

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU

PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

## Mestrado

---

**Dinâmica populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus*  
(Herbst, 1785) (Crustacea: Decapoda: Aethridae) na região de  
Cananéia, extremo sul do Estado de São Paulo**

Lizandra Fernandes Miazaki  
Orientador: Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa  
Coorientadora: Dra. Sabrina Morilhas Simões



BOTUCATU  
2017

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU**

**PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA**

**Dinâmica populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus*  
(Herbst, 1785) (Crustacea: Decapoda: Aethridae) na  
região de Cananéia, extremo sul do Estado de São Paulo**

Lizandra Fernandes Miazaki

Orientador: Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa

Coorientadora: Dra. Sabrina Morilhas Simões

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

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

Miazaki, Lizandra Fernandes.

Dinâmica populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea: Decapoda: Aethridae) na região de Cananéia, extremo sul do estado de São Paulo / Lizandra Fernandes Miazaki. - Botucatu, 2017

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

1. Decapode (Crustaceo). 2. Caranguejo - Reprodução.  
3. Dinâmica populacional. 4. Sexo (Biologia). 5. Cananeia (SP).


Palavras-chave: Biologia reprodutiva; Brachyura; Crescimento; Estrutura populacional; Razão sexual.

## ATESTADO DE APROVAÇÃO - DEFESA

Atestamos que **LIZANDRA FERNANDES MIAZAKI**, RA nº: 187093-1, RG nº 48.814.301-9, expedido pela SSP, defendeu, no dia 20/02/2017, a dissertação intitulada **Dinâmica populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea: Decapoda: Aethridae) na região de Cananéia, extremo Sul do estado de São Paulo.**, junto ao Programa de Pós Graduação em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), Curso de Mestrado Acadêmico, tendo sido 'APROVADA'.

Atestamos ainda que a obtenção do título dependerá de homologação pelo Órgão Colegiado competente.

Botucatu, 20 de fevereiro de 2017



Hervaldo Mota Santos  
Supervisor Técnico de Seção  
Pós-Graduação-IBB-UNESP

*"Você não sabe que resultados virão de suas ações. Mas se você não fizer nada, não existirão resultados."*

*(Mahatma Gandhi)*

## Dedicatória

---

*Aos meus amados pai e irmão, Issamu  
Miazaki (in memoriam) e Cezar Augusto  
(in memoriam) e à minha maravilhosa mãe  
Edilaine por todo amor, apoio e dedicação.*

# Agradecimentos

---

À Deus, por tudo.

Ao meu orientador Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa, primeiramente pela oportunidade de conhecer o incrível mundo dos crustáceos, pela orientação, por ter acreditado e confiado em mim para a realização desse trabalho. Agradeço todos os ensinamentos, experiências, pelo incentivo, disponibilidade, paciência e condições oferecidas para a realização desta dissertação. É uma grande honra fazer parte da sua equipe (LABCAM). Muito obrigada por tudo professor!

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio concedido através do Projeto Temático BIOTA - FAPESP (Proc. 2010/50188-8) "*Crustáceos Decápodes: multidisciplinaridade na caracterização da biodiversidade marinha do Estado de São Paulo (taxonomia, espermiotaxonomia, biologia molecular e dinâmica populacional)*" sob a coordenação geral do Prof. Dr. Fernando L. Mantelatto (USP/RP) e do Pesquisador Principal do subprojeto "*Dinâmica populacional*" (Prof. Dr. Rogério C. Costa), no qual está inserida esta dissertação como projeto vinculado, por disponibilizar recursos para a realização de todas as coletas de campo, além de disponibilizar recursos para aquisição e equipamentos laboratoriais tão importantes na identificação dos espécimes, bem como o transporte da equipe até a região de Cananéia e pelos veículos utilizados nas coletas do projeto cedidos pela FAPESP (Proc. 1998/031134-6) sob a responsabilidade dos Profs. Titulares Adilson Fransozo, Maria Lucia Negreiros-Fransozo e Prof. Dr. Antonio Leão Castilho (IB – UNESP/Botucatu), (Proc. 2008/54398-7) sob responsabilidade do Prof. Dr. Fabio P. Foresti (DCB – UNESP/Bauru).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudo concedida nos primeiros 12 meses do mestrado e à FAPESP pela bolsa de estudo concedida (Proc. 2015/20382-0), referente ao período subsequente, tornando possível realização desse trabalho.

Ao Ministério do Meio Ambiente e ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) por conceder a licença para coletar o material nas áreas estudadas.

Aos pescadores por toda experiência, conhecimento e auxílio em todas as coletas.

Ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, base de Cananéia/SP, por disponibilizar os laboratórios de pesquisa para a mensuração dos animais amostrados.

Ao Instituto de Biociências – IB e à Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Unesp de Botucatu e ao Departamento de Zoologia.

Ao Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciência da Unesp de Bauru, o qual o LABCAM está vinculado.

À minha coorientadora Dra. Sabrina Morilhas Simões, a quem admiro muito, por todos os ensinamentos, paciência, gentileza e sugestões não só para dissertação, mas também por suas contribuições nos artigos. Pelos conselhos, incentivos e amizade. Muito obrigada Sá!

Aos amigos do LABCAM: Abner, Ana, Chuck, Dalilla, Daphine, João, Régis, Sabrina, Sarah, Woody, por toda a ajuda, mas também pela amizade dentro e fora do laboratório, pelas conversas científicas ou não, pelo companheirismo e todo os momentos de convivência ao longo desse período e aos alunos de iniciação científica.

À minha ex-orientadora Prof. Dra. Fernanda A. Alves-Costa, pelo início de orientação à minha vida científica, por me apresentar os crustáceos de uma outra perspectiva, por todo incentivo, conselhos, amizade e conversa desde a graduação.

À minha ex-coorientadora e amiga-irmã Ana Paula Freitas dos Santos, que desde o TCC não mede esforços para me ajudar não só na pesquisa, mas também na vida. Por aguentar meus desabafos científicos e pessoais. Pelos conselhos e até puxões de orelha, quando necessário. Muito obrigada Ana!

Ao amigo Gabriel Lucas Bochini (Woody), por todos ensinamentos e paciência em explicar mil vezes a mesma coisa, quando necessário, principalmente nas estatísticas da vida. Pelas correções e sugestões para o projeto e para a dissertação final e por todo companheirismo e amizade! Muito obrigada Woody's!

Ao amigo Régis Augusto Pescinelli (Reginho) por sempre estar disposto a me ajudar (mesmo de cara feia). Pelas broncas, conselhos e incentivo durante todo esse tempo. Pelas brincadeiras, conversas, desabafos e amizade.

Ao Prof. Dr. Antonio L. Castilho, ao pessoal de seu laboratório e colegas do NEBECC, por toda ajuda e parceria.

Aos meus ex-professores, seja da graduação, como do ensino fundamental e médio, dos quais muitos ainda mantenho contato, cada um contribuiu de uma forma especial para minha formação acadêmica e científica.

Às minhas queridas amigas Tatiane Vieira (Tati) e Ana Rafaela Stefanuto (Ana Power), por todos os momentos desde a graduação e por todo apoio científico, moral e emocional durante todos esses anos.

À minha mãe loira do coração Cinthia Milreu Piccirilli, por ter sido mais que minha professora do Ensino Fundamental e Médio. Por todo amor, carinho e dedicação até hoje.

À minha pequena-grande família: minha mãe, Edilaine Maria Fernandes, por sempre apoiar minhas escolhas, gostando ou não, por não medir esforços para me ajudar na realização dos meus sonhos, por sempre estar presente em todos os momentos da minha vida; minha cunhada Ingridi e meu sobrinho Nicolas por alegrarem minha vida mesmo nos momentos mais difíceis.

Aos meus amados pai e irmão, Issamu Miazaki e Cezar Augusto Marques, por todos os ensinamentos que me deixaram e por toda dedicação, enquanto foi possível. Minha eterna gratidão e saudades de vocês.

E a todos que contribuíram de forma direta e indireta, para meu crescimento pessoal e profissional durante essa jornada e na realização desse trabalho.

Muito obrigada!!!

# Sumário

---

<b>Resumo .....</b>	<b>1</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>3</b>
<b>1. Introdução.....</b>	<b>5</b>
<b>2. Objetivos.....</b>	<b>14</b>
<b>3. Material e Métodos.....</b>	<b>16</b>
<b>3.1. Caracterização da área de estudo.....</b>	<b>17</b>
<b>3.2. Amostragens dos caranguejos.....</b>	<b>18</b>
<b>3.3. Amostragem dos fatores ambientais .....</b>	<b>19</b>
<b>3.4. Análise de dados .....</b>	<b>21</b>
3.4.1 Estrutura populacional.....	23
3.4.2. Proporção sexual .....	23
3.4.3. Maturidade sexual .....	23
3.4.4. Período reprodutivo e recrutamento juvenil.....	25
3.4.5. Crescimento e Longevidade .....	25
<b>4. Resultados .....</b>	<b>27</b>
<b>4.1. Estrutura populacional .....</b>	<b>28</b>
<b>4.2. Proporção sexual.....</b>	<b>30</b>
<b>4.3. Maturidade sexual .....</b>	<b>33</b>
<b>4.4. Período reprodutivo e recrutamento juvenil .....</b>	<b>37</b>
4.4.1. Variáveis ambientais .....	39
4.4.1.1. Região do Mar Pequeno (região estuarina).....	39
4.4.1.2. Região Marinha.....	39
4.4.2. Relação com as variáveis ambientais .....	42
<b>4.5. Crescimento e longevidade dos indivíduos .....</b>	<b>47</b>
<b>5. Discussão .....</b>	<b>51</b>
<b>6. Referências.....</b>	<b>64</b>

# Resume

---



## Resumo

O caranguejo *Hepatus pudibundus* possui ampla distribuição no litoral brasileiro, é intensamente capturado como fauna acompanhante (*bycatch*) na pesca dos camarões peneídeos, mas não apresenta valor comercial. No entanto, está sujeito aos mesmos impactos causados à espécie alvo. Em vista disso, a dinâmica populacional foi investigada no presente estudo, com enfoque nos seguintes aspectos: proporção sexual, maturidade sexual morfológica e gonadal, período reprodutivo, recrutamento juvenil, crescimento e longevidade dos indivíduos. Foram realizadas coletas mensais na região de Cananéia/SP entre julho/2012 e junho/2014 em sete estações de coleta, por meio de um barco camaroeiro equipado com duas redes de arrasto do tipo “*otter trawl*”. Temperatura e salinidade da água de fundo, o teor de matéria orgânica, granulometria do sedimento e a pluviosidade foram averiguados. Foram amostrados 1.650 espécimes. Os machos apresentaram-se maiores que as fêmeas. A proporção sexual foi desviada em favor das fêmeas. O tamanho estimado para a maturidade sexual morfológica e gonadal, respectivamente ( $LC_{50}$ ) foram 42,26 mm e 48,97 mm para machos e 43,09 mm e 47,15 mm para as fêmeas. As fêmeas reprodutivas ocorreram em todo o período e os juvenis foram amostrados na maioria dos meses. Ambas as categorias demográficas correlacionaram-se positivamente com a temperatura. Os parâmetros de crescimento apresentaram diferenças entre os sexos sendo:  $LC_{\infty} = 78,91$  mm,  $k = 0,0066/\text{dia}$ ,  $t_0 = 0,0965$  para os machos e  $LC_{\infty} = 67,68$  mm,  $k = 0,0064/\text{dia}$ ,  $t_0 = 0,0032$  para as fêmeas. A longevidade foi estimada em 1,91 anos e 1,98 anos para machos e fêmeas, respectivamente. O dimorfismo sexual possivelmente está relacionado às diferenças comportamentais entre machos e fêmeas. A proporção sexual desviada a favor das fêmeas provavelmente está relacionada à diferentes taxas de crescimento e mortalidade, restrição de alimento e uso distinto do habitat por cada sexo. Os valores estimados para maturidade morfológica foram maiores para as fêmeas, o qual favorece o sucesso reprodutivo da espécie pois, fêmeas com uma maior cavidade cefalotorácica podem produzir e exteriorizar um número superior de ovos em relação às menores. Em contrapartida, para maturidade gonadal estimou-se um maior tamanho para os machos, o que também pode ser favorável à reprodução da espécie, uma vez que, machos maiores se beneficiariam quanto a proteção e manipulação das fêmeas durante a cópula. Os resultados sugerem uma reprodução e recrutamento contínuos, os quais são típicos de regiões tropicais e subtropicais quentes, corroborando com o paradigma do efeito latitudinal, bem como os parâmetros de crescimento e longevidade. Os dados apresentados fornecem um maior entendimento a respeito do ciclo de vida da espécie. Adicionalmente, visto que as redes não são seletivas, o presente estudo também disponibiliza subsídios para um possível plano de manejo e gerenciamento mais abrangente da pesca de arrasto, abordando não só os camarões, mas também as espécies acessórias.

**Palavras-chave:** Brachyura, estrutura populacional, razão sexual, biologia reprodutiva, crescimento.

# Abstract

---



## Abstract

The crab *Hepatus pudibundus* is wide distributed in the Brazilian coast. The species has no commercial value but is intensely captured as bycatch of penaeid shrimp fishery, so it suffers the same impacts of the target species. In this view, the present study investigates the population dynamics, focusing on the following aspects: sex ratio, morphological sexual maturity and gonads, reproductive period, juvenile recruitment, growth and longevity of individuals. Sampling was performed monthly in the region of Cananéia/SP, from July/2012 to June/2014 in seven stations, with a shrimping boat equipped with otter trawl nets. Temperature and salinity of the bottom water, the organic matter content, sediment granulometry and rainfall were investigated. A total of 1,650 specimens were captured. Males were larger than females. The sex ratio skewed towards females. The estimated sizes for morphological and gonadal sexual maturity ( $CW_{50}$ ) were 42.26 mm and 48.97 mm for males, and 43.09 mm and 47.15 mm for females, respectively. Reproductive females occurred throughout the studied period and juveniles were captured in most months. Such demographic categories were positively correlated with temperature. Growth parameters showed differences between sexes:  $CW_{\infty} = 78.91$  mm,  $k = 0.0066/\text{day}$ ,  $t_0 = 0.0965$  for males and  $CW_{\infty} = 67.68$  mm,  $k = 0.0064/\text{day}$ ,  $t_0 = 0.0032$  for females. Longevity was estimated at 1.91 years and 1.98 years for males and females, respectively. The sexual dimorphism found in this study is possibly related to behavioral differences between males and females. The sex ratio skewed towards females may be related to different growth and mortality rates, food restriction and different use of habitat for each sex. The estimated values for morphological maturity were higher for females, which favor the reproductive success of the species; females with a larger cephalothorax cavity can produce and externalize a higher number of eggs in relation to minors. In contrast, the size of gonadal maturity estimated was higher in males, which may also be favorable to the reproduction of the species; larger males are in advantage when protecting and manipulating the female during copulation. The results suggest a continuous reproduction and recruitment, which are typical of warm tropical and subtropical regions, corroborating the paradigm of latitudinal effect as well as the parameters of growth and longevity. The data presented provide a greater understanding of the life cycle of the species. Additionally, since trawl nets are not selective, this study also provides information for a better trawl fishery management, addressing not only the target shrimp but also the bycatch species.

**Keywords:** Brachyura, population structure, sex ratio, reproductive biology, growth.

# Introdução

---



## 1. Introdução

A região de Cananéia é singular frente às demais localidades do litoral paulista e do próprio litoral brasileiro, pois nessa região há a formação de um complexo estuarino-lagunar com abundantes precipitações, sendo irrigado por centenas de pequenos rios, formando uma mistura de águas continentais e marinhas, com salinidades que flutuam sazonalmente no decorrer do ano (Mishima *et al.*, 1985).

Essa região constitui em um dos ecossistemas estuarinos mais produtivos do mundo, no qual a intervenção humana ocorre com menor intensidade, sendo encontrada ainda, uma das maiores e menos degradadas reservas de manguezal do país (Diegues, 1987; Mendonça & Katsuragawa, 2001; Unesco, 2005).

A base econômica da comunidade local é a pesca de peixes, crustáceos e moluscos (Mendonça & Katsuragawa, 2001) e a frota pesqueira do município é dividida em duas categorias: industrial (pesca de mar-a-fora) e artesanal (pesca costeira e estuarino-lagunar) (Mendonça, 1998).

A atividade pesqueira pode acarretar em modificações na biodiversidade, especialmente em áreas litorâneas (Norse, 1993; Ellingsen, 2001), pois através desta atividade o homem retira sistematicamente organismos de populações naturais para fins comerciais e de subsistência (Yodzis, 2001), sendo a consequência da pesca excessiva, o declínio dos estoques pesqueiros (Lewison *et al.*, 2004).

Por mais que o esforço pesqueiro seja dirigido a uma espécie-alvo (ou grupo de espécies), sempre haverá a captura de outras espécies (Slavin, 1983). A pesca, especialmente aquela direcionada ao camarão, não é seletiva e captura uma grande quantidade de organismos além das espécies alvo (Hall *et al.*, 2000). Este conjunto de espécies capturadas com o recurso alvo é denominado fauna acompanhante (*bycatch*), sendo definido por Saila (1983) como a parte da captura bruta para qual não houve

direcionamento do esforço pesqueiro. Além disso, o *bycatch* pode ser total ou parcialmente aproveitado ou rejeitado (Andrew & Pepperell, 1992). No entanto, a maioria dos exemplares é devolvida ao mar morta ou debilitada, sendo estes denominados de rejeito ou descarte (Lewison *et al.*, 2004).

A pesca de camarão realizada na costa do Estado de São Paulo e águas adjacentes é uma das mais importantes para a economia pesqueira no litoral sudeste do Brasil, sendo dirigida, principalmente, ao camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) e aos camarões-rosa, *Farfantepenaeus brasiliensis* (Latreille, 1817) e *F. paulensis* (Pérez-Farfante, 1967) (Gasalla & Tomás, 1998; Severino-Rodrigues *et al.*, 2002; Fransozo *et al.*, 2016).

Dos diversos grupos zoológicos que compõem a fauna acompanhante da pesca do camarão, os crustáceos constituem o segundo em importância, tanto em biomassa, quanto em diversidade de espécies (Severino-Rodrigues *et al.*, 2002).

Os crustáceos estão distribuídos em seis classes, 13 subclasses e 47 ordens (Martin & Davis, 2001), sendo a ordem Decapoda a mais conhecida e diversificada, com cerca de 175 famílias (existentes e extintos) e mais de 15.000 espécies descritas (De Grave *et al.*, 2009; Toon *et al.*, 2009) e incluem os camarões, siris, lagostas e caranguejos que representam recursos importantes em atividades pesqueiras (Martin & Davis, 2001).

A ordem Decapoda é composta por duas subordens: Dendrobranchiata e Pleocyemata (Martin & Davis, 2001), sendo esta última caracterizada, principalmente, por seus representantes possuírem brânquias filobranquiadas ou tricobranquiadas, além de os ovos serem incubados nos pleópodos das fêmeas e os embriões eclodirem em estágio posterior à larva náuplius (Williams, 1984; Christoffersen, 1988). Segundo De Grave *et al.* (2009) a subordem Pleocyemata abrange as seguintes infraordens:

Stenopodidea, Caridea, Astacidea, Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, Achelata, Polychelida, Anomura e Brachyura.

A infraordem Brachyura é representada por aproximadamente 7.250 espécies (Davie *et al.*, 2015) e, de acordo com Sternberg (1996), constitui um dos grupos mais diversificados morfológica e ecologicamente. Segundo Melo (1996), o litoral brasileiro é composto por mais 330 espécies de Brachyura, sendo que destas, 188 ocorrem no litoral paulista (Bertini *et al.*, 2004).

O caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Figura 1) é a terceira e, por vezes, a segunda espécie mais capturada, dentre os braquiúros, como *bycatch* na pesca do camarão sete-barbas (Severino-Rodrigues *et al.*, 2002; Fracasso & Branco, 2005; Fransozo *et al.*, 2016). Pertence à família Aethridae Dana, 1851 (Ng *et al.*, 2008) e é comumente conhecido como “siri-baú”, apresenta uma distribuição geográfica ampla, com registros de ocorrência no Atlântico Ocidental, Geórgia, Golfo do México, Antilhas, Guianas e Brasil (toda a costa, desde Amapá até Rio Grande do Sul) e no Atlântico Oriental, desde Guiné até África do Sul (Melo, 1996). A espécie se distribui desde águas rasas até 160 metros de profundidade e pode ser encontrada em sedimentos lamosos, areia e sob conchas (Melo *et al.*, 1998).

Apesar da ampla distribuição e de a espécie ser capturada em grande abundância, não se tem conhecimento de que seja comercializada no Brasil (Severino-Rodrigues *et al.*, 2002; Fracasso & Branco, 2005). Os indivíduos são descartados, tanto pela pesca artesanal, como pela pesca industrial, ocasionando muitas vezes sua mortalidade (Graça-Lopes *et al.*, 2002; Severino-Rodrigues *et al.*, 2002) e conseqüentemente, interferindo na dinâmica populacional e no equilíbrio ecológico das áreas de pesca (Alverson *et al.*, 1994; Severino-Rodrigues *et al.*, 2002; Branco & Fracasso, 2004; Costa & Di Benedetto, 2009). Além disso, como os demais macrocrustáceos, esses caranguejos possuem papel

importante nos ecossistemas costeiros, pois são presas de muitos organismos carnívoros, seja no estágio larval ou na forma adulta (Teixeira & Sá, 1998).

O declínio na abundância de crustáceos prejudica as demais comunidades marinhas, pois estes animais viabilizam uma importante concentração de energia para os demais níveis tróficos, uma vez que, são capazes de realizar uma triagem no sedimento e extrair diversos recursos alimentares contidos no substrato (bactérias, protozoários, diatomáceas, fungos, meiofauna, e matéria orgânica) (Bertness, 1999). Assim, atividades antrópicas que alteram as características do ambiente prejudicam a relação deste com a riqueza de espécies locais (Ricklefs & Miller, 1999).

As comunidades bentônicas têm recebido atenção nos últimos anos, principalmente em relação às descrições ecológicas das áreas costeiras, pois tais investigações são fundamentais na avaliação de possíveis impactos ambientais (Bertini *et al.*, 2010a), o que gera a necessidade de estudos que envolvam a dinâmica populacional desses organismos, como por exemplo, *H. pudibundus*.

Os estudos relacionados a essa espécie concentram-se no litoral norte paulista, região de Ubatuba. Dentre eles destacam-se os trabalhos que abordam a distribuição e estrutura populacional (Mantelatto *et al.*, 1995a, 1995b; Lima *et al.*, 2014a), a relação do peso com a largura da carapaça, crescimento relativo e dimorfismo sexual (Mantelatto & Fransozo, 1992, 1994), maturidade sexual e ciclo reprodutivo (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999, 2000), o crescimento dos indivíduos e mortalidade (Keunecke *et al.*, 2007) e a biologia reprodutiva (Lima *et al.*, 2014b).

O período de defeso (proibição temporária da pesca) dos camarões, nas regiões Sudeste e Sul do Brasil, tem duração de 90 dias, com início no dia 1 de março e término no dia 31 de maio (IBAMA, 2008). No entanto, o referido período é fundamentado na proteção dos juvenis ou pré-adultos dos camarões-rosa (*Farfantepenaeus* spp.), em seu

processo de migração para recrutamento ao estoque adulto, uma vez que, seus estoques entraram em colapso no Sudeste e Sul do Brasil durante as décadas de 1980 e 1990 (Valentini & Pezzuto, 2006). Além disso, a pesca de arrasto é considerada uma pesca predatória, visto que, as redes não são seletivas e assim tal lei acaba auxiliando as espécies que compõem o *bycatch*, porém, não se tem informação se o defeso também é eficiente para aquelas mais abundantes.

A dinâmica populacional em crustáceos decápodes tem avaliado a densidade populacional, o período reprodutivo, o recrutamento juvenil, a distribuição etária, a proporção sexual, o crescimento dos organismos, a dispersão dos indivíduos e as taxas de natalidade e mortalidade (D’Incao, 1991; Branco *et al.*, 1994, 1999; Costa & Fransozo, 2004). Tais estudos geralmente são efetuados por meio da distribuição de frequência dos indivíduos por classes de tamanho caracterizando, desta maneira, uma população durante seu ciclo anual (Gab-Alla *et al.*, 1990).

Segundo Crew (1937) e Mayr (1939), a proporção sexual de várias espécies é controlada geneticamente. No entanto, fatores bióticos e abióticos, como a pressão ambiental, a disponibilidade de alimento, a partilha de habitat e o comportamento diferenciado entre os sexos, podem desequilibrar a teoria de proporção natural de 1:1 proposta por Fisher (1930) (Wilson & Pianka, 1963).

A estimativa do tamanho mínimo em que os indivíduos atingem a maturidade sexual pode ser considerada um dos parâmetros básicos para descrever a estrutura e a dinâmica populacional (Pinheiro & Fransozo, 1998). A maturidade sexual é compreendida por transformações morfológicas e fisiológicas pelas quais os jovens (ou indivíduos imaturos) adquirem a habilidade para produzir gametas e agir diretamente na estrutura populacional (Mantelatto & Fransozo, 1997).

O início da maturidade sexual está relacionado ao alcance de um determinado tamanho individual, que pode variar entre as populações de uma determinada espécie e, até mesmo, entre indivíduos de uma mesma população (Fonteles-Filho, 2011). A estimativa do tamanho da maturidade sexual pode ser verificada por meio da morfologia externa, da forma e da condição de desenvolvimento e funcionamento das gônadas dos caranguejos braquiúros (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999). Este assunto é de grande interesse, pois o tamanho da maturidade é um fator importante para determinar a capacidade de reprodução de uma determinada espécie (Hartnoll & Gould, 1988; Hines, 1989).

O conhecimento da biologia reprodutiva, que inclui o período reprodutivo, período de recrutamento e a maturidade sexual, é fundamental para a compreensão do ciclo de vida de organismos marinhos, para a administração e controle da pesca sustentável e para a preservação das espécies (Emmerson, 1994). Os fatores e condições ambientais que podem influenciar no padrão reprodutivo dos crustáceos marinhos são: temperatura, salinidade, luminosidade e disponibilidade de alimento (Bauer & Rivera-Vega, 1992; Bauer & Lin, 1994). Além disso, podem ser considerados de dois tipos: os fatores proximais, como por exemplo a temperatura, que influenciariam tanto no início quanto no término do período de incubação e desova; e os fatores finais (pressão seletiva), os quais determinariam a época reprodutiva, coincidindo com o período de maior disponibilidade de alimento planctônico (Sastry, 1983).

O conhecimento sobre a estrutura de uma população permite entender como ocorrem estas interações entre os seus componentes, além de auxiliar a compreensão dos padrões de distribuição dos diferentes grupos demográficos. Essas informações são de grande importância na determinação da vulnerabilidade da população à fragmentação, que pode ser resultado de um distúrbio natural ou antrópico (Ricklefs & Miller, 1999).

O estudo do crescimento em crustáceos é uma ferramenta importante para o manejo de uma população, pois constitui a base para o cálculo da taxa de crescimento, taxa de mortalidade, dinâmica populacional e gestão de estoque pesqueiro (Sheehy, 1990; Campana, 2001). Os crustáceos não possuem estruturas de aposição que possam ser usadas para se determinar a idade (King, 1995), como é observado em escamas e otólitos de peixes (Skurdal *et al.*, 1985), em conchas de bivalves (Schöne *et al.*, 2005) ou em placas genitais de ouriços do mar, que mostram anéis de crescimento anuais, ou mesmo diários (Flores *et al.*, 2010; Vogt, 2012).

Desta maneira, a determinação da idade de crustáceos em condições naturais é geralmente feita de forma indireta, utilizando-se o tamanho dos indivíduos como medida para inferir sobre a idade (Campos *et al.*, 2011), através do acompanhamento das coortes etárias resultantes da distribuição de frequência dos organismos em função do tempo (Fonteles-Filho, 2011). Nos crustáceos, os indivíduos crescem assintoticamente, com a taxa de crescimento somático decorrendo de ecdises sucessivas durante a ontogenia (Vogt, 2012). O modelo matemático proposto por von Bertalanffy (1938) tem mostrado excelência no ajuste aos pontos empíricos, sendo utilizado para expressar a relação do tamanho em função da idade, a fim de estimar o comprimento e a longevidade máxima que o organismo pode alcançar (Pinheiro & Taddei, 2005; Davanso *et al.*, 2013; Simões *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2015)

Assim, considerando a importância ecológica e a abundância de *H. pudibundus* na fauna acompanhante dos camarões peneídeos, as informações acerca desse recurso fornecem um melhor conhecimento de seu ciclo de vida e informações sobre sua dinâmica populacional no litoral sul paulista, onde há um déficit de informações sobre a espécie. Além disso, visto que, a pesca de arrasto é predatória, tais informações podem auxiliar na

elaboração de um plano de manejo e gerenciamento das áreas de pesca com maior coerência, buscando englobar também as espécies acessórias.



**Figura 1.** Vista dorsal de um exemplar de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785).

# Objetivos

---



## 2. Objetivos

O objetivo principal deste estudo foi analisar a dinâmica populacional do caranguejo marinho *H. pudibundus* na região de Cananéia, extremo sul do Estado de São Paulo.

Para isso foram averiguados os seguintes objetivos específicos:

- A proporção sexual ao longo dos meses e estações de coleta;
- O tamanho da maturidade sexual morfológica e gonadal de ambos os sexos;
- O período reprodutivo para ambos os sexos ao longo dos meses amostrados;
- O período de recrutamento juvenil;
- Crescimento dos indivíduos, com base na progressão modal para ambos os sexos;
- Longevidade para ambos os sexos.

## Material e Métodos

---



### 3. Material e Métodos

#### 3.1. Caracterização da área de estudo

O complexo Estuarino-Lagunar de Cananéia-Iguape está localizado no extremo sul da costa paulista (25°S – 48°W), sendo caracterizado por um complexo sistema hidrográfico, composto por inúmeros canais, desembocaduras e lagunas, além da formação de restingas, manguezais, morros e ilhas (Bonetti-Filho & Miranda, 1997; Ab'Saber, 2006). É limitado ao norte pelo município de Iguape, ao leste pela Ilha Comprida, a oeste pela Serra do Mar e pelas ilhas de Cananéia e do Cardoso. Apresenta duas ligações principais com o oceano, a primeira ao norte, através de um único canal (Mar Pequeno- Barra de Icapara) e a segunda ao sul, dividindo-se em dois ramos (Mar de Cananéia e Mar de Cubatão- Baía de Trapandé), os quais circundam a Ilha de Cananéia. No extremo sul do município, localiza-se a Barra do Ararapira, um canal com a largura máxima de 800m (Mendonça, 2007). É conhecido pelo seu alto grau de conservação, sendo um dos ecossistemas estuarinos mais produtivos do mundo (Diegues, 1987; Unesco, 2005).

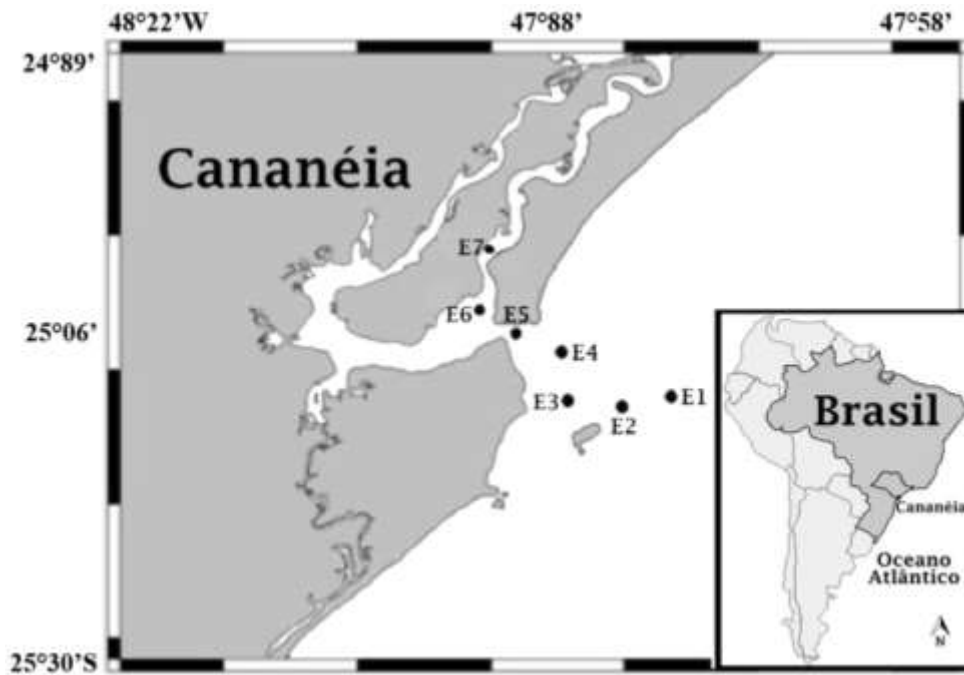
As águas da plataforma continental e oceânica, em frente à Cananéia são influenciadas principalmente pela massa de Água Tropical (AT), trazida pela Corrente do Brasil (CB), pela Água Costeira (AC) e pela Água Central do Atlântico Sul (ACAS) (Matsuura, 1986). Essas massas de água apresentam características particulares de temperatura e salinidade, além de padrões distintos de distribuição durante o inverno e o verão. A AT é caracterizada por apresentar altas temperatura e salinidade ( $t > 20^{\circ}\text{C}$  e  $s > 36$ ), enquanto a AC apresenta alta temperatura e baixa salinidade ( $t > 20^{\circ}\text{C}$  e  $s < 36$ ) e a ACAS possui temperatura e salinidade baixas ( $t < 18^{\circ}\text{C}$  e  $s < 36$ ) (Castro-Filho *et al.*, 1987).

No geral, a salinidade aumenta com a profundidade, apresentando uma acentuada haloclina em determinadas fases da maré e diminui gradativamente a meia profundidade, tornando uma coluna de água uniforme (Miranda *et al.*, 1995). Trata-se de uma região com muitos canais que apresentam um padrão hidrodinâmico, fortemente influenciado pelas correntes geradas por oscilações de micro marés, geralmente menores que 1 m e em menor proporção pela influência das descargas de água continental que entram no sistema (Tessler & Souza, 1998).

O sistema Cananéia-Iguape apresenta-se como um ambiente de baixa energia tratando-se de seu transporte de fundo, com alta resistência ao escoamento e, transporte sedimentar muito limitado, condições de baixa energia que condicionam a formação de pequenas deformações de fundo, rugosidades e características de fluxo bidirecional (Tessler & Souza, 1998).

### **3.2. Amostragens dos caranguejos**

Durante o período de julho/2012 a junho/2014 foram realizadas amostragens mensais, exceto em março/2013 e fevereiro/2014 devido a adversidades ambientais, em sete estações de coleta, sendo quatro localizadas na área marinha costeira (E1, E2, E3 e E4) e três na região do Mar Pequeno (E5, E6 e E7), em profundidades até 15 m (Figura 2).



**Figura 2.** Área marinha costeira e região do Mar Pequeno de Cananéia evidenciando as estações de coleta (E1, E2, E3, E4, E5, E6 e E7).

A captura dos indivíduos foi efetuada por meio de um barco camaroeiro equipado com duas redes de arrasto de fundo do tipo “*otter trawl*”, com as seguintes medidas: 4 m de largura de boca, 10 m de comprimento e malhas com 20 mm de distância entrenós nas mangas e corpo da rede e 18 mm de distância entrenós no ensacador. Em cada estação de coleta o esforço amostral foi de 30 minutos/arrasto, percorrendo cerca de 2 km (área amostral  $\approx 16.000 \text{ m}^2$ ). O material coletado foi separado em saco com gelo picado e devidamente identificado quanto ao local de coleta e, posteriormente, levado ao laboratório onde cada amostra foi analisada.

### 3.3. Amostragem dos fatores ambientais

Em cada estação de coleta, mensalmente, foram monitorados os seguintes fatores abióticos: temperatura e salinidade de fundo, a granulometria e a quantidade de matéria orgânica do sedimento. A profundidade de cada estação de coleta também foi monitorada.

A temperatura, salinidade e profundidade foram averiguadas por meio de uma sonda multiparâmetro (EUREKA; modelo Manta 2 – 4.0). A pluviosidade também foi averiguada mensalmente através do Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (CIIAGRO) (<http://www.ciiagro.sp.gov.br/>).

As amostras do substrato foram obtidas em cada estação de coleta com um pegador de sedimento do tipo Van Veen, com área de amostragem 0,06 m<sup>2</sup>. Para a análise da granulometria, em laboratório, cada amostra de sedimento depois de descongelada, foi seca em uma estufa à 70°C por 72 horas. Após este período, foram obtidas três subamostras de 100g de cada estação de coleta tratadas com uma solução de 250 ml de 0,2 N de NaOH em água destilada a fim de que o silte+argila se separassem do restante dos grãos. Após alguns minutos em solução, o sedimento foi lavado em uma peneira de malha 0,063 mm, eliminando os dois componentes.

Depois de retirar essa porção de sedimento, cada amostra foi levada novamente à estufa onde permaneceram por mais 24 horas à 70°C para a evaporação total da água ali existente. Posteriormente, as amostras foram submetidas a um peneiramento numa sequência de seis peneiras com os seguintes diâmetros de malha (Wentworth, 1922): > 2 mm, onde o sedimento retido foi classificado como cascalho e/ou fragmentos biodetríticos; 1[– 2 mm, areia muito grossa; 0,5[– 1 mm, areia grossa; 0,25[– 0,5 mm, areia média; 0,125[– 0,25 mm, areia fina; 0,063[– 0,125 mm, areia muito fina e <0,063 mm, silte+argila. As porções retidas em cada peneira foram pesadas em balança analítica (0,0001g) para determinar a porcentagem de cada fração granulométrica. O peso do silte+argila corresponderá à diferença dos 100g iniciais e da somatória dos pesos retidos nas peneiras acima citadas.

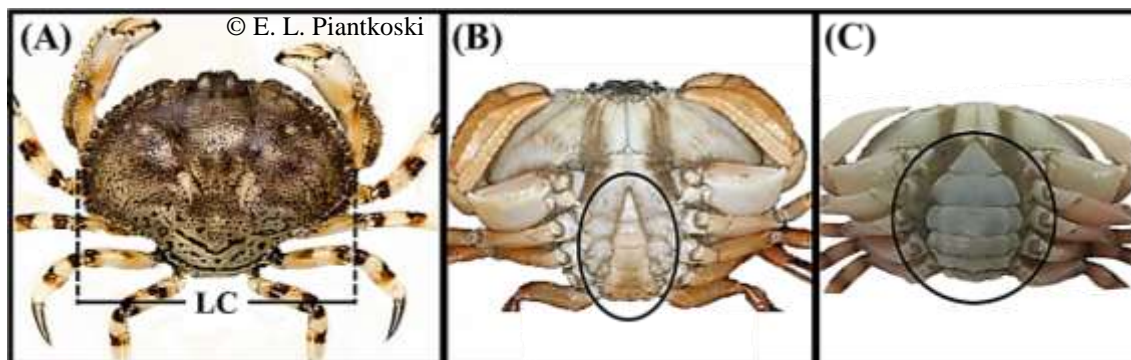
A partir da porcentagem das frações granulométricas de cada estação de coleta, calculou-se as medidas de tendência central ( $\phi$ ), que determinam a fração

granulométrica mais frequente no sedimento (Suguio, 1973). Tais valores foram calculados com base nos dados extraídos graficamente de curvas acumulativas de distribuição de frequência das amostras do sedimento, seguindo a escala phi ( $\phi$ ) e mediante a fórmula:  $M = (\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84})/3$ . As classes de phi foram convertidas nas frações granulométricas aplicando  $\log_2$ , obtendo desse modo as seguintes classes: cascalho e/ou fragmentos biodetríticos ( $<-1$ ) areia muito grossa ( $-1[- 0]$ ); areia grossa ( $0[- 1]$ ); areia média ( $1[- 2]$ ); areia fina ( $2[- 3]$ ); areia muito fina ( $3[- 4]$ ) e silte e argila ( $>4$ ) (Tucker, 1988).

Das amostras obtidas após as 72 horas iniciais em estufa, também foram retiradas 3 subamostras de 10g de cada estação de coleta para a análise do teor de matéria orgânica. Estas subamostras foram incineradas a 500°C em uma mufla por 3 horas, fazendo com que toda a matéria orgânica fosse queimada. O teor (%) de matéria orgânica (MO) presente em cada estação de coleta amostrada corresponde à diferença do peso inicial e final médio do cadinho com sedimento (Mantelatto & Fransozo, 1999a)

### 3.4. Análise de dados

Todos os caranguejos coletados foram identificados de acordo com Melo (1996), quantificados, mensurados quanto à largura da carapaça (mm) (Figura 3A) com um paquímetro (0,01 mm), pesados (g) e identificados quanto ao sexo por meio da contagem dos pleópodos e observando-se a morfologia do abdome, sendo triangular nos machos (Figura 3B), semi-ovalado nas fêmeas (Figura 3C).



**Figura 3.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). (A) Vista dorsal evidenciando a largura da carapaça (LC) mensurada. (B) Vista ventral evidenciando o formato do abdome de um macho adulto. (C) Vista ventral evidenciando o formato do abdome de uma fêmea adulta.

Os indivíduos foram considerados juvenis ou imaturos quando possuíam o abdome aderido ao esternito torácico e, as fêmeas foram consideradas ovígeras quando possuíam uma massa de ovos nos seus pleópodos. Além disso, todos os indivíduos foram dissecados para a análise macroscópica das gônadas e classificados em quatro fases em função da forma, cor e volume das gônadas na cavidade do cefalotórax: imaturo (IM); rudimentar (RU); em desenvolvimento (ED) e desenvolvido (DE), (Reigada & Negreiros-Fransozo, 2000).

As análises dos fatores bióticos e abióticos concentraram-se na região marinha (E1, E2, E3 e E4), uma vez que, houve capturas esporádicas no E5 e não houve a amostragem de espécimes nas estações E6 e E7.

As estações do ano foram agrupadas da seguinte forma: inverno I (julho/2012 a setembro/ 2012); primavera I (outubro/2012 a dezembro/2012); verão I (janeiro/2013 e fevereiro/2013); outono I (abril/2013 a junho/2013); inverno II (julho/2013 a setembro/2013); primavera II (outubro/2013 a dezembro/2013); verão II (janeiro/2014 e março/2014) e outono II (abril/2014 a junho/2014).

### 3.4.1. Estrutura populacional

Todos os espécimes mensurados foram divididos em classes de tamanho de 5 mm e gráficos de barras (histogramas) foram construídos com o objetivo de comparar visualmente a frequência da distribuição dos indivíduos nas categorias demográficas. A amplitude das classes de tamanho foi definida seguindo o método sugerido por Sturges (1926) seguindo as fórmulas:  $K = 1 + 3,32 * \log(N)$ ;  $R = X_{\text{maior}} - X_{\text{menor}}$ ;  $W = R/K$ ; onde: 'K' é número de classes, 'N' o número total de indivíduos, 'R' a variação de tamanho, 'X' é o maior e menor indivíduo da amostra e 'W' a amplitude das classes.

Inicialmente, os testes de homocedasticidade (Levene) e normalidade (Kolmogorov-Smirnov) foram realizados (Zar, 1999). Por não atenderem os pressupostos de dados paramétricos, o teste de Mann-Whitney foi utilizado para comparar o tamanho médio dos indivíduos de cada sexo, a um nível de probabilidade de 5% (Zar, 1999). Adicionalmente, para averiguar um possível dimorfismo sexual, as distribuições de frequência de tamanho de machos e fêmeas, foram comparadas pelo teste de duas amostras de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf, 1995; Castilho *et al.*, 2008).

### 3.4.2. Proporção sexual

Para verificar se a razão sexual diferiu de 1:1, ou se diferiu ao longo dos meses, utilizou-se o teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ) com nível de significância de 5% ( $p < 0,05$ ) (Sokal & Rohlf, 1995). Porém, nos meses em que o número de indivíduos amostrados foi menor que 20 ou então houve ausência de um dos sexos, não se aplicou o referido teste (Vieira, 2011).

### 3.4.3. Maturidade sexual

Para estimar o tamanho em que os indivíduos de ambos os sexos alcançam a maturidade sexual, utilizou-se o método  $L_{50}$  (Fonteles-Filho, 2011). Um método estatístico pelo qual se estima o tamanho médio em que 50% dos organismos de uma população estão adultos/maduros. A frequência relativa (%) dos adultos em classes de tamanho foi plotada em gráficos, sendo ajustada uma curva do tipo sigmoide seguindo o resultado da equação logística:  $Y = 1/(1+e^{-r(LC-LC_{50\%})})$ , na qual 'LC<sub>50%</sub>' é largura da carapaça em que 50% dos indivíduos atingem a maturidade sexual e o 'r' é inclinação da curva. O ajuste de equação foi efetuado pelo método de mínimos quadrados (Aguillar *et al.*, 1995; Vazzoler, 1996).

Para fins comparativos, no presente estudo a maturidade foi estimada de duas formas, sendo a maturidade sexual morfológica utilizando todos os espécimes (juvenis e adultos) e a maturidade sexual gonadal somente os indivíduos adultos, separadamente por sexo (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999).

Para estimar quanto tempo a espécie demora para atingir o tamanho no qual 50% dos machos e fêmeas atingiram a maturidade (morfológica e gonadal), aplicou-se os parâmetros obtidos na análise de crescimento na equação invertida de von Bertalanffy sugerida por King (1995):  $T_{LC_{50\%}} = t_0 - (1/k) \ln(1 - LC_{\infty}/LC_{50\%})$ .

Sendo, portanto, o  $T_{LC_{50\%}}$  é a idade estimada em que os indivíduos atingiram o tamanho estimado  $LC_{50\%}$ . O parâmetro de ajuste ( $t_0$ ) equivale à idade teórica que o organismo teria no tamanho zero. O coeficiente de crescimento ( $k$ ) consiste em uma medida da taxa com que o tamanho assintótico é alcançado; o tamanho assintótico ( $LC_{\infty}$ ) representa o tamanho máximo teórico que a espécie atingiria se crescesse indefinidamente e o  $LC_{50\%}$  representa largura da carapaça em que 50% dos indivíduos atingem a maturidade sexual.

#### **3.4.4. Período reprodutivo e recrutamento juvenil**

As fêmeas ovígeras juntamente com as fêmeas que possuíam gônadas desenvolvidas (DE) foram consideradas fêmeas reprodutivas (Mantelatto & Fransozo, 1999b, Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999). Assim, a análise do período reprodutivo foi expressa em relação à porcentagem de tais fêmeas em relação ao número total de fêmeas adultas amostradas em cada um dos meses (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999; Lima *et al.*, 2014b).

O recrutamento foi verificado baseando-se na porcentagem mensal de indivíduos juvenis (machos e fêmeas) em relação ao total de indivíduos amostrados.

Para testar a relação entre os fatores ambientais e a abundância absoluta das categorias demográficas foi utilizada a análise de redundância (RDA) utilizando o software R (R Development Core Team, 2013), considerando  $\alpha = 0,05$  (Ter Braak, 1996). Os resultados da RDA foram demonstrados por um gráfico bidimensional. Tal análise estatística mensura diretamente o poder de relação entre dois conjuntos de variáveis (abióticas e bióticas). As fêmeas reprodutivas e juvenis foram analisados separadamente das demais categorias demográficas, tendo em vista, que responderiam mais adequadamente aos fatores abióticos.

#### **3.4.5. Crescimento e Longevidade**

O crescimento dos indivíduos da população foi determinado pelo método de distribuição dos exemplares em classes de tamanho e estimado para ambos os sexos separadamente através do acompanhamento da progressão modal (AJMOD), utilizando o método de máxima verossimilhança para estimar os parâmetros da curva de von Bertalanffy (1938) (VBGM).

Cada sexo foi analisado separadamente para o estabelecimento das taxas de crescimento. As modas foram calculadas e ajustadas por meio do software de ajuste 'PeakFit 4.0' (PeakFit v. 4.06 SPSS Inc. for Windows Copyright 1991-1999, AISN Software Inc.), que ajusta as frequências observadas a curvas normais, de maneira que os valores da média e da moda ajustadas sejam os mesmos. Para a detecção e o cálculo dos valores centrais dos picos modais foi utilizada a opção "Automatic peak detection and fitting (I)", escolhendo o ajuste a uma curva de Gauss (normal) que é descrita pela seguinte equação:  $Y = a_0[\exp(-1/2(x-a_1)/a_2)^2]$  ( $a_0$  = amplitude,  $a_1$  = média e  $a_2$  = desvio padrão da curva).

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

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

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

# Resultados

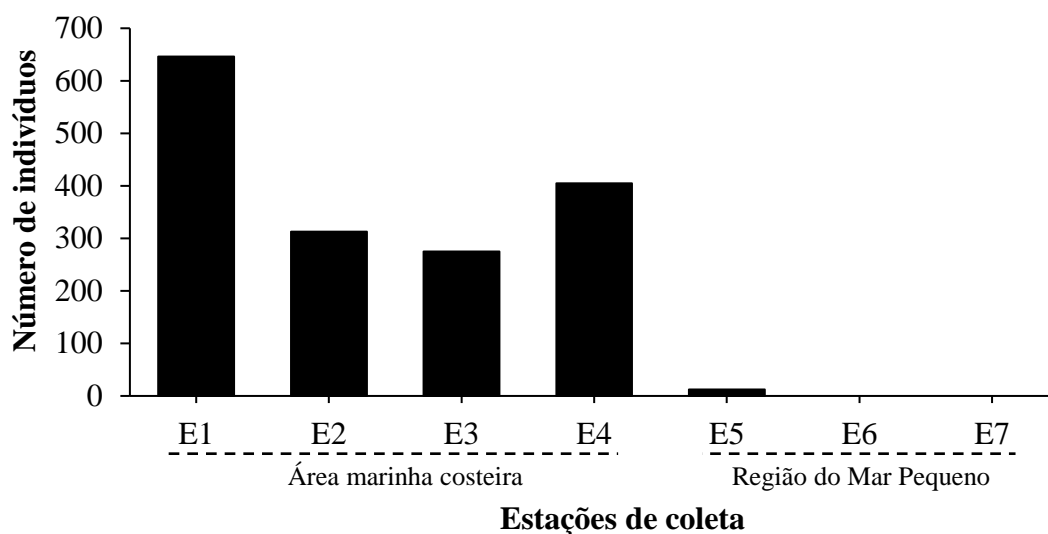
---



## 4. Resultados

### 4.1. Estrutura populacional

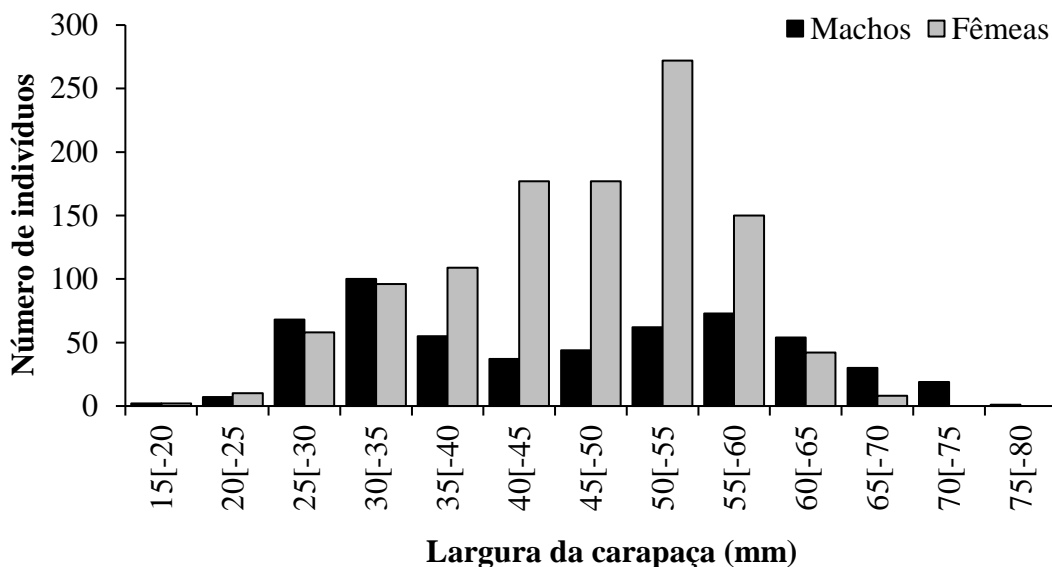
Durante todo o período de estudo foram amostrados 1650 espécimes, sendo 551 machos e 1099 fêmeas. As maiores abundâncias ocorreram nas estações de coletas E1, E2, E3 e E4, enquanto que, na E5 apenas 12 indivíduos foram capturados e nas estações E6 e E7 nenhum indivíduo foi amostrado (Figura 4).



**Figura 4.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Número de indivíduos em cada estação de coleta amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

A largura da carapaça (LC) dos machos variou entre 18,64 e 77,30 mm ( $45,80 \pm 13,82$  mm) e das fêmeas entre 18,72 e 69,60 mm ( $46,36 \pm 9,53$  mm). Não houve diferença significativa entre tamanho médio dos sexos (Mann-Whitney,  $p > 0,05$ ).

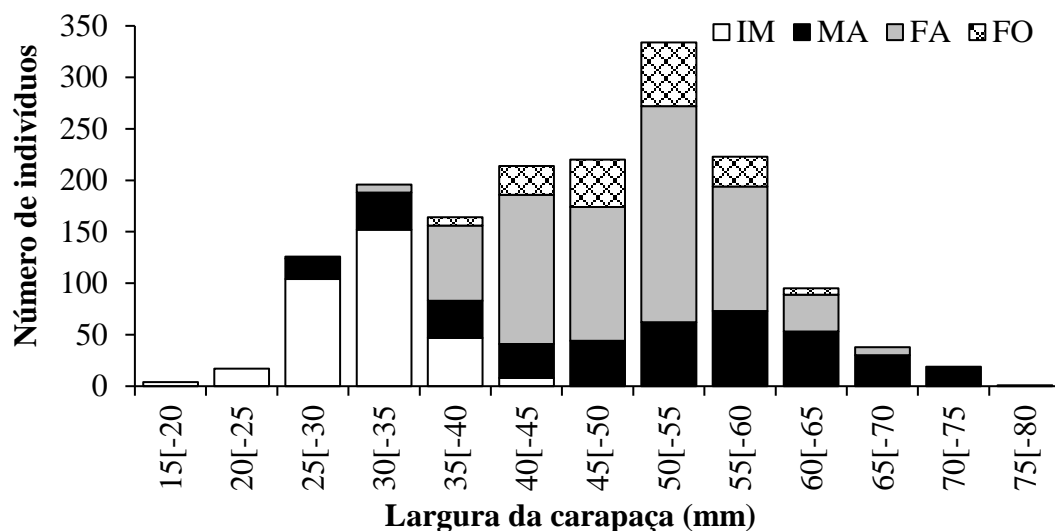
Os machos foram mais abundantes nas menores (15[–20 a 30[–35 mm) e maiores (60[–65 a 75[–80 mm) classes de tamanho. Já as fêmeas foram mais frequentes nas classes intermediárias (35[–40 a 55[–60 mm) (Figura 5). As distribuições de frequência de tamanho para fêmeas e machos foram significativamente diferentes, de acordo com o teste de duas amostras de Kolmogorov-Smirnov ( $d_{max} = 0,17$ ,  $p < 0,01$ ).



**Figura 5.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Distribuição da frequência de tamanho de machos e fêmeas amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Os juvenis (machos e fêmeas) foram amostrados nas classes de tamanho entre 15 e 45 mm, com maiores frequências nas classes de 25 a 35 mm (Figura 6). Os machos adultos distribuíram-se na maioria das classes de tamanho, com exceção das classes 15[-20 mm e 20[-25 mm, já as fêmeas adultas distribuíram-se entre as classes de 30 a 70 mm e as ovígeras entre 35[-40 mm e 60[-65 mm (Figura 6).

Os juvenis apresentaram tamanho médio de  $31,13 \pm 4,21$  mm, os machos adultos apresentaram tamanho médio de  $50,98 \pm 12,15$  mm, as fêmeas adultas não-ovígeras  $49,31 \pm 7,26$  mm e as ovígeras  $50,26 \pm 5,85$  mm (Tabela 1).



**Figura 6.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Distribuição da frequência de tamanho de juvenis (IM), machos adultos (MA), fêmeas adultas não-ovígeras (FA) e fêmeas ovígeras (FO) amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

**Tabela 1.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Abundância (N), média, desvio padrão (DP) e valores mínimo e máximo da largura de carapaça (LC) por categoria demográfica, baseada na morfologia externa, dos espécimes amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP. IM: juvenis (machos e fêmeas); MA: machos adultos; FA: fêmeas adultas não-ovígeras; FO: fêmeas ovígeras.

Categoria demográfica	N	LC (mm)		
		Média ± DP	Mín.	Máx.
IM	332	31,13 ± 4,21	18,64	44,4
MA	407	50,98 ± 12,15	25,20	77,30
FA	733	49,31 ± 7,26	28,30	69,60
FO	178	50,26 ± 5,85	36,50	63,80

## 4.2. Proporção sexual

A proporção sexual de *H. pudibundus*, durante todo o período de coleta foi desviada em favor às fêmeas (1:2), apresentando diferença estatística ( $\chi^2, p < 0,05$ ).

Houve predomínio das fêmeas durante a maioria dos meses, apontando diferenças estatísticas em janeiro/2013, fevereiro/2013, agosto/2013, novembro/2013 e janeiro/2014 ( $\chi^2, p < 0,05$ ). Os machos predominaram apenas em agosto/2012 e junho/2013, porém não houve diferença estatística (Tabela 2).

**Tabela 2.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Proporção (Teste Qui-quadrado:  $\chi^2$ ) mensal de machos e fêmeas amostrados durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Meses	Machos	Fêmeas	Total	$\chi^2$	P	Proporção (♂:♀)
jul/12	7	10	17	-	-	-
ago/12	15	14	29	0,03	0,85	1:0,93
set/12	18	20	38	0,11	0,75	1:1,11
out/12	30	34	64	0,25	0,62	1:1,13
nov/12	17	18	35	0,03	0,87	1:1,06
dez/12	8	13	21	1,19	0,27	1:1,63
jan/13	29	69	98	16,33	5,33E-05*	1:2,38
fev/13	5	26	31	14,23	1,62E-04*	1:5,20
abr/13	1	5	6	-	-	-
mai/13	1	5	6	-	-	-
jun/13	14	11	25	0,36	0,55	1:0,79
jul/13	17	23	40	0,90	0,34	1:1,35
ago/13	30	152	182	81,78	1,52E-15*	1:5,07
set/13	31	47	78	3,28	0,07	1:1,52
out/13	24	37	61	2,77	0,10	1:1,54
nov/13	74	133	207	16,82	4,12E-05*	1:1,80
dez/13	36	54	90	3,60	0,06	1:1,50
jan/14	161	276	437	30,26	3,77E-08*	1:1,71
mar/14	15	20	35	0,71	0,40	1:1,33
abr/14	2	3	5	-	-	-
mai/14	16	27	43	2,81	0,09	1:1,69
jun/14	0	102	102	-	-	-
<b>Total</b>	<b>551</b>	<b>1099</b>	<b>1650</b>	<b>182,00</b>	<b>1,77E-41*</b>	<b>1:1,99</b>

\* Valores estatisticamente diferentes ( $p < 0,05$ ). O teste não foi aplicado nos meses com amostras inferiores a 20 indivíduos ou com a ausência de um dos sexos (Vieira, 2011).

Analisando as estações de coleta, verificou-se a dominância significativa das fêmeas ( $\chi^2, p < 0,05$ ) em todas as estações, sendo que a menor proporção sexual ocorreu em E1 (1:1,44) e a maior em E4 (1:3,66) (Tabela 3).

**Tabela 3.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Proporção (Teste Qui-quadrado:  $\chi^2$ ) de machos e fêmeas por estações de coleta, amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

<b>Estações de coleta</b>	<b>Machos</b>	<b>Fêmeas</b>	<b>Total</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b>P</b>	<b>Proporção (♂:♀)</b>
E1	265	380	645	20,50	5,95E-06*	1:1,44
E2	120	193	313	17,03	3,69E-02*	1:1,61
E3	68	207	275	70,26	5,20E-13*	1:3,04
E4	87	318	405	131,76	1,69E-26*	1:3,66
E5	11	1	12	-	-	-
E6	0	0	0	-	-	-
E7	0	0	0	-	-	-
<b>Total</b>	<b>551</b>	<b>1099</b>	<b>1650</b>	<b>182,00</b>	<b>1,77E-41*</b>	<b>1:1,99</b>

\* Valores estatisticamente diferentes ( $p < 0,05$ ). O teste não foi aplicado às estações de coleta com amostras inferiores a 20 indivíduos ou com a ausência de um dos sexos (Vieira, 2011).

Dentre as classes de tamanho em que houve a predominância dos machos, a classe 65[–70 mm apresentou diferença estatística ( $\chi^2, p < 0,05$ ), onde observou-se a maior proporção a favor destes (1:0,27) (Tabela 4). Com relação às fêmeas, houve diferenças estatísticas na maioria das classes em que foram predominantes ( $\chi^2, p < 0,05$ ) (Tabela 4).

**Tabela 4.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Proporção (Teste Qui-quadrado:  $\chi^2$ ) de machos e fêmeas por classes de tamanho, amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

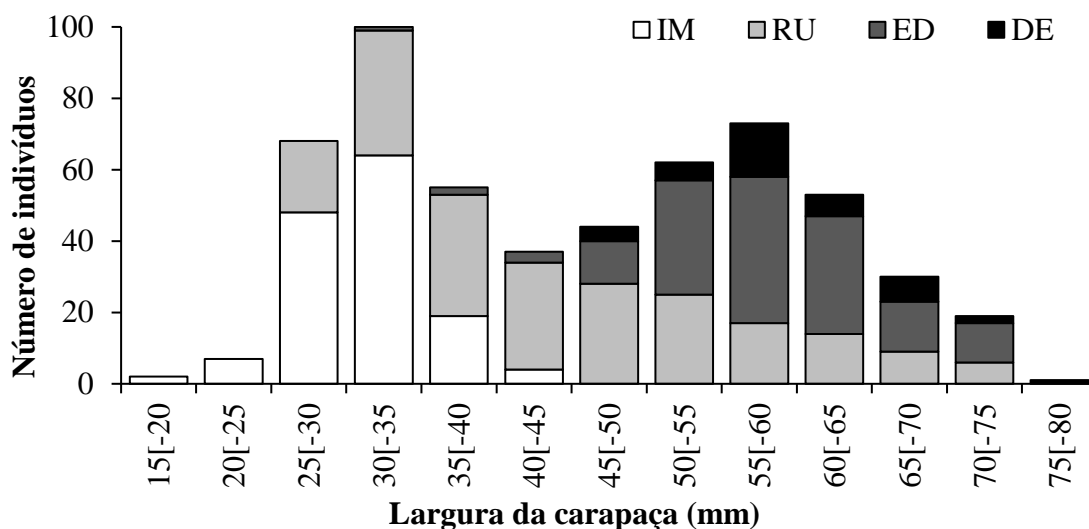
Classes	Machos	Fêmeas	Total	$\chi^2$	P	Proporção (♂:♀)
15[-20	2	2	4	-	-	-
20[-25	7	10	17	-	-	-
25[-30	68	58	126	0,79	0,37	1:0,85
30[-35	100	96	196	0,08	0,78	1:0,96
35[-40	55	109	164	17,78	0,25	1:1,98
40[-45	37	176	213	90,79	1,66E-21*	1:4,75
45[-50	44	176	220	79,20	5,61E-16*	1:4,00
50[-55	62	272	334	132,04	1,47E-26*	1:4,39
55[-60	73	150	223	26,59	2,52E-03*	1:2,05
60[-65	53	42	95	1,27	0,26	1:0,79
65[-70	30	8	38	12,74	3,59E-04*	1:0,27
70[-75	19	0	19	-	-	-
75[-80	1	0	1	-	-	-
<b>Total</b>	<b>551</b>	<b>1099</b>	<b>1650</b>	<b>182,00</b>	<b>1,77E-41*</b>	<b>1:1,99</b>

\* Valores estatisticamente diferentes ( $p < 0,05$ ). O teste não foi aplicado às classes de tamanho com amostras inferiores a 20 indivíduos ou com a ausência de um dos sexos (Vieira, 2011).

### 4.3. Maturidade sexual

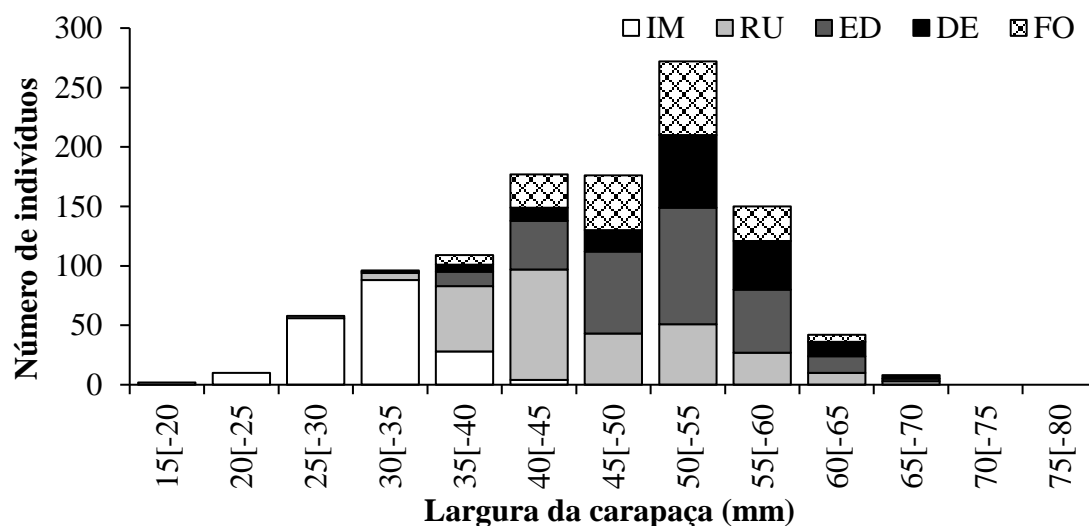
Os menores adultos, macho e fêmea, amostrados apresentaram 25,20 mm e 28,30 mm (LC), respectivamente.

Com relação ao desenvolvimento gonadal, os machos RU variaram de 25,20 a 74,70 mm ( $44,60 \pm 11,84$  mm), os machos ED apresentaram entre 34,00 e 75,05 mm ( $58,03 \pm 7,47$  mm), e os DE apresentaram tamanhos de 45,57 a 77,30 mm ( $59,65 \pm 7,28$  mm), com as maiores frequências entre as classes de tamanho 50 e 70 mm (Figura 7).



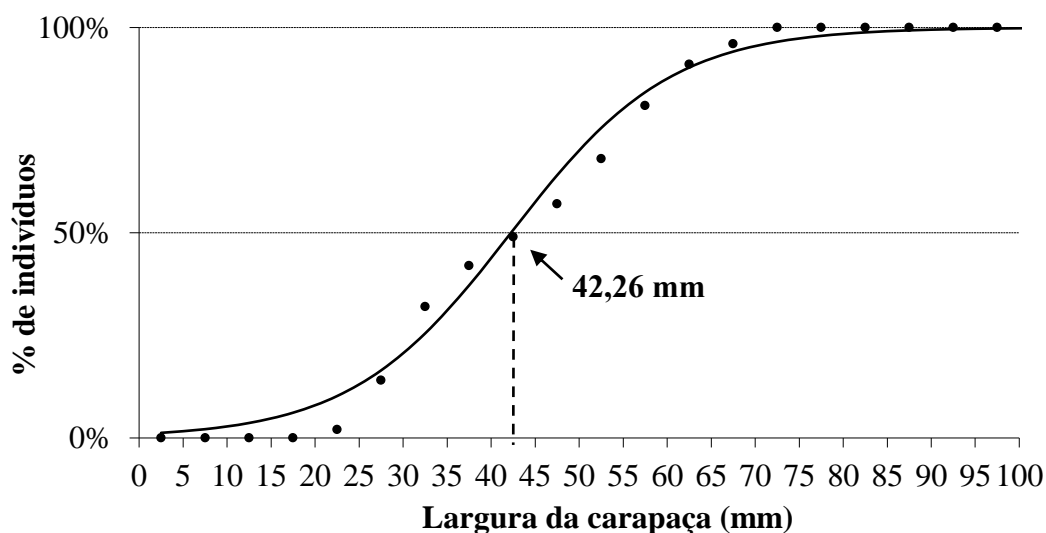
**Figura 7.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Distribuição da frequência de tamanho de machos e desenvolvimento gonadal (IM: imaturo; RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE: desenvolvido) amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Já as fêmeas RU variaram de 28,30 a 69,60 mm ( $46,10 \pm 7,58$  mm), a menor e a maior ED apresentaram 34,60 e 65,40 mm, respectivamente ( $50,74 \pm 6,11$  mm), as DE apresentaram tamanhos de 32,54 a 67,30 mm ( $52,66 \pm 6,21$  mm) e as FO 36,50 a 63,80 mm ( $50,22 \pm 5,85$  mm), com grandes abundâncias nas classes de 40 a 60 mm (Figura 8).

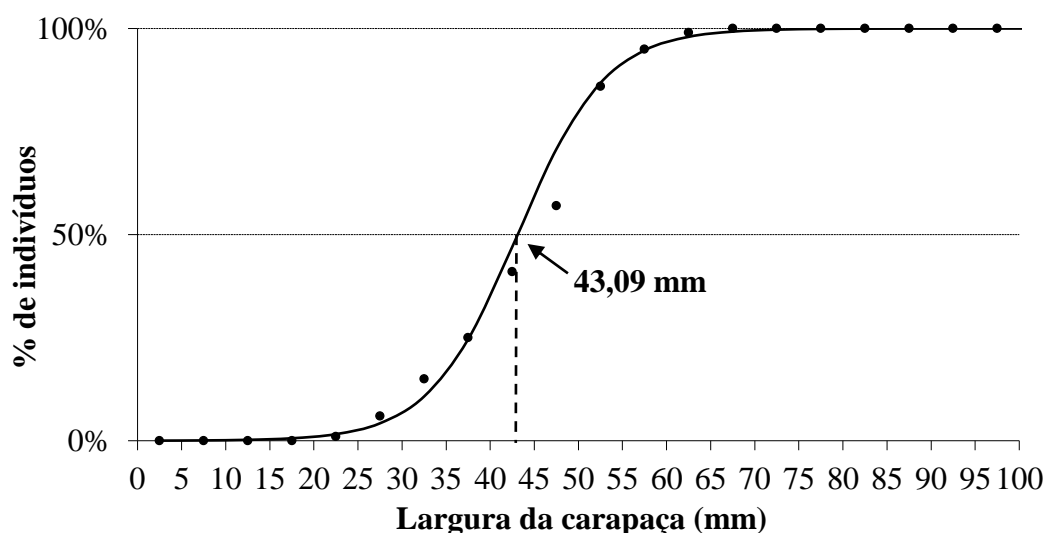


**Figura 8.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Distribuição da frequência de tamanho de fêmeas e desenvolvimento gonadal (IM: imaturo; RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE: desenvolvido; FO: fêmea ovígera) amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Ao estimar o tamanho em que os indivíduos alcançam a maturidade sexual morfológica ( $LC_{50}$ ), utilizando todas as categorias demográficas (juvenis e adultos), os valores estimados foram próximos, sendo 42,26 mm para machos (Figura 9) e 43,09 mm para as fêmeas (Figura 10).

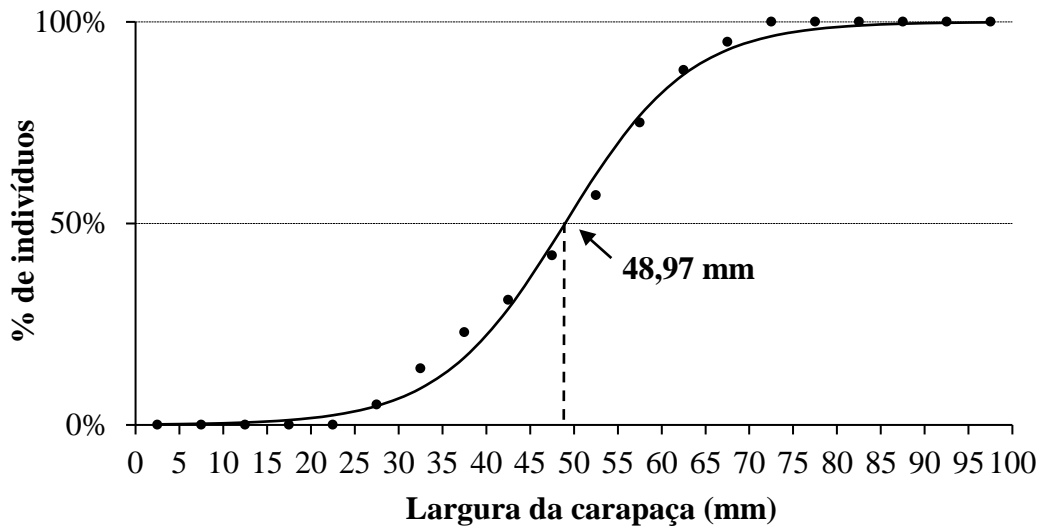


**Figura 9.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Ajuste da equação logística, indicando a largura da carapaça em que 50% dos machos alcançam a maturidade sexual morfológica na região de Cananéia/SP.

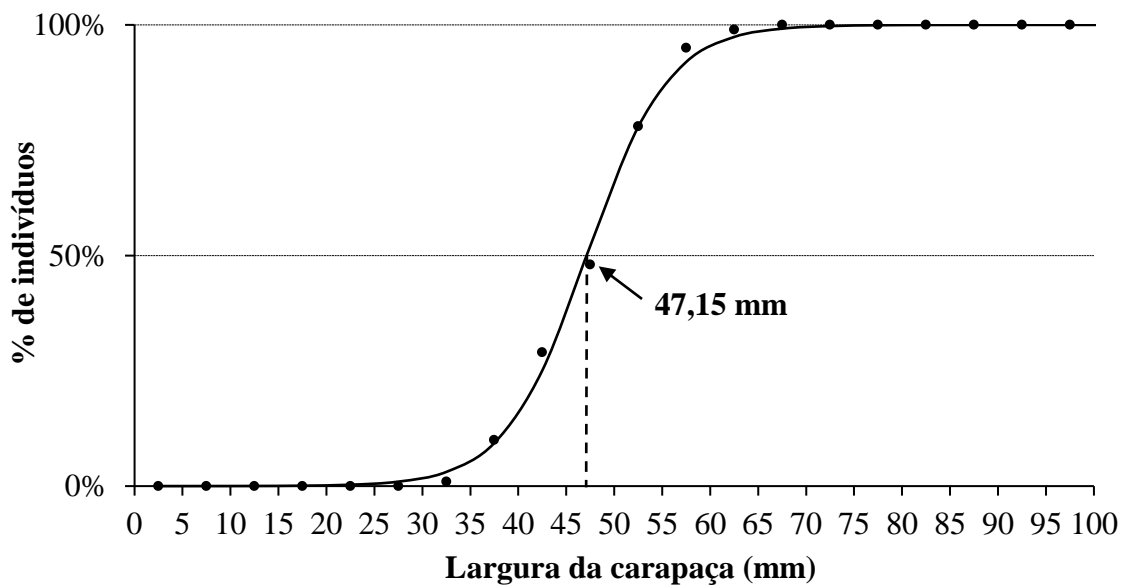


**Figura 10.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Ajuste da equação logística, indicando a largura da carapaça em que 50% das fêmeas alcançam a maturidade sexual morfológica na região de Cananéia/SP.

No entanto, ao fazer a estimativa para a maturidade gonadal, utilizando apenas os adultos, os tamanhos estimados foram superiores, sendo 48,97 mm e 47,15 mm para machos (Figura 11) e fêmeas (Figura 12), respectivamente.



**Figura 11.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Ajuste da equação logística, indicando a largura da carapaça em que 50% dos machos alcançam a maturidade sexual gonadal na região de Cananéia/SP.

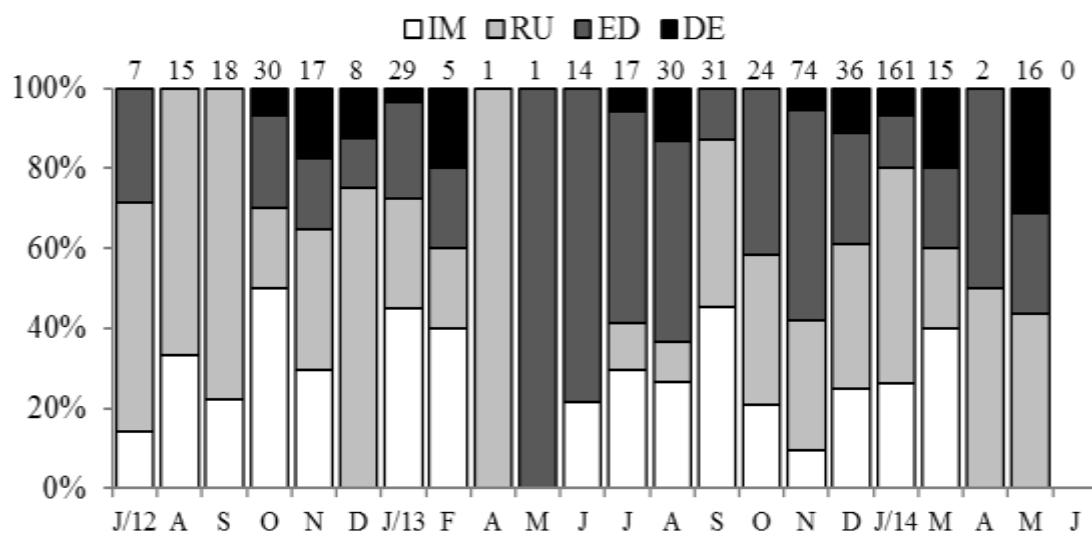


**Figura 12.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Ajuste da equação logística, indicando a largura da carapaça em que 50% das fêmeas alcançam a maturidade sexual gonadal na região de Cananéia/SP.

Considerando os parâmetros de crescimento dos indivíduos, estimou-se que os machos demoram cerca de 116 dias (3,88 meses) e 147 dias (4,90 meses) para atingirem os tamanhos encontrados para maturidade sexual morfológica e gonadal através do LC<sub>50</sub>, respectivamente. Já as fêmeas demoram em média 158 dias (5,27 meses) para alcançarem a maturidade morfológica e 186 dias (6,21 meses) para a maturidade gonadal.

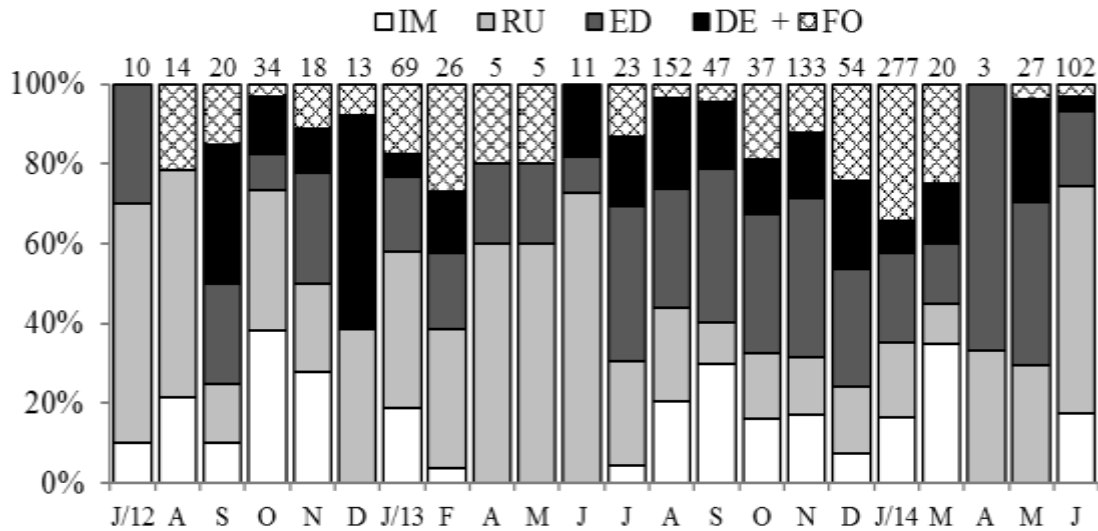
#### 4.4. Período reprodutivo e recrutamento juvenil

Durante o período de amostragem, machos (Figura 13) e fêmeas (Figura 14) foram capturados em todas as categorias demográficas. Os machos com gônadas desenvolvidas (DE), não foram amostrados em todos os meses, porém foram capturados principalmente nos meses que compõem a primavera e verão (Figura 13), com a maior abundância em janeiro/2014 (n = 11).



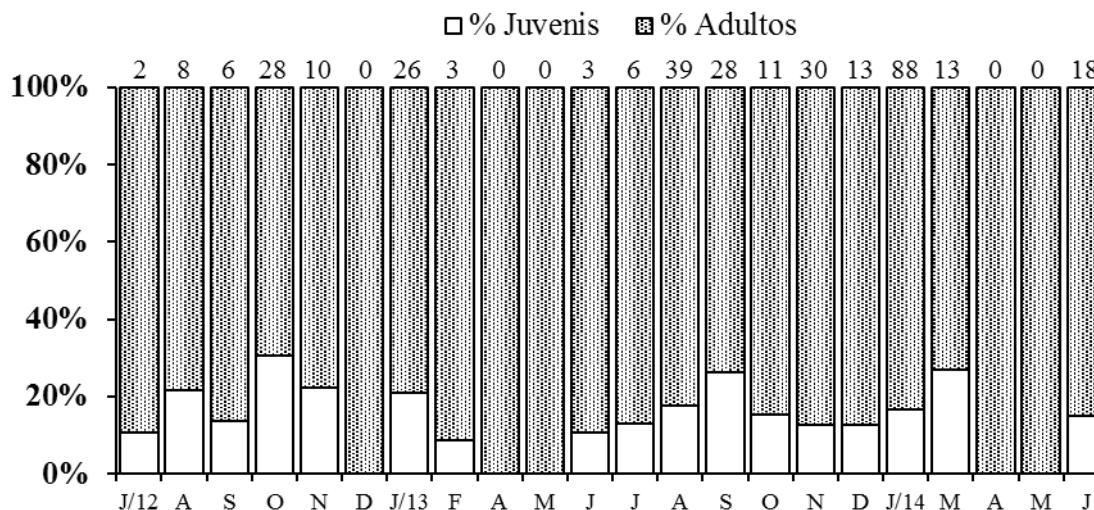
**Figura 13.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Porcentagem de machos de acordo com o desenvolvimento gonadal (IM: imaturo; RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE desenvolvido) amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

As fêmeas reprodutivas (DE+FO), com exceção de julho/2012 e abril/2014, foram amostradas durante todo o período de coleta, com as maiores porcentagens ocorrendo nos meses que compreendem a primavera e verão de ambos os anos (Figura 14).



**Figura 14.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Porcentagem de fêmeas de acordo com o desenvolvimento gonadal (IM: imaturo; RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE: desenvolvido; FO: fêmea ovígera; DE+FO: fêmeas reprodutivas) amostradas mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Os juvenis (IM) foram amostrados na maioria dos meses, exceto em dezembro/2012, abril-maio/2013 e abril-maio/2014. Os principais picos de recrutamento ocorreram em outubro/2012, setembro/2013 e março/2014 (Figura 15).



**Figura 15.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Porcentagens de juvenis (machos e fêmeas) em relação ao número total de indivíduos amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

#### 4.4.1. Variáveis ambientais

##### 4.4.1.1. Região do Mar Pequeno (região estuarina)

No estuário (estações de coleta E5, E6 e E7), a temperatura média mensal variou de  $17,85 \pm 0,08^{\circ}\text{C}$  (julho/2013) a  $30,02 \pm 0,18^{\circ}\text{C}$  (janeiro/2014), apresentando um valor médio de  $23,74 \pm 3,21^{\circ}\text{C}$ .

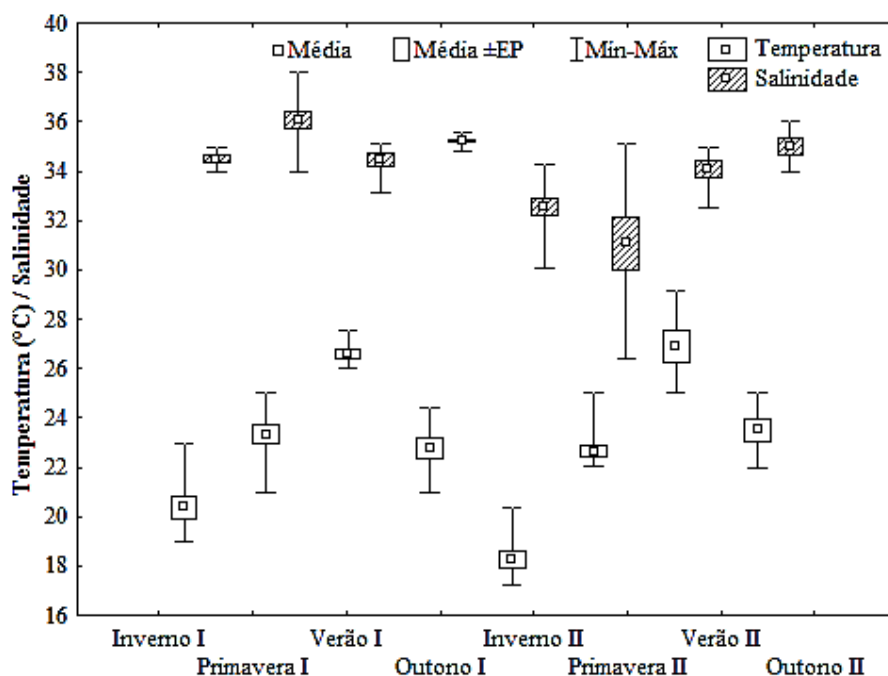
A salinidade média mensal apresentou variação de  $17,50 \pm 0,91$  (dezembro/2013) a  $34,50 \pm 3,04$  (outubro/2012), com média geral de  $27,84 \pm 5,28$ .

Com relação a granulometria, o phi apresentou menor valor no inverno II ( $2,71 \pm 0,67$ ) e o maior no outono II ( $3,57 \pm 1,82$ ). Já o teor de matéria orgânica, apresentou as menores e maiores porcentagens durante a primavera I ( $1,43 \pm 0,30\%$ ) e outono II ( $5,33 \pm 4,98\%$ ), respectivamente.

##### 4.4.1.2. Região marinha

A temperatura média mensal variou de  $17,28 \pm 0,04^{\circ}\text{C}$  (julho/2013) a  $28,64 \pm 0,41^{\circ}\text{C}$  (janeiro/2014), apresentando um valor médio de  $22,66 \pm 2,91^{\circ}\text{C}$ , com as menores e maiores temperaturas ocorrendo nos meses correspondentes ao inverno e verão, respectivamente (Figura 16).

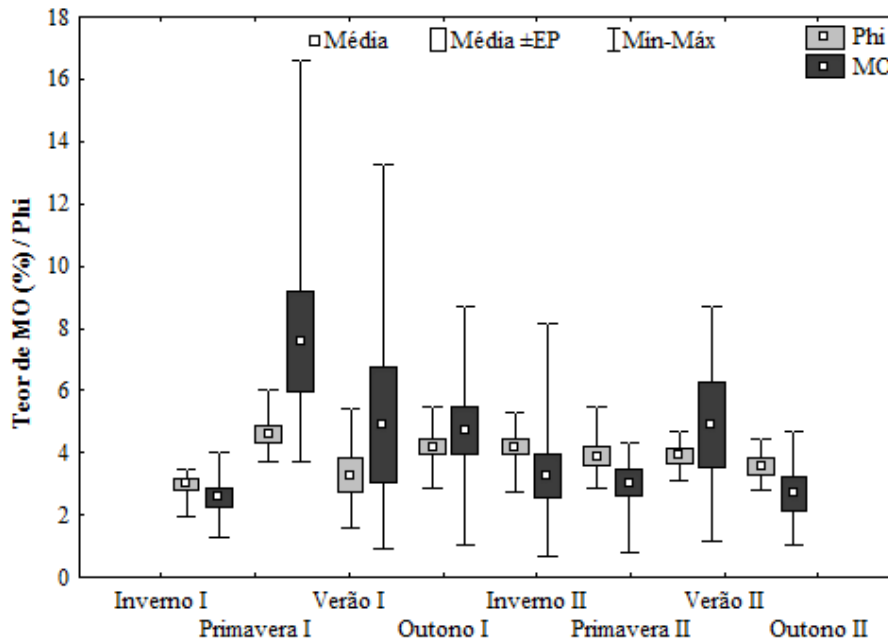
A salinidade média mensal apresentou variação de  $27,22 \pm 0,94$  (novembro/2013) a  $37,38 \pm 0,63$  (outubro/2012), com média geral de  $34,06 \pm 2,22$ . A menor média sazonal ocorreu na primavera II ( $29,42 \pm 3,36$ ) e a maior primavera I ( $36,56 \pm 1,02$ ) (Figura 16).



**Figura 16.** Variação sazonal dos valores médios, erro padrão, valores mínimos e máximos da temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) e salinidade da água de fundo amostrados mensalmente na área marinha costeira durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

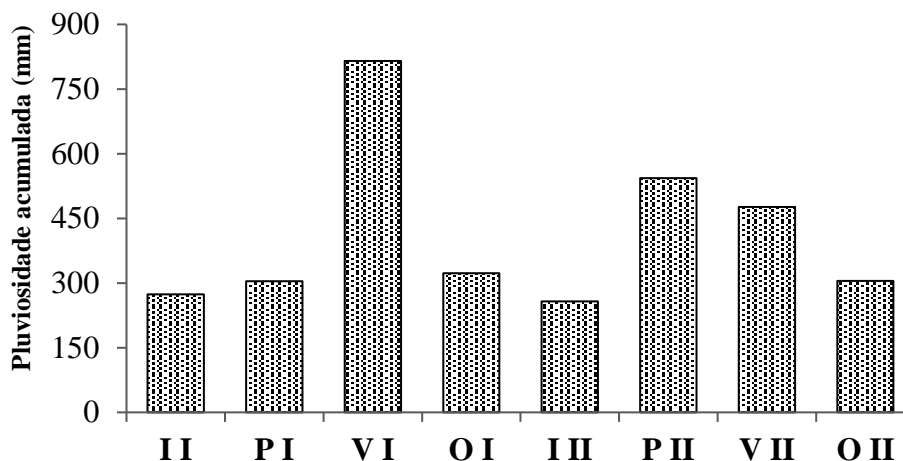
Com relação a granulometria, notou-se que o substrato é constituído por uma mistura de grãos, com predomínio de areia fina e muito fina ( $\phi$  entre 3 e 4). O valor de  $\phi$  foi menor valor no inverno I ( $2,99 \pm 0,65$ ) e mais elevado na primavera I ( $4,59 \pm 0,92$ ) (Figura 17).

Assim como o phi, os teores de matéria orgânica, foram menores e maiores durante o inverno I ( $2,57 \pm 1,02\%$ ) e primavera I ( $7,56 \pm 5,54\%$ ), respectivamente (Figura 17).



**Figura 17.** Variação sazonal dos valores médios, erro padrão, valores mínimos e máximos do teor (%) de matéria orgânica (MO) e granulometria do sedimento (phi) amostrados na área marinha costeira durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Já a pluviosidade variou de 22,64 mm (agosto/2012) a 347,73 mm (janeiro/2013), com valor médio de  $143,41 \pm 84,17$  mm, sendo o verão I (815,13 mm) a estação mais chuvosa e o inverno II (257,33 mm) a que menos houve precipitação (Figura 18).

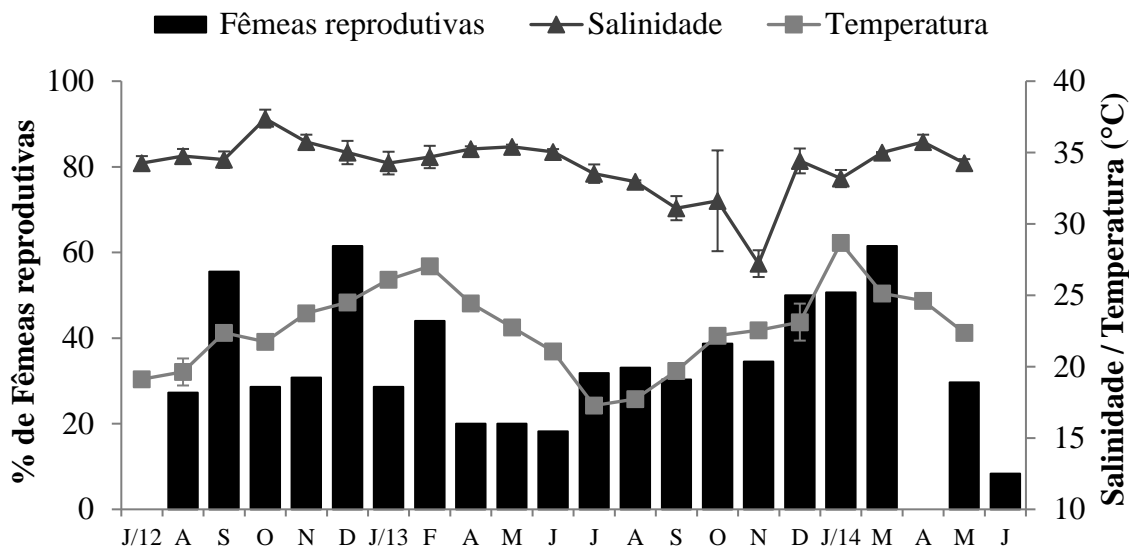


**Figura 18.** Pluviosidade acumulada sazonalmente, obtida no site <http://www.ciiagro.sp.gov.br/>, durante julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP. I I: Inverno I; P I: Primavera I; V I: Verão I; O I: Outono I; I II: Inverno II; P II: Primavera II; V II: Verão II; O II: Outono II.

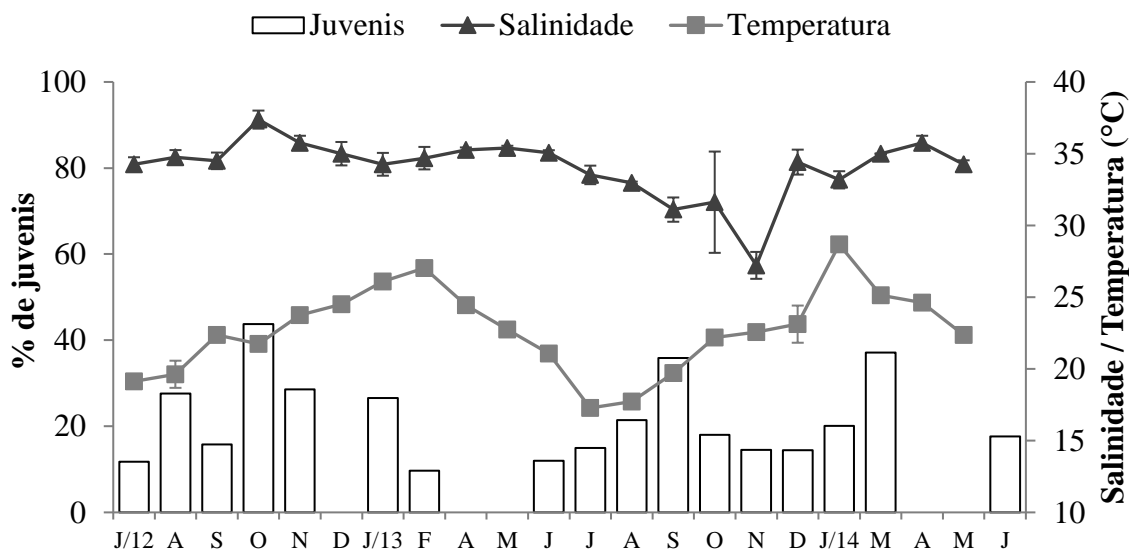
#### 4.4.2. Relação com as variáveis ambientais

As maiores porcentagens de fêmeas reprodutivas ocorreram com salinidade acima de 33 e, no segundo ano de amostragem a porcentagem apresentou um aumento sincrônico com a elevação da temperatura (Figura 19).

Com relação aos juvenis, as maiores porcentagens ocorreram entre temperaturas de  $19,71 \pm 0,53^{\circ}\text{C}$  a  $25,13 \pm 0,25^{\circ}\text{C}$  e salinidades que variaram de  $31,10 \pm 0,85$  a  $37,38 \pm 0,63$  (Figura 20).

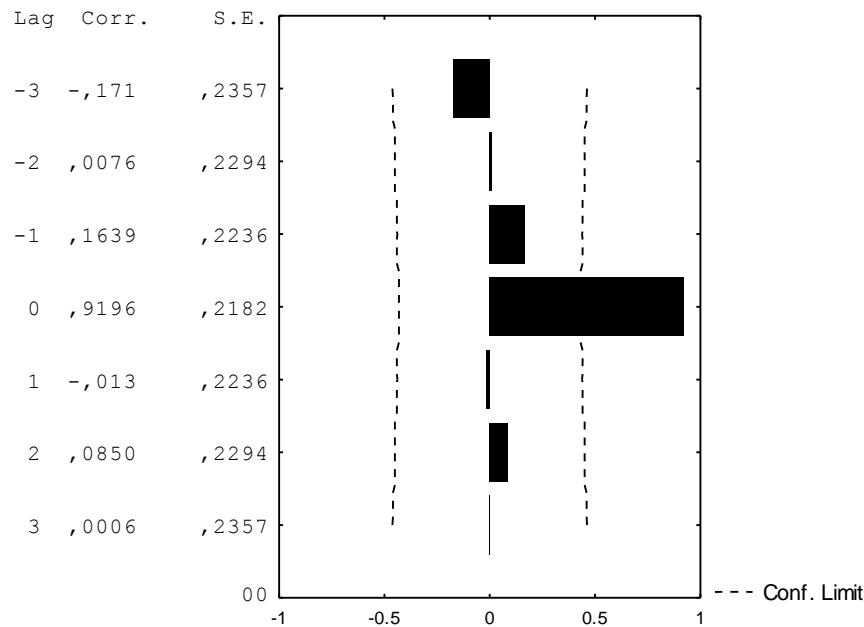


**Figura 19.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Variação mensal da porcentagem de fêmeas reprodutivas, médias e desvio padrão da temperatura (°C) e salinidade da água de fundo amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.



**Figura 20.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Variação mensal da porcentagem de juvenis (machos e fêmeas), médias e desvio padrão da temperatura (°C) e salinidade da água de fundo amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

As fêmeas reprodutivas correlacionaram positivamente com os juvenis no tempo 0 (zero) (Correlação Cruzada,  $p < 0,05$ ), ou seja, nos períodos com o aumento de fêmeas reprodutivas também verificou-se o incremento de juvenis (Figura 21).



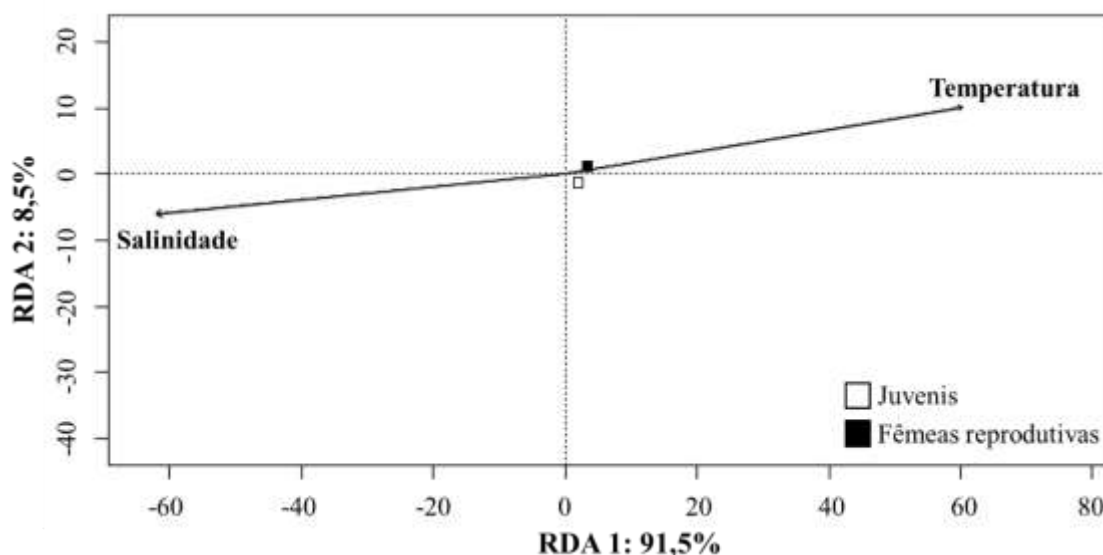
**Figura 21.** Resultados obtidos a partir da análise de Correlações Cruzadas (Séries Temporais) entre fêmeas reprodutivas e juvenis amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP. Lag.: tempo; Corr.: valor da correlação; S.E.: erro padrão; Conf. Limit.: limite de confiança.

Indicados pela análise de redundância (RDA), a relação entre a abundância de fêmeas reprodutivas e juvenis e os fatores ambientais foram representadas pelo primeiro e segundo eixo. A temperatura e a salinidade correlacionaram significativamente ( $p < 0,05$ ) com a abundância de tais categorias (Tabela 6; Figura 22). O primeiro eixo do gráfico *biplot* (RDA 1) explicou 91,5% da variância total dos dados, enquanto o RDA 2 explicou apenas 8,5%, apresentando, para ambas as categorias, correlação positiva com a temperatura e negativa com a salinidade (Figura 22).

**Tabela 6.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Resultados da Análise de Redundância (RDA) entre os fatores ambientais e a abundância de fêmeas reprodutivas e juvenis amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Eixos	Proporção explicada	Fatores ambientais	Variância explicada (RDA 1)	Variância explicada (RDA 2)	$r^2$	$P$
RDA 1	91,5 %	Temperatura	0,986	0,166	0,090	0,014*
RDA 2	8,5 %	Salinidade	-0,995	-0,097	0,093	0,043*
		Phi	0,865	0,501	0,019	0,468
		Matéria orgânica	0,989	0,148	0,007	0,700
		Pluviosidade	0,999	0,033	0,000	0,986

\* Valores significativos estatisticamente ( $p < 0,05$ ).



**Figura 22.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). *Biplot* a partir da Análise de Redundância (RDA), demonstrando a relação entre as variáveis ambientais significativas ( $p < 0,05$ ) e a abundância de fêmeas reprodutivas e juvenis amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

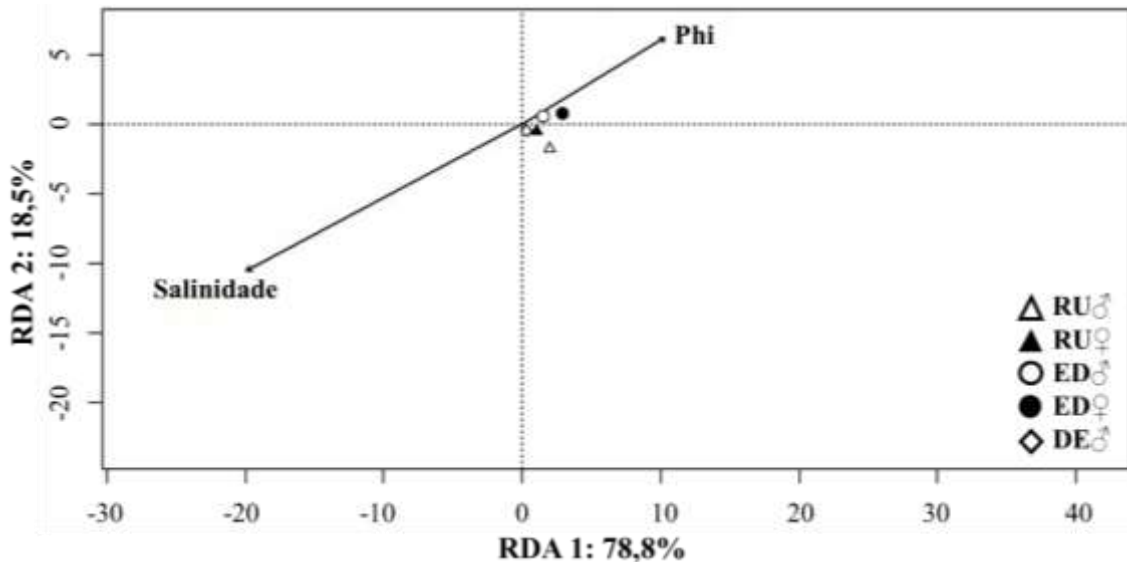
De acordo com a RDA, a relação entre as variáveis ambientais e a abundância das demais categorias demográficas, é representada por dois eixos (Tabela 7; Figura 23). O primeiro eixo (RDA 1) do gráfico *biplot* explicou 78,8% da variância total dos dados, enquanto o segundo (RDA 2) explicou 18,5%. Nesta análise, apenas a salinidade de fundo e o phi apresentaram relações significativas com a abundância das categorias ( $p < 0,05$ ),

sendo que a salinidade apresentou uma correlação negativa, enquanto o phi, uma relação positiva com estas (Figura 23).

**Tabela 7.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Resultados da Análise de Redundância (RDA) entre os fatores ambientais e a abundância das categorias demográficas de machos (rudimentar, em desenvolvimento e desenvolvido) e fêmeas (rudimentar e em desenvolvimento) amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP.

Eixos	Proporção explicada	Fatores ambientais	Variância explicada (RDA 1)	Variância explicada (RDA 2)	$r^2$	$P$
RDA 1	78,8 %	Temperatura	0,212	-0,977	0,063	0,072'
RDA 2	18,5 %	Salinidade	-0,885	-0,466	0,271	0,001*
		Phi	0,855	0,518	0,077	0,033*
		Matéria orgânica	0,946	-0,324	0,014	0,501
		Pluviosidade	0,787	0,616	0,022	0,412

\* Valores significativos estatisticamente ( $p < 0,05$ ).

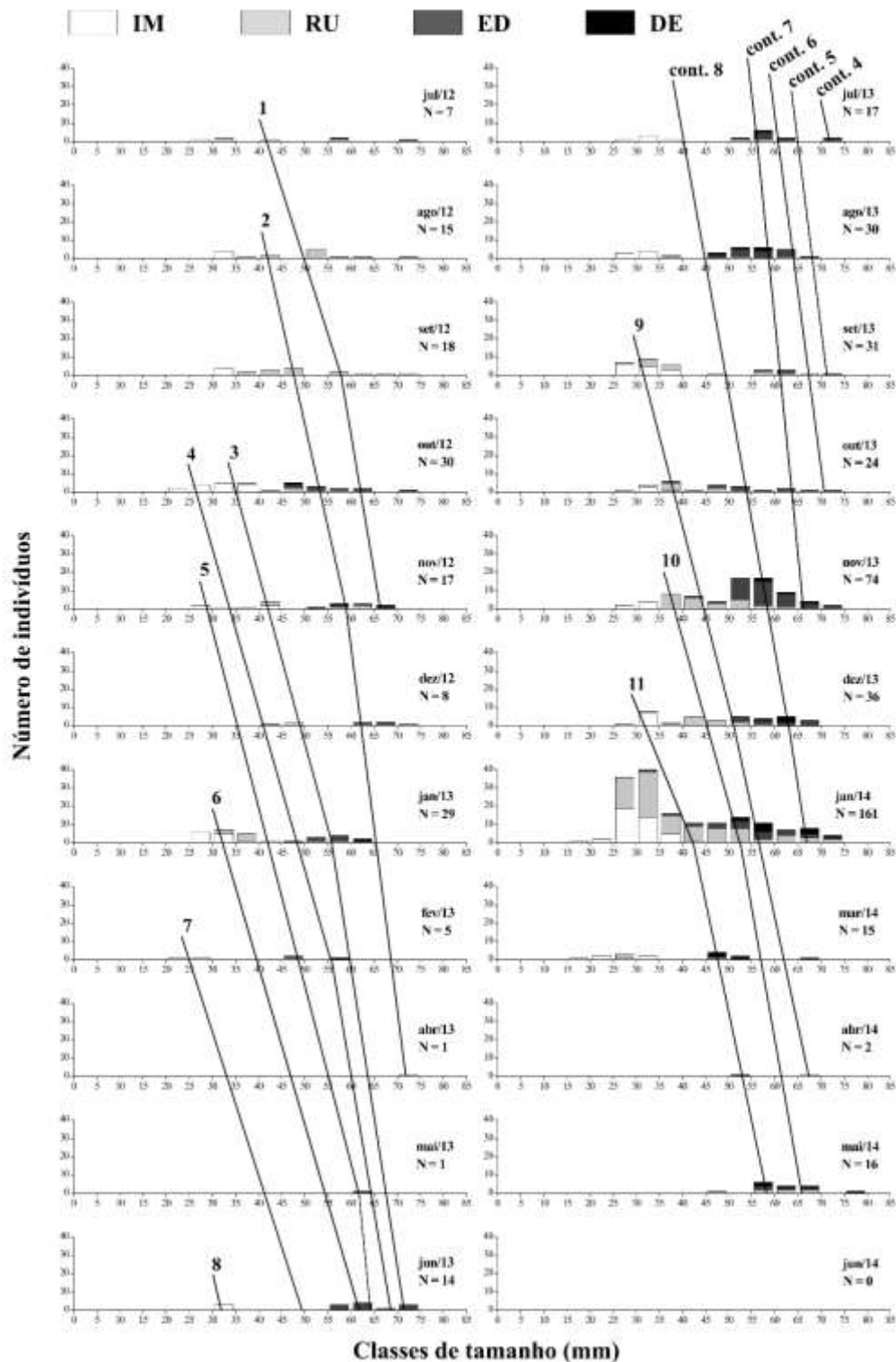


**Figura 23.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). *Biplot* a partir da Análise de Redundância (RDA), demonstrando a relação entre as variáveis ambientais significativas ( $p < 0,05$ ) e a abundância das categorias demográficas (RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE: desenvolvido) amostradas mensalmente durante o período de julho/12 a junho/14 na região de Cananéia/SP.

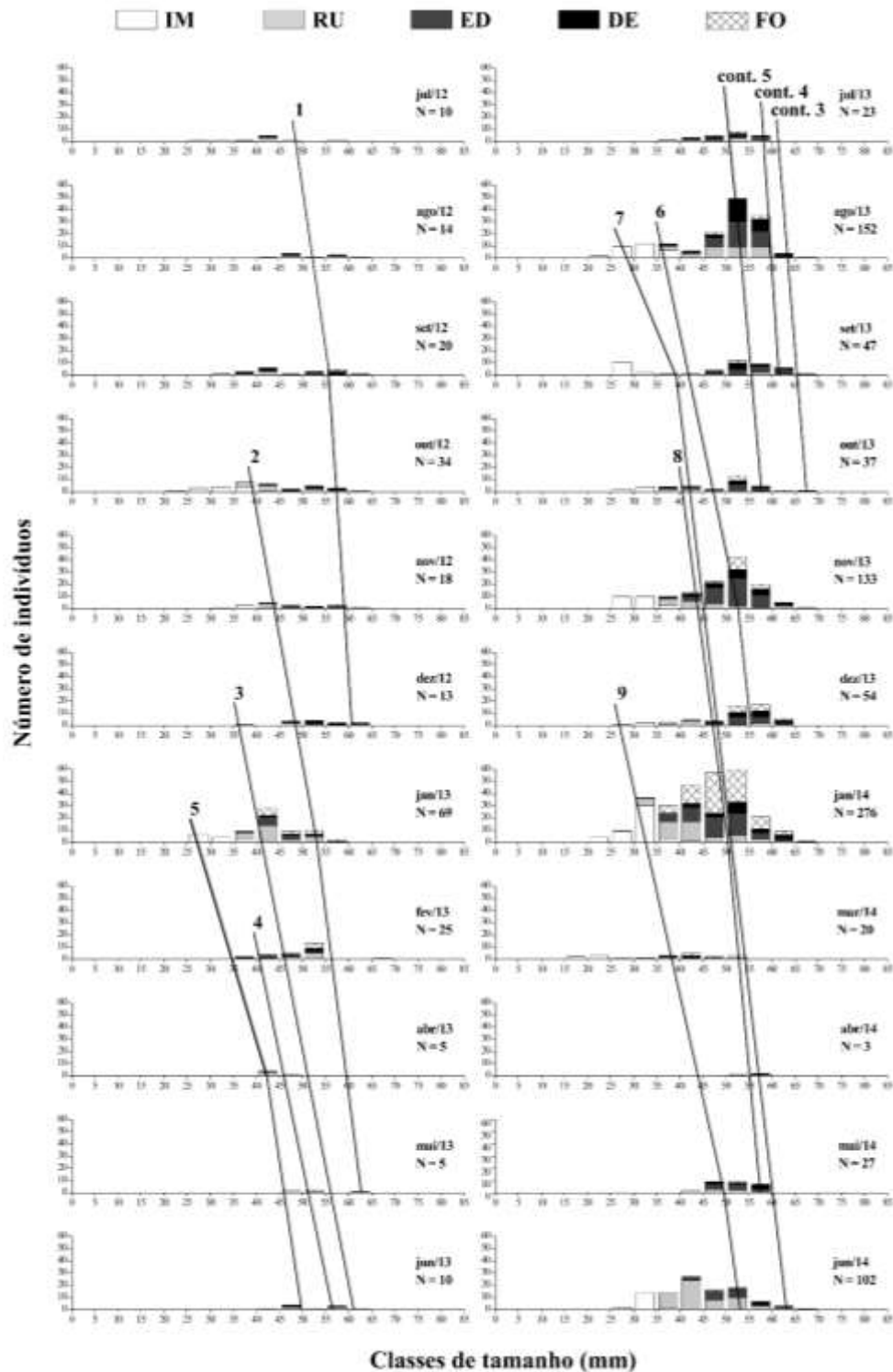
#### 4.5. Crescimento e longevidade dos indivíduos

Foram selecionadas onze coortes para os machos (Figura 24) e nove para as fêmeas (Figura 25) para a composição das curvas de crescimento. A curva média, agrupando as curvas das coortes de cada sexo, resultou em estimativas de  $LC_{\infty} = 78,91$  mm,  $k = 0,0066/\text{dia}$  (2,41/ano),  $t_0 = 0,0965$  para os machos e  $LC_{\infty} = 67,68$  mm,  $k = 0,0064/\text{dia}$  (2,34/ano),  $t_0 = 0,0032$  para as fêmeas (Figura 26).

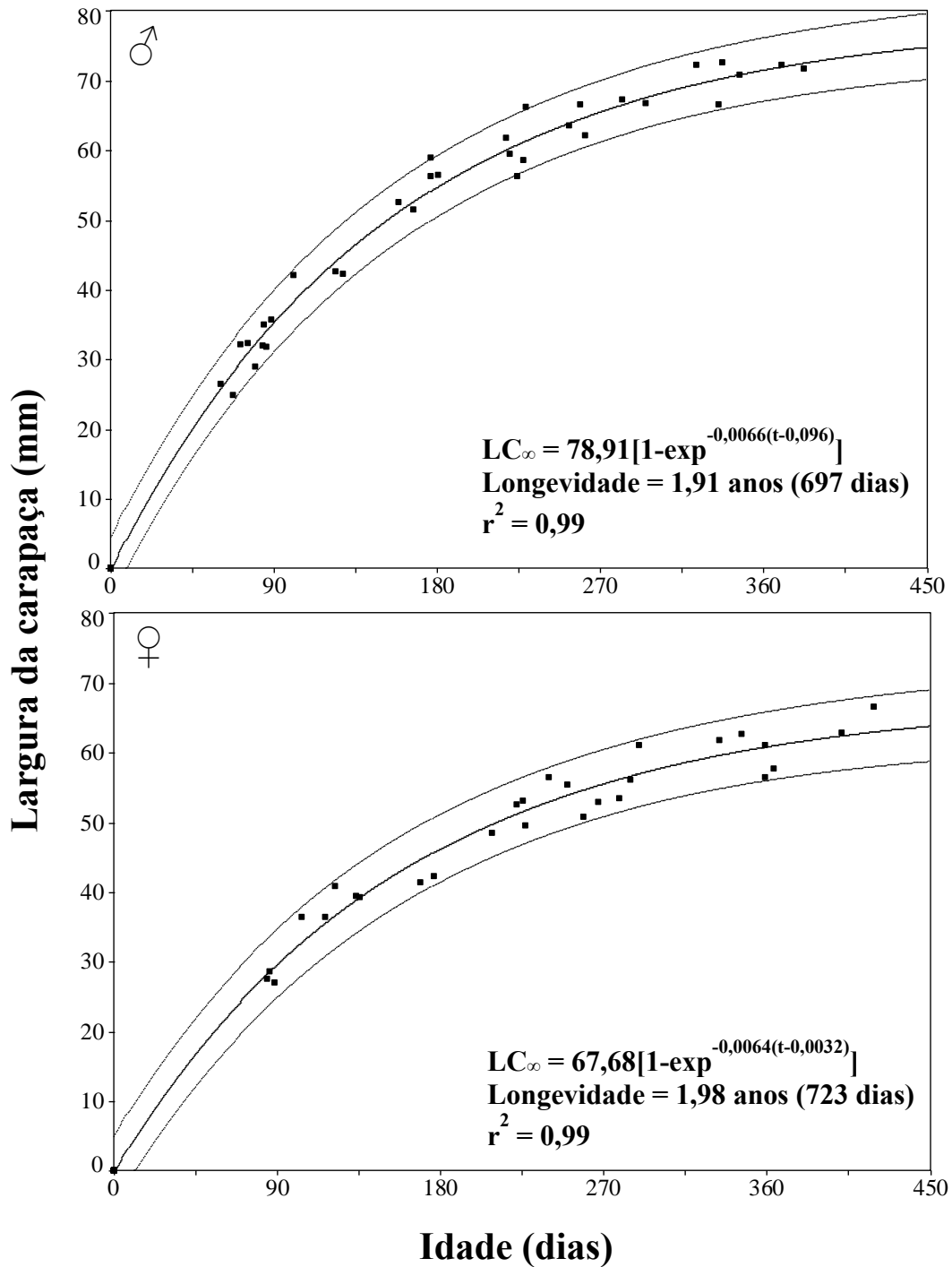
A longevidade máxima ( $t_{\text{máx}}$ ) foi estimada em 697 dias (1,91 anos) e 723 dias (1,98 anos) para machos e fêmeas respectivamente. A comparação estatística (Teste F) entre as curvas estimadas para ambos os sexos demonstrou diferenças significativas ( $F_{\text{calc}} = 79,56 < F_{\text{tab}} = 2,73$ ).



**Figura 24.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Distribuição dos machos em classes de tamanho (5 mm) de acordo com o desenvolvimento gonadal (IM: imaturo; RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE desenvolvido), amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 em Cananéia/SP. Linhas em negrito representam as coortes selecionadas durante o período de estudo que descrevem o crescimento dos indivíduos.



**Figura 25.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Distribuição das fêmeas em classes de tamanho (5 mm) de acordo com o desenvolvimento gonadal (IM: imaturo; RU: rudimentar; ED: em desenvolvimento; DE: desenvolvido; FO: fêmea ovígera) amostradas mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 em Cananéia/SP. Linhas em negrito representam as coortes selecionadas durante o período de estudo que descrevem o crescimento dos indivíduos.



**Figura 26.** *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785). Curvas de crescimento e parâmetros da equação de von Bertalanffy estimados separadamente para machos e fêmeas amostrados mensalmente durante o período de julho/2012 a junho/2014 na região de Cananéia/SP. A linha central é a média e as linhas externas são os intervalos de predição (95%).

# Discussão

---



## 5. Discussão

A preferência de *H. pudibundus* por salinidades altas foi comprovada, visto que, não houve a captura de nenhum indivíduo na região estuarina. Fracasso & Branco (2005) na região da Armação do Itapocoroy (SC) e Moreira *et al.* (1988) na região de Santos e São Vicente (SP), também não amostraram a espécie nos estuários. Adicionalmente, assim como na estação de coleta E5, a mais próxima do estuário, Mantelatto *et al.* (1995a) na enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP), também amostraram um baixo número de espécimes nas proximidades da região estuarina. Possivelmente, tal fato está relacionado com influência de águas continentais que atuam diretamente na salinidade em áreas rasas (Kjerfve & Magill, 1989), fazendo com que espécies estenohalinas migrem para locais mais propícios. Resultados semelhantes para *H. pudibundus* também foram observados por Lima *et al.* (2014a) que compararam três baías na região de Ubatuba, sendo que a enseada de Ubatuba, que recebe o maior aporte dulcícola, teve a menor abundância de indivíduos quando comparada com a enseada do Mar Virado e Ubatumirim.

A diferença de tamanho entre os sexos que é encontrada na maioria dos Brachyura (Mantelatto & Fransozo, 1996; Taddei & Herrera, 2010; Alencar *et al.*, 2014; Pescinelli *et al.*, 2015; Gonçalves *et al.*, 2016; Marochi *et al.*, 2016;) também foi observada na área estudada para *H. pudibundus*. Os machos atingiram tamanhos superiores que as fêmeas, corroborando com o que foi encontrado em regiões distintas para a mesma espécie, como em Ubatuba (Mantelatto *et al.*, 1995b), Armação do Itapocoroy (Fracasso & Branco, 2005), no norte do Rio de Janeiro (Klôh & Di Benedito, 2010) e em Balneário Camboriú (Sardá *et al.*, 2013). Em contrapartida, Lima *et al.* (2014a) encontraram a fêmea maior que o macho na região de Ubatuba, porém, quando observado as médias de tamanho, os machos, em geral, foram maiores.

Tal diferença de tamanho, possivelmente, está relacionada às diferenças comportamentais entre os sexos, pois após a muda da puberdade, os machos direcionam seus gastos energéticos ao crescimento somático, comportamento copulatório e proteção das fêmeas, enquanto estas investem sua energia para produção e incubação dos ovos (Hartnoll, 1982; 1985; Mantelatto & Fransozo, 1994; Reigada *et al.*, 1994; Mantelatto *et al.*, 1995b; Mantelatto & Fransozo, 1996; Costa & Negreiros-Fransozo, 1998). Além disso, segundo Hartnoll (2006) é comum a restrição alimentar das fêmeas durante o processo de incubação de ovos, o que pode contribuir para o seu menor crescimento em tamanho. Os comportamentos de forrageamento, reprodutivos e agonísticos são considerados as principais pressões seletivas que direcionam as respostas evolutivas para ambos os sexos em Brachyura (Lee, 1995; Alencar *et al.*, 2014). Portanto, o dimorfismo sexual pode ser uma consequência direta de hormônios específicos de cada sexo, que proporcionam uma morfologia distinta relacionada ao sucesso reprodutivo da espécie (Marochi *et al.*, 2016).

Em geral, os dados obtidos demonstraram o predomínio das fêmeas com relação aos machos. Estudos anteriores ao longo do litoral sudeste do Brasil também encontraram resultados semelhantes para a espécie (Mantelatto *et al.*, 1995b; Fracasso & Branco, 2005; Keunecke *et al.*, 2007; Lima *et al.*, 2014a). A proporção sexual desviada a favor das fêmeas também já foi reportada para outras espécies de Brachyura como, por exemplo, para *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Pinheiro & Fransozo, 2002) e *Libinia ferreirae* Brito Capello, 1871 (Gonçalves *et al.*, 2016). As populações naturais estão sujeitas a flutuações que podem estar associadas ao crescimento e mortalidade diferencial entre os sexos, evento migratório, utilização diferenciada de habitats, diferenças comportamentais entre os sexos, segregação espacial, recursos alimentares ou

locais de desova (Fransozo & Mantelatto, 1998; Harley, 1979; Jesse & Stotz, 2003; Pile *et al.*, 1996; Wenner, 1972).

Os menores indivíduos adultos que foram amostrados no presente estudo, apresentaram o tamanho semelhante aos menores adultos encontrados por Reigada & Negreiros-Fransozo (1999) e por Lima *et al.* (2014b) na região de Ubatuba. No entanto, com relação às menores fêmeas ovígeras, os mesmos autores encontraram fêmeas ovígeras com tamanhos de largura da carapaça inferiores ao encontrado em Cananéia (Lima *et al.*, 2014b: 22,60 mm; Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999: 29,50 mm; presente estudo: 36,50 mm). Adicionalmente, foi estimado que as fêmeas alcançam a maturidade sexual morfológica (LC<sub>50</sub> – juvenis e adultos) com tamanho superior (43,09 mm) em relação aos machos (42,26 mm). Provavelmente, fêmeas com uma maior cavidade cefalotorácica podem produzir e exteriorizar um número superior de ovos em relação às fêmeas menores, favorecendo o sucesso reprodutivo destas (Hines, 1982).

Além disso, os tamanhos da maturidade morfológica (juvenis e adultos) estimados no presente estudo demonstraram-se superiores quando confrontados aos estudos existentes, sendo que Lima *et al.* (2014b) encontraram 32,46 mm e 32,51 mm para machos e fêmeas respectivamente e Reigada & Negreiros-Fransozo (1999) encontraram 33,47 mm para os machos e 32,90 mm para as fêmeas. No litoral de Santa Catarina, Fracasso & Branco (2005) estimaram que machos e fêmeas atingem a maturidade morfológica com 35,00 mm e 36,00 mm, respectivamente. Já Mantelatto e Fransozo (1994), na região de Ubatuba, estimaram a maturidade sexual morfológica, porém através do crescimento relativo e relataram que a espécie atinge tal maturidade com tamanhos entre 34 e 36 mm.

Com relação, a maturidade sexual gonadal, o tamanho estimado para os machos (48,97 mm) foi superior às fêmeas (47,15 mm). O fato dos machos atingirem a fase

reprodutiva com maiores tamanhos em relação às fêmeas, pode estar associado ao sucesso reprodutivo da espécie, uma vez que, machos maiores se beneficiariam quanto a proteção e manipulação das fêmeas durante a cópula (Mantelatto & Fransozo, 1994; Marochi *et al.*, 2016).

Reigada & Negreiros-Fransozo (1999) também estimaram a maturidade gonadal para a espécie, e os tamanhos estimados foram inferiores (32,68 mm e 33,14 mm para machos e fêmeas respectivamente) aos encontrados no presente estudo. Ademais, Reigada & Negreiros-Fransozo (*op cit.*) concluíram que a espécie atinge a maturidade morfológica e gonadal de forma sincrônica, em torno de 32 a 34 mm, divergindo dos resultados encontrados neste estudo. Porém, segundo Hartnoll (1982), a muda da puberdade não necessariamente coincide com a maturação das gônadas, mas geralmente indica o estágio inicial da atividade sexual, por isso a importância de se ter o conhecimento das diferentes maturidades.

Diante dos fatos supracitados, é provável que o tamanho da maturidade sexual de *H. pudibundus* seja influenciado principalmente pelas diferentes condições ambientais de cada local, uma vez que, os tamanhos encontrados nas diferentes regiões contradizem o proposto pelo ‘paradigma do efeito latitudinal’, que sugere que os indivíduos alcancem a maturidade sexual em menores tamanhos em latitudes inferiores, e à medida que a latitude aumenta os mesmos atingem a maturidade com tamanhos superiores (Bauer, 1992; Castilho *et al.*, 2007). As variações intraespecíficas no tamanho da maturidade sexual podem ocorrer em função da ação diferenciada de fatores ambientais em regiões distintas, como por exemplo a temperatura, influenciando o metabolismo e a disponibilidade de alimento, o que pode afetar a velocidade do crescimento e, conseqüentemente, o tamanho em que os indivíduos alcançam a fase reprodutiva (Hartnoll, 1982; Martins *et al.*, 2013).

Além disso, outro aspecto que pode ter colaborado para o resultado de um maior tamanho da maturidade no presente estudo, foi a baixa captura de indivíduos em classes de tamanho inferiores, visto que, os menores macho e fêmea amostrados em Cananéia possuíam 18,64 mm e 18,72 mm respectivamente. Entretanto, Lima *et al.* (2014b) amostraram o menor macho com 5,40 mm e a menor fêmea com 9,70 mm. Tal fato pode ter influenciado para uma superestimativa do LC<sub>50</sub> com relação a esse e aos outros estudos mencionados anteriormente.

Adicionalmente, Hines (1989) sugere que variações geográficas e ações antrópicas, como a sobrepesca, também podem interferir no tamanho em que os *Brachyura* atingem a maturidade. Estudos com grupos amplamente explorados comercialmente, como os peixes, relacionam a sobrepesca como um fator que influencia diretamente o tamanho da maturidade sexual, como relatado por Trippel (1995), que avaliou possíveis causas para a antecipação da maturidade sexual em uma espécie de bacalhau (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758) no Canadá. O autor reportou que a diminuição do tamanho da maturidade para essa espécie era uma resposta compensatória ao declínio da densidade populacional principalmente dos espécimes maiores causado pela sobrepesca e/ou pela seleção genética, refletindo em características hereditárias da população, entre elas o tamanho. Assim, o amadurecendo precoce, poderia permitir aos indivíduos uma ou duas desovas antes de serem capturados.

Por conseguinte, Keunecke *et al.* (2007) que estudaram crescimento e mortalidade de *H. pudibundus* em Ubatuba, sugeriu que as populações da espécie também sejam afetadas pela pesca dos camarões peneídeos, com a pesca atuando como uma pressão seletiva para a redução do tamanho e longevidade dos espécimes. A região de Cananéia apresenta baixa intervenção humana (Mendonça & Katsuragawa, 2001) e ao contrastar com o litoral norte do estado, é nítida a diferença em grandes áreas estuarinas, assim seria

interessante conduzir estudos de monitoramento genético e populacional para o conhecimento das reais condicionantes de tais variações no tamanho da maturidade sexual morfológica e gonadal de *H. pudibundus* em distribuições latitudinais distintas.

De acordo com os resultados obtidos para a região de Cananéia, *H. pudibundus* atingiu a maturidade morfológica e gonadal com cerca de 4 a 6 meses de vida, diferentemente de Hebling & Rieger (2003) que sugeriram que a espécie alcance a maturidade com aproximadamente 1 ano. No entanto, possivelmente houve uma superestimação de tal período, dado que os autores levaram em consideração o tempo de seu desenvolvimento juvenil em laboratório.

Os resultados demonstraram que a abundância das categorias demográficas, correlacionou-se de forma positiva e negativa com a granulometria do sedimento e a salinidade, respectivamente. Adicionalmente, na região estudada verificou-se que o sedimento é composto principalmente por areia fina e muito fina. Tal composição granulométrica é favorável ao estabelecimento da espécie, uma vez que, *H. pudibundus* possui o hábito de se enterrar e, sedimentos com diâmetros maiores, dificultaria esse procedimento (Mantelatto *et al.*, 1995a).

Além disso, outros estudos, em regiões distintas confirmaram a preferência de *H. pudibundus* por esse tipo de sedimento (Klôh & Di Benedito, 2010; Lima *et al.*, 2014; Melo, 1996). O mesmo também foi observado para outras espécies de Brachyura como, por exemplo, *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818), *Callinectes danae* (Smith, 1869) e *Libinia spinosa* (Guérin, 1832) (Braga *et al.*, 2007; Chacur & Negreiros-Fransozo, 2001; Pinheiro *et al.*, 1996). De acordo com Burone *et al.* (2003), locais que apresentam substrato constituído, principalmente por sedimentos mais finos, possuem um maior conteúdo de matéria orgânica, fator importante para organismos bentônicos.

Apesar da correlação entre todas as categorias demográficas e a salinidade ter se mostrado inversamente proporcional, tal fator apresentou valores elevados durante as amostragens, mantendo-se acima de 30 em todos os meses, exceto em novembro/2013. Tal ocorrência associada ao fato de que as maiores porcentagens de fêmeas reprodutivas e juvenis ocorreram em salinidades acima de 31, juntamente à ausência da espécie no estuário confirmam sua preferência por altas salinidades, como já proposto anteriormente. Segundo Boschi (1963), fatores como tipo de sedimento, temperatura, salinidade e disponibilidade de alimento são importantes condições que influenciam o comportamento distribucional e abundância dos crustáceos marinhos.

A pluviosidade não apresentou correlação com as categorias demográficas, porém possivelmente contribuiu para a baixa abundância dos espécimes no primeiro ano de amostragem, principalmente no verão I, o qual apresentou a maior precipitação durante o estudo. A precipitação aumenta a descarga de “água doce” na baía e possivelmente transportando partículas maiores de sedimento e causando a diminuição da salinidade nas áreas adjacentes (Alber, 2002; Kjerfve & Magill, 1989), condições estas, desfavoráveis à presença da espécie nessa área. Além destes, outros fatores não avaliados no presente estudo como competição, predação, capacidade reprodutiva, desenvolvimento larval, deslocamentos sazonais e exigências nutricionais, possivelmente contribuem para uma abundância e distribuição diferenciada da espécie em localidades distintas (Forneris, 1969; Mantelatto *et al.*, 1995a).

A presença de fêmeas ovígeras juntamente com indivíduos com gônadas desenvolvidas têm sido utilizados para estimar os períodos reprodutivos dos Brachyura (Batoz *et al.*, 1987; Mantelatto & Fransozo, 1999b; Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999; Lima *et al.*, 2014b). No presente estudo, observou-se que além destes, foram amostrados juvenis e ambos os sexos com todos os estágios de desenvolvimentos gonadais (RU, ED

e DE), distribuídos em diversas classes de tamanho durante o período de amostragens, corroborando com o que foi reportado por Reigada & Negreiros-Fransozo (1999) que *H. pudibundus* apresenta um desenvolvimento gonadal constante durante o seu ciclo de vida. Além disso, Reigada & Negreiros-Fransozo (2000), observaram atividade de muda em diversas classes de tamanho, indicando que a espécie não apresenta muda terminal, continuando a sofrer ecdise após ter alcançado a maturidade.

Machos com gônadas desenvolvidas não foram amostrados em todo estudo, porém foram capturados principalmente durante a primavera e verão, coincidindo com os maiores picos de fêmeas reprodutivas. A ausência dos machos em alguns meses pode estar relacionada com a migração desses para outros locais, evitando assim a competição por alimento com as fêmeas ovígeras e juvenis. Além disso, de acordo com Mantelatto *et al.* (1995a) uma espécie dificilmente está distribuída homogeneamente em sua área de ocorrência, pois poderá haver deslocamentos, conforme as condições ambientais ou até mesmo devido às diferentes exigências durante as diversas fases da vida.

Adicionalmente, a ausência dos machos e a presença constante das fêmeas reprodutivas também pode estar associado ao fenômeno das desovas múltiplas, isto é, muitas fêmeas de braquiúros possuem a capacidade de armazenar espermatóforos no receptáculo seminal, podendo assim exteriorizar mais de uma massa de ovos após uma única cópula (Mantelatto, 1995; Santos & Negreiros-Fransozo, 1996). Reigada & Negreiros-Fransozo (1999), também sugeriram essa estratégia reprodutiva para *H. pudibundus*, uma vez que, constataram uma grande variação do desenvolvimento gonadal ocorrendo em fêmeas ovígeras, porém esse fato ainda não foi efetivamente comprovado para a espécie.

A reprodução contínua é comumente reportada para Brachyura em regiões tropicais e subtropicais quentes (Bertini *et al.*, 2010b; Mantelatto & Fransozo, 1999b;

Severino-Rodrigues *et al.*, 2012). A ausência ou a baixa captura das fêmeas ovígeras em determinados períodos, pode estar relacionada ao fato de que durante o período de incubação dos ovos, estas podem migrar para locais com maiores proteções com intuito de proteger a prole, impossibilitando assim a amostragem das mesmas (Davanso *et al.*, 2013; Ripoli *et al.*, 2007; Sharma & Gupta, 2013). Entretanto, Bauer (1989) define essa baixa amostragem de indivíduos reprodutivos, porém durante todo o ano, como reprodução assíncrona, ou seja, há reprodução contínua, mas ocorrendo em menor intensidade, uma vez que não há sincronia do período reprodutivo entre os indivíduos da população, de modo que alguma proporção de indivíduos dessa população está reprodutivamente ativa no decorrer do ano.

Observando os resultados, é possível afirmar que a reprodução de *H. pudibundus* na região de Cananéia (25°S) é contínua, logo presume-se que o recrutamento também seja contínuo. Além disso, a não captura de indivíduos jovens em alguns meses, possivelmente deve-se ao fato de que os juvenis preferem locais de maiores profundidades e com maior teor de matéria orgânica como foi reportado por Mantelatto *et al.* (1995a), que estudou a distribuição da espécie na região de Ubatuba.

De acordo com Bauer (1992), as temperaturas relativamente constantes e elevadas em regiões tropicais durante todo o ano, são as causas da reprodução contínua em uma variedade de populações de invertebrados marinhos. Além disso, o período reprodutivo ocorre quando as condições são favoráveis para adultos e larvas, pois para a eclosão destas é necessária uma alimentação planctônica adequada (Sastry, 1983).

A correlação diretamente proporcional de fêmeas reprodutivas com a temperatura, possivelmente está relacionada aos fatos supracitados. Ademais, a temperatura da água é considerada um importante fator proximal, ou um estímulo ambiental, desencadeador da gametogênese e da desova, uma vez que épocas com temperaturas mais elevadas podem

propiciar o aumento da produção de plâncton e, conseqüentemente, a disponibilidade de alimento para as larvas dos invertebrados (fator final) (Bauer, 1992; Sastry, 1983).

Na região de Ubatuba (23°S) também foram registrados período reprodutivo e recrutamento contínuos para *H. pudibundus*, porém com maior intensidade do que foi registrado em Cananéia (Lima *et al.*, 2014b; Reigada & Negreiros-Fransozo, 2000). No entanto, Fracasso & Branco (2005) estudaram a estrutura populacional da espécie no litoral catarinense (26°S) e registraram a presença de fêmeas ovígeras de forma sazonal, com as maiores porcentagens ocorrendo principalmente no fim da primavera e verão.

Os juvenis também ocorreram de forma sazonal, porém com o principal pico ocorrendo no inverno. Assim, considerando os resultados supracitados, a reprodução e o recrutamento da espécie corroboram ao paradigma do efeito latitudinal em tais aspectos. O paradigma aponta uma tendência de que a reprodução e o recrutamento sejam contínuos em regiões tropicais (menores latitudes) e subtropicais quentes, com temperaturas constantes e altas durante o ano e, à medida que a latitude aumenta em direção às regiões subtropicais frias e temperadas, com grandes variações térmicas anuais, tais aspectos populacionais tornam-se sazonais concentrando-se nos meses mais quentes (Bauer, 1992; Bauer & Rivera-Vega, 1992).

Estudos a respeito do crescimento individual e longevidade de *H. pudibundus* são escassos na literatura, constando apenas um no litoral norte paulista (Keunecke *et al.*, 2007) e o outro no litoral catarinense (Sardá, 2012). O  $LC_{\infty}$  estimado para os machos (78,91 mm) apresentou-se menor com relação ao que foi reportado para região de Ubatuba (82,97 mm) por Keunecke *et al.* (2007) e para a região de Balneário Camboriú (26°S) (85,89 mm) por Sardá (2012). Já os valores estimados para as fêmeas foram similares entre estudos supracitados, porém estas apresentaram tamanhos menores que os

machos (Keunecke *et al.*, 2007: 66,72 mm; Sardá, 2012: 69,00 mm; presente estudo: 67,68 mm), evidenciando o dimorfismo sexual da espécie.

O fato dos machos possuírem tamanhos superiores aos das fêmeas, além dos fatores já discutidos aqui, sugere-se que também esteja relacionado a constante de crescimento ( $k$ ) diferenciada entre os sexos, de tal forma que os machos apresentaram um maior valor de  $k$  em relação às fêmeas, corroborando ao que foi encontrado por Keunecke *et al.* (2007). Em contraste, Sardá (2012) estimou este mesmo parâmetro com um maior valor para as fêmeas. Além disso, é provável que a constante de crescimento esteja diretamente vinculada aos aspectos fisiológicos dos indivíduos que, por sua vez, podem sofrer influência dos fatores abióticos, podendo inclusive desencadear ou alterar eventos relacionados a reprodução e ao crescimento (Crear *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2003).

Os dados referenciados sugerem que o paradigma do efeito latitudinal pode ser aplicado com relação ao  $LC_{\infty}$  estimado para espécie, principalmente, quando observou os tamanhos encontrados para as fêmeas, o qual sugere que há uma tendência de que os indivíduos atingem tamanhos e longevidade superiores em maiores latitudes (Bauer, 1992; Castilho *et al.*, 2007). Entretanto Keunecke *et al.* (2007) relataram um  $LC_{\infty}$  maior para os machos quando comparado com o presente estudo, porém tal resultado pode estar superestimado, uma vez que os autores fixaram o valor do  $LC_{\infty}$  baseado na média de tamanho dos cinco maiores exemplares encontrados na literatura juntamente com os maiores exemplares amostrados por eles.

Estimativas da longevidade em torno dos dois anos são mais comuns para os decápodes (Barcelos *et al.*, 2007), assim como foi encontrado no presente estudo. A literatura disponível sugere que a longevidade em decápodes pode depender de diversos fatores, incluindo a variação latitudinal (Vogt, 2012). Por conseguinte, o paradigma do efeito latitudinal também pode ser aplicado a longevidade de *H. pudibundus*, visto que,

na região de Ubatuba foram estimadas as menores longevidades (machos:1,68 anos e fêmeas: 1,75 anos) e na região de Balneário Camboriú as maiores (machos: 2,40 anos e fêmeas: 2,00 anos) quando confrontados com o presente estudo.

Apesar da grande abundância e elevada captura de *H. pudibundus* como *bycatch* no litoral brasileiro (Branco *et al.*, 2015; Fausto-Filho, 1967; Fransozo *et al.*, 2016; Melo, 2008; 2010; Severino-Rodrigues *et al.*, 2015), há uma escassez de informações a respeito de sua biologia reprodutiva e seu ciclo de vida em outras regiões, pois em sua grande maioria, tais aspectos foram estudados somente na região de Ubatuba, o que dificulta maiores conclusões a respeito da variação dos padrões populacionais da espécie ao longo do litoral brasileiro. Além disso, a única estratégia para proteção, que colabora indiretamente para a diminuição da pressão pesqueira sobre a espécie, seria o período de defeso dos camarões. No entanto, durante o fechamento da pesca houve baixas porcentagens de fêmeas reprodutivas e juvenis e/ou a ausência dessas categorias demográficas. Adicionalmente, as maiores porcentagens de ambas as categorias ocorreram em períodos distintos ao defeso sugerindo assim que a espécie não é favorecida pelo período de defeso. Por conseguinte, o presente estudo evidencia que apesar de não haver interesse comercial, a espécie está sujeita aos mesmos impactos causados às espécies exploradas comercialmente.

Os resultados obtidos no presente estudo fornecem um maior entendimento a respeito do ciclo de vida de *H. pudibundus*. Além de disponibilizar subsídios para um possível manejo e gerenciamento mais abrangente da pesca de arrasto, abordando não só os camarões, mas também as espécies acessórias, visto que, as redes não são seletivas. Do ponto de vista ecológico, o ideal seria um plano de manejo que abordasse o máximo de espécies possíveis, visando a preservação de toda comunidade existente nas áreas de pescas.

## Referências

---



## 6. Referências

- Ab'Saber, A. N. 2006. *Brasil: paisagens de exceção: o litoral e o Pantanal Mato-grossense: patrimônios básicos*. Ateliê Editorial, 95–97 p.
- Aguillar, A. T.; Malpica, Z. C. & Urbina, B. V. 1995. *Dinâmica de poblaciones de peces*. 1. ed., Peru, Editora Libertad, 304 p.
- Alber, M. 2002. A conceptual model of estuarine freshwater inflow management. *Estuaries*, 25(6): 1246–1261.
- Alencar, C. E. R. D.; Lima-Filho, P. A.; Molina, W. F. & Freire, F. A. M. 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through Geometric Morphometric. *The Scientific World Journal*, 2014: 1–8.
- Alverson, D. L.; Freeberg, M. H.; Murawski, J. A. & Pope, J. G. 1994. A global assessment of fisheries by-catch and discards. *FAO Fisheries Technical Paper*, 339: 1–235.
- Andrew, N. L. & Pepperell, J. G. 1992. The bycatch of shrimp trawl fisheries. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 30: 527–565.
- Barcelos, D. F.; Castiglioni, D. S.; Barutot, R. A. & Santos, S. 2007. Crescimento de *Chasmagnathus granulatus* (Crustacea, Decapoda, Varunidae) na Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, 97(3): 263–267.
- Bauer, R. T. 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127: 175–187.
- Bauer, R. T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebrate Reproduction and Development*, 22(1–3): 193–202.
- Bauer, R. T. & Lin, J. 1994. Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the Northcentral Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182: 205–222.

- Bauer, R. T. & Rivera-Vega, L. W. 1992. Pattern of reproduction and recruitment in two sicyoniid shrimp species (Decapoda: Penaeoidea) from a tropical seagrass habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161: 223–240.
- Batoy, C. B.; Sarmago, J. F. & Pilapil, B. C. 1987. Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab, *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and vicinity, Philippines. *Annals of Tropical Research*, 9(3): 157–177.
- Bertalanffy, L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human Biology*, 10(2): 181–213.
- Bertini, G.; Fransozo, A. & Melo, G. A. S. 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13: 2185–2207.
- Bertini, G.; Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2010a. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. *Marine Biodiversity*, 40: 277–291.
- Bertini, G.; Teixeira, G. M.; Fransozo, V. & Fransozo, A. 2010b. Reproductive period and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast. *Invertebrate Reproduction and Development*, 54(1): 7–17.
- Bertness, M. D. 1999. *The ecology of Atlantic shorelines*. 1st ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts, 417 p.
- Bonetti-Filho, J. & Miranda, L. B. 1997. Estimativa da descarga de água doce no sistema estuarino-lagunar de Cananéia-Iguape. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 45(1/2): 89–94.
- Boschi, E. E. 1963. Los camarones comerciales de la familia Penaeidae de la costa Atlántica de América del Sur. Clave para el reconocimiento de las especies y datos bioecológicos. *Boletín del Instituto de Biología Marina*, (3): 1–39.
- Braga, A. A.; Fransozo, A.; Bertini, G. & Fumis, P. B. 2007. Bathymetric distribution and recruitment of the spider crab *Libinia spinosa* H. Milne Edwards 1834 in the Ubatuba and Caraguatatuba regions, northern coast of São Paulo, Brazil (Crustacea, Brachyura, Majoidea, Pisidae). *Senckenbergiana Biologica*, 87(1):7–16.

- Branco, J. O. & Fracasso, H. A. A. 2004. Ocorrência e abundância da carcinofauna acompanhante na pesca do camarão sete-barbas, *Xiphopenaeus kroyeri* Heller (Crustacea, Decapoda), na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(2): 295–301.
- Branco, J. O.; Freitas Jr., F. & Christoffersen, M. L. 2015. Bycatch fauna of seabob shrimp trawl fisheries from Santa Catarina State, southern Brazil. *Biota Neotropica*, 15(2): 1–14.
- Branco, J. O.; Lunardon-Branco, M. J. & De-Finis, A. 1994. Crescimento de *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustácea: Natantia: Penaeidae) da região de Matinhos, Paraná, Brasil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 37(1): 1–8.
- Branco, J. O.; Lunardon-Branco, M. J.; Souto, F. X. & Guerra, C. R. 1999. Estrutura populacional do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) na foz do Rio Itajaí-Açu, Itajaí, SC, Brasil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42(1): 115–126.
- Brasil. 2008. *Instrução Normativa Nº 189*, de 23 de setembro de 2008. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis – IBAMA, DOU 24/09/2008. Processo IBAMA/SC nº 2026.001828/2005-35.
- Burone, L.; Muniz, P.; Pires-Vanin, A. M. S. & Rodrigues, M. 2003. Spatial distribution of organic matter in the surface sediments of Ubatuba Bay (Southeastern – Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 75(1): 77–90.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59: 197–242.
- Campos, B. R.; Branco, J. O. & D’Incao, F. 2011. Crescimento do camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri* (Heller 1862)), na Baía de Tijucas, Tijucas, SC (Brasil). *Atlântica*, 33(2): 201–208.
- Castilho, A. L.; Furlan, M.; Costa, R. C. & Fransozo, V. 2008. Reproductive biology of the rock shrimp *Sicyonia dorsalis* (Decapoda: Penaeoidea) from the southeastern coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction and Development*, 52 (1–2): 59–68.

- Castilho, A. L.; Gávio, M. A.; Costa, R. C.; Boschi, E. E.; Bauer, R. T. & Fransozo, A. 2007. Latitudinal variation in population structure and reproductive pattern of the endemic South American shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea). *Journal of Crustacean Biology*, 27(4): 548–552.
- Castro-Filho, B. M.; Miranda, L. B. & Miyao, S. Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 35(2): 135–151.
- Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas. *Online*. Disponível em: <<http://www.ciiagro.sp.gov.br/>>. Acesso em: 7 maio 2015.
- Cerrato, R. M. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(7): 1416–1426.
- Chacur, M. M. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2001. Spatial and seasonal distributions of *Callinectes danae* (Decapoda, Portunidae) in Ubatuba Bay, São Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 21(2): 414–425.
- Christoffersen, M. L. 1988. Phylogenetic systematics of the Eucarida (Crustacea Malacostraca). *Revista Brasileira de Zoologia*, 5(2): 325–351.
- Costa, I. D. & Di Benedetto, A. P. M. 2009. Caracterización preliminar de los invertebrados bentónicos capturados accidentalmente em la pesca de camarones en el norte del estado de Río de Janeiro, sudeste de Brasil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 37(2): 259–264.
- Costa, R. C. & Fransozo, A. 2004. Abundance and ecologic distribution of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Crustacea: Penaeidae) on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Natural History*, 38: 901–912.
- Costa, T. M. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana*, 71(6): 615–627.
- Crear, B. J.; Hart, P. R. & Thomas, C. W. 2003. The effect of photoperiod on growth, survival, colour and activity of juvenile southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Aquaculture Research*, 34: 439–444.

- Crew, F. A. E. 1937. The sex ratio. *The American Naturalist*, 71(737): 529–559.
- Davanso, T. M.; Taddei, F. G.; Simões, S. M.; Fransozo, A. & Costa, R. C. 2013. Population dynamics of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in tropical waters in Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 33(2): 235–243.
- Davie, P. J. F.; Guinot, D. & Ng, P. K. L. 2015. Phylogeny of Brachyura. In: Castro, P.; Davie, P. J. F.; Guinot, D.; Schram, F. R. & Vaupel Klein, J. C. von (Eds.), *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology – The Crustacea, complementary to the volumes translated from the French of the Traité de Zoologie, Decapoda: Brachyura*, 9, part C-I: 921–979.
- De Grave, S.; Pentcheff, N. D.; Ahyong, S. T.; Chan, T. Y.; Crandall, K. A.; Dworschak, P. C.; Felder, D. L.; Feldmann, R. M.; Fransen, C. H. J. M.; Goulding, L. Y. D.; Lemaitre, R.; Low, M. E. Y.; Martin, J. W.; Ng, P. K. L.; Schweitzer, C. E.; Tan, S. H.; Tshudy, D. & Wetzer, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*, Supplement. 21: 1–109.
- Díaz, A. C.; Sousa, L. G.; Cuartas, E. I. & Petriella, A. M. 2003. Growth, molt and survival of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Caridea) under different light-dark conditions. *Iheringia*, 93(3): 249–254.
- D’Incao, F. 1991. Pesca e biologia de *Penaeus paulensis* na Lagoa dos Patos, RS. *Atlântica*, 13(1): 159–169.
- D’Incao, F. & Fonseca, D. B. 1999. Performance of the von Bertalanffy growth curve in penaeid shrimps: a critical approach. In: Klein, J. C. V. & Schram, F. R. (Eds.). *Proceedings of the fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, The Netherlands, 20-24 July 1998. The biodiversity crisis and crustacea*, 733–737.
- Diegues, A. C. 1987. *Conservação e desenvolvimento sustentado de ecossistemas litorâneos no Brasil*. São Paulo, Secretaria Estadual do Meio Ambiente de São Paulo.
- Ellingsen, K. E. 2001. Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Marine Ecology Progress Series*, 218: 1–15.
- Emmerson, W. D. 1994. Seasonal breeding cycles and sex ratios of eight species of crabs from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, Southern Africa. *Journal of Crustacean Biology*, 14(3): 568–578.

- Fausto-Filho, J. 1967. Sobre os calapídeos do norte e nordeste do Brasil. *Arquivos da Estação de Biologia Marinha da Universidade Federal do Ceará*, 7(1): 41–62.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. 2. ed., Dover, 219 p.
- Flores, L.; Ernst, B. & Parma, A. M. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Marine Biology*, 157: 967–977.
- Fonteles-Filho, A. A. 2011. *Oceanografia, biologia e dinâmica populacional de recursos pesqueiros*. Fortaleza, Expressão Gráfica e Editora, 464 p.
- Forneris, L. 1969. Fauna bentônica da Baía do Flamengo, Ubatuba, SP: aspectos ecológicos. Tese de Livre Docência. Universidade de São Paulo, 215 p.
- Fracasso, H. A. A. & Branco, J. O. 2005. Estrutura populacional de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda) na Armação de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2): 342–348.
- Fransozo, A. & Mantelatto, F. L. M. 1998. Population Structure and Reproductive Period of the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the Region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 18(4): 738–745.
- Fransozo, A.; Sousa, A. N.; Rodrigues, G. F. B.; Telles, J. N.; Fransozo, V. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2016. Crustáceos decápodes capturados na pesca do camarão-sete-barbas no sublitoral não consolidado do litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42(2): 369–386.
- Gab-Alla, A. A. F. A.; Hartnoll, R. G.; Ghobashy, A. F. & Mohammed, S. Z. 1990. Biology of penaeid prawns in the Suez Canal lakes. *Marine Biology*, 107: 417–426.
- Gasalla, M. A. & Tomás, A. R. G. 1998. Evaluation of the status of fisheries data collection and stock assessments problems in São Paulo, Southeastern Brazil. In: Funk, F.; Quinn II, T. J.; Heifetz, J.; Ianelli, J. N.; Powers, J. E.; Schweigert, J. F.; Sullivan, P. J. & Zhang, C. I. (Eds.). *Fishery Stock Assessment Models*. Alaska: Sea Grant College Program Report no. AK SG-98-01, University of Alaska Fairbanks.
- Gonçalves, G. R. L.; Bolla Jr., E. A.; Negreiros-Fransozo, M. L. & Castilho, A. L. 2016. Morphometric and gonad maturity of the spider crab *Libinia ferreirae* Brito Capello, 1871

(Decapoda: Majoidea: Epialtidae) on the south-eastern Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1–7.

Graça-Lopes, R.; Tomás, A. R. G.; Tutui, S. L. S.; Severino-Rodrigues, E. & Puzzi, A. 2002. Fauna acompanhante da pesca camaroeira no litoral do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 28(2): 173–188.

Haley, S. R. 1979. Sex ratio as a function of size in *Hippa pacifica* Dana (Crustacea, Anomura, Hippidae): a test of the sex reversal and differential growth rate hypotheses. *The American Naturalist*, 113(3): 391–397.

Hall, M. A.; Alverson, D. L. & Metuzals, K. I. 2000. By-Catch: Problems and Solutions. *Marine Pollution Bulletin*, 41(1–6): 204–219.

Hartnoll, R. G. 1982. Growth. In: Abele, L.G. (Ed.). *The biology of Crustacea: 2. Embryology, morphology and genetics. The biology of Crustacea*. New York, Academic Press, 111–196.

Hartnoll, R. G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Wenner, A. M. (Ed.), *Factors in Adult Growth*. A.A. Balkema, Rotterdam. *Crustacean Issues*, 3: 101–128.

Hartnoll, R. G. 2006. Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia*, 557: 31–40.

Hartnoll, R. G. & Gould, P. 1988. Brachyuran life history strategies and the optimization of egg production. In *Symposia of the Zoological Society of London*, 59: 1–9.

Hebling, N. J. & Rieger, P. J. 2003. Desenvolvimento juvenil de *Hepatus pudibundus* (Herbst) (Crustacea, Decapoda, Calappidae), em laboratório. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(3): 531–539.

Hines, A. H. 1982. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology*, 69: 309–320.

Hines, A. H. 1989. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, 42 (2): 356–368.

- Jesse, S. & Stotz, W. 2002. Spatio-temporal distribution patterns of the crab assemblage in the shallow subtidal of the north Chilean Pacific coast. *Crustaceana*, 75(10): 1161–1200.
- Keunecke, K. A.; D’Incao, F. & Fonseca, D. B. 2007. Growth and mortality of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Calappidae) in south-western Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 885–891.
- King, M. 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Blackwell Science, Inc. Cambridge, 341 p.
- Kjerfve, B. & Magill, K. E. 1989. Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons. *Marine geology*, 88(3): 187–199.
- Klôh, A. S. & Di Benedetto, A. P. M. 2010. Estrutura populacional do siri-baú, *Hepatus pudibundus* (Herbst 1785) no Norte do Estado do Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 10(3): 463–467.
- Lee, S. Y. 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193:161–173.
- Lewison, R. L.; Crowder, L. B.; Read, A. J. & Freeman, S. A. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(11): 598–604.
- Lima, P. A.; Fransozo, V.; Andrade, L. S.; Almeida, A. C.; Furlan, M. & Fransozo, A. 2014a. Distribution and population structure of the flecked box crab *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura) in the western South Atlantic. *Marine Biology Research*, 10(6): 589–600.
- Lima, P. A.; Bertini, G.; Fransozo, V.; Gregati, R. A.; Fernandes-Góes, L. C. & Castilho, A. L. 2014b. Reproductive biology of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Brachyura), the most abundant crab on the southeastern Brazilian coast. *Biologia*, 69(2): 219–227.
- Mantelatto, F. L. M. 1995. Biologia reprodutiva de *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba (SP), Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, 147 p.

- Mantelatto, F. L. M. & Fransozo, A. 1992. Relação peso/largura da carapaça no caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) na região de Ubatuba, SP, Brasil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 35(4): 719–724.
- Mantelatto, F. L. M. & Fransozo, A. 1994. Crescimento relativo e dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Brachyura) no litoral norte paulista. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39(4): 33–48.
- Mantelatto, F. L. M. & Fransozo, A. 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. *Nauplius*, 4: 29–38.
- Mantelatto, F. L. M. & Fransozo, A. 1997. Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 70(2): 214–226.
- Mantelatto, F. L. M. & Fransozo, A. 1999a. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo Stat, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(1): 23–31.
- Mantelatto, F. L. M. & Fransozo, A. 1999b. Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 72(1): 63–76.
- Mantelatto, F. L. M.; Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1995a. Distribuição do caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) na Enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP), Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 43(1): 51–61.
- Mantelatto, F. L. M.; Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1995b. Population structure of *Hepatus pudibundus* (Decapoda: Calappidae) in Fortaleza Bay, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 43(1-3): 265–270.
- Marochi, M. Z.; Trevisan, A.; Gomes, F. B. & Masunari, S. 2016. Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia*, 106: 1–6.
- Martin, J. & Davis, G. E. 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 39: 1–124.

- Martins, A. S.; Pinheiro, H. T. & Leite Jr., N. O. 2013. Biologia reprodutiva do camarão sete-barbas no litoral centro sul e sul do Espírito Santo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 39(3): 205–215.
- Matsuura, Y. 1986. Contribuição ao estudo sobre estrutura oceanográfica da região sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC). *Ciência e Cultura*, 38(8): 1439–1450.
- Mayr, E. 1939. The sex ratio in wild birds. *The American Naturalist*, 73(745): 156–179.
- Melo, G. A. S. 1996. *Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo, Pleiade/FAPESP.
- Melo, G. A. S. 2008. The Brachyura (Decapoda) of Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Nauplius*, 16(1): 1–22.
- Melo, G. A. S. 2010. The Brachyura (Crustacea: Decapoda) collected by the GEDIP project between Torres, Rio Grande do Sul (Brazil) and Maldonado (Uruguay). *Atlântica*, 32(1): 39–57.
- Melo, G. A. S.; Torres, M. F. A. & Campos Jr, O. 1998. Malacostraca-Eucarida. Brachyura. Dromiacea and Oxystomata. In: Young, P. S. (Ed.). *Catalogue of Crustacea of Brazil*. Museu Nacional, Série Livros (6): 439–454.
- Mendonça, J. T. 1998. A pesca na região de Cananéia – SP, nos anos de 1995 e 1996. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, 138 p.
- Mendonça, J. T. 2007. Gestão dos recursos pesqueiros do complexo estuarino-lagunar de Cananéia-Iguapé-Ilha Comprida, litoral sul de São Paulo, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, 383 p.
- Mendonça, J. T. & Katsuragawa, M. 2001. Caracterização da pesca artesanal no complexo estuarino-lagunar de Cananéia-Iguapé, Estado de São Paulo, Brasil (1995-1996). *Acta Scientiarum*, 23(2): 535–547.
- Miranda, L. B.; Mesquita, A. R. & França, C. A. S. 1995. Estudo da circulação e dos processos de mistura no extremo sul do mar de Cananéia: condições de dezembro de 1991. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 43(2): 153–164.

Mishima, M.; Yamanaka, N.; Pereira, O. M.; Soares, F. C.; Sinque, C.; Akaboshi, S. & Jacobsen, O. 1985. Hidrografia do complexo estuarino-lagunar de Cananéia (25°S, 48°W), São Paulo, Brasil. I - Salinidade e temperatura (1973 a 1980). *Boletim do Instituto de Pesca*, 12(3): 109–121.

Moreira, P. S.; Paiva-Filho, A. M.; Okida, C. M.; Schmiegelow, M. M. & Giannini, R. 1988. Bioecologia de crustáceos decápodos, braquiúros, no sistema baía-estuário de Santos e São Vicente, SP. 1. Ocorrência e composição. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 36(1/2): 55–62.

Ng, P. K. L.; Guinot, D. & Davie, P. J. F. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17: 1–286.

Norse, E. A. 1993. *Global marine biological diversity: a strategy for building conservation into decision making*. Washington D.C., Island Press, 383 p.

Pescinelli, R. A.; Davanso, T. M. & Costa, R. C. 2015. Relative growth and morphological sexual maturity of the mangrove crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Sesarmidae) on the southern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59: 1–6.

Pile, A. J.; Lipcius, R. N.; Montfrans, J. van & Orth, R. J. 1996. Density-dependent settler-recruit-juvenile relationships in blue crabs. *Ecological Monographs*, 66(3): 277–300.

Pinheiro, M. A. A. & Fransozo, A. 1998. Sexual maturity of speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in the Ubatuba Littoral, São Paulo State, Brazil. *Crustaceana*, 71(4): 434–452.

Pinheiro, M. A. A. & Fransozo, A. 2002. Reproduction of the Speckled Swimming Crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian Coast near 23°30'S. *Journal of Crustacean Biology*, 22(2): 416–428.

Pinheiro, M. A. A.; Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1996. Distribution patterns of *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Portunidae) in Fortaleza Bay, Ubatuba (SP), Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 56(4): 705–716.

- Pinheiro, M. A. A. & Taddei, F. G. 2005. Crescimento do caranguejo de água doce *Dilocarcinus pagei* Stimpson (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(3): 522–528.
- Reigada, A. L. D. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1999. Maturidade sexual em *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura, Calappidae). *Iheringia, Série Zoologia*, (86): 159–164.
- Reigada, A. L. D. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2000. Reproductive cycle of *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(3): 483–491.
- Reigada, A. L. D.; Negreiros-Fransozo, M. L. & Mantelatto, F. L. M. 1994. Avaliação do tamanho dos quelípodos de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Calappidae), em relação ao sexo e à maturação. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 37(4):797–807.
- Ricklefs, R. E. & Miller, G. L. 1999. *Ecology*. 4th ed. New York, W.H. Freeman and Company, 822 p.
- Ripoli, L. V.; Fernandes, J. M.; Rosa, D. M. & Araujo, C. C. V. 2007. Dinâmica populacional de *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Portunidae) em um trecho litorâneo da Ilha do Frade, Vitória – ES. *Boletim do Instituto de Pesca*, 33(2): 205–212.
- Saila, S. B. 1983. Importance and assessment of discards in commercial fisheries. *FAO Fisheries Circular*, (765): 1–62.
- Santos, A. P. F.; Simões, S. M.; Bochini, G. L.; Costa, C. H. & Costa, R. C. 2015. Population parameters and the relationships between environmental factors and abundance of the *Acetes americanus* shrimp (Dendrobranchiata: Sergestidae) near a coastal upwelling region of Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 63(3): 229–238.
- Santos, S. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1996. Maturidade fisiológica em *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba, SP. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39(20): 365–377.

- Sardá, F. O. 2012. Dinâmica populacional do caranguejo *Hepatus pudibundus* Herbst, 1785 (Decapoda: Aethridae) na enseada de Balneário Camboriú, SC, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande, 79 p.
- Sardá, F. O.; Machado, I. F.; Prata, P. F. S. & Dumont, L. F. C. 2013. Population biology of the box crab *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Aethridae) off the coast of Santa Catarina State Southern Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 8(2): 126–138.
- Sastry, A. N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, W. B. & Vernberg, F. J. (Eds.), *The biology of Crustacea*. New York, Academic Press, 8: 179–270.
- Simões, S. M.; D’Incao, F.; Fransozo, A.; Castilho, A. L. & Costa, R. C. 2013. Sex ratio, growth and recruitment of the pelagic shrimp *Acetes americanus* on the southeastern coast of Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 31(1): 1–9.
- Sharma, K. K. & Gupta, R. K. 2013. Population structure of freshwater crab *P. masoniana* (Henderson) in the lower reaches of Chenab river, J&K state, India. *International Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences*, 3(1): 1–6.
- Schöne, B. R.; Fiebig, J.; Pfeiffer, M.; Gleb, R.; Hickson, J.; Johnson, A. L. A.; Dreyer, W. & Oschmann, W. 2005. Climate records from a bivalved Methuselah (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 228: 130–148.
- Severino-Rodrigues, E.; Graça-Lopes, R. & Furquim, L. G. 2015. Aportes à carcinofauna acompanhante da pesca do lagostim, *Metanephrops rubellus* no litoral sudeste-sul do Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 41(3): 591–606.
- Severino-Rodrigues, E.; Guerra, D. S. F. & Graça-Lopes, R. 2002. Carcinofauna acompanhante da pesca dirigida ao camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) desembarcada na praia do Perequê, Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 28(1): 33–48.
- Severino-Rodrigues, E.; Musiello-Fernandes, J.; Moura, A. A. S.; Branco, G. M. P. & Canéo, V. O. C. 2012. Biologia reprodutiva de fêmeas de *Callinectes danae* (Decapoda, Portunidae) no complexo Estuarino-Lagunar de Iguape e Cananéia (SP). *Boletim do Instituto de Pesca*, 38(1): 31–41.

- Sheehy, M. R. J. 1990. Widespread occurrence of fluorescent morphological lipofuscin in the crustacean brain. *Journal of Crustacean Biology*, 10(4): 613–622.
- Skurdal, J.; Vollestad, L. A. & Qvenild, T. 1985. Comparison of scales and otoliths for age determination of Whitefish *Coregonus lavaretus*. *Fisheries Research*, 3: 237–243.
- Slavin, J. W. 1983. Utilización de la Pesca Acompañante del Camarón. In: IDRC. *Pesca Acompañante – Un Regalo del Mar*: informe de una consulta técnica sobre la utilización de la pesca acompañante del camarón celebrada em Georgetown, Guyana, 27-30 octubre 1981. Ottawa, Ont., CIID, 23–31.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York, W.H. Freeman and Company.
- Sternberg, R. von. 1996. Carcinization as an underlying synapomorphy for the decapod crustacean taxon Meiura. *Evolutionary Theory*, 11: 153–162.
- Sturges, H. A. 1926. The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association*, 21(153): 65–66.
- Suguio, K. 1973. *Introdução à sedimentologia*. São Paulo, Editora Edgard Blücher, EDUSP, 317 p.
- Taddei, F. G. & Herrera, D. R. 2010. Crescimento do caranguejo *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae) na represa Barra Mansa, Mendonça, SP. *Boletim do Instituto de Pesca*, 36(2): 99–110.
- Teixeira, R. L. & Sá, H. S. 1998. Abundância de macrocrustáceos decápodas nas áreas rasas do complexo lagunar Mundaú/Manguaba, AL. *Revista Brasileira de Biologia*, 58(3): 393–404.
- Ter Braak, C. J. F. 1996. *Unimodal Models to Relate Species to Environment*. DLO - Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 266 p.
- Tessler, M. G. & Souza, L. A. P. 1998. Dinâmica sedimentar e feições sedimentares identificadas na superfície de fundo do sistema Cananéia-Iguape, SP. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 46(1): 69–83.

- Toon, A.; Finley, M.; Staples, J. & Crandall, K. A. 2009. Decapod Phylogenetics and molecular evolution. In: Martin, J. W.; Crandall, K. A. & Felder, D. L. (Eds.). *Decapod Crustacean Phylogenetics*. London, New York, CRC Press, 15–29.
- Trippel, E. A. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *Bioscience*, 45(11): 759–771.
- Tucker, M. 1988. *Techniques in sedimentology*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 394 p.
- Unesco. 2005. World Network of Biosphere Reserves – SC/EES – June. The MAB Program, 19 p.
- Valentini, H. & Pezzuto, P. R. 2006. *Análise das principais pescarias comerciais da região Sudeste-Sul do Brasil com base na produção controlada do período 1986-2004*. Instituto Oceanográfico: Série documentos Revizee: Score Sul, 56 p.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá, EDUEM, 169 p.
- Vieira, S. 2011. *Introdução à Bioestatística*. 4. ed. Rio de Janeiro, Elsevier, 345 p.
- Vogt, G. 2012. Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): A review. *Zoologischer Anzeiger*, 251: 1–25.
- Wenner, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine crustacea. *The American Naturalist*, 106(949): 321–350.
- Wentworth, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The Journal of Geology*, 30(5): 377–392.
- Williams, A. B. 1984. *Shrimps, Lobsters and Crabs of the Atlantic Coast*. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press, 550 p.
- Wilson, M. F. & Pianka, E. R. 1963. Sexual selection, sex ratio and mating system. *The American Naturalist*, 97(897): 405–407.
- Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends in Ecology and Evolution*, 16(2): 78–84.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. New Jersey, Prentice Hall, 662 p.