrem em diversas espécies de caranguejos terrestres, o que é timidamente detalhado na literatura. Por fim, os resultados apresentados nesta dissertação compõem importantes informações sobre a história de vida de *J. lagostoma*, principalmente por se tratar de uma população habitando uma ilha isolada e, ainda, pouco impactada antropicamente. No entanto, estudos que envolvam outras localidades de distribuição dessa espécie, bem como de outras espécies de caranguejos terrestres insulares são essenciais. O incremento destes estudos é premente, somando conhecimento ao melhor embasamento do manejo e conservação destas espécies endêmicas em ilhas oceânicas, que são altamente sensíveis à antropização.



**Palavras-chave:** Brachyura, coloração, espécie ameaçada, ilha oceânica, reprodução.

## Dissertation's Abstract

Land crabs (Gecarcinidae family) are key species for the maintenance and stability of insular communities. However, this group is poorly studied and many species are directly impacted by the increasing of human colonization in oceanic islands, mainly for the introduction of exotic species. *Johngarthia lagostoma* is an endemic crab of South Atlantic oceanic islands and was evaluated as "Endangered" (EN) in the Brazilian territory following the IUCN criteria. This dissertation addresses some population aspects for this species from the Trindade Island (Brazil) across three chapters. In *Chapter 1* the relative growth pattern and the chronology of sexual maturity was assessed for *J. lagostoma* males and females, being the first detailed study with this purpose for an insular gecarcinid species. Both sexes reach the morphological, physiological, and functional sexual maturity within a small carapace width range (~ 10 mm CW), with functionally mature male and females occurring at similar sizes (males: 56.4 mm CW; and females: 56.6 mm CW). These values corresponded to approximately half of the maximum size that *J. lagostoma* reaches in Trindade Island (105.5 mm CW), being close to those registered to other Gecarcinidae species. *Chapter 2* addresses the structure and organization of a *J. lagostoma* population during the reproductive season in locals with distinct altitude degree in the Trindade Island, which would help us to identify reproductive areas and sites of high juvenile density. In general, males and adult crabs are predominant in the island, compared to females and juveniles. However, in one sampled beach (Andradas) it was observed the highest predominance of adults, as well as similar frequencies of reproductive individuals and the occurrence of ovigerous females, being considered a reproductive area. In contrast, in one moderate altitude hill (Príncipe Hill, 136 m) it was registered the higher proportion of juvenile crabs (12.9-56.6 mm CW), being categorized as a nursery area. Therefore, these two locations are considered here as a priority for the management and conservation of *J. lagostoma* in Trindade Island. Along the *Chapter 3*, the occurrence of distinct *J. lagostoma* color types in the Trindade Island were investigated, testing if this variation is regulated by ontogenetical, sexual and/or ecological aspects. In addition, it was tested the background matching between the color types and the predominant substrates occurring in beach and hill habitats where crabs were sampled. An ontogenetic color change was confirmed for *J. lagostoma*, with the smaller crabs (< 30 mm CW) exhibiting a black coloration, possibly with adaptive value for camouflage since they are able to conceal against the substrate where they recruit (sand beaches) and are more frequent (hill land substrates), both composed by volcanic dark sediments. On the other hand, larger crabs exhibit yellow and purple coloration, with no relationship to the sex of individuals, being the yellow pattern the most frequent in the island. However, it was not confirmed whether such color variation in adult crabs has any adaptive value, with color types being possibly maintained in the population by neutral selection, as described for other insular land crustaceans. Nevertheless, several color types apparently occur in many gecarcinid species, but this information is poorly investigated in the literature to date. Finally, our results compose important findings of the *J. lagostoma* life-history, mainly because this is an isolated and less impacted population. Therefore, future studies with *J. lagostoma* populations from other islands, as well with other insular land crab species, are essential to better understand the biology of this group. Increasing such type of studies is urgently need and can help us to give baseline information for the management and conservation of endemic species from oceanic island, which are highly sensible for environment changes caused by human activities.

**Keywords:** Brachyura, coloration, endangered species, oceanic island, reproduction.

## Sumário


**INTRODUÇÃO GERAL** ..... 12

**REVISÃO BIBLIOGRÁFICA: CARANGUEJOS TERRESTRES INSULARES E CARANGUEJO-AMARELO (*JOHNGARTHIA LAGOSTOMA*)** ..... 12
**ILHA DA TRINDADE** ..... 14
**OBJETIVOS** ..... 17

**CAPÍTULO 1** ..... 21

**MATURIDADE SEXUAL DE UM CARANGUEJO TERRESTRE, INSULAR E ENDÊMICO: INFORMAÇÃO PRIORITÁRIA À CONSERVAÇÃO DE *JOHNGARTHIA LAGOSTOMA*** ..... 22
**RESUMO** ..... 23
**INTRODUÇÃO** ..... 24
**MÉTODOS** ..... 26
**RESULTADOS** ..... 30
**DISCUSSÃO** ..... 37

**CAPÍTULO 2** ..... 53

**BIOLOGIA POPULACIONAL DE UM CARANGUEJO TERRESTRE E AMEAÇADO DE EXTINÇÃO (*JOHNGARTHIA LAGOSTOMA*), NA ISOLADA ILHA DA TRINDADE, BRASIL** ..... 54
**RESUMO** ..... 55
**INTRODUÇÃO** ..... 56
**MÉTODOS** ..... 58
**RESULTADOS** ..... 62
**DISCUSSÃO** ..... 68

**CAPÍTULO 3** ..... 82

**CAMUFLAGEM E VARIABILIDADE CROMÁTICA ASSOCIADA A ONTOGENIA EM UM CARANGUEJO TERRESTRE INSULAR** ..... 83
**RESUMO** ..... 84
**INTRODUÇÃO** ..... 85
**MATERIAL E MÉTODOS** ..... 89
**RESULTADOS** ..... 94
**DISCUSSÃO** ..... 99

**CONSIDERAÇÕES FINAIS** ..... 114

# Introdução Geral

## Revisão Bibliográfica: caranguejos terrestres insulares e caranguejo-amarelo (*Johngarthia lagostoma*)

A conquista do ambiente terrestre ocorreu de forma distinta em diversos grupos animais, sendo que nos crustáceos decápodes, membros das famílias Coenobitidae (Anomura) e Gecarcinidae (Brachyura) apresentam um dos maiores graus de terrestrialidade (Hartnoll, 1988). Conhecidos como ermitões e caranguejos terrestres, estes animais apresentam hábito totalmente terrestre e histórias de vida similares, dependendo da água do mar apenas durante o período reprodutivo, especificamente para a eclosão e dispersão larval (Burggren & McMahon, 1988; Drew *et al*. 2010; Hartnoll *et al.*, 2014). A distância em que as tais espécies conseguem adentrar o ambiente terrestre é variável, sendo as espécies insulares aquelas que se estabelecem em locais mais distantes da água e de maior altitude (Guinot *et al*., 2018), porém, migrando em direção ao mar durante a época reprodutiva (Hartnoll *et al*., 2014). Isto ocorre, possivelmente, pelas diferentes composições das comunidades biológicas de ambientes continentais e de ilhas oceânicas (Vermeji & Dudley, 2000). Predadores de topo dificilmente conseguem se estabelecer em ilhas oceânicas por limitação trófica e, dessa forma, esses nichos vagos podem ser ocupados pelos caranguejos terrestres (Lindquist *et al.*, 2009). De fato, os ermitões e caranguejos insulares dominam a biota terrestre e apresentam alta relevância ecológica por (i) apresentarem hábito oportunista, predando desde outros invertebrados e plantas, até filhotes de aves e tartarugas; (ii) serem capazes de controlar o recrutamento de diferentes espécies vegetais; (iii) acelerarem a decomposição da matéria orgânica; e (iv) atuarem fortemente na ciclagem de nutrientes (Green *et al*., 1997; O'Dowd *et al*., 2003; Paulay & Starmer, 2011).

As ilhas oceânicas de diversos locais do mundo são habitadas por caranguejos terrestres insulares, contudo, os exemplos mais clássicos e bem estudados na literatura são restritos às ilhas dos oceanos Índico e Pacífico: *Birgus latro* e *Gecarcoidea natalis*. O caranguejo-coco (*B. latro*) é um anomuro terrestre da família Coenobitidae, que apresenta grande porte e peso úmido (até 200 mm e 4 kg, segundo Lavery *et al*., 1996), com adultos que podem residir em áreas que distam 5 km da praia e 300 m de altitude (Drew *et al*., 2010). Esses crustáceos se reproduzem de forma sazonal, entre os meses de abril a setembro no hemisfério norte (Sato & Yoseda, 2008) e de outubro a fevereiro no hemisfério sul (Hicks *et al*., 1990). Apesar de

divergências sobre a existência de uma migração reprodutiva para esta espécie (Drew *et al.*, 2010), os últimos estudos têm defendido que as fêmeas migram para as praias, onde escavam galerias, aguardam a extrusão dos ovos e, posteriormente, a eclosão das larvas na água do mar (Sato & Yoseda, 2008). De forma similar, o caranguejo-vermelho da Ilha Christmas (*G. natalis*) pode residir em áreas igualmente altas e distantes do mar (Hicks, 1985; Adamczewska & Morris, 2001). Entretanto, as migrações desta espécie compreendem um dos espetáculos naturais mais interessantes da natureza, com ambos os sexos realizando este translado em expressivas densidades (1,35 ind./$m^2$, conforme Adamczewska & Morris, 2001), com a cópula ocorrendo próximo a praia (Hicks, 1985; Ng & Davie, 2012). Este comportamento de "andada" ("walking movement") ocorre durante a estação migratória, registrada para os meses de novembro e dezembro (Adamczewska & Morris, 2001).

As populações dessas duas espécies sofrem impactos antrópicos similares, seja pelo contato com humanos, suas ações ou pela introdução de espécies exóticas, esta última causa sendo a principal delas (Laidre, 2018). Dificilmente os caranguejos insulares sofrem com grandes predadores, entretanto ao se introduzir espécies como formigas (*Anoplolepis gracilipes*), ratos (*Rattus rattus*) e gatos (*Felis silvestres*), os impactos já foram constatados e são direcionados principalmente a predação dos indivíduos juvenis (O'Dowd *et al.*, 2003; Gerlach, 2004; Ascension Island Government, 2015). Assim, *B. latro* é classificada como Espécie Vulnerável (VU), segundo a Lista Vermelha da IUCN (Drew *et al*., 2010), enquanto que, para *G. natalis*, calcula-se que quase um terço da população tenha decrescido pela introdução de espécies exóticas na Ilha Christmas (O'Dowd *et al*., 2003).

Estudos similares para o restante dos caranguejos terrestres insulares ainda são incipientes. No Atlântico Sul, o caranguejo-amarelo *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) é endêmico de ilhas do Atlântico Sul, sendo restrito a quatro ilhas oceânicas: Fernando de Noronha, Atol das Rocas, Ascensão e Trindade (Melo, 1996). É considerada a maior espécie desse gênero, detendo uma estrutura genética desconectada entre as ilhas (Rodríguez-Rey *et al.*, 2016), sendo que os estudos publicados sobre sua biologia têm sido restritos a Ilha de Ascensão (Hartnoll *et al*., 2006, 2009 e 2010). Neste local a espécie apresenta uma reprodução sazonal (janeiro a maio), com os indivíduos migrando de áreas com 400 m de altitude para as praias (Hartnoll *et al*., 2010). Estes autores também registraram que a espécie pode apresentar diferentes padrões de coloração (amarelo e roxo), sejam nas áreas reprodutivas ou não reprodutivas, variando com o tamanho dos indivíduos (Hartnoll *et al*., 2009). Apesar desses autores terem estimado o tamanho de maturidade (60 mm de largura cefalotorácica),

apenas 0,7% dos indivíduos capturados eram juvenis, bem como não foram identificados locais de recrutamento, o que preocupa, devido ao declínio populacional já verificado com os adultos na Ilha de Ascensão (Hartnoll *et al.*, 2014; Ascension Island Government, 2015). Segundo os critérios da IUCN, *J. lagostoma* foi considerada espécie "Em Perigo" (EN) nas ilhas brasileiras, seja pela restrita extensão de sua área de ocorrência (< 5.000 km²), quanto pelos impactos relacionados à introdução de espécies exóticas e redução da qualidade dos habitats (MMA, 2003, 2014). Assim, é considerado prioritário o desenvolvimento de estudos sobre a biologia básica de *J. lagostoma* nas ilhas brasileiras, principalmente naquelas onde ainda não foi constatado um declínio populacional por ações antrópicas (Pinheiro *et al*., 2016), como no caso da Ilha da Trindade.

**Ilha da Trindade**

As ilhas oceânicas são territórios com fronteiras bem definidas, facilitando a compreensão de dinâmicas locais, tanto no âmbito ecológico, quanto evolutivo. Tais características possibilitam às ilhas oceânicas um isolamento biogeográfico que determina uma reduzida diversidade faunística e florística, devido, principalmente, a baixa chance de estabelecimento e inserção de espécies externas (Whittaker, 1998; Gillespie & Roderick, 2002). Tal paradoxo se deve às peculiaridades ecológicas do ambiente insular, que possibilita a ampla distribuição de alguns taxa, mas restringe sua ocorrência a estes locais específicos (Paulay & Starmer, 2011). Isto ocorre porque as ilhas são diretamente influenciadas por processos peculiares (p. ex., atividades vulcânicas, morfodinâmica específica e regimes climáticos), selecionando comunidades extremamente especializadas e endêmicas (Walter, 2004; Paulay & Starmer, 2011). Entretanto, este confinamento repercute em baixa variabilidade genética e elevada competição por recursos, tornando estas comunidades extremamente sensíveis à introdução de espécies exóticas (Walter, 2004; Serafine *et al*., 2010)

No território brasileiro, são observadas quatro ilhas oceânicas: o Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha, Trindade - Martim Vaz, além do Atol das Rocas. Atualmente, todos estes territórios figuram, parcial ou totalmente, em áreas protegidas (Serafini *et al*., 2010; ICMBio, 2018), em unidades de conservação de diferentes categorias. A Ilha da Trindade, por exemplo, está localizada no Atlântico Sul a cerca de 1.200 km da área continental (Figura 1A), sendo a porção mais leste do território brasileiro (Clemente *et al*., 2018). Com idade aproximada de 3,9 milhões de anos, integra a cadeia de montanhas submarinas

denominada Vitória-Trindade, sendo um de seus dois únicos pontos emersos. Esta ilha apresenta uma área total de 10,5 km² (Schaefer & Oliveira, 2015; Machado *et al*., 2017), possui solos endêmicos e um relevo bastante acidentado, com platôs bem estruturados que chegam a alcançar mais de 600 m de altitude (p. ex., Pico do Desejado, Figura 1B). A ilha possui formato assimétrico, com sua face sudoeste voltada para o continente sul-americano e mais íngreme e acidentada, enquanto a face nordeste é voltada ao continente africano, permitindo o estabelecimento de edificações (Figura 1B, C) (Angulo *et al.*, 2017). Desde a primeira visita humana à ilha, diversas modificações foram realizadas pela introdução de espécies exóticas, resultando em danos que até hoje não foram reparados, como a quase extinção de *Columbrina glandulosa*, uma árvore endêmica da ilha (Alves, 1998; Clemente *et al*., 2018). Entre as espécies animais, a mais caricata, de extrema abundância e presente em praticamente todos os ambientes da Ilha é o caranguejo-amarelo (*Johngarthia lagostoma*), que interage fortemente com áreas de maior adensamento humano, onde se alimenta do descarte de resíduos orgânicos de refeições (Silva & Alves, 2017) (Figura 1D).

A Ilha da Trindade está sob a égide da Marinha do Brasil desde 1957, sendo a moradia de 40 militares que ali residem, no chamado Posto Oceanográfico da Ilha da Trindade (POIT), com permanência anual a fim de manter a soberania nacional (PROTRINDADE, 2017). Além disso, trata-se de uma área estratégica, que amplia a Zona Econômica Exclusiva (ZEE) do Brasil em 370 km, sendo constituída por 200 milhas náuticas ao redor da ilha, como previsto pela Convenção das Nações Unidas sobre os Direitos do Mar (PROTRINDADE, 2017). O translado é realizado por Navios Hidrográficos ou de Navios de Patrulha da Marinha do Brasil, podendo variar de três a cinco dias, conforme a potência do motor e velocidade de cruzeiro. Caso necessário, o desembarque pode ser realizado de helicóptero, embora quase a totalidade deles ocorra por bote flexível em uma única praia, a Praia das Calhetas (Figura 1E) (Souza & Abrantes, 2017). Em 2010, foi estabelecida a Estação Científica da Ilha da Trindade (ECIT), que permite a estadia de pesquisadores com a aprovação do Programa de Pesquisa Científica da Ilha da Trindade (PROTRINDADE, 2017). Em cada expedição, que tem permanência de dois meses pela equipe, é permitida a estadia de oito pesquisadores, embora também existam expedições denominadas “bate-volta”, nas quais a permanência é de 2 a 3 dias na ilha. Na ECIT, os pesquisadores podem contar com acomodações básicas do alojamento, bem como dois laboratórios (um seco e um úmido) servindo de apoio aos trabalhos conduzidos no local (Figura 1F). As atividades científicas são avaliadas preteritamente pelo PROTRINDADE, tanto quanto ao mérito científico, como em exequibilidade. O trânsito de civis na Ilha de Trindade é

na maioria das vezes supervisionado, existindo, também, locais de trânsito livre, como a Praia da Calheta e Praia dos Andradas, sempre respeitando o horário estipulado para retorno (Figura 1G). Qualquer atividade externa ao POIT depende do acompanhamento de um militar responsável e, no mínimo, três civis, o que muitas vezes necessita de apoio de pesquisadores de outros projetos para que tais deslocamentos e atividades de pesquisa possam ser realizadas. Os planejamentos de cada projeto são sempre avaliados pelo Comandante do POIT, seja em relação à logística da ilha, como pelo risco envolvido, especialmente nas trilhas. Em período noturno, todas as trilhas são proibidas e, quando as atividades necessitam ser realizadas nestes horários, os pesquisadores se deslocam durante o dia e pernoitam no local de estudo, permanecendo até o amanhecer (Figura 1H), evitando possíveis acidentes.

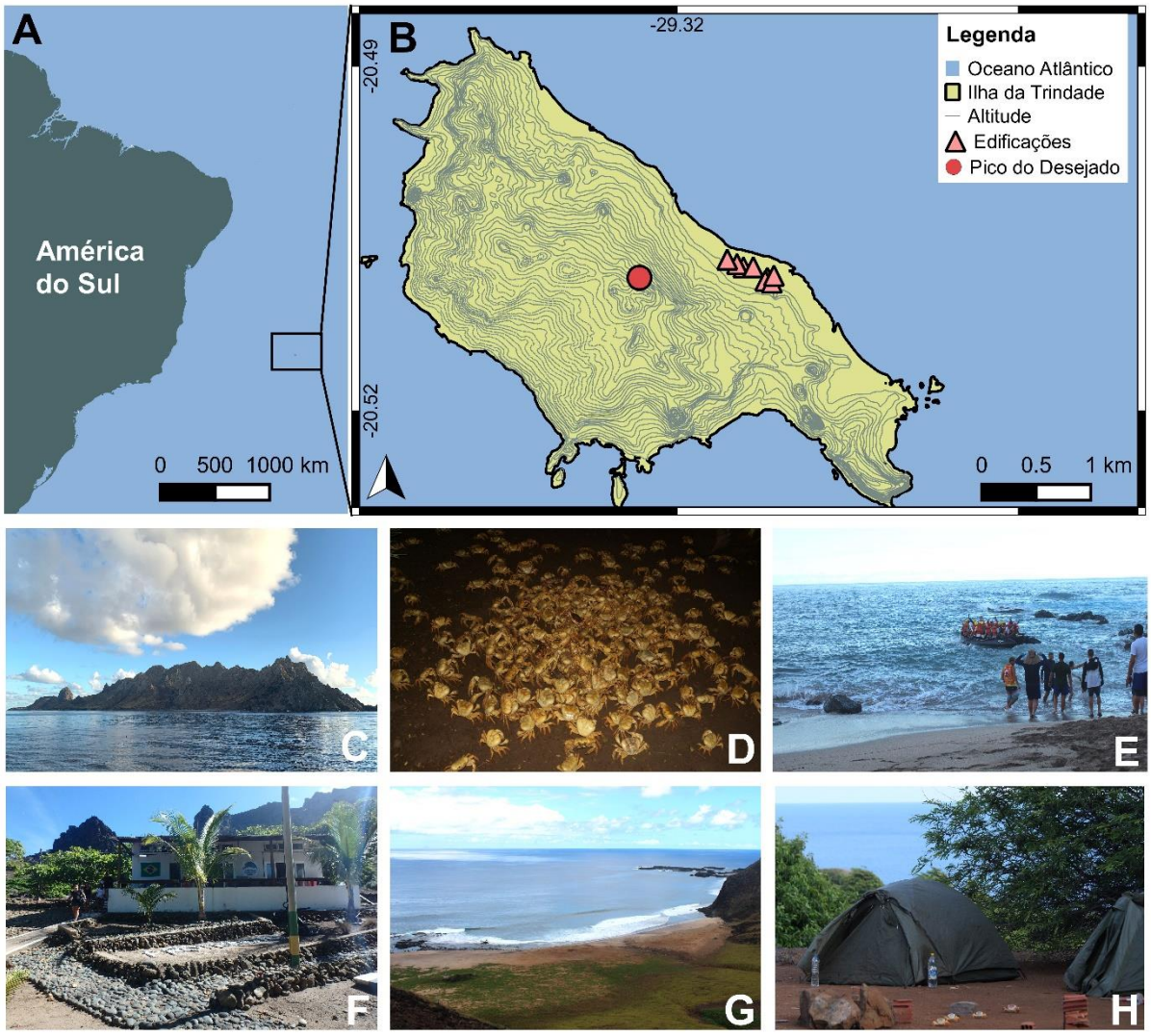


**Figura1 –** Ilha da Trindade, Brasil (20º51”09,4’ S - 29º30”82,3’ O). Ponto emerso da cadeia Vitória-Trindade, cerca de 1.200 km de distância do continente sul-americano (A-C). As edificações do Posto Oceanográfico da Ilha da Trindade (POIT) ocorrem na face noroeste da ilha, que tem sua maior altitude (612 m), representada pelo

Pico do Desejado. O caranguejo *Johngarthia lagostoma* é abundante em toda a ilha, inclusive no POIT, se aglomerando em áreas de descarte de resíduos orgânicos das refeições humanas (D). A face sudeste, voltada para o Brasil, é formada por áreas mais íngremes (C), com desembarque ocorrendo na Praia das Calhetas (E). Dentre as edificações, encontra-se a Estação Científica da Ilha da Trindade (ECIT) (F). A Praia dos Andradas é um local mais próximo das edificações, onde o trânsito desacompanhado é permitido (G), enquanto as amostragens em áreas distantes ao POIT demandam maiores logísticas, por compreenderem trilhas longas e a necessidade de acampamento para as atividades noturnas (H).

## Objetivos

Este estudo tem como objetivo geral avaliar aspectos da biologia populacional do caranguejo-amarelo *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) na Ilha da Trindade (Brasil). Para isso, está dividido em três capítulos, seguindo os seguintes objetivos específicos:

- **Capítulo 1: (1)** descrever os padrões de crescimento relativo de *J. lagostoma*, com base em relações morfométricas de estruturas e apêndices (quelípodos, gonopódios e abdômen), em relação ao tamanho corpóreo (largura cefalotorácica), ao longo da ontogenia; e **(2)** estimar o tamanho de maturidade sexual (morfológica, fisiológica e funcional) para *J. lagostoma*;

- **Capítulo 2: (1)** avaliar o dimorfismo sexual de *J. lagostoma*, com base na largura cefalotorácica e desenvolvimento dos quelípodos, com possível contraste verificado entre diferentes feições paisagísticas da Ilha da Trindade, como praias e morros; e **(2)** descrever a estrutura populacional de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, através da sua distribuição em classes de tamanho, proporção sexual e ocorrência de juvenis e adultos, buscando identificar áreas reprodutivas e de recrutamento populacional;

- **Capítulo 3: (1)** caracterizar os padrões cromáticos do cefalotórax de *J. lagostoma* para a Ilha da Trindade, relacionando-os à ontogenia, sexo e diferentes ambientes ocupados pela espécie.

Em seguida, os três capítulos estão detalhados, cada um com suas particularidades. Vale ressaltar que cada um deles está seguindo as normas de um periódico científico, todos de excelência na área de estudo. Na primeira página de cada capítulo, foi detalhada a revista escolhida, o link de acesso para a instrução de confecção dos artigos, bem como informações do fator de impacto, escopo e data/previsão de submissão.

**Referências Bibliográficas**


Adamczewska, A.M. & Morris S 2001. Ecology and behavior of *Gecarcoidea natalis*, the Christmas Island red crab, during the annual breeding migration. *Biological Bulletin, 200*: 305–320.

Alves, R.J.V. 1998. **Ilha da Trindade & Arquipélago Martim Vaz: um ensaio geobotânico**. Rio de Janeiro: Serviço de Documentação da Marinha. 144 p.

Ângulo, R.; Souza, M.C.; Barboza, E.G.; Rosa, M.L.C.C.; Fernandes, L.A.; Guedes, C.C.F.; Oliveira, L.H.S.; Manzolli, R.P.; Disaró, S.T.; Ferreira Junior, A.L.; Martin, C.M.; Santos, F.A. & Garcia, M.H. 2017. Quaternário e paleoníveis marinhos na Ilha da Trindade. In: PROTRINDADE (Org.). **Programa de Pesquisas Científicas da Ilha da Trindade – 10 anos de pesquisas**. Brasília: SECIRM, p. 43-64.

Ascencion Island Government. 2015. *Johngarthia lagostoma* action plan. In: **The Ascension Island Biodiversity Action Plan**. Georgetown, Ascension Island: Ascencion Island Government Conservation Department.

Burggren, W.W. & McMahon, B.R. 1988. **Biology of the Land Crabs**. New York: Cambridge University Press, p. 479.

Clemente, E.P.; Oliveira, F.S.; Machado, M.R. & Schaefer, C.E.G.R. 2018. Fracionamento da matéria orgânica e micromorfologia dos solos da Ilha da Trindade, Atlântico Sul. *Revista do Departamento de Geografia*, *36*: 48-62.

Drew, M.M.; Harzsch, S.; Stensmyr, M.; Erland, S. & Hansson, B.S. 2010. A review of the biology and ecology of the robber crab, *Birgus latro* (Linnaeus, 1767) (Anomura: Coenobitidae). *Zoologischer Anzeiger*, *249*: 45-67.

Gerlach, J. 2004. Impact of the invasive crazy and *Anoplolepis gracilipes* on Bird Island, Seychelles. *Journal of Insect Conservation*, *8*: 15-25.

Gillespie, R.G. & Roderick, G.K. 2002. Arthropods on islands: colonization, speciation and conservation. *Annual Review of Entomology*, *47*: 595-632.

Green, P.T.; O'Dowd, D.J. & Lake, P.S. 1997. Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology*, *78*: 2474-2486.

Guinot, D.; Ng, N.K. & Moreno, P.A.R. 2018. Review of grapsoid families for the establishment of a new family for *Leptograpsodes* Montgomery, 1931, and a new genus of Gecarcinidae H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Grapsoidea MacLeay, 1838). *Zoosystema*, *40*: 547-604.

Hartnoll, R.G. 1988. Evolution, Systematics, and Geographical Distribution. In: Burggren, W.W. & McMahon, B.R. (eds.). **Biology of the Land Crabs.** New York: Cambridge University Press, p. 6-53.

Hartnoll, R.G.; Broderick, A.C.; Godley, B.J. & Saunders, K.E. 2009. Population Structure of the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. *Journal of Crustacean Biology*, *29*: 57-61.

Hartnoll, R.G.; Broderick, A.C.; Musick, S.; Godley, B.J.; Pearson, M.; Stroud, S.A. & Saunders, K.E. 2010. Reproduction in the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. *Journal of Crustacean Biology*, *30*: 83-92.

Hartnoll, R.G.; Mackintosh, T. & Pelembe, T.J. 2006. *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) on Ascension Island: a very isolated land crab population. *Crustaceana, 79*(2): 197-215.

Hartnoll, R.G.; Régnier-Mckellar, C.; Weber, N. & Weber, S.B. 2014. Return to the lands; the stages of terrestrial recruitment in land crabs. *Crustaceana, 97*(5): 531-539.

Hicks, J. 1985. The Breeding Behaviour and Migrations of the Terrestrial Crab *Gecarcoidea natalis* (Decapoda: Brachyura). *Australian Journal of Zoology, 33*: 127-142.

Hicks, J.; Rumpff, H. & Yorkston, H. 1990. **Christmas Crabs**. Christmas: Christmas Island Natural History Association.

ICMBio – Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade. 2018. Decreto nº 9.312 de 19 de março de 2018. Cria a Área de Proteção do Arquipélago de Trindade e Martim Vaz e o Monumento Natural das Ilhas de Trindade e Martim Vaz e do Monte Columbia. *Diário Oficial da União, 54*, seção 1, p. 1-3.

Laidre, M.E. 2018. Coconut crabs. *Current Biology, 28*: R58-R60.

Lavery, S.; Moritz, C. & Fielder, D.R. 1996. Indo-Pacific population structure and evolutionary history of the coconut crab *Birgus latro*. *Molecular Ecology, 5*(4): 557-570.

Lindquist, E.S.; Krauss, K.W.; Green, P.T.; O'Dowd, D.J.; Sherman, P.M. & Smith, T.J. 2009. Land crabs as key drivers in tropical coastal forest recruitment. *Biological Review, 84*: 203-223.

Machado, M.R.; Oliveira, F.S.; Schaefer, C.E.G.R & Almeida, E.P.C. 2017. Endemismo pedológico e os solos da Ilha da Trindade: Atlântico Sul, Brasil. *Revista do Departamento de Geografia*, volume especial: 238-248.

Melo, G.A.S. 1996. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro.** São Paulo: Editora Plêiade/FAPESP.

MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2003. Instrução Normativa nº3, de 27 de maio de 2003. Reconhece a lista de "Espécies da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção". *Diário Oficial da União, 102* (28/05/2004), Seção 1, págs. 136-142.

MMA – Ministério do Meio Ambiente. 2003. Instrução Normativa nº 445, de 17 de dezembro de 2014. Reconhece como espécies de peixes e invertebrados aquáticos da fauna brasileira ameaçadas de extinção aquelas constantes da "Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção – Peixes e Invertebrados Aquáticos". *Diário Oficial da União, 245* (18/12/2014), Seção 1, págs. 126-130.

Ng, P.K.L. & Davie, P.J.F. 2012. The blue crab of Christimas Island, *Discoplax celeste*, new species (crustacean: Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae). *Raffles Bulletin of Zoology, 60*(1): 89-100.

O'Dowd, D.J.; Green, P.T. & Lake, P.S. 2003. Invasional "meltdown" on an oceanic island. *Ecology Letters, 6*: 812-817.

Paulay, G. & Starmer, J. 2011. Evolution, Insular Restriction, and Extinction of Oceanic Land Crabs, Exemplified by the Loss of an Endemic *Geograpsus* in the Hawaiian Islands. *PLoS One, 6*(5): 1-18.

Pinheiro, M.A.A.; Santana, W.; Rodrigues, E.S.; Ivo, C.T.C.; Santos, L.C.M.; Torres, R.A.; Boos, H. & Neto, J.D. 2016. Avaliação dos caranguejos gecarcinídeos (Decapoda: Gecarcinidae). In: Pinheiro, M.A.A. & Boos, H. (eds.). **Livro Vermelho dos Crustáceos**

**do Brasil, Avaliação 2010-2014**. pp. 167–181. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Carcinologia – SBC.

PROTRINDADE. 2017. **Programa de Pesquisas Científicas da Ilha da Trindade – 10 anos de pesquisas**. Brasília: SECIRM. 200 p.

Rodríguez-Rey, G.T.; Hartnoll, R.G. & Solé-Cava, A.M. 2016. Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *474*: 204-209.

Sato, T. & Yoseda, K. 2008. Reproductive season and female maturity size of coconut crab *Birgus latro* on Hatoma Island, southern Japan. *Fishery Science*, *74*: 1277-1282.

Schaefer, C.E.G.R. & Oliveira, F.S. 2015. The Fernando de Noronha and Trindade Archipelagos. In: Vieira, B.; Salgado, A. & Santos, L. (eds.). **Landscapes and Landforms of Brazil**. Dordrecht: World Geomorphological Landscapes – Springer.

Serafini, T.Z.; Lemainski, J. & Resck, D.V.S. 2010. Ilhas oceânicas brasileiras: biodiversidade conhecida e sua relação com o histórico de uso e ocupação humana. *Journal of Integrated Coastal Zone Management*, *10*(3): 281-301.

Silva, N.G. & Alves, R.J.V. Invertebrados terrestres da Ilha da Trindade. In: PROTRINDADE (Org.). **Programa de Pesquisas Científicas da Ilha da Trindade – 10 anos de pesquisas**. Brasília: SECIRM, p. 199-201.

Souza, C.L. & Abrantes, S.C. 2017. A Ilha da Trindade e o Protrindade. . In: PROTRINDADE (Org.). **Programa de Pesquisas Científicas da Ilha da Trindade – 10 anos de pesquisas**. Brasília: SECIRM, p. 17-23.

Walter, H.S. 2004. The mismeasures of islands: implications of biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography*, *31*: 177-197.

Whittaker, R.J. 1998. **Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation**. Oxford: Oxford University Press.

Vermeij, G.J. & Dudley, R. 2000. Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biological Journal of the Linnean Society*, *70*: 541-554.

## Capítulo 1

# Maturidade sexual de um caranguejo terrestre, insular e endêmico: informação prioritária à conservação de *Johngarthia lagostoma*

**Submetido para:** *The Biological Bulletin* (https://www.journals.uchicago.edu/toc/bbl/current)

**Fator de impacto:** 1,818

**Escopo:** O periódico *The Biological Bulletin* dissemina resultados científicos originais em campos relacionados a biologia. O boletim publica pesquisas originais de destaque com objetivo abrangente de explicar como os organismos se desenvolvem, funcionam e evoluem em seus ambientes naturais. Para este fim, o jornal publica artigos nos temas de *Neurobiologia e Comportamento*, *Fisiologia e Biomecânica*, *Ecologia e Evolução*, *Desenvolvimento e Reprodução*, *Biologia Celular*, *Simbiose* e *Sistemática*. O boletim tem ênfase em pesquisa básica incluindo artigos sobre modelos de sistemas marinhos e de naturaza interdisciplinar.

**Submissão:** outubro de 2021.

# Maturidade sexual de um caranguejo terrestre, insular e endêmico: informação prioritária à conservação de *Johngarthia lagostoma*

Marcio C. A. João[1.2*], Rafael C. Duarte[3], Letícia S. Bispo da Silva[1], Andrea S. Freire[4] e Marcelo A. A. Pinheiro[1.2]

[1] Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista (IB/CLP), Departamento de Ciências Biológicas e Ambientais – Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), São Vicente (SP), Brasil

[2] Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Evolução e Biodiversidade – UNESP, Instituto de Biociências, Campus de Rio Claro (IB/RC), Rio Claro, (SP), Brasil.

[3] Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo (SP), Brasil.

[4] Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC). Departamento de Ecologia e Zoologia. CEP 88010-970. Florianópolis. SC. Brasil.

**Resumo**

Os caranguejos terrestres de ambientes insulares (Família Gecarcinidae) conseguem transitar entre os ambientes terrestre e aquáticos, ocupando nichos ecológicos que não foram utilizados por outras espécies em ilhas oceânicas. Durante o período reprodutivo, eles migram entre áreas de residência e reprodução, sendo um momento crítico onde os indivíduos estão vulneráveis a condições estressantes, especialmente em ilhas urbanizadas. Atualmente, muitas espécies de caranguejos insulares são classificadas em alguma categoria de ameaça, o que é potencializado pela pouca informação biológica descrita sobre o grupo, incluindo o tamanho em que os indivíduos alcançam a maturidade sexual. Aqui, nós avaliamos o tamanho de maturidade morfológica, fisiológica e funcional do caranguejo terrestre insular *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade (Brasil), bem como descrevemos a cronologia destes eventos pela primeira vez em um gecarcinídeo insular. Machos e fêmeas exibiram a mesma ordem dos diferentes processos de maturação, começando pela maturidade morfológica, seguida pela fisiológica e finalmente pela funcional em tamanhos semelhantes entre os sexos (em torno de 56 mm LC). Tais valores correspondem a cerca de metade do tamanho máximo de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade (machos: 53,5%; e fêmeas: 56,5%) e próximos ao valor médio registrado para outras espécies de Gecarcinidae (56,5%). Considerando o atual declínio populacional dos caranguejos insulares, esta estimativa pode ser utilizada em futuros programas de manejo, principalmente para definição e proteção de áreas de reprodução e recrutamento. Especialmente, nos resultados podem ser utilizados na conservação de *J. lagostoma*, que é classificada como ‘em perigo’ no território brasileiro, especialmente na população isolada da Ilha da Trindade.

**Palavras-chave:** Crescimento Relativo, Espécies Ameaçadas, Gecarcinidae, Ilhas Oceânicas, Reprodução de Invertebrados.

## Introdução

Poucas espécies de caranguejos alcançam sucesso transitando entre locais de grande altitude e o ambiente aquático em áreas continentais, seja pela expressiva dinâmica de interações providas por estes habitats, bem como por competirem com outros organismos que detém história evolutiva mais antiga nestes locais (Vermeij, 2000). Entretanto, os caranguejos terrestres (Família Gecarcinidae) de ambientes insulares possuem vantagens adaptativas pela ausência de muitos grupos animais, especialmente de grandes predadores, sendo sujeitos a reduzida pressão predatória e competição com outras espécies (Lindquist *et al.*, 2009) e possibilita que algumas espécies de caranguejos conquistem nichos vagos (Paulay e Starmer, 2011). Os caranguejos terrestres insulares realizam longas migrações reprodutivas, do ambiente terrestre ao marinho, quando ficam expostos e mais vulneráveis à predadores e condições estressantes (Hicks, 1985; Liu e Jeng, 2005; Hartnoll *et al.*, 2007; Paulay e Starmer, 2011). Alguns estudos foram conduzidos para investigar este comportamento migratório com o caranguejo-vermelho das Ilhas Christmas (*Gecarcoidea natalis*), que realiza migrações quilométricas entre as áreas de residência até as reprodutivas (Hicks, 1985; Adamczewska e Morris, 2001). No entanto, pouco se sabe sobre a biologia e ecologia de outras espécies de caranguejos terrestres insulares, especialmente informações básicas referentes a estrutura populacional e reprodução (Hartnoll *et al.*, 2006, 2009; Turner *et al.*, 2011).

Diversas transformações corporais ocorrem na transição entre a fase juvenil e adulta, que é crítica para muitas espécies (Eyck *et al.*, 2019), onde a partir destas modificações ambos os sexos estão aptos à reprodução (Hartnoll, 1978; Sainte-Marie *et al.*, 1995; Gerhart e Bert, 2008). Para crustáceos, as análises de maturidade morfológica e fisiológica são as mais utilizadas, com a primeira identificando mudanças no crescimento e/ou surgimento de caracteres sexuais secundários (p. ex., quelípodos e abdômen) e a segunda reconhecendo o momento em que cada sexo inicia a gametogênese (Hartnoll, 1978; Somerton, 1980; Conan e Comeau, 1986; Sainte-Marie *et al.*, 1995; Pinheiro e Fransozo, 1998; Corgos e Freire, 2006; Gerhart e Bert, 2008). Observações sobre os comportamentos reprodutivos (p. ex., copulatório e/ou migratório) podem favorecer a estimativa do tamanho de maturidade comportamental (Orensanz *et al.*, 2007; Gerhart e Bert, 2008). Contudo, a ordem que estes três processos ocorrem durante a ontogenia das espécies não tem uma direção fixa e pré-determinada, podendo variar inter e intra-especificamente (Conan e Corneau, 1992; Fernández-Vergaz *et al.*, 2000). Para que os caranguejos sejam considerados funcionalmente maturos e aptos à

reprodução, devem ter alcançados os três critérios supracitadas (Pinheiro e Fransozo, 1998; Corgos e Freire, 2006; Gerhart e Bert, 2008). Pelo exposto, a estimativa do tamanho de transição entre as fases juvenil e adulta é um dos parâmetros mais importantes a serem estudados nas populações de crustáceos braquiúros (Pinheiro e Fransozo, 1998; López Greco e Rodríguez, 1999). Entretanto, para se conduzir um estudo robusto nesta temática, dois pontos são fundamentais para serem levados em conta: (i) seleção do critério biológico mais adequado para avaliação da maturidade sexual (morfológica, fisiológica, funcional ou, preferencialmente, uma combinação deles) e (ii) emprego correto da metodologia estatística peculiar a cada caso, visando uma estimativa fidedigna do tamanho de maturidade sexual (Corgos e Freire, 2006).

A família Gecarcinidae inclui as espécies que detém um dos maiores graus de terrestrialidade na Infraordem Brachyura (Hartnoll, 1988), com a ocorrência de algumas espécies que vivem em completo isolamento nas ilhas oceânicas (Paulay e Starmer, 2011). Nestes locais, os caranguejos terrestres são considerados espécies-chave pelo seu hábito oportunista, atuando na aceleração da decomposição da matéria orgânica e agindo diretamente na ciclagem de nutrientes (Green *et al.*, 1997; O'Dowd *et al.*, 2003; Glen *et al.*, 2006; Perger *et al.*, 2013). Assim, impactos diretos que gerem uma diminuição populacional destes caranguejos podem promover modificações em larga escala na estrutura das comunidades insulares (O'Dowd *et al.*, 2003; Pitman *et al.*, 2005; Paulay e Starmer, 2011). Este impacto, no entanto, é recorrente para alguns gecarcinídeos insulares, alguns com declínio populacional já constatado, inclusive tendo sido, por este motivo, considerados sob ameaça de extinção (Hicks, 1985; Paulay e Starmer, 2011; Ascencion Island Government, 2015; Pinheiro *et al.*, 2016; Perger, 2019). Os impactos são direcionados às diferentes fases ontogenéticas dessas espécies, seja pela predação dos juvenis por espécies exóticas introduzidas no ambiente insular (O'Dowd *et al.*, 2003; Dawson, 2013), bem como pela captura/pesca de indivíduos adultos (Baine *et al.*, 2007). Os poucos estudos realizados até então sobre maturidade sexual em Gecarcinidae, de modo geral, usaram apenas um dos critérios de maturidade para definir o tamanho de transição entre as fases juvenil e adulta (Bliss *et al.*, 1978; Hicks, 1985; Liu e Jeng, 2005; Liu e Jeng, 2007; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2016; Molina-Ortega e Vázquez-López, 2018; Doi *et al.*, 2019). Assim, identificar o tamanho de maturidade sexual auxilia diretamente na conservação destes caranguejos insulares, sendo informação prioritária para embasar práticas de manejo populacional futuras, identificando áreas reprodutivas e de recrutamento destas espécies (Pinheiro *et al.*, 2016).

*Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) é uma espécie de caranguejo terrestre insular endêmico de apenas quatro ilhas oceânicas no Atlântico Sul, o que a categoriza como "Em Perigo (EN)" devido a sua restrita extensão de ocorrência e por estar sujeita a impactos antrópicos diretos, como a supressão de área e introdução de espécies exóticas (Pinheiro *et al.*, 2016). Pouco se sabe sobre a biologia dessa espécie, com os estudos já publicados sendo focados principalmente à população da Ilha de Ascensão, onde foi identificada uma migração reprodutiva sazonal entre áreas de residência (morros) e reprodução (praias), nestas últimas ocorrendo a cópula e onde as fêmeas aguardam para a liberação de suas larvas (Hartnoll *et al.*, 2009, 2010). Segundo estes autores, *J. lagostoma* alcança o tamanho de maturidade sexual na Ilha de Ascensão com 60 e 63 mm (largura cefalotorácica) nos machos e fêmeas, respectivamente. Entretanto, apesar de usarem diferentes variáveis para estimar a maturidade sexual (p. ex. estágio de maturação gonadal, proporção de fêmeas ovígeras e presença de indivíduos migratórios), os autores definiram somente um tamanho de maturidade para cada sexo, sem especificar qual método estatístico foi empregado. Além disso, os resultados podem ser considerados enviesados devido a somente 0,7% dos caranguejos analisados serem menores do que o tamanho de maturidade estimado. Com base nesta lacuna de conhecimento, determinamos estatisticamente o tamanho de maturidade morfológica, fisiológica e funcional para *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, Brasil. Espera-se entender a cronologia destes três eventos durante a ontogenia de cada sexo e, por fim, utilizar os resultados obtidos para comparação e melhor entendimento do assunto para as espécies da Família Gecarcinidae. As informações obtidas permitirão o possível manejo de *J. lagostoma* e outras espécies de caranguejos insulares, visando a conservação e monitoramento das áreas de reprodução e recrutamento populacional.

## Métodos

### *Área de estudo, amostragem e biometria*

Indivíduos de *Johngarthia lagostoma* foram coletados na Ilha da Trindade (20º51"09,4' S - 29º30"82,3' O), localizada no Oceano Atlântico Sul, a cerca de 1,200 km da costa brasileira. Esta ilha é permanentemente habitada por um contingente de militares e civis, resultando em uma população flutuante de aproximadamente 40 pessoas. Parte da ilha é incluída em uma Área de Proteção Ambiental Marinha (conhecida como MONA – Monumento Natural) desde 2018 (ICMBio, 2018). Os indivíduos de *J. lagostoma* habitam quase toda ilha, especialmente em

praias, vegetação de dunas, bem como as encostas e morros, que podem ultrapassar 600 m de altitude. Duas expedições foram conduzidas para as amostragens do presente estudo, uma entre fevereiro e abril/2019 e outra entre dezembro/2019 e fevereiro/2020, totalizando quatro meses. Estes meses foram escolhidos pois correspondem aos meses de maior intensidade reprodutiva para *J. lagostoma* (dezembro a maio, para o Atol das Rocas e Ilha de Ascensão, segundo Teixeira 1996 e Hartnoll *et al.* 2010, respectivamente). Os caranguejos foram amostrados manualmente, de forma aleatória, durante o período noturno, em duas praias (Andradas e Tartarugas) e dois morros (Morro do Príncipe, 136 m; e Pico do Desejado, 612 m). Em cada um destes locais foram realizados quatro pernoites de amostragem, sendo uma em cada mês de coleta. Os indivíduos coletados foram sexados pelo dimorfismo abdominal (subtriangular nos machos; e semi-ovalado nas fêmeas) e pela inspeção do número de pleópodes (machos, dois pares unirremes; e fêmeas, quatro pares birremes). A largura cefalotorácica (LC) foi medida para ambos os sexos e utilizada como referência do tamanho corpóreo dos animais, sendo tomada a maior largura observada entre as laterais do cefalotórax (Fig. 1A). As outras estruturas medidas foram o comprimento do maior própodo quelar (CP, medida em ambos os sexos – Fig. 1B), maior largura do abdômen (LA, 5º somito, medida somente nas fêmeas – Fig. 1C) e comprimento dos gonopódios 1 e 2 (CGP1 e CGP2, medidos nos machos; Fig. 1D, E). Estruturas grandes (p. ex. LC, CP e LA) foram medidas com um paquímetro mecânico de precisão (0,05 mm) em campo e, quando diminutas, por um sistema de análise de imagens (KS-300® - Zeiss®) acoplado a um estereomicroscópio (Axiolab® - Zeiss®, precisão de 0,01 mm). A biometria e sexagem, de modo geral, foram realizadas em campo, com posterior soltura dos animais. Entretanto, aproximadamente dez caranguejos de cada sexo por classes de tamanho de 10 mm LC foram acondicionados individualmente em embalagens plásticas, crioanestesiadas e acondicionados em um freezer (–10ºC), sendo posteriormente processados para biometria dos gonopódios e dissecções direcionadas às avaliações de maturidade fisiológica e funcional.

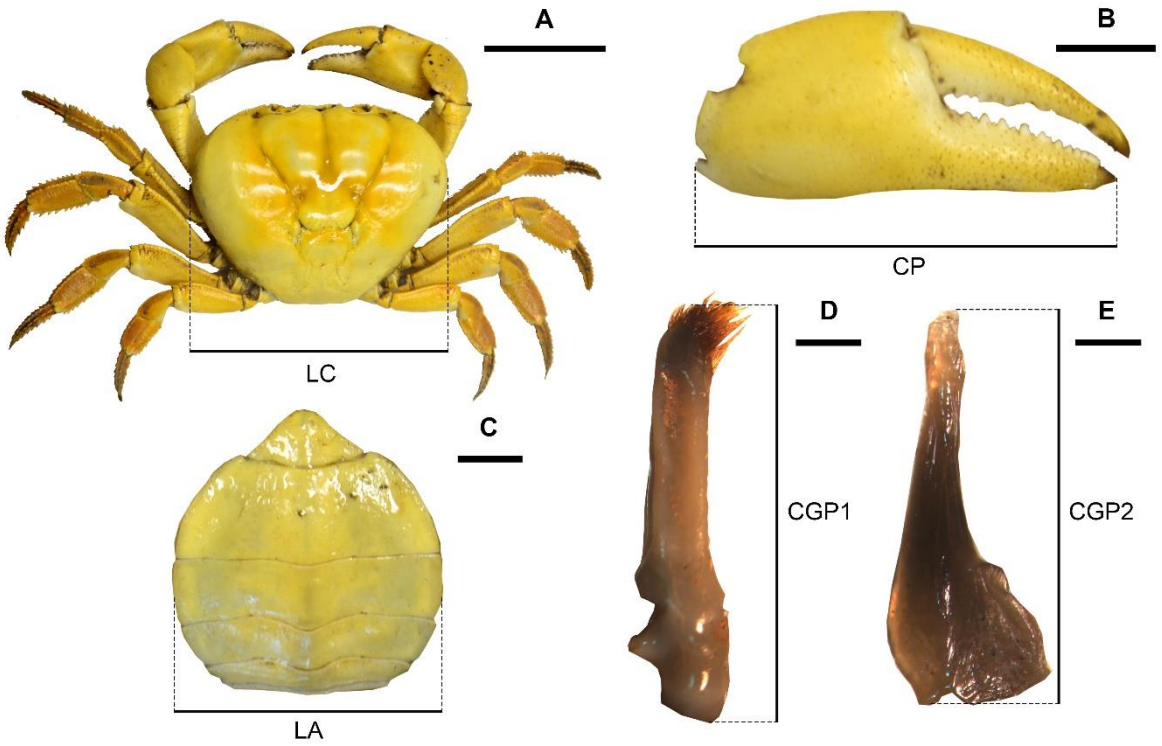


**Figura 1** Vista dorsal de um exemplar adulto de *Johngarthia lagostoma*, bem como das variáveis biométricas empregadas nas análises de maturidade sexual. (A) LC, largura cefalotorácica (escala, 50 mm); (B) CP, comprimento do própodo quelar maior (escala, 10 mm); (C) LA, largura do abdômen (escala, 10 mm); (D) CGP1, comprimento do primeiro gonopódio (escala, 2 mm); e (E) CGP2, comprimento do segundo gonopódio (escala, 0,5 mm).

*Crescimento relativo e maturidade morfológica*

Nós usamos a função alométrica ($Y = aX^b$) para avaliar o crescimento relativo de diferentes caracteres sexuais secundários em relação a largura cefalotorácica de machos e fêmeas de *J. lagostoma*, seguindo os protocolos estabelecidos para crustáceos braquiúros por Hartnoll (1974, 1978 e 1982). Para identificar a equação de tendência linear ajustada às diferentes fases ontogenéticas (juvenil e adulta), os dados das variáveis foram log-transformados e submetidos ao pacote "segmented" (Muggeo, 2008), disponível em ambiente "R version 4.0.0" (R Core Team, 2020). Este método possibilita a discriminação dos pontos empíricos de cada relação biométrica em dois ou mais grupos (p. ex. juvenil e adulto, com o último podendo ser representado por seus morfotipos), com cada um destes trechos sendo representado por sua respectiva equação linear simples. Para cada modelo log-transformado ($lnY = lna + b\ lnX$), foi determinado o coeficiente de determinação ($R^2$) e a constante de crescimento relativo a partir da constante *b* (inclinação do modelo) para analisar o padrão de crescimento, podendo ser isométrico ($b = 1$), alométrico positivo ($b > 1$) ou negativo ($b < 1$). Para verificar se a constante

*b* de cada equação contrastou da unidade, os dados foram submetidos a um teste-t de “Student” ($\alpha = 0,05$).

Os valores de maturidade morfológica foram determinados para cada relação biométrica seguindo os procedimentos estabelecidos por Somerton (1980) usando a rotina ‘mature’ disponível em ambiente R (Ilhaka e Gentleman, 1996). Em caso de pontos de quebra abruptos entre as fases de crescimento, o tamanho de maturidade morfológica foi considerado pelo ponto de intersecção. Por outro lado, quanto ocorreu uma sobreposição entre as fases ontogenéticas, foi ajustada uma curva sigmoide (Ogiva de Galton) a partir da porcentagem de indivíduos adultos para cada classe de tamanho (10 mm LC) e estimado o tamanho em que metade dos indivíduos eram maturos morfologicamente (LC 50%). Finalmente, nós usamos Análises de Covariância (ANCOVA: Zar, 2010) para testar se ocorreu diferenças entre os valores de inclinação de cada fase ontogenética (juvenil e adulto), considerando cada caractere sexual secundário como variável dependente (CP, CGP e LA) e a largura cefalotorácica (LC) como co-variável. No caso de uma interação significativa entre a variável categórica (fases ontogenéticas) e LC, os valores de *b* foram considerados distintos. Um teste *a posteriori* de Tukey, disponível no pacote “emmeans” (Lenth, 2020), em ambiente R, foi aplicado para comparar os valores de *b* de relações biométricas representadas por mais de duas equações lineares (p. ex. mais de duas fases ontogenéticas).

*Maturidade fisiológica e funcional*

Após a biometria, cada indivíduo foi dissecado para avaliação do estágio macroscópico de maturação gonadal, com objetivo de determinar o tamanho em que metade da população de cada sexo se encontrava fisiologicamente matura (LC 50%). As gônadas foram avaliadas por sua coloração e pela razão do tamanho proporcional ao hepatopâncreas, sendo classificadas segundo três estágios de maturação (IM, imaturos; ED; em desenvolvimento; e MA, maturos), com base em Pinheiro e Fransozo (1998) e Shinozaki-Mendes *et al.* (2012a, b) e adaptado para *J. lagostoma* (Fig. 2). Para machos e fêmeas, no estágio imaturo (IM), as gônadas são incolores e não visíveis a olho nu, tendo o hepatopâncreas extremamente desenvolvido nesta ocasião (Fig. 2A, B). As gônadas em desenvolvimento (ED), por outro lado, são visíveis, mas bastante delgadas em ambos os sexos (Fig. 2C, D) e com tamanho equivalente a 1/6 e 1/4 do hepatopâncreas nos machos e fêmeas, respectivamente (machos, os testículos são visíveis apenas na região correspondente aos seus vasos deferentes, apresentando coloração de translúcida à branca; e fêmeas, ovários com coloração variando do laranja claro ao laranja

escuro). Por último, as gônadas maturas (MA) são facilmente perceptíveis em ambos os sexos (Fig. 2E, F) e apresentam tamanho equivalente a 1/4 e 1/1 do hepatopâncreas nos machos e fêmeas, respectivamente (machos, gônadas brancas e muito enoveladas principalmente na região do vaso deferente; e fêmeas, os ovários são bastante volumosos, com coloração variando de marrom claro a marrom escuro). Para cada sexo, os exemplares nos diferentes estágios de maturação foram distribuídos em classes de 10 mm LC, agrupando EM + MA como maturos (adultos) e aqueles IM como imaturos (jovens). A proporção entre adultos e juvenis foi calculada para cada sexo e ajustada a uma função sigmoide, permitindo calcular o valor em que metade dos indivíduos de cada sexo eram fisiologicamente maturos (LC 50%).

Por fim, a maturidade funcional foi calculada para ambos os sexos a partir de duas perspectivas distintas. Para os machos, foram considerados funcionalmente maturos os indivíduos maiores que o tamanho estimado para maturidade morfológica e que apresentavam as gônadas ED ou MA. Em paralelo, a maturidade funcional das fêmeas foi calculada seguindo o mesmo procedimento, entretanto também foram consideradas funcionalmente maturas as fêmeas que carregavam ovos em seus abdomens e/ou que apresentavam o receptáculo seminal parcialmente preenchido por espermatóforos (visualizados macroscópicamente e que indica desovas anteriores, adaptado de González Pisani *et al.*, 2017). Da mesma forma como conduzido para a maturidade fisiológica, a proporção de indivíduos maturos foi calculada para cada classe de tamanho de 10 mm LC e os valores obtidos foram ajustados a curva sigmoide, com posterior cálculo do valor em que metade dos indivíduos de ambos os sexos estavam maturos funcionalmente (LC 50%).

## Resultados

### *Crescimento relativo e maturidade morfológica*

Um total de 1.658 indivíduos de *Johngarthia lagostoma* foram analisados, compreendendo 1.001 machos e 657 fêmeas. O tamanho (LC) dos indivíduos amostrados variou de 13,1 a 105,5 mm (média ± desvio-padrão: 74,4 ± 17,4 mm) para os machos, enquanto nas fêmeas variou de 9,2 a 100,5 mm (69,6 ± 16,9 mm). Todas as relações biométricas apresentaram duas ou mais linhas fase, que resultaram em diferenças no nível de crescimento relativo em dependência das fases ontogenéticas (Tabela 1). As análises de maturidade morfológica de *J. lagostoma*, envolvendo o comprimento do própodo quelar (CP) e comprimento dos gonopódios (CGP1 e CGP2), apresentaram declividades diferenciadas a partir da intercepção entre as equações

obtidas, indicando o uso dos procedimentos do Mature 1. Por outro lado, para a largura abdominal das fêmeas (LA) houve sobreposição entre as linhas fase, com o tamanho de maturidade sendo estabelecido pelo procedimento do Mature 2.

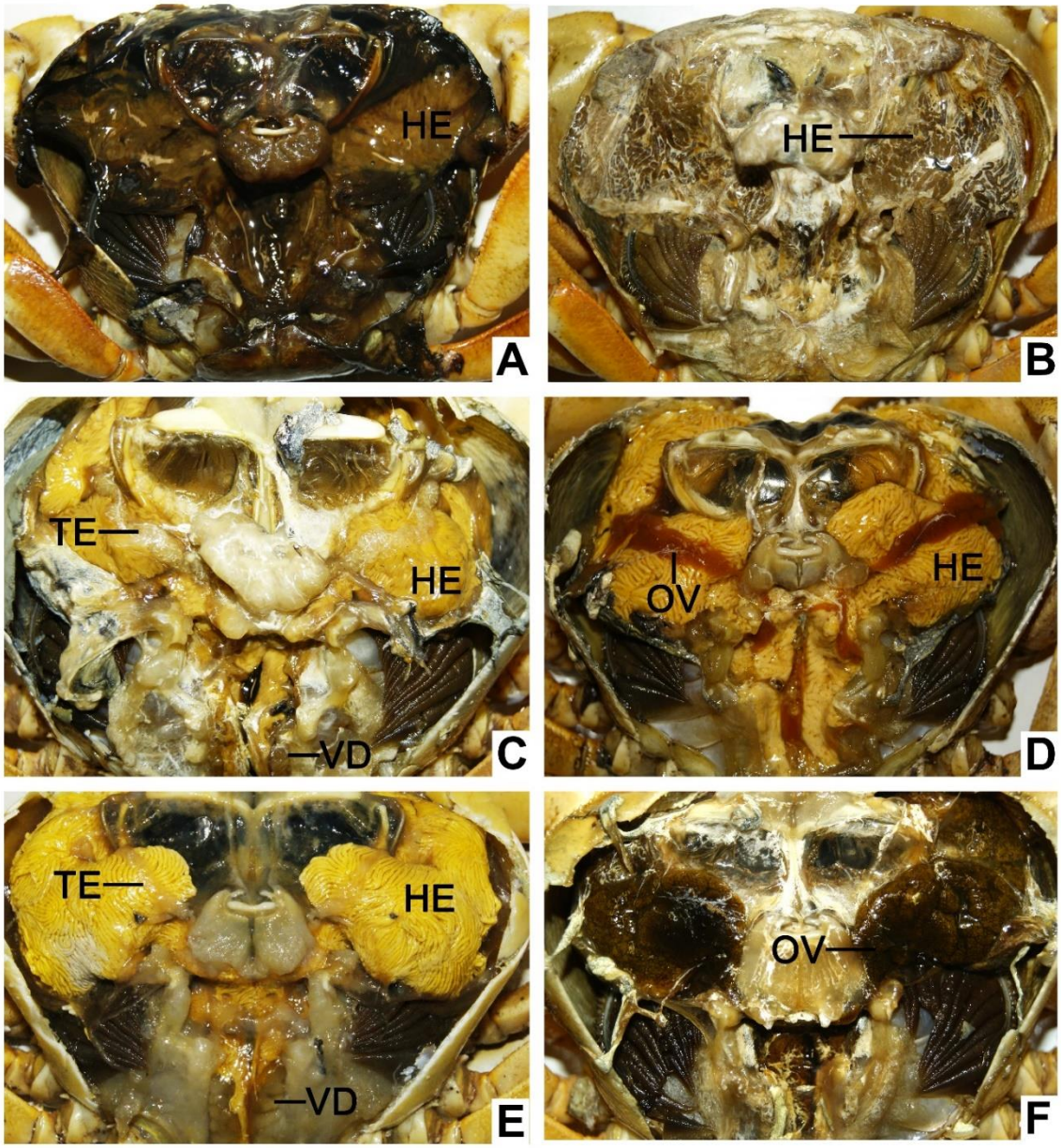


**Figura 2** Visão macroscópica dos estágios de maturação gonadal de machos e fêmeas de *Johngarthia lagostoma*. Machos (A) e fêmeas (B) imaturos apresentam gônadas invisíveis a olho nu e um hepatopâncreas muito desenvolvido. Gônadas em desenvolvimento são visíveis a olho nu com uma coloração transparente-branca e laranja claro, com a razão de tamanho gônada/hepatopâncreas próximo a 1/6 e 1/4 nos machos (C) e fêmeas (D), respectivamente. Gônadas maturas apresentam coloração branca e marrom, com a razão de tamanho gônada/hepatopâncreas próxima a 1/4 e 1/1 nos machos (E) e fêmeas (F). Abreviaturas: HE, hepatopâncreas; OV, ovários; TE, testículos; e VD, vasos deferentes.

**Tabela 1** Crescimento relativo de *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade (Brasil). Modelos matemáticos gerados pela análise de regressão baseada nas variáveis dependentes (CP, comprimento do própodo; CGP1, comprimento do primeiro gonopódio; CGP2, comprimento do segundo gonopódio; LA, largura do abdômen) em função da variável independente (LC, largura cefalotorácica). Abreviaturas: FA, fêmeas adultas; FJ, fêmeas juvenis; MA, machos adultos; e MJ, machos juvenis.

| **Relação** | **Sexo/Fase** | **N** | **Função Potência ($Y = aX^b$)** | ***R²*** | ***t*** | ***Alometria*** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| CP x LC | MJ | 106 | $y = 0{,}38x^{1{,}08}$ | 0,97 | 3,79 * | + |
| | MA1 | 127 | $y = 0{,}096x^{1{,}43}$ | 0,58 | 3,94 * | + |
| | MA2 | 733 | $y = 0{,}0069x^{2{,}06}$ | 0,86 | 34,62 * | + |
| | FJ | 46 | $y = 0{,}48x^{1{,}00}$ | 0,99 | 0,35 $^{ns}$ | 0 |
| | FA1 | 183 | $y = 0{,}23x^{1{,}20}$ | 0,82 | 4,83 * | + |
| | FA2 | 380 | $y = 0{,}010x^{1{,}40}$ | 0,91 | 17,69 * | + |
| CGP1 x LC | MJ | 29 | $y = 0{,}11x^{1{,}19}$ | 0,94 | 3,19 * | + |
| | MA | 112 | $y = 0{,}51x^{0{,}79}$ | 0,97 | 15,61 * | – |
| CGP2 x LC | MJ | 34 | $y = 0{,}045x^{1{,}14}$ | 0,92 | 2,36 * | + |
| | MA | 107 | $y = 0{,}16x^{0{,}81}$ | 0,94 | 8,93 * | – |
| LA x LC | FJ | 62 | $y = 0{,}21x^{1{,}17}$ | 0,98 | 2,66* | + |
| | FA | 573 | $y = 0{,}47x^{1{,}01}$ | 0,95 | 0,17$^{ns}$ | 0 |

*R²*, coeficiente de determinação; *t*, valor do teste *t* avaliando se as relações foram isométricas (b = 1) ou alométricas (b ≠ 1), expressadas por $^{ns}$ (não-significativo, $P > 0{,}05$) e * (significativo, $P < 0{,}05$). Os graus de alometria foram expressados, sendo positivo (+), negativo (–) ou isometria (0).

A relação CP x LC apresentou dois pontos de quebra, independente do sexo, separando o modelo em três fases ontogenéticas (juvenil, adulta-1 e adulta-2) (Tabela 1, Fig. 3A, B), com nível crescente da alometria a partir da fase juvenil. Nos machos, os dois pontos de quebra ocorreram com 52,5 e 64,5 mm LC (Fig. 3A), correspondendo ao tamanho de maturidade morfológica e um segundo incremento alométrico do tamanho quelar, respectivamente. A inclinação das linhas de regressão diferiu entre as fases ontogenéticas (Tabela 2), com uma alometria positiva constatada a partir da fase juvenil ($b_{juv} = 1{,}08$; $p < 0{,}01$), aumentando significativamente em 30,6% entre as duas fases adultas ($b_{ad1} = 1{,}43 < b_{ad2} = 2{,}06$; $p < 0{,}01$). Para as fêmeas, os dois pontos de quebra na tendência dos pontos empíricos ocorreram com 44,2 e 65,1 mm LC (Fig. 3B), seguindo o mesmo padrão observado para os machos, com o primeiro considerado o tamanho de maturidade morfológica e o segundo correspondente a um incremento quelar durante a fase adulta. Embora as inclinações das fêmeas também tenham diferido entre as fases ontogenéticas (Tabela 3), o crescimento quelar das fêmeas jovens foi isométrico ($b_{juv} = 0{,}99$; $p > 0{,}05$), enquanto na fase adulta as duas linhas de regressão apresentaram um crescimento alométrico positivo ($b_{ad1} = 1{,}20 < b_{ad2} = 1{,}40$; $p < 0{,}01$), aumentando em 14,3% entre os morfotipos (adultos-2 em relação a adulto-1).

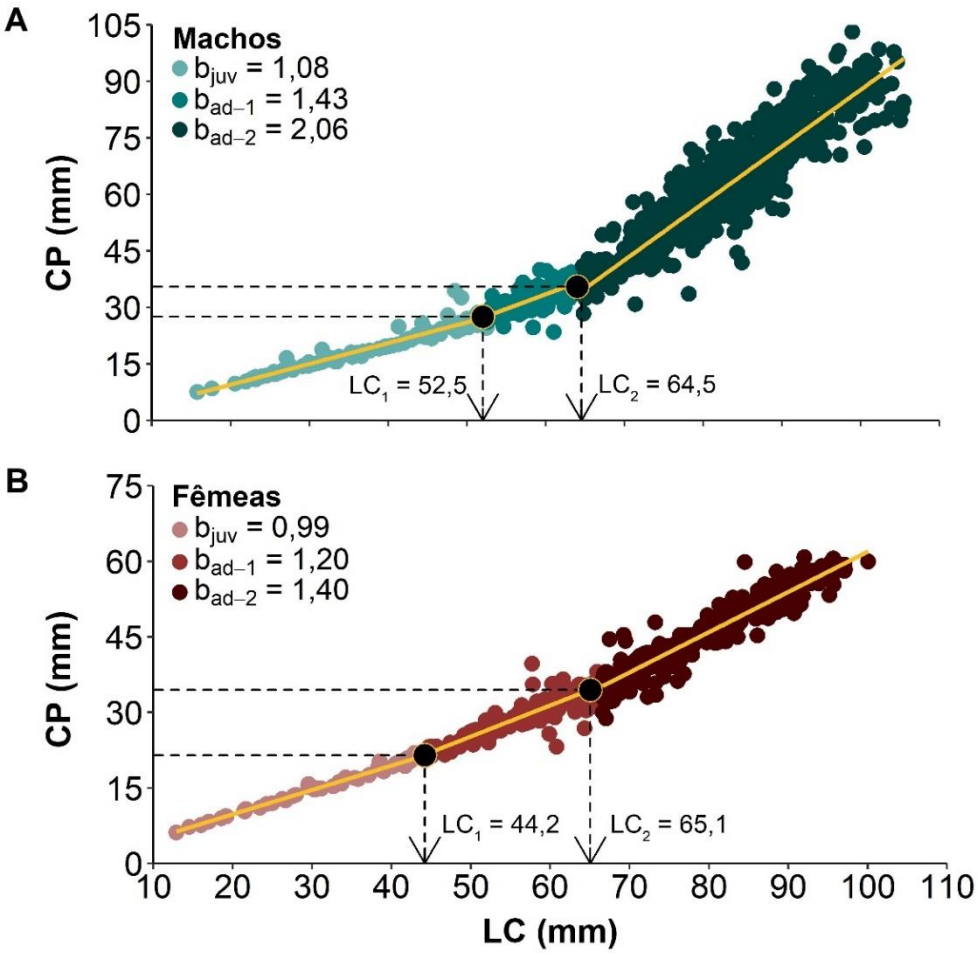


**Figura 2** Maturidade morfológica de *Johngarthia lagostoma*. Relações biométricas entre o comprimento do própodo dos quelípodos maiores (PL) de machos (A) e fêmeas (B) em função da largura cefalotorácica (LC). As variações de cor dos pontos azuis e vermelhos indicam as diferentes fases ontogenéticas de machos e fêmeas, respectivamente. As setas marcam os pontos de mudança no crescimento, com a primeira de cada gráfico ($LC_{1)}$ indicando o tamanho de maturidade. Abreviaturas: *b*, inclinação dos modelos de regressão dos juvenis ($b_{juv}$) e adultos ($b_{adu}$). Veja a Tabela 1 para mais detalhes sobre as relações biométricas.

Ambas as relações de crescimento relativo dos gonopódios (CGP1 x LC e GP2 x LC) apresentaram um único ponto de inflexão durante a ontogenia, separando a fase jovem (alometria positiva) da fase adulta (alometria negativa) (Tabela 1). Nestes casos, os tamanhos estimados para a maturidade morfológica foram similares, sendo estimados em 48,9 e 50,5 mm LC, para CGP1 e CGP2, respectivamente (Fig. 4A, B). A relação LA x LC das fêmeas, foram representadas por duas fases ontogenéticas, com sobreposição dos pontos empíricos das linhas fase inferior (fase Jovem) e superior (fase Adulta) delimitados por 42,9 mm < LC < 59,8 mm (Fig. 4C). Neste caso, as fêmeas jovens ocorreram com LC ≤ 59,8 mm LC, enquanto as fêmeas adultas ocorreram a partir de 42,9 mm LC, sendo que neste intervalo

o tamanho em que metade das fêmeas apresentaram maturidade morfológica foi de 47,8 mm LC.

**Tabela 2** Crescimento relativo dos caracteres sexuais secundários para cada sexo de *Johngarthia lagostoma*, para a Ilha da Trindade (Brasil). Sumário das Análises de Covariância (ANCOVA), testando o efeito das fases ontogenéticas (juvenil, adulta-1 e adulta-2) e da largura cefalotorácica (LC) em função dos caracteres sexuais secundários (CGP1, comprimento do gonopódio 1; CGP2, comprimento do gonopódio 2; CP, comprimento do própodo; e LA, largura do abdômen).

| **Variável Dependente** | **Fonte de Variação** | **Machos** | | | **Fêmeas** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *gl* | *SQ* | *F* | *gl* | *SQ* | *F* |
| CP | LC | 1 | 190,98 | 25824,10 * | 1 | 87,31 | 22235,70 * |
| | Fase | 2 | 0,77 | 104,00 * | 2 | 0,14 | 35,21 * |
| | LC * Fase | 2 | 2,13 | 288,30 * | 2 | 0,23 | 57,55 * |
| | Resíduos | 960 | 0,01 | | 607 | 0,00 | |
| CGP1 | LC | 1 | 18,39 | 7513,27 * | – | – | – |
| | Fase | 1 | 0,022 | 9,00 * | – | – | – |
| | LC * Fase | 1 | 0,26 | 106,78 * | – | – | – |
| | Resíduos | 138 | 0,002 | | – | – | – |
| CGP2 | LC | 1 | 18,24 | 4978,60 * | – | – | – |
| | Fase | 1 | 0,00 | 0,00 | – | – | – |
| | LC * Fase | 1 | 0,20 | 53,16 * | – | – | – |
| | Resíduos | 137 | 0,004 | | – | – | – |
| LA | LC | – | – | – | 1 | 82,12 | 43140,19 * |
| | Fase | – | – | – | 1 | 0,73 | 383,61 * |
| | LC * Fase | – | – | – | 1 | 0,16 | 85,68 * |
| | Resíduos | – | – | – | 630 | 0,00 | |

*gl*, grau de liberdade; *SQ*, soma dos quadrados; *F*, valor de *F*; e valores acompanhados de asteriscos, significância estatística ($P < 0,05$).

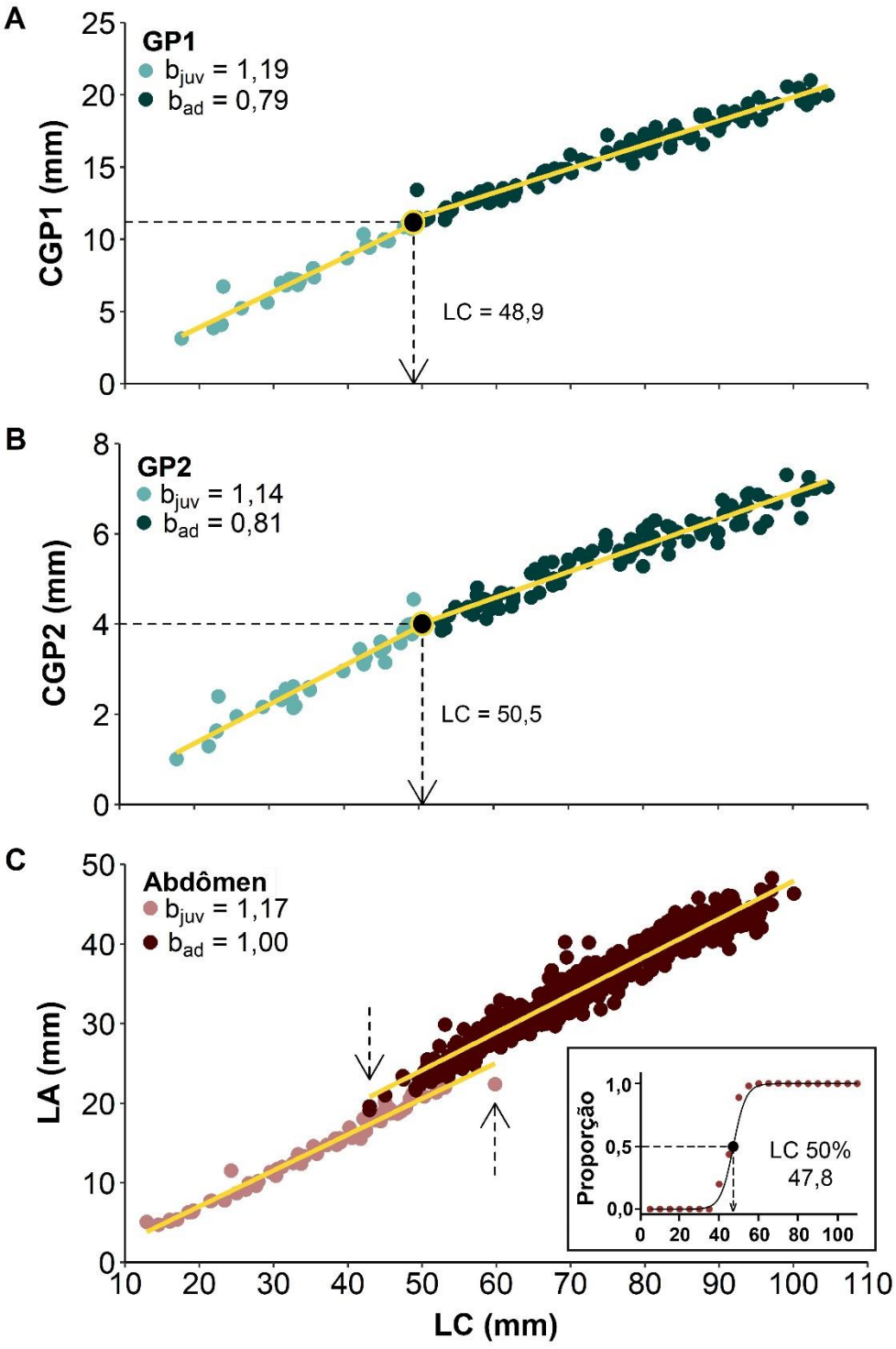


**Figura 4** Maturidade morfológica de *Johngarthia lagostoma*. Relações biométricas entre o comprimento dos gonopódios dos machos (CGP1, A; CGP2, B) e a largura do abdômen das fêmeas (LA, C) e a largura cefalotorácica (LC). As variações de cor dos pontos azuis e vermelhos indicam as diferentes fases ontogenéticas de machos e fêmeas, respectivamente. As setas marcam os pontos de mudança no crescimento, indicando em A e B o tamanho de maturidade. Em C, as setas indicam o intervalo de tamanho em que a maturidade ocorre e o gráfico anexo mostra a proporção de fêmeas adultas por classes de tamanho e o ajuste a curva sigmoide, com o ponto preto indicando o tamanho em que metade dos indivíduos são adultos (LC 50%). Abreviaturas: *b*, inclinação

dos modelos de regressão dos juvenis ($b_{juv}$) e adultos ($b_{ad}$). Veja a Tabela 1 para mais detalhes sobre as relações biométricas.

*Maturidade fisiológica e funcional*

Um total de 243 caranguejos (126 machos e 117 fêmeas) foram submetidos à dissecação, com representantes em todas as classes de tamanho (LC) durante a ontogenia. Nos machos, os indivíduos imaturos (*n* = 35 = 27,8%) apresentaram tamanho variando de 25,7 a 66,9 mm LC, com registro de machos com gônadas em desenvolvimento (*n* = 60 = 47,6%) ou maturas (*n* = 31 = 24,6%) a partir de 44,9 mm LC. O tamanho em que metade dos machos estavam maturos fisiologicamente ocorreu com 57,9 mm LC (Fig. 5A). Por sua vez, as fêmeas apresentaram gônadas imaturas com tamanhos variando de 12,9 a 67,8 mm LC (*n* = 26 = 22,2%), enquanto aquelas com estágio em desenvolvimento (*n* = 84 =71.8%) e maturas (*n* = 7 = 6.0%) foram registradas de 47,8 e 100,1 mm LC. O tamanho de maturidade fisiológica das fêmeas ocorreu com 51,7 mm LC (Fig. 5B), pouco após o tamanho de maturidade fisiológica estimado para os machos.

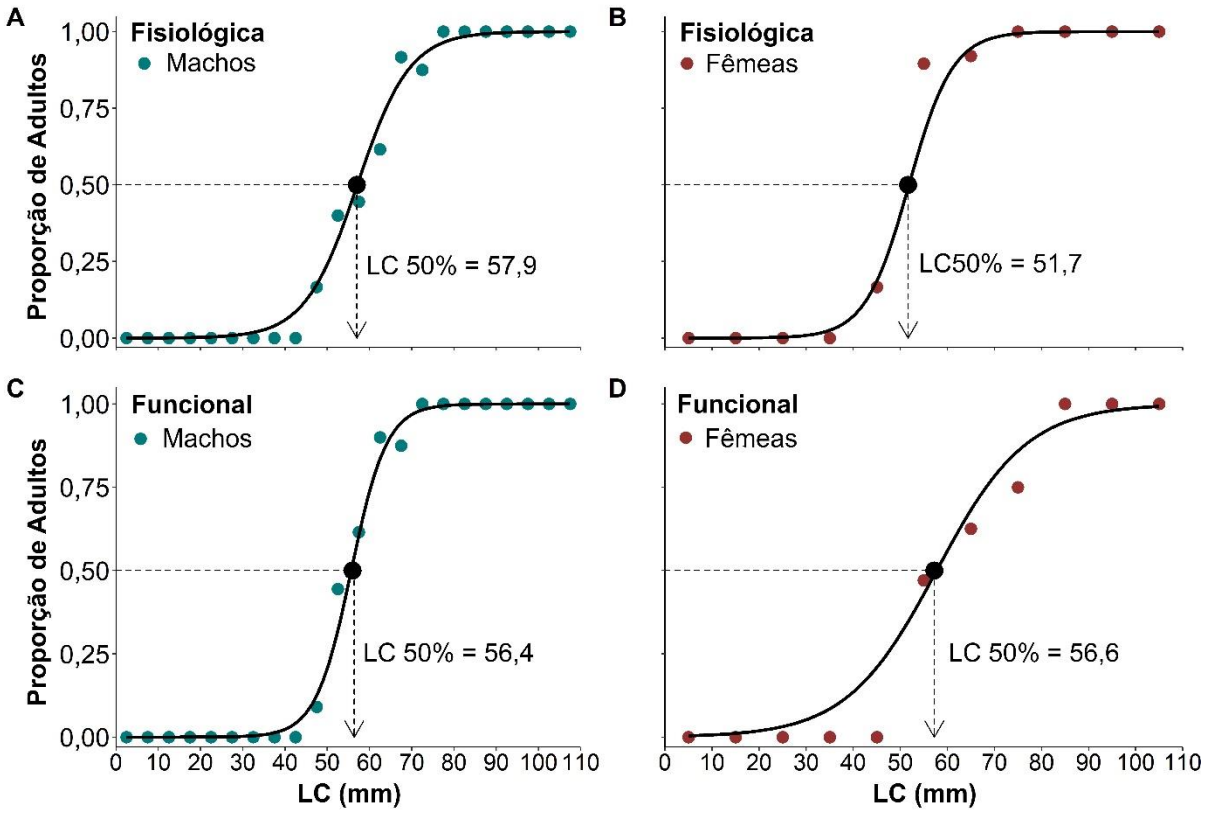


**Figura 5** Maturidade fisiológica e funcional de *Johngarthia lagostoma*. Representação das curvas sigmoides de maturidade fisiológica (A e B), assim como da maturidade funcional (C e D) dos machos e fêmeas, respectivamente, ajustando os pontos empíricos referentes à proporção de adultos nas classes de tamanho (LC,

largura cefalotorácica). O ponto preto indica o tamanho em que metade dos indivíduos de cada sexo são maturos sexualmente (LC 50%).

Em relação a maturidade funcional, os machos imaturos (*n* = 40 = 31,7%) tiveram tamanho variando de 26,7 a 66,9 mm LC, enquanto que a partir de 53,0 mm LC foram registrados indivíduos maturos funcionalmente (*n* = 86 = 68,3%). Com isso, o tamanho em que metade dos machos alcançaram a maturidade funcional (LC 50 %) foi de 56,4 mm LC (Fig. 5C). Para as fêmeas, os indivíduos imaturos (*n* = 27 = 23,1%) apresentaram tamanho variando de 12,9 a 67,8 mm LC, enquanto as fêmeas maturas funcionalmente foram registradas a primeira vez com 50,4 mm LC. Este valor corresponde a menor fêmea com gônadas maturas e que era maior do que o tamanho estimado para maturidade morfológica. Para o preenchimento parcial do receptáculo, o menor indivíduo tinha 54,3 mm LC. O tamanho em que metade das fêmeas estavam maturas funcionalmente (LC 50 %) foi estimado em 56,6 mm LC (Fig. 5D).

**Discussão**

Aqui, a cronologia dos eventos de maturidade sexual de *Johngarthia lagostoma* foi avaliado estatisticamente, sendo o primeiro registro completo sobre o assunto para um Gecarcinidae de ambiente insular. Em ambos os sexos, os tamanhos de maturidade morfológica estimados ocorreram antecipadamente aos tamanhos de maturidade fisiológica (veja a Fig. 6). A maturidade funcional e fisiológica dos machos ocorreu de forma síncrona, com uma pequena diferença (1,7 mm LC), enquanto para as fêmeas a maturidade funcional ocorreu posteriormente aos critérios de maturidade morfológica e fisiológica. No entanto, independentemente dos critérios considerados, os machos maturaram depois das fêmeas, mas a diferença entre a menor e a maior estimativa foi próxima de 10 mm para ambos os sexos (machos: 48,9 a 57,9 mm CW, CV% = 7,4%; fêmeas: 44,2 a 56,6 mm CW, CV% = 10,6%). Tendo em vista perspectivas mais conservadoras de manejo e conservação de *J. lagostoma*, consideramos que o tamanho de maturidade sexual para a população da Ilha da Trindade é aproximadamente síncrono em ambos os sexos (machos: 56,4 mm CW; fêmeas: 56,6 mm CW).

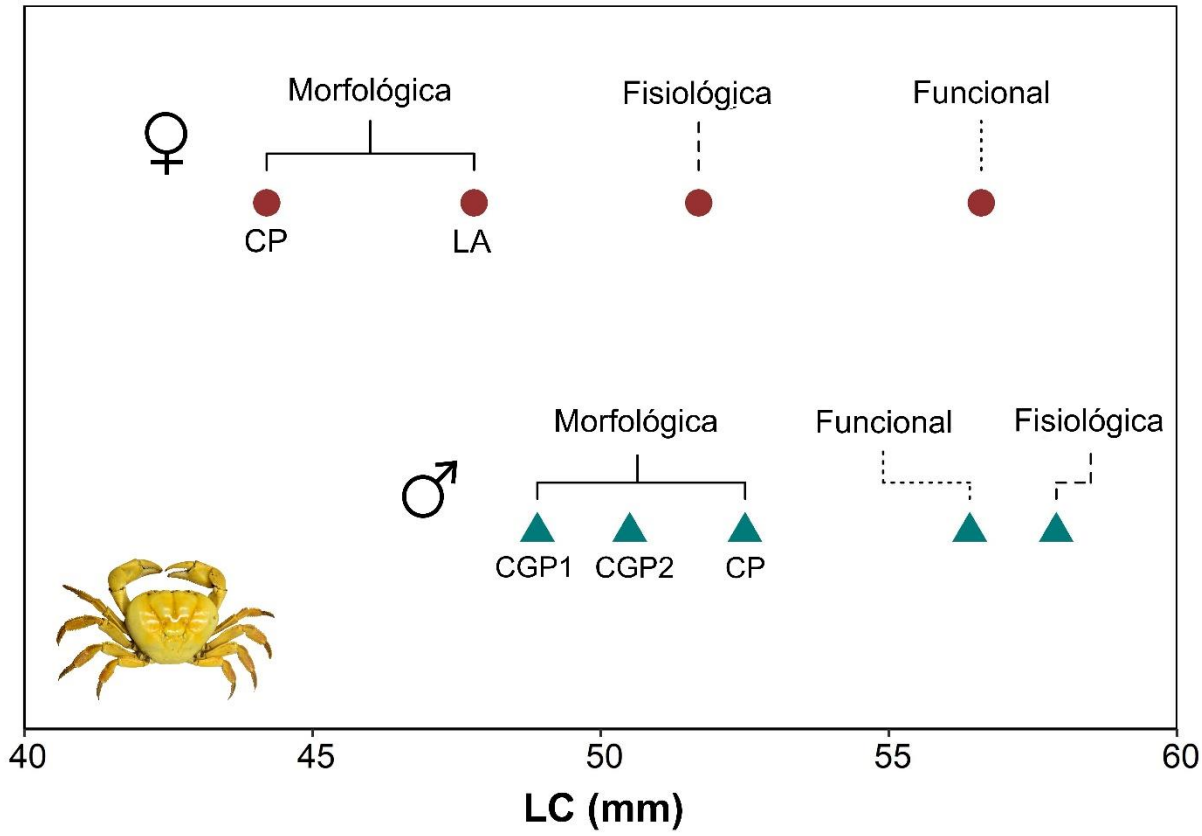


**Figura 6** Cronologia da maturidade sexual de *Johngarthia lagostoma* para a Ilha da Trindade considerando os diferentes critérios de maturidade (morfológica, fisiológica e funcional) usados no presente estudo para machos e fêmeas. Abreviaturas: CP, comprimento do própodo; CGP1 e CGP2, comprimento do primeiro e segundo gonopódio, respectivamente; e LA, largura do abdômen no 5º somito.

*Maturidade morfológica, fisiológica e funcional*

Em ambos os sexos, foram identificadas três fases ontogenéticas (juvenil, adulta 1 e adulta 2) em relação ao crescimento quelar, com um aumento progressivo do nível de alometria positiva após a maturidade. Tanto os machos quanto as fêmeas apresentaram um alto investimento energético no tamanho dos quelípodos, porém a diferença entre a fase adulta-2 e os juvenis nos machos (47,6%) foi 1,6 vezes maior do observado para as fêmeas (29,3%). Um resultado similar foi observado para a população de *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão, onde foi confirmada uma heteroquelia (indivíduos com um quelípodo significativamente maior que o outro) em ambos os sexos (Hartnoll *et al.*, 2017). Os quelípodos são estruturas de armamento em muitas espécies de caranguejos, sendo utilizados na defesa de território e durante o combate reprodutivo (Hartnoll, 1982), geralmente ocorrendo um maior investimento nos machos que lutam entre si por fêmeas receptivas (Baeza e Asorey, 2012). Este dimorfismo sexual no crescimento do quelípodo é observado na maioria das espécies de Gecarcinidae, com os

machos apresentando maiores quelas e com intensificação deste dimorfismo ao longo da ontogenia (Hartnoll, 2012). Especificamente para *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, a frequência de indivíduos heteroquelos é menor do que os homoquelos, mas a contribuição dos primeiros para a população aumenta a partir da classe de tamanho de 60 mm (João *et al.*, Capítulo 2). Então, este aumento de indivíduos heteroquelos na população provavelmente é gerado pela entrada da fase adulta-2, que surgem após 64,5 e 65,1 mm LC em machos e fêmeas, respectivamente. Contudo, na mesma ilha, machos dos dois morfotipos quelares foram registrados compondo igualmente os casais em cópula (João *et al.*, 2021) e ainda é incerto afirmar que o investimento diferencial no crescimento do quelípodo entre os sexos é regulado por seleção sexual ou por outro fator da história de vida da espécie, sendo necessários estudos experimentais para averiguar esta hipótese.

O crescimento relativo do quelípodo é amplamente utilizado para se estimar a maturidade morfológica em braquiúros (Hartnoll, 2012), porém, no caso de *J. lagostoma*, tal estimativa teria sido inconclusiva devido aos dois pontos de quebra verificados para as relações CP x LC de ambos os sexos. A transição entre as fases jovem e adulta de caranguejos é definida pela muda puberal, onde diversos caracteres passam por alterações expressivas no mesmo momento (Hartnoll, 1978), requerendo uma análise integrativa de vários processos analíticos para estimativa do tamanho de maturidade sexual (Corgos e Freire, 2006; González Pisani *et al.*, 2017). Em ambos os sexos, próximas a transição entre as fases jovem e adulta 1 estimada para o crescimento do quelípodo, ocorreram todas as outras transformações morfológicas de *J. lagostoma* (gonopódios e abdômen). Porém, a única estrutura que segue crescendo de forma progressiva após a maturidade são os quelípodos, enquanto os gonopódios e o abdômen passam de uma alometria positiva nos juvenis para alometria negativa e isometria nos adultos, respectivamente. Isto indica, de certa forma, uma alocação da energia antes investida nestes caracteres para os quelípodos dos adultos 2 de ambos os sexos, que apresentam o maior nível de alometria registrado no estudo ($b_{machos}$ = 2,06; $b_{fêmeas}$ = 1,4). Diferentemente dos quelípodos, os gonopódios e o abdômen das fêmeas apresentam apenas função reprodutiva, com uso na transferência espermática (gonopódios) e na incubação / proteção dos ovos no abdômen, respectivamente (Hartnoll, 1974; Pinheiro e Fransozo, 1998; Freire *et al.*, 2011; McLay e Becker, 2015; González Pisani e López Greco, 2020).

O presente estudo descreve pela primeira vez o crescimento alométrico dos gonopódios de uma espécie de Gecarcinidae. Os dois gonopódios apresentam crescimento muito similar, com alteração no nível de alometria de positivo (juvenis) para negativo (adultos). Esta alteração

ocorreu em caranguejos maiores de 48,9 mm LC, independente do par de gonopódio considerado. Além de servirem à transferência espermática, já foi demonstrado que algumas características morfofuncionais dos gonopódios podem estar intimamente relacionadas ao sistema de acasalamento das espécies (McLay e López Greco, 2011; Pardo *et al.*, 2016). Após a maturidade, estruturas acessórias como espinhos, cerdas e dentes são desenvolvidos nos gonopódios de algumas espécies, que, no momento da cópula, podem retirar ou romper os espermatóforos de machos que copularam anteriormente (veja González Pisani e López Greco, 2020 e suas citações). Neste sentido, o enfoque sobre os gonopódios de caranguejos adultos não deveria ser unicamente biométrico, mas também morfológico, pois o investimento em crescimento pode ser direcionado para estas estruturas acessórias. Sendo assim, estudos futuros deveriam focar não somente na biometria destes apêndices copulatórios, mas também na morfologia, especialmente dessas estruturas acessórias citadas que podem atuar aumentando a chance de fertilização de ovos em distintos cenários de competição espermática (Beninger *et al.*, 1991; Jennings *et al.*, 2000; González-Pisani e López Greco, 2020). No caso de *J. lagostoma*, a porção apical do primeiro gonopódio apresenta um apêndice córneo cercado por um tufo de cerdas (João e Pinheiro, comunicação pessoal – veja Fig. 1D). Assim, outros estudos com *J. lagostoma* são necessários para verificar a presença e função destas estruturas ao longo da ontogenia e entender se participam no processo de competição espermática. Comportamentos agonísticos ou competição macho-macho por fêmeas receptivas não foram registrados durante o comportamento copulatório de *J. lagostoma* (João *et al.*, 2021). Baseado nisso, a variação morfológica dos gonopódios e a forma que o conteúdo espermático é composto e armazenado nos receptáculos seminais das fêmeas pode explicar melhor se a competição macho-macho em *J. lagostoma* ocorre posterior a cópula. No entanto, poucos estudos neste sentido foram conduzidos com braquiúros, especialmente para as espécies com maior grau de terrestrialidade (Jennings *et al.*, 2000; McLay e López Greco, 2011), o que pode ser uma importante lacuna de conhecimento a ser investigada no futuro.

O crescimento do abdômen das fêmeas de *J. lagostoma* foi similar ao de outros braquiúros (vide Hartnoll 1974 e suas citações), evidenciando um decréscimo do investimento energético nesta estrutura após atingido o tamanho de maturidade. Embora este padrão de crescimento já tenha sido também verificado para outros gecarcinídeos (Bliss *et al.*, 1978; Hartnoll *et al.*, 2007; Shinozaki-Mendes *et al.*, 2013; Doi *et al.*, 2019), alguns resultados indicam que o grau de terrestrialidade dos caranguejos pode afetar as mudanças de crescimento do abdômen das fêmeas ao longo da ontogenia. Nos gecarcinídeos com menor grau de

terrestrialidade (p. ex., *G. lateralis*, *Cardisoma guanhumi* e *Epigrapsus politus*), o abdômen cresce em alometria negativa em toda a ontogenia, com esta alometria se tornando mais negativa após atingido o tamanho de maturidade (Bliss *et al.*, 1978; Shinozaki-Mendes *et al.*, 2013; Doi *et al.*, 2019). Por outro lado, nos gecarcinídeos com maior grau de terrestrialidade (p. ex., *G. ruricola*, segundo Hartnoll *et al.* 2007; e *J. lagostoma*, no presente estudo), o crescimento abdominal é intensificado nos jovens (alometria positiva), enquanto nos adultos o investimento energético é proporcional entre o crescimento do abdome e o da carapaça (isometria). Nas fêmeas jovens, este maior crescimento abdominal visa prover uma maior câmara à incubação dos ovos (cuidado com a prole) quando alcançam a fase adulta, diminuindo, assim, sua perda por atrito e/ou dessecação (Baeza e Fernández, 2002; Davanso *et al.*, 2016). Dessa forma, apesar das migrações reprodutivas demandarem um alto investimento energético, estas espécies adotam uma estratégia direcionada à maior viabilidade das desovas. Isto é potencializado pelo padrão de crescimento característico do abdômen e pelo comportamento de construção de galerias mais próximas ao mar logo após a migração, onde as fêmeas podem se abrigar e melhor proteger seus ovos até o momento da eclosão das larvas (Hicks, 1985; Hartnoll *et al.*, 2007). Contudo, o rendimento reprodutivo das espécies de caranguejos terrestres insulares é provavelmente afetado pelo número de migrações reprodutivas que cada fêmea consegue realizar durante sua vida, uma vez que alguns indivíduos velhos e maiores podem morrer ao final do processo (Hartnoll *et al.*, 2009). Este fato foi observado para *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão, sendo necessárias avaliações neste sentido na Ilha da Trindade. Futuros estudos são necessários para validar essa aparente relação entre o crescimento do abdômen em função dos diferentes graus de terrestrialidade em Gecarcinidae, pois, até o momento, este parâmetro foi avaliado apenas para 23% (n=5) das 22 espécies descritas para a família.

Para *J. lagostoma*, todos os valores estimados para maturidade morfológica antecederam a maturidade fisiológica. A maturidade funcional dos machos foi praticamente síncrona com a maturidade fisiológica (diferença de 1,5 mm LC), enquanto nas fêmeas foi posterior a todas as outras. Como descrito anteriormente, a cronologia de cada categoria de maturação dos braquiúros varia intra- e interespecificamente, sem ocorrer um padrão exato dentro do grupo (Fernández-Vergaz *et al.*, 2000; Flores *et al.*, 2002; Corgos e Freire, 2006; Gerhart e Bert, 2008; Freire *et al.*, 2011; Shinozaki-Mendes *et al.*, 2013; González Pisani *et al.*, 2017). Para os gecarcinídeos, a maioria dos estudos sobre maturidade sexual indicou apenas um tamanho calculado através de diversos critérios de maturidade ou utilizou apenas de um

critério para definir a transição entre juvenis e adultos (Hicks, 1985; Liu e Jeng, 2005; Hartnoll *et al.*, 2007, 2010). Semelhante ao nosso estudo com *J. lagostoma*, apenas para o caranguejo terrestre *C. guanhumi* (Shinozaki-Mendes *et al.*, 2013) também foi usada uma abordagem integrativa para estimar o tamanho de maturidade. Apesar dessas espécies apresentarem histórias evolutivas próximas, a sequência das categorias de maturidade não foi similar, uma vez que para *C. guanhumi* a maturidade morfológica foi a última a ser alcançada. Porém, o intervalo de tamanho (LC) em que as categorias de maturidades ocorreram foi por volta de 10 mm LC, tanto para *C. guanhumi* (58,7 a 71,0 mm LC) como para *J. lagostoma* (44,7 a 57,9 mm LC), sendo uma distância pequena levando em consideração o tamanho máximo que essas espécies alcançam (94,0 e 105,5 mm LC, respectivamente). Investigações pretéritas indicam um crescimento lento para espécies de caranguejos com maior grau de terrestrialidade, o que é maximizado nos indivíduos adultos que podem sofrer apenas uma única muda anual (muda nupcial) antes do período reprodutivo (Henning, 1975; Pinheiro *et al.*, 2005). Portanto, embora poucas espécies de gecarcinídeos tenham sido avaliados neste sentido, se o padrão de crescimento lento for confirmado para as espécies insulares, atingir todos os critérios de maturidade em um curto intervalo de tamanho pode ser considerado um aspecto altamente adaptativo.

*Visão geral sobre a maturidade sexual de caranguejos terrestres*

Um padrão geral de maturidade sexual na família Gecarcinidade foi proposto por Hartnoll *et al.* (2007, 2010), que sugeriram que os caranguejos terrestres se tornam adultos com metade do tamanho máximo atingido pela espécie no ambiente. Esta hipótese foi usada, por exemplo, por Turner *et al.* (2011) para estimar o tamanho de maturidade do caranguejo azul terrestre *Tuerkayana hirtipes*. Nós compilamos as informações disponíveis para 11 espécies de caranguejos terrestres (Tabela 3) e confirmamos o padrão geral apresentado por Hartnoll *et al.* (2007, 2010), onde, em média, o tamanho de maturidade foi obtido com 55,7% do tamanho máximo das espécies (CV% = 16,6%). Separando os dados de maturidade para os gêneros de maior (*Gecarcoidea*, *Gecarcinus* e *Johngarthia*) e menor grau de terrestrialidade (*Cardisoma* e *Epigrapsus*) da família, percebe-se uma diferença gerada pela terrestrialização, com os adultos ocorrendo com 51,6 e 60,8 % do tamanho máximo, respectivamente. O primeiro grupo é composto por caranguejos principalmente insulares, que estão sujeitos a uma menor pressão de predação (Vermeij, 2000) e compõe comunidades caracterizadas por menores interações competitivas (Andrades *et al.*, 2019) em comparação aos caranguejos que habitam áreas

continentais. Portanto, a maturidade sexual ser antecipada nos caranguejos insulares permite que indivíduos menores participem das migrações reprodutivas, o que reduziria o impacto desta demanda energética para a população, uma vez que os riscos associados a migração podem encurtar a longevidade destas espécies (López-Victoria e Werding, 2008; Turner *et al.*, 2011). Por outro lado, caranguejos menores alcançando a maturidade é um fator problemático em populações ameaçadas pela introdução de espécies invasoras, que exercem uma forte pressão de predação sobre os caranguejos terrestres de ilhas oceânicas (Paulay e Starmer, 2011). O cenário pouco competitivo encontrado em ambientes insulares facilita a introdução e estabelecimento de espécies exóticas (Andrades *et al.*, 2019), aumentando o risco associado às migrações reprodutivas (*i. e.* maior exposição a possíveis predadores) dos caranguejos terrestres de populações isoladas, como a de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade (Rodríguez-Rey *et al.*, 2016).

**Tabela 4** Sumário do tamanho de maturidade sexual de caranguejos terrestres (Família Gecarcinidae), representados por 5 gêneros e 11 espécies. Onde: F, fêmeas; M, machos; Max., tamanho máximo de largura cefalotorácica (LC); MS, maior tamanho de maturidade sexual pelo método morfológico (m), fisiológico (fi), comportamental (c) ou funcional (fu); e M%, percentual do tamanho máximo para atingir a maturidade sexual.

| **Espécies** | **Citação** | **Sexo** | **LC (mm)** | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | **Max.** | **MS** | **M%** |
| *Cardisoma crassum* | Molina-Ortega e Vázquez-López (2018) | M | 94,0 | 71,0 [fu] | 73,5 |
| *Cardisoma guanhumi* | Shinozaki-Mendes *et al.* (2013) | M | 94,4 | 71,0 [m] | 73,5 |
| | | F | 92,2 | 64,0 [m] | 66,4 |
| *Epigrapsus notatus* | Liu e Jeng (2005) | M | 36,4 | 22,0 [m] | 60,4 |
| | | F | 34,8 | 16,9 [c] | 48,6 |
| *Epigrapsus politus* | Doi *et al.* (2019) | M | 21,9 | 13,6 [m] | 62,1 |
| | | F | 20,0 | 14,3 [m] | 71,5 |
| *Gecarcinus lateralis* | Bliss *et al.* (1978) | F | 52,0 | 32,8 [m] | 63,1 |
| *Gecarcinus ruricola* | Hartnoll *et al.* (2007) | M | 107,1 | 50,0 [fi] | 46,7 |
| | | F | 102,7 | 50,0 [fi] | 48,7 |
| *Gecarcoidea lalandii* | Liu e Jeng (2007) | F | 78,0 | 42,0 [fu] | 53,8 |
| *Gecarcoidea natalis* | Hicks (1985) | M | 100,0 | 45,0 [fu] | 45,0 |
| | | F | 100,0 | 45,0 [fu] | 45,0 |
| *Johngarthia lagostoma* | Hartnoll *et al.* (2010) | M | 120,0 | 60,0 [fu] | 50,0 |
| | | F | 110,0 | 63,0 [fu] | 57,3 |
| | Presente estudo | M | 105,5 | 56,4 [fu] | 54,9 |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | F | 100,1 | 56,6 [fu] | 52,9 |
| *Johngarthia malpilensis* | López-Victoria e Werding (2008) | M | 82,1 | 35,0 * | 42,6 |
| | | F | 65,6 | 35,0 * | 53,4 |
| *Johngarthia planata* | Sanvicente-Añorve *et al.* (2016) | M | 102,7 | 67,8 [m] | 66,0 |
| | | F | 88,7 | 57,2 [m] | 64,5 |
| **Gecarcinidae** | | **M** | | | **55,8** |
| | | **F** | | | **57,1** |
| | | **Total** | | | **56,5** |

* valor de maturidade indicado sem explicação do método utilizado.

Com base nas análises executadas, percebe-se que as estimativas do tamanho de maturidade dos Gecarcinidae ainda são incipientes, sendo muitas vezes realizadas sem uma padronização do método, impossibilitando uma comparação entre diferentes estimativas (Turner *et al.*, 2011). Por exemplo, para o caranguejo insular da Ilha de Malpelo, *J. malpilensis*, foi sugerido que os adultos ocorrem a partir de 35 mm LC (López-Victoria e Werding, 2008), compatível a 42,6% do tamanho máximo da espécie, porém sem descrição da análise metodológica usada. Somada a isso, a maturidade estimada para *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão (Hartnoll *et al.*, 2009) foi realizada majoritariamente com adultos (99,3%), sem um suporte estatístico adequado. Devido às urgentes medidas de manejo e conservação necessárias às espécies de Gecarcinidae, especialmente para aquelas sob ameaça de extinção e declínio populacional (Paulay e Starmer, 2011; Pinheiro *et al.*, 2016; Perger, 2019), o estabelecimento de que o tamanho de maturidade ocorra com 56,5% do tamanho máximo pode ser uma boa alternativa, principalmente para estudos com espécies de caranguejos insulares isoladas.

De modo geral, espécies insulares apresentam um isolamento populacional entre os diferentes locais de sua extensão de ocorrência (Rodríguez-Rey *et al.*, 2016), provavelmente devido ao típico processo de retenção larval que caracteriza os gecarcinídeos (Anger, 1995). Após o desenvolvimento larval destas espécies no plâncton (17 a 24 dias, segundo Willems, 1982 e Cuesta *et al.*, 2007), o recrutamento ocorre de forma esparsa, com eventos de recrutamento massivo ocorrendo a cada dois ou seis anos (p. ex, *G. natalis* segundo Hicks 1985 e *G. ruricola*, conforme Hartnoll e Clark 2006, respectivamente), fato que ainda não foi descrito para *J. lagostoma*. Ao retornarem para o ambiente bentônico, os recrutas podem ser diretamente afetados pela predação por espécies invasoras como ratos, acarretando em declínios populacionais, algo já constatado para algumas espécies de caranguejos terrestres, incluindo espécies do gênero *Johngarthia* (*J. lagostoma*, de acordo com Hartnoll *et al.*, 2009;

e *J. oceanica*, por Perger, 2019). Pelo exposto, identificar a transição entre as duas fases pós-larvais (juvenil e adulta) deixou de ser uma informação basal nos gecarcinídeos, sendo essencial para entender aspectos do ciclo de vida das espécies, como um ponto de partida para identificar e manejar áreas de reprodução e recrutamento. Estimar a maturidade sexual de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade é considerado uma ferramenta imprescindível para sua conservação, afinal, esta é a única espécie de caranguejo ameaçada de extinção no Brasil (Pinheiro et al. 2016). Além disso, as populações de *J. lagostoma* são geneticamente divididas em três unidades evolutivas (Ilha da Ascensão, Trindade e Atol das Rocas/Fernando de Noronha) (Rodríguez-Rey *et al.*, 2016) e se distribui dentro de um cenário de conectividade populacional muito improvável (Freire *et al.*, 2021). Assim, estudos futuros em outras ilhas do Atlântico Sul, além daqueles realizados para a população da Ilha de Ascensão (Hartnoll *et al.*, 2009, 2010), devem revelar a singularidade de cada unidade evolutiva, permitindo identificar aspectos locais de organização, como áreas de residência, reprodução e recrutamento de *J. lagostoma*.

**Agradecimentos** Nós somos gratos à Marinha do Brasil (1º Distrito Naval), À SECIRM (Secretaria Interministerial para os Recursos do Mar) e o PROTRINDADE, na pessoa dos Comandantes L. Felipe Santos e C. C. Vitória Régia, por permitirem a estadia dos autores na Ilha da Trindade e auxiliarem na logística do projeto. Agradecemos, também, à Isabella Dias, Isis Batistela, Maria Antonia Machado, Nicholas Kriegler e Vanessa Martins pela ajuda nas amostragens em campo e dissecções dos caranguejos em laboratório. MJ, LSBS e RCD agradecem a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas de mestrado (# 2019/16581-9), iniciação científica (# 2020/09968-1) e pós-doutorado (# 2019/01934-3), respectivamente. Por fim, MAAP agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela Bolsa de Produtividade de Pesquisa (# 311994/2016-4) e pelo apoio financeiro ao Projeto Caranguejos (# 404224-2016). Todas as amostras obtidas foram permitidas pelo ICMBio, por autorização emitida pelo SISBIO (# 65446-5).

## Literatura Citada

**Adamczewska, A. M. e S. Morris**. **2001**. Ecology and behavior of *Gecarcoidea natalis*, the Christmas Island red crab, during the annual breeding migration. *Biol. Bull.* **200**: 305–

320.

**Andrades, R., A. L. Jackson, R. M. Macieira, J. A. Reis-Filho, A. F. Bernardino, J.-C. Joyeux e T. Giarrizzo**. **2019**. Niche-related processes in island intertidal communities inferred from stable isotopes data. *Ecol. Indic.* **104**: 648–658. Elsevier.

**Anger, K. 1995**. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **193**: 119–145.

**Ascencion Island Government**. **2015**. *Johngarthia lagostoma* action plan. In: *The Ascension Island Biodiversity Action Plan*, pp. 1–5. Ascencion Island Government Conservation Department, Geogetown, Ascension Island.

**Baeza, J. A. e C. M. Asorey**. **2012**. Testing the role of male-male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. *Biol. J. Linn. Soc.* **105**: 548–558.

**Baeza, J. A. e M. Fernández**. **2002**. Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): the relationship between female behaviour, embryo oxygen consumption and the cost of brooding. *Funct. Ecol.* **16**: 241–251.

**Baine, M., M. Howard, E. Taylor, J. James, A. Velasco, Y. Grandas e R. Hartnoll**. **2007**. The development of management options for the black land crab (*Gecarcinus ruricola*) catchery in the San Andres Archipelago, Colombia. *Ocean Coast. Manag.* **50**: 564–589.

**Beninger, P. G., R. W. Elner e Y. Poussart**. **1991**. Gonopods of the Majid crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). *J. Crustac. Biol.* **11**: 217–228.

**Bliss, D. E., J. Van Montfrans, M. Van Montfrans e J. R. Boyer**. **1978**. Behavior and growth of the land crab *Gecarcinus lateralis* (Fréminville) in southern Florida. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* **160**: 112–152.

**Burggren, W. W. e B. R. McMahon**. **1988**. *Biology of the Land Crabs.* Cambridge University Press, New York.

**Conan, G. Y. e M. Comeau**. **1986**. Functional Maturity and Terminal Molt of Male Snow Crab, *Chionoecetes opilio*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 1710–1719.

**Conan, G. Y. e M. Corneau**. **1992**. Life history and fishery management of majid crabs: the case study of the Bonne Bay (Newfoundland) *Chionoecetes opilio* population. *ICES J. Mar. Sci.*

**Corgos, A. e J. Freire**. **2006**. Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 851–859.

**Cuesta, J. A., M. U. García-Guerrero e M. E. Hendrickx**. **2007**. The Complete Larval Development of *Johngarthia planatus* (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae) Described from Laboratory Reared Material, with Notes on the Affinity of *Gecarcinus* and *Johngarthia*. *J. Crustac. Biol.* **27**: 263–277.

**Davanso, T. M., F. G. Taddei, G. L. Hirose e R. C. Costa**. **2016**. Sexual maturity, handedness and sexual dimorphism of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in Southeastern Brazil. *Bol. do Inst. Pesca* **42**: 269–279.

**Dawson, E. 2013**. The diet and distribution of invasive ship rats (*Rattus rattus*) on Ascension Island. University of Exeter, Exeter, UK.

**Doi, W., S. Kato, D. Itoh, A. Mizutani e H. Kohno**. **2019**. Distribution, size structure, and relative growth of *Epigrapsus politus* (Brachyura: Gecarcinidae) in a subtropical bay in Japan. *Crustac. Res.* **48**: 145–157.

**Eyck, H. J. F., K. L. Buchanan, O. L. Crino e T. S. Jessop**. **2019**. Effects of developmental stress on animal phenotype and performance: a quantitative review. *Biol. Rev.* **94**: 1143–1160.

**Fernández-Vergaz, V., L. López Abellán e E. Balguerías**. **2000**. Morphometric, functional and sexual maturity of the deep-sea red crab *Chaceon affinis* inhabiting Canary Island waters: chronology of maturation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **204**: 169–178.

**Flores, A. A. V., J. Saraiva e J. Paula**. **2002**. Sexual maturity, reproductive cycles, and juvenile recruitment of *Perisesarma guttatum* (Brachyura, Sesarmidae) at Ponta Rasa mangrove swamp, Inhaca Island, Mozambique. *J. Crustac. Biol.* **22**: 143–156.

**Freire, A. S., M. A. A. Pinheiro, H. Karam-Silva e M. M. Teschima**. **2011**. Biology of *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Brachyura, Grapsidae) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic Ocean. *Helgol. Mar. Res.* **65**: 263–273.

**Freire, A. S., M. M. Teschima, M. C. Brandão, T. Iwasa-Arai, F. C. Sobral, D. K. Sasaki, A. O. Agostinis e M. R. Pie**. **2021**. Does the transport of larvae throughout the south Atlantic support the genetic and morphometric diversity of the Sally Lightfoot Crabs *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) and *Grapsus adscensionis* (Osbeck, 1765) (Decapoda: Grapsidae) among the oceanic islands. *J. Mar. Syst.* **223**: 103614.

**Gerhart, S. D. e T. M. Bert**. **2008**. Life-history aspects of stone crabs (genus *Menippe*): Size at maturity, growth, and age. *J. Crustac. Biol.* **28**: 252–261.

**Glen, F., A. C. Broderick, B. J. Godley e G. C. Hays**. **2006**. Thermal control of hatchling emergence patterns in marine turtles. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **334**: 31–42.

**González Pisani, X., P. J. Barón e L. S. López Greco**. **2017**. Integrated analysis of sexual maturation through successive growth instars in the spider crab *Leurocyclus tuberculosus* (Decapoda: Majoidea). *Can. J. Zool.* **95**: 473–483.

**González Pisani, X. e L. S. López Greco**. **2020**. Male reproductive strategies in two species of spider crabs, *Leurocyclus tuberculosus* and *Libinia spinosa*. *Zoology* **143**: 125847.

**Green, P. T., D. J. O'Dowd e P. S. Lake**. **1997**. Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology* **78**: 2474–2486.

**Hartnoll, R. G. 1974**. Variation in Growth Pattern Between Some Secondary Sexual Characters in Crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana* **27**: 131–136.

**Hartnoll, R. G. 1978**. The Determination of Relative Growth in Crustacea Published. *Crustaceana* **34**: 281–293.

**Hartnoll, R. G. 1982**. Growth. In: *The biology of crustacea 2.* (L. G. Abele, ed). Academic, New York.

**Hartnoll, R. G. 1988.** Evolution, Systematics, and Geographical Distribution. In: Burggren, W.W. e McMahon, B.R. (eds.). Biology of the Land Crabs. New York: Cambridge University Press, p. 6-53.

**Hartnoll, R. G. 2012**. Relative growth: description and analysis. In: *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, revised and updated from the Traité de Zoologie* (J. Forest and J. C. von Vaupel Klein, eds), pp. 365–401. Brill, Leiden.

**Hartnoll, R. G., M. S. P. Baine, A. Britton, Y. Grandes, J. James, A. Velasco e M. G. Richmond**. **2007**. Reproduction of the Black Land Crab, *Gecarcinus ruricola*, in the San Andres Archipelago, Western Caribbean. *J. Crustac. Biol.* **27**: 425–436.

**Hartnoll, R. G., M. S. P. Baine, Y. Grandas, J. James e H. Atkin**. **2006**. Population Biology of the Black Land Crab, *Gecarcinus ruricola*, in the San Andres Archipelago, Western Caribbean. *J. Crustac. Biol.* **26**: 316–325.

**Hartnoll, R. G., A. C. Broderick, B. J. Godley e K. E. Saunders**. **2009**. Population Structure of the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. *J. Crustac. Biol.* **29**: 57–61.

**Hartnoll, R. G., A. C. Broderick, S. Musick, B. J. Godley, M. Pearson, S. A. Stroud e K. E. Saunders**. **2010**. Reproduction in the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. *J. Crustac. Biol.* **30**: 83–92.

**Hartnoll, R. G. e P. F. Clark**. **2006**. A mass recruitment event in the land crab *Gecarcinus ruricola* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae), and a description of

the megalop. *Zool. J. Linn. Soc.* **146**: 149–164.

**Hartnoll, R. G., N. Weber, S. B. Weber e H. C. Liu**. **2017**. Polymorphism in the chelae of mature males of the land crabs *Johngarthia lagostoma* and *Epigrapsus spp. Crustaceana* **90**: 931–951.

**Henning, H. G. 1975**. Aggressive, reproductive and molting behaviour-growth and maturation of *Cardisoma guanhumi* Latreille (Crustacea, Brachyura). *Forna Funct.* **8**: 463:510.

**Hicks, J. W. 1985**. The breeding behaviour and migrations of the terrestrial crab *Gecarcoidea natalis* (Decapoda: Brachyura). *Aust. J. Zool.* **33**: 101–110.

**ICMBio – Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade. 2018.** Decreto nº 9.312 de 19 de março de 2018. Cria a Área de Proteção do Arquipélago de Trindade e Martim Vaz e o Monumento Natural das Ilhas de Trindade e Martim Vaz e do Monte Columbia. Diário Oficial da União, 54, seção 1, p. 1-3.

**Ilhaka, R. e R. Gentleman**. **1996**. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.* **5**: 299–314.

**Jeng, M.-S. e H.-C. Liu**. **2005**. Reproduction of *Epigrapsus notatus* (Brachyura: Gecarcinidae) in Taiwan. *J. Crustac. Biol.* **25**: 135–140.

**Jennings, A. C., C. L. McLay e A. M. Brockerhoff**. **2000**. Mating behaviour of *Macrophthalmus hirtipes* (Brachyura: Ocypodidae). *Mar. Biol.* **137**: 267–278.

**João, M. C. A., N. Kriegler, A. S. Freire e M. A. A. Pinheiro**. **2021**. Mating strategies of the endangered insular land crab *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). *Invertebr. Reprod. Dev.* **1**: 1–12.

**Lenth, R. 2020**. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.

**Lindquist, E. S., K. W. Krauss, P. T. Green, D. J. O'Dowd, P. M. Sherman e T. J. Smith**. **2009**. Land crabs as key drivers in tropical coastal forest recruitment. *Biol. Rev.* **84**: 203–223.

**Liu, H. C. e M. S. Jeng**. **2005**. Reproduction of *Epigrapsus notatus* (Brachyura: Gecarcinidae) in Taiwan. *J. Crustac. Biol.* **25**: 135–140.

**Liu, H. C. e M. S. Jeng**. **2007**. Some reproductive aspects of *Gecarcoidea lalandii* (Brachyura: Gecarcinidae) in Taiwan. *Zool. Stud.* **46**: 347–354.

**López Greco, L. S. e E. M. Rodríguez**. **1999**. Size at the onset of sexual maturity in *Chasmagnatus granulata* (Grapsidae, Sesarmidae). A critical overall view about the usual criteria for its determination. In: *Crustaceans and the biodiversity crisis: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, the Netherlands* (F. R.

Schram and J. C. von Vaupel Klein, eds), pp. 675–689. Brill, Leiden.

**López-Victoria, M. e B. Werding**. **2008**. Ecology of the Endemic Land Crab *Johngarthia malpilensis* (Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae), a Poorly Known Species from the Tropical Eastern Pacific 1. *Pacific Sci.* **62**: 483–493.

**McLay, C. L. e C. Becker**. **2015**. Reproduction in Brachyura. In: *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea. Decapoda: Brachyura.* (P. Castro, P. J. F. Davie, D. Guinot, F. R. Schram, and J. C. von Vaupel Klein, eds), pp. 185–243. Brill, Leiden.

**McLay, C. L. e L. S. López Greco**. **2011**. A hypothesis about the origin of sperm storage in the Eubrachyura, the effects of seminal receptacle structure on mating strategies and the evolution of crab diversity: How did a race to be first become a race to be last? *Zool. Anz.* **250**: 378–406. Elsevier GmbH.

**Molina-Ortega, M. G. e H. Vázquez-López**. **2018**. Crecimiento relativo de *Cardisoma crassum* Smith, 1870 (Decapoda: Gecarcinidae) en el estero El Salado, Puerto Vallarta, Jalisco México. *Biocyt* **11**: 808–823.

**Muggeo, V. M. . 2008**. Segmented: a R package to fit regression models with broken-line relationships. *R News* **8**: 20–25.

**O'Dowd, D. J., P. T. Green e P. S. Lake**. **2003**. Invasional "meltdown" on an oceanic island. *Ecol. Lett.* **6**: 812–817.

**Orensanz, J. M., B. Ernst e D. A. Armstrong**. **2007**. Variation of Female Size and Stage at Maturity in Snow Crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the Eastern Bering Sea. *J. Crustac. Biol.* **27**: 576–591.

**Pardo, L. M., M. P. Riveros, J. P. Fuentes, N. Rojas-Hernández e D. Veliz**. **2016**. An effective sperm competition avoidance strategy in crabs drives genetic monogamy despite evidence of polyandry. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **70**: 73–81.

**Paulay, G. e J. Starmer**. **2011**. Evolution, Insular Restriction, and Extinction of Oceanic Land Crabs, Exemplified by the Loss of an Endemic *Geograpsus* in the Hawaiian Islands. *PLoS One* **6**: e19916.

**Perger, R. 2019**. A New Species of *Johngarthia* from Clipperton and Socorro Islands in the Eastern Pacific Ocean (Crustacea: Decapoda: Gecarcinidae). *Pacific Sci.* **73**: 285–304.

**Perger, R., C. Pacheco e J. Cortés**. **2013**. Closing a distributional gap of over 3000 km and encountering an invisible barrier: new presence/absence data for *Johngarthia planata* Stimpson, 1860 (Decapoda, Brachyura, Gecarcinidae) for Central America and

biogeographic notes on East Pacific Gec. *Crustaceana* **86**: 268–277.

**Pinheiro, M. A. A., A. Fiscarelli e G. Y. Hattori**. **2005**. Growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Brachyura , Ocypodidae). *J. Crustac. Biol.* **25**: 293–301.

**Pinheiro, M. A. A. e A. Fransozo**. **1998**. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba littoral, Sao Paulo State, Brazil. *Crustaceana* **71**: 434–452.

**Pinheiro, M. A. A., W. Santana, E. S. Rodrigues, C. T. C. Ivo, L. C. M. Santos, R. A. Torres, H. Boos e J. D. Neto**. **2016**. Avaliação dos caranguejos gecarcinídeos (Decapoda: Gecarcinidae). In: *Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014* (M. A. A. Pinheiro and H. Boos, eds), pp. 167–181. Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Porto Alegre.

**Pitman, R. L., L. T. Ballance e C. Bost**. **2005**. Clipperton Island: Pig sty, rat hole and booby prize. *Mar. Ornithol.* **33**: 193–194.

**R Core Team**. **2020**. R: A language and environment for statistical computing. R Fundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

**Rodríguez-Rey, G. T., R. G. Hartnoll e A. M. Solé-Cava**. **2016**. Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **474**: 204–209. Elsevier B.V.

**Sainte-Marie, B., S. Raymond e J. C. Brethes**. **1995**. Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**: 903–924.

**Sanvicente-Añorve, L., E. Lemus-Santana e V. Solís-Weiss**. **2016**. Body growth pattern of an isolated land crab species (*Johngarthia planata*) (Decapoda, Gercarcinidae) from the eastern tropical Pacific: An ecological approach. *Crustaceana* **89**: 1525–1539.

**Shinozaki-Mendes, R. A., José Roberto F. Silva, L. P. de Sousa e F. H. V. Hazin**. **2012**. Histochemical study of the ovarian development of the blue land crab *Cardisoma guanhumi* (Crustacea: Gecarcinidae). *Invertebr. Reprod. Dev.* **56**: 191–199.

**Shinozaki-Mendes, R. A., José R.F. Silva e F. H. V. Hazin**. **2012**. Development of male reproductive system of the blue land crab *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1828 (Decapoda: Gecarcinidae). *Acta Zool.* **93**: 390–399.

**Shinozaki-Mendes, R. A., J. R. F. Silva, J. Santander-Neto e F. H. V. Hazin**. **2013**. Reproductive biology of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Decapoda: Gecarcinidae) in north-eastern Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* **93**: 761–768.

**Somerton, D. A. 1980**. A Computer Technique for Estimating the Size of Sexual Maturity in Crabs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 1488–1494.

**Teixeira, A. L. 1996**. Aspectos biológicos do caranguejo terrestre *Gecarcinus lagostoma* (H. M. Milne Edwards, 1837) no Atol das Rocas - Brasil. Universidade Federal de Pernambuco.

**Turner, L. M., J. P. Hallas e S. Morris**. **2011**. Population structure of the christmas Island Blue crab, *Discoplax hirtipes* (Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae) on Christmas Island, Indian Ocean. *J. Crustac. Biol.* **31**: 450–457.

**Vermeij, G. 2000**. Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? *Biol. J. Linn. Soc.* **70**: 541–554.

**Willems, K. A. 1982**. Larval Development of the Land Crab *Gecarcinus lateralis* (Fréminville, 1835) (Brachyura: Gecarcinidae) Reared in the Laboratory. *J. Crustac. Biol.* **2**: 180–201.

**Zar, J.H. 2010.** Bioestatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey.

## Capítulo 2

---

# Biologia populacional de um caranguejo terrestre e ameaçado de extinção (*Johngarthia lagostoma*) na isolada Ilha da Trindade, Brasil

**Formatado para:** *Aquatic Ecology* (https://www.springer.com/journal/10452).

**Fator de impacto:** 1,641.

**Situação:** *Aquatic Ecology* publica artigos revisados por pares e originais relacionados a ecologia de ambientes de água doce, água salobra, estuários e marinhos. São incluídos na revista trabalhos inovadores com informações básicas e aplicadas, tanto para trabalhos realizados em campo como em laboratório, com abordagem crítica e atual. O objetivo da *Aquatic Ecology* é prover um fórum de discussão abordando questões ecológicas de distintos níveis de integração (indivíduo, população, comunidade e ecossistema). São aceitos estudos abordando aspectos ecológicos de todos os tipos de organismos que habitem os ambientes supracitados, podendo apresentar aspectos de modelagem e teóricos, desde que sejam de interesse para a formação teórica geral.

**Previsão de submissão:** fevereiro de 2022.

# Biologia populacional de um caranguejo terrestre e ameaçado de extinção (*Johngarthia lagostoma*) na isolada Ilha da Trindade, Brasil

Marcio C. A. João[1.2*], Rafael C. Duarte[3], Andrea S. Freire[4] e Marcelo A. A. Pinheiro[1.2]

[1] Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista (IB/CLP), Departamento de Ciências Biológicas e Ambientais – Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), São Vicente (SP), Brasil

[2] Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Evolução e Biodiversidade – UNESP, Instituto de Biociências, Campus de Rio Claro (IB/RC), Rio Claro, (SP), Brasil.

[3] Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo (SP), Brasil.

[4] Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC). Departamento de Ecologia e Zoologia. CEP 88010-970. Florianópolis. SC. Brasil.

**Resumo**

A história de vida dos caranguejos terrestres insulares (família Gecarcinidae) se divide em uma fase larval marinha e de fases pós-larvais (juvenil e adulta), adaptadas ao ambiente terrestre. Quando adultos, os indivíduos migram sazonalmente para locais próximos ao mar, onde realizam comportamentos reprodutivos. A identificação das áreas de reprodução e recrutamento são informações urgentes para a conservação dos gecarcinídeos de ilhas oceânicas, em especial para aqueles ameaçados de extinção, como *Johngarthia lagostoma*. Nós utilizamos análises de proporção e dimorfismo sexual (tamanho corpóreo e dos quelípodos), bem como o registro diferenciado dos juvenis e adultos para melhor entender a estrutura populacional de *J. lagostoma* em uma ilha oceânica ainda conservada do Atlântico Sul (Ilha da Trindade). Durante o período reprodutivo, estes parâmetros populacionais foram confrontados entre locais com distinta altitude, compreendendo duas praias (Andradas e Tartarugas) e dois morros (Príncipe, 136 m; e Desejado, 612 m). No geral, os machos preponderaram, embora a proporção sexual na Praia dos Andradas tenha sido similar entre os sexos. Os machos de *J. lagostoma* investem mais no crescimento corpóreo e dos quelípodos do que as fêmeas. Este dimorfismo ocorreu em todos os locais, porém, na Praia dos Andradas houve a menor diferença entre os sexos. Este local apresentou os maiores indivíduos de ambos os sexos, sendo seguido pela Praia das Tartarugas e Pico do Desejado, com os menores ocorrendo no Morro do Príncipe. A população analisada apresentou predomínio de adultos, principalmente na Praia dos Andradas (93,1%). No Morro do Príncipe, foi observada a maior abundância de juvenis (22,2% dos machos e 40,8% das fêmeas) em relação aos demais locais amostrados. Pelo exposto, a Praia dos Andradas foi considerada local reprodutivo, enquanto o Morro do Príncipe aquele de maior frequência relativa de jovens, sendo áreas prioritárias à conservação de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade.

**Palavras-chave** Dimorfismo Sexual · Estrutura Populacional · Gecarcinidae · Ilhas Oceânicas · Migração.

## Introdução

Os caranguejos da família Gecarcinidade H. Milne Edwards, 1837, popularmente conhecidos como “land crabs”, são os caranguejos mais adaptados à conquista do ambiente terrestre dentro de Brachyura (Burggren e McMahon 1988; Hartnoll 1998). Isto ocorre por possuírem fases pós-larvais (juvenil e adulta) habitando áreas com pouca dependência da água, enquanto a fase larval ocorre inteiramente no mar (Hartnoll e Clark 2006). O sucesso deste grupo depende da perfeita integração entre essas duas fases de seu ciclo vital, superando dificuldades peculiares a cada espécie de caranguejo terrestre, que varia com o grau de terrestrialidade dos gecarcinídeos (Doi et al. 2019). Assim, podemos classificar as espécies de Gecarcinidae naquelas de menor terrestrialidade, que habitam regiões costeiras e supralitorâneas (p. ex., planícies hipersalinas, manguezais e praias arenosas – gêneros *Cardisoma, Tuerkayana* e *Epigrapsus*: vide Naruse et al. 2018; Guinot et al. 2018; Doi et al. 2019); e outras de maior terrestrialidade, que habitam ambientes insulares (p. ex., gêneros *Johngarthia*, *Gecarcinus* e *Gecarcoidea*: vide Burggren e McMahon 1988; Hartnoll et al. 2006a).

Os gecarcinídeos de ilhas oceânicas trazem consigo uma história de vida única, podendo ocupar nichos diversificados e figurar como espécie-chave nas comunidades insulares (Green et al. 1997; Lindquist et al. 2009; Paulay e Starmer 2011). Isto se dá, principalmente, pelo reduzido estabelecimento de predadores em ambientes insulares, onde os caranguejos terrestres ocupam estes nichos vagos (Andrades et al. 2019). Além disso, os caranguejos insulares conseguem transitar grandes distâncias no gradiente terra-mar (Vermeij e Dudley 2000; Perger 2014), com os adultos residindo em áreas de maior altitude (> 1.000 m) e migrando por grandes distâncias, a base de quilômetros, para chegarem ao litoral para reprodução (Hicks 1985; Hartnoll et al. 2006a, 2009). Um exemplo clássico é a migração dos caranguejos-vermelhos das Ilhas Christmas (*Gecarcoidea natalis*), quando os adultos se deslocam em massa das florestas, onde habitam, para as praias, onde o comportamento reprodutivo ocorre, com o posterior deslocamento dos recrutas para o habitat de seus ascendentes (Hicks 1985; Adamczewska e Morris 2001). Para *G. natalis*, esta expressiva migração possibilita delimitar a rota de deslocamento de forma mais intuitiva, bem como a definição das áreas de reprodução e residência dos caranguejos naquela ilha. Contudo, para outras espécies de caranguejos terrestres com migração de menor intensidade e que habitam locais de difícil acesso (p. ex., áreas montanhosas), a delimitação da rota de deslocamento torna-se um grande desafio. Tal fato foi constatado para o caranguejo *Gecarcinus ruricola*, que habita áreas com mais de mil

metros de altitude e apenas as fêmeas realizam a migração, indicando que as cópulas ocorrem nas áreas de residência (Hartnoll et al. 2006a, 2007; Hartnoll e Clark 2006). Por outro lado, para *Johngarthia malpilensis*, a migração foi descrita como esparsa e com difícil demarcação das rotas, embora as cópulas dessa espécie tenham sido registradas próximo à praia (López-Victoria e Werding 2008).

De fato, as ilhas oceânicas apresentam histórias evolutivas distintas (Walter 2004; Paulay e Starmer 2011), sendo que seus ecossistemas são compostos de forma particular e estes contrastes podem ser verificados nas espécies que nelas habitam e estão adaptadas. Contudo, diversas espécies de caranguejos insulares compartilham entre si um frequente declínio populacional pelas ameaças antrópicas, que têm sido crescentes, decorrentes do maior adensamento humano em algumas ilhas, em especial, pela introdução de espécies exóticas e captura dos caranguejos para consumo (O'Dowd et al. 2003; Baine et al. 2007; Ascencion Island Government 2015; Pinheiro et al. 2016; Perger 2019). Pelo exposto, percebe-se a premência de aplicar medidas de manejo para esses caranguejos terrestres insulares, algo que ainda é difícil por conta dos estudos incipientes e fragmentados para a maior parte das espécies desse grupo (Hartnoll et al. 2006a). Assim, é necessária a potencialização de estudos que visem o conhecimento da biologia dessas espécies, principalmente visando a identificação das áreas de residência, reprodução e recrutamento (Pinheiro et al. 2016), que ainda são desconhecidas para várias espécies.

No Atlântico Sul, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) se distribui em quatro ilhas oceânicas (Fernando de Noronha, Rocas, Ascensão e Trindade), que apresentam distintos graus de ocupação humana e de estruturações genéticas da espécie (Rodríguez-Rey et al. 2016). A maioria dos estudos para a espécie são restritos a Ilha de Ascensão, que possui grande área (97 km²) em comparação com as demais do Atlântico Sul, com cerca de 1.000 habitantes e onde a população de *J. lagostoma* se encontra em declínio (Ascencion Island Government 2015). Na Ilha da Trindade, por outro lado, a área é bem menor (13 km²: cerca de 10% da ilha anterior) e com população humana restrita (40 habitantes, composta por militares e pesquisadores - SECIRM 2018), sem o registro de impactos humanos direcionados à *J. lagostoma*. Estudos recentes sobre esta espécie têm sido conduzidos na Ilha da Trindade, devido à sua condição ambiental mais prístina quando comparadas a outras do Atlântico Sul com maior densidade demográfica (Adam et al., *em preparação*).

Para a Ilha de Ascensão foi descrita uma reprodução sazonal para *J. lagostoma* de dezembro a maio, como já observado para outros gecarcinídeos, quando os adultos de cada

sexo migram para as praias em proporções sexuais similares (Hartnoll et al. 2009). Além disso, foram constatadas variações fenotípicas no padrão de coloração (amarelo e roxo - Hartnoll et al. 2009) e dos morfotipos quelares (homoquelia e heteroquelia nos machos adultos - Hartnoll et al. 2017), sem aparente vínculo com o processo reprodutivo. Em relação a isso, as cópulas da espécie ocorrem em ambientes adjacentes à praia (p. ex. vegetação de duna) na Ilha da Trindade, onde os parceiros sexuais apresentam tamanho similar e os machos pertencem aos dois morfotipos quelares (homoquelos e heteroquelos) em iguais frequências (João et al. 2021).

Ao longo de toda sua extensão de ocorrência, as populações de *J. lagostoma* são geneticamente divididas em três unidades evolutivas, separando a Ilha de Ascensão, Atol das Rocas / Fernando de Noronha e Trindade (Rodríguez-Rey et al. 2016), sendo a última a mais distinta e isolada das demais. Com a distância entre estes locais, estas diferentes unidades se encontram em um cenário de conectividade populacional muito improvável, sobretudo para caranguejos braquiúros terrestres e semiterrestres (Freire et al. 2021). A categoria de ameaça para *J. lagostoma* ainda não foi estabelecida em nível global pela Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN (2021), fato que já ocorreu no Brasil (ICMBio 2018), onde ela foi avaliada e categorizada como ameaçada de extinção, segundo os critérios da própria IUCN. Segundo a avaliação brasileira, a espécie se enquadra nos critérios B1ab(iii) da categoria "Em Perigo" (EM), levando em conta que a área das ilhas é inferior a 5.000 $km^2$, que a espécie ocorre em menos de cinco locais, ameaças pela introdução de espécies invasoras (p. ex., ratos, gatos, cães, entre outros) e redução da área e qualidade do habitat (Pinheiro et al. 2016).

Assim, nós avaliamos no presente trabalho aspectos da biologia populacional de *J. lagostoma* durante seu período reprodutivo na Ilha da Trindade, utilizando parâmetros morfológicos e reprodutivos, utilizados para definir possíveis áreas de reprodução, residência e adensamento de juvenis. Para isso, amostras da população foram efetuadas na ilha, em locais diferenciados quanto a altitude (praias e morros), onde foram avaliados: 1) proporção sexual; 2) registro de fêmeas ovígeras; 3) frequência relativa de duas fases ontogenéticas (jovem e adulta); e 4) dimorfismo sexual com base no tamanho corpóreo e comparativo dos tipos quelares (homoquelos e heteroquelos).

**Métodos**

*Área de Estudo, Amostragem e Biometria*

Os exemplares de *Johngarthia lagostoma* foram coletados na Ilha da Trindade (20º 51” 09,4’ S - 29º 30” 82,3’ W), em duas expedições, cada uma com dois meses de duração (março-abril/2019 e janeiro-fevereiro/2020). Estes períodos foram abrangidos pela época reprodutiva de *J. lagostoma*, que ocorre de dezembro a abril (5 meses), para a Ilha de Ascensão e Atol das Rocas, segundo Hartnoll et al. (2010) e Teixeira (1996), respectivamente. A Ilha da Trindade é uma ilha do Oceano Atlântico Sul, considerada o limite austral para a distribuição de *J. lagostoma* (vide Melo 1996). A ilha está localizada a 1.200 km da costa sul-americana (Fig. 1A), origem vulcânica datada em 3,9 M.a., sendo um dos pontos emersos da cadeia submarina Vitória-Trindade (Clemente et al. 2018). A ilha apresenta relevo acidentado, embora existam platôs montanhosos bem estruturados, com altitude máxima de 612 m (Fig. 1B).

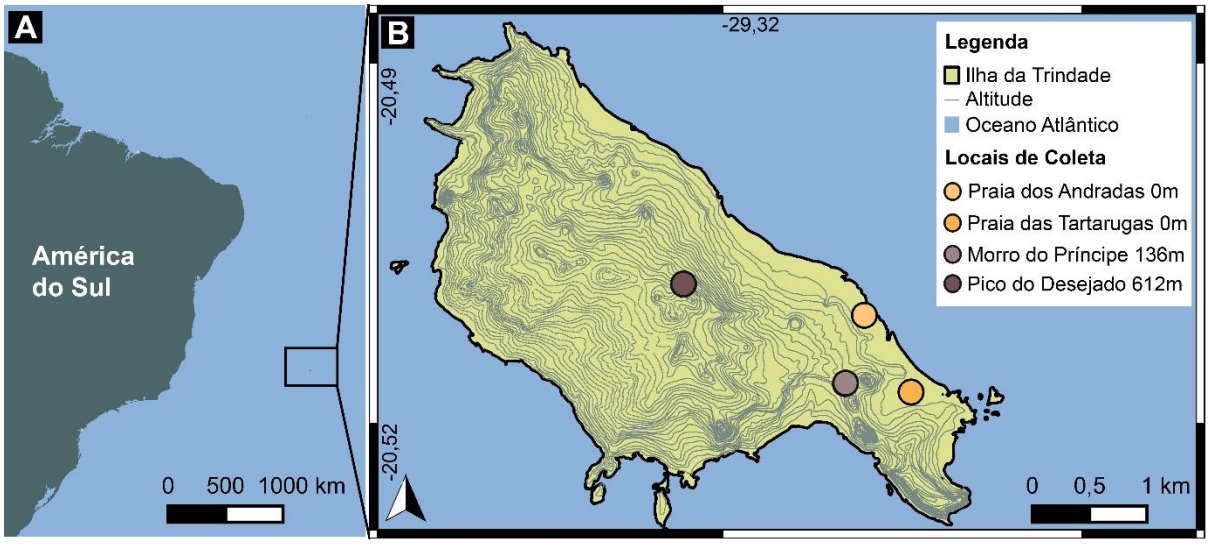


**Fig. 1** Localização geográfica da área de estudo mostrando a Ilha da Trindade e os quatro locais de coleta com diferentes altitudes. A, indicação da costa brasileira mostrando a distância entre o continente da América do Sul e a Ilha da Trindade; e B, visão geral da Ilha da Trindade marcando a variação de altitude (linhas) e cada local de estudo (pontos), sendo duas praias (Andradas e Tartarugas, 0 m) e dois morros (Morro do Príncipe, 136 m; Pico do Desejado, 612 m).

Os parâmetros populacionais em análise foram obtidos em período noturno, com auxílio de lanternas frontais de cabeça com luz vermelha, devido a este comprimento de onda ser imperceptível pelos crustáceos decápodos (Cronin 1986). Para isso, os caranguejos foram capturados manual e aleatoriamente em quatro locais, com diferentes altitudes: duas praias (Andradas e Tartarugas: 0 m); e dois morros (Príncipe: 136 m; e Desejado: 612 m). Foram estabelecidas seis transecções amostrais/local, cada uma delas medindo 30x2 m (60 $m^2$), com 3.600 $m^2$ de área amostral/local, exceto no Pico do Desejado, onde as amostras ocorreram em

três transecções, totalizando 1.800 $m^2$, devido a menor área disponível para estudo. *Johngarthia lagostoma* é o único caranguejo terrestre da ilha, mas sua identificação, quando necessária, foi efetuada pelos caracteres diagnósticos disponibilizados por Melo (1996). Após a inspeção de todas as transecções, cada indivíduo foi sexado pelo dimorfismo abdominal (subtriangular: machos; e semi-ovalado: fêmeas) e número de pleópodos (dois pares: machos; e quatro pares: fêmeas). Cada animal passou por biometria com um paquímetro mecânico (precisão 0,05 mm), com medida das seguintes estruturas: carapaça (LC, maior largura) e própodo quelar direito e esquerdo (CP, comprimento da extremidade do dedo fixo até o dente propodial da articulação própodo-carpo). Todas estas etapas citadas foram realizadas em campo e os animais foram soltos no próprio local após os procedimentos, conforme acordado com o Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO).

*Proporção sexual, estrutura de tamanho e dimorfismo sexual*

Primeiramente, avaliamos se a proporção sexual de *J. lagostoma* na população em estudo era condizente com a hipótese nula de equilíbrio entre machos e fêmeas (1:1, Fisher 1930) e, posteriormente, avaliamos se este parâmetro variou em função do tamanho corpóreo, para classes de 10 mm LC, que apresentavam um mínimo de 10 indivíduos/classe (Wenner 1972). Para ambos os casos, a proporção sexual foi submetida a um teste chi-quadrado ($\chi^2$) (Wilson e Hardy 2002). Para cada sexo foram confeccionados histogramas de frequência em classes de tamanho (10 mm LC), com cálculo do coeficiente de assimetria de Fisher (*SK*, segundo Sokal e Rohlf 2012). As curvas geradas serão consideradas simétricas quando o valor de *SK* estiver no intervalo $-0{,}5 \leq SK \leq 0{,}5$, indicando uma população igualmente composta por juvenis e adultos. Por outro lado, poderá ser constatada uma assimetria positiva ou negativa, quando *SK* for estimado fora deste intervalo, confirmando uma população representada majoritariamente por juvenis e adultos, respectivamente. Além disso, a assimetria pode ser considerada moderada (positiva, $0{,}5 < SK < 1$; ou negativa, $-1 < SK < -0.5$) ou elevada (positiva, $SK \geq 1$; ou negativa, $SK \leq -1$) (Wegner 2010).

O dimorfismo sexual na população amostrada foi avaliado em função do tamanho corpóreo (LC), confrontado entre os sexos por um teste *t* ($\alpha = 0{,}05$), bem como pela comparação de características das quelas direita e esquerda, empregando o comprimento medido no própodo maior ($CP_{maior}$) e menor ($CP_{menor}$). Neste último caso, foi calculada a razão de heteroquelia ($RH = CP_{maior} / CP_{menor}$) para identificar os indivíduos como homoquelos (HM: quelas com tamanho similar, onde $1{,}00 \leq RH \leq 1{,}10$) ou heteroquelos (HT: quelas com

tamanhos distintos, onde RH > 1,10). A proporção HM:HT foi calculada por classe de tamanho (LC), com avaliação se o polimorfismo quelar ocorre progressivamente ou é peculiar apenas nos indivíduos de maior porte. Em outra análise, utilizando apenas os caranguejos heteroquelos, quantificamos se os indivíduos eram principalmente destros (HT-D, heteroquelia direita) ou canhotos (HT-E, heteroquelia esquerda), a fim de avaliar se existe algum tipo de lateralidade para esta espécie. A proporção de indivíduos para cada morfotipo quelar foi calculada para a população amostrada, por classe de tamanho e para os diferentes tipos de lateralidade (HT-D e HT-E), com os resultados analisados por um teste chi-quadrado (Sokal e Rohlf 2012). Indivíduos com quelípodos quebrados ou faltantes foram excluídos dessas análises.

Os morfotipos quelares para cada sexo tiveram as medidas de CP e LC log-transformadas e submetidas a uma análise de regressão linear simples ($\ln Y = \ln a + b \ln X$), para posterior obtenção da função potência (Hartnoll 1982). Assim, cada sexo teve o crescimento do quelípodo de cada morfotipo quelar avaliado em relação ao tamanho corpóreo, sendo definido pelo valor da constante *b*, a saber: isométrico ($b = 1$), alométrico positivo ($b > 1$) ou alométrico negativo ($b < 1$). O contraste de *b* da unidade foi testado por um teste *t* (Sokal e Rohlf 2012). Por fim, todas as equações de crescimento relativo foram submetidas a uma análise de covariância (ANCOVA, Sokal e Rohlf 2012) para testar se a relação entre a variável dependente (CP) e a covariável (LC) é influenciada por dois fatores (sexo e morfotipo quelar), além da interação entre eles. Caso as interações entre a covariável e os fatores sejam significativas, os valores de inclinação (*b*) das retas ajustadas para os homoquelos e heteroquelos de cada sexo diferem entre si.

*Estruturação de J. lagostoma em diferentes altitudes*

Com o objetivo de investigar se existe estruturação diferencial da população de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade durante o período reprodutivo, a estrutura populacional dos caranguejos foi avaliada nos quatro locais de amostragem (2 Praias: Andradas e Tartarugas; e 2 Morros: Príncipe e Desejado). Este procedimento foi empregado com o intuito de identificar potenciais áreas reprodutivas, de residência e até mesmo do adensamento de juvenis. Primeiramente, foi averiguado se as médias de tamanho dos indivíduos de cada sexo diferiram entre os quatro locais anteriormente citados. Para isso, o tamanho dos indivíduos (LC) foi utilizado como variável dependente, sendo submetida a uma análise de variância (ANOVA) de duas vias, para testar se existe efeito do sexo e dos locais de amostragem, bem como de sua interação, sobre

as médias de tamanho da espécie (Sokal e Rohlf 2012). Em caso de efeito significativo, usamos um teste *a posteriori* de Tukey, para avaliar o contraste entre as médias entre os sexos, entre os locais e as interações. Tais análises foram realizadas em ambiente "R" (R Core Team 2020), usando as funções "aov", para gerar o modelo da ANOVA, e "emmeans", para as comparações *a posteriori* (Lenth 2020). A variável LC foi log-transformada, mas manteve-se com variâncias heterogêneas, assim optou-se por submeter os dados brutos à ANOVA, já que o tamanho amostral do presente estudo foi suficientemente expressivo conferindo robustez a este teste estatístico (Underwood 1997).

Os valores de tamanhos de maturidade sexual da espécie (machos: 56,4 mm LC; e fêmeas: 56,6 mm LC, segundo João et al., Capítulo 1), foi empregada para calcular a proporção sexual operacional (PSO) e a proporção de fases ontogenéticas (PFO) para cada local de amostragem. Na PSO a proporção sexual é estabelecida somente pela contagem de fêmeas e machos ativos reprodutivamente (Emlen e Oring 1977), enquanto na PFO é considerada a proporção de indivíduos juvenis e adultos. A proporção dos morfotipos quelares (PMQ) também foi estabelecida para os machos adultos de cada local, utilizando a frequência de HM e HT, para verificar se algum morfotipo predomina na área reprodutiva. Por fim, em cada local de amostragem todas as proporções anteriores (PSO, PFO e PMQ) foram contrastadas por um teste chi-quadrado (Wilson e Hardy 2002) para definir possíveis contrastes entre as frequências encontradas, sendo que em áreas reprodutivas se espera uma PSO próxima a 1:1, com predomínio de adultos (Hartnoll et al. 2009). Para a PMQ, caso a heteroquelia seja selecionada sexualmente, é esperado um predomínio deste mortotipo na área reprodutiva.

## Resultados

*Proporção sexual, estrutura de tamanho e dimorfismo sexual*

Nós coletamos um total de 1.251 indivíduos (758 machos e 493 fêmeas) de *Johngarthia lagostoma* nos locais de amostragem na Ilha da Trindade, com predomínio significativo dos machos sobre as fêmeas (macho:fêmea = 1:0,7; $\chi^2 = 54,7$; $p < 0,001$). O tamanho dos machos variou de 21,0 e 105,5 mm LC (média ± desvio padrão: 75,3 ± 15,9 mm LC), sendo maior do que o das fêmeas (12,9 e 100,1 mm LC; 69,6 ± 15,5 mm LC) ($t = -7,50$; $p < 0,0001$).

Os histogramas de frequência de tamanho (LC) indicam uma assimetria negativa moderada para os machos (*SK* = -0,7; Fig. 2A) e fêmeas (*SK* = -0,5; Fig. 2B). Foram amostradas fêmeas ovígeras (n = 69), com tamanhos variando de 50,4 a 100,1 mm LC (74,9 ±

11,8 mm LC; Fig. 2B). O tamanho médio (LC) dos caranguejos diferiu entre os sexos, com os machos sendo maiores do que as fêmeas ($t$ = -7,5, $p$ < 0,0001). Apesar dos machos serem numericamente predominantes na população, ao longo da ontogenia este predomínio ocorre apenas em animais com LC > 70 mm, enquanto nas menores classes de tamanho (20 a 70 mm LC) os sexos foram proporcionais entre si (Fig. 2C).

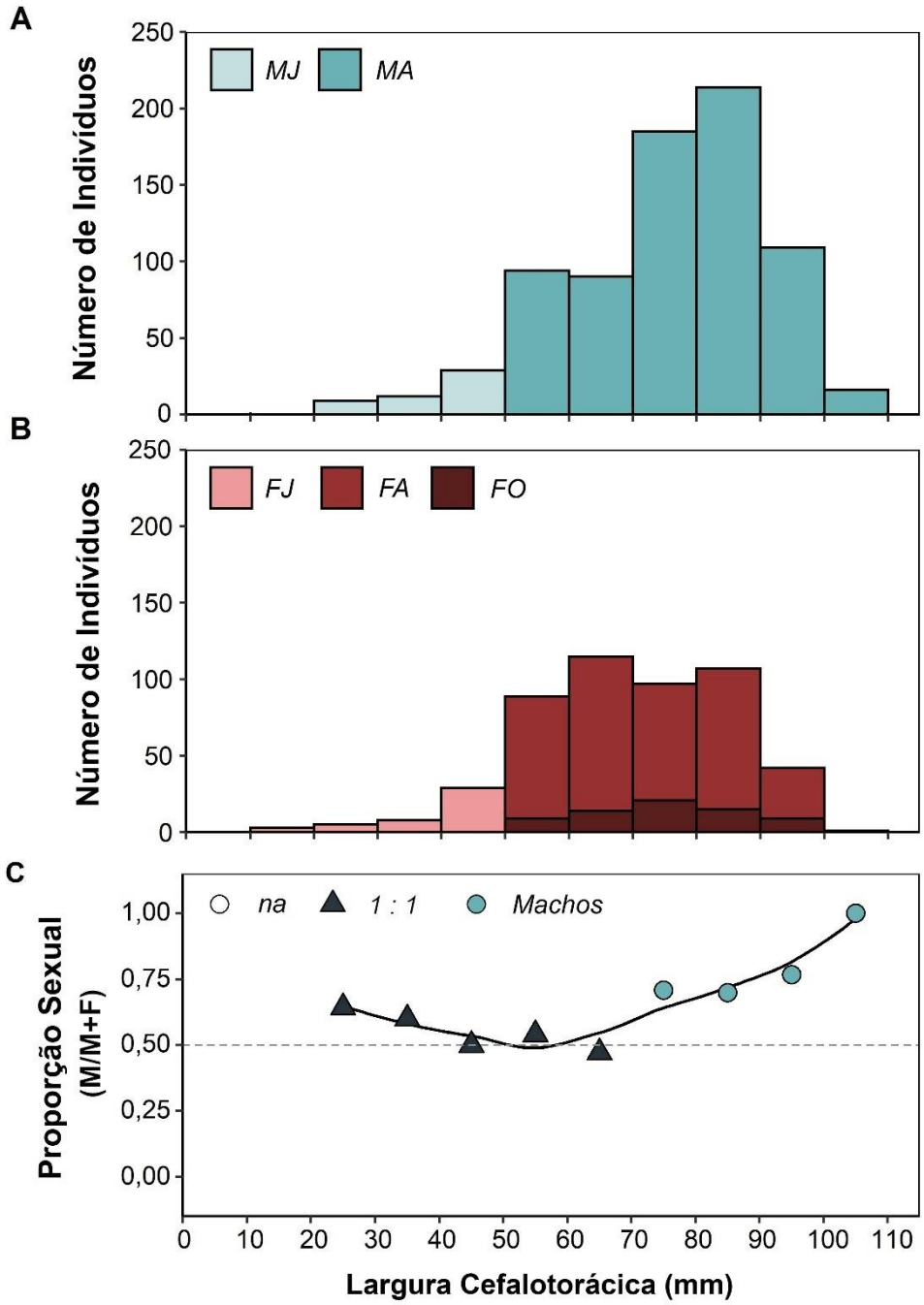


**Fig. 2** Estrutura populacional de *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade, Brasil. A, histogramas de frequência de tamanho de machos (azul) e fêmeas (vermelho), separando as classes de tamanho dos juvenis (cores claras) e adultos (cores escuras); B, dispersão de pontos mostrando a variação da proporção sexual (número de machos dividido pelo total de indivíduos) entre cada classe de tamanho da largura cefalotorácica (LC, mm). Onde: FA,

fêmea adulta não-ovígera; FJ, fêmea jovem; FO, fêmea ovígera; MA, macho adulto; MJ, macho jovem; pontos brancos, não aplicáveis para o teste de chi-quadrado (*na*); triângulos cinza escuro, proporção similar entre os sexos (1 : 1, $p > 0,05$); pontos azuis, maior proporção de machos ($p < 0,05$).

Foram registrados indivíduos que possuíam quelípodos com tamanhos similares (HM, homoquelos) e distintos (HT, heteroquelos), para ambos os sexos, indicando a existência de um polimorfismo quelar, sendo a homoquelia o morfotipo predominante na população estudada. Os machos HM compreenderam 60,5% ($n = 447$; $\chi^2 = 33,4$; $p < 0,0001$), com os indivíduos HT aumentando consideravelmente a partir do tamanho de maturidade, alcançando a proporção 1:1 (HM:HT) nas classes de tamanho superiores a 70 mm LC (Fig. 3A). Para as fêmeas, o predomínio da homoquelia foi ainda maior, com 87,8 % ($n = 400$; $\chi^2 = 279,2$; $p < 0,0001$), com este morfotipo predominando ao longo de toda a ontogenia (Fig. 3A). Isto se faz claro, também, pela diferença de tamanho (LC) entre os indivíduos homoquelos e heteroquelos de ambos os sexos. O tamanho médio dos machos heteroquelos (79,3 ± 12,8 mm LC) foi superior aos homoquelos (71,8 ± 19,2 mm LC) ($t = -7,30$; $p < 0,0001$), enquanto o tamanho médio das fêmeas deste morfotipo (70,5 ± 17,8 mm LC) foi similar ao das fêmeas heteroquelas (67,7 ± 12,2 mm LC) ($t = 1,90$; $p = 0,06$). Em ambos os sexos não houve predomínio de lateralidade nos indivíduos heteroquelos (Fig. 3B), com proporções similares de caranguejos destros e canhotos nos machos (RHT:LHT = 1:0,9; $\chi^2 = 1,70$; $p = 0,20$) e nas fêmeas (RHT:LHT = 1:1; $\chi^2 = 0$; $p = 1$). As equações para as relações CP x LC de cada sexo (Tabela 1) mostram um alto investimento no crescimento dos quelípodos (alometria positiva: $b_{\text{machos}} = 1,61$; $b_{\text{fêmeas}} = 1,22$). Tanto os machos HM ($b = 1,56$) quanto os HT ($b = 1,84$) apresentaram alometria positiva superior a das fêmeas dos mesmos morfotipos ($b_{\text{HM}} = 1,21$; $b_{\text{HT}} = 1,29$; Tabela 1), exibindo um crescimento do quelípodo maior nos machos do que nas fêmeas (Tabela 2). Entre os morfotipos do mesmo sexo também foi constatada uma diferença significativa entre as inclinações das equações para os morfotipos dos machos ($p < 0,001$), enquanto para as fêmeas as respectivas inclinações foram similares ($p = 0,48$).

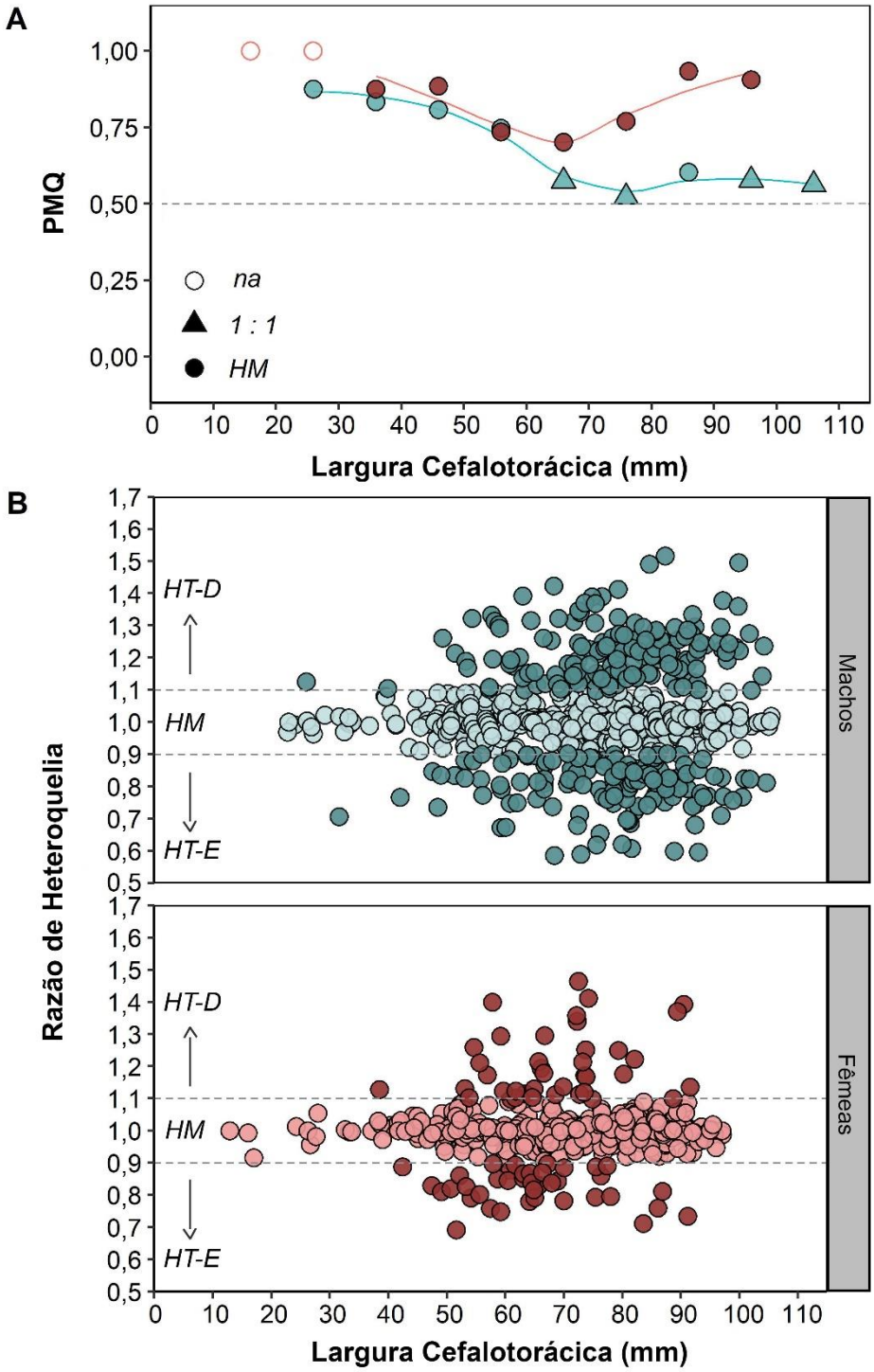


**Fig. 3** Polimorfismo quelar de machos e fêmeas de *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade, Brasil. A, dispersão de pontos mostrando a proporção de morfotipos quelares (PMQ, número de homoquelos dividido pelo total de indivíduos) entre cada classe de tamanho da largura cefalotorácica (LC, mm). Onde: pontos brancos, não aplicável para o teste de chi-quadrado; pontos azuis e vermelhos, proporção com predominância de homoquelos nos machos e fêmeas ($p < 0,05$), respectivamente; e triângulos azuis e vermelhos, proporções similares entre os morfotipos (1 : 1, $p > 0,05$). B, dispersão de pontos mostrando a relação entre a razão de heteroquelia e LC de machos (azul) e fêmeas (vermelho), expressando a ocorrência de homoquelos (cores claras) e heteroquelos (cores escuras) ao longo da ontogenia. Onde: HM, homoquelos; HT-E, heteroquelos canhotos; e HT-D, heteroquelos destros.

**Tabela 1** Crescimento relativo dos quelípodos de indivíduos de *Johngarthia lagostoma* coletados na Ilha da Trindade (Brasil). Relação entre o comprimento do própodo do maior quelípodo (y) e a largura cefalotorácica (x) em caranguejos machos e fêmeas, separadamente para os morfotipos homoquelos (HM) e heteroquelos (HT).

| **Sexo** | **Morfotipo** | **Equação** $\ln y = b \ln x + \ln a$ | **N** | **$R^2$** | ***T*** | **Alometria** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Macho | Geral | $\ln y = 1{,}61 \ln x - 3{,}00$ | 739 | 0,91 | 35,82 * | + |
| | Homoquelos | $\ln y = 1{,}56 \ln x - 2{,}82$ | 447 | 0,95 | 31,62 * | + |
| | Heteroquelos | $\ln y = 1{,}84 \ln x - 3{,}96$ | 292 | 0,90 | 23,66 * | + |
| Fêmeas | Geral | $\ln y = 1{,}22 \ln x - 1{,}52$ | 400 | 0,95 | 17,53 * | + |
| | Homoquelos | $\ln y = 1{,}21 \ln x - 1{,}49$ | 322 | 0,97 | 18,62 * | + |
| | Heteroquelos | $\ln y = 1{,}29 \ln x - 1{,}82$ | 78 | 0,85 | 5,54 * | + |

$R^2$, coeficiente de determinação; *t*, valor do teste *t* avaliando se as relações foram isométricas ($b = 1$) ou alométricas ($b \neq 1$), expressadas por $^{ns}$ (não-significativo, $p > 0{,}05$) e * (significativo, $p < 0{,}05$); e +, alometria positiva.

**Tabela 2** Sumário da Análise de Covariância (ANCOVA) de duas vias testando o efeito da covariável (LC) e dos fatores sexo (macho e fêmea) e morfotipos quelares (homoquelos e heteroquelos) sobre o comprimento do própodo (CP).

| **Fonte de Variação** | ***gl*** | ***SQ*** | ***F*** | ***p*** |
|---|---|---|---|---|
| Largura Cefalotorácica (LC) | 1 | 174,51 | 16497,12 | < 0,0001 * |
| Sexo | 1 | 7,97 | 753,51 | < 0,0001 * |
| Morfotipo | 1 | 0,66 | 62,52 | < 0,0001 * |
| LC*Sexo | 1 | 2,52 | 238,56 | < 0,0001 * |
| LC*Morfotipo | 1 | 0,23 | 22,05 | < 0,0001 * |
| Sexo*Morfotipo | 1 | 0,19 | 17,55 | < 0,0001 * |
| LC*Sexo*Morfotipo | 1 | 0,00 | 0,27 | 0,60 $^{ns}$ |
| Resíduos | 1131 | 0,01 | | |

*gl*, graus de liberdade; *SQ*, soma dos quadrados; *F*, valor de *F*, podendo ser não-significativos ($^{ns}$, $p > 0{,}05$) e significativos (*, $p < 0{,}05$).

*Estruturação de J. lagostoma em diferentes altitudes*

O tamanho de *J. lagostoma* variou em função da interação entre os locais e o sexo dos indivíduos ($F_{1246} = 4{,}67$; $p = 0{,}003$). Embora a interação entre os fatores tenha sido significativa, os machos foram maiores do que as fêmeas em todos os locais (Fig. 4). Entretanto, a diferença entre média de LC de machos (80,4 ± 13,4 mm LC) e fêmeas (76,5 ± 12,4 mm LC) foi menor na Praia dos Andradas (4 mm), em relação aos outros locais (Pico do Desejado, 12,8 mm; Praia das Tartarugas, 10 mm; e Morro do Príncipe, 7,9 mm). Além disso, a Praia dos Andradas foi o local onde os maiores indivíduos ocorreram independente do sexo (Fig. 4). Por outro lado, os indivíduos do Morro do Príncipe foram os menores em média dentre

todos os locais, com os caranguejos da Praia das Tartarugas e do Pico do Desejado ocupando posição intermediária (Tabela 3).

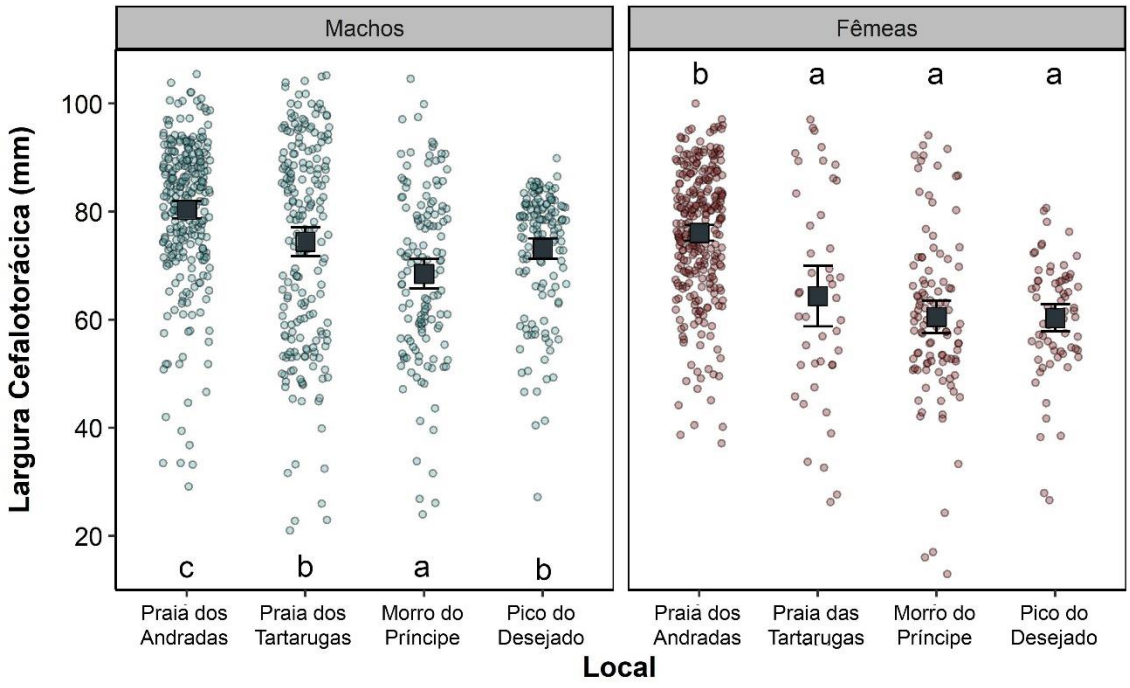


**Fig. 4** Variação da largura cefalotorácica (LC, mm) de machos e fêmeas de *Johngarthia lagostoma* entre diferentes altitudes (Praia dos Andradas e das Tartarugas, 0 m; Morro do Príncipe, 136 m; e Pico do Desejado, 612 m) na Ilha da Trindade, Brasil. Onde: ponto quadrado, média; pontos redondos, dispersão aleatória dos dados brutos de LC para evitar sobreposição; barra de erro, intervalo de confiança da média a 95%. Letras distintas indicam diferenças significativas de LC de cada sexo entre os locais de coleta ($p < 0,05$).

Dentre os quatro locais de coleta, apenas na Praia dos Andradas foram observadas fêmeas ovígeras ($n = 69$), compreendendo 25% das fêmeas coletadas neste local (Fig. 5). Além disso, este foi o único local onde a proporção sexual operacional (PSO) indicou uma similaridade na frequência de machos e fêmeas (1:1; $\chi^2 = 0,02$; $p = 0,98$) e mais de 93% dos indivíduos de ambos os sexos coletados eram adultos (PFO: $\chi^2 \geq 204,3$; $p < 0,001$, Tabela 2). Nos outros locais ocorreu um predomínio de machos e um aumento considerável no número de juvenis, principalmente entre as fêmeas, alcançando uma similaridade para a PFO, principalmente no Morro do Príncipe (1:0,7; $\chi^2 = 3,5$; $p = 0,061$). A proporção entre os morfotipos quelares (PMQ) mostrou predomínio de homoquelos independentemente do sexo e do local de amostragem (Tabela 3). Apesar da frequência de machos heteroquelos aumentar após a maturidade, a proporção deste morfotipo nos adultos variou pouco entre os quatro locais de coleta: Praia das Tartarugas, 41,2 %; Pico do Desejado, 42,5%; Morro do Príncipe, 43,6%; e Praia dos Andradas, 44,1 % (Fig. 5).

**Tabela 3** Estrutura populacional de *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade e comparações de parâmetros populacionais entre diferentes locais com distintas altitudes: Praia dos Andradas (0 m), Praia das Tartarugas (0 m), Morro do Príncipe (136 m) e Pico do Desejado (612 m). Para cada local e sexo, nós calculamos a média de largura cefalotorácica (LC), a proporção sexual de caranguejos adultos (PSO), a proporção de adultos e juvenis (PFO) e a proporção de adultos homoquelos e heteroquelos (PMQ). Onde: A, adulto; F, fêmea não-ovígera; FO, fêmea ovígera; HM, homoquelo; HT, heteroquelo; J, juvenil; e M, macho.

| **Local** | **Sexo** | **n** | **LC (x ± DP)** | **PSO (M : F)** | **PFO (A : J)** | **PMQ (HM : HT)** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Praia dos Andradas | M | 278 | 80,4 ± 13,4 | 1 : 1 $^{ns}$ | 1 : 0,1 $^{*}$ | 1 : 0,7 $^{*}$ |
| | F | 206 | 76,5 ± 12,2 | | 1 : 0,1 $^{*}$ | 1 : 0,1 $^{*}$ |
| | FO | 69 | 74,9 ± 11,8 | | | |
| Praia das Tartarugas | M | 206 | 74,4 ± 19,1 | 1 : 0,2 $^{*}$ | 1 : 0,3 $^{*}$ | 1 : 0,7 $^{*}$ |
| | F | 45 | 64,4 ± 19,2 | | 1 : 0,6 $^{ns}$ | 1 : 0,3 $^{*}$ |
| Morro do Príncipe | M | 135 | 68,5 ± 16,0 | 1 : 0,6 $^{*}$ | 1 : 0,3 $^{*}$ | 1 : 0,8 $^{ns}$ |
| | F | 103 | 60,6 ± 15,7 | | 1 : 0,7 $^{ns}$ | 1 : 0,5 $^{*}$ |
| Pico do Desejado | M | 142 | 73,2 ± 11,5 | 1 : 0,4 $^{*}$ | 1 : 0,1 $^{*}$ | 1 : 0,7 $^{*}$ |
| | F | 70 | 60,4 ± 10,7 | | 1 : 0,5 $^{*}$ | 1 : 0,4 $^{*}$ |
| Ilha da Trindade | M | 758 | 74,4 ± 17,4 | 1 : 0,7 $^{*}$ | 1 : 0,2 $^{*}$ | 1 : 0,7 $^{*}$ |
| | F | 562 | 69,6 ± 16,9 | | 1 : 0,3 $^{*}$ | 1 : 0,2 $^{*}$ |

*, mostra resultados do teste chi-quadrado com diferença estatística ($p < 0,05$); e $^{ns}$, mostra resultados não significativos do teste de chi-quadrado ($p > 0,05$)

## Discussão

Nossos dados elucidam aspectos cruciais da história de vida reprodutiva de *Johngarthia lagostoma*, tanto em um contexto geral para a espécie, como sobre processos locais para a Ilha da Trindade. De modo geral houve um predomínio de machos na população, mas com a proporção sexual variando entre os diferentes locais da ilha, mas com proporção similar entre os sexos (1:1) na Praia dos Andradas. Os machos foram maiores do que as fêmeas, apresentando um maior crescimento das quelas, embora sem indícios de que este investimento seja advindo de um processo de seleção sexual. Indivíduos adultos predominaram na população da Ilha da Trindade, fato mais evidente na Praia dos Andradas (“reproductive place”), enquanto os juvenis ocorreram com maior abundância no Morro do Príncipe (“nursery place”), sendo ambos lugares relevantes para programas de conservação e manejo futuros. As informações obtidas no presente estudo se somam às informações disponibilizadas para a espécie na Ilha de Ascensão, por Hartnoll et al. (2009), ampliando, dessa forma, o conhecimento sobre a história

de vida de *J. lagostoma*. Por se tratar de uma espécie ameaçada, em perigo de extinção, o crescente número de estudos é positivo para embasar medidas de manejo e conservação, em especial nas ilhas oceânicas brasileiras.

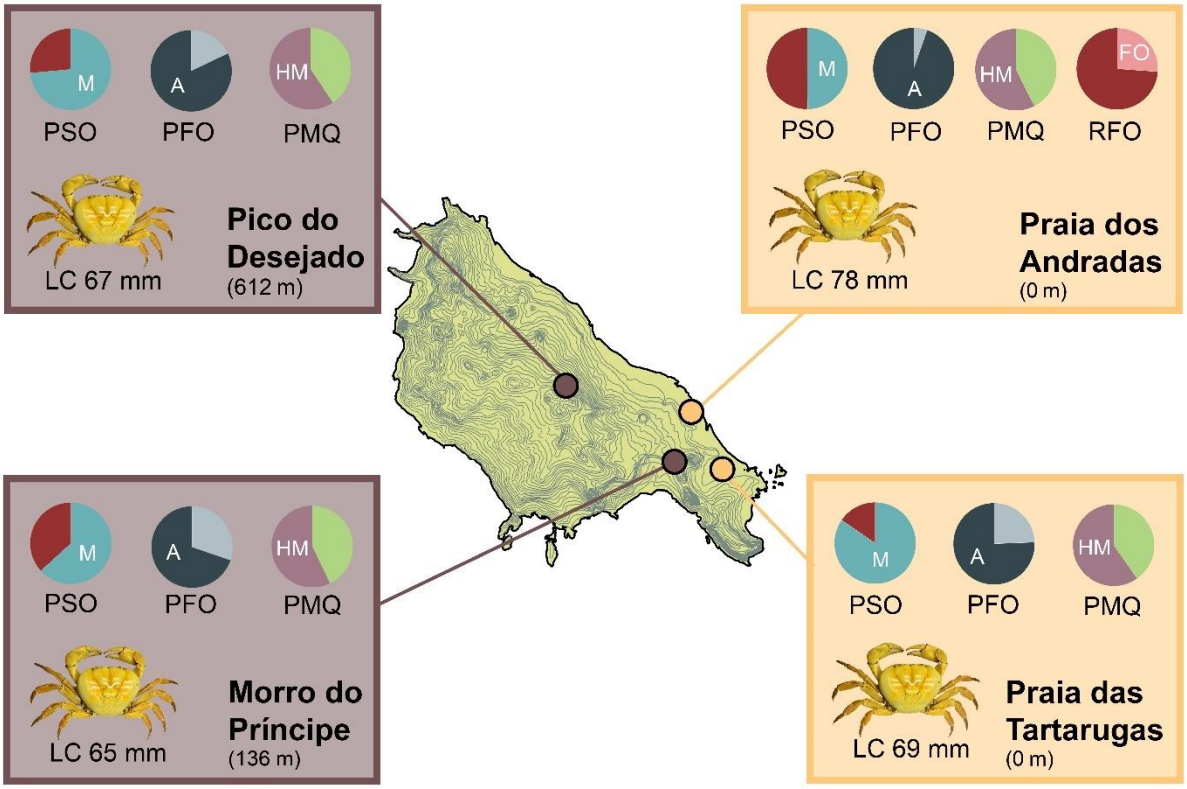


**Fig. 5** Visão geral de todos os parâmetros populacionais estudados para *Johngarthia lagostoma*, os quais são representados por gráficos de pizza para cada local de amostragem na Ilha da Trindade, Brasil. Onde: A, adulto; F, fêmea; FO, fêmea ovígera; HM, homoquelo; LC, largura cefalotorácica; M, macho; PFO, Proporção de Fases Ontogenéticas; PMQ; Proporção de Morfotipos Quelares; PSO, Proporção Sexual Operacional; e RFO, Razão de Fêmeas Ovígeras.

De modo geral, os machos de *J. lagostoma* foram mais frequentes na Ilha da Trindade, um padrão similar ao observado para a maioria dos gecarcinídeos (Oyenekan 1995; Jeng e Liu 2005; Hartnoll et al. 2009; Turner et al. 2011). Apesar disso, algumas espécies de Gecarcinidae apresentam razão sexual favorecendo as fêmeas (p. ex., *Cardisoma armatum*, por Akin-Oriola et al. 2005; e *Gecarcinus ruricola*, segundo Hartnoll et al. 2006a) ou mesma proporção que os machos (p. ex., *Cardisoma guanhumi*, de acordo com Shinozaki-Mendes et al. 2013). De fato, a proporção sexual dos gecarcinídeos apresenta dependência da época do ano em que ocorre a amostragem (reprodutiva ou não reprodutiva), devido ao efeito de migrações reprodutivas (Turner et al. 2011), que são muito comuns neste grupo taxonômico. Para populações de espécies migratórias, amostragens pontuais e que desconsiderem tal variação de registros,

trazem informações que não refletem frequências reais da população, mas apenas parte delas (Ancona et al. 2017 e outras citações deste estudo). De fato, para *Tuerkayana hirtipes* foi registrado uma proporção (M:F) 2:1 em amostras obtidas fora do período reprodutivo e somente em sua área de residência (Turner et al. 2011). Este viés para os machos, confirmado no presente estudo, tem sido frequente para outras espécies de caranguejos, o que pode encontrar explicação em diversos fatores, como uma mortalidade diferencial entre os sexos, erros amostrais por diferença comportamental intersexual (Johnson 2003), entre outros.

O predomínio de machos na população de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, é evidente apenas nos indivíduos maiores, com uma proporção sexual similar nos indivíduos de menor porte. Esta variação ontogenética é muito comum para os braquiúros (Wenner 1972), onde os machos geralmente alcançam maiores tamanhos do que as fêmeas. Entretanto, uma maior proporção de machos pode ser efeito da maior mortalidade nas fêmeas, parâmetro que ainda é desconhecido para *J. lagostoma*. Por exemplo, para muitas espécies de caranguejos-violinistas (família Ocypodidae), nas classes de maior porte os machos são mais frequentes, porém, como um de seus quelípodos é hipertrofiado, o risco de predação sobre indivíduos desse sexo é minimizado (Johnson 2003). De acordo com Hartnoll et al. (2009), as fêmeas de gecarcinídeos são mais frequentes durante as migrações reprodutivas e, com isso, seu desgaste é superior ao dos machos que, de modo geral, não migram até as praias. Além do desgaste energético, as fêmeas estão expostas a outros riscos associados à migração, como a possibilidade de caírem ao mar (p. ex., *Gecarcoidea natalis*, segundo Hicks 1985; e *Tuerkayana hirtipes*, de acordo com Turner et al. 2011), serem atacados por outros caranguejos, principalmente ao chegarem à praia (p. ex., *Gecarcoidea lalandii*, por Liu e Jeng 2007), ou serem capturadas por humanos em ilhas onde a pesca é uma atividade comum (p. ex., *G. ruricola*, segundo Hartnoll et al. 2006a). Para *J. lagostoma*, acreditamos que a menor proporção de fêmeas nos maiores indivíduos seja devido ao estresse térmico e energético durante as migrações, potencializado pela falta de vegetação e/ou abrigo disponíveis nas áreas reprodutivas, o que explicaria o registro de diversas fêmeas mortas em praias da Ilha de Ascensão (vide Hartnoll et al. 2010), como também na Ilha da Trindade (João, comunicação pessoal).

Ao comparar os resultados de proporção sexual obtidos para *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão, com a proporção sexual operacional (PSO) dessa espécie na Ilha da Trindade, percebe-se o mesmo padrão de variação conforme a altitude do local. Para a Ilha de Ascensão, por exemplo, os machos foram mais frequentes nos morros (áreas de residência), enquanto as fêmeas têm um aumento progressivo em direção às praias, resultando em uma proporção sexual

1:1 ao final do percurso migratório, quando as fêmeas preponderam nas praias por ocasião da desova (Hartnoll et al. 2006b, 2009). Neste sentido, observamos para a Ilha da Trindade que as áreas de morro (Príncipe e Desejado), bem como a Praia das Tartarugas, podem ser consideradas áreas de residência, onde preponderam os machos, mesmo durante o período reprodutivo (Fig. 5). Por outro lado, a Praia dos Andradas apresentou uma proporção similar de machos e fêmeas adultos, um local caraterizado pelo maior potencial reprodutivo. Além disso, em uma área adjacente, conhecida como Praia das Calhetas, muitas fêmeas ovígeras foram registradas próximas ao mar, possivelmente para favorecer a eclosão dos ovos. Estas variações de proporção sexual ao longo do processo migratório vêm se confirmando como um padrão para os gecarcinídeos, em especial para as espécies de ilhas oceânicas que fazem migrações longas com propósitos reprodutivos (Hicks 1985; Foale 1999; Hartnoll et al. 2006a, 2009, 2010). Entretanto, avaliar esta informação para espécies de gecarcinídeos em diferentes ambientes insulares é um aspecto relevante, pois pode ressaltar contrastes específicos à história de vida desses caranguejos, bem como em função de particularidades desses habitats. Como exemplo, um efeito negativo da pesca já foi confirmado sobre a estrutura populacional de *G. ruricola*, no Arquipélago de San Andres (Colômbia), repercutindo em redução da quantidade de fêmeas nas ilhas durante a migração (Hartnoll et al. 2006a; Baine et al. 2007). Para *J. lagostoma*, é notável a semelhança do padrão verificado para a proporção sexual registrado para a Ilha da Trindade (presente estudo) em relação à Ilha de Ascensão (Hartnoll et al. 2009). Na população dessa espécie no Atol das Rocas (Brasil), também foi constatado um predomínio de machos, porém sem diferença sazonal ou espacial na proporção sexual ao longo da ilha, o que dificulta a compreensão dos processos e locais envolvidos na migração (Teixeira 1996), possivelmente por sua reduzida área territorial (~ 4,4 $km^2$) desconsiderando a área ocupada pela lagoa central, onde o caranguejo não se distribui.

Houve similaridade para a variação / amplitude de tamanho (LC) registradas para os sexos de *J. lagostoma* (machos: 21,0-105,5 mm / 84,5 mm; fêmeas: 12,9-100,1 mm / 87,2 mm) na Ilha da Trindade, entretanto os machos alcançaram maiores tamanhos e, em média, foram maiores do que as fêmeas. Isto é um aspecto recorrente para diversas famílias de caranguejos (Hartnoll 1982), que é amplamente descrito para o grupo pelo alto investimento das fêmeas na reprodução e dos machos no crescimento somático (Hartnoll e Gould 1988). Além desse investimento diferencial, outros estudos definem a variação no tamanho corpóreo como resultado de seleção sexual, em que os machos maiores são preferidos pelas fêmeas, ou por terem vantagens em confrontos macho-macho pela posse das parceiras (Baeza e Asorey 2012

e suas citações). Para todas as espécies de gecarcinídeos estudadas até o momento, esta diferença de tamanho direcionado aos machos foi confirmado (Turner et al. 2011 e suas citações), inclusive para *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão (Hartnoll et al. 2009). Entretanto, alguns estudos defendem que o tamanho das fêmeas de caranguejos terrestres é menor em relação ao dos machos, devido aos altos custos/riscos associados ao comportamento migratório (Hartnoll et al. 2006a, 2009; López-Victoria e Werding 2008; Turner et al. 2011; Doi et al. 2019). Na Ilha de Ascensão, a maioria dos indivíduos encontrados mortos eram fêmeas, principalmente nas praias reprodutivas (Hartnoll et al. 2009). Deste modo, possivelmente as fêmeas apresentariam tamanhos similares ao dos machos caso ambos os sexos participassem igualmente das migrações. Acreditamos que isto também ocorra com *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, pois este processo não está vinculado à seleção sexual, onde o tamanho na formação de casais foi aleatório (i. e. machos e fêmeas podendo apresentar maiores tamanho) e em média o tamanho dos indivíduos foi similar estatisticamente (João et al. 2021). Apesar disso, os maiores indivíduos de toda a Ilha da Trindade foram registrados na Praia dos Andradas, o único local onde a cópula foi observada, acrescendo mais este fator indicativo dessa praia se tratar de uma área reprodutiva de *J. lagostoma*.

Ambos os sexos de *J. lagostoma* apresentaram polimorfismo quelar, com caranguejos homoquelos e heteroquelos ocorrendo em todas as classes de tamanho. Entre os caranguejos heteroquelos, independente do sexo, não houve lateralidade preferencial da quela maior, com similaridade nas frequências de destros e canhotos, seguindo o padrão descrito para outros gecarcinídeos (Hartnoll et al. 2017). De modo geral, a homoquelia foi o morfotipo predominante, sendo bem mais evidente nas fêmeas (80,5%) do que nos machos (60,5%). Até o momento, o polimorfismo quelar foi descrito para poucos braquiúros semiterrestres (p. ex., o caranguejo de manguezal *Ucides cordatus*, por João et al. *em preparação*) e terrestres (p. ex., *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão, por Hartnoll et al. (2017); e *Epigrapsus politus*, por Doi et al. (2019)). Em todos esses casos foi reportado um polimorfismo progressivo, quando ocorre um aumento gradual e predomínio de um dos morfotipos (principalmente heteroquelos) após a maturidade sexual (Hartnoll 2012). No entanto, os resultados obtidos para a população de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade evidenciaram proporcionalidade dos morfotipos quelares após a maturidade dos machos (> 56,4 mm LC). Isto sugere que este sexo apresente um polimorfismo definitivo, onde os indivíduos deste tipo quelar se mantém com este caractere ao longo de toda a vida adulta (Hartnoll 2012). Este padrão foi distinto daquele registrado para a Ilha de Ascensão, já citado anteriormente, embora para confirmar esta hipótese, são necessários

registros de muda ao longo da ontogenia para um determinado número de exemplares, informações estas ainda raras para os gecarcinídeos e desconhecidas para *J. lagostoma* (Hartnoll et al. 2006b).

A heteroquelia ocorreu indistintamente em ambos os sexos de *J. lagostoma*, com o nível de alometria das quelas nos machos homoquelos sendo 17,6% inferior ao dos machos heteroquelos, enquanto nas fêmeas não houve diferença significativa. Isto mostra claramente que os machos apresentam um maior investimento energético direcionado aos quelípodos, o que é recorrente em diversas espécies de gecarcinídeos (p. ex., *E. notatus* por Doi et al. 2019; *G. ruricola* por Hartnoll et al. 2006a; *C. guanhumi* por Shinozaki-Mendes et al. 2013; e *T. hirtipes* Turner et al. 2011). Não obstante, isto também é comum para outras espécies de caranguejos marinhos (Pinheiro e Fransozo 1998; Ladle e Todd 2006; Pardal-Souza e Pinheiro 2013) e semiterrestres (Pinheiro e Hattori 2006; Freire et al. 2011; Zambrano e Aragón-Noriega 2016). Apesar deste maior crescimento dos apêndices quelares de machos normalmente ser derivado da seleção deles como caractere sexual secundário (Baeza e Asorey 2012; Alencar et al. 2014; Spani et al. 2020), ainda é incerto que o alto investimento energético nesta estrutura em *J. lagostoma* tenha relação à reprodução. Afirmamos isto pois tanto machos homoquelos quanto heteroquelos compuseram casais em cópula em proporções similares, indicando uma aleatoriedade neste caractere na escolha de parceiros (João et al. 2021). Além disso, os resultados do presente estudo mostram que a frequência de machos adultos heteroquelos não foi superior aos homoquelos em nenhum dos locais de coleta, mesmo na Praia dos Andradas, que foi considerada uma área reprodutiva (Fig. 5). Assim, concordamos com a afirmação de Hartnoll et al. (2017), de que os morfotipos machos de *J. lagostoma* da Ilha de Ascensão, se mantenham frequentes por terem chances balanceadas de sucesso reprodutivo, possivelmente sendo uma proporção geneticamente estabelecida. Entretanto, experimentos comportamentais de combate são necessários para verificar se no encontro de machos com morfotipos diferentes com uma mesma fêmea reprodutiva, aqueles heteroquelos teriam alguma vantagem em relação aos machos homoquelos.

A população de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade tem prevalência de adultos ($n$ = 1.046 = 83,6%), sobre os jovens ($n$ = 205 = 16,4%). Apesar disso, o número de juvenis foi expressivamente superior àqueles da Ilha de Ascensão e Atol das Rocas, que representaram 0,7% (Hartnoll et al. 2009) e 4% (Teixeira 1996) da população, respectivamente. Para outros gecarcinídeos, também foi registrada uma menor incidência de juvenis (p. ex., *T. hirtipes*: 8,5%, segundo Turner et al. 2011; *G. ruricola*: 26%, conforme Hartnoll et al. 2006a; e *E.*

*notatus*: 36,4%, estudado por Doi et al. 2019). Sabe-se que o recrutamento juvenil dos gecarcinídeos é um evento raro e esparso para as espécies nas quais ele já foi descrito ou presenciado (Hicks 1985; Hartnoll e Clark 2006; Hartnoll et al. 2009). No entanto, em nenhum deles o registro de jovens é tão baixo como aquele apresentado por Hartnoll et al. (2009) para *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão. Possivelmente isso ocorre devido a hipótese de que o hábito dos indivíduos juvenis seja diferente dos adultos, permanecendo abrigados a maior parte do tempo e em locais diferentes dos caranguejos maiores (Hicks et al. 1990). Tais aspectos ainda não foram avaliados para *J. lagostoma*, e podem explicar a dificuldade em encontrar os caranguejos juvenis, resultando em uma amostragem enviesada aos adultos. Hartnoll et al. (2009) acreditam que as populações da Ilha de Ascensão e Atol das Rocas podem estar passando por um "processo de envelhecimento", tornando crucial a realização de estudos relacionados ao comportamento e modo de vida dos juvenis, mapeando e definindo as diferentes fisionomias e as áreas de recrutamento visando a conservação da espécie. No caso da Ilha da Trindade, o envelhecimento da população ainda não é evidente, porém algumas medidas já podem ser tomadas para evitar problemas futuros. Por exemplo, 30,3% ($n$ = 72) dos caranguejos coletados no Morro do Príncipe eram juvenis e, até o momento, este é o local com maior adensamento de jovens na ilha, indicando que após o recrutamento nas praias, estes animais se direcionam aos morros. Até então, não foi registrado nenhum evento de recrutamento em massa de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, porém estágios juvenis iniciais desta espécie (2,2 - 7,5 mm LC) foram amostrados tanto sob rochas na Praia das Tartarugas (João, com. pessoal), bem como dividindo galerias com adultos co-específicos (Dias et al. *em preparação*), similarmente ao já registrado para o caranguejo terrestre *Cardisoma carnifex* (Vannini et al. 2003).

As informações biológicas dos caranguejos terrestres de ilhas oceânicas ainda são pouco conhecidas, em especial naquelas mais isoladas, que é o caso da Ilha da Trindade. Vale ressaltar, ainda, que muitas dessas espécies estão sob algum grau de ameaça de extinção, sem contar as espécies que ainda não puderam ser avaliadas segundo os critérios da IUCN. Nossos resultados avançam o conhecimento sobre a biologia populacional e espacialização de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, que ainda não sofreu alterações antrópicas expressivas, como já mencionado anteriormente. Destacamos aqui a necessidade de manejo em dois locais (Fig. 5): 1) Praia dos Andradas, por deter alto potencial reprodutivo; e 2) Morro do Príncipe, devido a elevada abundância de juvenis (12,9-56,6 mm LC). Recomendamos, também, a necessidade de estudos prementes que descreva parâmetros populacionais de *J. lagostoma* em Fernando de

Noronha, por ser uma ilha antropizada, com elevado impacto causado pelo turismo, bem como pela introdução de espécies exóticas, que podem aumentar a competição interespecífica e a predação, em especial sobre os caranguejos juvenis. Entender a ecologia e os hábitos das espécies de caranguejo terrestres em ambientes insulares pode auxiliar no controle e manejo de espécies invasoras e, consequentemente, a conservação das espécies locais (O'Dowd et al. 2003; Griffiths et al. 2011; Misso e West 2014; Veitch et al. 2019). Assim, espera-se que o status de ameaça de *J. lagostoma*, "Em Perigo" (EM), estabelecido por avaliação do ICMBio (2018), possa ser revertido para outra categoria com menor grau de risco de extinção (Pinheiro et al. 2016).

**Agradecimentos** Nós somos gratos à Marinha do Brasil (1º Distrito), à SECIRM (Secretaria Interministerial para os Recursos do Mar) e ao PROTRINDADE, nas pessoas dos Comandantes Felipe Santos e Vitória Régia. Os autores agradecem, também, a Isis Batistela, Nicholas Kriegler e Vanessa Martins pelo auxílio nos trabalhos de campo. MJ e RCD agradecem a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas de mestrado (# 2019/16581-9) e de pós-doutorado (# 2019/01934-3), respectivamente. Por fim, MAAP agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela Bolsa de Produtividade de Pesquisa (# 311994/2016-4) e pelo apoio financeiro ao Projeto Caranguejos (# 404224-2016). Todas as amostras obtidas foram permitidas pelo ICMBio, por autorização emitida pelo SISBIO (# 65446-5).

## Referências

Adamczewska AM, Morris S (2001) Ecology and behavior of *Gecarcoidea natalis*, the Christmas Island red crab, during the annual breeding migration. Biol Bull 200:305–320. https://doi.org/10.2307/1543512

Akin-Oriola G, Anetekhai M, Olowonirejuaro K (2005) Morphometric and Meristic Studies in Two Crabs: Turkish J Fish Aquat Sci 89:85–89

Alencar CERD, Lima-Filho PA, Molina WF, Freire FAM (2014) Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. Sci World J 2014:. https://doi.org/10.1155/2014/206168

Ancona S, Dénes F V., Krüger O, et al (2017) Estimating adult sex ratios in nature. Philos

Trans R Soc B Biol Sci 372:20160313. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0313

Andrades R, Jackson AL, Macieira RM, et al (2019) Niche-related processes in island intertidal communities inferred from stable isotopes data. Ecol Indic 104:648–658. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.039

Ascencion Island Government (2015) *Johngarthia lagostoma* action plan. In: The Ascension Island Biodiversity Action Plan. Ascencion Island Government Conservation Department, Geogetown, Ascension Island, pp 1–5

Baeza JA, Asorey CM (2012) Testing the role of male-male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. Biol J Linn Soc 105:548–558. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01803.x

Baine M, Howard M, Taylor E, et al (2007) The development of management options for the black land crab (*Gecarcinus ruricola*) catchery in the San Andres Archipelago, Colombia. Ocean Coast Manag 50:564–589. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2007.02.007

Burggren WW, McMahon BR (1988) Biology of the Land Crabs. Cambridge University Press, New York

Clemente EDP, Oliveira FS, Machado MR, Schaefer CEGR (2018) Fracionamento da Matéria Orgânica dos Solos da Ilha da Trindade. Geogr Dep Univ Sao Paulo 36:48–62. https://doi.org/10.11606/rdg.v36i0.147796

Cronin TW (1986) Photoreception in Marine Invertebrates. Am Zool 26:403–415. https://doi.org/10.1093/icb/26.2.403

Doi W, Kato S, Itoh D, et al (2019) Distribution, size structure, and relative growth of *Epigrapsus politus* (Brachyura: Gecarcinidae) in a subtropical bay in Japan. Crustac Res 48:145–157. https://doi.org/10.18353/crustacea.48.0_145

Emlen ST, Oring LW (1977) Evolution of Mating System. Science (80- ) 197:215–223

Fisher RA (1930) The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford University Press, Claredon

Foale S (1999) Local ecological knowledge and biology of the land crab *Cardisoma hirtipes* (Decapoda: Gecarcinidae) at West Nggela, Solomon Islands. Pacific Sci 53:37–49

Freire AS, Pinheiro MAA, Karam-Silva H, Teschima MM (2011) Biology of *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Brachyura, Grapsidae) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic Ocean. Helgol Mar Res 65:263–273. https://doi.org/10.1007/s10152-010-0220-5

Freire AS, Teschima Mm, Brandão MC, Tammy IA, Sobral FC, Sasaki DK, Agostinis AO, Pie

MR (2021) Does the transport of larvae throughout the south Atlantic support the genetic and morphometric diversity of the Sally Lightfoot Crabs *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) and *Grapsus adscensionis* (Osbeck, 1765) (Decapoda: Grapsidae) among the oceanic islands. J Mar Syst 223:1–28

Green PT, O'Dowd DJ, Lake PS (1997) Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. Ecology 78:2474–2486. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2474:COSRBL]2.0.CO;2

Griffiths R, Miller A, Climo G (2011) Addressing the impact of land crabs on rodent eradications on islands. Pacific Conserv Biol 17:347. https://doi.org/10.1071/PC110347

Guinot D, Ng NK, Moreno PAR (2018) Review of grapsoid families for the establishment of a new family for *Leptograpsodes* Montgomery, 1931, and a new genus of Gecarcinidae H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Grapsoidea MacLeay, 1838). Zoosystema 40:547. https://doi.org/10.5252/zoosystema2018v40a26

Hartnoll RG (1982) Growth. In: Abele LG (ed) The biology of crustacea 2. Academic, New York

Hartnoll RG (1998) Evolution of brachyuran mating behaviour: relation to the female molting pattern. In: von Vaupel Klein JC (ed) The biodiversity crisis and Crustacea – Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress. Balkema, Rotterdan, pp 519–525

Hartnoll RG (2012) Relative growth: description and analysis. In: Forest J, von Vaupel Klein JC (eds) Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, revised and updated from the Traité de Zoologie. Brill, Leiden, pp 365–401

Hartnoll RG, Baine MSP, Britton A, et al (2007) Reproduction of the Black Land Crab, *Gecarcinus ruricola*, in the San Andres Archipelago, Western Caribbean. J Crustac Biol 27:425–436. https://doi.org/10.1651/S-2772.1

Hartnoll RG, Baine MSP, Grandas Y, et al (2006a) Population Biology of the Black Land Crab, *Gecarcinus ruricola*, in the San Andres Archipelago, Western Caribbean. J Crustac Biol 26:316–325. https://doi.org/10.1651/C-2640.1

Hartnoll RG, Broderick AC, Godley BJ, Saunders KE (2009) Population Structure of the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. J Crustac Biol 29:57–61. https://doi.org/10.1651/08-2992.1

Hartnoll RG, Broderick AC, Musick S, et al (2010) Reproduction in the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. J Crustac Biol 30:83–92. https://doi.org/10.1651/09-3143.1

Hartnoll RG, Clark PF (2006) A mass recruitment event in the land crab *Gecarcinus ruricola* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae), and a description of the megalop. Zool J Linn Soc 146:149–164. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00195.x

Hartnoll RG, Gould P (1988) Brachyuran life history strategies and egg prodution. Symp Zool Soc London 59:1–9

Hartnoll RG, Mackintosh T, Pelembe TJ (2006b) *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) on Ascension Island: a very isolated land crab population. Crustaceana 79:197–215

Hartnoll RG, Weber N, Weber SB, Liu HC (2017) Polymorphism in the chelae of mature males of the land crabs *Johngarthia lagostoma* and Epigrapsus spp. Crustaceana 90:931–951. https://doi.org/10.1163/15685403-00003596

Hicks JW (1985) The breeding behaviour and migrations of the terrestrial crab *Gecarcoidea natalis* (Decapoda: Brachyura). Aust J Zool 33:101–110. https://doi.org/10.1071/ZO9850127

Hicks JW, Rumpff H, Yorkston H (1990) Christmas Crabs. Christmas Island Natural History Association, Christmas Island

ICMBio - Instituto Chico Mendes para Conservação da Biodiversidade (2018) Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção, 1st edn. ICMBio/MMA, Brasília

IUCN - International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-2. ISSN 2307-8235 <https://www.iucnredlist.org>

João MCA, Kriegler N, Freire AS, Pinheiro MAA (2021) Mating strategies of the endangered insular land crab *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). Invertebr Reprod Dev 1:1–12. https://doi.org/https://doi.org/10.1080/07924259.2021.1961885

Johnson P (2003) Biased sex ratios in fiddler crabs (Brachyura, Ocypodidae): a review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex-specific mortality. Crustaceana 76:559–580. https://doi.org/10.1163/156854003322316209

Ladle RJ, Todd PA (2006) A developmental model for predicting handedness frequencies in crabs. Acta Oecologica 30:283–287. https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.06.004

Lenth R (2020) emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.

Lindquist ES, Krauss KW, Green PT, et al (2009) Land crabs as key drivers in tropical coastal forest recruitment. Biol Rev 84:203–223. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00070.x

Liu HC, Jeng MS (2005) Reproduction of *Epigrapsus notatus* (Brachyura: Gecarcinidae) in Taiwan. J Crustac Biol 25:135–140. https://doi.org/10.1651/C-2499

Liu HC, Jeng MS (2007) Some reproductive aspects of *Gecarcoidea lalandii* (Brachyura: Gecarcinidae) in Taiwan. Zool Stud 46:347–354

López-Victoria M, Werding B (2008) Ecology of the Endemic Land Crab *Johngarthia malpilensis* (Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae), a Poorly Known Species from the Tropical Eastern Pacific 1. Pacific Sci 62:483–493. https://doi.org/10.2984/1534-6188(2008)62[483:eotelc]2.0.co;2

Melo GAS (1996) Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Plêiade/FAPESP, São Paulo

Misso M, West J (2014) Conservation management of the terrestrial biodiversity of Christmas Island: challenges and perspectives. Raffles Bull Zool Supp. 30:17–23

Naruse T, Shih H Te, Fujita Y, et al (2018) Size-associated morphological changes in *Epigrapsus notatus* (Heller, 1865) and the taxonomic status of *E. villosus* Ng, 2003 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae). Raffles Bull Zool 66:208–216

O'Dowd DJ, Green PT, Lake PS (2003) Invasional "meltdown" on an oceanic island. Ecol Lett 6:812–817. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00512.x

Oyenekan JA (1995) Growth patterns in three brachyuran crabs in Lagos, Nigeria. Arch für Hydrobiol 134:533–546. https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/134/1995/533

Pardal-Souza AL, Pinheiro MAA (2013) Relative growth and reproduction in *Achelous spinicarpus* (Crustacea: Portunidae) on the south-eastern continental shelf of Brazil. J Mar Biol Assoc United Kingdom 93:667–674. https://doi.org/10.1017/S0025315412000318

Paulay G, Starmer J (2011) Evolution, Insular Restriction, and Extinction of Oceanic Land Crabs, Exemplified by the Loss of an Endemic *Geograpsus* in the Hawaiian Islands. PLoS One 6:e19916. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019916

Perger R (2014) The land crab *Johngarthia planata* (Stimpson, 1860) (Crustacea, Brachyura, Gecarcinidae) colonizes human-dominated ecosystems in the continental mainland coast of Mexico. Biodivers Data J 2:e1161. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e1161

Perger R (2019) A New Species of *Johngarthia* from Clipperton and Socorro Islands in the Eastern Pacific Ocean (Crustacea: Decapoda: Gecarcinidae). Pacific Sci 73:285–304. https://doi.org/10.2984/73.2.9

Pinheiro MAA, Fransozo A (1998) Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba littoral,

Sao Paulo State, Brazil. Crustaceana 71:434–452. https://doi.org/10.1163/156854098x00536

Pinheiro MAA, Hattori GY (2006) Relative growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) at Iguape, São Paulo, Brazil. Brazilian Arch Biol Technol 49:813–823. https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000600016

Pinheiro MAA, Santana W, Rodrigues ES, et al (2016) Avaliação dos caranguejos gecarcinídeos (Decapoda: Gecarcinidae). In: Pinheiro MAA, Boos H (eds) Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Porto Alegre, pp 167–181

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing

Rodríguez-Rey GT, Hartnoll RG, Solé-Cava AM (2016) Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). J Exp Mar Bio Ecol 474:204–209. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.10.016

SECIRM, Secretaria Interministerial para os Recursos do Mar (2018) PROTRINDADE: Programa de Pesquisas Científicas na Ilha da Trindade. SECIRM, Brasília

Shinozaki-Mendes RA, Silva JRF, Santander-Neto J, Hazin FHV (2013) Reproductive biology of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Decapoda: Gecarcinidae) in north-eastern Brazil. J Mar Biol Assoc United Kingdom 93:761–768. https://doi.org/10.1017/S0025315412000951

Sokal RR, Rohlf FJ (2012) Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research, 4th edn. W. H. Freeman and Company, New York

Spani F, Scalici M, Crandall KA, Piras P (2020) Claw asymmetry in crabs: Approaching an old issue from a new point of view. Biol J Linn Soc 129:162–176. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz159

Teixeira AL (1996) Aspectos biológicos do caranguejo terrestre *Gecarcinus lagostoma* (H. M. Milne Edwards, 1837) no Atol das Rocas - Brasil. Universidade Federal de Pernambuco

Turner LM, Hallas JP, Morris S (2011) Population structure of the christmas Island Blue crab, *Discoplax hirtipes* (Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae) on Christmas Island, Indian Ocean. J Crustac Biol 31:450–457. https://doi.org/10.1651/10-3420.1

Underwood A (1997) Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge

Vannini M, Berti R, Cannicci S, Innocenti G (2003) *Cardisoma Carnifex* (Brachyura): Where

Have All the Babies Gone? J Crustac Biol 23:55–59. https://doi.org/10.1163/20021975-99990316

Veitch CR, Clout MN, Martin AR, et al (2019) Island invasives: scaling up to meet the challenge. IUCN, International Union for Conservation of Nature, Gland, Switzerland

Vermeij GJ, Dudley R (2000) Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? Biol J Linn Soc 70:541–554. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00216.x

Walter HS (2004) The mismeasure of islands: Implications for biogeographical theory and the conservation of nature. J Biogeogr 31:177–197. https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00989.x

Wegner T (2010) Applied Business Statistics: Methods and Excel-based Applications, 2nd edn. Juta & Co. Ltda, Cape Town

Wenner AM (1972) Sex ratio as a function of size in marine crustacea. Am Nat 106:321–350

Wilson K, Hardy ICW (2002) Statistical analysis of sex ratios: an introduction. In: Hardy ICW (ed) Sex ratios: concepts and research methods. Cambridge University Press, Cambridge, pp 48–92

Zambrano R, Aragón-Noriega EA (2016) Sexual dimorphism and morphometric maturity in males of *Ucides occidentalis* (Ortmann, 1897) (Brachyura, Ocypodidae) in the Gulf of Guayaquil, Ecuador. Crustaceana 89:1115–1124. https://doi.org/10.1163/15685403-00003582

## Capítulo 3

---

# Camuflagem e variabilidade cromática associada a ontogenia em um caranguejo terrestre insular

**Formatado para:** *Evolutionary Ecology* (https://www.springer.com/journal/10682).

**Fator de impacto:** 2,717.

**Escopo:** *Evolutionary Ecology* é um jornal orientado para pesquisas biológicas dentro das interfaces da ecologia e evolução. Portanto, são publicados estudos que integrem os dois campos de pesquisa: (i) *estudos que buscam explicar a ecologia de organismos em um contexto evolutivo;* e *(ii) elucidar padrões evolutivos explicados por processos ecológicos*. O jornal publica pesquisas originais e discussões que abordem a evolução ecológica dos organismos. Assim, podem ser submetidos artigos que abordem aspectos evolutivos da ecologia populacional, interação entre organismos e coevolução, comportamento, história de vida, comunicação, morfologia, interação parasita-hospedeiro e ecologia de doenças, bem como aspectos ecológicos de processos genéticos. O objetivo da revista é promover o desenvolvimento conceitual, teórico e empírico da ecologia e biologia evolutiva de qualquer organismo ou sistema biológico.

**Previsão de submissão:** março de 2022.

# Camuflagem e variabilidade cromática associada a ontogenia em um caranguejo terrestre insular

Marcio C. A. João[1.2*], Rafael C. Duarte[3], Andrea S. Freire[4] e Marcelo A. A. Pinheiro[1.2]

[1] Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Campus do Litoral Paulista (IB/CLP), Departamento de Ciências Biológicas e Ambientais – Grupo de Pesquisa em Biologia de Crustáceos (CRUSTA), São Vicente (SP), Brasil

[2] Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Evolução e Biodiversidade – UNESP, Instituto de Biociências, Campus de Rio Claro (IB/RC), Rio Claro, (SP), Brasil.

[3] Universidade Federal do ABC (UFABC), Centro de Ciências Naturais e Humanas, São Bernardo do Campo (SP), Brasil.

[4] Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC). Departamento de Ecologia e Zoologia. CEP 88010-970. Florianópolis. SC. Brasil.

**Resumo**

Muitas espécies apresentam alta variabilidade intraespecífica na coloração, que pode diferir entre os sexos ou ao longo da ontogenia, sendo mantida na população principalmente por seleção sexual ou predação diferencial. A cor nos crustáceos decápodos tem sido avaliada em especial quanto a sua ocorrência e função adaptativa em espécies aquáticas, embora exista uma lacuna para as espécies com maior grau de terrestrialidade, como os crustáceos gecarcinídeos, que são expostos à pressões seletivas distintas. Foram utilizados fotografia e métodos de análise de imagens, para avaliar a variação de cor no caranguejo *Johngarthia lagostoma*, na Ilha da Trindade (Brasil), testando seu vínculo com processos biológicos (variação ontogenética e sexual) e ecológicos (distribuição em diferentes locais e camuflagem em substratos distintos). Foram registrados três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo), com os indivíduos pretos característico às menores classes de largura cefalotorácica (LC<30 mm), com possível mudança de sua coloração para roxo e amarelo na fase adulta. A frequência e as métricas brilho e cor (saturação e matiz) dos grupos cromáticos foram similares entre os sexos. Os indivíduos pretos e roxos habitam principalmente as áreas de morro, no entanto, a população foi composta predominantemente por caranguejos amarelos. A variação ontogenética de cor que nós registramos aparentemente apresenta valor adaptativo para camuflagem apenas nos indivíduos pretos, que são menores e mais vulneráveis à predação, se assemelhando cromaticamente à areia das praias, onde recrutam, e à terra dos morros, onde são mais abundantes. Por outro lado, embora os indivíduos amarelos e roxos apresentem maior similaridade aos substratos encontrados nos morros e nas praias, respectivamente. Acreditamos que estes dois padrões de coloração dos adultos sejam um caractere neutro e sem valor adaptativo para camuflagem, uma vez que a predação de indivíduos adultos não é frequente em espécies de caranguejos terrestres insulares. Entretanto, a invasão de comunidades oceânicas por espécies exóticas é um problema crescente, o que pode modificar a pressão de predação sobre estes indivíduos.

**Palavras-chave:** Coloração Animal, Coloração Não-adaptativa, Gecarcinidae, Ilha da Trindade, Similaridade Cromática.

## Introdução

A função e o valor adaptativo da aparência externa dos animais têm atraído a atenção de pesquisadores de diferentes áreas há gerações (Kettlewell 1955; Cuthill et al. 2017; Caro 2021), com destaque aos trabalhos sobre a diversidade de padrões de cor observada em diferentes grupos taxonômicos que datam do século XIX (Darwin 1859; Wallace 1867). De modo geral, a cor dos animais pode estar vinculada aos processos de sinalização intra- (p. ex., escolha de parceiros e disputa de território) e interespecífica (p. ex. camuflagem e aposematismo), bem como na regulação térmica e proteção contra radiação UV (Jablonski e Chaplin 2000; Lindstedt et al. 2009; Stevens e Ruxton 2012; Hughes et al. 2019). Assim, espera-se que o padrão de cor de um indivíduo seja um caractere sob forte pressão de seleção e com alto valor adaptativo ao longo da história de vida dos animais (Cuthill et al. 2017).

No entanto, muitas espécies apresentam uma variação de cor intraespecífica dentro de uma mesma população, seja entre indivíduos de diferentes fases ontogenéticas (Booth 1990), bem como distintos tipos cromáticos entre indivíduos de uma mesma idade (Cuthill et al. 2017). Este tipo de variação já foi descrito para diversos grupos de vertebrados (Fowlie e Kruger 2003; Majerus e Mundy 2003; Rudh et al. 2007), bem como para invertebrados marinhos (Williams 2017; Duarte et al. 2018), semiterrestres (Stevens et al. 2014a; Duarte et al. 2021) e terrestres (Nokelainen et al. 2014; Caro et al. 2019). Em uma perspectiva evolutiva, a ocorrência destas variações de cor pode ser contraditória, uma vez que a seleção natural geralmente favorece o conjunto de alelos mais ajustado a determinada situação (Fisher 1930). Porém, em outra perspectiva, estas variações podem apresentar valor adaptativo quando as espécies ocupam habitats heterogêneos, estão relacionadas a processos seletivos de escolha de casais, ocupam distintos nichos ecológicos e/ou estão sujeitas a diferentes cenários de pressão de predação (Jormalainen e Merilaita 1995; Palma e Steneck 2001; Gray e McKinnon 2007; Forsman et al. 2008; Mckinnon e Pierotti 2010). Quando estas variações de cor são contínuas na população, cada tipo cromático pode se assemelhar à cor de substratos distintos que a espécie ocupa (Duarte et al. 2018; Barrett et al. 2019) ou esta variabilidade pode diminuir a chance de detecção da espécie por sistemas visuais específicos de diferentes predadores (Bond e Kamil 2002; Briolat et al. 2019). Ou seja, em habitats heterogêneos, diferentes padrões de cor podem ser selecionados nas espécies, com cada tipo cromático sendo críptico em micro-habitats específicos (Jormalainen e Merilaita 1995; Duarte et al. 2021).

Neste contexto, para aumentar a similaridade cromática aos diferentes substratos, indivíduos de muitas espécies passam por mudanças de cor em várias escalas de tempo (Duarte et al. 2017), incluindo variações ao longo da ontogenia (Booth 1990; Wilson et al. 2007; Nokelainen et al. 2019). Um padrão de cor que é críptico em um indivíduo pequeno pode ser considerado conspícuo em um indivíduo de maior tamanho, indicando um valor adaptativo para a mudança de cor ontogenética (MCO, segundo Booth 1990). A MCO já foi descrita para diversas espécies de caranguejos de diferentes habitats (Palma et al. 2003; Todd et al. 2006; Caro 2018; Duarte et al. 2021), sendo muitas vezes relacionada a uma mudança de hábito e/ou distribuição de indivíduos de tamanhos diferentes (Palma e Steneck 2001). Até o momento, a maior parte dos estudos mostra que, em muitas espécies, os juvenis são mais variáveis quanto ao padrão de cor do que os adultos, cuja coloração é mais homogênea e menos diversa. Isto possivelmente está relacionado à ocupação de substratos cromaticamente heterogêneos por indivíduos pequenos, com sua posterior migração para locais mais homogêneos quando adultos (Palma et al. 2003; Todd et al. 2006; Stevens et al. 2014b). No entanto, em algumas espécies, os indivíduos pequenos podem ser menos ativos do que os adultos, ocupando substratos específicos. Assim, ao crescerem, esses caranguejos apresentam um aumento da mobilidade e ocupam diferentes habitats, podendo assumir uma coloração mais generalista que pode se assemelhar a uma diversa gama de substratos (Hughes et al. 2019; Nokelainen et al. 2019). Por fim, adultos de muitas espécies são menos vulneráveis à predação em comparação aos juvenis e, dessa forma, não estão sujeitos à pressão de seleção para uma coloração críptica (Palma e Steneck 2001; Krause-Nehring et al. 2010).

Além das variações de cor ontogenéticas, espécies de diferentes grupos taxonômicos também podem apresentar variações fenotípicas discretas (polimorfismo ou polifenismo de cor), onde diferentes tipos cromáticos são observados durante a mesma fase ontogenética (p. ex., em função da idade ou tamanho) e dentro de um mesmo local (Caro et al. 2019). Isso se deve, possivelmente, a ocupação de distintos substratos dentro de uma mesma área por tipos cromáticos distintos (Kettlewell 1955), os quais obtém camuflagem e aumentam a sua chance de sobrevivência em determinado micro-habitat, maximizando, assim, o uso dos recursos disponíveis. Por outro lado, a manutenção de diferentes tipos cromáticos em uma população pode ser resultado de seleção apostática por predadores visuais (Endler 1988), os quais formam uma imagem de busca por presas com padrão cromático mais comum, reduzindo sua abundância ao longo do tempo, reduzindo a sua abundância ao longo do tempo, favorecendo tipos mais raros, mantendo as frequências dos diferentes grupos cromáticos em equilíbrio na

população (Booth 1990; Bond 2007). Por fim, o polimorfismo cromático também pode ser resultado de seleção sexual, com preferência de acasalamento direcionado para algum grupo cromático específico. Entretanto, tal preferência está sempre associada a algum custo/risco, permitindo, dessa forma, a manutenção dos tipos de cor de menor preferência na população (Sinervo et al. 2001). Os mecanismos e as forças seletivas que mantém o polimorfismo cromático em populações de diferentes organismos têm sido extensivamente estudados por abordagens teóricas e experimentais (Bond 2007; Forsman et al. 2008; Mckinnon e Pierotti 2010). Entretanto, para algumas espécies, não é definitivo afirmar que a coloração diferencial dos indivíduos seja um caractere que esteja sob forte seleção ou que apresente valor adaptativo (Caro 2021).

Nos crustáceos decápodos, já foram descritos tipos cromáticos distintos em adultos de algumas espécies, seja para camuflagem, com maior susceptibilidade de uma das cores à predação (p. ex., *Cancer productus*, Krause-Nehring et al. 2010), bem como apresentando cores com distinta adaptação às condições ambientais extremas (p. ex., *Carcinus maenas*, Reid et al. 1994). No entanto, grande parte dos estudos já publicados têm sido focados em espécies de caranguejos que habitam o entremarés (Reid et al. 1994; Palma e Steneck 2001; Todd et al. 2006; Stevens et al. 2014a; Nokelainen et al. 2019; Duarte et al. 2021), sendo difícil entender como isto ocorre espécies que ocupam diferentes habitats, como os caranguejos terrestres (Caro 2018). Por exemplo, para o gecarcinídeo *Cardisoma guanhumi*, que habita ambientes adjacentes aos manguezais, já foi descrita qualitativamente uma mudança ontogenética de cor (Silva et al. 2014), enquanto abordagens quantitativas dos distintos tipos de cor empregaram como modelo o cenobitídeo terrestre, *Birgus latro* (Caro e Morgan 2018; Nokelainen et al. 2018; Caro et al. 2019). Apesar destes estudos focarem apenas na variação de cor de animais adultos, acredita-se que em algumas mudas após o recrutamento são observados indivíduos azuis ou vermelhos (Caro e Morgan 2018). Entre os adultos, os indivíduos azuis são raros e tem coloração mais similar aos ambientes de praia, enquanto os vermelhos são predominantes e mais similares às áreas topograficamente mais elevadas (Nokelainen et al. 2018). Apesar disso, é improvável que este polimorfismo seja mantido com uma função protetiva, podendo ser considerado neutro (Caro et al. 2019).

Em Decapoda, dentre as espécies com maior grau de terrestrialidade, figuram os que ocorrem em ilhas oceânicas, como os anomuros da família Coenobitidae e os braquiúros da família Gecarcinidae (Bliss e Mantel 1968; Burggren e McMahon 1988; Guinot et al. 2018). Estes animais utilizam a água do mar apenas para a dispersão planctônica das larvas, ocupando

diversos habitats das ilhas, geralmente residindo em áreas de topografia mais elevada (morros) e migrando, sazonalmente, para se reproduzir em áreas de praia (Hartnoll et al. 2007, 2010; Drew et al. 2010; Laidre 2018). De modo geral, poucas espécies são predadores de indivíduos adultos destes caranguejos em ilhas oceânicas, sendo uma pressão direcionada, principalmente, aos juvenis (Paulay e Starmer 2011), o que é intensificado em ilhas urbanizadas, pela introdução de espécies invasoras (p. ex., formiga amarela-louca, ratos, etc.) que predam caranguejos pequenos (Paulay e Starmer 2011; Laidre 2018; Veitch et al. 2019; Baumgartner e Ryan 2020). Este cenário de espécies invasoras, em conjunto com registros de supressão de habitats naturais, tem sido as principais causas do declínio populacional já registrado para espécies de caranguejos terrestres, com algumas já avaliadas como ameaçadas de extinção, como o caranguejo *Johngarthia lagostoma* (Pinheiro et al. 2016). Este último é endêmico de apenas quatro ilhas do Atlântico Sul (Fernando de Noronha, Atol das Rocas, Ascensão e Trindade), onde alguns aspectos de sua biologia e ecologia já têm sido descritos, em especial para a Ilha de Ascensão (Hartnoll et al. 2006a, 2009, 2010) e recentemente para a Ilha da Trindade (João et al. 2021).

Aqui, avaliamos os padrões de cor de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade (Brasil) e testamos seu vínculo com aspectos populacionais e processos ecológicos de ocupação de habitat. Para a Ilha de Ascensão já foi constatado que indivíduos adultos dessa espécie apresentam dois tipos de cor (amarela e roxa) e que os indivíduos pequenos possuem uma coloração escura, próxima ao preto (Hartnoll et al. 2009). Dessa forma, nós mantivemos essa classificação visual dos padrões de cor (i.e., preto, amarelo e roxo) para verificar, quantitativamente, se essas categorias diferem com relação às métricas de brilho e cor (i.e., saturação e matiz), além de avaliar como essas métricas variam durante a ontogenia e entre os sexos. Nesse sentido, esperamos uma mudança ontogenética de cor nos caranguejos, pois apenas indivíduos pequenos exibem o tipo de cor preto, que teria alto valor adaptativo para a camuflagem nesses animais. Por outro lado, somente o tipo de cor amarelo foi registrado compondo casais em cópula (João et al. 2021), então, apesar de ser um cenário raro, esperamos uma diferença na ocorrência dos tipos cromáticos em caranguejos machos e fêmeas, sugerindo que a coloração tenha um propósito reprodutivo na seleção visual de parceiros. Em termos adaptativos, foi sugerido para a população da Ilha da Ascenção que a coloração amarela dos caranguejos adultos seria mais vantajosa no ambiente pouco vegetado das ilhas oceânicas, principalmente durante as migrações reprodutivas onde uma coloração mais clara evitaria o estresse térmico (Hartnoll et al. 2006a). Por outro lado, ainda é incerto se os tipos cromáticos

roxo e amarelo se distribuem diferencialmente entre os habitats insuares, assim, primeiramente, avaliamos a distribuição desses tipos de cor entre locais com distintas altitudes ao longo da ilha. Em seguida, testamos a similaridade entre caranguejos das diferentes colorações e os substratos ocupados, desde ambientes de praia até locais cobertos por vegetação arbustiva, para avaliar se a coloração dos caranguejos possibilita diferentes graus de camuflagem aos ambientes ocupados. Neste contexto, é esperado que os indivíduos roxos apresentem maior similaridade à cor dos substratos verificados em áreas de morro (mais vegetadas), enquanto aqueles amarelos tenham uma coloração mais generalista, por suportar maior variação térmica. Entretanto, outra hipótese plausível é de que a variação de cor dos adultos esteja sobre seleção neutra e não apresente função protetiva, como observado para *B. latro* (Caro 2021).

## Material e Métodos

### Área de estudo e amostragem

Os indivíduos de *Johngarthia lagostoma* foram coletados na Ilha da Trindade (20º51”09,4’ S, 29º30”82,3’ W), durante uma expedição de dois meses de duração (dezembro/2019-janeiro/2020). A Ilha da Trindade é localizada no Oceano Atlântico Sul, a 1.200 km da costa sul-americana (Fig. 1A), sendo o ponto mais a austral de distribuição da espécie (Melo 1996). A ilha tem origem vulcânica datada de 3.9 M.a., 10,5 km² de área total e é um dos dois pontos emersos da cadeia submarina Vitória-Trindade (Clemente et al. 2018). Apresenta relevo acidentado, entretanto, platôs montanhosos bem estruturados são encontrados na ilha, com altitude máxima de 612 m (Fig. 1B). É ocupada por um pequeno destacamento da Marinha do Brasil, que somados a oito pesquisadores, totaliza ao máximo 40 pessoas.

Os caranguejos foram coletados durante o período noturno, com auxílio de lanternas frontais para cabeça, com luz, vermelha devido a este comprimento de onda ser imperceptível pelos crustáceos decápodos (Cronin 1986). Os animais foram amostrados manualmente em quatro locais (Fig. 1B) com diferentes altitudes na ilha, sendo duas praias (Andradas e Tartarugas - 0 m) e dois morros (Príncipe - 136 m; e Desejado - 612 m). Em cada um destes locais, foram estabelecidas seis transeções amostrais medindo 30x2 m (60 $m^2$) com 3.600 $m^2$ de área amostral/local, exceto no Pico Desejado, onde as amostras ocorreram em três transecções, totalizando 1.800 $m^2$, devido a menor área disponível para estudo. Cada local foi inspecionado por duas amostragens, uma em cada mês de coleta, totalizando duas pernoites em cada local.

*Johngarthia lagostoma* é o único caranguejo terrestre da ilha, mas sua identificação, quando necessária, foi efetuada pelos caracteres diagnósticos disponibilizados por (Melo 1996). Cada transecto foi inspecionado e todos os caranguejos avistados foram coletados e colocados em sacos de ráfia, separados por transecção, onde foram mantidos até o amanhecer. Após isso, cada indivíduo foi sexado pelo dimorfismo abdominal (subtriangular: machos; e semi-ovalado: fêmeas) e número de pleópodos (dois pares: machos; e quatro pares: fêmeas), passaram por biometria com um paquímetro mecânico (precisão 0,05 mm), com registro da largura cefalotorácica (LC), e foram fotografados, conforme apresentado em maiores detalhes a seguir.

**Fotografia e quantificação da cor dos caranguejos e dos substratos**

Nós utilizamos uma câmera Canon Rebel T5i para quantificar a coloração dos caranguejos e dos substratos utilizados por eles na Ilha da Trindade. Para isso, em cada transecção, nós obtivemos uma fotografia a cada 2 m, em uma distância fixa de 1m do substrato, totalizando 15 fotografias por unidade amostral. Da mesma forma, os caranguejos foram coletados, limpos com panos e dispostos em bandejas com fundo cinza, onde foram fotografados com distância fixa (50 cm), sob iluminação natural. Todas as imagens foram salvas no formato RAW, com ajuste manual do balanço de branco e com as configurações de abertura do diafragma padronizadas para evitar superexposição (Stevens et al. 2007). Por fim, tanto as fotografias dos substratos quanto a dos caranguejos foram obtidas incluindo um padrão fotográfico cinza (18% de reflectância), para controlar possíveis variações na intensidade luminosa ao longo da sessão de fotos, seguindo os procedimentos padrão apresentados por Troscianko e Stevens (2015).

Todas as imagens foram analisadas utilizando rotinas específicas do ‘Multispectral Image Calibration and Analysis Toolbox’, dentro do programa ‘ImageJ’ (Rasband 1997; Troscianko e Stevens 2015). As imagens foram primeiramente linearizadas para corrigir as respostas não-lineares da câmera à intensidade de luz, baseada em curvas modeladas para oito padrões Spectralon de reflectância variando de 2 a 99%. Em seguida, as fotografias foram equalizadas usando o padrão de cinza 18% para controlar as mudanças na intensidade de luz e, então, salvas como imagens multiespectrais de 32-bit. Assim, os valores de reflectância de cada imagem podem ser obtidos de forma normalizada, onde um valor de 255 pixels para uma imagem de 8-bit indica 100% de reflectância. Após todos estes procedimentos, as imagens dos caranguejos e dos substratos correspondem às propriedades físicas de reflectância ao longo de

três partes do espectro luminoso (RGB): comprimento de onda longo – vermelho (R); comprimento de onda médio – verde (G); e comprimento de onda curto – azul (B).

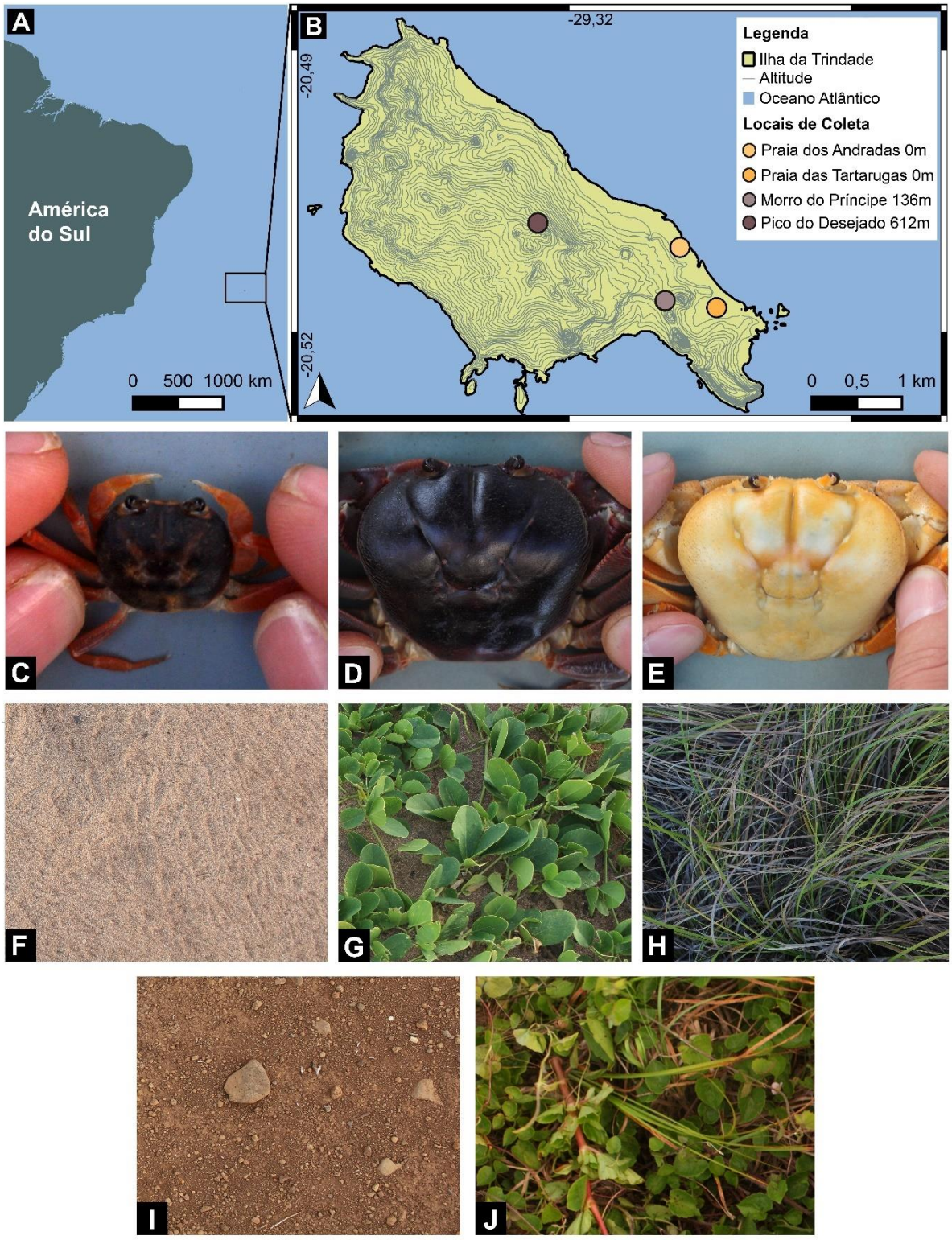


**Fig. 1** Localização geográfica da a Ilha da Trindade (A), os quatro locais de coleta com diferentes altitudes (B), a vista dorsal dos três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo – C-E) de *Johngarthia lagostoma* e os cinco diferentes

substratos observados nos locais de coleta (F-J), categorizados pela predominância de areia (F), vegetação de duna (G), arbustos de *Cyperus atlanticus* (H), terra (I) e arbustos compostos por diferentes espécies vegetais (J).

**Medindo a cor dos caranguejos e dos substratos**

Para cada imagem multiespectral dos caranguejos, nós selecionamos regiões de interesse (ROIs), considerando a região dorsal de todo o cefalotórax de cada indivíduo, os quais foram qualitativamente separados em três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo - Fig. 1C-E), de acordo com a cor do cefalotórax e dos apêndices, bem como pela diferença de tamanho entre as categorias (vide resultados). Os caranguejos pretos apresentam o cefalotórax preto e os apêndices em tons de amarelo ou laranja (Fig. 1C), enquanto os caranguejos roxos e amarelos apresentam o cefalotórax e os apêndices com mesma cor (Fig. 1D, E). Os valores normalizados de reflectância foram extraídos de cada ROI, permitindo calcular métricas de brilho e coloração (i.e., saturação e matiz) para cada caranguejo. O brilho é uma métrica simples, que indica quão claro ou escuro os caranguejos são ao longo de todo espectro, sendo calculado pela equação: Brilho = (R + G + B) / 3 (Stevens et al. 2014a). Por outro lado, a saturação é determinada como a quantidade de uma determinada cor em relação a luz branca, sendo calculada a partir de uma transformação dos valores proporcionais de reflectância (R, G e B), em coordenadas x-y de um espaço de cor tricromático, conhecido como triângulo de Maxwell. A saturação é calculada, então, como a menor distância entre o ponto de cor que representa a coloração de um indivíduo e o centro acromático do espaço, sendo que quanto maior a distância, maior será a saturação (Kelber et al. 2003). Para o cálculo da matiz, primeiramente realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA), para identificar o principal eixo da variação de cor dos caranguejos e, assim, determinar um canal de cor lógico (veja em Nokelainen et al. 2019 e suas referências). Dessa forma, os valores proporcionais de reflectância para cada um dos três canais foram utilizados na PCA e visualmente foi definida a razão entre os comprimentos de onda longo e a soma dos comprimentos de onda médio e curto, ou seja [R / (G + B)], para o cálculo da matiz.

Em relação aos substratos, cada imagem foi primeiramente classificada de acordo com o principal tipo de substrato registrado em cada fotografia (Fig. 1F-J), sendo esses: areia (AR); vegetação de duna (VD); predominância da espécie arbustiva *Cyperus atlanticus* (CA); terra (TE); e arbustos compostos por diferentes espécies vegetais (AB). Os dois primeiros substratos (AR e VD) foram exclusivos de áreas de praia, os dois últimos (TE e AB) das áreas de morro, enquanto o substrato de predominância de *Cyperus atlanticus* (Fig. 1H) foi o único observado

em todos os locais amostrados na ilha. Para cada imagem multiespectral dos substratos, nós selecionamos ROIs (quadrados representativos do tipo de substrato) e seguimos os mesmos procedimentos usados para medir a coloração dos caranguejos. Entretanto, para os substratos não foram calculadas métricas de brilho e cor, sendo somente convertidos os valores de reflectância em cada canal para coordenadas x-y do espaço tricromático, utilizadas para medirmos o grau de similaridade cromática entre os caranguejos e os diferentes substratos, conforme segue.

**Medindo a correspondência entre a cor dos caranguejos e a dos substratos**

Para testar se a coloração dos caranguejos corresponde à coloração dos substratos, nós convertemos os valores de reflectância nos canais RGB calculados para os caranguejos e para os substratos em coordenadas x-y do espaço de cor bidimensional, onde cada cor se expressa como um único ponto (Kelber et al. 2003). Em seguida, nós calculamos a Distância Euclidiana entre as coordenadas dos caranguejos e a média das coordenadas x-y de cada substrato, obtendo uma estimativa de similaridade cromática com o substrato, onde valores menores indicam maior similaridade (adaptado de Nokelainen et al. 2018 e Duarte et al. 2021). Esse procedimento gera uma informação sobre a correspondência de cor entre os caranguejos e os substratos independentemente de qualquer modelo visual, uma vez que não se conhece até o momento nenhum predador específico para *J. lagostoma* na Ilha da Trindade.

**Análises estatísticas**

Todas as análises foram realizadas em ambiente R v.4.0.0 (R Core Team 2020). As frequências de indivíduos de cada tipo cromático foram comparadas separadamente entre os sexos e locais de amostragem, através de testes de proporções múltiplas (Zar 2010), testando se alguma coloração ocorreu diferencialmente entre os sexos e os locais na ilha. Em seguida, utilizamos uma ANOVA de duas vias para testar se o tamanho dos indivíduos (LC) e as métricas de brilho e cor (saturação e matiz) diferem entre os sexos, bem como entre os três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo). Por fim, utilizamos um modelo linear de efeitos mistos para avaliar a similaridade entre a cor dos caranguejos e dos substratos usando a função ‘lmer’ do pacote ‘lme4’ (Bates et al. 2015). Para isto, os valores de distância foram utilizados como variável dependente, com os tipos de substrato (AR, VD, CA, TE e AB) e os tipos cromáticos já citados sendo usados como fatores fixos. A identificação de cada caranguejo foi inserida no modelo como um fator aleatório para controlar medições repetidas feitas para um mesmo indivíduo,

uma vez que a coloração do mesmo caranguejo foi comparada com os cincos tipo de substrato. Para testar os pressupostos de normalidade de resíduos e homogeneidade de variâncias utilizamos gráficos quantil-quantil (*qq plot*) e o teste de Levene, respectivamente, tanto para a ANOVA quanto para o modelo misto. Embora em alguns casos as variâncias tenham sido heterogêneas e sem a confirmação de efeito quanto a transformação aplicada, preferimos manter os dados sem qualquer transformação e aplicar métodos paramétricos devido ao grande tamanho amostral, que torna os modelos robustos à heterogeneidade das variâncias (Underwood 1997). Por fim, em caso de efeitos significativos, foram aplicados testes *a posteriori* de Tukey para verificar diferenças entre as médias dos diferentes níveis dos fatores, utilizando a função 'emmeans' do pacote 'emmeans' (Lenth 2019).

## Resultados

### Sexo, distribuição e tamanho dos caranguejos de diferentes tipos cromáticos

Nós coletamos 431 indivíduos (269 machos e 162 fêmeas) de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, pertencendo aos três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo) e que ocorreram em ambos os sexos. Da mesma forma, independente do tipo cromático, a coloração de machos e fêmeas no espaço tricromático foi bastante similar, sem uma distinção entre eles (Fig. 2). O tipo cromático preto é característico dos caranguejos pequenos, sendo o tipo de cor predominante nas classes de tamanho < 30 mm LC (Fig. 3A), porém, o menos representativo em toda a população amostrada (n = 33; 7,7%). A partir dessa classe de tamanho, os caranguejos pretos apresentaram uma frequência progressivamente menor, até não serem mais encontrados na classe 60-70 mm LC, com o tipo cromático amarelo predominando em todas as classes de tamanho subsequentes. No geral, os indivíduos amarelos predominaram na população, representando 73,2% (n = 197) e 79,6% (n = 129) dos machos e fêmeas, respectivamente, não ocorrendo diferença estatística entre a proporção deste tipo de cor e os outros dentro de cada sexo ($\chi^2$ = 2,24, *gl* = 1, *p* = 0,523). Os caranguejos roxos foram pouco frequentes ao longo de toda a ontogenia (n = 72, 16,7%), representando 21,6% dos indivíduos nas classes de tamanho < 60 mm LC, diminuindo para menos de 11,9% nos caranguejos de grande porte.

A frequência de cada tipo cromático diferiu estatisticamente entre os quatro locais de coleta (pretos: $\chi^2$ = 11,63, *gl* = 3, *p* = 0,009; roxos: $\chi^2$ = 24,40, *gl* = 3, *p* < 0,001; e amarelos: $\chi^2$ = 38,50, *gl* = 3, *p* < 0,001) (Fig. 3B), embora os caranguejos amarelos tenham sido predominantes em todos eles. Os caranguejos da Praia dos Andradas e do Pico do Desejado

foram representados principalmente por indivíduos amarelos (> 92,5%), com essa proporção diminuindo para 64,2% e 71,6% na Praia das Tartarugas e no Morro do Príncipe, respectivamente. Nestes dois últimos locais, ocorreram as maiores frequências de indivíduos roxos (27,7 e 20,2%) e pretos (8,0 e 8,3%).

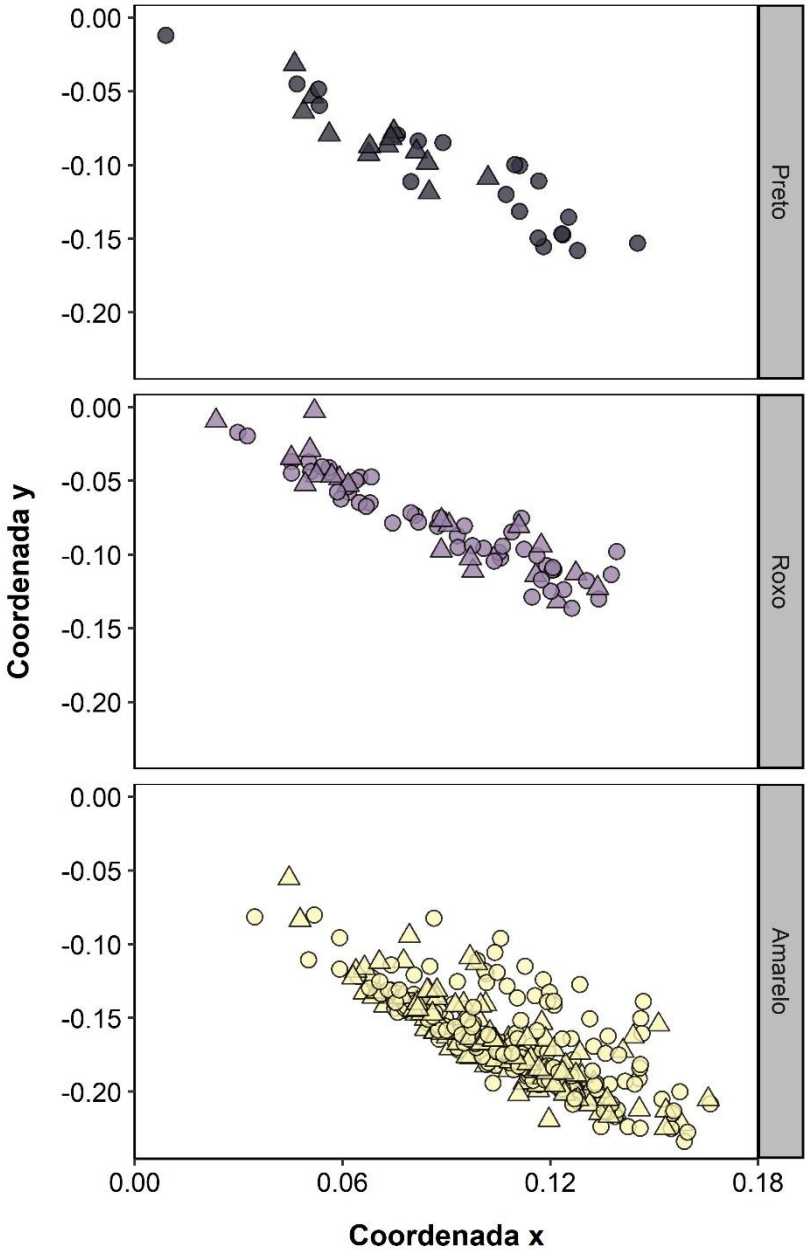


**Fig. 2** Variação de cor no espaço tricromático de machos (círculos) e fêmeas (triângulos) dos diferentes tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo) observados em *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade, Brasil. Os valores utilizados são calculados a partir da transformação dos valores proporcionais de reflectância (R, vermelho; G, verde; e B, azul) da coloração do cefalotórax de cada indivíduo em coordenadas x-y de um espaço de cor tricromático,

O tamanho dos caranguejos diferiu significativamente entre os sexos e os tipos cromáticos, mas não em função da interação entre esses fatores (Tabela 1). Independente da coloração dos indivíduos, as fêmeas (média ± erro padrão: 64,88 ± 1,64 mm LC) foram menores do que os machos (69,2 ± 1,2 mm LC). Da mesma forma, independente do sexo, o tamanho dos caranguejos pretos (30,3 ± 2,4 mm LC) foi menor do que aquele dos outros tipos cromáticos, sendo uma coloração exclusiva de indivíduos pequenos (Fig. 4A). Por outro lado, o tamanho dos caranguejos roxos (61,1 ± 2,0 mm LC) foi intermediário e, em média, menor do que o tamanho dos caranguejos amarelos (72,8 ± 0,9 mm LC), os quais foram os maiores indivíduos de *J. lagostoma* amostrados na Ilha da Trindade (Fig. 4A).

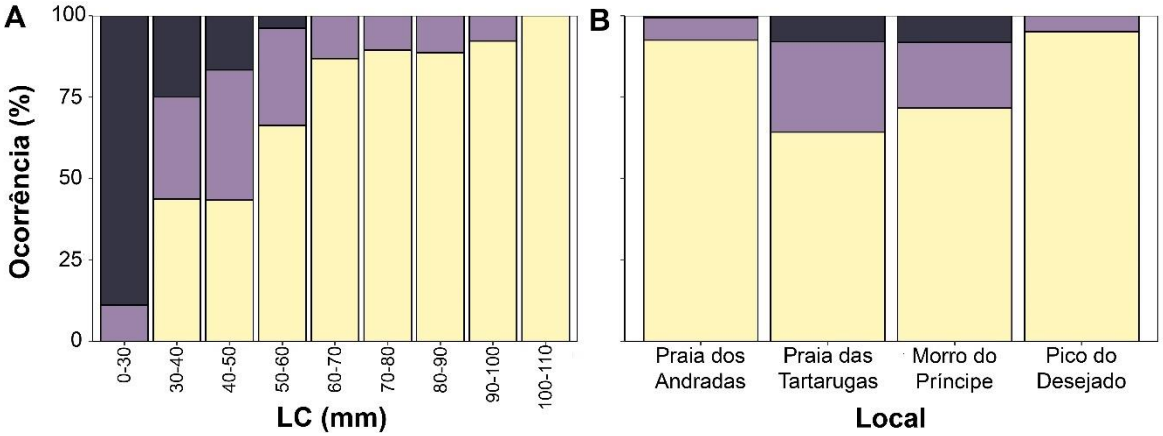


**Fig. 3** Ocorrência (%) dos tipos de cor de *Johngarthia lagostoma* (preto, roxo e amarelo) por classes de tamanho (LC, largura cefalotorácica) (A) e entre os quatro locais de coleta (Praia dos Andradas, Praia das Tartarugas, Morro do Príncipe e Pico do Desejado, B) na Ilha da Trindade, Brasil.

**Tabela 1 –** Sumário dos resultados da Análise de Variância (ANOVA) de duas vias, testando o efeito do sexo (macho e fêmea) e dos tipos cromáticos (TC: preto, roxo e amarelo), bem como a interação entre os dois fatores (Sexo x TC), sobre a largura cefalotorácica (LC mm), bem como em relação ao brilho, a saturação e a matiz da carapaça dos indivíduos de *Johngarthia lagostoma*, na Ilha da Trindade, Brasil.

| **Fontes de Variação** | ***gl*** | **LC** | | **Brilho** | | **Saturação** | | **Matiz** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | ***QM*** | ***F*** | ***QM*** | ***F*** | ***QM*** | ***F*** | ***QM*** | ***F*** |
| Sexo | 1 | 2474,0 | 9,0 * | 139,5 | 4,4 * | 0,0 | 1,3 ns | 0,03 | 2,3 ns |
| TC | 2 | 28840,7 | 105,3 * | 7360,7 | 230,2 * | 0,2 | 147,6 * | 1,0 | 84,5 * |
| Sexo x TC | 2 | 230,3 | 0,8 ns | 21,0 | 0,7 ns | 0,005 | 3,2 * | 0,03 | 2,5 ns |
| Resíduos | 425 | 273,9 | | 32,0 | | 0,002 | | 0,01 | |

*gl*, graus de liberdade; *QM*, quadrados médios; *F*, valor de *F*, acompanhados de * indica significância estatística ($p < 0,05$) e acompanhados de ns indica não-significância estatística ($P > 0,05$).

## Variação nas métricas de brilho e cor dos caranguejos de diferentes tipos cromáticos

As métricas de brilho e cor do cefalotórax dos caranguejos diferiram significativamente entre os sexos e/ou os tipos cromáticos (Tabela 1). As fêmeas de *J. lagostoma* (17,5 ± 0,6 %) apresentaram, em média, o cefalotórax mais claro do que os machos (15,4 ± 0,5 %). No entanto, é provavelmente que esta diferença seja acarretada pela discrepância no brilho entre os sexos dos indivíduos amarelos, pois essa mesma métrica diferiu sexualmente apenas para esse tipo cromático quando avaliada separadamente para cada grupo (preto: macho, 6,0 ± 0,4 %; fêmea, 5,9 ± 0,3 %; $t_{31}$ = - 0,28, $p$ = 0,780 / roxo: macho, 5,8 ± 0,3 %; fêmea, 5,9 ± 0,6; $t_{69}$ = 0,05, $p$ = 0,956 / amarelo: macho, 18,9 ± 0,5 %; fêmea, 20,4 ± 0,6; $t_{318}$ = 2,13, $p$ = 0,034). De fato, o brilho do cefalotórax foi a métrica que mais diferiu entre os tipos de cor, onde, independente do sexo, os caranguejos amarelos (19,5 ± 0,4 %) foram significativamente mais claros do que os pretos (6,0 ± 0,3 %) e os roxos (5,9 ± 0,3 %), os quais foram similares entre si (Fig. 4B). Por outro lado, os caranguejos amarelos tiveram o cefalotórax com coloração mais saturada (0,19 ± 0,002) e com maiores valores de matiz (0,92 ± 0,006), quando comparados aos caranguejos pretos e roxos, os quais apresentaram cefalotórax com similaridade quanto a saturação (preto: 0,13 ± 0,008; e roxo: 0,12 ± 0,005) e matiz (preto: 0,77 ± 0,02; e roxo: 0,76 ± 0,01) (Fig. 4C, D). Esses resultados indicam que os caranguejos amarelos apresentam cefalotórax mais claro, com coloração mais saturada e representada, proporcionalmente, por uma maior reflectância nos comprimentos de ondas longos (vermelho).

**Correspondência entre a cor dos caranguejos e dos substratos**

A correspondência de cor dos indivíduos de *J. lagostoma*, medida como a distância cromática entre os caranguejos e os substratos, diferiu de acordo com o tipo de substrato, mas a direção dos efeitos dependeu do tipo cromático (tipo cromático x tipo de substrato: $F_{423}$ = 278,74; $p$ < 0,001). A coloração dos caranguejos pretos foi mais similar à coloração da areia das praias, dos arbustos de *Cyperus atlanticus* e da terra dos morros, sendo mais distante da coloração dos demais substratos (Fig. 5). Da mesma forma, a coloração dos caranguejos roxos foi mais similar à cor da areia das praias e mais distante dos arbustos dos morros (Fig. 5). Por fim, os caranguejos amarelos mostraram um padrão oposto dos animais roxos e pretos, apresentando coloração mais próxima à coloração da terra dos morros e, em seguida, à coloração da vegetação de duna e dos arbustos dos morros, exibindo maior contraste cromático com a areia das praias (Fig. 5).

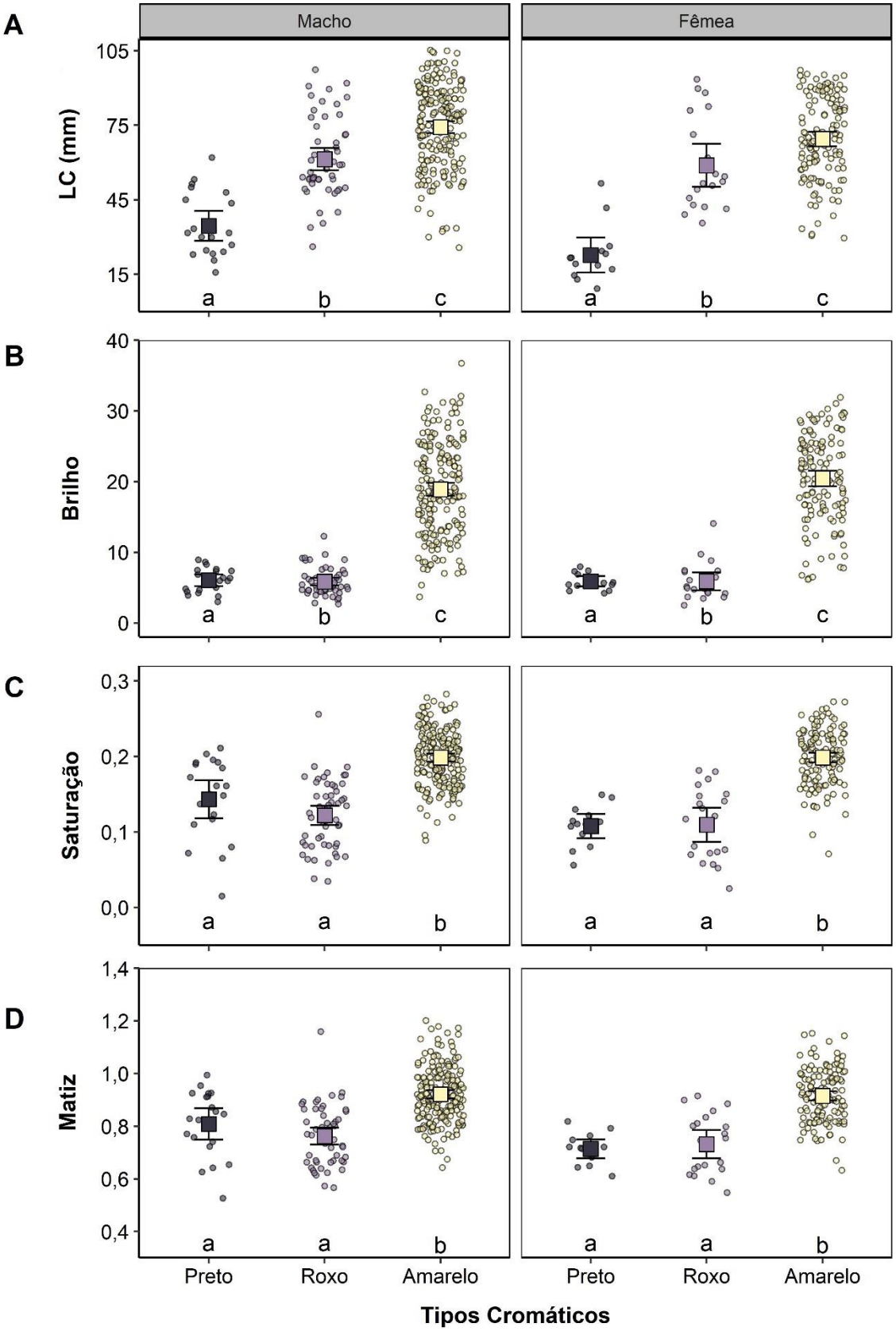


**Fig. 4** Variação da largura (LC) (A), brilho (B), saturação (C) e matiz (D) do cefalotórax dos três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo) de *Johngarthia lagostoma*, na Ilha da Trindade, Brasil. A forma de cálculo do brilho, saturação e matiz está descrita nos métodos do presente estudo. Onde: ponto quadrado, média; barra de erro, intervalo de confiança da média a 95%; dispersão de pontos, dados brutos posicionados aleatoriamente para evitar

sobreposição. Letras distintas indicam diferenças significativas para cada parâmetro entre os distintos tipos cromáticos ($p < 0,05$).

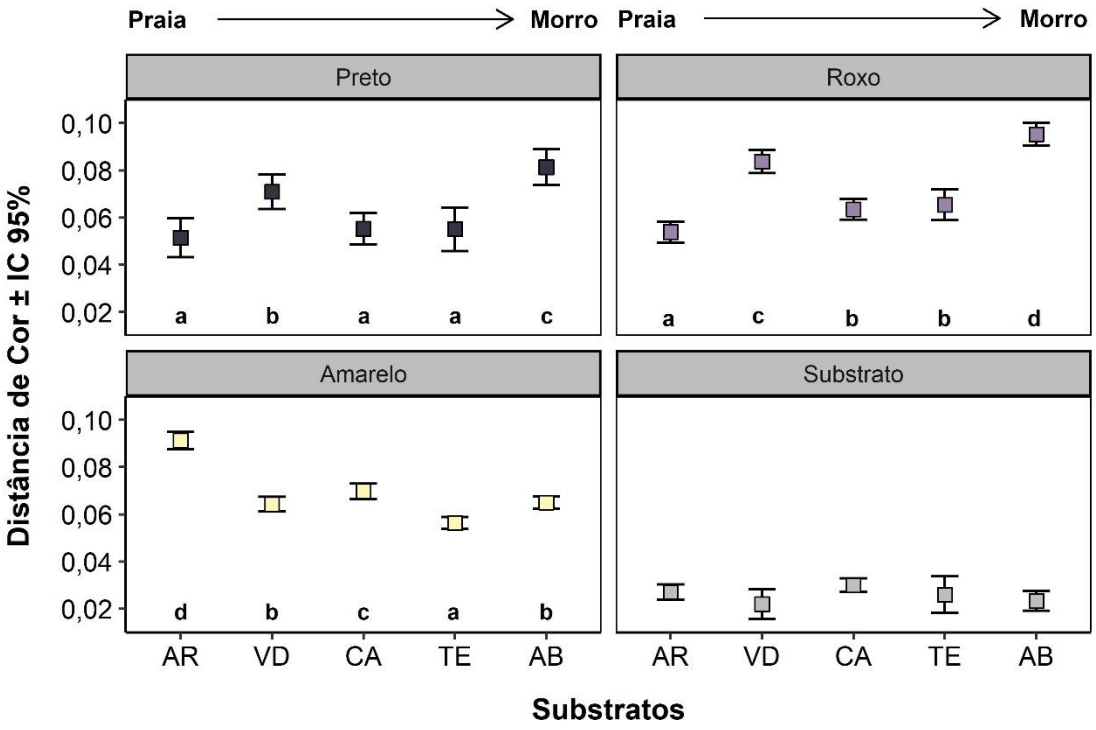


**Fig. 5** Distância cromática entre caranguejos *Johngarthia lagostoma* dos tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo) e os diferentes substratos predominantes nas praias e morros na Ilha da Trindade, Brasil. Os substratos foram categorizados pela predominância de areia (AR), vegetação de duna (VD), arbustos de *Cyperus atlanticus* (CA), terra (TE) e arbustos de distintas espécies vegetais (AB). Pontos e barras indicam distância média entre os caranguejos e os substratos e intervalo de confiança da média a 95%, respectivamente. No painel dos substratos os pontos e barras indicam a distância de cada tipo de substrato em relação ao seu valor médio de cor, ilustrando também a variação de cor de cada um deles e sendo usado como referência para similaridade de cada tipo cromático com cada substrato. Letras distintas indicam diferenças significativas das distâncias de um mesmo tipo cromático entre os diferentes substratos ($p < 0,05$).

## Discussão

Nossos resultados confirmam uma variação de cor ontogenética no caranguejo *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade, sendo o tipo cromático preto praticamente restrito aos menores indivíduos (< 30 mm LC). Nos maiores indivíduos, foram registrados indivíduos de dois tipos de cor, com um predomínio de indivíduos amarelos (81,9%) em detrimento dos roxos (18,1%). Por outro lado, não observamos variação sexual na ocorrência dos três tipos de cor, que foram observados indistintamente nos machos e nas fêmeas. A espécie apresenta uma variação cromática ontogenética aparentemente adaptativa para os indivíduos pequenos, de coloração preta, que apresenta alta similaridade com a cor da areia da praia, onde ocorre o recrutamento

e a pressão de predação é possivelmente mais intensa. Entretanto, embora os tipos cromáticos amarelo e roxo característicos de indivíduos adultos apresentem similaridade cromática diferencial em diferentes tipos de substratos ao longo do gradiente praia – morro, acreditamos que a coloração nesses caranguejos seja um caractere neutro, sem valor adaptativo em termos de camuflagem, uma vez que a pressão de predação sobre indivíduos grandes é bastante reduzida.

De forma similar ao observado para a população de *J. lagostoma* na Ilha de Ascensão (Hartnoll et al. 2009), nós também registramos três tipos cromáticos (preto, roxo e amarelo) na Ilha da Trindade. No entanto, a partir das métricas de brilho e cor do cefalotórax dos caranguejos, eles podem ser separados em dois grandes grupos, o primeiro composto pelos indivíduos amarelos e o segundo pelos indivíduos pretos e roxos, que são similares em todas as métricas utilizadas no presente estudo. Isso pode ter acontecido por termos utilizado apenas a coloração do cefalotórax na separação dos grupos, porém estudos futuros com maior detalhamento poderiam considerar a coloração dos apêndices locomotores e da região ventral para uma melhor separação dos três grupos, uma vez que caranguejos pretos e roxos diferem consideravelmente na coloração dessas regiões (vide Fig. 1). Além disso, os indivíduos pretos estão praticamente restritos às menores classes de tamanho (< 30 mm LC), enquanto os amarelos predominam em todas as classes de maior porte, com os roxos sempre sendo pouco representativos na população. Assim, apesar dos tipos cromáticos preto e roxo serem semelhantes nas métricas usadas, esses ocorrem em momentos ontogenéticos distintos, podendo, dessa forma, serem considerados como tipos cromáticos distintos na população estudada.

Nós não observamos variação de cor os sexos de *J. lagostoma*, tanto em ocorrência, quanto em relação aos valores de brilho e cor do cefalotórax dos indivíduos, com todos os tipos cromáticos ocorrendo em proporções similares em ambos os sexos. De fato, o dimorfismo sexual de cor não é muito frequente na natureza (Sinervo et al. 2001), sobretudo em crustáceos. Em espécies onde é observado, a manutenção de padrões de cor distintos em machos e fêmeas ocorre principalmente por predação diferencial sobre cada sexo (Jormalainen e Merilaita 1995), fato ainda não descrito para *J. lagostoma*. Em algumas espécies de caranguejos terrestres, as fêmeas apresentam um hábito mais críptico do que os machos, possivelmente devido à incubação dos ovos, sendo mais difíceis de serem capturadas por permanecerem abrigadas por mais tempo (Liu e Jeng 2005). Entretanto, esse hábito diferencial nunca foi relacionado a quaisquer diferenças na coloração de machos e fêmeas. Por outro lado, em muitos casos a

diferença de cor entre machos e fêmeas adultos é mantida por seleção sexual. Como exemplo, as fêmeas do caranguejo semi-terrestre *Tubuca capricornis* possuem uma coloração mais diversa e intensa do que os machos de mesmo tamanho, e essa coloração diferencial é um caractere visual importante para sinalização durante o comportamento de cortejo nesta espécie (Detto et al. 2008). Para *J. lagostoma*, os casais em cópula são formados majoritariamente por indivíduos amarelos, onde, até o momento, comportamentos pré-copulatórios não foram registrados nessa espécie (João et al. 2021). Este predomínio cromático pode então estar relacionado à maior probabilidade de encontro entre indivíduos amarelos receptivos do que daqueles roxos, que ocorrem em menor frequência na população, excluindo-se, assim, um possível vínculo com a seleção visual entre parceiros. Similar ao encontrado aqui, os distintos tipos de cor (azul e vermelho) observados no conenobitídeo *Birgus latro*, também não ocorrem de forma diferencial entre os sexos (Caro e Morgan 2018; Nokelainen et al. 2018), com a espécie não apresentando comportamentos de seleção pré-copulatórios (Helfman 1977). Pelo exposto, recomendamos futuros experimentos comportamentais que melhor elucidem o assunto, expondo exemplares adultos e receptivos de cada uma destas espécies, a distintos tipos cromáticos, confirmando se a cor não é utilizada na escolha do parceiro reprodutivo, bem como se a neutralidade desse caractere reprodutivo pode ser um padrão para caranguejos insulares polimórficos.

Nós observamos uma mudança ontogenética de cor em *J. lagostoma*, com os caranguejos menores apresentando um padrão de cor diferente daqueles maiores, resultando numa correspondência de cor diferencial com os substratos entre as fases ontogenéticas. De fato, a fase juvenil dos braquiúros constitui um período onde os indivíduos estão mais vulneráveis à predação (Krause-Nehring et al. 2010) e, dessa forma, é nela onde se espera uma maior seleção para a camuflagem na maioria das espécies (Caro 2018). Sendo assim, acreditamos que o padrão de cor preto, característico dos caranguejos pequenos (< 30 mm LC), confira camuflagem principalmente na areia das praias e na vegetação formada por *Cyperus atlanticus*, possuindo, assim, alto valor adaptativo por possivelmente reduzir a predação sobre esses indivíduos. De modo geral, nos caranguejos terrestres de ilhas oceânicas, os menores indivíduos são os mais afetados pela predação, seja por outras espécies nativas e invasoras (Paulay e Starmer 2011), bem como por canibalismo e/ou agressão por co-específicos de maior porte (Bliss et al. 1978; Vannini et al. 2003). Considerando os diferentes locais de coleta deste estudo, a Praia dos Andradas e o Pico do Desejado apresentaram a maior concentração de indivíduos de grande porte (> 90%, segundo João et al., Capítulo 2), sendo os dois locais onde

caranguejos pretos não foram amostrados. Isto pode ocorrer simplesmente porque os indivíduos desse tipo cromático não ocupam estes locais ou pelos caranguejos apresentarem hábitos mais crípticos nessas áreas, onde há um maior risco de encontros agonísticos. De fato, após a fase larval planctônica, as megalopas (larvas com hábito bentônico) e os primeiros estágios juvenis adentram a ilha nas praias e buscam substratos (p. ex., sedimento e rochas) para recrutarem, fato mencionado para a Ilha de Ascensão por Hartnoll et al. (2014) e na Ilha da Trindade por Dias et al. (*em preparação*). Grande parte da Praia dos Andradas é composta por areia, tendo suas áreas supralitorâneas ocupadas pela vegetação de *Cyperus atlanticus*, sendo os dois substratos que apresentaram coloração mais similar à dos indivíduos pretos. Isto indica que esses substratos possam ter função protetiva aos juvenis durante o período em que eles ocupam esta área. Por outro lado, o Morro do Príncipe apresenta o maior adensamento de juvenis (12,9-56,6 mm LC) na Ilha da Trindade (30%, segundo João et al., Capítulo 2), sendo, também, o local em que a maior concentração de caranguejos pretos foi observada. Neste local, os substratos predominantes são compostos por terra e também pela vegetação de *C. atlanticus*, sendo possivelmente outro local propício para os caranguejos pretos se manterem crípticos e, assim, reduzirem a chance de serem predados. A vegetação de *C. atlanticus* é utilizada como refúgio aos indivíduos de *J. lagostoma* na Ilha da Trindade, em especial na época de produção de sementes, quando secam, vergam para as laterais formando "coroas" de vegetação seca. Tais estruturas fornecem sombreamento e mantém a umidade oriunda das águas das chuvas (Marcelo Pinheiro, comentário pessoal). Este micro-habitat está disponível em diversos locais da ilha, fornecendo não somente proteção e camuflagem aos indivíduos menores, mas, também, abrigo contra a dessecação, que é um fator crítico para a sobrevivência destes animais, tanto nas fases iniciais do ciclo de vida (Vannini et al. 2003), como na fase adulta.

Os juvenis de muitas espécies de caranguejos apresentam coloração com função protetiva contra a predação, porém, na maior parte das vezes, exibem métricas de cor muito variáveis, que permitem camuflagem diferencial em uma maior gama de substratos (Palma e Steneck 2001; Todd et al. 2006; Nokelainen et al. 2019; Duarte et al. 2021). Nossos dados indicam o oposto para *J. lagostoma*, pois os caranguejos pretos exibem coloração menos variável quando comparada aos outros tipos cromáticos. Possivelmente, isto pode estar relacionado ao hábito menos móvel dos indivíduos juvenis de caranguejos terrestres, que se abrigam a maior parte do tempo, inclusive em galerias de co-específicos de maior porte (Vannini et al. 2003; Liu e Jeng 2005). Por outro lado, é comum que os caranguejos gecarcinídeos adultos de ilhas oceânicas, como ocorre em *J. lagostoma*, realizem migrações

reprodutivas e transitem pelos diversos ambientes da ilha (Hartnoll et al. 2009), o que pode explicar a alta variabilidade nos parâmetros de brilho e cor observados para os indivíduos nessa fase (veja Duarte et al. 2021 e suas citações). Em espécies de alta mobilidade, uma coloração generalista de comprometimento é geralmente selecionada (Hughes et al. 2019), permitindo uma camuflagem mais eficiente em ambientes diversos, mas menos perfeita (Nokelainen et al. 2019). Porém, ela também pode ser resultante de um relaxamento de pressões seletivas para coloração uma críptica na fase adulta, quando não teria função protetiva (Krause-Nehring et al. 2010). Acreditamos que a segunda perspectiva seja a mais provável para os adultos de *J. lagostoma*, uma vez que a pressão de predação sobre esses indivíduos é praticamente inexistente nas ilhas que ocupa (Andrades et al. 2019).

Assim como observado para os caranguejos juvenis, os caranguejos adultos (tipos cromáticos amarelo e roxo) mostram uma similaridade diferencial aos substratos registrados na Ilha da Trindade, sendo os amarelos mais similares aos substratos presentes nas áreas de morro, e os roxos àqueles das áreas de praia. Caso a coloração tenha função protetiva nos adultos de *J. lagostoma*, essa similaridade diferencial possivelmente indicaria uma adaptação dos tipos cromáticos para ocuparem ambientes distintos ao longo da ilha. Um padrão bastante similar foi observado para o coenobitídeo *Birgus latro*, com os indivíduos vermelhos predominando na população e apresentando coloração similar aos substratos terrestres, enquanto os azuis são mais raros e exibem maior similaridade cromática aos substratos de áreas de praia (Nokelainen et al. 2018). No entanto, em todas as ilhas ocupadas por *B. latro*, indivíduos de ambos os tipos cromáticos compartilham os mesmos habitats e não sofrem predação diferencial, sugerindo que a cor não tem função protetiva na espécie (Caro e Morgan 2018). Dessa forma, a coloração de *B. latro* pode ser considerada como um caractere neutro, sem relação com diferentes aspectos da história de vida desta espécie (Caro e Morgan 2018), sendo possivelmente controlada geneticamente por uma variação mendeliana simples, com as frequências dos tipos cromáticos mantidas em equilíbrio na população (Caro 2021). Nossos dados para *J. lagostoma* indicam um mesmo cenário de neutralidade para a coloração de indivíduos adultos, possivelmente causado por variação mendeliana simples, uma vez que a proporção dos indivíduos adultos amarelos e roxos, ao longo da Ilha da Trindade, segue uma razão próxima a 3:1 (amarelo : roxo). É necessária a realização de estudos futuros para testar se a coloração dos adultos de *J. lagostoma* detém valor adaptativo e se relaciona com outros aspectos comportamentais e da história-de-vida dos animais que não foram abordados no presente estudo.

Embora *J. lagostoma* exiba diferentes tipos cromáticos ao longo de sua distribuição, ainda não sabemos se a expressão da coloração amarela ou roxa nos adultos ocorre de forma discreta ou contínua, e se resulta de processos de mudança de cor a partir do tipo cromático preto, que é exclusivo de indivíduos juvenis. Devido à alta longevidade e ao crescimento lento que caracteriza a maioria dos gecarcinídeos já estudados (Hartnoll et al. 2006b), os eventos de ecdise ao longo da ontogenia, com uma possível troca de coloração, são difíceis de serem registrados. No entanto, o predomínio do tipo amarelo em duas ilhas oceânicas (Ilha da Trindade e Ascensão, nesta última registrado por Hartnoll et al. 2009) sugere que, caso a coloração seja um caractere neutro, a maior ocorrência desse tipo cromático seja simplesmente resultado de uma maior frequência alélica ou, caso a cor possua alguma função, o tipo cromático amarelo tenha maior valor adaptativo do que o roxo nessas populações. Estudos realizados na Ilha de Ascensão sugerem que a cor amarela seja mais resistente ao estresse térmico do que a coloração roxa, principalmente durante a migração reprodutiva (Hartnoll et al. 2009). De fato, na Ilha da Trindade os caranguejos roxos são menos frequentes na Praia dos Andradas, uma área reprodutiva, com o mesmo ocorrendo no Pico do Desejado, uma área de residência de *J. lagostoma* caracterizada por maior altitude (João et al., Capítulo 2), o que evitaria grandes deslocamentos durante o período reprodutivo. Caranguejos com coloração mais escura podem apresentar carapaças mais espessas, como observado em *Menippe mercenaria* (Melnick et al. 1996), o que implicaria em uma maior retenção de calor. Da mesma forma, indivíduos do caranguejo semi-terrestre *Leptuca pugilator* se tornam mais claros quando expostos a temperaturas mais elevadas, um mecanismo capaz de controlar a temperatura corporal e reduzir o estresse térmico (Silbiger e Munguia 2008). Tais estratégias seriam adaptativas para os caranguejos terrestres, afinal, o estresse à dessecação é um problema recorrente para estes animais (Bliss e Mantel 1968; Hartnoll et al. 2009; Caro e Morgan 2018). No entanto, não existem evidências confirmando a relação entre coloração e temperatura corporal para *J. lagostoma*, requerendo estudos futuros que comparem a tolerância térmica entre os indivíduos com tipos de coloração distinto. Além disso, como *J. lagostoma* é uma espécie de hábito noturno, fica exposta a baixa intensidade de radiação solar na maior parte de sua vida, sendo passível, portanto, indicar que a pigmentação da carapaça não seja usada para o controle térmico (Caro e Morgan 2018; Caro 2021). Entretanto, esse cenário pode ser alterado durante as migrações reprodutivas dos caranguejos terrestres, quando os animais eventualmente podem ficar expostos durante as primeiras horas do dia (Adamczewska e Morris 2001).

O presente estudo é pioneiro na avaliação quantitativa da coloração de um Gecarcinidae, embora alguns trabalhos já tenham registrado a ocorrência de diferentes tipos cromáticos nos seguintes gêneros: *Cardisoma* (*C. guanhumi*, por Silva et al. 2014), *Gecarcinus* (*G. nobilii* e *G. lateralis*, por Perger e Wall 2014), *Johngarthia* (*J. cocoensis* e *J. planata*, por Perger et al. 2011; *J. oceanica*, por Perger 2019) e *Turkeyana* (*T. hirtipes* e *T. celeste*, por Ng e Shih 2014). Embora não haja relatos para outras espécies do grupo, acreditamos que esta variação de cor nos indivíduos adultos deva ocorrer em toda a família. Para *C. guanhumi*, por exemplo, a variação nos padrões de cor ocorreu ao longo da ontogenia, com os caranguejos pequenos sendo escuros e os maiores mais claros (Silva et al. 2014), similar ao encontrado aqui para *J. lagostoma*. Não há relatos de como os diferentes tipos cromáticos se distribuem entre os sexos e fases ontogenética nas demais espécies de gecarcinídeos, sendo necessário a realização de estudos para avaliar a ocorrência, distribuição e possível função desses diferentes tipos de cor para a família. Particularmente, seria interessante comparar os padrões de cor dos caranguejos terrestres de ambiente insular ou continental, que apresentam maior e menor grau de terrestrialidade, respectivamente (Guinot et al. 2018), que, consequentemente, estão sujeitos a distintas pressões de predação (Vermeij 2000). Neste sentido, apesar de ser entendido que as espécies insulares sofrem menor pressão de predação, a invasão de espécies nos ambientes oceânicos tem inserido novos potenciais predadores (Pinheiro et al. 2016), o que já tem impactado as espécies de caranguejo (Ascension Island Government 2015; Pinheiro et al. 2016; Laidre 2018; Perger 2019; Baumgartner e Ryan 2020). A introdução das espécies exóticas pode alterar a função de uma coloração generalista, selecionada para um ambiente de pouca pressão de predação, para uma coloração conspícua e que aumente a possibilidade de ser captada pelos sistemas visuais dos novos predadores (Delhey e Peters 2017). Este cenário seria especialmente preocupante para a conservação das espécies de caranguejos insulares, que apresentam alto grau de endemismo e isolamento populacional (Paulay e Starmer 2011; Pinheiro et al. 2016; Rodríguez-Rey et al. 2016; Freire et al. 2021), sendo urgente a realização de estratégias de conservação que possam quantificar e mitigar o impacto das espécies invasoras dentro dos ecossistemas de ilhas oceânicas (Veitch et al. 2019; Baumgartner e Ryan 2020).

**Agradecimentos**

Nós somos gratos à Marinha do Brasil (1º Distrito), à SECIRM (Secretaria Interministerial para os Recursos do Mar) e ao PROTRINDADE, nas pessoas dos Comandantes Felipe Santos e Vitória Régia. Os autores agradecem, também, a Isis Batistela, Nicholas Kriegler e Vanessa

Martins pelo auxílio nos trabalhos de campo. MJ e RCD agradecem a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas de mestrado (# 2019/16581-9) e de pós-doutorado (# 2019/01934-3), respectivamente. Por fim, MAAP agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela Bolsa de Produtividade de Pesquisa (# 311994/2016-4) e pelo apoio financeiro ao Projeto Caranguejos (# 404224-2016). Todas as amostras obtidas foram permitidas pelo ICMBio, por autorização emitida pelo SISBIO (# 65446-5).

**Referências**

Adamczewska AM, Morris S (2001) Ecology and behavior of *Gecarcoidea natalis*, the Christmas Island red crab, during the annual breeding migration. Biol Bull 200:305–320. https://doi.org/10.2307/1543512

Andrades R, Jackson AL, Macieira RM, et al (2019) Niche-related processes in island intertidal communities inferred from stable isotopes data. Ecol Indic 104:648–658. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.039

Ascencion Island Government (2015) *Johngarthia lagostoma* action plan. In: The Ascension Island Biodiversity Action Plan. Ascencion Island Government Conservation Department, Geogetown, Ascension Island, pp 1–5

Barrett RDH, Laurent S, Mallarino R, et al (2019) Linking a mutation to survival in wild mice. Science (80- ) 363:499–504. https://doi.org/10.1126/science.aav3824

Baumgartner NR, Ryan SD (2020) Interaction of red crabs with yellow crazy ants during migration on Christmas Island. Math Biosci 330: 108486. https://doi.org/10.1016/j.mbs.2020.108486

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. J Stat Softw 67:1–48. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Bliss DE, Mantel LH (1968) Adaptations of Crustaceans to Land: A Summary and Analysis of New Findings. Am Zool 8:673–685. https://doi.org/10.1093/icb/8.3.673

Bliss DE, Van Montfrans J, Van Montfrans M, Boyer JR (1978) Behavior and growth of the land crab *Gecarcinus lateralis* (Fréminville) in southern Florida. Bull Am Museum Nat Hist 160:112–152

Bond AB (2007) The Evolution of Color Polymorphism: Crypticity, Searching Images, and Apostatic Selection. Annu Rev Ecol Evol Syst 38:489–514.

https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095728

Bond AB, Kamil AC (2002) Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. Nature 415:609–613. https://doi.org/10.1038/415609a

Booth CL (1990) Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals. Biol J Linn Soc 40:125–163. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1990.tb01973.x

Briolat ES, Burdfield-Steel ER, Paul SC, et al (2019) Diversity in warning coloration: selective paradox or the norm? Biol Rev 94:388–414. https://doi.org/10.1111/brv.12460

Burggren WW, McMahon BR (1988) Biology of the Land Crabs. Cambridge University Press, New York

Caro T (2021) When animal coloration is a poor match. Evol Ecol 35:1–13. https://doi.org/10.1007/s10682-020-10084-8

Caro T (2018) The functional significance of coloration in crabs. Biol J Linn Soc 124:1–10. https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly021

Caro T, Cluff E, Morgan VM (2019) Colour polymorphism and protective coloration in coconut crabs. Ethol Ecol Evol 31:514–525. https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1626488

Caro T, Morgan VM (2018) Correlates of color polymorphism in coconut crabs *Birgus latro*. Zoology 129:1–8. https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.06.002

Clemente EDP, Oliveira FS, Machado MR, Schaefer CEGR (2018) Fracionamento da Matéria Orgânica dos Solos da Ilha da Trindade. Geogr Dep Univ Sao Paulo 36:48–62. https://doi.org/10.11606/rdg.v36i0.147796

Cronin TW (1986) Photoreception in Marine Invertebrates. Am Zool 26:403–415. https://doi.org/10.1093/icb/26.2.403

Cuthill IC, Allen WL, Arbuckle K, et al (2017) The biology of color. Science (80- ) 357:. https://doi.org/10.1126/science.aan0221

Darwin C (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London

Delhey K, Peters A (2017) Conservation implications of anthropogenic impacts on visual communication and camouflage. Conserv Biol 31:30–39. https://doi.org/10.1111/cobi.12834

Detto T, Hemmi JM, Backwell PRY (2008) Colouration and colour changes of the fiddler crab, *Uca capricornis*: A descriptive study. PLoS One 3:1–10. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001629

Drew MM, Harzsch S, Stensmyr M, et al (2010) A review of the biology and ecology of the Robber Crab, *Birgus latro* (Linnaeus, 1767) (Anomura: Coenobitidae). Zool Anzeiger - A J Comp Zool 249:45–67. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2010.03.001

Duarte RC, Dias GM, Flores AA V, Stevens M (2021) Different ontogenetic trajectories of body colour, pattern and crypsis in two sympatric intertidal crab species. Biol J Linn Soc 132:17–31. https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa168

Duarte RC, Flores AA V., Stevens M (2017) Camouflage through colour change: mechanisms, adaptive value and ecological significance. Philos Trans R Soc B Biol Sci 372:20160342. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0342

Duarte RC, Stevens M, Flores AAV (2018) The adaptive value of camouflage and colour change in a polymorphic prawn. Sci Rep 8:16028. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34470-z

Endler JA (1988) Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. Philos Trans R Soc London Ser B, Biol Sci 319:505–523

Fisher RA (1930) The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Claredon

Forsman A, Ahnesjö J, Caesar S, Karlsson M (2008) A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. Ecology 89:34–40. https://doi.org/10.1890/07-0572.1

Fowlie MK, Kruger O (2003) The evolution of plumage polymorphism in birds of prey and owls: the apostatic selection hypothesis revisited. J Evol Biol 16:577–583. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00564.x

Freire AS, Teschima MM, Brandão MC, et al (2021) Does the transport of larvae throughout the south Atlantic support the genetic and morphometric diversity of the Sally Lightfoot Crabs *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) and *Grapsus adscensionis* (Osbeck, 1765) (Decapoda: Grapsidae) among the oceanic islands. J Mar Syst 223:103614. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103614

Gray SM, McKinnon JS (2007) Linking color polymorphism maintenance and speciation. Trends Ecol Evol 22:71–79. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.005

Guinot D, Ng NK, Moreno PAR (2018) Review of grapsoid families for the establishment of a new family for *Leptograpsodes* Montgomery, 1931, and a new genus of Gecarcinidae H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Grapsoidea MacLeay, 1838). Zoosystema 40:547. https://doi.org/10.5252/zoosystema2018v40a26

Hartnoll RG, Baine MSP, Britton A, et al (2007) Reproduction of the Black Land Crab,

*Gecarcinus ruricola*, in the San Andres Archipelago, Western Caribbean. J Crustac Biol 27:425–436. https://doi.org/10.1651/S-2772.1

Hartnoll RG, Baine MSP, Grandas Y, et al (2006a) Population Biology of the Black Land Crab, *Gecarcinus ruricola*, in the San Andres Archipelago, Western Caribbean. J Crustac Biol 26:316–325. https://doi.org/10.1651/C-2640.1

Hartnoll RG, Broderick AC, Godley BJ, Saunders KE (2009) Population Structure of the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. J Crustac Biol 29:57–61. https://doi.org/10.1651/08-2992.1

Hartnoll RG, Broderick AC, Musick S, et al (2010) Reproduction in the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. J Crustac Biol 30:83–92. https://doi.org/10.1651/09-3143.1

Hartnoll RG, Mackintosh T, Pelembe TJ (2006b) *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837) on Ascension Island: a very isolated land crab population. Crustaceana 79:197–215

Hartnoll RG, Régnier-McKellar C, Weber N, Weber SB (2014) Return to the land; the stages of terrestrial recruitment in land crabs. Crustaceana 87:531–539. https://doi.org/10.1163/15685403-00003294

Helfman GS (1977) Copulatory Behavior of the Coconut or Robber Crab *Birgus Latro* (L.) (Decapoda Anomura, Paguridea, Coenobitidae) 1). Crustaceana 33:198–202. https://doi.org/10.1163/156854077X00106

Hughes A, Liggins E, Stevens M (2019) Imperfect camouflage: How to hide in a variable world? Proc R Soc B Biol Sci 286:. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0646

Jablonski NG, Chaplin G (2000) The evolution of human skin coloration. J Hum Evol 39:57–106. https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0403

João MCA, Kriegler N, Freire AS, Pinheiro MAA (2021) Mating strategies of the endangered insular land crab *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). Invertebr Reprod Dev 1:1–12. https://doi.org/https://doi.org/10.1080/07924259.2021.1961885

Jormalainen V, Merilaita S (1995) Differential predation on sexes affects colour polymorphism of the isopod *Idotea baltica* (Pallas). Biol J Linn Soc 55:45–68

Kelber A, Vorobyev M, Osorio D (2003) Animal colour vision - Behavioural tests and physiological concepts. Biol Rev Camb Philos Soc 78:81–118. https://doi.org/10.1017/S1464793102005985

Kettlewell H (1955) Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. Heredity (Edinb) 9:323–342

Krause-Nehring J, Matthias Starck J, Richard Palmer A (2010) Juvenile colour polymorphism in the red rock crab, *Cancer productus*: patterns, causes, and possible adaptive significance. Zoology 113:131–139. https://doi.org/10.1016/j.zool.2009.09.002

Laidre ME (2018) Coconut crabs. Curr Biol 28:R58–R60. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.11.017

Lenth R (2019) emmeans: estimated marginal means, aka Least-Squares Means

Lindstedt C, Lindström L, Mappes J (2009) Thermoregulation constrains effective warning signal expression. Evolution (N Y) 63:469–478. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00561.x

Liu HC, Jeng MS (2005) Reproduction of *Epigrapsus notatus* (Brachyura: Gecarcinidae) in Taiwan. J Crustac Biol 25:135–140. https://doi.org/10.1651/C-2499

Majerus ME., Mundy NI (2003) Mammalian melanism: natural selection in black and white. Trends Genet 19:585–588. https://doi.org/10.1016/j.tig.2003.09.003

Mckinnon JS, Pierotti MER (2010) Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution. Mol Ecol 19:5101–5125. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04846.x

Melnick CA, Chen Z, Mecholsky JJ (1996) Hardness and toughness of exoskeleton material in the stone crab, *Menippe mercenaria*. J Mater Res 11:2903–2907. https://doi.org/10.1557/JMR.1996.0367

Melo GAS (1996) Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Plêiade/FAPESP, São Paulo

Ng PKL, Shih H (2014) The systematics of the land crabs of the *Discoplax hirtipes* (Dana, 1851) species-group (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae), with description of a new species from the eastern Indian Ocean. Raffles Bull Zool Suppl 30:109–135

Nokelainen O, Maynes R, Mynott S, et al (2019) Improved camouflage through ontogenetic colour change confers reduced detection risk in shore crabs. Funct Ecol 33:654–669. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13280

Nokelainen O, Stevens M, Caro T (2018) Colour polymorphism in the coconut crab (*Birgus latro*). Evol Ecol 32:75–88. https://doi.org/10.1007/s10682-017-9924-1

Nokelainen O, Valkonen J, Lindstedt C, Mappes J (2014) Changes in predator community structure shifts the efficacy of two warning signals in Arctiid moths. J Anim Ecol 83:598–605. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12169

Palma ÄT, Orrego C, Arriagada M (2003) Crypsis in early benthic phases of Brachyuran

Decapod crustaceans in central Chile. Rev Chil Hist Nat 76:149–156. https://doi.org/10.4067/S0716-078X2003000200002

Palma AT, Steneck RS (2001) Does variable coloration in juvenile marine crabs reduce risk of visual predation? Ecology 82:2961–2967. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2961:DVCIJM]2.0.CO;2

Paulay G, Starmer J (2011) Evolution, Insular Restriction, and Extinction of Oceanic Land Crabs, Exemplified by the Loss of an Endemic *Geograpsus* in the Hawaiian Islands. PLoS One 6:e19916. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019916

Perger R (2019) A New Species of *Johngarthia* from Clipperton and Socorro Islands in the Eastern Pacific Ocean (Crustacea: Decapoda: Gecarcinidae). Pacific Sci 73:285–304. https://doi.org/10.2984/73.2.9

Perger R, Vargas R, Wall A (2011) *Johngarthia cocoensis*, a new species of Gecarcinidae MacLeay, 1838 (Crustacea, Decapoda, Brachyura) from Cocos Island Costa Rica. Zootaxa 68:57–68. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2911.1.4

Perger R, Wall A (2014) The description of a new species of the Neotropical land crab genus *Gecarcinus* Leach, 1814 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Gecarcinidae). Zookeys 435:93–109. https://doi.org/10.3897/zookeys.435.7271

Pinheiro MAA, Santana W, Rodrigues ES, et al (2016) Avaliação dos caranguejos gecarcinídeos (Decapoda: Gecarcinidae). In: Pinheiro MAA, Boos H (eds) Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC, Porto Alegre, pp 167–181

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing

Rasband (1997) Image J. Bethesda, MD: National Institutes of Health. Disponível em: . https://imagej.nih. gov/ij/

Reid DG, Abello P, Warman CG, Naylor E (1994) Size-related mating success in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). J Zool 232:397–407. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb01581.x

Rodríguez-Rey GT, Hartnoll RG, Solé-Cava AM (2016) Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837). J Exp Mar Bio Ecol 474:204–209. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.10.016

Rudh A, Rogell B, Höglund J (2007) Non-gradual variation in colour morphs of the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*: genetic and geographical isolation suggest a role for selection in maintaining polymorphism. Mol Ecol 16:4284–4294.

https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03479.x

Silbiger N, Munguia P (2008) Carapace color change in *Uca pugilator* as a response to temperature. J Exp Mar Bio Ecol 355:41–46. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.11.014

Silva C, Schwamborn R, Oliveira JL (2014) Population biology and color patterns of the blue land crab, *Cardisoma guanhumi* (Latreille 1828) (Crustacea: Gecarcinidae) in the Northeastern Brazil. Brazilian J Biol 74:949–958. https://doi.org/10.1590/1519-6984.01913

Sinervo B, Bleay C, Adamopoulou C (2001) Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard. Evolution (N Y) 55:2040–2052

Stevens M, Lown AE, Wood LE (2014a) Camouflage and Individual Variation in Shore Crabs (*Carcinus maenas*) from Different Habitats. PLoS One 9:e115586. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115586

Stevens M, Lown AE, Wood LE (2014b) Color change and camouflage in juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. Front Ecol Evol 2:1–14. https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00014

Stevens M, Párraga CA, Cuthill IC, et al (2007) Using digital photography to study animal coloration. Biol J Linn Soc 90:211–237. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00725.x

Stevens M, Ruxton GD (2012) Linking the evolution and form of warning coloration in nature. Proc R Soc B Biol Sci 279:417–426. https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1932

Todd PA, Briers RA, Ladle RJ, Middleton F (2006) Phenotype-environment matching in the shore crab (*Carcinus maenas*). Mar Biol 148:1357–1367. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0159-2

Troscianko J, Stevens M (2015) Image calibration and analysis toolbox – a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. Methods Ecol Evol 6:1320–1331. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12439

Underwood A (1997) Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge

Vannini M, Berti R, Cannicci S, Innocenti G (2003) *Cardisoma carnifex* (Brachyura): Where Have All the Babies Gone? J Crustac Biol 23:55–59. https://doi.org/10.1163/20021975-99990316

Veitch CR, Clout MN, Martin AR, et al (2019) Island invasives: scaling up to meet the challenge. IUCN, International Union for Conservation of Nature, Gland, Switzerland

Vermeij G (2000) Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? Biol J Linn Soc 70:541–554. https://doi.org/10.1006/bijl.1999.0415

Wallace A (1867) Mimicry and other protective resemblances among animals. Westminster Rev (London Ed 1:1–43

Williams ST (2017) Molluscan shell colour. Biol Rev 92:1039–1058. https://doi.org/10.1111/brv.12268

Wilson D, Heinsohn R, Endler JA (2007) The adaptive significance of ontogenetic colour change in a tropical python. Biol Lett 3:40–43. https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0574

Zar JH (2010) Bioestatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey

## Considerações Finais

Os desafios para a conservação dos crustáceos braquiúros são diversos, sobretudo nos caranguejos terrestres insulares, espécies endêmicas tão isoladas e sensíveis às modificações derivadas de impactos antropogênicos. Assim, a realização de estudos que compreendam melhor a história de vida destes animais é o primeiro passo para guiar ações conservacionistas direcionadas às espécies insulares. Neste sentido, o presente trabalho inicia a compreensão de diversos aspectos da biologia populacional de *Johngarthia lagostoma* na Ilha da Trindade, Brasil.

Este trabalho é o primeiro que realiza uma avaliação sistemática e emprega metodologias robustas para avaliar a cronologia da maturidade sexual em um caranguejo terrestre insular (Capítulo 1). Ambos os sexos, primeiramente, alcançam a maturidade sexual morfológica, a partir de mudanças na taxa de crescimento dos caracteres sexuais secundários (quelas e gonopódios dos machos e abdômen das fêmeas). Em seguida, ocorre a maturação das gônadas e a maturação funcional, quando ambos os sexos alcançam de forma síncrona todas as características para serem considerados funcionalmente maturos. O intervalo de tamanho entre todos os critérios de maturidade foi curto, em relação ao tamanho máximo atingido pela espécie, o que apresenta valor adaptativo para espécies de crescimento lento como os gecarcinídeos. Num contexto geral para a família, os caranguejos da família Gecarcinidae atingem a maturidade sexual com metade do tamanho assintótico em ambiente natural, sendo, portanto, um valor que pode ser utilizado em estimativas para espécies pouco conhecidas e de difícil amostragem.

De modo geral, os machos de *J. lagostoma* investem mais no crescimento corporal e dos quelípodos do que as fêmeas (Capítulo 2). Até o momento, na maioria das espécies da família Gecarcinidae os machos são maiores do que as fêmeas, embora acredita-se que isto pode ser um efeito de uma maior mortalidade nas fêmeas de grande porte, em virtude do estresse durante as migrações reprodutivas. O crescimento dos quelípodos, por outro lado, é um fator sob alto investimento energético em ambos os sexos, apresentando indivíduos heteroquelos e homoquelos, sendo este último o morfotipo mais frequente em toda a população. No entanto, os machos têm um investimento maior no crescimento deste apêndice, estrutura que pode ser utilizada em estratégias de cortejo e disputa macho-macho por fêmeas receptivas. Inclusive, a partir da maturidade sexual, os machos são homoquelos e heteroquelos em proporções similares. Porém, da mesma forma, os casais em cópula na Ilha da Trindade são

formados entre indivíduos pertencendo aos dois morfotipos em frequências similares. Desta forma, acredita-se que os quelípodos maiores não sejam selecionados com propósitos sexuais.

Ao longo dos distintos locais amostrados na ilha, é observada uma estruturação diferencial dos indivíduos da população durante a época reprodutiva, o que é um indício do processo de migração (Capítulo 2). Tal registro no presente trabalho corrobora com outros estudos que utilizaram espécies de gecarcinídeos insulares. Os caranguejos da Praia dos Andradas são majoritariamente adultos (> 90%), apresentando as maiores médias de tamanho da ilha, independente do sexo, com proporção similar entre machos e fêmeas reprodutivos, além de ser o único local com registro de fêmeas ovígeras. Estes fatores somados culminam na classificação desta praia como uma área reprodutiva. Por outro lado, apesar dos juvenis serem pouco observados nas populações de caranguejos gecarcinídeos, o número de jovens é relativamente maior na Praia das Tartarugas e, principalmente, no Morro do Príncipe (12,9-56,6 mm LC), onde os menores indivíduos chegam a compreender 30% dos caranguejos amostrados. Isto ocorre principalmente nas fêmeas, indicando que as adultas migram destes locais para a área reprodutiva. No Pico do Desejado, por outro lado, o número de adultos também foi bastante expressivo, indicando que os animais menores não tendem a ocupar os ambientes de maior altitude da ilha (612 m), preferindo locais de altitude moderada (136 m). Sendo assim, o Morro do Príncipe pode ser considerado como um local de adensamento de juvenis. Assim, entende-se que a Praia dos Andradas e o Morro do Príncipe são locais cruciais à proteção da espécie na Ilha da Trindade, sendo necessárias ações de manejo direcionadas para estes locais.

Os indivíduos da população foram separados em três tipos cromáticos distintos a partir dos padrões de coloração do cefalotórax (Capítulo 3). O primeiro engloba indivíduos pretos, um fenótipo característico de indivíduos de pequeno porte (LC < 30 mm). Nos maiores indivíduos, são observados caranguejos amarelos e roxos, sendo os primeiros o tipo cromático mais abundante em toda a ilha. O Morro do Príncipe, mesmo com o predomínio dos caranguejos amarelos, apresentou a maior frequência de indivíduos pretos e roxos na ilha, enquanto na Praia dos Andradas mais de 90% dos animais são do tipo cromático amarelo.

Os tipos cromáticos apresentaram similaridade cromática distinta com os substratos ocupados na ilha (Capítulo 3). Por exemplo, os indivíduos pretos apresentam coloração semelhante à dos substratos com predomínio de areia, arbustos de *Cyperus atlanticus* e terra. Assim, entende-se que a cor preta apresenta valor adaptativo para os indivíduos de pequeno porte, por se assemelharem com substratos de áreas onde os caranguejos recrutam, como a areia

das praias, e onde estão mais presentes, como os arbustos de *C. atlanticus* e a terra dos morros. Após um determinado momento, ocorre uma mudança de cor ontogenética, sendo ainda incerto afirmar qual fator controla este processo.

Estudos anteriores indicavam que os indivíduos amarelos teriam maior resistência a variações térmicas e, por isso, seriam predominantes na população. No entanto, tanto o tipo roxo quanto o amarelo foram observados em todos os locais da ilha, independente da composição vegetal e da disponibilidade de abrigo. Além disso, *J. lagostoma* apresenta hábito noturno, quando a temperatura é mais amena e os indivíduos não estão expostos a radiação solar. Assim, acredita-se que a coloração dos caranguejos roxos e amarelos não esteja sob forte seleção, podendo ser resultado de simples herança mendeliana. Assim, possivelmente o tipo de cor preto apresenta valor adaptativo para camuflagem, afinal, estudos anteriores indicam que a maior pressão de predação em caranguejos terrestres insulares ocorre nos indivíduos de menor porte. Por outro lado, nos caranguejos de grande porte, a predação é rara, o que pode explicar a ocorrência dos padrões de cor amarelo e roxo, corroborando com o que já foi descrito para outras espécies que ocupam ilhas oceânicas em cenários ecológicos similares.

Os resultados discutidos na presente dissertação abordam importantes aspectos relativos à história de vida de *J. lagostoma* num contexto geral, com outros aspectos destacando a realidade da população da Ilha da Trindade. Entretanto, é sabido que as ilhas ocupadas por *J. lagostoma* abrigam populações geneticamente desconectadas, dentro de um cenário de conectividade populacional muito improvável. Além disso, cada ambiente oceânico que a espécie habita é composto por distintas condições ambientais (p. ex. disponibilidade de água doce, ambientes montanhosos e vegetados), bem como de diferentes cenários de impactos gerados pela ocupação humana (p. ex. introdução de espécies e diminuição da qualidade de habitats). Aparentemente, a Ilha da Trindade abriga a população de *J. lagostoma* menos influenciada pelo homem e os resultados aqui apresentados podem nortear estudos futuros, os quais devem ser realizados dentro de uma perspectiva comparativa entre os diferentes ambientes insulares, para entender de fato como ocorre a estruturação da espécie. Além disso, a invasão de espécies já é recorrente na maioria das ilhas onde a espécie ocorre, não se sabendo, ao certo, o impacto gerado nas populações de *J. lagostoma*. Com isso, são necessários estudos integrados entre as diferentes ilhas oceânicas para, eventualmente, diminuir o grau de ameaça de *J. lagostoma*, que no momento é considerada como “Em Perigo” pelos órgãos ambientais brasileiros.