

**Influência de Fatores Físicos na Ecologia e Dinâmica
Populacional de *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Brachyura:
Majoidea: Epialtidae), em Associação ao *Sargassum* C.
Agardh, 1820 (Fucales: Phaeophyceae) no Litoral Norte do
Estado de São Paulo**

Wagner Ferreira Vilano

SÃO VICENTE

2021

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

**Influência de Fatores Físicos na Ecologia e Dinâmica
Populacional de *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Brachyura:
Majoidea: Epialtidae), em Associação ao *Sargassum* C.
Agardh, 1820 (Fucales: Phaeophyceae) no Litoral Norte do
Estado de São Paulo**

Candidato: Wagner Ferreira Vilano

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Antonio Amaro Pinheiro

Coorientador: Dr. Marcelo Ricardo de Souza

Tese de doutorado apresentada ao Instituto de Biociências do Campus do Litoral Paulista, UNESP, para a obtenção do título de Doutor, pelo Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros.

SÃO VICENTE

2021

V696i	Vilano, Wagner Ferreira Influência de Fatores Físicos na Ecologia e Dinâmica Populacional de <i>Epialtus brasiliensis</i> Dana, 1852 (Brachyura: Majoidea: Epialtidae), em Associação ao <i>Sargassum</i> C. Agardh, 1820 (Fucales: Phaeophyceae) no Litoral Norte do Estado de São Paulo / Wagner Ferreira Vilano. – São Vicente, 2021 125 p. : il., tabs., fotos, mapas Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente Orientador: Marcelo Antônio Amaro Pinheiro Coorientador: Marcelo Ricardo de Souza 1. Costão rochoso. 2. Epialtidae. 3. Exposição. 4. Crescimento. 5. Morfotipos. I. Título.
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

*Dedico este trabalho a mulher, mãe, tia e avó.
Mulher de fibra e de um grande coração, sempre
disposta a ajudar.....e que tenho certeza que
sempre me apoiou em todas as minhas decisões.*

Obrigado por tudo

Adicléia (in memoriam)

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais pelos conselhos, ensinamentos e que sempre acreditaram na realização deste sonho.

A Danubia, grande amiga e companheira de sempre por toda ajuda e ótimas conversas.

A minha Tia Adicléia (*in memoriam*), mulher de fibra e grande coração pelos puxões de orelha e muitos ensinamentos e educação.

Ao meu amigo e orientador, Prof. Marcelo Pinheiro, merece agradecimento mais que especial, porque teve paciência para me passar seu conhecimento, e proporcionou a chance de aumentar meus.

Ao pesquisador Marcelo Souza, que co-orientou este trabalho e por toda ajuda e conselhos, e que “a qualquer momento” arrumava tempo pra me socorrer, muito obrigado.

A grande amiga, Profa. Ana Julia Oliveira, sou sempre grato pela amizade e valiosos conselhos para vida e profissionais.

Serei eternamente grato a duas pessoas que, me estenderam a mão sem nem saber se um dia eu retribuiria, custearam parte do meu curso de graduação, e com isso também são responsáveis por me auxiliarem a chegar até aqui, Acácio Ribeiro Gomes Tomás e Roberto Smera, mais uma vez meu muito obrigado.

Ao povo do Terreirão, Leosinha, Adriana, Alexandre, Silvina, Deise, Rogério e Ana.

Aos amigos do Laboratório, Marcia, Luciana, Aline e o grande Maluco Beleza BETO (*in memoriam*), que foram fundamentais para que eu pudesse alcançar este objetivo, agradeço de coração a paciência, a doação e o carinho que tiveram por mim nesse período.

Ao Prof. Marcos Oliveira, a Profa. Renata de Brito Mari e a Profa. Milene Fornari, que durante este período permitiram a realização de todas as etapas do trabalho, muito obrigado.

Por fim, Dona Valdete, Dirceu, Alan, Conceição, Denise, Bia, Hanna e a todos do campus da Unesp São Vicente que de alguma forma contribuíram para realização deste trabalho.

LISTA DE FIGURAS

	ÁREA DE ESTUDO	Pág.
Figura 1	Localização dos quatro costões rochosos do litoral norte do Estado de São Paulo: Baía da Fortaleza (1, Ponta da Fortaleza; 2, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (3, Lamberto; 4, Perequê-Mirim) Fonte: Dados cartográficos Google 2018, MapLink. images Cnes/Spot, Digital Globe, Landsat, Terra Metrics.	07
	CAPÍTULO 1	Pág.
Figura 1	Grade computacional e batimétrica (metros), obtida com o modelo de ondas SWAN, para a Baía do Flamengo (Lamberto e Perequê-Mirim) e Baía da Fortaleza (Domingas Dias e Fortaleza), localizadas em Ubatuba, SP, Brasil. As coordenadas geográficas estão expressas em UTM (Universal Transversa de Mercator).	19
Figura 2	Fronde da macroalga parda do gênero <i>Sargassum</i> . (A) e exemplares de <i>E. brasiliensis</i> (B) , nos diferentes morfotipos (superior: macho adulto; intermediário: fêmea adulta; e inferior: jovem). Foto: Leticia Vilano.	22
Figura 3	Tipos de rochas dos rochosos estudados(A) Biotita granito rosado com pouca foliação; e (B) Biotita granito porfiríticos com alto grau de fraturamento. Foto: Wagner F. Vilano.	26
Figura 4	(1) Costão da Fortaleza: Tipo de rocha e morfologia com (1.A) detalhe da rocha evidenciando a rugosidade e textura grossa; (1.B) matacões e blocos médios; e (1.C) plataforma de abrasão marinha. (2) Costão da Domingas Dias: Tipo de rocha e morfologia com (2.A) detalhe da rocha evidenciando a textura lisa; (2.B) blocos rolados grandes; e (2.C) plataforma mergulhante (afloramentos). (3) Costão do Perequê-Mirim: Tipo de rocha e morfologia com (3.A) detalhe da rocha evidenciando a textura rugosa média; (3.B) blocos irregulares e matacões; e (3.C) plataforma de abrasão marinha (rampa). (4) Costão do Lamberto: Tipo de rocha e morfologia encontrado no (4.A) detalhe da rocha evidenciando a textura média e grossa; (4.B) blocos irregulares (pequenos e médios), matacões; e (4.C) Blocos irregulares grandes e médios. Foto: Wagner Vilano.	29
Figura 5	Gráfico de caixas envolvendo os parâmetros abióticos (A) , declividade; B , complexidade; C , sombreamento; e D , energia), nos costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP), Brasil: Baía da Fortaleza (FOR, Fortaleza; e DOM, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (PER, Perequê-Mirim; e LAM, Lamberto). Onde: ponto, média; caixa, desvio padrão; linhas verticais, intervalo de confiança da média a 5%. Sendo que médias de um mesmo parâmetro abiótico, associadas a	32

letras distintas, diferiram significativamente entre os costões avaliados ($P < 0,05$).

- | | | |
|------------------|--|-----------|
| Figura 6 | Energia hídrica (W/m^2) obtida por intermédio do modelo de ondas gerado nas estações climáticas nos costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP): Baía da Fortaleza (A : Fortaleza; e B : Domingas Dias) e Baía do Flamengo (C : Perequê-Mirim e D : Lamberto). As coordenadas geográficas estão expressas em UTM (Universal Transversa de Mercator). | 33 |
| Figura 7 | Abundância absoluta (machos e fêmeas) de <i>E. brasiliensis</i> distribuída em classes de tamanho (1mm LC), nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto). Onde: LC, largura da carapaça (em milímetros); N, número de indivíduos; e sk, valor de simetria da curva gerada pela abundância de indivíduos nas classes de tamanho. | 35 |
| Figura 8 | Gráfico de caixas dos parâmetros bióticos, envolvendo o caranguejo <i>E. brasiliensis</i> (A e B: DT, densidade total; e LC, largura da carapaça) e frondes da macroalga <i>Sargassum</i> . (C: CA, comprimento da alga), nos costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP), Brasil: <u>Baía da Fortaleza</u> (FOR, Fortaleza; e DOM, Domingas Dias) e <u>Baía do Flamengo</u> (PER, Perequê-Mirim; e LAM, Lamberto). Onde: ponto, média; caixa, desvio padrão; linhas verticais, intervalo de confiança da média a 5%. Sendo que, médias de um mesmo parâmetro biótico, associadas a letras distintas, diferiram significativamente entre os costões avaliados ($P < 0,05$). | 36 |
| Figura 9 | Dendograma da análise de agrupamento (algoritmo “single linkage” e correlação como medida de similaridade), envolvendo quatro costões rochosos da <u>Baía da Fortaleza</u> (FOR, Fortaleza; e DOM, Domingas Dias) e <u>Baía do Flamengo</u> (PER, Perequê-Mirim; e LAM, Lamberto), em Ubatuba (SP), com base na matriz abiótica (A : declividade, complexidade estrutural, exposição à luz solar e energia hídrica) e na matriz biótica (B : densidade de caranguejos, largura da carapaça e comprimento da alga). Onde: ccc, coeficiente de correlação cofenética. | 38 |
| Figura 10 | Gráfico de correlação de variáveis obtida por análise de componentes principais (PCA), indicando os vetores dos parâmetros abióticos (COMP , complexidade; DECL , declividade; ENER , energia; e EXPO , exposição luminosa) e bióticos (CA , comprimento da alga; LC , largura da carapaça; e DT , densidade total de caranguejos), nos costões rochosos da Baía da Fortaleza (FOR , Fortaleza; DOM , Domingas Dias) e Baía do Flamengo (PER , Perequê-Mirim; e LAM , Lamberto). | 39 |

	CAPÍTULO 2	Pág.
Figura 1	Exemplar de uma das frondes da macroalga parda do gênero <i>Sargassum</i> . (A) , e exemplares de <i>E. brasiliensis</i> (B) nos diferentes morfotipos (superior: macho adulto; intermediário: fêmea adulta; e inferior: jovem). Foto: Leticia Vilano.	61
Figura 2	Abundância total de <i>E. brasiliensis</i> , nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto). Onde: Macho Jovem (TMJ) ; Total Macho Adulto (TMA) ; Total Fêmea Jovem (TFJ) ; Total Fêmea Adulta (TFA) ; e Total Fêmea Ovígera (TFO) .	66
Figura 3	Distribuição da abundância absoluta de <i>E. brasiliensis</i> em classes de tamanho (LC, largura da carapaça), nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (A, Fortaleza; e B, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (C, Perequê-Mirim; e D, Lamberto). Onde: macho jovem (MJ) ; macho adulto (MA) ; fêmea jovem (FJ) ; fêmea adulta (FA) e fêmea ovígera (FO) .	68
Figura 4	Relação Peso, Largura da carapaça e fator de condição de <i>E. brasiliensis</i> nos diferentes costões da Baía da Fortaleza (FOR , costão rochoso da Fortaleza; DOM , costão rochoso da Domingas Dias) e Baía do Flamengo (PER , costão rochoso do Perequê-Mirim e LAM , costão rochoso do Lamberto). Onde: A) Largura da carapaça (LC); B) Peso (PE); C) Fator de condição (a).	69
Figura 5	Gráfico de dispersão de pontos da relação peso corporal total (PE) pela largura da carapaça (LC) ajustados pela função de potência para machos (A) e fêmeas (B) de <i>E. brasiliensis</i> , coletados mensalmente de agosto de 2011 a julho de 2012, nos costões rochosos de Ubatuba.	71
Figura 6	Curva de Ajuste da equação logística, indicando a largura da carapaça em que 50% dos machos (A) e fêmeas (B) de <i>E. brasiliensis</i> alcançam a maturidade sexual nos costões rochosos de Ubatuba.	73
Figura 7	Abundância total distribuída em classes de tamanho (0,5mm), para cada sexo, do estágio de desenvolvimento gonadal de <i>E. brasiliensis</i> nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto). Onde: machos (A) ; fêmeas (B) ; imaturo (IM) ; em maturação (EM) ; maturo (MA) e fêmea ovígera (FO) .	75
Figura 8	Morfotipos de exemplares machos de <i>E. brasiliensis</i> evidenciando o crescimento alométrico diferenciado, onde: (A) jovem, (B, D) adulto I, (C) adulto II e (E) adulto III, coletados mensalmente de agosto de 2011 a julho de 2012, nos costões rochosos de Ubatuba. Foto: Wagner F. Vilano.	77

Figura 9	Gráfico de crescimento alométrico para as relações <i>CPxLC</i> em machos (A) e <i>LAxLC</i> em fêmeas (B) de <i>E. brasiliensis</i> , coletados mensalmente de agosto de 2011 a julho de 2012, nos costões rochosos de Ubatuba (SP). Onde: CP, comprimento do própodo do quelípodo; LA, largura do 5º somito abdominal; e LC, largura da carapaça.	79
Figura 10	Frequência relativa de <i>E. brasiliensis</i> de acordo com o desenvolvimento gonadal, dos exemplares coletados mensalmente entre agosto de 2011 a julho de 2012. Onde: Machos (A); Fêmeas (B); Imaturo (IM); Em Maturação (EM); Maduro (MA) e Fêmea Ovígera (FO).	81
Figura 11	Abundância total de Juvenis (machos e fêmeas) de <i>E. brasiliensis</i> , coletados mensalmente nos costões rochosos de Ubatuba, entre agosto de 2011 a julho de 2012.	81
Figura 12	Valores médios de temperatura e salinidade obtidos durante o período de estudos nos diferentes costões da Baía da Fortaleza (FOR , Fortaleza; DOM , Domingas Dias) e Baía do Flamengo (PER , Perequê-Mirim; e LAM , Lamberto). Onde: (A) Temperatura e (B) Salinidade.	84
Figura 13	Valores médios de temperatura e salinidade obtidos mensalmente nos costões rochosos de Ubatuba, durante o período de agosto/2011 a julho de 2012. Onde: (A) Temperatura e (B) Salinidade.	85
Figura 14	Variação da porcentagem de fêmeas ovígeras e jovens recrutas de <i>E. brasiliensis</i> , com os registros de temperatura e salinidade coletados mensalmente nos costões rochosos de Ubatuba, durante o período de agosto/2011 a julho de 2012. Onde (A) Fêmeas ovígeras e (B) Jovens.	86

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1		Pág.
Tabela I	Dados espectrais verificados em cada estação climática, utilizados como forçantes nos contornos das duas baías de Ubatuba, SP, Brasil. Onde: Hs , amplitude da onda significativa; Dir , direção de propagação em graus; e Tp , período.	20
Tabela II	Extensão dos quatro costões rochosos (FOR, Fortaleza; DOM, Domingas Dias; PER, Perequê-Mirim; LAM, Lamberto), com a sua divisão acompanhado do número de transecções e a respectiva distância entre eles. Onde: $\bar{x}$, média; s , desvio padrão; CV%, coeficiente de variação em porcentagem. *Médias de declividade acompanhadas de letras distintas, diferiram estatisticamente entre si ($P < 0,05$).	30
CAPÍTULO 2		Pág.
Tabela I	<i>Epialtus brasiliensis</i> . Estatística sumária do tamanho (LC, largura da carapaça) e peso (PE, peso úmido total), dos exemplares de cada sexo coletados mensalmente em dois períodos (M, diurno; N, noturno), nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza (Ubatuba, SP), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012. Onde: n , número de indivíduos; Mín., valor mínimo; Máx., valor máximo; $\bar{x}$, média aritmética; s , desvio padrão; e CV%, coeficiente de variação em porcentagem.	68
Tabela II	<i>Epialtus brasiliensis</i> . Equações para a relação PExLC (PE, peso úmido total; LC, largura da carapaça), dos exemplares de cada sexo coletados mensalmente em dois períodos (M, manhã; N, noite), nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza (Ubatuba, SP), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012. Onde: n , número de indivíduos; R²(%) , coeficiente de determinação em porcentagem; nível alométrico (0, isométrico; -, alométrico negativo; +, alométrico positivo).	72
Tabela III	<i>Epialtus brasiliensis</i> . Comparação entre as constantes ("a" e "b"), das equações obtidas para as relações PExLC (PE, peso úmido total; LC, largura da carapaça), entre os períodos (M, manhã; N, noite) para cada sexo, bem como entre os sexos desconsiderando-se o período do dia, para exemplares coletados nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza (Ubatuba, SP), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012. Onde: n , número de indivíduos; a , intercepto; b , coeficiente de regressão = declividade.	72

Tabela IV	<i>Epiplatys brasiliensis</i> . Equações para a relação CPx LC (machos) e LAxLC (fêmeas), coletados mensalmente, nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza, em Ubatuba (SP), de junho/2011 a maio/2013. Onde: CP, comprimento do própodo quelar; LA, largura do 5º somito abdominal; LC, largura da carapaça; n, número de indivíduos; e nível alométrico (0, isométrico; -, alométrico negativo; +, alométrico positivo).	78
Tabela V	Proporção sexual de <i>E. brasiliensis</i> , coletados nos costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012.	82
Tabela VI	Proporção sexual de <i>E. brasiliensis</i> coletados nos costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), por estação do ano, no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012.	83

SUMÁRIO

Introdução Geral	01
Área de Estudo	06
Objetivos	09

CAPÍTULO 1

Caracterização Física de Costões Rochosos de Ubatuba (SP): Como a Geomorfologia e Energia Hídrica Incidente Alteram o Substrato e a Estrutura Populacional do Caranguejo do Fital *Epialtus brasiliensis*?

Resumo	11
1. Introdução	12
2. Objetivo	15
3. Hipóteses	16
4. Materiais e Métodos	17
4.1 Caracterização Física dos Costões Rochosos	17
4.2 Energia das Ondas	18
4.3 Amostragem e Processamento: Caranguejos e Algas	21
4.4 Análises Estatísticas	24
5. Resultados	26
5.1 Caracterização Física dos Costões Rochosos	26
5.2 Declividade, Complexidade, Sombreamento e Energia Hídrica	30
5.3 Abundância Absoluta de Caranguejos	34
5.4 Análise de Agrupamento	37
5.5 Análise de Componentes Principais (PCA)	38
6. Discussão	40
7. Conclusões	50

CAPÍTULO 2

Aspectos Ecológicos e Populacionais de *Epiplatys brasiliensis* Dana, 1852 (Brachyura: Majoidea: Epiplatidae), em Associação a Alga do Gênero *Sargassum* C. Agardh, 1820 (Fuciales: Phaeophyceae)

Resumo	53
1. Introdução	54
2. Objetivo	59
3. Hipóteses	59
4. Material e Métodos	60
4.1 Amostragem e Processamento: Caranguejos e Algas	60
4.2 Abundância e Estrutura em Tamanho da População	61
4.3 Relação Peso vs. Largura da Carapaça e Fator de Condição	62
4.4 Proporção Sexual	63
4.5 Tamanho de Maturidade Sexual	63
4.6 Variáveis Ambientais (Temperatura e Salinidade)	65
5. Resultados	66
5.1 Abundância e Estrutura em Tamanho da População	66
5.2 Relação PExLC e Fator de Condição	70
5.3 Maturidade Sexual	73
5.4 Período Reprodutivo e Recrutamento Juvenil	80
5.5 Proporção Sexual	82
5.6 Variáveis Ambientais (Temperatura e Salinidade)	83
5.7 Relação das Variáveis Ambientais e os Eventos Reprodutivos	85
6. Discussão	87
6.1 Abundância e Estrutura em Tamanho da População	87
6.2 Maturidade Sexual	90
6.3 Proporção Sexual	95
6.4 Relação das Variáveis Ambientais e os Eventos Reprodutivos	96
7. Conclusões	100
8. Considerações Finais	101
9. Considerações Gerais	104
10. Referências Bibliográficas	106

Introdução Geral

A costa brasileira é descrita como uma sucessão de planícies costeiras, alternadas com falésias e costões rochosos, que bordejam uma antiga área continental composta por rochas de complexos ígneos e polimetamórficos pré-cambrianos, sobre os quais assentam sequências sedimentares e vulcânicas acumuladas em bacias paleozoicas, mesozoicas e cenozoicas (Wilcock, 2005). Segundo Almeida (1976), a Serra do Mar elevou-se no Cretáceo Superior, havendo, ainda, duas fases de atividade tectônica, uma no Paleógeno durante o Oligoceno, quando ocorreu a formação do Vale do Paraíba, e outra no Plioceno, que deu origem a Bacia de São Paulo. Durante a reativação deste processo, ocorreu a separação da América do Sul e África, com o início de formação do Oceano Atlântico Sul (aproximadamente 129 M. a.) e da costa Sudeste do Brasil, que evoluíram até a sua forma atual (Silva, 2008).

Segundo Coutinho (1995, 2002), os costões rochosos estão presentes, quase que exclusivamente, nas regiões Sudeste e Sul da costa brasileira, ocorrendo especialmente do Cabo Frio (RJ) até o Cabo de Santa Marta (SC). Na Região Sudeste, detêm como principal característica sua proximidade da encosta da Serra do Mar que, em muitos pontos, chega diretamente ao mar.

Devido à sua morfologia, o trecho norte do litoral paulista, em especial os municípios de Ubatuba, Ilhabela e São Sebastião, apresentam 331,7 km de costões rochosos. Neles concentram-se as maiores extensões de costões rochosos (147, 120 e 55 km, respectivamente), com Ubatuba e Ilhabela totalizando 61% dos costões do Estado de São Paulo (Coutinho, 2002).

As regiões costeiras abrangem áreas desde a plataforma continental até os sistemas estuarinos, compreendendo ecossistemas complexos, com a interação de diversas variáveis e processos climáticos (Coutinho *et al.*, 2016; Schaeffer-Novelli *et al.*, 2016), geomorfológicos (Souza *et al.*, 2005) e biológicos (Guilardi *et al.*, 2008; Coutinho *et al.* 2016).

Nos costões rochosos, por exemplo, diversos organismos podem aderir ao “biofilme” de bactérias e microalgas (MacLulich, 1986; Mak & Williams, 1999; Magalhães, *et al.*, 2003; Christofolletti *et al.*, 2011), o mesmo ocorrendo nas macroalgas, que ali encontram substrato de fixação (Coimbra, 2006; Portugal *et al.*, 2017). Neste sentido, os costões rochosos têm sido considerados um dos principais repositórios da biodiversidade marinha (Coutinho, 2002, 2016; Moberg *et al.*, 2003), onde figuram diversos grupos animais (p. ex., poríferos, cnidários, briozoários, crustáceos sésseis, etc.).

As macroalgas constituem uma feição comum no infralitoral rochoso, sendo seus aglomerados gerenciadores destas comunidades e, por isso, consideradas “engenheiras” ecossistêmicas (Thibaut *et al.*, 2005). Neste contexto, as macroalgas são importantes produtores primários nos costões rochosos (Castro & Huber, 2012), potencializando a riqueza e diversidade bentônica marinha. Desta forma, podem ocorrer variações ao longo de sua extensão (Muniz, 2008; Underwood & Chapman, 2013), declividade, estrutura e textura, em função da hidrodinâmica marinha incidente (Eckman *et al.*, 2003; Carvalhal & Berchez, 2009; Moreno & Rocha, 2012). Mais do que aumentar o substrato de fixação dos organismos, os bancos de macroalgas servem como abrigo (Edgar & Klumpp, 2003; Tanaka & Leite, 2003; Thompson & McGlathery, 2005; Moreno & Rocha 2012), fonte de alimento (Coutinho & Zalmon, 2009) ou

mesmo por possibilitar áreas de sombreamento às espécies fotossensíveis (Connell, 2003; Clark *et al.*, 2004; Toohey & Kendrick, 2007). Assim, as macroalgas atuam no aumento da complexidade ambiental, em resposta às distintas formações geológicas e geomorfológicas dos costões rochosos.

As macroalgas marinhas pardas (Divisão Phaeophyta) apresentam ampla distribuição em regiões tropicais e subtropicais, sendo dominantes no infralitoral rochoso (Coimbra, 2006), gerando uma zonação explicada por seus pigmentos fotossintéticos de maior resiliência e fotoproteção. No Brasil, a diversidade das macroalgas pardas totaliza 94 espécies (Bicudo & Menezes, 2010), com ampla distribuição daquelas do gênero *Sargassum* C. Agardh, 1820, representadas por 11 espécies distribuídas desde o Maranhão até o Rio Grande do Sul (Széchy & Paula, 2000; Almada *et al.*, 2008).

As espécies de *Sargassum* se caracterizam por suas frondes ramificadas e de comprimento variado, podendo possuir vesículas flutuadoras nas frondes de maior comprimento (Coimbra, 2006) e escassas ou ausentes nas frondes menores. Assim, esta variação morfológica pode estar associada à energia hídrica incidente no costão rochoso.

Em função da maior complexidade estrutural, os bancos de macroalgas permitem um nicho específico, caracterizado por elevada riqueza (Ho *et al.*, 2018) e diversificação de invertebrados marinhos: a fauna fital (Coutinho *et al.*, 2016). Dentre estes animais destacam-se os moluscos (p. ex., bivalves, gastrópodos, etc.) e crustáceos (p. ex., ostrácodos, anfípodos, isópodos e decápodos), sendo os crustáceos decápodos representados pelos caranguejos braquiúros, que se destacam por sua elevada biomassa (Széchy *et al.*, 2001). Os braquiúros que ocorrem associados com maior frequência ao *Sargassum*.

são os caranguejos-aranha da Família Epialtidae, pertencentes aos gêneros *Epialtus* H. Milne Edwards, 1834 e *Acanthonyx* Latreille, 1828 (Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009).

As espécies do gênero *Epialtus* ocorrem em ambos os lados do continente americano, sendo que no Oceano Atlântico Ocidental se distribuem desde o norte da Flórida (EUA) até o Rio Grande do Sul (Brasil) (Tamburus & Mantelatto, 2016). No Município de Ubatuba (SP), são registradas duas espécies do gênero *Epialtus*, a saber: *E. bituberculatus* H. Milne Edwards, 1834 e *E. brasiliensis* Dana, 1852 (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1991; Mantelatto & Corrêa, 1995/6; Teixeira *et al.*, 2008; Cobo & Barros-Alves, 2009; Tamburus & Mantelatto, 2016; Barros-Alves *et al.*, 2013; Barros-Alves *et al.*, 2018). Contudo, técnicas moleculares empregadas por Tamburus & Mantelatto (2016) evidenciam a existência de apenas uma delas (*E. brasiliensis*), já que seus caracteres diagnósticos morfológicos parecem não serem informativos de distinção entre as linhagens independentes observadas.

Epialtus brasiliensis é um dos caranguejos extremamente adaptados às frondes de *Sargassum*, onde se prendem dobrando o dactilo sobre o própodo de suas patas locomotoras, formando um tipo de gancho apreensor, que o mantém seguro mesmo sob o forte impacto das ondas (Barros-Alves *et al.*, 2013). Neste sentido, ocorrem em densas populações nestas macroalgas (Giraldes *et al.*, 2015), sendo representados por ambos sexos e todos os grupos etários.

No que se refere a costa do Litoral Norte do Estado de São Paulo, esta apresenta geomorfologia intensamente recortada, formando diversas baías e enseadas que são circundadas por costões rochosos (Ab'Sáber, 1955), diferindo quanto a sua dinâmica hídrica (Miranda & Katsuragawa, 1991). Tais

características podem modular a riqueza e diversidade das comunidades locais (Coutinho, 2002; Coutinho *et al.*, 2016), tendo potencial para afetar a estrutura e dinâmica populacional de suas espécies. Desta forma, a caracterização destes processos naturais e a descrição de possíveis padrões podem ser ferramentas fundamentais ao gerenciamento costeiro aplicado à conservação ambiental.

Área de Estudo

O registro das variáveis físicas, geológicas e de dinâmica hídrica, foi realizado em quatro costões rochosos (Figura 1), pertencentes a duas áreas em estudo: **1) Baía do Flamengo**, compreendendo os costões do Lamberto (**LAM**: 23°29'48,8" S - 45°06'49,9" W) e do Perequê-Mirim (**PER**: 23°29'29,0" S - 45°06'12,4" W); e **2) Baía da Fortaleza**, representada pelos costões da Ponta da Fortaleza (**FOR**: 23°31'53,6" S - 45°09'41,2" W) e Domingas Dias (**DOM**: 23°30'18,6" S - 45°10'21,2" W). A distância linear entre as áreas variou de 1,6 a 9,2 km, enquanto que, em relação à linha de costa, distou de 3,1 a 30,0 km.

Ubatuba está inserida zoogeograficamente na Subprovíncia Sul Brasileira, pertencendo à Província das Índias Ocidentais, se estendendo do Paralelo 23°S ao 33°S, e correspondendo a zona de transição de águas quentes oriundas da Corrente do Brasil e águas frias vindas do Sul (Silva, 2008).

A presença da Serra do Mar, avançando muito sobre o mar em Ubatuba, confere a esse município uma linha de costa extremamente recortada, afeiçoada em pequenas baías limitadas por promontórios rochosos. Na base desses promontórios repousam os costões rochosos que, segundo Coutinho (2002), são os mais diversificados da costa paulista.

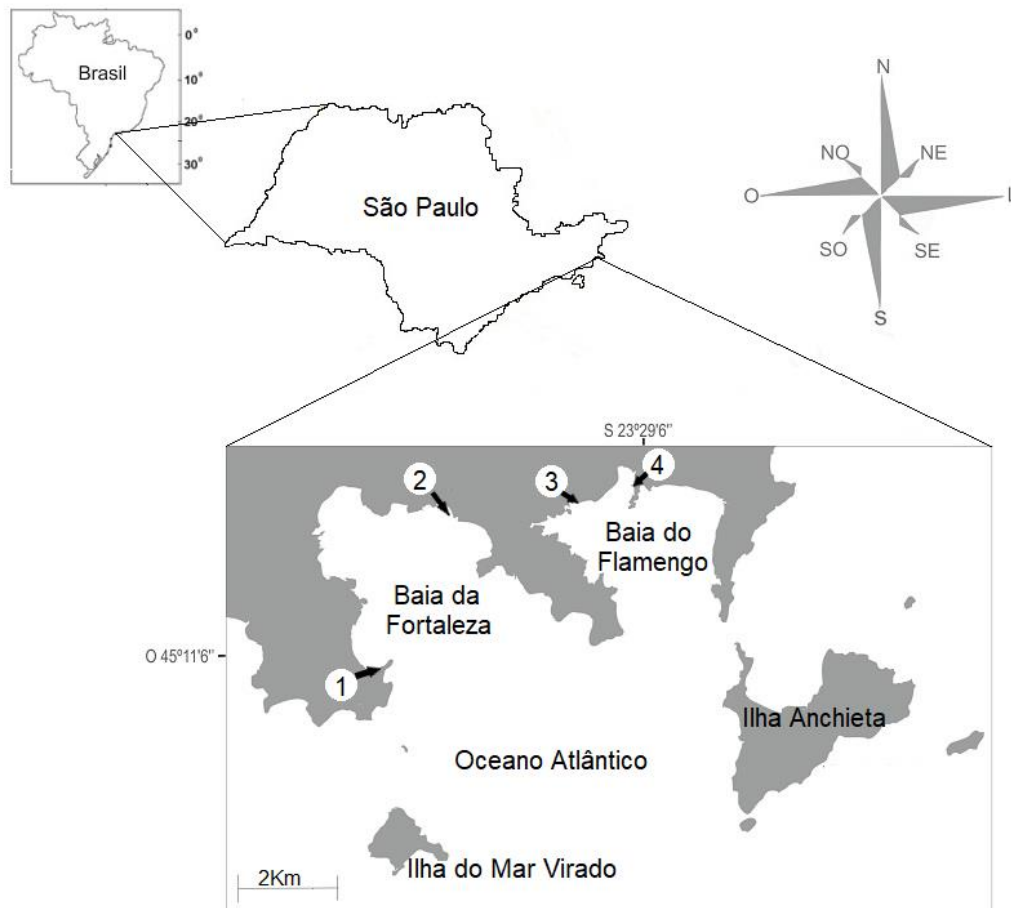


Figura 1. Localização dos quatro costões rochosos do litoral norte do Estado de São Paulo: Baía da Fortaleza (1, Ponta da Fortaleza; 2, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (3, Lamberto; 4, Perequê-Mirim). Fonte: Dados cartográficos Google 2018, MapLink. imagens Cnes/Spot, Digital Globe, Landsat, Terra Metrics.

Caracterização da Área de Estudo

A **Baía do Flamengo** possui formato trapezoidal em direção N-S, 18Km² de área, desembocadura de 2,3Km voltada ao S e profundidade máxima de 14m. Seu perfil é assimétrico, tendo em seu interior uma praia extensa (Praia da Enseada), além de duas pequenas reentrâncias denominadas “sacos” (Perequê-Mirim e Ribeira). As correntes marinhas que predominam na área têm sentido S-SE (Mahiques, 1992).

A Leste de sua desembocadura, ocorrem duas ilhas (Anchieta e Mar Virado), que tornam a Baía do Flamengo mais abrigada da penetração das ondas de direção S, SE e L. Trata-se, portanto, de um ambiente semiconfinado, com um padrão de circulação no sentido horário de correntes vindas do Sul (Silva, 2008). A drenagem local é constituída por pequenos cursos de água, tendo como o principal deles o Rio Perequê-Mirim, localizado na praia de mesmo nome (Lançone *et al.*, 2005).

A **Baía da Fortaleza** possui formato triangular, com área de 12Km², desembocadura medindo 5Km de largura em direção S-SE e profundidade máxima de 11m (Mahiques, 1992). Possui perfil simétrico, declividade suave, tornando-se mais estreita e rasa em direção ao continente, possuindo 12 pequenas praias delimitadas por costões rochosos (Silva, 2008). Além disso, a drenagem desta baía recebe a descarga do Rio Escuro, que é um dos mais volumosos da região (Silva, 2008). Segundo Mahiques (1992), este padrão de circulação é similar ao da Baía do Flamengo, embora menos complexo, devido à ausência da Ilha Anchieta junto a sua desembocadura, permitindo correntes de sentido S-SE.

Duas direções principais das ondas afetam a área, sendo as ondas provenientes do S-SE, associadas à passagem de frentes frias, enquanto aquelas provenientes de L-NE são geradas, principalmente, por ventos alísios e durante os períodos pós-frontais (Mahiques *et al.*, 1998).

Objetivos

Objetivos Gerais

Caracterizar quatro costões rochosos em duas baías de Ubatuba (Fortaleza e Flamengo), no Estado de São Paulo, quanto a sua geologia, geomorfologia e energia hídrica incidente, para avaliar sua relação com a biometria de algas do gênero *Sargassum*. e de parâmetros populacionais do caranguejo fital *Epialtus brasiliensis*.

Objetivos Específicos

- Caracterizar a geologia, geomorfologia e energia hídrica incidente em quatro costões rochosos de duas baías (Fortaleza e Flamengo), em Ubatuba (SP), verificando sua relação com aspectos bióticos relativos às frondes de *Sargassum*. e do caranguejo majídeo *E. brasiliensis* (**Capítulo 1**);
- Avaliar a biometria (tamanho) e densidade de *E. brasiliensis*, em relação às algas pardas do gênero *Sargassum* (**Capítulo 1**);
- Avaliar a estrutura populacional, estabelecer o tamanho de maturidade sexual morfológica e funcional de *E. brasiliensis*, assim como determinar a relação do peso pelo tamanho desta espécie e seus aspectos biológicos em relação ao fator de condição (**Capítulo 2**).

Capítulo 1

Caracterização Física de Costões Rochosos de Ubatuba (SP): Como a Geomorfologia e Energia Hídrica Incidente Alteram o Substrato e a Estrutura Populacional do Caranguejo do Fital *Epialtus brasiliensis*?

Resumo

Costões rochosos, são ecossistemas complexos que sofrem influência de diversas variáveis e processos, sendo extremamente relevantes ao estabelecimento de diversas espécies. Neste sentido, o presente estudo avalia aspectos da geologia, geomorfologia e energia hídrica em quatro costões rochosos de Ubatuba (SP), Litoral Norte do Estado de São Paulo (Brasil), verificando sua influência sobre parâmetros bióticos, representados por *Sargassum*. e caranguejo do fital, *E. brasiliensis*. Neste contexto, os costões rochosos foram caracterizados em sua extensão quanto a geologia, geomorfologia, declividade, complexidade e sombreamento, além da energia hídrica, neste caso empregando um modelo computacional SWAN. Além disso, foi avaliada a biometria (tamanho) e densidade de *E. brasiliensis*, em relação às algas pardas do gênero *Sargassum*. Para realização do trabalho, as amostras de *Sargassum*, foram obtidas mensalmente durante um ano (agosto/2011 a julho/2012), em dois períodos (diurno e noturno), em quatro costões rochosos do litoral de Ubatuba, SP. No contexto geológico geral, os costões estudados são formados por granitos compostos basicamente por quartzo, feldspato, moscovita e biotita, sendo amplamente diversificado quanto ao foliamento e fratura, variando sua forma, compreendendo desde paredes verticais a pequenos blocos encaixados. Os costões da Fortaleza e Lamberto foram similares quanto a declividade ($p=0,856$), com médias variando de 15 a 31°. Fortaleza e Domingas Dias foram os costões mais próximos quanto à complexidade ($p=0,476$), diferindo do costão do Lamberto, que foi o mais distinto em complexidade ($p=0,013$). A intensidade luminosa diferiu entre os costões ($p=0,000$), com similaridade entre Fortaleza e Domingas Dias ($p=0,802$). A energia das ondas diferiu de intensidade entre os costões ($p=0,045$). Durante o estudo, um total de 7.889 indivíduos de *E. brasiliensis* foram capturados (3.570 machos e 4.319 fêmeas), O tamanho dos exemplares (largura da carapaça) variou de 1,4 a 11,9 mm ($5,1\pm1,5$ mm) e a abundância total de *E. brasiliensis* apresentou assimetria positiva em todos os costões analisados. A densidade total dos caranguejos (ind./kg) não diferiu entre Baías ($F=2,71$; $p=0,106$) ou entre os costões ($F=0,99$; $p=0,400$), enquanto para LC houve diferenças entre os costões ($F=91,96$; $p=0,000$). O comprimento da alga (CA), indicou diferença significativa entre os costões ($F=51,33$; $p=0,000$). Os animais maiores (LC) foram encontrados no costão rochoso do Lamberto com o inverso ocorrendo no Perequê-Mirim, já para as algas, a maior média foi registrada no costão do Lamberto ($38,7\pm8,7$ cm), sendo menor para o costão da Domingas Dias ($12,7\pm2,5$ cm). As diferenças registradas entre os parâmetros analisados em *E. brasiliensis*, sugerem a influência do tamanho das frondes de *Sargassum*. em seu desenvolvimento e estabelecimento no habitat, uma vez que a complexidade do substrato (alga substrato) proporciona diferentes situações no assentamento e permanência em suas frondes. Os resultados obtidos neste estudo evidenciam uma proximidade dos costões tanto por fatores abióticos como pelos bióticos, com maior similaridade entre os costões de uma mesma baía (Baía da Fortaleza: Fortaleza e Domingas Dias; e Baía do Flamengo: Perequê-Mirim e Lamberto), bem como entre os dois embaixamentos.

Palavras-chave: complexidade, costão rochoso, densidade, exposição, Epialtidae.

1. Introdução

O litoral do Estado de São Paulo integra uma região geomorfológica compreendida entre o Cabo Frio (RJ) e o Cabo de Santa Marta (SC), sendo conhecida como Plataforma Continental Sudeste (Silva, 2008). A linha de costa tem orientação geral NE-SE, exceto as regiões situadas ao Sul de Cabo Frio (RJ), cuja orientação costeira é N-S.

O Litoral Norte do Estado de São Paulo, em particular, possui uma planície costeira restrita, algumas vezes inexistente, resultante do afogamento parcial dos esporões terminais da Serra do Mar (Ab'Saber, 1955). Esse perfil, confere, em especial no litoral Norte paulista, uma feição bastante recortada, onde são encontrados pequenos sacos, enseadas e baías, que propiciam o estabelecimento de costões rochosos. Assim, seus costões podem ser distintos quanto a geomorfologia, declividade, fragmentação e hidrodinâmica que apresentam, gerando diferentes níveis de complexidade à instalação dos organismos marinhos, especialmente no intertidal e infralitoral.

As primeiras descrições geomorfológicas da região de Ubatuba, foram feitas por Ab'Saber (1955), descrevendo terraços de abrasão marinha nos costões rochosos. Segundo Sonvesso (2007), em Ubatuba predominam escarpas festonadas, serras alongadas e morros isolados, apresentando declividades superiores a 15° e amplitudes com mais de 100 metros, que diferem das baixadas litorâneas, onde predominam relevos de agradação, tais como planícies costeiras, terraços marinhos e manguezais.

O conjunto litológico de Ubatuba é denominado Complexo Costeiro Cristalino, sendo composto por gnaisses e metassedimentos de alto grau

metamórfico, em níveis crustais profundos, alçados por processos tectônicos (Hasui *et al.*, 1994). Segundo o mesmo autor, encontram-se na região corpos intrusivos ou coberturas sedimentares recentes (fanerozóicas), representadas por granitóides, diques e soleiras (“sills”) de rochas intermediárias a ultrabásicas, compostas, principalmente, por diabásio e corpos intrusivos de rochas alcalinas. Outros conjuntos litológicos também são encontrados na região litorânea de Ubatuba, com rochas granitóides em pequenos corpos intrusivos e rochas intermediárias a ultrabásicas, compostas por diabásio e rochas alcalinas (Hasui *et al.*, 1994; Tominaga, 2007).

A composição mineralógica das diferentes litologias, bem como sua estrutura geológica, grau de intemperismo e energia hídrica incidente, são fatores que podem facilitar ou dificultar o assentamento de algumas espécies animais. Neste sentido, poucos estudos têm avaliado tais interações, especialmente em locais marcados por uma distinção tão expressiva destas feições, a exemplo do que ocorre no Litoral Norte do Estado de São Paulo. Na região costeira de Ubatuba, por exemplo, levantamentos oceanográficos realizados por Matsura (1986) e Castro Filho *et al.*, (1987) para as baías do Flamengo e Fortaleza, descreveram massas d’água distintas durante o inverno e verão, com uma atuação prevalente da Água Tropical (AT), que banha a costa brasileira, e trata da mistura de águas de origem marinha e continentais (Miranda & Katsuragawa, 1991). A região é banhada por águas que formam a Corrente do Brasil (CB), que é composta pelas massas de água que alcançam menores profundidades – Água Tropical (AT) e a Água Central do Atlântico Sul (ACAS) – que atuam desde a plataforma interna até porções oceânicas mais afastadas da

costa, e Água Costeira (AC), que banha a região costeira da área (Silveira *et al.*, 2000; Silva, 2008).

Os habitats costeiros localizados na área de transição entre os ambientes marinhos e continentais são dinâmicos, sendo resultado da interação de fatores hidrodinâmicos tais como marés, ondas e rios (Yu *et al.*, 2020). Esses ambientes que interagem com as ondas são propensos a distúrbios físicos, que promovem mudanças na diversidade e estrutura da comunidade (Bueno *et al.*, 2016), alterando as comunidades biológicas em costões rochosos. Estes organismos têm sua diversidade variando com a disponibilidade do habitat, e consequentemente, influenciando a distribuição, riqueza, densidade e biomassa dos organismos que ali vivem (Ballantine, 1961; Dalby *et al.*, 1978; Lewis, 1964, Stephenson & Stephenson 1973; Brehaut, 1982; Burrows *et al.*, 2008; Yu *et al.*, 2020). O efeito dessa exposição sobre os organismos vivos já foi revelado pela aplicação de alguns índices biológicos que consideraram a abundância dos táxons-chave (Burrows *et al.*, 2008). Com base nessa perspectiva, as populações de *Sargassum* formam densas coberturas na orla do infralitoral de ecossistemas costeiros, sendo este gênero considerado um dos mais abundantes e importantes em regiões tropicais e subtropicais (Nizamuddin, 1970; Széchy & Paula, 2000; Coimbra, 2006). Portanto, é importante ressaltar que as frondes dessas macroalgas oferecem substrato para diversas espécies animais, sendo utilizadas como abrigo, proteção e, até mesmo, como recurso alimentar para diversas espécies (Coimbra, 1998; Coimbra & Berchez, 2000; Guilardi *et al.*, 2006; Paula & Eston, 1987).

A forma e a estrutura do talo de *Sargassum* disponibilizam substrato para outras espécies de algas, aumentando o número de microhabitats e sua

complexidade estrutural, assim, estruturas altamente complexas fornecem mais espaço para habitação permitindo o aumento da abundância e da biodiversidade (Veras *et al.*, 2020; Yu *et al.*, 2020). Tal fato favorece a colonização e recrutamento por diversos invertebrados marinhos, tais como hidrozoários, briozoários, moluscos (bivalvos e gastrópodos), crustáceos (copépodos, anfípodos, isópodos e decápodos), além de alguns peixes (gobiídeos) (Dubiaski-Silva & Masunari, 1995; Haddad & Chiaverini, 2000; Széchy *et al.*, 2001).

Todas essas características associadas à complexidade do habitat (geomorfologia e alga substrato) e a energia das ondas, podem ser um fator explicativo importante da ocorrência de determinadas espécies em um costão rochoso. Neste contexto, o conhecimento da geomorfologia e da hidrodinâmica local é de suma importância, possibilitando inferências sobre aspectos populacionais de *E. brasiliensis* e das diversas espécies que colonizam os costões.

2. Objetivo

Caracterizar a geologia, geomorfologia e energia hídrica incidente em quatro costões rochosos de duas baías (Fortaleza e Flamengo), em Ubatuba (SP), verificando sua influência no comprimento das frondes de *Sargassum*. e na densidade do caranguejo majídeo *E. brasiliensis*.

3. Hipóteses

H₁: Costões rochosos com maior complexidade geomorfológica possibilitam o maior desenvolvimento das frondes de *Sargassum spp.*;

H₂: Costões rochosos submetidos a uma maior energia hídrica incidente, geram impacto negativo no tamanho das frondes de *Sargassum spp.*;

H₃: Frondes de *Sargassum spp.* de menor porte, não promovem diferença em tamanho do caranguejo *Epialtus brasiliensis*.

4. Materiais e Métodos

4.1. Caracterização Física dos Costões Rochosos

Os costões rochosos em estudo (vide figura 1 do item “Área de Estudo”: pág. 07), foram caracterizados quanto a sua geologia, geomorfologia, declividade e sombreamento, com a finalidade de explicar possíveis distinções que justifiquem o tamanho (LC, largura de carapaça) e estrutura populacional (densidade) de *E. brasiliensis*, bem como demonstrar possíveis influências no desenvolvimento do *Sargassum*, conforme será apresentado mais à frente.

Em relação à geologia, foi avaliado o tipo rochoso de cada costão, bem como a textura e estruturação geológica, com base nos dados da CPRM (1999), segundo Moraes *et al.* (1999). Os costões rochosos também foram categorizados quanto a sua morfologia, conforme determinado por Hassui *et al.* (1994) e Sonvesso (2007), sendo classificados segundo Woodroffe (2002).

A declividade de cada costão foi registrada com um clinômetro digital (em graus), com transecções posicionadas perpendicularmente ao nível d'água, onde a declividade foi registrada, cujo número variou em cada costão rochoso (entre 20 e 40m), nas zonas supra, meso e infralitoral. Em seguida, para uma melhor representação da declividade em cada costão, seu cálculo foi obtido pela melhor medida de tendência central (vide item “Análises Estatísticas”). Para uma caracterização mais abrangente, cada costão rochoso foi dividido em trechos, em função de sua extensão, variando nas diferentes baías e costões (trechos/extensão), conforme seguem: **1) Baía do Flamengo** (PER, Perequê-Mirim: 7/150m; LAM, Lamberto: 10/210m); e **2) Baía da Fortaleza** (FOR, Fortaleza: 12/450m; e DOM, Domingas Dias: 9/250m).

Além disso, também foi realizada uma caracterização quanto ao nível de complexidade nas transecções, com classificação segundo três níveis categóricos, baseados na descrição da SIGEP/CPRM (2019), a saber: **1) Baixa Complexidade**, quando composto por blocos grandes ($>2,5\text{m}$) e plataformas de abrasão marinha (mergulhantes); **2) Média Complexidade**, na existência de fraturas e falhas, blocos médios ($<2,5\text{m}$) e matacões; e **3) Alta Complexidade**, quando encontrados desde deslocamentos, blocos pequenos, até matacões e seixos. Nas mesmas transecções, em cada costão rochoso, também foi avaliado o sombreamento pela vegetação arbórea, com observações sempre registradas às 12:00 horas, segundo três níveis: **1) Sombreado**, quando 100% da transecção esteve sombreada (zonas supra, meso e infralitoralânea); **2) Parcialmente Sombreado**, com 30-70% de sombreamento pela vegetação arbórea marginal; e **3) Exposto**, quando toda a transecção se encontrava exposta à radiação solar.

4.2. Energia das Ondas

Para a atribuição dos valores de energia nos costões rochosos, empregou-se o modelo computacional de ondas *SWAN*, desenvolvido pela “Delft University of Technology” (Holanda), que resolve a propagação das ondas de gravidade superficiais no oceano, considerando as modificações ocorrentes ao atingirem as regiões costeiras. O modelo *SWAN* (versão 41.31/2018) utiliza a equação do balanço de energia sugerida por Booij *et al.* (1999), complementada por Allard *et al.* (2002).

A grade computacional compreendeu as duas baías e os costões rochosos em estudo, representando as feições fisiográficas da recortada linha

de costa do Litoral Norte do Estado de São Paulo, com batimetria diferenciada (Figura 1). A resolução da grade foi de 25 m em direção Norte-Sul e de 3,5 m em Leste-Oeste. Dessa forma, o modelo foi capaz de representar a propagação das ondas, diferenciando adequadamente as características individuais dos pontos considerados, em relação à exposição por ação das ondas.

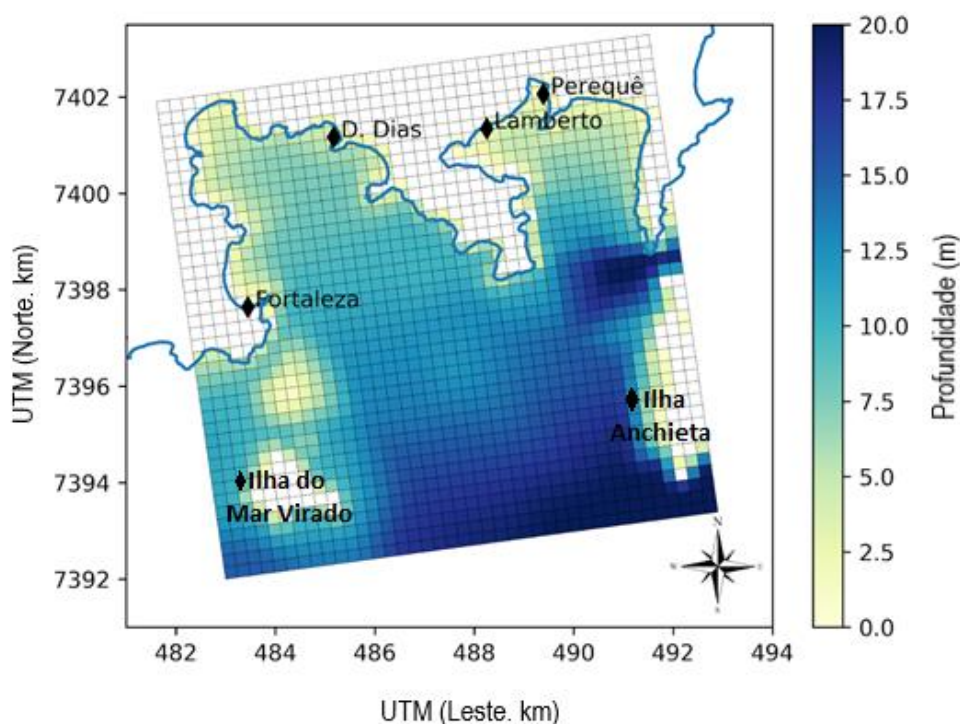


Figura 1. Grade computacional e batimétrica (metros), obtida com o modelo de ondas SWAN, para a Baía do Flamengo (Lamberto e Perequê-Mirim) e Baía da Fortaleza (Domingas Dias e Fortaleza), localizadas em Ubatuba, SP, Brasil. As coordenadas geográficas estão expressas em UTM (Universal Transversa de Mercator).

A resolução dos elementos da grade foi subamostrada em escala 1:10, para uma melhor visualização, haja vista a resolução original de 25×3,5m (Norte-Sul × Leste-Oeste). Seus contornos alinham-se à orientação da rosa-dos-ventos, sendo completamente fechado em direção Norte (terra) e completamente aberto ao Sul (água).

As condições de contorno foram também provenientes da análise climatológica dos dados, por reanálise pelo modelo *WAVEWATCH III*, para o

período entre janeiro/2013 e julho/2015 (The Wavewatch III, 2019). Os dados obtidos da reanálise foram classificados por um histograma tridimensional, sendo retidas as três ocorrências mais significativas para cada estação climática (Tabela I). Posteriormente, cada caso foi resolvido pelo modelo e os resultados ponderados segundo suas respectivas ocorrências.

Tabela I. Dados espectrais verificados em cada estação climática, utilizados como forçantes nos contornos das duas baías de Ubatuba, SP, Brasil.

Ocorrências Climáticas	Hs (m)	Dir (graus)	Tp (s)	Ocorrência (%)
Verão 1	1,3	70	10,5	71,0
Verão 2	1,4	135	9,5	25,0
Verão 3	1,5	200	12,0	4,0
Outono 1	1,5	70	9,5	37,9
Outono 2	1,8	135	10,0	32,6
Outono 3	1,8	200	9,5	21,4
Inverno 1	1,7	135	9,0	42,0
Inverno 2	1,3	70	9,0	27,0
Inverno 3	1,8	200	9,5	18,1
Primavera 1	1,5	70	9,8	51,2
Primavera 2	1,5	135	9,8	40,0
Primavera 3	1,8	200	9,5	6,4

Hs, amplitude da onda significativa; Dir, direção de propagação em graus; e Tp, período.

Os costões rochosos também foram classificados segundo seu nível de exposição às ondas, com base nos resultados obtidos pelo modelo computacional SWAN, sendo representado por três diferentes níveis categóricos: **1) Abrigado**, quando a energia das ondas for $< 0,10 \text{ W/m}^2$; **2) Moderadamente Exposto**, na existência de uma variação entre $0,10$ a $0,19 \text{ W/m}^2$; e **3) Exposto**, quando a energia das ondas for $\geq 0,20 \text{ W/m}^2$.

4.3. Amostragem e Processamento: Caranguejos e Algas

As amostras de *Sargassum* (Figura 2-A), foram obtidas mensalmente, durante um ano (agosto/2011 a julho/2012), em dois períodos distintos (diurno e noturno), nos quatro costões rochosos do litoral de Ubatuba, SP (Brasil), a saber: Baía do Flamengo (LAM: Lamberto e PER: Perequê-Mirim) e Baía da Fortaleza (FOR: Fortaleza e DOM: Domingas Dias). Em cada costão foram selecionados três pontos equidistantes (réplicas), sendo dois deles próximos às extremidades, e outro intermediário, nos quais foram removidos 1kg de matriz biogênica (macroalgas do gênero *Sargassum*). As amostras de algas compreenderam frondes inteiras, colhidas desde seu ponto de fixação ao substrato rochoso, totalizando 3kg/costão. As amostras foram reservadas em sacos plásticos etiquetados e mantidos em caixas térmicas, para posterior congelamento em freezer até o momento das análises.

Após o descongelamento à temperatura ambiente, cada amostra de algas teve suas frondes vigorosamente agitadas em um balde com água doce (10L), para a remoção da fauna fital, que foi obtida por filtragem em peneira (malha 250µm) e reservada para quantificação do número de exemplares de caranguejos. Cada fronde de alga foi então seca por compressão com papel filtro absorvente, com posterior registro de seu peso úmido (PE) em balança digital de precisão (0,001g). Esta variável foi empregada para análise da biomassa úmida das algas em cada costão, assim como para o cálculo da densidade total de caranguejos por peso desta macroalga (ind./kg). Para isso, os caranguejos da espécie em questão, oriundos de cada réplica de algas, foram devidamente ensacados, etiquetados (local, mês e ano) e novamente congelados.

Os caranguejos de cada amostra foram colocados em placa de Petri para sua identificação segundo seus principais caracteres diagnósticos (vide Melo, 1996; Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009; Tamburus & Mantelatto, 2016), reservando aqueles de *E. brasiliensis* (Figura 2-B), para posterior análise. Nesta ocasião, os exemplares foram sexados (morfologia do abdome e contagem do número de pleópodos) e analisados biometricamente: largura da carapaça (LC), utilizando o sistema de análise de imagens Zeiss® (KS-300®), com precisão de 0,01mm; e peso úmido (PE), registrado em balança digital analítica, com precisão 0,0001g.

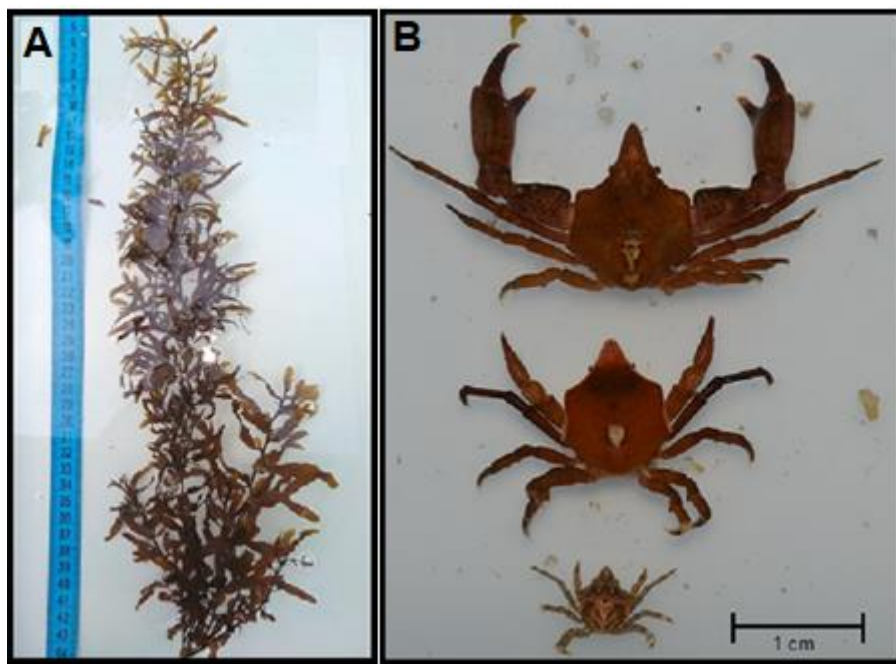


Figura 2. Fronde da macroalga parda do gênero *Sargassum*. **(A)** e exemplares de *E. brasiliensis* **(B)**, nos diferentes morfotipos (superior: macho adulto; intermediário: fêmea adulta; e inferior: jovem). Foto: Leticia Vilano.

A biometria das macroalgas do gênero *Sargassum* foi realizada em cada costão rochoso em agosto/2012, com base na obtenção de amostras aleatórias de 10 frondes/costão. Estas foram medidas (CA, comprimento total), com uma

fita métrica (em milímetros) e pesadas (PA, peso úmido), com uma balança de precisão (0,01g). Posteriormente, em laboratório, as amostras de cada costão foram desidratadas em estufa de circulação forçada (24h, por 60°C), até a obtenção de peso constante. Estas variáveis foram submetidas a testes estatísticos, para a verificação da melhor medida de tendência central (média ou mediana), para seu confronto entre os costões rochosos.

Em cada costão rochosos também foi estabelecida a abundância absoluta de *E. brasiliensis* nas amostras de algas, nas triplicatas mensais durante o período anual em estudo, com os resultados expressos pelo número de espécimes de *E. brasiliensis* por quilograma de algas (ind./kg). Estes dados foram utilizados para caracterizar o potencial de recrutamento em cada costão, sendo a melhor medida de tendência central (média ou mediana) confrontada por testes específicos (paramétricos e não paramétricos, respectivamente). Além disso, o mesmo procedimento foi adotado para caracterizar as diferenças de tamanho (LC) e peso (PE) do caranguejo entre os costões, permitindo avaliar aqueles onde ocorreram o maior crescimento somático ou em peso.

Os indivíduos de *E. brasiliensis* foram agrupados em doze classes de tamanho de 1mm LC, variando de 0-1 a 11-12mm LC, com a estrutura da população (por costão rochoso e baía) sendo representada pelo histograma resultante do número total de indivíduos em cada classe de tamanho. A curva estabelecida pela estrutura populacional foi avaliada quanto a assimetria (sk), calculada segundo Sokal & Rohlf (1995), a partir de Doane & Seward (2011), Senger (2013) e Mardia (1970), pela equação: $sk = n * M_3 / [(n-1) * (n-2) * \sigma^3]$, onde: $M_3 = S(x_i - \bar{x})^3$; S = somatório; x_i = i-ésimo valor; $\bar{x}$ = média aritmética; n = número de amostras; e σ^3 = desvio padrão da média. A curva gerada

apresentará distribuição simétrica (equilíbrio entre jovens e adultos) quando o valor estiver no intervalo $-0,5 \leq sk \leq 0,5$, enquanto fora desse intervalo ela será assimétrica (assimétrica positiva: $sk > 0,5$; e assimétrica negativa: $sk < -0,5$). Além disso, a assimetria poderá ser classificada como moderada (negativa, $-1 < sk < -0,5$; ou positiva, $0,5 < sk < 1$) ou elevada (negativa, $sk \leq -1$; ou positiva, $sk \geq 1$), segundo Wegner (2010).

4.4. Análises Estatísticas

Todos os parâmetros abióticos foram analisados quanto a normalidade (SW, Shapiro-Wilk) e igualdade de variâncias (L, Levene). Variáveis com distribuição normal e homocedásticas tiveram suas médias comparadas entre os costões rochosos por Análise de Variância (ANOVA), enquanto que, ao contrário, os dados foram submetidos a um teste não paramétrico (KW, Kruskal-Wallis), com suas medianas sendo então confrontadas (Sokal & Rohlf, 1995). Todos os procedimentos estatísticos foram empregados ao nível de 5% de significância.

Todas as variáveis abióticas obtidas nos costões rochosos tiveram suas respectivas medidas de tendência central submetidas a uma análise de agrupamento hierárquico (*Cluster Analysis*). Os dados foram dispostos sob a forma de uma matriz (modo "R"), considerando os quatro costões (linhas) pelos respectivos parâmetros (colunas). Como os parâmetros abióticos registrados possuem unidades de medida distintas, foram inicialmente padronizados $[\ln(x+1)]$, com análise realizada com o programa PAST V. 2.16 (Hammer *et al.*, 2001). Para este fim, foram criadas duas matrizes analíticas, uma delas abiótica (4x4), referente aos quatro costões rochosos vs. quatro parâmetros abióticos

(declividade, complexidade, sombreamento e energia hídrica incidente) e outra biótica (4x3), referente aos mesmos quatro costões vs. três parâmetros bióticos (comprimento da alga, largura da carapaça e densidade total de caranguejos). Cada uma destas matrizes foi submetida a análise de agrupamento, via algoritmo “single linkage” e com uso da correlação como medida de similaridade. Em cada caso, a fidedignidade do agrupamento apresentado foi dada pelo coeficiente de correlação cofenética (ccc) (Rohlf & Fisher, 1968), devendo, para isso, assumir valores de $ccc \geq 0,80$. Os dendogramas (abiótico e biótico), resultantes dessas análises de agrupamento, foram confrontados visualmente para verificar sua compatibilidade.

Os parâmetros abióticos e bióticos de cada costão rochoso foram combinados em uma única matriz (4x7) e submetidos a uma análise de componentes principais (PCA), pelos pacotes “FactoMineR” e “factoextra”, *em ambiente “R” Versão 3.6.2 (R Core Team, 2020)*. Assim, foram obtidas as duas componentes principais, cujo somatório compreende o maior percentual explicativo da variância obtida, assim como os vetores relativos a cada um dos parâmetros anteriormente citados. A correlação entre cada variável e a componente principal foi usada como coordenada do parâmetro (variável sobre a componente principal).

5. Resultados

5.1. Caracterização Física dos Costões Rochosos

Na região de Ubatuba (SP) são encontrados dois tipos de rochas granitóides, uma pouco foliada, de formação pós-cinemática, e granitos foliados pré-cinemáticos. No primeiro grupo destacam-se as rochas charnockíticas, que compreendem os biotita granitos rosados com hornblenda, os muscovita-biotita granitos e os biotita porfiríticos com hornblenda (CPRM, 1999) (Figura 3-A). No segundo grupo estão os muscovita-biotita granitos, biotita granitos porfiríticos e granitos leucocráticos, com granada mais deformados (Figura 3-B).

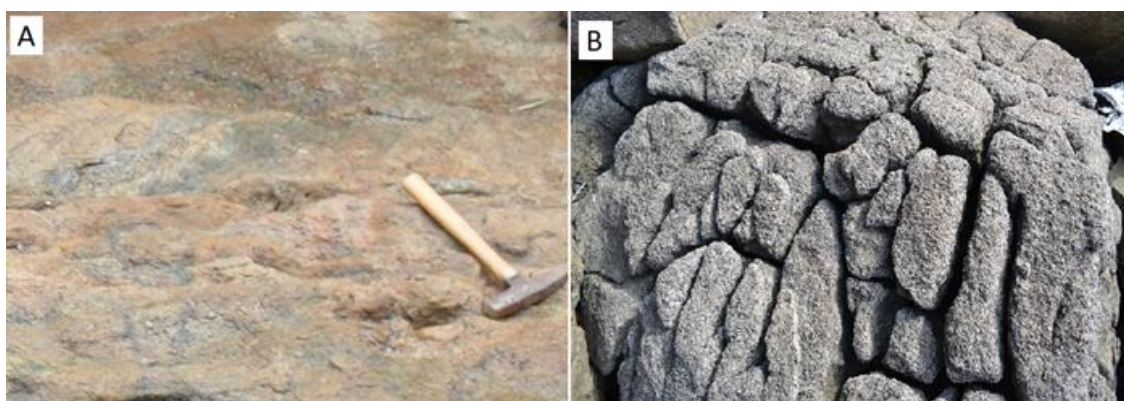


Figura 3. Tipos de rocha dos costões rochosos estudados. **(A)** Biotita granito rosado com pouca foliação; e **(B)** Biotita granito porfiríticos com alto grau de faturamento. Foto: Wagner Vilano.

Em relação à geologia e geomorfologia, os costões rochosos podem ser caracterizados da seguinte forma:

Costão da Fortaleza: É o costão rochoso mais extenso (450 m) e litologicamente mais homogêneo (biotita granito porfiroblástico muito rugoso), imerso com megacristais de feldspato potássico e restos de gnaisses (Figura

4.1-A). Apresenta grande variedade de formas, compostas por afloramentos com menor declividade (18°) (Tabela II), em plataformas de abrasão marinha, com grandes blocos e matacões irregulares quanto ao tamanho, sendo formado a partir de diversas fraturas verticais e subverticais, que orientam a desagregação da maioria desses blocos (Figura 4.1-B, C). Este costão é totalmente exposto à luminosidade (nível 3).

Costão da Domingas Dias: Apresenta extensão intermediária (250 m) em relação aos demais costões, com litologia pouco variável (biotita-granito equigranular), textura média e intrusões de diques diabásios (Figura 4.2-A). Em relação aos demais apresenta uma maior declividade (31°) (Tabela II), além de ser totalmente exposto à radiação solar (nível 3). Possui poucas fraturas, exceto em sua parte mais distal, que difere geomorfologicamente pelo predomínio de grandes blocos rolados, afloramentos naturais com vertentes íngremes (mergulhantes) e poucas áreas com matacões (Figura 4.2-B, C).

Costão do Perequê-Mirim: É o costão rochoso com menor extensão (150 m) entre os demais estudados, bem como aquele mais sujeito à intervenção humana (p. ex., construção de uma escada em concreto, para acesso dos moradores ao mar). É constituído por granitos róseos, porfiroblásticos, muito anisotrópicos e foliados, apresentando textura rugosa (Figura 4.3-A). Sua declividade foi intermediária (24°) (Tabela II), sendo parcialmente exposto à radiação solar (nível 2), compreendendo blocos de tamanho irregular (pequeno a médio), distribuídos por toda sua extensão, exceto na porção distal, onde

ocorre uma plataforma de abrasão marinha em rampa, com muitas fraturas (Figura 4.3-B, C).

Costão do Lamberto: Outro costão rochoso com extensão intermediária (210 m), apresentando intensa alteração antrópica (p. ex., construção de uma rodovia e marina ao longo de sua região superior). Apresenta declividade reduzida (15°) (Tabela II), sendo parcialmente exposto à radiação solar (nível 2), guardando similaridade litológica com o costão do Perequê-Mirim (biotita-granito equigranular, de textura média e grossa) (Figura 4.4-A), sendo constituído por blocos irregulares, distribuídos ao longo de sua extensão, sendo dois deles rolados e de grande porte (Figura 4.4-B, C).

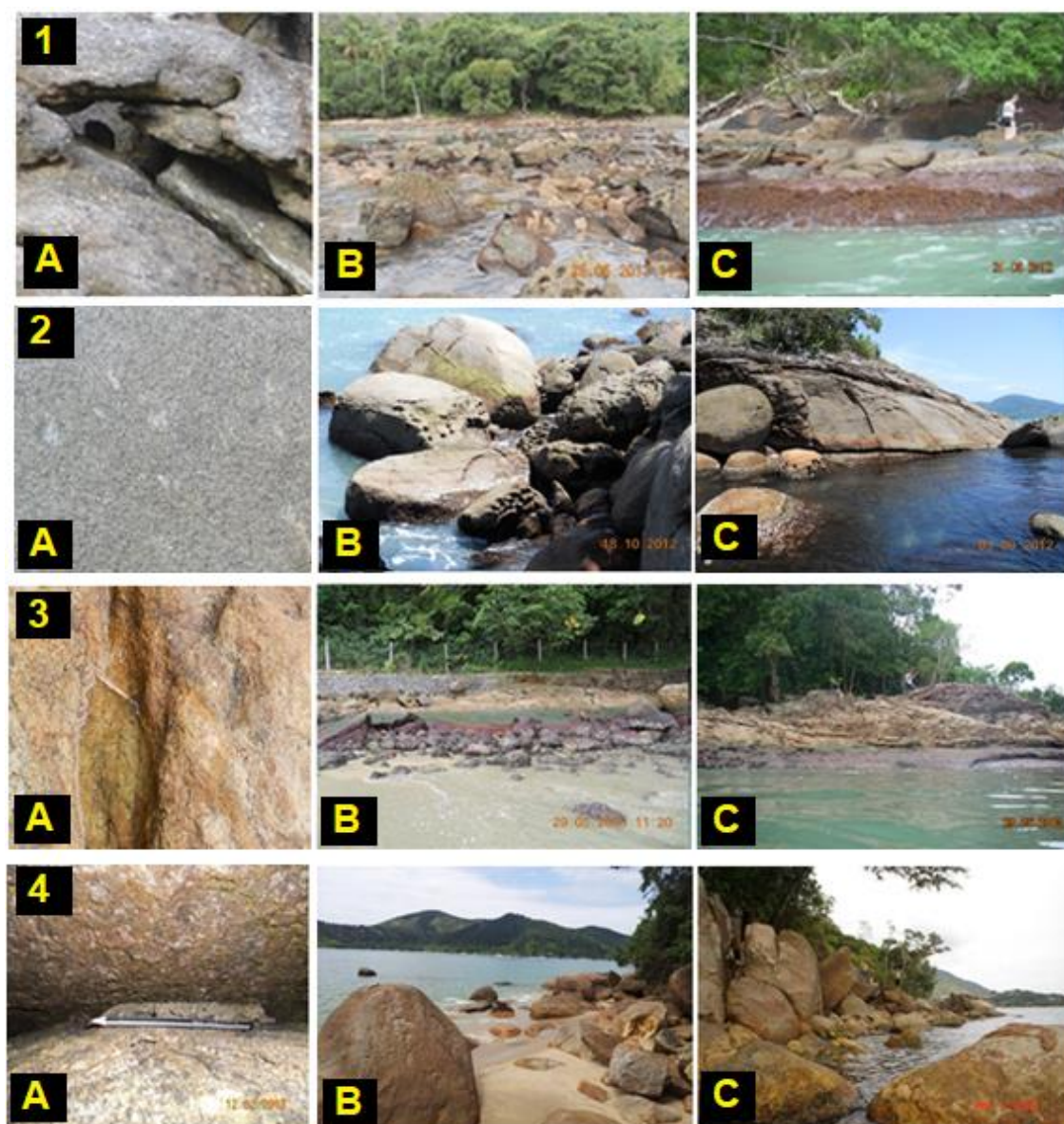


Figura 4. (1) Costão da Fortaleza: Tipo de rocha e morfologia com (1.A) detalhe da rocha evidenciando a rugosidade e textura grossa; (1.B) matacões e blocos médios; e (1.C) plataforma de abrasão marinha. **(2) Costão da Domingas Dias:** Tipo de rocha e morfologia com (2.A) detalhe da rocha evidenciando a textura lisa; (2.B) blocos rolados grandes; e (2.C) plataforma mergulhante (afloramentos). **(3) Costão do Perequê-Mirim:** Tipo de rocha e morfologia com (3.A) detalhe da rocha evidenciando a textura rugosa média; (3.B) blocos irregulares e matacões; e (3.C) plataforma de abrasão marinha (rampa). **(4) Costão do Lamberto:** Tipo de rocha e morfologia encontrado no (4.A) detalhe da rocha evidenciando a textura média e grossa; (4.B) blocos irregulares (pequenos e médios), matacões; e (4.C) Blocos irregulares grandes e médios. Foto: Wagner Vilano.

5.2. Declividade, Complexidade, Sombreamento e Energia Hídrica

A declividade diferiu entre alguns dos costões rochosos ($F=5,77$; $p=0,003$), com menores médias e similaridade entre Fortaleza e Lamberto (18° , respectivamente; $p=0,856$) (Tabela II e Figura 5-A), diferindo significativamente da maior declividade (31°) ocorrida no costão da Domingas Dias ($0,004 \leq p \leq 0,025$). A declividade média no costão do Perequê-Mirim (24°) apresentou diferença em relação à dos demais costões ($0,241 \leq p \leq 0,601$), tendo em vista o maior coeficiente de variação (58%) obtido (Tabela II) (Figura 5-A).

Tabela II. Extensão dos quatro costões rochosos (FOR, Fortaleza; DOM, Domingas Dias; PER, Perequê-Mirim; LAM, Lamberto), com a sua divisão acompanhado do número de transecções e a respectiva distância entre eles.

Costão	Extensão (m)	Transecções		Declividade (graus)			
		Número	Distância entre transecções (m)	Mín.	Máx.	$\bar{x} \pm s$	CV (%)
FOR	450	12	37	12	24	18 ± 5	a*
DOM	250	9	28	20	56	31 ± 12	b
PER	150	7	21	8	45	24 ± 14	ab
LAM	210	10	21	10	23	15 ± 5	a

$\bar{x}$, média; s , desvio padrão; CV%, coeficiente de variação em porcentagem. * Médias de declividade acompanhadas de letras distintas, diferiram estatisticamente entre si ($P < 0,05$).

O nível de complexidade também diferiu entre alguns dos costões rochosos ($F=8,41$; $p=0,000$), ocorrendo menores médias e similaridade entre Fortaleza e Domingas Dias (1,3 e 1,8, respectivamente; $p=0,476$) (Figura 5-B), diferindo significativamente do costão de maior complexidade (3,0), que caracterizou o costão do Lamberto ($0,001 \leq p \leq 0,013$). A complexidade média no

costão do Perequê-Mirim (2,2) apresentou diferença em relação à dos demais costões ($0,101 \leq p \leq 0,764$).

O sombreamento diferiu entre grande parte dos costões rochosos ($F=14,43$; $p=0,000$), mas com similaridade entre Fortaleza e Domingas Dias ($p=0,802$), que foram os mais expostos (2,8 e 3,0, respectivamente), diferindo significativamente do que ocorreu no costão do Perequê-Mirim e Lamberto ($0,000 \leq p \leq 0,034$), onde foram registradas as menores médias de exposição (1,3 e 2,0, respectivamente) (Figura 5-C).

A energia das ondas não diferiu de intensidade entre as duas baías ($F=0,018$; $P=0,089$) ou entre as estações climáticas ($F=3,218$; $p=0,061$), mas diferiu entre os costões rochosos estudados ($F=3,62$; $p=0,045$) (Figura 5-D). A maior média de energia foi registrada no costão da Fortaleza ($0,195 \pm 0,026$ W/m²), sendo 1,7 vezes superior à do costão Domingas Dias ($0,112 \pm 0,048$ W/m²), onde ocorreu a menor energia incidente ($p=0,083$), ambas não contrastando dos costões do Perequê-Mirim ($0,122 \pm 0,045$ W/m²) e Lamberto ($0,180 \pm 0,050$ W/m²), que foram similares entre si (Figura 5-D). Na Baía da Fortaleza, o costão da Fortaleza mostrou um maior grau de exposição às ondas, enquanto que o costão Domingas Dias foi moderadamente exposto. Na Baía do Flamengo, por sua vez, os dois costões (Perequê-Mirim e Lamberto) foram moderadamente expostos (Figura 5-D).

O costão da Fortaleza, além da maior energia, foi o que apresentou a menor variação ao longo das estações climáticas (13,6%), ocorrendo o inverso no costão da Domingas Dias e Perequê-Mirim, onde ambos obtiveram a menor energia e maior variação sazonal (40,6 e 38% respectivamente) (Figura 6).

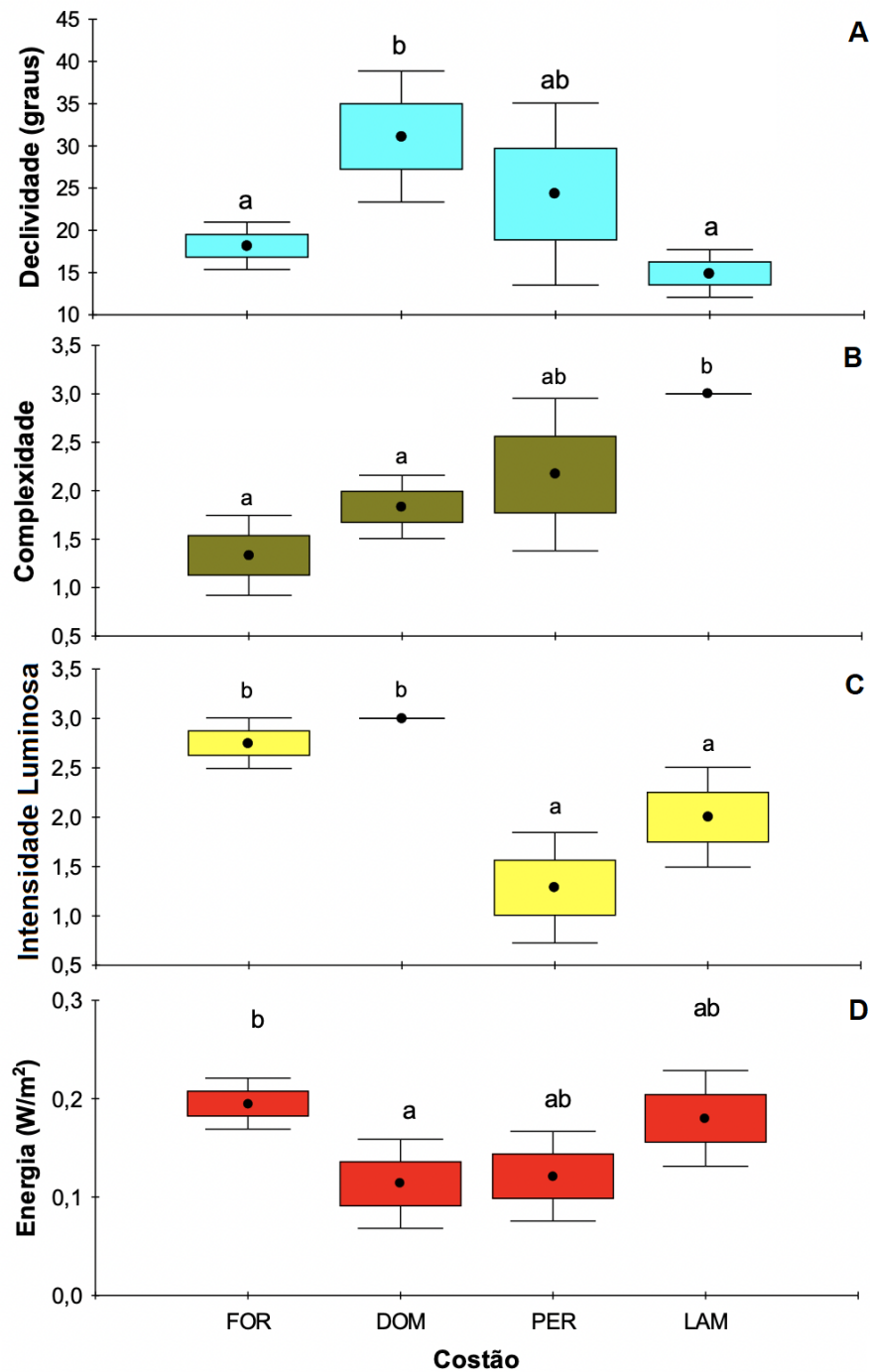


Figura 5. Gráfico de caixas envolvendo os parâmetros abióticos (**A**, declividade; **B**, complexidade; **C**, sombreamento; e **D**, energia), nos costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP), Brasil: **Baía da Fortaleza** (FOR, Fortaleza; e DOM, Domingas Dias) e **Baía do Flamengo** (PER, Perequê-Mirim; e LAM, Lambertito). Onde: ponto, média; caixa, desvio padrão; linhas verticais, intervalo de confiança da média a 5%. Sendo que médias de um mesmo parâmetro abiótico, associadas a letras distintas, diferiram significativamente entre os costões avaliados ($P < 0,05$).

Durante o verão, a Baía da Fortaleza foi caracterizada pela maior energia, havendo redução nas demais estações climáticas, enquanto na Baía do Flamengo a energia apresentou maior homogeneidade sazonal (Figura 6).

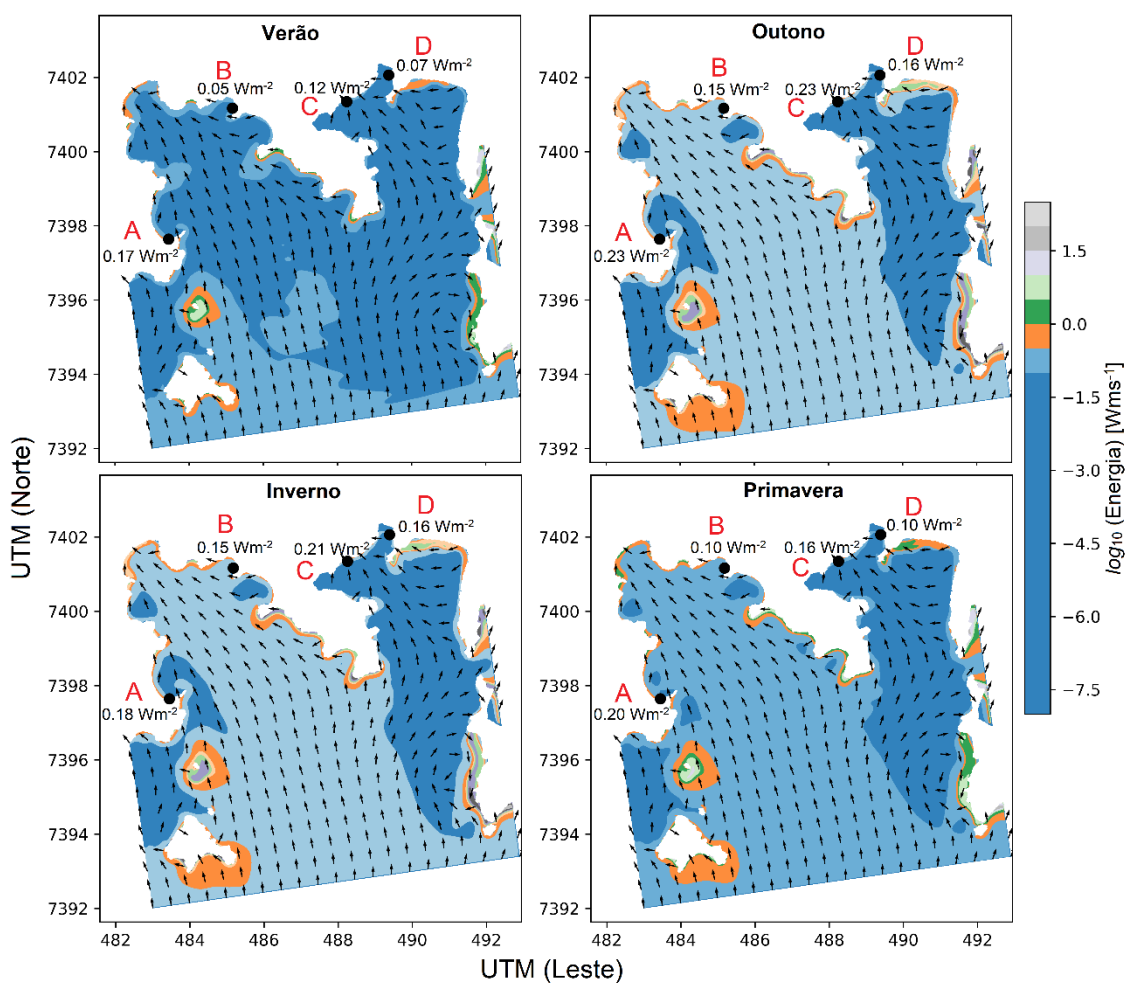


Figura 6. Energia hídrica (W/m^2) obtida por intermédio do modelo de ondas gerado nas estações climáticas nos costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP): Baía da Fortaleza (A: Fortaleza; e B: Domingas Dias) e Baía do Flamengo (C: Perequê-Mirim e D: Lamberto). As coordenadas geográficas estão expressas em UTM (Universal Transversa de Mercator).

5.3. Abundância Absoluta de Caranguejos

Durante o ano em estudo foram obtidos 7.889 indivíduos de *E. brasiliensis* nas frondes de *Sargassum*, compreendendo 3.570 machos (45,3%) e 4.319 fêmeas (54,7%). Na Baía do Flamengo ocorreu o maior registro de exemplares de *E. brasiliensis* (n=4.889), contrastando com a abundância na Baía da Fortaleza, que foi 38,6% inferior (n=3.000). A distribuição dos exemplares de *E. brasiliensis* nos costões rochosos seguiu a seguinte hierarquia de abundância: Lamberto (n=2.880=36,5%) > Perequê-Mirim (n=2.018=25,6%) > Domingas Dias (n=1.667=21,1%) > Fortaleza (n=1.324=16,8%) (Figura 7).

Em relação à distribuição dos indivíduos em classes de tamanho, o menor exemplar registrado foi um macho medindo 1,5mm LC com uma maior quantidade de recrutas entre as classes de 1 a 5 mm LC, indistintamente nos quatro costões. O costão do Perequê-Mirim se destacou pelo maior número de indivíduos (3 a 4mm LC), enquanto no costão do Lamberto foi registrada uma maior abundância entre 6 a 7mm LC (Figura 7).

A distribuição de *E. brasiliensis* foi assimétrica em todos os costões analisados (Figura 7). A ocorrência de uma maior abundância de indivíduos com menor porte nos costões da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias), confirma uma assimetria positiva moderada (sk: 0,601 e 0,719, respectivamente), o mesmo ocorrendo no costão do Lamberto (Baía do Flamengo) (sk=0,624). Somente o costão do Perequê-Mirim (Baía do Flamengo)

diferiu dos demais analisados, também com uma assimetria positiva, porém elevada ($sk=1,063$), evidenciando um maior número de recrutas.

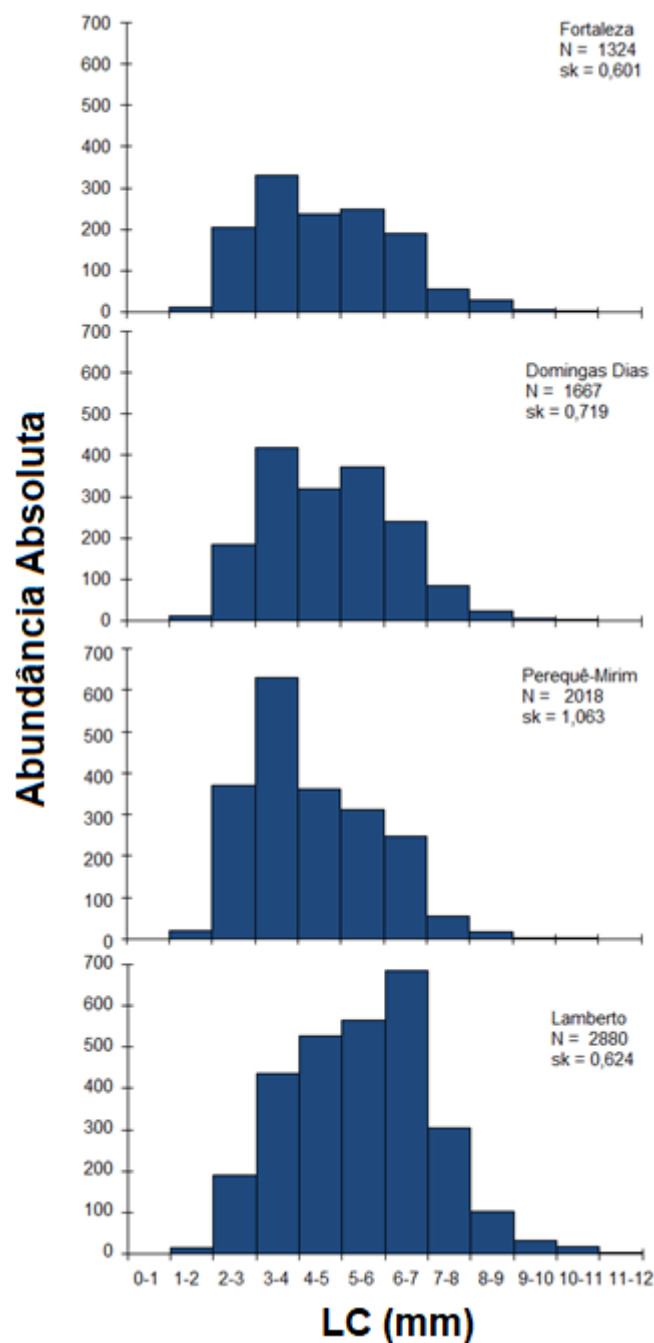


Figura 7. Abundância absoluta (machos e fêmeas) de *E. brasiliensis* distribuída em classes de tamanho (1mm LC), nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto). Onde: LC, largura da carapaça (em milímetros); N, número de indivíduos; e sk, valor de simetria da curva gerada pela abundância de indivíduos nas classes de tamanho.

A abundância total dos caranguejos (ind./kg) não diferiu entre as duas baías (F=2,708; $p=0,106$), entre os costões analisados (F=0,999; $p=0,402$), como também entre os sexos: machos (F=0,962; $p=0,419$); e fêmeas (F=1,81; $p=0,159$) (Figura 8-A).

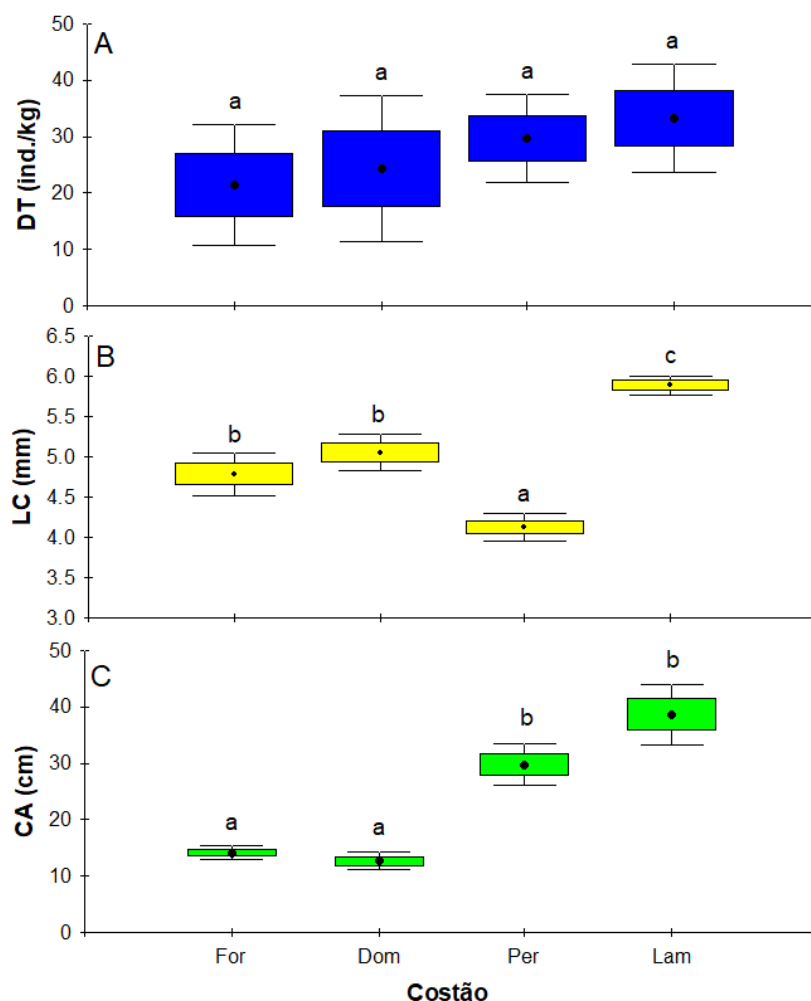


Figura 8. Gráfico de caixas dos parâmetros bióticos, envolvendo o caranguejo *E. brasiliensis* (A e B: DT, densidade total; e LC, largura da carapaça) e frondes da macroalga *Sargassum* (C: CA, comprimento da alga), nos costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP), Brasil: Baía da Fortaleza (FOR, Fortaleza; e DOM, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (PER, Perequê-Mirim; e LAM, Lambert). Onde: ponto, média; caixa, desvio padrão; linhas verticais, intervalo de confiança da média a 5%. Sendo que, médias de um mesmo parâmetro biótico, associadas a letras distintas, diferiram significativamente entre os costões avaliados ($P < 0,05$).

A largura da carapaça (LC) dos caranguejos diferiu entre os costões ($F=91,96$; $p=0,00$), com exemplares de menor porte no costão rochoso do Perequê-Mirim e maiores no Lamberto, ambos localizados na Baía do Flamengo. Houve diferença entre os sexos (machos e fêmeas) ($t=10,02$; $p=0,0000$) e para os períodos (manhã e noite) ($F=4,54$; $p=0,033$) (Figura 8-B).

O comprimento da alga (CA) diferiu significativamente entre as duas baías ($F=51,33$; $p=0,000$), com maior média registrada no costão do Lamberto ($38,7\pm 8,7$ cm), seguido do Perequê-Mirim ($29,8\pm 6,0$ cm), cerca de três vezes superior ao comprimento registrado nos costões da Fortaleza ($14,2\pm 2,0$ cm) e Domingas Dias ($12,7\pm 2,5$ cm), que foram similares e neles ocorrendo as algas de menor porte ($p=0,930$) (Figura 8-C).

5.4. Análise de Agrupamento

A análise de agrupamento utilizando os dados dos fatores abióticos evidenciou expressiva similaridade (97,8%) entre os costões de ambas as baías (Fortaleza e Flamengo), sendo similares entre os costões da Fortaleza (FOR) e Domingas Dias (DOM) (99,7%), ambos na Baía da Fortaleza, em relação aos costões da Baía do Flamengo: Perequê-Mirim (PER); e LAM, Lamberto) (98,5%) (Figura 9-A). Da mesma forma, os dados obtidos para os fatores bióticos indicaram 92% similaridade entre as duas baías, com os costões PER e LAM apresentando 100% de similaridade, muito próximo ao resultado obtido para FOR e DOM (99,5% de similaridade) (Figura 9-B).

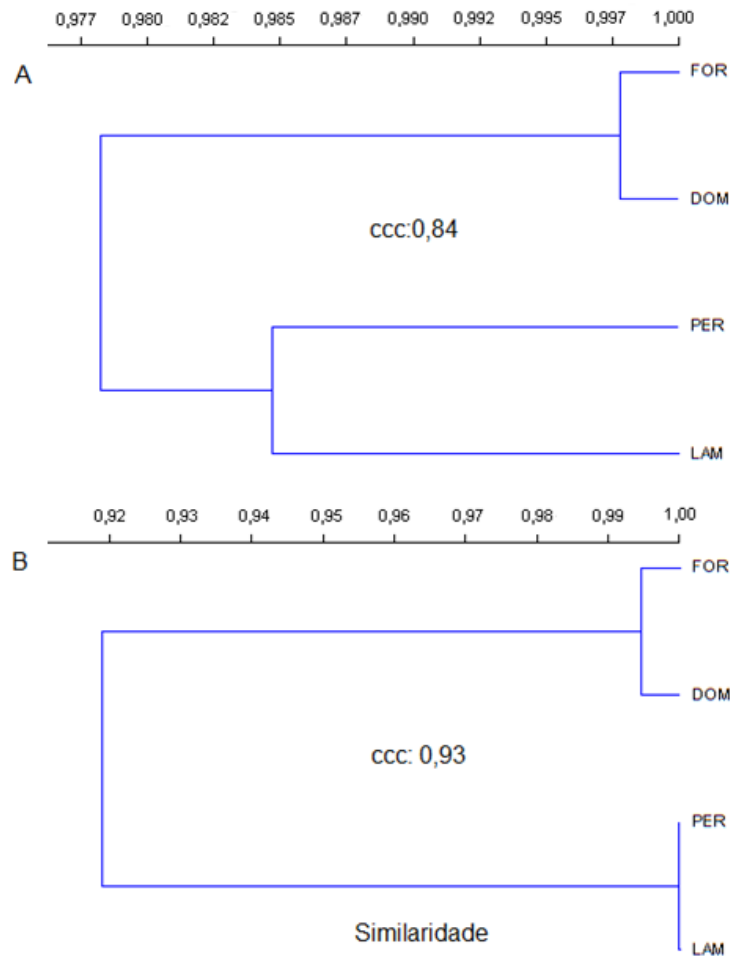


Figura 9. Dendrograma da análise de agrupamento (algoritmo “single linkage” e correlação como medida de similaridade), envolvendo quatro costões rochosos da Baía da Fortaleza (FOR, Fortaleza; e DOM, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (PER, Perequê-Mirim; e LAM, Lamberto), em Ubatuba (SP), com base na matriz abiótica (**A**: declividade, complexidade estrutural, exposição à luz solar e energia hídrica) e na matriz biótica (**B**: densidade de caranguejos, largura da carapaça e comprimento da alga). Onde: ccc, coeficiente de correlação cofenética.

5.5. Análise de Componentes Principais (PCA)

As duas componentes principais (PCA 1 e PCA 2) explicaram 78,1% da variância dos parâmetros utilizados na análise. Entre as variáveis abióticas, a mais expressiva foi a exposição luminosa (EXPO), enquanto que as variáveis declividade (DECL) e complexidade (COMP) apresentaram contribuição similar.

As variáveis DECL e EXPO estão relacionadas aos costões rochosos Domingas Dias (DOM) e Fortaleza (FOR), enquanto a complexidade (COMP) esteve associada ao costão do Lamberto (LAM). A energia das ondas (ENER) apresentou a menor contribuição dentre todas as variáveis, sendo a menos expressiva entre as abióticas. As variáveis bióticas (CA, comprimento das algas; LC, largura da carapaça; e DT, densidade total), são as variáveis dependentes, apresentando elevado percentual na análise, estando fortemente relacionadas aos costões rochosos do Lamberto (LAM) e Perequê-Mirim (PER) (Figura 10).

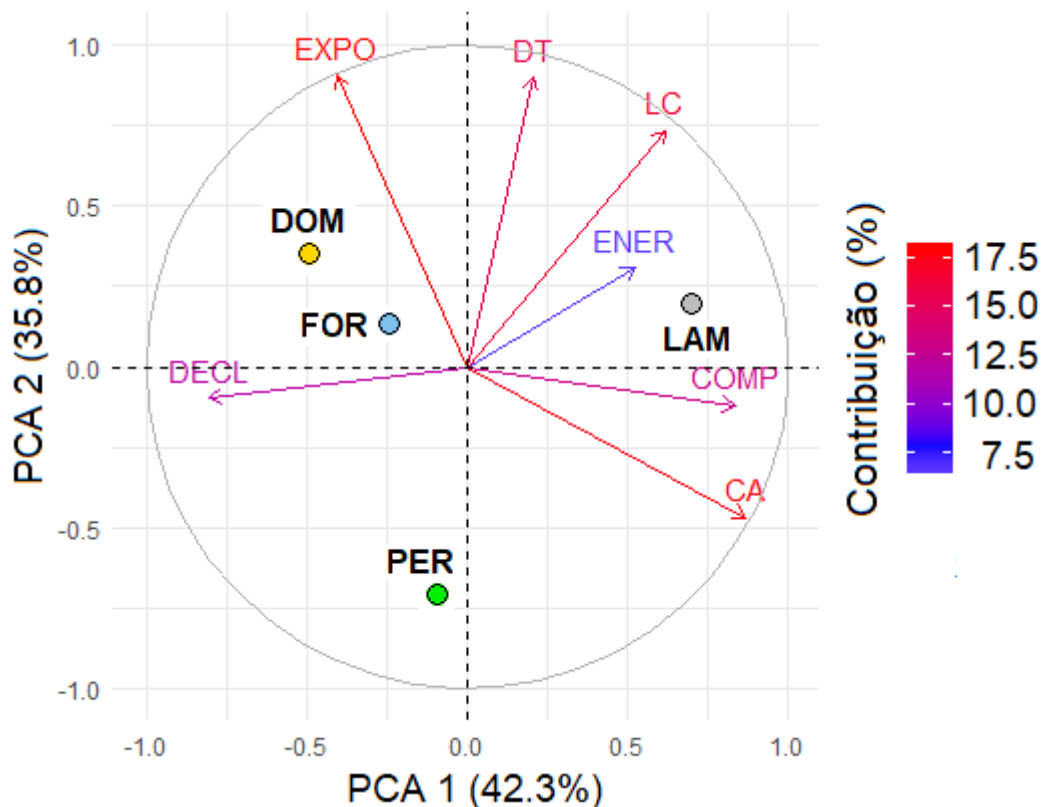


Figura 10. Gráfico de correlação de variáveis obtida por análise de componentes principais (PCA), indicando os vetores dos parâmetros abióticos (**COMP**, complexidade; **DECL**, declividade; **ENER**, energia; e **EXPO**, exposição luminosa) e bióticos (**CA**, comprimento da alga; **LC**, largura da carapaça; e **DT**, densidade total de caranguejos), nos costões rochosos da Baía da Fortaleza (**FOR**, Fortaleza; **DOM**, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (**PER**, Perequê-Mirim; e **LAM**, Lamberto).

6. Discussão

Os costões rochosos em estudo foram muito homogêneos em relação aos parâmetros abióticos analisados, o que repercutiu em relativa homogeneidade entre as variáveis bióticas, especialmente quando confrontados numa mesma baía (Baía da Fortaleza: FOR e DOM; e Baía do Flamengo: PER e LAM), vindo confirmar as observações em campo. De modo geral, esses costões são de mesma formação geológica, por sua constituição granítica, embora variando amplamente quanto ao seu foliamento e fratura. Esse substrato duro e rugoso favorece a fixação de uma elevada densidade de macroalgas de diversas espécies, entre elas as pardas (p. ex., *Sargassum*) que se distribuem em bancos que propiciam aumento da complexidade estrutural das comunidades locais, em especial o recrutamento de larvas bentônicas (Nybakken, 1997).

A distribuição da flora e fauna nos costões rochosos são moduladas por fatores abióticos, que atuam de forma isolada ou conjunta no recrutamento, fixação, desenvolvimento, alimentação e reprodução de organismos bentônicos (Paula & Eston, 1987; Coimbra, 1998; Coimbra & Berchez, 2000; Guillard *et al.*, 2006; Coutinho & Zalmon, 2009). No caso específico de *Sargassum*, os bancos desta macroalga se estabelecem no limite superior da zona do infralitoral (Paula, 1988), formando espessas coberturas que ocupam cerca de 80% desta faixa em costões rochosos. Assim, fatores como a declividade, complexidade, luminosidade e energia hídrica podem ser explicativos do maior adensamento destas algas e dos organismos a elas associadas.

A declividade dos costões rochosos está diretamente relacionada à história da geomorfologia costeira, tendo configurações distintas e ampla

variação nos costões estudados (15 a 31°), tornando-se um aspecto relevante à heterogeneidade topográfica, criando um maior número de microhabitats a serem ocupadas pelas diferentes espécies (Levinton, 2001). Essa variação favorece o surgimento de distintos níveis de complexidade e, neste contexto, os resultados obtidos demonstram que nos costões considerados menos complexos (p. ex., Baía da Fortaleza), as algas apresentaram menor desenvolvimento, enquanto naqueles de maior complexidade (p. ex., Baía do Flamengo), as algas exibiram frondes maiores. Tal fato confirma a primeira hipótese formulada, de que costões com maior complexidade geomorfológica possibilitam o maior desenvolvimento (porte) das frondes de *Sargassum* spp., como resposta à sua declividade, tamanho e distribuição das rochas, permitindo uma maior extensão dessa cobertura vegetal, a formação de substratos em mosaicos e, conseqüentemente, o assentamento de diversos grupos vegetais (Edgar & Klumpp, 2003; Thompsen & McGlathery, 2005) e animais (Tanaka & Leite, 2003; Moreno & Rocha, 2012).

Assim, devido a essa configuração, esses ambientes são considerados verdadeiros berçários (Coutinho, 1995, 2002; Nunes *et al.*, 2013; Salomão & Coutinho, 2007) e, portanto, a declividade e a complexidade do ambiente pode ser um fator importante que explica a riqueza e diversidade local, já que fornecem abrigo contra predadores (Hixon & Beets, 1993; Nunes *et al.*, 2013; Ho *et al.*, 2018).

Em relação à luminosidade, Daunt (2008) menciona que a orientação geográfica da linha de costa é um fator importante, pois sua posição determinará a variação da intensidade luminosa nos costões rochosos. Além disso, a presença de vegetação na transição entre o ambiente terrestre e o costão

rochoso também pode promover alterações na luminosidade e, consequentemente, no estabelecimento e desenvolvimento dos organismos que habitam esses costões. No presente estudo, percebe-se que a exposição luminosa não interferiu de forma direta sobre o crescimento das frondes de *Sargassum*, pois nos costões da Baía da Fortaleza, onde foram registradas as maiores taxas luminosas, as algas apresentaram menor desenvolvimento. Por outro lado, na Baía do Flamengo, observou-se as menores taxas de intensidade luminosa e maiores comprimentos de algas. A relação inversa entre estas variáveis é decorrente da melhor adaptação das algas à luminosidade local, em especial para os bancos de *Sargassum*, para os quais Figueroa *et al.* (2009) e Polo & Chow (2020) mencionam existir uma maior capacidade de adaptação aos diferentes espectros luminosos.

Em relação a dinâmica hídrica, que representa um fator importante na distribuição da biota em costões (Lewis, 1968; Eckman *et al.*, 2003; Kostlev *et al.*, 2005; Carvalhal & Berchez, 2009; Moreno & Rocha 2012), a diferença nos níveis de energia entre as baías analisadas está fortemente relacionada à ação das ondas e à sua orientação. Neste sentido, a maior desembocadura ao mar, que caracteriza a Baía da Fortaleza, promove expressiva influência por trens de ondas provenientes do S-SE (Mahiques, 1995; Mahiques *et al.*, 1998), explicando que o costão da Fortaleza seja exposto, enquanto o costão da Domingas Dias, que tem sua posição ao fundo da baía, seja moderadamente exposto. Em contrapartida, a desembocadura estreita da Baía do Flamengo, associada à barreira geográfica pela Ilha Anchieta, protege essa baía da influência direta da ação das ondas de S-SE, fazendo com que seus costões do Perequê-Mirim e Lamberto se apresentem como moderadamente expostos

(Lançone *et al.*, 2005, Batista & Harari, 2017). Assim, a interação entre o direcionamento das ondulações, combinado com a extensão/orientação da desembocadura das baías e a presença de ilhas na plataforma interna, levam à ocorrência de variações sensíveis nas características dinâmicas das duas baías estudadas.

O conhecimento de processos relacionados à circulação e atuação das correntes nestas baías (p. ex., correntes com predomínio S-SE) (Mahiques *et al.*, 1998; Rodrigues *et al.*, 2002; Paspaltzi, 2018), contribuiu com informações relevantes na compreensão sobre o modo como se comporta o desenvolvimento das algas e a distribuição dos organismos em suas frondes. A morfologia das macroalgas do gênero *Sargassum* é complexa (Duffy & Hay, 1991), pois as condições ambientais podem alterar suas características (Begon *et al.*, 2006) e, conseqüentemente, interferir nos microhabitats. Para alguns autores (Paula & Oliveira Filho, 1980; Denny *et al.*, 1985; Cobo & Barros-Alves, 2009; Hodge *et al.*, 2011) o crescimento das frondes também reflete a variação expressa pela exposição dos costões às ondas (Yu *et al.*, 2020). Neste sentido, a ocorrência de algas com menor comprimento, registradas no costão da Fortaleza, está relacionada à maior energia hídrica incidente neste costão. Já nos costões do Perequê-Mirim e Lamberto (Baía do Flamengo), classificados como moderadamente expostos, pode-se inferir que a menor energia local possibilita a ocorrência de algas com maiores frondes, o costão da Domingas Dias (Baía da Fortaleza) também apresentou moderada exposição, e as algas fixadas neste costão possuem frondes menores quando comparadas às dos costões da Baía do Flamengo. Esse resultado se deve a elevada variação da energia hídrica existente durante o ano, exigindo, assim, que as algas se adaptem a essas

condições. Tal fato confirma a segunda hipótese do presente estudo, de que a diferença biométrica das algas é resultado da hidrodinâmica de cada costão, com aqueles de menor energia apresentando frondes de *Sargassum* de maior porte, afetando, portanto, significativamente seu tamanho e desenvolvimento.

Sendo assim, em locais considerados expostos, pode-se inferir que o tamanho reduzido das algas seja compensado por um maior adensamento, pois há um maior número de talos representado pelo crescimento lateral, enquanto que em locais mais abrigados, onde as frondes são maiores, e há pouco crescimento lateral, as algas apresentam vesículas que funcionam como flutuadores (Paula & Oliveira Filho, 1982; Coimbra, 2006; Széchy *et al.*, 2006). Contudo, as variações registradas no presente estudo para o comprimento das frondes de *Sargassum*, os valores foram similares a outros da literatura, nas mesmas localidades (Joly, 1965; Leite & Turra, 2003; Leite *et al.*, 2007). Sabe-se que o crescimento do *Sargassum*, não depende somente dos fatores abióticos descritos anteriormente, mas sim de um conjunto de parâmetros que envolvem também a disponibilidade de nutrientes na coluna d'água (Hodge *et al.*, 2011), de origem natural e antrópica (Gonçalves, 1999; Hwang *et al.*, 2004; Batista & Harari, 2017) e turbidez (Paula & Oliveira Filho, 1980; Coimbra, 2006).

Na Baía do Flamengo, por exemplo, o costão do Lamberto apresentou frondes de *Sargassum* com maior comprimento, onde também ocorreram os indivíduos de *E. brasiliensis* de maior porte (LC). Já no costão do Perequê-Mirim, nesta mesma baía, este caranguejo apresentou menor porte, contrastando das médias de tamanho registradas nos demais costões, o que evidencia uma forte presença de indivíduos jovens neste costão. Dessa forma, infere-se que as algas do costão do Perequê-Mirim sejam utilizadas como substrato para o

recrutamento das pós-larvas (megalopas) de *E. brasiliensis*, tendo em vista a hidrodinâmica local, que na maior parte do ano tem direção S-SE, favorecendo o transporte das megalopas do costão do Lamberto para o Perequê-Mirim, fato confirmado pela maior presença de crustáceos com o menor porte em suas frondes.

As menores frondes encontradas nos costões da Fortaleza e Domingas Dias (Baía da Fortaleza), indicam uma menor área de substrato (relação alga vs. substrato), que pode influenciar o crescimento dos organismos que nelas habitam, refletindo em tamanhos intermediários para *E. brasiliensis* nessas frondes. Dessa forma, a terceira hipótese de que as frondes de *Sargassum* spp. de menor porte não influenciam o tamanho dos caranguejos foi negada, pois as análises indicaram diferenças significativas para o tamanho dos caranguejos *E. brasiliensis*, nos costões rochosos. A presença de indivíduos de menor porte (1 a 4 mm LC) durante todo o período de estudo, indica que *E. brasiliensis* se reproduz continuamente, o que é uma estratégia comum aos braquiúros distribuídos em regiões tropicais ou subtropicais (DeVries *et al.*, 1983; Pinheiro & Fransozo, 2002; Litulo, 2004; Cobo, 2006). Tal fato deveria repercutir numa maior homogeneidade de tamanho de *E. brasiliensis* entre os costões, ainda mais sendo eles tão próximos, fato não confirmado, possivelmente pela influência entre outros parâmetros abióticos e bióticos já citados.

As maiores frondes de *Sargassum*, registradas nos costões rochosos da Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), oferecem um substrato de maior área, que pode reduzir a competição por espaço e pode maximizar a quantidade de alimento disponível. O maior comprimento das frondes de algas na Baía do Flamengo está relacionado ao maior abrigo da ação das ondas, pela posição da

Ilha Anchieta, que reduz a energia hídrica em sentido S, SE e L. Além disso, a circulação advinda de Sul, que em parte do ano tem o fluxo em sentido anti-horário (Mahiques *et al.*, 1998; Rodrigues *et al.*, 2002), transporta nutrientes e efluentes/poluentes do Rio Perequê-Mirim para essa baía (Batista & Harari, 2017), refletindo na balneabilidade da local que, segundo CETESB (2012), em boa parte do ano são classificadas como impróprias para uso, confirmando a forte presença de efluentes domésticos na região. Sendo assim, essa alta disponibilização de nutrientes no local pode afetar positivamente o crescimento das algas, que é substrato essencial ao estabelecimento do caranguejo *E. brasiliensis*.

O aumento no tamanho das frondes no costão do Lamberto pode explicar a expressiva abundância de indivíduos de *E. brasiliensis*, bem como o registro da maior média de tamanho, indicando ser um ambiente que propicia um maior crescimento somático, possivelmente porque ali ocorre minimização do gasto energético necessário para se fixar às algas, tendo em vista a baixa energia hidrodinâmica local. Por outro lado, o costão do Perequê-Mirim também apresentou frondes compridas, e foi caracterizado por uma maior abundância de recrutas, resultante de um recrutamento contínuo e possível transporte oriundo de outros costões, comprovado pela menor média de tamanho destes caranguejos obtidas nesses costões.

O registro de indivíduos de menor LC pode ser explicado por modelos de dispersão e recrutamento larval (p. ex., “source-sinks” – Roughgarden & Iwasa, 1986; Roughgarden *et al.*, 1998) que têm sido bem aceitos na literatura sobre a dinâmica de populações. Tais modelos explicam a variação nas densidades de invertebrados marinhos em uma área, com base nas correntes que prevalecem

em determinado local ou estação climática, que favorecem o transporte de larvas numa dada direção, a inversão de correntes nessa baía já foi relatada por Mahiques *et al.* (1998) e Rodrigues *et al.* (2002). Neste contexto, considerando o padrão de circulação característico para o local em estudo (S/SE), conforme estabelecido por Hanski & Simberloff (1997), o costão do Perequê-Mirim pode ser considerado uma área depositária natural de larvas (“sink area”), enquanto o costão do Lamberto, mesmo não recebendo um aporte elevado de novos recrutas, atuaria como local fornecedor de novos indivíduos (“source area”).

No que se refere a abundância, embora a sua relação com o tamanho de *E. brasiliensis* seja considerado comum, não houve diferença desse parâmetro entre os costões analisados. Altas densidades de caranguejos já foram registradas em associação aos bancos de algas (Barros-Alves & Cobo, 2018; Granado *et al.*, 2020; Yu *et al.*, 2020), fato que, no presente estudo, foi confirmado nos dois costões da Baía do Flamengo, que estão diretamente relacionados ao maior comprimento das frondes das algas. Assim, oferecerem maior qualidade de abrigo contra a predação, ação das ondas, dessecação, além de uma maior disponibilidade de recursos alimentares (Chemello & Milazzo, 2002; Tanaka *et al.*, 2003; Cacabelos *et al.*, 2010; Barros-Alves *et al.*, 2018; Granado *et al.*, 2020).

As algas apresentam relevância alimentar ao desenvolvimento de *Epilatus* sp. por sua palatabilidade, em função dos componentes químicos que as compõem, tornando-as interessantes aos organismos que delas se alimentam (Ganesan *et al.*, 2006). Desta forma, este aspecto influencia a riqueza e diversidade dos organismos que irão se associar e ocupar as frondes das macroalgas (Hay *et al.*, 1987; Ganesan *et al.*, 2006; Granado, 2014).

Por outro lado, o número elevado de caranguejos coletados nas amostras de *Sargassum* sugere uma alta disponibilidade de alimento, haja vista serem geralmente encontrados em associação a *Hypnea* sp. e *Sargassum*, o mesmo ocorrendo com os anfípodos, que variam sua fonte alimentar entre essas algas (Norton & Benson, 1983; Viejo, 1999; Jacobucci & Leite, 2008; Granado *et al.*, 2020). *E. brasiliensis* também pode se alimentar de ambas macroalgas, muito embora não haja registros na literatura sobre os hábitos alimentares de espécies deste gênero, esta é uma hipótese a ser considerada. Além disso, *Sargassum* é considerada não palatável por diversas espécies de predadores, em especial peixes onívoros (Hay, 1986; Hay *et al.*, 1987), o que potencializa sua importância como um importante refúgio de *E. brasiliensis*, favorecendo uma elevação de sua densidade. Desse modo, considerando a maior complexidade promovida pelo substrato, que favorece uma maior distribuição de caranguejos do fital, esse ambiente também favorece o estabelecimento de outros grupos animais, como os nematóides (Da Rocha *et al.*, 2006), copépodos (Hooper e Davenport, 2006) e anfípodos (Tararam & Wakabara, 1981; Jacobucci & Leite., 2008). Desta forma, as algas são um substrato que conferem abrigo e proteção para estes organismos, além de otimizarem o crescimento e intensificarem seu antagonismo em relação à reprodução (Dahlgreen & Eggleston, 2000).

No presente estudo, a energia das ondas não foi a variável com maior contribuição explicativa, ainda assim é considerada por diversos autores como um rigoroso fator de seleção nos costões rochosos (Flores *et al.*, 1994; Széchy *et al.*, 2001; Hodge *et al.*, 2011; Barros-Alves *et al.*, 2013), já que contribuem com o processo erosivo da linha de costa, com variação de intensidade que pode alterar a dinâmica da comunidade e a estrutura das populações (Denny *et al.*,

1985; Denny & Wethey, 2001; Bueno *et al.*, 2016), modula a distribuição e promove diferenças na composição, na taxa de crescimento das algas e no estabelecimento e período de reprodução dos caranguejos (Hartnoll, 1982; Denny *et al.*, 1985; Cobo & Barros-Alves, 2009; Hodge *et al.*, 2011).

7. Conclusões

Em relação a estruturação geológica, a Baía da Fortaleza apresenta costões rochosos muito similares, com rugosidade e texturas grossas, promovida pela presença de grandes cristais, tornando-se suscetíveis aos processos erosivos. Apesar da similaridade litológica dos costões dessa baía, quando comparada à dos costões da Baía do Flamengo, os cristais são menores, conferindo maior coesão e lentidão ao processo de desgaste pelas ondas.

A morfologia dos costões rochosos foi um aspecto abiótico relevante, com declividade variada e associada à níveis de complexidade distintos, formando mosaicos com diferentes nichos ambientais, oferecendo importante abrigo às megalopas e primeiros estágios juvenis dos crustáceos braquiúros contra predação, bem como em relação ao dessecação pela insolação.

A energia hídrica encontrada nos costões rochosos da região em estudo apresentou diferenças sazonais, refletindo o grau de exposição, que variou entre os distintos costões rochosos avaliados. Contudo, o presente estudo não identificou esta variável como um fator abiótico muito contributivo na explicação da densidade do caranguejo *E. brasiliensis*. No entanto, ficou evidente que a energia hídrica explicou diferenças entre as frondes das algas. Além disso, os níveis energéticos promovem efeitos mecânicos nos costões rochosos, favorecendo a erosão através da abrasão por areia e seixos, além de ocorrer uma maior renovação do oxigênio.

A heterogeneidade dos costões rochosos pode ocorrer por diferentes condições oceanográficas e geológicas, influenciando o estabelecimento, a composição e a estruturação dos organismos que nele habitam, favorecendo

uma maior riqueza ou diversidade da fauna fital, que pode se elevar pela maior complexidade estrutural do substrato provido pelas algas. Assim, a complexidade do substrato varia em função da morfologia das macroalgas do *Sargassum*, que são fatores explicativos do adensamento do fital.

Os costões rochosos apresentaram características distintas, houve pouca variação de amplitude dos parâmetros avaliados entre eles ou entre as baías. Esta relativa homogeneidade, fez com que a densidade de *Epialtus brasiliensis* nos costões rochosos tenha sido muito semelhante, como um reflexo da reprodução da espécie que é contínua em regiões tropicais/subtropicais.

Costões rochosos que apresentam algas de menor porte (p. ex., Baía da Fortaleza), possibilitaram mais abrigo aos exemplares jovens de *E. brasiliensis*, em função da maior complexidade das algas neste local. Por outro lado, o inverso ocorreu nos costões caracterizados por apresentarem frondes de alga compridas (p. ex., Baía do Flamengo), onde a competição por espaço (ou mesmo por alimento) é minimizada, com a energia sendo direcionada ao crescimento somático ou reprodução.

Capítulo 2

**Aspectos Ecológicos e Populacionais de *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852
(Brachyura: Majoidea: Epialtidae), em Associação às Algas do Gênero
Sargassum C. Agardh, 1820 (Fucales: Phaeophyceae)**

Resumo

As algas pardas do gênero *Sargassum* são comuns no sudeste do Brasil, em especial no litoral Norte do Estado de São Paulo, formando extensos bancos em costões rochosos, que sustentam uma fauna associada muito diversificada. Neste contexto, o objetivo deste trabalho é avaliar a estrutura da população de *E. brasiliensis* (distribuição em tamanho, proporção sexual, tamanho de maturidade sexual e crescimento em peso/fator de condição), além de delimitar o período reprodutivo da espécie. Amostras de *Sargassum* foram obtidas mensalmente durante um ano (agosto/2011 a julho/2012), em dois períodos (diurno e noturno), em quatro costões rochosos do litoral de Ubatuba (SP) em duas baías: Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto). No total foram obtidos 7.889 indivíduos de *E. brasiliensis* (3.570 machos e 4.319 fêmeas), com maior abundância nos costões da Baía do Flamengo ($n=4.898$), em relação aos da Baía da Fortaleza ($n=2.991$), com a seguinte hierarquia de abundância: Lamberto ($n=2.880$) > Perequê-Mirim ($n=2.018$) > Domingas Dias ($n=1.667$) > Fortaleza ($n=1.324$). O tamanho (LC) dos exemplares variou de 1,4 a 11,9 mm ($5,1 \pm 1,5$ mm LC) e peso úmido (PE) de 0,0003 a 0,67 g ($0,07 \pm 0,05$ g), sendo os machos maiores e mais pesados do que as fêmeas. O tamanho dos exemplares diferiu entre os costões ($F=91,96$; $p=0,000$), o mesmo ocorrendo com o peso ($F=58,84$; $p=0,000$), mas não confirmado entre os períodos diurno e noturno ($F=0,41$; $p=0,520$). De modo geral, a proporção sexual, considerando o local e as estações foi de 1♂: 1,2 ♀ ($\chi^2=71,11$; $p=0,01$). O fator de condição diferiu entre os sexos ($t=-10,77$; $p=0,000$), sendo maior nos machos, também diferindo entre os costões ($F=96,42$; $p=0,000$) e períodos de estudo ($F=14,17$; $p=0,000$). A maturidade sexual ocorreu com menor porte nos machos do que nas fêmeas, seja para a maturidade fisiológica (4,5 e 5,4 mm LC, respectivamente) como morfológica (4,1 e 5,4 mm LC, respectivamente), com sincronia entre os tipos de maturidade para o mesmo sexo. Os machos apresentaram quatro fases de crescimento durante sua ontogenia para a relação CPQ x LC, sendo isométrico nos jovens, alométrico positivo nos adultos I e II, e novamente isométrico no adulto III. Para as fêmeas, a relação LA x LC evidenciou uma alometria negativa durante as fases jovem ($b=0,65$; $p=0,000$) e matura ($b=0,77$; $p=0,000$). A presença de fêmeas adultas com gônadas maduras durante todo período amostral e de fêmeas ovígeras, indicam que a reprodução de *E. brasiliensis* é contínuo na região de Ubatuba, destacando-se picos entre outubro e dezembro (maior) e março e abril (menor). Os picos de recrutamento são evidentes nos meses de agosto e setembro e maio e junho, sendo ligeiramente maior que o anterior. Os valores médios de temperatura e salinidade foram de 23,4°C e 34,1, respectivamente. As densas populações de *E. brasiliensis*, encontradas nos costões rochosos de Ubatuba (SP), indicam uma estrutura populacional estável, resultado do fornecimento contínuo de larvas, devido à presença frequente de fêmeas ovígeras, os quais estão bem adaptados para habitar as algas do gênero *Sargassum*.

Palavras chave: Costão rochoso, Crescimento, Estrutura populacional, Morfotipos, Período reprodutivo.

1. Introdução

No Brasil, especialmente na região Sudeste, as populações de *Sargassum* formam densas coberturas na orla do infralitoral de ecossistemas costeiros. A análise da composição e abundância das espécies de assembleias de macroalgas é reconhecida como a abordagem mais apropriada para realização de estudos sobre biodiversidade (Balata *et al.*, 2011), sendo este gênero considerado por diversos autores como um dos mais abundantes e importantes componentes da biota de regiões tropicais e subtropicais (Nizamuddin, 1970; Széchy & Paula, 2000; Coimbra, 2006; Almada *et al.*, 2008; Granado *et al.*, 2020).

Além disso, é importante ressaltar que as frondes dessas macroalgas oferecem substrato para diversas espécies animais, sendo utilizadas como abrigo, proteção e, até mesmo, como recurso alimentar para diversas espécies (Paula & Eston, 1987; Coimbra, 1998; Coimbra & Berchez, 2000; Guilardi *et al.*, 2006; Moreno & Rocha, 2012; Rover *et al.*, 2015; Granado *et al.*, 2020). A forma e a estrutura do talo desta alga disponibilizam microhabitats que são utilizados por outras espécies de algas, aumentando sua complexidade estrutural. Assim, permitem a colonização e recrutamento por diversos invertebrados marinhos, tais como hidrozoários, briozoários, moluscos (bivalves e gastrópodos), crustáceos (copépodos, anfípodos, isópodos e decápodos), além de alguns peixes (gobiídeos) (Dubiascki-Silva & Masunari, 1985; Haddad & Chiaverini, 2000; Széchy *et al.*, 2001).

Entre os braquiúros associados aos bancos de algas pardas estão os caranguejos-aranha, pertencentes a superfamília Majoidea (p. ex., *Epialtus brasiliensis*), que possuem adaptações que permitem sua fixação às frondes de

algas, impedindo que sejam carregados durante o impacto das ondas (Barros-Alves *et al.*, 2013). Além disso, existem densas populações de espécies que se destacam pela abundância e biomassa integrando as cadeias tróficas marinhas (Giraldes *et al.*, 2015; Barros-Alves *et al.*, 2018).

O desenvolvimento larval em espécies da superfamília Majoidea é bem conhecido, caracterizando-se por apresentar metamorfose abreviada (Negreiros-Fransozo & Fransozo, 1991; Pinheiro *et al.*, 1994; Cobo & Barros, 2009), compreendendo dois estágios de zoea e um de megalopa. Fransozo & Hebling (1982), mencionam que esses caranguejos são altamente especializados em comparação a outros grupos de braquiúros, sugerindo que essa seria a explicação pela grande riqueza de espécies nesse grupo. Segundo Ng *et al.* (2008), a Superfamília Majoidea compreende seis famílias, dentre as quais a família Epialtidae detém 76 gêneros, dos quais o gênero *Epialtus* soma 11 espécies válidas. Essas espécies podem ser encontradas em ambos os lados do continente Americano, na costa do Oceano Pacífico (sul da Califórnia ao Chile) e na Costa do Oceano Atlântico (norte da Flórida ao Estado do Rio Grande do Sul, Brasil) (Hendrickx, 1999; Tamburus & Mantelatto, 2016). As espécies desta superfamília detém expressiva importância ecológica, como a manutenção de ambientes recifais e de outros nichos, como os bancos de algas, onde as várias espécies de caranguejos-aranha apresentam diversos padrões de utilização do seu habitat, algumas espécies deste grupo são residentes em um mesmo habitat durante toda sua vida, enquanto outras espécies exploram vários habitats ou ainda os ocupam temporariamente com finalidade reprodutiva (Hines, 1982; Hultgren & Stachowicz, 2010; Palma *et al.*, 2011; Madariaga *et al.*, 2013; Ohtsuchi *et al.*, 2016).

Segundo Anger (2001), os crustáceos decápodos têm um ciclo de vida complexo, tendo sua fase larval sucedida por uma fase bentônica (juvenil e adulta), o que pode afetar consideravelmente sua dinâmica populacional (Johnson & Allen, 2005; Santinho, 2009), seja pelo recrutamento dos juvenis e/ou migração dos exemplares adultos. Neste contexto, o crescimento nos caranguejos-aranha é representado por ecdises consecutivas que propiciam alterações morfológicas entre as fases juvenil e adulta, que surgem com a muda da puberdade (caracteres sexuais secundários). No caso das espécies da Infraordem Brachyura, os machos sofrem aumento dos quelípodos e gonopódios durante a ontogenia, enquanto nas fêmeas há um alargamento do abdômen (Hartnoll, 1963, 1964; Flores *et al.*, 2002; Cobo & Alves, 2009; Guerao & Rotllant, 2009; Baeza *et al.*, 2012; Ohtsuchi *et al.*, 2016).

Segundo Hartnoll & Gould (1988), a determinação do tamanho da maturidade possibilita estimar a capacidade de reprodução de uma espécie. Segundo Reigada & Negreiros-Fransozo (1999), o tamanho da maturidade sexual pode ser estabelecido por meio da morfologia externa (maturidade morfológica), bem como pela maturação das gônadas (maturidade fisiológica) em caranguejos.

Diversos autores, concordam que o início da maturidade sexual varia consideravelmente entre populações da mesma espécie, entre indivíduos da mesma população e de acordo com a distribuição geográfica da população. Essas variações podem ser atribuídas a diferenças latitudinais em função da atuação de fatores ambientais nas respectivas regiões, como temperatura e fotoperíodo (Adiyodi, 1988; Hartnoll, 2001, 2006; Cobo & Barros, 2009; Reis-Junior *et al.*, 2020). Segundo Sastry (1983) e Souza (2008), a maturidade pode

ser tardia em regiões caracterizadas por baixas temperaturas ou apresentar um desenvolvimento gonadal abreviado naquelas de temperaturas elevadas.

Em crustáceos, o início da maturidade sexual é um evento biológico de grande importância, que marca o início de diversas transformações, tanto morfológica, quanto fisiológica e comportamental, evidenciando a passagem da fase imatura para matura (Sastry, 1983), e através dessas mudanças é possível determinar a maturidade utilizando diferentes metodologias.

Em *E. brasiliensis*, a maturidade sexual é realizada com base em observações do sistema reprodutor masculino e feminino. Pinheiro & Fransozo (1998) cunharam o termo maturidade sexual fisiológica, que foi amplamente difundida por outros autores nos anos subsequentes, (Gardner & Willians, 2002; Castiglioni & Negreiros-Fransozo, 2004; Moura & Coelho, 2004; Baptista-Metri *et al.*, 2005; Cobo & Fransozo, 2005; Lima *et al.*, 2006). Para o mesmo tema, outros autores utilizaram o termo maturidade gonadal, esta denominação foi utilizada por Branco & Thives (1991), Flores *et al.* (2002), Leme (2005) e Corgos & Freire (2006). A determinação da maturidade sexual morfológica é realizada por observação dos caracteres morfológicos externos ligados à função reprodutiva, como o quelípodo maior dos machos (corte e cópula) e o abdômen das fêmeas (incubação dos ovos). A designação, maturidade sexual morfológica, foi utilizada preliminarmente por Pinheiro & Fransozo (1998) e, posteriormente, por vários outros autores, como Cobo & Fransozo (1998), Castiglioni & Negreiros-Fransozo (2004), Leme (2005) e Dalabona *et al.* (2005). Outros autores, como Sampedro *et al.* (1999) e Flores *et al.* (2002), fizeram uso do termo maturidade morfométrica.

Para Pinheiro & Fransozo (1998), a determinação do tamanho mínimo em que os indivíduos atingem a maturidade sexual, é um parâmetro basal, necessário à melhor compreensão da dinâmica populacional de determinada espécie.

Pelo exposto, a biologia populacional de *E. brasiliensis* foi analisada com ênfase na distribuição de tamanho, crescimento, proporção sexual e maturidade sexual morfológica e fisiológica, com base no desenvolvimento de caracteres sexuais secundários e maturação das gônadas, respectivamente. Neste sentido, características das populações naturais são fundamentais para a conservação de espécies que habitam costões rochosos, pois são importantes componentes da cadeia trófica marinha.

2. Objetivo

Analisar aspectos da dinâmica populacional do caranguejo-fital *E. brasiliensis*, em duas baías de Ubatuba, litoral Norte do Estado de São Paulo, cada uma delas representada por dois costões rochosos.

Objetivos Específicos

- Determinar o tamanho da maturidade sexual morfológica e fisiológica (gonadal) de ambos os sexos;
- Estabelecer a proporção sexual ao longo dos meses e estações de coleta;
- Identificar o período reprodutivo (desova e recrutamento) ao longo dos meses amostrados.

3. Hipóteses

H₁: Existe sincronia no tamanho de maturidade morfológica e fisiológica quando cada sexo de *E. brasiliensis* é avaliado separadamente;

H₂: O período reprodutivo de *E. brasiliensis* é contínuo na região de Ubatuba.

4. Material e Métodos

4.1. Amostragem e Processamento: Caranguejos e Algas

As amostras de *Sargassum* (Figura 1-A), foram obtidas mensalmente durante um ano (agosto/2011 a julho/2012), em dois períodos (diurno e noturno), em costões rochosos de duas baías de Ubatuba (SP): Baía do Flamengo (LAM: Lamberto; e PER: Perequê-Mirim) e Baía da Fortaleza (FOR: Fortaleza; e DOM: Domingas Dias). (vide figura 1 do item “Área de Estudo”: pág. 07). Em cada costão foram selecionados três pontos equidistantes (réplicas), nos quais foram amostrados 1kg de macroalgas do gênero *Sargassum* (matriz biogênica), com a retirada das frondes íntegras, desde seu ponto de fixação ao substrato rochoso, totalizando 3kg/costão. As amostras foram reservadas em sacos plásticos etiquetados e mantidos em caixas térmicas, com posterior congelamento e manutenção em freezer até o momento das análises.

Após o descongelamento à temperatura ambiente, cada amostra de algas teve suas frondes vigorosamente agitadas em um balde com água doce (10L), para a remoção da fauna fital, com posterior filtragem em peneira (malha 250µm), com reservada do material filtrado para posterior análise do número de caranguejos. Para isso, os caranguejos oriundos de cada réplica de algas foram ensacados e etiquetados (local, mês e ano) e novamente congelados.

Os caranguejos de cada amostra foram colocados em placa de Petri para identificação, com base nos principais caracteres diagnósticos (vide Melo, 1996; Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009; Tamburus & Mantelatto, 2016), reservando aqueles de *E. brasiliensis* (Figura 1-B), para análise. Nesta ocasião, cada

exemplar foi sexado (morfologia do abdome: alongado nos machos e semicircular nas fêmeas; e contagem do número de pleópodos: dois pares nos machos e quatro pares nas fêmeas) e em seguida submetido a biometria: largura da carapaça (LC), com o sistema de análise de imagens Zeiss® (KS-300®), com precisão de 0,01mm; e peso úmido (PE) em balança digital analítica, com precisão 0,0001g.

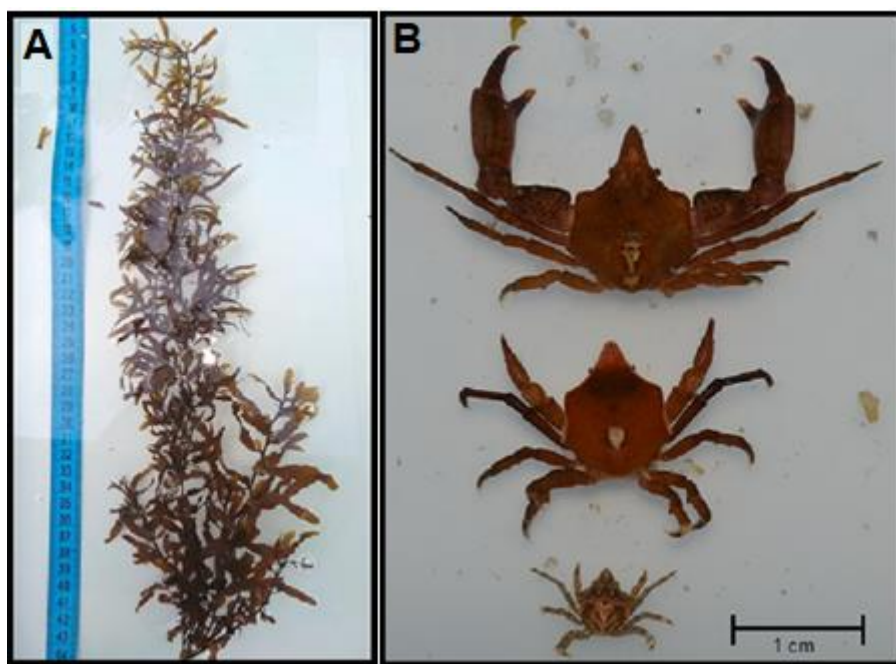


Figura 1. Exemplar de uma das frondes da macroalga parda do gênero *Sargassum* (A), e exemplares de *E. brasiliensis* (B) nos diferentes morfotipos (superior: macho adulto; intermediário: fêmea adulta; e inferior: jovem). Foto: Leticia Vilano.

4.2. Abundância e Estrutura em Tamanho da População

Em cada costão foram calculadas a abundância de *E. brasiliensis* nas amostras de algas, as quais foram obtidas em triplicata durante os 12 meses de estudo, sendo representadas pelo número de caranguejos por quilograma de algas (ind./kg). Estes dados foram utilizados para caracterizar o potencial de

recrutamento em cada costão que, além disso, o mesmo procedimento será adotado para caracterizar diferenças biométricas do caranguejo (LC, largura da carapaça = tamanho; e PE, peso úmido) entre os costões, permitindo avaliar aqueles caracterizados por maior crescimento somático e em peso. Os indivíduos foram agrupados em onze classes de tamanho (0,5mm LC), com a estrutura da população sendo analisada pelos histogramas gerados para cada sexo pelo número de indivíduos por classe de tamanho, variando de 0,5 a 11,5mm LC.

4.3. Relação Peso vs. Largura da Carapaça e Fator de Condição

Os pontos empíricos da relação PExLC de cada sexo foram submetidos à análise de regressão utilizando a função potência ($y = ax^b$), onde: PE, peso úmido, como variável dependente (y); LC, largura carapaça, como variável independente (x); “a”, constante que representa o fator de condição (Santos, 1978); e “b”, constante que representa o aumento de peso (Pinheiro & Fiscarelli, 2009). O aumento de peso foi confirmado pelo teste “t” em relação à diferença de 3 (isométrico, $b = 3$; alometria positiva, $b > 3$; e alometria negativa, $b < 3$), com nível de significância de 1%.

O fator de condição individual (a_i) foi calculado para cada exemplar pela equação $a_i = PE_i / LC_i^b$, onde: “ PE_i ” é o peso total úmido do indivíduo “i”, “ LC_i ” a largura da carapaça deste mesmo indivíduo “i”; e “b” é a constante de crescimento em peso obtida previamente pela relação PExLC, para cada sexo da população analisada. O fator de condição (“a”) foi comparado entre os sexos, meses, costões e baías, para isso requerendo o uso da média aritmética para

cada caso, que foram empregadas em análises estatísticas comparativas (teste t: confronto entre os sexos; e ANOVA: demais comparativos anteriormente citados), conforme recomendado por Pinheiro & Fiscarelli (2009). No caso do teste t, o contraste entre as médias foi confrontado por tabela específica, enquanto para ANOVA as médias foram comparadas pelo teste “a posteriori” de Tukey, com significância de 5% (Sokal & Rohlf, 1995). O fator de condição e taxa de crescimento em peso foi calculado para cada exemplar (a_i , fator de condição individual), sendo uma constante que avalia o “bem-estar” individual, bem como da população (ou parte dela), utilizando constantes obtidas com base na relação peso-largura da carapaça (PExLC).

4.4. *Proporção Sexual*

Para verificar se a razão sexual diferiu de 1:1 ou ao longo dos meses, foi empregado o Teste do Qui-quadrado (χ^2), ao nível de significância de 5% ($p < 0,05$) (Sokal & Rohlf, 1995). Em cada caso o teste somente poderá ser aplicado se forem atendidos alguns pressupostos, quais sejam: 1) tamanho amostral ≥ 20 ; 2) frequências esperadas (f_e) ≥ 1 ; e 3) tamanho amostral entre 20 e 40, devendo ter frequências esperadas (f_e) ≥ 5 .

4.5. *Tamanho de Maturidade Sexual*

Para estimar o tamanho em que os indivíduos de ambos os sexos alcançam a maturidade sexual fisiológica, foi empregado o método LC50 (Fonteles-Filho, 2011), no qual se estima o tamanho em que 50% dos

organismos de cada sexo estão maduros (adultos) na população estudada. Cada exemplar teve seu estágio de desenvolvimento gonadal (imaturado, em maturação ou maduro), categorizado por inspeção macroscópica comparativa das gônadas em relação ao hepatopâncreas (coloração e proporção de tamanho). A partir daí, foram estabelecidas as frequências relativas (%) dos exemplares considerados jovens (gônadas imaturas), em relação àqueles adultos (gônadas em maturação e maduras) para cada sexo, nas classes de tamanho (0,5mm LC). Assim, a frequência relativa (%) dos adultos de cada sexo foi relacionada às classes de tamanho em gráficos, com ajuste pela equação $Y=1/(1+e^{-r(LC-LC50)})$, onde: “LC50”, corresponde a largura da carapaça (LC) em que 50% dos indivíduos atingem a maturidade sexual; e “r”, é a inclinação da curva. O ajuste de equação foi efetuado pelo método de mínimos quadrados com base no ajuste não linear (nls) utilizando a linguagem R (Aguillar *et al.*, 1995; Vazzoler, 1996; R Core Team, 2020).

Por outro lado, a maturidade sexual morfológica dos machos foi estimada pela submissão dos pontos empíricos da relação $CP \times LC$ a uma análise de regressão, utilizado o pacote *segmented* (Muggeo, 2003), em ambiente R (Core Team, 2020). Este método possibilita estimar o(s) possível(is) ponto(s) de quebra (*breakpoints*), que caracteriza(m) alteração(ões) na inclinação (*slopes*) das linhas de regressão geradas por esta relação biométrica. No caso das fêmeas, foi empregada a dispersão dos pontos empíricos da relação de $LA \times LC$, devido a sobreposição de dois conjuntos de pontos, conforme descrito por Somerton (1980), utilizando o pacote *sizeMat*, também em ambiente R (Torrejon-Magallanes, 2018). Este método se baseia em duas etapas: 1) separação dos indivíduos jovens dos adultos por uma Análise de Componentes Principais

(PCA), empregando as duas variáveis (eixo y: LA; e eixo x: LC) em base logarítmica, permitindo distinguir dois grupos ontogenéticos (jovem e adulto); e 2) plotagem da área de sobreposição dos diferentes padrões (jovens e adultos), ajustando estes dados a uma curva sigmoide, para obtenção do L50.

4.6. Variáveis Ambientais (Temperatura e Salinidade)

Os dados hídricos, referentes a temperatura (°C) e salinidade (adimensional), foram registrados mensalmente em cada um dos quatro costões por uma sonda multiparamétrica (tipo HORIBA), nos mesmos pontos de onde foram obtidas as amostras de matriz biogênica. Portanto, estes dados registrados em triplicata foram submetidos a ANOVA, com as médias resultantes confrontadas pelo teste “a posteriori” de Tukey, com significância de 5% (Sokal & Rohlf, 1995).

5. Resultados

5.1. Abundância e Estrutura em Tamanho da População

Durante o período em estudo foram obtidos 7.889 indivíduos de *E. brasiliensis* nas frondes de *Sargassum*, compreendendo 3.570 machos (45,3%) e 4.319 fêmeas (54,7%). Do total, 2.600 exemplares foram identificados como jovens, 4.278 exemplares adultos e 1.011 fêmeas ovígeras (Figura 2).

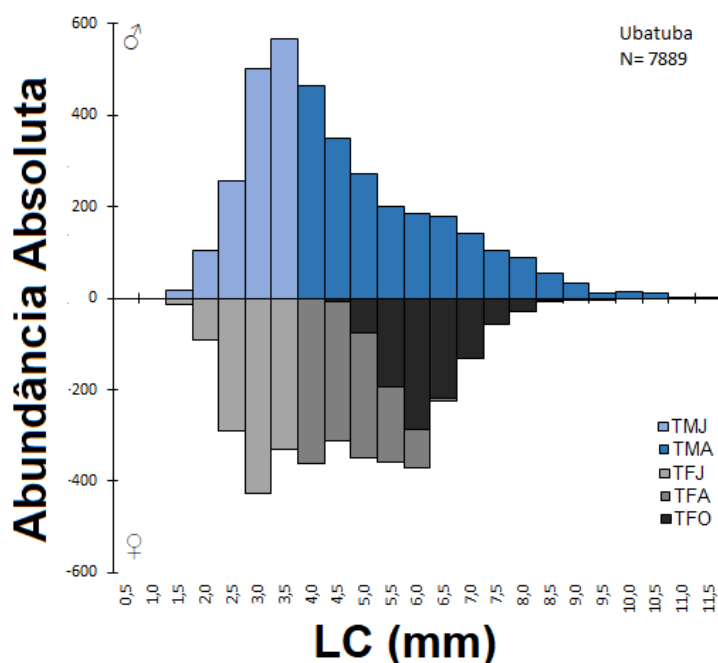


Figura 2. Abundância total de *E. brasiliensis*, nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lambert). Onde: Macho Jovem (**TMJ**); Total Macho Adulto (**TMA**); Total Fêmea Jovem (**TFJ**); Total Fêmea Adulta (**TFA**); e Total Fêmea Ovígera (**TFO**).

A Baía do Flamengo foi o local com maior abundância da espécie ($n=4.898$), sendo cerca de 1,6 vezes superior à da Baía da Fortaleza ($n=2.991$). Em relação à composição nos costões rochosos, foram registrados 1.324 indivíduos de *E. brasiliensis* no costão da Fortaleza, correspondendo a 16,8% do total (adultos: $n=720$; jovens: $n=497$) (Figura 3-A), em Domingas Dias o número

total foi 1.667 (21,1%), onde, 883 são adultos e 364 jovens (Figura 3-B), no Perequê-Mirim foram amostrados 2.018 (25,6%), divididos em 871 adultos e 949 jovens (Figura 3-C) e no Lamberto onde foi registrado a maior quantidade com 2.880 (36,5%) exemplares, onde, 1.804 são adultos e 590 jovens (Figura 3-D).

Os exemplares jovens foram coletados durante todo período de estudo e em todos os locais. Contudo, no costão do Perequê-Mirim foi verificada uma elevada quantidade de jovens entre 3-3,5mm de LC, sendo o local onde foi registrado o maior pico de recrutamento, cerca de 2,6 vezes superior ao do costão da Domingas Dias, onde foi registrada a menor abundância dentre os quatro costões rochosos.

Em relação à distribuição das fêmeas ovígeras, na Baía da Fortaleza, no costão da Fortaleza foram coletados 107 exemplares e em Domingas Dias 220, na Baía do Flamengo, no Perequê-Mirim 198 e no Lamberto 486, neste último, a presença de fêmeas ovígeras foi 2,5 vezes maior quando comparado ao Perequê-Mirim que está localizado na mesma baía, ainda no costão do Lamberto, observa-se o maior número de indivíduos coletados, que foi 4,5 vezes maior que na Fortaleza, onde foi registrado a menor ocorrência.

Os machos de *E. brasiliensis* apresentaram largura da carapaça variando de 1,5 a 11,9mm ($4,7 \pm 1,8$ mm), enquanto nas fêmeas o tamanho corpóreo variou de 1,5 a 9,8mm ($5,1 \pm 1,5$ mm). (teste t: $t=10,02$; $p=0,000$). De modo geral, o peso úmido (PE) e o tamanho corpóreo (LC) apresentaram correlação positiva e significativa entre si ($r=0,91$; $p=0,00$). Os machos apresentaram uma maior variação em peso do que as fêmeas (Tabela I), o peso médio destas diferiu significativamente dos valores obtidos para os machos (fêmeas: $0,07 \pm 0,05$ g > machos: $0,06 \pm 0,08$ g; $t=273,86$; $p=0,00$).

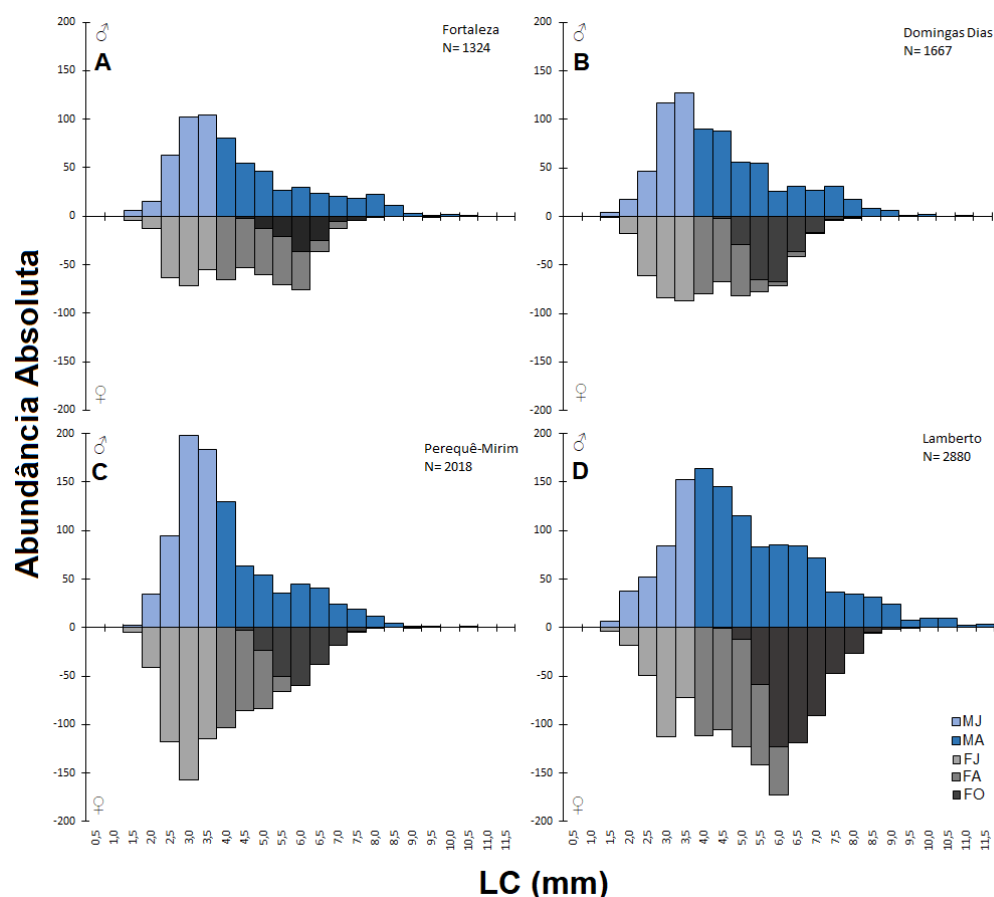


Figura 3. Distribuição da abundância absoluta de *E. brasiliensis* em classes de tamanho (LC, largura da carapaça), nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (A, Fortaleza; e B, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (C, Perequê-Mirim; e D, Lamberto). Onde: macho jovem (**MJ**); macho adulto (**MA**); fêmea jovem (**FJ**); fêmea adulta (**FA**) e fêmea ovígera (**FO**).

Tabela I. *Epilattus brasiliensis*. Estatística sumária do tamanho (LC, largura da carapaça) e peso (PE, peso úmido total), dos exemplares de cada sexo coletados mensalmente em dois períodos (M, diurno; N, noturno), nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza (Ubatuba, SP), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012. Onde: n, número de indivíduos; Mín., valor mínimo; Máx., valor máximo; x, média aritmética; s, desvio padrão; e CV%, coeficiente de variação em porcentagem.

Sexo	Período	LC (mm)					PE (g)				
		n	Mín.	Máx.	x±s	CV%	n	Mín.	Máx.	x±s	CV%
Macho	M	963	1,7	11,5	4,78±1,84	38,5	963	0,0015	0,67	0,062±0,08	129,0
	N	2607	1,5	11,9	4,71±1,72	36,5	2607	0,0005	0,66	0,062±0,08	129,0
	M+N	3570	1,5	11,9	4,73±1,75	37,0	3570	0,0005	0,67	0,062±0,08	129,0
Fêmea	M	1071	1,7	9,5	5,17±1,62	31,3	1071	0,0009	0,30	0,06±0,05	85,7
	N	3248	1,5	9,8	5,07±1,45	22,7	3248	0,0003	0,50	0,07±0,05	71,4
	M+N	4319	1,5	9,8	5,09±1,50	29,5	4319	0,0003	0,50	0,07±0,05	71,4

A largura da carapaça (LC) dos caranguejos diferiu entre os costões ($F=91,96$; $p=0,00$), com os menores exemplares (1,5mm LC) encontrados nos costões do Perequê-Mirim e Domingas Dias, enquanto os maiores foram registrados no costão do Lamberto (11,9mm LC). Além disso, em média o tamanho não diferiu os sexos ($t=10,02$; $p=0,000$), tampouco entre os períodos de estudo ($F=4,54$; $p=0,033$) (Figura 4-A).

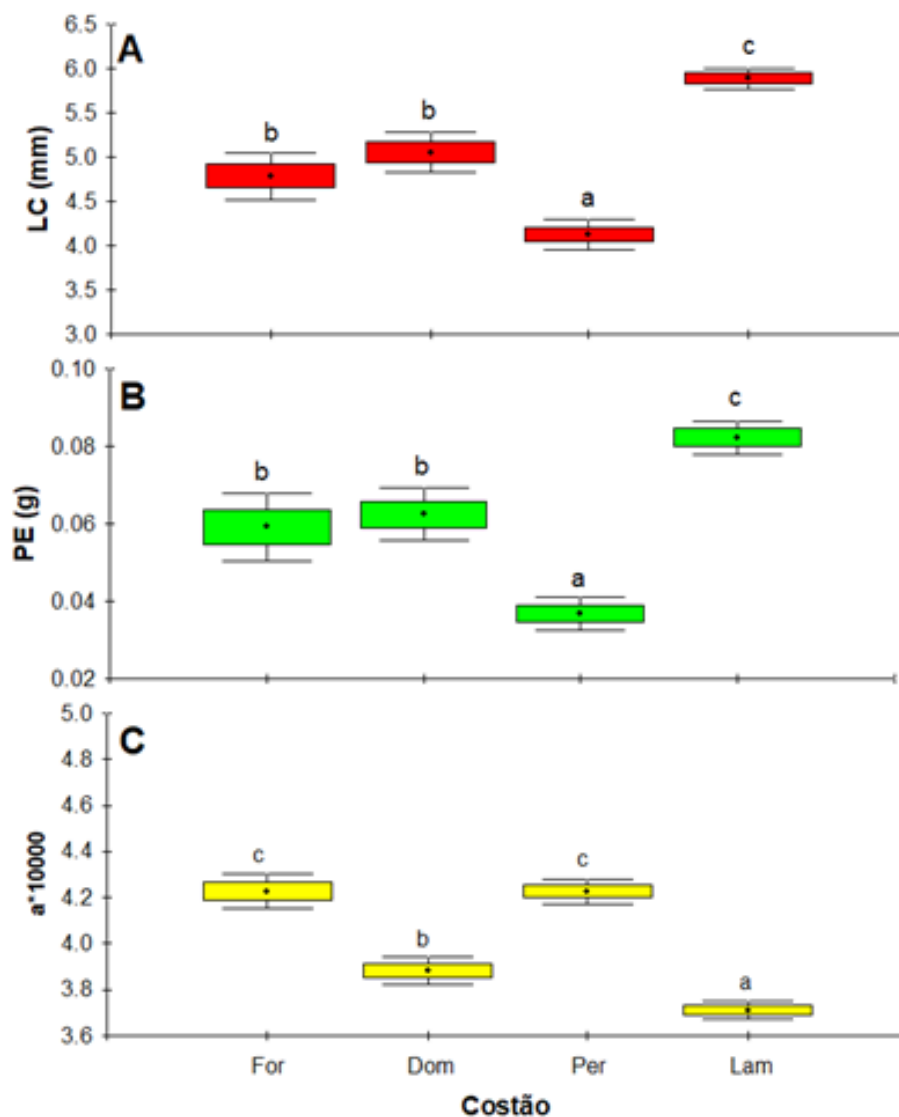


Figura 4. Relação Peso, Largura da carapaça e fator de condição de *E. brasiliensis* nos diferentes costões da Baía da Fortaleza (**FOR**, costão rochoso da Fortaleza; **DOM**, costão rochoso da Domingas Dias) e Baía do Flamengo (**PER**, costão rochoso do Perequê-Mirim e **LAM**, costão rochoso do Lamberto). Onde: A) **Largura da carapaça** (LC); B) **Peso** (PE); C) **Fator de condição** (a).

Com relação ao peso, tanto os animais leves quanto os pesados foram encontrados no costão do Lamberto (0,0005 e 0,6713g, respectivamente), contrastando com a Baía da Fortaleza, onde os pesos foram similares ($F=58,84$; $p=0,000$) (Figura 4-B), houve diferença significativa entre os sexos ($t=10,02$; $p=0,001$) contudo, para o período não foi registrada diferença ($F=0,41$; $p=0,520$).

5.2. Relação PExLC e Fator de Condição

Uma análise geral da relação Peso (PE) vs. tamanho (LC) de *E. brasiliensis*, mostrou que a constante 'b' da relação diferiu significativamente entre os sexos ($p=0,029$), embora o padrão de crescimento em peso tenha sido isométrico independente do sexo ($b_{Macho}= 2,98$; $b_{Fêmea}= 3,03$; $1,28 \leq t \leq 1,84$; $p>0,01$) (Figura 5-A-B; Tabela II). Os dados obtidos para os machos durante o ano de amostragem podem ser agrupados em uma única equação, o mesmo ocorrendo para as fêmeas, mesmo ocorrendo uma ligeira variação na constante 'a' (Tabela III). Para machos a equação foi $\ln PE = -7,84 + 2,98 \cdot \ln LC$ ($n=3.570$, $R^2=90,7\%$, $p=0,816$) (Figura 5-A) e para fêmeas $\ln PE = -7,91 + 3,03 \cdot \ln LC$ ($n=4.319$, $R^2=90,0\%$, $p=0,029$) (Figura 5-B) (Tabela III).

O fator de condição "a" nos exemplares obtidos nos costões rochosos apresentou diferença significativa ($F=96,42$; $p=0,000$), os animais com maior fator de condição foram obtidos na Fortaleza e Perequê-Mirim, similares entre si, com Domingas Dias tendo valor intermediário e no Lamberto sendo registrado o menor.

Também foi registrada diferenças entre machos e fêmeas ($t=-10,77$; $p=0,000$), apresentando uma pequena alteração do coeficiente de variação entre

os sexos (29,9% e de 32,4% respectivamente), além disso foi registrada diferença para o período ($F=14,17$; $p=0,00016$) (Figura 4-C).

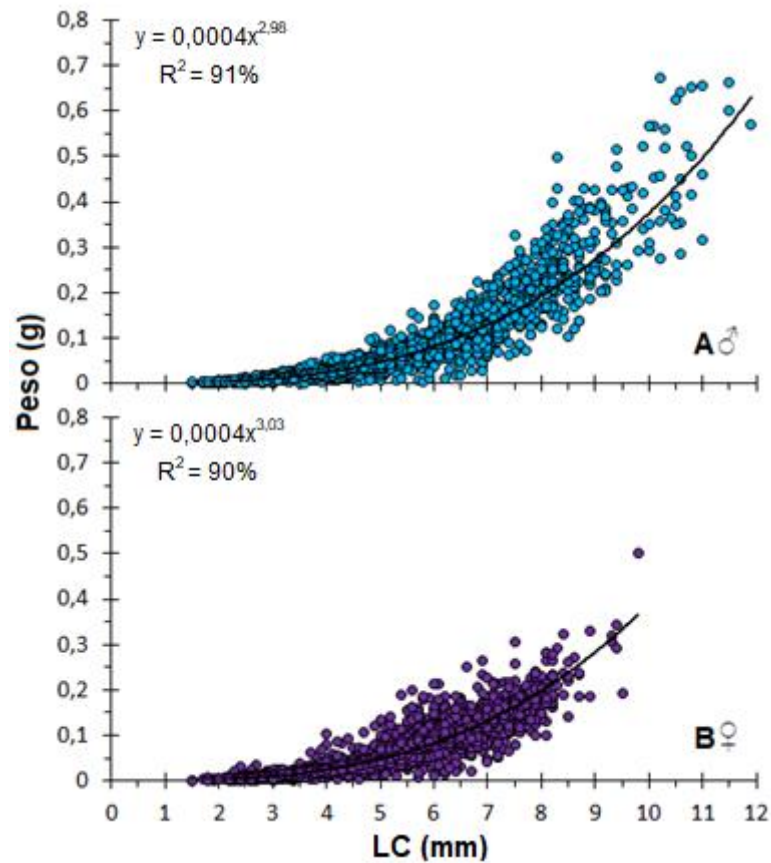


Figura 5. Gráfico de dispersão de pontos da relação peso corporal total (PE) pela largura da carapaça (LC mm) ajustados pela função de potência para machos (A) e fêmeas (B) de *E. brasiliensis*, coletados mensalmente de agosto de 2011 a julho de 2012, nos costões rochosos de Ubatuba.

Tabela II. *Epialtus brasiliensis*. Equações para a relação PExLC (PE, peso úmido total; LC, largura da carapaça), dos exemplares de cada sexo coletados mensalmente em dois períodos (M, manhã; N, noite), nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza (Ubatuba, SP), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012. Onde: n, número de indivíduos; R^2 (%), coeficiente de determinação em porcentagem; nível alométrico (0, isométrico; –, alométrico negativo; +, alométrico positivo).

Sexo	Período	n	Função Potência ($Y=ax^b$)	R^2 (%)	Nível de Alometria	Teste t
Macho	M	963	$PE = 0,0005 LC^{2,78}$	90,69	–	7,70 *
	N	2.607	$PE = 0,0003 LC^{3,06}$	90,69	+	3,39
	M+N	3.570	$PE = 0,0004 LC^{2,98}$	90,68	0	1,29 ^{ns}
Fêmea	M	1.071	$PE = 0,0005 LC^{2,78}$	91,37	–	8,01*
	N	3.248	$PE = 0,0003 LC^{3,13}$	90,01	+	7,142
	M+N	4.319	$PE = 0,0004 LC^{3,03}$	90,01	0	1,84 ^{ns}

* $p < 0,01$; ^{ns} $p > 0,01$

Tabela III. *Epialtus brasiliensis*. Comparação entre as constantes (“a” e “b”), das equações obtidas para as relações PExLC (PE, peso úmido total; LC, largura da carapaça), entre os períodos (M, manhã; N, noite) para cada sexo, bem como entre os sexos desconsiderando-se o período do dia, para exemplares coletados nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza (Ubatuba, SP), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012. Onde: n, número de indivíduos; a, intercepto; b, coeficiente de regressão = declividade.

Relação Biométrica	Sexo	Período	n	a	b	teste t			
						a	p	b	p
PExLC	Macho	M	963	-7,56	2,78	-0,2045	0,838	0,163	0,871
	Fêmea	M	1.071	-7,55	2,77				
	Macho	N	2.607	-7,96	3,06	0,0635	0,949	-2,59	0,011
	Fêmea	N	3.248	-8,07	3,13				
	Macho	M+N	3.570	-7,84	2,98	-0,233	0,816	-2,21	0,029
	Fêmea	M+N	4.319	-7,91	3,03				

5.3. Maturidade Sexual

Para se estimar o tamanho em que os indivíduos alcançam a maturidade sexual gonadal ($LC_{50\%}$), foram utilizadas todas as categorias demográficas (juvenis e adultos) de cada sexo em separado. Os valores obtidos foram de 4,5mm para machos (Figura 6-A) e 5,4mm para as fêmeas (Figura 6-B).

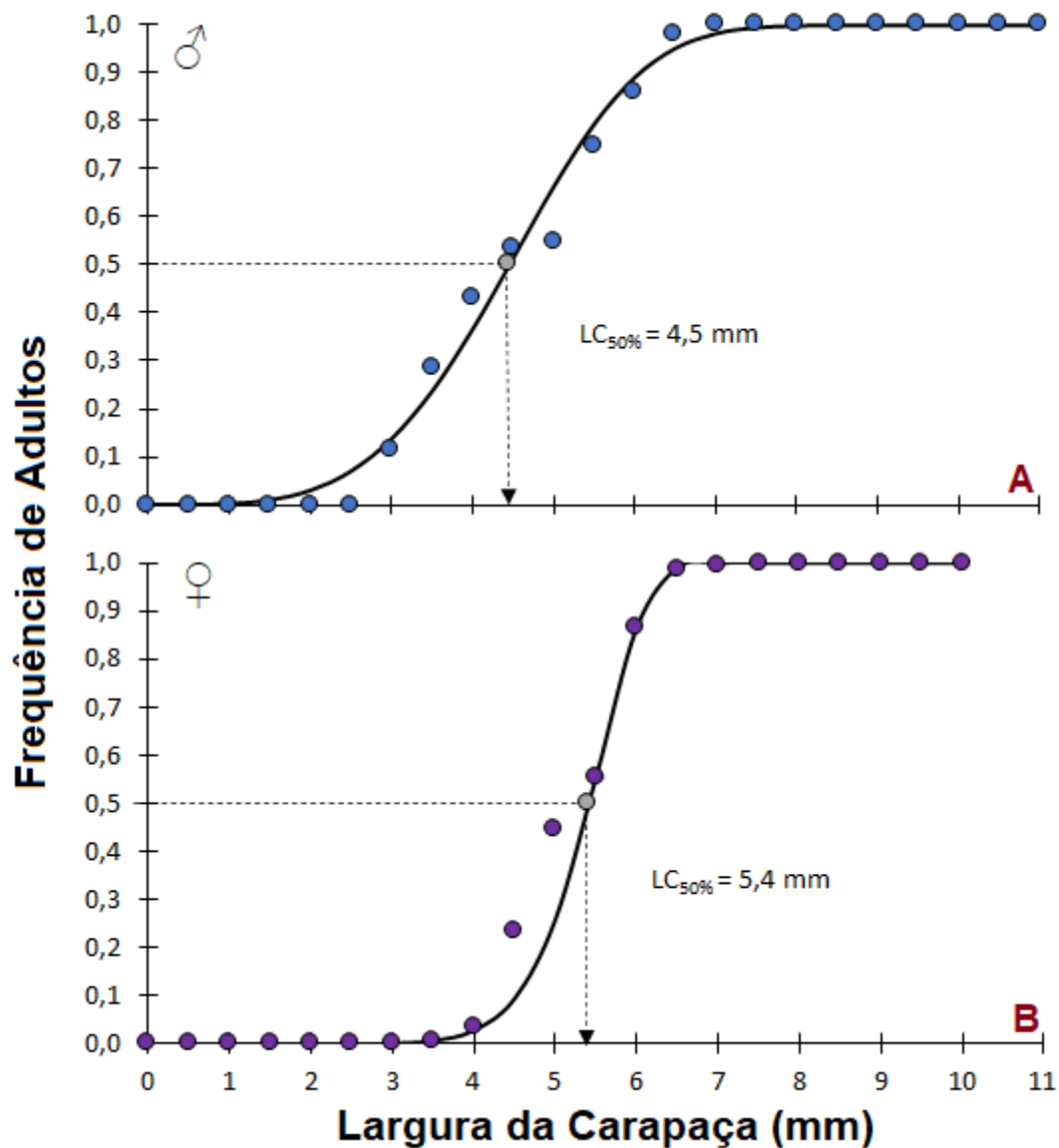


Figura 6. Curva de Ajuste da equação logística, indicando a largura da carapaça em que 50% dos machos (A) e fêmeas (B) de *E. brasiliensis* alcançam a maturidade sexual nos costões rochosos de Ubatuba (SP).

Com relação ao desenvolvimento gonadal, os machos imaturos ocorreram nas classes de 1,5 a 6,5mm (maior frequência de 3,0 a 3,5mm LC), enquanto os indivíduos em maturação foram observados de 3,0 a 9,0mm LC e os maduros de 4,5 a 11,5mm LC (Figura 7-A). Para fêmeas, por sua vez, as imaturas compuseram as classes de 1,5 e 5,5mm (maior frequência de 2,5 a 4,0mm LC), aquelas na categoria em maturação ocorreram nas classes de 4,0 a 8,0mm LC, enquanto as fêmeas maduras ocorreram de 4,5 a 9,5mm LC, com este mesmo intervalo de tamanho também ocorrendo para as fêmeas ovígeras (Figura 7-B). De modo geral, os menores exemplares maduros ocorreram com 4,5 mm LC (machos e fêmeas, respectivamente), sendo registrado o mesmo tamanho para a menor fêmea ovígera capturada.

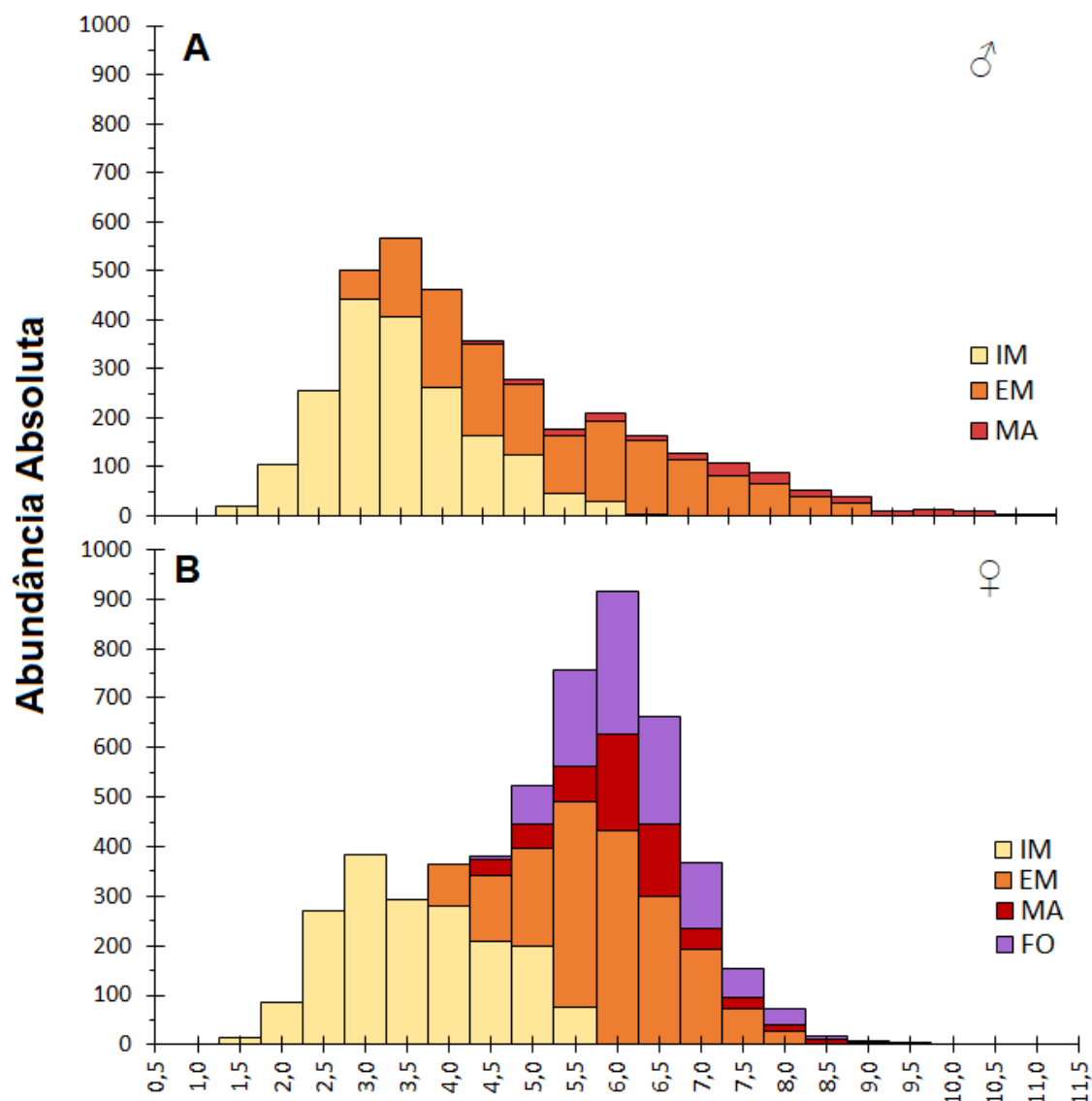


Figura 7. Abundância Absoluta de *E. brasiliensis* distribuída em classes de tamanho (0,5mm), para cada sexo, do estágio de desenvolvimento gonadal de *E. brasiliensis* nos diferentes costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lambert). Onde: machos (**A**); fêmeas (**B**); imaturos (**IM**); em maturação (**EM**); maduros (**MA**); e fêmeas ovígeras (**FO**).

A análise de crescimento relativo do própodo quelar em relação ao tamanho corpóreo (CPxLC), permitiu o reconhecimento de quatro fases do crescimento ontogenético dos machos (Figura 8 e Figura 9-A). A primeira mudança na taxa de alometria marca a passagem da fase juvenil para a adulta (muda da puberdade) a partir de 4,1mm LC (IC 5%: 3,9 a 4,3mm LC), indicando

padrão de crescimento isométrico ($b=1,00$, $p=0,000$), nesta fase estas variáveis crescem em proporções iguais. A transição entre os juvenis (Figura 8-A) e o adulto I é pontual, com nenhuma sobreposição entre os grupos, nessa fase ocorre a mudança para o adulto I (Figura 8-B, D) (a partir de 4,1mm), indicando um grupo de indivíduos com tamanho e peso de adultos, apresentando crescimento alométrico positivo ($b=1,29$, $p=0,000$), ou seja, o comprimento das quelas, crescem em proporções maiores que a largura da carapaça, tendo, contudo, o desenvolvimento do quelípodo ainda não atingido a forma do adulto, nessa fase de transição há uma grande sobreposição entre a transição dos adultos II e III. Nos adultos ocorrem duas mudanças, indicando a existência de dois grupos de machos adultos e que foram nomeados de adulto II (Figura 8-C), onde o crescimento é alométrico positivo ($b=1,47$, $p=0,000$) e III apresentando isometria em relação ao crescimento ($b=1,02$, $p=0,000$) (Figura 8-E), essa diferença ocorre quando os indivíduos atingem 7,8mm (LC). A transição do adulto II para o III ocorre no eixo horizontal e, sendo assim, há pouca ou nenhuma sobreposição entre esses dois grupos.

No presente estudo, o tamanho estimado de maturidade sexual morfométrica para os machos foi de 4,1mm, com os valores do intervalo de confiança a 5%, variando de 3,91 a 4,25mm LC.

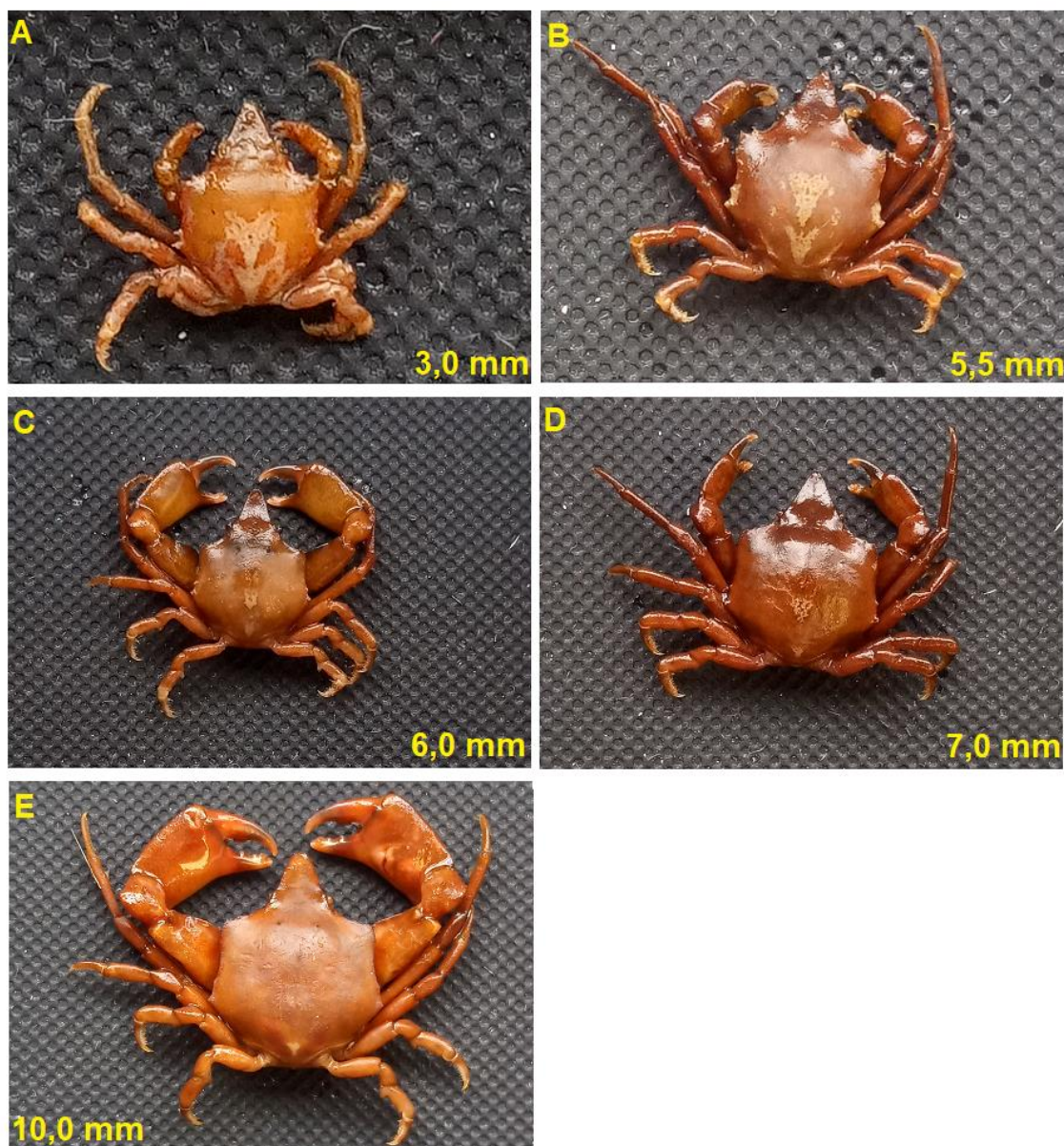


Figura 8. Morfotipos de exemplares machos de *E. brasiliensis* evidenciando o crescimento alométrico diferenciado, onde: (A) jovem, (B, D) adulto I, (C) adulto II e (E) adulto III, coletados mensalmente de agosto de 2011 a julho de 2012, nos costões rochosos de Ubatuba. (Foto: Wagner F. Vilano).

O tamanho estimado para maturidade sexual morfológica das fêmeas foi de 5,4mm e os valores estimados do intervalo de confiança a 5%, foram de 5,4 e 5,5mm. Com relação ao tipo de crescimento apresentado pelas fêmeas, verificou-se a ocorrência de alometria negativa entre a relação LA x LC em indivíduos maduros ($b=0,77$, $p=0,000$) e jovens ($b=0,65$, $p=0,000$) (Figura 9-B; Tabela VI). O crescimento alométrico negativo no abdômen das fêmeas, durante

o estágio juvenil, é responsável pela alteração na forma desta estrutura, que inicialmente apresenta a forma triangular e com o decorrer do crescimento passa a adquirir a forma arredondada, sendo esta uma característica das fêmeas maduras. Esta mesma relação, quando verificada para os indivíduos maduros, também se apresentou como uma leve alometria negativa.

Tabela IV. *Epiplatys brasiliensis*. Equações para a relação CPx LC (machos) e LAxLC (fêmeas), coletados mensalmente, nos costões rochosos das Baías do Flamengo e Fortaleza, em Ubatuba (SP), de junho/2011 a maio/2013. Onde: CP, comprimento do própodo quelar; LA, largura do 5º somito abdominal; LC, largura da carapaça; n, número de indivíduos; e nível alométrico (0, isométrico; -, alométrico negativo; +, alométrico positivo).

Relação Biométrica	Sexo	Morfotipo	n	Regressão Linear (Y=a.X ^b)	Nível de Alometria	t
CP x LC	Macho	Jovem	1.576	CP = 0,465·LC ^{1,00}	0	61,39 ^{ns}
		Adulto I	1.539	CP = 0,309·LC ^{1,29}	+	113,43 *
		Adulto II	259	CP = 0,317·LC ^{1,47}	+	55,55 *
		Adulto III	176	CP = 0,795·LC ^{1,02}	0	24,22 ^{ns}
LA x LC	Fêmea	Jovem	2.370	LA = 0,387·LC ^{0,65}	-	189,05 *
		Adulto	1.949	LA = 1,015·LC ^{0,77}	-	98,47 *

* p<0,05; ^{ns} p>0,05

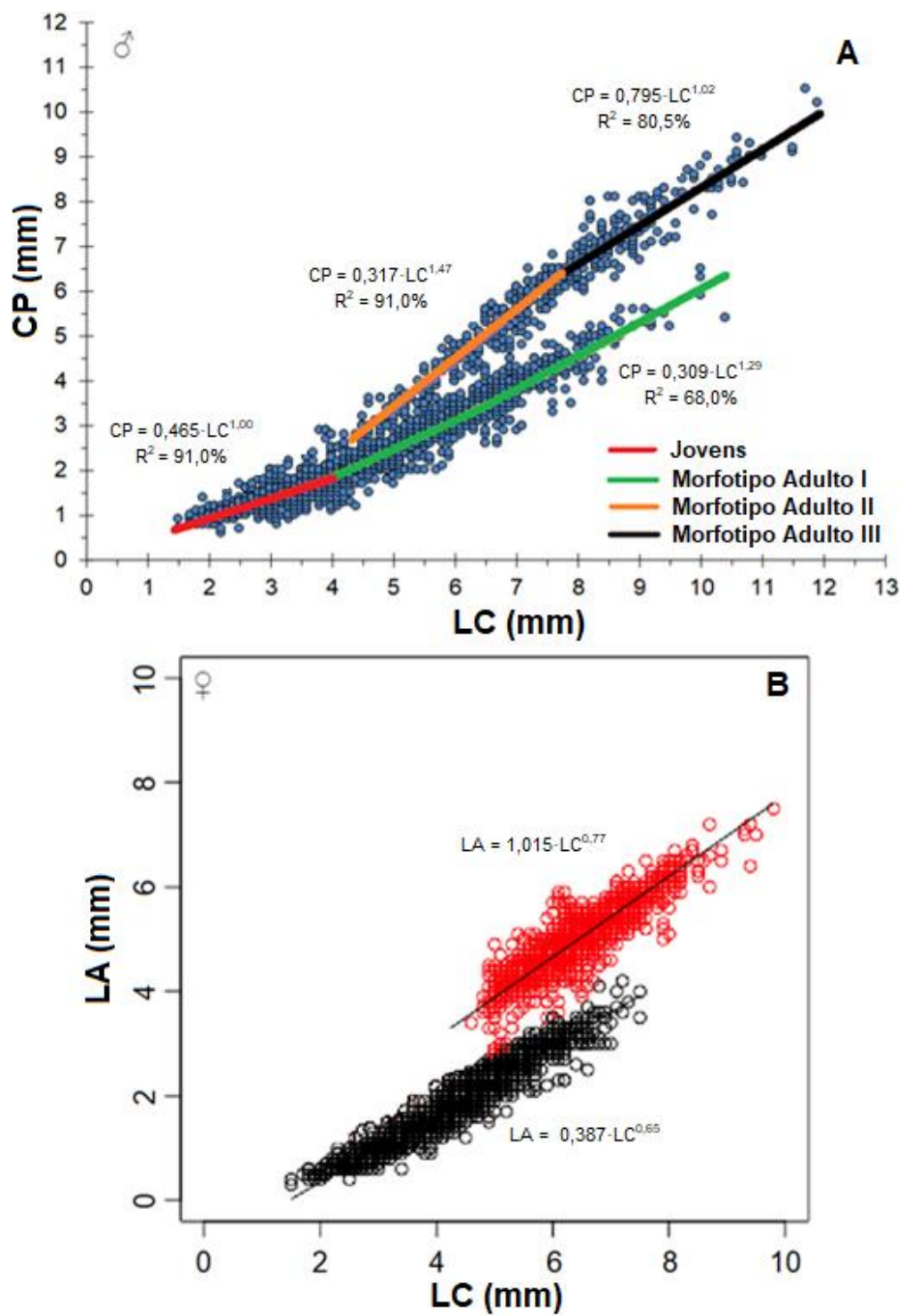


Figura 9. Gráfico de crescimento alométrico para as relações $CP \times LC$ em machos (**A**) e $LA \times LC$ em fêmeas (**B**) de *E. brasiliensis*, coletados mensalmente de agosto de 2011 a julho de 2012, nos costões rochosos de Ubatuba (SP). Onde: CP, comprimento do própodo do quelípodo; LA, largura do 5º somito abdominal; e LC, largura da carapaça.

5.4. Período Reprodutivo e Recrutamento Juvenil

Os machos maduros (MA) foram coletados em todos os meses, exceto em junho/2012, sendo registrados em maior frequência nos meses de verão, em especial em fevereiro/2012 (n=11). Os machos imaturos (IM) também foram registrados durante todo período de estudos, com maiores porcentagens nos meses de fevereiro e junho/2012 (n= 108 e 259, respectivamente) (Figura 10-A). As fêmeas maduras (MA), com exceção de maio e junho /2012, estiveram presentes em todos os meses, com destaque para janeiro/2012, onde ocorreu a maior porcentagem (n=30). O mesmo ocorreu com as fêmeas ovígeras (FO), com elevação evidenciada no mês novembro/2011 (n=145), além de um segundo pico em março/2012 (n=86). No caso dos indivíduos imaturos (IM), também foram amostrados durante todo o ano, havendo picos distintos em 2011 (agosto, n=204) e 2012 (fevereiro, n=125 e maio, n=222) (Figura 10-B), com principal período reprodutivo ocorrendo nos meses de primavera (outubro a dezembro).

Os indivíduos juvenis de machos e fêmeas, foram coletados em todos os meses e apresentaram sincronismo nos picos de recrutamento, tendo o primeiro ocorrido para ambos os sexos coincidindo com o final do inverno, em agosto e setembro/2011 e um segundo ocorrendo no outono, ligeiramente maior que o primeiro, em maio e junho/2012 (Figura 11).

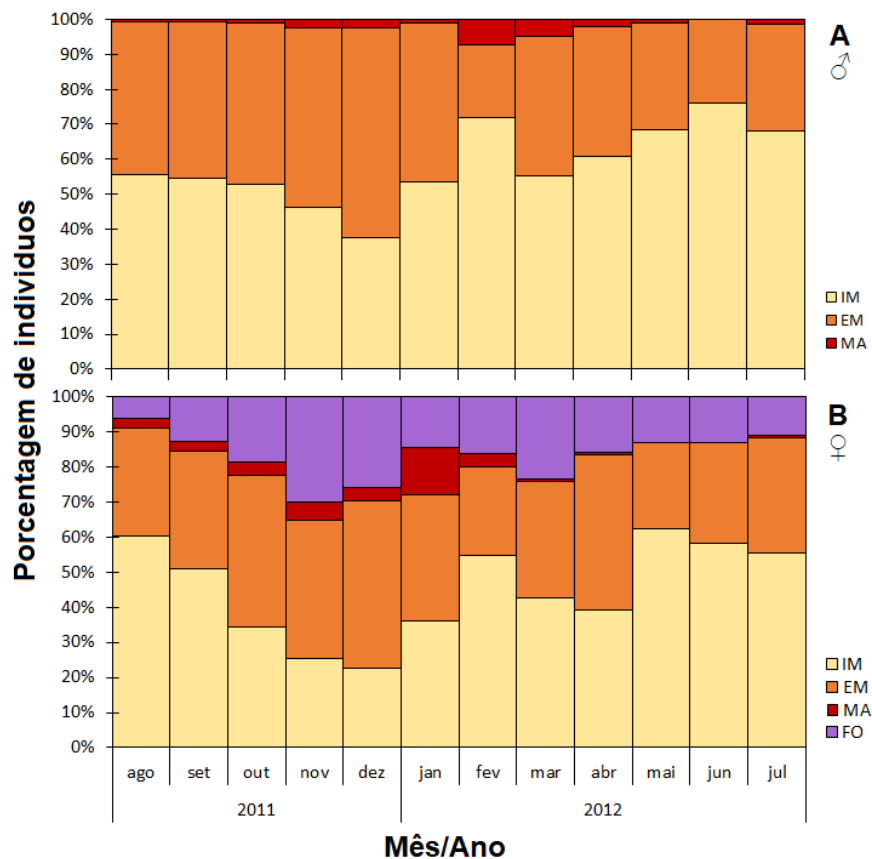


Figura 10. Frequência relativa de *E. brasiliensis*, de acordo com o desenvolvimento gonadal dos exemplares coletados mensalmente entre agosto/2011 a julho/2012. Onde: machos (A); fêmeas (B); imaturos (IM); em maturação (EM); maduros (MA); e fêmeas ovígeras (FO).

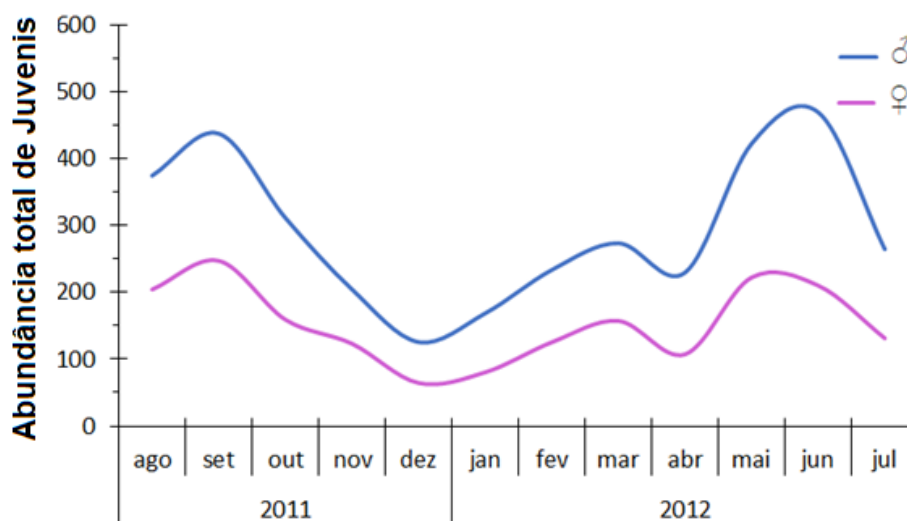


Figura 11. Abundância total de Juvenis (machos e fêmeas) de *E. brasiliensis*, coletados mensalmente nos costões rochosos de Ubatuba, de agosto/2011 a julho/2012.

5.5. Proporção Sexual

Durante todo o período amostral de *E. brasiliensis*, a proporção sexual foi favorável às fêmeas nos costões rochosos em Ubatuba (1:1,21; $X^2=71,11$, $p<0,01$), com exceção do ocorrido no costão da Fortaleza (1:1,1; $X^2=2,90$; $p>0,05$), com a maior diferença ocorrida no costão do Perequê-Mirim (1:1,32; $X^2=54,45$, $p<0,01$) (Tabela V).

Na avaliação das estações climáticas o Outono apresentou a proporção sexual de 1:1,03 não registrando diferença estatística ($p>0,05$), contudo, houve predomínio das fêmeas durante as demais estações do ano, com destaque para primavera onde o desvio dessa proporção foi o maior dentre todas (1:1,42) (Tabela VI).

Tabela V. Proporção sexual de *E. brasiliensis*, coletados nos costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012.

Local	MT	FT	TOTAL	Proporção Sexual (♂:♀)	X^2
Fortaleza	631	693	1.324	1:1,10	2,90 ^{ns}
Domingas Dias	753	914	1.667	1:1,21	15,55 *
Baía da Fortaleza	1.384	1.607	2.991	1:1,16	16,63 *
Perequê-Mirim	1.242	1.638	2.880	1:1,32	54,45 *
Lamberto	944	1.074	2.018	1:1,14	8,37 *
Baía do Flamengo	2.186	2.712	4.898	1:1,24	56,49 *
Total	3.570	4.319	7.889	1:1,21	71,11 *

* $p<0,01$; ^{ns} $p>0,05$

Tabela VI. Proporção sexual de *E. brasiliensis* coletados nos costões rochosos da Baía da Fortaleza (Fortaleza e Domingas Dias) e Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), por estação do ano, no período compreendido de agosto/2011 a julho/2012.

Estação Climática	MT	FT	TOTAL	Proporção Sexual (♂:♀)	χ^2
Verão	524	662	1.186	1:1,26	16,06 **
Outono	833	854	1.687	1:1,03	0,48 ^{ns}
Inverno	1.076	1.188	2.264	1:1,10	5,54 *
Primavera	1.137	1.615	2.752	1:1,42	83,02 **
Total	3.570	4.319	7.889	1:1,21	71,11 **

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; ^{ns} $p > 0,05$

5.6. Variáveis Ambientais (Temperatura e Salinidade)

A média de temperatura mais elevada foi registrada no costão do Lamberto, contrastando com a Baía da Fortaleza onde as temperaturas foram similares ($F=5,89$; $p=0,001$), contudo não houve diferença entre os períodos ($F=0,13$; $p=0,718$) (Figura 12-A). Com relação a salinidade, os maiores valores foram obtidos para os costões do Lamberto e Fortaleza, contrastando com a menor registrada no costão do Perequê-Mirim ($F= 8,99$; $p=0,000$). Entretanto, para o período (manhã/noite) não foi registrada diferença ($F=0,24$; $p=0,625$) (Figura 12-B).

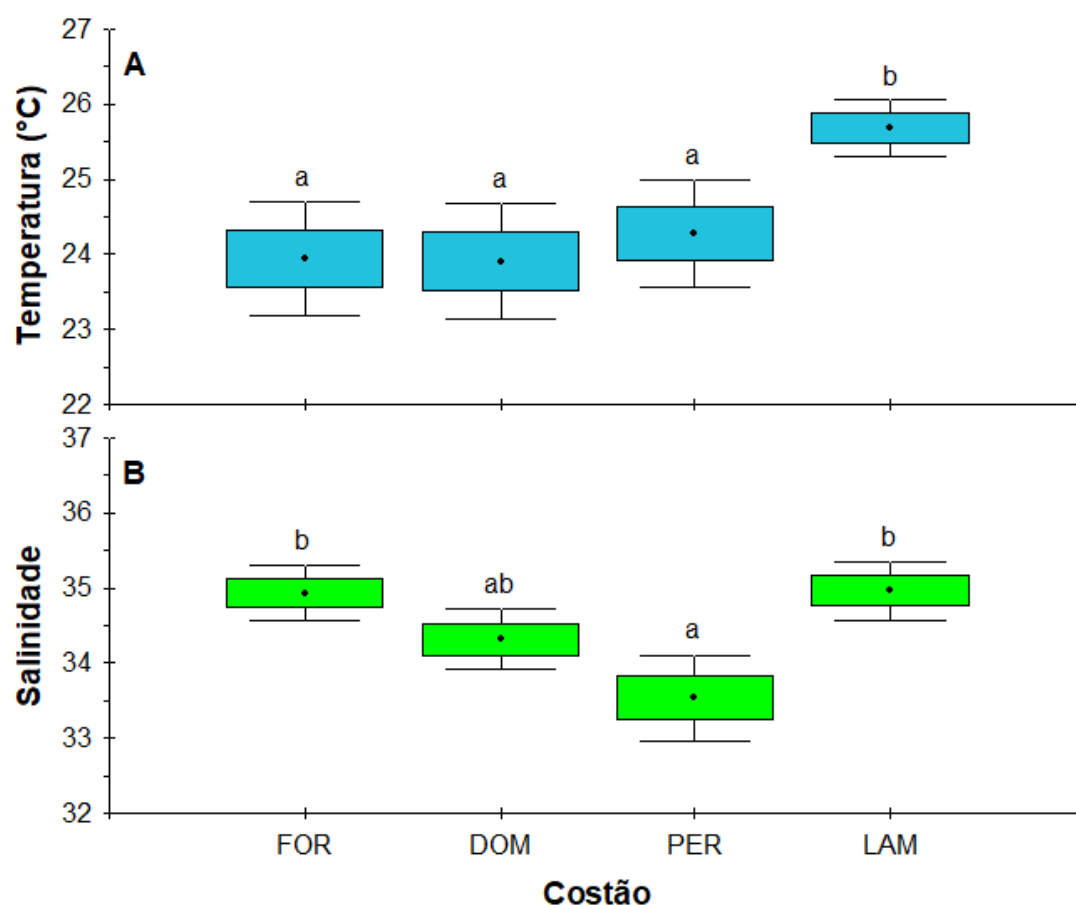


Figura 12. Valores médios de temperatura e salinidade obtidos durante o período de estudos nos diferentes costões da Baía da Fortaleza (**FOR**, Fortaleza; **DOM**, Domingas Dias) e Baía do Flamengo (**PER**, Perequê-Mirim; e **LAM**, Lambert). Onde: **(A)** Temperatura e **(B)** Salinidade.

As menores médias térmicas foram observadas em setembro e outubro/2011, enquanto os mais elevados, foram relativos aos meses de verão/2012 ($F=11,10$; $p=0,000$) (Figura 13-A). Os meses com maior salinidade foram os de outono/2012, enquanto os meses com os menores valores foram agosto e outubro/2011 ($F=6,14$; $p=0,000$) (Figura 13-B).

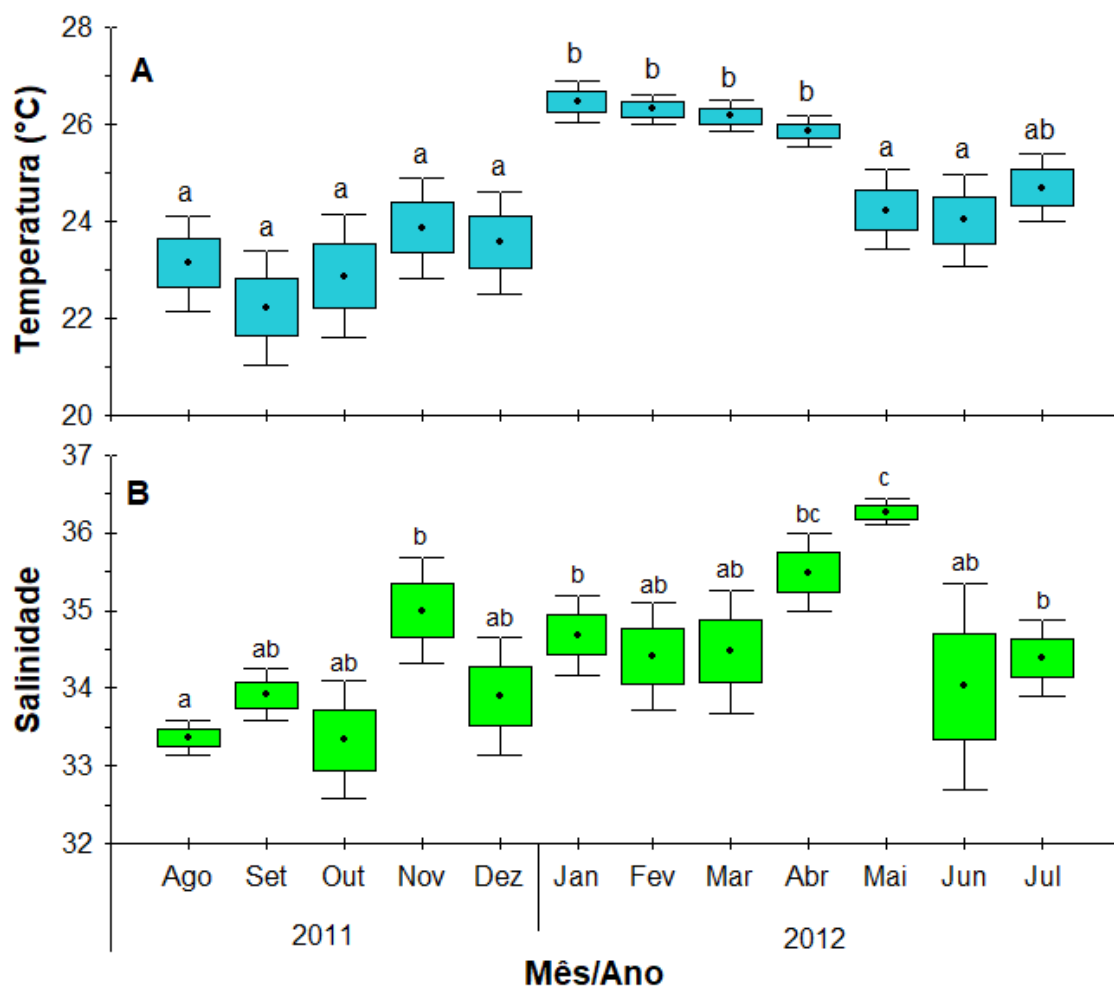


Figura 13. Valores médios de temperatura e salinidade obtidos mensalmente nos costões rochosos de Ubatuba, durante o período de agosto/2011 a julho/2012. Onde: **(A)** Temperatura e **(B)** Salinidade.

5.7. Relação das Variáveis Ambientais e os Eventos Reprodutivos

As maiores porcentagens de fêmeas ovígeras ocorreram na primavera/2011, onde a média de temperatura foi de 23,4°C e o registrado para salinidade foi 34,1 (Figura 14-A).

Com relação ao recrutamento juvenil, ocorreram dois picos, sendo o primeiro característico do final do inverno e início da primavera/2011, com temperatura média de 23,1°C e salinidade 33, enquanto o segundo foi

constatado no outono/2012, com médias de temperatura 24,5°C e salinidade 35 (Figura 14-B).

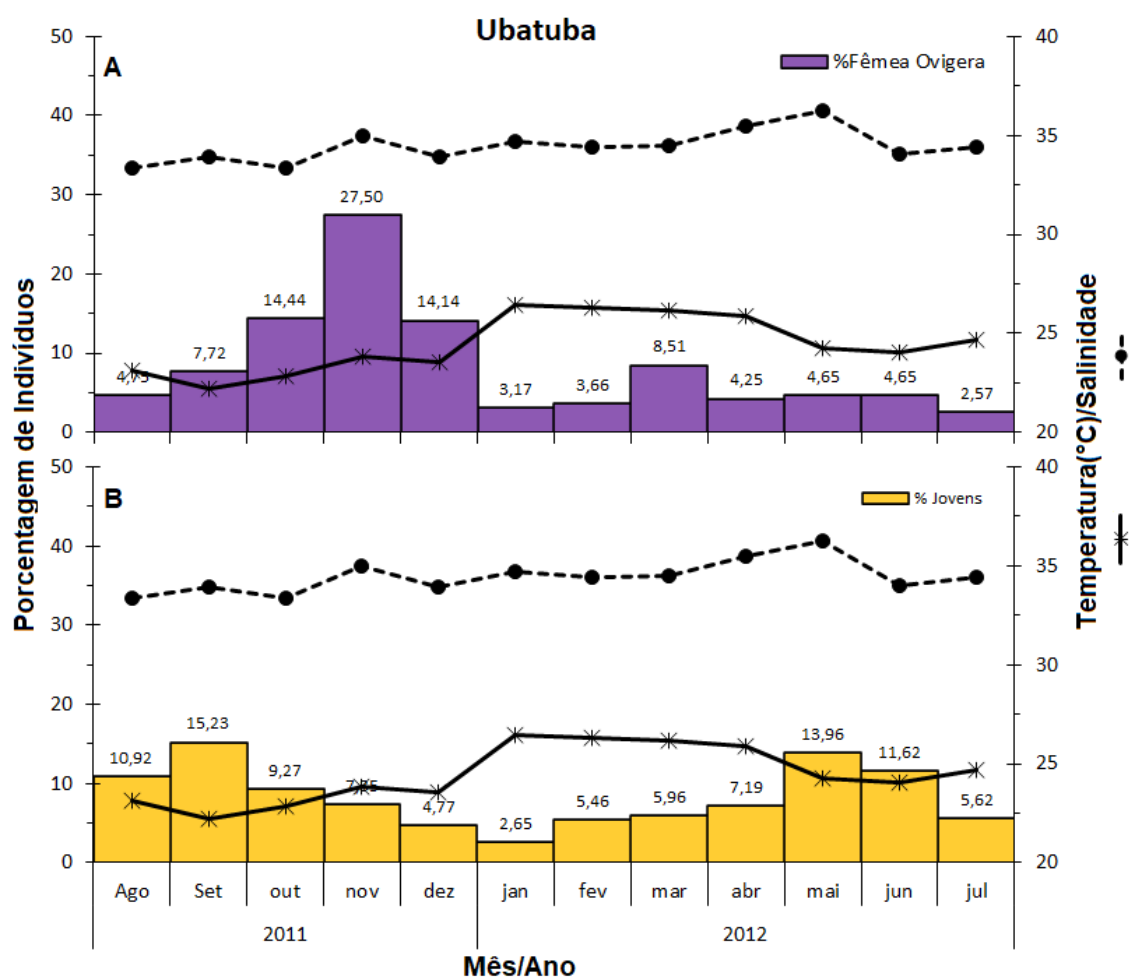


Figura 14. Variação da porcentagem de fêmeas ovígeras e jovens recrutas de *E. brasiliensis*, com os registros de temperatura da água e salinidade coletados mensalmente nos costões rochosos de Ubatuba, durante o período de agosto/2011 a julho/2012. Onde: **(A)** Fêmeas ovígeras e **(B)** Jovens.

6. Discussão

6.1. Abundância e Estrutura em Tamanho da População

Um aspecto importante, que influencia diretamente a estabilidade populacional, é o sucesso nas taxas de sobrevivência larval, que virão assentar nos costões rochosos, embora as larvas de *Brachyura* (zoeas e megalopas) sejam predadoras, também servem de alimento na coluna d'água (Zimmerman & Felder, 1991; Acha *et al.*, 2004). Além disso, o sucesso na estabilidade populacional de *E. brasiliensis* nos costões de Ubatuba, dá-se por apresentar apenas dois estágios de zoea (Pinheiro *et al.*, 1994), antes de atingir a fase de megalopa, que resulta em um curto período de permanência na coluna de água (Rice, 1980).

A populações de *E. brasiliensis* são extremamente densas em *Sargassum* spp., com registro de indivíduos pertencentes a todas as categorias e estágios de desenvolvimento. Destaca-se uma elevada presença de jovens recrutas (1-4mm LC) em todos os costões analisados, promovido pela presença contínua de fêmeas ovígeras ao longo dos meses do ano e, portanto, um fornecimento igualmente contínuo de larvas, propiciando a estabilidade populacional dessa espécie.

A distribuição dos indivíduos em classes de tamanho, apresentada neste estudo indica uma estrutura populacional estável de *E. brasiliensis*, confirmando os dados obtidos por outros autores que estudaram majídeos na Região de Ubatuba (p. ex., Mantelatto *et al.*, 2003; Cobo, 2006; e Barros-Alves *et al.*, 2013, 2018) e epialtídeos de outras localidades (Ohtsuchi *et al.*, 2016). Além disso,

segundo Negreiros-Fransozo *et al.* (1994), Teixeira *et al.* (2008) e Ohtsuchi *et al.* (2016), os caranguejos majídeos, em especial aqueles do gênero *Epialtus*, estão bem adaptados para habitar as algas do gênero *Sargassum* durante toda a sua vida pós-larval.

Para *E. brasiliensis*, o tamanho máximo dos machos (11,9mm LC) em relação as fêmeas (9,8mm LC), indica um nítido dimorfismo sexual corpóreo, já relatado para outras espécies de caranguejos-aranha (Hartnoll, 1964, 1974, Sampedro *et al.*, 1999, Carmona-Suarez, 2003, Sampedro *et al.*, 2003, Barón *et al.*, 2009; Cobo & Alves, 2009; Baeza *et al.*, 2012), que, segundo Pinheiro & Taddei (2005), é uma característica muito comum aos Brachyura. No entanto, em relação ao crescimento em peso, os valores de “*b*” diferiram significativamente entre os sexos, embora indiquem um crescimento isométrico que mostra equilíbrio entre o crescimento em peso e tamanho.

Os exemplares encontrados nos costões da Fortaleza e Domingas Dias (Baía da Fortaleza) apresentaram tamanho intermediário de largura da carapaça (LC) e peso (PE), que é compatível a uma menor área disponível do substrato (alga substrato) e da energia hídrica nestes locais. Tais fatores influenciam sobremaneira o crescimento desses organismos, além do que os valores de tamanho e peso no costão da Fortaleza refletem no maior fator de condição (*a*), indica que a espécie esteja se preparando para a reprodução. Enquanto isso, o costão da Domingas Dias evidencia similaridade em tamanho e peso com o costão da Fortaleza, sendo representado pelo reduzido valor de “*a*” indica um maior investimento energético na reprodução nestes animais que ali habitam.

Nos dois costões rochosos da Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), o substrato, que, por apresentar maior tamanho de fronde, possibilita

maior superfície de contato aos organismos da fauna fital, que minimiza a competição por espaço e maximiza o alimento disponível, aspectos explicativos do maior equilíbrio populacional e expressiva quantidade de indivíduos entre 4-7mm LC no costão do Lamberto. Além disso, neste mesmo costão onde os exemplares de *E. brasiliensis* ocorreram com maiores médias de LC e PE e o menor fator de condição “a”, que é indicativo de um maior investimento energético na reprodução nestes locais, possivelmente pela redução da energia para sua melhor fixação nas algas neste local de baixa hidrodinâmica. O costão do Perequê-Mirim, por ter frondes de *Sargassum* mais compridas foi caracterizado por uma maior abundância de recrutas jovens associados, fato comprovado pela menor média de tamanho (LC) e peso (PE) destes caranguejos e o valor intermediário do fator de condição (a), evidenciando um investem energético no crescimento somático.

A maior diferença do coeficiente de regressão (b) dos machos em relação ao das fêmeas pode explicar as diferenças ocorridas no fator de condição (a), sendo este contraste decorrente da energia necessária ao desenvolvimento reprodutivo (gônada), repercutindo nos maiores valores do fator de condição das fêmeas (Araújo & Lira, 2012; Noori *et al.*, 2015). Algumas espécies de braquiúros apresentam um maior fator de condição para os machos (p. ex.: *Scylla* segundo Mohapatra *et al.*, 2010; e *Portunus pelagicus* conforme Hamid *et al.*, 2018), por outro lado, resultado oposto foi obtido para fêmeas (Pinheiro & Fransozo, 2002; Josileen, 2011; Araujo & Lira, 2012; Noori *et al.*, 2015).

Pelo exposto, o fator de condição não deve ser considerado como um parâmetro único para determinar o período reprodutivo. Segundo Choy (1998) e Noori *et al.* (2015), os resultados da dinâmica temporal ou sazonal do fator de

condição em crustáceos decápodos devem ser sempre confrontados a outros, como a dinâmica dos exemplares com gônadas maduras e/ou presença de fêmeas ovígeras. Além disso, o fator de condição de organismos aquáticos, como os caranguejos, é fortemente influenciado pela disponibilidade de alimentos, qualidade do habitat, parasitismo, densidade populacional, desenvolvimento gonadal e taxa de crescimento (Dubey *et al.*, 2014; Hamid *et al.*, 2018).

6.2. Maturidade Sexual

Para Hartnoll & Gould (1988), informações acerca da duração de 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. Diversos autores, concordam que o início da maturidade sexual varia consideravelmente entre populações da mesma espécie, entre indivíduos da mesma população e de acordo com a distribuição geográfica da população. Essas variações podem ser atribuídas a diferenças latitudinais em função da atuação de fatores ambientais nas respectivas regiões, como temperatura e fotoperíodo (Adiyodi, 1988; Hartnoll, 2001, 2006; Cobo & Barros, 2009; Reis-Junior *et al.*, 2020). Segundo Sastry (1983) e Souza (2008), a maturidade pode ser tardia em regiões caracterizadas por baixas temperaturas ou apresentar um desenvolvimento gonadal abreviado naquelas de temperaturas elevadas.

Neste contexto, no presente estudo, o tamanho de maturidade sexual fisiológica (LC_{50%}) calculado para fêmeas de *E. brasiliensis* (5,4mm LC) foi maior do que o obtido para os machos (4,5mm LC). Outros autores já utilizaram *E.*

brasiliensis como modelo biológico, em estudos igualmente conduzidos em Ubatuba (SP), onde foram registrados maiores tamanhos de maturidade, tanto para as fêmeas (6,9 mm LC; n = 178) como para os machos (10,4mm LC; n = 200) (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1994; Teixeira *et al.*, 2008). O contraste entre os tamanhos obtidos por estes autores, em relação àqueles apresentados no presente estudo, pode ser explicado pela amostragem mais abrangente neste último, seja em abundância (n = 7.889), como na distribuição dos exemplares para todas as classes de tamanho. Tal aspecto confirma que o tamanho amostral reduzido e a representatividade nas classes de tamanho podem influenciar na determinação do tamanho de maturidade sexual fisiológica para ambos os sexos (Almeida *et al.*, 2013).

Nas várias espécies de Majoidea avaliadas quanto a maturidade morfológica, as relações envolvendo a largura do abdome (fêmeas) ou variável tomada no quelípodo (machos), permitem diferenciar e separar duas fases durante a ontogenia (jovem e adulta), seguidas de uma muda terminal (Schejter & Spivak, 2005; Barón *et al.*, 2009; Sal-Moyano *et al.*, 2011; Sal-Moyano *et al.*, 2014). No entanto, alguns autores já encontraram três fases (juvenil, adolescente e adulta) durante o desenvolvimento, separados por uma muda pré-púberal e outra puberal, caracterizando diferentes morfotipos nos machos de Majoidea, como já citado, por exemplo, para *Chionoecetes opilio*, por Sainte-Marie *et al.*, (1995); *Maja squinado*, por Sampedro *et al.* (1999); *Maja crispata*, segundo Carmona-Suárez (2003); e *Anamathia rissoana*, por Mura *et al.* (2005). Neste sentido, mesmo que os machos com própodo maior e mais curtos sejam reprodutivos, os machos com própodo plenamente desenvolvidos podem

exercer uma dominância fenotípica, tornam-se reprodutores primários (Laufer *et al.*, 2002).

Nesse estudo, foi possível verificar variações morfológicas do própodo nos indivíduos adultos de *E. brasiliensis*, que resultam em quatro distintos morfotipos (Jovem, Adulto I, Adulto II e Adulto III), que são resultado da alocação de recursos alimentares no início da maturidade sexual em crustáceos (Hartnoll, 1974; Baeza & Asorey, 2012). Neste contexto, diferentes morfotipos influenciam a estrutura populacional, sendo caráter relacionado à dominância social e reprodução, pois caranguejos maiores (morfologicamente maduros), tendem a ter uma vantagem competitiva sobre os menores, podendo acasalar com uma maior gama de tamanho de fêmeas (Corgos & Freire 2006). A ocorrência de machos com diferentes morfotipos em uma população certamente interfere nas relações intra e interespecíficas, uma vez que nas frondes de *Sargassum*, coabitam com outras espécies de grupos distintos: nematódeos (Da Rocha *et al.*, 2006); copépodos (Hooper & Davenport, 2006); anfípodos (Tararam & Wakabara, 1981; Jacobucci & Leite, 2008); além de outras espécies de caranguejos.

Nas fêmeas de *E. brasiliensis*, assim como em outros majóideos, foi observado a presença de duas fases (jovens e madura), separadas por uma muda puberal (Carmona-Suárez, 2003; Schejter & Spivak, 2005; Barón *et al.*, 2009; Sal Moyano *et al.*, 2011; Sal Moyano, *et al.*, 2014). Segundo Hartnoll (1982), o esperado é que o coeficiente alométrico da largura do abdômen seja maior após a muda puberal, devido ao aumento do investimento energético no crescimento dessa estrutura, diferindo do padrão alométrico negativo tanto na fase jovem ($b=0,65$) como na adulta ($b=0,77$) de *E. brasiliensis*. Além disso, em

fêmeas de crustáceos, o crescimento é naturalmente mais lento do que em machos, principalmente após a maturidade, pois a energia é direcionada para o desenvolvimento gonadal e produção de ovos (Santos *et al.*, 2017).

Estudos prévios sobre o crescimento relativo de *E. brasiliensis* indicaram que os machos atingem maturidade morfológica variando de 10,4 a 10,7mm LC, enquanto para as fêmeas isso ocorreu entre 6,9 a 8,9 mm LC (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1994 e Teixeira, 2010, respectivamente). Estes resultados diferiram daqueles obtidos no presente estudo, onde ocorreu uma inversão de tamanho de maturidade morfológica entre machos e fêmeas (LC machos < LC fêmeas), indicando uma sincronia dos tamanhos de maturidade fisiológica e morfológica dos machos de *E. brasiliensis* (4,5 e 4,1mm LC, respectivamente), sejam praticamente síncronos. O mesmo ocorreu para as fêmeas, neste caso ocorrendo com tamanhos de maturidade morfológica e fisiológica idênticos (5,4mm LC). Tal aspecto confirma a primeira hipótese formulada, da ocorrência de sincronia no tamanho de maturidade morfológica e fisiológica quando cada sexo de *E. brasiliensis* é avaliado separadamente. Contudo, em estudos realizados com outras espécies de majídeo já foi observada assincronia, tais como: *Maja squinado*, por Sampedro *et al.* (1999); *Maja brachydactyla*, por Corgos & Freire (2006); e *Chionoecetes bairdi*, segundo Donaldson *et al.* (1981).

Nos Brachyura a diferença de tamanho entre os sexos ocorre na maioria das famílias de caranguejos (Mantelatto & Fransozo, 1996; Taddei & Herrera, 2010; Alencar *et al.*, 2014; Pescinelli *et al.*, 2015; Gonçalves *et al.*, 2016; Marochi *et al.*, 2016), o mesmo tendo sido registrado para *E. brasiliensis* no presente estudo. Este contraste está diretamente relacionado ao comportamento reprodutivo, pois, após a muda da puberdade, os machos canalizam a energia

ao crescimento somático dos quelípodos e alguns poucos comportamentos reprodutivos (p. ex., corte, confronto intraespecífico pela posse da fêmea, cópula, etc.), enquanto nas fêmeas ela é direcionada diretamente à reprodução (p. ex., desenvolvimento gonadal, produção e incubação dos ovos), fatos amplamente conhecidos e citados por vários autores (Hartnoll, 1982; Mantelatto & Fransozo, 1994; Reigada *et al.*, 1994; Mantelatto & Fransozo, 1996; Costa & Negreiros-Fransozo, 1998; Mantelatto *et al.*, 2003). Além disso, a diferença na taxa de crescimento está relacionada à disponibilidade de alimento, mudanças no substrato (algas) e na densidade populacional, que pode variar de acordo com a área superficial disponível (tamanho das frondes de *Sargassum* spp.). Neste contexto, uma maior quantidade de alimento disponível pode impulsionar um incremento no tamanho máximo que os indivíduos podem alcançar, pois quanto maior a disponibilidade deste recurso, maior é o crescimento do caranguejo (Wenner *et al.*, 1974).

Segundo Morochi *et al.* (2016), o dimorfismo sexual está relacionado a ação de hormônios específicos, que irão influenciar a morfologia e sucesso reprodutivo da espécie. O dimorfismo sexual, relacionado ao própodo dos machos e abdômen das fêmeas de *E. brasiliensis*, coincide com o que já foi relatado para outros caranguejos-aranha (Hartnoll, 1964, 1974; Sampedro *et al.*, 1999; Carmona-Suarez, 2003; Sampedro *et al.*, 2003; Barón *et al.*, 2009).

Neste contexto, os resultados obtidos para *E. brasiliensis* confirmam a hipótese de que dimorfismo sexual é regra para os Majoidea (Baeza *et al.*, 2012).

6.3. Proporção Sexual

Geralmente, a seleção natural favorece uma proporção sexual de 1:1, conforme proposta por Fisher (1930, *apud* Johnson, 2003). No entanto, desvios nessas proporções são comuns em crustáceos marinhos, devido a ação de vários mecanismos (p. ex., diferentes taxas de crescimento e mortalidade, segregação de habitat e restrição alimentar), que contribuem aos desvios da proporção esperada (Wenner, 1972; Johnson, 2003; Cobo, 2006).

Neste estudo, a análise da proporção sexual de *E. brasiliensis* revelou diferença significativa em relação à proporção natural (1:1), sendo enviesado para as fêmeas, entretanto, a razão 1:1 foi verificada em apenas um dos costões rochosos avaliados (Fortaleza) e em uma das estações climáticas (outono), que têm sido compatíveis à aquisição da maturidade sexual em tamanhos equivalentes entre os sexos. Tal fato não ocorre com as espécies da superfamília Majoidea (Cobo, 2006; Teixeira *et al.*, 2008, 2010), onde, segundo Perroca *et al.* (2020), há uma tendência de proporções sexuais desviadas às fêmeas em populações de espécies em que as fêmeas são copuladas com mais de um macho. Esta característica, por exemplo, já foi relatada para espécies de Leucosiidae, uma vez que a muda terminal não é registrada nestes crustáceos (Hayer *et al.*, 2017; Perroca *et al.*, 2020).

Alguns autores consideram que são vários os fatores que interferem na proporção sexual em populações de braquiúros, como diferentes padrões de migração (Emmerson, 1994; Hines *et al.*, 1995), taxas crescimento e mortalidade (Keunecke *et al.*, 2007) e comportamento reprodutivo (Hartnoll, 2006).

6.4. Relação das Variáveis Ambientais e os Eventos Reprodutivos

Nas últimas décadas, a região de Ubatuba (SP) vem sendo muito utilizada em estudos oceanográficos (Matsura, 1986; Mahiques, 1992, 1995; Mahiques *et al.*, 1998; Silveira *et al.*, 2000; Mahiques *et al.*, 2002; Rodrigues *et al.*, 2002; Silva, 2008; Batista & Harari, 2017). Tais estudos concentram-se na influência sazonal das correntes marinhas quanto às variações de seus parâmetros físicos (CastroFilho *et al.*, 1987; Mahiques, 1992, 1995; Lopes *et al.*, 2006; Barros-Alves *et al.*, 2013).

Em regiões tropicais observam-se dois padrões de reprodução para crustáceos decápodos que são classificados conforme a ocorrência, segundo Pinheiro & Fransozo (2002), o primeiro é determinado pela abundância constante de indivíduos reprodutivos ao longo do ano, e o segundo marcado pela presença de picos durante determinados meses (Choy, 1998; Emmerson, 1994; Cobo & Fransozo, 1998; Teixeira, 2010).

No presente estudo, os dados referentes à reprodução e recrutamento de *E. brasiliensis* foram coincidentes, indicando um período reprodutivo contínuo para espécie na região, o que confirma a segunda hipótese proposta no presente estudo. Tal aspecto se assemelha ao que já foi observado por alguns autores que estudaram outros braquiúros de regiões tropicais (DeVries *et al.*, 1983; Pinheiro & Fransozo, 2002; Litulo, 2004; Cobo, 2006; Severino-Rodrigues *et al.*, 2012). Além disso, os resultados remetem a uma uniformidade distribucional desta espécie por toda a área de estudo. No entanto, a intensidade reprodutiva indica um padrão sazonal-contínuo, com maior volume registrado durante a primavera, ocorrendo o mesmo com recrutamento. Segundo Rodriguez *et al.*

(1993), o processo de assentamento larval e recrutamento é complexo, pois são diretamente influenciados por fatores abióticos (p. ex., luminosidade, temperatura, tipo de substrato e processos químicos - Steinberg *et al.* 2002) e os bióticos (p. ex., comportamento larval, predação, alimentação e a dispersão de jovens recrutas - López & Coutinho, 2008).

Os valores registrados no presente estudo para a salinidade e temperatura da água (35 e 23,1°C, respectivamente), bem como a manutenção destes parâmetros para a região de Ubatuba ao longo do presente estudo, pode ser resposta da ação dos ventos com predomínio L-NE na primavera e verão, bem como do predomínio das Águas Costeiras (AC), especialmente em locais rasos, como a zona infralitoral nos costões rochosos (Castro-Filho *et al.*, 1987; Silva, 2008). A reduzida profundidade nestes locais possibilita uma maior influência da temperatura do ar sobre a coluna de água, de modo que, essa intervenção seja responsável pela variação sazonal da temperatura da água nesta região (Castro-Filho *et al.*, 1987), confirmando os resultados obtidos neste estudo, onde os valores máximos de temperatura foram registrados nos meses de verão. Já no outono e inverno, os ventos com predomínio SE promovem uma maior penetração das Águas Tropicais (AT) em direção à costa, que em ação conjunta ao resfriamento das águas superficiais são suficientes para promover homogeneidade das águas próximas à costa (Castro Filho *et al.*, 1987). Tais dados foram confirmados pelo registro das variáveis abióticas no presente estudo.

Na Baía da Fortaleza (Domingas Dias e Fortaleza), as médias de temperatura foram similares, que está relacionado à posição da desembocadura desta baía e as duas principais direções de ondas que afetam a área, estando

as ondas de S-SE associadas à passagem de frentes frias (Mahiques, 1992). Contudo, a salinidade foi ligeiramente menor no costão da Domingas Dias, como resultado da drenagem nesta baía que recebe a descarga do Rio Escuro, que é um dos mais volumosos da região (Silva, 2008).

No caso da Baía do Flamengo (Perequê-Mirim e Lamberto), a presença, a Leste de sua desembocadura, de duas ilhas (Anchieta e Mar Virado), a torna abrigada da penetração das ondas de direção S, SE e L (Mahiques, 1998). Além disso, na região interna desta baía existem duas pequenas reentrâncias denominadas “sacos” (Perequê-Mirim e Ribeira) (Silva, 2008), que atenuam a ação das ondas, sendo, portanto, ambientes semiconfinados. Devido a esta configuração, as médias térmicas e de salinidade das águas foram contrastantes, a saber: 1) Lamberto, maior variação e influência térmica sobre a coluna d’água, devido as menores profundidades ao longo deste costão rochoso (~1,5m); e 2) Perequê-Mirim, com menores valores térmicos e de salinidade, devido a drenagem local, que recebe pequenos cursos de água, entre eles o Rio Perequê-Mirim (Lançone *et al.*, 2005).

A temperatura, agindo simultaneamente com outros parâmetros ambientais (p. ex., salinidade e pH) é considerada um dos principais fatores abióticos que afetam o desenvolvimento dos crustáceos (Li & Hong, 2007; Hernandez *et al.*, 2012). A salinidade também influencia muitas funções fisiológicas, sendo fundamental à regulação da distribuição dos organismos em ambientes estuarinos e naqueles marinhos mais próximos às áreas continentais (Ehlinger & Tankersley, 2004, Hernandez *et al.*, 2012). Além disso, de acordo com Bauer & Rivera-Vega (1992), as regiões tropicais se caracterizam por apresentar temperaturas elevadas e constantes durante todo o ano e, portanto,

é um fator que certamente influencia os padrões de reprodução contínua em uma gama enorme de populações de invertebrados marinhos. Segundo Sastry (1983), para que a duração do período reprodutivo é demarcado por condições adequadas, tanto para os adultos quanto para as larvas, que dependem não somente dos fatores abióticos mais estáveis, mas de alimentos específicos, que são encontrados em épocas quentes.

Pelo exposto, o papel dos fatores ambientais em associação às interações biológicas são determinantes ao registro e padrão de distribuição das espécies, promovendo alterações nas interações ecológicas (Ribeiro *et al.*, 2005). Portanto, desses fatores podem ser considerados primários e essenciais ao sucesso do recrutamento e da conectividade populacional. Nesta lógica, a pouca variação ambiental, característica das regiões tropicais e subtropicais (Cobo, 2006), asseguram uma maior estabilidade na estrutura da população de *E. brasiliensis* na região de Ubatuba.

7. Conclusões

As densas populações de *E. brasiliensis*, encontradas nos costões rochosos de Ubatuba (SP), indicam uma estrutura populacional estável, com jovens recrutas presentes durante todo período de estudo. Tal estabilidade é resultado do fornecimento contínuo de larvas, oriunda da presença frequente de fêmeas ovígeras, os quais estão bem adaptados para habitar as algas do gênero *Sargassum* durante todo o seu desenvolvimento.

Os padrões de crescimento relativo registrados para os quelípodos e abdome de *E. brasiliensis* estiveram associados à reprodução da espécie, conforme reportado na literatura dos Brachyura: machos (cópula) e fêmeas (proteção dos ovos). Entretanto, no desenvolvimento do própodo quelar dos machos foram verificadas variações morfológicas que evidenciam, além dos jovens, 3 distintos morfotipos adultos, possivelmente associados à corte e manipulação durante cópula, além das interações intraespecíficas com outros machos. Tais morfotipos ainda requerem maiores estudos para o melhor entendimento explicativo para tal gasto energético.

A proporção sexual de *E. brasiliensis* não seguiu o esperado (1:1), sendo levemente direcionado a um predomínio das fêmeas, evidenciando similaridade ao registrado para outras espécies da superfamília Majoidea.

O papel dos fatores ambientais e interações biológicas são determinantes na ocorrência das espécies e em seus padrões de distribuição espacial. Assim, a pouca variação dos fatores ambientais, são fundamentais ao estabelecimento de *E. brasiliensis*, além de uma grande variedade de outros invertebrados nas frondes das algas pardas do gênero *Sargassum*.

8. Considerações Finais

A distribuição dos organismos nas frondes das algas pardas do gênero *Sargassum* está fortemente relacionada ao gradiente de emersão/dessecação, como também a outros fatores físicos, incluindo a orientação geográfica e irradiância, heterogeneidade topográfica, ação das ondas, temperatura, salinidade. A orientação geográfica da linha de costa determinará a variação da intensidade luminosa nos costões, sendo que a qualidade dessa luz que chega aos organismos fotossintéticos (p. ex., algas), tem um efeito significativo, pois condicionam sua distribuição e crescimento, de acordo com a necessidade de absorção de determinado comprimento de onda. A luminosidade, condiciona o comportamento de muitos animais, a maioria apresenta maior atividade noturna durante a baixamar, a direção da luz por exemplo, é utilizada por larvas de muitas espécies para orientar a sua natação e a luz crepuscular desencadeia vários processos fisiológicos relacionados à reprodução em muitos invertebrados.

A heterogeneidade topográfica dos costões rochosos está diretamente relacionada à história geomorfológica costeira, que é modulada por sua declividade, favorecendo distintos níveis de complexidade. A expressiva variedade no tamanho e posição das rochas, aumenta a área de substrato, influenciando a extensão da cobertura vegetal tornando essas áreas verdadeiros mosaicos, além disso, minimiza o efeito da ação das ondas, fazendo com que alguns locais sejam expostos ou abrigados dependendo do nível de complexidade em que se encontram.

A ação das ondas é considerada um importante fator de seleção nos costões rochosos, a intensidade com que as ondas vão de encontro às rochas

passa a ser fundamental à ocorrência e distribuição das algas, bem como da fauna que compõe este habitat. Assim, diante da necessidade de permanência a essa matriz biológica, estes animais desenvolveram estruturas de fixação e proteção, resistentes ao impacto das ondas, dessa forma, muitas dessas adaptações dizem respeito à maior capacidade de fixação, forma, tamanho, consistência, agregação e comportamento dos organismos. A diferença nos níveis de energia está relacionada à ação das ondas e sua orientação, conforme segue: **1) Baía da Fortaleza**, tem sua abertura voltada para Sul, sendo fortemente influenciada pelos trens de ondas provenientes do S-SE e eventos de ressaca. Estes efeitos condicionam um menor porte às frondes das algas do gênero *Sargassum*, porém mais ramos laterais que compensam o embate constante das ondas, influenciando o assentamento larval, o tamanho dos animais e a disponibilidade de alimento; e **2) Baía do Flamengo**, que tem sua abertura estreita, que combinada à presença da Ilha Anchieta, protege a área interna da ação das ondas S-SE, conferindo-lhe uma característica abrigada. Assim, isso condiciona frondes de algas mais compridas, o que se supõe minimizar a competição por espaço pelos animais.

Essa configuração favorece o estabelecimento de costões rochosos distintos quanto a sua geomorfologia, declividade, fragmentação e hidrodinâmica, promovendo diferentes níveis de complexidade. Essa diversidade de nichos ecológicos facilita a fixação das diferentes espécies de macroalgas, impulsionando, assim, o aumento da complexidade estrutural das comunidades locais.

O tamanho de maturidade sexual fisiológica nas fêmeas foi maior do que o dos machos, resultado similar ao de outros estudos realizados com braquiúros,

enquanto o inverso ocorreu com a maturidade morfológica, fato este que diferiu de outros estudos onde as fêmeas foram maiores, essa diferença pode ser resultado de uma amostragem reduzida nos trabalhos citados.

Com os resultados obtidos, foi possível verificar variações morfológicas do própodo nos indivíduos adultos ao longo da ontogenia, resultando em quatro morfotipos distintos (Jovem, Adulto I, Adulto II e Adulto III), que é informação original para *Epiatus brasiliensis*.

A proporção sexual, foi enviesada para as fêmeas, entretanto, a razão 1:1 foi verificada em apenas um dos costões rochosos (Fortaleza) e em uma das estações climáticas (outono).

A temperatura e a salinidade da água influenciam diretamente o metabolismo dos organismos marinhos. Para as algas, por exemplo, a fotossíntese e a respiração são eventos termo dependentes, com cada espécie de alga possui limite de síntese de biomassa (crescimento), com redução da taxa de fotossintética com a elevação térmica ultrapassando o considerado “ótimo”. O mesmo vale para os crustáceos, uma vez que oscilações térmicas podem influenciar diretamente seu período reprodutivo, favorecendo a reprodução contínua quando as temperaturas são elevadas e estas se mantêm sazonalmente nas regiões tropicais.

Por fim, devido a sua elevada biodiversidade, os costões rochosos são considerados um dos mais importantes e ricos repositórios da biodiversidade marinha.

9. Conclusões Gerais

Costões rochosos foram muito heterogêneos quanto a declividade, complexidade e níveis de energia hídrica a que são expostos, essas variações permitem a formação de mosaicos ambientais e diferentes nichos ecológicos, trazendo maior diversidade e riqueza à fauna fital.

O tamanho das algas foi diferente nos costões rochosos, devido ao nível de complexidade apresentado, nos mais complexos as algas foram maiores confirmando a hipótese de que os costões com maior complexidade geomorfológica apresentam algas de maior porte

A variação da energia hídrica existente durante o ano, afeta o tamanho e o desenvolvimento das algas, fazendo com que suas frondes se adaptem a essas condições, confirmando a hipótese de que a diferença biométrica verificada no comprimento das frondes das algas é reflexo do hidrodinamismo peculiar a cada costão

Frondes de algas de maior porte propiciam aumento do substrato disponível ao assentamento juvenil de *E. brasiliensis*, influenciando o crescimento dos organismos e refletindo em diferenças de tamanho caranguejos, o que refuta a hipótese de que algas menores não interferem no tamanho dos caranguejos.

A existência de densas populações de *E. brasiliensis*, é resultado do fornecimento contínuo de larvas, influenciando diretamente a estabilidade populacional e a presença contínua de fêmeas ovígeras.

Os tamanhos de maturidade fisiológica e morfológica ocorreu em sincronia para os machos e fêmeas de *E. brasiliensis*, confirmando a hipótese de sincronia prevista entre estes eventos.

As variações morfológicas do própodo quelar nos indivíduos adultos de *E. brasiliensis*, que resultaram em quatro distintos morfotipos (Jovem, Adulto I, Adulto II e Adulto III), são descritos pela primeira vez na literatura, sendo importante na determinação de uma possível hierarquia de dominância na população desta espécie.

A proporção sexual de *E. brasiliensis* foi enviesada para as fêmeas, apresentando diferença significativa em relação ao esperado (1:1), coincidindo com outros estudos realizados na mesma região.

Os dados apresentados sobre reprodução e recrutamento de *E. brasiliensis* foram coincidentes, confirmando a hipótese proposta de período reprodutivo contínuo para espécie na região de Ubatuba (SP).

A homogeneidade da temperatura e salinidade na área de estudo, é fruto da presença das massas d'água e do regime de ventos atuantes na região.

10. Referências Bibliográficas

- Ab'Sáber, A.N. 1955. Contribuição a geomorfologia do litoral paulista. *Revista Brasileira de Geografia*, 17(1): 3-48.
- Acha, E.M.; Mianzan, H.W.; Guerrero, R.A.; Favero, M. & Bava, J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83-105.
- Adiyodi R.G. 1988. Reproduction and development. In: Burggren, W. W. Mchanon, B. R. eds. **The Biology of the Land Crabs**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 139-185.
- Aguilar, A.T.; Malpica, Z.C. & Urbina, B.V. 1995. **Dinamica de Poblaciones de Peces**. 1st ed. – Trujillo (Ed. Libertad). 304pp.
- Alencar, C.E.R.D.; Lima-Filho, P.A.; Molina, W.F. & Freire, F.A.M. 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through Geometric Morphometric. *The Scientific World Journal*, 2014: 1–8.
- Allard, R.; Rogers, E. & Carroll, S.N. 2002. **User's Manual for the Simulating Waves Nearshore Model (SWAN)**. 171.
- Almada, C.H.B.A.; Yoneshigue-Valentin, Y. & Nassar, C.A.G. 2008. Aspectos populacionais de *Sargassum vulgare* c. Agardh (chlorophyta, Fucales) na ponta do arpoador - Rio de Janeiro. *Oecologia. Brasiliensis*, 12 (2): 291-298.
- Almeida, F. F. M. 1976. The system of continental rifts bordering the Santos Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Geociências*. 48:15-26.
- Almeida, A.C.; Hiyodo, C.; Cobo, V.J.; Bertini, G.; Fransozo, V. & Teixeira, G.M. 2013. Relative growth, sexual maturity, and breeding season of three species of the genus *Persephona* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae): a comparative study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93: 1581–1591.
- Anger, K. 2001. **The biology of decapod crustacean larvae**. Crustacean Issues 14. A.A. Balkema, Lisse, The Netherlands. 419 pp.
- Araújo, M.S.L.C. & Lira, J.J.P.R. 2012. Condition factor and carapace width versus wet weight relationship in the swimming crab *Callinectes danae* Smith 1869 (Decapoda: Portunidae) at the Santa Cruz Channel, Pernambuco State, Brazil. *Nauplius*, 20, 41-50.
- Baeza, J.A.; Andersen, J.R.; Spadaro, A. J. & Behringer, A.J. 2012. Sexual dimorphism, allometry, and size at first maturity of the Caribbean king crab, *Mithrax spinosissimus*, in the Florida Keys. *Journal of Shellfish Research*, 31: 909-916.
- Baeza, J. A., & Asorey, C. M. 2012. Testing the role of male-male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(3), 548–558. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01>

- Balata, D; Piazzzi, L. & Rindi, F. 2011. Testing a new classification of morphological functional groups of marine macroalgae for the detection of responses to stress. *Marine Biology*. 158:2459–2469. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1747-y>
- Ballantine, W.J., 1961. A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies*, 1 (3), 1–19.
- Baptista-Metri, C., Pinheiro, M.A.A.; Blankensteyn, A., Borzone, C.A. 2005. Biologia populacional e reprodutiva de *Callinectes danae* Smith (Crustacea, Portunidae), no Balneário Shangrilá, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 17(1):43-49.
- Barón, P.J.; Quiroga, A.P., Leal, G A. & González-Pisani, X. 2009. Morphological maturity of the knobbed spider crab, *Leurocyclus tuberculosus* (H. Milne Edwards & Lucas, 1842) (Brachyura, Majidae) in the northern Patagonian gulfs. *Crustaceana* 82:267–273.
- Barros-Alves, S.P.; Alves, D.F.R. & Cobo, V.J. 2013. Comparison of the population biology of *Epiplatys bituberculatus* from two rocky shores with distinct hydrodynamic patterns. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3), 693-702.
- Barros-Alves, S.P.; Alves, D.F.R. & Cobo, V.J. 2018. Brachyuran crab (Crustacea, Decapoda) assemblage associated with *Sargassum cymosum* in southeastern Brazil. *Marine Biodiversity* 48(4): 2043-2055. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0730-3>.
- Batista, S.S. & Harari, J. 2017. Modelagem da dispersão de coliformes termotolerantes e Enterococos em duas enseadas na região costeira de Ubatuba (SP), Brasil. *Engenharia Sanitaria Ambiental*. 22(2) 403-414. <https://doi.org/10.1590/S1413-41522016158594>.
- Bauer, R.T. & Rivera-Vega, L.W. 1992. Pattern of reproduction and recruitment in two sicyoniid shrimp species (Decapoda: Penaeoidea) from a tropical seagrass habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161: 223–240
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2006. **Ecology from individuals to ecosystems**. 4 ed. USA: Blackwell Publishing. 700p
- Bicudo, C.E.M. & Menezes, M. 2010. **Introdução: As algas do Brasil**. In: FORZZA, RC., org., et al. INSTITUTO DE PESQUISAS JARDIM BOTÂNICO DO RIO DE JANEIRO. Catálogo de plantas e fungos do Brasil [online]. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. p. 49-60. Vol. 1. ISBN 978-85-8874-242-0.
- Booij, N.; Ris, R.C. & Holthuijsen, L.H. 1999. A third-generation wave model for coastal regions: 1. Model description and validation, *Journal Geophysical Research*, 104(C4), 7649– 7666, <https://doi.org/10.1029/98JC02622>.
- Branco, J.O. & Thieves, A. 1991. Relação peso/largura, fator de condição e tamanho da primeira maturação de *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea,

- Portunidae) no manguezal de Itacorubi, SC, Brasil. *Arquivo de Biologia e Tecnologia*, 34(3): 415-424.
- Brehaut, R.N. 1982. **Ecology of Rocky Shores**. - The Institute of Biology Studies in Biology no. 139:58 pp. London: Edward Arnold (Publ.) Ltdd. ISBN 0-7131-2839-9.
- Bueno, M.; Dena-Silva, S.; Flores, A. & Leite, F. 2016. Effects of wave exposure on the abundance and composition of amphipod and tanaidacean assemblages inhabiting intertidal coralline algae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(3), 761-767. <https://doi.org/10.1017/S002531541500123X>.
- Burrows M.T.; Harvey R. & Robb L. 2008. Wave exposure indices from digital coastlines and the prediction of rocky shore Community structure. *Marine Ecology Progress Series* 353, 1–12.
- Cacabelos, E.; Olabarria, C.; Incera, M. & Troncoso, J.S. 2010. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 89: 43-52.
- Carmona-Suarez, C.A. 2003. Reproductive biology and relative growth in the spider crab *Maja crispata* (Crustacea: Brachyura: Majidae). *Scientia Marina*. 67:75–80.
- Carvalho, F. & Berchez, F.A.S. 2009. **Costão Rochoso, a diversidade em microescala**. Textos Educacionais, EDUSP. 31p.
- Castejón, D., Rotllant, G., & Guerao, G. (2018). Factors influencing successful settlement and metamorphosis of the common spider crab *Maja brachydactyla* Balss, 1922 (Brachyura: Majidae): Impacts of larval density, adult exudates and different substrates. *Aquaculture*. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.11.053>
- Castejón, D.; Rotllant, G.; Giménez, L.; Torres, G. & Guerao, G. 2015. The Effects of Temperature and Salinity on the Survival, Growth and Duration of the Larval Development of the Common Spider Crab *Maja brachydactyla* (Balss, 1922) (Brachyura: Majidae). *Journal of Shellfish Research*, 34(3), 1073–1083.
- Castiglioni, D.S. & Negreiros-Fransozo, M. L. 2004. Comparative analysis of the relative growth of *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 21(1):137-144.
- Castro Filho, B.M.; Miranda, L.B. & Miyao, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na Plataforma Continental ao largo de Ubatuba: Variações sazonais em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 35(2):135-151. São Paulo.
- Castro, P. & Huber, M. E. 2012. **Biologia Marinha**. 8 ed. – Porto Alegre AMGH. 480 pp
- CETESB- Companhia Ambiental do Estado de São Paulo 2012. Evolução da qualidade anual das praias do município de Ubatuba. Disponível em:

<https://cetesb.sp.gov.br/praias/wpcontent/uploads/sites/31/2013/11/qualipraia-2012.pdf>. Acesso em 09/05/2020.

- Chemello, R. & Milazzo, E.M. 2002. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. *Marine Biology* 140: 981–990.
- Christoforetti, R.A.; Almeida, T.V.V. & Ciotti, A.M. 2011. Environmental and grazing influence on spatial variability of intertidal biofilm on subtropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*. 424: 15-23.
- Choy, S.C. 1998. Reproductive biology of *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Grower Peninsula, South Wales. *Marine Ecology*. 9(3): 227-291.
- Clark, R.P.; Edwards, M.S. & Foster, M.S. 2004. Effects of shade from multiple kelp canopies on an understory algal assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 267:107 – 119.
- Cobo, V.J. & Fransozo, A. 1998. Relative growth of *Goniopsis cruentata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae), on the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Iheringia*. 84: 21-28.
- Cobo V.J. 2006. Population biology of spider crab, *Mithraculus forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) (Majidae, Mithracinae). *Crustaceana* 78, 1079–1087.
- Cobo, V.J. & Alves D.F.R. 2009. Relative growth and sexual maturity of the spider crab, *Mithrax tortugae* Rathbun, 1920 (Brachyura, Mithracidae) on a continental island off the southeastern Brazilian coast. *Crustaceana*, 82: 1265-1273.
- Cobo V.J. & Barros S.P. 2009. Reproductive output of the spider crab *Epialtus bituberculatus* (H. Milne Edwards, 1834) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) associated with beds of the algae *Sargassum cymosum* (C. Agardh, 1820) on the southeastern Brazilian coast. *Invertebrate Reproduction and Development* 53, 53–58.
- Cobo, V.J. & Fransozo, A. 2005. Physiological maturity and relationships of growth and reproduction in the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Brachyura, Grapsidae) on the coast of São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22(1):219-223.
- Coimbra, C.S. 1998. **Caracterização ecológica das comunidades bentônicas da região entre-mares no costão da Praia do Itaguá, São Paulo**. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica 136p.
- Coimbra, C.S. & Berchez, F.A.S. 2000. Habitat heterogeneity on tropical rocky shores: a seaweed study in Southern Brazil. *Journal of Phycology*. 36(3):14.
- Coimbra, C.S. 2006. **Inferências filogenéticas na ordem Fucales (Phaeophyceae), com ênfase no gênero Sargassum C. Agardh do Atlântico Sul**. Tese(doutorado)- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica. 71 p.

- Connell, S.D. 2003. The monopolization of understory habitat by subtidal encrusting coralline alga: a test of the combined effects of canopy-mediated light and sedimentation. *Marine Biology* 142, 1065-1071.
- 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*. 63: 851-859.
- Costa, T.M. & Negreiros-Fransozo, M.L. 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae*, Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana* 71(6):615-627.
- Coutinho, R. 1995. Avaliação Crítica das Causas da Zonação dos Organismos Bentônicos em Costões Rochosos. *Ecologia Brasilienses*, Volume I: Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros, p. 259-271.
- Coutinho, R. 2002. Programa Nacional da Biodiversidade – PRONABIO. Projeto de Conservação e utilização sustentável da diversidade biológica brasileira – PROBIO Subprojeto: Avaliação e ações prioritárias para a zona costeira marinha. Ministério do Meio Ambiente. 102 p.
- Coutinho, R & Zalmon, I.R. 2009. O Bentos de Costões Rochosos. In: *Biologia marinha/ Renato Crespo Pereira, Abílio Soares-Gomes (organizadores)*. 2ª ed. Rio de Janeiro: Interciência. 632p.
- Coutinho, R.; Yaginuma, L.E.; Siviero, F.; dos Santos, J.C.Q.P.; López, M.S.; Christofolletti, R.A.; Berchez, F.; Ghilardi Lopes, N.P.; Ferreira, C.E.L.; Gonçalves, J.E.A.; Masi, B.P.; Correia, M.D. †; Sovierzoski, H.H.; Skinner, L.F. I. & Zalmon R. 2016 Studies on benthic communities of rocky shores on the Brazilian coast and climate change monitoring: status of knowledge and challenges. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64(sp2):27-36.
- CPRM - Serviço Geológico do Brasil. 1999. Projeto integração Geológico - Matalogenética, folha Rio de Janeiro - Carta Geológica Santos (SF.23-Y-D), Escala 1:250.000.
- Da Rocha, C.M.C.; Venekey, V.; Bezerra, T.N.C. & Souza, J.R.B. 2006. Phytal marine nematode assemblages and their relation with the macrophyte structural complexity in a Brazilian tropical rocky beach. *Hydrobiologia*. 553:219–230.
- Dahlgren, C.P. & Eggleston, D.B. 2000. Ecological Processes Underlying Ontogenetic Habitat Shifts in a Coral Reef Fish. *Ecology* 81: 2227-2240.
- Dalabona, G.; Silva, J.L. & Pinheiro, M.A.A. 2005. Size at morphological maturity of *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Brachyura, Ocypodidae) in the Laranjeiras Bay, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 48(1): 139- 145.
- Dalby, D.H.; Cowell, E.B.; Syrratt, W.J. & Crothers, J.H. 1978. An exposure scale for marine shores in Western Norway. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 58, 975-99.
- Daunt, A.B.P. 2008. **Caracterização estrutural e funcional da comunidade do costão rochoso da praia da feiticeira, Ilhabela – contribuição para**

avaliação de impactos gerados por vazamentos de óleo. Trabalho de conclusão (Ecologia) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro. 122p.

- De Grave, S.; Pentcheff N.D.; Ahyong, S.T.; Chan, T.Y.; Crandall, K.A.; Dworschak, P.C.; Felder, D.L.; Feldmann, R.M.; Fransen, C.H.J.M.; Goulding, L.Y.D.; Lemaitre, R.; Low, M.E.Y.; Martin, J.W.; Ng, P.K.L.; Schweitzer, C.E.; Tan, S.H.; Tshudy, D. & Regina Wetzer. R. 2009. A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*. 21: 1–109.
- Denny, M.W.; Daniel, T.L. & Koehl, M A.R. 1985. Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecological Monographs*. 55,69 -102.
- Denny M. & Wetthey D. 2001. Physical processes that generate patterns in marine communities. In Bertness M.D., Gaines S.D. and Hay M.E. (eds) *Marine community ecology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, pp. 3–37.
- DeVries M.C.; Epifanio, C.E. & Dittel, A.I. 1983. Reproductive periodicity of the tropical crab *Callinectes arcuatus* Ordway in Central America. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17, 709–716.
- Doane, D.P. & Seward, L.E. 2011. Measuring Skewness: A Forgotten Statistic? *Journal of Statistics Education* 19, 3. <https://doi.org/10.1080/10691898.2011.11889611>
- Donaldson, W.E.; Cooney, R.T. & Hilsinger, J.R. 1981. Growth, age and size at maturity of Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* M.J. Rathbun, in the northern Gulf of Alaska (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*. 40: 286–302.
- Dubey, S.K.; Chakraborty, D.C.; Bhattacharya, C. & Choudhury, A. 2014. Allometric relationships of red ghost crab *Ocypode macrocera* (H. Milne Edwards, 1852) in Sundarbans mangrove eco-region, India. *World Journal of Fish and Marine Sciences* 6(2): 176-181.
- Dubiaski-Silva, J. & Masunari, S. 1995. Ecologia dos Fitais de Caibá, Martinhos, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12: 373-396.
- Duffy, J.E., Hay, M.E. 1991. Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. *Ecology*. 72:1286– 1298.
- Eckman, J.E.; Duggins, D.O. & Siddon, C.E. 2003. Current and wave dynamics in the shallow subtidal: implications to the ecology of understory and surface-canopy kelps. *Marine Ecology Progress Series* 265: 45-56.
- Edgar, G.J. & Klumpp, D.W. 2003. Consistencies over regional scales in assemblages of mobile epifauna associated with natural and artificial plants of different shape. *Aquatic Botany* 75: 275-291.
- Ehlinger G.S. & Tankersley R.A. 2004. Survival and development of horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) embryos and larvae in hypersaline conditions. *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 206, 87–94.
- Emmerson, W.D. 1994. Seasonal breeding cycles and sex ratios of eight species of crabs from Mgazana, a mangrove estuary in Transkei, southern Africa.

- Figueroa, F.L.; Martínez, B.; Israel, A.; Neori, A.; Malta Erik-jan, Jr. P.A.; Inken S., Marquardt, R.; Rachamim T.; Arazi, U., Frenk, S. & Korbee N. 2009. Acclimation of Red Sea macroalgae to solar radiation: photosynthesis and thallus absorptance. *Aquatic Biology* 7: 159–172.
- Flores, A.A.V.; Negreiros-Fransozo M.L. & Fransozo, A. 1994. Análise preliminar da partilha de habitat por *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Crustacea, Grapsidae) numa área intertidal rochosa, Ubatuba, SP. pp. 359. In: *2o Congresso de Ecologia do Brasil. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Brasil*.
- Flores, A.A.V.; Marques, F.P.L. & Negreiros-Fransozo M. L. 2002. Postlarval stages and growth patterns of the spider crab *Pyromaia tuberculata* (Brachyura, Majidae) from laboratory-reared material. *Journal of Crustacean Biology*, 22: 314-327.
- Flores, A.A.V.; Saraiva, J. & Paula, J. 2002. Sexual maturity and reproductive cycles *Perisesarma guttatum* (Brachyura, Sesarmidae) at Ponta Rasa mangrove swamp, Inhaca island, Mozambique. *Journal of Crustacean Biology*. 22(1): 143-156.
- Fonteles-Filho, A.A. 2011. **Oceanografia, biologia e dinâmica populacional de recursos pesqueiros**. Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Fortaleza, Brasil. p. 1-460.
- Fransozo, A. & Hebling, N.J. 1982. Desenvolvimento pósembriônico de *Mithrax hispidus* (Herbst, 1790) (Decapoda, Majidae), em laboratório. *Ciência e Cultura*, 34(3),385–395.
- Ganesan, M.; Thiruppathi, S.; Sahu, N.; Rengarajan, N.; Veeragurunathan, V. & Bhavanath, J. 2006. In situ observations on preferential grazing of seaweeds by some herbivores. *Current Science* 91(9): 1256-1260.
- Giraldes, B.W.; Coelho Filho, P.A. & Smyth, D.M. 2015. Decapod assemblages in subtidal and intertidal zones—Importance of scuba diving as a survey technique in tropical reefs, Brazil. *Global Ecology and Conservation* 3:163-175.
- Gardner, C. & Willians, H. 2002. Maturation in the male giant crab, *Pseudocarcinus gigas*, and the potential for sperm limitation in the Tasmanian fishery. *Marine and Freshwater Research*, 53: 661–667.
- Gonçalves, G.R.L.; Bolla Jr., E.A.; Negreiros-Fransozo, M.L. & Castilho, A.L. 2016. Morphometric and gonad maturity of the spider crab *Libinia ferreirae* Brit Capello, 1871 (Decapoda: Majoidea: Epialtidae) on the south-eastern Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1–7.
- Gonçalves, J.E.A. 1999. **Influência da temperatura, luz e nutrientes (N e P) na dinâmica populacional de *Sargassum furcatum* KUETZING (PHAEOPHYTA: FUCALES) na Ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, RJ**.

- Dissertação de mestrado. Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Granado, P. 2014. **Seleção de habitat por *Epialtus* spp. (Decapoda: Epialtidae)**. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu. 40p.
- Granado, P.; Grande, F.R de & Costa, T.M 2020. Association of *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Brachyura, Majoidea) with different species of seaweed. *Nauplius*, 28: e2020004
- Guilardi, N.P.; Fujii, M.T.; Rosso, S.; Hadel, V.F. & Berchez, F.A.S. 2006. Utilização do método dos povoamentos na caracterização de comunidades bentônicas em trecho do infralitoral consolidado da Enseada das Palmas, Ilha Anchieta, Ubatuba (SP). in: *XI Congresso Brasileiro de ficologia, Itajaí (SC). Resumos. P.90.*
- Guilardi, N.P.; Pereira Filho, G.H.; Berchez, F.A.S. 2008. Current knowledge status on the ecology of hard bottom benthic communities in Brazil and the need for new approaches. *Oecologia Brasiliensis*, 12(2): 197-205.
- Guerao, G. & Rotllant G., 2009. Post-larval development and sexual dimorphism of the spider crab *Maja brachydactyla* (Brachyura: Majidae). *Scientia Marina*, 73: 797-808.
- Haddad, M.A. & Chiaverini, A.P. 2000. Repartição de espaço entre hidróides (Cnidaria, Hydrozoa) epifíticos em *Sargassum stenophyllum* (Phaeophyta, Fucales) de Guaratuba, Paraná. *Anais do V Simposio Brasileiro de Ecossistemas: conservação*. 109:101-109.
- Hamid, A.; Batu, D.T.F.L.; Riani, E. & Wardiatno, Y. 2018. Carapace width-weight relationships and condition factor of blue swimming crab, *Portunus pelagicus* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda) in Lasongko Bay, Southeast Sulawesi, Indonesia. *Advances in Environmental Biology*, 12(11):14-21.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9. Acesso em 10/12/2019.
- Hanski I. & Simberloff, D. 1997. The metapopulational approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: I Hanski & M Gilpin (eds) **Metapopulation biology: Ecology, genetics and evolution**. Academic Press, London, p 5-26.
- Hartnoll, R.G. 1963. The biology of Manx spider crabs. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 141: 423-496.
- Hartnoll, R.G. 1964. The biology of spider crabs: a comparison of British and Jamaican species. *Crustaceana*, 9: 1-16. <https://doi.org/10.1163/156854065X00127>.
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana* 27:131–136.

- Hartnoll, R.G. 1982. **Growth**. In Abele L.G. (ed.) **The Biology of Crustacea. Volume 2. Embryology, Morphology and Genetics**. New York: Academic Press, pp. 111–195.
- Hartnoll, R.G. 2001. Growth in crustacean – twenty years on. *Hydrobiologia* 449:111–122. <https://doi.org/10.1023/A:1017597104367>
- Hartnoll, R.G. 2006. Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia* 557:31–40. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-9305-6>.
- Hartnoll, R.G. & Gould, P. 1988. Brachyuran life history strategies and the optimization of egg production. *Symposia of the Zoological Society of London*, Oxford, 59: 1-9.
- Hasui, Y; Mioto, J.A. & Morales, M. 1994. **Geologia do Pré-Cambriano**. In: Falconi, F.F.; Negro Jr., A. (eds.). Solos do Estado de São Paulo. ABMS. P.41-68.
- Hay, M.E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: Turning competitors into accomplices. *The American Naturalist* 128: 617-641.
- Hay, ME.; Duffy, E.; Pfister, C.A. & Fenical, W. 1987. Chemical defense against different marine herbivores: Are amphipods insect equivalents? *Ecology*. 68 (6): 1567-1580.
- Hayer, S.; Kohnk, S.; Schubart, C.D.; Boretius, S.; Gorb, S.N. & Brandis, D. 2017. Comparative study of the morphology of the female seminal receptacles of *Ilia nucleus* and *Persephona mediterranea* (Decapoda, Brachyura, Leucosiidae). *Arthropod Structure & Development*, 46: 274-286.
- Hendrickx, M.E.1999. Los cangrejos braquiúros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico Mexicano [Brachyuran crabs (Crustacea: Brachyura: Majoidea and Parthenopoidea) from Pacific of Mexico]. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernandez, J.E.; Palazon-Fernández, J.L.; Hernández, G. & Bolanos, J. 2012. The effect of temperature and salinity on the larval development of *Stenorhynchus seticornis* (Brachyura: Inachidae) reared in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(3), 505-513. <https://doi.org/10.1017/S0025315410000809>.
- Hines, A.H., 1982. Coexistence in a kelp forest: size, population dynamics, and resource partitioning in a guild of spider crabs (Brachyura, Majidae). *Ecological Monographs*, 52: 179-198.
- Hines, A.H.; Wolcott, T.G.; González-Gurriarán, E.; González-Escalante, J.L. & Freire, J. 1995. Movement patterns and migrations in crabs: telemetry of juvenile and adult behavior in *Callinectes sapidus* and *Maja squinado*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 75:27–42. <https://doi.org/10.1017/S0025315400015174>.

- Hixon M. A. & Beets J.P. 1993. Predation, prey refuges and the structure of coral reef fish assemblages. *Ecological Monographs*, 63:77–101.
- Ho, N.A.J.; Ooi, J.L.S; Affendi, Y.A. & Chong, V.C. 2018. Influence of habitat complexity on fish density and species richness in structurally simple forereef seagrass meadows. *Botanica Marina*, 61(6): 547–557. <https://doi.org/10.1515/bot-2017-0115>.
- Hodge, F.; Buchanan, J & Zuccarello, G. 2011. Variation in morphological traits over a wave-exposure gradient in one but not in another species of the brown alga *Carpophyllum* (Fucales). *Algae*, 26(3): 243-251
- Hooper, G.J. & Davenport, J. 2006. Epifaunal composition and fractal dimensions of intertidal marine macroalgae in relation to emersion. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 86: 1297-1304.
- Hultgren, K.M. & J.J. Stachowicz, 2010. Size-related habitat shifts facilitated by positive preference induction in a marine kelp crab. *Behavioral Ecology*, 21: 329-336.
- Hwang, R.L.; Tsai, C.C. & Lee, T.M. 2004. Assessment of temperature and nutrient limitation on seasonal dynamics among species of *Sargassum* from a coral reef in southern Taiwan. *Journal of Phycology*. 40, 463–473. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03086.x>.
- Jacobucci, G.B. & Leite, F.P.P. 2008. Effect of temporal variation and size of herbivorous amphipods on consumption levels of *Sargassum filipendula* (Phaeophyta, Fucales) and their main epiphyte, *Hypnea musciformis*. *Neotropical Biology and Conservation*. 3(2): 78-85.
- Johnson, P.T.J. 2003. Biased sex ratios in fiddler crabs (BRACHYURA, OCYPODIDAE): a review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex-specific mortality. *Crustaceana*, 76 (5): 559-580.
- Johnson, W.S. & Allen, D.M. 2005. **Zooplankton of the Atlantic and Gulf Coasts: A Guide to Their Identification and Ecology**. The Johns Hopkins University Press. Baltimore & London. 400 pp.
- Joly, A.B. 1965. **Flora marinha do litoral Norte do Estado de São Paulo e regiões circunvizinhas**. Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras-Universidade de São Paulo, 294 pp.
- Josileen, J. 2011. Morphometrics and length-weight relationship in the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) (Decapoda, Brachyura) from the Mandapam coast, India. *Crustaceana*, 84, 1665-1681.
- Keunecke K.A.; D’Incao F. & Fonseca, D.B. 2007. Growth and mortality of *Hepatus pudibundus* (Crustacea: Calappidae) in South-Western Brazil. *Journal of the Marine Biological Association UK*. 87:885–891. <https://doi.org/10.1017/S0025315407056718>.
- Kostlev, V.E.; Erlandsson, J.; Ming, M.Y. & Williams, G.A. 2005. The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: Fractal application on rocky shores. *Ecological Complexity*, 2: 272–286.

- Lançone, R.B., Duleba, W. & Mahiques, M.M. 2005. Dinâmica de fundo da enseada do Flamengo, Ubatuba, Brasil, inferida a partir da distribuição espacial, morfometria e tafonomia de foraminíferos. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 8(3):181-192.
- Laufer, H.; Ahl, J.; Rotllant, G. & Baclaski, B. 2002. Evidence that ecdysteroids and methyl farnesoate control allometric growth and differentiation in a crustacean. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 32(2), 205–210. [https://doi.org/10.1016/s0965-1748\(01\)00104-7](https://doi.org/10.1016/s0965-1748(01)00104-7).
- Leite, F.P.P. & Turra, A. 2003. Temporal variation in *Sargassum* Biomass, *Hypnea* epiphytism and associated fauna. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 46(4): 665-671.
- Leite, F.P.P.; Tanaka, M.O. & Gebara, R.S. 2007. Structural variation in the brown alga *Sargassum cymosum* and its effects on associated amphipod assemblages. *Brazilian Journal of Biology*. 67(2):215-221.
- Leme, M.H.A. 2005. Size of sexual maturity of female crab *Sesarma rectum* (Crustacea, Brachyura) and ontogenetic variations in the abdomen relative growth. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22(2): 433-437.
- Levinton, J.S. 2001. **Marine Biology - Function, Biodiversity and Ecology**. Oxford: University Press Inc., 420p.
- Lewis, J.R. 1964. **The Ecology of Rocky Shores**. English Universities Press, London, 323p.
- Lewis, J.R. 1968. Water movement and their role in rocky shore ecology. *Sarsia*, 34:13-36.
- Li H.Y. & Hong S.Y. 2007. The effect of temperature and salinity on survival and growth of *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) larvae reared in the laboratory. *Marine Ecology* 28, 288–295.
- Lima, G.V.; Soares, M.R.S. & Oshiro, L.M.Y. 2006. Reproductive biology of the sesamid crab *Armases rubripes* (Decapoda, Brachyura) from an estuarine area on the Sahy River, Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Iheringia*, 96(1):47- 52.
- Litulo, C. 2004. Reproductive aspects of a tropical population of the fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards, 1837) (Brachyura: Ocypodidae) at Costa do Sol Mangrove, Maputo Bay, southern Mozambique. *Hydrobiologia* 525, 167–173.
- Lopes, R.M.; Katsuragawa, M, Dias, J.F.; Montú, M.A.; Muelbert, J.H.; Gorri, C. & Brandini, F.P. 2006. Zooplankton and ichthyoplankton distribution on the southern Brazilian shelf: an overview. *Sciencia Marina*, 70:189-202.
- López, M.S. & Coutinho, R. 2008. Acoplamento plâncton-bentos: o papel do suprimento larval na estrutura das comunidades bentônicas de costões rochosos. *Oecologia Brasiliensis*. 12 (4): 575-601.
- MacLulich, J.H. 1986. Colonization of bare rock surfaces by microflora in a rocky intertidal habitat. *Marine Ecology Progress Series*. 32:91–96.

- Madariaga, D.J.; Ortiz, M. & Thiel, M. 2013. Demography and feeding behavior of the kelp crab *Taliepus marginatus* in subtidal habitats dominated by the kelps *Macrocystis pyrifera* or *Lessonia trabeculata*. *Invertebrate Biology*, 132: 133-144.
- Magalhães, C.M.; Bordalo, A.A & Wiebe, W.J. 2003. Intertidal biofilms on rocky substratum can play a major role in estuarine carbon and nutrient dynamics. *Marine Ecology Progress Series*. 258:275–281.
- Mahiques, M.M. 1992. **Variações temporais na sedimentação quaternária dos embaixamentos da região de Ubatuba, Estado de São Paulo**. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. 2v.
- Mahiques, M.M. 1995 Sedimentary dynamics of the bays of Ubatuba, State of São Paulo. *Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo* 43: 111–122.
- Mahiques, M.M.; M.G. Tessler & Furtado, V.V. 1998. Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, South-eastern Brazil. *Estuaruarine Coastal Shelf Science.*, 47, 431-446.
- Mahiques, M.M.; Silveira, I.C.A.; Sousa, S.H.M. e Rodrigues, M. 2002. Post-LGM sedimentation on the outer shelf - uppere slope of the northern most part of the São Paulo Bight, southeeastern Brazil. *Marine Geology*, 181(4): 387-400.
- Mak, Y.M. & Williams, G.A. 1999. Littorinids control high intertidal biofilm abundance on tropical, Hong Kong rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 233:81–94.
- Mantelatto, F.L.M & Fransozo, A. 1994. Crescimento relativo e dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Decapoda, Brachyura) no litoral norte paulista. *Papéis Avulsos de Zoologia* 39, 33–48
- Mantelatto, F.L.M. & Corrêa, E.K. 1995/96. Composição e variação sazonal dos caranguejos (CRUSTACEA, DECAPODA) habitantes de *Sargassum cymosum* na região de Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Bioikos*, 9-10(1-2): 22-31.
- 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: 789-791.
- Mantelatto, F.L.M. & Fransozo, A. 1996. Size at sexual maturity in *Callinectes ornatus* (Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region (SP), Brazil. *Nauplius*, 4: 29–38.
- Mardia, K.V. 1970. Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. *Biometrika*, 57(3): 519-530.
- Marochi, M.Z.; Trevisan, A.; Gomes, F.B. & Masunari, S. 2016. Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia*, 106: 1–6
- Matsuura, Y. 1986. Contribuição ao estudo da estrutura oceanográfica da região sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC). *Ciência e Cultura*. 38(8): 1439-1450. São Paulo.

- Melo, G.A.S. 1996. **Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro**. Plêiade/FAPESP, São Paulo 1^o edição, 604p.
- Miranda, L.B. & Katsuragawa, M. 1991. Estrutura térmica na região Sudeste do Brasil (outono/novembro de 1998). *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico*, 8:1-14.
- Moberg, F. 2003. Ecosystem Services of the Tropical Seascape: Interactions, Substitutions and Restoration. *Ocean & Coastal Management*. 46: 27-46.
- Mohapatra, A.; Mohanty, R.; Mohanty, S. & Dey, S.K. 2010. Carapace width and weight relationships, condition factor, relative condition factor and gonadosomatic index (GSI) of mud crabs (*Scylla* spp.) from Chilika Lagoon, India. *Indian Journal of Marine Sciences*. 39. 120-127.
- Morais, S.M.; Rodrigues, J B.; Sachsi, L L.B. & Deheler, N.M. 1999. Integração Geológica de Folha Santos 1:250.000 (SF-23-Y-D) Estado de São Paulo, Brasil. Ministério de Minas e Energia. CPRM - Serviço Geológico do Brasil. 1v e mapa.
- Moreno, T.R. & Rocha, R.M. 2012. Ecologia de costões rochosos. *Estudos de Biologia: Ambiente e Diversidade*. 34(83), 191-201.
- Muggeo, V.M.R. 2003. Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine*, 22(19), 3055–3071. <https://doi.org/10.1002/sim.1545>.
- Muniz, R. A. 2008. **Efeitos do dossel de *Sargassum vulgare* (Ochrophyta - Fucales) em duas comunidades na Baía da Ilha Grande, RJ**. Tese (doutorado) – Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/Escola Nacional de Botânica Tropical, 158p.
- Mura, M., F. Orrù, and A. Cau. 2005. Size at sexual maturity of the spider crab *Anamathia rissoana* (Decapoda: Majoidea) from the Sardinian Sea. *Journal of Crustacean Biology* 25: 110-115
- Negreiros-Fransozo, M.L. & Fransozo A. 1991. Larval stages of *Epialtus brasiliensis* Dana, 1852 (Decapoda, Brachyura, Majidae) reared in the laboratory, with notes on characters of the majid subfamilies. *Crustaceana* 60: 200-212.
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A., & Reigada, A.L.D. 1994. Biologia populacional de *Epialtus brasiliensis* dana, 1852 (Crustacea, Majidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 54 (1): 173–180.
- 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. *Raffles Bulletin of Zoology*. Supplement 17:1–296.
- Nizamuddin, M. 1970. Phytogeography of the Fucales and their seasonal growth. *Botanica Marina*, 13: 131-139.
- Noori, A., Moghaddam, P.; Kamrani, E.; Akbarzadeh, A; Neitali, B.K. & Pinheiro, M.A.A. 2015. Condition factor and carapace width versus wet weight relationship in the blue swimming crab *Portunus segnis*. *Animal Biology*, 65(2): 87–99. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002463>.

- Norton, T.A. & Benson, M.R. 1983. Ecological interactions between the brown seaweed *Sargassum muticum* and its associated fauna. *Marine Biology* 75: 169-177.
- Nunes, J.A.C.C.; Sampaio, C.L.S. & Barros, F. 2013. How wave exposure, group size and habitat complexity influence foraging and population densities in fishes of the genus *Halichoeres* (Perciformes: Labridae) on tropical rocky shores. *Marine Biology*, 160, 2383–2394. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2233-5>.
- Nybakken, J.W. 1997, **Marine Biology: an ecological approach**, 4. ed., Califórnia: Addison Wesley, Longman, 481p.
- Ohtsuchi, N.; Hayakawa, J.; Kawamura, T.; Watanabe, Y. & Kurogi, H. 2016. Growth patterns and population dynamics of the kelp crab *Pugettia vulgaris* (Decapoda, Brachyura, Epialtidae) on the coast of Sagami Bay, Japan. *Crustaceana*, 89(6-7), 645–667. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003551>
- Palma, A.T.; Soto-Gamboa, M. & Ojeda, F.P. 2011. Ontogenetic habitat shift of an herbivorous crab: a chemically mediated defense mechanism? *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 46:329-338.
- Paspaltzis, V.C. 2018. **Hidrografia e Circulação na Enseada do Flamengo, Ubatuba (SP): inverno de 2017**. (Monografia) Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. 40p.
- Paula, E.J. & Oliveira, E.C. 1980. Aspectos fenológicos de duas populações de *Sargassum cymosum* (Phaeophyta - Fucales) do litoral de São Paulo, Brasil. *Boletim de Botânica*, Universidade de São Paulo. 8: 21-39.
- Paula, E.J. & Oliveira E.C. 1982. Wave exposure and ecotypical differentiation in *Sargassum cymosum* (Phaeophyta - Fucales). *Phycologia*. 21(2):145- 153.
- Paula, E.J & Eston, V.R. 1987. Are there another *Sargassum* espécies potentially as invasive as *S. muticum*? *Botanica Marina*, 30(5):405-410.
- Paula, E.J. 1988. O Gênero *Sargassum* C. Ag. (Phaeophyta-Fucales) no litoral do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim de Botânica, Universidade de São Paulo*. 10:65-118.
- Perroca, J.F.; Herrera, D.R.; Castilho, A.L. & Costa, R. C. 2020. Dynamics of a subtropical population of the purse crab *Persephona punctata* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae) in Southeastern Brazil. *Nauplius*, 28, e2020009.
- Pescinelli, R.A.; Davanso, T.M. & Costa, R.C. 2015. Relative growth and morphological sexual maturity of the mangrove crab *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Brachyura, Sesarmidae) on the southern coast of the state of São Paulo, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59: 1–6.
- Pinheiro, M.A.A & Fiscarelli, A.G. 2009. Length-weight Relationship and Condition Factor of the Mangrove Crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ucididae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 52(2): 397-406.

- Pinheiro, M.A.A. & Fransozo, A. 1998. Sexual maturity of the speckled crab *Aranaeus 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 23830'S. *Journal of Crustacean Biology* 22, 416–428.
- Pinheiro, M.A.A.; Fransozo, A & Negreiros-Fransozo, M.L. 1994. Estimativa da duração larval em função da temperatura para família Majidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Boletim do Instituto de Pesca*, São Paulo, 21 (único):75-81.
- Pinheiro, M.A.A. & Taddei, F.G. 2005. Crescimento do Caranguejo de Água Doce, *Dilocarcinus pagei* Stimpson (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 22(3), 522-528.
- Polo, L.K. & Chow, F., 2020. Physiological performance by growth rate, pigment and protein content of the brown seaweed *Sargassum filipendula* (Ochrophyta: Fucales) induced by moderate UV radiation exposure in the laboratory. *Scientia Marina* 84:1 59-70. <https://doi.org/10.3989/scimar.04982.22A>
- Portugal, A.B.; Carvalho, F.L.; Soares, M. O.; Horta, P. A. & de Castro Nunes, J. M. 2017. Structure of macroalgal communities on tropical rocky shores inside and outside a marine protected area. *Marine Environmental Research*, 130: 150-156. doi: 10.1016/j.marenvres.2017.07.019.
- R Development Core Team. 2020: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <https://www.rproject.org/>.
- Reigada, A.L.D. & ML. Negreiros-Fransozo. 1999. Maturidade Sexual em *Hepatus pudibundus* (Decapoda, Brachyura, Callapidae). *Iheringia*. Porto Alegre, 86:159-164.
- Reigada, A.L.D.; Negreiros-Fransozo, M.L & Mantelatto, F.L.M. 1994. Avaliação do tamanho dos quelípodos de *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Calapidae), em relação ao sexo e à maturação. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, Curitiba, 37 (4): 797-807.
- Reis-Júnior, J.; Freire, K.M.F., Rosa, L.C. & Barreto, T.M.R.R. 2020. Population Structure and Reproductive Biology of Two Sympatric Species of *Persephona* (Brachyura: Leucosiidae) off Northeastern Brazil. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences*. <https://doi.org/10.1007/s41208-020-00260-6>
- Ribeiro, P.D.; Iribarne, O.O. & Daleo, P. 2005. The relative importance of substratum and recruitment in determining the spatial distribution of the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 314: 99-111.
- Rice, A.L. 1980. Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Zoological Society of London Symposium*, 35: 271-424.

- Rodrigues, M.; Mahiques, M.M & Tessler, M.G. 2002. Sedimentação atual nas enseadas de Ubatumirim e Picinguaba, região Norte de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 50: 27-45.
- Rodríguez, S.R; Ojeda, F.P. & Inestrosa, N.C. 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 97: 193-207
- Rohlf, F. J., & Fisher, D. R. (1968). Tests for Hierarchical Structure in Random Data Sets. *Systematic Biology*, 17(4), 407–412. <https://doi.org/10.1093/sysbio/17.4.407>
- Roughgarden, J.; Gaines, S. & Possingham, H. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 241, 1460-1466.
- Roughgarden J. & Iwasa Y. 1986. Dynamics of a metapopulation with space-limited subpopulations. *Theoretical Population Biology*, 29: 235-261.
- Rover, T; Simioni, C.; Hable, W. & Bouzon Z.L. 2015. Ultrastructural and structural characterization of zygotes and embryos during development in *Sargassum cymosum* (Phaeophyceae, Fucales). *Protoplasma*, 252:505–518. <https://doi.org/10.1007/s00709-014-0696-y>
- Sainte-Marie B.; Raymond, S. & Brèthes, J.C. 1995. Growth and maturation of the benthic phases of male shore crab, *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 52: 903-924.
- Sal-Moyano, M.P; Gavio, M.A & Maggi, M.D. 2011. Morphometric and gonad maturity of the spider crab *Libinia spinosa* (Crustacea: Brachyura: Majoidea: Epialtidae) in Argentina. *Journal of the Marine and Biological Association of the United Kingdom*. 91: 837-844.
- Sal-Moyano, M.P.; Lagos-Tobias, A.M.; Felder, D.L. & Mantelatto, F.L. 2014. Relative growth and reproductive parameters in a population of *Microphrys bicornutus* (Brachyura, Majoidea) from Bocas del Toro, Caribbean Sea, Panama. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(1), 81–90. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572014000100009>.
- Salomão, V.P. & Coutinho, R. 2007. O batimento de ondas na distribuição e abundância dos organismos bentônicos da zona entre-marés dos costões rochosos de arraial do cabo, RJ. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*, 23 a 28 de setembro de 2007, Caxambu - MG. 2 pp.
- Sampedro, M.P.; González-Gurrarán, J.; Freire, J. & Muino, R. 1999. Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *Journal of crustacean biology*. 19(3): 578-592.
- Sampedro, M.P.; González-Gurrarán, J.; Freire, J. 2003. Molt cycle and growth of *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in coastal habitats of Galicia, North-West Spain. *Journal of the Marine Biological Association UK*. 83:995–1005
- Santinho. C.I.A. 2009. **Padrões de distribuição da abundância larvar de crustáceos decápodes na baía de Cascais Faro**. Dissertação de Mestrado, Universidade do Algarve Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente. 88p+anexos.

- Santos, F.M.; Pescinelli, R.A.; Pantaleão, J.A.F. & Costa, R.C. 2017. Relative growth, morphological sexual maturity, heterochely, and handedness in *Panopeus occidentalis* (Brachyura, Panopeidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 62(2), 74–81. <https://doi.org/10.1080/07924259.2017.1415987>
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, W. B. & Vernberg, F. J. (Eds.), **The biology of Crustacea**. New York, Academic Press, 8: 179–270
- Schaeffer-Novelli, Y.; Soriano-Sierra, E.J.; Vale, C.C.; Bernini, E.; Rovai, A.S.; Pinheiro, M.A.A.; Schmidt, A.J.; Almeida, R. Coelho-Jr., C.; Menghini, R.P.; Martinez, D.I.; Abuchahla, G.M.O.; Cunha-Lignon, M.; Charlier-Sarubo, S.; Shirazawa-Freitas, J. & Cintrón, G. 2016. Climate changes in mangrove forests and salt marshes. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64(sp.2): 37-52.
- Schejter, L. & Spivak, E. 2005. Morphometry, sexual maturity, fecundity and epibiosis of the South American spider crab *Libinia emoryi* (Brachyura: Majidae). *Journal of the Marine and Biological Association of the United Kingdom* 85: 857-863.
- Senger, Ö. 2013. Statistical power comparisons for equal skewness different kurtosis and equal kurtosis different skewness coefficients in nonparametric tests. *Ekonometri ve İstatistik Sayı*, 18: 81–115.
- Severino-Rodrigues, E.; Musiello-Fernandes, J.; Moura, A.A.S.; Branco, G.M. P. & Canéo, V.O.C. 2012. Biologia reprodutiva de fêmeas de *Callinectes danae* (Decapoda, Portunidae) no complexo Estuarino-Lagunar de Iguape e Cananéia (SP). *Boletim do Instituto de Pesca*, 38(1): 31–41.
- Sigep - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos <http://sigep.cprm.gov.br/index.html>. Acesso 15/08/2019.
- Silva, J.B. 2008. **Reconstituição paleoambiental das Enseadas do Flamengo e da Fortaleza, Ubatuba, S.P., durante o Holoceno, inferida a partir da variação das associações de foraminíferos**. Dissertação de mestrado, programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar- Universidade de São Paulo. 135 pp.
- Silveira, I.C.A.; Schmidt, A.C.K.; Campos, E.J.D.; Godoi, S.S. & Ikeda, Y. 2000. A corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 48(2): 171-183.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. 3.ed. New York, W.H. Freeman, 887p
- Somerton, D.A. 1980. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 37: 1488-1494
- Sonvesso, S.S. 2007. **Variações na acumulação de matéria orgânica, ao longo do Holoceno, em sedimentos da região costeira de Ubatuba - São Paulo**. Dissertação de Mestrado- Instituto Oceanográfico – Universidade de São Paulo. 80p.

- Souza, C.R.G., Souza-Filho, P.W.M., Esteves, L.S., Vital, H., Dillenburg, S.R, Patchineelam, S.M. & Addad, J.E. 2005. **Praias arenosas e erosão costeira**. In: **Quaternário do Brasil**. Ed. C.R.G. Souza. Holos Editora Cap. 7 pp. 130-152.
- Souza L.P. 2008. **Maturidade sexual e relações morfométricas do caranguejo *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) do estuário do Rio Jaguaribe (Aracati – Ceará)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Ceará, 93p.
- Steinberg, P.D.; De Nys, R. & Kjelleberg, S. 2002. Chemical cues for surface colonization. *Journal of Chemical Ecology*, 28(10): 1935-1951.
- Stephenson, T.A. & Stephenson, A. 1973. **Life between tidemarks on rocky shores**. San Francisco and Reading, England: W. H. Freeman & Co. 425 p.
- Széchy, M.T.M. & Paula, E.J. 2000. Macroalgas associadas a bancos de *Sargassum* C. Agardh (Phaeophyta, Fucales) do litoral dos Estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 27: 235- 257.
- Széchy, M.T.M.; Veloso V.G. & Paula, E.J. 2001. Brachyura (Decapoda, Crustacea) of phytobenthic communities of the sublittoral region of rocky shores of Rio de Janeiro and São Paulo, Brazil. *Tropical Ecology* 42(2): 231-242.
- Széchy, M.T.M.; Galliez, M. & Marconi, M.I. 2006. Quantitative variables applied to phenological studies of *Sargassum vulgare* c. Agardh (phaeophyceae-Fucales) from Ilha Grande Bay, State of Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1):27-37.
- Taddei, F.G. & Herrera, D.R. 2010. Crescimento do caranguejo *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae) na represa Barra Mansa, Mendonça, SP. *Boletim do Instituto de Pesca*, 36(2): 99–110.
- Tamburus, A.N. & Mantelatto, F.L. 2016. A multifaceted comparison between the spider crabs *Epialtus bituberculatus* and *Epialtus brasiliensis* (Brachyura: Majoidea: Epialtidae) in the neotropical areas of the western Atlantic: morphology, morphometry and DNA markers. *Neotropical Biodiversity*, 2:1, 124-140.
- Tanaka, M.O. & Leite, F.P.P. 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gamarid life habitats, and assemblage structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 293:1-22.
- Tararam, S. & Wakabara, Y. 1981. The Mobile Fauna - Especially Gammaridea – of *Sargassum cymosum*. *Marine Ecology Progress Series*. 5: 157-163.
- Teixeira, G.M. 2010. **Dinâmica populacional de caranguejos marinhos (Crustacea, Decapoda, Brachyura) do Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Universidade estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” - Instituto de Biociências, Botucatu, São Paulo. 102p.
- Teixeira, G.M.; Fransozo, V.; Castilho, A.L.; Costa, R.C. & Freire, F.A.M. 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). *Senckenbergiana biológica* 88(2): 169-176.
- The WAVEWATCH III: Development Group (WW3DG). 2019. User manual and system documentation of WAVEWATCH III version 6.07. NOAA/NWS/NCEP/MMAB, College Park, MD, USA. 65 pp. + Appendices.
- Thibault, T.; Pinedo, S. Torras, X. & Ballesteros, E. 2005. Long term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira* . and *Sargassum* .) in the Albères coast. (France, North-western Mediterranean). *Marine Pollution Bulletin*, 50(12):1472-89.
- Thompson, M.S. & McGlathery, K. 2005. Facilitation of macroalgae by sedimentary tube forming polychaete *Diopatra cuprea*. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 62:63-73.
- Tominaga, L.K. 2007. **Avaliação de Metodologias de Análise de Risco e escoreamentos: Aplicação de um Ensaio em Ubatuba, SP**. Tese de Doutorado. Departamento de Geografia Física- Faculdade de Filosofia Letras e Ciências Humanas -Universidade de São Paulo. 220 p.
- Toohey, B.D. & Kendrick, G.A. 2007. Survival of juvenile *Ecklonia radiata* sporophytes after canopy loss. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349: 170-182.
- Torrejon-Magallanes, J. 2018. sizeMat: Estimate Size at Sexual Maturity. R package version 1.0.0. (URL: <https://CRAN.R-project.org/package=sizeMat>).
- Underwood, A.J. & Chapman, M.G. 2013. Intertidal Ecosystems. *Encyclopedia of Biodiversity*, 332–344.
- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. **Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática**. Maringá, EDUEM/São Paulo, SBI, 169p.
- Veras, P.C., Pierozzi Jr., I., Lino, J.B., Amado-Filho, G.M., Senna, A.R., Santos, C.S.G.; Moura, R.L., Passos, F.D., Giglio, V.J., Pereira-Filho, G.H., 2020. Drivers of biodiversity associated with rhodolith beds from euphotic and mesophotic zones: insights for management and conservation. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(1): 37-43.
- Viejo, R.M. 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aquatic Botany* 64: 131–149.
- Wegner, T. 2010. Applied Business Statistics: Methods and Excel-based Applications, 2nd Ed. Cape Town, Juta & Co. Ltd., 625p.
- Wenner, A.M., 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *American Natural*, 106: 321-350.
- Wenner, A.M.; Fusaro, C. & Oaten, A. 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. *Canadian Journal of Zoology*, 52(9): 1095-1106.

- Willwock, J.A., Lessa, G.C., Suguio, K., Angulo, R. J., e Dillenburg, S. R. 2005. Geologia e Geomorfologia de Regiões Costeiras. 94-113. *In: Quaternário do Brasil*. Ed. C. R. G. Souza et al. Holos Editora. 376 p.
- Woodroffe, C.D. 2002. Rocky Coasts. 143-188. *in: Coasts: Form, Process and Evolution*. Cambridge University Press. 617 p.
- Yu, H.-Y., Huang, S.-C., & Lin, H.-J. 2020. Factors structuring the macrobenthos community in tidal algal reefs. *Marine Environmental Research*, 105119. doi: 10.1016/j.marenvres.2020.105119.
- Zimmerman, T.L. & Felder, D.L. 1991. Reproductive ecology of an intertidal Brachyura crab, *Sesarma* sp. (nr. *reticulatum*), from the Gulf of Mexico. *Biological Bulletin*, 181:387-401.