

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU

PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – ZOOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Biologia populacional do caranguejo
fantasma *Ocypode quadrata* (Fabricius,
1787) (Decapoda, Ocypodidae) no litoral
sudeste do Brasil

AUGUSTO RYSEVAS SILVEIRA

ORIENTADOR: PROF. DRA. MARIA LUCIA NEGREIROS FRANZOZO

BOTUCATU – SP

2016

Biologia populacional do caranguejo fantasma
Ocypode quadrata (Fabricius, 1787) (Decapoda,
Ocypodidae) no litoral sudeste do Brasil

AUGUSTO RYSEVAS SILVEIRA

ORIENTADOR: PROF. DRA. MARIA LUCIA NEGREIROS FRANZOZO

Dissertação apresentada ao curso de pós-graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas – Área de Concentração: Zoologia.

BOTUCATU – SP

2016

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

Silveira, Augusto Rysevas.

Biologia populacional do caranguejo fantasma Ocypode quadrata (Fabricius, 1787) (Decapoda, Ocypodidae) no litoral sudeste do Brasil / Augusto Rysevas Silveira. - Botucatu, 2016

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

Orientador: Maria Lucia Negreiros Fransozo

Capes: 20400004

1. Caranguejo. 2. Crustáceo - Ecologia. 3. Genética de populações. 4. Alometria. 5. Decapode(Crustáceo). 6 Solos arenosos.

Palavras-chave: Alometria; Brachyura; Crescimento; Ocypodidae; Praia arenosa.

*“As dificuldades são o aço estrutural que entra na construção do
caráter”*

Carlos Drummond de Andrade

DEDICATÓRIA

**AOS MEUS PAIS SÉRGIO E ROSELI, À MINHA
IRMÃ JÚLIA, E À MINHA AMADA COMPANHEIRA
RAFAELA, EU VOS DEDICO ESTE TRABALHO.**

AGRADECIMENTOS

Gostaria de iniciar esta seção primeiramente agradecendo à Deus, que em minha visão simplista e em meu vocabulário carente é, senão, a causa primária de todas as coisas, sendo assim, responsável por minha existência.

Agradeço imensamente à professora doutora titular Maria Lucia Negreiros Fransozo, que não só me orientou, mas também me guiou. Agradeço pelo carinho, pela dedicação, pela amizade, pela oportunidade e confiança. Com a senhora aprendi, questioneei e investiguei. Seu faro científico, sua sede de conhecimento e sua experiência me encantaram e me serviram de inspiração. Admiro-a pela sua história, pela sua trajetória e principalmente por seu caráter. A senhora é uma mulher de brio. Deixo aqui meu muito obrigado e expresso minha eterna gratidão.

Agradeço ao professor doutor titular Adilson Fransozo pelos ensinamentos transmitidos, pelas discussões e brincadeiras nos cursos e também na cozinha do laboratório, pela amizade e confiança.

Agradeço à Aline S. Benetti, à Rosana C. F. Cardoso, à Karine D. Colpo e à Daniela S. Castiglioni por terem coletado os dados que foram usados para a execução deste trabalho, além dos órgãos que fomentaram as bolsas científicas das mesmas e agradeço também ao CNPq pela bolsa de produtividade da professora doutora titular Maria Lucia Negreiros Fransozo, que possibilitaram as coletas.

Ao professor Dr. Antônio Leão Castilho pelos ensinamentos e valiosas discussões no laboratório.

À professora doutora Tânia Marcia Costa, pelos ensinamentos transmitidos durante sua disciplina, além das discussões proporcionadas em aula.

Ao professor doutor Eduardo Bolla Jr, pelas dúvidas tiradas, pelos conselhos e dicas que sempre me ajudaram.

À Msc. Mariana Antunes, por sempre compartilhar seus conhecimentos e sanar minhas dúvidas, independentemente do assunto, pelas conversas e pelas piadas. Obrigado por me aturar assoando o nariz dentro da sala minúscula que compartilhamos.

Aos Msc. Raphael Cezar Grabowski e Thiago Elias da Silva, pela amizade, pelos conselhos, pela dedicação e pela paciência de monge ao me ensinarem estatística. A ajuda de vocês foi primordial para a realização deste trabalho. Muito obrigado.

À Geslaine Rafaela Lemos Gonçalves, pela amizade, pela ajuda e pelos ensinamentos transmitidos sobre as análises presentes neste trabalho

Agradeço ao Ministério da Educação (MEC) e à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo financiamento da minha bolsa de mestrado.

Agradeço à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, ao Instituto de Biociências e ao Departamento de Zoologia, por terem proporcionado a infraestrutura necessária para que esta dissertação fosse realizada. Em especial ao curso de pós-graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, incluindo seus funcionários, que de forma direta ou indireta me ajudaram, sendo eles: André Arruda, Carolina Lopes, Davi Müller, Flávio da Silva, Hamilton Rodrigues, Herivaldo Santos, Juliana Ramos, Luciana Campos e Silvio Almeida.

Aos colegas e amigos do Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (NEBECC) que sempre estiveram presentes e foram muito solícitos.

Aos meus grandes e melhores amigos Felipe Magri (Leproso), José Fransisco Ribeiro (Mirosmar), Eduardo Brambilla (Pega o rumo), Gustavo Branco (Ampulheta) e Victor Otayek (Períneo B.) que conheci aqui em Botucatu durante a graduação. Apesar de não terem me ajudado para a conclusão desta dissertação, me ajudaram a sobreviver durante a graduação e sempre estiveram ao meu lado quando precisei.

Agradeço em especial à minha amada Rafaela Torres Pereira, por ser uma companheira inabalável, presente, disposta, carinhosa e amorosa. Seu amor, sua alegria e sua inteligência foram primordiais para que eu conseguisse transpor meus obstáculos. Sua experiência e seus conselhos me ajudaram durante todo o meu mestrado. Você é muito importante para mim. Te amo.

Agradeço aos meus pais Sérgio e Rose e à minha irmã Júlia, vocês são responsáveis pelo que sou. Os ensinamentos, exemplos e amor que recebi de vocês são incalculáveis. Obrigado por me apoiarem cegamente em quaisquer que fossem minhas escolhas, por me inspirarem e por me incentivarem a cada passo de minha, ainda breve, jornada. Pai e mãe, vocês foram e ainda são meus grandes professores e credito todas as minhas conquistas a vocês. Sei que sou muito privilegiado em ter vocês como minha família. Muito obrigado por tudo, amo vocês.

CONSIDERAÇÕES INICIAIS.....	1
CONSIDERAÇÕES INICIAIS	2
REFERÊNCIAS	5
RESUMO.....	8
CAPÍTULO 1	9
RELAÇÕES MORFOMÉTRICAS E MATURIDADE SEXUAL DO CARANGUEJO FANTASMA	
<i>OCYPODE QUADRATA</i> (FABRICIUS, 1787) (DECAPODA, OCYPODIDAE) NO LITORAL SUDESTE	
DO BRASIL	9
INTRODUÇÃO	10
MATERIAL E MÉTODOS	12
RESULTADOS	14
DISCUSSÃO	22
REFERÊNCIAS	25
CAPÍTULO 2	29
CRESCIMENTO SOMÁTICO E LONGEVIDADE DE <i>OCYPODE QUADRATA</i> (FABRICIUS, 1787) NA	
REGIÃO DE UBATUBA, BRASIL	29
INTRODUÇÃO	30
MATERIAL E MÉTODOS	32
RESULTADOS	34
DISCUSSÃO	39
REFERÊNCIAS	43
CAPÍTULO 3	47
BIOLOGIA POPULACIONAL E CICLO REPRODUTIVO DE <i>OCYPODE QUADRATA</i> (FABRICIUS)	
(BRACHYURA, OCYPODIDAE) EM DUAS PRAIAS ARENOSAS DO LITORAL PAULISTA, BRASIL	47
INTRODUÇÃO	48
MATERIAL E MÉTODOS	50
RESULTADOS	55
DISCUSSÃO	66
REFERÊNCIAS	70
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	77
CONSIDERAÇÕES FINAIS	78

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

As regiões costeiras proporcionam uma ampla diversidade de recursos e habitats produtivos para o estabelecimento e desenvolvimento econômico de populações humanas. Mais da metade da população mundial vive em uma faixa de 60 quilômetros da costa e pode aumentar para três quartos da população mundial até 2020 (UNCED, 1992).

O aumento populacional nesta estreita faixa costeira, aliado ao progresso econômico e desenvolvimento, extração de recursos naturais e o aumento das demandas para oportunidades recreativas são os principais fatores para o aumento das pressões humanas nas costas oceânicas de todo o mundo, que são dominadas por praias arenosas (Schlacher et al., 2008). Deste modo, grande parte das pressões humanas, existentes e futuras nos ecossistemas globais, está direcionada para as praias arenosas.

Apesar da aparente pobreza das comunidades biológicas, as praias arenosas apresentam uma fauna de invertebrados residentes, que são altamente adaptados às condições adversas predominantes na faixa entre marés (Velooso et al., 1997) e muitas espécies de vertebrados que usam o ecossistema em alguma fase de sua vida para descanso, reprodução ou alimentação (McLachlan, 1983).

O gênero *Ocypode* Fabricius, 1798 é o mais amplamente distribuído da família Ocypodidae, abrangendo as praias arenosas de todo o globo nas regiões tropicais e subtropicais. Na região do Atlântico Ocidental, este gênero é representado por *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787), comumente conhecido como caranguejo fantasma, Maria-farinha (Santos, 1982), vasa-maré, guaruçá, guriçá ou siripadoca (Sawaya, 1939). O caranguejo fantasma ocorre desde Rhode Island, EUA até o Rio Grande do Sul, Brasil

(Melo, 1996). Este caranguejo habita praias arenosas, construindo tocas no supra litoral, desde a marca mais alta da linha d'água até a área de encosta das dunas (Rathbun, 1918; Powers, 1977; Ramos-Porto et al., 1978). Representantes desta espécie apresentam grande importância ecológica, sendo tanto carniceiros quanto predadores, e transferidores de energia entre os diferentes níveis tróficos (Phillips, 1940; Fales, 1976; Wolcott, 1978), além de bioindicadores de impactos humanos em praias arenosas (Barros, 2001).

Apesar de sua ampla distribuição geográfica, ainda há uma carência de estudos sobre essa espécie na região das Américas, no que diz respeito à reprodução, crescimento, longevidade e distribuição.

Haley (1969, 1972) estudou o ciclo reprodutivo, o crescimento e a maturidade sexual de *O. quadrata* na costa do Texas, EUA, entretanto a diferença latitudinal entre as populações desta espécie justificam a realização de estudos adicionais em áreas geográficas distintas, a fim de investigar possíveis variações ou padrões (Negreiros-Fransozo et al., 2002).

De modo geral, a presente dissertação tem como título “Biologia populacional do caranguejo fantasma *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Decapoda, Ocypodidae) no litoral sudeste do Brasil” e está dividida em três capítulos. O primeiro capítulo, “Relações morfométricas e maturidade sexual do caranguejo fantasma *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Decapoda, Ocypodidae) no litoral sudeste do Brasil” descreve o crescimento relativo do corpo e de suas partes nos indivíduos machos e fêmeas, jovens e adultos. Este tipo de estudo pode indicar o tamanho no qual a maturidade sexual é atingida, tanto para machos como para fêmeas. O segundo capítulo, “Crescimento somático e longevidade de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) na região de Ubatuba,

Brasil” revela o crescimento populacional da espécie, a partir das constantes de crescimento, tamanho assintótico e longevidade para ambos os sexos. O terceiro capítulo, “Biologia populacional e ciclo reprodutivo de *Ocypode quadrata* (Fabricius) (Brachyura, Ocypodidae) em duas praias arenosas do litoral paulista, Brasil” aborda a razão sexual e distribuição dos diferentes grupos demográficos quanto à frequência nas classes de tamanho, assim como seu ciclo reprodutivo e recrutamento dos indivíduos juvenis nas praias de “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”.

Assim, esta dissertação pretende contribuir com informações sobre aspectos da biologia e ecologia do caranguejo fantasma, que habita o litoral sudeste brasileiro, a fim de complementar os estudos já realizados para esta espécie.

A relevância desta pesquisa deve-se ao fato de que as praias arenosas são constantemente prejudicadas pelo uso como local de recreação, não só em períodos de férias, mas ao longo de várias estações do ano. Particularmente, naquelas localidades onde o uso é intenso, as populações de caranguejos são afetadas de várias maneiras: pisoteio frequente, destruição dos refúgios (tocas), dispersão do alimento (outros invertebrados), além de eventuais mortes.

Todos esses eventos podem levar à escassez e, posteriormente, à extinção das espécies e à diminuição da biodiversidade.

REFERÊNCIAS

- Barros F. 2001. Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed sandy beaches. *Biological Conservation* 97(3): 399–404.
- Fales RR. 1976. Apparent predation on the mole crab *Emerita talpoida* (Say) by the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius). *Chesapeake Science* 17(1).
- Haley SR. 1969. Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 17: 285-297.
- Haley SR. 1972. Reproductive cycling in the ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 23: 1-11.
- McLachlan A. 1983. Sandy Beach Ecology - A Review, Sandy Beaches as Ecosystems pp. 321–380. In: McLachlan A & Erasmus T (Eds). Sandy beaches as ecosystems. *The Hague*, Junk, 226p.
- Melo GAS. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. *Ed. Pleiade*, São Paulo, SP, Brazil. 604 pp.
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A & Bertini G. 2002. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) at a sandy beach in Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 22(1): 157–161.
- Phillips AM. 1940. The ghost crabs - adventures investigating the life of a curious and interesting creature that lives on our doorstep, the only large crustacean our North Atlantic coast that passes a good part of his life on land. *Natural History*, New York, 43:36-41.

- Powers LW. 1977. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. *Contributions in Marine Science*, Port Aransas 2: 140-142.
- Ramos-Porto M, Ferreira-Correia MM & Sousa NR. 1978. Levantamento da fauna aquática da Ilha de São Luís (Estado do Maranhão, Brasil), II - Crustacea. *Boletim do Laboratório de Hidrobiologia*, São Luís, 2(1): 77-89.
- Rathbun MJ. 1918. The grapsoid crabs of America, *Bulletin of United States National Museum*. Washington, 97: 461p.
- Santos E. 1982. O Mundo dos Artrópodes, *Itatiaia Ltda*, Belo Horizonte, pp. 105-179 (Coleção Zoologia Brasília, Vol. 8).
- Sawaya P. 1939. Animais cavadores da praia arenosa. *Arquivos do Instituto Biológico de São Paulo*, São Paulo, 10: 319-326.
- Schlacher TA, Schoeman DS, Dugan J, Lastra M, Jones A, Scapini F & McLachlan A. 2008. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Marine Ecology* 29(s1): 70–90.
- UNCED (1992) United Nations Conference on Environment and Development, Agenda 21, Chapter 17: Protection of the Oceans, All Kinds of Seas, Including Enclosed and Semi-Enclosed Seas, and Coastal Areas and the Protection, Rational Use and Development of Their Living Resources. *United Nations Divison for Sustainable Development*, New York, 42 pp.
- Veloso VG, Cardoso RS & Fonseca DB. 1997. Adaptações e biologia da macrofauna de praias arenosas expostas com ênfase nas espécies da região entre-marés do litoral fluminense. *Oecologia brasiliensis*, Rio de Janeiro, 3: 121-133.

Wolcott TG. 1978. Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Amsterdam, 31:67-82.

RESUMO

Os caranguejos do gênero *Ocypode* distribuem-se ao redor do globo nas regiões tropical e subtropical e são representados, no Atlântico ocidental, pela espécie *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787), comumente chamada de caranguejo fantasma. Essa espécie apresenta uma alta plasticidade de comportamentos e respostas aos estímulos ambientais, o que o torna um excelente bioindicador na região das praias arenosas. Os objetivos do presente estudo foram: investigar os padrões de crescimento relativo e somático, assim como estimar a longevidade, além de realizar um estudo populacional detalhado quanto aos aspectos da reprodução, da distribuição temporal e da estrutura populacional da espécie nas duas praias. Os espécimes foram capturados em duas praias (“Barra Seca” e “Vermelha do Centro”) no município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil, de janeiro a dezembro de 2002. Os indivíduos foram identificados quanto ao sexo, quanto ao estágio ontogenético (juvenil ou adulto), pela aderência do abdômen aos esternitos torácicos, e quanto ao estágio de desenvolvimento gonadal. Os caranguejos foram mensurados quanto à largura da carapaça (*LC*), comprimento da carapaça (*CC*), comprimento do própodo do quelípodo maior (*CPQ*) e altura do corpo (*AC*). A relação entre o tamanho do corpo e as diferentes partes foram analisadas por meio de regressões, a partir das quais foram estabelecidos os padrões de crescimento (Alometria). O padrão alométrico positivo foi obtido para a maioria das relações, com exceção das relações *LC* vs. *CC* para fêmeas jovens e *LC* vs. *CPQ* para machos jovens. Caranguejos jovens apresentaram taxas de crescimento diferentes dos adultos, principalmente, em estruturas relacionadas com a reprodução. As diferenças entre jovens e adultos está relacionada a muda puberal, considerando que, após a mesma, alteram-se as taxas de crescimento. A maturidade sexual para machos foi de 17,46 mm e de 18,97 mm para fêmeas. Não foi observado dimorfismo sexual, quanto ao tamanho dos quelípodos. Machos atingem tamanhos maiores ($LC_{\infty} = 40,52$ mm), mas crescem mais lentamente ($k = 2,117/\text{ano}$) do que as fêmeas ($LC_{\infty} = 38,79$ mm, $k = 2,664/\text{ano}$); além disso, os machos vivem por mais tempo (2,16 anos ante 1,72 anos, respectivamente). Tais diferenças, provavelmente, sejam devido ao fato dos machos dispenderem menos energia para a reprodução, o que permite que atinjam tamanhos maiores e vivam mais. A razão sexual diferiu do esperado 1:1 em favor dos machos, somente em “Barra Seca”. Em ambas as praias, tanto machos quanto fêmeas apresentaram um padrão de distribuição polimodal e a reprodução ocorreu sazonalmente, da primavera ao outono. O padrão de reprodução descontínuo se deu, provavelmente, por conta do período mais chuvoso e de temperaturas mais altas, porém o recrutamento se dá ao longo de todo o ano. A descontinuidade reprodutiva encontrada pode estar relacionada ao comportamento de muitas fêmeas ovígeras permanecerem nas tocas, o que causou uma falha amostral. Embora as praias sejam diferentes geomorfologicamente, não foi possível observar grandes diferenças entre os padrões populacionais da espécie.

Palavras chave: Brachyura, Ocypodidae, praia arenosa, crescimento, alometria

CAPÍTULO 1

RELAÇÕES MORFOMÉTRICAS E MATURIDADE SEXUAL DO CARANGUEJO FANTASMA *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS, 1787) (DECAPODA, OCYPODIDAE) NO LITORAL SUDESTE DO BRASIL

INTRODUÇÃO

Estudos realizados sobre o crescimento relativo de crustáceos se mostraram ferramentas muito úteis para caracterizar questões referentes à biologia das espécies - como o tamanho em que se atinge a maturidade sexual, o dimorfismo sexual, a heteroquelia (Wenner *et al.* 1974, Hartnoll 1974,1982 e Mantelatto & Fransozo 1996), a sistemática (Williams 1984), a morfologia evolutiva (Blackstone 1987), a fisiologia e os padrões comportamentais (Kuris *et al.*1987) - questões também referentes à ecologia, como investigações inter ou intra específicas de variações morfológicas (Costa & Gomes 2008), além da complementação de métodos de identificação genéticos e estoques ambientais (Cadrin 2000).

Em crustáceos, a presença de um exoesqueleto rígido limita seu crescimento. Desse modo, as dimensões das diferentes estruturas corpóreas permanecem constantes no período de intermuda (Benetti & Negreiros-Fransozo 2004). Algumas estruturas crescem em diferentes proporções umas das outras (crescimento alométrico), o que permite a observação de diferenças nas taxas de crescimento, quando duas dimensões são comparadas (Hartnoll 1974). A ontogenia, em Brachyura, é marcada por mudanças morfológicas relacionadas ao sexo e à maturidade (Huxley 1924, 1950). Mudanças biométricas são evidentes nos quelípodos, abdômen e pleópodos em ambos os sexos e, também, durante os estágios de desenvolvimento, principalmente, durante a transição entre os estágios juvenil e adulto, logo após a muda puberal (Hartnoll 1974,1982).

O caranguejo semiterrestre *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Decapoda, Brachyura), comumente chamado de Maria farinha ou caranguejo fantasma, é facilmente encontrado na zona entre marés de praias arenosas tropicais e subtropicais

e é o representante da família Ocypodidae na costa oeste do oceano Atlântico, ocorrendo desde Rhode Island, EUA até o Rio Grande do Sul, Brasil (Melo, 1996).

Apesar de existirem diversos trabalhos conduzidos no Brasil sobre crescimento relativo de Brachyura (Pinheiro & Fransozo 1993, Mantelatto & Fransozo 1994, Negreiros-Fransozo *et al.* 2003, Benetti & Negreiros-Fransozo 2004, Silva-Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2004, Pinheiro & Hattori 2006, Bertini *et al.* 2007, Costa & Gomes 2008, Hirose *et al.* 2013), poucos foram direcionados para o estudo de caranguejos do gênero *Ocypode*, entre eles: Sandon (1937), Crane (1941) e Haley (1969); e somente Fransozo *et al.* (2002) estudaram o crescimento relativo de *O. quadrata* na costa brasileira.

Tendo em vista a escassez de informações a respeito da espécie em questão, o objetivo deste estudo é avaliar os padrões de crescimento de *O. quadrata*, para ambos os sexos e também entre os estágios de desenvolvimento juvenil e adulto, assim como estimar o tamanho o qual ocorre a maturidade sexual tanto de machos quanto de fêmeas na localidade de Ubatuba.

MATERIAL E MÉTODOS

Os exemplares de *O. quadrata* pertencem à coleção do NEBECC e foram capturados (no período noturno) por dois pares de coletores, nas praias “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”, Ubatuba, São Paulo, Brasil de janeiro a dezembro de 2002. Em cada praia, os quatro coletores caminhavam durante 30 minutos de uma extremidade da praia em direção a outra, sem retornar, ao longo de cada amostragem. Os caranguejos foram capturados com um puçá, prevenindo a perda de apêndices. Somente os caranguejos caminhando sobre a praia foram coletados.

Em laboratório, os indivíduos foram identificados segundo Melo (1996), determinados quanto ao sexo e mensurados em sua maior largura da carapaça (*LC*), comprimento da carapaça (*CC*), largura do abdômen (*LA*), altura do corpo (*AC*) e comprimento do própodo maior (*CPQ*), com a utilização de um paquímetro (0,01 mm). Todos os indivíduos foram classificados em grupos demográficos segundo Pinheiro & Fransozo (1998), o qual diferencia jovens (imaturos) de adultos (maduros) por meio da morfologia, coloração e tamanho das gônadas, para ambos os sexos.

Os indivíduos coletados em ambas as praias, “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”, foram agrupados para ambas as análises seguintes e os indivíduos fêmeas que portavam ovos foram agrupadas às fêmeas adultas não ovígeras.

As medidas *CC*, *LA*, *CPQ* e *AC* em função de *LC* foram plotadas em gráficos de dispersão para análise do crescimento relativo. Adicionalmente, analisou-se a proporção da heteroquelia para cada grupo demográfico. Em seguida, foram ajustados os pontos à equação alométrica $Y = a.X^b$ utilizando-se a técnica de

regressão “least-square” (Huxley 1950). A seguir as equações foram linearizadas. Foram realizados testes de homogeneidade e análise de covariância (ANCOVA) a fim de testar diferenças das retas entre os sexos ($p < 0.05$). Para verificar os graus de alometria das retas, partindo da isometria (H_0 ; $b = 1$), foi utilizado o teste “t” Student com intervalo de confiança de 95%, aplicado separadamente para cada sexo, quando os mesmos apresentaram diferenças significativas. Valores de $b > 1$ indicam alometria positiva e valores $b < 1$, alometria negativa.

A proporção de indivíduos com um dos lados do quelípodo maior foi comparada pelo teste binomial (Wilson & Hardy 2002), para verificar se há desvio da razão 1:1.

Para determinar a maturidade sexual, machos e fêmeas foram analisados separadamente e os dados foram subdivididos em dois grupos: jovens (gônadas não desenvolvidas) e adultos (gônadas presentes e em diversos estágios de desenvolvimento). Após essa classificação dos indivíduos, estimou-se o tamanho no qual 50% destes atingem a maturidade sexual (LC_{50}), por meio da frequência relativa dos adultos (%) em cada classe de tamanho ajustada a uma curva sigmoide baseada na seguinte equação: $y = 1 / (1 + e^{-r(LC - LC_{50})})$, onde y é a proporção estimada de caranguejos machos e fêmeas maduros, e r é o coeficiente de angulação da curva logística. A equação foi ajustada pelo método dos mínimos quadrados (Vazzoler 1996).

RESULTADOS

Para as análises descritas acima, utilizou-se um total de 646 espécimes de *O. quadrata*, sendo 254 machos (mínimo a máximo, média e desvio padrão de $LC = 16,4$ mm a $38,1$ mm, $27,71 \pm 4,95$), 47 machos juvenis ($9,6$ mm a $19,4$ mm, $13,74 \pm 2,40$), 249 fêmeas ($13,9$ mm a $39,9$ mm, $28,25 \pm 4,51$) e 96 fêmeas juvenis ($6,1$ mm a $26,4$ mm, $13,98 \pm 3,46$).

As regressões realizadas para o crescimento de *O. quadrata* apresentaram diferenças estatísticas ($p < 0,05$) entre machos e fêmeas em todas as relações feitas. Nas regressões comparativas entre juvenis e adultos de mesmo sexo não houveram diferenças somente nas relações LC vs. CC para machos, LC vs. LA para machos e LC vs. CPQ para fêmeas (Figuras 1-4).

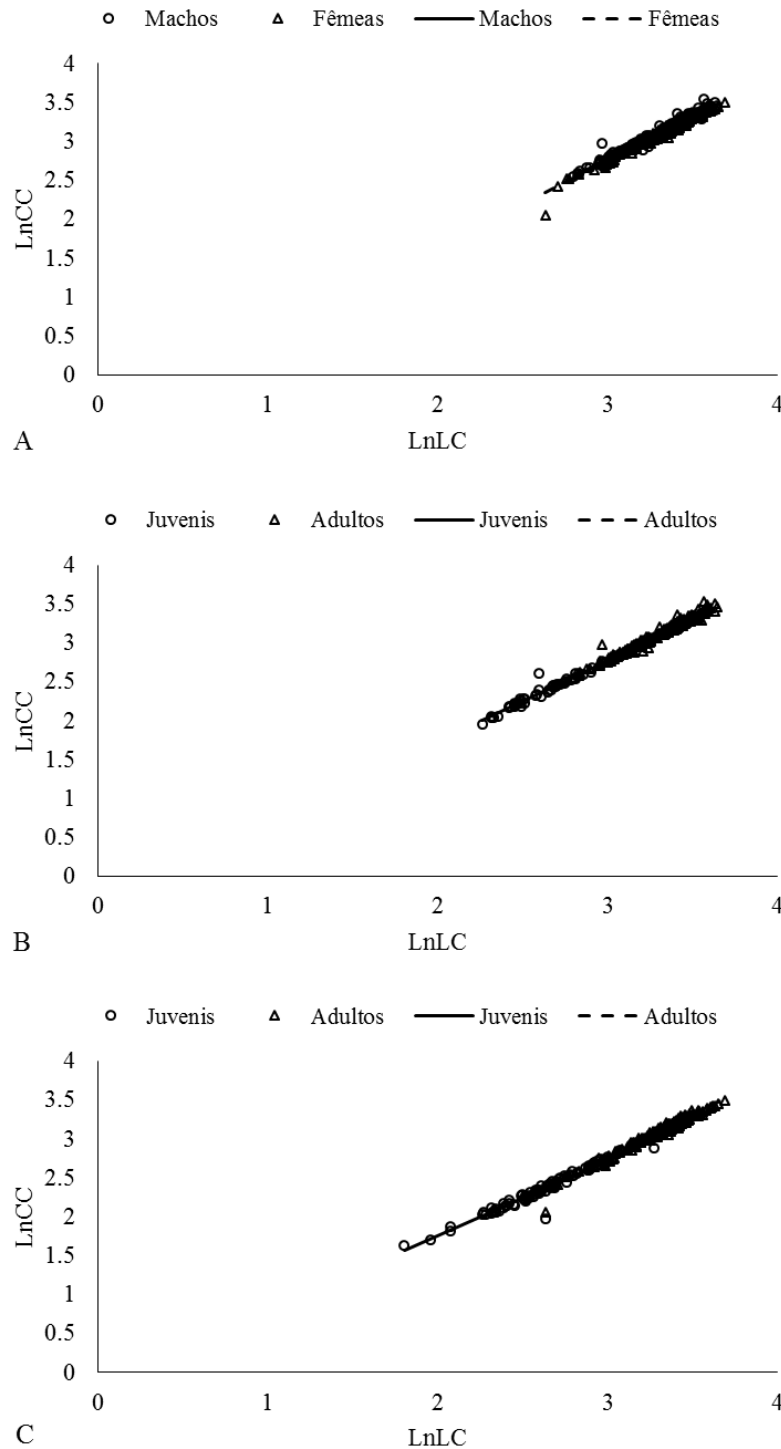


Figura 1 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Regressões entre a largura da carapaça (LC) pelo comprimento da carapaça (CC). A) entre machos e fêmeas adultos, B) entre machos juvenis e adultos e C) entre fêmeas juvenis e adultas. As equações estão representadas na Tabela I.

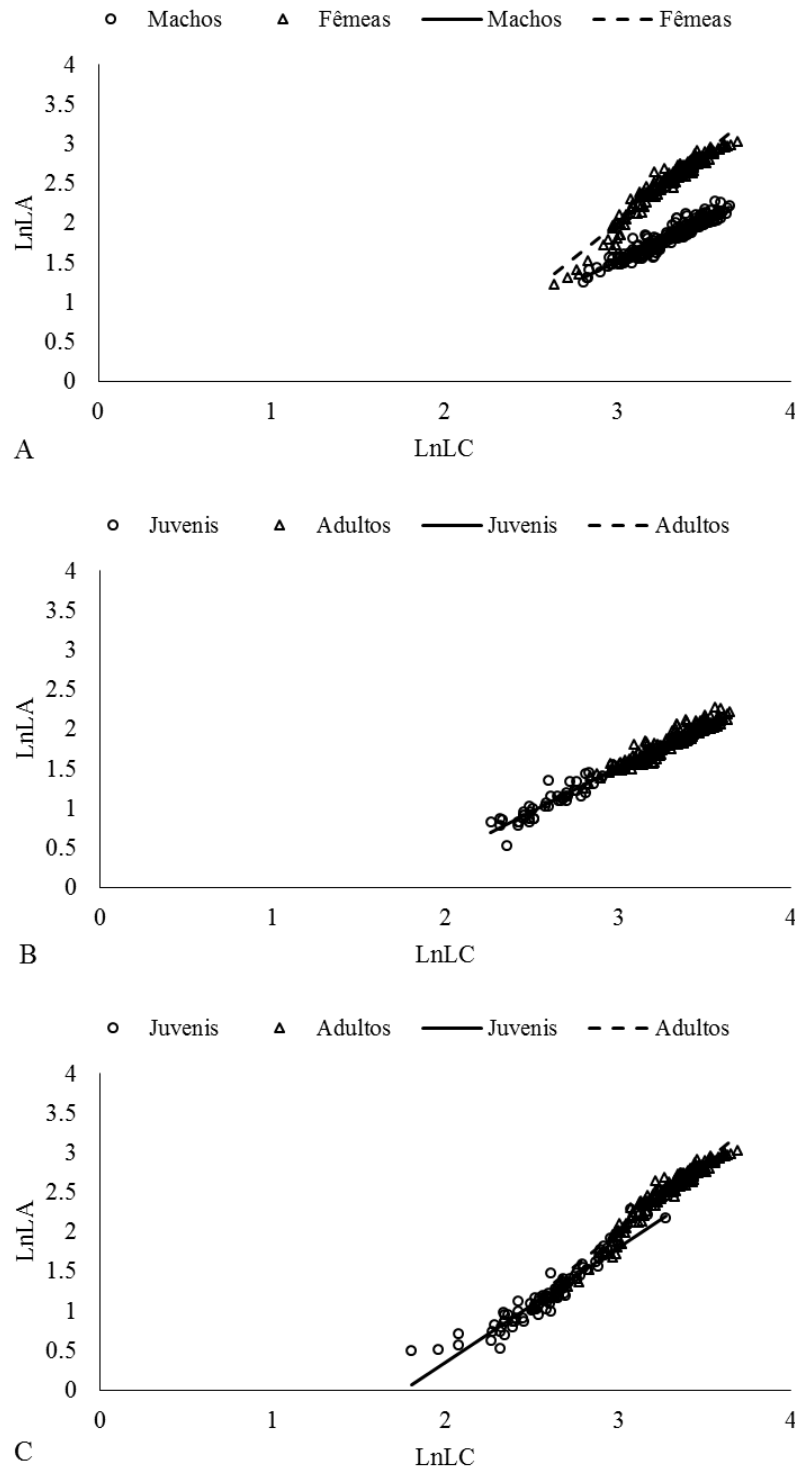


Figura 2 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Regressões entre a largura da carapaça (LC) pela largura do abdômen (LA). A) entre machos e fêmeas adultos, B) entre machos juvenis e adultos e C) entre fêmeas juvenis e adultas. As equações estão representadas na Tabela I.

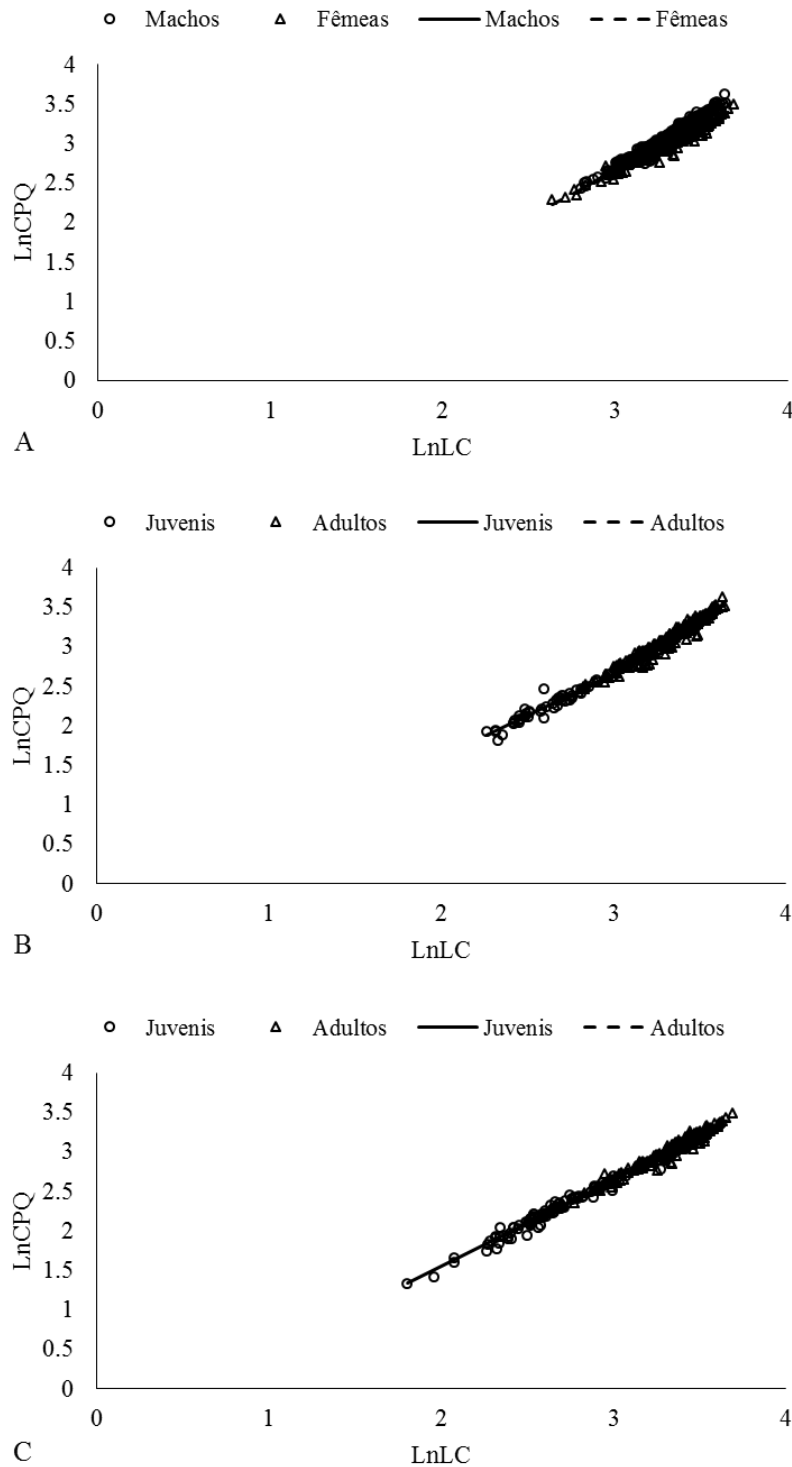


Figura 3 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Regressões entre a largura da carapaça (LC) pelo comprimento do própodo do quelípodo maior (CPQ). A) entre machos e fêmeas adultos, B) entre machos juvenis e adultos e C) entre fêmeas juvenis e adultas. As equações estão representadas na Tabela I.

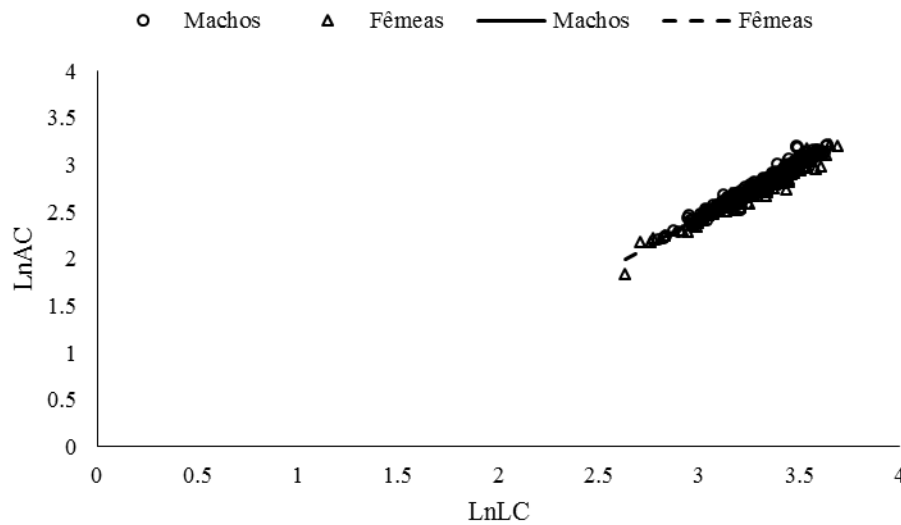


Figura 4 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Regressão entre a largura da carapaça () pela altura do corpo (), entre machos e fêmeas adultos. As equações estão representadas na Tabela I.

O padrão de crescimento alométrico do caranguejo fantasma se mostrou positivo na maioria das relações realizadas, com exceção das relações *LC* vs. *CC* para fêmeas juvenis e *LC* vs. *CPQ* para machos juvenis, os quais tiveram crescimento isométrico.

Indivíduos juvenis apresentam taxas de crescimento diferentes dos adultos, particularmente, em estruturas envolvidas na reprodução, tanto caracteres primários quanto secundários, como pode ser observado nas figuras 2C e 3B. Os demais valores das regressões e os padrões de crescimento de cada relação estão contidos na Tabela I.

Tabela I – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Análises das regressões morfométricas para as diferentes variáveis, tendo como variável independente a largura da carapaça (LC), nos diferentes grupos demográficos.

Variáveis	Grupos Demográficos	N	Equação Potência $Y = a.X^b$	Equação Linear $\text{Ln}Y = \text{Lna} + b.\text{Ln}X$	r^2	Alometria	$b \neq 1$
CC	MJ	47	$Y = 0.6709X^{1.0585}$	$\text{LnCC} = 1.0585X - 0.3992 \text{ LnLC}$	0.9473	+	-12.6862
	MA	254	$Y = 0.6293X^{1.0828}$	$\text{LnCC} = 1.0828X - 0.4631 \text{ LnLC}$	0.9822	+	-8.9374
	FJ	96	$Y = 0.8069X^{0.9832}$	$\text{LnCC} = 0.9832X - 0.2146 \text{ LnLC}$	0.9618	=	1.2052
	FA	249	$Y = 0.6436X^{1.0688}$	$\text{LnCC} = 1.0688X - 0.4407 \text{ LnLC}$	0.9906	+	-9.7413
LA	MJ	47	$Y = 0.152X^{1.1374}$	$\text{LnLA} = 1.1374X - 1.884 \text{ LnLC}$	0.8353	+	-6.9326
	MA	254	$Y = 0.1861X^{1.0652}$	$\text{LnLA} = 1.0652X - 1.6816 \text{ LnLC}$	0.9242	+	-3.2376
	FJ	96	$Y = 0.0899X^{1.3962}$	$\text{LnLA} = 1.3962X - 2.4093 \text{ LnLC}$	0.9119	+	-9.7256
	FA	249	$Y = 0.0384X^{1.7536}$	$\text{LnLA} = 1.7536X - 3.2585 \text{ LnLC}$	0.9431	+	-27.1673
CPQ	MJ	47	$Y = 0.6165X^{1.0463}$	$\text{LnCPQ} = 1.0463X - 0.4836 \text{ LnLC}$	0.9193	=	-1.2211
	MA	254	$Y = 0.3275X^{1.2727}$	$\text{LnCPQ} = 1.2727X - 1.1164 \text{ LnLC}$	0.9701	+	-18.7189
	FJ	96	$Y = 0.5298X^{1.0925}$	$\text{LnCPQ} = 1.0925X - 0.6352 \text{ LnLC}$	0.966	+	-19.3118
	FA	249	$Y = 0.4615X^{1.1415}$	$\text{LnCPQ} = 1.1415X - 0.7734 \text{ LnLC}$	0.9732	+	-9.0136
AC	MA	254	$Y = 0.3408X^{1.1737}$	$\text{LnAC} = 1.1737X - 1.0764 \text{ LnLC}$	0.987	+	-13.8562
	FA	249	$Y = 0.3542X^{1.1512}$	$\text{LnAC} = 1.1512X - 1.0379 \text{ LnLC}$	0.9545	+	-9.0908

CC = comprimento da carapaça; LA = largura do abdômen; CPQ = comprimento do própodo do quelípodo maior; AC = altura do corpo; MJ = machos juvenis; MA = machos adultos; FJ = fêmeas juvenis; FA = fêmeas adultas; N = número de espécimes; r^2 = coeficiente de determinação da regressão; alometria: (=) isometria, (+) alometria positiva; $p < 0,05$.

A proporção do quelípodo maior (direito ou esquerdo) na amostra não apresentou diferenças estatísticas entre os lados, dentro dos diferentes grupos demográficos, juvenis e adultos de machos e juvenis e adultos de fêmeas (Tabela II).

Tabela II – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Proporção do própodo do quelípodo maior nos diferentes grupos demográficos.

Sexo/Grupo Demográfico	N	Quelípodo Maior		Teste/p
		Esquerdo	Direito	
MJ	47	51%	49%	0.49999/0.885 ^{ns}
MA	254	48%	52%	0.52165/0.510 ^{ns}
FJ	96	47%	53%	0.53631/0.542 ^{ns}
FA	249	44%	56%	0.56415/0.0533 ^{ns}

MJ = machos juvenis; MA = machos adultos; FJ = fêmeas juvenis; FA = fêmeas adultas; N = número de espécimes; ns = não significativo (teste Binomial, $p < 0,05$).

A maturidade sexual estimada, tamanho no qual 50% dos indivíduos atinguem a maturidade, para machos foi de 17,46 mm enquanto para as fêmeas a maturidade foi de 18,97 mm (Figura 5). A sobreposição das dimensões do menor macho adulto com o maior macho imaturo e da menor fêmea adulta com a maior fêmea imatura indica um intervalo no qual ocorre a puberdade.

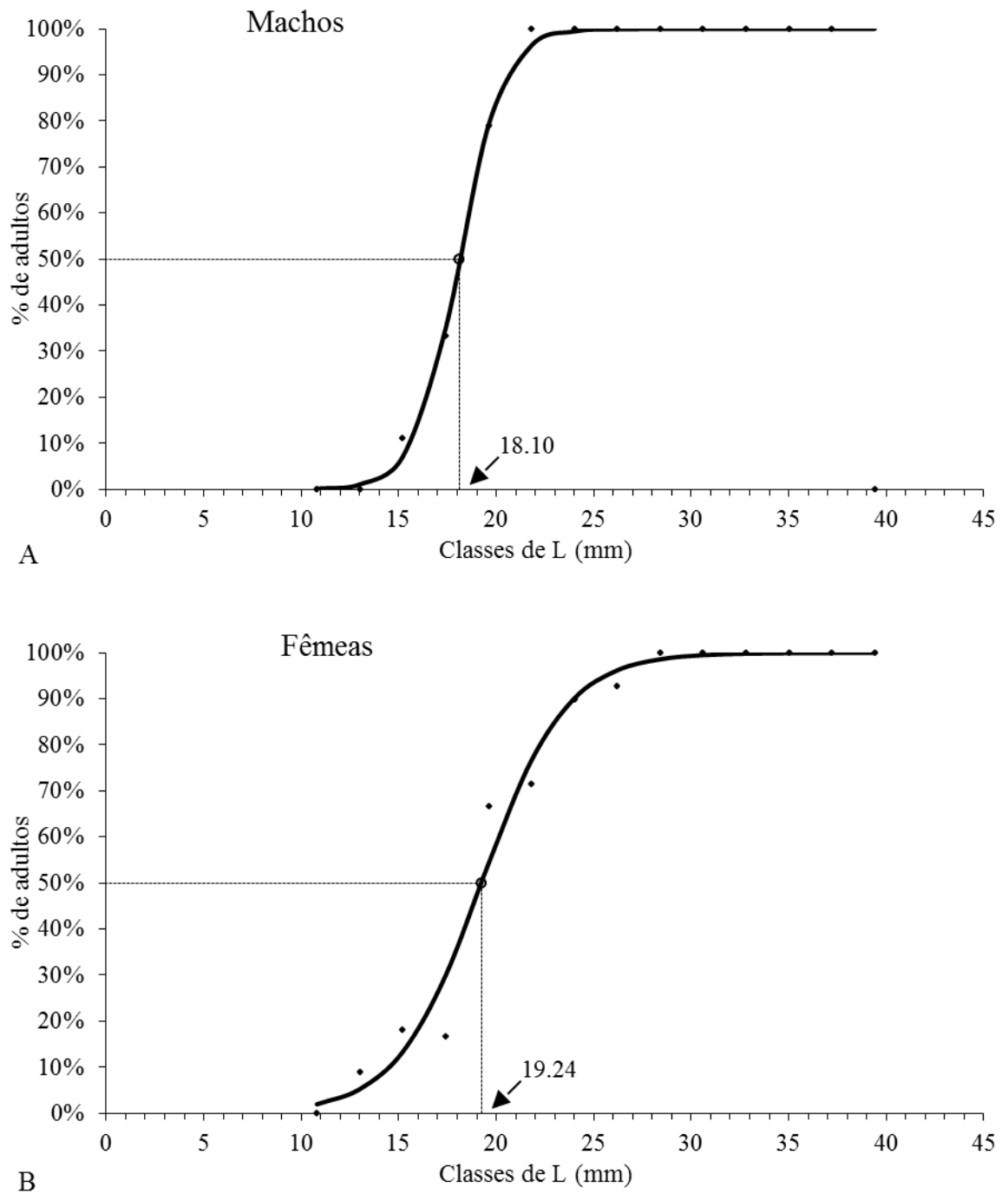


Figura 5 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Porcentagem de indivíduos (machos e fêmeas) adultos com a linha de tendência ajustada à função logística, para os espécimes coletados. A seta indica o tamanho estimado da maturidade sexual.

DISCUSSÃO

Para braquiúros, de um modo geral, quando se relaciona duas medidas da carapaça (por exemplo, *LC* e *CC*) raramente podem ser encontradas diferenças durante o desenvolvimento ontogenético, as quais tendem a ser isométricas (Pinheiro & Fransozo 1993). No caso de *O. quadrata*, ao relacionar *LC* com *CC*, a isometria esteve presente somente em juvenis de fêmeas, enquanto fêmeas adultas apresentaram crescimento alométrico positivo para a mesma relação (Figura 1C). Isso ocorre pois após a muda puberal, alteram-se as taxas de crescimento, com *LC* apresentando maior taxa de crescimento do que *CC* (Fransozo *et al.* 2002).

Com relação aos caracteres sexuais, o crescimento do abdômen caracteriza um distinto dimorfismo sexual em representantes da infraordem Brachyura. Na relação *LC* vs. *LA*, machos e fêmeas apresentaram padrão alométrico positivo, porém fêmeas adultas apresentam um coeficiente alométrico de crescimento maior do que machos (1,75 e 1,08, respectivamente) (Figuras 2B-C), seguindo o mesmo padrão encontrado para a maioria das espécies de caranguejos.

A maturidade sexual das fêmeas, baseando-se na análise do *LC*₅₀, se dá em um tamanho estimado de 18,97 mm, correspondendo ao ponto onde ocorre a separação distinta entre as retas dos indivíduos juvenis dos adultos (Figuras 2C e 5B). Este resultado é bastante aproximado do tamanho no qual ocorre a maturidade das fêmeas, estimada por Fransozo *et al.* (2002), para uma população de *O. quadrata* em uma praia da mesma região amostral.

Outro fator importante relacionado ao dimorfismo sexual e à maturidade é a heteroquelia, especialmente relevante para machos, pois as quelas que são utilizadas em comportamentos agonísticos reprodutivos ou alimentares podem atingir

tamanhos desproporcionalmente grandes ou morfologia específica para diferentes recursos alimentares. Segundo Hartnoll (1974), quelípodos de machos atingem tamanhos maiores do que das fêmeas após a maturidade como um caracter sexual secundário.

Para *O. quadrata*, tanto machos quanto fêmeas apresentaram um padrão alométrico positivo para a relação LC vs. CPQ , contudo machos apresentaram um coeficiente alométrico ligeiramente maior do que as fêmeas (1,31 e 1,13, respectivamente) (Figura 3A). De acordo com Haley (1969), para esta mesma espécie, há um claro dimorfismo sexual, tendo como base a razão entre o comprimento do maior quelípodo dos machos e o comprimento do maior quelípodo das fêmeas, com um aumento da taxa de crescimento do maior quelípodo dos machos em tamanhos de carapaça superiores a 24 mm. Na população amostrada em Ubatuba tal dimorfismo sexual, baseado no tamanho dos quelípodos, não é observado, pois machos e fêmeas apresentam tamanhos bastante aproximados, tanto de carapaça quanto de quelípodo. Deve-se levar em conta que os indivíduos coletados por Haley, na costa do Texas, eram aproximadamente 35% maiores do que os indivíduos amostrados em Ubatuba, o que possivelmente demonstra dimorfismo sexual em classes de tamanhos maiores.

A maturidade sexual de machos, baseado no LC_{50} , foi atingida em um tamanho estimado de 17,46 mm, correspondendo ao ponto no qual há uma leve inclinação na reta referente aos machos, em relação à reta dos indivíduos juvenis.

As proporções entre os lados dos quelípodos maiores, em todos os grupos demográficos e em ambos os sexos, não apresentaram diferenças estatísticas, de acordo com o esperado de 50% para ambos os lados (direito e esquerdo) na população amostrada (Tabela II).

Somado ao fato de não haver um nítido dimorfismo sexual em se tratando de heteroquelia, é possível que a diferenciação no tamanho dos quelípodos de *O. quadrata* não esteja relacionada à reprodução, assim como apontado por Tsushida & Fujikura (2000), que para outras espécies de braquiúros, a função do quelípodo pode não estar exclusivamente direcionado à reprodução, não obstante, os padrões de crescimento podem estar relacionados à defesa ou alimentação.

Com base nos fatos mencionados, os espécimes de *O. quadrata* coletados na região de Ubatuba seguem um padrão de crescimento condizente, com o de outras espécies de Brachyura de hábitos semi-terrestres (Haley 1969, Benetti & Negreiros-Fransozo 2004, Silva-Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2004, Pinheiro & Hattori 2006, Dubey *et al.* 2014), para as relações acima descritas, entretanto alguns aspectos correspondentes ao crescimento e à biologia (*e.g.* heteroquelia e padrões de crescimento) da espécie ainda precisam ser mais estudados.

Os resultados obtidos no presente estudo fornecem importantes dados a respeito da biologia, crescimento e reprodução do caranguejo fantasma e podem auxiliar em estudos futuros sobre a preservação desta espécie.

REFERÊNCIAS

- Benetti AS & Negreiros-Fransozo ML. 2004. Relative growth of *Uca burgesi* (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in the southeastern Brazilian coast. *Iheringia, Série Zoologia* 94 (1): 67-72.
- Bertini G, Braga AA, Fransozo A, Corrêa MODA, Freire FAM. 2007. Relative growth and sexual maturity of the stone crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Brachyura, Xanthoidea) in southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50 (2): 259-267.
- Blackstone NW. 1987. Allometry and relative growth: pattern and process in evolutionary studies. *Systematic Zoology* 36(1): 76-78.
- Cadrin SX. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 91-112.
- Costa T & Soares-Gomes A. 2008. Relative growth of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith) (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) in a tropical lagoon (Itaipu), southeast Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3(2): 94-100.
- Crane J. 1941. On the growth and ecology of brachyuran crabs of the genus *Ocypode*. *Zoologica* 26: 297-310.
- Dubey SK, Chakraborty DC, Bhattacharya C & Choudhury A. 2014. Allometric relationships of red ghost crab *Ocypode macrocera* (H. Milne-Edwards, 1852) in Sundarbans mangrove eco-region, India. *World Journal of Fish and Marine Sciences* 6(2): 176-181.

- Fransozo A, Negreiros-Fransozo ML & Bertini G. 2002. Morphometric study of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1887) (Brachyura, Ocypodidae) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Modern Approaches to the Study of Crustacea* pp. 189-195.
- Haley SR. 1969. Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 17: 285-297.
- Hartnoll RG. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 27(2): 131-136.
- Hartnoll RG. 1982. Growth in: Abele LG (org.) The biology of Crustacea, 2, Embryology, morphology and genetics. pp 111-196. New York, *Academic Press*.
- Hirose LG, Fransozo V, Tropea C, López-Greco LS & Negreiros-Fransozo ML. 2013. Comparison of body size, relative growth and size at onset sexual maturity of *Uca uruguayensis* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) from different latitudes in the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93(3): 781-788.
- Huxley JS. 1924. The variation in the width of the abdomen in immature fiddler crabs considered in relation to its relative growth rate. *American Naturalist* 58: 468-475.
- Huxley JS. 1950. Relative growth and transformation. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 137: 465-469.
- Kuris AM, Ra'anán Z, Sagi A & Cohen D. 1987. Morphotypic differentiation of male Malaysian giant prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Journal of Crustacean Biology* 7(2): 219-237.

- Mantelatto FLM & Fransozo A. 1994. Crescimento relativo e dimorfismo sexual de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Brachyura) no litoral paulista. *Papéis Avulsos de Zoologia* 39: 33-48.
- Mantelatto FLM & Fransozo A. 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. *Nauplius* 4: 29-38.
- Melo GAS. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Ed. *Plêiade*, Fapesp, São Paulo, Brazil, 604p.
- Negreiros-Fransozo ML, Colpo KD & Costa TM. 2003. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. *Journal of Crustacean Biology* 23(2): 273-279.
- Pinheiro MAA & Fransozo A. 1993. Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Brachyura, Portunidae), near Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. *Crustaceana* 65(3): 377-389.
- Pinheiro MAA & Fransozo A. 1998. Sexual maturity of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Decapoda, Brachyura, Portunidae), in the Ubatuba littoral, São Paulo state, Brazil. *Crustaceana* 71(4): 434-452.
- Pinheiro MAA & Hattori GY. 2006. Relative growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) at Iguape, São Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(5): 813-823.
- Sandon H. 1937. Differential growth in the crab *Ocypoda*. *Proceedings of the Zoological Society of London (A)* 107: 397-414.

- Silva-Castiglioni D & Negreiros-Fransozo ML. 2004. Comparative analysis of the relative growth of *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(1): 137-144.
- Tsuchida S & Fujikura K. 2000. Heterochely, relative growth and gonopod morphology in the Bythograeid crab, *Austinograea williamsi* (Decapoda, Brachyura). *Journal of Crustacean Biology* 20(2): 407-414.
- Vazzoler AEAM. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática. EDUEM, Maringá, pp. 169.
- Wenner AM, Fusaro C & Oaten A. 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustaceans populations. *Canadian Journal of Zoology* 52(9): 1095-1106.
- Williams AB. 1984. Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. *Smithsonian Institution Press*, Washington, D.C.
- Wilson K, Hardy ICW. 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. In: Hardy ICW (Ed.) Sex Ratios: Concepts and Research Methods. *Cambridge University Press*, Cambridge 48–92.

CAPÍTULO 2

CRESCIMENTO SOMÁTICO E LONGEVIDADE DE *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS, 1787) NA REGIÃO DE UBATUBA, BRASIL

INTRODUÇÃO

Nos animais, um aumento mensurável em comprimento ou peso tem sido descrito como crescimento. Tal aumento é resultado de um balanço entre processos anabólicos e catabólicos, sendo o crescimento um fenômeno complexo e altamente heterogêneo, bastante dependente de fatores externos (von Bertalanffy 1938).

Uma curva de crescimento é descrita como uma relação entre uma medida de comprimento e a idade dos indivíduos (Santos 1978). A determinação de tal curva é de suma importância para análises da estrutura populacional das espécies, de modo que os parâmetros originados da curva de crescimento podem fornecer informações a respeito do tamanho máximo e da idade atingida pelos organismos, das taxas de crescimento e período reprodutivo (Valenti *et al.* 1987), além de ajudar a melhorar a compreensão dos padrões dos ciclos de vida das espécies (Silva-Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2004).

A falta de estudos de crescimento em crustáceos decápodos pode ser atribuída às dificuldades em estimar o crescimento, pela ausência de estruturas que indiquem informações acerca da idade (Petriella & Boschi 1997, Branco 2005, Vogt 2012). O fato do crescimento em crustáceos ser descontínuo, frequentemente interrompido por sucessivas ecdises, torna o modelo de von Bertalanffy (1938) a ferramenta mais utilizada para se estudar animais que crescem rápido e fornece estimativas confiáveis sobre a idade de muitas espécies de crustáceos (Pinheiro *et al.* 2005).

No Brasil, estudos sobre crescimento em Brachyura são escassos, salvo algumas exceções, entre elas, Branco & Masunari (1992) para *Callinectes ornatus* Ordway, 1863, Branco & Lunardón-Branco (1993) para *Callinectes danae* Smith, 1869, D’Incao *et al.* (1993) para *Neohelice granulata* (como *Chasmagnathus granulata* Dana, 1852), Cracco & Fontoura (1996) para *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851, Flores & Negreiros-

Fransozo (1998) para *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850), Branco *et al.* (2002) para *Acheolus spinimanus* [como *Portunus spinimanus* (Latreille)], Silva-Castiglioni & Negreiros-Fransozo (2004) para *Uca rapax* (Smith, 1870) e Pinheiro *et al.* (2005) para *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763).

Ocypode quadrata (Fabricius, 1787), também conhecido como caranguejo Maria farinha, é o representante do gênero *Ocypode* (Weber, 1795) na costa oeste do Oceano Atlântico e é bastante abundante, habitando a região entre marés de praias arenosas. Esta espécie apresenta uma distribuição geográfica desde o litoral de Rhode Island (EUA) até o Rio Grande do Sul (Brasil) de acordo com Melo (1996).

Estudos sobre uma avaliação do crescimento e longevidade desta espécie baseado na curva de crescimento de von Bertalanffy (1938) ainda não foram desenvolvidos e publicados. Desta forma, o presente estudo tem como objetivo avaliar as taxas de crescimento, o tamanho assintótico e a longevidade, para machos e fêmeas de *O. quadrata* na região do litoral norte de São Paulo, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Os exemplares de *O. quadrata* pertencem à coleção do NEBECC e foram capturados (no período noturno) por dois pares de coletores, nas praias “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”, Ubatuba, São Paulo, Brasil de janeiro a dezembro de 2002. Em cada praia, os quatro coletores caminhavam durante 30 minutos de uma extremidade da praia em direção à outra, sem retornar, ao longo de cada amostragem. Os caranguejos foram capturados com um puçá, prevenindo a perda de apêndices. Somente os caranguejos caminhando sobre a praia foram coletados.

Em laboratório, os indivíduos foram identificados segundo Melo (1996), determinados quanto ao sexo e mensurados em sua maior largura da carapaça (LC).

Os indivíduos coletados em ambas as praias, “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”, foram agrupados para as análises seguintes e os indivíduos fêmeas que portavam ovos (ovígeras) foram agrupadas às fêmeas adultas que não portavam ovos.

Crescimento e longevidade foram analisados para machos e fêmeas separadamente (Boschi 1969), baseado no modelo de crescimento de von Bertalanffy (1938) e usando técnica adaptada por Simões et al. (2013). Valores modais foram determinados para cada frequência de LC usando o software PEAKFIT (Detecção automática de ajuste de picos e ajustes, Método I-Residual, sem suavização de dados), com classes de tamanho de 1 mm, de acordo com Fonseca & D’Incao (2003). Os modelos foram plotados em gráficos de dispersão vs. idade, para analisar o ritmo de crescimento das coortes. Os parâmetros de crescimento (LC_{∞} : largura assintótica da carapaça; k : coeficiente de crescimento (dia⁻¹); t_0 : Idade teórica no tamanho zero) foram estimados utilizando-se o suplemento SOLVER no Microsoft Excel (versão 2010) para Windows 7, que aplica o modelo de crescimento de von Bertalanffy:

$LCt=LC\infty[1-\exp-k(t-t_0)]$ (LCt : largura da carapaça na idade t). O crescimento das coortes foi avaliado baseando-se na similaridade de valores previamente observados para Ocypodidae do gênero *Uca* (Silva-Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2004). Os dados das coortes foram reunidos e parâmetros de crescimento estimados. As curvas de crescimento estimadas para machos e fêmeas foram comparadas por meio do teste F ($p= 0.05$) (Cerrato 1990). A longevidade foi calculada usando o modelo de crescimento de von Bertalanffy inverso, com modificação sugerida por D’Incao & Fonseca (1999), que é dado por: $\text{longevidade} = 0-(1/k)\text{Ln}[1- (LCt/LC\infty)]$ (considerando $t_0= 0$, e $LCt/LC\infty= 0.99$).

RESULTADOS

Para as análises descritas acima, foram utilizados 976 espécimes de *O. quadrata*, sendo 498 machos (mínimo a máximo, média e desvio padrão de $LC = 8,7$ mm a $38,1$ mm, $24,24 \pm 7,21$) e 478 fêmeas ($6,1$ mm a $39,9$ mm, $23,78 \pm 7,78$).

Baseado nos valores médios, foram selecionadas 13 coortes para machos (Figura 1) e 8 coortes para fêmeas (Figura 2). Uma curva média geral foi feita, agrupando as coortes obtidas para machos e fêmeas separadamente (Figuras 3-4).

Baseado nessas curvas, os modelos de crescimento geral foram determinados para cada gênero, que resultaram em estimativas de $LC_{\infty} = 40,52$ mm, $k = 0,0058/\text{dia}$ ($2,117/\text{ano}$), $t_0 = -0,631$ para machos e $LC_{\infty} = 38,79$ mm, $k = 0,0073/\text{dia}$ ($2,664/\text{ano}$), $t_0 = 0,102$ para fêmeas.

A longevidade foi estimada em 789 dias ($2,16$ anos) para machos e 628 dias ($1,72$ anos) para fêmeas. As curvas para machos e fêmeas apresentaram diferença estatística entre elas ($F_{\text{calculado}} = 11,4276 > F_{\text{crítico}} = 2,6835$; $p < 0,05$).

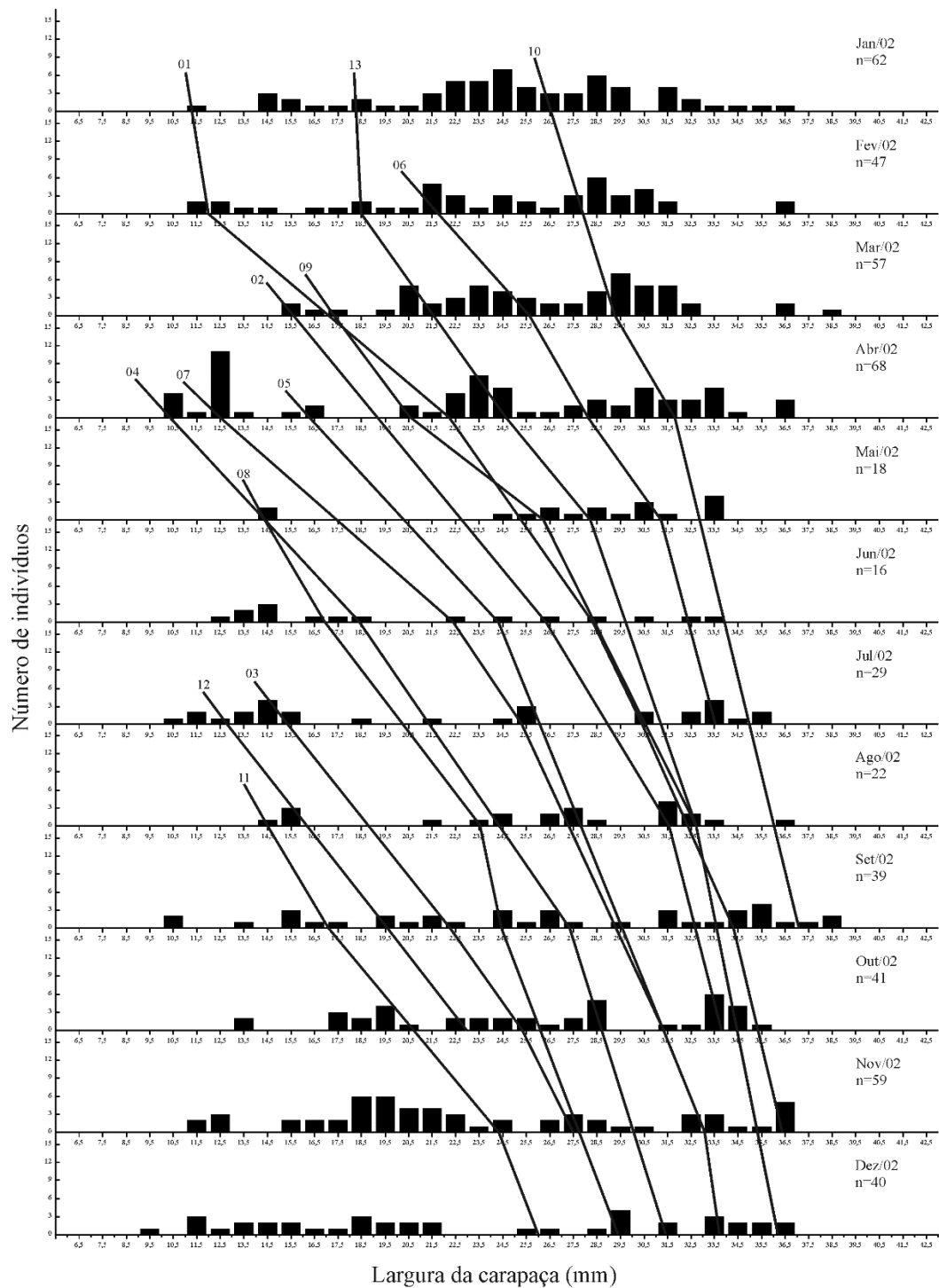


Figura 1 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Coortes selecionadas para análise de crescimento e número dos machos coletados em cada mês, de janeiro a dezembro de 2002. As classes de tamanhos variaram de 6,5 mm a 42,5 mm, com intervalos de 1 mm entre elas.

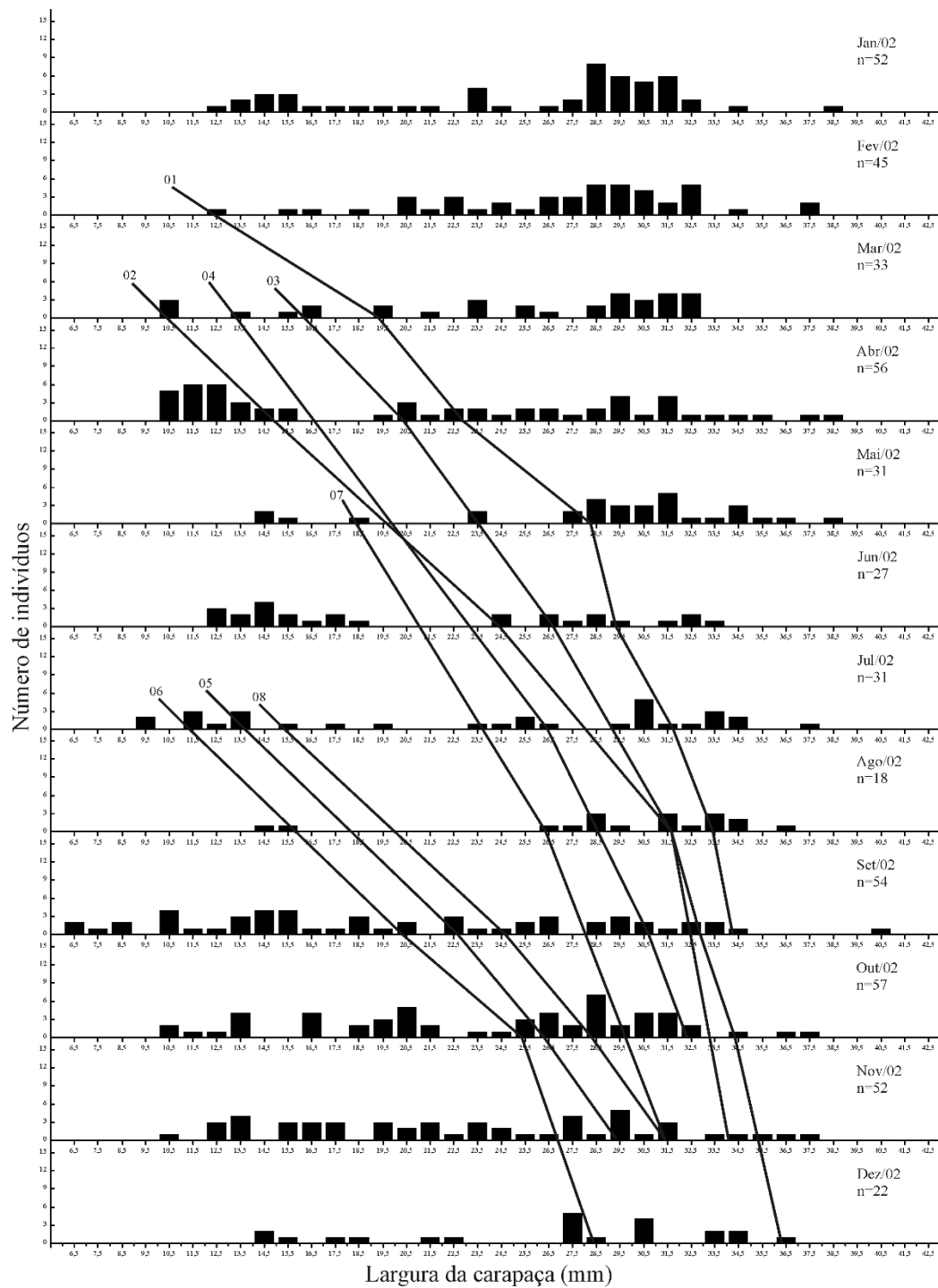


Figura 2 – *Ocyropsis quadrata* (Fabricius, 1787). Coortes selecionadas para análise de crescimento e número das fêmeas coletadas em cada mês, de janeiro a dezembro de 2002. As classes de tamanhos variaram de 6,5 mm a 42,5 mm, com intervalos de 1 mm entre elas.

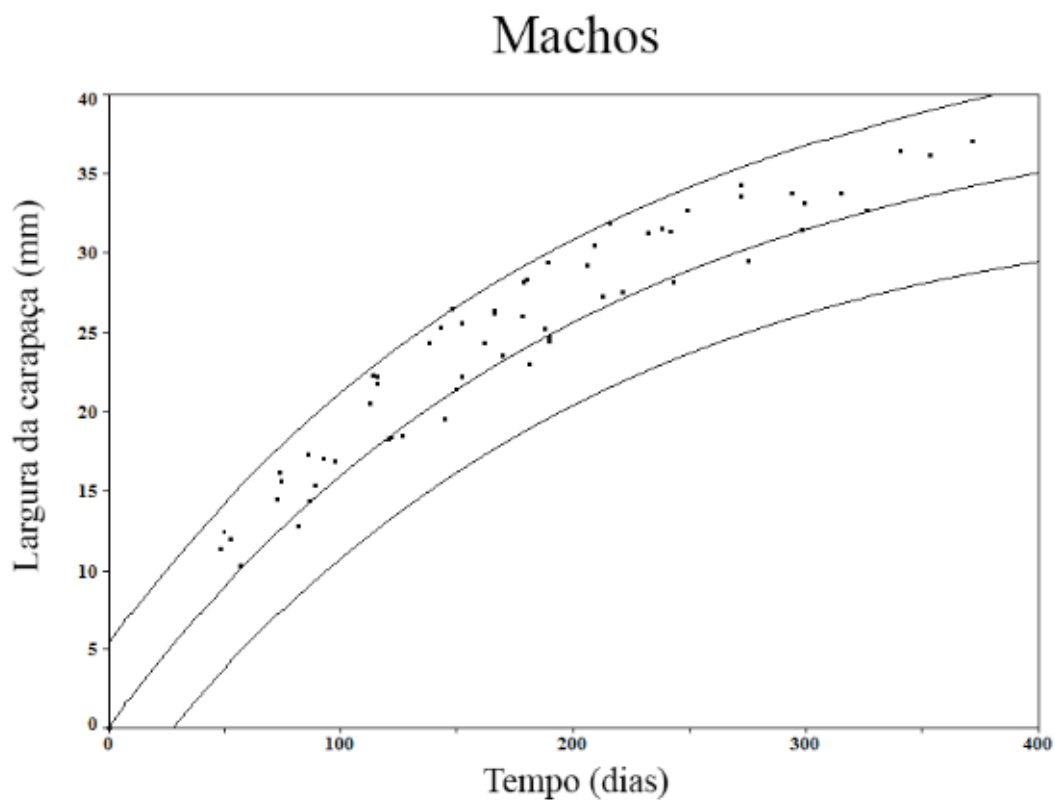


Figura 3 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Curva média de crescimento estimada para machos, baseado no modelo de crescimento de von Bertalanffy. Linhas externas predizem um intervalo de 95%.

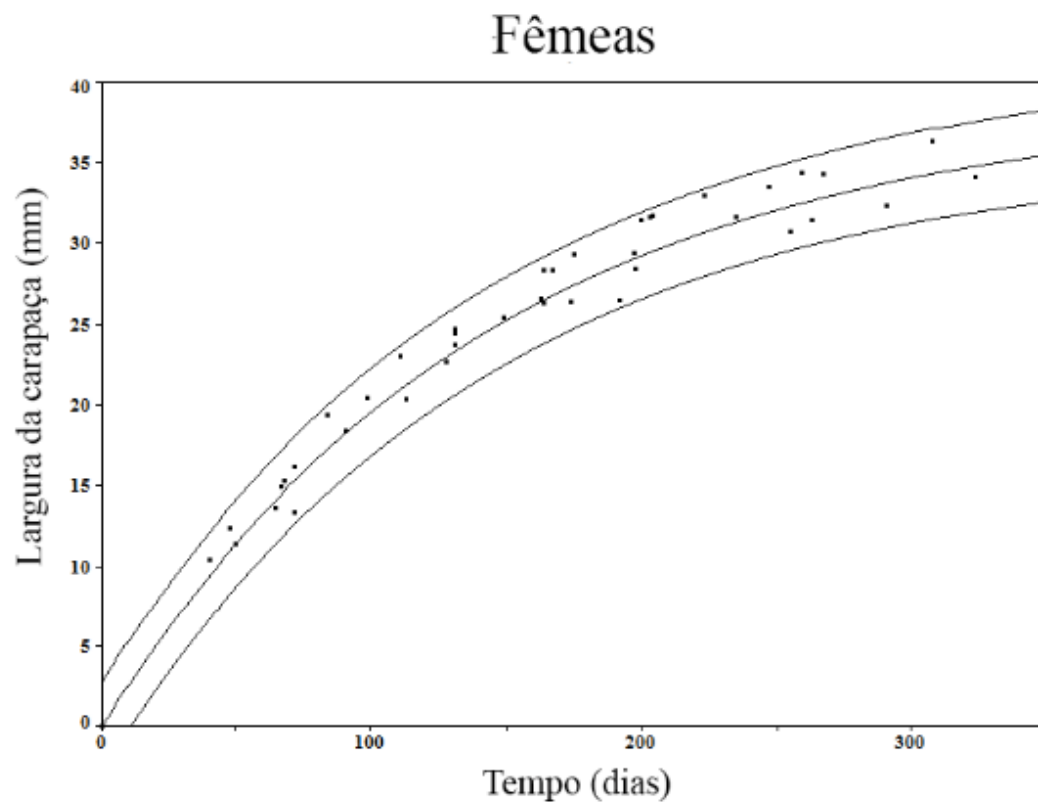


Figura 4 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Curva média de crescimento estimada para fêmeas, baseado no modelo de crescimento de von Bertalanffy. Linhas externas predizem um intervalo de 95%.

DISCUSSÃO

O crescimento e a reprodução são processos antagônicos em Brachyura (Conan & Comeau 1986), já que competem pelos mesmos recursos energéticos (Hartnoll 1985). Desse modo, a demanda de energia para a reprodução pode interromper a sequência de mudas necessárias para o crescimento somático, energia essa dispendida durante a incubação dos ovos pelas fêmeas e durante a corte e cópula pelos machos.

Entre os Brachyura, machos adultos geralmente atingem tamanhos maiores do que as fêmeas adultas (Pinheiro *et al.* 2005). Neste estudo, a diferença encontrada entre machos e fêmeas, para *O. quadrata*, foi pequena e a média de LC foi ligeiramente maior para machos do que para fêmeas. Contudo, o maior indivíduo capturado (39,9 mm) foi uma fêmea.

O dimorfismo sexual relacionado ao tamanho é mais marcante para braquiúros aquáticos, quando comparados aos semiterrestres, tendo um alto valor adaptativo no que diz respeito à proteção contra predadores que os machos oferecem às fêmeas enquanto copulam, justamente quando a fêmea está com o exoesqueleto descalcificado, estando vulnerável (Hartnoll 1969, Gleenson 1991, Pinheiro & Fransozo 1999).

No presente estudo, machos apresentaram um coeficiente de crescimento (k) menor do que das fêmeas (0,0058/dia e 0,0073/dia, respectivamente), o que indica que machos crescem em taxas menores do que as fêmeas. O tamanho assintótico estimado para machos foi um pouco maior do que o maior macho encontrado na amostra ($LC_{\infty} = 40,52$ mm ante $LC = 38,1$ mm, respectivamente). Por outro lado, para fêmeas foi menor do que a maior fêmea encontrada ($LC_{\infty} = 38,79$ mm ante $LC = 39,9$ mm, respectivamente), podendo ser influenciado pelo alto número de indivíduos jovens entre

as fêmeas na amostra. Ainda assim, machos tendem a atingir tamanhos superiores aos das fêmeas, considerando que o investimento com a reprodução pode ser menor. Assim, machos podem ter mais recursos energéticos alocados para o crescimento, tal qual sugerido por Silva-Castiglioni & Negreiros-Fransozo (2004) para *Uca rapax*.

Considerando que este estudo é o primeiro a avaliar o crescimento somático de *O. quadrata*, os dados mostram correlação com os tamanhos previamente encontrados nas populações desta espécie na costa brasileira (Alberto & Fontoura 1999, Fransozo *et al.* 2002, Negreiros-Fransozo *et al.* 2002, Corrêa *et al.* 2014). Entretanto, os resultados obtidos diferem bastante em relação àqueles encontrados por Haley (1969), cujo maior indivíduo (fêmea) apresentou 52 mm de largura de carapaça, o equivalente a 23% maior do que a maior fêmea encontrada neste estudo. Tal variação de tamanho pode estar associada à um fator latitudinal, que pode influenciar diversos aspectos do ciclo de vida de determinadas espécies como a longevidade, o tamanho corpóreo e o tamanho em que a mesma atinge a maturidade sexual, como sugerido por Castilho *et al.* (2007b) para outro crustáceo, *Artemesia longinaris* Bate, 1888.

As estimativas de longevidade no presente estudo foram de 789 dias (2,16 anos) para machos e 628 dias (1,72 anos) para fêmeas. Este resultado difere daquele proposto por Haley (1972), que estimou, baseado em observações e na distribuição de frequência em classes de tamanho dos diferentes grupos demográficos, que *O. quadrata*, na costa do Texas (EUA), vive em torno de três anos. Fonseca (1998) afirmou que a constante k tem sido subestimada em estudos sobre crustáceos, o que resulta em uma consequente longevidade superestimada, com valores máximos biologicamente incondizentes. Contudo, o resultado do presente estudo mostra valores de k condizentes com o crescimento da espécie, mas uma longevidade abaixo daquela proposta por Haley (1972).

Haley (1972) relata ainda que quando *O. quadrata* está sujeito a temperaturas abaixo dos 16°C o mesmo entra em “dormência”, chegando a um período por volta de três meses de inatividade ao longo do ano, na costa do Texas. Durante esse período os caranguejos permanecem enterrados em suas tocas, acima da linha média da maré alta. Nas praias onde os caranguejos foram coletados, na região de Ubatuba, durante o inverno as temperaturas médias da água do mar e do ar foram de 22°C e de 20,4°C, respectivamente, além de alguns dias com temperaturas abaixo dos 16°C, mas seguidos de dias com temperaturas mais amenas. Assim como relatado por Alberto & Fontoura (1999), durante os dias mais frios (abaixo de 16°C), os caranguejos permanecem inativos por curtos períodos de tempo e basta as condições voltarem a serem favoráveis, os mesmos voltam à atividade. Em dias mais frios, a maior atividade dos caranguejos ocorre em horários próximos ao meio-dia, quando a temperatura está mais alta, ao contrário do período de verão, em que os picos de atividade se dão ao entardecer e durante a noite (Alberto & Fontoura 1999).

Com base nas médias de temperatura em Ubatuba, é possível que a maior atividade de *O. quadrata* na região resulte em longevidades mais abreviadas, quando comparadas a latitudes maiores, pois desta forma os caranguejos permanecem por mais tempo expostos aos fatores de risco como predação, dessecação e competição intraespecífica, além de consumirem mais energia. Outra questão que também pode influenciar na longevidade é a disponibilidade de recursos alimentares, sendo primordial na obtenção de energia alocada para crescimento e reprodução. De acordo com Wolcott (1978), *O. quadrata* pode apresentar hábito alimentar tanto de carniceiro quanto de predador, de acordo com a disponibilidade de alimento. Desta forma, ainda são necessários estudos mais detalhados nas áreas amostradas a fim de investigar a

composição alimentar e os hábitos de *O. quadrata*, que justifiquem sua menor longevidade e tamanho.

REFERÊNCIAS

- Alberto RMF & Fontoura NF. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 59(1): 95-108.
- Branco JO. 2005. Biologia e pesca do camarão sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller) (Crustacea, Penaeidae), na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(4): 1050-1062.
- Branco JO & Lunardón-Branco MJ. 1993. Crescimento e tamanho de primeira maturação em *Callinectes ornatos* Ordway, 1863 (Decapoda: Portunidae) da região de Matinhos, Paraná, Brasil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 36: 497-503.
- Branco JO, Lunardón-Branco MJ & Souto FX. 2002. Estrutura populacional de *Portunus spinimanus* Latreille (Crustacea, Portunidae) na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19(3): 731-738.
- Branco JO & Masunari S. 1992. Crescimento de *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) da Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 9: 53-66.
- Castilho AL, Gavio MA, Costa RC, Boschi EE, Bauer RT & Fransozo A. 2007b. 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.
- Cerrato RM. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the Von Bertalanffy equation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1416-1426.

- Conan GY & Comeau M. 1986. Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionocetes opilio*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43(9): 1710-1719.
- Corrêa MODA, Andrade LS, Costa RC, Castilho AL, Bertini G & Fransozo A. 2014. Vertical distribution by demographic groups of ghost crab *Ocypode quadrata* (Crustacea: Brachyura). *Biologia* 69(7): 905-915.
- Cracco EB & Fontoura NF. 1996. Dinâmica populacional de *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 no estuário do Rio Tramandaí, Imbém, Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda, Grapsidae). *Revista Brasileira de Biologia* 56(3): 513-528.
- D’Incao F & Fonseca DB. 1999. Performance of the von Bertalanffy growth curve in penaeid shrimps: a critical approach. In: von Kaupel Klein JC & Schram FR (Eds). The Biodiversity Crisis and Crustacea: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress. Amsterdam (The Netherlands), July 1998.
- D’Incao F, Ruffino ML, Silva KG, Braga AC & Marques LHC. 1993. Crescimento de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851, em um marisma do estuário da Lagoa dos Patos, RS (Decapoda, Grapsidae). *Revista Brasileira de Biologia* 53(4): 637-643.
- Flores AAV & Negreiros-Fransozo ML. 1998. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. *Bulletin of Marine Science* 65(1): 59-73.
- Fonseca DB. 1998. *Kalliapseudes schubartii* Mañe-Garzón, 1949 (Crustacea, Tanaidacea): comparação entre metodologias de análise de crescimento e dinâmica populacional da espécie. MSc thesis, Fundação Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brasil.

- Fonseca DB & D’Incao F. 2003. Growth and reproductive parameters of *Kalliapseudes schubartii* in the estuarine region of the Lagoa dos Patos (southern Brazil). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 931-935.
- Fransozo A, Negreiros-Fransozo ML & Bertini G. 2002. Morphometric study of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1887) (Brachyura, Ocypodidae) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Modern Approaches to the Study of Crustacea* pp. 189-195.
- Gleenson RA. 1991. Intrinsic factors mediating pheromone communication in the blue crab, *Callinectes sapidus*. pp 17-32. In: Bauer RT & Martin JW (Eds). *Crustacean Sexual Biology*. *Columbia University Press*, New York.
- Haley SR. 1969. Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 17: 285-297.
- Haley SR. 1972. Reproductive cycling in the ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 23: 1-11.
- Hartnoll RG. 1969. Mating in Brachyura. *Crustaceana* 16: 161-181.
- Hartnoll RG. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. pp 101-128 In: Wenner AM (Ed). *Factors in Adult Growth*. A. A. Balkema, Boston. 362pp.
- Melo GAS. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. *Ed. Plêiade*, Fapesp, São Paulo, Brazil, 604p.
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A & Bertini G. 2002. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) at a sandy beach in southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 22(1): 157-161.
- Petriella AM & Boschi EE. 1997. Crecimiento em crustáceos decápodos: resultados e investigaciones realizadas em Argentina. *Investigaciones Marinas* 25: 135-157.
- Pinheiro MAA, Fiscarelli AG & Hattori GY. 2005. Growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Brachyura, Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology* 25(2): 293-301.

- Pinheiro MAA & Fransozo A. 1999. Reproductive behavior of the swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in captivity. *Bulletin of Marine Science* 64: 243-253.
- Santos EP. 1978. Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura. HUCITEC, EDUSP. São Paulo. pp 129.
- Silva-Castiglioni D & Negreiros-Fransozo ML. 2004. Somatic growth of the mudflat fiddler crab *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura: Ocypodidae) from two subtropical mangroves in Brazil. *Universidad y Ciencia* 20(39): 15-22.
- Simões SM, D’Incao F, Fransozo A, Castilho AL & Costa RC. 2013. Sex ratio, growth and recruitment of the pelagic shrimp *Acetes americanus* on the southeastern coast of Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 33(1): 1-9.
- Valenti WC, Mello JTC & Lobão VL. 1987. Crescimento de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Revista Brasileira de Biologia* 47(3): 349-355.
- Vogt G. 2012. Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): A review. *Zoologischer Anzeiger* 251: 1-25.
- von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181-213.
- Wolcott TG. 1978. Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 67-82.

CAPÍTULO 3

BIOLOGIA POPULACIONAL E CICLO REPRODUTIVO DE *OCYPODE QUADRATA* (FABRICIUS) (BRACHYURA, OCYPODIDAE) EM DUAS PRAIAS ARENOSAS DO LITORAL PAULISTA, BRASIL

INTRODUÇÃO

O gênero *Ocypode* Fabricius, 1798 é representado por diversas espécies de caranguejos de hábitos semiterrestres, muito comuns nas praias arenosas de regiões tropicais e subtropicais ao redor do mundo. A espécie representante deste gênero na costa ocidental do oceano Atlântico é *Ocypode quadrata* Fabricius 1787, que ocorre desde a costa de Rhode Island, EUA, até o litoral do Rio Grande do Sul, Brasil (Melo, 1996).

A grande variedade de adaptações ao ambiente terrestre torna este gênero atraente à investigação sobre comportamento (Barrass 1963, Hughes 1966, Rao 1968, Jones 1972, Vannini 1980), fisiologia (Farrelly & Greenaway 1994, Weinstein 1998), locomoção (Blickhan *et al.* 1993, Weinstein 1995), taxonomia (Huang *et al.* 1998) e reprodução (Schober & Christy 1993, Trott 1998).

Com relação à reprodução, uma ampla gama de estratégias reprodutivas é apresentada pelos crustáceos (Sastry 1983, Hartnoll 1985) a fim de maximizar a sobrevivência da prole e manter níveis populacionais (Hartnoll & Gould 1988). A periodicidade reprodutiva, dentre representantes da Infraordem Brachyura, pode ser caracterizada em dois tipos: contínua, quando os indivíduos se reproduzem ao longo de todo o ano, e sazonal, quando o período reprodutivo é restringido a certos meses do ano, os quais apresentam condições ambientais favoráveis (Sastry, 1983). Em regiões tropicais, os crustáceos têm a possibilidade de se reproduzirem durante todo o ano, já que as águas apresentam uma temperatura constante (Wenner *et al.* 1974). Por outro lado, em regiões temperadas, condições ambientais favoráveis, tanto para o desenvolvimento larval quanto para os adultos, ocorrem, geralmente, durante períodos mais curtos (Sastry, 1983). Desta forma, é importante esclarecer questões sobre a atividade reprodutiva a fim de revelar quaisquer padrões que possam ser relacionados com estímulos ambientais,

além de comparar fatores biológicos como maturação de gônadas, ovulação, tamanho corpóreo ou atividade copulatória numa dada escala de tempo, em ordem de se obter uma atividade cíclica (Haley, 1972).

O caranguejo fantasma, *O. quadrata*, possui um importante papel ecológico na transferência de energia entre os diferentes níveis tróficos dos ambientes costeiros, agindo tanto como carniceiro quanto como predador (Wolcott, 1978), além de ser bastante predado. As rápidas respostas comportamentais aos fatores ambientais, a grande abundância e o fácil acesso à espécie, tornou-a uma ótima ferramenta de estudo de impactos antropogênicos nas praias ao redor do mundo (Steiner & Leatherman 1981, Barros 2001). Independentemente de tamanho ou sexo, o caranguejo fantasma cava tocas para se abrigar, assim como outras espécies de mesmo gênero (De, 2005). Este comportamento possibilitou a contagem e medições da abertura de tocas, a qual se tornou uma técnica simples, rápida e de baixo impacto para se estimar o tamanho da população (Warren, 1990). Por outro lado, a contagem de tocas pode não ser uma estimativa confiável pela plasticidade comportamental do caranguejo fantasma, pois os mesmos podem fechar a abertura das tocas diante de condições desfavoráveis ou, ainda, sob estresse.

No presente trabalho, investigamos comparativamente a biologia populacional de *O. quadrata*, por meio da caracterização da razão sexual e distribuição dos diferentes grupos demográficos quanto à frequência nas classes de tamanho, assim como seu ciclo reprodutivo e recrutamento dos indivíduos juvenis nas praias de “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e amostragem

As coletas de dados foram realizadas em duas praias do litoral norte do Estado de São Paulo (aproximadamente 5 km distantes entre si, em linha reta), no município de Ubatuba. Tais praias apresentam características distintas de inclinação, composição granulométrica e, ainda, quanto à ação de ondas. A praia de “Barra Seca” (23° 25’ 1,394” S; 45° 2’ 58,772” O) localiza-se na baía do Perequê-açu, tem um comprimento aproximado de 0,5 km e é limitada pelo Rio Indaiá à noroeste (Figura 1) Esta praia apresenta altos níveis de erosão, principalmente pela ação antrópica, sendo margeada por um bairro com poucas habitações (Souza & Luna, 2009).

A praia “Vermelha do Centro” (23° 27’ 50,813” S; 45° 2’ 59,968” O) localiza-se próxima à Enseada da Praia Grande e tem aproximadamente 0,7 km, sendo limitada por costão rochoso em ambas as extremidades (Figura 1). Esta praia também é influenciada por forte ação antrópica, já que a área de restinga foi suprimida por construções, além de ser um local bastante frequentado por banhistas e praticantes de *surf*.

Os exemplares de *O. quadrata* pertencem à coleção do NEBECC e foram capturados (no período noturno) por dois pares de coletores de janeiro a dezembro de 2002. Em cada praia, os quatro coletores caminhavam durante 30 minutos de uma extremidade da praia em direção à outra, sem retornar, ao longo de cada amostragem. Os caranguejos foram capturados com um puçá, prevenindo a perda de apêndices. Somente os caranguejos caminhando sobre a praia foram coletados.



Figura 1 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Mapa das praias estudadas no município de Ubatuba, São Paulo. A) Praia de Barra Seca, B) Praia Vermelha do Centro.

Em laboratório, os caranguejos foram identificados segundo Melo (1996), determinados quanto ao sexo e mensurados em sua maior largura da carapaça (*LC*), com a utilização de um paquímetro (0,01mm).

Todos os indivíduos foram classificados em grupos demográficos segundo Haefner (1990), o qual diferencia jovens (imaturos) de adultos (maduros), de acordo com o formato e aderência do abdômen aos esternitos torácico. Tais grupos são: MJ = machos juvenis, MA = machos adultos, FJ = fêmeas juvenis, FA = fêmeas adultas e FO = fêmeas ovígeras. A condição reprodutiva de cada espécime foi determinada,

posteriormente, pela observação macroscópica do desenvolvimento gonadal, sendo classificada como imaturo (IM), rudimentar (RU), em desenvolvimento (ED), desenvolvido (DE) e esgotado (E), de acordo com a coloração e volume ocupado pelas gônadas na região cefalotorácica (Costa & Negreiros-Fransozo 1998).

Análise do sedimento e matéria orgânica

As coletas de sedimento foram efetuadas em três pontos amostrais para cada praia, sendo os pontos: 1 (extrema direita da praia), 2 (meio da praia) e 3 (extrema esquerda da praia). O sedimento foi amostrado utilizando-se uma pá em cada um dos seis pontos amostrais e congelado até o momento de análise laboratorial. Em laboratório, as amostras foram submetidas a uma estufa de secagem e esterilização à 70 °C, por 72 horas. Posteriormente, foram retiradas subamostras de 10 g para análise de matéria orgânica associada ao substrato e 100 g para determinação da granulometria de cada estação amostral.

As subamostras de 100g foram tratadas por cerca de 5 minutos em 250 ml de solução a 0,2N de NaOH em água destilada, com o intuito de facilitar a separação do silte e argila do restante dos grãos. Posteriormente, foram lavadas em uma peneira de malha 0,063 mm para separação dos grãos de areia do silte e argila, sendo eliminado o silte e argila. A subamostra, já sem o silte e argila, foi submetida a uma estufa à 60°C por 24 horas, para secagem da amostra.

Em seguida, as subamostras foram submetidas à uma sequência de seis peneiramentos, sendo distinto o diâmetro de malha de cada peneira. A diferença entre o peso inicial (antes da peneiração) e o peso final (depois da peneiração) corresponde à quantidade de fração granulométrica. Tais frações foram classificadas da seguinte forma: cascalho (>2 mm), areia muito grossa (1|-2mm), areia grossa (0,5|-1mm),

areia média (0,25|-0,5mm), areia fina (0,125|-0,25mm), areia muito fina (0,0625|-0,125mm) e silte e argila (<0,0625mm).

O tamanho do grão foi expresso na escala PHI (Φ), a qual corresponde à medida de tendência central para amostras de sedimento (Suguio, 1973). Para determinação da fração granulométrica mais frequente do sedimento foram construídas curvas cumulativas seguindo-se a escala de Wentworth (1922) por meio da fórmula $M = \Phi_{16} + \Phi_{50} + \Phi_{84}/3$. As classes de PHI foram convertidas em frações granulométricas aplicando-se $-\log 2$, obtendo-se a seguinte relação: $-1 = \Phi < 0$ (cascalho (C)), $0 = \Phi < 1$ (areia grossa (AG)), $1 = \Phi < 2$ (areia média (AM)), $2 = \Phi < 3$ (areia fina (AF)), $3 = \Phi < 4$ (areia muito fina (AMF)) e $\Phi \geq 4$ (silte + argila (S + A)).

Três classes granulométricas principais foram definidas a partir de Magliocca & Kutner (1965), sendo elas $A = C + AG + AM$, $B = AF + AMF$ e $C = S + A$. Através dessas três categorias, grupos foram estabelecidos de acordo com a combinação das frações granulométricas nas várias proporções, sendo estas $PA = (C + AG + AM) > 70\%$, $PAB = \text{prevalência de A sobre B (AF + AMF)}$, $PAC = \text{prevalência de A sobre C (S + A)}$, $PB = (AF + AMF) > 70\%$, $PBA = \text{prevalência de B sobre A}$, $PBC = \text{prevalência de B sobre C}$, $PC = (S + A) > 70\%$, $PCA = \text{prevalência de C sobre A}$, e $PCB = \text{prevalência de C sobre B}$.

As subamostras de 10 g foram colocadas em cadinhos e pesadas para posterior acondicionamento em uma mufla a 500 °C por 3 horas. A seguir, os cadinhos foram pesados novamente e a diferença entre o peso inicial e final (peso livre de cinzas) corresponde ao teor de matéria orgânica.

Estrutura populacional

A estrutura populacional foi avaliada com base na distribuição arbitrária dos indivíduos em classes de tamanho e verificação dos picos modais. A proporção sexual foi comparada pelo teste binomial (Wilson & Hardy, 2002) para verificar se há desvio da razão 1:1. A comparação do tamanho entre machos e fêmeas foi realizada pelo teste Mann-Whitney ($p = 0,05$). Os picos modais foram determinados utilizando-se o programa Peakfit versão 4.12 (SEA SOLVE SOFTWARE. INC. 1999-2003).

O período reprodutivo foi determinado pela presença de fêmeas ovígeras e indivíduos juvenis ao longo do ano, além da proporção entre os diferentes estágios de desenvolvimento gonadal nas estações do ano.

O teste de proporções multinomiais (Goodman, 1964) foi feito para comparar as proporções entre os diferentes estágios gonadais, de machos e de fêmeas separadamente, e entre as estações do ano. Letras iguais representam semelhança estatística.

RESULTADOS

A praia da “Barra Seca” possui inclinação média de 5,7° e caracteriza-se como uma praia reflexiva de baixa energia, com baixo hidrodinamismo, com uma estreita faixa de areia e predominância de sedimento fino, além de maiores taxas de matéria orgânica, quando comparada à outra praia deste estudo (Figura 2). A praia “Vermelha do Centro” possui inclinação média de 8,9° e caracteriza-se como uma praia de alto hidrodinamismo, com forte ação de ondas e intensa atividade de *surf*. Esta praia, também possui uma estreita faixa de areia, porém com predominância de sedimento grosso, aliado a um baixo teor de matéria orgânica, quando comparado ao da praia de “Barra Seca” (Figura 2).

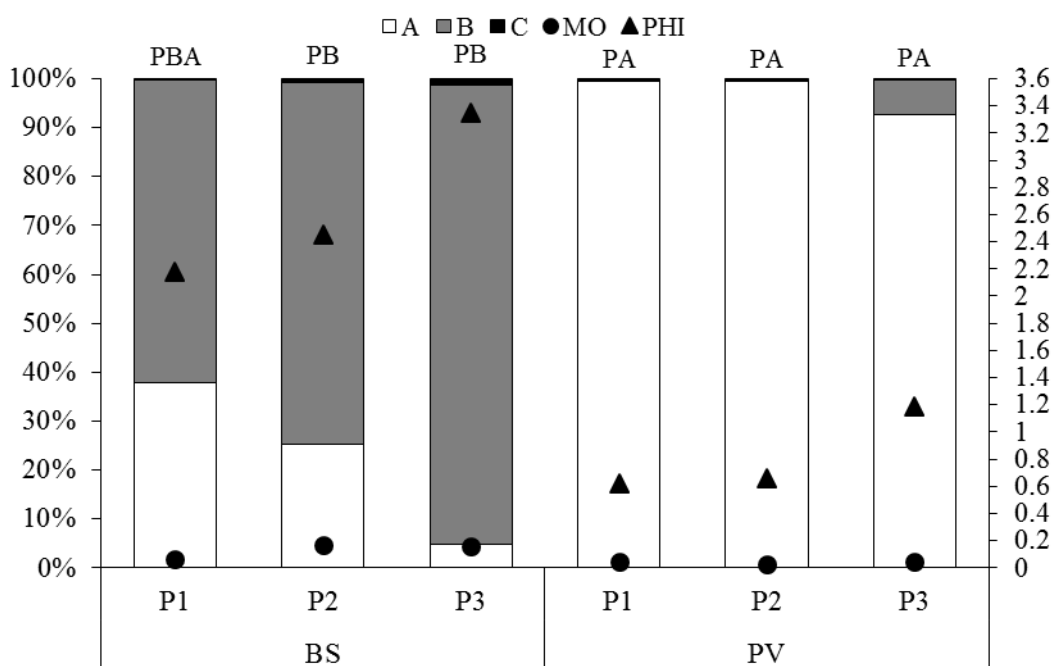


Figura 2 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Frações granulométricas, conteúdo de matéria orgânica (%) e phi de cada praia. BS = Barra Seca; PV = Praia Vermelha do Centro; MO = matéria orgânica. (para detalhes, ver *Material & Métodos*).

Na praia de “Barra Seca”, durante o período de estudo foram capturados 399 espécimes de *O. quadrata*, sendo 217 machos (28 juvenis e 189 adultos), 177 fêmeas (40 juvenis e 137 adultas, destas 5 ovígeras) e 5 indivíduos não sexáveis (NS). O tamanho dos machos variou de 10,5 mm a 38,1 mm de LC (média e desvio padrão = $25,82 \pm 6,32$) e das fêmeas variou de 9,7 mm a 39,9 mm de LC ($25,76 \pm 7,32$). O maior macho juvenil encontrado media 19,6 mm de LC e o menor adulto media 15,2 mm. A maior fêmea juvenil media 26,4 mm de LC e a menor adulta 13,9 mm, sendo que a menor fêmea ovígera media 28,7 mm. O tamanho entre machos e fêmeas não apresentou diferença significativa ($t = 35473,500$; $p = 0,647$).

Na praia “Vermelha do Centro” foram capturados 559 indivíduos de *O. quadrata*, sendo 263 machos (59 juvenis e 204 adultos), 283 fêmeas (93 juvenis e 190 adultas, destas 2 ovígeras) e 13 espécimes não sexáveis (NS). O tamanho dos machos variou de 8,7 mm a 37,8 mm ($23,52 \pm 7,53$) e das fêmeas de 6,1 mm a 36,7 mm ($22,90 \pm 7,66$). O maior macho juvenil e o menor macho adulto mediam 18,3 mm e 14,5 mm, respectivamente, e a maior fêmea juvenis, a menor fêmea adulta e a menor fêmea ovígera mediam 20,7 mm, 15,8 mm e 24 mm, respectivamente. Não houve diferença significativa entre o tamanho de machos e fêmeas ($t = 73423,500$; $p = 0,418$).

A razão sexual foi significativamente diferente do padrão 1:1 na praia de “Barra Seca” (teste binomial, $p < 0,05$), onde foram obtidos um maior número de machos, além disso, a razão sexual também diferiu nas classes 10 e 11, a favor dos machos (Tabela I). Já na praia “Vermelha do Centro”, a razão sexual não diferiu do padrão 1:1, para a população como um todo, porém houve desvio do padrão somente nas classes 2, 5 e 13, a favor das fêmeas (Tabela II).

Tabela I – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Razão sexual por classes de tamanho dos indivíduos coletados na praia de “Barra Seca”.

Classes	Ponto médio das classes de tamanho (mm)	Machos totais	Fêmeas totais	Não sexáveis	Razão sexual (M:F)	Teste binomial/p
1	5	0	0	1	0:0	-
2	7	0	0	1	0:0	-
3	9	0	1	2	0:1	0.5000/0.5
4	11	6	6	1	1:1	0.5405/0.887
5	13	5	10	0	1:2	0.3696/0.210
6	15	10	12	0	1:1.2	0.4776/0.677
7	17	6	4	0	1:0.7	0.6448/0.548
8	19	13	12	0	1:0.9	0.5394/0.845
9	21	14	10	0	1:0.7	0.6026/0.424
10	23	28	11	0	1:0.4	0.7287/0.007*
11	25	23	6	0	1:0.3	0.8067/0.001*
12	27	20	19	0	1:0.9	0.5254/0.874
13	29	34	29	0	1:0.8	0.5473/0.532
14	31	20	23	0	1:1.1	0.4769/0.651
15	33	19	14	0	1:0.7	0.5899/0.391
16	35	14	13	0	1:0.9	0.5365/0.850
17	37	4	5	0	1:1.2	0.5000/0.753
18	39	1	2	0	1:2	0.5000/0.625
Total		217	177	5	1:0.8	0.552/0.044*

M = machos; F = fêmeas; * = valores os quais apresentaram desvio significante da razão sexual mendeliana 1:1, ($p < 0,05$).

Tabela II – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Razão sexual por classes de tamanho dos indivíduos coletados na praia de “Vermelha do Centro”.

Classes	Ponto médio das classes de tamanho (mm)	Machos totais	Fêmeas totais	Não sexáveis	Razão sexual (M:F)	Teste binomial/p
1	5	0	0	0	0:0	-
2	7	0	5	3	0:1	0.1294/0.031*
3	9	3	3	8	1:1	0.5786/0.843
4	11	21	16	2	1:0.8	0.5804/0.417
5	13	13	30	0	1:2.3	0.3154/0.009*
6	15	16	22	0	1:1.4	0.4348/0.336
7	17	17	13	0	1:0.8	0.5824/0.417
8	19	19	14	0	1:0.7	0.5899/0.391
9	21	25	13	0	1:0.5	0.6695/0.063
10	23	21	17	0	1:0.8	0.5652/0.522
11	25	20	23	0	1:1.1	0.4769/0.651
12	27	23	32	0	1:1.4	0.4277/0.254
13	29	16	37	0	1:2.3	0.3125/0.004*
14	31	26	38	0	1:1.5	0.4144/0.119
15	33	22	12	0	1:0.5	0.6602/0.089
16	35	15	6	0	1:0.4	0.7342/0.052
17	37	6	2	0	1:0.3	0.7988/0.179
18	39	0	0	0	0:0	-
Total		263	283	13	1:1.1	0.4826/0.392

M = machos; F = fêmeas; * = valores os quais apresentaram desvio significante da razão sexual mendeliana 1:1, ($p < 0,05$).

Em ambas as praias, tanto machos quanto fêmeas apresentaram um padrão polimodal (com seis modas, para ambos os sexos e em ambas as praias) para a análise de distribuição de frequência em classes de tamanho, com intervalo de 2 mm entre as classes, indicando a presença de diferentes grupos etários na população. Os gráficos de distribuição de frequência em classes de tamanho podem ser observados na figura 3.

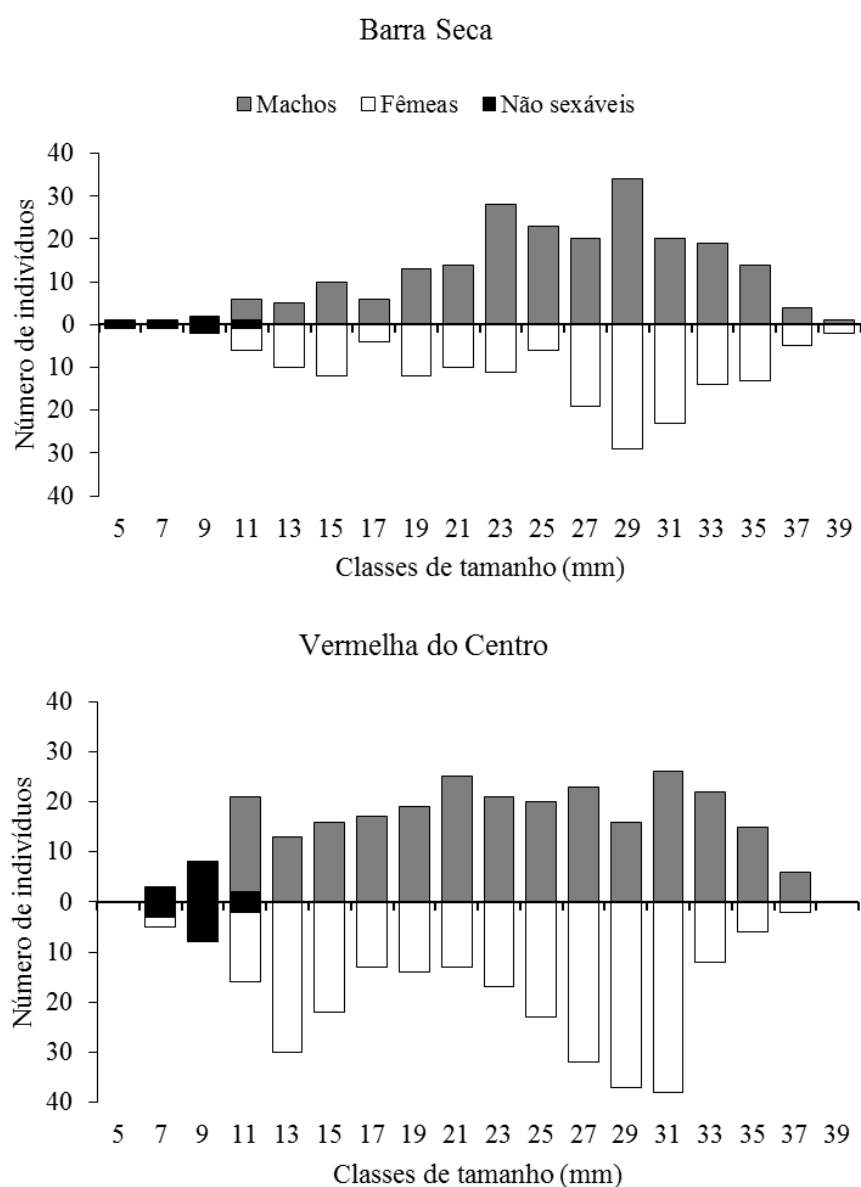


Figura 3 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Distribuição de frequência em classes de tamanho nas praias de “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”, de janeiro a dezembro de 2002.

Em “Barra Seca” foram encontradas fêmeas ovígeras em todas estações, exceto no inverno e pertenciam às classes de tamanho maiores. Indivíduos juvenis estiveram presentes em todas as estações, geralmente das menores classes de tamanho até as classes intermediárias e foram mais abundantes no outono e primavera. Os adultos estiveram presentes a partir da sexta classe de tamanho até as maiores, além de estarem presentes em todas as estações do ano, com maior abundância no verão e na primavera (Figura 4).

Na praia “Vermelha do Centro”, as fêmeas ovígeras foram encontradas somente no outono e pertenciam às classes intermediárias (10 e 11). Espécimes juvenis foram encontrados em todas as estações e concentravam-se nas primeiras 9 classes de tamanho e foram mais abundantes no outono, primavera e verão, respectivamente. Os adultos também foram encontrados em todas as estações do ano e distribuíram-se a partir da sexta classe de tamanho e foram mais abundantes no verão e na primavera, respectivamente (Figura 4).

Os diferentes estágios de desenvolvimento gonadal ocorreram em todas as estações do ano independentemente do sexo, com exceção do estágio esgotado, que só esteve presente no outono, tanto para machos quanto para fêmeas na praia de “Barra Seca” e somente para machos na praia “Vermelha do Centro” (Tabelas III e IV).

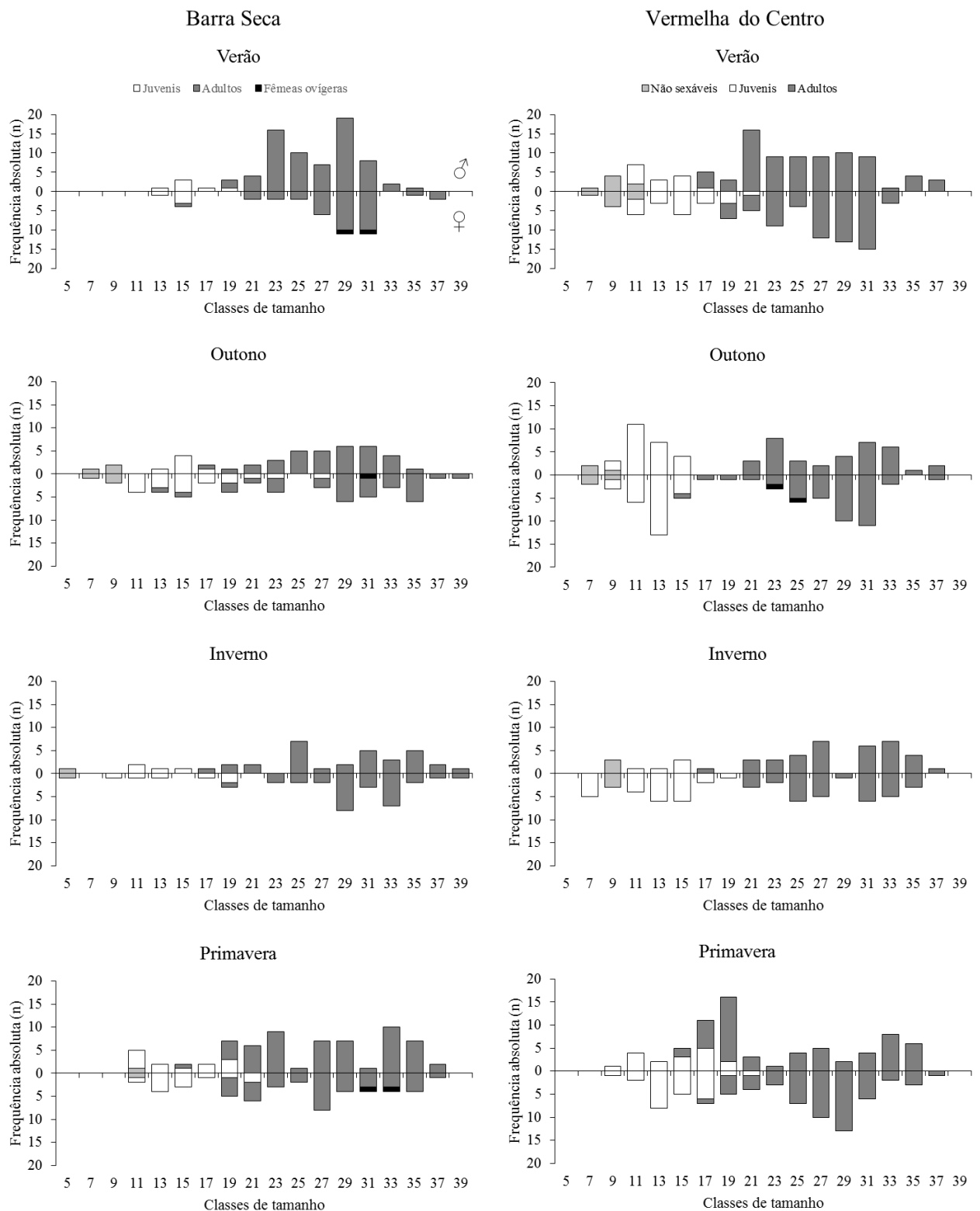


Figura 4 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Distribuição de frequência em classes de tamanho ao longo das estações do ano. Sexo e estágio de desenvolvimento estão discriminados.

Tabela III – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Proporção dos diferentes estágios gonadais para cada sexo ao longo das estações no ano de 2002 na praia de “Barra Seca”.

Estações	Machos					Fêmeas				
	IM	ED	DE	RU	E	IM	ED	DE	RU	E
Verão	A0,080b	A0,413a	B0,093b	A0,413a	0	B0,095b	A0,310a	A0,500a	B0,095b	0
Outono	A0,150ab	B0,325a	B0,200a	B0,275a	A0,05b	A0,360a	A0,080bc	AB0,180ab	A0,360a	A0,02c
Inverno	A0,114b	B0,114b	A0,714a	C0,057b	0	B0,171b	A0,171b	B0,086b	A0,571a	0
Primavera	A0,179b	B0,119b	A0,478b	AB0,224b	0	AB0,240a	A0,200a	A0,240a	A0,320a	0

IM = gônada imatura; ED = gônada em desenvolvimento; DE = gônada desenvolvida; RU = gônada rudimentar; E = gônada esgotada; categorias marcadas com a mesma letra apresentam igualdade; machos e fêmeas analisados separadamente (Goodman, $p < 0,05$).

Tabela IV – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Proporção dos diferentes estágios gonadais para cada sexo ao longo das estações no ano de 2002 na praia de “Vermelha do Centro”.

Estações	Machos					Fêmeas				
	IM	ED	DE	RU	E	IM	ED	DE	RU	E
Verão	AB0,144b	A0,244b	AB0,122b	A0,489a	0	A0,238a	A0,310a	A0,274a	A0,179a	0
Outono	A0,400 ^a	A0,267ab	B0,150b	BC0,167b	A0,017c	A0,373a	BC0,104c	A0,179bc	A0,343ab	0
Inverno	B0,122b	B0,049c	A0,634a	C0,195b	0	A0,436a	C0,091b	0	A0,473a	0
Primavera	A0,236 ^a	A0,153a	AB0,292a	AB0,319a	0	A0,312a	AB0,234a	A0,182a	A0,273a	0

IM = gônada imatura; ED = gônada em desenvolvimento; DE = gônada desenvolvida; RU = gônada rudimentar; E = gônada esgotada; categorias marcadas com a mesma letra apresentam igualdade; machos e fêmeas analisados separadamente (Goodman, $p < 0,05$).

Na praia de “Barra Seca”, a ocorrência relativa dos diferentes estágios de desenvolvimento gonadal em relação às estações do ano indicaram diferenças significativas ($p < 0,05$). Machos apresentaram um pico de gônadas em estágio desenvolvido (*DE*) no inverno e outro na primavera, enquanto que no verão houve prevalência dos estágios rudimentar (*RU*) e em desenvolvimento (*ED*) (Figura 5). Fêmeas tiveram picos da presença de gônadas em estágio desenvolvido, principalmente, no verão e na primavera, enquanto no outono e no inverno houve maior número de indivíduos com gônadas em estágio imaturo ou rudimentar (Figura 5).

Na praia “Vermelha do Centro”, para machos, obteve-se um pico de gônadas desenvolvidas no inverno, enquanto que na primavera houve um equilíbrio nas proporções entre os diferentes estágios gonadais. No verão houve principalmente a presença de gônadas rudimentares (Figura 5). Por outro lado, para fêmeas, houve um equilíbrio na proporção entre os diferentes estágios gonadais no verão e na primavera, além de picos de estágio imaturo no outono e no inverno (Figura 5).

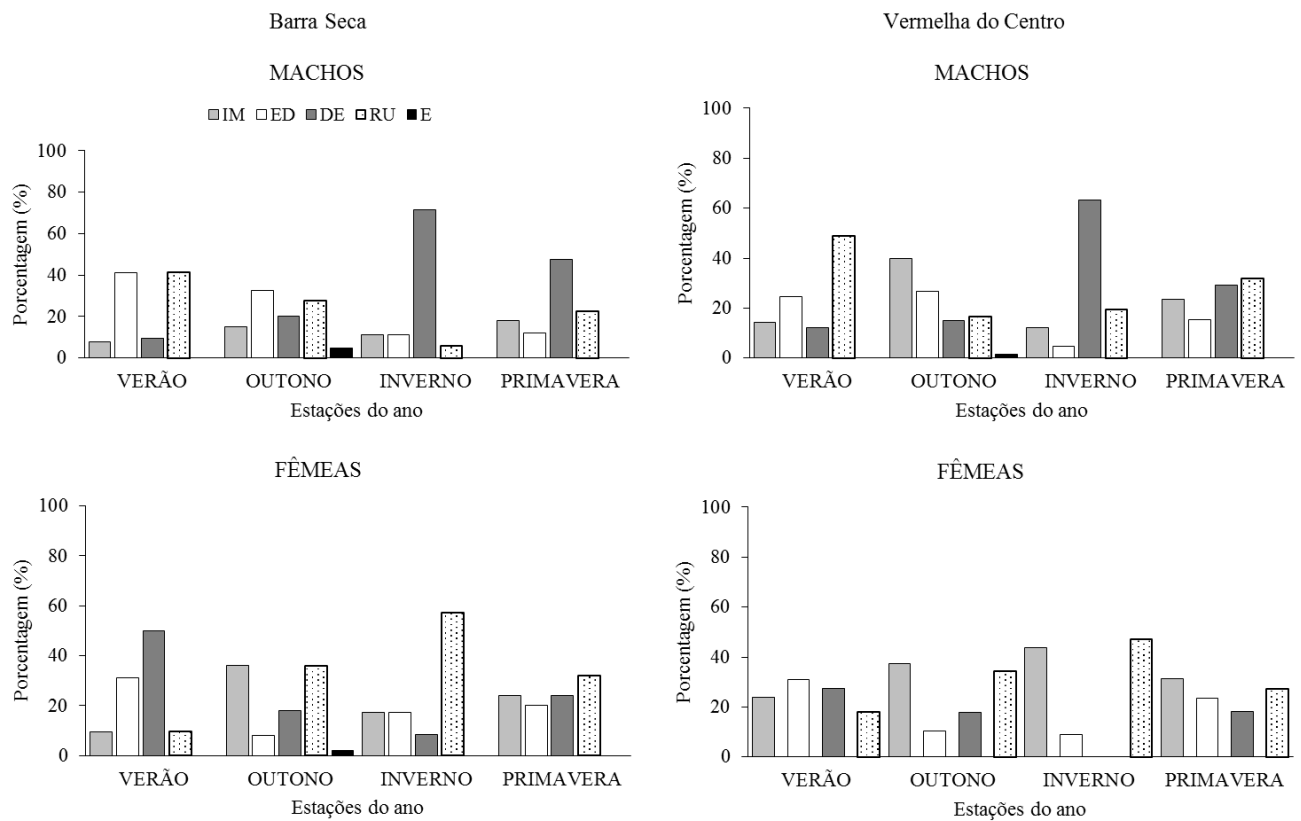


Figura 5 – *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). Proporção de indivíduos dentro de cada estágio de desenvolvimento gonadal, ao longo das estações. IM = gônada imatura; ED = gônada em desenvolvimento; DE = gônada desenvolvida; RU = gônada rudimentar; E = gônada esgotada.

DISCUSSÃO

Desvios na proporção normal entre machos e fêmeas, ou razão Mendeliana (1:1), numa população de crustáceos pode ser resultado direto da reversão sexual, longevidade, taxas de mortalidade e de crescimento diferenciadas entre os sexos ou migrações (Wenner 1972, Winget *et al.* 1974, Swartz 1976, Haley 1979, Díaz 1980), além de poder regular internamente uma população ao afetar o potencial reprodutivo da mesma (Giesel, 1972). No entanto, reversão sexual nunca foi relatada para Brachyura (Swartz, 1976) e, também, não se tem relatos de migração para *O. quadrata*, a não ser em um gradiente vertical na faixa de areia entre a linha de maré baixa e a zona de restinga (Corrêa *et al.* 2014). Entretanto, tal movimentação pode não ser responsável por alterações na razão sexual.

Na praia de “Barra Seca” houve uma diferença significativa na razão sexual, geral e nas classes 10 e 11, em relação ao padrão 1:1, a favor dos machos, por outro lado na praia “Vermelha do Centro” tal razão se manteve 1:1, no geral e a favor das fêmeas nas classes 2, 5 e 13 (Tabelas I e II). É sabido que em populações de crustáceos intertidais de regiões tropicais há uma leve tendência no desvio da razão sexual em favor dos machos (Ansell *et al.* 1972, Ahmed & Mustaqim 1974, Ahmed 1976, Subramonian 1977). Por outro lado, tais desvios podem ser em razão das flutuações na abundância anual de cada sexo, somado às condições ambientais precedentes aos dias de coleta.

No que diz respeito à distribuição de frequência em classes de tamanho, segundo Díaz & Conde (1989), a distribuição caracterizada por recrutamento contínuo, sem a ruptura de classes e constantes taxas de mortalidade são reflexo de um padrão unimodal. Contrariamente, *O. quadrata* apresentou um padrão polimodal em ambas as praias, padrão o qual Díaz & Conde (1989) caracterizam com pulsos de recrutamento e mortalidade diferenciada ou catastrófica. Porém, no presente estudo constatou-se

recrutamento contínuo ao longo do ano, justificado pela presença de indivíduos jovens em todas as estações (Figura 4), assim como relatado por Alberto & Fontoura (1999) e Negreiros-Fransozo *et al.* (2002). Adicionalmente, a dificuldade em se capturar essa espécie pode refletir no padrão de distribuição, assim como sugerido por Negreiros-Fransozo *et al.* (2002). Esses últimos autores propõem a existência de uma fase crítica no desenvolvimento do caranguejo fantasma (nas classes intermediárias principalmente no caso das fêmeas), quando os mesmos permanecem em suas tocas a fim de prevenir a predação. De acordo com Flores & Negreiros-Fransozo (1999), amostrar organismos móveis em regiões intertidais é uma tarefa difícil, pois os mesmos podem se refugiar em locais de difícil acesso, o que pode causar uma fonte extra de desvios amostrais. Ainda segundo os autores, seria necessário um *desing* específico de coleta, como técnicas de captura e recaptura, para diminuir tais desvios.

Em Crustacea, a presença de fêmeas ovígeras numa população ao longo do ano indica a atividade reprodutiva da espécie (Mantelatto *et al.* 1995), porém o baixo número de indivíduos portando ovos, no presente estudo, se torna uma ferramenta pouco efetiva para se estimar o período reprodutivo. Em “Barra Seca” as fêmeas ovígeras representaram somente 3,8% das fêmeas e 1,3% do total amostrado, enquanto que na praia “Vermelha do Centro” esse número foi ainda mais baixo, 1,1% em relação às fêmeas e 0,4% em relação ao total amostrado. Segundo Negreiros-Fransozo *et al.* (2002), a baixa captura de fêmeas ovígeras pode ser fruto do comportamento das fêmeas enquanto incubam os ovos, que permanecem dentro de suas tocas, podendo até permanecerem sem se alimentar. Ainda segundo a autora e colaboradores, as fêmeas ovígeras encontradas incubavam ovos em estágio final de desenvolvimento, prestes a eclodir, o que sugere que estas fêmeas saem de suas tocas somente para liberar as larvas na água.

Desta forma, a periodicidade reprodutiva pode ser estimada baseada na presença de indivíduos juvenis na população ou pelos diferentes estágios de desenvolvimento gonadal, de ambos os sexos, ao longo das estações do ano. Este estudo indica uma razoável heterogeneidade na maturação de gônadas femininas, principalmente pela presença de gônadas em estágio desenvolvido (*DE*), caracterizado por um longo período reprodutivo (Primavera até Outono) (Figura 5). Por outro lado, machos apresentaram um padrão de maturação de gônadas ligeiramente diferente das fêmeas, com picos de gônadas desenvolvidas no inverno e na primavera (Barra Seca) e inverno, primavera e verão (Vermelha do Centro) (Tabelas III e IV). Embora as diferenças sejam muito sutis, estatisticamente diferente ($p < 0,05$) em “Barra Seca”, mas similar na praia “Vermelha do Centro”, os picos de gônadas *DE* de machos no inverno podem sugerir que já deva ocorrer cópula durante o inverno, porém a liberação dos oócitos se dê a partir da primavera, quando começam a aparecer picos de gônadas *DE* entre as fêmeas. Tal fato pode ser indício de que as fêmeas armazenam os espermatóforos dos machos a fim de liberarem os oócitos, quando as condições ambientais forem favoráveis, como já relatado para outras espécies de Brachyura (Cheung 1968, Morgan *et al.* 1983, Bauer 1986, Guinot & Quenette 2005, Antunes *et al.* 2015).

Haley (1972) estudou o ciclo reprodutivo de *O. quadrata* fazendo uso de análises histológicas do sistema reprodutor feminino juntamente com a estrutura populacional, chegando a conclusão de que fêmeas desta espécie podem vir a armazenar espermatóforos dos machos. De acordo com Negreiros-Fransozo *et al.* (2002), por meio da análise de correlação de Pearson, utilizada para testar a associação entre os fatores ambientais (temperatura do ar, da água de superfície e pluviosidade) e a porcentagem de fêmeas funcionais portadoras de gônadas desenvolvidas, a autora e colaboradores encontraram uma correlação positiva entre a abundância de fêmeas com gônadas desenvolvidas e os

fatores ambientais, que pode indicar que o melhor período para a maturação das gônadas se dê durante os meses quentes e chuvosos.

No que diz respeito às praias de “Barra Seca” e “Vermelha do Centro”, não foi possível notar uma grande diferença entre os padrões de distribuição, ciclo reprodutivo e recrutamento de *O. quadrata*, mesmo observando-se diferenças entre as composições granulométricas do sedimento, a quantidade de matéria orgânica presente no substrato e as características hidrodinâmicas. Corrêa *et al.* 2014 encontraram uma relação positiva entre a abundância e a umidade relativa das tocas, mas nenhuma relação com matéria orgânica e salinidade. Desta forma, novas investigações serão necessárias para relacionar os diferentes fatores abióticos com os padrões de distribuição e periodicidade reprodutiva da espécie.

REFERÊNCIAS

- Ahmed M. 1976. A study of the normal and aberrant sexual types of the Venezuelan fiddler *Uca cumulanta* and *Uca rapax*. *Bulletin of Marine Science* 26: 499-505.
- Ahmed M & Mustaqim J. 1974. Population structure of four species of porcellanid crabs (Decapoda: Anomura) occurring on the coast of Karachi. *Marine Biology* 26: 173-317.
- Alberto RMF & Fontoura NF. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 59(1): 95-108.
- Ansell AD, Sivadas P, Narayanan B & Trevallion A. 1972. The ecology of two sandy beaches in southwest India. II. Notes on *Emerita holthuisi*. *Marine Biology* 17: 311-317.
- Antunes M, Fransozo V, Castilho AL, Cobo VJ, Teixeira GM & Fransozo A. 2015. Assessment of reproductive capacity in females of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Brachyura, Portunoidea) during a period of high reproductive activity. *Invertebrate Reproduction & Development* 59(1): 9-16.
- Barrass R. 1963. The burrows of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) (Crustacea, Ocypodidae) on a tidal wave beach at Inhaca Island, Moçambique. *Journal of Animal Ecology* 32: 73-85.
- Barros F. 2001. Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed Sandy beaches. *Biological Conservation* 97(3): 399-404.

- Bauer RT. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. *Journal of Crustacean Biology* 6(3): 313-325.
- Blickhan R, Full RJ & Ting L. 1993. Exoskeletal strain: evidence for a trot-gallop transition in rapidly running ghost crabs. *Journal of Experimental Biology* 179: 301-321.
- Cheung TS. 1968. Trans-molt retention of sperm in the female stone crab, *Menippe mercenaria* (Say) 1). *Crustaceana* 15(2): 117-120.
- Corrêa MODA, Andrade LS, Costa RC, Castilho AL, Bertini G & Fransozo A. 2014. Vertical distribution by demographic groups of ghost crab *Ocypode quadrata* (Crustacea: Brachyura). *Biologia* 69(7): 905-915.
- Costa TM & Negreiros-Fransozo ML. 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana* 71(6): 615-627.
- De C. 2005. Biophysical model of intertidal beach crab burrowing: Applications and significance. *Ichnos* 12(1): 11-29.
- Díaz H. 1980. The mole crab *Emerita talpoida* (Say): a case of changing life history pattern. *Ecological Monographs* 50: 437-456.
- Díaz H & Conde JE. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science* 45(1): 148-163.
- Farrelly CA & Greenaway P. 1994. Gas exchange through the lungs and gills in air-breathing crabs. *Journal of Experimental Biology* 187: 113-130.

- Flores AAV & Negreiros-Fransozo ML. 1999. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. *Bulletin of Marine Science* 65(1): 59-73.
- Giesel JT. 1972. Sex ratio, rate of evolution and environmental heterogeneity. *American Naturalist* 106: 380-387.
- Goodman LA. 1969. Simultaneous confidence intervals for contrasts among multinomial populations. *The Annals of Mathematical Statistics*, Beachwood 35(2): 716-725.
- Guinot D & Quenette G. 2005. The spermatheca in podotreme crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Podotremata) and its phylogenetic implications. *Zoosystema* 27(2): 267-342.
- Haefner Jr PA. 1990. Morphometry and size at maturity of *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) in Bermuda. *Bulletin of Marine Science* 46(2): 274-286.
- Haley SR. 1972. Reproductive cycling in the ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 23: 1-11.
- Haley SR. 1979. Sex ration as a function of size in *Hippa pacifica* Dana (Crustacea, Anomura, Hippidae): a test of the sex reversal and differential growth rate hypothesis. *American Naturalist* 113: 391-397.
- Hartnoll RG. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. pp 101-128 In: Wenner AM (Ed). *Factors in Adult Growth*. A. A. Balkema, Boston. 362pp.
- Hartnoll RG & Gould P. 1988. Brachyuran life histoty strategies and the optimization of egg production. *Proceedings of the Zoological Symposium*, London 59: 1-9.

- Huang JF, Yang SL & Ng PKL. 1998. Notes on the taxonomy and distribution of two closely related species of ghost crabs, *Ocypode sinensis* and *O. cordimana* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 71: 942-954.
- Hughes DA. 1966. Behavioural and ecological investigations of the crab *Ocypode ceratophalmus* (Crustacea: Ocypodidae). *Journal of Zoology* 150:129-143.
- Jones DA. 1972. Aspects of the ecology and behaviour of *Ocypode ceratophalmus* (Pallas) and *O. kuhlii de Hann* (Crustacea: Ocypodidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 8: 31-43.
- Magliocca A & Kutner AS. 1965. Sedimentos de fundo da Enseada do Flamengo, Ubatuba, SP. *Contribuições do Instituto Oceanográfico* 198: 1-15.
- Mantelatto FLM, Fransoso A & Negreiros-Fransozo ML. 1995. Population structure of *Hepatus pudibundus* (Decapoda: Calappidae) in Fortaleza Bay, Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 43(1-3): 265-270.
- Melo GAS. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Ed. Plêiade, Fapesp, São Paulo, Brazil, 604p.
- Morgan SG, Goy JW & Costlow J Jr. 1983. Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisii*. *Journal of the Crustacean Biology* 3: 542-547.
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A & Bertini G. 2002. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) at a sandy beach in southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 22(1): 157-161.
- Rao KR. 1968. The pericardial sacs of *Ocypode* in relation to the conservation of water, molting, and behaviour. *American Zoologist* 8: 561-567.

- Sastry AN. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg FJ & Vernberg WB (Eds). The biology of Crustacea. Environmental adaptations. New York: Academic Press p179-270.
- Schober UM & Christy JH. 1993. Sand disposal of the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* (Decapoda – Ocypodidae): a possible role in courtship. *Marine Biology* 116: 53-60.
- Souza CRG & Luna GC. 2009. Shoreline recession rates and sedimentary budget in beaches under very high risk of erosion in Ubatuba County (São Paulo Northern Coast). *Quaternary and Environmental Geosciences* 1(1): 25-41.
- Steiner AJ & Leatherman SP. 1981. Recreational impacts on the distribution of ghost crabs *Ocypode quadrata* Fab. *Biological Conservation* 20: 111-122.
- Subramonian T. 1977. Aspects of sexual biology of the anomuran crab *Emerita asiatica*. *Marine Biology* 43: 369-377.
- Suguio K. 1973. Introdução à sedimentologia. Edgard Blucher/EDUSP, São Paulo, 317p.
- Swartz RC. 1976. Sex ratio as a function of size in the xanthid crab, *Neopanope sayi*. *American Naturalist* 110: 898-900.
- Trott TJ. 1998. On the sex ratio of the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards and Lucas, 1843 (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana* 71: 46-56.
- Vannini M. 1980. Notes on the behaviour of *Ocypode ryderi* Kingsley (Crustacea: Brachyura). *Marine Behavioural Physiology* 7: 171-183.

- Warren JH. 1990. The use of open burrows to estimate abundances of intertidal estuarine crabs. *Australian Journal of Ecology* 15: 277-280.
- Weinstein RB. 1995. Locomotion behaviour of nocturnal ghost crabs on the beach: focal animal sampling and instantaneous velocity from three-dimensional analysis. *Journal of Experimental Biology* 198: 989-999.
- Weinstein RB. 1998. Effects of temperature and water loss on terrestrial locomotor performance in land crabs: integrating laboratory and field studies. *American Zoologist* 38: 518-528.
- Wenner AM. 1972. Sex ratio as function of size in marine Crustacea. *American Naturalist* 106: 321-350.
- Wenner AM, Fusaro C & Oaten A. 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. *Canadian Journal of Zoology* 52: 1095-1106.
- Wentworth CK. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30: 377-392.
- Wilson K, Hardy ICW. 2002. Statistical analysis of sex ratios: an introduction. In: Hardy ICW (Ed.) *Sex Ratios: Concepts and Research Methods*. Cambridge University Press, Cambridge 48–92.
- Winget RR, Maurer D & Seymour H. 1974. Occurrence, size composition, and sex ratio of the rock crab, *Cancer irroratus* Say and the spide crab, *Libinia emarginata* Leach in Delaware Bay. *Journal of Natural History* 8: 199-205.

Wolcott TG. 1978. Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 67-82.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos na presente dissertação contribuíram para enriquecer o conhecimento sobre a biologia e a ecologia do caranguejo fantasma *Ocypode quadrata* na região de Ubatuba, São Paulo.

O crescimento relativo da espécie se mostrou semelhante ao de outras espécies de braquiúros, com desvio do padrão isométrico, possivelmente reflexo da alteração nas taxas de crescimento dos indivíduos após a muda puberal. O crescimento do abdômen, para fêmeas, apresentou taxas maiores do que para os machos, semelhante aos demais braquiúros e indicativo de dimorfismo sexual quanto a esse caracter.

Quanto à maturidade sexual, a mesma ocorre em tamanhos menores para machos do que para fêmeas, já que tais necessitam de maior tamanho corpóreo para acomodar as gônadas e os ovos.

Com base no crescimento dos quelípodos, machos obtiveram um coeficiente alométrico mais acentuado do que as fêmeas, porém não foi notado dimorfismo sexual quanto ao tamanho dos quelípodos, sugerindo que, para esta espécie, os quelípodos podem não estar diretamente relacionados à reprodução.

O fato do crescimento e da reprodução serem processos antagônicos, em crustáceos, pode propiciar aos machos atingirem tamanhos maiores do que as fêmeas, entretanto crescem mais lentamente e podem viver mais. Na região amostrada, a espécie obteve uma longevidade inferior à proposta anteriormente em estudos realizados no hemisfério norte, o que pode ser reflexo de uma maior atividade dos caranguejos aqui no Brasil devido às temperaturas mais altas.

As duas praias apresentaram um padrão de estrutura populacional semelhante, mesmo com diferenças na razão sexual, em favor dos machos em uma praia e na outra houve equilíbrio entre machos e fêmeas. Tal fato pode ser consequência do modelo de amostragem, já que somente foi feita a captura dos indivíduos que estavam andando na praia.

Foram observados todos os grupos demográficos ao longo das estações, com exceção das fêmeas ovígeras, o que pode ser explicado pelo fato das mesmas permanecerem nas tocas durante o período de incubação dos ovos. O período reprodutivo da espécie indicou uma sazonalidade, com reprodução nas estações quentes e chuvosas, embora haja recrutamento contínuo ao longo do ano.

Sugere-se aqui a realização de estudos futuros sobre o hábito alimentar de *O. quadrata*, bem a determinação de possíveis predadores.

Apesar das diferenças geomorfológicas entre as praias amostradas, não foi possível observar diferenças acentuadas entre os padrões populacionais da espécie, o que pode sugerir que outros fatores estejam influenciando a distribuição da mesma. Com base nos resultados aqui apresentados, é pertinente que sejam realizadas investigações futuras relacionando o desenvolvimento ontogenético da espécie com os diferentes fatores abióticos a fim de elucidar questões relevantes a cerca dos padrões de distribuição da mesma, somado à influência dos agentes estressores antropogênicos.