Universidade Estadual Paulista
"Julio de Mesquita Filho"
Campus de Botucatu – Instituto de Biociências

TESE

Dinâmica populacional de caranguejos marinhos (Crustacea, Decapoda, Brachyura) do sudeste do Brasil

Gustavo Monteiro Teixeira

Orientador: Prof. Dr. Adilson Fransozo

Botucatu – São Paulo
2010

Dinâmica populacional de caranguejos marinhos (Crustacea, Decapoda, Brachyura) do sudeste do Brasil

Gustavo Monteiro Teixeira

Orientador: Prof. Dr. Adilson Fransozo

Tese apresentada ao curso de Pós-graduação do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – UNESP – Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciencias Biológicas – Área de Zoologia

Botucatu – São Paulo
2010

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ***ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE***

Teixeira, Gustavo Monteiro.
Dinâmica populacional de caranguejos marinhos (Crustacea, Decapoda, Brachyura) do sudeste do Brasil / Gustavo Monteiro Teixeira. - Botucatu, 2010
.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, 2010
Orientador: Adilson Fransozo
Capes: 20400004

1. Crustáceo. 2. Zoologia. 3. Caranguejos. 4. Brasil.

Palavras-chave: Ciclo reprodutivo; Estrutura populacional; Leucosioidea; Majoidea; Proporção sexual.

Eu não sei quase nada, mas
desconfio de muita coisa.
João Guimarães Rosa

Aos meus pais José Carlos e Aparecida, por todo o orgulho que tenho de minas origens e por terem me capacitado para minhas conquistas.

À Ellen, meu amor, pois juntos contamos moedas, espero que possamos desfrutar as recompensas.

Agradecimentos

Ao meu orientador, ***prof^{o} Dr^{o} Adilson Fransozo***, por toda confiança e ensinamentos, pelo orgulho e alegria de poder chamá-lo de amigo. Uma das pessoas mais preocupadas como o sucesso do próximo que eu tive o prazer de conhecer, e por isso merece todo o meu respeito e admiração.

A ***prof^{a} Dr^{a} Maria Lúcia Negreiros Fransozo*** pelos sábios conselhos, ensinamentos e amizade, além dos auxílios todos na revisão dos manuscritos com os quais trabalhei durante o doutorado.

Ao ***Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)*** pela bolsa de estudos, que viabilizou minha manutenção durante a execução deste trabalho. E a cada cidadão deste país que contribui para que este recurso exista.

Ao ***Dr^{o} Rogério Caetano da Costa, Dr^{a} Giovana Bertini e Dr^{a} Lissandra Fernandes Góes*** por disponibilizarem dados obtidos em seus projetos de doutorado e ao ***Fundo de Amparo a Pesquisa no Estado de São Paulo (FAPESP)*** que custeou os referidos projetos, e pelos investimentos realizados em equipamentos, veículos e montagem laboratorial.

Ao ***Dr^{o} Wagner Cotroni Valenti***, pelo que pude aprender com ele nos cursos de biologia marinha dos quais participou e por ter aceitado participar como banca desta tese, pois sem dúvida trará contribuições valorosas.

Ao ***Dr^{o} Valter Cobo*** e ao ***Dr^{o} Rogerio Caetano Costa*** que além dos auxílios e exemplos profissionais foram grandes amigos, com os quais pude compartilhar bons momentos de descontração especialmente durante as coletas e cursos de biologia marinha.

Ao ***Dr^{o} Antonio Leão Castilho***, um grande amigo, que sempre me incentivou a buscar o doutorado, pelo que pude aprender enquanto ele ainda estava em Botucatu e por eu ainda ter o braço direito inteiro.

Ao amigo, *pescador-biólogo,* ***Djalma Rosa (Passarinho)*** pela companhia sempre divertida, pela competência com que exerce o seu trabalho e assim, garante nossa segurança e a obtenção do nosso material de pesquisa, sempre com gigantesca boa vontade.

Aos funcionários do Deptº de Zoologia: ***Juliana Ramos e Flávio da Silva***, e as funcionárias da Pós-Graduação: ***Luciene e Maria Helena***, meus sinceros agradecimentos por toda ajuda e facilidades oferecidas.

Aos meus velhos amigos do NEBECC: ***Ariádine (Ari), Gabriela (Gabi), Rafael (Xuxa), Gustavo (Japa), Bruno (Pessoa), Eduardo (Frio), Kátia e Michele (Mi)*** por todo o companheirismo, por tantos momentos divertidos em Ubatuba e pelo convívio sempre harmonioso no NEBECC. A ***Kátia e Mi*** um agradecimento especial pela ajuda na reta final de construção desta tese.

Aos velhos amigos de outros laboratórios: ***Vivian Fransozo, Gilmar, Patrícia (Jorjão), Gisele, Mateus*** e ***Sabrina***; e aos novos amigos do NEBECC: ***Rafael (Rafa)*** companheiro de residência e de copo***, Douglas, Samara (Sá), Paloma, Alessandra (Lê), Mariana (Mari), Daniela (Dani), Tassiana (Tatá)*** e ao meu velho e bom amigo, ***Douglas (Douglão)*** pela amizade, incentivo e carinho.

Aos meus pais ***José Carlos Teixeira*** e ***Aparecida Garcia Monteiro Teixeira*** por sempre acreditarem e apostarem em meu sucesso, financiando, auxiliando, cuidando e aconselhando cada passo meu que fora dado até hoje. A vocês devo uma vida inteira de muita alegria, inclusive essa. Meus exemplos de vida, carinho e respeito, essa conquista é nossa.

Aos meus irmãos ***Adriana Monteiro Teixeira (Dri)*** e ***Rafael Monteiro Teixeira (Rafa)***, e ao meu sobrinho ***Filipe Monteiro de Oliveira (Filipão)*** por simplesmente completarem minha felicidade com a presença, carinho, respeito e cumplicidade.

A minha cunhada ***Tatiane (Tati)*** e a ***minha mais nova sobrinha Rafaela (que ainda está para chegar)*** por fazerem (mesmo que a *Rafa* ainda nem saiba) e porque ainda farão parte de muitos momentos felizes da minha vida.

Ao ***Edmiro Ganev (Mirão)***, a ***Roseli Tapias Geraldo*** e ao ***Eduardo Geraldo Ganev,*** pois desde nos conhecemos sempre me trataram como membro da família e torceram pelo meu sucesso.

A minha noiva, ***Ellen Geraldo Ganev***, que abriu mão de tantas coisas para ficar ao meu lado, primeiro pela dedicação e cuidado com as ilustrações e formatação desta tese e, principalmente, por ter passado comigo tantos momentos bons e outros um tanto difíceis e agora estarmos tendo tantas conquistas.

Sumário

Considerações Iniciais

ÁREA DE ESTUDO 1
CARACTERIZAÇÃO E FILOGENIA DOS GRUPOS 2
REFERÊNCIAS 5

Capítulo I: Dinâmica populacional de *Persephona lichtensteinii* Leach, 1817 e *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758) na região de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo

RESUMO. 7
ABSTRACT 8
INTRODUÇÃO 9
MATERIAL E MÉTODOS 11
RESULTADOS 15
DISCUSSÃO 32
REFERÊNCIAS 36

Capítulo II: Reproductive period and size at onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast

ABSTRACT. 39
INTRODUCTION 39
MATERIAL AND METHODS 40
RESULTS 42
DISCUSSION 44
ACKNOWLEDGMENTS 47
REFERENCES 47

Capítulo III: Características populacionais do caranguejo aranha *Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788) (Crustacea, Majoidea, Inachidae) dos fundos rochosos do sudeste do Brasil

RESUMO 50
ABSTRACT. 51
INTRODUÇÃO 52
MATERIAL E MÉTODOS 53
RESULTADOS 54
DISCUSSÃO 59
REFERÊNCIAS 60

Capítulo IV: Size distribution and sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil

ABSTRACT. 64
INTRODUCTION 65
MATERIAL AND METHODS 65
RESULTS 66
DISCUSSION 66
ACKNOWLEDGMENTS 68
REFERENCE 68

Capítulo V: Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shore algae from southeastern Brazil

ABSTRACT. 71
INTRODUCTION 71
MATERIAL AND METHODS 72
RESULTS 73
DISCUSSION 73
ACKNOWLEDGMENTS 77
REFERENCE 77

Considerações Finais

CONSIDERAÇÕES FINAIS 80
REFERÊNCIAS 84

CONSIDERAÇÕES INICIAIS



CONSIDERAÇÕES INICIAIS

ÁREA DE ESTUDO

Ubatuba (23°35'00"S / 44°53'24"W) está situada no litoral norte paulista, o qual se encontra geograficamente em uma área de transição entre as faunas tropical-subtropical e a patagônica, com limite norte entre os Estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo e limite sul entre o Estado do Rio Grande do Sul e o Uruguai (Boschi, 2000).

O litoral de Ubatuba é constituído de maciços isolados e promontórios dos esporões terminais da Serra do Mar, cujas características conferem um aspecto intensamente recortado (Ab'Saber, 1955) (Figura 01). A paisagem dessa região é singular, formada por um complexo de praias, costões rochosos, baías, canais e rios circundados de manguezais, que proporcionam o estabelecimento de ambientes estuarinos, ricos em nutrientes, e favoráveis ao estabelecimento e desenvolvimento da fauna marinha (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1991; Castro *et al*., 2005).

Os pontos de amostragem deste estudo estão localizados numa área denominada "Southern Brazilian Bight" (SBB), a qual sofre forte influência de três massas de águas com características específicas, e modelos distintos de distribuição entre verão e inverno: Água Central do Atlântico Sul (ACAS), com temperatura e salinidade baixas ($t < 18^{o}C$ e $s < 36‰$); Água Tropical (AT), que apresenta temperatura e salinidade altas ($t > 20^{o}C$ e $s > 36‰$), e Água Costeira (AC), com alta temperatura e baixa salinidade ($t > 20^{o}C$ e $s < 36‰$) influenciada pelas duas últimas e pela drenagem continental (Castro Filho *et al*., 1987).

Na região de Ubatuba, durante os meses correspondentes as estações de primavera e verão, o regime de ventos pode determinar uma predominância de transporte de Ekman, carregando AC em direção a quebra da plataforma continental. Este transporte seria compensado pela entrada de água em sentido contrário com inundação do fundo da plataforma pela ACAS, com consequente queda de temperatura e formação de termoclina (Castro Filho *et al*., 1987). Esta conjunção de fenômenos oceanográficos faz com que a região tenha características particulares no que se refere às variações sazonais de fatores como temperatura e salinidade.

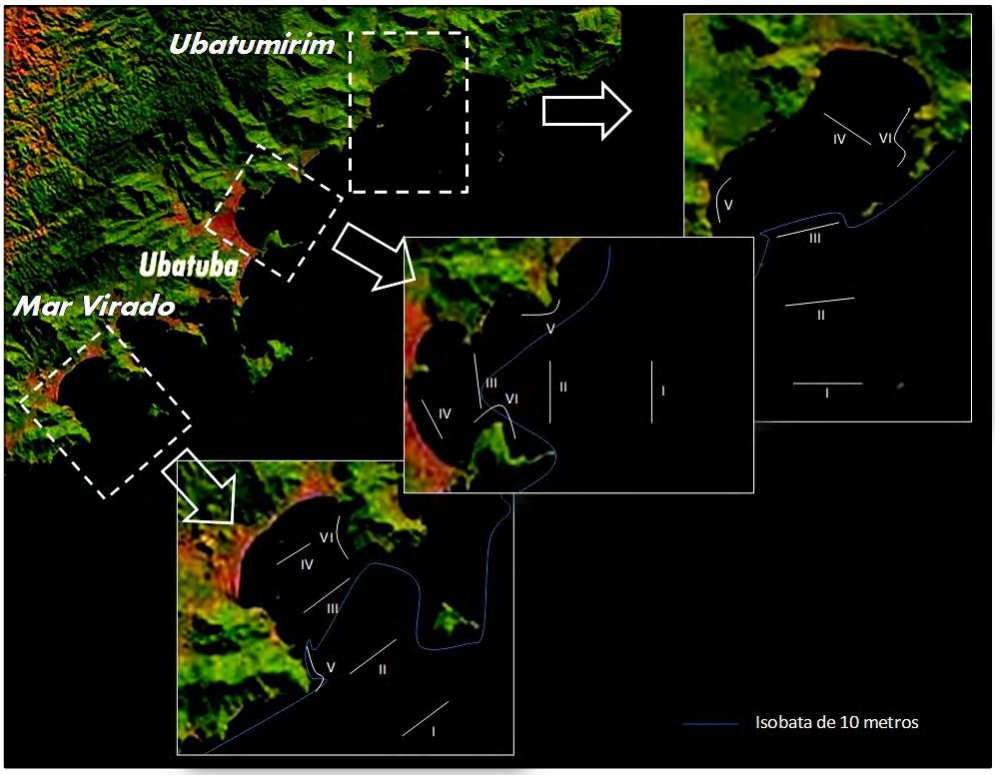


Figura 1. Mapa da região de Ubatuba indicando os locais de amostragem.

CARACTERIZAÇÃO E FILOGENIA DOS GRUPOS

Os caranguejos verdadeiros, pertencentes à infraordem Brachyura, constituem mais de 6500 espécies (Ng *et al*., 2008; De Grave *et al*., 2009). Segundo Ahyong *et al*. (2007), para uma melhor congruência filogenética, Eubrachyura pode ser definido como um clado contendo apenas espécies de Heterotremata e Toracotremata, tendo como grupo irmão os Podotremata Cyclodorippoida.

O presente trabalho tem como alvo espécies representantes das superfamílias Majoidea e Leucosioidea, ambas contidas em Eubrachyura. No entanto, baseado em evidências extraídas da análise da ultraestrutura de espermatozóides (Jamieson, 1994), das características larvais (Rice, 1980, 1983), e de dados moleculares (Spears *et al*., 1992; Porter *et al*., 2005), Majoidea é considerada uma linhagem antiga, provavelmente ramificando próximo à base da árvore dos Brachyura e, sua monofilia é bem suportada pela morfologia de larvas e adultos (Hultgrem & Stachowicz, 2008). A superfamília

Leucosioidea por sua vez, encontra-se no extremo oposto do clado, como um dos ramos mais recentes derivados em Eubrachyura, junto à Grapsoidea e Ocypodoidea.

Os representantes de Leucosioidea Samaouelle, 1819 são caranguejos que vivem no sublitoral marinho, sendo encontrados principalmente habitando o infralitoral não consolidado das regiões costeiras. Porém algumas espécies podem ser encontradas até, aproximadamente, 400 metros de profundidade (Melo, 1996).

A superfamília Leucosioidea compreende duas famílias: Iphiculidae Alcock, 1896, com apenas 1 subfamília (Iphiculoida), e Leucosiidae Samouelle 1819, com 3 subfamílias (Cryptocneminae, Ebaliinae e Leucosiinae). Destas, somente a subfamília Ebaliinae se distribui por todo o Atlântico e, consequentemente, tem sua ocorrência registrada para o Brasil (Ng *et al*., 2008). Entre os caranguejos (Ebaliinae) encontrados no Brasil, o gênero *Persephona* Leach, 1817 é um dos mais representativos, sendo registradas 4 espécies: *Persephona crinita* Rathbun, 1931; *P. lichtensteinii* Leach, 1817; *P. mediterranea* (Herbst, 1794), e *P. punctata* (Linnaeus, 1758). As três últimas são alvo do presente trabalho (Figura 02).

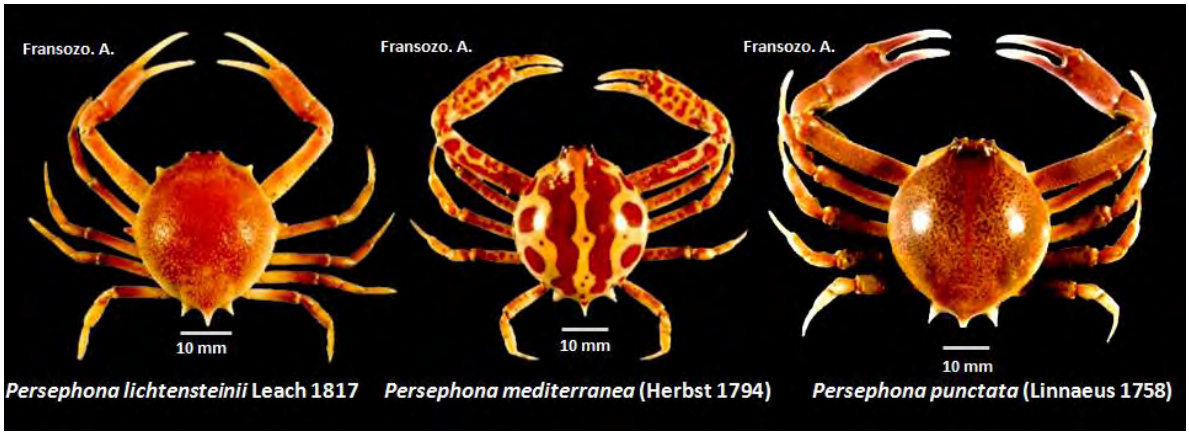


Figura 2. Espécies de Leucosioidea utilizadas no presente estudo.

A superfamilia Majoidea, originada pela elevação da antiga família Majidae ao status de Superfamília (Hendrickx, 1995; Martin & Davis, 2001; McLaughlin *et al*., 2005), constitui um grupo diverso e possui mais de 800 espécies (Rice, 1988), das quais cerca de 100 ocorrem no Brasil, e 47 ocorrem no Estado de São Paulo (Melo, 1996). Segundo Ng *et al*. (2008), Majoidea inclui 5 famílias (Oregoniidae, Majidae incluindo as subfamílias

Majinae e Mithracinae, Inachidae, Inachoididae e Epialtidae incluindo as subfamílias Epialtinae, Tychinae e Pisinae). As espécies investigadas no presente trabalho (Figura 03) pertencem às famílias Inachidae (*Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788)) e Epialtidae (*Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) e *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851)).

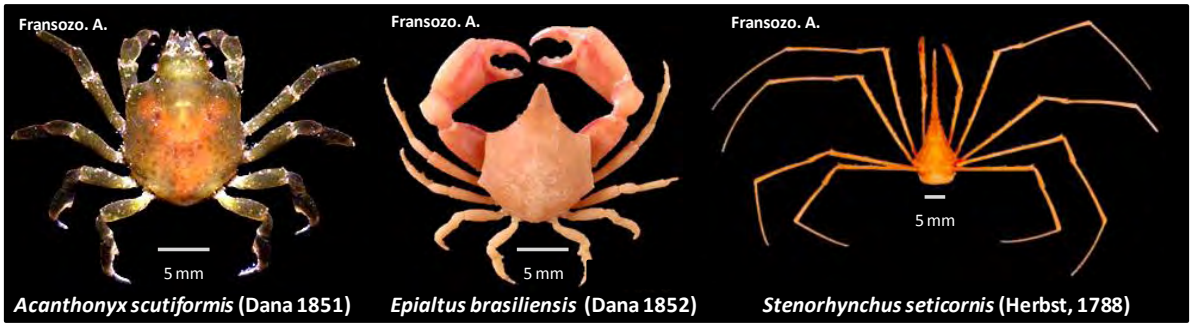


Figura 3. Espécies de Majoidea utilizadas no presente estudo.

Esta tese apresenta uma analise da dinâmica populacional das referidas espécies, descrevendo o período reprodutivo e a organização populacional com base nas proporções dos diferentes grupos demográficos, nas distribuições de indivíduos de cada os sexos em classes de tamanho, nas proporções entre os sexos (principalmente avaliando as mudanças de tais proporções, antes e após a maturidade sexual) e nos valores estimados de LC_{50}, como ferramentas para o entendimento de diferenças ou semelhanças na maneira como machos e fêmeas alcançam a maturidade. A análise de tais características em subconjuntos de espécies, pertencentes às superfamílias filogeneticamente distantes, ou seja, situadas nos extremos do cladograma dos Eubrachyura, associada a uma investigação de espécies de clados intermediários disponíveis na literatura, pode permitir a avaliação da seguinte hipótese: "Os fatores que controlam a estrutura populacional em espécies de Eubrachyura, podem ser determinados mais intensamente por características de bases genotípicas herdados durante a história evolutiva dos grupos, do que pelas próprias características ambientais, amostradas em uma população em escalas restritas de tempo e espaço, e desta forma, devem se mostrar mais conservativos em taxa mais intimamente relacionados"

REFERÊNCIAS

AHYONG, S. T., LAI, J. C. Y., SHARKEY, D., COLGAN, D. J. & NG, P. K. L. 2007. Phylogenetics of the brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda): The status of Podotremata based on small subunit nuclear ribosomal RNA. Molecular Phylogenetics and evolution, 45: 576-586.

AB'SÁBER, A. N. 1955. Contribuição à geomorfologia do litoral paulista. Rev.Bras. Geogr., 17(1):3-37.

BOSCHI, E. E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the marine zoogeographic provinces. Rev. Invest. Desarro. Pesq., 13: 7-136.

CASTRO, R.H., R.C. COSTA, A. FRANSOZO, and F.L.M. MANTELATTO. 2005. Population structure of the seabob shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea, Penaeoidea) in the litoral of São Paulo, Brazil. Scientia Marina 69:105-112.

CASTRO-FILHO, B. M.; MIRANDA, L. B. & MYAO, S. Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. Bolm. Inst. Oceanogr., 35(2): 135-151.

HENDRICKX, M.E. 1995. Restoration of Pseudorhombila- Xanthiformis Garth 1940, for nanoplax-garthi Guinot 1969 (Decapoda, Goneplacidae). Crustaceana, 68: 12-20.

HULTGREN, K.M., STACHOWICZ, J.J. 2008. Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. Molecular Phylogenetics ans Evolution, pp. 986 – 996.

JAMIESON, B.G.M. 1994. Phylogeny of the Brachyura with particular reference to the Podotremata: evidence from a review of spermatozoal ultrastructure (Crustacea, Decapoda). Philos. Trans. Roy. Soc. B. 345, 373 – 393.

MARTIN, J.W., DAVIS, G.E. 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. Natural History Museum of Los Angeles Country, Los Angeles, CA.

MCLAUGHLIN, P.A., CAMP, D.K., ANGEL, M.V., BOUSFIED, E.L., P., BRUSCA, R.C., CADIEN, D., COHEN, A.C., CONLAN, K, ELDREDGE, L.C., FELDER, D.L., GOY, J.W., HANEY, T.A., HANN, B., HEARD, R.W., HENDRYCKS, E.A., HOBBS, H.H., HOLSINGER, J., KENSLEY, B., LAUBITZ, D.R., LECROY, S.E.L.R., MADDOCKS, R.F., MARTIN, J.W., MIKKELSEN, P., NELSON, E., NEWMAN, W.A., OVERSTRET, R.M., POLY, W.J., PRICE, W.W., REID, , J.W., ROBERTSON, A., ROGERS, D.C., ROSS, A., SCHOTTE, M., SCHRAM, F.R., SHIH, C.T., WATLING, L., WILSON, G.D.F., TURGEON, D.D. 2005. Common and scientific names of aquatic invertebrates from the United States and Canada: Crustaceans. Am. Fish. Soc. Spec. Publ. 31, 1 – 545.

MELO, G.A.S. 1996. Manual de Identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do Litoral Brasileiro. São Paulo: Plêiade/FAPESP. 604p.

NEGREIROS-FRANSOZO, M.L., FRANSOZO, A., PINHEIRO, M.A.A., MANTELATTO, F.L.M. & SANTOS, S. 1991. Caracterização física e química da enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP). Rev. Brás. Geoc., 21: 114-120.

NG, P. K. L., GUINOT, D. & DAVIE, P. J. F. 2008. Systema Brachyurorum: part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. The Raffles Bulletin of Zoology, 17: 1-286.

PORTER , M.L.; PEREZ-LOSADA, M.; CRANDALL, K.A. 2005. Model-based multi-locus estimation of decapod phylogeny and divergence times. Molecular Phylogenetics and Evolution, 37(2): 353-369.

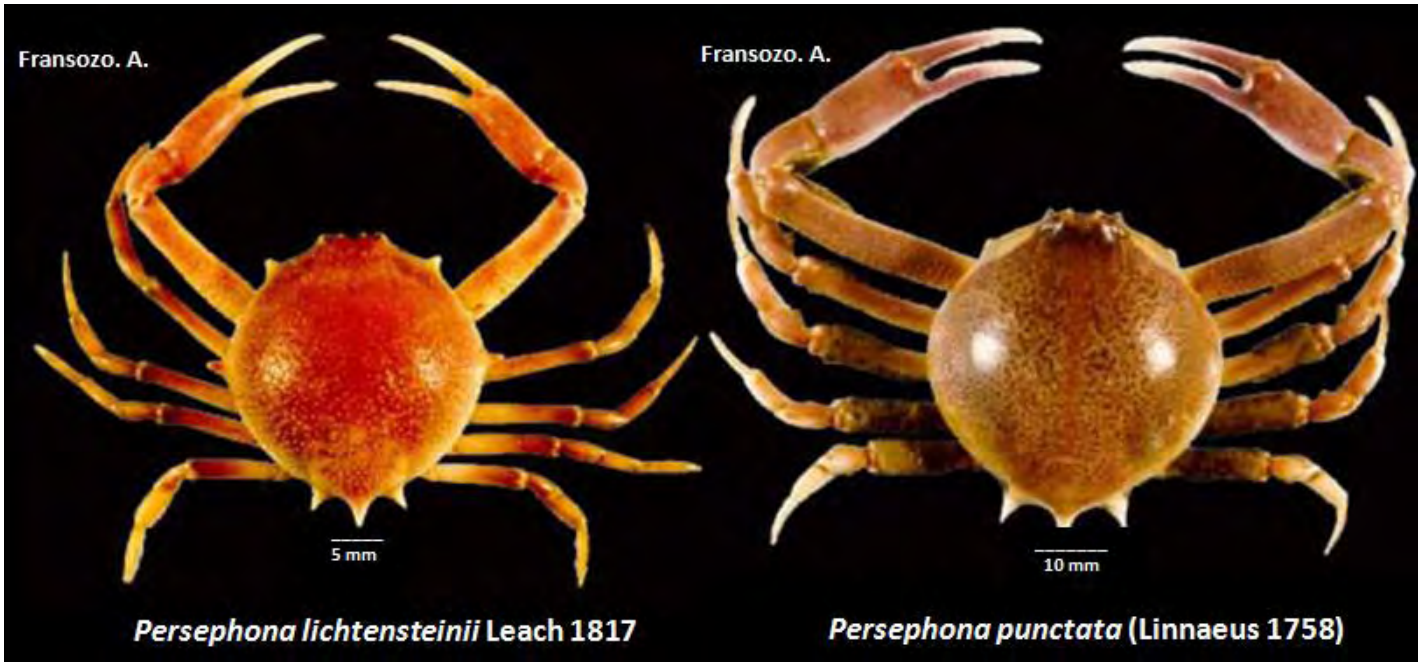
RICE, A.L. 1983. Zoeal evidence for brachyuran phylogeny. In: Schram, F.R.(Ed.), Crustacean Phylogeny. A.A. Balkema Press, Rotterdam, pp. 313 – 329.

RICE, A.L. 1988. The megalopa stage in majid crabs, with a review of spider crab relationships based on larval characters. In: Fincham, A.A., Rainbow, P.S. (Eds.). Aspects of Decapod Crustacean Biology. Symposium of the Zoological Society of London, pp. 27 – 46.

SPEARS, T., ABELE LAWRENCE, G., KIM, W., 1992. The monophyly of brachyuran crabs: a phylogenetic study based on 18S rRNA. Syst. Biol. 41, 446 – 461.

CAPÍTULO I

DINÂMICA POPULACIONAL DE *PERSEPHONA LICHTENSTEINII* LEACH, 1817 E *PERSEPHONA PUNCTATA* (LINNAEUS, 1758) NA REGIÃO DE UBATUBA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO



RESUMO: A dinâmica populacional de *Persephona lichtensteinii* e de *P. punctata* foi investigada segundo os seguintes aspectos: estrutura populacional, proporção sexual, tamanho de início da maturidade sexual e período reprodutivo. Um total de 138 indivíduos de *P. lichtensteinii* e 343 indivíduos de *P. punctata* foi obtido em coletas mensais, de janeiro de 1998 até dezembro de 1999, na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo. Machos e fêmeas não apresentam diferenças significativas nos valores médios de LC, e os valores de LC_{50} (mm) foram semelhantes para os dois sexos, sendo 21,73mm (machos) e 21,93mm (fêmeas) para *P. lichtensteinii* e 25,2mm (machos) e 26,6mm (fêmeas) para *P. punctata*. Para ambas as espécies, machos e fêmeas ocorrem em proporções equivalentes em todas as análises (total de indivíduos, somente jovens e somente adultos). Períodos reprodutivos contínuos são sugeridos, embora o baixo número de indivíduos obtidos, especialmente para *P. lichtensteinii*, dificulte as análises. O padrão de distribuição das duas espécies é distinto, provavelmente devido a diferenças nas preferências em relação à composição granulométrica do sedimento, com *P. punctata* sendo mais abundante em transectos mais rasos (5m), enquanto *P. lichtensteinii* apresente maior abundância nos transectos de 10m. Apesar destas diferenças nos padrões de distribuição, as semelhanças dessas características populacionais confrontadas com as informações sobre *P. mediterranea* disponíveis na literatura, permitem-nos propor que tais características sejam conservativas para o gênero *Persephona*.

PALAVRAS – CHAVE: Leucosioidea, estrutura populacional, LC_{50}, período reprodutivo.

ABSTRACT: The population dynamics *Persephona lichtensteinii* and *P. punctata* was investigated according to the following aspects: population structure, sex ratio, size at onset of the sexual maturity and reproductive period. A total of 138 individuals of *P. lichtensteinii* and 343 individuals of *P. punctata* was found in monthly collections from January 1998 and December 1999 in Ubatuba, northern coast of São Paulo. Males and females did not show significant differences in mean CW, and the values of CW_{50} (mm) were similar for both the sexes, with 21.73mm (males) to 21.93mm (females) *P. lichtensteinii* and 25.2mm (males) and 26.6mm (females) *P. punctata*. For both species, males and females occur in equal proportions in all analysis (total individuals, isolated youth and isolated adults). Continuous reproductive periods are suggested, although the low number of individuals, especially for *P. lichtensteinii*, make the analysis difficult, probably due to differences in preferences regarding the composition of the sediment grain size, with *P. punctata* being more abundant in shallower transects (5m), while *P. lichtensteinii* at higher abundance in transects of 10m deep. Despite of such differences in the distributional patterns of these two species, the similarities of population features, compared to the information available in the literature for *P. mediterranea*, allow us to propose that the characteristics are conservative for the genus *Persephona*.

KEY – WORDS: Leucosioidea, populational structure, CW_{50}, reproductive period.

INTRODUÇÃO

O crescente incremento na quantidade de conhecimentos que vêm sendo produzidos sobre dinâmica populacional e biologia reprodutiva de diversas espécies animais, fundamenta-se na utilidade destas informações para o estabelecimento de estratégias de manejo e preservação de estoques populacionais na natureza.

Nos ambientes costeiros bentônicos, os crustáceos decápodos estão entre os mais importantes elos das teias tróficas, além de exercerem profunda influência sobre a estrutura dos substratos que ocupam e, desta forma, muitas espécies podem ser consideradas essenciais na manutenção do equilíbrio destes ecossistemas. Isso torna indispensável o conhecimento de caracteres populacionais e reprodutivos, por estarem entre os processos regulatórios para a manutenção dos estoques (Cobo & Fransozo, 2000).

O ciclo reprodutivo de invertebrados marinhos de habitats bentônicos é influenciado por variações espaciais e temporais de fatores como fotoperíodo, disponibilidade de alimento e temperatura. A duração dos períodos reprodutivos resulta da interação de fatores intrínsecos e extrínsecos, que podem apresentar grande variação entre diferentes grupos de organismos e diferentes ambientes (Sastry, 1983). Além disso, histórias filogenéticas distintas, variações da capacidade reprodutiva e limitações impostas pelas variações de tamanho corpóreo colaboram para a inexistência de um modelo geral de duração do ciclo reprodutivo para invertebrados marinhos (Bauer, 1992).

Para crustáceos decápodos presentes em regiões tropicais observam-se padrões de reprodução contínua que podem ser separados em duas categorias: uma com freqüência constante de indivíduos em estágio reprodutivo ao longo do ano (Pinheiro & Fransozo, 2002), e outra apresentando picos durante determinados meses (Choy, 1988; Emmerson, 1994; Cobo & Fransozo, 1999). Em regiões temperadas, ocorre reprodução sazonal (Gherardi & Cassidy, 1995), mas em regiões subtropicais estes aspectos são desconhecidos para várias espécies.

Somado as informações sobre duração dos períodos reprodutivos, a determinação do tamanho com o qual uma espécie de Brachyura inicia sua atividade sexual é um parâmetro base para o entendimento do seu ciclo de vida (Hartnoll & Gould, 1988). Estimativas do tamanho com o qual 50% dos indivíduos de uma população encontram-se

maduros (LC_{50}) são as mais frequentemente usadas para definir o estado reprodutivo em decápodos (Corgos & Freire, 2006). Esta abordagem assume que existe uma relação sigmoidal entre o tamanho e a porcentagem de caranguejos maduros (Roa *et al*., 1999). Assim, LC_{50} pode ser interpretado como o tamanho com o qual um espécime escolhido, aleatoriamente, tenha 50% de chance de estar sexualmente maduro (Somerton, 1980). Os valores obtidos desta forma podem variar entre os sexos, indicando distintos padrões de crescimento e aquisição da maturidade sexual.

Embora existam inúmeras investigações relacionadas à biologia reprodutiva dos caranguejos braquiúros (*e.g*., Attrill *et al*., 1991; Flores & Negreiros-Fransozo, 1999) pouco se sabe sobre a biologia dos leucosídeos. Schembri (1982) estudou a biologia populacional de *Ebalia tuberosa* (Pennant, 1777), Negreiros-Fransozo *et al*. (1989) descreveu o desenvolvimento larval de *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794), e Hiyodo (1996) estudou a biologia populacional do gênero *Persephona* na região de Ubatuba (Estado de São Paulo), focando a estrutura populacional, crescimento relativo e fecundidade. Em adição, Bertini *et al*. (2001) determinaram a distribuição espacial e temporal de *Persephona* spp. em três enseadas na região de Ubatuba, e Bertini *et al*. (2010) analisaram o período reprodutivo de *P. mediterranea*. Nenhum estudo até o momento descreve características populacionais ou reprodutivas das espécies congenéricas *Persephona punctata* (Linnaeus, 1758) e *Persephona lichtensteinii* (Leach, 1817). Estas espécies são freqüentemente encontradas na costa sudeste do Brasil como espécies acompanhantes na captura de camarões com redes de arrasto e, embora não tenham importância econômica, suas populações estão sujeitas aos mesmos impactos determinados pela exploração comercial de populações de caranguejos e camarões. Desta forma, o conhecimento dos fenômenos reprodutivos de *P. lichtensteinii* e de *P. punctata*, e os fatores ambientais que podem influenciá-los são de fundamental importância para atividades de monitoramento e conservação de suas populações na região.

O presente estudo teve como objetivo descrever a estrutura populacional de *P. lichtensteinii* e de *P. punctata*, e analisar o período reprodutivo desses espécimes, com base nas proporções mensais de fêmeas ovígeras e, dos estágios de desenvolvimento gonadal de fêmeas e machos adultos, além de investigar a influência das variações espaço-temporais de fatores ambientais sobre estes aspectos da biologia.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

As etapas de campo deste trabalho foram realizadas na região de Ubatuba (23°35,00”S/ 44°53,24”W), litoral norte do Estado de São Paulo, em três baías (Ubatumirim, Ubatuba e Mar Virado), as quais se encontram dentro da área denominada “Souther Brazilian Bight” (SBB). Nesta área podem ser detectadas três massas de água: AT - Águas Tropicais (provenientes da Corrente do Brasil e com águas quentes), ACAS - Águas Centrais do Atlântico Sul (com temperaturas baixas) e AC – Águas Costeiras, influenciada pelas duas últimas e por águas de origem continental (Castro Filho *et al*., 1987). Na região de Ubatuba, durante os meses correspondentes as estações de primavera e verão, o regime de ventos pode determinar uma predominância de transporte de Ekman carregando AC em direção a quebra da plataforma continental. Este transporte seria compensado pela entrada de água em sentido contrário com inundação do fundo da plataforma pela ACAS, com consequente queda de temperatura e formação de termoclina (Castro Filho *et al*., 1987). Esta conjunção de fenômenos oceanográficos faz com que a região seja singular no que se refere às variações sazonais de fatores como temperatura e salinidade.

Amostragem

Os caranguejos foram coletados mensalmente entre janeiro de 1998 e dezembro de 1999. Em cada baía foram estabelecidos seis transectos para amostragem, sendo quatro paralelos à linha da costa (5, 10, 15 e 20m), e dois próximos aos costões rochosos (Figura 01). Estes últimos foram distintos, sendo um localizado em área abrigada e o outro em área exposta à ação das ondas. Utilizou-se um barco camaroeiro, equipado com redes do tipo double-rig. Cada arrasto teve duração de 30 minutos, amostrando uma área aproximada de 18.000 m².

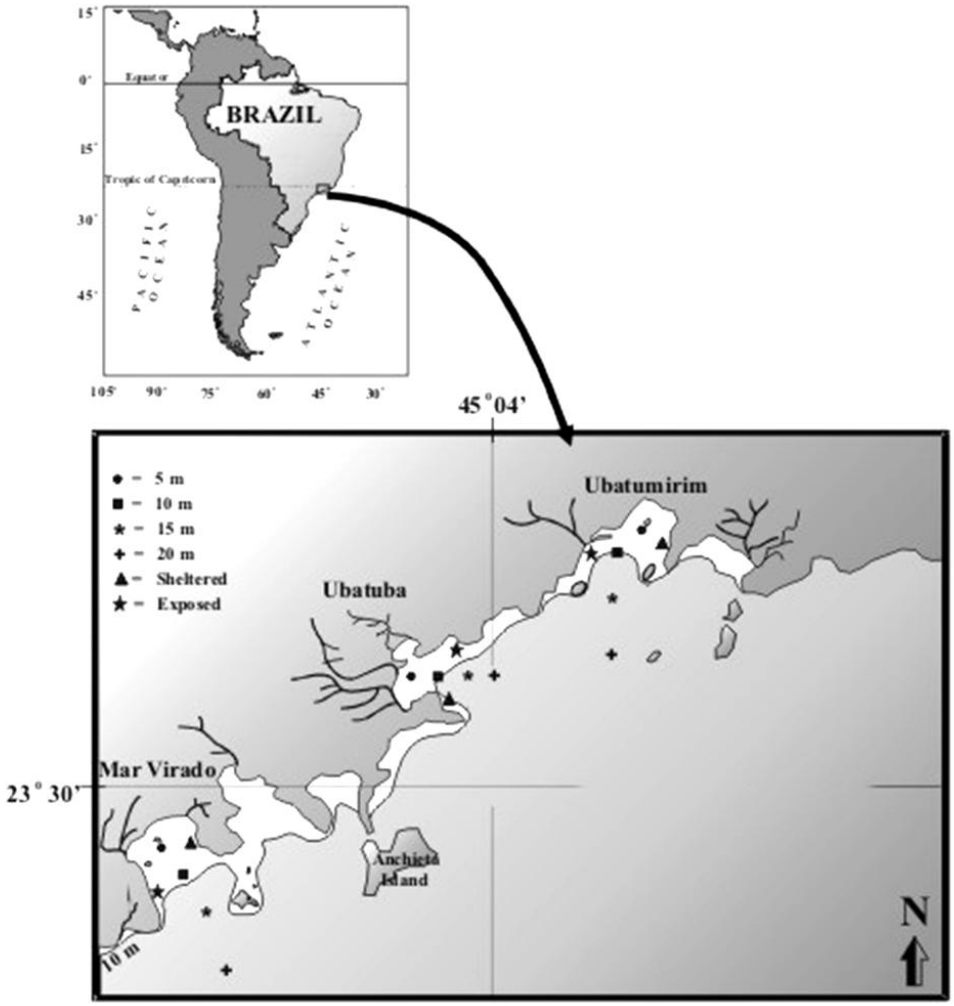


Figura 01. Mapa da região de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo, indicando a posição dos transectos amostrados.

Em cada transecto, a temperatura de superfície e de fundo, salinidade de fundo, conteúdo de matéria orgânica (%), e composição granulométrica do sedimento foram medidos. Amostras de água de fundo foram obtidas com garrafa de Nansen. Um ecobatímetro acoplado a um GPS foi utilizado para registrar a profundidade em cada transecto amostrado. Amostras de sedimento foram obtidas de cada transecto nas quatro estações do ano com um pegador de Van Veen (0,06 m^2). No laboratório, as amostras de sedimento, foram secadas em estufa a 70 ^oC por 72 horas. O conteúdo de matéria orgânica (%) de cada amostra foi estimado como a diferença entre peso total e peso livre de cinzas, pela média obtida de 3 subamostras de 10 g acondicionadas em cadinhos de porcelana e incineradas por 3 horas a 500 ^oC (Mantelatto & Fransozo, 1999).

Para a análise da composição granulométrica do sedimento, duas subamostras de 50 g foram separadas, tratadas em solução de 250 mL de NaOH (0,2 N), agitadas por 5 minutos para a liberação das partículas de silte e argila, e enxaguadas em peneira com malha de 0,063 mm. O sedimento restante foi submetido a peneiramento sequencial, para separação das frações: cascalho (> 2 mm), areia muito grossa (2,0--] 1,0 mm), areia grossa (1,0--] 0,5 mm), areia média (0,5--] 0,25 mm), areia fina (0,25--] 0,125 mm), areia muito fina (0,125--] 0,063 mm).

Curvas acumulativas do tamanho das partículas foram plotadas usando a escala Phi (Φ), com valores correspondentes aos 16^{th}, 50^{th} e 84^{th} percentis, sendo usados para determinar o diâmetro médio do sedimento segundo a formula: $Dm = (\Phi_{16} + \Phi_{50} + \Phi_{84})/3$. Finalmente, Φ foi calculado utilizando-se a fórmula: $(\Phi) = -\log_2 d$, onde d = diâmetro do grão (mm).

A textura do sedimento foi representada graficamente utilizando-se três classes granulométricas, segundo a predominância de diferentes frações (A = cascalho, areia muito grossa, areia grossa e areia média; B = areia fina e areia muito fina; C = silte e argila). Todos os procedimentos para a análise de sedimento seguiram Hakanson & Jansson (1983) e Tucker (1988).

Análise das amostras e tratamento dos dados

Todos os caranguejos foram sexados e dissecados para análise macroscópica das gônadas. De acordo com a coloração e volume das gônadas, os estágios de desenvolvimento gonadal foram classificados em: rudimentar (RU), em desenvolvimento (ED) e desenvolvido (DE) (adaptado de Johnson, 1980; Choy, 1988; Abelló, 1989) (Tabela I). Os indivíduos foram medidos com paquímetro na maior largura da carapaça (LC), e agrupados em classes de tamanho com intervalos de 3 mm.

Tabela I. Descrição dos estágios de desenvolvimento gonadal para machos e fêmeas (modificado de Johnson, 1980; Choy, 1988; Abelló, 1989)

Estágios Gonadais	Características	
	Machos	**Fêmeas**
Imaturo (IM)	Gônadas não detectáveis ao estereomicroscópio	Gônadas não detectáveis ao estereomicroscópio
Rudimentar (RU)	Vasos deferentes delgados e filamentos esbranquiçados	Ovários são delgados, filamentosos e de cor amarelo-claro, e a espermateca é visível
Desenvolvido (DE)	Testes parcialmente enovelados e esbranquiçados	Maturação iniciando. Ovários ainda pequenos e de cor variante entre laranja-pálido e vermelho
Avançado (AD)	Testes ocupam a maior parte da cavidade dorsal da carapaça, e são de cor branco intenso	Ovários ocupam a maior parte do espaço útil, e são de cor variante entre laranja-escuro e vermelho

O tamanho médio de LC entre machos e fêmeas foi comparado por meio do teste de Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$).

O total de espécimes capturados foi separado em cinco grupos demográficos: machos jovens (MJ), machos adultos (MA), fêmeas jovens (FJ), fêmeas adultas não ovígeras (FNO) e fêmeas ovígeras (FO). A estrutura populacional foi analisada pela plotagem, em histogramas, do número de indivíduos em cada grupo demográfico por classe de tamanho. A proporção sexual foi comparada em cada classe de tamanho por meio do teste Chi^2 ($\alpha = 0,05$), sendo repetido o mesmo procedimento para a totalidade dos indivíduos, apenas para os jovens e apenas para os adultos.

A frequência relativa (%) de adultos em cada classe de tamanho foi plotada em gráficos, e ajustada pelo método dos mínimos quadrados (Vazzoler, 1996), em uma curva sigmóide, resultante da equação logarítmica $y = \frac{1}{1+e^{r(LC-LC_{50})}}$, onde LC_{50} = tamanho de largura da carapaça em que aproximadamente 50% dos indivíduos da população encontram-se sexualmente maduros e r = inclinação da curva.

Os valores de $LC_{50,}$ derivados da separação de jovens e adultos com base nos estágios de desenvolvimento das gônadas, foram comparados aos intervalos de maturidade apresentados em Hiyodo (1996), derivados de análises de crescimento relativo. Embora os valores de variável independente apresentados em Hiyodo (1996) sejam de comprimento da carapaça (CC), tais valores foram convertidos para LC por meio das equações:

$LC = 0{,}99 x CC^{0{,}97}$ para machos, e $LC = 0{,}78 x CC^{1{,}05}$ para fêmeas, obtidas neste mesmo trabalho.

Análises de variância (ANOVA) ou a alternativa não paramétrica (*Kruskal-Wallis test*) foram utilizadas para a comparação da abundância das espécies entre as baías e entre os transectos dentro de cada baía ($\alpha = 0{,}05$).

O período reprodutivo da população foi determinado com base na frequência de fêmeas ovígeras, e de indivíduos adultos de ambos os sexos com gônadas desenvolvidas.

Correlações de Spearman foram realizadas a fim de avaliar possíveis relações entre variações de fatores abióticos (temperatura, salinidade, Φ e matéria orgânica) com a atividade reprodutiva.

RESULTADOS

Fatores abióticos

Os valores mais baixos de salinidade foram observados nos meses de outubro de 1998, e agosto e dezembro de 1999, em praticamente todos os transectos, apresentando desta forma pequena variação em escala espacial (Figura 02). Os transectos que apresentaram maiores amplitudes entre os valores de temperatura de superfície e de fundo foram 10, 15 e 20 metros, principalmente nos meses de primavera e verão (outubro a abril) indicando um reflexo da ACAS na redução das temperaturas de fundo dentro das enseadas (Figura 03).

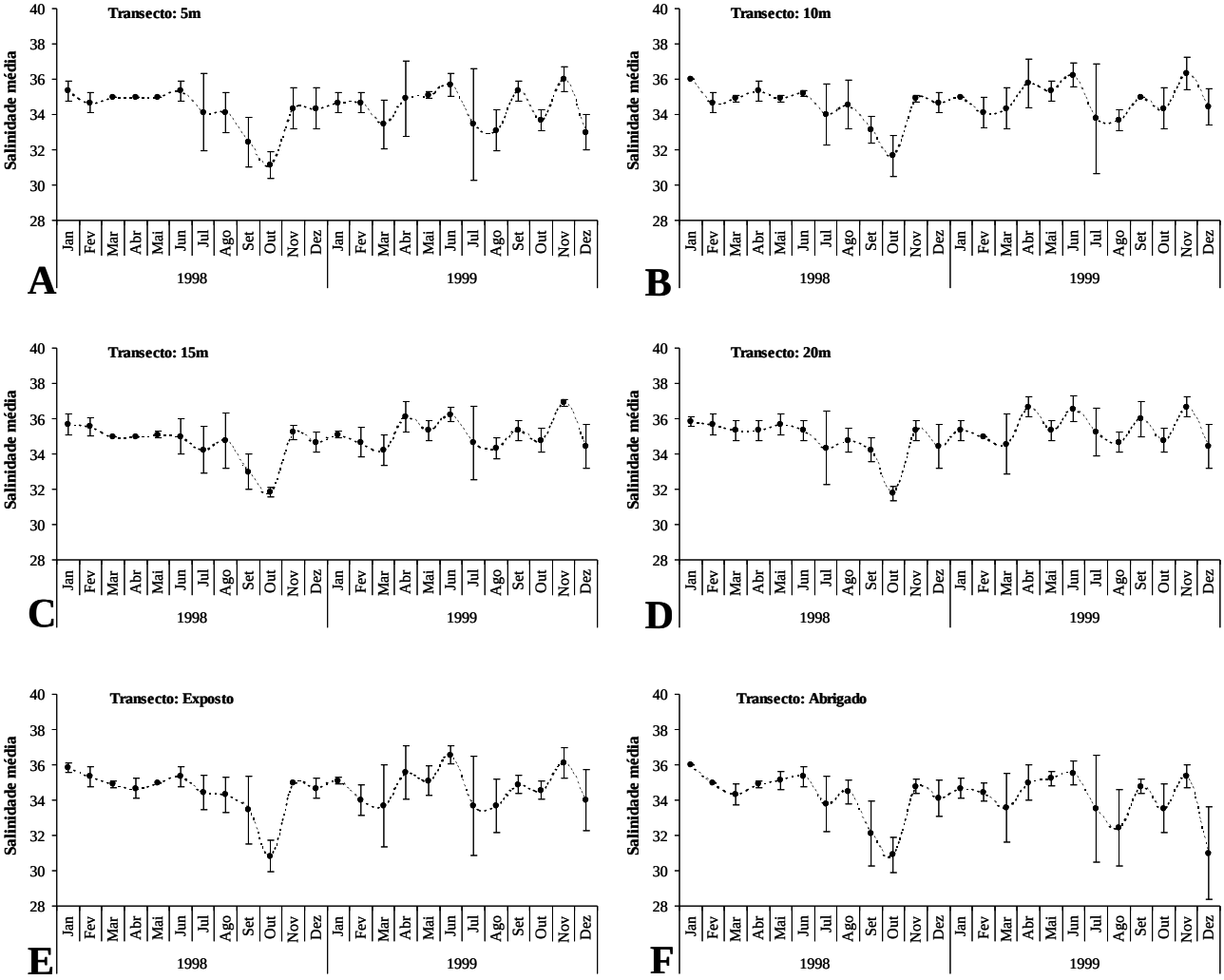


Figura 02. Variação mensal das médias (± desvio padrão) da salinidade de fundo em cada transecto, durante os dois anos de amostragem (A: 5m, B: 10m, C: 15m, D: 20m, E: exposto e F: abrigado).

A análise gráfica da variação conjunta dos valores de temperatura e salinidade da água de fundo, por estação do ano, confirmam a influência da ACAS na região de estudo, em períodos de primavera e verão, com valores simultâneos de temperatura inferiores a 18^{o}C e de salinidade inferiores a 36 apenas nestas estações (Figura 04).

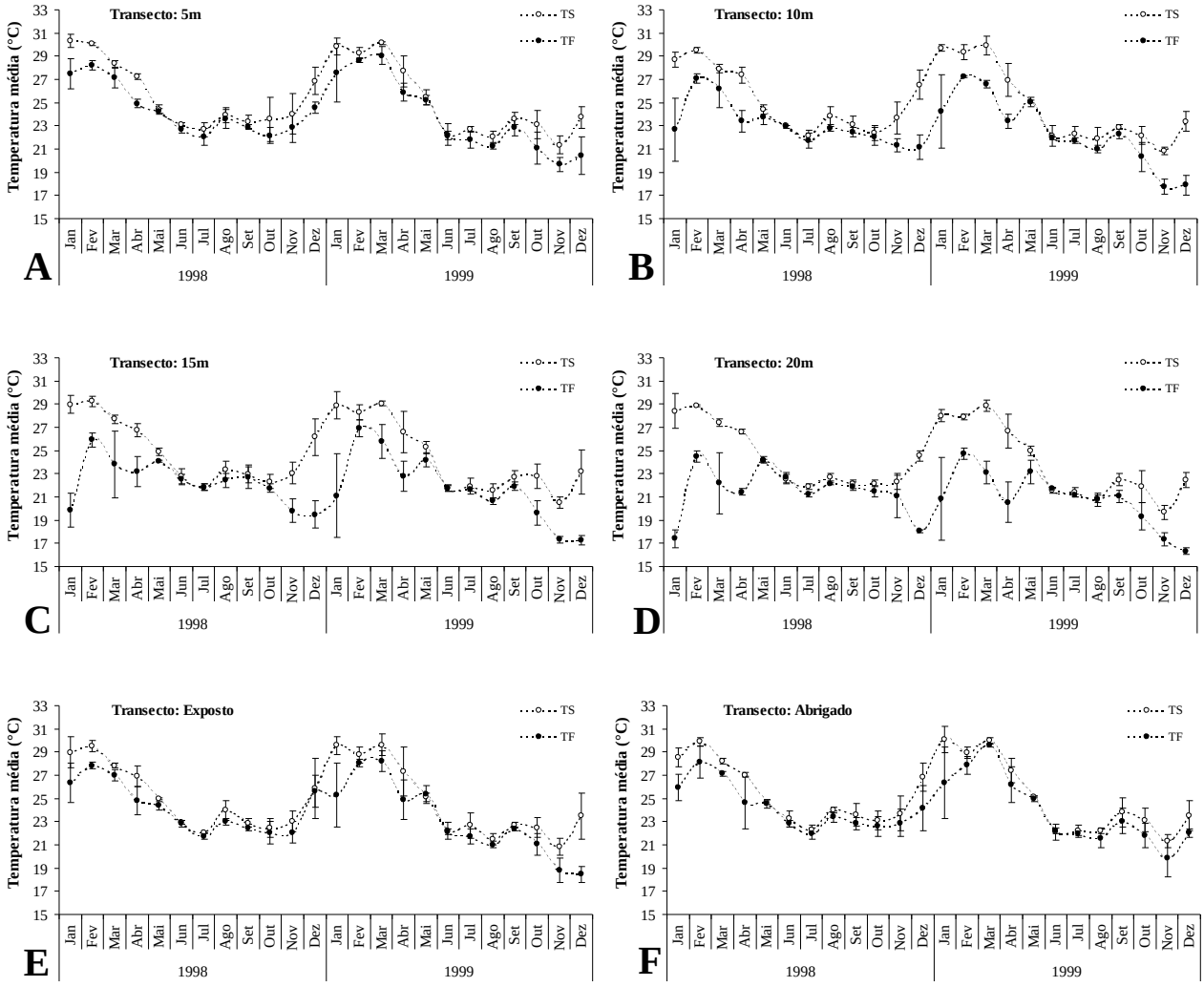


Figura 03. Variação mensal das médias (± desvio padrão) das temperaturas de superfície e de fundo em cada transecto, durantes os dois anos de amostragem (A: 5m, B: 10m, C: 15m, D: 20m, E: exposto e F: abrigado).

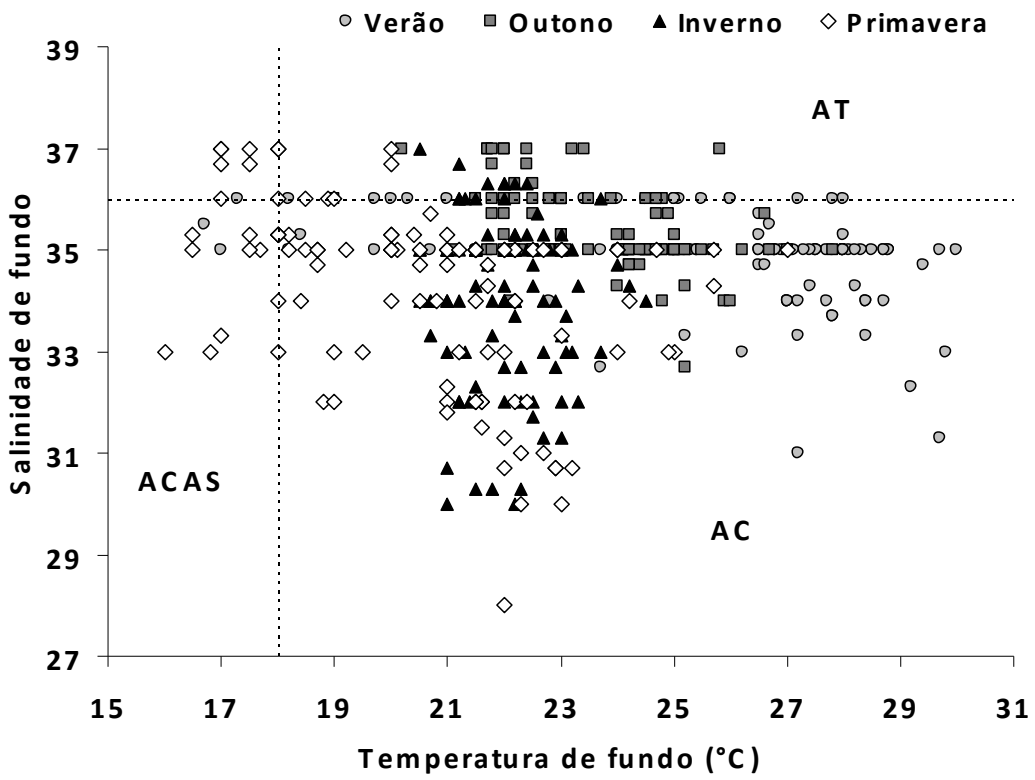


Figura 04. Variação dos valores de salinidade e temperatura da água de fundo, identificados em função das estações do ano.

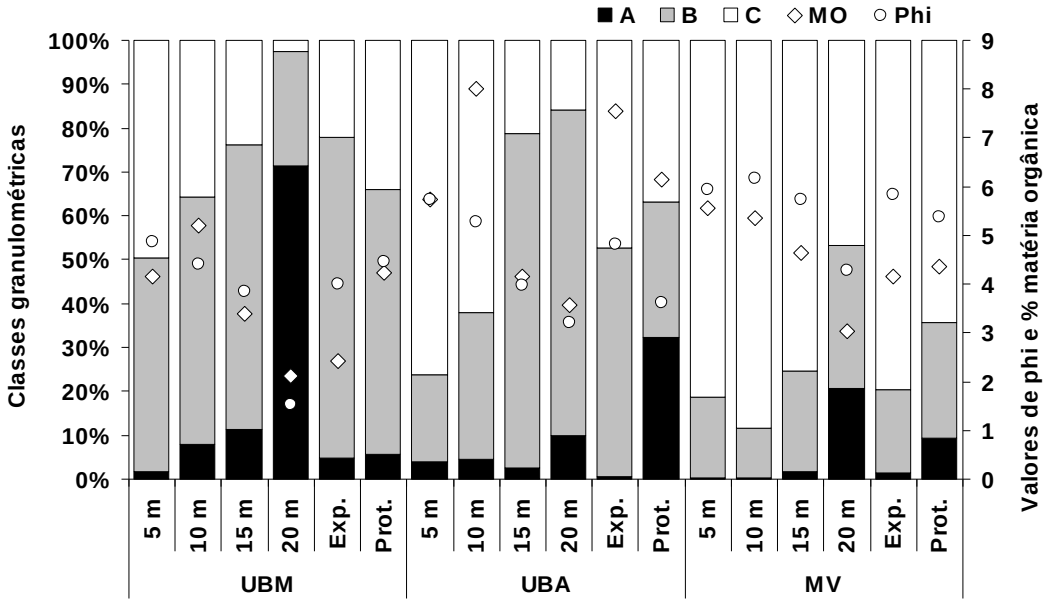


Figura 05. Valores médios de Φ, do conteúdo de matéria orgânica (%) e proporções das classes granulométricas. A = cascalho, areia muito grossa, areia grossa e areia média; B = areia fina e areia muito fina; C = silte e argila.

Os valores de Φ e matéria orgânica (%), além das proporções das classes de frações granulométricas são apresentados na figura 05. De modo geral, observa-se uma tendência, entre as baías, de aumento das proporções de silte e argila (fração C), dos valores de Φ, e porcentagem de matéria orgânica em um sentido norte→sul. Dentro de cada baía, as menores proporções de silte e argila foram observadas nos 20 m, com aumento destes valores em direção aos transectos mais rasos.

P. lichtensteinii Leach, 1817

Constatou-se uma abundância consideravelmente baixa de *P. lichtensteinii* nas regiões estudadas. Em 432 arrastos foram coletados apenas 138 indivíduos (CPUE = 0,32), destes 61 imaturos, 19 fêmeas ovígeras, 25 fêmeas adultas não ovígeras e 33 machos adultos. Os indivíduos foram separados em 7 classes de tamanho, com 3 mm de intervalo (Tabela II). A Tabela III apresenta o número de indivíduos e os valores de maior largura da carapaça (média, mínimo e máximo) para cada grupo demográfico. Os valores médios de LC, na comparação da totalidade de machos e fêmeas (22,08 e 23,7, respectivamente), indicaram ausência de dimorfismo sexual relacionado ao tamanho (Mann-Whitney, $p>0,05$).

As maiores abundâncias foram registradas nos transectos de 10 m, nas três baías, sendo que na baía de Ubatumirim obteve-se o maior número de exemplares, seguida das baías de Ubatuba e Mar Virado, respectivamente (Figura 06).

A proporção de machos e fêmeas foi sempre equivalente a 1:1, em todas as classes de tamanho e na análise de jovens e adultos separadamente (Chi^2, $p > 0,05$) (Figura 07).

Os valores calculados de LC_{50} foram de 21,73 e 21,93 mm de LC para machos e fêmeas, respectivamente (Figura 08).

Tabela II. Número de indivíduos de *P. lichtensteinii* por classe de tamanho em cada grupo demográfico. IM = imaturos, M = machos adultos, F = fêmeas adultas não ovígeras e FO = fêmeas ovígeras.

Classes	Intervalo (mm)	IM	M	F	FO	Total
1	**11,1--14**	8	0	0	0	**8**
2	**14,1--17**	7	0	0	0	**7**
3	**17,1--20**	24	1	0	0	**25**
4	**20,1--23**	22	8	2	1	**33**
5	**23,1--26**	0	6	6	4	**16**
6	**26,1--29**	0	12	9	13	**34**
7	**29,1--32**	0	6	8	1	**15**
Total		**61**	**33**	**25**	**19**	**138**

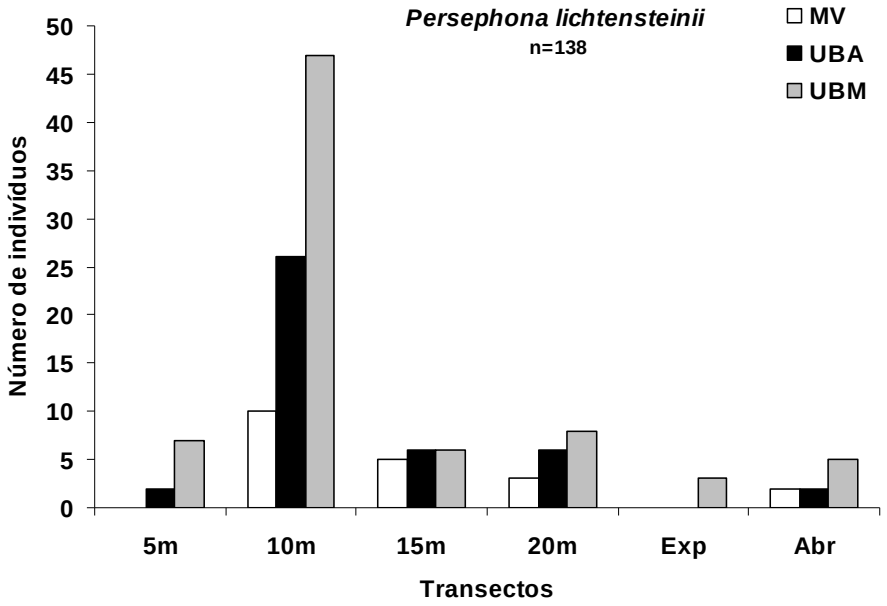


Figura 06. Distribuição espacial (baías e transectos) da abundância de *P. lichtensteinii* na região de Ubatuba.

Tabela III. Número de indivíduos, amplitude e média de tamanho (LC em mm) de *P. lichtensteinii* por grupo demográfico.

Grupos demográficos		LC (mm)			
	n	Média	Desv. Pad.	Mínimo	Máximo
Machos imaturos	33	18,33	2,96	11,10	22,00
Fêmeas imaturas	28	18,50	2,73	12,40	21,60
Machos adultos	33	25,83	3,40	23,00	31,20
Fêmeas adultas	25	27,25	2,59	19,70	32,10
Fêmeas Ovígeras	19	26,71	1,65	22,80	29,70
Geral	**138**	**22,92**	**4,93**	**11,10**	**32,10**

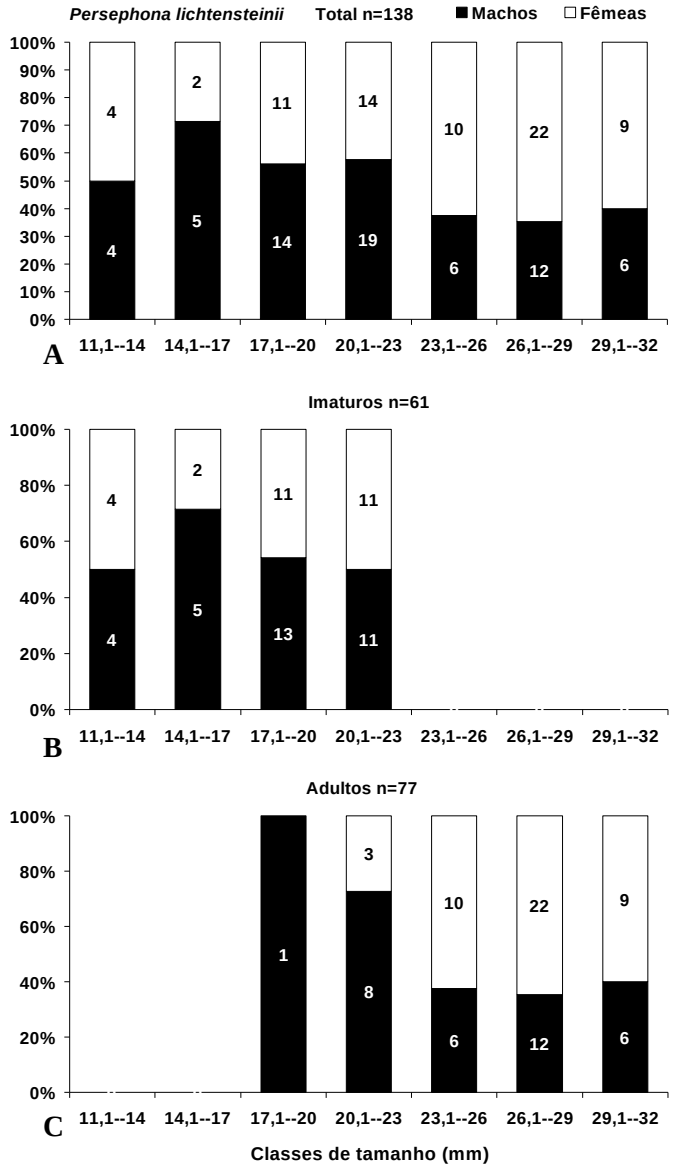


Figura 07. Proporção de machos e fêmeas de *P. lichtensteinii* por classe de tamanho para o total de indivíduos (A), para os jovens (B) e para os adultos (C).

A análise dos histogramas de frequência de indivíduos por classes de tamanho evidencia sobreposição de machos jovens e adultos apenas nas duas classes compreendidas entre 17,1 e 23 mm de LC, com moda de jovens na classe de 17,1 – 20, e moda principal de adultos na classe 26,1 – 29 mm de LC (Figura 09). Para as fêmeas, apenas na classe de 20,1 – 23 ocorre sobreposição de jovens e adultos. Modas de jovens são observadas entre 17,1 e 23 mm de LC e, modas de fêmeas adultas não ovígeras e de fêmeas ovígeras coincidem na

classe de 26,1 – 29 mm de LC. Nota-se que o aparecimento de fêmeas ovígeras é simultâneo ao aparecimento de fêmeas adultas (Figura 10).

Machos com gônadas desenvolvidas foram registrados em 13 meses, durante os dois anos de amostragem (Figura 11A), e fêmeas adultas não ovígeras foram observadas apenas em setembro de 1998 e, entre agosto e outubro de 1999 (Figura 11B). Fêmeas ovígeras foram amostradas em 9 meses com maiores proporções (Figura 11C). Indivíduos imaturos não ocorreram apenas em seis meses de amostragem, apresentando um aparente aumento gradual de proporção nos períodos de agosto a dezembro de 1998 e de agosto a novembro de 1999 (Figura 11D). Os valores mensais dos números de indivíduos em cada grupo demográfico são apresentados na Tabela IV.

Nas análises de correlação de Spearman entre fêmeas ovígeras, machos e fêmeas com gônadas desenvolvidas, e fatores abióticos, não foram encontrados resultados estatisticamente significativos.

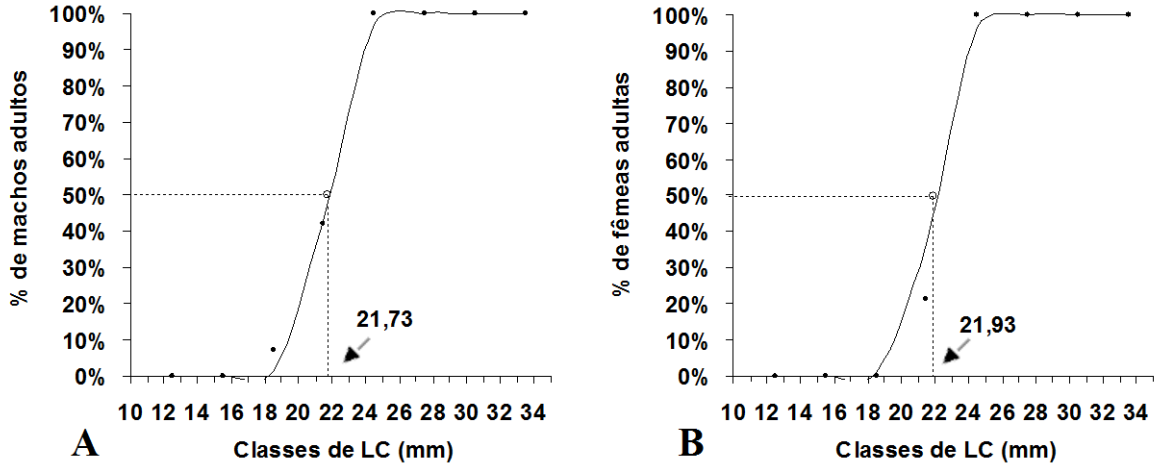


Figura 08. Ajuste da equação logística indicando a largura da carapaça para machos (A) e fêmeas (B) em que 50% dos indivíduos são considerados maduros, segundo o desenvolvimento gonadal.

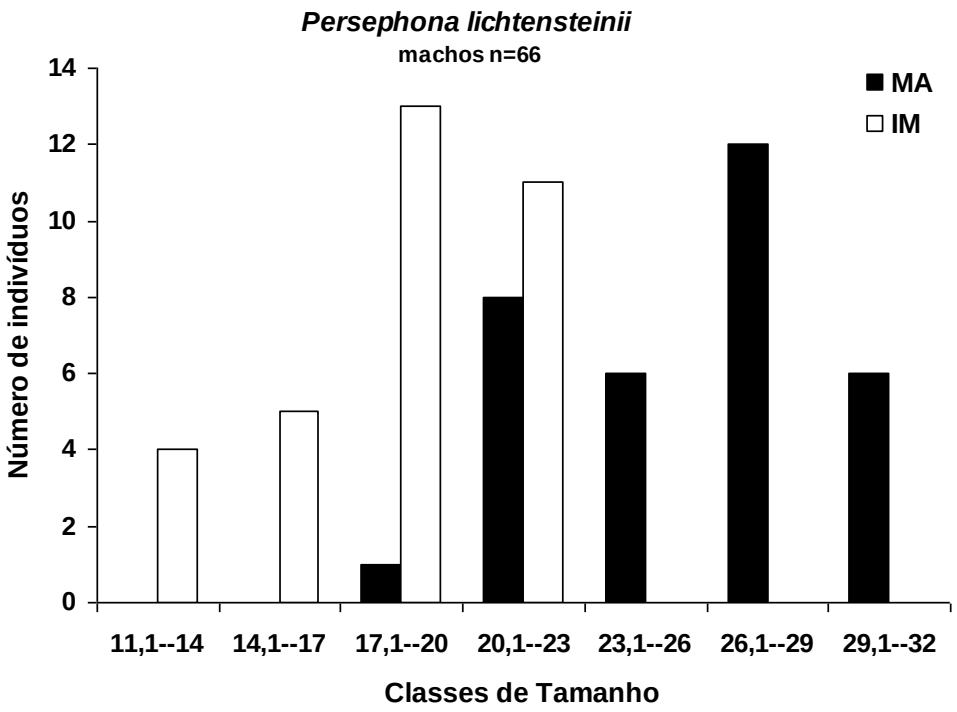


Figura 09. Frequência de machos jovens e de machos adultos de *P. lichtensteinii* por classe de tamanho (LC em mm).

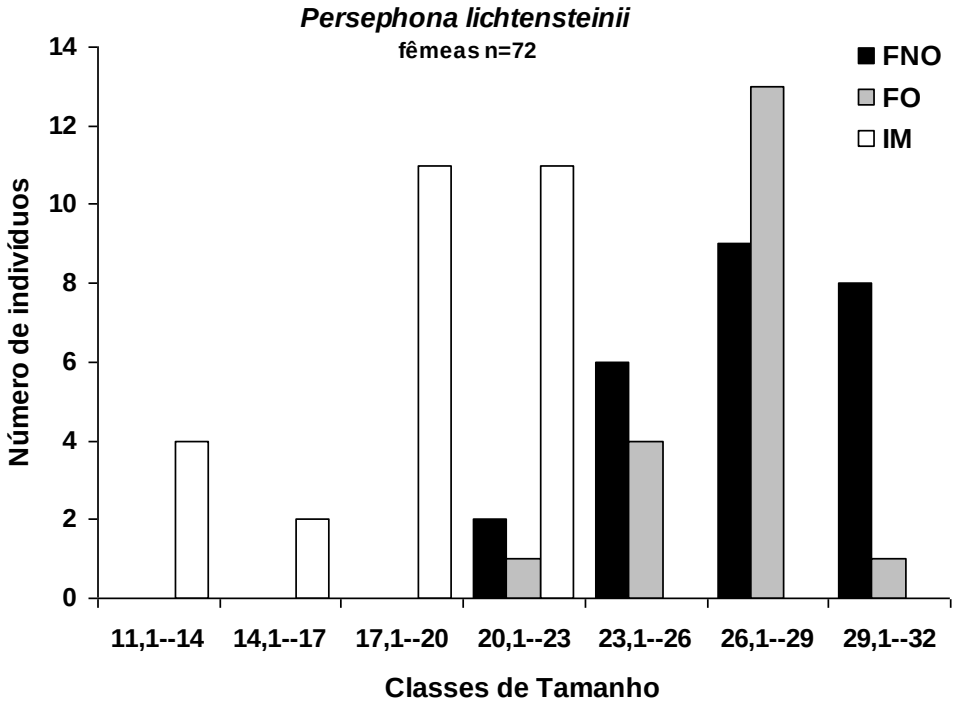


Figura 10. Frequência de fêmeas jovens, fêmeas adultas não ovígeras e de fêmeas ovígeras de *P. lichtensteinii* por classes de tamanho (LC em mm).

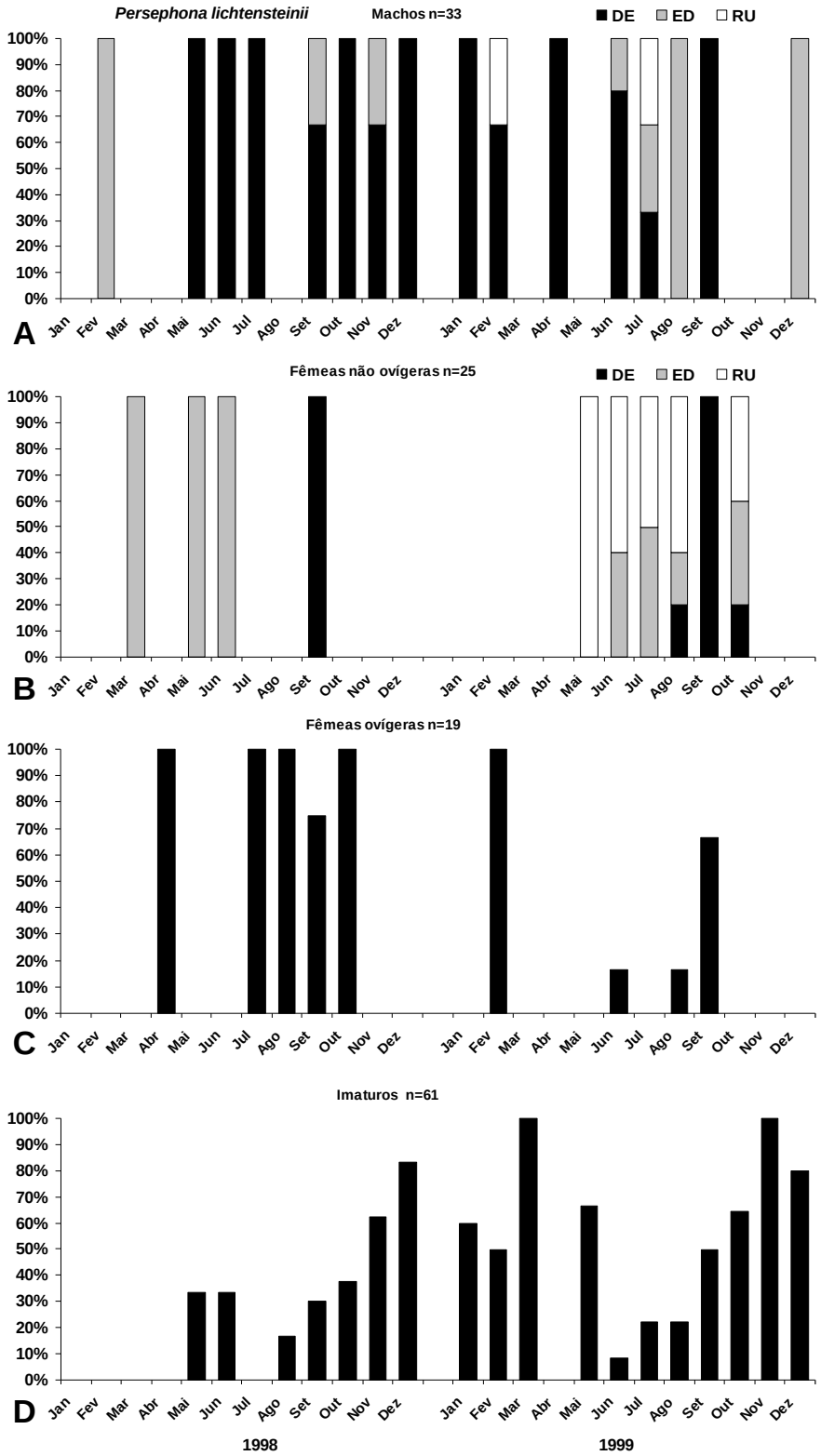


Figura 11. Variação mensal da proporção de machos adultos (A), fêmeas adultas não ovígeras (B), fêmeas ovígeras (C) e imaturos (D) de *P. lichtensteinii* nos diferentes estágios de desenvolvimento gonadal (RU = rudimentar, ED = em desenvolvimento e DE = desenvolvido) e da proporção de fêmeas ovígeras e indivíduos imaturos.

Tabela IV. Valores mensais do número de indivíduos de *P. lichtensteinii* por grupo demográfico.

Ano	Mêses	Fêmeas	Machos	Imaturos	Fêmeas Ovígeras	Total
	Jan	0	0	0	0	0
	Fev	0	1	0	0	**1**
	Mar	1	0	0	0	**1**
	Abr	0	0	0	1	**1**
	Mai	1	1	1	0	**3**
1998	**Jun**	1	1	1	0	**3**
	Jul	0	1	0	1	**2**
	Ago	0	0	1	5	**6**
	Set	1	3	3	3	**10**
	Out	0	2	3	3	**8**
	Nov	0	3	5	0	**8**
	Dez	0	1	5	0	**6**
	Jan	0	2	3	0	**5**
	Fev	0	3	5	2	**10**
	Mar	0	0	4	0	**4**
	Abr	0	1	0	0	**1**
	Mai	1	0	2	0	**3**
1999	**Jun**	5	5	1	1	**12**
	Jul	4	3	2	0	**9**
	Ago	5	1	2	1	**9**
	Set	1	4	7	2	**14**
	Out	5	0	9	0	**14**
	Nov	0	0	3	0	**3**
	Dez	0	1	4	0	**5**
	Total	**25**	**33**	**61**	**19**	**138**

P. punctata (Linnaeus, 1758)

Nos 432 arrastos efetuados foram coletados 343 indivíduos de *P. punctata* (CPUE = 0,79), destes 87 foram imaturos, 81 fêmeas ovígeras, 40 fêmeas adultas não ovígeras e, 135 machos adultos. Os indivíduos foram separados em 12 classes de tamanho com 3 mm de intervalo (Tabela V). A Tabela VI apresenta o número de indivíduos e os valores de maior largura da carapaça (média, mínimo e máximo) para cada grupo demográfico. Os valores médios de LC na comparação da totalidade de machos e fêmeas (29,33 e 29,25, respectivamente) indicaram ausência de dimorfismo sexual relacionado ao tamanho (*Mann-Whitney*, $p>0,05$).

As maiores abundâncias, em Ubatumirim, foram registradas nos transectos de 10 m e exposto; em Ubatuba, nos transectos de 5 m e abrigado, e em Mar Virado no transecto

abrigado. Obteve-se um maior número de indivíduos na baía de Ubatuba, seguida das baías de Ubatumirim e Mar Virado, respectivamente (Figura 12).

A proporção de machos e fêmeas foi sempre equivalente a 1:1, para o total de indivíduos, para o total de jovens e, para o total de adultos. Apenas para os indivíduos adultos da sexta classe (24,1 -27 mm), e na décima classe (36,1 – 39 mm), onde ocorreram apenas adultos, observam-se desvios significativos em favor dos machos (Chi^2, $p < 0,05$) (Figura 13).

Os valores calculados de LC_{50} foram de 25,2 e 26,6 mm de LC para machos e fêmeas, respectivamente (Figura 14).

Tabela V. Número de indivíduos de *P.punctata* por classe de tamanho em cada grupo demográfico. IM = imaturos, M = machos adultos, F = fêmeas adultas não ovígeras e FO = fêmeas ovígeras.

Classe	Intervalo (mm)	IM	M	F	FO	Total
1	9,1--12	5	0	0	0	**5**
2	12,1--15	3	0	0	0	**3**
3	15,1--18	14	1	0	0	**15**
4	18,1--21	6	0	0	0	**6**
5	21,1--24	36	2	0	0	**38**
6	24,1--27	18	10	0	2	**30**
7	27,1--30	4	30	6	15	**55**
8	30,1--33	1	51	19	37	**108**
9	33,1--36	0	24	13	26	**63**
10	36,1--39	0	8	1	0	**9**
11	39,1--42	0	8	1	1	**10**
12	42,1--45	0	1	0	0	**1**
Total		**87**	**135**	**40**	**81**	**343**

A análise dos histogramas de frequência de indivíduos por classes de tamanho evidencia sobreposição de machos jovens e adultos apenas nas duas classes compreendidas entre 21,1 e 27 mm de LC, com moda de jovens na classe de 21,1 – 24 e, moda de adultos na classe 30 – 33 mm de LC (Figura 15). Para as fêmeas apenas nas classes compreendidas entre 24,1 e 30 ocorre sobreposição de jovens e adultos. Moda de fêmeas jovens é observada na classe de 21 – 24 mm de LC e, modas de fêmeas adultas não ovígeras e de fêmeas ovígeras coincidem na classe de 30,1 – 33 mm de LC. Nota-se que o aparecimento de fêmeas ovígeras ocorre uma classe após o aparecimento de fêmeas adultas (Figura 16).

Machos com gônadas desenvolvidas foram registrados em 19 meses durante os dois anos de amostragem (Figura 17A) e, fêmeas adultas não ovígeras foram observadas em 15 meses, dos quais em apenas 8 observam-se indivíduos com gônadas desenvolvidas (Figura 17B). Fêmeas ovígeras ocorreram em praticamente todo o período de amostragem, estando ausentes apenas nos meses de abril e julho de 1998 e em maio de 1999 (Figura 17C). Indivíduos imaturos não foram amostrados apenas em janeiro de 1998 e abril de 1999 (Figura 17D). Os valores mensais dos números de indivíduos em cada grupo demográfico são apresentados na Tabela VII.

Nas análises de correlação de Spearman entre fêmeas ovígeras, machos e fêmeas com gônadas desenvolvidas, e fatores abióticos, não foram encontrados resultados estatisticamente significativos.

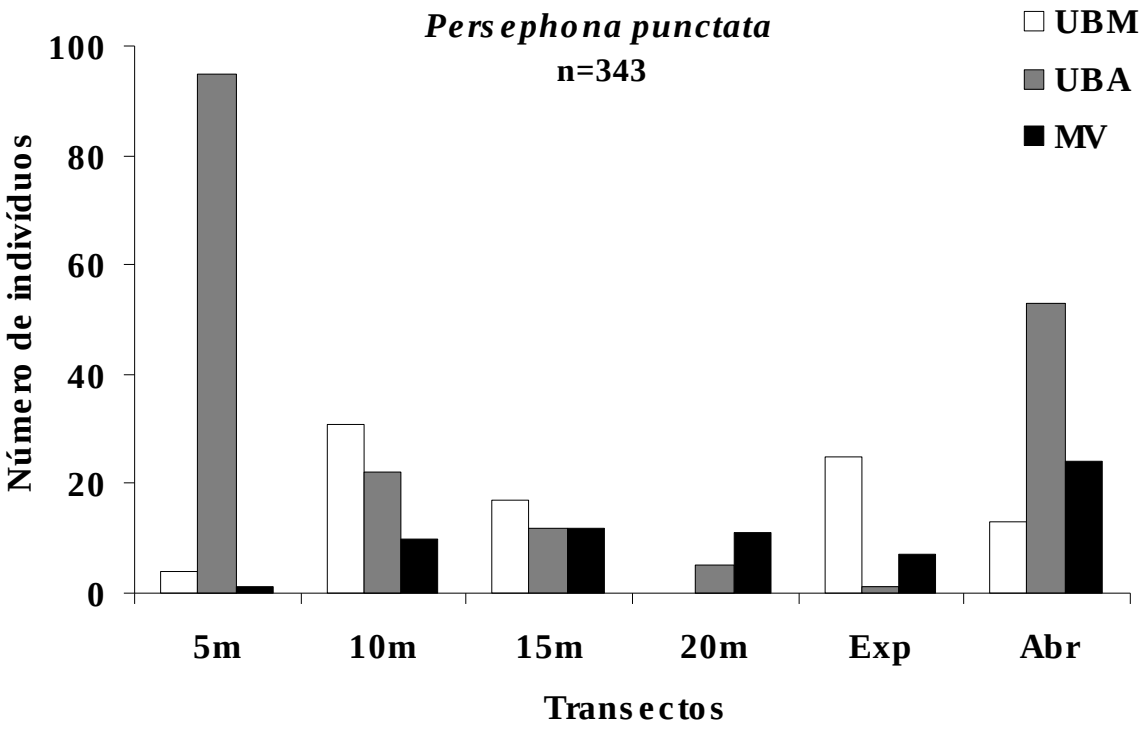


Figura 12. Distribuição espacial (baías e transectos) da abundância de *P. lichtensteinii* na região de Ubatuba.

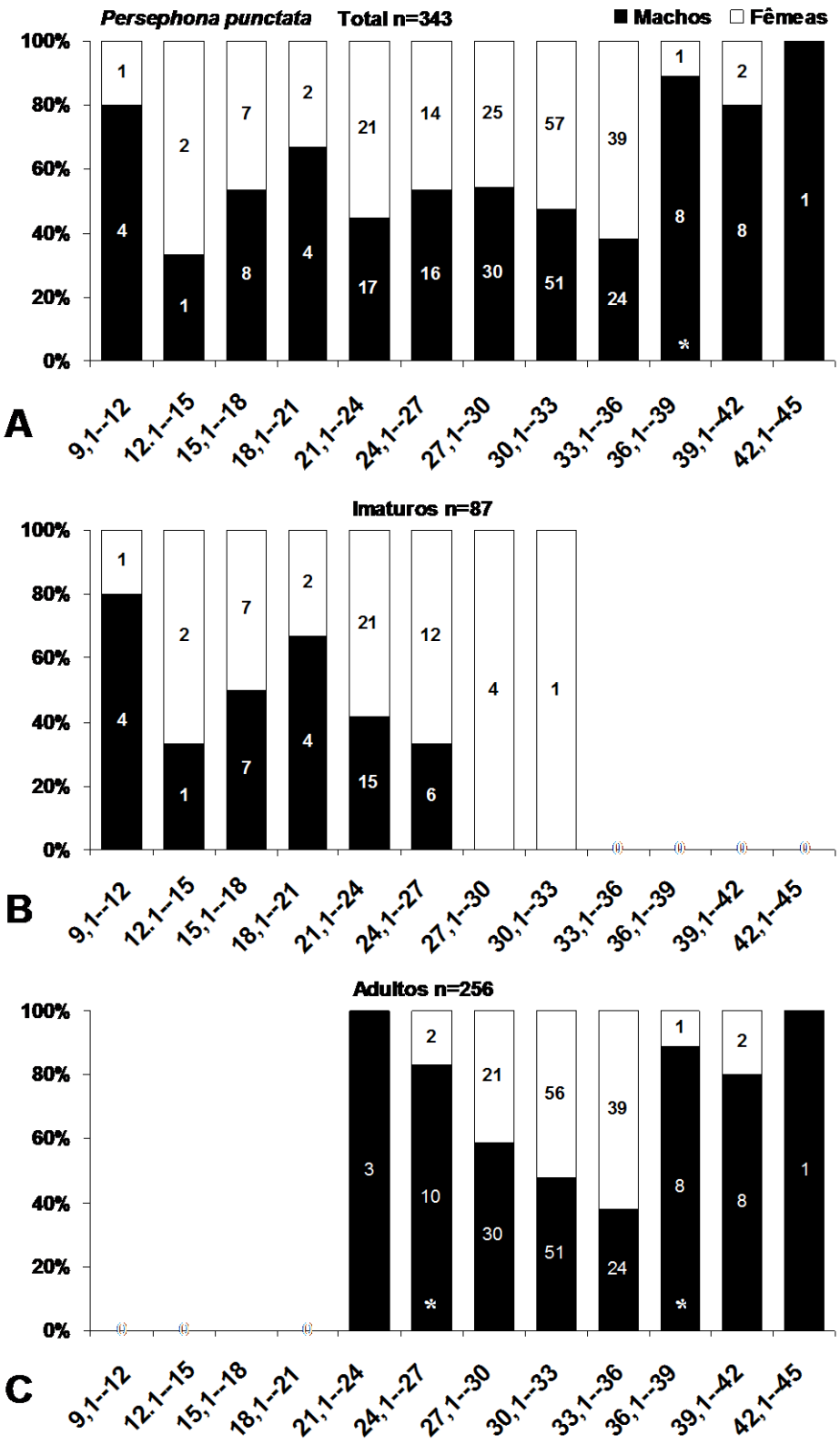


Figura 13. Proporção de machos e fêmeas por classe de tamanho para o total de indivíduos (A), para os jovens (B) e para os adultos (C).

Tabela VI. Número de indivíduos, amplitude e média de tamanho (LC em mm) de *P. punctata* por grupo demográfico.

Grupos demográficos		LC (mm)			
	n	Média	Desv. Pad.	Mínimo	Máximo
Machos imaturos	35	20,45	4,28	9,4	26,3
Fêmeas imaturas	50	22,11	4,38	11,4	32,5
Machos adultos	135	31,76	4,04	16,4	42,9
Fêmeas adultas	40	32,63	2,47	28,8	41,3
Fêmeas ovígeras	81	31,81	2,22	26,8	39,7
Geral	**343**	**29,25**	**5,86**	**9,4**	**42,7**

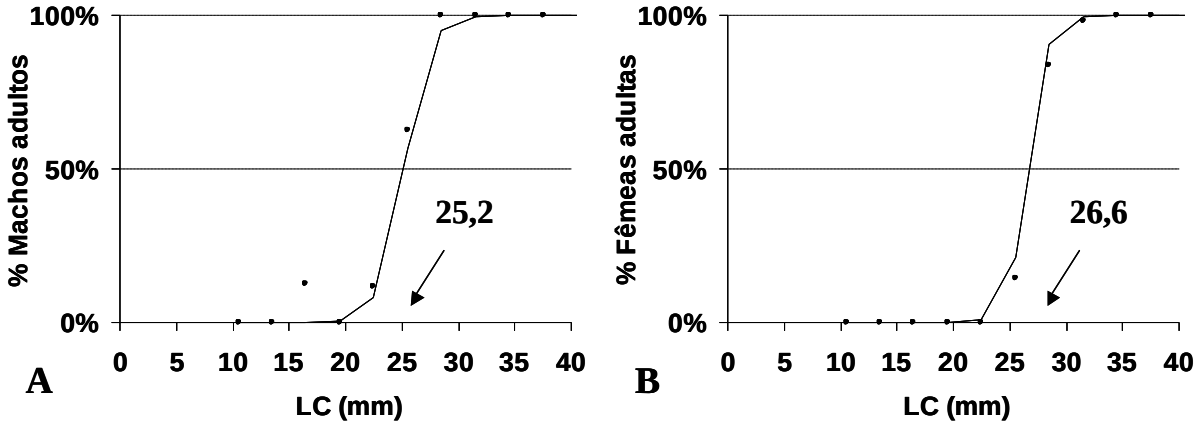


Figura 14. Ajuste da equação logística indicando a largura da carapaça para machos (A) e fêmeas (B) em que 50% dos indivíduos são considerados maduros, segundo o desenvolvimento gonadal.

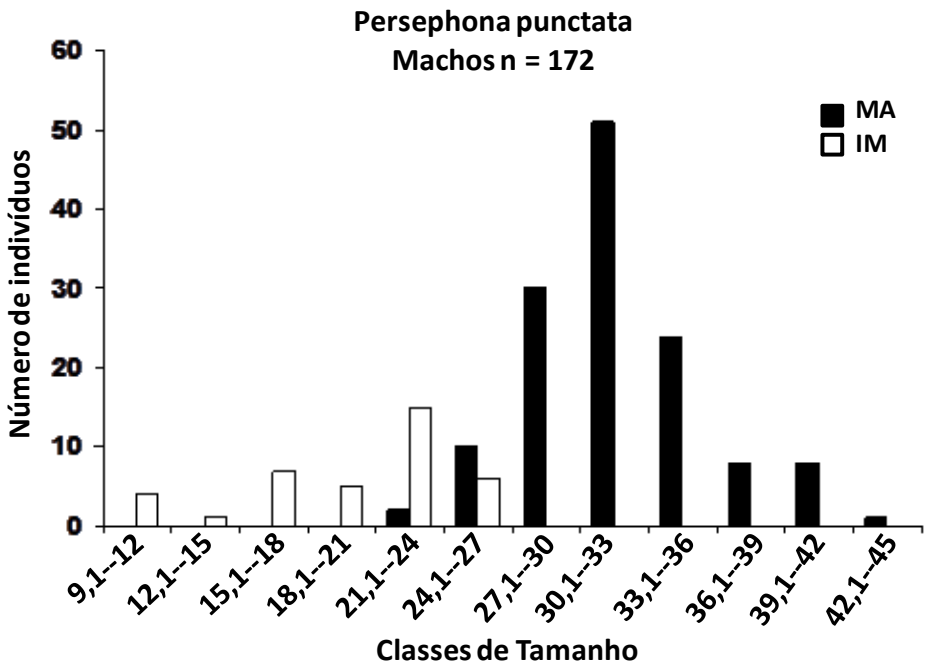


Figura 15. Frequência de machos jovens e de machos adultos de *P. punctata* por classe de tamanho (LC em mm).

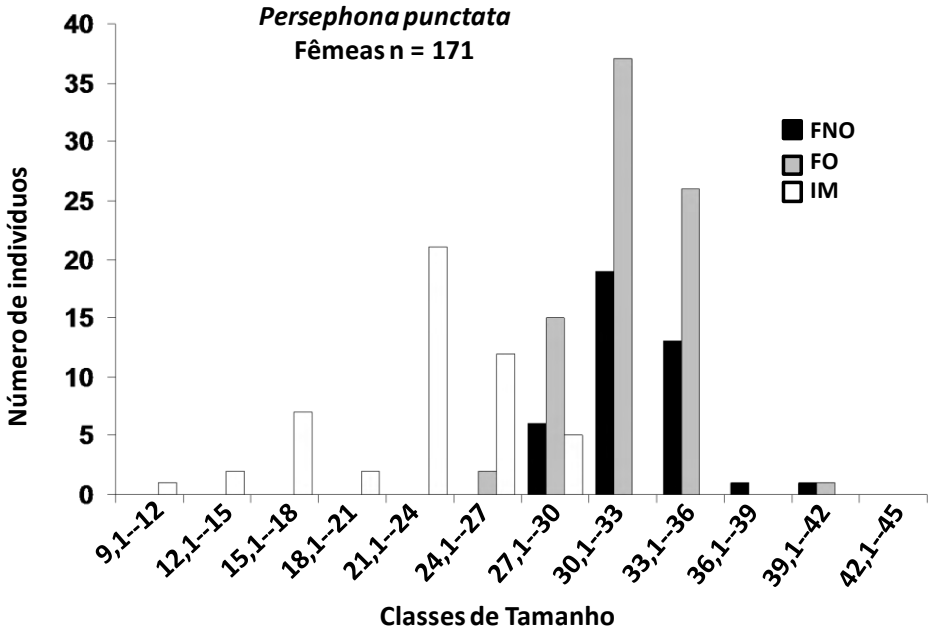


Figura 16. Frequência de fêmeas jovens, fêmeas adultas não ovígeras e de fêmeas ovígeras de *P. punctata* por classes de tamanho (LC em mm).

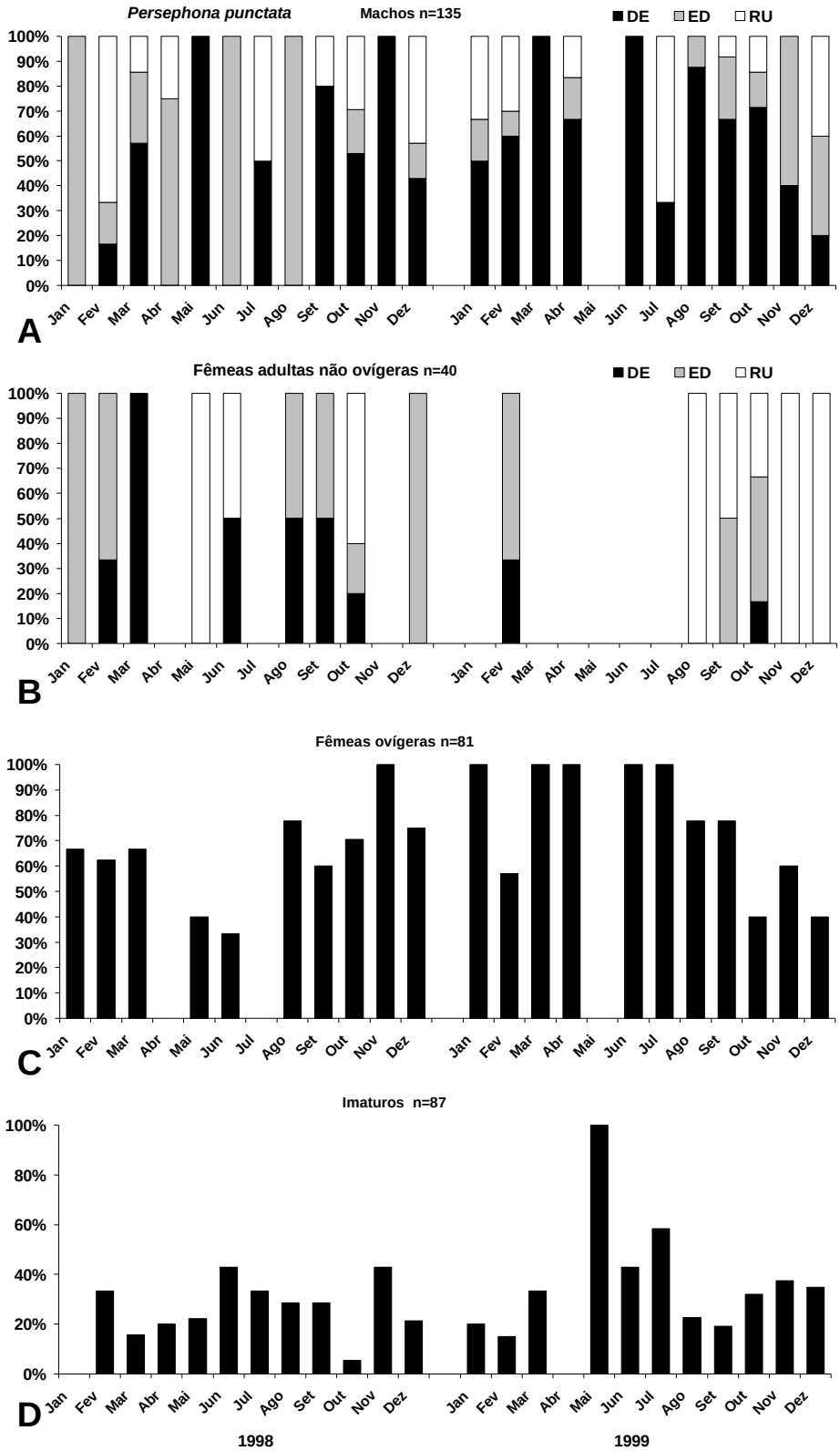


Figura 17. Variação mensal da proporção de machos adultos (A), fêmeas adultas não ovígeras (B), fêmeas ovígeras (C) e imaturos (D) de *P. lichtensteinii* nos diferentes estágios de desenvolvimento gonadal (RU = rudimentar, ED = em desenvolvimento e DE = desenvolvido) e da proporção de fêmeas ovígeras e indivíduos imaturos.

Tabela IV. Valores mensais do número de indivíduos de *P. punctata* por grupo demográfico.

Ano	Meses	Imaturos	Fêmeas adultas	Machos adultos	Fêmeas ovígeras	Total
	Jan	0	1	1	2	**4**
	Fev	10	3	12	5	**30**
	Mar	3	3	7	6	**19**
	Abr	1	0	4	0	**5**
	Mai	2	3	2	2	**9**
1998	**Jun**	3	2	1	1	**7**
	Jul	2	0	4	0	**6**
	Ago	4	2	1	7	**14**
	Set	4	2	5	3	**14**
	Out	2	5	17	12	**36**
	Nov	3	0	2	2	**7**
	Dez	3	1	7	3	**14**
						0
	Jan	2	0	6	2	**10**
	Fev	3	3	10	4	**20**
	Mar	2	0	3	1	**6**
	Abr	0	0	6	4	**10**
	Mai	1	0	0	0	**1**
1999	**Jun**	3	0	2	2	**7**
	Jul	7	0	3	2	**12**
	Ago	5	2	8	7	**22**
	Set	5	2	12	7	**26**
	Out	8	6	7	4	**25**
	Nov	6	2	5	3	**16**
	Dez	8	3	10	2	**23**
Total		**87**	**40**	**135**	**81**	**343**

DISCUSSÃO

A profundidade e a textura do sedimento parecem ser os fatores mais importantes para a determinação de padrões discrepantes de distribuição entre as espécies do gênero *Persephona* (Bertini *et al*., 2001). Observa-se uma maior abundância de *P. punctata* em transectos mais rasos (5m), onde as frações mais finas do sedimento (silte e argila) são predominantes; em relação a *P. mediterrânea*, 87,9% dos indivíduos foram coletados nos transectos de 15 e 20 m (Bertini *et al*., 2010), onde as frações areia fina e areia média são predominantes; e *P. lichtensteinii* apresenta maior abundância em situações intermediárias (transecto de 10 m).

Os tamanhos médios de largura da carapaça, entre machos e fêmeas, não diferem significativamente para *P. punctata* e *P. lichtensteinii*, indicando deste modo que estas

espécies não apresentam dimorfismo sexual em relação ao tamanho, o que por sua vez contraria o observado para *P. mediterranea*, onde machos foram maiores que as fêmeas (Bertini *et al*., 2010) demonstrando um padrão comum entre os Brachyura, relacionado a um investimento intenso das fêmeas na reprodução, e em detrimento do crescimento após a maturidade sexual (Hartnoll, 1982; Diaz & Conde, 1989; Haefner & Spaargaren, 1993). No entanto, a aquisição da maturidade parece ocorrer de maneira semelhante para as espécies do gênero *Persephona*, com ambos os sexos se tornando sexualmente maduros em tamanhos similares, como indicado pelos valores de LC_{50} (25,2 e 26,6 mm de LC para machos e fêmeas de *P. punctata*, respectivamente, e 21,7 e 21,9 mm de LC para machos e fêmeas de *P. lichtensteinii*, respectivamente). A distribuição dos indivíduos dos diferentes grupos demográficos, por classes de tamanho, mostra uma pequena sobreposição entre jovens e adultos (apenas duas classes contendo sobreposição para ambos os sexos de *P. punctata*, uma classe com sobreposição para fêmeas, e duas para machos de *P. lichtensteinii*), além disso, o surgimento de fêmeas ovígeras ocorre simultaneamente ao aparecimento das primeiras fêmeas adultas em *P. lichtensteinii*, ou logo na classe seguinte em *P. punctata*. Tais características populacionais são muito semelhantes àquelas encontradas para *P. mediterrânea* (Bertini *et al*., 2010) e, portanto, parecem ser conservativas para o gênero.

Não foram detectadas variações na proporção sexual em relação ao valor esperado de 1:1 (Chi^2, $p>0,05$) entre machos e fêmeas, exceto para duas classes de indivíduos adultos de *P. punctata* (24,1 – 27 e 36,1 – 39 mm de LC), concordando com as teorias de Fisher (1930) e Kolman (1960) de que as proporções entre os sexos estão relacionadas ao fato de que o custo energético na produção de ambos os sexos é o mesmo. Estes resultados também podem estar relacionados à independência em relação ao sexo no que se refere às taxas de recrutamento e mortalidade. Além disso, resultados semelhantes para a proporção sexual tanto para o grupo demográfico dos jovens quanto para o dos adultos podem estar relacionados à aquisição da maturidade sexual em tamanhos equivalentes entre os sexos, diferindo do que ocorre com outras espécies como, por exemplo, da superfamília Majoidea (e.g. Teixeira *et al*, 2008, 2009).

Embora a abundância de indivíduos, para as duas espécies, tenha sido estatisticamente diferente, tanto entre as baías quanto entre os transectos dentro de cada

baía ($p<0,05$), o número total de indivíduos (*P. lichtensteinii* = 138 e *P. punctata* = 343) e principalmente, os baixos números de indivíduos, quando separados por meses e por transectos, inviabilizou a definição de conjuntos específicos de dados para a análise das interações entre período reprodutivo e fatores abióticos. Esta estratégia pode auxiliar a minimizar a influência de fatores ambientais de amostras com ausência ou baixa abundância de indivíduos, sobre as conclusões realizadas para a atividade reprodutiva das espécies, assim como realizado por Bertini *et al*. (2010) para *P. mediterranea*, que encontraram 87,9% dos espécimes nos transectos de 15 e 20 m e, utilizaram apenas dados obtidos nestas profundidades para a análise do período reprodutivo.

Informações sobre a ocorrência de fêmeas ovígeras e indivíduos com gônadas desenvolvidas têm sido utilizadas por diferentes autores para inferir sobre o ciclo reprodutivo de caranguejos braquiúros (Batoy *et al*., 1987 Mantelatto & Fransozo, 1999; Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999). Bertini *et al*. (2010) constataram ocorrência de reprodução contínua para *P. mediterranea* na mesma região e período de estudo. Um padrão muito semelhante de ciclo reprodutivo pode ser observado para *P. punctata* e menos nitidamente para *P. lichtensteinii*, no entanto, as abundâncias tipicamente mais baixas destas duas últimas espécies podem dificultar tais investigações. A sobreposição mensal das variações de fêmeas ovígeras e com gônadas desenvolvidas, de machos com gônadas desenvolvidas, e de indivíduos imaturos, também colabora para a inferência de continuidade reprodutiva. Além disso, Hyiodo (1996) analisou a fecundidade destas três espécies para a região de Ubatuba, e encontrou fêmeas ovígeras em quase todos os meses do ano. Períodos de amostragem mais amplos, e análises de diferentes campanhas de coleta sobrepostas mensalmente ou por estação do ano, provavelmente confirmariam a generalização de período reprodutivo contínuo para o gênero *Persephona* na região.

Embora sejam observadas variações nas proporções dos estágios reprodutivos ao longo do ano, a baixa abundância de *P.punctata* e, especialmente de *P. lichtensteinii* pode ter influenciado as análises de correlação, visto que não foram evidenciadas respostas significativas entre a atividade reprodutiva e variações de fatores ambientais. De acordo com Wenner *et al*. (1972), a porcentagem sazonal de fêmeas ovígeras pode variar de acordo com variações de temperatura, disponibilidade de alimento entre outros fatores. No entanto, deve-se levar em consideração que na região de Ubatuba, os valores mais baixos de

temperatura não ocorreram no inverno, mas sim no final da primavera e início do verão, influenciados pela entrada da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) como sugerido na literatura (Castro-Filho *et al*., 1987; Pires-Vanin & Mastsuura, 1993). A ACAS é uma massa d'água rica em nutrientes (N e P) e sua entrada em áreas rasas permite o aumento da produtividade planctônica (Pires, 1992; Pires-Vanin & Matsuura, 1993). Segundo Vega-Pérez (1993) isso é comprovado pelos altos valores de clorofila na região durante a intrusão da ACAS. Portanto, pode-se supor que a atividade reprodutiva de certas espécies de braquiúros, em especial daquelas com estágios pelágicos planctotróficos, possa ter relação não apenas com as variações sazonais de temperatura ou outros fatores abióticos, mas também a partir de uma sincronia adaptativa entre os períodos mais intensos de liberação larval e períodos de maior abundância de alimentos para as larvas na coluna d'água (Bertini *et al*., 2010). Tal raciocínio estaria de acordo com Sastry (1983) que propõe que variações na reprodução podem ser explicadas como uma resposta ao ambiente, para garantir o sucesso reprodutivo sob condições ambientais favoráveis.

No entanto, para corroborar a hipótese de ajuste populacional, entre maior atividade reprodutiva e maior disponibilidade de alimento para as larvas na coluna d'água, as densidades larvais deveriam ser maiores nos meses sob influência da ACAS (maior produtividade primária). Este fato não é confirmado, visto que Hirose (2009) descreve maiores densidades larvais de Leucosioidea na região de Ubatuba no inverno e no outono, com valores até cinco vezes maiores quando comparados às estações de primavera e verão. Desta forma, caso as oscilações de atividade reprodutiva observadas nestas amostras representem os padrões de variação das populações de *Persephona* spp na região, os fatores que controlam ou influenciam tais variações permanecem desconhecidos.

Embora as espécies difiram nos padrões de distribuição, provavelmente devido a diferenças nas preferências em relação à composição granulométrica do sedimento, com *P. punctata* sendo mais abundante em transectos mais rasos (5 m); *P. lichtensteinii* apresentando maior abundância nos transectos de 10 m e, segundo Bertini *et al*. (2010) quase 90% da abundância de *P. mediterranea* ocorra nos transectos de 15 e 20 m, as semelhanças das características populacionais destas três espécies permitem propor que tais características sejam conservativas para o gênero *Persephona*.

REFERÊNCIAS

ABELLÓ, P. 1989. Reproduction and moulting in *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Portunidae) in the northwestern Mediterranean Sea. Sci. Mar., 53(1): 127-134.

ATRILL, M. J., R.G. HARTNOLL & A. L. RICE. 1991. Aspects of the biology of the dee-sea crab *Geryon trispinosus* from the Porpupine Seabight. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 71: 311-328.

BATOY, C. B., J. F. SARMAGO & B. C. PILAPIL. 1987. Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab, *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and Vicinity, Philippines. *Annals Tropical Research*, Baybay Leyte, vol. 9, pp. 157-177.

BAUER, R. T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebrate Reproduction and Development*, Rehovoy, vol. 22, pp. 193-202.

BERTINI, G., A. FRANSOZO & R. C. COSTA. 2001. Ecological distribuition of three species of *Persephona* (Brachyura: Leucosiidae) in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. Nauplius, 9(1): 31-42.

BERTINI, G., G. M. TEIXEIRA, V. FRANSOZO & A. FRANSOZO. 2010. Reproductive events and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast. Invertebrate Reproduction and Development, 54(1): 7-17.

CASTRO-FILHO, B. M., L. B. MIRANDA & S. Y. MYAO. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, vol. 35, no. 2, pp. 135-151.

CHOY, S. C. 1998. Reprodutive biology of Liocarcinus puber and L. holsatus (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Grower Peninsula, South Wales. Mar. Ecol., 9(3): 227-291.

COBO, V. J. & A. FRANSOZO. 1999. Fecundity and reproduction period of the red mangrove crab Goniopsis cruentata (Brachyra, Grapsidae), São Paulo State, Brazil. In: Klein J. C. V. V. & F. R Schram (eds). The Biodiversity crisis and Crustacea, Cruatacean Issues, vol 12 (p. 527 – 533). A. A. Balkema, Rotterdam, Bookfield.

COBO, V. J. & A. FRANSOZO. 2000. Fecundity and reproduction period of the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Brachyura, Grapsidae), São Paulo state, Brazil, p. 527 – 533 In: J.C. Vaupel von Klein & F.R. Schram (Eds). The Biodiversity crisis and Crustacea. Roterdam, Crustacean Issues, 12, 848p.

CORGOS, A.; FREIRE, J. 2006. Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparisoin of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. Ices Journal of Marine Science, 63(5): 851-859.

DIAZ, H. & J. E. CONDE. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science*, vol. 45, pp. 148 – 163.

EMMERSON. W. D. 1994. Seasonal breeding cycles and sex ratios of eight species of crab from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, Southern Africa. J. Crustacean Biol., 14 (3): 568-578.

FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. 2. ed. New York, Dover, 291p.

FLORES, A. A. V. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1999. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropcal área. Bull. Mar. Sci 65(1): 59-73.

GHERARDI, F. & P. M. CASSIDY. 1995. Life history patterns of *Discorsopagurus schmitti*, a hermit crab inhabiting Polychaeta tubes. Bio Bull., 188:68-77.

HAEFNER, JR. P. A. & D. H. SPAARGAREN. 1993. Interactions of ovary and hepatopancreas during the reproductive cycle of *Crangon crangon* (L.). I. weight and volume relationships. *Journal of Crustacean Biology*, vol. 13, no. 3, pp. 523-531.

HAKASON, L. & M. JANSSON. 1983. Principles of lake sedimentology. Springer-Verlag, Germany, 315 p.

HARTNOLL, R. G. 1982. Growth. In *The Biology of Crustacea*, *Embryology*, *Morphology and Genetics*, D. E. Bliss, Ed., vol. 2, pp. 11-196, Academic Press, New York, N.Y.

HARTNOLL, R. G. & P. GOULD. 1988. Brachyuran life history strategies and the optimization of egg production. *Symposia of the Zoological Society of London*, London, vol. 59, pp. 1-9.

HIROSE, G.L. 2009. Distribuição larval planctonica de Brachyura (Crustacea, Decapoda) na região de Ubatuba, com novas descrições larvais para o gênero *Persephona* Leach, 1917. Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu, SP. 116p [Tese de Doutorado].

HYIODO, C. M. 1996. Biologia populacional do gênero *Persephona* Leach, 1817 (Crustácea, Decapoda, Leucosiidae) na região de Ubatuba, SP. Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu, SP. 134p [Tese de Doutorado].

JONSON, P.T. 1980. Histology of the blue crab *Callinectes sapidus*: a model for the Decapoda. 1-440. Praeger Scientific Publishing Co., New York.

KOLMAN, W.A. 1960. The machanism of natural selection for the sex ratio. American Naturalist, 94: 373-377.

MANTELATTO, F.L.M. & A. FRANSOZO. 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. Revista Brasileira de Biologia, São Carlos, 59 (1): 23-31.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; A. FRANSOZO & N. J. HEBLING. 1989. Larval development of Persephona mediterranea (HERBST, 1794) (Brachyura, Lecosiidae) under laboratory conditions. Crustaceana, 57(2): 177-193.

PINHEIRO, M. A. A. & A. FRANSOZO. 2002. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the brazilian coast near 23º30' S. *Journal Crustacean Biology*, Lawrence, vol. 22, no. 2, pp. 416-428.

PIRES, A. M. S. 1992. Structure and dynamics of benthic megafauna on the continental shelf offshore of Ubatuba, Southeastern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., *86*: 63-76.

PIRES-VANIN, A. M. S. & Y. MATSUURA. 1993. Estrutura e função do ecossitema de plataforma continental da região de Ubatuba, Estado de São Paulo: uma introdução. Publicação Especial do Instituto Oceanográfico, vol. 10, pp. 1-8.

REIGADA, A.L.D. & M.L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1999. Maturidade sexual em Hepatus pudibundus (Decapoda, Brachyura, Calappidae). Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre, 86: 159-164.

ROA, R., ERNST, B., TAPIA, F. 1999. Estimation of size at sexual maturity: an evalution of analytical and resampling procedures. Fishery Bulletin US, 97: 570 – 580.

SASTRY, A. N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In *The Biology of Crustacea*, J. J. Vernberg and W. B. Vernberg, Eds., vol. 8, pp. 179-270, Academic Press, New York, NY.

SOMERTON, D. A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Ottawa, vol. 37, no. 10, pp. 1488-1494.

TEIXEIRA, G. M., FRANSOZO, V., CASTILHO, A. L., COSTA, R. C. & FREIRE, F. A. M. 2008. Size distribution end sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae). Senckenbergiana Biologica, 88(2): 169–176.

TEIXEIRA, G,M., FRANSOZO, V., COBO, V.J., HIYODO, C.M. 2009. Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shore algae from southeastern Brazil. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 4(1): 87 – 95.

TUCKER, M., 1988. Techniques in sedimentology. Blackwell Scientific Publications, London, UK, 394 p.

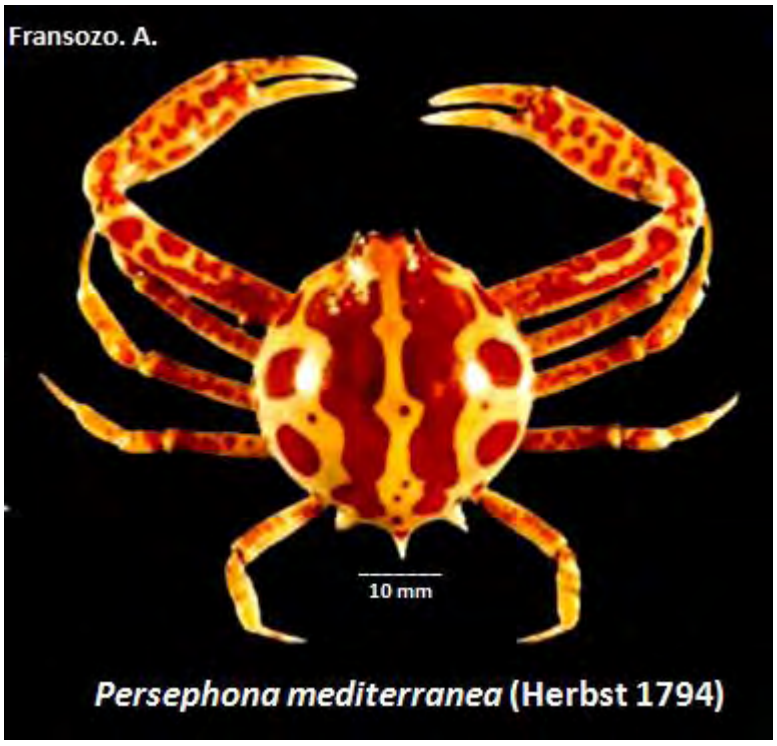
VAZZOLER, A. E. A. M. 1996. Biologia da Reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática. Ed. EDUEM, Maringá, Paraná, Brazil. 169 p.

VEGA-PÉREZ, L. A. 1993. Estudo do zooplâncton da região de Ubatuba, estado de São Paulo. Publicação Especial do Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo, 10: 65-84.

WENNER, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine crustacean. American Naturalist, 106(949): 321-350.

CAPÍTULO II

REPRODUCTIVE PERIOD AND SIZE AT THE ONSET OF SEXUAL MATURITY OF MOTTLED PURSE CRAB, *PERSEPHONA MEDITERRANEA* (HERBST, 1794) (BRACHYURA, LEUCOSIOIDEA) ON THE SOUTHEASTERN BRAZILIAN COAST



Invertebrate Reproduction and Development, 54:1 (2010) 7–17
Balaban, Philadelphia/Rehovot
0168-8170/10/$05.00 © 2010 Balaban

Reproductive period and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast

GIOVANA BERTINI[1,2], GUSTAVO MONTEIRO TEIXEIRA[1,3*], VIVIAN FRANSOZO[1,3] and ADILSON FRANSOZO[1,3]

[1]*NEBECC (Study Group on Crustacean Biology, Ecology and Culture);*
[2]*UNESP, Registro, Rua Nelson Brihi Badur, 430, CEP 11900-000, Registro, São Paulo, Brazil;*
[3]*Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, C.P. 510 CEP 18.618-000 São Paulo, Brazil*
email: gmteixeira@ibb.unesp.br

Received 26 August 2009; Accepted 19 March 2010

Abstract

The reproductive biology of *Persephona mediterranea* was investigated in relation to the following aspects: population structure, size at the onset of sexual maturity, sexual size dimorphism, and reproductive period. A total of 1,283 specimens were obtained (565 males, 120 non-ovigerous females and 598 ovigerous females). CW_{50} values were 22.8 and 22.3 mm CW for males and females, respectively, and the mean size of males was significantly larger than that of females. *Persephona mediterranea* shows continuous reproduction. However, there is a reduction in the proportion of ovigerous females and males with gonads in advanced developmental stage during the autumn and beginning of the winter. There was no significant correlation between the reproductive activity and variation in abiotic factors. Of the total captured specimens, 98.99% were sexually mature, which may indicate a differential spatial distribution among the distinct age groups, and sampling sites are probably areas occupied by adult individuals of this population.

Key words: *Persephona*, population structure, sexual maturity, reproduction

Introduction

Size determination at sexual maturity is important in understanding the life cycles of brachyurans. To estimate this parameter, studies have examined the external morphology of body and limb structures, in addition to the form and the developmental or functional condition of gonads (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999). Some sexual dimorphism and morphometric changes are evidently beneficial to reproductive behaviour and are requirement for successful reproduction (Fernández-Vergaz et al., 2000). This subject is of great interest because age and size at maturity are important factors in determining the reproductive capacity of a given species (Hartnoll & Gould, 1988; Hines, 1989).

The definition of peak periods for each reproductive process (mating, spawning and larval hatching), is critical to understanding the timing of the reproductive cycle, which in turn appears to govern other aspects of

*Corresponding author.

crab behaviour and biology, particularly moulting since in many brachyuran species, including *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794), copulation occurs only when the female has just moulted and is soft (Hartnoll, 1969; Norman & Jones, 1993; Tallack, 2007).

The reproductive cycle of many marine invertebrates is related to latitudinal variations in the seasonality of photoperiod, nutrients and temperature. Decapod crustaceans of tropical regions show two types of continuous reproduction: one occurs throughout the year (Pinheiro & Fransozo, 2002) and the other has peaks during certain months (Choy, 1988; Emmerson, 1994; Cobo & Fransozo, 1999). In temperate regions, seasonal reproduction occurs (Gherardi & Cassidy, 1995) but in subtropical regions the degree of salinity remains unknown for a number of species.

Food availability is assumed to be the most important factor for body maintenance, somatic growth and reproduction of adult crabs, as well as for growth and survival of larval and/or juvenile stages (Sastry, 1983) and is correlated to coordination to their reproductive activity in a given habitat (Castiglioni et al., 2006).

There is no general model for the duration of the reproductive period of marine invertebrates since each species has distinct phylogenetic history, reproductive capacity and restrictions imposed by the body size (Bauer, 1992). Thus, in similar latitudes, there may be several variations in the benthic habitat and a variety of biotic and abiotic factors that influence reproductive patterns.

Maturation and spawning cycles can be inferred from the analysis of ovarian development and occurrence of ovigerous females. Although there are numerous investigations on the reproductive biology and sexual maturity of brachyuran crabs (e.g., Attrill et al., 1991; Flores & Negreiros-Fransozo, 1999) little is known about the biology of leucosiids. Schembri (1982) studied the population biology of *Ebalia tuberosa* (Pennant, 1777). Negreiros-Fransozo et al. (1989) described the larval development of *P. mediterranea*, and Hiyodo (1996) studied the population biology of the genus *Persephona* in the region of Ubatuba (São Paulo State, Brazil), focusing on its population structure, relative growth and fecundity. In addition, Bertini et al. (2001) determined the spatial and temporal distribution of *Persephona* spp. in three inlets of Ubatuba region.

The mottled purse crab *P. mediterranea* is widely distributed in the western Atlantic. It has the habit of burying itself in sand and shell bottoms, from the intertidal to 60 metres of depth. It is frequently found in the by-catch of shrimp trawls in the southeastern coast of Brazil and, although not economically important, its populations are subjected to the same impacts that affect commercially exploited crab and shrimp populations. Thus, the knowledge about its reproductive biology and size at maturity is essential to future evaluations of the survival of that species in this region. This paper describes the population structure, size at the onset of sexual maturity, size differences between sexes, and reproductive period in *P. mediterranea*.

Material and Methods

Crabs were sampled monthly during 1998 and 1999 in Ubatumirim, Ubatuba and Mar Virado Bays in the northern coast of São Paulo State, Brazil (23°35′00″S/45°12′30″W and 23°22′30″S/44°53′24″W). Six transects were established for sampling: four of them were parallel to the shore line (5 m, 10 m, 15 m and 20 m) and the other two were close to the rocky shores. Of these last two transects, one of them was in a wave-exposed area and the other in a wave-sheltered area (Fig. 1). A shrimp fishery boat equipped with two double-rig nets (mesh size 20 mm and 15 mm in the cod end) was used for trawling. Each transect was trawled over a 30-min period covering 18,000 m^2.

In each transect, temperature (bottom and surface water), organic matter content (%) and grain size of sediments were measured. Bottom temperature (°C) was assessed using a thermometer attached to the Nansen bottle. An ecobathymeter coupled with a GPS was used to record depth (m) at sampling sites. Sediment samples were obtained in each season with a 0.06 m^2 Van Veen grab. In the laboratory, the sediment was dried at 70°C for 72 h in an oven. The sediment organic matter content (%) was obtained through ash-weighing: 3 aliquots of 10 g each per station were placed in porcelain crucibles and incinerated for 3 h at 500°C. The samples were then weighed again (Mantelatto & Fransozo, 1999).

To analyze the sediment grain size composition, two 50 g subsamples were separated, treated with 250 ml of a 0.2 N NaOH solution, and stirred for 5 min to release silt and clay particles. Subsamples were then rinsed on a 0.063 mm sieve. The remaining sediments were dried again and subjected to differential sieving following the Wenthworth (1922) scale. All procedures for sediment analysis followed Hakanson & Jansson (1983) and Tucker (1988).

The data were grouped by transect (5 m, 10 m, 15 m, 20 m, exposed, and sheltered). The samples obtained on the equivalent transects in Ubatumirim, Ubatuba, and Mar Virado bays were used as replicates, to obtain three replicates for each transect in each of the 24 sampling months. The transects that showed an abundance of

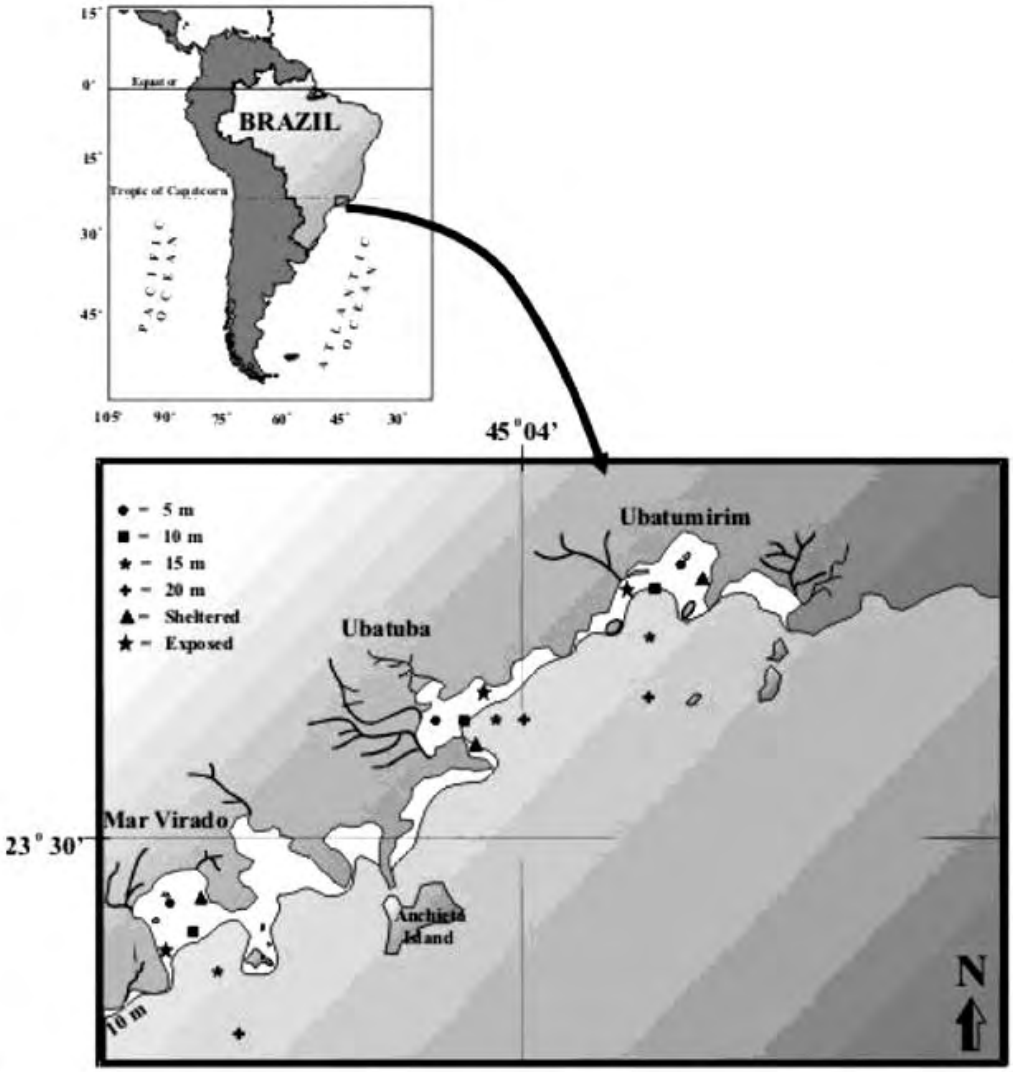


Fig. 1. Map of the Ubatuba littoral, on the northeastern coast of São Paulo State, southeastern Brazil, showing the sampling transects.

individuals less than 10% in relation to the total abundance were excluded from the analyses, thus reducing the influence of environmental factors such as temperature, depth, grain size, organic-matter content, and hydrodynamics, derived from transects where few crabs occurred.

The *P. mediterranea* individuals were sexed, had the maximum carapace width (CW) measured with a vernier caliper and were then grouped into 2.0 mm-amplitude size classes. Carapace width (mm) for each sex was compared through the Mann-Whitney test ($\alpha = 0.05$) (Zar, 1999). All crabs were dissected for macroscopic examination of gonads; then, they were classified into four different stages according to shape, color and volume of gonads in the cephalothorax cavity (Table 1) (modified from Johnson, 1980; Choy, 1988; Abelló, 1989).

The relative frequency (%) of adults in each size class was plotted on a graph, which was fit by the method of least squares (Vazzoler, 1996) to a sigmoid-type curve resultant of the logarithmic equation $y = \frac{1}{1+e^{r(CW-CW_{50})}}$, where CW_{50} = the carapace width at which 50% individuals attained sexual maturity and r = the curve slope.

Table 1. *P. mediterranea*. Description of gonad developmental stages for males and females (modified from Johnson, 1980; Choy, 1988; Abelló, 1989)

Gonad stages	Characteristics	
	Males	Females
Immature (IM)	No detectable gonad under stereomicroscope	No detectable gonad under stereomicroscope
Rudimentary (RU)	Vas deferens thin, whitish filaments	Ovaries is thin, filamentous and light yellow; spermathecae are visible
Developing (DE)	Testes partially convoluted, whitish	Maturation beginning; ovaries still small and pale orange to red
Advanced (AD)	Testes occupy most of the dorsal carapace cavity, and are bright white	Ovaries occupy most of the available space, and are dark orange to red

The ratio of ovigerous females/mature females and the ratio of males with gonads in advanced developmental stages/other mature males in the population were used to determine the reproductive period. Spearman rank correlation analyses were performed in order to compare the number and the percentage of ovigerous females and males with gonads at an advanced developmental stage with the monthly mean values of abiotic factors (temperature, salinity, Phi and organic matter).

Table 2. *P. mediterranea*. Mean, minimum, and maximum carapace width (mm) in each demographic group

Demographic group	N	CW (mm) mean ± sd	Min.	Max.
Juvenile males	6	17.9 ± 3.4	14.9	22.8
Adult males	559	30.8 ± 3.2	21.5	43.0
Juvenile females	7	19.8 ± 3.38	14.9	23.0
Non ovigerous females	113	29.7 ± 2.0	23.7	36.4
Ovigerous females	598	29.7 ± 2.0	22.7	38.4

Results

The total number of *P. mediterranea* specimens collected was 1,283, including 565 males, 120 non-ovigerous females and 598 ovigerous females. Collections differed significantly among transects (Kruskal-Wallis test, $p < 0.001$), with higher abundance in transects of 15 m and 20 m for both males and females, where 1128 specimens were collected, comprising 87.9% of the total (Fig. 2). Only 13 individuals were immature (6 males and 7 females), representing 1.01% of the total captured individuals.

Transects of 15 m and 20 m had the lowest organic matter proportions and the lowest percentages of granulometric class C, silt + clay (Fig. 3). The monthly variations in temperature on the 15- and 20-m transects were very similar. Bottom temperatures below 20°C were observed only in the spring and summer, in both years and on both transects. The greatest differences between surface and bottom temperatures occurred in December and January of both years (Figs. 4 A and B).

Individuals were grouped into 15 size classes of 2 mm amplitude, ranging from 13.1 to 43.0 mm CW. The analysis of frequency distribution per size class indicated modes for males with gonads AD (Fig. 5A), non-ovigerous females with gonads AD (Fig. 5B) and ovigerous females (Fig. 5C) in the ninth class (29.1–31.0 mm CW). Those figures also indicate the fifth size class (21.1–23.0 mm CW) as a limit between the occurrence of immature and mature individuals of both sexes. Males were represented in all size classes, whereas females did not occur in the last two classes.

The median carapace size of males (30.8 mm CW) was significantly larger than that of females (29.7 mm CW) (M–W test; $p < 0.001$). Size means and amplitudes for each demographic group are shown in Table 2. CW_{50} values calculated for males and females were 22.8 and 22.3 mm CW, respectively (Figs. 6A and B).

For males, the highest proportions of individuals with gonads AD were observed in the summer (January and February) and at the end of spring (November and December) 1998, as well as in the summer (January) and at the end of spring (December) 1999 (Fig. 7A). Non-ovigerous adult females had a considerably irregular monthly distribution as to the proportions of gonadal developmental stages and were absent in April, July and December 1998, as well as in January, March and November 1999 (Fig. 7B). Ovigerous females accounted for a high proportion of the populations during all months of the two years, except in May and June 1998 and June 1999 (Fig. 7C). Correlation analyses using the abundance of males with gonads in advanced stage and ovigerous females, relative to the variations in abiotic factors, did not indicate significant results.

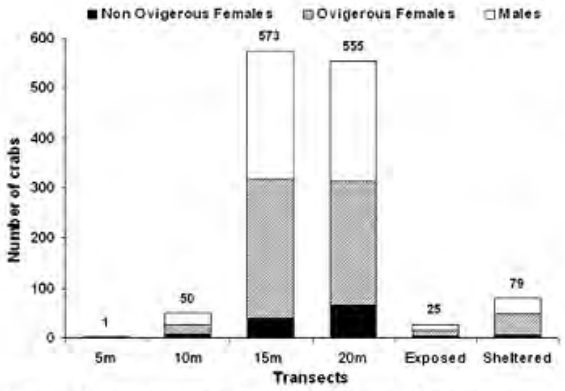


Fig. 2. *P. mediterranea*. Total abundance of non-ovigerous females, ovigerous females and males in the six transects sampled.

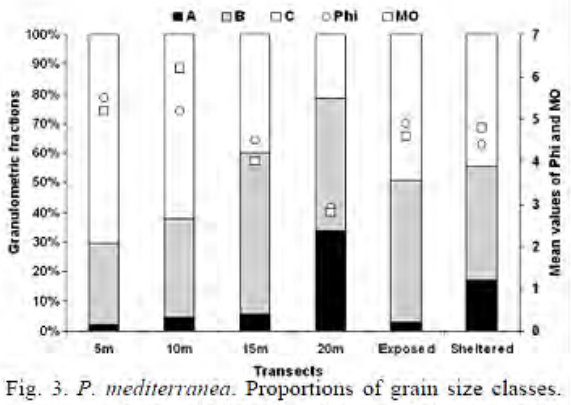


Fig. 3. *P. mediterranea*. Proportions of grain size classes, central tendency of bottom sediments (Phi), and mean organic-matter content (%) for each transect. A = Class A (gravel, very coarse sand, coarse sand, and medium sand). B = Class B (fine sand and very fine sand), and C = Class C (silt + clay).

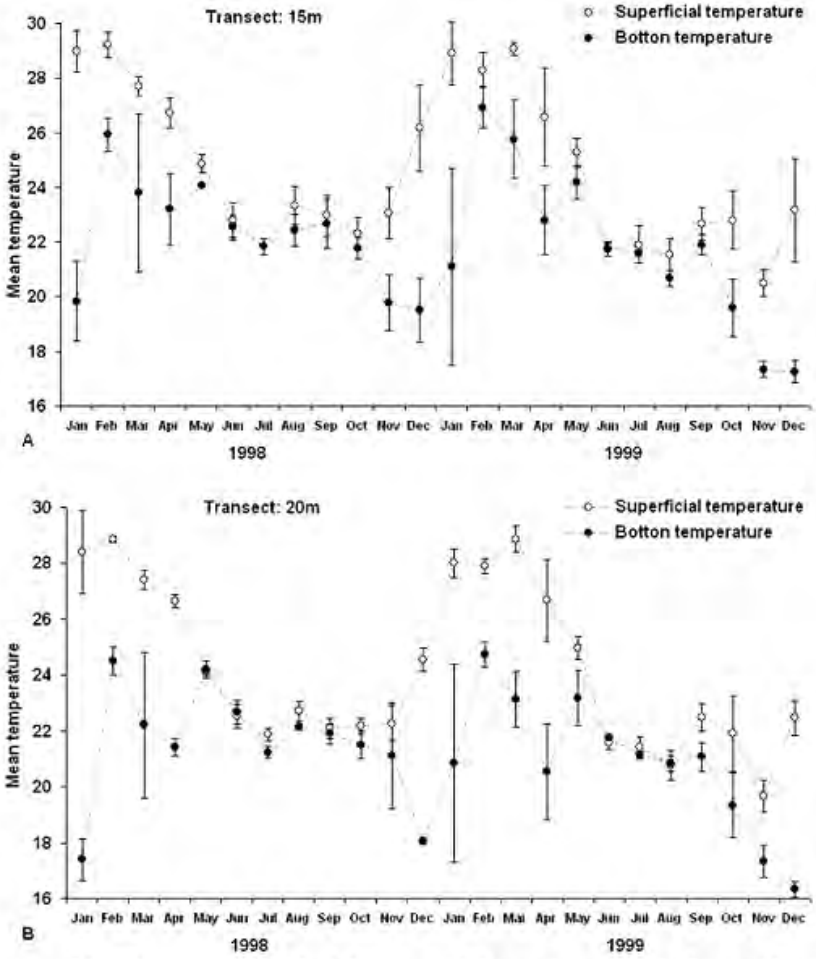


Fig. 4. *P. mediterranea*. Monthly means (± standard deviation) of the water temperature for the 15-m (A) and 20-m (B) transects. (surface = white circles; bottom = black circles).

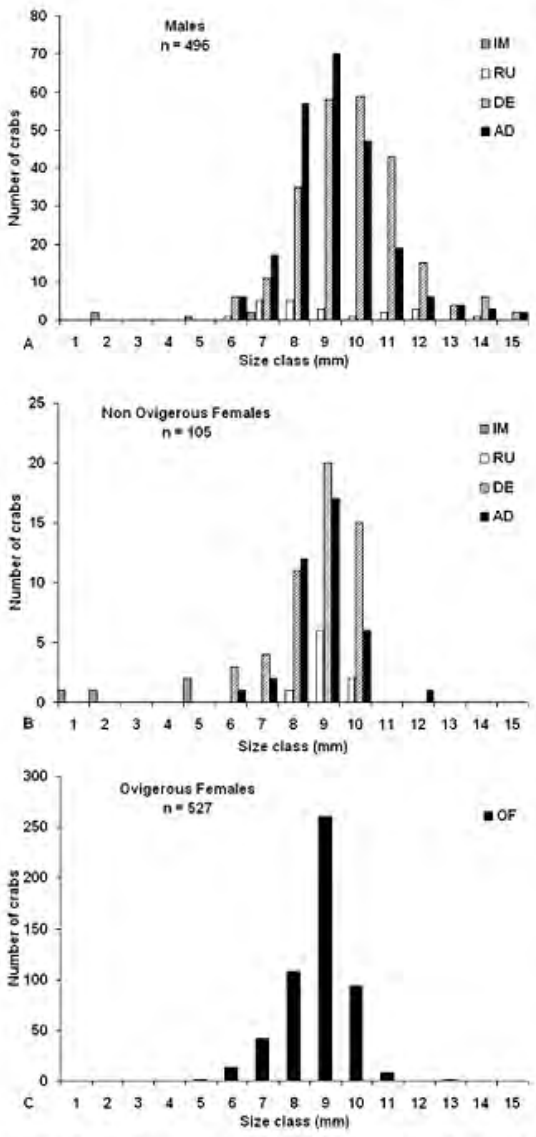


Fig. 5. *P. mediterranea*. Size-frequency distribution for males (A), non-ovigerous females (B) and ovigerous females (C). Intervals of 2-mm size class were used, ranging from 13.1–15.0 (class 1) to 41.1–43.0 (class 15).

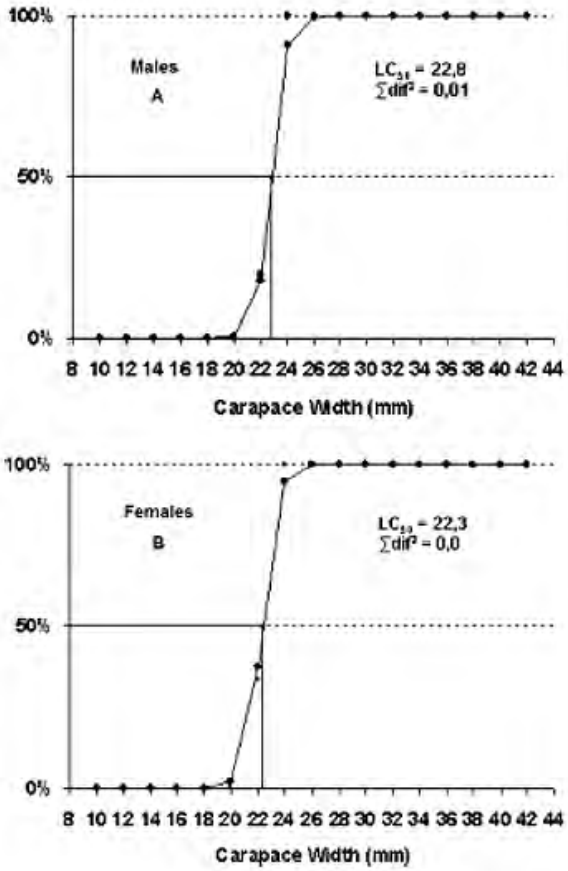


Fig. 6. *P. mediterranea*. Adjustment of the logistic equation indicating the carapace width for males (A) and females (B) where 50% of the crabs are mature according to the analyses of gonadal development.

Discussion

The sexual dimorphism observed for *P. mediterranea* mean carapace width is common among Brachyura, and the slower growth of females after sexual maturity is probably due to the direction of energy to egg production (Hartnoll, 1982; Diaz & Conde, 1989; Haefner & Spaargaren, 1993).

Although males and females showed statistically different dimensions, physiological sexual maturity was attained at similar sizes in both sexes. The CW_{50} values calculated for males (22.8 mm) and females (22.3 mm) were compared with those estimated by Hiyodo (1996), who determined the morphological sexual maturity on the basis of relative growth. The size at which 50% *P. mediterranea* individuals of both sexes attained physiological maturity was in the range of transition of the morphological puberty molt: therefore, these processes occur synchronically. This phenomenon is also observed in other brachyurans such as *Portunus spinimanus* (Santos & Negreiros-Fransozo, 1996), *Callinectes ornatus* (Mantelatto & Fransozo, 1996) and *Hepatus pudibundus* (Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999).

According to Somerton (1980), when maturity is morphologically determined, the growth curves of immature and mature individuals sometimes overlap. Such an overlap indicates that morphologically mature

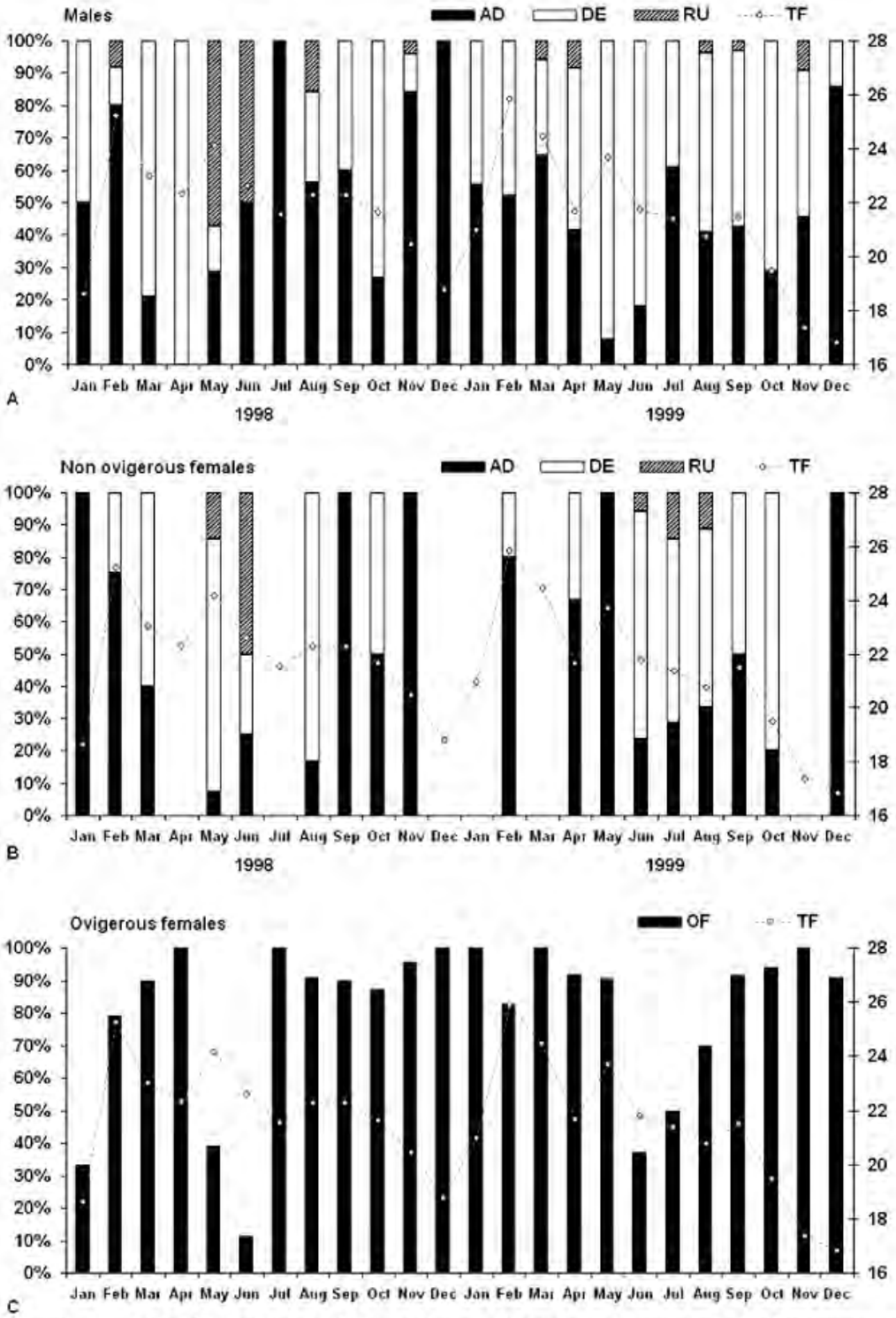


Fig. 7. *P. mediterranea*. Monthly variation in the proportion of adult males (A), non-ovigerous adult females (B), and ovigerous females (C). AD = advanced gonads, DE = developed gonads, and RU = rudimentary gonads. Mean values of bottom temperature on the 15-m and 20-m transects are indicated by white circles on the secondary axis.

and physiologically immature or vice versa individuals can be found, as observed for other brachyurans by Conan & Comeau (1986) and Choy (1988). However, the *P. mediterranea* population in Ubatuba region attained sexual maturity fairly quickly with only the fifth size class (21.1–23.0 mm CW) having both young and adult individuals of both sexes present. Thus, the dimensions of males and females at the puberty molt seem to be equivalent and conservative in this population. The present results agree with those of Hiyodo (1996), who demonstrated an abrupt increase in the abdomen width of females, relative to their carapace width, showing pubertal changes, along with a slight overlap between young and adult individuals in this same size class.

Hartnoll (1993) stated that for many brachyurans, the number of molts can be more conservative than the molt increase, and Flores et al. (2002) suggested that this occurs because the number of molts until maturity is genetically determined. Because *P. mediterranea* males and females attain maturity abruptly and at the same size class, there may be a great similarity between the sexes in the balance between number of molts and the molt increase until maturity. Hartnoll (1982) assumed that the size of the smallest ovigerous female can be considered the size at which maturity begins. In this study, the CW_{50} and CW values of the smallest ovigerous female were very similar (22.3 and 22.7 mm CW, respectively), suggesting a synchrony of these events. Both the occurrence of ovigerous females and the occurrence of individuals with gonads in advanced developmental stages have been used by different authors to make inferences about the reproductive cycle of brachyurans (Batoy et al., 1987; Mantelatto & Fransozo, 1999; Reigada & Negreiros-Fransozo, 1999). In the reproductive cycle of *P. mediterranea*, ovigerous females and males with gonads in advanced developmental stages occur throughout the year, characterizing continuous reproduction.

Hiyodo (1996) determined the fecundity of three *Persephona* species in the same region, and found ovigerous females in nearly all months of the year, but with the highest peak in November. Also, the presence of ovigerous females of *P. mediterranea* was recorded in spring and summer in the Carolinas; February, April and June in Florida; May and September in Texas, USA; and September in French Guiana (Williams, 1984). Thus, the reproductive period of this species is longer in the Ubatuba region, where seasonal temperature variations are too slight to interrupt it. Furthermore, a reproductive period occurs when conditions are favorable for both adults and larvae, because at hatching the larvae require adequate planktonic food (Sastry, 1983).

Long reproductive periods indicate that individuals can reproduce asynchronously (successive spawnings throughout the year): some are beginning or completing maturation, others are spawning, while the rest have already spawned (Giese, 1959). For *P. mediterranea*, most ovigerous females were in different stages of gonadal and egg development, and 47.9% of them were in an advanced stage of gonadal development, indicating the production of more than one brood per reproductive cycle. The occurrence of multiple egg deposits has also been observed for other brachyurans such as *Portunus spinimanus* Latreille, 1819, by Santos & Negreiros-Fransozo (1996); *Callinectes ornatus* Ordway, 1863, by Mantelatto & Fransozo (1999); *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1758), by Reigada & Negreiros-Fransozo (1999); and *Eriphia gonagra*, by Fransozo et al. (unpublished data, 2009).

Although *P. mediterranea* has continuous reproduction, its reproductive activity slows somewhat towards the end of autumn and the beginning of winter. The lowest proportions of males with developed gonads occurred in April, May, and June, whereas the lowest proportions of ovigerous females occurred in May, June, and July, which may indicate a direct relationship between the reduction in the number of males with mature gonads and a subsequent reduction in the number of females with extruded eggs.

As also observed by Bertini & Fransozo (2004), the highest *P. mediterranea* abundance was found on the 15- and 20-m transects, representing 87.9% of the captured individuals. These transects were also similar concerning the values of Phi and organic-matter content in the sediment, and contained the lowest proportions of silt + clay. For this reason, we used only data obtained on these two transects for the investigation of relationships between abiotic factors and the abundance of individuals in reproductive stages, in order to minimize the influence of other environmental variables. Nevertheless, no significant relationships between abiotic factors and reproductive activity were detected.

In the Ubatuba region, the influence of the South Atlantic Central Waters (SACW) leads to the lowest bottom temperatures at the end of spring and the beginning of summer, but not in the winter (Castro-Filho et al., 1987; Pires-Vanin & Matsuura, 1993), which could also be observed in the present study. SACW is a water mass rich in nutrients (N and P), and its entrance into shallow areas allows an increase in plankton productivity (Odebrecht & Castello, 2001). According to Aidar et al. (1993), this is proved by the high chlorophyll values in the region during SACW intrusion. Therefore, variations in *P. mediterranea* reproductive activity are

not direct consequences of seasonal variations in temperature or other abiotic factors, but rather the result of an adaptive synchrony between periods of most intense larval release and periods of higher food abundance for the larvae in the water column. Similar situations have been discussed as to the reproductive cycle of hermit crabs from tropical regions (e.g., Reese, 1969; Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1992; Fransozo & Mantelatto, 1998) and Penaeoidea shrimps (Castilho et al., 2007).

For species with continuous reproduction, recruitment is also continuous; however, a very small quantity of immature individuals (1.01%) was captured in the present study. Hiyodo (1996) also found few young individuals of *P. mediterranea*, suggesting that the scarcity of this species is due to cryptic habit or recruitment into other areas. Schembri (1982) pointed out that the predominance of adult individuals in a population of the leucosiid *E. tuberosa* might result from high longevity after the terminal molt, as well as from a low recruitment rate.

The low incidence of juvenile individuals in Ubatuba region may be related to the ecological distribution of this species. The possibility that juveniles were not captured because of the mesh size of the nets (20 mm) was discarded for two basic reasons: first, the reduction in the knot-to-knot size when the nets were towed; second, the large number of juveniles and/or small-sized individuals of other species of crabs, hermit crabs, and shrimp caught in the same tows as the individuals of *P. mediterranea*. Bertini et al. (2001), also sampling in the bays of the present study, showed that most individuals occupy Ubatuba Bay and a fewer individuals inhabit Ubatumirim and Mar Virado Bays. Although Ubatuba Bay seems adequate for the maintenance of adults, its southern region provides overall better conditions for juveniles. Thus, habitat occupation may be different for mature and immature *P. mediterranea* individuals and the sites sampled in the present work probably represent characteristic areas occupied by adult individuals of this population.

Acknowledgments

The first author is grateful to FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) for a doctoral scholarship (# 97/12106-3) and financial support for the collections (# 94/4878-8; 97/12108-6; 97/12107-0; 98/3134-6). We thank many colleagues from the NEBECC group who helped with sampling and laboratory analysis, and the Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) for permission to conduct samplings. We thank Dr. Janet W. Reid for her great help with the English language.

References

Abelló, P. 1989. Reproduction and moulting in *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Portunidae) in the northwestern Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 53(1), 127–134.

Aidar, E., Gaeta, S.A., Gianesenella-Galvão, S.M.F., Kutner, M.B.B. & Teixeira, C. 1993. Ecossistema costeiro subtropical: nutrientes dissolvidos, fitoplâncton e clorofila-*a* e suas relações com as condições oceanográficas na região de Ubatuba, SP. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico*, 10, 9–43.

Attrill, M.J., Hartnoll, R.G. & Rice, A.L. 1991. Aspects of the biology of the deep-sea crab *Geryon trispinosus* from the Porpupine Seabight. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, UK, 71, 311–328.

Batoy, C.B., Sarmago, J.F. & Pilapil, B.C. 1987. Breeding season, sexual maturity and fecundity of the blue crab, *Portunus pelagicus* (L.) in selected coastal waters in Leyte and Vicinity, Philippines. *Annals Tropical Research*, 9, 157–177.

Bauer, R.T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebrate Reproduction and Development*, 22, 193–202.

Bertini, G., Fransozo, A. & Costa, R.C. 2001. Ecological distribution of three species of *Persephona* (Brachyura: Leucosiidae) in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Nauplius*, 9(1), 31–42.

Bertini, G. & Fransozo, A. 2004. Bathymetric distribution of brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) communities on coastal soft bottoms off southeastern Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 279, 93–200.

Castiglioni, D.S., Negreiros-Fransozo, M.L. & Mortari, R.C., 2006. Biologia populacional do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodoidea), proveniente de uma área de manguezal degradado em Paraty, RJ, Brasil. *Atlântica*, 28 (2), 73–86.

Castilho, A.L., Costa, R.C., Fransozo, A. & Boschi, E.E. 2007. Reproductive pattern of the South American endemic shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea), off São Paulo State, Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 55 (1), 39–48.

Choy, S.C. 1988. Reproductive biology of *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portu-nidae) from the Grower Peninsula, South Wales. *Marine Ecology*, 9, 227–291.

Cobo, V.J. & Fransozo, A. 1999. Fecundity and reproduction period of the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Brachyura, Grapsidae), São Paulo State, Brazil. In: *The Biodiversity Crisis and Crustacea, Crustacean Issues*, J.C.V. Klein and F.R. Schram, eds., A.A. Balkema, Rotterdam, Vol. 12, pp. 527–533.

Castro-Filho, B.M., Miranda, L.B. & Myao, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 35(2), 135–151.

Diaz, H. & Conde, J.E. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science*, 45, 148–163.

Emmerson, W.D. 1994. Seasonal breeding cycles and sex ratios of eight species of crab from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, Southern Africa. *Journal Crustacean Biology*, 14, 568–578.

Fernández-Vergaz, V., López Abellán, L.J. & Balguerías, E. 2000. Morphometric, functional and sexual maturity of the deep-sea red crab Chaceon affinis inhabiting Canary Island waters: chronology of maturation. *Marine Ecology Progress Series*, 204, 169–178.

Flores, A.A.V. & Negreiros-Fransozo, M.L. 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.

Flores, A., Saraiva, J. & Paula, J. 2002. Sexual maturity, reproductive cycles and juvenile recruitment of Perisesarma guttatum (Brachyura, Sesarmidae) at Ponta Rasa mangrove swamp, Inhaca Island, Mozambique. *Journal Crustacean Biology*, 22, 143–156.

Fransozo, A. & Mantelatto, F.L.M. 1998. Populations structure end reproductive period of the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 18(4), 738–745.

Gherardi, F. & Cassidy, P.M. 1995. Life history patterns of *Discorsopagurus schmitti*, a hermit crab inhabiting polychaete tubes. *Biological Bulletin*, 188, 68–77.

Giese, A.C. 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology*, 21, 547–576.

Haefner, Jr. P.A. & Spaargaren, D.H. 1993. Interactions of ovary and hepatopancreas during the reproductive cycle of *Crangon crangon* (L.). I. weight and volume relationships. *Journal of Crustacean Biology*, 13(3), 523–531.

Hakason, L. & Jansson, M. 1983. *Principles of lake sedimentology*. Springer-Verlag, Germany, 315p.

Hartnoll, R.G. 1982. Growth. In *The Biology of Crustacea, Embryology, Morphology and Genetics*, D.E. Bliss, ed., Vol. 2. Academic Press, New York, pp. 11–196.

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

Hartnoll, R.G. 1993. The epibiota of spider crabs. Bios (Macedonia, Greece), *Scientific Annals of the School of Biology*, 1(1), 163–176.

Hines, A.H. 1989. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*., 45(2), 356–368.

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

Jonson, P.T. 1980. *Histology of the blue crab Callinectes sapidus: A model for the Decapoda*., Praeger Scientific Publishing Co., New York, pp. 1–440.

Leme, M.H.A. & Negreiros-Fransozo, M.L. 1998. Reproductive patterns of *Aratus pisonii* (Decapoda: Grapsidae) from an estuarine area of São Paulo Northern Coast, Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 46 (3), 673–678.

Mantelatto, F.M.L. & Fransozo, A. 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. *Nauplius*., 4, 29–38.

Mantelatto, F.M.L. & Fransozo, A. 1999. Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 72(1), 63–76.

Negreiros-Fransozo, M.L., Fransozo, A. & Hebling, N.J. 1989. Larval development of *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosiidae) under laboratory conditions. *Crustaceana*, 57(2), 177–193.

Negreiros-Fransozo, M.L. & Fransozo, A. 1992. Estrutura populacional e relação com a concha em Paguristes tortugae Schmitt, 1933 (Decapoda, Dioginidae), no litoral norte do estado de São Paulo, Brasil. *Naturalia*, 17, 31–42.

Odebrecht, C. & Castello, J.P. 2001. The convergence ecosystem in the Southwest Atlantic. *Ecological Studies*, 144, 147–165.

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

Pinheiro, M.A.A. & Fransozo, A. 2002. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the brazilian coast near 23°30′ S. *Journal Crustacean Biology*, 2(2), 416–428.

Pires-Vanin, A.M.S. & Matsuura, Y. 1993. Estrutura e função do ecossitema de plataforma continental da região de Ubatuba, Estado de São Paulo: uma introdução. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico*, 10, 1–8.

Reese, E., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *American Zoologist*, 9, 343–355.

Reigada, A.L.D. & Negreiros-Fransozo, M.L. 1999. Maturidade sexual em *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura, Calappidae). *Iheringia Série Zoologia*, 86, 159–164.

Santos, S. & Negreiros-Fransozo, M.L. 1996. Maturidade morfológica em *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba, SP. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 39 (2), 365–377.

Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: *The Biology of Crustacea*, J.J. Vernberg and W.B. Vernberg, rds., Vol. 8, Academic Press, New York, pp. 179–270.

Schembri, P.J., 1982. The biology of a population of *Ebalia tuberosa* (Crustacea: Decapoda: Leucosiidae) from the

Clyde sea area. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, 62, 101–115.

Somerton, D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(10), 1488–1494.

Tallack, S.M.L. 2007. The reproductive cycle and size at maturity observed in the velvet swimming crab, Necora puber, in the Shetland Islands, Scotland. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 87, 1161–1168.

Tucker, M., 1988. *Techniques in sedimentology*. Blackwell Scientific Publications, London, 394pp.

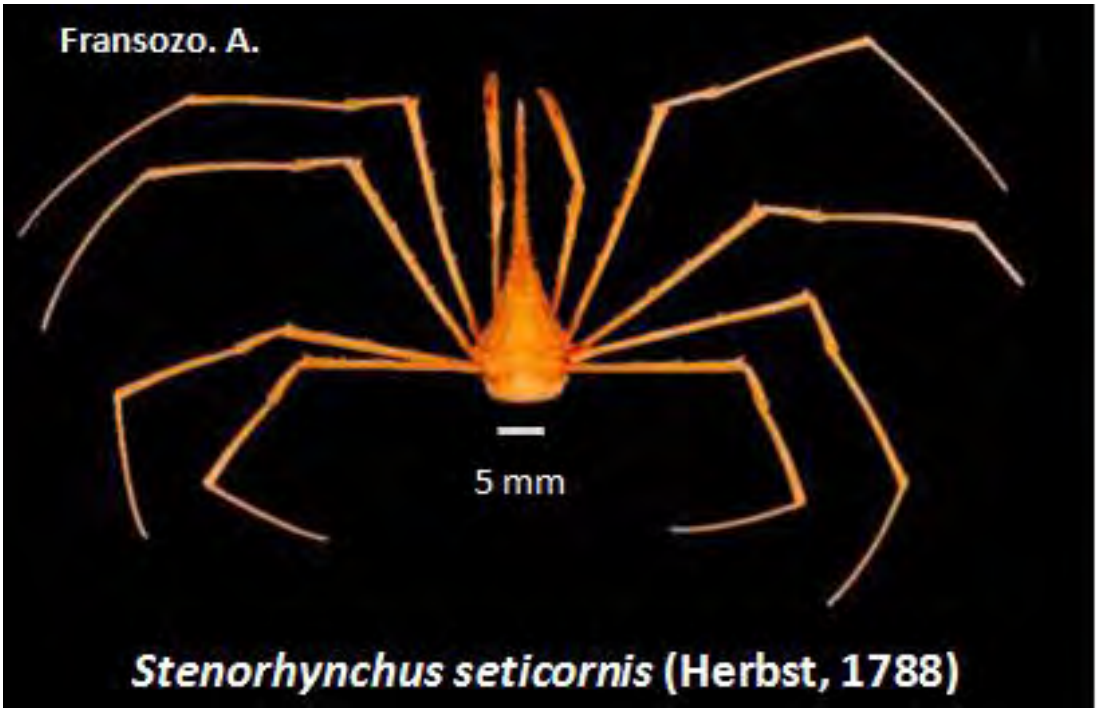
Vazzoler, A.E.A.M. 1996. *Biologia da Reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática*. EDUEM. Maringá, Paraná, Brazil. 169pp.

Williams, A.B. 1984. *Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 550pp.

Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed., Prentice Hall, New Jersey, 620 pp.

CAPÍTULO III

CARACTERÍSTICAS POPULACIONAIS DO CARANGUEJO-ARANHA *STENORHYNCHUS SETICORNIS* (HERBST, 1788) (CRUSTACEA, MAJOIDEA, INACHIDAE) DOS FUNDOS ROCHOSOS DO SUDESTE DO BRASIL



RESUMO: Este trabalho apresenta informações sobre a biologia populacional do caranguejo-aranha *Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788) no litoral sudeste brasileiro. Os animais foram obtidos mensalmente, entre janeiro e dezembro de 2000, no infralitoral rochoso da Ilha das Couves (23°25'25"S / 44°52'03"W), por meio de coleta manual durante mergulho autônomo. Foram capturados 707 espécimes, sendo 385 jovens, 118 machos adultos, 52 fêmeas adultas não ovígeras e 152 fêmeas ovígeras. Machos adultos são significativamente maiores que fêmeas adultas e apresentam valores mais elevados de LC_{50} (9,8 e 7,8 mm de LC para machos e fêmeas, respectivamente). O período reprodutivo de *S. seticornis* é contínuo, com elevadas proporções de machos com gônadas desenvolvidas, fêmeas ovígeras, e imaturos, durante todos os meses do ano. Observa-se proporção sexual variável, com maiores proporções de machos entre os jovens e maiores proporções de fêmeas entre os adultos, indicando possíveis diferenças entre os sexos para a aquisição da maturidade sexual. A semelhança destes resultados com aqueles de espécies de majóideos de famílias distintas, disponíveis na literatura, permitem levantar a hipótese de ocorrência de padrões conservativos para a superfamília Majoidea.

PALAVRAS – CHAVE: Majoidea, maturidade sexual, estrutura populacional, período reprodutivo.

ABSTRACT: This paper presents information on the population biology of spider crab *Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788) in the southeastern Brazilian coast. Crabs were obtained monthly from January to December 2000 in the subtidal rocky Couves Island (23°25'25"S / 44°52'03"W), through manual collection by means SCUBA diving. A total of 707 specimens as captured, with 385 youth, 118 adult males, 52 females and 152 adult non-ovigerous females. Adult males are significantly larger than females and have higher values of CW_{50} (9.8 and 7.8mm CW for males and females, respectively). The reproductive period of *S. seticornis* is continuous, with high proportions of males with developed gonads, ovigerous females and immatures during all months of the year. It is observed sex ratio varies, with higher proportions of males among the young and the highest proportion of females among adults, indicating possible sexual differences for the acquisition of sexual maturity. The similarity of these results with those of Majoidea species from different families, available in the literature, makes possible to hypothetize the occurrence of conservative standards for Majoidea.

KEY – WORDS: Majoidea, sexual maturity, population structure, reproductive period.

INTRODUÇÃO

Devido à ampla variedade de habitats e estratégias de vida, caranguejos-aranha são importantes alvos de estudos ecológicos (Cobo, 2006). Além disso, apresentam interessantes características relacionadas à aquisição da maturidade sexual, uma vez que ela só é alcançada após a muda terminal (Hartnoll, 1963) Desta forma, espécimes maduros não podem crescer, e suas distribuições, em tamanho, podem depender principalmente de fatores que influenciam o crescimento, sobrevivência, e maturação dos juvenis (Hartnoll *et al*., 1993). Tais fatores podem ter implicações fundamentais na determinação da estrutura populacional destas espécies.

Características populacionais de braquiúros da costa norte do Estado de São Paulo têm sido amplamente estudadas nas últimas décadas, tanto para espécies do sublitoral não consolidado (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1995, Mantelatto *et al*., 1995, Santos *et al*., 1995, Negreiros-Fransozo *et al*., 1999) como para espécies estuarinas (Leme, 2002, Costa & Negreiros-Fransozo, 2003, Colpo & Negreiros-Fransozo, 2004, Castiglioni & Negreiros-Fransozo, 2005, Castiglioni *et al*., 2006, Silva *et al*., 2007). Algumas informações disponíveis, para a costa do Estado de São Paulo, sobre representantes da superfamília Majoidea, de substratos consolidados, podem ser encontradas sobre *Mithraculus forceps* (Mantelatto *et al*., 2003; Cobo e Okamori, 2008; Cobo, 2006), sobre composição (Mantelatto *et al*., 2004), sobre *Epialtus brasiliensis* (Negreiros-Fransoso *et al*., 1994; Teixeira *et al*., 2008), e sobre *Acanthonyx scutiformis* (Teixeira *et al*., 2009). No entanto, informações sobre espécies do infralitoral rochoso, especialmente aquelas que podem ser obtidas quase que exclusivamente por meio de coletas manuais em atividades de mergulho, são bastante raras.

Stenorhynchus seticornis, popularmente conhecido como caranguejo-aranha ou caranguejo-seta, distribui-se no Atlântico Ocidental, desde a Carolina do Norte até o Uruguai, habitando o infralitoral em fundos rochosos, recifes de corais, algas calcáreas e substratos compostos por areia e conchas (Melo, 1996).

Este trabalho teve como objetivo estudar a biologia populacional de *S. seticornis* com ênfase na distribuição em classes de tamanho, proporção sexual, aquisição da maturidade sexual e período reprodutivo.

MATERIAL E MÉTODOS

As coletas foram realizadas mensalmente de janeiro a dezembro do ano de 2000, em substratos consolidados do infralitoral na Ilha das Couves (23°25'25"S / 44°52'03"W), em sua face voltada para o continente. Esta ilha está localizada na Baía de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, a uma distância de aproximadamente 6 km da costa. É considerada um importante local de mergulho, e recebe centenas de turistas a cada ano, principalmente devido à abundância de organismos que podem ser facilmente observados em suas águas. Entretanto, pouca pesquisa científica tem sido desenvolvida nessa área até o momento.

Os espécimes de *S. seticornis* foram obtidos em período diurno, por dois mergulhadores SCUBA, através de coleta manual por um período de, aproximadamente, 2 horas.

No laboratório, os caranguejos foram contados, sexados e checados quanto à presença de ovos nos pleópodos das fêmeas. Os animais foram medidos na maior largura da carapaça (LC), sob estereomicroscópio ou com auxílio de um paquímetro.

Todos os caranguejos obtidos foram distribuídos em 5 grupos demográficos: machos jovens (MJ), machos adultos (MA), fêmeas jovens (FJ), fêmeas adultas não-ovígeras (FA) e fêmeas ovígeras (FO). Os espécimes juvenis e adultos foram separados com base no exame dos caracteres sexuais secundários, como morfologia dos pleópodos, aderência do abdome aos esternitos torácicos, convexidade do abdome (formando uma câmara incubadora) nas fêmeas, e desenvolvimento dos quelípodos nos machos.

A estrutura populacional foi analisada utilizando-se histogramas do número de indivíduos em cada grupo demográfico em relação às classes de tamanho.

A proporção sexual foi comparada em cada classe de tamanho por meio do teste Chi^2 ($\alpha = 0,05$), sendo repetido o mesmo procedimento para a totalidade dos indivíduos, apenas para os jovens e apenas para os adultos. Os tamanhos médios de maior largura da carapaça foram comparados entre machos e fêmeas por meio do *teste t* ($\alpha = 0,05$).

A frequência relativa (%) de adultos em cada classe de tamanho foi plotada em gráficos, e ajustada pelo método dos mínimos quadrados (Vazzoler, 1996) em uma curva sigmóide, resultante da equação logarítmica $y = \frac{1}{1+e^{r(LC-LC_{50})}}$ onde LC_{50} = tamanho de

largura da carapaça em que um indivíduo retirado da população, aleatoriamente, tenha 50% de chance de estar sexualmente maduro e *r* = inclinação da curva.

RESULTADOS

Durante o período de estudo foram obtidos 707 indivíduos de *S. seticornis*, dos quais 385 jovens, 118 machos adultos, 52 fêmeas adultas não ovígeras e 152 fêmeas ovígeras. A Tabela I apresenta a distribuição dos indivíduos de cada grupo demográfico nas 13 classes de tamanho, além do intervalo de cada classe, e os resultados, do teste Chi^2, para a análise das proporções sexuais. Os valores de média, desvio padrão, mínimo e máximo, referentes à maior largura da carapaça dos animais (LC em mm), são apresentados na Tabela II. Os valores médios de largura da carapaça não diferiram significativamente entre machos e fêmeas quando analisados em relação ao total de indivíduos ($p>0,05$), no entanto, foram diferentes na comparação apenas entre machos e fêmeas adultos ($p<0,01$).

Machos imaturos ocorrem até a classe dez (11 – 11,9), e os adultos iniciam sua distribuição na classe três (4 – 4,9), indicando um intervalo de sobreposição de oito classes (Figura 01); já para as fêmeas, observa-se sobreposição de imaturas e adultas em seis classes, compreendidas entre as classes quatro (5 – 5,9) e nove (10 – 10,9), fêmeas ovígeras iniciam a primeira classe de fêmeas adultas (Figura 02). Ambos os sexos ocorrem em todas as classes de tamanho.

Os valores de LC_{50} obtidos para machos e fêmeas foram, respectivamente, 9,8 e 7,8 mm de LC (Figura 03). A análise da proporção sexual apresenta diferenças significativas entre os jovens, com desvio em favor dos machos e, entre os adultos, com desvio a favor das fêmeas ($p<0,01$), porém para o total de indivíduos a ausência de diferenças significativas indica uma proporção de machos e fêmeas de 1:1 (Tabela II e Figura 04 A-C).

Machos com gônadas desenvolvidas, fêmeas ovígeras e indivíduos imaturos ocorreram em todos os meses de amostragem (Figura 05 A-D).

Tabela I. Número de indivíduos e resultados do teste Chi^2 para *S. seticornis*, por classe de tamanho e em cada grupo demográfico. ns = não significativo.

	Intervalo	Jovens			Adultos			Total		
Classe	(mm)	Machos	Fêmeas	Chi^2	Machos	Fêmeas	Chi^2	Machos	Fêmeas	Chi^2
1	**2--2,9**	2	5	ns	0	0	nt	2	5	ns
2	**3--3,9**	5	8	ns	0	0	nt	5	8	ns
3	**4--4,9**	22	17	ns	1	0	nt	23	17	ns
4	**5--5,9**	31	22	ns	1	1	ns	32	23	ns
5	**6--6,9**	38	39	ns	0	9	nt	38	48	ns
6	**7--7,9**	51	31	p<0,05	5	17	p<0,05	56	48	ns
7	**8--8,9**	36	25	ns	16	46	p<0,01	52	71	ns
8	**9--9,9**	27	5	p<0,01	15	56	p<0,01	42	61	ns
9	**10--10,9**	13	5	ns	33	41	ns	46	46	ns
10	**11--11,9**	3	0	ns	23	24	ns	26	24	ns
11	**12--12,9**	0	0	nt	15	5	p<0,05	15	5	p<0,05
12	**13--13,9**	0	0	nt	7	4	ns	7	4	ns
13	**14--14,9**	0	0	nt	2	1	ns	2	1	ns
Total		**228**	**157**	**p<0,01**	**118**	**204**	**p<0,01**	**346**	**361**	**ns**

Tabela II. Número de indivíduos, amplitude e média de tamanho (LC em mm) de *S. seticornis* por grupo demográfico.

Grupos demográficos		LC (mm)			
	n	Média	Desv. Pad.	Mínimo	Máximo
Machos imaturos	228	7,2	1,8	2,3	11,4
Fêmeas imaturas	157	6,5	1,7	2,2	10,8
Machos adultos	118	10,4	1,7	4,9	14,1
Fêmeas adultas	52	9,2	1,5	6,1	13,7
Fêmeas ovígeras	152	9,6	1,5	5,6	14,7
Geral	**707**	**9,2**	**2,2**	**2,2**	**14,4**

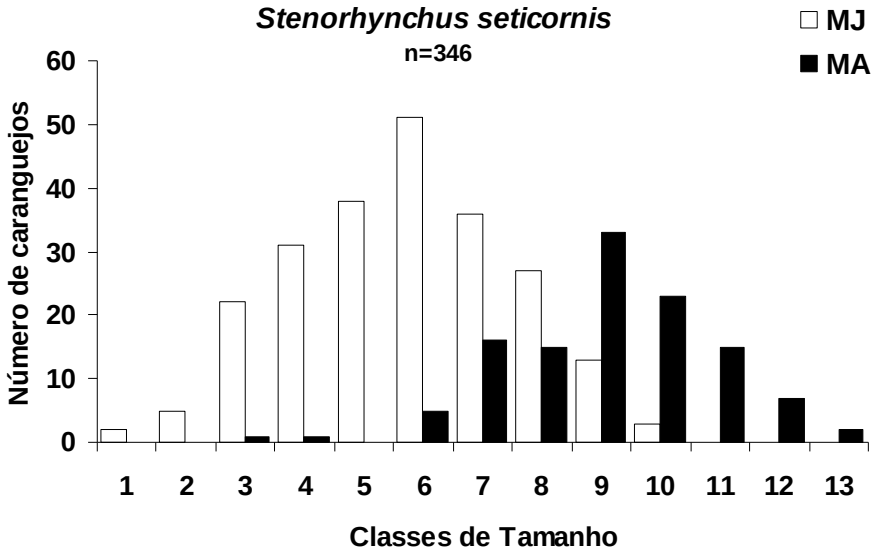


Figura 01. Frequência de machos jovens e de machos adultos de *S. seticornis* por classe de tamanho (LC em mm).

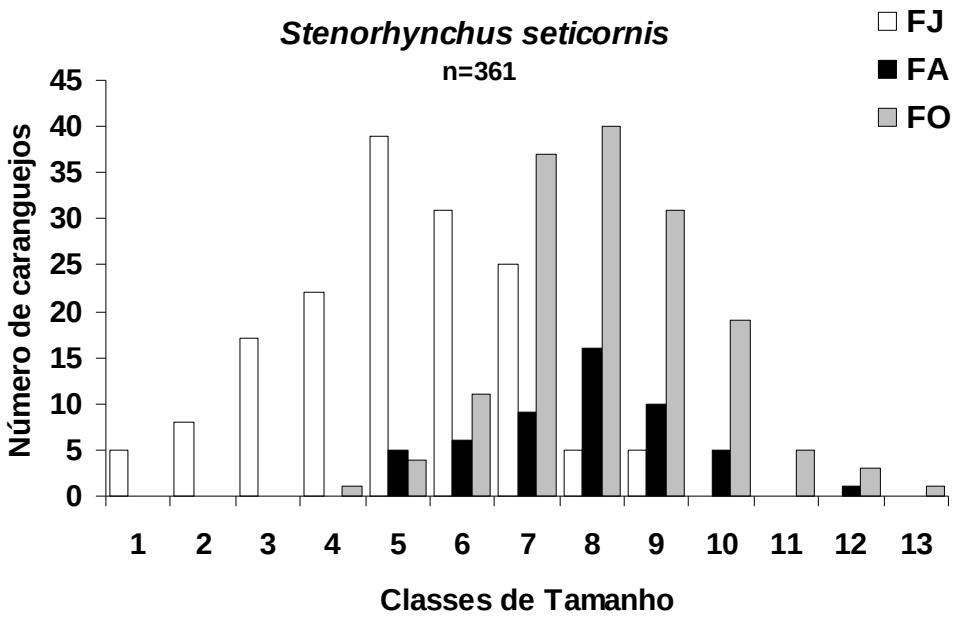


Figura 02. Frequência de fêmeas jovens, fêmeas adultas não ovígeras e de fêmeas ovígeras de *S. seticornis* por classes de tamanho (LC em mm).

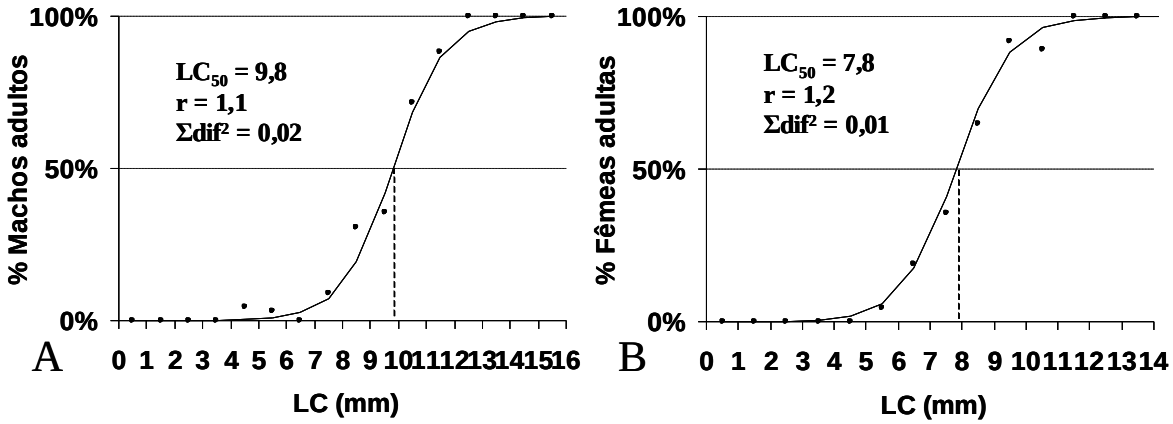


Figura 03. Ajuste da equação logística indicando a largura da carapaça para machos (A) e fêmeas (B) de *S. seticornis* em que 50% dos indivíduos são considerados maduros, segundo o desenvolvimento gonadal.

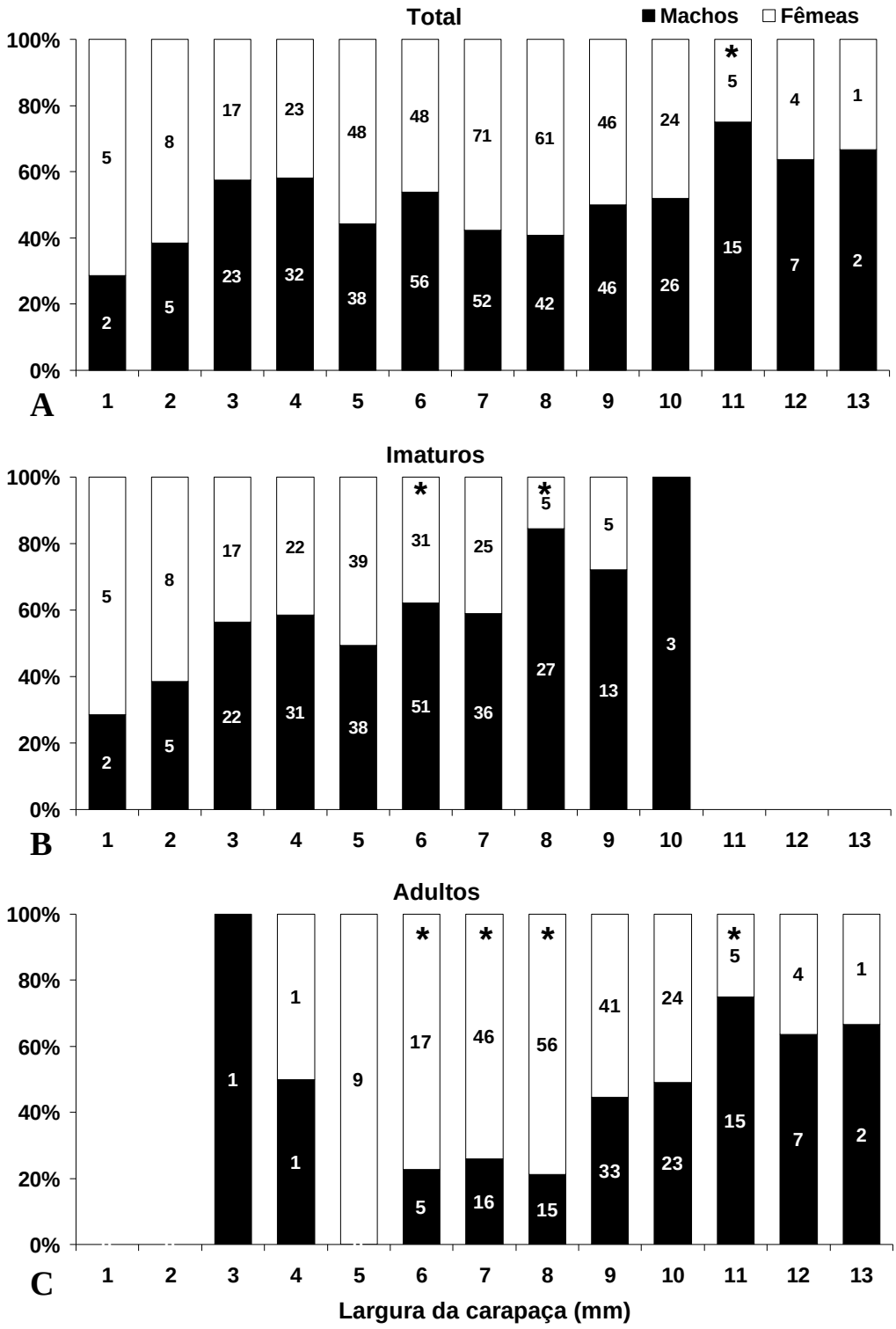


Figura 04. Proporção de machos e fêmeas de *S. seticornis* por classe de tamanho para o total de indivíduos (A), para os imaturos (B) e para os adultos (C).

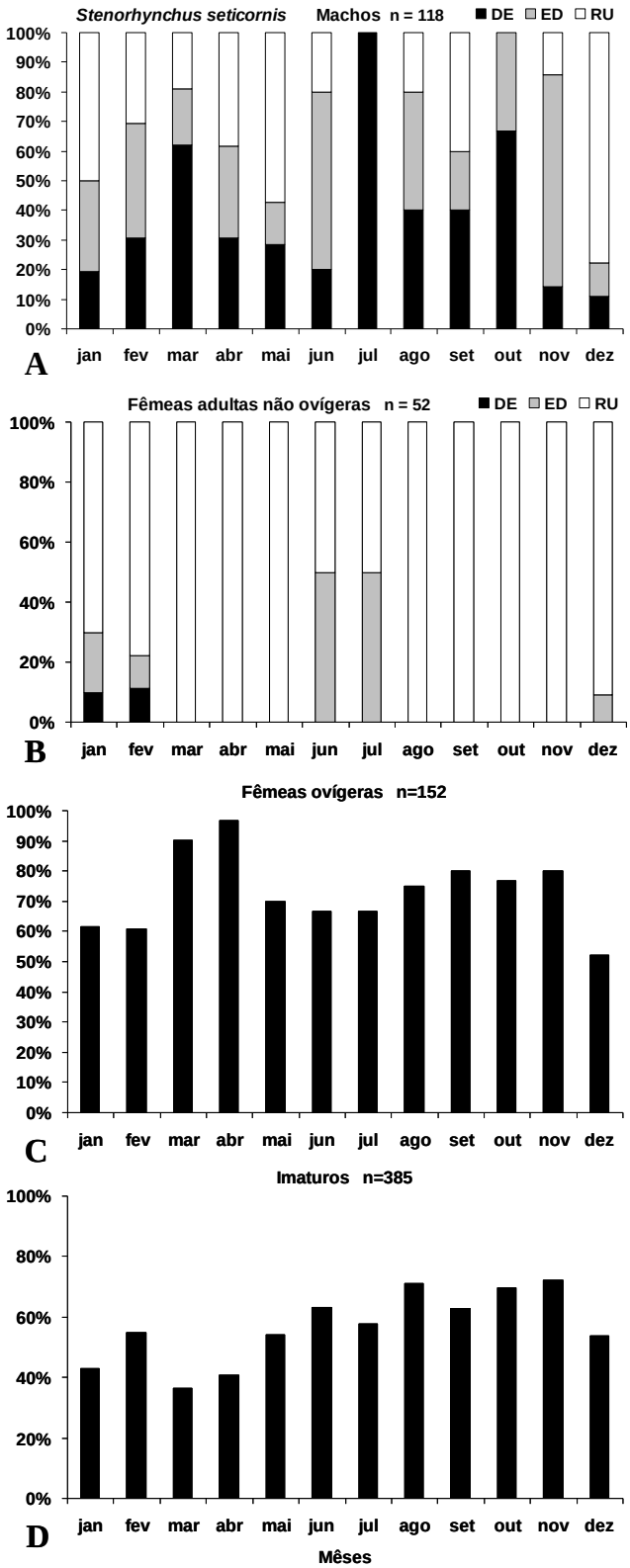


Figura 05. Variação mensal da proporção de machos adultos (A), fêmeas adultas não ovígeras (B), fêmeas ovígeras (C) e imaturos (D) de *S. seticornis* nos diferentes estágios de desenvolvimento gonadal (RU = rudimentar, ED = em desenvolvimento e DE = desenvolvido) e da proporção de fêmeas ovígeras e indivíduos imaturos.

DISCUSSÃO

A análise das características populacionais de caranguejos-aranha (superfamília Majoidea) permite uma discussão intrigante devido às peculiaridades do grupo, especialmente no que se refere à interação entre crescimento e maturidade sexual, uma vez que o crescimento determinado, além da sincronia entre a muda terminal e a aquisição da maturidade sexual (Carlisle, 1957), podem constituir peças-chave para a estruturação das populações. Orensanz *et al.* (2007) argumentam que em função destas características, caranguejos-aranha oferecem valorosos sistemas de investigação da variação fenotípica em relação à maturidade reprodutiva.

Para *S. seticornis*, embora as médias de LC não tenham diferido entre os sexos na análise do total de indivíduos, e tanto machos quanto fêmeas ocorram em todas as classes de tamanho, as médias de LC diferiram entre os adultos (10,47 e 9,5 mm de LC para machos e fêmeas, respectivamente), e os valores de LC_{50} foram maiores para machos. Isto indica uma aquisição de maturidade diferencial entre os sexos, além da existência de dimorfismo sexual relacionado ao tamanho, um padrão freqüente em Brachyura, principalmente em grupos como Majoidea em que comportamentos agonísticos entre machos são freqüentes, e machos maiores podem excluir a possibilidade de cópula de machos menores (Elner & Beninger, 1992; Sainte-Marie *et al*., 1997; Rondeau & Sainte-Maire, 2001).

Segundo Corgos & Freire (2006), em animais que possuem crescimento determinado, e cessam o crescimento após a aquisição da maturidade sexual, a variabilidade na abundância de diferentes coortes (ou classes etárias) pode acarretar em estimativas imprecisas dos valores de LC_{50}. No entanto, esta hipótese pode ser excluída no caso de *S. seticornis* em função da constatação de período reprodutivo contínuo, e de elevada proporção de indivíduos imaturos em todos os meses de amostragem.

As variações das proporções sexuais, em geral, são investigadas para o total de indivíduos obtidos em amostras de uma determinada população, e utilizadas em comparações entre meses, estações do ano ou entre diferentes localidades (Góes & Fransozo, 2000 apresentam uma lista de referências sobre o assunto). No entanto, são raras as investigações que apresentem uma análise das proporções sexuais, individualmente para grupos de jovens e adultos, como realizado em Teixeira *et al*. (2008; 2009). Esta separação

pode ser extremamente útil para a compreensão dos fatores determinantes da estrutura populacional, principalmente em Majoidea. A proporção sexual equivalente a 1:1 para o total de indivíduos analisados, e a presença de um maior número de machos entre os indivíduos jovens e de fêmeas entre os adultos, concordam com os resultados observados nos histogramas de distribuição de frequência por classes de tamanho, que indicam moda de machos na classe 9 e, moda de fêmeas na classe 8, além de concordarem também com os valores de LC_{50} maiores para machos.

Os resultados obtidos para *S. seticornis* neste trabalho são muito semelhantes àqueles descritos para os majóideos *Epialtus brasiliensis* e *Acanthonyx scutiformis* (Teixeira *et al*., 2008 e 2009, respectivamente) estudados também na região de Ubatuba. Tais semelhanças entre espécies de famílias distintas (Inachidae e Epialtidae) nos permitem levantar a hipótese de que tais características possam ser relativamente conservativas em nível de Superfamília.

Fatores como sobrevivência, crescimento, duração dos períodos de intermuda e maturação dos juvenis, podem ocorrer de maneiras distintas para machos e fêmeas. Assim, os eventos que se processam durante as fases da vida pós-larval, e que precedem a aquisição da maturidade sexual, em caranguejos-aranha, podem ser fundamentais para a determinação dos padrões de proporção sexual e estrutura populacional destes animais. Isso pode implicar em discordância em relação à idéia de que as características do ambiente são as principais determinantes da estrutura populacional, gerando a necessidade de distinguir características populacionais intrínsecas às espécies ou linhagens evolutivas estudadas, daquelas influenciadas por variações de fatores ambientais.

REFERÊNCIAS

CARLISLE, D. B. 1957. On the hormonal inhibition of moulting in decapod crustacea. II. The terminal anecdysis in crabs. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 36: 291-307.

CASTIGLIONI, D. S. & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2005. Comparative population biology of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from two subtropical mangrove habitats on the Brazilian Coast. Journal Natural History, 39(19):1627-1640.

CASTIGLIONI, D. S., NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. & MORTARI, R. C. 2006. Biologia populacional do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodoidea), proveniente de uma área de manguezal degradado em Paraty, RJ, Brasil. Atlântica, 28(2): 73-86.

COBO, V. J. 2006. Population biology of the spider crab, *Mithraculus forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Majidae, Mithracinae) on the southeastern brazilian coast. Crustaceana, 78(9): 1079 – 1087.

COBO, V.J.; OKAMORI, C.M. 2008. Fecundity of the spider carb *Mithraculus forceps* (Decapoda, Mithracidae) from the northeastern coast of the state of São Paulo, Brazil. Iheringia, Ser. Zool., 98(1): 84-87.

COLPO, K. D. & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2004. Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forests. Scientia Marina, 68(1): 139-146.

CORGOS, A.; FREIRE, J. 2006. Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparisoin of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. Ices Journal of Marine Science, 63(5): 851-859.

COSTA, T. M. & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2003. Population biology of *Uca thayeri* (Rathbun, 1900) (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical south American mangrove area: Results from transect and catch-per-unit-effort techniques. Crustaceana, 75(10): 1201-1218.

ELNER, R. W. & BENINGER, P. G. 1992. The productive biology of snow crab *Chionoecetes opilio*: a synthesis of recent contributions. American Zoologist, 32: 524-533.

GÓES, J.M. & FRANSOZO, A. 2000. Sex ratio analysis in *Eriphia gonagra* (Decapoda, Xanthidae). Iheringia, Ser. Zool., Porto Alegre, 88: 151-159.

HARTNOLL, R. G. 1963. The biology of Manx spider crabs. Proceedings of the Zoological Society of London, 141: 423-496.

HARTNOLL, R. G., BRYANT, A. D. & GOULD, P. 1993. Size distribution in spider crab populations – spatial and temporal variation. Journal of Crustacean Biology, 13(4): 647-655.

LEME, M. H. A. 2002. A comparative analysis of the population biology of the mangrove crabs *Aratus pisonii* and *Sesarma rectum* (Brachyura, Grapsidae) from the north coast of São Paulo State, Brazil. Journal of Crustacean Biology, 22(3):553-557.

MANTELATTO, F. L. M., FRANSOZO, A. & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 1995. Populational structure of *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Brachyura, Calappidae) in the Fortaleza Bay, Ubatuba, SP. Revista Biología Tropical, 43(1-3): 265-270.

MANTELATTO, F. L. M., FARIA, F. C. R. & GARCIA R. B. 2003. Biological aspects of *Mithraculus forceps* (Brachyura: Mithracidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 83: 798 – 791.

MANTELATTO, F.L.; FARIA, F.C.R.; BIAGI, R. ET AL. 2004. Majoid from crabs community (Crustacea: Decapoda) infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, Ubatuba. Brazilian Archives of Biology and Technology, 47(2): 273-279.

MELO, G. A. S. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. Plêiade\ FAPESP. ED. São Paulo, 603p.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. & FRANSOZO, A. 1995. On the distribution of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Brachyura, Portunidae) in the Fortaleza Bay Ubatuba, Brazil. Iheringia, Série Zoológica, 79: 13-25.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., FRANSOZO, A. & REIGADA, A. L. D. 1994. Biologia populacional de *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Crustacea, Majidae). Revista Brasileira Biologia, 54(1): 173-180.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., MANTELATTO, F. L. M. & FRANSOZO, A. 1999. Population biology of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Portunidae) from Ubatuba (SP) State, Brazil. Scientia Marina, 63(2): 157-163.

ORENSANZ, J. M., ERNST, B. & ARMSTRONG, D. A. 2007. Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering sea. Journal of Crustacean Biology, 27(4): 576-591.

RONDEAU, A., SAINTE-MAIRE, B. 2001. Variable mate guarding time and sperm allocation by male snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in response to sexual competition, and impact on the mating success of females. Biological Bulletin, 201: 204 – 217.

SAINTE-MARIE, B., SÈVIGNY, J-M., GAUTHIER, Y. 1997. Laboratory behavior of adolescent and adult males of the snow crab (Chionoecetes opilio) (Brachyura: majidae) mated noncompetitively and competitively with primiparous females. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 54: 239 – 248.

SANTOS, S., NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. & FRANSOZO, A. 1995. Estructura poblacional de *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) en la ensenada de la Fortaleza, Ubatuba (SP), Brasil. Revista de Investigaciones Marinas, 16 (1-3): 37-43.

SILVA, S. M. J., HIROSE, G. L. & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2007. Population dynamic of *Sesarma rectum* (Crustacea, Brachyura, Sesarmidae) from a muddy flat under human impact, Paraty, Rio de Janeiro, Brazil. Iheringia, Sér. Zool., 97(2): 207-214.

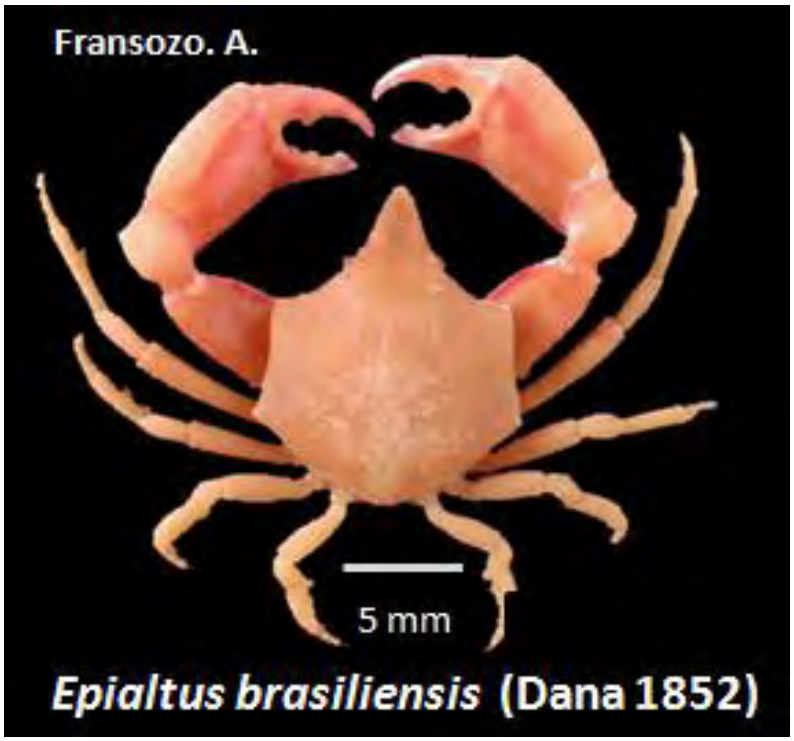
TEIXEIRA, G. M., FRANSOZO, V., CASTILHO, A. L., COSTA, R. C. & FREIRE, F. A. M. 2008. Size distribution end sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae). Senckenbergiana Biologica, 88(2): 169–176.

TEIXEIRA, G,M., FRANSOZO, V., COBO, V.J., HIYODO, C.M. 2009. Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shore algae from southeastern Brazil. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 4(1): 87 – 95.

VAZZOLER, A. E. M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática. Ed. EDUEM, Maringá. 169pp.

CAPÍTULO IV

SIZE DISTRIBUTION AND SEX RATIO IN THE SPIDER CRAB *EPIALTUS BRASILIENSIS* (DANA 1852) ASSOCIATED WITH SEAWEED ON A ROCKY SHORE IN SOUTHEASTERN BRAZIL



Senckenbergiana biologica | 88 | 2 | 169–175 | 5 figs., 1 tab. | Frankfurt am Main, 19. XII. 2008

Size distribution and sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (DANA 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil

(Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae)

GUSTAVO MONTEIRO TEIXEIRA, VIVIAN FRANSOZO, ANTONIO LEÃO CASTILHO, ROGÉRIO CAETANO DA COSTA & FÚLVIO AURÉLIO DE MORAIS FREIRE

Abstract

This study analyzed a population of the spider crab *Epialtus brasiliensis*, in regard to its size distribution, sex ratio and sexual maturity. The study was conducted on a rocky shore in the Ubatuba region, state of São Paulo, Brazil, where a wide strip of algae covers the intertidal zone. A total of 378 specimens were obtained: 200 males (128 juvenile and 72 adult crabs) and 178 females (46 juveniles and 132 adults). Their sizes ranged from 3.4 to 16.7 mm carapace length (CL). Taking into account that the pubertal and terminal molts are coincident in majid crabs, the maximum sizes attained by males and females are especially dependent on the factors that influence sexual maturity, mainly food resources, temperature and intraspecific competition. Males of *E. brasiliensis* occurred in all size classes, whereas females occurred only as far the 10th size class (12–13 mm CL). The total sex ratio did not differ statistically from 1:1, but when the juvenile and adult specimens were analyzed separately the differences between sexes were significantly different, with higher proportions of immature males and mature females. The CL_{50} calculated for males and females was 10.4, and 6.9 mm CL, respectively. Thus, males reach their sexual maturity at a larger size than females. This feature may be important for the reproductive strategy of this species, because larger males probably have greater reproductive success.

Key Words: sex ratio, growth, terminal molt, sexual maturity.

Größenverteilung und Geschlechterverhältnis bei *Epialtus brasiliensis* (DANA 1852), vergesellschaftet mit Seetang an einer Felsküste in Südostbrasilien (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae)

Zusammenfassung: Diese Studie analysiert eine Population von *Epialtus brasiliensis* bezüglich Größenverteilung, Geschlechterverhältnis und Geschlechtsreife. Die Studie fand statt an einer Felsküste in der Region von Ubatuba, Staat São Paulo, Brasilien, wo ein breiter Streifen von Tang in der eulitoralen Zone vorkommt. Insgesamt wurden 378 Krabben untersucht, davon 200 Männchen (128 juvenile und 72 adulte) und 178 Weibchen (46 juvenile und 132 adulte). Die Größe reichte von 3,4 bis 16,7 mm Carapaxlänge (CL). Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß Reifungs- und letzte Häutung bei majiden Krabben zusammenfallen, hängt die erreichbare Maximalgröße von Männchen und Weibchen besonders von den Faktoren ab, die die sexuelle Reifung beeinflussen, insbesondere Nahrungsangebot, Temperatur und innerartlicher Wettbewerb.

Authors' addresses:

(NEBECC = Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos/Group of Studies on Crustacean Biology, Ecology and Culture)

Dr. Gustavo Monteiro TEIXEIRA & Dr. Vivian FRANSOZO, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, UNESP, s/n, 18618-000, Caixa Postal 510, Botucatu, SP, Brazil; gmteixeira@ibb.unesp.br

Dr. Antonio Leão CASTILHO & Dr. Rogério Caetano da COSTA, LABCAM, Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Paulista, UNESP, s/n, 17033-360, Bauru, SP, Brazil; castilho@fc.unesp.br

Dr. Fúlvio Aurélio de Morais FREIRE, Departamento de Ciências Animais, Universidade Federal Rural do Semi-Árido, UFERSA, Mossoró, RN, Brazil.

Männchen von *E. brasiliensis* kamen in allen Größenklassen vor, wohingegen Weibchen nur bis zur 10. Größenklasse (12–13 mm CL) vorkamen. Das Geschlechterverhältnis insgesamt differierte nicht statistisch signifikant von 1:1, aber wenn juvenile und adulte Tiere separat analysiert wurden, waren die Geschlechterunterschiede sehr wohl signifikant, mit jeweils höheren Anteilen juveniler Männchen und maturer Weibchen. Die berechnete CL_{50} (= Carapaxlänge, bei der 50% der Population geschlechtsreif sind) für Männchen und Weibchen betrug 10,4 mm gegenüber 6,9 mm CL. Männchen erreichen also ihre Geschlechtsreife bei einer größeren Körpergröße als Weibchen. Dieses Merkmal könnte eine wichtige Rolle in der Reproduktionsstrategie der Art spielen, weil größere Männchen wahrscheinlich erfolgreicher in der Fortpflanzung sind.

Introduction

Characters related to life-history processes of organisms are particularly interesting; maximum size, and size, stage or age at maturity, are notable examples (Bernardo 1993). Spider crabs mature only after the terminal molt (Hartnoll 1963). Thus, mature specimens cannot grow, and the size distribution of these individuals may depend mainly upon factors that influence the growth, survival and maturation of juveniles (Hartnoll et al. 1993).

The terminal molt is distinguished from the others by remarkable morphological changes, which are more extensive in the Majidae than in other crabs (Hiyodo & Fransozo 1995). Therefore, spider crabs offer valuable systems for the investigation of phenotypic variation in relation to reproductive maturity (Orensanz et al. 2007).

Functional maturity can be assumed as the minimum size at which each sex is able to reproduce, and is a broad concept that should include mating ability, depending on physiological, behavioral and morphological aspects (Mura et al. 2005, Corgos & Freire 2006).

The available literature concerning the majid species from the coast of the state of São Paulo consists mainly of descriptions of larval development (Scotto & Gore 1980, Fransozo & Hebling 1982, Negreiros-Fransozo & Fransozo 1991, Hiyodo et al. 1994, Fransozo & Negreiros-Fransozo 1997, Negreiros-Fransozo & Fransozo 2001, Santana et al. 2003, 2004a, b, 2006a, b), relative growth (Hiyodo & Fransozo 1995), bathymetric distribution (Braga et al. 2007) and population biology (Negreiros-Fransozo et al. 1994). There is a lack of information on the population structure and sex ratio necessary for the understanding of the processes related to the reproductive strategy and attainment of sexual maturity of these crustaceans.

The majid crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) occurs in the western Atlantic: from Colombia to Brazil (states of Espírito Santo to São Paulo) (Melo 1996). It is a conspicuous species, living on banks of algae of the genera *Sargassum*, *Laurentia* and *Hypneia* that establish on rocky substrates. It plays an important ecological role in this environment (Negreiros-Fransozo et al. 1994). The population biology of *E. brasiliensis* in the Ubatuba region was analyzed, with emphasis on size distribution, sex ratio and morphological sexual maturity.

Material and methods

The spider crabs were collected at the "Praia Grande" rocky shore, on the coast near Ubatuba (23°28'24"S; 45°4'0" W), state of São Paulo, Brazil. The specimens obtained were kept cold together with some seaweed inside plastic bags, and transported to the laboratory. The specimens were counted, and sex-classified according to abdomen shape and pleopod number. The largest carapace length (CL) was obtained using a stereoscopic microscope (0.1 mm).

The total of specimens captured was grouped into four demographic categories: juvenile ♂♂, adult ♂♂, juvenile ♀♀ and adult ♀♀. The ♂ and ♀ proportions for each size class were compared by Chi² (X^2) test ($\alpha = 0.05$). The population structure was analyzed by plotting histograms of the number of specimens by each demographic category and by size class.

To estimate size at sexual maturity, the relative frequency of specimens (%), for each sex and size class was plotted on graphs. The data were adjusted to a sigmoid curve, following the result of the logistic equation:

$$Y = \frac{1}{1 + e^{r(CL - CL_{50})}}$$

with CL_{50} = carapace length at which 50% of the individuals are sexually mature; r = curve slope. The equation adjustment was performed by the least-squares method (Aguilar et al. 1995, Vazzoler 1996). Adult ♀♀ were grouped as ovigerous ♀♀ and non-ovigerous ♀♀ by size classes, and these classes were tested by proportion analysis (Zar 1999).

Results

A total of 378 spider crabs were obtained: 200 ♂♂ (128 juvenile and 72 adult crabs) and 178 ♀♀ (46 juvenile and 132 adult crabs). Their sizes ranged from 3.4 to 16.7 mm CL. Table 1 shows the frequency-distribution of each demographic category in 14 size classes with an interval of 1.0 mm CL.

♂♂ were distributed in all size classes (Fig. 1), whereas ♀♀ occurred only as far the 10th class (12–13 mm CL) (Fig. 2). Immature ♂♂ were distributed as far as the 11th size class, and adult ♂♂ only from the 6th class on. Immature ♀♀ occurred as far as the 8th size class, and adult ♀♀ from the 4th size class.

The total sex ratio (M:F) did not show a statistically significant deviation from 1:1 (X^2; $p > 0.05$) (Fig. 3A). When the sex ratio was analyzed separately for each maturation group, there were significant statistical differences (X^2; $p < 0.05$), with higher proportions of juvenile ♂♂ and mature ♀♀ (Figs. 3B, C). The calculated values of LC_{50} were 10.4 mm for ♂♂ and 6.9 mm for ♀♀ (Figs. 4A, B). Ovigerous ♀♀ were observed in the same size classes that contained adult ♀♀ (Fig. 5). Significant differences in the proportions of adult ♀♀ (ovigerous and non-ovigerous) were detected only for the size classes 8.0–9.0 mm and 11.0–12.0 mm, with a higher proportion for adult non-ovigerous ♀♀.

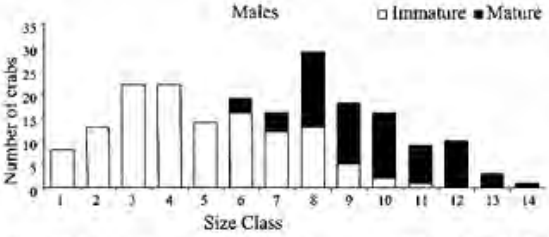


Fig. 1. *Epialtus brasiliensis*. Size-frequency distribution of ♂♂ (128 juveniles and 72 adults).

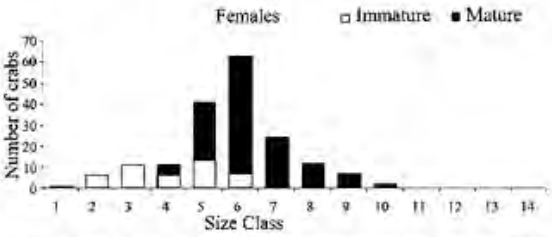


Fig. 2. *Epialtus brasiliensis*. Size-frequency distribution of ♀♀ (46 juveniles and 132 adults).

Discussion

In spider crabs (Majidae), the terminal and pubertal molts are coincident (CARLISLE 1957). Therefore, this period in the life history of these crustaceans demands a great energetic investment, mainly because of the drastic morphological changes necessary to the adult life of the individuals. In *E. brasiliensis* these changes are very visible, especially in relation to the ♀ abdomen and pleopods and the ♂ chelipeds and gonopods (NEGREIROS-FRANSOZO et al. 1994). The sexual differences manifested at sexual maturity extend beyond the morphological ones, and may be related to age, size and behavior. These differences may influence selection for different strategies of growth and reproduction.

For *E. brasiliensis*, the CL_{50} analysis (10.4 mm for ♂♂ and 6.9 mm for ♀♀) and the fact that immature ♂♂ occur as far as the 11th size class (13–14 mm) and immature ♀♀ only as far the 8th size class (10–11 mm) reinforce the idea that growth is different between sexes.

The finding of ovigerous ♀♀ in the same size classes as adult non-ovigerous ♀♀ suggests that *E. brasiliensis* ♀♀ begin reproductive activity as soon they have completed the terminal molt.

The relative growth analysis of *E. brasiliensis* carried out by NEGREIROS-FRANSOZO et al. (1994) and of *Acanthonyx scutiformis* (DANA 1851) (Majoidea, Epialtidae) by HIYODO & FRANSOZO (1995) indicate a differential attainment of sexual maturity between sexes, with ♂♂ maturing at larger sizes than ♀♀ in both species. This process may influence the sex ratio in different demographic categories, juveniles and adults, for instance.

HARTNOLL et al. (1993), working on two majid species (*Hyas coarctatus* LEACH 1815 and *Inachus dorsettensis* (PENNANT 1777)), found deviations in the sex ratio of post-pubertal specimens, with higher proportions of ♀♀, and they suggested that these deviations may be related to sampling techniques, differential migration between sexes, or sexual aggregation. Those authors concluded that the excess of ♀♀ in the post-pubertal stage can only be explained by ♀♀ having a higher post-pubertal survival rate, and the excess of ♂♂ in the pre-pubertal phase may be partly attributed to the larger size at which the pubertal molt occurs. In addition, ♂♂ also show more overt behavior, and are more mobile in some spider crabs (DIESEL 1986), which could increase the predation rate of these individuals in the population.

ALDRICH (1974) analyzed energy relationships in *Libinia emarginata* LEACH 1815 (Epialtidae), and observed that among adult specimens (♂♂ and ♀♀) collected in the same habitat, the ♀♀ had better nutrition. According to ALDRICH (1974), perhaps such large ♂♂, those

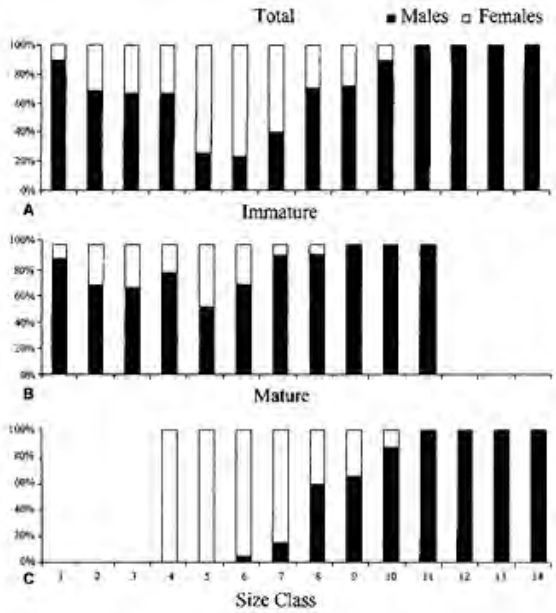


Fig. 3. *Epialtus brasiliensis*. Percentage of ♂♂ and ♀♀ by size classes. A, total of crabs; B, immature crabs, and C, mature crabs.

that have passed through the optional molts, represent a specialized reproductive stage and do not feed. This idea is strengthened by the lack of layers of barnacles on these large crabs, which suggests that they do not live long. A similar phenomenon may explain the pattern of population structure found for *E. brasiliensis*, in which only ♂♂ occurred in the larger size classes, and ♀♀ occurred in higher proportions among the adult specimens. The differential attainment of sexual maturity could be explained by differences in the necessary features for each sex to mate effectively. Even though ♂♂ of many majid crabs reach physiological sexual maturity before they reach morphological sexual maturity (CONAN & COMEAU 1986, PAUL 1992, SAINT-MARIE et al. 1995, CORGOS & FREIRE 2006), ♂ majids observed mating in the wild are usually morphometrically mature (POWELL et al. 1972) and larger than ♀♀ (ENNIS et al. 1988, PAUL 1992). Larger and morphometrically mature crabs will have a competitive advantage over smaller ones, and they will be able to mate with more ♀♀ (CORGOS & FREIRE 2006).

Wide size ranges for ♂♂ and ♀♀ are mentioned in several papers on majid crabs (TEISSIER 1960, WINGET et al. 1974, ALDRICH 1974, HARTNOLL et al. 1993, NEGREIROS-FRANSOZO et al. 1994, HIYODO & FRANSOZO 1995, HARTNOLL & BRYANT 2001). Because after attaining sex-

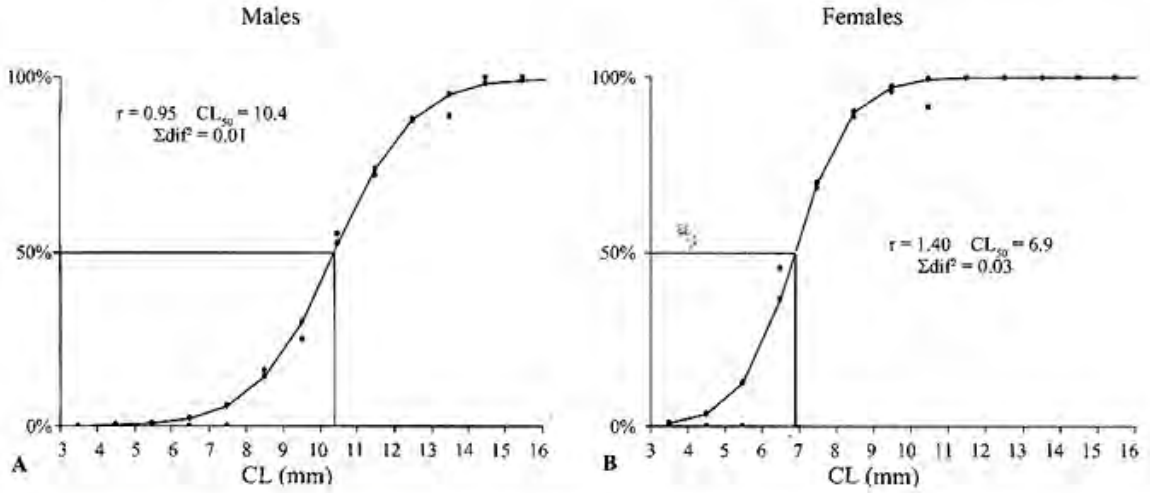


Fig. 4. *Epialtus brasiliensis*. Maturation curve for ♂♂ (A) and ♀♀ (B). According to the logistic equation the CL_{50} are, respectively, 10.4 mm for ♂♂ and 6.9 mm for ♀♀.

ual maturity, spider crabs cannot molt, this size variation is conditioned by the sizes at which different specimens undergo the pubertal molt in a certain population.

ALDRICH (1974) suggested that during the pre-pubertal phase, ♂♂ may undergo from 1 to 3 molts until they reach sexual maturity and anecdysis. Considering that the reproductive biology of brachyurans differs from the majority of other Decapoda, for instance, after copulation, the spermatozoa are stored in internal non-integumental spermathecae which are not shed when the ♀ molts, and the spermatozoa from one mating can fertilize a number of batches of eggs (multiple ovoposition), the terminal anecdysis may not immediately follow the puberty molt. However, in many crabs the puberty molt is at the same time the terminal molt, so there is only one mature instar, though one in which a number of ovulations may occur. According to HARTNOLL (1985), throughout the Decapoda there is little information on the number of instars

Tab. 1. *Epialtus brasiliensis*. Distribution of individuals in size classes and demographic categories. — Ns: not significant.

		Immatures			Matures			Total of crabs		
Size class	**Interval (mm)**	♂♂	♀♀	x^2	♂♂	♀♀	x^2	♂♂	♀♀	x^2
1	3.0–4.0	8	1	p<0.05	0	0	—	8	1	p<0.05
2	4.0–5.0	13	6	ns	0	0	—	13	6	ns
3	5.0–6.0	22	11	ns	0	0	—	22	11	ns
4	6.0–7.0	22	6	p<0.05	0	5	p<0.05	22	11	ns
5	7.0–8.0	14	13	ns	0	28	p<0.05	14	41	p<0.05
6	8.0–9.0	16	7	ns	3	56	p<0.05	19	63	p<0.05
7	9.0–10.0	12	1	p<0.05	4	23	ns	16	24	ns
8	10.0–11.0	13	1	p<0.05	16	11	ns	29	12	p<0.05
9	11.0–12.0	5	0	p<0.05	13	7	ns	18	7	p<0.05
10	12.0–13.0	2	0	ns	14	2	p<0.05	16	2	p<0.05
11	13.0–14.0	1	0	ns	8	0	p<0.05	9	0	p<0.05
12	14.0–15.0	0	0	—	10	0	p<0.05	10	0	p<0.05
13	15.0–16.0	0	0	—	3	0	ns	3	0	ns
14	16.0–17.0	0	0	—	1	0	ns	1	0	ns
Total		**128**	**46**	**p < 0.05**	**72**	**132**	**p < 0.05**	**200**	**178**	**ns**

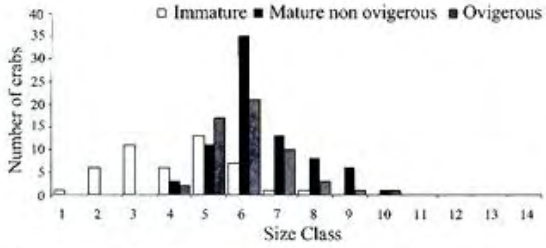


Fig. 5 *Epialtus brasiliensis*. Size-frequency distribution of ♀♀ (immature, mature, non-ovigerous and ovigerous).

preceding maturity, which is hardly surprising since the generally large size means that they will be numerous, and the morphological similarity of the post-larval instars make them very difficult to discriminate.

Nevertheless, in the present study we found a large number of adult ♂♂ in the intermediate size classes (with both adult ♂♂ and juvenile ♂♂), with little-developed chelipeds, suggesting the possibility that further molts may occur until adequate size for reproductive success is reached. If this assumption can be confirmed, the coincidence of the pubertal molt and the terminal molt might not be a rigid rule for ♂♂ of this species. Thus, histological studies of the gonads in different size classes for both sexes, together with laboratory experiments, would provide the number of stages (mature and immature) at different developmental phases, elucidating the determining processes of population modulation in *E. brasiliensis*.

Acknowledgements

The authors are grateful to Fapesp (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) (#94/4878-8 and # 98/3134-6) for financial support during sampling. We thank colleagues from the NEBECC group who assisted us with sampling and laboratory analysis; and the IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) for granting permission to collect wild animals. Thanks to Dr. Janet Reid for her review of the manuscript.

References

Aguilar, A. T., Malpica, Z. C., & Urbina, B. V. (1995): Dinamica de poblaciones de peces. 1st ed. — Trujillo (Ed. Libertad), 304 pp.

Aldrich, J. C. (1974): Allometric studies on energy relationships in the spider crab *Libinia emarginata* (Leach). — Biological Bulletin, Massachusetts, **147:** 257–273.

Bernardo, J. (1993): Determinants of maturation in animals. — Trends in Ecology and Evolution, London, **8:** 166–173.

Braba, A. A., Fransozo, A., Bertini, G., & Fumis, P. B. (2007): Bathymetric distribution and recruitment of the spider crab *Libinia spinosa* H. Milne Edwards 1834 in the Ubatuba and Caraguatatuba regions, northern

coast of São Paulo, Brazil. — Senckenbergiana biologica, Frankfurt am Main, **87:** 7–16.

CARLISLE, D. B. (1957): On the hormonal inhibition of moulting in decapod crustacea. II. The terminal anecdysis in crabs. — Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, Cambridge, **36:** 291–307.

CONAN, G. Y., & COMEAU, M. (1986): Funcional maturity and Terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. — Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, Toronto, **43:** 1710–1719.

CORGOS, A., & FREIRE, J. (2006): Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla:* a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. — Journal of Marine Science, Oxford, **63:** 851–859.

DIESEL, R. (1986): Population dynamics of the commensal spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: Majidae). — Marine Biology, Berlin, **91:** 481–489.

ENNIS, G. P., HOOPER, R. G., & TAYLOR D. M. (1988): Funcional maturity in small male snow crab (*Chionoecetes opilio*). — Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, Toronto, **45:** 2106–2109.

FRANSOZO, A., & HEBLING, N. J. (1982): Desenvolvimento pós-embrionário de *Mithrax hispidus* (HERBST, 1970) (Decapoda, Majidae) em laboratório. — Ciência e Cultura, Campinas, **34** (3): 1–14.

FRANSOZO, A., & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. (1997): Larval stages of *Pyromaia tuberculata* LOCKINTON (Decapoda, Brachyura, Majidae) reared in the laboratory. — Crustaceana, Leiden, **70** (3): 304–323.

HARTNOLL, R. G. (1963): The biology of Manx spider crabs. — Proceedings of the Zoological Society of London, **141:** 423–496.

——— (1985): Growth, sexual maturity and reproductive output. — Pp. 101–128 *in:* WENNER, A. M. (ed.), Factors in adult growth. — Rotterdam (Balkema), 362 pp.

HARTNOLL, R. G., & BRYANT, A. D. (2001): Growth to maturity of juveniles of the spider crabs *Hyas coarctatus* LEACH and *Inachus dorsettensis* (PENNANT) (Brachyura: Majidae). — Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Amsterdam, **263:** 143–158.

HARTNOLL, R. G., BRYANT, A. D., & GOULD, P. (1993): Size distribution in spider crab populations — spatial and temporal variation. — Journal of Crustacean Biology, Lawrence, **13** (4): 647–655.

HIYODO, C. M., & FRANSOZO, A. (1995): Relative growth of spider crab *Acanthonyx scutiformis* (DANA, 1851) (Crustacea, Decapoda, Majidae). — Brazilian Archives of Biology and Technology, Curitiba, **38** (3): 969–981.

HIYODO, C. M., FRANSOZO, A., & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. (1994): Larval development of the spider crab *Acanthonyx petiverii* H. M. EDWARDS, 1834 (Crustacea, Decapoda, Majidae) obtained in laboratory. — Crustaceana, Leiden, **66** (1): 53–66.

MELO, G. A. S. (1996): Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. — São Paulo (Plêiade, FAPESP), 603 pp.

MURA, M., ORRU, F., & CAU, A. (2005): Size at sexual maturity of the spider crab *Anamathia rissoana* (Decapoda: Majoidea) from the Sardinian sea. — Journal of Crustacean Biology, Lawrence, **25** (1): 110–115.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., & FRANSOZO, A. (1991): Larval stages of *Epialtus brasiliensis* DANA, 1852 (Decapoda, Brachyura, Majidae) reared in laboratory, with notes on caracteres of the majid subfamilies. — Crustaceana, Leiden, **60** (2): 200–212.

— & — (2001): Larval development of *Epialtus bituberculatus* H. MILNE EDWARDS, 1934 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) with comments on majid larvae from the southwestern Atlantic. — Proceedings of the Biological Society of Washington, Lawrence, **114** (1): 120–138.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., FRANSOZO, A., & REIGADA, A. L. D. (1994): Biologia populacional de *Epialtus brasiliensis* DANA, 1852 (Crustacea, Majidae). — Revista Brasileira de Biologia, São Carlos, **54** (1): 173–180.

ORENSANZ, J. M., ERNST, B., & ARMSTRONG, D. A. (2007): Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering Sea. — Journal of Crustacean Biology, Lawrence, **27** (4): 576–591.

PAUL, A. J. (1992): A review of size at maturity in male tanner (*Chionoecetes bairdi*) and king (*Paralithodes camtschaticus*) crabs and the methods used to determine maturity. — American Zoologist, Oxford, **32:** 534–540.

POWELL, G. C., SHAFFORD, B., & JONES, M. (1972): Reproductive biology of young adult king crabs *Parakithodes camtschatica* (TILESIUS) at Kodiak Island, Alaska. — Proceedings of the National Shellfish Association, Plymouth, **63:** 77–87.

SAINTE-MARIE, B., RAYMOND, S., & BRÊTHES, J.-C. (1995): Growth and maturation of the benthic stages of male snow crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). — Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, Toronto, **52:** 903–924.

SANTANA, W. R., MARQUES, F. P. L. & CARDOSO, M. jr. (2006a): Zoeal stages of *Pseudomicippe varians* MIERS, 1879 (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Majidae) and a comparison with other Majidae larvae. — Journal of Natural History, London, **40:** 2411–2422.

SANTANA, W. R., MARQUES, F. P. L., FRANSOZO, A., & BERTINI, G. (2006b): Larval development of *Notolopas brasiliensis* MIERS, 1886 (Brachyura: Majoidea: Pisidae) described from laboratory reared material and a reappraisal of the characters of Pisidae. — Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo, **46** (19): 219–232.

SANTANA, W. R., POHLE, G. W., & MARQUES, F. P. L. (2003): Zoeal stages and megalopa of *Mithrax hispidus* (HERBST, 1790) (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Mithracidae): a reappraisal of larval characters from laboratory cultured material and a review of larvae

of the *Mithrax-Mithraculus* species complex. — Invertebrate Reproduction and Development, Philadelphia, **44** (1): 17–32.

SANTANA, W. R., POHLE, G. W., & MARQUES, F. P. L. (2004a): Larval development of *Apiomithrax violaceous* (A. MILNE EDWARDS, 1868) (Decapoda: Brachyura: Majoidea: Pisidae) reared in laboratory conditions, and a review of larval characters of Pisidae. — Journal of Natural History, London, **38** (14): 1773–1797.

SANTANA, W. R., POHLE, G. W., & MARQUES, F. P. L. (2004b). Larval stages of *Stenocionops furcatus* (OLIVE, 1791) (Decapoda: Brachyura: Majoidea) and a reappraisal of morphological characters for Mithracidae. — Journal of Plankton Research, Oxford, **26** (8): 859–874.

SCOTTO, L. E., & GORE, R. H. (1980): Larval development under laboratory condition of the tropical spider crab *Mithrax (Mithraculus) coryphee* (HERBST, 1801) (Brachyura, Majidae). — Proceedings of the Biological Society of Washington, Lawrence, **93:** 551–562.

TEISSIER, G. (1960): Relative growth. — Pp. 537–560 *in:* WATEMAN, T. H. (ed.), The physiology of Crustacea, Vol. **I.** — New York, London (Academic Pr.), 670 pp.

VAZZOLER, A. E. M. (1996): Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática. — Maringá (EDUEM), 169 pp.

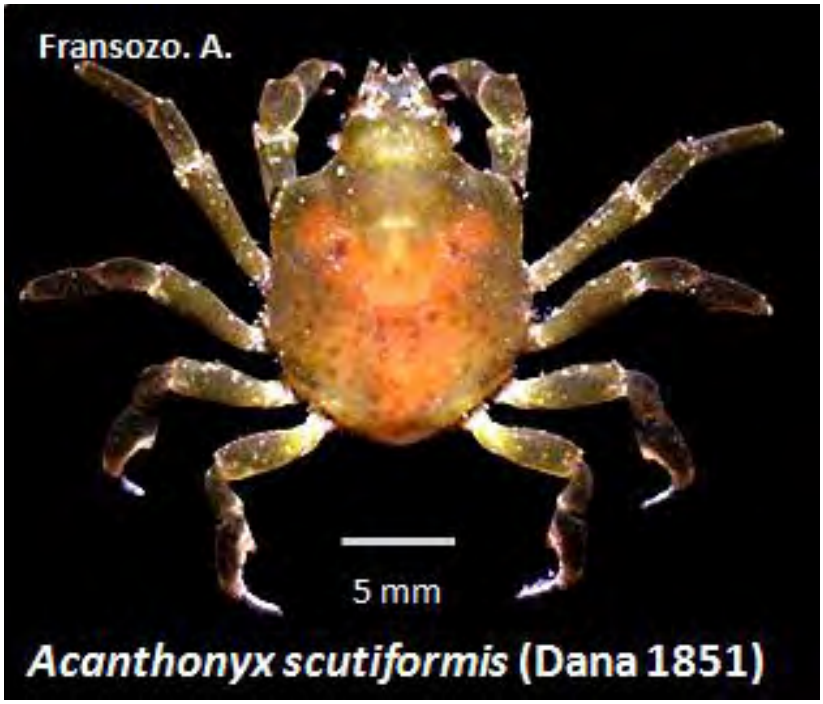
WINGET, R. R., MAURER, D., & SEYMOUR, H. (1974): Occurrence, size composition and sex ratio of the rock crab, *Cancer irroratus,* and the spider crab *Libinia emarginata* LEACH in Delaware Bay. — Journal of Natural History, London, **8:** 199–205.

ZAR, J. H. (1999): Biostatistical analysis, 4th ed. — New Jersey (Prentice Hall), 663 pp.

Received: 4. VI. 2008, accepted: 10. IX. 2008.

CAPÍTULO V

POPULATION FEATURES OF THE SPIDER CRAB *ACANTHONYX SCUTIFORMIS* (DANA 1851) (CRUSTACEA, MAJOIDEA, EPIALTIDAE) ASSOCIATED WITH ROCKY-SHORE ALGAE FROM SOUTHEASTERN BRAZIL



PANAMJAS
Pan-American Journal of Aquatic Sciences

Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shore algae from southeastern Brazil

GUSTAVO MONTEIRO TEIXEIRA[1,2], VIVIAN FRANSOZO[1,2], VALTER JOSÉ COBO[1,3] & CÉLIA MARY HIYODO[1]

[1]*NEBECC Group of Studies on Crustacean Biology, Ecology and Culture.*
[2]*Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. Caixa Postal 510, 18618-000 Botucatu, São Paulo, Brasil. E-mail: gmteixeira@ibb.unesp.br*
[3]*Laboratório de Zoologia, Departamento de Biologia, Universidade de Taubaté. Praça Marcelino Monteiro 63, 12030-010, Taubaté, São Paulo, Brasil.*

Abstract. *Acanthonyx scutiformis*, an endemic species in the Brazilian coast, is commonly found in intertidal rocky-shore algal communities. This study analyzes the population biology of *A. scutiformis* from Ubatuba region. A total of 371 specimens were collected over one year. Size range was 4.2–12.7 mm CW (carapace width) for females and 3.7–15.8 mm CW for males. Females predominated in intermediate size classes, whereas males prevailed in the largest ones. The estimated size when 50% crabs were mature was 10.7 mm CW for males and 8.9 mm CW for females. Sex ratio varied among the demographic groups. The processes that influence *A. scutiformis* population structure can be related to the different times males and females reach sexual maturity and probably to the distinct predation pressures on each sex during the adult phase.

Key words: *Acanthonyx*, spider crab, population structure, sex ratio, sexual maturity, growth.

Resumo. Aspectos populacionais do caranguejo-aranha *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associado às algas de costões rochosos no sudeste do Brasil. *Acanthonyx scutiformis* é uma espécie endêmica da costa brasileira, comumente encontrada na zona entre-marés de praias rochosas junto aos bancos de algas. Este estudo analisou a biologia populacional de *A. scutiformis* na região de Ubatuba. Um total de 371 espécimes foi coletado, durante o período de um ano. A amplitude de tamanho encontrada para as fêmeas foi de 4,2 a 12,7 mm de CW (largura da carapaça) e para os machos de 3,7 a 15,8 mm de CW. As fêmeas predominam nas classes de tamanho intermediárias enquanto os machos predominam nas maiores classes. O tamanho estimado em que 50% dos caranguejos encontram-se maduros sexualmente foi de 10,7 e 8,9 mm de CW para machos e fêmeas, respectivamente. A razão sexual variou entre os grupos demográficos. Os processos que atuam na determinação da estrutura populacional de *A. scutiformis* podem estar relacionados à aquisição diferencial da maturidade sexual entre machos e fêmeas e, provavelmente, à pressões de predação distintas sobre machos e fêmeas durante a fase adulta de suas vidas.

Palavras-Chave: *Acanthonyx*, Caranguejo-aranha, estrutura populacional, razão sexual, maturidade sexual, crescimento.

Introduction

In the southeast-south of the Brazilian coast, a region that extends from the border of Rio de Janeiro and Espírito Santo States to the extreme south of Rio Grande do Sul State, Brachyurans account for 189 species, of which 47 belong to the Majidae family (Melo 1996). According to Ng *et al.* (2008), the taxon Majidae was transferred to the superfamily Majoidea, and up to eight families can be recognized, especially in the Americas. Thus, the genus *Acanthonyx* Latreille, 1825 is included in the family Epialtidae. Coelho & Torres (1994)

mentioned that the genus *Acanthonyx* is represented in the Western Atlantic by three species: *A. petiverii* in Florida, Antilles and north of South America, and *A. scutiformis* (Dana 1851) and *A. dissimulatus* Coelho, 1991-1993, in Brazil.

In the northern coast of São Paulo State, the spider crabs *A. scutiformis* and *Epialtus brasiliensis* are commonly found on algal banks including the genus *Sargassum*, *Padina*, *Laurencia* and *Hypneia* (Negreiros-Fransozo *et al*. 1994, Hiyodo & Fransozo 1995, Negreiros-Fransozo & Fransozo 2001). According to Howard (1981), crustaceans and gastropods frequently constitute the major densities of the benthic epifauna in algal and phanerogam communities.

The features on brachyuran populations from the northern coast of São Paulo State has been increasingly reported in the last decades both for species from non-consolidated sublittoral areas (Negreiros-Fransozo & Fransozo 1995, Mantelatto *et al*. 1995, Santos *et al*. 1995, Negreiros-Fransozo *et al*. 1999) and for estuarine species (Leme 2002, Costa & Negreiros-Fransozo 2003, Colpo & Negreiros-Fransozo 2004, Castiglioni & Negreiros-Fransozo 2005, Castiglioni *et al*. 2006, Silva *et al*. 2007). However, data on rocky-shore species are still scarce (*e.g.* Hiyodo & Fransozo 1995, Flores & Negreiros-Fransozo 1999, Fransozo *et al*. 2000). The available literature concerning the population biology of spider crab species from hard bottoms in São Paulo coast includes the studies of Negreiros-Fransozo *et al*. (1994) and Teixeira *et al*. (2008) with *Epialtus brasiliensis,* and Mantelatto *et al*. (2003) and Cobo (2006) with *Mithraculus forceps*.

Functional maturity can be assumed as the minimum size for each sex to be morphologically and physiologically able to reproduce (Mura *et al*. 2005). Generalizations about the dimensions of males and females of certain species when they reach sexual maturity are based on allometric technique, macroscopic gonad analysis, microscopic gonad analysis (histology), development of secondary sexual characters, or functional criterion, including behavioral patterns related to gamete transference.

Among brachyurans, spider crabs are mature only after the terminal molt (Hartnoll 1963). Thus, mature specimens cannot grow and their size distribution may depend mainly on some factors that influence the growth, survival and maturation of juveniles (Hartnoll *et al*. 1993).

In this study, the population biology of *A. scutiformis* from Ubatuba region was analyzed with emphasis on size distribution, sex ratio, and morphologic sexual maturity based on the development of secondary sexual characters. *A. scutiformis* has a restrict distribution along the Brazilian southeastern coast, ranging from Espírito Santo to São Paulo States (Melo 1996). Features of natural populations are fundamental to the conservation of species such as this Brazilian endemic species, *A. scutiformis*.

Material & Methods

Spider crabs were manually sampled every month during low tide periods, from March/2003 to February/2004, by scanning the algae (*Sargassum* and *Hypneia*) on the rocky shores in Ubatuba (23°28'24"S; 45°04'00"W), São Paulo State, Brazil. The collected specimens and some algal portions were kept cold in thermo boxes during transportation. In the laboratory, crabs were counted, sexed, and checked for the presence of eggs on female's pleopods. Carapace width was measured under microscope stereoscope or using a caliper (0.1 mm accuracy).

All the obtained crabs were distributed into five demographic groups: young males, adult males, young females, adult females, and ovigerous females. Juvenile and adult specimens were sorted based on the examination of the secondary sexual characters such as pleopod morphology, free abdomen (i.e. the abdomen does not adhere to the thoracic sternites), convex abdomen (forming an incubator chamber) in the females, and distinct cheliped development in adult males when compared with juvenile males. Such changes associated with the sexual maturity attainment are similar to those described for the epialtid *Epialtus brasiliensis* by Negreiros-Fransozo *et al*. (1994). The identification of juvenile specimens based on the abdominal condition (sealed or not) has been widely used for Portunoidea (*e.g.* Taissoun 1969, Williams 1974, Pinheiro & Fransozo 1993, Santos & Negreiros-Fransozo 1996) and useful for the representatives of the superfamily Majoidea.

The present results were compared with those obtained by Hiyodo & Fransozo (1995), who analyzed the allometric patterns of the same *A. scutiformis* population. Although they used carapace length instead of width, the allometric relationship between carapace width and carapace length presented isometry. Utilizing the equations determined by those authors ($CW=0.71*CL^{0.99}$ for males and $CW=0.74*CL^{0.98}$ for females) and converting the CL data into CW, we could found the following values: 12.8 mm for the largest juvenile males; 8.9 mm for the smallest adult males; 10.8 mm for the largest juvenile females; and 8 mm for the smallest adult females. Such findings agree with the

separation of adults and juveniles already done in the analysis of secondary sexual characters. Crabs were distributed into 13 size classes of 1 mm amplitude. The male:female proportions in each size class were compared through the chi-square (χ^2) test ($\alpha = 0.05$). The population structure was analyzed by plotting in histograms the number of individuals per demographic category and size class. To determine sexual maturity, the relative frequency was expressed in percentage for each sex and size class and plotted in graphs. Data were fit to a sigmoid curve, according to the results of the logistic equation:

$$Y = \frac{1}{1+ e^{r(CW-CW_{50})}}$$

CW_{50} = carapace width when 50% of the crabs were sexually mature; r = the curve slope. The equation was fitted by the least-squares regression method (Aguilar *et al*. 1995, Vazzoler 1996).

Specimens were deposited in the NEBECC (Crustacean Biology, Ecology and Culture Study Group), Department of Zoology, Institute of Biosciences, Unesp, Botucatu, São Paulo State, Brazil.

Results

A total of 371 *A. scutiformis* specimens were sampled during the study period, of which 165 were males (68 adults and 97 juveniles) and 206 females (63 non-ovigerous adults, 72 ovigerous adults, and 71 juveniles). The distribution of crab demographic groups into 13 size classes is presented in Table I. Size range was 3.7–15.8 mm CW in males and 4.2–12.7 mm CW in females.

Table I. *Acanthonyx scutiformis*. Distribution of individuals in size classes and demographic groups. N values in bold represent the size classes in which both adult and juvenile crabs can occur. ns = not significant.

Size class (mm)	Immatures			Matures			Total of crabs		
	Males	Females	x^2	Males	Females	x^2	Males	Females	x^2
3.0--]4.0	3	0	* oos	0	0	-	3	0	* oos
4.0--]5.0	8	1	p<0.05	0	0	-	8	1	Ns
5.0--]6.0	10	3	ns	0	0	-	10	3	Ns
6.0--]7.0	13	13	ns	0	0	-	13	13	Ns
7.0--]8.0	17	**18**	ns	0	**1**	* oos	17	19	Ns
8.0--]9.0	**12**	**20**	ns	**5**	**8**	ns	17	28	Ns
9.0--]10.0	**17**	**14**	ns	**3**	**40**	p<0.05	20	54	p<0.05
10.0--]11.0	**9**	**2**	p<0.05	**11**	**37**	p<0.05	20	39	p<0.05
11.0--]12.0	**6**	0	* oos	**10**	41	p<0.05	16	41	p<0.05
12.0--]13.0	**2**	0	* oos	**15**	8	ns	17	8	Ns
13.0--]14.0	0	0	-	17	0	* oos	17	0	* oos
14.0--]15.0	0	0	-	4	0	* oos	4	0	* oos
15.0--]16.0	0	0	-	3	0	* oos	3	0	* oos
Total	**97**	**71**	**p<0.05**	**68**	**135**	**p<0.05**	**165**	**206**	**p<0.05**

* oos = only one sex

For females, the highest frequencies obtained for juveniles and adults were 8-9 mm and 11-12 mm CW, respectively (Fig. 1). For males, the highest frequencies obtained for juveniles and adults were from 7-8 to 10-11 mm and from 12-13 to 13-14 mm CW, respectively (Fig. 2).

The result of the logistic equation indicates that approximately 50% male crabs were sexually mature in the 10–11 mm CW size class, whereas for females this proportion was found in the 8–9 mm CW size class (Fig. 3).

Sex ratio for the total number of collected crabs was 0.8:1 (M:F); 0.5:1 for adult and 1.3:1 for juvenile crabs ($p < 0.05$). In the sex ratio analysis according to size class, the χ^2 test indicates significant differences ($p < 0.05$) for adult animals in the size classes from 9-10 to 11-12 mm CW, with predominance of females. For juveniles, there were significant differences for males in the classes 4-5 and 10-11 mm CW (Table I and Fig. 4 a, b and c).

Discussion

In spider crabs, growth is interrupted when sexual maturity is reached (Elner & Beninger 1992). Thus, the age, stage and size at morphologic sexual

maturity are coincident events for a certain specimen (Orensanz *et al*. 2007). Such pattern is described as "determined growth", remarkably differing from the "undetermined growth", in which successive molts, even after sexual maturity, allow the specimens to gradually grow until death (Hartnoll 1985).

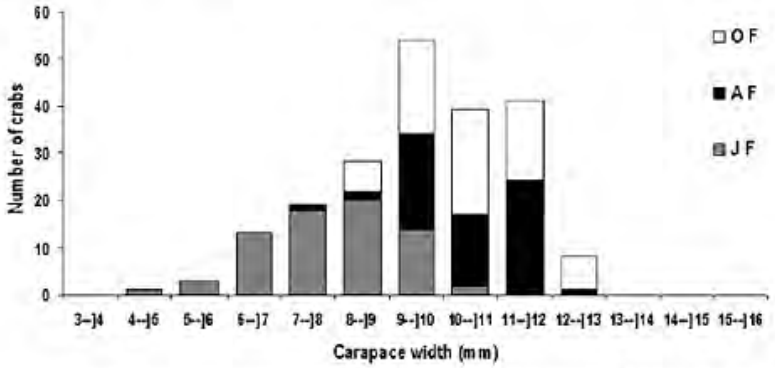


Figure 1. *Acanthonyx scutiformis*. Size frequency distribution of females (71 juveniles, 63 non-ovigerous adults and 72 ovigerous females). OF: Ovigerous Females; AF: Non-Ovigerous Adult females; JF: Juvenile females.

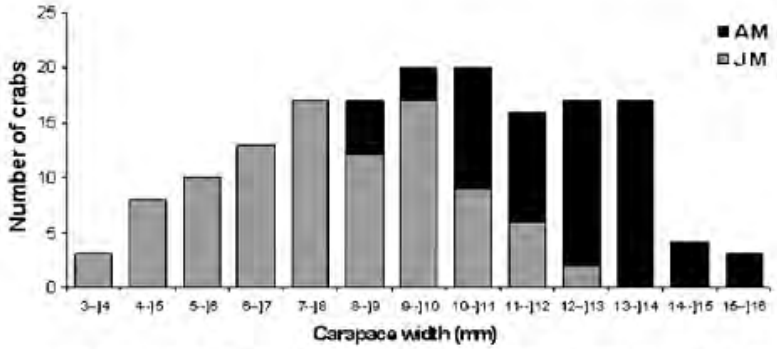


Figure 2. *Acanthonyx scutiformis*. Size frequency distribution of males (97 juveniles and 68 adults). AM: Adult males; JM: Juvenile males.

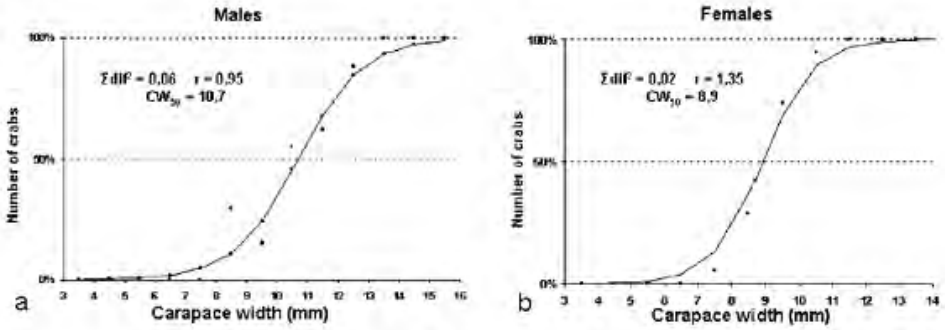


Figure 3. *Acanthonyx scutiformis*. Maturation curve for males (a) and females (b). According to the logistic equation, CW_{50} is 10.7 mm CW for males and 8.9 mm CW for females.

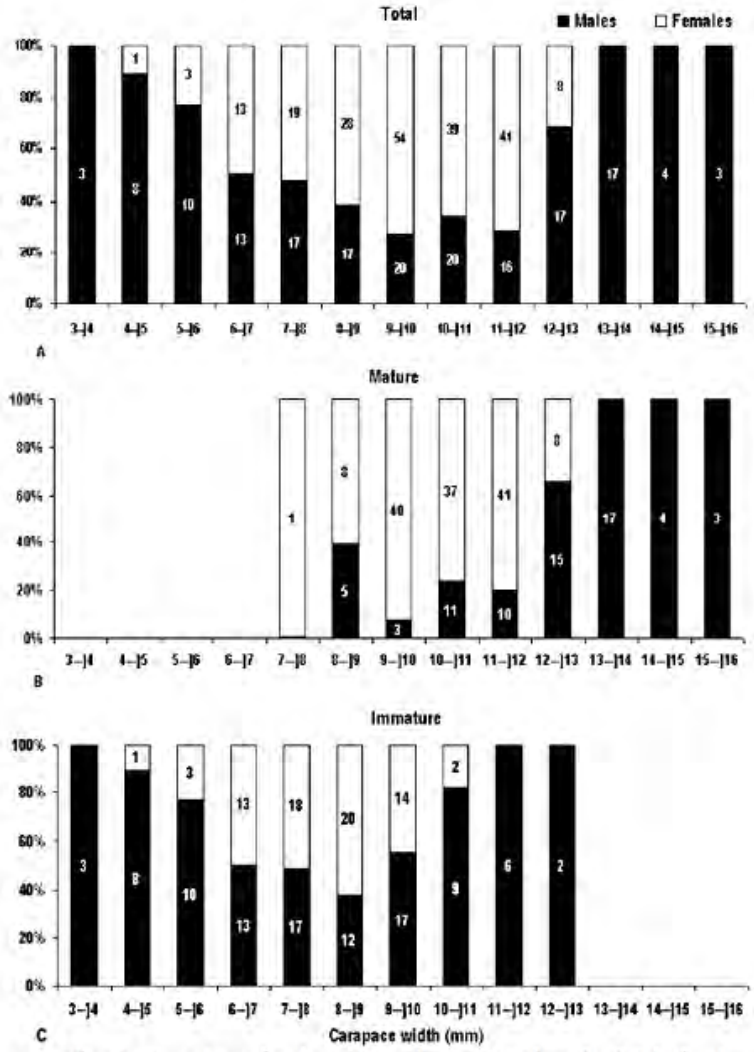


Figure 4. *Acanthonyx scutiformis*. Percentage of males and females per size class. 4a. Total of crabs; 4b. Adults; and 4c. Immatures.

The size of mature individuals of a certain spider crab species varied due to their size at terminal molt or puberty molt, which can be different for each specimen, but in a wide extension range of body size (Hartnoll *et al.* 1993).

Three growth stages can be recognized in Majoidea crabs: immature, pre-pubertal, and mature (Hartnoll 1963). Such stages are identified based on two important events during the animal's growth (Teissier 1935): pre-puberty molt, in which immature crabs begin their changes to become adults, and puberty molt or terminal molt (Carlisle 1957), in which crabs are completely mature.

Negreiros-Fransozo *et al.* (1994) analyzed in detail the morphologic changes that occur in *Epialtus brasiliensis* (Majoidea, Epialtidae) during its puberty molt and described a remarkable increase in the size of chelipeds and gonopods. Such size differences can be associated with necessary male behaviors during the adult life, such as territory defense, agonistic behavior against other individuals for food or females to copulate, and also mating. In this sense, the present results on the predominance of males in the largest size classes could be an advantage during many behavioral displays.

The considerable adult size extension in

both sexes was already recorded for a number of Majoidea species (Teissier 1960, Winget *et al.* 1974, Aldrich 1974, Hartnoll *et al.* 1993, Negreiros-Fransozo *et al.* 1994, Hiyodo & Fransozo 1995, Hartnoll & Bryant 2001). For males, such wide extension requires three successive molts, two of which are optional, as in certain crab species they can occur in several size categories, even before sexual maturity (Aldrich 1974).

The present analysis showed that mature females have from 7 to 8 mm CW, whereas males from 8 to 9 mm CW, although the latter reach larger size classes than females. For many brachyuran species, females can attain reproductive stages by accumulating energetic resources in size classes that are better for reproduction, delaying the somatic growth (Colby & Fonseca 1984, Conde & Diaz 1989, Diaz & Conde 1989).

The CW_{50} calculated for *A. scutiformis* females (8.9 mm CW) was lower than that obtained for males (10.7 mm CW). Such finding corroborates the results obtained by Hiyodo & Fransozo (1995). Studying another spider crab species, *E. brasiliensis*, in the same geographic area, Negreiros-Fransozo *et al.* (1994) also found smaller maturity sizes for females than for males.

As stated by Bernardo (1993), the phenotypic plasticity in the maturity transition can be associated with age, development (expressed by stage) and growth (expressed by body size). Such plasticity can be influenced by the interaction between the growth and the reproduction process, which compete for energetic resources and are thus antagonistic events. In this sense, the crabs could begin their reproductive season with reduced sizes due to a slow growth, providing reproduction in a situation of high mortality rate at the largest size classes (life-history tactics *r*, as mentioned by Stearns (1976)). The opposite strategy could be a rapid growth if the crab can only reproduce at larger sizes (life history tactics *k*, as mentioned by Stearns (1976)), providing a higher ability to produce gametes (Hartnoll & Gould 1988). In this last case, however, the animals would be more susceptible to predation before reproducing.

A different number of juvenile specimens between sexes was also verified by Negreiros-Fransozo *et al.* (1994) in *E. brasiliensis*. As regards adult crabs, females were more numerous than males, which can be explained by the higher survival rate of the former, whereas males with larger chelipeds could be more easily identified by predators (Diesel 1986). Besides, males are more active and present more notable behaviors when searching or fighting for females (Wirtz & Diesel 1983). Such factors can considerably increase their susceptibility to predation

Small herbivores usually look for shelter among algae and frequently choose those structurally complex or with morphologic or chemical features that prevent the presence of some predator fishes (Hay 1997). Cruz-Riviera (2001) described the decoration habit of the spider crab *Acanthonyx lunulatus* and other two Majoidea species as a strategy to reduce predation. The presently studied species, *A. scutiformis*, does not have an evident decoration habit; however, its coloration and body ornaments make it very misidentified with the algae and difficult to see with the naked eyes. Such behavior might have interfered in the number of collected specimens for each sex, which was reduced mainly in the two first classes (N= 12). However, this differential distribution should not be disregarded, as discussed by Fransozo *et al.* (2000) concerning the Xanthoidea crab *Menippe nodifrons*. Such species has a differentiated habitat occupation during its juvenile phase as the young lives in worm colonies and the adults are found in the fissures and under rocks of the intertidal region.

Warner (1967) reported that, during the reproductive period of *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards 1837), females migrate from the interior of the mangrove to the water edge, increasing the relative frequency of females. Thus, the deviation in the sex ratio per size class found in *A. scutiformis* could be due to the cryptic habit of such crabs, as they live among the branches of algae, which makes capturing difficult.

In marine crustaceans, as mentioned by Wenner (1972), sex-ratio patterns can vary with the size, and some inferences can be done about anomalous patterns based on the sexual reversion (disregarded in the case of *A. scutiformis*), besides the differences between sexes in relation to their longevity, migration, mortality and growth rate.

There is no report in literature about majid migration in the Brazilian coast. However, Furbock & Patzner (2005) observed non-directional maximum movements as far as 16 m in a 9-day period for *Maja crispata*. González-Gurriarán *et al.* (2002), studying *M. squinado*, detected directional movements as far as 100 m in short periods of time for adult crabs and more restricted and non-directional movements for juveniles. It is interesting to note, however, that such majid specimens are very large, relative to the genera *Epialtus* and *Acanthonyx*.

A. scutiformis dependence on algae for a favorable habitat can constitute an increasing

protection factor, favoring sex encounters for mating. On the other hand, the algal bank can easily be removed by strong marine currents during storms and crabs may present increased mortality risk or modified density due to seasonal variation in environmental factors.

The sex ratio obtained for the total sampled *A. scutiformis* was similar to that obtained by Negreiros-Fransozo *et al*. (1994) for *E. brasiliensis*, close to 1:1. However, those authors found more males in the immature demographic group and more females in the adult group. Both species of the Epialtidae family occur in sympatry and syntopy; they also present a great overlap of juveniles and adults in some size classes, and the same sex-ratio pattern, sexual dimorphism and life habits. Such data corroborate the hypothesis that population features are mainly determined based on the differential sexual maturity attainment between sexes and on the major predation susceptibility of adult males in algal banks on the rocky shores of the northern littoral of São Paulo State.

Acknowledgements

The authors are grateful for the financial support during the collections (Fapesp #94/4878-8 and # 98/3134-6). We also thank the colleagues from the NEBECC group who helped in sampling and laboratory analysis, and the Brazilian Institute of Environment and Renewable Natural Resources (IBAMA) for allowing wild animal sampling.

References

Aguilar, A.T, Malpica, Z. C. & Urbina, B. V. 1995. **Dinamica de poblaciones de peces**. Primera Edición, Ed. Libertad, 304pp.

Aldrich, J. C. 1974. Allometric studies on energy relationships in the spider crab *Libinia emarginata* (Leach). **Biological Bulletin,** 147: 257-273.

Bernardo, J. 1993. Determinants of maturation in animals. **Trends in Ecology and Evolution**, 8: 166-173.

Carlisle, D. B. 1957. On the hormonal inhibition of moulting in decapod crustacea. II. The terminal anecdysis in crabs. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom,** 36: 291-307.

Castiglioni, D. S. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2005. Comparative population biology of *Uca rapax* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from two subtropical mangrove habitats on the Brazilian coast. **Journal Natural History**, 39(19):1627-1640.

Castiglioni, D. S., Negreiros-Fransozo, M. L. & Mortari, R. C. 2006. Biologia populacional do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea, Ocypodoidea), proveniente de uma área de manguezal degradado em Paraty, RJ, Brasil. **Atlântica,** 28(2): 73-86.

Cobo, V. J. 2006. Population biology of the spider crab, *Mithraculus forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Majidae, Mithracinae) on the southeastern Brazilian coast. **Crustaceana,** 78(9): 1079 – 1087.

Coelho, P. A. & Torres, M. F. A. 1994. Taxonomia e distribuição das espécies do gênero *Acanthonyx* Latreille, no Brasil (Crustacea, Decapoda, Majidae). **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Fedderal de Pernambuco**, 22: 221–224.

Colby, D. R. & Fonseca, M. S. 1984. Population dynamics, spatial dispersion and somatic growth of the sand fiddler crab *Uca pugilator*. **Marine Ecology Progress Series,** 16: 269–279.

Colpo, K. D. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2004. Comparison of the population structure of the fiddler crab *Uca vocator* (Herbst, 1804) from three subtropical mangrove forests. **Scientia Marina,** 68(1): 139-146.

Conde, J. E. & Díaz, H. 1989. The mangrove tree crab *Aratus pisonii* in a tropical estuarine coastal lagoon. **Estuarine Coastal Shelf Sci,** 28: 639–650.

Costa, T. M. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2003. Population biology of *Uca thayeri* (Rathbun, 1900) (Brachyura, Ocypodidae) in a subtropical South American mangrove area: Results from transect and catch-per-unit-effort techniques. **Crustaceana,** 75(10): 1201-1218.

Cruz-Rivera, E. 2001. Generality and specificity in the feeding and decoration preferences of three Mediterranean crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,** 266(1): 17-31.

Dana, J. D. 1851. On the classification of the Majoid Crustacea or Oxyrhyncha. *American Journal of Science* and *Arts*, ser. 2, 11: 425-434.

Diaz, H. & Conde, J. E. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. **Bulletin of Marine Science**, 45: 148–163.

Diesel, R. 1986. Population dynamics of the commensal spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: Majidae). **Marine Biology,** 91: 481–489.

Elner, R. W. & Beninger, P. G. 1992. The productive biology of snow crab *Chionoecetes*

opilio: a synthesis of recent contributions. **American Zoologist**, 32: 524-533.

Flores, A. A. V. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1999. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus tranversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. Bull. **Marine Science**, 65(1): 59-73.

Fransozo, A., Bertini, G. & Correa, M. O. D. 2000. Population biology and habitat utilization of the stone crab *Menippe nodifrons* in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. In: Klein J. C. V. V. & Schran, F. R. (eds.) **The biodiversity crisis and Crustacea, Crustacean Issues**, 12: 275-281.

Furbock, S. & Patzner, R. A. 2005. Daily movement patterns of *Maja crispata* Risso 1827 (Brachyura, Majidae). **Acta Adriatica**, 46(1): 41–45.

González-Gurriarán, E., Freire, J. & Bernadez, C. 2002. Migratory patterns of female spider crabs *Maja squinado* detected using electronic tags and telemetry. **Journal of Crustacean Biology,** 22: 91-97.

Hartnoll, R. G. 1963. The biology of Manx spider crabs. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 141: 423-496.

Hartnoll, R. G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Wenner AM, Ed **Factors in Adult Growth**. AA Balkema, Rotterdam, 101-128.

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

Hartnoll, R. G., Bryant, A. D. & Gould, P. 1993. Size distribution in spider crab populations – spatial and temporal variation. **Journal of Crustacean Biology**, 13(4): 647-655.

Hartnoll, R. G. & Bryant, A. D. 2001. Growth to maturity of juveniles of the spider crabs *Hyas coarctatus* Leach and *Inachus dorsettensis* (Pennant) (Brachyura: Majidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,** 263: 143-158.

Hay, ME. 1997. The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. **Coral Reefs** 16 Suppl., 67–76.

Hiyodo, C. M. & Fransozo, A. 1995. Relative growth of spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) (Crustacea, Decapoda, Majidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 38(3): 969-981.

Howard, R. 1981. The ecology and trophic role of caridean shrimps in the eelgrass community of Western Port, Victoria. **Ph.D. Thesis,** University of Melbourne, pp. 196.

Leme, M. H. A. 2002. A comparative analysis of the population biology of the mangrove crabs *Aratus pisonii* and *Sesarma rectum* (Brachyura, Grapsidae) from the north coast of São Paulo State, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, 22(3):553-557

Mantelatto, F. L. M., Fransozo, A. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1995. Populational structure of *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Brachyura, Calappidae) in the Fortaleza Bay, Ubatuba, SP. **Revista Biología Tropical**, 43(1-3): 265-270.

Mantelatto, F. L. M., Faria, F. C. R. & Garcia R. B. 2003. Biological aspects of *Mithraculus forceps* (Brachyura: Mithracidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom,** 83: 798 – 791.

Melo, G. A. S. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. **Plêiade\ FAPESP**. ED. São Paulo, 603p.

Mura, M., Orru, F. & Cau, A. 2005. Size at sexual maturity of the spider crab *Anamathia rissoana* (Decapoda: Majoidea) from the Sardinian sea. **Journal of Crustacean Biology**, 25(1): 110 -115.

Pinheiro, M. A. A. & Franzoso, A. 1993. Análise da Relação Biométrica do peso úmido pela largura da carapaça para o siri *Arenaeus cribarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, 36(2): 331-341.

Negreiros-Fransozo, M. L. & Fransozo, A. 1995. On the distribution of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Brachyura, Portunidae) in the Fortaleza Bay Ubatuba, Brazil. **Iheringia**, Série Zoológica, 79: 13-25.

Negreiros-Fransozo, M. L. & Fransozo, A. 2001. Larval development of *Epialtus bituberculatus* H. Milne Edwards, 1934 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) with comments on majid larvae from the southwestern Atlantic. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 114(1): 120-138.

Negreiros-Fransozo, M. L., Fransozo, A. & Reigada, A. L. D. 1994. Biologia populacional de *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Crustacea, Majidae). **Revista Brasileira Biologia**, 54(1): 173-180.

Negreiros-Fransozo, M. L., Mantelatto, F. L. M. &

Fransozo, A. 1999. Population biology of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Portunidae) from Ubatuba (SP) State, Brazil. **Scientia Marina**, 63(2): 157-163.

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

Orensanz, J. M., Ernst, B. & Armstrong, D. A. 2007. Variation of female size and stage at maturity in snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae) from the eastern Bering sea. **Journal of Crustacean Biology**, 27(4): 576-591.

Santos, S., Negreiros-Fransozo, M. L. & Fransozo, A. 1995. Estructura poblacional de *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) en la ensenada de la Fortaleza, Ubatuba (SP), Brasil. **Revista de Investigaciones Marinas**, 16 (1-3): 37-43.

Santos, S. & Negreiros-Fransozo, M. L. 1996. Maturidade fisiológica em *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba, SP. **Papéis Avulsos de Zoologia**. 39(20): 365-377.

Silva, S. M. J., Hirose, G. L. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2007. Population dynamic of *Sesarma rectum* (Crustacea, Brachyura, Sesarmidae) from a muddy flat under human impact, Paraty, Rio de Janeiro, Brazil. **Iheringia,** Sér. Zool., 97(2): 207-214.

Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. **The Quartely Review of Biology**, 51:3-47.

Taissoun, E. N. 1969. Las species de cangrejos del gênero *Callinectes* (Brachyura) em el Golfo de venezuela y Lago de Maracaibo. **Boletin de Centro de Investigaciones Biológicas. Universidade Zulia**, 2: 1-101.

Teissier, G. 1935. Croissance dês variants sexuelles chez *Maja squinado*. **Travaux de la Station Biologique de Roscoff,** 13: 93-130.

Teissier, G. 1960. Relative Growth. In: Wateman TH Ed, **The physiology of Crustacea,** Vol. I. Academic Press, New York and London, pp. 537-560.

Teixeira, G. M., Fransozo, V., Castilho, A. L., Costa, R. C. & Freire, F. A. M. 2008. Size distribution end sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae). **Senckenbergiana Biologica**, 88(2): 169–176.

Vazzoler, A. E. M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática. **Ed. EDUEM**, Maringá. 169pp.

Warner, G. F. 1967. The life history of the mangrove tree crab *Aratus pisonii*. **Journal of Zoology,** 153: 321-335

Wenner, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine crustacean. **American Naturalist**, 106(949): 321-350.

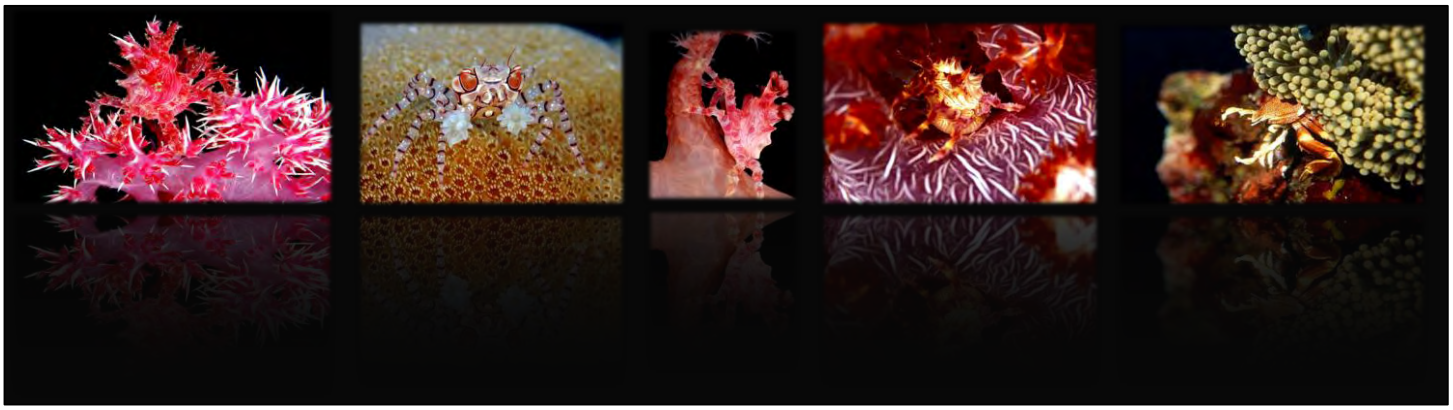
Williams, A. B. 1974. The swimming crab of the genus *Callinectes* (Decapoda: Portunidae). **Fish. Bulletin**, 72(3): 683-768.

Winget, R. R., Maurer, D. & Seymour, H. 1974. Occurrence, size composition and sex ratio of the rock crab, *Cancer irroratus* and the spider crab *Libinia emarginata* Leach in Delaware Bay. **Journal of Natural History,** 8: 199-205.

Wirtz, P. & Diesel, R. 1983. The social structure of *Inachus phalangium*, a spider crab associated with the sea anemone *Anemonia sulcata*. **Zeitschrift fur Tierpsychologie,** 62:209-234

Received April 2008
Accepted November 2008
Published online March 2009

CONSIDERAÇÕES FINAIS



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os parâmetros que caracterizam a estrutura populacional como as proporções dos diferentes grupos demográficos, as distribuições de indivíduos de cada os sexos em classes de tamanho, as proporções entre os sexos antes e após a maturidade e os valores estimados de LC_{50}, mostram-se muito semelhantes entre as três espécies de Leucosioidea (*P. mediterranea*, *P.punctata* e *P. lichtensteinii*) aqui analisadas. A mesma constatação pode ser feita quando comparadas as três espécies de Majoidea (*S. seticornis*, *E. brasiliensis* e *A. scutiformis*). No entanto, se tais características forem assumidas como padrões dentro destas superfamílias, estes padrões podem ser considerados bastante discrepantes entre elas.

O cladograma da figura 01 (adaptado de Ahyong *et al*., 2007), mostra a posição filogenética das duas superfamílias (Majoidea, representada por Epialtidae e Inachidae; Leucosioidea, representada por Leucosiidae). Leucosioidea aparece como um clado "avançado", derivado tardiamente e considerado o grupo irmão de Grapsoidea mais Ocypodoidea.

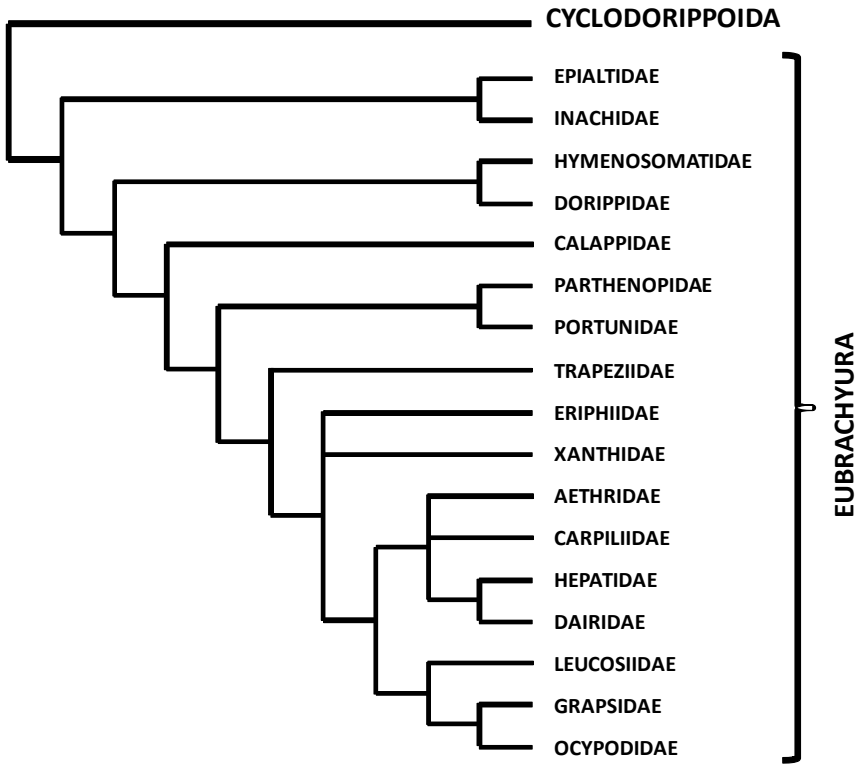


Figura 01. Classificação dos Eubrachyura segundo MP (*Maximum parsimony analyses*), adaptado de Ahyong et al. (2007). Cyclodorippoida como grupo irmão de Eubrachyura implica em parafiletismo de Podotremata. As famílias Epialtidae, Inchidae e Leucosiidae contém as espécies utilizadas neste estudo.

Majoidea, por sua vez, constitui uma linhagem "antiga", ramificando próximo à base da árvore dos Eubrachyura e embora as relações filogenéticas, dentro da superfamília, ainda não estejam bem resolvidas (Hultgren & Stachowicz, 2008), sua monofilia é consistente, com base na ultra-estrutura de espermatozóides (Jamieson, 1994) e na morfologia de larvas e adultos. Os majóideos apresentam apenas 2 estágios de zoea e 1 de megalopa (Pohle *et al*, 1999; Negreiros-Fransozo & Fransozo, 2001), além de crescimento determinado e muda terminal coincidente com a muda puberal (Hartnoll, 1982).

Como inferido a partir da análise de espécies de *Persephona*, leucosióideos apresentam aquisição abrupta da maturidade sexual e tamanhos de maturidade equivalentes para ambos os sexos. Estas características permitem supor que, para espécies de Leucosioidea, exista um controle genético preciso, relacionado ao número de mudas, ao incremento de muda e ao inicio da maturidade, de modo que, mesmo animais que ocupem extremos populacionais, no que se refere à distribuição espacial ou à influência de variações de fatores físico-químicos ou ecológicos, alcancem a maturidade em dimensões semelhantes. Majóideos por outro lado apresentam uma grande amplitude de sobreposição de jovens e adultos nas mesmas classes de tamanho, para ambos os sexos, (outros exemplos podem ser vistos em Tessier, 1960; Negreiros-Fransozo *et al*., 1994; Hyiodo & Fransozo, 1995; Hartnoll e Bryant, 2001) indicando uma maior plasticidade fenotípica para a aquisição da maturidade. Além disso, machos e fêmeas atingem a maturidade sexual em períodos distintos do ciclo de vida, de modo que o balanço entre crescimento e investimento em reprodução ocorre de maneira distinta, permitindo que machos atinjam dimensões consideravelmente maiores. Estas podem ser as causas principais para explicar os padrões de proporção sexual observados. A figura 02 apresenta um esquema que resume estas proposições.

Uma comparação da morfologia destes animais mostra que entre os Majoidea o dimorfismo sexual é acentuado, e não apenas em relação ao tamanho como também em relação à morfologia, visto que machos apresentam quelípodos consideravelmente maiores e mais robustos. A literatura referente aos majóideos sobre a utilização dos quelípodos para a defesa de território, comportamentos de corte ou interações agonísticas com outros machos é vasta. Porém, quando comparados aos Majoidea, os representantes do gênero *Persephona*, apresentam dimorfismo sexual reduzido, especialmente no que se refere ao

tamanho corporal e ao tamanho e forma dos quelípodos. Em função destas características, é possível que tais animais apresentem níveis mais baixos de competição interespecífica, embora estudos comportamentais com leucosióideos, que comprovem estas suposições, sejam praticamente inexistentes.

A análise da tabela I mostra que espécies pertencentes aos taxa filogeneticamente mais próximos de Leucosioidea, como *Goniopsis cruentata*, *Ocypode quadrata* e *Uca maracoani*, também apresentam características semelhantes como pequena amplitude de tamanho (ou inexistente no caso de *G. cruentata*) em que ocorre a maturidade para cada sexo. Por outro lado, as espécies de Majoidea e de outros grupos de posição intermediária apresentam maiores amplitudes de tamanhos para maturidade. A amplitude de tamanho de espécimes em que ocorre sobreposição entre jovens e adultos para *Portunus spinimanus* (Santos, 1992, Ref. 4 da Tabela I), parece constituir uma exceção. No entanto, isto pode ser resultado do grande intervalo utilizado para cada classe no referido estudo.

A ampliação desta investigação pode mostrar se existe alguma "tendência" de que a aquisição da maturidade sexual seja mais abrupta (ou rigidamente determinada) quanto mais derivado o clado dentro de Eubrachyura. Desta forma, as características populacionais observadas em Majoidea, poderiam ser consideradas como plesiomorfias, relacionadas principalmente às limitações impostas pela simultaneidade entre anecdise e maturidade sexual.

A análise de caracteres populacionais, no contexto das relações filogenéticas dos diferentes grupos de Brachyura necessita ser ampliada, principalmente devido à necessidade de que sejamos capazes de analisar os fenômenos determinantes da estrutura de populações naturais, e distinguir aqueles influenciados diretamente por características ambientais, em intervalos restritos de tempo e espaço, daqueles que se constituem em expressões fenotípicas de bases genéticas herdadas ao longo da história evolutiva dos clados. Este discernimento pode ser fundamental, inclusive para a compreensão de aspecto da biologia das espécies, essenciais para o desenvolvimento de estudos ecológicos, bem como para o estabelecimento de estratégias de monitoramento e manejo.

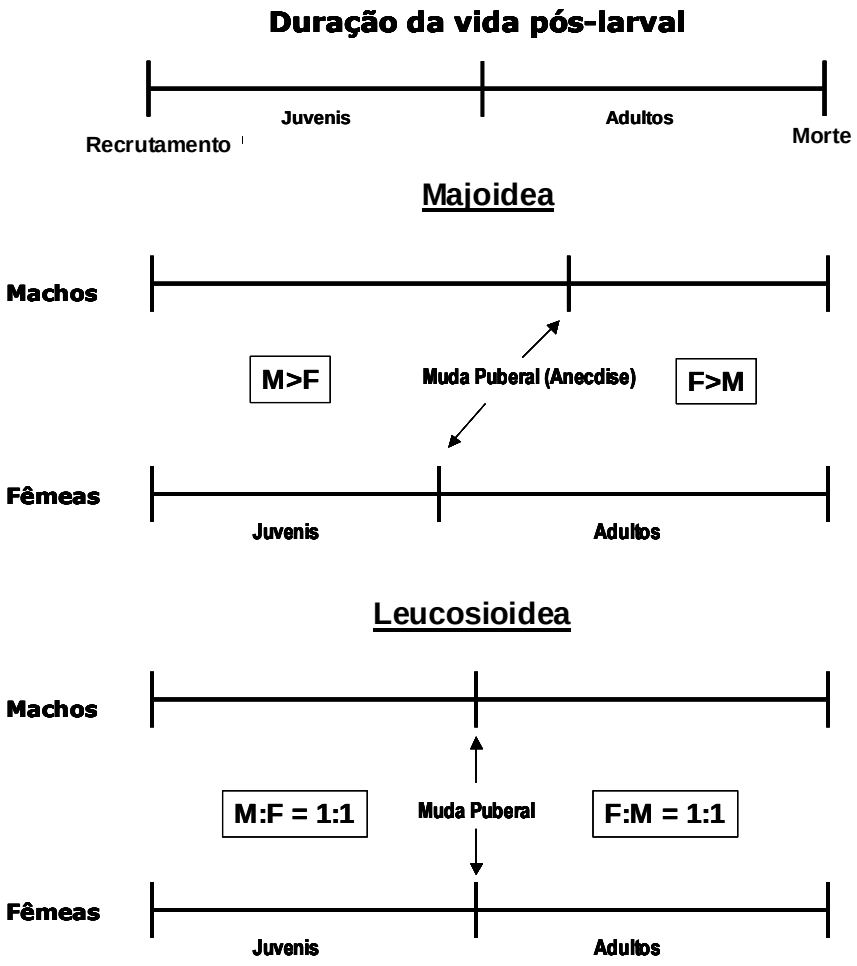


Figura 02. Diferenças na duração da vida pós-larval de caranguejos, generalizadas para as superfamílias Majoidea e Leucosioidea.

T**abela I.** Referências sobre espécies de caranguejos brachyura com suas respectivas informações sobre amplitude de tamanho, número de classes e intervalos (mm) utilizados no estudo, e número de classes de tamanho com sobreposição de jovens e adultos para ambos os sexos. Ref = Referências Bibliográficas, sendo 1 = Negreiros-Fransozo *et al*. (1994); 2 = Teixeira *et al*. (2008); 3 = Teixeira *et al*. (2009); 4 = Santos (1992); 5 = Pinheiro (1995); 6 = Costa & Negreiros-Fransozo (1998); 7 = Góes (2000); 8 = Bertini *et al*. (2010); 9 = Cobo (1995); 10 = Fransozo *et al*. (2001); 11 = Benedetto& Masunari (2009).

Família / Espécie	Amplitude de tamanho (mm)	Número de classes	Intervalo (mm)	Número de classes com sobreposição Macho	Fêmea	Ref.
Epialtidae						
Epialtus brasisiensis Dana, 1852	3,4 – 15,40	10	1,20	5	3	1 e 2
Acanthonyx scutiformis (Dana, 1851)	3,7 – 12,7	13	1,0	5	4	3
Portunidae						
Portunus spinimanus Latreille, 1819	18,0 – 98,0	10	8,0	2	2	4
Arenaens cribrarins (Lamarck, 1818)	20,0 – 115,0	19	5,0	6	6	5
Callinectes Danae Smith, 1869	20,0 – 104,0	12	7,0	7	3	6
Eriphiidae						
Eriphia gonagra (Fabricius, 1781)	4,0 – 50,2	11	4,2	2	1	7
Leucosiidae						
Persephona mediterrânea (Herbst, 1794)	13,0 – 43,0	15	2,0	2	0	8
Persephona punctata (Linnaeus, 1758)	12,0 – 52,0	12	3,0	2	2	*
Persephona lichtensteinii Leach, 1817	11,1 – 32,1	7	3,0	2	2	*
Grapsidae						
Goniopsis cruentata (Latreille, 1803)	8,0 – 52,0	11	4,0	0	0	9
Ocypodidae						
Ocypode quadrata (Fabricius, 1887)	3,5 – 39,5	12	3,0	1	1	10
Uca maracoani (Latreille, 1802 - 1803)	3,5 – 35,5	17	2,0	1	1	11

REFERÊNCIAS

AHYONG, S. T., LAI, J. C. Y., SHARKEY, D., COLGAN, D. J. & NG, P. K. L. 2007. Phylogenetics of the brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda): The status of Podotremata based on small subunit nuclear ribosomal RNA. Molecular Phylogenetics and evolution, 45: 576-586.

BENEDETTO, M. D. & MASUNARI, S., 2009. Estrutura populacional de *Uca maracoani* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baia de Guaratuba, Paraná. Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre, 99(4):381-389.

BERTINI, G., G. M. TEIXEIRA, V. FRANSOZO & A. FRANSOZO. 2010. Reproductive events and size at the onset of sexual maturity of mottled purse crab, *Persephona mediterranea* (Herbst, 1794) (Brachyura, Leucosioidea) on the southeastern Brazilian coast. Invertebrate Reproduction and Development, 54(1): 7-17.

COBO, V. J., 1995. Biologia populacional e crescimento relativo de *Goniopsis cruentata*, (LATREILE, 1803) (Crustacea, Decapoda, Brachyura), na região de Ubatuba, SP. Dissertação de Mestrado, São Paulo, Universidade Estadual Paulista, 79p.

COSTA, T. M. & NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae*, Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. Crustacea 71(6) = 615-627.

FRANSOZO, A., NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., MARTIN, J. W. & TRAUTWEIN, S. E., 2001. Morphology of the first zoeal stage of *Platypodiella spectabilis* (Herbest, 1794) (Decapoda, Brachyura, Xanthidae) obtained in the laboratory. Gulf and Caribbean Research, 13 : 79-85.

GÓES, J. M., 2000. Biologia do caranguejo *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Crustacea, Decapoda, Xanthidae) na região de Ubatuba, São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, 175p.

GÓES, J.M. & FRANSOZO, A. 2000. Sex ratio analysis in *Eriphia gonagra* (Decapoda, Xanthidae). Iheringia, Ser. Zool., Porto Alegre, 88: 151-159.

HARTNOLL, R. G. 1982. Growth. In *The Biology of Crustacea, Embryology, Morphology and Genetics*, D. E. Bliss, Ed., vol. 2, pp. 11-196, Academic Press, New York, N.Y.

HARTNOLL, R. G. & BRYANT, A.D., 2001. Growth to maturity of juveniles of the spider crabs *Hyas coarctatus* Leach and *Inachus dorsettensis* (Pennant) (Brachyura: Majidae) Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 263 : 143-158.

HULTGREN, K.M., STACHOWICZ, J.J. 2008. Molecular phylogeny of the brachyuran crab superfamily Majoidea indicates close congruence with trees based on larval morphology. Molecular Phylogenetics ans Evolution, pp. 986 – 996.

HIYODO, C. M., FRANSOZO, A. 1995. Relative growth of Spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) (Crustacea, Decapoda, Majidae). Arq. Biol. Tecnol. 38(3): 969-981.

JAMIESON, B.G.M. 1994. Phylogeny of the Brachyura with particular reference to the Podotremata: evidence from a review of spermatozoal ultrastructure (Crustacea, Decapoda). Philos. Trans. Roy. Soc. B. 345, 373 – 393.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., FRANSOZO, A. & REIGADA, A. L. D. 1994. Biologia populacional de *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Crustacea, Majidae). Revista Brasileira Biologia, 54(1): 173-180.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. & FRANSOZO, A., 2001. Larval development of *Epialtus bituberculatus* Mine-Edwards, 1834 (Decapoda, Majidae) with comments on the Majid larvae from southwest Atlantic. Proceedings of the Biological Society of Washington, 114(1):120-138.

PINHEIRO, M. A. A., 1995. Biologia reprodutiva do Siri Chita *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo. Tese de Doutorado, São Paulo, Universidade Estadual Paulista, 180p.

POHLE, G., & MARQUES, F., 2000. Larval stages of *Paradasygyius depressus* (Bell, 1835) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Majidae) and a phylogenetic analysis for 21 genera of Majidae. P. Biol. Soc. Wash. 113, 739-760.

SANTOS, S. 1992. Biologia de *Portunus spinimanus* na enseada da Fortaleza, Ubatuba, SP. Dissertação de Mestrado, São Paulo, Universidade Estadual Paulista.

TEISSIER, G. 1960. Relative growth. The Physiol Crust; 1 : 537-560.

TEIXEIRA, G. M., FRANSOZO, V., CASTILHO, A. L., COSTA, R. C. & FREIRE, F. A. M. 2008. Size distribution end sex ratio in the spider crab *Epialtus brasiliensis* (Dana 1852) associated with seaweed on a rocky shore in southeastern Brazil (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Majoidea, Epialtidae). Senckenbergiana Biologica, 88(2): 169–176.

TEIXEIRA, G. M., FRANSOZO, V., COBO, V.J., HIYODO, C.M. 2009. Population features of the spider crab *Acanthonyx scutiformis* (Dana 1851) (Crustacea, Majoidea, Epialtidae) associated with rocky-shore algae from southeastern Brazil. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 4(1): 87 – 95.