



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA**

Priscila Sousa Vilela da Nóbrega

**COMPOSIÇÃO, DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DE BRACHYURA  
(CRUSTACEA) E ESTRUTURA POPULACIONAL DE *PACHYGRAPSUS  
GRACILIS* (GRAPSIDAE) NOS SUBSTRATOS ROCHOSOS DO ESTUÁRIO DE  
MARAPANIM, PARÁ, BRASIL**

BELÉM-PA  
2014

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA**

Priscila Sousa Vilela da Nóbrega

**COMPOSIÇÃO, DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DE BRACHYURA  
(CRUSTACEA) E ESTRUTURA POPULACIONAL DE *PACHYGRAPSUS  
GRACILIS* (GRAPSIDAE) NOS SUBSTRATOS ROCHOSOS DO ESTUÁRIO DE  
MARAPANIM, PARÁ, BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia Aquática e Pesca.

**Orientadora:** Profa. Dra. Jussara Moretto  
Martinelli Lemos

BELÉM-PA  
2014  
Priscila Sousa Vilela da Nóbrega

**COMPOSIÇÃO, DISTRIBUIÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DE BRACHYURA  
(CRUSTACEA) E ESTRUTURA POPULACIONAL DE *PACHYGRAPSUS  
GRACILIS* (GRAPSIDAE) NOS SUBSTRATOS ROCHOSOS DO ESTUÁRIO DE  
MARAPANIM, PARÁ, BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia Aquática e Pesca. Conceito: EXCELENTE.

**Dissertação apresentada e aprovada em 20 de fevereiro de 2014.**

**Orientadora:**

Profa. Dra. Jussara Moretto Martinelli Lemos  
Universidade Federal do Pará (ICB/UFPA, Belém)

**Banca examinadora:**

Profa. Dra. Bianca Bentes Silva - Membro titular  
Universidade Federal do Pará (IECOS/UFPA, Bragança)

Prof. Dr. Fernando Araújo Abrunhosa – Membro titular  
Universidade Federal do Pará (IECOS/UFPA, Bragança)

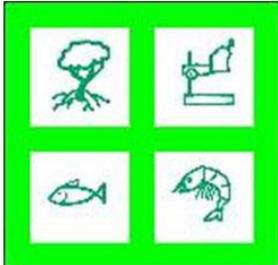
Prof. Dr. Ronaldo Adriano Christofolletti – Membro titular  
Universidade Federal de São Paulo (UNIFESP)

Prof. Dra. Virág Venekey – Suplente  
Universidade Federal do Pará (ICB/UFPA)

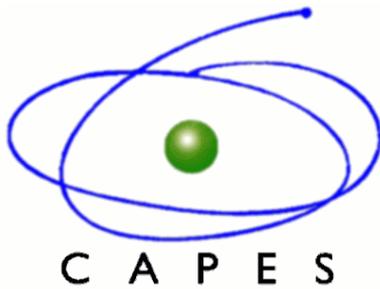
Prof. Dr. César França Braga  
Universidade Federal Rural do Pará (UFRA, Capitão Poço)

BELÉM - PA  
2014

## INSTITUIÇÕES DE APOIO E FONTE FINANCIADORA



Laboratório de Biologia Pesqueira e Manejo dos Recursos Aquáticos



Projeto CT-Amazônia  
BIODECA

*Este trabalho é dedicado aos maiores mestres de minha vida:*

*Eugênio e Silvana, meus queridos pais!*

“Num dia como outro qualquer, decidi triunfar...

Decidi não esperar as oportunidades e sim, eu mesmo buscá-las

Decidi ver cada problema como uma oportunidade de encontrar uma solução.

Decidi ver cada noite como um mistério a resolver

[...] Naquele dia descobri que meu único rival não era mais que minhas próprias limitações e que enfrentá-las era a única e melhor forma de as superar.

Aprendi que o difícil não é chegar lá em cima, e sim deixar de subir

Descobri que o amor é mais que um simples estado de enamoramento, "o amor é uma filosofia de vida".

Naquele dia, deixei de ser um reflexo dos meus escassos triunfos passados e passei a ser uma tênue luz no presente

Aprendi que de nada serve ser luz se não iluminar o caminho dos demais

[...] Naquele dia, aprendi que os sonhos existem para tornar-se realidade

E desde aquele dia já não durmo para descansar... simplesmente durmo para sonhar”

Walter Elias Disney

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

- Figura 1 - Localização geográfica do estuário de Marapanim (PA), com indicação dos quatro locais de coleta - A1 e A2 (margem oeste), B1 e B2 (margem leste)..... 20
- Figura 2 - Locais de coleta de *Brachyura* no estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007 ..... 21
- Figura 3 - Valores médios de pluviosidade por mês durante o período de estudo e a média dos dez anos antecedentes, no estuário de Marapanim, Pará..... 23
- Figura 4 - Médias de salinidade e temperatura de agosto/2006 a julho/2007 no estuário de Marapanim (PA)..... 24
- Figura 5 - Densidade das espécies de *Brachyura* por localidade no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007..... 27
- Figura 6 - Ordenação de nMDS entre as zonas (A), perfis (B), porções (C) e períodos (D) no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007..... 29
- Figura 7 - Densidade das espécies de *Brachyura* nas zonas (A), perfis (B) e porções (C) no estuário de Marapanim (PA), entre agosto/2006 a julho/2007..... 30
- Figura 8 - Densidade mensal das espécies de *Brachyura* no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007..... 32

### CAPÍTULO 2

- Figura 1 - Mapa com indicação dos locais de amostragem das larvas de *P. gracilis* no estuário do Rio Marapanim, Pará, no período de agosto de 2006 a julho de 2007..... 55

Figura 2 - Valores médios mensais de temperatura do estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.....	59
Figura 3 - Valores médios mensais de salinidade do estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.....	59
Figura 4 - Densidade mensal de adultos e larvas de <i>P. gracilis</i> no estuário do rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.....	60
Figura 5 - Densidade de adultos e larvas de <i>P. gracilis</i> em diferentes zonas (A), perfis (B) e locais (C) do estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.....	62
Figura 6 - Densidade mensal de machos, fêmeas, fêmeas ovígeras e larvas de <i>P. gracilis</i> no estuário do rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007. ....	63
Figura 7 - Densidade de machos, fêmeas, fêmeas ovígeras e larvas de <i>P. gracilis</i> no estuário do rio Marapanim, de agosto de 2006 a julho de 2007.....	64
Figura 8 - Regressão entre o comprimento da carapaça x largura da carapaça (A) e entre a largura do abdômem x largura da carapaça (B) de <i>Pachygrapsus gracilis</i> , no estuário de Marapanim (PA), entre agosto de 2006 a julho de 2007.....	65
Figura 9 - Largura da carapaça (LC), em mm, de <i>P. gracilis</i> por mês, entre agosto de 2006 a julho de 2007, no estuário de Marapanim.....	66
Figura 10 - Frequência relativa de machos, fêmeas e fêmeas ovígeras de <i>P. gracilis</i> por classe de LC, coletados no estuário do rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.....	68

## AGRADECIMENTOS

*A Deus, por me conceder saúde, paixão e fé para desenvolver este trabalho.*

*Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento dos projetos CT-Amazonia 32/2005 BIODUCA/CNPq (Processo 553106/2005-8) e MCT-CNPq 02/2006 (Processo 472009/2006-0).*

*Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis pela emissão da licença ambiental.*

*À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de Mestrado.*

*À Universidade Federal do Pará e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia Aquática e Pesca pela estrutura e suporte.*

*Ao Laboratório de Biologia Pesqueira e Manejo dos Recursos Aquáticos por fornecer a infra-estrutura necessária para o desenvolvimento desse trabalho.*

*À minha orientadora Jussara Lemos, pela oportunidade, competência, paciência, dedicação, confiança e amizade.*

*A todos os meus professores do Mestrado, por acreditarem no poder da educação.*

*Aos doutores Leandro Juen e Cléverson Ranierrri pelas excelentes contribuições e importante norteamento no exame de qualificação deste trabalho. Em especial, agradeço imensamente o auxílio do Cléverson na identificação taxonômica de alguns exemplares.*

*Ao Dr. Marcos Tavares e aos técnicos Joana, Mauro e Maria José pela ótima receptividade no Museu de Zoologia da USP (MZUSP), onde tive oportunidade de aprimorar a identificação taxonômica.*

*Ao Dr. Gustavo Melo pela atenção e ajuda na identificação de algumas espécies.*

*Ao Dr. José Berrêdo pelo auxílio na caracterização das rochas do local de estudo.*

*Ao Dr. Fernando Abrunhosa, Dra. Bianca Bentes, Dr. Ronaldo Christofolletti, Dra. Virág Venekey e Dr. César França por se disponibilizarem a contribuir com este trabalho compondo a banca examinadora.*

*Às minhas queridas amigas Déia e Danyzinha, que foram muito mais do que colegas de laboratório, tonando-se parceiras maravilhosas no trabalho e na vida. Não há nem como agradecer todos os conselhos, apoio, carinho e amizade que me concederam, e que fizeram toda a diferença na minha estrada.*

*Às demais amigas do Grupo de Pesquisa em Crustáceos da Amazônia (GPECA), as quais tive o imenso prazer e privilégio de conviver: Dani, Leila, Carol, Miani, Marcela, Dalila, Val, Alyne e Evelyn. Obrigada por serem sempre tão solícitas e verdadeiras em todos os momentos, da crítica ao abraço, pois ajudou a me tornar uma pessoa melhor.*

*A todos os colegas do Laboratório de Biologia Pesqueira por serem sempre tão prestativos.*

*A todos que participaram das coletas de campo: Ruan, Lodney, Douglas, Rory, Wander, Paulo, Daniel, Jairo, Bruno, Silvio, Tomasso, à Cássia e Fabíola, pela ajuda e apoio.*

*Às minhas primas Tayane e Carol por terem me acolhido tão bem em São Paulo, além de todo o incentivo e dos ótimos conselhos.*

*Aos meus amados pais, Eugênio e Silvana, por todo o amor e por todo o esforço que fizeram para eu estudar.*

*Ao meu amor Victor, por ter sido um companheiro presente e incansável em todos os momentos, meu grade alicerce. Obrigada por ter se disponibilizado a dividir o peso comigo, foi muito mais tranquilo e prazeroso poder partilhar essa trajetória com você.*

*Ao querido amigo Allan Jamesson, pelo apoio científico e emocional. Obrigada pela paciência. És um verdadeiro exemplo de profissional prestativo, responsável e competente.*

*A todos da turma de mestrado 2012, especialmente ao Adauto, Híngara, Alejandro, Carlos e Wilson por terem me ajudado com teorias, estatísticas e principalmente com muito humor, quando conseguimos rir das nossas dificuldades, e assim elas pareceriam menores e mais leves.*

*A todos os meus amigos que ajudaram de alguma forma a concretização deste sonho.*

## RESUMO

Este estudo investiga a composição, distribuição espaço-temporal, influência da temperatura e salinidade na densidade da assembléia de Brachyura, assim como a estrutura populacional e a densidade de adultos e larvas do caranguejo *Pachygrapsus gracilis* (Grapsidae), coletados nos afloramentos rochosos do estuário de Marapanim, litoral paraense. A amostragem foi realizada mensalmente entre agosto de 2006 a julho de 2007, em seis locais para o plâncton e quatro para os caranguejos bentônicos, sendo dois perfis (margens do estuário) e três zonas distribuídas ao longo de um gradiente de salinidade. Para o bentos foram amostradas ainda as regiões superior (S) e inferior (I) do médiolitoral, sendo delimitadas por um quadrante, enquanto as larvas de *P. gracilis* foram obtidas em arrastos por uma rede cônico-cilíndrica. Foram totalizados 2.253 caranguejos, distribuídos em 6 famílias e 14 espécies. Análises multivariadas mostraram que a composição diferiu entre zonas, perfis, regiões do médiolitoral e períodos do ano, sendo a zona mais salina, a margem de maior erosão, o médiolitoral superior e a estação chuvosa os de maior densidade e homogeneidade. Os padrões de distribuição espaço-temporal das espécies são discutidos. Larvas e adultos de *P. gracilis* seguem um padrão similar de distribuição da densidade, caracterizados pelos maiores valores nas zonas de maior salinidade, na margem de maior deposição e no período chuvoso. A ocorrência de fêmeas ovígeras é restrita a seis meses, sendo majoritária no período chuvoso, contudo a presença de larvas durante todo o ano indica reprodução contínua. A espécie ocupou exclusivamente a porção superior do médiolitoral. A distribuição de frequência de largura da carapaça apresenta distribuição unimodal e normal, sem distinção entre os sexos. A proporção sexual não difere significativamente do esperado de 1:1. O estuário de Marapanim apresentou grande potencial ecológico para o estabelecimento das populações de Brachyura, corroborando a hipótese que a salinidade, as chuvas e a zonação são fatores importantes na estruturação dessas assembléias. *P. gracilis* apresenta população estável e utilizando o estuário para a reprodução e desenvolvimento das suas fases planctônicas e bentônicas.

## SUMÁRIO

ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO .....	8
CAPÍTULO GERAL	
INTRODUÇÃO .....	9
OBJETIVOS .....	14
<b>Capítulo 1: Composição e distribuição espaço-temporal da densidade de Brachyura (Crustacea: Decapoda) em substratos rochosos de um estuário amazônico brasileiro</b>	
RESUMO .....	15
INTRODUÇÃO .....	16
MATERIAL E MÉTODOS .....	18
Área de estudo .....	18
Coleta dos indivíduos .....	19
Análise dos dados .....	22
RESULTADOS .....	23
Variáveis ambientais .....	23
Composição .....	25
DISCUSSÃO .....	33
AGRADECIMENTOS .....	42
REFERÊNCIAS .....	42

**Capítulo 2: Distribuição espaço-temporal da densidade de adultos e larvas e estrutura populacional do caranguejo *Pachygrapsus gracilis* (Grapsidae) em um estuário amazônico brasileiro**

RESUMO .....	50
INTRODUÇÃO .....	51
MATERIAL E MÉTODOS .....	53
ÁREA DE ESTUDO .....	53
Coleta das larvas .....	54
Coleta dos adultos .....	56
Análise dos dados .....	57
RESULTADOS .....	58
Variáveis ambientais .....	58
Densidade de adultos e larvas .....	60
Estrutura populacional .....	63
DISCUSSÃO .....	69
AGRADECIMENTOS .....	79
REFERÊNCIAS.....	75
CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS.....	85
REFERÊNCIAS (CAPÍTULO GERAL) .....	86
COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DE ARTIGO .....	93

## ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

A dissertação é composta por dois artigos científicos, organizados na forma de capítulos, os quais serão submetidos a periódicos especializados. Esta proposta está de acordo com o regimento em vigor do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade Federal do Pará.

O capítulo geral apresenta uma breve introdução sobre o estado atual de conhecimento da ecologia da infra-ordem Brachyura, bem como os principais estudos dos fatores que influenciam a composição, estruturação e distribuição espaço-temporal das assembléias da região entremarés. A partir da problemática propulsora do estudo, as investigações ao nível da assembléia são apresentadas no capítulo 1, enquanto o capítulo 2 detém-se ao estudo populacional de uma espécie do grupo.

O capítulo 1 visa conhecer a composição, distribuição espaço-temporal da abundância dos braquiuros presentes nos afloramentos rochosos do estuário de Marapanim (PA). A correlação entre a salinidade e temperatura e a abundância das espécies também foi avaliada, e os padrões de respostas foram discutidos.

O capítulo 2 investiga os aspectos populacionais do grapsídeo *Pachygrasus gracilis*, a partir de análise da abundância de larvas e adultos, maturidade sexual morfológica, proporção sexual e distribuição de frequência de tamanho. A influência dos fatores físicos estudados no capítulo anterior também é analisada para a população em questão.

Por fim, são apresentadas as principais conclusões e perspectivas para nortear futuros estudos, os quais são necessários para agregar conhecimento em prol de uma compreensão holística da ecologia de braquiuros em ambientes intertidais.

### **Capítulo Geral**

O Capítulo Geral foi elaborado segundo as normas da Biblioteca Central da Universidade Federal do Pará, disponíveis no *site*:

<http://bc.ufpa.br/site>

## CAPÍTULO GERAL

### INTRODUÇÃO

Os ecossistemas aquáticos são detentores da maior diversidade de filos do planeta (May, 1988) e prestadores de serviços primordiais para a humanidade, que vão desde o equilíbrio global do carbono até o fornecimento de espécies de valor econômico (Alongi, 1989). Tratando-se da região tropical, sua diversidade biológica pode ser traduzida em um elevado número de espécies e uma complexa gama de interações e fatores ambientais que estruturam as comunidades (Lowe-McConnell, 1987).

Entre os ecossistemas aquáticos de grande produtividade biológica, destacam-se os estuários. Estuários são caracterizados por condições físicas – principalmente a salinidade – e biológicas, como a estrutura das comunidades, que atuam de forma integrada e dinâmica no tempo e no espaço (Potter et al., 2010). Tal complexidade aliada à carência de conhecimento em regiões tropicais dificulta o estabelecimento de uma definição de estuário livre de subjetividade, que estabeleça os seus limites a partir de uma abordagem holística (Elliott e McLusky, 2002). A discussão acerca da definição de estuários é incessante e paradoxal, contudo, em termos gerais, admi-se como uma área de eminente gradiente de salinidade criada a partir da mistura das águas do oceano com as águas do rio, sendo fortemente afetados pela força das correntes destes ambientes (Wolansky, 2007).

Ambientes estuarinos divergem quanto a sua natureza geomorfológica, podendo ser encontrados desde sedimentos finos até substratos com alto grau de consolidação (Day et al., 2012). Os ambientes rochosos apesar de pouco abundantes estão distribuídos por todo o planeta, e podem ser classificados de acordo com a disposição, continuidade e tamanho das rochas, variando de fragmentos até costões rochosos (McLachlan e Brown, 2006). Uma peculiaridade destes locais é a grande disponibilidade de micro-hábitats (fendas, tocas, poças, carapaça de outros animais, espaço entre as rochas, etc) complexamente estruturados que favorecem a grande abundância e diversidade das comunidades animais (Levinton, 1995). Em contrapartida, podem ser hábitats estressantes e

limitantes devido as irregularidades de dessecação e predação, sendo os indivíduos especializados para tolerar amplas variações (Tompson et al., 1996).

A comunidade bentônica zona entremarés de ambientes rochosos tem despertado grande interesse científico nas últimas décadas, pois a partir de sua compreensão é possível o estabelecimento de padrões de ocupação em escala mundial, além das contribuições conceituais fornecidas a outras áreas da ecologia (Underwood, 2000). Este conhecimento é favorecido porque, usualmente, as espécies de ambientes rochosos apresentam respostas rápidas e em curta escala espacial em relação a ação dos principais fatores ambientais estudados, tornando-as excelentes modelos para estudos ecológicos (Underwood, 2000). Adicionalmente, as funções ecológicas realizadas pelo macrobentos destes ambientes tem importância que abrange não apenas a manutenção dos ecossistemas aquáticos, mas influenciam o equilíbrio de todo o planeta. Neste contexto, destaca-se, por exemplo, a contribuição na oxigenação, movimentação, ciclagem de nutrientes e transporte de matéria orgânica do solo, o qual está diretamente associado às atividades microbianas, que por sua vez regem os ciclos do carbono e nitrogênio que são primordiais à vida (Snelgrove, 1998).

Até a década de 50 do século passado, quando o estudo das populações bentônicas do entremarés era incipiente, os padrões de ocupação e distribuição dos animais eram atribuídos exclusivamente ao ciclo de marés (Coutinho, 1995). Este paradigma foi gradativamente modificado a medida que o aumento da quantidade de investigações elucidaram a influência de outros fatores ambientais, destacando-se a pesquisa pioneira conduzida por Connell (1961), o qual constatou que as interações biológicas (principalmente competição e predação) exerciam significativo efeito na abundância das espécies do entremarés.

Levin e Paine (1974) e Souza (1979) também foram precursores neste sentido ao constatar a influência dos distúrbios intermediários (geralmente extinções devido a catástrofes naturais, competição ou predação atípica) na estruturação destas comunidades, devido a redução dos efeitos das espécies dominantes sobre a abundância e riqueza local. Posteriormente, muitos autores tem se esforçado para identificar os fatores físicos e biológicos que controlam estas comunidades, como temperatura e salinidade (Jones, 1981; Wettheye

Woodin , 2011; Studer e Poulin, 2012; Chambers et al., 2013; Javanshir, 2013; Pinoni et al., 2013; Shim et al., 2013), tipo de substrato (Littler et al., 1983; Thompson et al., 1996; Skinner e Coutinho, 2005; Commito et al., 2008; Lejart e Hily, 2013), dessecação (Barnes e Barnes, 1957; Bell, 1995; Stafford et al.; 2012), grau de exposição a ondas (O'Connor, 2010; Christofolletti et al., 2011; Poloczanska et al., 2011; Bohn et al., 2013) e interações biológicas, principalmente a predação e competição (Yamada et al., 2007; Christofolletti et al., 2010)

Os crustáceos Decapoda (caranguejos, siris, ermitões, talassínideos, por exemplo) são importantes membros das comunidades bentônicas de ambientes rochosos, pois atuam diretamente no ciclo de nutrientes e fluxo de energia dos ecossistemas aquáticos (Castiglione et al., 2011). É importante frisar o papel como elo da cadeia alimentar aquática participando de praticamente todos os níveis tróficos, além da relevância econômica de muitas espécies para a população humana (Krumme et al., 2005), sendo um dos táxons mais bem estudados na Região Amazônica (Rosa Filho, 2008).

A Infra-Ordem Brachyura (caranguejos e siris) agrupa mais de 6000 espécies (Ahyong et al., 2011) que primordialmente eram exclusivas aos habitats marinhos, mas progressivamente aproximaram-se da costa, penetraram os estuários e desenvolveram-se também nos ecossistemas dulcícolas e terrestres. Entre os Decapoda, representam o táxon mais derivado e com a forma do corpo mais especializada em virtude de uma compressão do abdômen para a região ventral que resultou em uma forma fortemente deprimida e curta, tornando-o tão ou mais largo do que longo (Glaessner, 1960).

Quanto ao desenvolvimento, a maioria dos braquiúros são marcados por uma fase inicial planctônica, que ocorre na maioria das vezes no mar ou em estuários (Rundick et al., 2005). As fases larvais, denominadas de zoé, são facilmente identificadas por um espinho rostral muito longo, provavelmente uma adaptação contra a predação, e a fase de pós-larva é designada megalopa, caracterizada pela presença de todos os pares de apêndices (Boltovskoy, 1981).

O desenvolvimento e duração da fase pelágica de braquiúros é uma estratégia controlada pela interação entre características genuínas de cada

espécie, tal como nutrição da larva e história de vida, e adaptações em resposta as condições físicas, como correntes e ventos, que otimizam a dispersão e a seleção de habitats favoráveis ao desenvolvimento da fase bentônica (Anger, 2005; López e Coutinho, 2008). Portanto, a ecologia destas populações reflete um acoplamento das duas fases de desenvolvimento e esta compreensão pode ajudar a prever flutuações populacionais (Díaz-Ferguson et al., 2001; Roughgarden et al., 1988).

Os efeitos que a temperatura e salinidade exercem em braquiúros são estudados sob uma ampla perspectiva, de regiões temperadas a tropicais, em ambiente natural ou experimentos conduzidos em laboratório. Contudo, em virtude da diversidade de respostas e adaptações torna-se difícil o estabelecimento de padrões. De um modo geral, é conhecido que estes parâmetros atuam, inclusive de forma interdependente, principalmente na distribuição, crescimento, reprodução e fisiologia dos indivíduos, enquanto as populações respondem através do controle da densidade e interações intra-específicas (Jones, 1981).

A competição por espaço, luz, água e alimento, assim como a resistência à dessecação são os principais motivos para a zonação vertical, e em menor grau horizontal, das espécies do entremarés nos ambientes rochosos, pois as espécies sofrem adaptações que diminuem o estresse causado por estes fatores (Coutinho, 2005). A proposta inicial para explicar este padrão foi estabelecida por Connell (1972), conferindo aos fatores físicos, como dessecação, salinidade e temperatura, o controle das zonas superiores do entre-marés, enquanto as zonas inferiores são majoritariamente controladas por interações biológicas, principalmente a competição e predação. Contudo, este paradigma não pode ser generalizado a todas as comunidades (Underwood e Denley, 1984). Alguns caranguejos predadores, por exemplo, podem apresentar alta mobilidade capaz de permitir a exploração de todo o espaço zona entremarés (Yamada e Boulding, 1996).

Impactos sobre a abundância e diversidade de organismos bentônicos podem ser ocasionados por vários tipos de atividades humanas, mas principalmente pela pesca, poluição, turismo, pisoteamento e alterações climáticas. Esta interferência é ainda mais vigorosa em ambientes próximos a

costa devido a alteração do equilíbrio entre ventos, ondas e sedimentos (Brown e McLachlan, 2002). As respostas de diferentes grupos bentônicos divergem, enquanto biofilmes parecem ser menos sensíveis ao pisoteamento, possivelmente por suas dimensões e capacidade de resiliência (Leite et al., 2012), organismos da macrofauna e da meiofauna podem ser mais sensíveis (Brown e Taylor, 1999; Sarmiento et al., 2011) e o conhecimento destes padrões é o alicerce para a elaboração de medidas de manejo e conservação (Coombes et al., 2008).

A estrutura populacional é identificada a partir da distribuição das classes de comprimento, proporção sexual e abundância dos indivíduos, e o conhecimento desta estabilidade ajuda a entender o processo evolutivo da comunidade (Giacomini, 2010). Por sua vez, o conhecimento da comunidade permite compreender o funcionamento da pluralidade de fatores que estão a ela acoplados, como a estrutura das cadeias alimentares e os fatores que podem determinar a raridade ou dominância de espécies (May, 1988).

Os estudos de diversidade biológica são elementos-chave para inferência dos processos que interferem no equilíbrio das comunidades e identificação de eventuais distúrbios de origem antrópica ou natural (Bertini et al., 2004). Nesta ótica, pretende-se conhecer a assembléia de Brachyura presente nos afloramentos rochosos do estuário de Marapanim, Amazônia brasileira, investigando a distribuição espaço-temporal da abundância das espécies e a ocorrência das larvas, adultos e fêmeas ovígeras de *Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1858) (Decapoda: Grapsidae) no estuário, identificando os fatores ambientais que explicam os padrões encontrados.

## OBJETIVOS

### Geral:

Estudara composição e a distribuição espaço-temporal da abundância de *Brachyura* nos afloramentos rochosos do estuário de Marapanim (PA).

### Específicos:

- Identificar as espécies e estimar a abundância de *Brachyura* nas regiões: setor do estuário (superior e inferior), região do médiolitoral (superior e inferior), margem (oeste e leste) e meses;
- Verificar a existência de correlação entre a abundância de *Brachyura* e os fatores abióticos (temperatura e salinidade);
- Descrever a estrutura populacional de *Pachygrapsus gracilis* (Grapsidae), com ênfase na distribuição espaço-temporal da abundância de adultos e larvas da espécie no estuário de Marapanim.

## Capítulo 1

Este capítulo foi elaborado de acordo com as normas do periódico *Biodiversity and Conservation*, disponíveis no site:

<http://link.springer.com/journal/10531>

**Composição e distribuição espaço-temporal da densidade de *Brachyura* (Crustacea: Decapoda) em substratos rochosos de um estuário amazônico brasileiro**

**Resumo** Braquiuros são abundantes em uma ampla gama de ambientes do entremarés, por isso o conhecimento da diversidade, distribuição e das relações que o grupo estabelece com o meio ambiente torna-se fundamental para a compreensão do equilíbrio ecológico bentônico. Investiga-se a composição, distribuição espaço-temporal, influência da temperatura e salinidade na densidade de *Brachyura* em substratos rochosos de um estuário amazônico brasileiro. As coletas ocorreram mensalmente entre agosto de 2006 a julho de 2007, em quatro locais, designados por dois perfis (margens) e duas zonas (estuário superior e inferior) do estuário de Marapanim, litoral norte brasileiro. Três réplicas foram obtidas nas porções do mediolitoral inferior e superior de cada local. Foram totalizados 2.253 caranguejos, registrando 14 espécies, entre as quais as mais abundantes foram *Acantholobulus bermudensis*, *Hexapanopeus caribbaeus*, *Panopeus lacustris*, *Pachygrapsus gracilis* e *Panopeus americanus*. Análises multivariadas mostraram que a composição diferiu entre zonas, perfis, regiões do médiolitoral e períodos do ano, sendo a zona mais salina, a margem de maior erosão, o mediolitoral inferior e a estação chuvosa os de maior densidade e homogeneidade. De modo geral, os locais e meses caracterizam-se por um padrão de grande abundância, baixa riqueza e forte dominância de *Brachyura*. Distintos padrões de distribuição e tolerância aos tratamentos estudados são identificados e discutidos. A temperatura não demonstrou influência significativa na assembléia, possivelmente em virtude das poucas variações. A salinidade demonstrou ser um importante fator estruturador da assembléia de braquiuros, as quais respondem as flutuações deste parâmetro através de variações em sua densidade e distribuição espaço-temporal.

**Palavras-chaves** Abundância, Salinidade, Temperatura, Zonação

## **Introdução**

Os padrões de distribuição espaço-temporal, composição, riqueza e abundância das espécies constituem a ferramenta mais utilizada atualmente para compreender o funcionamento dos ecossistemas rochosos, sendo aplicada em diversas regiões do mundo (Nanami et al. 2005). A compreensão dos efeitos que estes descritores ecológicos exercem nas comunidades possibilita fazer um prognóstico das consequências que a acelerada perda de biodiversidade dos últimos anos pode acarretar no equilíbrio ecológico do ambiente aquático, visto a vulnerabilidade deste ecossistema (Casu et al. 2006; Pohle et al. 2011).

Os organismos do entremarés são permanentemente submetidos a um elevado estresse ambiental, pois durante a maré alta são expostos às condições marinhas, mas quando a maré recua precisam rapidamente adequar-se ao ambiente terrestre (Stillman 2002), sendo que em ambientes rochosos fatores ambientais como temperatura e salinidade podem apresentar condições ainda mais severas (Tsuchiya 1983). Estes parâmetros podem intervir nas populações do entremarés de várias maneiras, atuando diretamente na estruturação e funcionamento de uma comunidade ou de todo um ecossistema (Sanford 1999). Neste cenário, as espécies apresentam adaptações às oscilações ambientais abruptas, como plasticidade fisiológica e adaptações morfológicas, enquanto as comunidades respondem através das variações na composição e na estrutura das populações, bem como no estabelecimento de relações ecológicas favoráveis (Lewis 1961).

A salinidade é um dos parâmetros ambientais de maior variação em estuários amazônicos, pois sofrem forte influência marinha/ costeira, distinguindo assim um gradiente de salinidade complexo e diferenciado. Este sistema de grandes misturas ocorre devido à presença de rios de grande drenagem, os quais apresentam uma livre conexão com o Oceano Atlântico, o qual adentra até 45 km no continente (Vilhena et al. 2010).

Os braquiúros compõem uma expressiva parcela dos organismos do entremarés e cada vez mais são utilizados como modelos em estudos ecológicos, pois apresentam taxonomia, distribuição e ciclo de vida relativamente bem conhecido (Campos e Campos 2012), além da importância econômica de algumas espécies. De um modo geral, a maioria destas populações apresenta ampla distribuição geográfica, maior abundância e diversidade em locais que detém maior salinidade e temperatura, assim como em substratos mais heterogêneos e próximos da região costeira (Mantelatto e Fransozo 2000; Bertini et al. 2004; Marochi e Masunari 2011).

Os padrões de zonação vertical dos organismos do entremarés atualmente são fundamentais para o monitoramento da biodiversidade, pois refletem particularidades do ecossistema e das espécies, como tolerância as severidades ambientais, hábitos alimentares, interações biológicas, preferência de habitats, mobilidade dos organismos, entre outros (Ellis 2003). Quanto aos braquiúros, as diferenças na ocupação da zona entremarés podem responder ao tipo de substrato (Menendez 1987, Lohrer et al. 2000, Ravichandran et al. 2001), a preferências alimentares (Jones e Simons 1982; Yamada et al. 2007; Cannicci et al. 1999; Takeda et al. 2004) ciclo de vida (Allen et al. 2010; Batie 1982) e à mobilidade (Flores e Paula 2001). Apesar do avanço nos estudos nas regiões do entremarés nas últimas décadas, ainda há muito para se elucidar sobre padrões ecológicos. Nesta perspectiva, investiga-se a composição e a distribuição espaço-temporal da abundância de *Brachyura* em regiões submetidas a diferentes salinidades

(estuário inferior e superior) e porções do entremarés (superior e inferior), além da influência da temperatura e salinidade nas assembléias do estuário de Marapanim, Pará.

## **Material e Métodos**

### Área de estudo

O litoral paraense é formado por uma planície costeira localizada na mesoregião Nordeste do Estado do Pará, denominada genericamente de “Região do Salgado”, a qual abrange cerca de 500 km de extensão e onde encontra-se o município de Marapanim. O estuário do Rio Marapanim é situado entre duas reservas de proteção ambiental: as Reservas Extrativistas Marinhas (RESEX) “Mãe Grande de Curuçá” e de “Maracanã”, de acordo com o disposto sobre o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza – SNUC. Um regime de macromarés semidiurnas caracteriza a região, com amplitudes que podem variar entre 3,5 a 6 metros (Silva et al. 2009).

No estuário de Marapanim é possível identificar vários ecossistemas, sendo manguezais, praias, dunas e restingas os principais. O clima da região é tropical úmido e não há variações térmicas significativas, com média anual de 27°C, sendo os valores mínimos e máximos de 26,8 ° C a 28° C, respectivamente. A região apresenta valores pluviométricos altos (cerca de 2.700 mm) que distinguem dois períodos, sendo os seis primeiros meses do ano notavelmente mais chuvosos (Santos 2009).

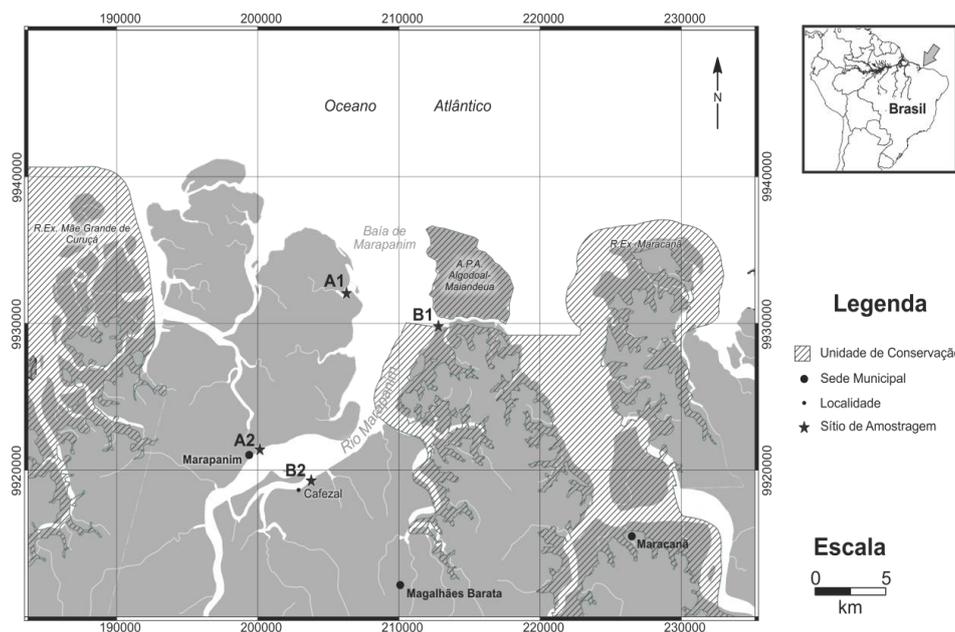
O substrato rochoso da região é classificado geologicamente como Formação Barreiras, apresentando assim composição e litologia extremamente variáveis, destacando-se a presença de sedimento síltico-argiloso laterizado, o qual pode apresentar cores e aspectos ferruginosos, variando de acordo com o grau de laterização (Franzinelli

1992). Quanto à vegetação adjacente, destaca-se a presença majoritária mata capoeira e manguezais, sendo que o último abrange uma área de aproximadamente 2.176 km<sup>2</sup>.

#### Coleta dos indivíduos

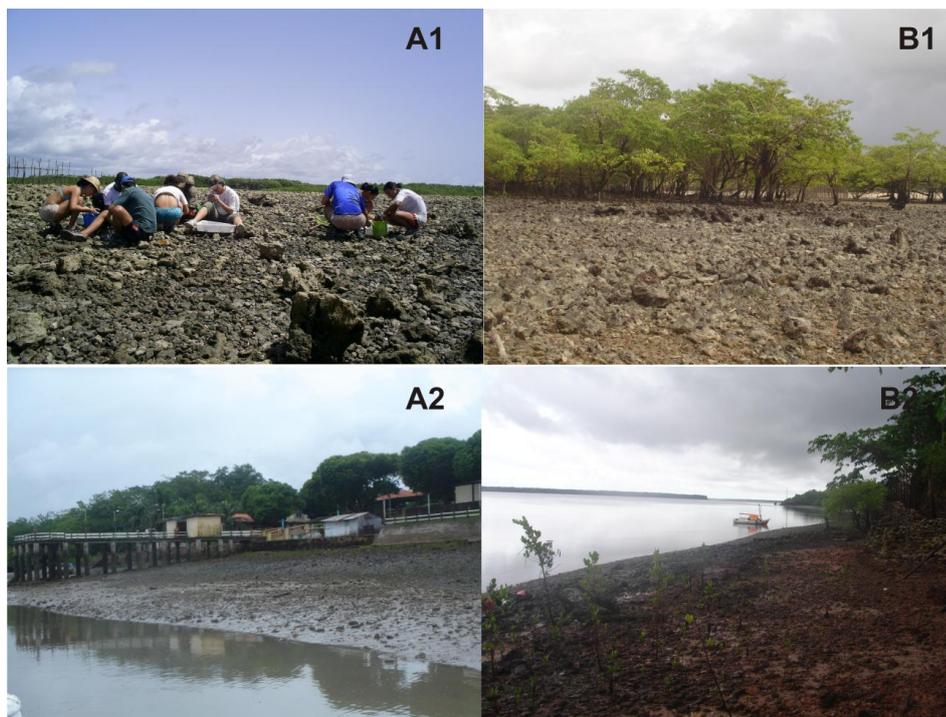
A amostragem foi realizada em quatro locais, determinados pela combinação de perfil (margem do estuário - A e B) e zona (1 - jusante; baixo estuário e 2 - montante, estuário médio superior), com coordenadas: A1 (0°38'S e 47°38'W), A2 (0°42'S e 47°41'W), B1 (0°38'S e 47°34'W) e B2 (0°43'S e 47°38'W) (Fig. 1). A principal diferença entre os perfis é a proximidade de aglomerações urbanas, pois o primeiro corresponde a locais mais populosos e conseqüentemente com maior interferência de dejetos e construções humanas, enquanto o perfil B é um local mais conservado e consideravelmente menos habitado (Silva e Martinelli-Lemos 2012). Outra diferença é que no perfil A há predominância de argila, demonstrando ser a região de deposição de sedimentos do estuário, enquanto o perfil B é composto por maior proporção de silte médio e menos argila, o que denota uma maior erosão e turbulência (Berrêdo 2006).

A zona 1 apresenta maior salinidade devido à influência do mar aberto, enquanto a zona 2 há maior influência de água doce. Na proximidade do local A2 está o Município de Marapanim e próximo ao A1 o distrito de Marudá. B2 está situado próximo ao vilarejo denominado “Cafezal” e B1 localiza-se nas proximidades da Ilha de Algodal/Maiandeua.



**Fig. 1** Localização geográfica do estuário de Marapanim (PA), com indicação dos quatro locais de coleta - A1 e A2 (margem oeste), B1 e B2 (margem leste). Coordenadas em UTM

Os locais apresentam uma ligeira diferença entre o tamanho dos fragmentos rochosos, pois A1 e B1 apresentam rochas maiores e mais densas, enquanto B2 denota semelhança quanto ao tamanho dos fragmentos, porém diferem pelas rochas da zona 1 por terem um aspecto ferruginoso e de fácil fragmentação. O local A2 é formado por partículas diminutas de rochas, um pouco maiores que cascalhos, além de serem em parte recobertas por lama (silte e argila) (Silva e Martinelli-Lemos 2012) (Fig. 2).



**Fig. 2** Locais de coleta de *Brachyura* no estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007

Em cada local de coleta, foram amostradas duas porções do substrato consolidado no médiolitoral do estuário: a porção superior (S) e inferior (I). Em cada, foram coletadas três réplicas, escolhidas aleatoriamente. No total, obteve-se 288 amostras (4 locais x 2 porções x 3 réplicas x 12 meses), sempre no período diurno, durante a maré baixa e na lua nova, em regiões equidistantes e obedecendo a mesma linha horizontal em relação ao nível do mar.

A delimitação dos locais de amostragem foi realizada por um quadrante ( $0,25 \text{ m}^2$ ) disposto aleatoriamente, onde os caranguejos foram coletados manualmente até uma profundidade aproximada de cinco centímetros.. As amostras foram mantidas em gelo durante o transporte ao laboratório, posteriormente conservadas em freezer. Para a triagem, descongelou-se os caranguejos à temperatura ambiente sendo posteriormente identificados de acordo com os trabalhos de Williams (1984); Martin e Abele (1986);

Abele e Kim (1989); Coelho-Filho e Coelho (1996); Melo (1996); Marochi e Masunari (2011).

Simultaneamente à captura dos organismos, foram coletadas amostras de água presentes entre os fragmentos rochosos para verificar em laboratório a salinidade utilizando-se um refractômetro óptico. Os valores de precipitação foram obtidos através do banco de dados da Agência Nacional das Águas (ANA 2007) e a temperatura da água do canal do estuário foi verificada com um termômetro de mercúrio.

#### Análise dos dados

A abundância de espécies de caranguejos foi estimada através da densidade, calculada dividindo-se o número de indivíduos (ind.) pela área amostrada ( $0,25 \text{ m}^2$ ), posteriormente multiplicada por quatro para representar os dados como  $\text{ind./m}^2$ .

Para ordenar as diferenças na composição (densidade) de espécies entre os tratamentos (zonas, perfis, porções do entremarés e meses) foi utilizado o método de ordenação não métrico *Non-metric Multidimensional Scaling* (nMDS) e posteriormente a análise de similaridade ANOSIM para testar a significância. Os táxons com significativa contribuição de dissimilaridade entre os tratamentos foram identificados através da análise da porcentagem de dissimilaridade (SIMPER).

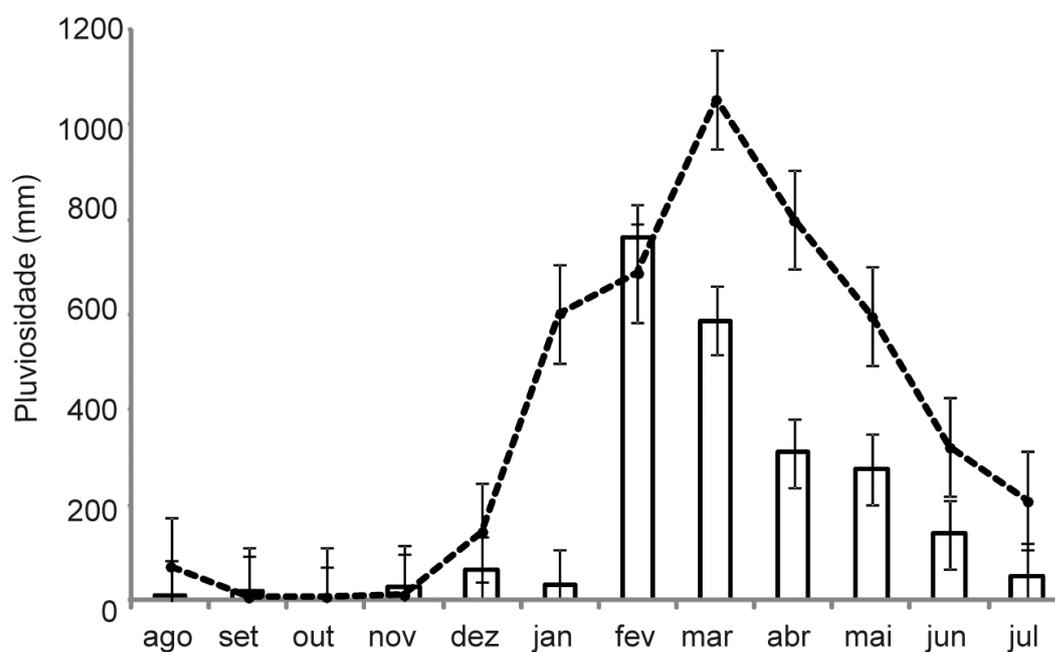
A normalidade e a homocedasticidade não foram obtidas, mesmo após as transformações necessárias. Para verificar se houve diferença da densidade das espécies entre os tratamentos foi realizado o teste de *Mann-Whitney* (U), enquanto a diferença da densidade em relação aos meses foi testada por *Kruskall-Wallis* (KW-H). A correlação de *Spearman* foi utilizada para avaliar a correlação entre a densidade de caranguejos e a

temperatura e a salinidade da água. A rejeição da hipótese nula foi obtida quando  $\alpha$  foi inferior a 5%.

## Resultados

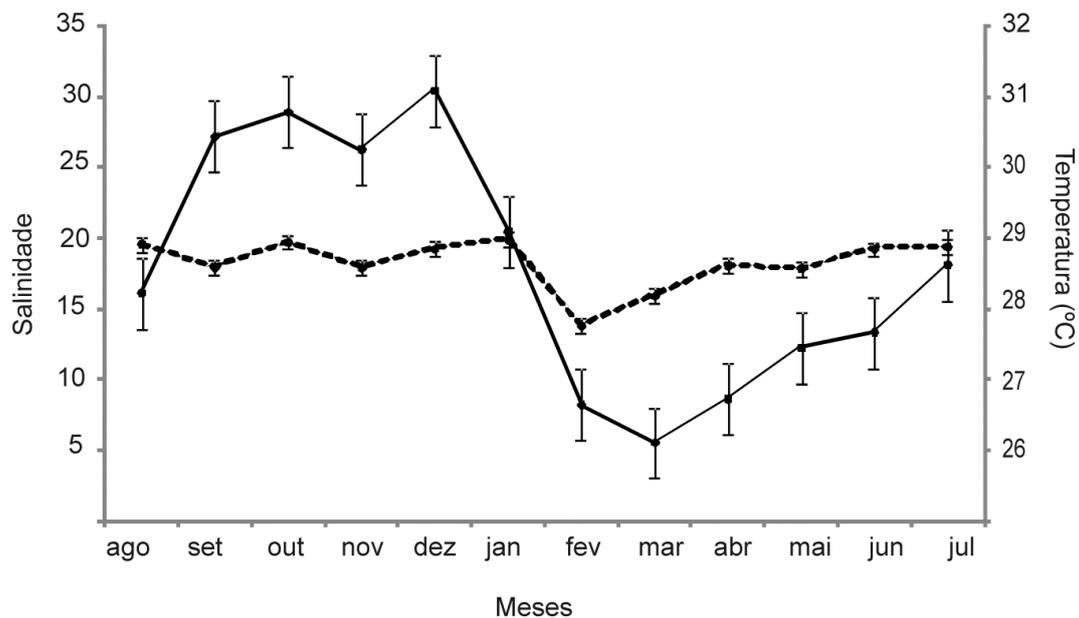
### Variáveis ambientais

Com base nos dados de pluviosidade, foram definidos dois períodos: seco (julho/06 a janeiro/07) e chuvoso (fevereiro/07 a junho/07). A pluviosidade máxima mensal foi 706,6 mm em fevereiro e em outubro não choveu, sendo o volume total anual de  $2227 \pm 250,96$  mm. O volume médio de chuva variou de  $28,91 \pm 21,81$  mm (período seco) a  $371 \pm 269,6$  mm (período chuvoso). A variação da pluviosidade ao longo dos meses de estudo assemelha-se ao padrão médio dos dez anos anteriores (1996 a 2006), contudo janeiro foi considerado um mês atípico, pois choveu consideravelmente menos em comparação à média histórica (Fig. 3).



**Fig. 3** Valores médios de pluviosidade por mês durante o período de estudo e a média dos dez anos antecedentes, no estuário de Marapanim, Pará. □ = Período de estudo --- = Média histórica (1996 – 2006) e T = desvio padrão

A salinidade média ao longo do ano variou entre 5 (março) e 32 (outubro) com média de  $17,52 \pm 10,36$ , apresentando as maiores amplitudes de variação no período seco. O período chuvoso apresentou salinidade média de  $9,53 \pm 5,93$  e no período seco a média foi de  $24,26 \pm 8,45$ . As médias de salinidade para os demais tratamentos foram as seguintes: zona 1= 29,79; zona 2= 20,47; perfil A= 22,64; perfil B=27,02; médiolitoral inferior= 24,13; médiolitoral superior= 26,5. A temperatura média foi similar entre períodos ( $28,80 \pm 0,4$ : seco e chuvoso:  $27,89 \pm 0,4$ ), compreendendo valores entre 27,5 °C (fevereiro) e 29,66 °C (agosto) e média de  $28,7 \pm 0,46$  °C (Fig. 4).



**Fig. 4** Médias de salinidade e temperatura de agosto/2006 a julho/2007 no estuário de Marapanim (PA). ---- temperatura — salinidade.

## Composição

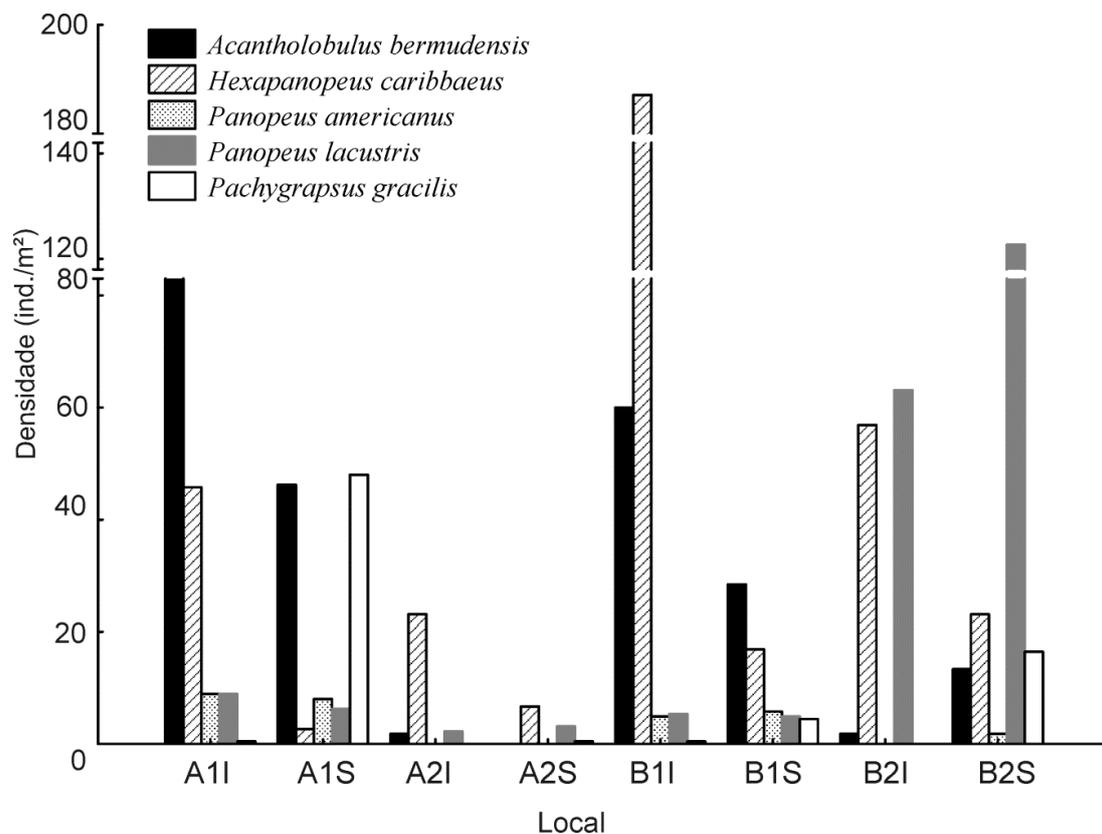
Foram contabilizados 2.253 caranguejos, compreendidos em 6 famílias e 14 espécies (Tabela 1). *Hexapanopeus caribbaeus* (Stimpson 1871) foi a espécie mais abundante (36,18%), seguido de *Acantholobulus bermudensis* (Benedict e Rathbun 1891), *Panopeus lacustris* (Desbonne 1867) e *Pachygrapsus gracilis* (Saussure 1858), os quais somados respondem 89% do total (Tabela 1). A densidade média de Brachyura foi  $125,16 \pm 71,91$  ind./m<sup>2</sup> com mínima de 52,7 ind./m<sup>2</sup> em setembro/06 e máxima de 315,3 ind./m<sup>2</sup> em julho/07.

**Tabela 1** Composição de espécies, densidade (ind./m<sup>2</sup>) e frequência relativa (%) das espécies de Brachyura capturados no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007

<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	<b>Densidade</b>	<b>%</b>
Grapsidae	<i>Pachygrapsus gracilis</i> (Saussure 1858)	8,77	7,01
Menippidae	<i>Menippe nodifrons</i> (Stimpson 1859)	0,06	0,04
Ocypodidae	<i>Uca (Minuca) rapax</i> (Smith 1878)	1,78	1,42
Panopeidae	<i>Hexapanopeus caribbaeus</i> (Stimpson 1871)	45,28	36,1
	<i>Acantholobulus bermudensis</i> (Benedict e Rathbun 1891)	29,89	23,8
	<i>Panopeus lacustris</i> (Desbonne 1867)	27,06	21,6
	<i>Panopeus cf. occidentalis</i> (Saussure 1857)	2,89	2,31
	<i>Eurytium limosum</i> (Say 1818)	1,89	1,51
	<i>Panopeus americanus</i> (Saussure 1857)	3,67	2,93

	<i>Panopeus</i> sp.	2,50	2,00
Portunidae	<i>Callinectes bocourti</i> (A. Milne-Eduards 1879)	0,17	0,13
	<i>Callinectes ornatus</i> (Ordway 1863)	0,28	0,22
	<i>Callinectes</i> sp.	0,72	0,58
Sesarmidae	<i>Armases</i> sp.	0,22	0,18

As densidades variaram entre os pontos, sendo os pontos de A2 os de menor valor e o mais diferenciado, enquanto os de maior densidade foram B1 (médiolitoral inferior), B2 (médiolitoral superior) e A1 (médiolitoral inferior). *Hexapanopeus caribbaeus* e *P. lacustris* foram as únicas espécies presentes em todos os locais. As espécies dominantes variaram entre os locais, o caranguejo *A. bermudensis* predominou em A1 (médiolitoral inferior) e B1 (médiolitoral superior), enquanto *P. lacustris* foi expressivo em B2 (médiolitoral inferior) e B2 (médiolitoral superior), *P. gracilis* em A1 (médiolitoral superior) e *H. caribbaeus* em A2 (médiolitoral inferior) e A2, especialmente em B1(médiolitoral inferior) (Fig. 5).

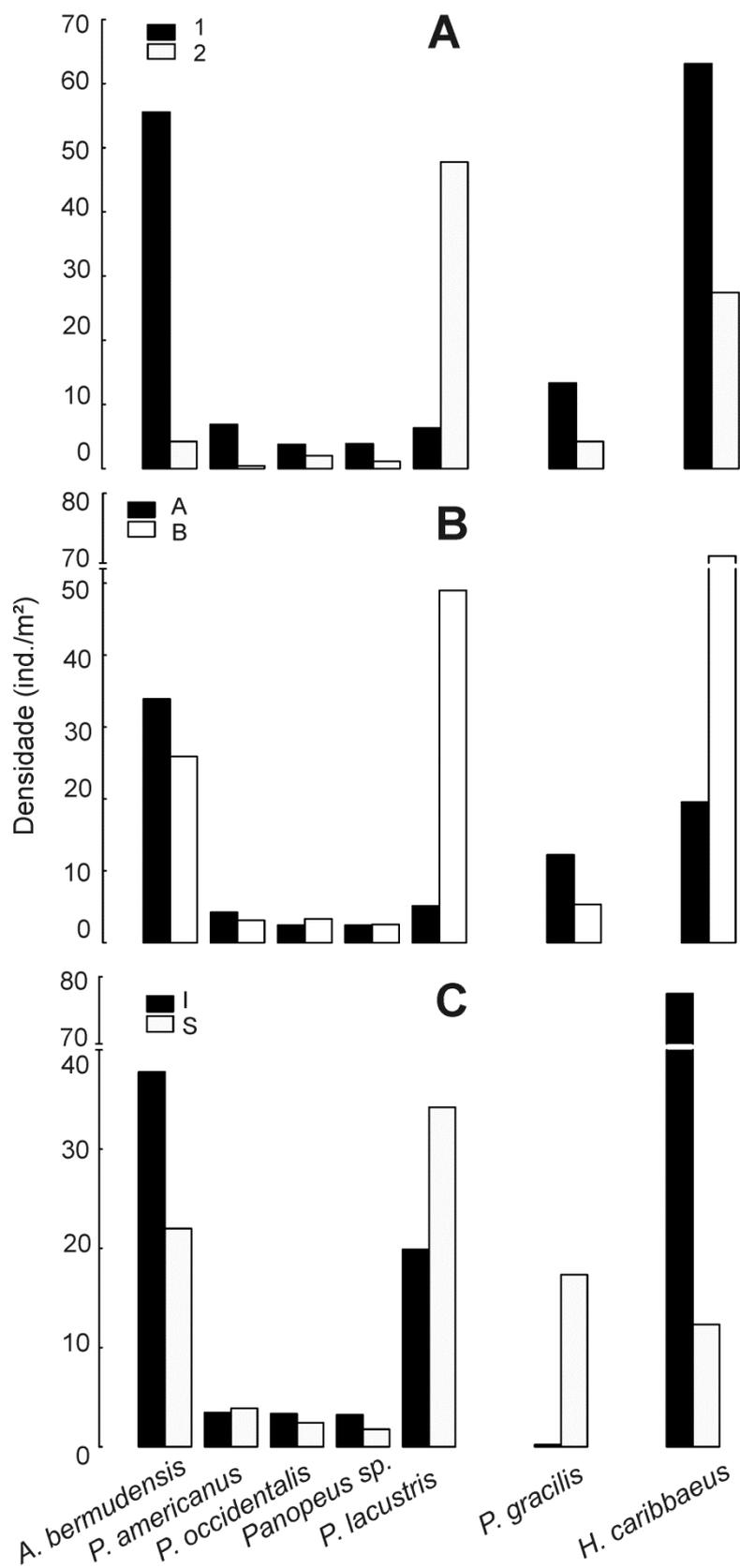


**Fig. 5** Densidade das espécies de Brachyura por localidade no estuário de Marapanim (PA), entre agosto/2006 a julho/2007. I = mediolitoral inferior. S = médiolitoral superior.

Para otimizar a análise dos resultados de *Kruskal-Wallis*, *Mann-Whitney* e *Spearman*, optou-se por agrupar os táxons em três grupos, os quais foram designados por: 1- grupo *Panopeus* (englobou: *A. bermudensis*, *P. lacustris*, *P. occidentalis*, *P. americanus* e *Panopeus* sp.); 2- *H. caribbaeus* e 3- *P. gracilis*. As demais espécies não foram incluídas na análise devido à baixa ocorrência.

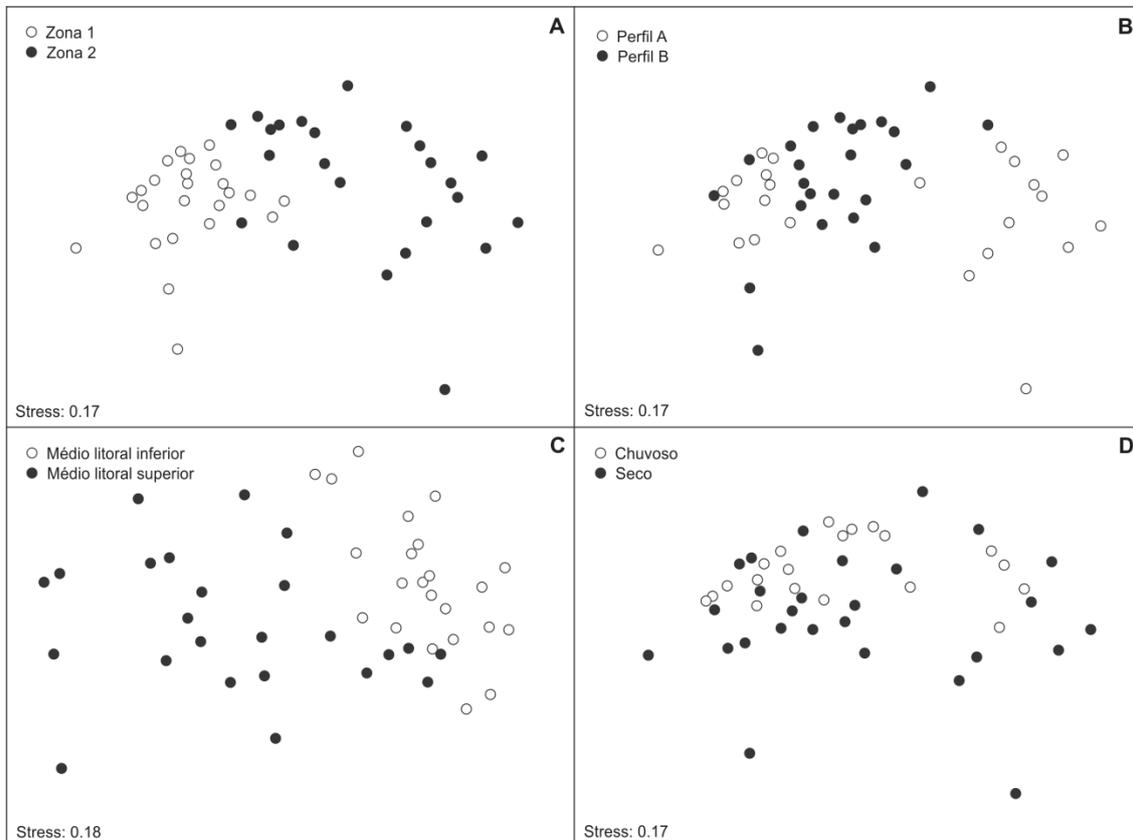
*Panopeus* e *H. caribbaeus* foram mais abundantes no perfil B (exceto *A. bermudensis* e *P. americanus*) (Fig. 6) ( $U=4999$ ,  $p=0,68$  e  $U=1849$ ,  $p=0,04$ , respectivamente) e na porção do médiolitoral inferior, com ressalva de *P. lacustris* ( $U=3755$ ,  $p=0,03$  e  $U=1271$ ,  $p=0,001$ ) (Fig. 7), enquanto *P. gracilis* exibiu um padrão

de ocupação inverso, ou seja, a maior densidade no perfil A ( $U=94$ ,  $p=0,004$ ) e médiolitoral superior ( $U=17$ ,  $p=0,00001$ ). Quase todas as espécies foram predominantes na zona 1, com exceção de *P. lacustris*, enquanto *P. gracilis* foi a única que apresentou diferença significativa ( $U=205.500$ ,  $p=0.00002$ ) em relação ao grupo *Panopeus*:  $U=4059$ ,  $p=0,63$  e *H. caribbaeus*:  $U=1985$ ,  $p=0,09$  (Fig. 6).



**Fig. 6** Densidade das espécies de Brachyura nas zonas (A), perfis (B) e porções (C) no estuário de Marapanim (PA), entre agosto/2006 a julho/2007

A ordenação de nMDS evidencia uma distinção na composição de espécies nas diferentes zonas, perfis e porções do médiolitoral, exceto períodos (Fig. 7), padrão este corroborado pela ANOSIM (Tabela 2). A zona 1, perfil B e médiolitoral superior apresentaram maior homogeneidade na composição de espécies.

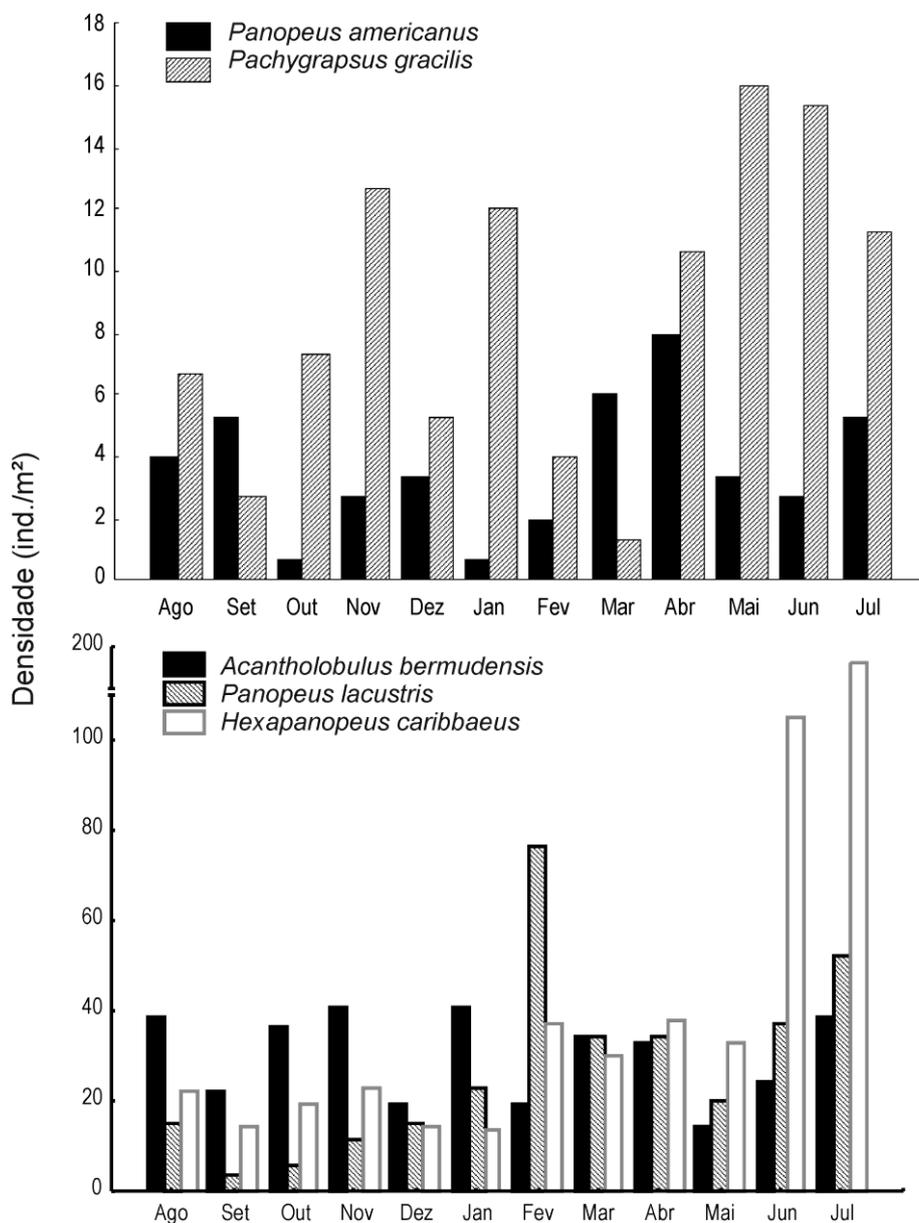


**Fig. 7** Ordenação de nMDS da composição de espécies (densidade) entre as zonas (A), perfis (B), porções (C) e períodos (D) no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007

**Tabela 2** Valores de R e p da ANOSIM para os tratamentos estudados no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007

<b>Tratamento</b>	<b>R</b>	<b>p</b>
Zona	0.46	0.001
Perfil	0.12	0.002
Porção	0.37	0.001
Período	0.02	0.24

*Panopeus* foi o táxon dominante, com ressalva de abril a julho, onde *H. caribbaeus* predominou. A densidade não apresentou variações significativas entre meses para *Panopeus* e *P. gracilis* ( $H=11,20$ ,  $p=0,38$  e  $H=8,46$ ,  $p=0,64$ , respectivamente), apesar do aumento no período chuvoso. Todavia, *H. caribbaeus* apresentou um aumento significativo da densidade em junho e julho ( $H=26,85$  e  $p=0,004$ ) (Fig. 8). A densidade média total no período seco foi de  $114,1 \text{ ind./m}^2$  ( $\pm 91,65$ ), enquanto no período chuvoso houve  $140,7 \text{ ind./m}^2$  ( $\pm 35,66$ ). O número de espécies não apresentou grandes flutuações, sendo menor em outubro (6) e maior (10) em setembro, novembro, fevereiro, abril e julho (Fig. 8).



**Fig. 8** Densidade mensal das espécies de Brachyura no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007

A correlação entre a mediana da abundância dos taxa e os fatores ambientais foi significativa e positiva apenas para *P. gracilis* e a salinidade (Tabela 4). *Eurytium limosum* predominou na zona 1, médiolitoral superior e perfil B, estando presente em quase todos os meses, exceto dezembro, e com densidade discretamente maior no período seco. A maior abundância de *Uca (Minuca) rapax* ocorreu na zona 2 e no médiolitoral superior, mantendo-se em igual proporção em relação aos perfis e

notavelmente mais abundante no período menos chuvoso. A zona 1, perfil A e médiolitoral inferior teve maior abundância de *Callinectes*, não havendo diferenças significativas da densidade ao longo dos meses.

**Tabela 4** Correlação de Spearman entre a densidade de Brachyura e a temperatura e a salinidade no estuário de Marapanim (PA) entre agosto/2006 a julho/2007

Espécie	Salinidade		Temperatura	
	R	p	R	p
<i>Panopeus</i>	0.09	0.52	-0.06	0.65
<i>H. caribbaeus</i>	-0.19	0.18	0.005	0.97
<i>P. gracilis</i>	0.43	0.004	0.10	0.51

## Discussão

Os padrões de abundância, distribuição e dominância de Brachyura demonstram evidente distinção entre as zonas, perfis, porções e períodos do ano nos afloramentos rochosos do estuário de Marapanim. Esta assembleia parece ser controlada por vários parâmetros ambientais, tais como salinidade, grau de perturbação e resistência a dessecação. De forma geral, os locais estudados caracterizam-se pela grande abundância, baixa riqueza e forte dominância, obedecendo assim a um paradigma da ecologia de estuários (Elliott e Whitfield 2011). Os tratamentos submetidos a menor estresse físico (zona 1, perfil B e médiolitoral inferior) apresentaram composição de espécies mais homogênea, maior abundância e dominância, sugerindo ser habitats com

condições mais estáveis (Connor 2013) e propícios para o desenvolvimento dos braquiúros.

A influência destes parâmetros físicos nas populações corrobora com padrões descritos previamente na literatura (Dimock e Groves 1975; Jones 1976; Shumway 1983; Frusher et al. 1994; Carvalho e Couto 2011). A temperatura não demonstrou influência significativa na assembléia, ao contrário do que é relatado em locais com estações do ano bem definidas (Jones 1981; Cannicci et al. 1999; Mantelatto e Fransozo 1999; Mantelatto e Fransozo 2000, Mantelatto et al. 2003, Shinozaki-Mendes et al. 2012), entretanto, este fato não é novidade em ambientes tropicais (Carvalho e Couto 2008; Di Benedetto e Masunari 2009) e pode ser atribuído às ínfimas variações da temperatura ao longo do ano, uma vez que ela se mantém constante.

Todas as espécies encontradas apresentam amplos padrões de distribuição geográfica, abrangendo áreas costeiras extensas das Américas e mais de uma província geográfica (Coelho et al. 2008) e não são limitadas a ambientes rochosos, podendo ocupar vários habitats, como manguezais, praias lodosas, fundos arenosos, interior de troncos caídos ou até mesmo em cultivo de ostras (Almeida e Coelho 2008; Melo 2008; Marochi e Masunari 2011), demonstrando assim grande plasticidade ambiental.

O padrão de composição específica de Marapanim, com a predominância de Xanthoidea e Grapsidae foi semelhante ao descrito em outros ambientes rochosos da costa brasileira, como no Maranhão (Coelho e Ramos-Porto 1980), na Ilha do Farol, Paraná (Masuari et al. 1998), no Piauí (Lima Júnior et al. 2010), na praia de Areuá (Pará) (Morais e Lee 2014), em Bragança (Pará) (Lima 2005) e em Portugal (Flores e Paula 2001).

Tratando-se das margens do estuário, o perfil B apresentou o maior número de espécies, densidade e dominância. O perfil A apresentou maior equidade de dominância das espécies em relação ao perfil oposto, provavelmente por ser uma área de maior influência das atividades humanas e conseqüentemente torna-se um hábitat mais heterogêneo. De acordo com Connor (2013), a quantidade de micro-habitats neste tipo de ambiente é aumentada e impede a monopolização por uma ou poucas espécies. Além disso, áreas com maior impacto podem apresentar populações com abundâncias mais similares entre si devido à predação seletiva atípica que as induz em direção a um estado comum (Hockey e Bosman 1986).

A assembléia estudada responde de formas variadas em locais com diferentes graus de antropização, pois algumas espécies diminuem sua abundância frente às perturbações, como *H. caribbaeus* e *P. lacustris*, em contrapartida outras tem sua densidade favorecida, neste caso *A. bermudensis* e *P. gracilis*. Esta variabilidade sugere alto potencial de resiliência deste ecossistema, pois a estabilidade do meio depende diretamente de uma diversidade de estratégias de sobrevivência que um mesmo grupo funcional pode desenvolver diante de perturbações ou distúrbios ambientais (Basset et al. 2013). Padrão semelhante foi encontrado para *Eriphia verrucosa* e *Pachygrapsus marmoratus* em Portugal, descrito por Flores e Paula (2001) ao constatarem a menor densidade na praia com maior descarga de poluentes, ao passo que Pohle et al. (2011) identificaram uma substancial mudança em nível global da estrutura da comunidade de decapodas em regiões com maior poluição orgânica. Modificações na abundância e estrutura da assembléias de macroinvertebrados bentônicos também ocorreram em áreas com a presença de proteção ambiental na costa da África do Sul (Lasiak 1998) e em regiões de maior impacto turístico no Golfo Pérsico (Pour et al. 2013).

As zonas do estuário caracterizaram-se por abundância e composição distintas. A zona 1 é a única que apresenta todas as espécies encontradas e quase todas estão em maior proporção de abundância em relação à zona 2, exceto o caranguejo *P. lacustris*, dominante neste ambiente. Estas diferenças de padrões elucidam a influência da salinidade na abundância das populações bentônicas em estuários, ratificando os resultados propostos por Sánchez e Raz-Guzman (1997) no Golfo do México, Ysebaert et al. 2000 no estuário de Schelde, na Europa, e Vergamini e Mantellato (2008) em Ubatuba (São Paulo, Brasil). As flutuações de salinidade em estuários são associadas às variações de fatores como clima, marés e regime de chuvas, entre outros, e as diferentes respostas que os organismos manifestam frente a estas oscilações são relacionadas à tolerância fisiológica, ontogenia e história de vida de cada grupo (Sánchez e Raz-Guzman 1997). Neste sentido, é conhecido que alguns braquiúros preferem águas com maior salinidade para desova e desenvolvimento dos estágios larvais (Branco e Masunari 2000), possivelmente explicando a maior densidade do grupo na zona mais salina.

A dominância e abundância de espécies entre as porções do médiolitoral foram claramente distintas, onde Panopeidae predominou na parte inferior e Grapsidae na porção superior, padrão este que já havia sido relatado em outros trabalhos (Snelling 1959; Flores e Paula 2001). A segregação espacial das espécies dominantes no médiolitoral pode ser associada ao fato de grapsídeos serem mais ativos, com movimentos mais rápidos que favorecem o melhor aproveitamento do hábitat zona entremarés, além de alimentação mais generalista (Flores e Paula 2001), alta tolerância às variações ambientais (Anger 1995) e grande capacidade para modificar o uso do tempo e do espaço em prol das condições ambientais presentes, conforme verificado em *Pachygrapsus marmoratus* por Cannicci et al. (1999). Em contrapartida, xantídeos são

tipicamente mais vagarosos e restritos quanto aos itens alimentares (Flores e Paula 2001), comportamento este que certamente contribui para sua hegemonia em habitats com condições menos inóspitas e com mais recursos, como o médiolitoral inferior.

Estes padrões são entendidos como uma estratégia para diminuir a competição interespecífica e condizem com a predição de que as espécies presentes na zona superior do médiolitoral são controladas principalmente pelo estresse físico (maior período de insolação e altos valores de salinidade e temperatura, por exemplo), enquanto as relações biológicas, especialmente a predação, exercem maior influência nas espécies da porção inferior (Connell 1961). Ademais, espécies com estratégia de tolerância ao estresse, como grapsídeos, são potenciais exploradores de habitats arenosos para refúgio (Littler et al. 1983), sendo este ambiente mais próximo da porção superior do entremarés.

Nos afloramentos rochosos estudados foi possível distinguir quatro padrões de distribuição espacial: 1- espécies com maior influência das zonas (*A. bermudensis* e *P. lacustris*); 2- espécie que respondem principalmente a porções e perfis, *H. caribbaeus*; 3- espécies com distribuição bastante heterogênea e alta especificidade ambiental (*P. lacustris* e *P. gracilis*), pois suas abundâncias foram muito discrepantes em todos os tratamentos; e 4- espécies com baixa abundância e distribuição bastante homogênea (*P. americanus*, *P. occidentalis* e *Panopeus* sp.), pois a densidade não difere significativamente em nenhuma condição, sugerindo ser populações de grande plasticidade e estabilidade ambiental ou controladas por outros fatores não estudados aqui.

A escala temporal analisada demonstra maior densidade em junho e julho, majoritariamente devido à abundância excepcional que *H. caribbaeus* registrou neste

mês, sendo quase o dobro da densidade da somatória de todas as outras espécies. Algumas espécies assemelham-se pela densidade praticamente constante ao longo dos meses, enquanto outras apresentaram maior densidade no período chuvoso. Este padrão pode ser em virtude de fatores como a maior quantidade de poças-de-maré formadas neste período, pois favorecem um refúgio que diminui a intensidade da radiação solar e a dessecação severa (Morais e Lee 2014).

Espécies ocasionais no estuário de Marapanim, como *Menippe nodifrons*, *Armases* sp. e *Callinectes* sp. podem ocorrer em virtude de várias circunstâncias, como devido a um processo migratório ou ocupação de habitats muito restritos que não foram abrangidos na coleta (Braga et al. 2005), ou até mesmo acidente no transporte comercial (Mantelatto e Fransozo 2000), visto que são espécies de exploração econômica. A frequência de ocorrência de *Eurytium limosum* e *U. (Minuca) rapax* apesar de ser baixa, demonstra um potencial de ocupação do substrato rochoso. A proximidade entre os afloramentos rochosos e diferentes habitats também pode contribuir para a presença das espécies menos abundantes, visto que a grande maioria é tipicamente encontrada em manguezais e praias arenosas (Truman et al. 2013; Saint-Paul e Schneider 2010), os quais são adjacentes ao substrato estudado. A assembléia de Brachyura em Marapanim é constituída por populações que estabelecem relações particulares com o meio, visto que, apesar de obedecerem a predição de hábito eurihalino e grande plasticidade ambiental típico de espécies estuarinas (Whitfield 1984), apresentam diferentes estratégias de vida, padrões de distribuição espaço-temporal e tolerância às variações ambientais. As espécies de maior ocorrência exibem predileção por alguma condição específica, como perfil, zona, porção do médiolitoral e/ou período do ano. As demais populações demonstraram menor discrepância entre as diferentes condições estudadas,

sugerindo que, apesar da menor densidade, podem ser mais estáveis e tolerantes em comparação às espécies dominantes.

O estuário de Marapanim apresentou grande potencial ecológico para o estabelecimento das populações de Brachyura, as quais parecem ser mais controladas por uma complexa gama de fatores ambientais e biológicos e a interação entre eles do que exclusivamente por teorias preditivas. Apesar de a salinidade ter mostrado grande influência na estruturação da assembléia, vários outros fatores necessitam ser investigados, como a ação das ondas, velocidade de corrente, complexidade de hábitat, fisiologia dos organismos, assentamento larval, entre outros. A diversificação de padrões de abundância e relações com o meio ambiente demonstram a complexidade deste ecossistema e a necessidade de maiores investigações para a compreensão do pleno funcionamento ecológico em prol da conservação do hábitat e manutenção da biota aquática.

### **Agradecimentos**

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento dos projetos CT-Amazônia 32/2005 BIODECA/CNPq (Processo 553106/2005-8) e MCT-CNPq 02/2006 (Processo 472009/2006-0) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa à primeira autora. Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis pela licença para a coleta dos caranguejos, à Universidade Federal do Pará pelo suporte logístico e ao Grupo de Pesquisa em Ecologia de Crustáceos da Amazônia e demais colaboradores pela realização das coletas e tratamento das amostras. Agradecemos também aos doutores Cléverson Raniéri

Meira Santos Marcos Domingos Siqueira Tavares e Gustavo Augusto Schmidt de Melo pelo auxílio na identificação de alguns exemplares.

## Referências

Abele LEG, Kim W (1989) The decapod crustaceans of the Panama Canal. Smithsonian Institution Press, Washington, DC

Allen CJ, Paterson GLJ, Hawkins LE, Hauton C, Clark PF, Aryuthaka C (2010) Zonation on sandy tropical beaches: a case study using *Dotilla intermedia* (Brachyura: Ocypodidae). Mar Ecol Prog Ser 408:97-107. doi: 10.3354/meps08565

Almeida AO, Coelho PA (2008) Estuarine and marine brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Bahia, Brazil: checklist and zoogeographical considerations. Lat Am J Aquat Res 36(2):183-222. doi: 10.3856/vol36-

ANA. Agência Nacional das Águas. 2007. Disponível em:<http://www.ana.gov.br>. Acesso em: 22 de dezembro de 2007.

Anger K (1995) The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. J Exp Mar Biol Ecol 193:119-145. doi: 10.1016/0022-0981(95)00114-x

Basset A, Barbone E, Elliott M, Li BL, Jorgensen SE, Lucena-Moya P, Pardo I, Mouillot B (2013) A unifying approach to understanding transitional waters: Fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. Estuar Coast and Shelf Sci 132:5-16.

Batie RE (1982) Population of the crab *Hemigrapsus oregonensis* (Grapsidae) in Yaquina Bay Estuary, Oregon. II. Vertical distribution, biomass, and production. *Northw. Science* 56:241-249.

Berrêdo JF (2006) geoquímica dos sedimentos de manguezais do nordeste do estado do Pará: um exemplo do estuário do rio marapanim. Tese de doutorado, Universidade Federal do Para

Bertini G, Fransozo A, Melo GAS (2004) Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Biodivers Conserv* 13:2185-2207.

Bonnet X, Brischoux F, Pearson D, Rivalan P (2009) Beach rock as keystone for amphibious sea snakes. *Envir Conserv* 36(1):62-70.

Branco JO, Masunari S (2000) Reproductive ecology of the blue crabs *Callinectes danae* Smith, 1869 in the Conceição Lagoon System, Santa Catarina Isle, Brazil. *Rev Brl Biol* 60(1):17-27.

Braga AA, Fransozo A, Bertini G, Fumis PB (2005) Composição e abundância dos caranguejos (Decapoda, Brachyura) nas regiões de Ubatuba e Caraguatuba, litoral Norte paulista, Brasil. *Biota Neotrop* 5(2):1-34.

Campos E, Campos AR (2012) The zona entremarés brachyuran crabs from estuaries of the west coast Baja California, Mexico (Crustacea: Brachyura). *Mar Biodivers Rec* 5(17):1-7. doi: 10.1017/s1755267212000966

Cannicci S, Paula J, Vannini M (1999) Activity pattern and spatial strategy in *Pachygrapsus marmoratus* (Decapoda: Grapsidae) from Mediterranean and Atlantic shores. *Mar Biol* 133(3):429-435. doi: 10.1007/s002270050481

Carvalho FL, Couto ECG (2011) Environmental variables influencing the Callinectes (Crustacea: Brachyura: Portunidae) species distribution in a tropical estuary - Cachoeira River (Bahia, Brazil). J Mar Biol Ass UK 91(4):793-800. doi: 10.1017/s0025315410001700

Casu D, Ceccherelli G, Curini-Galletti M, Castelli A (2006) Human exclusion from rocky shores in a mediterranean marine protected area (MPA): An opportunity to investigate the effects of trampling. Mar Environ Res 62:15-32. doi: 10.1016/j.marenvres.2006.02.004

Coelho PA, Almeida AO, Bezerra LEA (2008) Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. Zootaxa 1956:1-58

Coelho Filho PA, Coelho PA (1996) Sinopse dos Crustáceos decápodos brasileiros (Família Xanthidae). Trab Inst Oceanogr Univ Fed PE 24:179-195.

Coelho PA, Ramos-Porto M (1980) Crustáceos Decápodos da Costa do Maranhão, Brasil. Bol Inst Oceanogr\_29(2):135-138. doi: 10.1590/s0373-55241980000200028

Connell JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42:710-723. doi: 10.2307/1933500

Connor NEO (2013) Impacts of sewage outfalls on rocky shores: Incorporating scale, biotic assemblage structure and variability into monitoring tools. Ecol Indic\_29:501-509. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.01.020

Di Benedetto M, Masunari M (2009) Estrutura populacional de *Uca maracoani* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) no Baixio Mirim, Baía de Guaratuba, Paraná. *Iheringia Ser Zool* 99(4):381-389. doi: 10.1590/s0073-47212009000400007

Dimock RV, Groves KH (1975) Interaction of temperature and salinity on oxygen consumption of the estuarine crab *Panopeus herbstii*. *Mar Biol* 33:301-308. doi: 10.1007/bf00390568

Ellis DV (2003) Rocky shore intertidal zonation as a means of monitoring and assessing shoreline biodiversity recovery. *Mar Pollut Bull* 46:305–307. doi: 10.1016/s0025-326X(02)00323-5

Elliott M, Whitfield AK (2011) Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuar Coast and Shelf Sci* 94:306-314. doi: 10.1016/j.ecss.2011.06.016

Flores AAV, Paula J (2001) Intertidal distribution and species composition of brachyuran crabs at two rocky shores in Central Portugal. *Hydrobiologia* 449:171-177. doi: 10.1023/a:1017573927565

Franzinelli E (1992) Evolution of the geomorphology of the coast of the state of Para, Brazil. In: M. T. PROST (Org). *Évolution des Littoraux de Guyane et de la Zone Caraïbe Méridionale Pendant le Quaternaire*. Paris, pp 203-217

Frusher SD, Giddins RL, Smith TJ (1994) Distribution and abundance of grapsid crabs (grapsidae) in a mangrove estuary: effects of sediment characteristics, salinity tolerances, and osmoregulatory ability. *Estuaries* 17(3):647-654. doi: 10.2307/1352412

Gray JS, Elliott M (2009) *Ecology of Marine Sediments: Science to Management*. OUP, Oxford.

Henderson PA, Seaby RMH, Somes JR (2011) Community level response to climate change: The long-term study of the fish and crustacean community of the Bristol Channel. *J Exp Mar Biol Ecol* 400:78-89. doi: 10.1016/

Hockey PAR, Bosman AL (1986) Man as an intertidal predator in Transkei: disturbance, convergence and management of a natural food resource. *Oikos* 46:3-14. doi: 10.1007/978-3-642-78283-1\_2

Jones MB (1976) Limiting factors in the distribution of intertidal crabs (Crustacea: Decapoda) in the avon-heathcote estuary, christchurch. *J Mar Fresh Res* 10(4):577-87. doi: 10.1080/00288330.1976.9515641

Jones MB (1981) Effect of temperature, season, and stage of life cycle on salinity tolerance of the estuarine crab *Helzce crassa* Dana (Grapsidae). *J Exp Mar Biol Ecol* 52:271-282. doi:10.1016/0022-0981(81)90041-1

Jones MB, Simons MJ (1982) Habitat preferences of two estuarine burrowing crabs *Helice crassa* Dana (Grapsidae) and *Macrophthalmus Hirtipes* (Jacquinot) (Ocypodidae). *J Exp Mar Biol Ecol* 56:49-62. doi: 10.1016/0022-0981(81)90007-1

Lasiak T (1998) Multivariate comparisons of rocky infratidal macrofaunal assemblages from replicate exploited and non-exploited localities on the Transkei coast of South Africa. *Mar Ecol Prog Ser* 167:15-63. doi: 10.3354/meps167015

Lewis JR (1961) The littoral zone on rocky shores – a biological or physical entity? *Oikos* 12:280-301. doi: 10.1007/bf02365466

Lima Júnior TB, Aragão MIC, Leite JRSA, Lotufo TMC, Melo GAS (2010) Inventário dos Brachyura de substratos consolidados naturais do mesolitoral da Praia do Coqueiro. *Luís Correia–Piauí. Biotemas* 23(2):69. doi: 10.5007/2175-7925.2010

Lima JF (2005) *Levantamento dos Crustáceos Brachyura da península Bragantina (estuário do Rio Caeté), Pará, Brasil e descrição morfológica dos estágios larvais e pós larvais de Armases benedicti e Pinnixia gracilipes*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Pará

Littler MM, Martz DR, Littler D (1983) Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Mar Ecol Prog Ser* 11:129-139. doi: 10.1007/bf00665608

Lohrer AM, Fukui Y, Wada K, Whitlatch RB (2000) Structural complexity and vertical zonation of intertidal crabs, with focus on habitat requirements of the invasive asian shore crab, *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan). *J Exp Mar Biol Ecol* 244:203–217. doi: 10.1016/s0022-0981(99)00139-2

Magalhães CM, Joye SB, Moreira RM, Wiebe WJ, Bordalo AA (2005) Effect of salinity and inorganic nitrogen concentrations on nitrification and denitrification rates in intertidal sediments and rocky biofilms of the Douro River estuary, Portugal. *Water Res* 39(9):1783-94. doi: 10.1016/j.watres.2005.03.008

Mantelatto FLM, Fransozo A (1999) Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba region, Sao Paulo, Brazil. *Crustaceana* 72(1):63-76.

Mantelatto FLM, Fransozo A (2000) Brachyuran community in Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. *J Shellfish Res* 19(2):701-709.

Mantelatto FLM, Faria FCR, Garcia RB (2003) Biological aspects of *Mithraculus forceps* (Brachyura: Mithracidae) from Anchieta Island, Ubatuba, Brazil. *J Mar Biol Ass UK* 83(4):789-791. doi:10.1017/s0025315403007811h

Marochi MZ, Masunari S (2011) Os caranguejos Eriphiidae, Menippidae, Panopeidae e Pilumnidae (Crustacea, Brachyura) de águas rasas do litoral do Paraná, com chave pictórica de identificação para as espécies. *Biota Neotrop* 11(3):21-33.

Martin JW, Abele LG (1986) Notes on Male Pleopod Morphology in the Brachyuran Crab Family Panopeidae Ortmann, 1893, Sensu Guinot (1978) (Decapoda). *Crustaceana* 50(2):182-198. doi: 10.1163/156854086x00205

Masunari S, Oliveira E, Kowalczyk VGL (1998) Crustacea decapoda da praia rochosa da ilha do farol, Matinhos, Paraná. I. distribuição temporal de densidade das populações. *Rev Bras Zool* 15(1):219-239. doi: 10.1590/s0101-81751998000300010

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

Melo GAS (2008) The Brachyura (Decapoda) of Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Nauplius* 16(1):1-22.

Menendez RJ (1987) Vertical zonation of the Xanthid mud crabs *Panopeus obesus* and *Panopeus simpsoni* on oyster reefs. *Bull Mar Sci* 40(1):73-77.

Morais GC, Lee JT (2014) Intertidal benthic macrofauna of rare rocky fragments in the Amazon region. *Rev. Biol. Trop.* 62(1): 69 – 86.

Nanami A, Saito H, Akita T, Motomatsu K, Kuwahara H (2005) Spatial distribution and assemblage structure of macrobenthic invertebrates in a brackish lake in relation to environmental variables. *Estuar Coast and Shelf Sci* 63:167-177. doi: 10.1016/j.ecss.2004.11.004

Pohle G, Iken K, Clarke KR, Trott T, Konar B, Cruz-Motta JJ, Wong M, Benedetti-Cecchi L, Mead A, Miloslavich P, Mieszkowska N, Milne R, Tamburello L, Knowlton

- A, Kimani A, Shirayama Y (2011) Aspects of benthic decapod diversity and distribution from rocky nearshore habitat at geographically widely dispersed sites. *Plos one* 6(4):1-11. doi: 10.1371/journal.pone.0018606
- Pour FA, Shokri MR, Abtahi B (2013) Visitor impact on rocky shore communities of Qeshm Island, the Persian Gulf, Iran. *Environ Monit Assess* 185:1859-1871. doi: 10.1007/s10661-012-2673-2
- Ravichandran S, Soundarapandian P, Kannupandi T (2001) Zonation and distribution of crabs in Pichavaram mangrove swamp, southeast coast of India. *Indian J Fish* 48(2):221-226.
- Reichmuth JM, Weis PJ, Weis P (2010) Bioaccumulation and depuration of metals in blue crabs (*Callinectes sapidus* Rathbun) from a contaminated and clean estuary. *Environ Pollut* 158(2): 361-368. doi: 10.1016/j.envpol.2009.09
- Sánchez AJ, Raz-Guzman A (1997) Distribution patterns of tropical estuarine brachyuran crabs in the Gulf of Mexico. *J Crust Biol* 17:609-620.
- Sanford E (1999) Regulation of keystone predation by small changes in ocean Temperature. *Science* 293:2095-2097. doi: 10.1126/science.283.5410.2095
- Santos JUM, Gorayeb IS, Bastos MNC (2009) Diagnóstico para avaliação e ações prioritárias para conservação da biodiversidade da zona costeira e marinha amazônica. Disponível em: <http://www.anp.gov.br>. Acesso em: 12/12/2013.
- Shinozaki-Mendes RA, Manghi RF, Lessa R (2012) The influence of environmental factors on the abundance of swimming crabs (Brachyura,Portunidae) in a tropical estuary, Northeastern brazil. *Crustaceana* 85(11):1317-1331. doi: 10.1163/156854012x651510
- Saint-Paul U, Schneider H (2010) Mangrove dynamics and management in north Brazil. *Ecol Stud* vol.211, 422 p.

Silva AC, Souza Filho PWM, Rodrigues SWP (2009) Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Cont Shelf Res* 29, 619-623.

Silva DC, Martinelli-lemos JM (2012) Species composition and abundance of the benthic community of *Axiidea and Gebiidea* (Crustacea: Decapoda) in the Marapanim Bay, Amazon estuary, northern Brazil. *Zoologia* 29(2):144-158. doi: 10.1590/s1984-46702012000200007

Snelling B (1959) The distribution of intertidal crabs in the Brisbane River. *Aust. J Mar Fresh Res* 10:67-83. doi: 10.1071/mf9590067

Stillman JH (2002) Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, Genus *Petrolisthes*. *Integr Comp Biol* 42:790-796. doi: 10.1093/icb/42.4.790

Shumway SE (1983) Oxygen consumption and salinity tolerance in four Brazilian crabs SE Shumway. *Crustaceana* 44(1):76-82. doi: 10.1163/156854083x00064

Takeda S, Poovachiranon S, Murai M (2004) Adaptations for feeding on rock surfaces and sandy sediment by the fiddler crabs (Brachyura: Ocypodidae) *Uca tetragonon* (Herbst, 1790) and *Uca vocans* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia* 528:87-97. doi: 10.1007/s10750-004-1874-2

Tsuchiya M (1983) Mass mortality in a population of the mussel *Mytilus edulis* L. Caused by high temperature on rocky shores. *J Exp Mar Biol Ecol* 66(2):101-111. doi: 10.1017/s1755267212000942

Vergamini FG, Mantelatto FL (2008) Microdistribution of juveniles and adults of the mud crab *Panopeus americanus* (Brachyura, Panopeidae) in a remnant mangrove area in the southwest Atlantic. *J Nat Hist* 42(23-24):1581-1589. doi: 10.1080/00222930802109157.

Vilhena MPSP, Costa ML, Berrêdo JF (2010) Continental and marine contributions to formation of mangrove sediments in an Eastern Amazonian mudplain: The case of the Marapanim Estuary. *J South Am Ear Sci* 29: 427–438. doi:10.1016/j.jsames.2009.07.005.

Whitfield AK (1984) The effects of prolonged aquatic macrophyte senescence on the biology of the dominant fish species in a southern African coast. lake. *Estuar Coast and Shelf Sci* 18:315-329. doi: 10.1016/0272-7714(84)90074-x

Williams AB (1984) Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Press, Washington, D.C.

Yamada K, Hori M, Tanaka Y, Hasegawa N, Nakaoka M (2007) Temporal and spatial macrofaunal community changes along a salinity gradient in seagrass meadows of Akkeshi-ko estuary and Akkeshi Bay, northern Japan. *Hydrobiologia* 592:345-358. doi: 10.1007/s10750-007-0767-6

Ysebaert T, De Neve L, Meire P (2000) The subtidal macrobenthos in the mesohaline part of the Schelde Estuary (Belgium): influenced by man? *J Mar Biol Ass UK* 80:587-597. doi: 10.1017/s002531540000240x

## Capítulo 2

Este capítulo foi elaborado de acordo com as normas do periódico “*Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*”, disponíveis no site:

<http://journals.cambridge.org/>

**Distribuição espaço-temporal da densidade de adultos e larvas e estrutura populacional do caranguejo *Pachygrapsus gracilis* (Grapsidae) em um estuário amazônico brasileiro**

**RESUMO**

O caranguejo *Pachygrapsus gracilis* habita uma grande variedade de ambientes do entremarés amplamente distribuídos, contudo, sua ecologia é pobremente estudada. Investigamos a distribuição espaço-temporal da densidade de adultos e larvas, o tamanho da maturidade sexual morfológica e estrutura populacional da espécie em um estuário amazônico brasileiro. As coletas ocorreram mensalmente entre agosto de 2006 a julho de 2007, no estuário do Rio Marapanim, região equatorial, sendo os adultos amostrados em quatro locais do estuário, nas porções inferior e superior do médiolitoral rochoso, enquanto as larvas foram coletadas em seis locais, com arrastos horizontais de sub-superfície. Estes ambientes correspondem às margens e regiões do estuário superior e inferior, com diferentes salinidades. Larvas e adultos apresentaram maior densidade na margem de maior deposição de sedimentos e na região de maior salinidade do estuário, contudo, apenas os adultos mostraram correlação significativa positiva com a salinidade. Todas as fases etárias ocorreram ao longo do ano, indicando que a espécie apresenta reprodução contínua e completa todo o seu ciclo de vida no estuário. Contudo, fêmeas ovígeras foram restritas aos meses de maior índice pluviométrico. A população apresenta distribuição normal e unimodal da largura da carapaça (LC) para ambos os sexos, sendo a entrada de jovens constante durante o ano, com exceção apenas de setembro e março. O médiolitoral superior apresentou 98,74% dos adultos. Análises de regressões indicaram que a maturidade sexual morfológica é atingida em aproximadamente 8 mm de LC. Machos e fêmeas não diferiram da proporção sexual esperada de 1:1, tampouco quanto à distribuição de frequência de tamanho. Os parâmetros populacionais indicaram que a distribuição da densidade de *P. gracilis* é correlacionada à salinidade, sendo uma espécie bem adaptada ao estuário amazônico.

**Palavras-chave:** Brachyura, ecologia, reprodução, salinidade, substrato rochoso, zonação.

## INTRODUÇÃO

Muitos organismos bentônicos do entremarés apresentam um ciclo de vida complexo, caracterizado por uma fase inicial planctônica que confere vantagens ecológicas, como um grande potencial de dispersão dos indivíduos e do fluxo gênico (Morgan, 1987). A dinâmica destas espécies responde às adaptações apresentadas durante as duas fases, as quais acopladas regem sua distribuição e densidade, além de intervir na diversidade dos ambientes do entremarés (Díaz-Cabrera *et al.*, 2012).

Caranguejos grapsídeos possuem elevada abundância em comunidades do entremarés, pois apresentam adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais que permitem um hábito semi-terrestre, embora a grande maioria das espécies dependa do ambiente aquático para a reprodução (Schubart *et al.*, 2000). Ademais, a distribuição das espécies ocorre em larga escala geográfica, de regiões temperadas a tropicais, e em diversificados ambientes, principalmente devido a sua grande versatilidade frente às variações ambientais (Abele *et al.*, 1986).

*Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1858) é um caranguejo de pequeno porte que possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo ao longo de todas as Américas, abrangendo do sul da Flórida até o sul do Brasil, assim como o Atlântico Oriental e Pacífico Oriental (Melo, 1996). Os tipos de ambientes em que há registro das espécies são bastante variados, desde entre as algas e esponjas associadas às raízes do mangue até fragmentos de troncos no chão, praias arenosas e principalmente substratos rochosos (Hartnoll, 2006).

A maioria dos grapsídeos apresenta desenvolvimento larval reduzido, caracterizado por aproximadamente quatro (4) a seis (6) estágios de zoés, variando principalmente em função do habitat, da história de vida e de características fisiológicas de adaptações à vida semi-terrestre (Anger, 1995).

Neste contexto, *P. gracilis* destaca-se por apresentar o padrão mais diferenciado da família, com aproximadamente 13 estágios de zoés (Brossi-Garcia & Rodrigues, 1993). Assim, o conhecimento de sua ecologia pode traduzir-se em uma potencial ferramenta para compreensão de padrões sobre a distribuição e evoluções do grupo.

O desenvolvimento larval prolongado pode propiciar dispersão mais ampla e homogênea em comparação ao ciclo abreviado, devido ao maior período em que as larvas ficam submetidas ao movimento das águas (Bingham, 1992), sendo um importante fator para a compreensão da distribuição geográfica da espécie. Contudo, esta premissa não pode ser generalizada para todos os táxons (Hines, 1986), pois a carência de estudos básicos, como a relação que os fatores ambientais exercem no desenvolvimento larval, dificulta diagnosticar a abrangência desta hipótese (Anger & Charmantier, 2000).

A influência da salinidade e da temperatura na dinâmica populacional de braquiúros tem sido amplamente investigada em várias regiões, seja em ambiente natural ou sob condições de laboratório, devido à multiplicidade de processos biológicos que são interdependentes, como taxas de sobrevivência, reprodução, período de latência, desenvolvimento larval, duração de muda, distribuição, abundância, crescimento e recrutamento (Jones, 1981; Baylon & Suzuki, 2007; Madeira *et al.*, 2012). A tolerância às oscilações ambientais na infra-ordem pode diferir ao longo do desenvolvimento ontogenético ou propagar-se de forma integrada e progressiva, no qual os organismos passam por uma espécie de aclimação nos estágios de vida iniciais mais adequados (geralmente os mais prolongados) e quando adultos refletem uma plasticidade ambiental aprimorada (Anger & Charmantier, 2000).

A densidade é um dos mais importantes indicadores ecológicos das relações que as populações estabelecem com o meio ambiente, bem como controla processos da dinâmica intraespecífica, como crescimento, distribuição, mortalidade e reprodução (Gerhart & Bert, 2008; Almeida *et al.*, 2010). Uma investigação preliminar sobre *P. gracilis* revela um padrão distinto para machos e fêmeas de distribuição de classe de comprimento e crescimento relativo,

caracterizado pelo maior comprimento de fêmeas, sugerindo taxas de mortalidade diferenciadas (Souza & Fontoura, 1993).

Os estudos referentes à *P. gracilis* restringem-se ao desenvolvimento larval (Brossi-Garcia & Rodrigues, 1993), descrição da megalopa e desenvolvimento do juvenil (Cházaro-Oliveira & Rocha-Ramírez, 2007; Arruda & Abrunhosa, 2011), mecanismos de transporte da megalopa (Cházaro-Oliveira *et al.*, 2007), abundância larval (Vieira, 2006; Araújo 2012) e registros de ocorrência (Hartnoll, 1965; Powers, 1977; Coelho & Ramos-Porto, 1980; Melo, 1996; Almeida & Coelho, 2008; Melo, 2008) e apenas um trabalho aborda a estrutura populacional da espécie (Souza & Fontoura, 1993).

O recrutamento da megalopa de *P. gracilis* estudado no México apresenta correlação significativa com os maiores valores de salinidades, temperatura, velocidades e direção das correntes, e apesar de contínuo, mostra picos no verão, sugerindo um possível pico de desova na primavera (Cházaro-Oliveira *et al.*, 2007). A reprodução sazonal de *P. gracilis* também foi relatada no Rio Tramandáí (Rio Grande do Sul, Brasil), onde há um pico no verão, sendo que a maturação das fêmeas acontece em torno de um ano (Souza & Fontoura, 1993).

Espécies que não são exploradas comercialmente, como *P. gracilis*, usualmente desenvolvem sua história de vida com pouca de interferência humana, representando assim, um interessante modelo para estudos ecológicos que visam compreender os processos naturais que estruturam as comunidades (Mantelatto & Barbosa, 2005). Neste sentido, investigamos a distribuição espaço-temporal da densidade de adultos e larvas, e a estrutura populacional de *P. gracilis* submetidos a diferentes condições de salinidade nos fragmentos rochosos do estuário de Marapanim, Amazônia brasileira.

## MATERIAL E MÉTODOS

### **Área de estudo**

As coletas foram realizadas no estuário do Rio Marapanim, localizado no município de mesmo nome, a leste da desembocadura do Rio Amazonas,

litoral nordeste do Pará. A área possui livre conexão com o Oceano Atlântico, com alta energia de maré e rios com características de canais-de-maré, possuindo amplas desembocaduras (Silva *et al.*, 2009).

As estações climáticas ao longo do ano na porção nordeste do Pará são definidas de acordo com os níveis de pluviosidade, sendo o período chuvoso o de maior índice pluviométrico (janeiro a junho), e o período seco, com menor precipitação, ocorre entre julho e dezembro (Moraes *et al.*, 2005). Entretanto, baseado nos registros de precipitação da Agência Nacional das Águas (ANA) para Marapanim, o volume de chuva em janeiro foi substancialmente inferior comparado à média histórica, portanto, excepcionalmente para este estudo, janeiro foi agrupado aos meses do período seco, enquanto os outros meses permaneceram de acordo com o padrão.

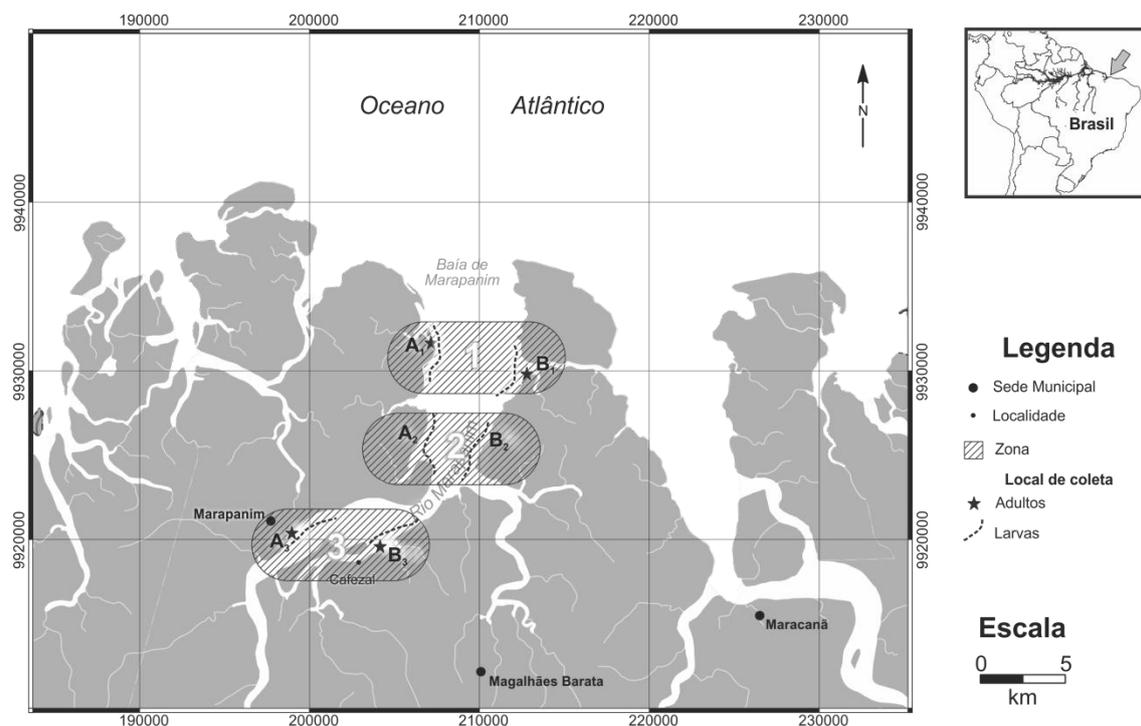
A região apresenta clima tropical úmido, com temperatura média de 27°C, contudo sem variações expressivas ao longo do ano, registrando apenas um leve aquecimento entre 27 a 30°C no período seco (Berrêdo *et al.*, 2008). Um regime de macro-marés semi-diurnas, associada às descargas hídrica e sedimentar do Rio Amazonas, promove um ambiente de grande circulação atmosférica e mistura das águas, exercendo grande influência na dinâmica costeira, assim como na morfologia do canal estuarino (Berrêdo *et al.*, 2008). No decorrer deste estuário são identificadas distintas características naturais, como sedimentos que vão desde formações arenosas até fragmentos rochosos, profundidades muito variáveis e diferentes níveis de influência fluvial e das marés (Silva *et al.*, 2009b). Os afloramentos rochosos da região são de natureza síltico-argilosos laterizado, apresentando tamanhos, cores e aspecto ferruginoso variáveis, contudo, pertencem ao mesmo processo de formação geológico, a Formação Barreiras.).

### **Coleta das larvas**

As larvas de *P. gracilis* foram obtidas em seis locais do estuário do Rio Marapanim, sendo dois perfis (A e B) e três zonas (1,2 e 3). Os perfis representam as margens do estuário, onde o perfil A é a margem oeste (sentido cabeceira-foz), enquanto o perfil B (margem à leste). O perfil A é a região de maior ocupação humana e caracterizado pela predominância de

argila, demonstrando ser a região de deposição de sedimentos do estuário, enquanto o perfil B é composto por maior proporção de silte médio e menos argila, o que denota uma maior erosão e turbulência (Berrêdo, 2006). As zonas são definidas a partir de um gradiente de salinidade, em escala decrescente no sentido de 1 a 3, onde 1 representa o estuário inferior, mais próximo do oceano, portanto, com maior salinidade, enquanto a zona 2 representa o estuário superior, sendo menos salina.

Os locais A1 ( $0^{\circ}38'12''S$  e  $47^{\circ}38'11''W$ ), A2 ( $0^{\circ}40'35''S$  e  $47^{\circ}38'31''W$ ) e A3 ( $0^{\circ}42'38''S$  e  $47^{\circ}41'23''W$ ) localizam-se nas adjacências do Município de Marapanim, mais especificamente nas vilas de pescadores do Araticum, Aracumirim e Alegria, respectivamente. Já os locais B1 ( $0^{\circ}36'14''S$  e  $47^{\circ}35'15''W$ ), B2 ( $0^{\circ}40'35''S$  e  $47^{\circ}36'29''W$ ) e B3 ( $0^{\circ}43'43''S$  e  $47^{\circ}39'35''W$ ) estão aproximadamente na mesma direção dos locais supracitados, porém em margens opostas (Figura 1). As distâncias entre os locais do perfil A foi de 4,7 Km de A1 a A2 e de 6,7 Km de A2 para A3. Os outros três locais do perfil B apresentaram distância de 8,2 Km entre B1 e B2 e de 8,7 Km de B2 a B3.



**Fig. 1.** Mapa com indicação dos locais de amostragem das larvas de *P. gracilis* no estuário do Rio Marapanim, Pará, no período de agosto de 2006 a julho de 2007.

As amostras zooplanctônicas foram coletadas na água sub-superficial do estuário por arrastos horizontais, durante 3 minutos, com uma rede cônico-cilíndrica (malha de 200µm). Um fluxômetro foi acoplado à abertura da rede para o cálculo do volume de água filtrado. As larvas foram fixadas em solução de formaldeído a 4%, neutralizado com tetraborato de sódio. As coletas ocorreram mensalmente durante um ano (agosto de 2006 a julho de 2007), totalizando 144 amostras (12 meses x 6 locais x 2 arrastos).

A salinidade da água do canal foi verificada em laboratório por um refractômetro óptico, ao passo que a temperatura do canal foi aferida minutos antes da coleta de zooplâncton, em cada um dos seis locais com um analisador multiparâmetro. Um subamostrador tipo Folsom foi utilizado para subamostrar 1L, sendo escolhido o volume de 250 mL para análise por conter todos os representantes das larvas na amostra total. As larvas foram separadas das amostras de zooplâncton, analisadas sob microscópio óptico *Zeiss*, dissecadas e identificadas de acordo com os trabalhos de Brossi-Garcia & Rodrigues (1993) e Souza *et al.* (2013).

### **Coleta de adultos**

A coleta de adultos ocorreu em afloramentos rochosos de quatro locais do estuário: A1 (0°38'S e 47°38'W), A3 (0°42'S e 47°41'W), B1 (0°38'S e 47°34'W) e B3 (0°43'S e 47°38'W). Apesar dos substratos rochosos apresentarem a mesma constituição (José Franciso Berrêdo, comunicação pessoal), existem pequenas diferenças quanto ao tamanho e densidade dos fragmentos. As rochas maiores e mais densas caracterizam os locais A1 e B1, contudo, em B3 as rochas possuem o mesmo tamanho, entretanto diferem das anteriores por apresentarem um aspecto ferruginoso e de fácil fragmentação. Já A3 difere por sua constituição de partículas diminutas de rochas, um pouco maiores que cascalhos, além de serem em parte recobertas por lama (silte e argila) (Silva & Martinelli-Lemos, 2012).

Em cada um dos quatro locais foram amostradas duas porções do substrato rochoso no médiolitoral do estuário: a porção superior (S), estimada com base no limite máximo da amplitude de maré no estuário, e a porção

inferior (I), delimitada pelo nível mínimo da maré. Em cada porção, foram coletadas três réplicas, escolhidas de modo aleatório. No total, foram obtidas 288 amostras (4 locais x 2 porções x 3 réplicas x 12 meses). Todas as coletas ocorreram no período diurno, durante a maré baixa e na lua nova.

A delimitação dos locais de amostragem foi realizada por um quadrante de  $0,25\text{m}^2$  disposto aleatoriamente, no qual os caranguejos foram coletados manualmente até uma profundidade aproximada de cinco centímetros. Os exemplares foram colocados em baldes e peneiras (0,02 mm) e lavados em água corrente do estuário para separação dos organismos das rochas. A salinidade da água entre as rochas foi aferida por um refractômetro óptico na água coletada entre as rochas mais próximas em relação à coleta dos caranguejos

As amostras foram mantidas em gelo durante o transporte ao laboratório e permaneceram congeladas em freezer até o início das triagens, quando foram descongelados à temperatura ambiente e identificados. O sexo dos indivíduos foi obtido através da análise morfológica dos apêndices sexuais e do abdômen, enquanto a medida corpórea aferida foi a largura da carapaça (LC), delimitada pela maior largura horizontal do cefalotórax, e a largura do abdômen (LA) foi aferida no intervalo entre o quarto e o quinto somito abdominal, todos medidos com paquímetro digital (0,01mm de precisão).

### **Análise dos dados**

A densidade das larvas foi calculada pela divisão do número de larvas pelo volume amostrado, sendo representada por ind./ $\text{m}^3$ . O cálculo do volume de água filtrado foi estimado segundo a fórmula:  $V = A \cdot R \cdot C$ , onde: V = volume de água filtrada em  $\text{m}^3$ ; A = área da abertura da rede em  $\text{m}^2$  (para a rede de 0,5 m de diâmetro,  $A = 0,19625$ ); R = número de rotações do fluxômetro antes e depois de cada arrasto (FF – FI); C = fator de aferição após calibração do fluxômetro ( $C = 0,32$ ).

A abundância de adultos foi estimada através da densidade, calculada dividindo-se o número de indivíduos (ind.) pela área amostrada ( $0,25\text{m}^2$ ), posteriormente multiplicada por quatro para representar os dados como

ind./m<sup>2</sup>. Os dados de densidade de adultos e larvas não apresentaram distribuição normal, mesmo após transformações matemáticas, por consequência, o teste não paramétrico de *Mann-Whitney* (U) apurou a significância das diferenças entre as densidades em relação às zonas, perfis e períodos, enquanto *Kruskal Wallis* (H) testou as diferenças de densidade, temperatura e salinidade em relação aos meses.

Para análise da distribuição de frequência de tamanho de LC, os indivíduos foram agrupados em classes de intervalo de 2 mm. A normalidade desta distribuição para os sexos agrupados e separados foi testada por *Kolmogorov Smirnov* (KS). A hipótese de igual proporção sexual foi testada pelo Qui-Quadrado ( $\chi^2$ ) nos meses em que o número de observações foi igual ou superior a 20. Os indivíduos de sexo indeterminado foram excluídos desta análise.

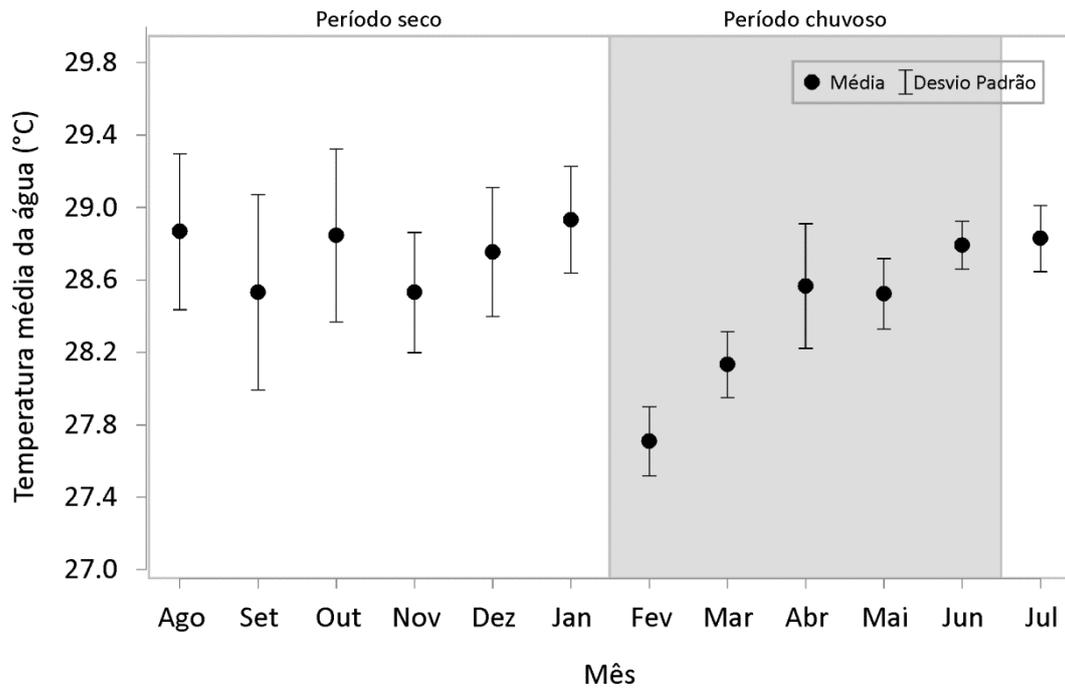
A estimativa do tamanho de LC correspondente ao início da maturidade sexual morfológica foi obtida por análise de regressão (*breakpoints*) pelas relações CC (variável dependente) x LC (variável independente) e LA (variável dependente) x LC (variável independente). A regressão foi ajustada segundo a fórmula da equação linear:  $Y = a + b.X$ , onde: a = interseção no eixo Y quando  $X = 0$ ; b = inclinação da reta ou taxa constante de variação de Y em função de X. A correlação de *Spearman* testou a significância da correlação entre as médias de densidade de adultos e larvas com as médias de salinidade e temperatura. As análises foram feitas com o Programa Statistica 7 (Statsoft, Inc.), sendo adotado  $\alpha$  de 5%.

## RESULTADOS

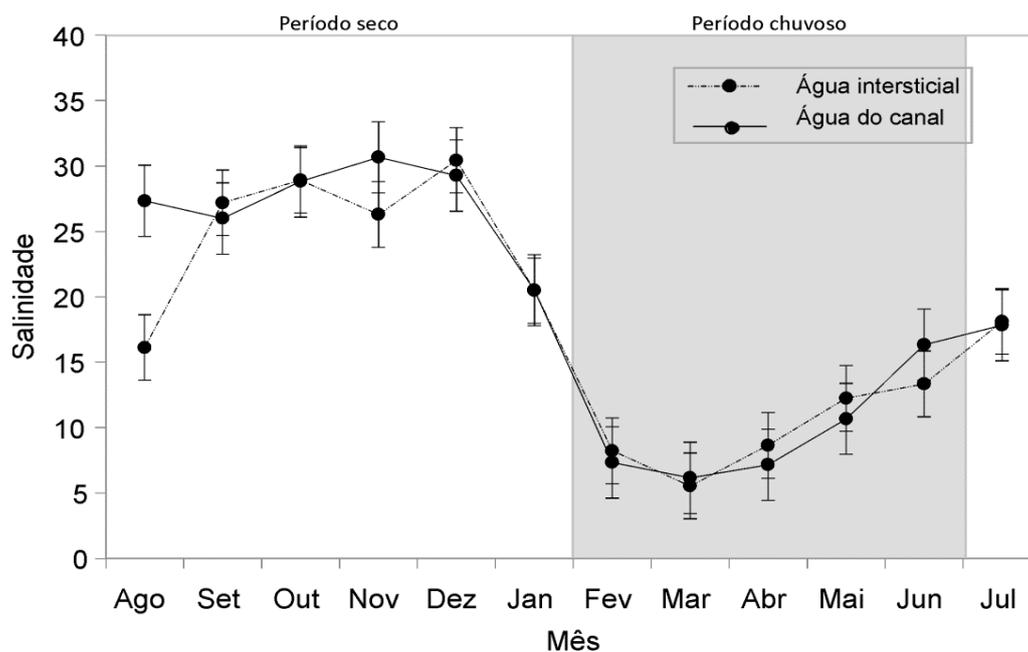
### Variáveis ambientais

A temperatura média da água do canal apresentou valor mínimo registrado em fevereiro (27,5°C) e máximo de 28,9°C em agosto (Figura 2). Os valores médios de salinidade da água corrente e na água intersticial também foram maiores no período seco (seca:  $25,77 \pm 5,77$ ; chuva:  $9,53 \pm 4,94$ ) (seca:  $23,9 \pm 5,63$ ; chuva:  $9,60 \pm 5,26$ ), (Figura 3). Março apresentou o menor valor médio de salinidade (5,54) e dezembro o maior (30,43). A salinidade foi muito

similar em ambos os locais, com valor médio ligeiramente maior na água corrente ( $19 \pm 9,42$ ) comparado à água do canal ( $17,96 \pm 8,68$ ).



**Fig. 2.** Valores médios mensais de temperatura no estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.

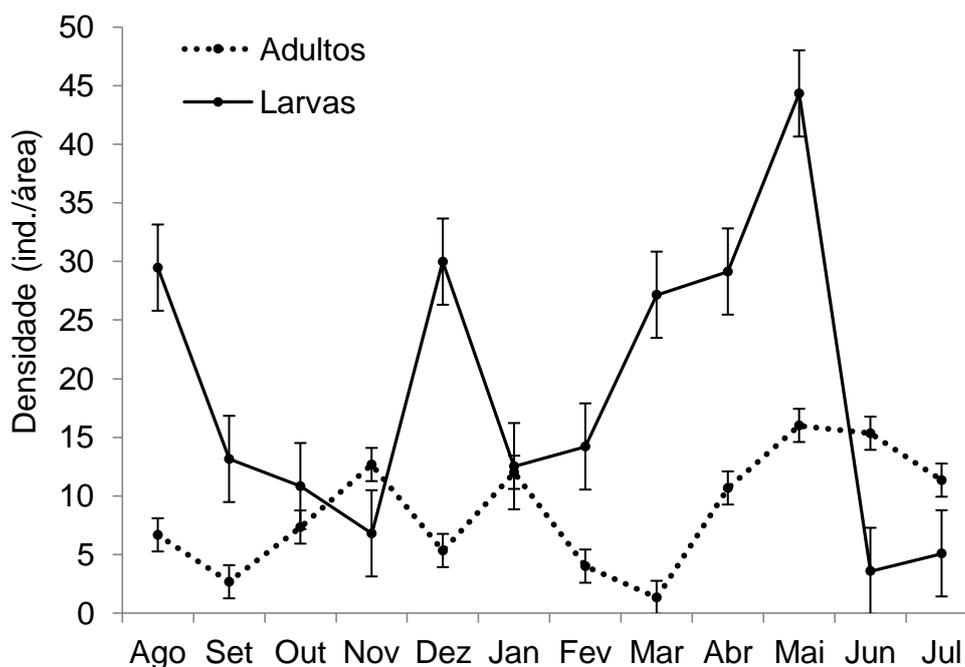


**Fig. 3.** Valores médios mensais de salinidade no estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.

### Densidade de adultos e larvas

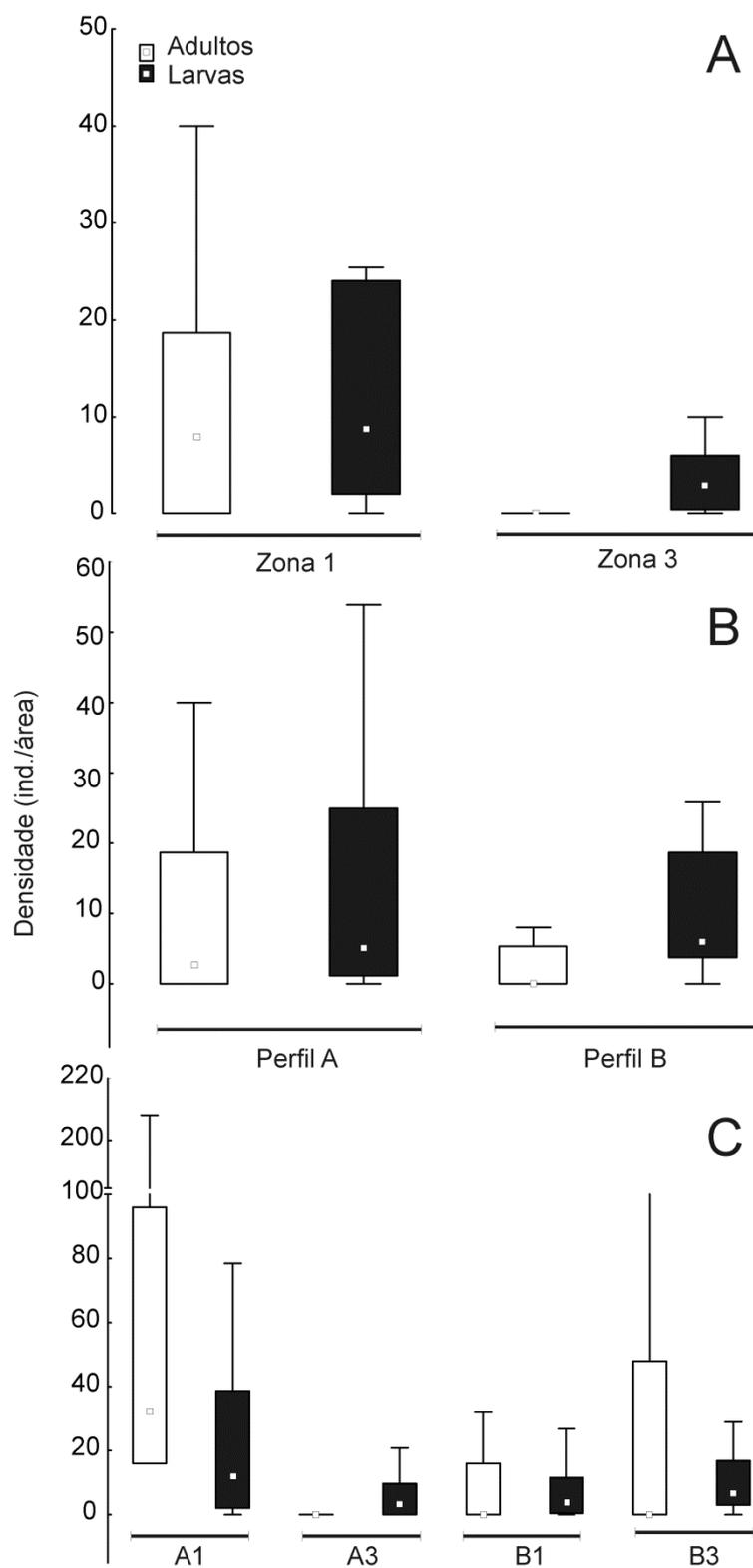
O período chuvoso exibiu a maior densidade média ( $9,46 \pm 6,6$  ind./m<sup>2</sup>) de caranguejos em relação ao seco ( $8,28 \pm 3,78$  ind./m<sup>2</sup>), contudo, sem diferença significativa ( $U=255$ ;  $p=0.56$ ), tampouco entre os meses ( $KW-H(11;48) = 2,4173$ ;  $p = 0,9964$ ). A densidade média total ( $8,77 \pm 4,9$  ind./m<sup>2</sup>) variou em função dos meses: 1,33 ind./m<sup>2</sup> (março) e 16 ind./m<sup>2</sup> (maio) (Figura 4).

As larvas apresentaram padrão semelhante aos caranguejos bentônicos em relação aos períodos ( $U=4449$ ;  $p=0,68$ ), sendo que a média do período chuvoso foi  $23,58 \pm 15,64$  ind./m<sup>3</sup>, enquanto o período seco registrou  $15,15 \pm 10,15$  ind./m<sup>3</sup>. Maio também foi o mês de maior densidade das larvas ( $44,31$  ind./m<sup>3</sup>) e junho o menor ( $3,13$  ind./m<sup>3</sup>). A densidade média anual foi  $18,66 \pm 12,73$  ind./m<sup>3</sup> (Figura 4), sem diferença significativa entre os meses ( $KW-H=18,0108$ ;  $p = 0.0813$ ). A presença de larvas ocorreu entre 3 a 35 de salinidade, enquanto adultos foram encontrados em águas de 8 a 35.



**Fig. 4.** Densidade mensal de adultos e larvas de *P. gracilis* no estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.

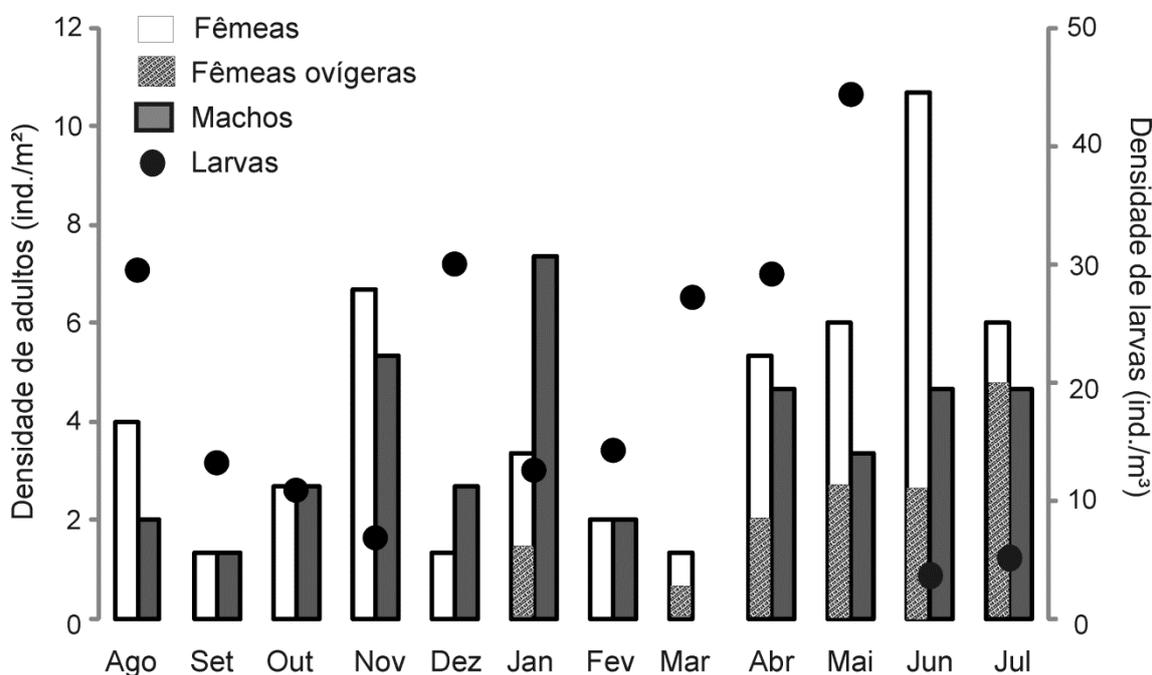
Larvas e adultos foram significativamente mais abundantes na zona 1 (adultos:  $U=205.500$ ,  $p=0.00002$ ; larvas:  $U=707$ ,  $p=0.001$ ) (Figura 5), enquanto em relação aos perfis, ambos foram majoritários no A, mas apenas adultos apresentaram diferenças significativas (adultos:  $U=94$ ,  $p=0.004$ ; larvas:  $U=2459$ ,  $p=0.59$ ). Este padrão se manteve em relação aos locais, sendo que a densidade de ambos seguiu a ordem decrescente de densidade: A1, A3, B1 e B3 (Figura 5). Quanto às porções do mediolitoral, *P. gracilis* esteve majoritariamente no médiolitoral superior (98, 74%), visto que apenas 2 indivíduos (1,26%) foram encontrados na porção inferior.



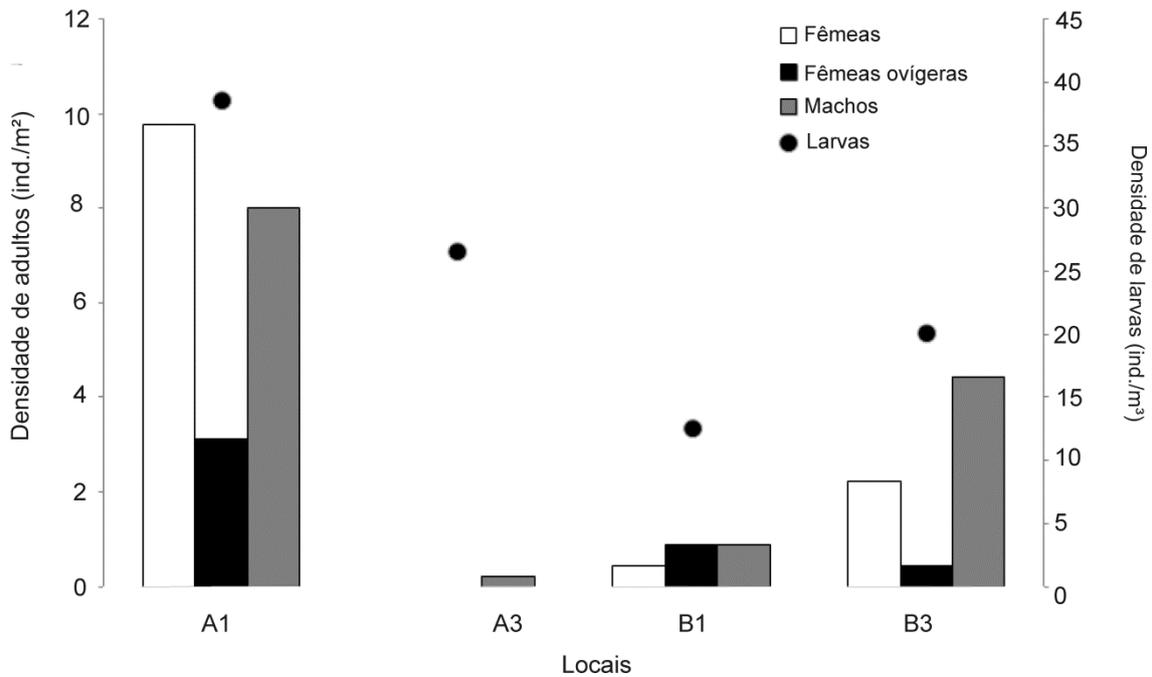
**Fig. 5.** Densidade de adultos e larvas de *P. gracilis* em diferentes zonas (A), perfis (B) e locais (C) do estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.

## Estrutura populacional

Foram coletados um total de 158 adultos, sendo 56 (35,44%) fêmeas, 20 (12,65%) fêmeas ovígeras, 61 (38,6%) machos e 21 (10,16%) indivíduos cujo sexo não foi possível identificar. A presença de fêmeas ovígeras foi exclusiva ao período de janeiro a julho (exceto fevereiro), sendo este último o de maior abundância e o único no qual a proporção de fêmeas ovígeras foi maior em relação a de fêmeas não-ovígeras (Figura 6). Um total de 2.768 larvas de *P. gracilis* foram coletadas em todo o período. Quanto aos locais, A1 apresenta a maior abundância de fêmeas, fêmeas ovígeras e larvas, no entanto a presença majoritária de fêmeas ovígeras em relação às demais foi encontrada apenas em B1. O local A3 é o único que praticamente não apresentou adultos, apenas um macho foi encontrado, contudo a abundância de larvas foi a segunda maior em relação aos outros locais (Figura 7).

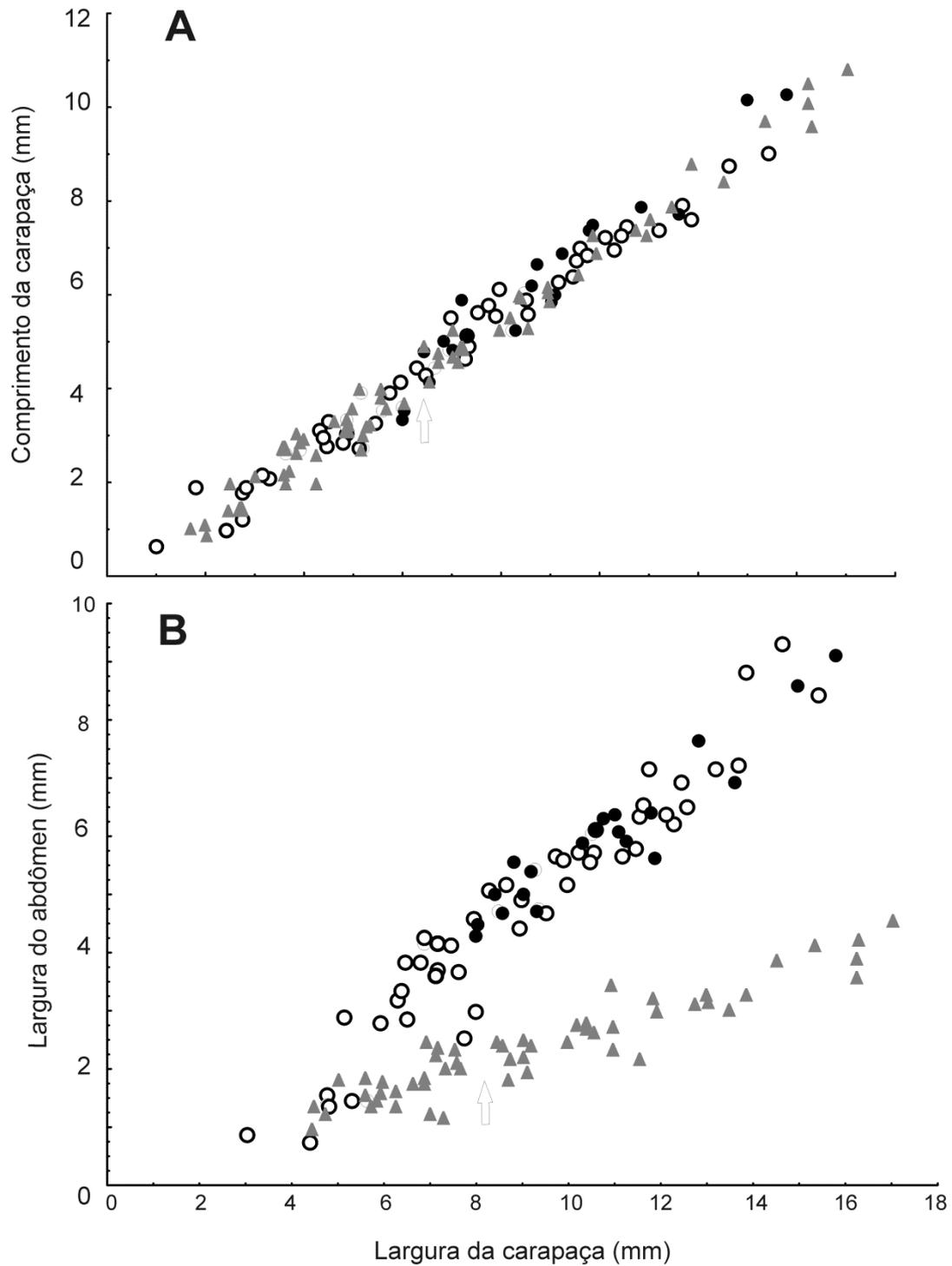


**Fig. 6.** Densidade mensal de machos, fêmeas, fêmeas ovígeras e larvas de *P. gracilis* no estuário do Rio Marapanim, entre agosto de 2006 a julho de 2007.



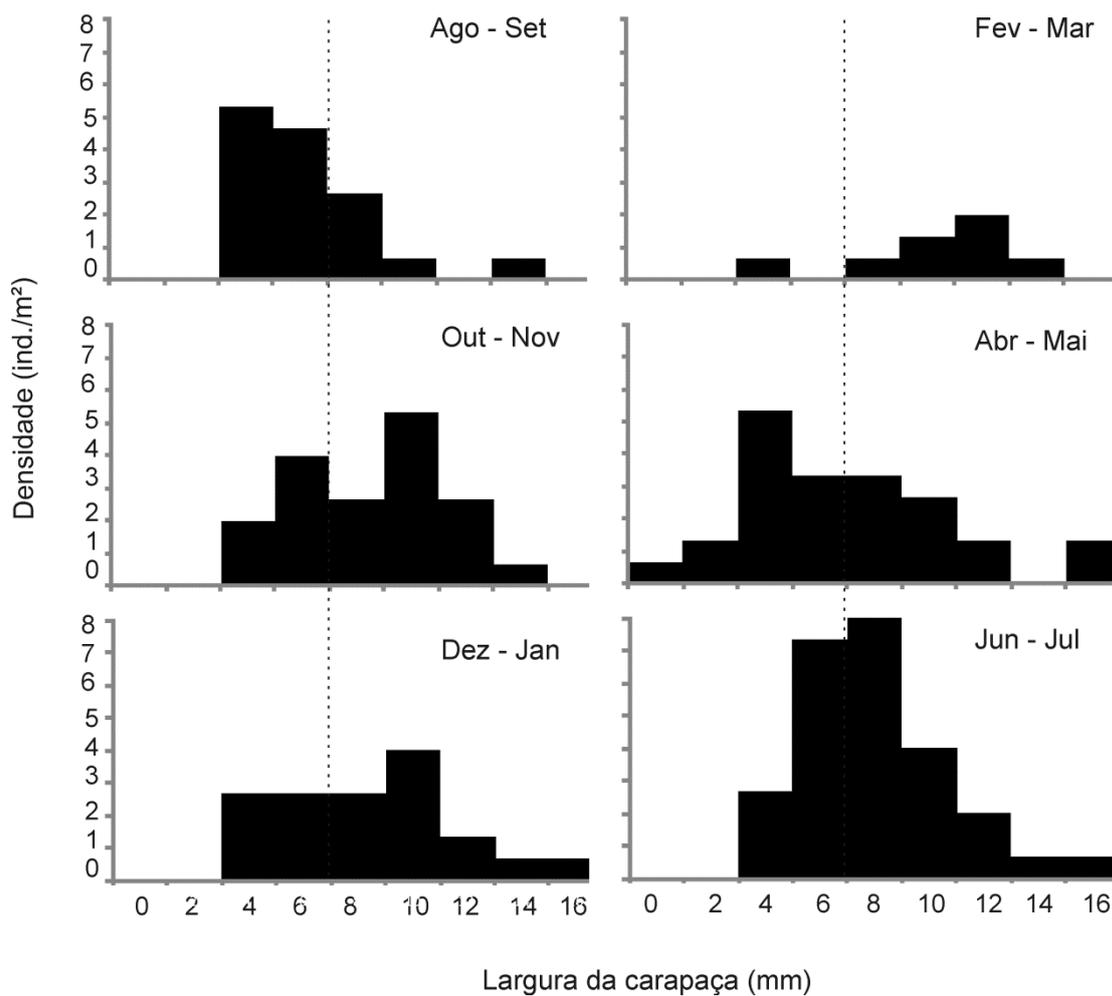
**Fig. 7.** Densidade de machos, fêmeas, fêmeas ovíferas e larvas de *P. gracilis* no estuário do Rio Marapanim, de agosto de 2006 a julho de 2007.

Nas relações CC x LC e LA x LC houve o mesmo padrão de *breakpoints*, ou seja, intervalos de crescimento, que ocorreram em 8 mm de LC para ambos os sexos (Figura 8), sugerindo que este é o tamanho em que há maturação morfológica de *P. gracilis*, padrão este que será mantido para distinguir jovens de adultos nas análises posteriores. A tabela 1 contém as equações e o valor de  $R^2$  para cada sexo, em ambas as regressões. A entrada de jovens é contínua ao longo do ano, exceto em março e setembro (Figura 9).



**Fig. 8.** Regressão entre o comprimento da carapaça x largura da carapaça (A) e entre a largura do abdômen x largura da carapaça (B) de *Pachygrapsus gracilis*, no estuário de Marapanim (PA), entre agosto de 2006 a julho de 2007.

○ = Fêmeas; ● = Fêmeas ovígeras e ▲ = Machos. As setas indicam a quebra dos pontos que representa o tamanho da maturidade sexual morfológica.



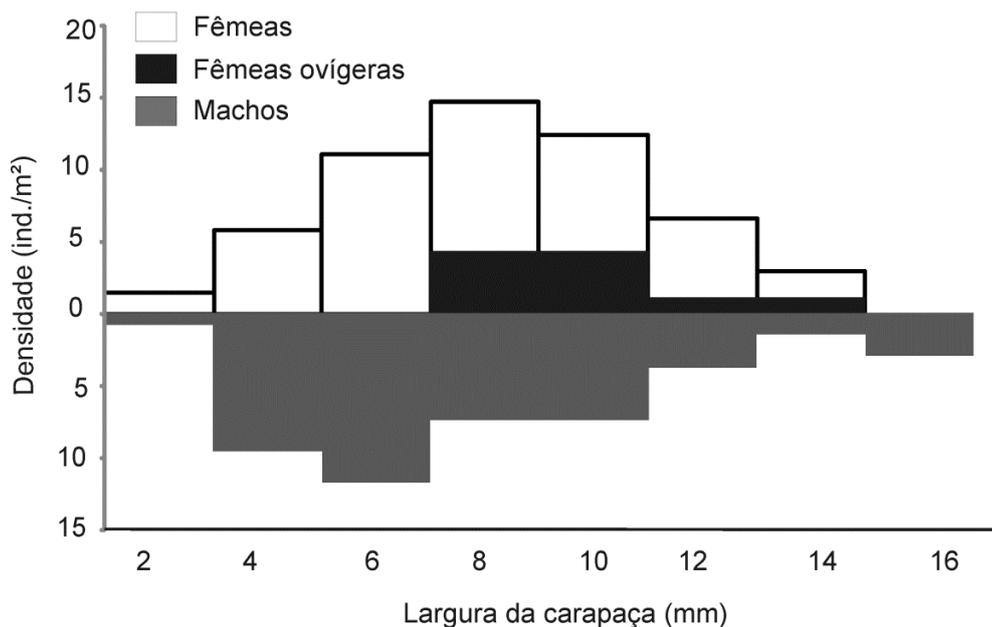
**Fig. 9.** Largura da carapaça (LC, em mm) de *P. gracilis* por mês, entre agosto de 2006 a julho de 2007, no estuário de Marapanim. A linha tracejada representa o valor de maturidade sexual morfológica.

**Tabela 1.** Equações das regressões entre medidas de *P. gracilis* no estuário de Marapanim (PA), de agosto de 2006 a julho de 2007. F = fêmeas, M = machos, N = número de indivíduos, LC = largura da carapaça (mm), CC = comprimento da carapaça (mm), LA = largura do abdome (mm), R<sup>2</sup> = coeficiente de determinação.

Regressão	Sexo	N	Equação	R <sup>2</sup>
CC x LC	F	56	CC = 0.1821 + 0.7317*LC	0.96
	FO	20	CC = -0.6336 + 0.8189*LC	0.93
	M	60	CC = 0.1854 + 0.7251*LC	0.98
LA x LC	F	56	LA = -1.1946 + 0.6561*LC	0.91
	FO	19	LA = 0.0806 + 0.5477*LC	0.9
	M	62	LA = 0.2274 + 0.2301*LC	0.86

A distribuição de frequência de tamanho de *P. gracilis* apresenta distribuição normal (KS= 0,23, p= 0.21) para os sexos agrupados, assim como para machos (KS=0.1279, p> 0.05) e fêmeas (KS=0,045, p> 0.05). Um padrão unimodal foi observado para ambos os sexos, com machos predominando entre as classes de 4 a 6 mm de LC, enquanto as fêmeas ovígeras e não-ovígeras foram mais frequentes entre 8 a 10 mm (Figura 10).

A razão sexual de 1:1,24 favorável às fêmeas não diferiu significativamente do esperado de 1:1 ( $\chi^2= 1,64$ , p=0.2) em todas as classes de LC (Tabela 1). O comprimento médio foi de 10,78  $\pm$  2,23 desvio padrão para as fêmeas ovígeras, de 8,91  $\pm$  3,74 para machos e de 8,77  $\pm$  2,95 para fêmeas, embora estas diferenças não sejam significativas (t=0,74; p=0,45). Os comprimentos mínimos, médios e máximos estão resumidos na tabela 2. Correlação significativa foi verificada entre a densidade de adultos e a salinidade (R=0.43, p=0.004), entretanto não houve em relação à temperatura (R=0.10, p=0.51), nem entre a densidade das larvas com as médias dos fatores ambientais. (salinidade: R=0.08, p= 0.42; temperatura: R=0.09, p=0.42).



**Fig. 10.** Frequência relativa de machos, fêmeas e fêmeas ovíferas de *P. gracilis* por classe de LC, entre agosto de 2006 a julho de 2007 no estuário do Rio Marapanim.

**Tabela 2.** Distribuição de frequência de comprimento da carapaça (LC) de *P. gracilis* por sexo e teste do Qui-Quadrado ( $\chi^2$ ), entre agosto de 2006 a julho de 2007, no estuário do Rio Marapanim. N= número de indivíduos, % = Porcentagem de indivíduos por cada classe de tamanho, p= nível de significância ( $\alpha=0.05$ ).

Classes de LC (mm)	Fêmeas		Machos		Total		p	$\chi^2$
	N	%	N	%	N	%		
2 F 4	2	66.6	1	33.3	3	2.2	-	-
4 F 6	8	38.0	13	61.9	21	15.4	0.45	21
6 F 8	15	48.3	16	51.6	31	22.7	0.62	24.99
8 F 10	20	66.6	10	33.3	30	22.0	0.54	25.5
10 F 12	17	62.9	10	37.0	27	19.8	0.46	27
12 F 14	9	64.2	5	35.7	14	10.2	-	-
14 F 16	4	66.6	2	33.3	6	4.4	-	-
16 F 18	0	0	4	100	4	2.9	-	-

Total	75	51.7	61	48.2	136	100
-------	----	------	----	------	-----	-----

**Tabela 3.** Valores mínimos, máximo, médio e desvio padrão (DP) do comprimento da carapaça para machos e fêmeas de *P. gracilis*, entre agosto de 2006 a julho de 2007, no estuário do Rio Marapanim.

Sexo	Mínimo	Máximo	Média	DP
F	3.04	15.46	8.77	2.95
FO	8.02	15.81	10.78	2.24
M	3.7	17.06	8.91	3.48

## DISCUSSÃO

Larvas e adultos seguem um padrão similar de distribuição da densidade no tempo e no espaço, indicando a interdependência entre os diferentes estágios do ciclo de vida de *P. gracilis*. Estes parâmetros compartilhados são caracterizados pela maior densidade nas zonas de maior salinidade e no período chuvoso. Apesar da ocorrência de fêmeas ovígeras ser restrita aos meses do período chuvoso, a presença de larvas e a entrada de juvenis são permanentes durante o ano, indicando que a reprodução da espécie é contínua no estuário de Marapanim, sendo compatível com o padrão da maioria dos caranguejos de regiões tropicais (Hartnoll, 2006), apresentando picos de março a maio, em agosto e em dezembro.

Este padrão pode ser devido à reprodução de *P. gracilis* em ambientes do entremarés adjacentes, como o mangue ou em outros habitats lamosos, conforme verificado por Sousa & Fontoura (1993) no Rio Grande do Sul e Leme & Negreiros-Fransozo para *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) na Região Sudeste, corroborando assim a importância que o mecanismo de transporte larval exerce na dinâmica planctônica da espécie (Cházaro-Oliveira *et al.*, 2007).

A presença de fêmeas ovígeras de *P. gracilis* no período seco foi apenas em julho e janeiro, sendo que este último tradicionalmente apresenta altos

índices pluviométricos, sendo considerado atípico em 2007. Dessa forma, a distribuição temporal sugere uma sazonalidade de fêmeas ovígeras e ratifica a importância do regime de chuvas para a reprodução, em consonância com o registro da espécie no Rio Tramandaí, no Rio Grande do Sul (Souza & Fontoura, 1993).

A sazonalidade de *P. gracilis* também foi descrita no estuário da Lagoa dos Patos, no Rio Grande do Sul, onde as larvas são encontradas no verão (Vieira & Calazans, 2010), que também é um período de maiores intensidades de chuvas para a região. Esta restrição temporal de fêmeas ovígeras pode advir das condições favoráveis geradas pelas chuvas, como a amplificação de áreas de dispersão que aumentam a quantidade de recursos alimentares e as áreas de refúgio (Litulo *et al.*, 2005; Vergamini & Mantelatto, 2008). Este comportamento favorecer a dispersão e o desenvolvimento das larvas (Hsueh, 1991;), e consolidada flexibilidade que grapsídeos possuem para programar a maturidade sexual para circunstâncias ambientais mais oportunas (Hartnoll, 1965).

Adicionalmente, a maior estabilidade ambiental, demonstrada a partir das menores flutuações de temperatura e salinidade deste período, pode representar um estado mais adequado para a reprodução, em conformidade com o verificado para o caranguejo de ambientes rochosos *Armases miersii* (Rathbun, 1897) sob condições de laboratório (Schuh & Diesel, 1995). Este princípio também é compartilhado pelo congênere *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787), a medida que as fêmeas em atividade reprodutiva reduzem suas respostas ao estresse ambiental a níveis fisiológicos e moleculares (Madeira *et al.*, 2012). Outra possibilidade é um processo de migração de fêmeas ovígeras dos afloramentos rochosos em direção a ambientes menos severos durante o período menos chuvoso, principalmente para áreas vegetadas, em busca de abrigo sob as densas folhas para os juvenis (Almeida *et al.*, 2008).

A ausência de correspondência entre a densidade de larvas e fêmeas ovígeras em relação às áreas de estudo, evidenciada principalmente na região de menor salinidade A2, que obteve o segundo maior número de larvas apesar

de não haver fêmeas ovígeras, pode ocorrer principalmente em virtude do transporte larval pelas correntes. Este fator é especialmente importante para *P. gracilis* em virtude de seu desenvolvimento larval prolongado, de 13 estágios larvais (Brossi-Garcia & Rodrigues, 1993), pois as correntes auxiliam na dispersão das larvas a longas distâncias devido a permanência por muito tempo na água (Díaz-Cabrera *et al.*, 2012), tornando-as bastante seletivas (López & Coutinho, 2008) e contribuindo para a falta do elo temporal entre a abundância de adultos e larvas. Todavia, é importante ressaltar que, em geral, espécies com longo ciclo planctônico tendem a apresentar recrutamento e distribuição de adultos mais homogênea (Bingham, 1992). Portanto, a discrepância da densidade de adultos entre as áreas de estudo deve ser investigada quanto aos fatores como assentamento e baixa salinidade.

A maior proporção de fêmeas ovígeras em B1 deve corresponder a uma estratégia reprodutiva de *P. gracilis*, visto que este ambiente é mais conservado e a maioria dos braquiúros procuram locais mais estáveis para a reprodução (Mantelatto & Fransozo, 2000). Outros fatores não analisados aqui podem ser relevantes para explicar a diferença entre as fases planctônicas e bentônicas da espécie, como o ciclo lunar, as variações diárias de maré, a ação de ondas (Flores & Negreiros-Fransozo, 1999), a velocidade e direção das correntes e o mecanismo de migração vertical (Cházaro-Oliveira *et al.*, 2007).

A margem que apresenta maior deposição e influência humana no estuário de Marapanim abriga a maior densidade de *P. gracilis* em ambas as fases, sugerindo a influência do sentido das correntes e do depósito de sedimentos na densidade, hipótese que necessita comprovação em estudos posteriores. A maior densidade larval de *P. gracilis* no período chuvoso é contrastante com o padrão de outras espécies coletadas sob as mesmas condições, como os talassínideos *Upogebia vasquezi* Ngoc-Ho, 1989 e *Lepidophthalmus siriboia* Felder e Rodrigues, 1993 (Oliveira *et al.*, 2012) e o anomuro *Petrolistes armatus* (Gibbes, 1850) (Oliveira *et al.*, 2013), os quais predominaram no período seco. Este comportamento possivelmente reflete uma estratégia para minimizar os efeitos da competição por recursos, visto que a maioria dos caranguejos reproduz no período mais quente, pois as maiores

temperaturas aumentam as taxas metabólicas, acelerando assim, a maturação dos ovários e produção de ovos (Sudha & Anilkumar, 1996).

A densidade das larvas não teve correlação estatística com o estuário inferior indicando ser controlada por uma associação entre a elevada salinidade e a influência oceânica, por meio, por exemplo, das correntes, fluxo das marés e turbidez, as quais podem prover maior dispersão e implicam diretamente nos padrões de abundância, distribuição e recrutamento de *P. gracilis* (Cházaro-Oliveira, 2007). Por outro lado, a grande abundância em meses de menor salinidade denota uma grande plasticidade ambiental da espécie, reforçando a natureza eurialina amplamente relatada em Grapsoidea (Frusher *et al.*, 1994; Anger & Charmantier, 2000). Isto pode amplificar a colonização de potenciais áreas e períodos para o desenvolvimento larval, além de reduzir a competição em detrimento de várias espécies de decápodes que realizam o mecanismo de exportação larval (Brandão *et al.*, 2013).

Contudo, salinidades e temperaturas extremamente baixas ou elevadas parecem restringir a ocupação da espécie, como verificado entre setembro e dezembro e em março, em concordância ao relatado para *P. gracilis* estudados na Jamaica por Hartnoll (1965) e no estuário do Rio Caeté, no Pará (Diele *et al.*, 2010), onde o estresse metabólico da espécie ocorreu entre 30-32°C. Ainda assim, é difícil avaliar o efeito da temperatura sobre a abundância da espécie neste estudo, visto que as variações de temperatura foram mínimas, característica eminente de ambientes tropicais.

A correlação positiva entre a densidade de *P. gracilis* e a salinidade, assim como sua dominância na zona mais salina do estuário, diverge da abundância maior no período chuvoso, o qual apresenta as menores salinidades e temperatura. Esta discrepância de comportamento sugere que possivelmente interações biológicas apresentem grande influência, tais como competição, predação e utilização de habitat como refúgio. *Pachygrapsus gracilis* e outros braquiúros (principalmente Ocypodidae e Grapsidae) sofrem altas taxas de predação pelo peixe *Sciades herzbergii* (Bloch, 1794), popularmente conhecido como bagre guribu, o qual utiliza manguezais amazônicos como berçários e tem como principal fonte alimentar durante todo o seu ciclo de vida os braquiúros (Giarrizzo & Saint-Paul, 2008). *Sciades*

*herzbergii* apresenta o maior pico de predação de grapsídeos predominantemente em substratos não consolidados e durante o período chuvoso, pois as defesas anti-predação de braquiúros são dificultadas pela reduzida visibilidade causadas pela elevada turbidez (Giarrizzo & Saint-Paul, 2008).

O afloramento rochoso pode funcionar como uma potencial área de refúgio no período chuvoso, pois oferece abrigo e um amplo espectro de microhabitats para proteção, o que torna os caranguejos praticamente inacessíveis aos predadores. Há também uma ostensiva disponibilidade de alimento devido à expansão das marés e condições ambientais mais amenas, devido as chuvas e poças-de-maré formadas pela água represada (Abele, 1986). A estratégia de utilizar o substrato rochoso para abrigo frente a predação tem sido descrita para outros braquiúros, como *Panopeus americanus* (Vergamini & Mantelatto, 2008), *Pachygrapsus marmoratus* (Cannicci *et al.*, 1999), *Pachygrapsus transversus* (Flores & Negreiros-Fransozo, 1999), *Carcinus maenas* (Almeida *et al.*, 2008), *Acanthocyclus gayi* e *Acanthocyclus hassleri* (Navarette e Castilha, 1990) e *Cyrtograpsus altimanus* (Vázquez *et al.*, 2011).

Muitas populações de caranguejos exibem padrões distintos de distribuição ao longo da zona entremarés, podendo ser homogênea ou agregada em alguma região específica, com o propósito de explorar as melhores condições de sobrevivência para cada tamanho, idade ou sexo dos indivíduos (Menendez, 1987; Cannicci *et al.*, 1999; Almeida *et al.*, 2008). Em algumas espécies, por exemplo, os juvenis tendem a ocupar mais intensamente as regiões inferiores do médiolitoral, devido a maior taxa de dessecação em relação aos adultos, além da maior disponibilidade de alimento, ao passo em que as fêmeas também preferem a proximidade da linha d'água para otimizar a atividade reprodutiva (Vergamini & Mantelatto, 2008).

A preferência de *P. gracilis* pela região superior do entremarés segue o mesmo padrão de *P. transversus* em Portugal, explicado principalmente pela habilidade em explorar diversificados habitats, além da ampla tolerância a condições de estresse metabólico (Flores & Paula, 2002). Esta tendência de ocupação pode ser específica para substratos rochosos, visto que a espécie

distribuiu-se ao longo de toda a área do manguezal do Rio Caeté, no Pará (Diele *et al.*, 2010).

A presença de grande amplitude de classes de tamanho da espécie sugere que juvenis e adultos compartilham o mesmo espaço. Nesta perspectiva, supõe-se que a competição pelos mesmos recursos entre os diferentes estádios de desenvolvimento de *P. gracilis* seja inexistente ou ínfima nos afloramentos estudados ou também possa refletir um padrão social de agrupamento para aumentar a proteção e permitir a formação de um microhabitat favorável à espécie (Deudero *et al.*, 2005). A ocupação de fêmeas ovígeras nas regiões superiores diverge da predição válida para muitos decápodes do entremarés, ao admitir a dependência das zonas mais próximas da água para facilitar a reprodução e desova (Rudnick *et al.*, 2005). Entretanto, a reprodução não é comprometida se a distância não for suficiente para impedir o acesso das fêmeas à água para a liberação de suas larvas (Vergamini & Mantelatto, 2008).

A distribuição unimodal das frequências de LC indica que a estrutura da população de *P. gracilis* é estável no local de estudo, apresentando um equilíbrio entre as proporções de natalidade e mortalidade (Hartnoll & Bryant, 1990). Outros grapsídeos também apresentam distribuição unimodal, como *Pachygrapsus transversus* (Flores & Negreiros-Fransozo, 1999), *Sesarma rectum* (Castiglioni *et al.*, 2010), *Pachygrapsus marmoratus* (Flores & Paula, 2002) e *Helograpsus haswellianus* (Katrak & Dittmann, 2011). A igual proporção sexual de *P. gracilis* sugere que os sexos apresentam semelhanças quanto à distribuição espaço-temporal, taxas de mortalidade, natalidade e efeitos da predação (Johnson, 2003).

Este padrão diverge do encontrado para *P. gracilis* no Rio Grande do Sul, onde as fêmeas predominam principalmente nas classes de maior comprimento (Souza & Fontoura, 1993) e também raramente observado em outros grapsídeos, como *P. transversus* (Abele *et al.*, 1986), *Aratus pisonii* (Leme & Negreiros-Fransozo, 1998) e *Goniopsis cruentata* (Silva & Oshiro, 2002). Este padrão é fundamentado na hipótese de maior mortalidade de machos, principalmente em virtude do comportamento agressivo e territorialista, aumentando a exposição a predadores, ao passo em que as

fêmeas desenvolvem habitats mais crípticos (Abele *et al.*, 1986), fatores estes que parecem não interferir substancialmente na população de *P. gracilis* deste estudo.

Em braquiúros as diferenças de tamanho entre os sexos podem ocorrer por muitos fatores, como a reprodução nas fêmeas ou as disputas territoriais entre os machos (Warner, 1967). Apesar da ausência de diferença significativa entre a média de LC entre os sexos, o maior comprimento das fêmeas corrobora com os registros de *P. gracilis* até o momento, (Hartnoll, 1965; Souza & Fontoura 1993). Contudo os comprimentos médios de machos e fêmeas foram menores dos que os obtidos no Rio Grande do Sul (11,4 e 10,3 mm) por Sousa e Fontoura (1993). Já no manguezal do estuário do Caeté, o caranguejo registrou amplitude entre 7 a 14 mm de LC (Diele *et al.*, 2010), isto é, comprimento mínimo substancialmente maior e máximo menor do que no estuário de Marapanim.

De acordo com os resultados, *P. gracilis* pertence a um grupo de espécies bem estabelecidas no estuário de Marapanim, pois utiliza-o para a reprodução, desenvolvimento das fases planctônicas e bentônicas e responde as condições deste meio através de flutuações de abundância e padrões distintos de distribuição no tempo e no espaço. Apesar da baixa ocorrência de larvas e adultos, os parâmetros populacionais estudados revelam estabilidade e flexibilidade frente às grandes variações dos fatores abióticos típicas deste estuário, solidificando, portanto, a necessidade de conservação do mesmo. Por se tratar de uma espécie pouco estudada mais pesquisas são imprescindíveis, principalmente sobre abundância, distribuição, estrutura, reprodução, crescimento e fisiologia para uma compreensão holística sobre o papel ecológico e ciclo de vida da espécie.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis pela licença para a coleta dos caranguejos, à Universidade Federal do Pará pelo suporte logístico e ao Grupo de Pesquisa em Ecologia de

Crustáceos da Amazônia e demais colaboradores pela realização das coletas e tratamento das amostras.

#### SUPORTE FINANCEIRO

Este trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) através dos projetos CT-Amazônia 32/2005 BIODECA/CNPq (Processo 553106/2005-8) e MCT-CNPq 02/2006 (Processo 472009/2006-0) e pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) devido concessão da bolsa à primeira autora

#### REFERÊNCIAS

**Abele L.G., Campanella P.J. e Salmon M.** (1986) Natural history and social organization of the semiterrestrial grapsid crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104, 153-170.

**Almeida A.O. e Coelho P.A.** (2008) Estuarine and marine brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from Bahia, Brazil: checklist and zoogeographical considerations. *Latin American Journal of Aquatic Research* 36(2), 183-222.

**Almeida A.O., Souza G.B.G., Boehs G. e Bezerra L.E.A.** (2010) Shallow anomuran and brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from southern Bahia, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* 38(3), 329-376.

**Almeida M.J., Flores A.A.V. e Queiroga H.** (2008) Effect of crab size and habitat type on the locomotory activity of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science Estuarine* 80, 509-516.

**Anger K.** (1995) The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 193, 119-145.

**Anger K. e Charmantierb G.** (2000) Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in a mangrove crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 251, 265-274.

**Araújo P.H.V.** (2012) *Estudo do fluxo larval de braquiúros no transporte diferencial do canal de acesso ao estuário da lagoa dos patos*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande do Sul, BRL.

**Arruda D.C.B. e Abrunhosa F.A.** (2011) Redescription of megalopa and juvenile development of *Pachygrapsus gracilis* (Decapoda, Grapsidae) from the Amazon region, reared in the laboratory. *Zoologia* 28 (4), 465-478.

**Baylon J. e Suzuki H.** (2007) Effects of changes in salinity and temperature on survival and development of larvae and juveniles of the crucifix crab *Charybdis feriatius* (Crustacea: Decapoda:Portunidae). *Aquaculture* 269 (4), 390–401.

**Berrêdo J.F.** (2006) *Geoquímica dos sedimentos de manguezais do nordeste do estado do Pará: um exemplo do estuário do rio Marapanim*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Pará, Belém, BRL.

**Berrêdo J.F., Costa M.L. e Progene M.P.S.** (2008) Efeitos das variações sazonais do clima tropical úmido sobre as águas e sedimentos de manguezais do estuário do Rio Marapanim, costa Nordeste do Estado do Pará. *Acta Amazonica* 38 (3), 473-482.

**Bingham B.L.** (1992). Life histories in an epifaunal community: coupling of adult and larval processes. *Ecological Society of America* 73(6), 2244-2259.

**Boltovskoy, D.** (1981) *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Argentina.

**Brandão M.C., Koettker A.G. e Freire A.S.** (2013) Abundance and composition of decapod larvae at Saint Paul's Rocks (equatorial Atlantic). *Marine Ecology* 34, 171-185.

**Brossi-Garcia A.L. e Rodrigues M.D.** (1993) Zoeal morphology of *Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1858) (Decapoda, Grapsidae) reared in the laboratory. *Invertebrate Reproduction and Development* 24:3, 197-204.

**Cannicci S., Paula J. e Vannini M.** (1999) Activity pattern and spatial strategy in *Pachygrapsus marmoratus* (Decapoda: Grapsidae) from Mediterranean and Atlantic shores. *Marine Biology* 133, 429-435.

**Castiglioni D.S., Almeida A.O. e Bezerra L.E.A.** (2010) More common than reported: range extension, size–frequency and sex-ratio of *Uca (Minuca) victoriana* (Crustacea: Ocypodidae) in tropical mangroves, Brazil. *Marine Biodiversity Records* 3, 1-8.

**Cházaro-Oliveira S. e Rocha-Ramírez A.** (2007) Morphology of the *Pachygrapsus gracilis* (De Saussure, 1858) megalopa (Brachyura, Grapsidae) reared in the laboratory. *Crustaceana* 80(1), 19-30.

**Cházaro-Oliveira S., Rocha-Ramírez A. e Arrelano-Rodarte, P.** (2007) Transport of *Pachygrapsus gracilis* (De Saussure, 1858) megalopae from a lagoon system inlet in the southwestern gulf of Mexico. *Crustaceana* 80(8), 955-968.

**Coelho P.A., Ramos-Porto M.** (1980) Crustáceos decápodos da costa do Maranhão, Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 29(2), 135-138.

**Deudero S., Frau A., Cerda M. e Hampel H** (2005) Distribution and densities of the decapod crab *Percnon gibbesi*, an invasive Grapsidae, in western Mediterranean waters. *Marine Ecology Progress Series* 285, 151-158.

**Díaz-Cabrera E., Hernández-Miranda E., Hernández C.E. e Quiñones R.A.** (2012) Mesoscale  $\beta$  diversity and spatial nestedness of crustacean larvae in the coastal zone off central southern Chile: population and community implications. *ICES Journal of Marine Science* 69(3), 429-438.

**Diele K., Koch V., Abrunhosa F.A., Lima J.F. e Simith D.J.B.** (2010) The Brachyuran Crab Community of the Caeté Estuary, North Brazil: Species Richness, Zonation and Abundance. In Saint-Paul U. e Schneider H. *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil*. Springer: New York, pp. 251-261.

**Flores A.A.V. e Negreiros-Fransozo M.L.** (1999) Allometry of the second sexual characters of the shore crab *Pachygrapsus tranversus* (Gibbes. 1850) (Brachyura, Grapsidae). *Crustaceana* 72, 1052-1066.

**Flores A.A.V. e Paula J.** (2002) Population dynamics of the shore crab *Pachygrapsus marmoratus* (Brachyura: Grapsidae) in the central Portuguese coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82(2), 229-241.

**Frusher S., Giddins R.L. e Smith T.J.** (1994) Distribution and Abundance of Grapsid Crabs (Grapsidae) in a Mangrove Estuary: Effects of Sediment Characteristics, Salinity Tolerances, and Osmoregulatory Ability. *Australian Institute of Marine Science, PMB* 17(3), 647-654.

**Gerhart S. D. e Bert T.M.** (2008) Life-history Aspects of Stone Crabs (Genus *Menippe*): Size at Maturity, Growth, and Age. *Source. Journal of Crustacean Biology* 28(2), 252-261.

**Giarrizzo T. e Saint-Paul U.** (2008) Ontogenetic and seasonal shifts in the diet of the pemecou sea catfish *Sciades herzbergii* (Siluriformes: Ariidae), from a macrotidal mangrove creek in the Curuçá estuary, Northern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 56(2), 861-873.

**Hartnoll R.G.** (1965) Notes on the marine grapsid crabs of Jamaica. *Proceedings of the Linnean Society of London* 176(2), 113-147.

**Hartnoll R.G. e Bryant A.D. (1990)** Size-frequency distributions in decapod Crustacea - the quick, the dead, and the cast-offs. *Journal of Crustacean Biology* 10, 14-19.

**Hartnoll R.G.** (2006) Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia* 557, 31-40.

**Hines A.H.** (1986) Larval invertebrate workshop larval patterns in the life histories of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Bulletin of Marine Science* 39(2), 44-66.

**Hsueh P.W.** (1991) Seasonal Occurrence and Abundance of Brachyuran Larvae in a Coastal Embayment of Central California. *Journal of Crustacean Biology* 11(4), 546-552.

**Johnson P.T.J.** (2003) Biased sex ratios in filder crabs (Brachyura, Ocypodidae): a review and evaluation of the influence of sampling method, size class, and sex specific mortality. *Crustaceana* 76, 559-580.

**Jones M. B.** (1981) Effect of temperature, season, and stage of life cycle on salinity tolerance of the estuarine crab *Helzce crassa* Dana (Grapsidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 52, 271-282.

**Katrak G. e Dittmann S.** (2011) Site specific distribution of the mud shore crab *Helograpsus haswellianus* in temperate wetlands. *Wetlands Ecol Manage* 19, 433-448.

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

**Litulo C., Mahanjane Y. e Mantelatto F.L.M.** (2005) Population biology and breeding period of the sand-bubbler crab *Dotilla fenestrata* (Brachyura: Ocypodidae) from Southern Mozambique. *Aquatic Ecology* 39, 305-313.

**López M. S. e 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

**Madeira D., Narciso L., Cabral H.N., Diniz M.S. e Vinagre C.** (2012) Thermal tolerance of the crab *Pachygrapsus marmoratus*: intraspecific differences at a physiological (CTMax) and molecular level (Hsp70). *Cell Stress and Chaperones* 17, 707-716.

**Mantelatto F.L.M. e Fransozo, A.** (2000) Brachyuran community in Ubatuba Bay, northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Shellfish Research* 19(2), 701-709.

**Mantelatto F.L.M. e Barbosa L.R.** (2005) Population structure and relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda, Palaemonidae) from São Paulo State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 17(3), 245-255.

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

**Melo G.A.S.** (2008) The Brachyura (Decapoda) of Ilha Grande Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Nauplius* 16(1), 1-22.

**Menendez R.J.** (1987) Vertical zonation of the xanthid mud crabs *Panopeus obesus* and *Panopeus simpsoni* on oyster reefs. *Bulletin of Marine Science* 40(1), 73-77.

**Moraes B.C., Costa J.M.N., Costa A.C.L. e Costa M.H.** (2005) Variação espacial e temporal da precipitação no estado do Pará. *Acta Amazonica* 35(2), 207-214.

**Morgan S.G.** (1987) Adaptive significance of hatching rhythms and dispersal patterns of estuarine crab larvae: avoidance of physiological stress by larval export? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113, 71-78

**Navarrete S.A. e Castilla J.C.** (1990) Resource partitioning between intertidal predatory crabs: interference and refuge utilization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 143, 101-129.

**Oliveira D.B., Silva D.C. e Martinelli J.M.** (2012) Density of larval and adult forms of the burrowing crustaceans *Lepidophthalmus siriboia* (Callinassidae) and *Upogebia vasquezi* (Upogebiidae) in an Amazon estuary, northern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92(2), 295-303.

**Oliveira D.B., Silva D.C. e Martinelli-Lemos J.M.** (2013) Larval and adult density of the porcellanid crab *Petrolisthes armatus* (Anomura: Porcellanidae) in an Amazon estuary, northern Brazil. *Zoologia* 30(6), 592-600.

**Powers L.** (1977) *Crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico*. The University of Texas: Marine Science Institute, Texas.

**Rudnick D., Veldhuizen T., Tullis R., Culver C., Hieb K. e Tsukimura B.** (2005) A life history model for the San Francisco Estuary population of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsoidea). *Biological Invasions* 7, 333-350.

**Schubart C.D., Neigel J.E. e Felder D.L.** (2000) Molecular phylogeny of mud crabs (Brachyura:Panopeidae) from the northwestern Atlantic and the role of morphological stasis and convergence. *Marine biology* 137, 11-18.

**Schuh M. e Diesel R.** (1995) Breeding in a rockpool: Larvae of the semiterrestrial crab *Armases* [=Sesarma] *miersii* (Rathbun) (Decapoda: Grapsidae) develop in a highly variable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185, 109-129.

**Silva A.C., Souza Filho P.W.M. e Rodrigues S.W.P.** (2009b) Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Continental Shelf Research* 29, 619-623.

**Silva D.C. e Martinelli-Lemos J.M.** (2012) Species composition and abundance of the benthic community of *Axiidea* and *Gebiidea* (Crustacea: Decapoda) in the Marapanim Bay, Amazon estuary, northern Brazil. *Zoologia* 29(2), 144-158.

**Silva Z.S. e Oshiro L.M.Y.** (2002) Reproductive aspects of *Goniopsis cruentata* (atreille) (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) at the Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19(2): 914-92

**Souza G. D. e Fontoura N. F.** (1993) Estrutura Populacional e fecundidade de *Pachygrapsus gracilis* (Saussure, 1858) no molhe do Rio Tramandai, Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda, Grapsidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS* 52, 29-37.

**Souza A.S., Costa R.M. e Abrunhosa F.A.** (2013) Comparative morphology of the first zoea of twelve brachyuran species (Crustacea: Decapoda) from the Amazon region. *Zoologia* 30, 273-290.

**Sudha K. e Anilkumar G.** (1996) Seasonal growth and reproduction in a highly fecund brachyuran crab, *Metopograpsus messor* (Forsk.) (Grapsidae). *Hydrobiologia* 319, 15-21.

**Vázquez M.G., Bas C.C. e Spivak E.D.** (2011) Population structure of the intertidal crab *Cyrtograpsus altimanus* (Brachyura: Varunidae) in a northern Patagonia mussel bed. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92(2), 327-334.

**Vergamini F.G. e Mantelatto F.L.** (2008) Microdistribution of juveniles and adults of the mud crab *Panopeus americanus* (Brachyura, Panopeidae) in a remnant mangrove area in the southwest Atlantic. *Journal of Natural History* 42, 23–24.

**Viera R.R.R.** (2006) *Estudo do fluxo larval de braquiúros no transporte diferencial do canal de acesso ao estuário da Lagoa dos Patos*. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande do Sul, BRL.

**Vieira R.R.R. e Calazans D.K.** (2010) Chave ilustrada para identificação das zoés de Brachyura do estuário da Lagoa dos Patos (RS) e região costeira adjacente. *Biota Neotropica* 10(3), 431-437.

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

## CONCLUSÕES GERAIS E PERSPECTIVAS

A composição da assembléia de Brachyura no estuário de Marapanim é caracterizada pela grande abundância, porém baixa diversidade, obedecendo assim a um padrão largamente relatado para ambientes estuarinos. Apesar do registro de quatorze espécies, poucos táxons são responsáveis pela abundância da assembléia, como *Acantholobulus bermudensis*, *Hexapanopeus caribbaeus*, *Panopeus lacustris* e *Pachygrapsus gracilis*.

As zonas, perfis e porções estudados exerceram forte influência na estruturação da assembléia, visto a distinta composição, homogeneidade e abundância verificada em cada tratamento. A partir de então, constatou-se que as maiores salinidades, menor grau de perturbação humana e menor exposição à dessecação favoreceram a abundância da grande maioria das espécies. Já os períodos do ano foram distintos principalmente devido ao volume de chuvas, contudo, a composição não diferiu tanto entre estes quando comparado aos tratamentos de escala espacial.

Apesar da baixa abundância, os parâmetros populacionais de *P. gracilis* denotam a estabilidade da espécie no estuário, pois a proporção sexual não difere do esperado de 1:1, e a população apresenta distribuição normal e unimodal de largura da carapaça (LC) para ambos os sexos, sendo a entrada de jovens constante durante o ano. A espécie completa todo o seu ciclo de vida no estuário e ambas as fases exibem preferência pelas maiores salinidades, sendo que o adulto apresenta alta preferência pela porção superior do médiolitoral.

A grande abundância de Brachyura reflete o potencial do estuário de Marapanim como abrigo natural desta fauna, que por sua vez demonstra variadas estratégias ecológicas de adaptação ao ambiente. Este estudo fornece informações preliminares sobre a influência de alguns fatores no equilíbrio ecológico do ecossistema aquático, todavia, mais investigações são necessárias para a compreensão da região, do grupo em questão e das relações ecológicas existentes, para que além da conservação local haja também um eficiente modelo para comparação em larga escala em busca da compreensão de padrões de ocupação globais.

## REFERÊNCIAS (CAPÍTULO GERAL)

Ahyong, S.T., Lowry, J.K., Alonso, M., Bamber, R.N., Boxshall, G.A., Castro, P., Gerken, S., Karaman, G.S., Goy, J.W., Jones, D.S., Meland, K., Rogers, D.C., Svavarsson, J., 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. In: Zhang, Z-Q. (Ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa 3148, 165-191.

Alongi, D.M., 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. Revista de Biología Tropical 3, 85-100.

Anger, K., 1995. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 193, 119-145.

Barnes, H., Barnes, M., 1957. Resistance to Desiccation in Intertidal Barnacles. Science 126, 358.

Bell, E.C., 1995. Environmental and morphological influences on thal temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus papillatus* Kiitzing. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 191, 29-55.

Bertini, G., Fransozo, A., Melo, G.A.S., 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. Biodiversity and Conservation 13, 2185-2207.

Bohn, K., Richardson, C.A., Jenkins, S.R., 2013. The importance of larval supply, larval habitat selection and post-settlement mortality in determining intertidal adult abundance of the invasive gastropod *Crepidula fornicata*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 440, 132-140.

Boltovskoy, D., 1981. Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental y Métodos de Trabajo con el Zooplancton Marino. Inedep, Argentina, 936 pp.

Brown, A.C., McLachlan, A., 2002. Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environmental Conservation* 29, 62-77.

Brown, P.J., Taylor, R.B., 1999. Effects of trampling by humans on animals inhabiting coralline algal turf in the rocky intertidal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235, 45-53.

Castiglione, D.S., Oliveira, P.J.A., Silva, J.S., Coelho, P.A., 2011. Population dynamics of *Sesarma rectum* (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) in the Ariquindá River mangrove, north-east of Brazil. *Journal of the Marine Association of the United Kingdom* 91(7), 1395-1401.

Chambers, L.G., Osborne, T.Z., Reddy K.R., 2013. Effect of salinity-altering pulsing events on soil organic carbon loss along an intertidal wetland gradient: a laboratory experiment. *Biogeochemistry* 115, 363–383.

Christofoletti, R.A., Murakami, V.A., Oliveira, D.N., Barreto, R.E., Flores, A.A.V., 2010. Foraging by the omnivorous crab *Pachygrapsus transversus* affects the structure of assemblages on sub-tropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 420, 125-134.

Christofoletti, R.A., Takahashi, C.K., Oliveira, D.N., Flores, A.A.V., 2011. Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91, 961-967.

Commito, J.A., Celano, E.A., Celico, H.J., Como, S., Johnson, C.P., 2005. Mussels matter: postlarval dispersal dynamics altered by a spatially complex ecosystem engineer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 316, 133-147.

Connell, J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42, 710-723.

Connell, J.H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 169-192.

Coombes, E.G., Jones, A.P., Sutherland, W.J., 2008. The biodiversity implications of changes in coastal tourism due to climate change. *Environmental Conservation* 35(4), 319-330.

Coutinho, R., 1995. Avaliação crítica das causas da zonação dos organismos bentônicos em costões rochosos. *Oecologia brasiliensis* 1, 259-271.

Day, J.W., Crump, B.C., Kemp, W.M., Yáñez-Arancibia, 2012. *Estuarine Ecology*. 2ª edição, John Wiley and Sons, New York, 537 pp.

Díaz-Ferguson, E., Vargas-Zamora, J.A., 2001. Abundance of *Petrolisthes armatus* (Crustacea: Porcellanidae) on a tropical estuarine intertidal rocky beach, Gulf of Nicoya estuary, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 49(2), 97-101.

Elliott, M., McLusky, D.S., 2002. The need for definitions in understanding Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55, 815–827.

Giacomini, H.C., 2010. Modelos dinâmicos de assembléia. *Oecologia Australis* 14(2), 327-358.

Glaessner, M.F., 1960. The fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. *New Zealand Geological Survey*, 79 pp.

Javanshir, A., 2013. How Salinity changes in an intertidal zone may affect population dynamics of *Littorina scabra* (Linnaeus 1758) in Northern Coasts of Persian Gulf. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 13, 133-138.

Jones, M.B., 1981. Effect of temperature, season, and stage of life cycle on salinity tolerance of the estuarine crab *Helzce crassa* Dana (Grapsidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 52, 271-282.

Krumme, U., Keuthen, H., Barletta, M., Villwock, W., Saint-Paul, U., 2005. Contribution to the feeding ecology of the predatory wingfin anchovy *Pterengraulis atherinoides* (L.) in north Brazilian mangrove creeks. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 469-477.

Leite, L.G., Ciotti, A.M., Christofolletti, R.A., 2012. Abundance of biofilm on intertidal rocky shores: Can trampling by humans be a negative influence? *Marine Environmental Research* 79, 111-115.

Lejart, M., Hily C., 2011. Differential response of benthic macrofauna to the formation of novel oyster reefs (*Crassostrea gigas*, Thunberg) on soft and rocky substrate in the intertidal of the Bay of Brest, France. *Journal of Sea Research* 65(1), 84-93.

Levin, S.A., Paine, R.T., 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proc Proceedings Nature Academia Science* 71(7), 2744-2747.

Levinton, J.S., 1995. *Marine Biology: function, biodiversity, ecology*. New York: Oxford University Press. 420 pp.

Littler, M.M., Martz, D.R., Littler, D., 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. *Marine Ecology Progress Series* 11, 129-139.

Lopéz, 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.

Lowe-McConnell, R.H., 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, 382 pp.

May, R.M., 1988. How many species are there on earth? *Science* 247, 1441-49.

McLachlan, A., Brown, A., 2006. The ecology of sandy shores. Academic Press. Amsterdam 373 pp.

O'Connor, N.E., 2010. Shore exposure affects mussel population structure and mediates the effect of epibiotic algae on mussel survival in SW Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87(1), 83-91.

Pinoni, S.A., Michiels, M.S., López Mañanes, A.A., 2013. Phenotypic flexibility in response to environmental salinity in the euryhaline crab *Neohelice granulata* from the mudflat and the saltmarsh of a SW coastal lagoon. *Marine Biology* 160, 2647–2661.

Poloczanska, E.S., Smith, S., Fauconnet, L., Healy, J., Tibbetts, I.R., Burrows, M.T., Richardson, A.J., 2011. Little change in the distribution of rocky shore faunal communities on the Australian east coast after 50 years of rapid warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400, 145–154.

Potter, I.C., Chuwen, B.M., Hoeksema, S.D.C., Elliott, M., 2010. The concept of an estuary: A definition that incorporates systems which can become closed to the ocean and hypersaline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87, 497–500.

Rosa Filho, J.S.R., 2008. Invertebrados bentônicos da Plataforma Continental Norte Brasileira. *Piatam Oceano*. Disponível em: [www.piatamoceano.uff.br](http://www.piatamoceano.uff.br). Acesso em: 05 de setembro de 2011, 10p.

Roughgarden, J., Gaines, S., Possingham, H., 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241, 4460-4466.

Rudnick, D., Veldhuizen, T., Tullis, R., Culver, C., Hieb, K., Tsukimura, B., 2005. A life history model for the San Francisco Estuary population of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsoidea). *Biological Invasions* 7, 333-350.

Sarmiento, V.C., Barreto, A.F.S., Santos P.J.P., 2011. The response of meiofauna to human trampling on coral reefs. *Scientia Marina* 75(3), 559-570.

Shim, K.C., Koprivnikar, J., Mark R., 2013. Variable effects of increased temperature on a trematode parasite and its intertidal hosts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 439, 61–68.

Skinner, L.F., Coutinho, R., 2005. Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) Settlement. *Brazilian archives of biology and technology* 48, 109-113.

Snelgrove, P.V.R., 1998. The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. *Biodiversity and Conservation* 7, 1123-1132.

Souza, W., 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60, 1225- 1239.

Stafford, R., Davies, M.S., Williams, G.A., 2012. Misinterpreting the potential benefits of aggregation for reducing desiccation in the intertidal: a simple analogy. *Marine Ecology* 33, 512–515.

Studer, A., Poulin, R., 2012. Effects of salinity on an intertidal host–parasite system: Is the parasite more sensitive than its host? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 412, 110–116.

Thompson, R.C., Wilson, B.J., Tobin, M.L., Hill, A.S., Hawkins, S.J., 1996. Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202, 73-84.

Underwood, A.J., 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology* 250, 51-76.

Underwood, A.J., Denley, E.J., 1984. Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A. (Eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, New Jersey, 151–180 pp.

Wetthey, S.D., Woodin, S.A., 2008. Ecological hindcasting of biogeographic responses to climate change in the European intertidal zone. *Hydrobiologia* 606 (1), 139-151.

Wolansky, E., 2007. *Estuarine Ecohydrology*. Elsevier, New York, 157 pp.

Yamada, S.B., Boulding, E.G., 1996. The role of highly mobile crab predators in the intertidal zonation of their gastropod prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 204 (1–2), 59–83.

Yamada, K., Hori, M., Tanaka, Y., Hasegawa, N., Nakaoka, M., 2007. Temporal and spatial macrofaunal community changes along a salinity gradient in seagrass meadows of Akkeshi-ko estuary and Akkeshi Bay, northern Japan. *Hydrobiologia* 592, 345–358.

## COMPROVANTE DE SUBMISSÃO DE ARTIGO

Biodiversity and Conservation

 Editorial Manager  
 Role: Author    Username: nobrega@ufpa.br

HOME • LOGOUT • HELP • REGISTER • UPDATE MY INFORMATION • JOURNAL OVERVIEW  
MAIN MENU • CONTACT US • SUBMIT A MANUSCRIPT • INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

**Submissions Sent Back to Author Priscila Sousa Vilela Nóbrega, M.D.**

---

These submissions have been sent back to you. The 'View Letter' link allows you to see the letter associated with the returned submission.

The 'Edit Submission' link allows you to fix or alter your submission. Please use Edit Submission to make changes to the meta-data and to remove and upload new files that make up your submission.

The 'Remove Submission' link removes your submission from the system. Please use this ONLY if you would like to permanently remove this submission from the system.

---

Page: 1 of 1 (1 total submissions) Display 10 results per page.

Action	Title	Date Submission Began	Status Date	Current Status
<a href="#">Action Links</a>	Composition and spatial-temporal variation in the density of the Brachyura (Crustacea: Decapoda) in the rocky substrates of an Amazonian estuary	14 Jul 2014	16 Jul 2014	Sent Back to Author