



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

JOSÉ JONATHAS PEREIRA RODRIGUES DE LIRA

HISTÓRIA DE VIDA DO CARANGUEJO *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) EM  
UM MANGUEZAL DO NORDESTE BRASILEIRO

FORTALEZA  
2012

JOSÉ JONATHAS PEREIRA RODRIGUES DE LIRA

Dissertação submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientador: Prof. Dr. José Roberto Feitosa Silva

Co-orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Carla Ferreira Rezende

FORTALEZA  
2012

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

- 
- L745 Lira, José Jonathas Pereira Rodrigues de.  
História da vida do caranguejo *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) em um manguezal do nordeste brasileiro. / José Jonathas Pereira Rodrigues de Lira. – 2012.  
54 f. : il. color., enc. ; 30 cm.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos naturais, Fortaleza, 2012.  
Área de Concentração: Ecologia e Recursos Naturais.  
Orientação: Prof. Dr. José Roberto Feitosa Silva.  
Coorientação: Profa. Dra. Carla Ferreira Rezende
1. Caranguejo. 2. População biológica. 3. Maturidade fisiológica. I. Título.

JOSÉ JONATHAS PEREIRA RODRIGUES DE LIRA

Dissertação submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Avaliado em 27 de Fevereiro de 2012

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. José Roberto Feitosa Silva (orientador)  
Universidade Federal do Ceará  
Departamento de Biologia  
(Presidente da banca)

---

Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette  
Universidade Federal do Ceará  
Departamento de Biologia  
(Membro externo)

---

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup>. Eugenia Zandonà  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro  
Departamento de Ecologia  
(Membro externo)

---

Prof. Dr. Tiago Osório Ferreira  
Universidade Federal do Ceará  
Departamento de Solos  
(SUPLENTE)

*“Funny how time slips away”* – Willie Nelson

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Ceará, por fornecer as condições necessárias a minha formação. À coordenadora Profª Drª Francisca Soares de Araújo, por ter aberto e guiado com mão de ferro (quase que literalmente) o Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Aos professores do programa, pelos ensinamentos durante estes dois anos em Fortaleza. Mas, especialmente, ao Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto. Acredito que a figura dele foi quem mais me forçou a pensar no que eu estava fazendo.

À Fundação Cearense de apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pelo fornecimento da bolsa de estudo.

Ao meu orientador, Prof. Dr. José Roberto Feitosa Silva, pela paciência, ensinamentos e por ter me orientado por todo esse período. À minha co-orientadora Profª Drª Carla Ferreira Resende (“Tchesquinha”), pelo apoio, disponibilidade e preocupação com minha formação. Ao Prof. Dr. Rogério Parentoni Martins, pela disponibilidade em tirar dúvidas e pela preocupação em contribuir com o programa de pós. Espero que sua importância seja percebida pelas futuras crias, o que demorei para entender.

À minha família, especialmente as tias Marlene, Marluce e Cristina, minha mãe Mariuza e minha irmã Carla. Ao meu padrinho Antonio, figura admirável. Aos meus amigos, especialmente Thaysa, Diego, Luís e Karina. Aos amigos “cabeças chatas” Leonardo, Heideger, Ronaldo, Lilian, Carol... a todos eles. São muitos e eu cansei de tentar lembrar de todos... Aos colegas de laboratório, pelo ambiente de excelente convivência. Aos meus amigos do peito da minha turma, Ellen, Cintia, Bruno, Juliana, Déborah, Lilian e Thiago. Aprendi muito com vocês, e guardarei um carinho e apreço muito grande por todos. Pra sempre!

Ao prof. Dr. Thiago Osório, pela disponibilidade e empréstimo do material necessário à coleta do solo. À doutoranda Gislaine Marques, pela disponibilidade, amizade e simpatia. Diverti-me muito com você e sua “gangue do solo”. Serei eternamente grato.

Ao doutorando Leonardo “lady Gaga”, mais uma vez, e especialmente, por estar SEMPRE disponível a ajudar com minha pesquisa. Esse trabalho, e os frutos que dele virão, será seu também.

## RESUMO

A história de vida de um organismo envolve a interação entre manutenção, crescimento e reprodução. Essa teoria se propõe a explicar as variações nos aspectos populacionais de uma espécie em função das condições e recursos disponíveis no ambiente, sendo a base teórica para estudos relativos à dependência de densidade. A densidade é um fator regulador da dinâmica populacional por promover competição. O presente estudo se propõe a responder a seguinte questão: a densidade influencia o tamanho, a maturidade sexual e a proporção sexual em uma população do caranguejo *Goniopsis cruentata*? As condições ambientais influenciam os aspectos biológicos e potencializam os efeitos da densidade nesta espécie? Expedições de campo foram conduzidas, mensalmente, de janeiro a novembro de 2011, nos municípios de Aracati e Fortim, Ceará, Brasil. Os animais foram coletados manualmente em duas estações de coleta, Alfredo (A) e Caldeleiro (C), em uma área de 400m<sup>2</sup> para cada estação, durante 40 minutos. Os indivíduos foram sexados e mensurados quanto a sua largura de carapaça, comprimento do gonópodo nos machos e largura do abdômen nas fêmeas. Dez indivíduos de cada estação foram submetidos a processamento histológico para determinação do estágio de desenvolvimento gonadal. A densidade foi calculada pelo número de indivíduos por área (ind/m<sup>2</sup>) e correlacionada aos fatores abióticos: pluviosidade, pH e salinidade do solo. Os espécimes foram distribuídos em classes de tamanho, por estação e por sexo. Também foram calculadas a razão sexual e as maturidades morfológica e fisiológica. Os fatores abióticos de pluviosidade, pH e salinidade do solo foram mensurados e correlacionados à densidade de cada estação. A densidade da estação A foi maior que a da estação C, o que pode ocorrer em função da maior disponibilização de nutrientes nesta área, devido ao pH mais baixo que a estação C. A pluviosidade se correlacionou com a densidade em C, devido a esta estação apresentar topografia menos elevada, sofrendo maior influência do nível de água do rio. A salinidade do solo não apresentou diferenças entre as estações. O tamanho médio entre machos não variou entre as estações, ao contrário do que ocorreu em fêmeas, com tamanho médio maior na estação com mais densa. Em ambos os sexos, os tamanhos máximos maiores foram observados na estação com maior densidade, indicando menor mortalidade entre adultos e, assim, possibilitando retardo da maturidade nesta estação. A distribuição em classes de tamanho não divergiu entre as estações, mas apresentou uma tendência a ser bimodal na estação com maior densidade e unimodal na estação com densidade menor. Esse resultado pode indicar influência da densidade na distribuição em classes de tamanho. A maturidade sexual foi antecipada na estação com densidade menor e retardada na estação com densidade maior, como previsto pela teoria de história de vida. Essa tática pode ser resultado de taxas de mortalidade maiores entre juvenis na estação mais densa e maiores entre adultos na estação menos densa. A proporção sexual não diferiu entre as estações, mas houve tendência de maior proporção de machos na área com maior densidade, o que pode acarretar em maior competição entre machos pelas fêmeas. A maior proporção de fêmeas observada na área de densidade menor pode proporcionar uma limitação espermática. Os resultados obtidos para o caranguejo *Goniopsis cruentata* no presente estudo corroboram as previsões da teoria de história de vida: (1) em populações com densidade menor, a maturidade sexual é antecipada e os organismos alcançam tamanhos menores, e em densidade maior a maturidade é retardada com organismos atingindo tamanhos maiores; (2) A distribuição em classes de tamanho foi diferente entre as estações de coleta, indicando influência da densidade populacional.

Palavras-chave: densidade, maturidade, tamanho corporal.

## ABSTRACT

The life history traits of an organism are the result of trade-offs between maintenance, growth and reproduction. This theory aims to explain the variations in the population aspects of a given species in function of the conditions and available resources in the environment, being the theoretical basis for studies dealing on the dependence of density. The density is a factor regulating the population dynamics since it promotes the competition for resources and, thus, it influences the attributes of life history. The present study aims to answer the following questions: does density influence size and sexual maturity in a population of the crab *Goniopsis cruentata*? Do the environmental conditions influence the biological aspects and increase the density effects on this species? Field work was conducted from January to November 2011, in the Municipalities of Aracati and Fortim (Ceará, Brazil). The crabs were manually collected in two sampling stations, Alfredo and Caldeleiro, in an area of 400m<sup>2</sup> for each station, during 40 minutes. The individuals collected were sexed and measured at the carapace width, gonopod length (males) and abdomen width (females). Ten individuals from each station were submitted to a histological procedure to determine the stage of gonad development. Density was calculated as the number of individuals per area (ind/m<sup>2</sup>). The individuals collected were distributed in size classes, by station and by sex. Morphological and physiological maturities were also calculated. Abiotic factors such as rainfall, pH and salinity of the soil were measured and correlated to the density of each station. The density of the Alfredo station was higher than the Caldeleiro station one, which may occur due to the greater availability of nutrients at this area, due to the lower pH than the Caldeleiro station. The rainfall was correlated to the density at Caldeleiro, due to the fact that this station presented a lower topography, suffering a greater influence of the level of the river. The salinity of the soil did not show differences between the stations. Males mean size did not differ between the stations, contrary to what occurred in females, with larger mean size at the highest density local. In both sexes, the larger maximum sizes were observed in the station with higher density, showing lower mortality between adults and, thus, allowing a delay in maturation at this local. The size class distribution did not differ between the stations, but presented a tendency to be bimodal at the station with higher density and unimodal at the station with lower density. This result may indicate the influence of the density in the distribution by size classes. The sexual maturity was anticipated in the lowest density local and delayed in the highest density local, as predicted by the life history theory. This pattern may be a result of higher mortality rates in juveniles at the highest density local and higher mortality rates between adults at the less dense area. The larger proportion of females observed at the highest density area may provide a spermatoc limitation. Males, copulating with a higher number of females, do not have the capacity to produce spermatozooids to fertilize all of them. The results of the present study corroborate the predictions of the life history theory: (1) in populations with lower density, sexual maturity is anticipated and organisms attain smaller sizes, and in populations with higher density maturity is delayed and organisms attain larger sizes; (2) the distribution in size classes was different between the sampling areas, showing the influence of the population density.

Key words: density, maturity, body size.



## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 01	Exemplar do caranguejo <i>Goniopsis cruentata</i> do estuário do Rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.....	16
Figura 02	Localização das estações Caldeleiro (C) e Alfredo (A) e suas respectivas margens.....	19
Figura 03	Desenho esquemático do caranguejo <i>G. cruentata</i> evidenciando as medidas utilizadas nas análises morfológicas.....	20
Figura 04	Exemplar fêmea de <i>G. cruentata</i> com evidência do abdômen triangular, característica de indivíduos imaturos.....	23
Figura 05	Comparação entre as salinidades médias ( $\pm$ DP) das estações Caldeleiro e Alfredo.....	24
Figura 06	Comparação entre as salinidades médias ( $\pm$ DP) mensais das estações Caldeleiro e Alfredo, de Janeiro a Novembro de 2011.....	24
Figura 07	Comparação entre o pH médio ( $\pm$ DP) das estações Caldeleiro e Alfredo.....	25
Figura 08	Comparação do pH médio ( $\pm$ DP) das estações Caldeleiro e Alfredo, de Janeiro a Novembro de 2011.....	25
Figura 09	Variação mensal da pluviosidade de Janeiro a Novembro de 2011 na região das áreas de coleta, Caldeleiro e Alfredo.....	26
Figura 10	Comparação da densidade (ind/m <sup>2</sup> ) ( $\pm$ DP) entre as estações Caldeleiro e Alfredo.....	27
Figura 11	Comparação entre as densidades mensais (ind/m <sup>2</sup> ) ( $\pm$ DP) das estações Caldeleiro e Alfredo.....	27
Figura 12	Correlação entre a salinidade (‰) e a densidade populacional (ind/m <sup>2</sup> ) nas estações Caldeleiro e Alfredo, para o período de Janeiro a Novembro de 2011.....	28
Figura 13	Correlação entre o pH e a densidade populacional (ind/m <sup>2</sup> ) nas estações Caldeleiro e Alfredo, para o período de Janeiro a Novembro de 2011.....	28
Figura 14	Correlação entre a pluviosidade e a densidade populacional (ind/m <sup>2</sup> ) nas estações Caldeleiro e Alfredo, para o período de Janeiro a Novembro de 2011.....	28
Figura 15	Comparação da largura de carapaça ( $\pm$ DP) de machos entre as estações Caldeleiro e Alfredo.....	29

Figura 16	Comparação da largura de carapaça ( $\pm$ DP) de fêmeas entre as estações Caldeleiro e Alfredo.....	<b>30</b>
Figura 17	Comparação da largura de carapaça ( $\pm$ DP) entre machos e fêmeas na estação Caldeleiro.....	<b>30</b>
Figura 18	Comparação da largura de carapaça ( $\pm$ DP) entre machos e fêmeas na estação Alfredo.....	<b>30</b>
Figura 19	Distribuição dos Indivíduos capturados nas estações de coleta Caldeleiro e Alfredo.....	<b>31</b>
Figura 20	Distribuição em classes de tamanho nas estações Caldeleiro e Alfredo para machos (A) e fêmeas (B).....	<b>31</b>
Figura 21	Comparação da razão sexual média ( $\pm$ DP) entre as estações Caldeleiro e Alfredo.....	<b>32</b>
Figura 22	Regressão entre largura de carapaça (mm) e comprimento dos gonópodos (mm) em machos da estação Caldeleiro (A) e Alfredo (B).....	<b>32</b>
Figura 23	Regressão entre largura de carapaça (mm) e largura do abdômen (mm) em fêmeas da estação Caldeleiro (A) e Alfredo (B).....	<b>33</b>
Figura 24	Frequência relativa de indivíduos maduros em machos e fêmeas nas estações Caldeleiro (A) e Alfredo (B).....	<b>33</b>
Figura 25	Frequência relativa de indivíduos maduros em machos (A) e fêmeas (B) entre as estações de coleta.....	<b>34</b>
Figura 26	Fotomicrografia do testículo imaturo (A) e testículo maduro (B) em <i>Goniopsis cruentata</i> .....	<b>35</b>
Figura 27	Fotomicrografia do ovário imaturo (A), maduro em reorganização (B) e maduro organizado (C).....	<b>36</b>

## LISTA DE TABELAS

Tabela 01	Valores Mínimos, Máximos e médios ( $\pm$ DP) de densidade nas estações Caldeleiro e Alfredo.....	26
Tabela 02	Valores mínimos, máximos e médios de largura de carapaça (mm) em ambos os sexos nas estações de coleta, Caldeleiro e Alfredo.....	29
Tabela 03	Tamanho de maturidade morfológica e fisiológica em machos e fêmeas nas estações Caldeleiro e Alfredo.....	32

## SUMÁRIO

<b>1.</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>12</b>
<b>2.</b>	<b>ESPÉCIE MODELO.....</b>	<b>15</b>
<b>2.1</b>	<b>Diagnose e taxonomia.....</b>	<b>15</b>
<b>2.2</b>	<b>Distribuição geográfica.....</b>	<b>16</b>
<b>2.3</b>	<b>História de vida.....</b>	<b>16</b>
<b>3.</b>	<b>ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>17</b>
<b>3.1</b>	<b>Locais de Coleta.....</b>	<b>17</b>
<b>4.</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>19</b>
<b>4.1</b>	<b>Procedimentos em campo.....</b>	<b>19</b>
<b>4.2</b>	<b>Procedimentos em laboratório e análise de dados.....</b>	<b>19</b>
4.2.1	Fatores abióticos.....	19
4.2.2	Densidade.....	20
4.2.3	Maturidade sexual.....	20
4.2.3.1	Maturidade morfológica.....	20
4.2.3.1	Maturidade fisiológica.....	21
4.2.4	Tamanho individual e distribuição em classes de tamanho.....	22
<b>5.</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>23</b>
<b>5.1</b>	<b>Fatores abióticos.....</b>	<b>23</b>
<b>5.2</b>	<b>Densidade.....</b>	<b>26</b>
<b>5.5</b>	<b>Maturidade sexual.....</b>	<b>29</b>
<b>5.3</b>	<b>Tamanho individual e distribuição em classes de tamanho.....</b>	<b>35</b>
<b>6.</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>39</b>
<b>7.</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>45</b>
<b>8.</b>	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>46</b>

## 1. INTRODUÇÃO

A história de vida de um organismo envolve a interação entre manutenção, crescimento e reprodução (GADGIL; BOSSERT, 1970). Pode ser entendida como um conjunto de características evoluídas, as quais incluem adaptações comportamentais, anatômicas e fisiológicas e, desta forma, influenciando diretamente o sucesso reprodutivo de um organismo (RICKLEFS; WIKELSKI, 2002). Um dos objetivos da teoria de história de vida é tentar explicar quais estratégias são adotadas por um organismo em ambientes variáveis (PARTRIDGE; HARVEY, 1988), e por organismos de uma mesma espécie em ambientes diferentes.

A dependência de densidade representa um efeito emergente das mudanças nas interações entre os indivíduos de uma população e seus recursos alimentares, predadores e condições ambientais, as quais influenciam as taxas de sobrevivência e reprodução (OWEN-SMITH, 2006). O aumento no número de indivíduos em uma população acarreta em competição por recursos, caracterizando a dependência de densidade em uma população (ROSS, 2009), importante regulador da dinâmica populacional (CHAMAILLÉ-JAMES *et al.*, 2008; HASSELL, 1975; MASSOT *et al.*, 1992; SAETHER; ENGEN; MATHYSEN, 2002; SIBLY *et al.*, 2005). Assim, identificar os mecanismos pelos quais a densidade afeta os parâmetros demográficos é o interesse fundamental em estudos relativos à dinâmica de populações (FERRER; DONAZAR, 1996; FERRER; NEWTON; CASADO, 2008).

Diversos atributos de história de vida são sensíveis à densidade de uma população (BROOK; BRADSHAW, 2006; REED; SLADE, 2008; SIBLY, *et al.*, 2005), tais como taxas de mortalidade (CHAMAILLÉ-JAMES *et al.*, 2008; CLUTTON-BROCK *et al.*, 1987; REED; SLADE, *et al.*, 2008; VERMEIJ; SANDIN, 2008), esforço reprodutivo (GUNTON; KUNIN, 2009; OSTFELD; CANHAM, PUGH, 1993; YOCCOZ *et al.*, 2002), recrutamento (COULSON; GAILLARD; FESTA-BIANCHET, 2005; GAILLARD; FESTA-BIANCHET; YOCCOZ, 1998; HODGES; KREBS; SINCLAIR, 1999; REED; SLADE, *et al.*, 2008), tamanho da prole (BOTH, 1998; DHONDT; KEMPENAERS, ADRIAENSEN, 1992), tamanho individual (LOBÓN-CERVIÁ, 2010; PEACOR; PFISTER, 2006; WEINER *et al.*, 2001), estrutura etária/tamanho (JOHNSTON; POST, 2009) e maturidade sexual (JOHNSTON; POST, 2009; REZNICK; BRYANT; BASHEY, 2002). A densidade reduz a aptidão individual e altera o balanço das demandas conflitantes entre sobrevivência, crescimento e

reprodução (FESTA-BIANCHET; GAILLARD; JORGENSON, 1998; JOHNSTON; POST, 2009). Desta forma, a taxa de crescimento populacional é reduzida e o tamanho populacional regulado (CHAMAILLÉ-JAMES *et al.*, 2008; HASSEL, 1975; LANDE *et al.*, 2002; OWEN-SMITH, 2006; ROSS, 2009; SIBLY *et al.*, 2005).

De acordo com a teoria de história de vida, a maturidade é antecipada quando as taxas de mortalidade são maiores em adultos e retardada quando maiores entre juvenis (BERTSCHY; FOX, 1999; HAUGEN, 2000; JOHNSTON; POST, 2009). Em populações reguladas pela densidade, as taxas de mortalidade tendem a ser maiores entre juvenis em densidades altas e em densidades baixas maiores entre adultos (CLUTTON-BROCK; MAJOR; GUINNESS, 1985; CLUTTON-BROCK *et al.*, 1987; OWEN-SMITH, 1990). Assim, é esperado que a maturidade seja retardada em densidades maiores e antecipada em densidades menores (JOHNSTON; POST, 2009; REZNICK; BRYANT; BASHEY, 2002).

A idade de maturidade sexual está intrinsecamente relacionada às taxas de crescimento individual (BERTSCHY; FOX, 1999; FOX, 1994; HUTCHINGS, 1993; JOHNSTON; POST, 2009). Indivíduos que atingem a maturidade sexual em idades menores, tendem a apresentar taxas de crescimento maiores que indivíduos de reprodução tardia (FOX, 1994; HUTCHINGS, 1993; JOHNSTON; POST, 2009). Em densidades altas, a taxa de crescimento individual é comumente reduzida, enquanto que em densidades baixas tende a ser maior (ENGELHARD; HEINO, 2004; JENKINS, 1999; JOHNSTON; POST, 2009; KASPERSSON; HÖJESJÖ, 2009; LOBÓN-CERVIÁ, 2010; WALSH; REZNICK, 2008). Essas previsões corroboram a teoria de história de vida, com taxas de crescimento elevadas e maturidade antecipada em densidades baixas e taxas de crescimento baixas e maturidade retardada em populações com alta densidade (BERTSCHY; FOX, 1999; FOX, 1994; HUTCHINGS, 1993).

A taxa de crescimento individual apresenta correlação genética negativa com o tamanho máximo (STEARNS, 1989). Assim, indivíduos que reproduzem cedo apresentam tamanhos menores que os de reprodução tardia (BERTSCHY; FOX, 1999). Esse padrão pode acarretar em distribuição em classes de tamanho desviada para a esquerda, em densidade baixa, e desviada para a direita em densidade alta.

Além dos fatores dependentes de densidade, uma população também é regulada por fatores independentes de densidade (CHAMAILLÉ-JAMES *et al.*, 2008; HONE; CLUTTON-BROCK, 2007; LEKVE *et al.*, 2002; MASSOT *et al.*, 1992; REZNICK; BRYANT; BASHEY, 2002), os quais podem ser determinantes do tamanho e do

crescimento populacional (CHAMAILLÉ-JAMES *et al.*, 2008; OWEN-SMITH, 2006; SIBLY *et al.*, 2005). Os ambientes estuarinos estão sob forte influência dos ciclos de maré (COHEN *et al.*, 2004; HOGARTH, 2007; LITTLE, 2000). Isso acarreta em importantes alterações nas características abióticas destas regiões, e podem ser fatores importantes na história de vida de uma população (FLORES *et al.*, 2005; HATTORI, 2006).

A espécie *Goniopsis cruentata* é um caranguejo semi-terrestre típico de ecossistemas estuarinos, com baixa regulação osmótica (ZANDERS, 1978), o que pode limitar sua capacidade de adaptação.

O presente estudo se propõe a responder as seguintes questões: a densidade populacional está relacionada à maturidade sexual, ao tamanho individual e à distribuição etária *Goniopsis cruentata*? As condições ambientais influenciam os aspectos biológicos desta espécie? Como previsões se tem que:

- (1) A densidade populacional de *Goniopsis cruentata* está relacionada aos fatores abióticos;
- (2) A maturidade sexual é retardada em densidade alta e antecipada em densidade baixa;
- (3) A taxa de mortalidade em juvenis é maior em densidade alta do que em densidade baixa;
- (4) Os tamanhos individuais são menores em densidade baixa e maiores em densidade alta;
- (5) A distribuição em classes de tamanho é desviada para a esquerda em densidade baixa, e desviada para a direita em densidade alta.

## 2. ESPÉCIE MODELO

### 2.1 Diagnose e taxonomia

A espécie *Goniopsis cruentata* (Figura 01) é caracterizada por carapaça sub-quadrada, mais larga na região posterior e com lados um tanto curvados. A região branquial é mais elevada que as regiões cardíaca e intestinal. Margem anterolateral apresentando um único dente. Fronte com 4 lóbulos, sendo o par mediano um pouco mais largo que o lateral. O mero dos quelípodos possui muitas carenas, com margem interna expandida em larga lâmina com margens espinhosa ou dentada; a margem externa apresenta dentes menores. Carpo tuberculado com ângulo interno armado e com poucos dentículos. Face externa da palma com linhas de tubérculos espiniformes em cima e em baixo. Dedos com extremidades alargadas. Segunda pata mais longa. Meros de todas as patas apresentando forte dente na margem anterior. Espinhos dos dácilios muito fortes (MELO, 1996).

A classificação mais recente de caranguejos Brachyura classifica esta espécie dentro da superfamília Grapsoidea, família Grapsidae e subfamília Grapsinae Macleay, 1838 (NG *et al.*, 2008).



Figura 01. Exemplar do caranguejo *Goniopsis cruentata* do estuário do Rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.



## 2.2 Distribuição geográfica

A espécie *Goniopsis cruentata* se distribui em quase todo o Atlântico ocidental, sendo encontrada nas Bermudas, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Guianas e Brasil; No Brasil, é encontrada em Fernando de Noronha e Atol das Rocas, e com distribuição do Pará à Santa Catarina; no Atlântico oriental distribui-se de Senegal a Angola (MELO, 1996). De acordo com Abele & Kim (1989), esta espécie também se distribui na porção ocidental do Panamá, oceano Pacífico.

## 2.3 História de vida

*Goniopsis cruentata* é um caranguejo semi-terrestre que se locomove pelo substrato, acima do nível da maré, em buracos, escala árvores (COBO; FRANSOZO, 2005) e são extremamente ágeis. Esta espécie ocupa praticamente todos os microhabitats em um ecossistema de manguezal (COBO; FRANSOZO, 2003), desde praias lodosas, braços de mar ou estuários, do supralitoral à zona de entremarés (MELO, 1996). Esta é uma espécie onívora, se alimentando de folhas presentes no substrato, algas filamentosas aderidas às raízes do mangue e predando jovens de outras espécies de caranguejo, como *Ucides cordatus* (observação pessoal).

A espécie apresenta comportamento de corte no qual as quelas apresentam movimento circular (HARTNOLL, 1969; WARNER, 1970). A cópula ocorre na fase de intermuda (carapaça rígida). O opérculo, presente no poro genital feminino, é descalcificado e, assim, o macho pode inserir o gonópodo, órgão sexual masculino, ocorrendo liberação de espermatozóides que serão armazenados em uma estrutura chamada de espermateca (ADIYODI, 1988). Após a fecundação, os ovos são formados e incubados no abdômen da fêmea. Ao final do período de desenvolvimento dos ovos, quando o vitelo foi totalmente consumido, a fêmea os libera na água do rio, onde ocorre o desenvolvimento larval (ADIYODI, 1988).

Essa espécie habita regiões com água salobra (estuarinas), mas apresentam regulação iônica limitada (ZANDERS, 1978).

Apesar de caranguejos serem potencialmente presas de aves, como espécies de *Uca* spp. (RIBEIRO *et al.*, 2003), nenhum evento de predação foi observado em *G. cruentata*. Não existem dados na literatura que abordem predação nesta espécie.

### 3. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzindo em dois pontos de coleta no estuário do rio Jaguaribe, entre os municípios de Fortim e Aracati, Ceará, Brasil. Estas áreas foram selecionadas em função do nível de influência da vazão do rio, sendo o ponto Caldeleiro com maior e o ponto Alfredo com menor influência dos ciclos de maré.

A bacia hidrográfica do rio Jaguaribe está compreendida entre as coordenadas de 4°30' e 7°45'S e 37°30' e 41°00'O, com uma área total de 75.669 km<sup>2</sup>. Sua maior porção está localizada em território cearense, com uma pequena parcela se estendendo ao sul para o estado de Pernambuco (IBGE, 1999). Quatro tipos climáticos são identificados: úmido, subúmido, semi-árido e árido, com três tipos de transição: úmido a subúmido, subúmido á semiárido e semi-árido a árido, sendo 60% da bacia sob clima semi-árido (IBGE, 1999).

#### 3.1 Locais de Coleta

Ponto I – Caldeleiro (04° 28' 47''S / 37° 46' 39.7''W) (Figura 02)

O ponto I está localizado às margens do rio Jaguaribe. É um ponto com topografia menos elevada que o Alfredo, sofrendo maior influência com as oscilações de maré. A cobertura vegetal é densa, com árvores de aproximadamente 10m de altura. A vegetação é caracterizada pelas espécies *Avicennia germinans* (L.) (mangue-preto), *Laguncularia racemosa* C. F. Gaertn (mangue-branco), *Rhizophora mangle* L. (mangue-vermelho) e *Conocarpus erecta* L. (mangue ratinho). Neste ponto se encontram diversas espécies de caranguejo, destacando-se *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803), *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837), *Uca maracoani* (Latreille, 1802-1803) e *Uca* spp (observação pessoal).

Ponto II – Mangue do Alfredo (04° 29' 3.2''S / 37° 46' 12.1''W) (Figura 02)

O ponto II não apresenta ligação direta com o rio Jaguaribe, sendo menos influenciado pelos ciclos de maré em relação ao ponto I, apresentando alto nível de ação antrópica. Nessa área há a prática de corte da vegetação para utilização em embarcações de pesca e construção de cercas. Fazendas de camarão estão distribuídas nas

proximidades desta área de coleta. A cobertura vegetal é densa, com árvores de aproximadamente 8 a 10m de altura. As espécies vegetais encontradas são as mesmas da estação I. Os caranguejos das espécies *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) e *Uca spp.* são os mais abundantes nessa estação (observação pessoal).

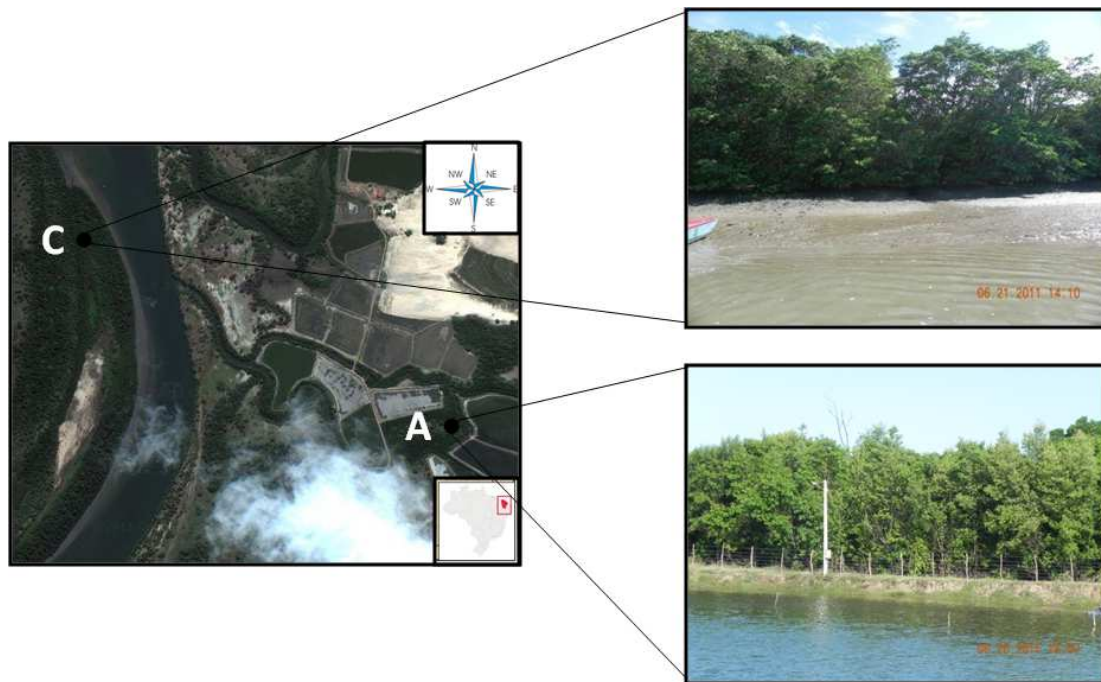


Figura 02. Localização dos locais de coleta, Caldeleiro (C) e Alfredo (A) e suas respectivas margens. A margem do Caldeleiro demonstra o curso principal do rio Jaguaribe, enquanto a margem do Alfredo evidencia a presença de fazenda de camarão em seu entorno. Mapa: [www.google.com.br](http://www.google.com.br). Fotos: José Jonathas Pereira.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1 Procedimentos em campo

Expedições de campo foram conduzidas mensalmente nos dois pontos de coleta, de Janeiro a Novembro de 2011. Uma área de 400m<sup>2</sup> (20m x 20m) foi determinada em cada ponto de coleta. Em cada uma destas áreas, os caranguejos foram coletados manualmente com esforço de captura de dois catadores por 40 minutos. Os indivíduos capturados foram armazenados vivos em recipiente plástico para identificação do sexo e obtenção das medidas morfométricas de largura de carapaça (lc), comprimento dos gonópodos em machos e largura do abdômen em fêmeas (Figura 03A-C). Posteriormente, dez indivíduos de cada estação, cinco machos e cinco fêmeas, foram selecionados e levados ao laboratório para dissecação, análise das gônadas e mensuração das medidas morfométricas citadas acima. Os demais foram devolvidos ao ambiente.

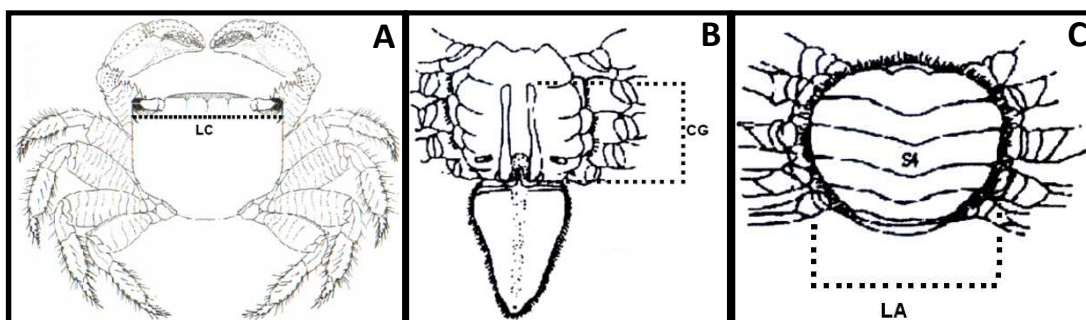


Figura 03. Desenho esquemático do caranguejo *G. cruentata* evidenciando as medidas utilizadas nas análises morfométricas: (A) largura de carapaça, (B) comprimento do gonópodo e (C) largura do abdômen. Modificado de Garcia (2003).

### 4.2 Procedimentos em laboratório e análise de dados

#### 4.2.1 Fatores abióticos

Os dados pluviométricos foram concedidos pela Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos – FUNCEME, com base na estação pluviométrica Aracati, localizada na cidade de Aracati-CE. O teste de Análise de Variância (ANOVA) foi utilizado para avaliar a diferença de pluviosidade entre os meses estudo.

Amostras de solo foram coletadas com tubos de policarbonato (0.05 m de diâmetro interno e 0.5 de comprimento) acoplados a um amostrador de sedimentos (Cole Parmer Instrument). Três amostras de cada ponto de coleta, em cada mês, foram retiradas de cada local de coleta, com tubos fechados hermeticamente, refrigerados em caixa de isopor e conduzidos, em posição vertical, ao laboratório. No laboratório de Microbiologia da Universidade Federal do Ceará, a camada superficial de 10 cm foi definida e congelada para posterior obtenção do pH (potencial hidrogeniônico), por meio de eletrodo de vidro da marca HANNA, e da salinidade, através de refratômetro.

Uma porção de 30g de cada amostra foi pesada em balança digital com precisão de 0.01g para centrifugação a 5000 RPM durante cinco minutos, na qual a porção líquida foi separada da seca. A porção líquida foi utilizada para determinação da salinidade através de um refratômetro da marca HANNA (ARAÚJO-JÚNIOR, 2010).

Uma Análise de variância fatorial (ANOVA) foi utilizada para avaliar a diferença de pH e salinidade do solo em cada estação, entre estações e para a interação mês\*estação. Os testes foram aplicados no programa Statistica 7.0, com nível de significância de 5%.

#### 4.2.2 Densidade

A densidade populacional total e as densidades mensais foram obtidas pela relação entre o número de indivíduos capturados e a área total (ind/m<sup>2</sup>). A normalidade dos dados foi avaliada pelo teste de Komolgorov-Smirnov. A densidade média foi comparada entre as estações pelo teste-t de Student. A densidade em cada estação foi correlacionada aos fatores abióticos salinidade e pH do solo e pluviosidade pelo teste de correlação de Pearson. Os testes estatísticos foram aplicados no programa Statistica 7.0, com nível de significância de 5%.

#### 4.2.3 Maturidade sexual

##### 4.2.3.1 Maturidade morfológica

As medidas de largura de carapaça (variável independente), e de comprimento dos gonópodos em machos e largura do abdomen em fêmeas (variáveis dependentes), foram submetidas à transformação logarítmica ( $\log Y = \log a + b \cdot \log X$ ) da função  $Y =$

$a.X^b$ , onde “ $b$ ” representa a inclinação da reta de regressão e “ $a$ ” o intercepto da equação, o valor de “ $Y$ ” quando “ $X$ ” é igual a zero; “ $X$ ” representa a variável independente e “ $Y$ ” a variável dependente. O ponto de inflexão da regressão foi determinado utilizando-se o programa REGRANS. Neste ponto, o padrão da relação alométrica se altera (PRALON; NEGREIROS-FRANSOZO, 2008) e distingue a distribuição dos pontos de indivíduos maduros e imaturos, à direita e à esquerda, respectivamente.

#### 4.2.3.2 Maturidade fisiológica

Os indivíduos foram crioanestesiados, dissecados e o sistema reprodutor retirado e submetido a processamento histológico de acordo com Sousa (2008) e Garcia (2003). O procedimento adotado seguiu a seguinte rotina histológica: (1) fixação do material biológico em solução de Davidson, (2) desidratação em série alcoólica crescente, (3) diafanização, (4) impregnação e (5) inclusão em parafina. Posteriormente, (6) o material biológico foi seccionado a  $5\mu\text{m}$ , através de micrótomo manual, (7) com as secções coradas em Tricômico de Gomori e Hematoxilina. Nos casos em que a gônada não foi observada, foram realizados três cortes seriados da região contendo o hepatopâncreas para possível visualização do órgão sexual. As lâminas obtidas foram analisadas sob microscópio óptico. Em machos, a presença de espermátóforo no vaso deferente caracterizou o estágio maduro e sua ausência o estágio imaturo. Em fêmeas, a ocorrência de acúmulo de vitelo nos oócitos determinou o caráter maduro, enquanto sua ausência o caráter imaturo. Quando a gônada não foi visualizada ou o abdômen se apresentava selado e/ou em formato triangular (Figura 04), a fêmea foi caracterizada como imatura. No estágio maduro, a fêmea apresenta abdômen arredondado, com maior área, uma vez que é destinado à incubação dos ovos.

A porcentagem de indivíduos maduros em cada classe de tamanho foi ajustada a um modelo dose resposta (complementar log-log) para a determinação do tamanho em que metade dos indivíduos da população é capaz de se reproduzir ( $L_{50}$ ). Este tamanho foi considerado como o tamanho de maturidade sexual fisiológica. Este procedimento foi realizado no programa GraphPad Prism 4, com nível de significância de 5%.



Figura 04. Exemplar fêmea de *G. cruentata*. Evidenciação do abdômen triangular, característica de indivíduos imaturos.

#### 4.2.4 Tamanho individual e distribuição em classes de tamanho

A normalidade da distribuição das medidas de tamanho individual e das classes de tamanho foi avaliada pelo teste de Komolgorov-Smirnov. O tamanho foi comparado entres os sexos em cada estação, e entre estações em machos e fêmeas, pelo teste-t de Student.

Os exemplares capturados foram distribuídos em oito classes de tamanho, com e sem distinção de sexo, com intervalo de classe de 5mm, de acordo com metodologia adaptada de Sturges (1926). O teste de Komolgorov-Smirnov foi utilizado para avaliar se o nível de desvio da distribuição, e para comparar as distribuições entre os sexos em cada estação e entre estações em cada sexo. Os testes estatísticos foram aplicados no programa Statistica 7.0, com nível de significância de 5%.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Fatores abióticos

A pluviosidade diferiu entre os meses de estudo ( $F_{8, 229} = 3.89$ ,  $p = 0.0002$ ), evidenciando os períodos de chuva, de Janeiro a Maio, e de seca, de Junho a Outubro (Figura 05). Os dados pluviométricos para Setembro e Novembro não estavam disponíveis no site da FUNCEME.

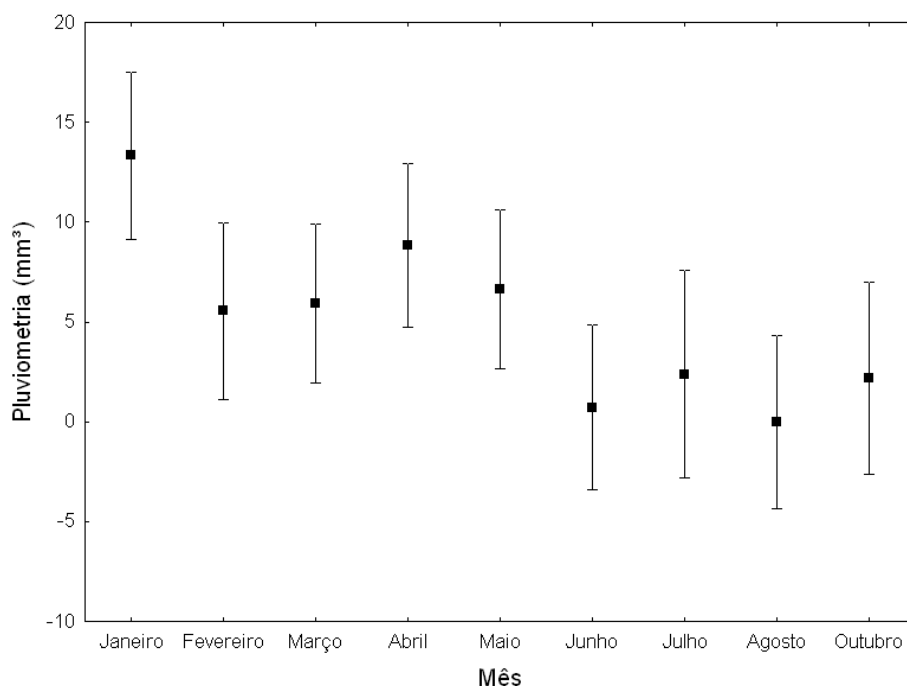


Figura 05. Variação mensal da pluviosidade para o período de Janeiro a Novembro de 2011 na área dos locais de coleta, Caldeirão e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (■) indica os valores mensais médios e as barras de variação o intervalo de 95% de confiança.

A salinidade não diferiu entre estações ( $F_{1, 44} = 2.95$ ,  $p = 0.09$ ) (Figura 06), e para a interação mês\*estação ( $F_{10, 44} = 0.81$ ,  $p = 0.62$ ), apresentando diferença apenas entre meses em cada estação ( $F_{10, 44} = 49.13$ ,  $p < 0.0001$ ) (Figura 07).

O pH diferiu entre estações ( $F_{1, 44} = 66.32$ ,  $p < 0.001$ ) (Figura 08), entre meses em cada estação ( $F_{10, 44} = 21.30$ ,  $p < 0.001$ ) e na interação entre mês\*estação ( $F_{10, 44} = 13.09$ ,  $p < 0.001$ ) (Figura 09).



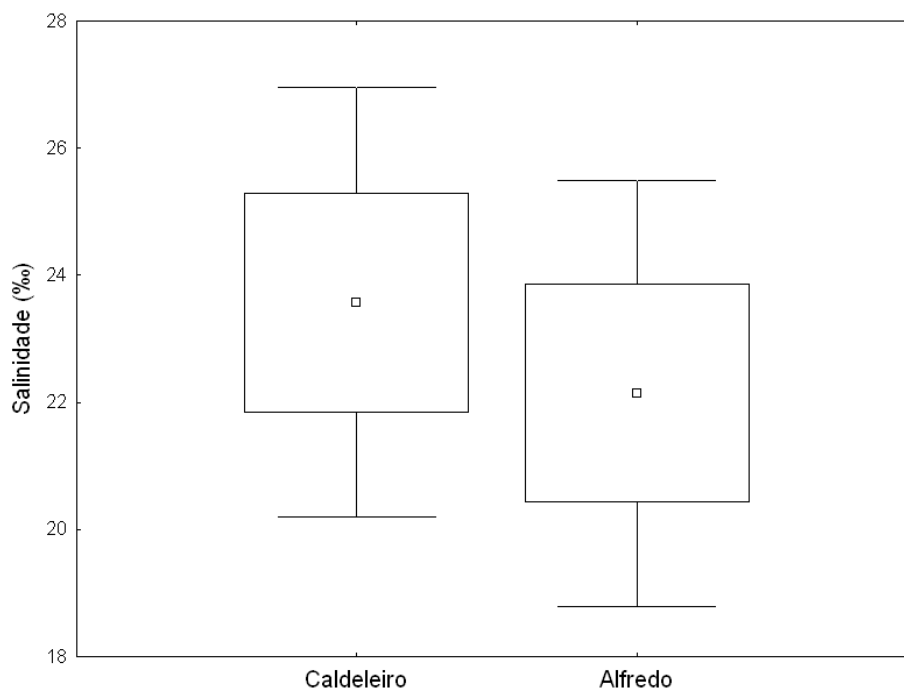


Figura 06. Comparação dos valores de salinidade entre os dois pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (□) indica o valor médio, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.

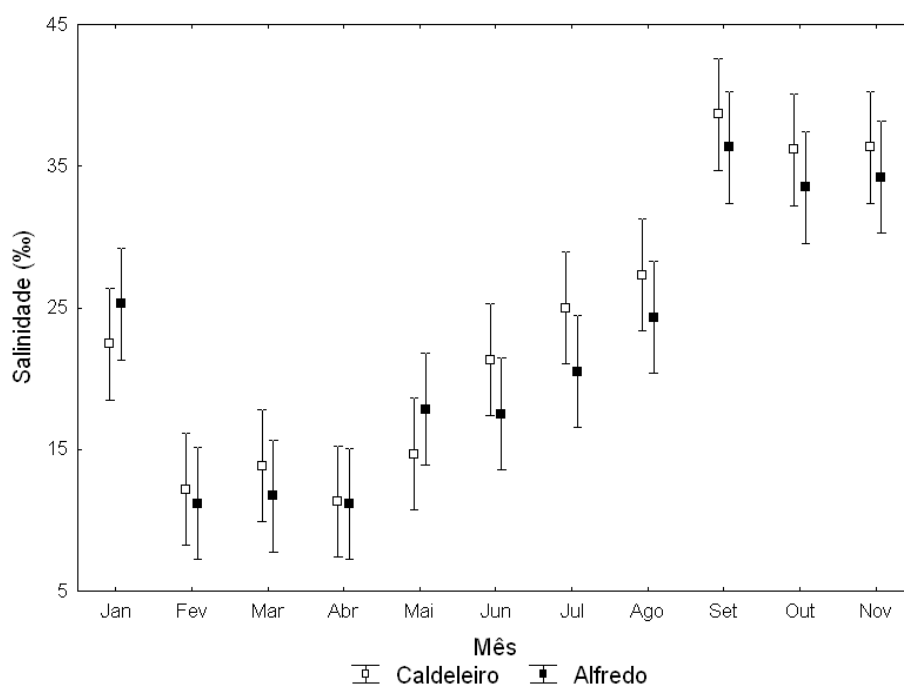


Figura 07. Comparação entre as salinidades médias mensais, de Janeiro a Novembro de 2011, para os dois pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. Os pontos centrais, (□) e (■), para o Caldeleiro e o Alfredo, respectivamente, a média, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.



Figura 08. Comparação entre os valores médios de pH entre os dois pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central ( $\square$ ) indica a média, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.

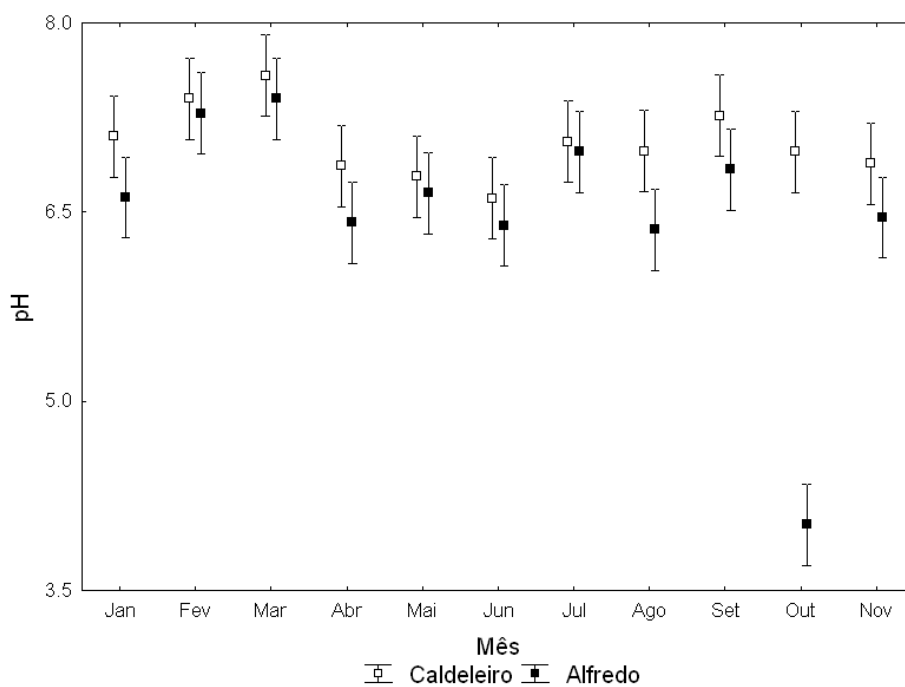


Figura 09. Comparação entre os valores médios mensais de pH, de Janeiro a Novembro de 2011, para os dois pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. Os pontos centrais, ( $\square$ ) e ( $\blacksquare$ ), para o Caldeleiro e o Alfredo, respectivamente, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.

## 5.2 Densidade

Foram coletados 335 indivíduos no Caldeleiro (164 machos e 171 fêmeas), e 466 indivíduos no Alfredo (245 machos e 221 fêmeas). A densidade foi maior no Alfredo ( $0.106 \pm 0.21$ ) que no Caldeleiro ( $0.0756 \pm 0.23$ ) ( $F_{1, 20} = 10.8$ ,  $p = 0.0037$ ) (Figura 10). As densidades mínimas foram maiores no Alfredo, com densidades máximas semelhantes (Tabela 01). A densidade do Alfredo se manteve maior que a do Caldeleiro ao de Fevereiro a Novembro de 2011, o inverso apenas ocorrendo em Janeiro (Figura 11).

Tabela 01. *Goniopsis cruentata*. Valores Mínimos, Máximos e médios ( $\pm$ DP) da densidade das populações capturadas nos pontos Caldeleiro e Alfredo, de Janeiro a Novembro de 2011, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

	Caldeleiro	Alfredo
Densidade (ind/m <sup>2</sup> )		
Mínima	0.018	0.033
Máxima	0.078	0.075
Média ( $\pm$ DP)	$0.075 \pm 0.23$	$0.10 \pm 0.21$

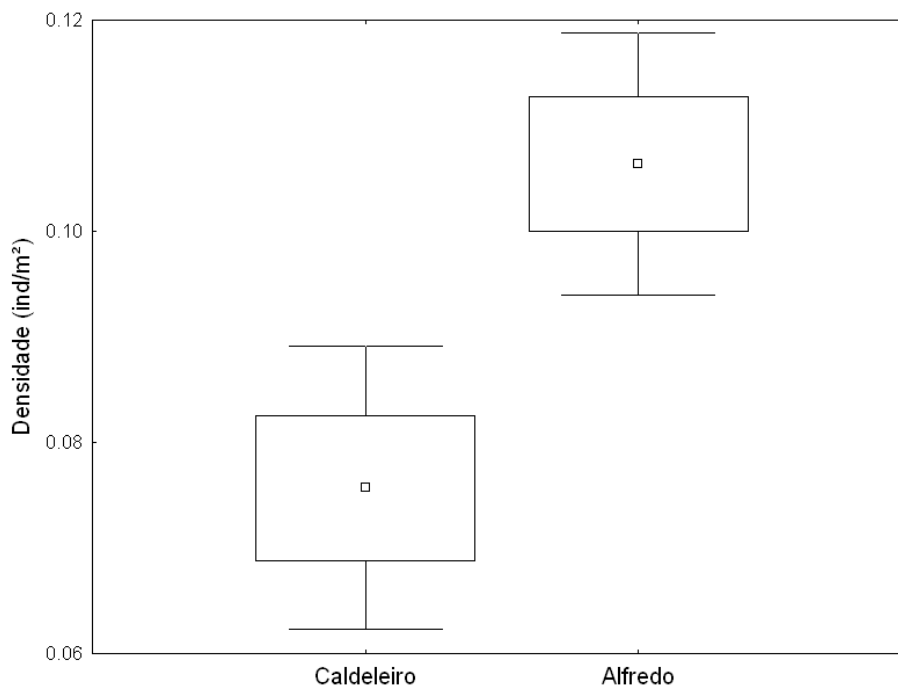


Figura 10. *Goniopsis cruentata*. Comparação da densidade (ind/m<sup>2</sup>) entre as populações capturadas no Caldeleiro e no Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (■) indica a densidade média e as barras de variação o intervalo de 95% de confiança.

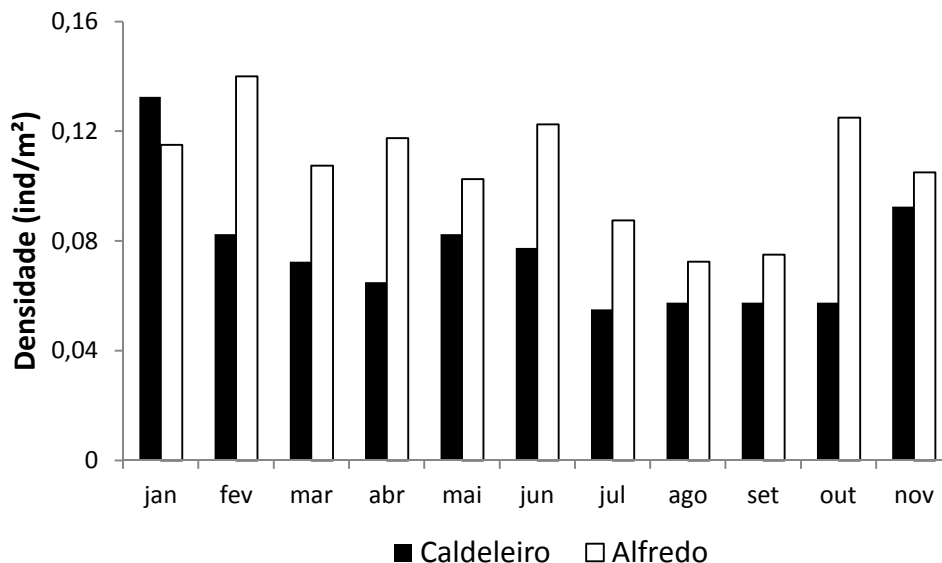


Figura 11. *Goniopsis cruentata*. Variação da densidade (ind/m<sup>2</sup>) nos pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, de Janeiro a Novembro de 2011, no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

A densidade populacional em ambos os locais de coleta não apresentou correlação com nenhum dos fatores abióticos analisados, salinidade (figura 12), pH (figura 13) e pluviosidade (figura 14). Essa análise foi realizada sem contabilizar a pluviosidade de Janeiro, uma vez que este valor determinou, sobretudo, uma correlação positiva observada previamente.

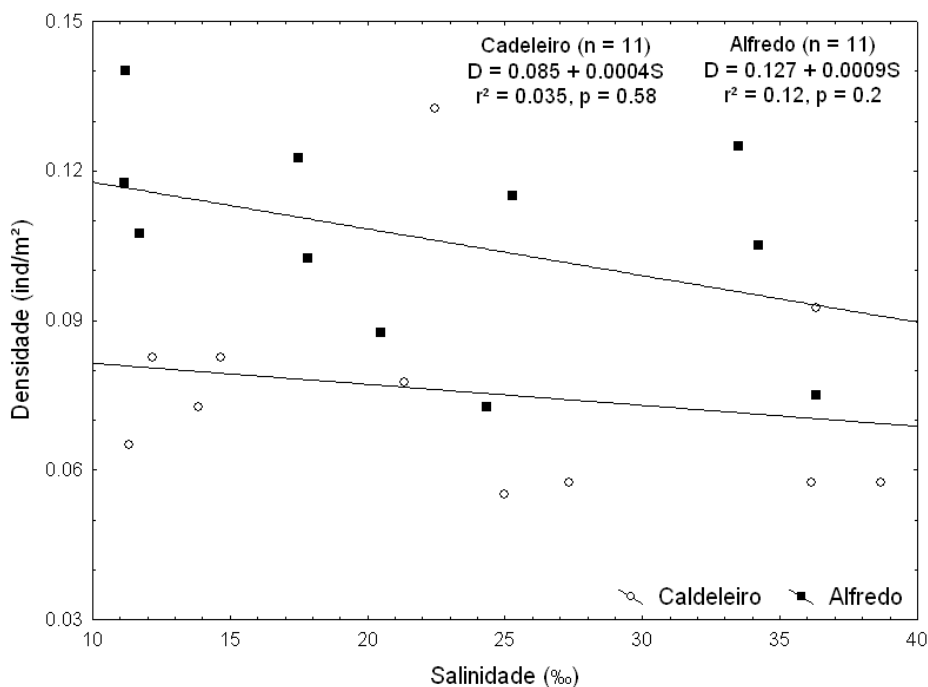


Figura 12. Correlação entre salinidade (‰) e densidade populacional (ind/m<sup>2</sup>) nos locais de coleta, Caldeleiro e Alfredo, para o período de Janeiro a Novembro de 2011, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. Nas equações: D = densidade, S = salinidade, r<sup>2</sup> = coeficiente de determinação.

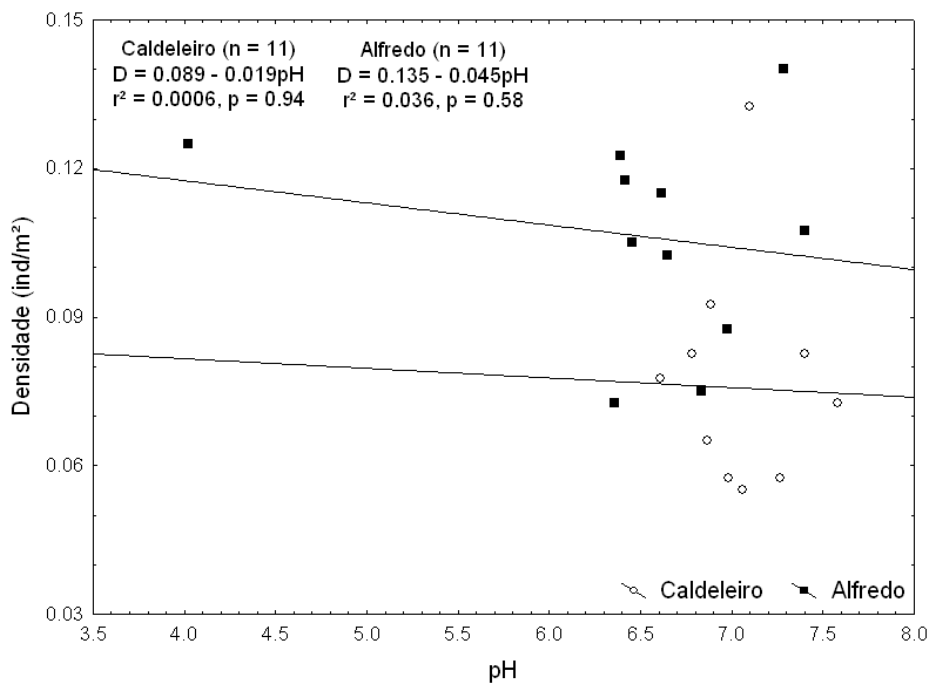


Figura 13. Correlação entre o pH e a densidade populacional (ind/m<sup>2</sup>) nas estações Caldeleiro e Alfredo, para o período de Janeiro a Novembro de 2011, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. Nas equações: D = densidade,  $r^2$  = coeficiente de determinação.

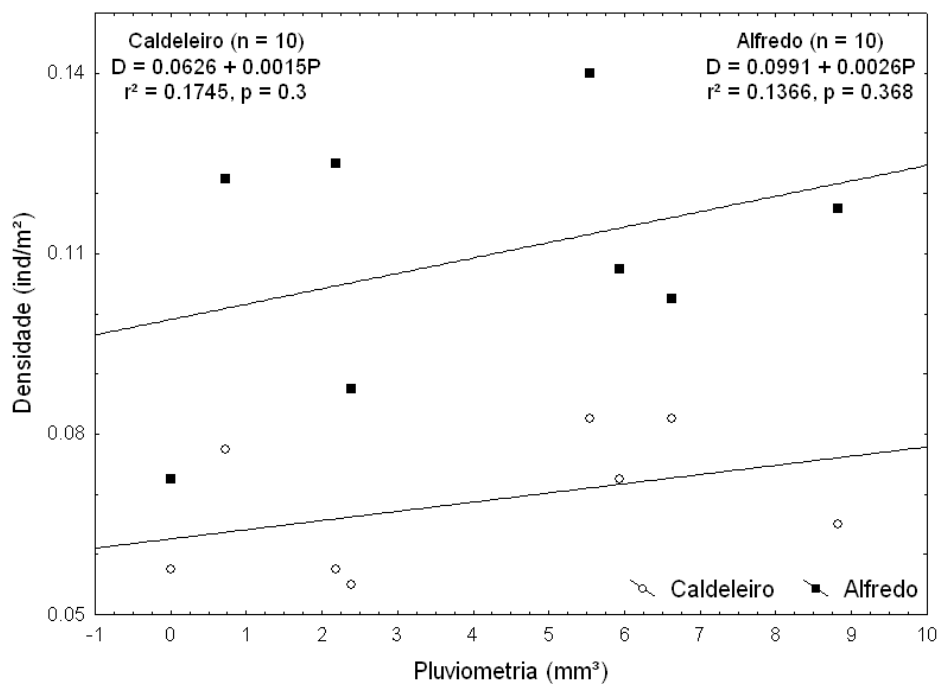


Figura 14. Correlação entre a pluviosidade e a densidade populacional (ind/m<sup>2</sup>) nas estações Caldeleiro e Alfredo, para o período de Janeiro a Novembro de 2011, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. Nas equações: D = densidade, P = pluviosidade,  $r^2$  = coeficiente de determinação.

## 5.5 Maturidade sexual

O tamanho de maturidade sexual morfológica diferiu entre os sexos e entre estações, sendo antecipada na estação Caldeleiro e retardada na estação Alfredo (tabela 02). As retas de regressão entre largura da carapaça e comprimento do gonópodo em machos, e largura do abdômen em fêmeas, para os indivíduos imaturos e maduros são apresentados nas figuras 15 e 16, respectivamente.

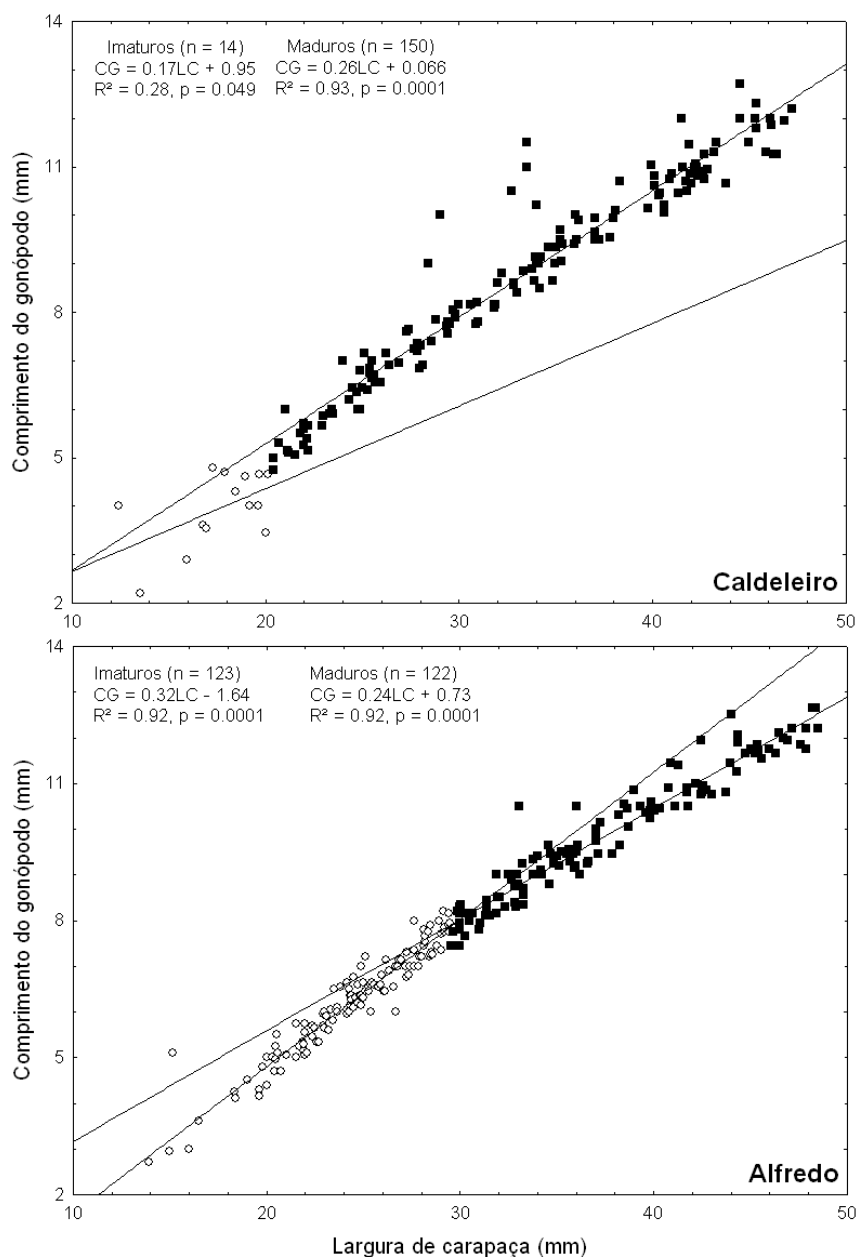


Figura 15. *Goniopsis cruentata*. Regressão linear entre largura de carapaça (mm) e comprimento do gonópodo (mm) de machos capturados nos pontos de coleta Caldeleiro (densidade menor) e Alfredo (densidade maior), no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto de encontro entre os indivíduos imaturos (°) e os maduros (■) evidencia o ponto de inflexão.

Tabela 02. *Goniopsis cruentata*. Largura de carapaça (mm) de alcance da maturidade sexual morfológica e fisiológica em machos e fêmeas, nos dois pontos de coleta, Caldeleiro (menor densidade) e Alfredo (maior densidade), no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

	Machos		Fêmeas	
	Morfológica	Fisiológica	Morfológica	Fisiológica
Caldeleiro	20.39	23.99	23.97	29.5
Alfredo	29.52	24.55	29.59	30.01

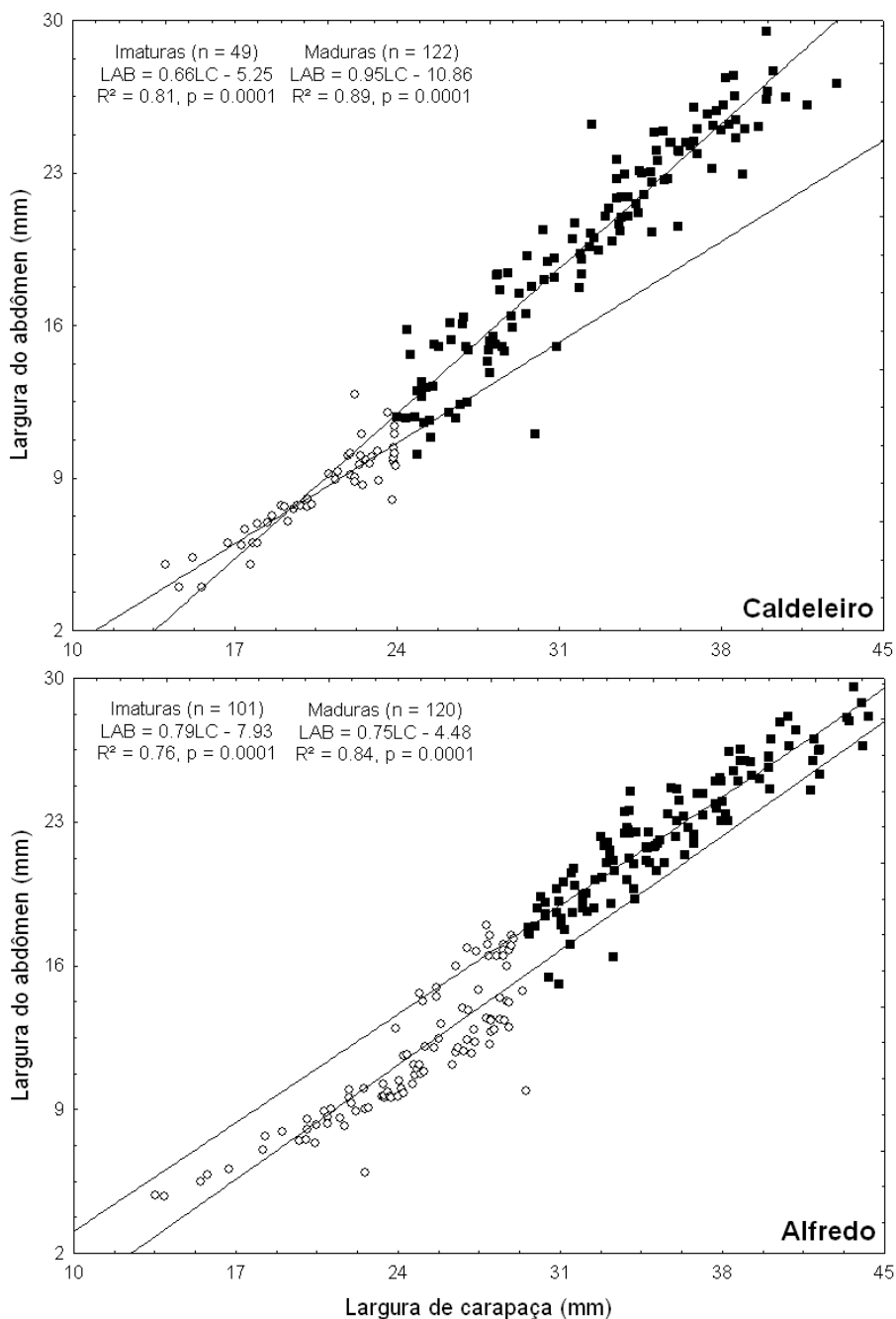


Figura 16. *Goniopsis cruentata*. Regressão linear entre largura de carapaça (mm) e largura do abdômen (mm) de fêmeas capturadas nos pontos de coleta Caldeleiro (densidade menor) e Alfredo (densidade maior), no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto de encontro entre os indivíduos imaturos (°) e os maduros (■) evidencia o ponto de inflexão.

Em machos, a maturidade fisiológica foi alcançada em tamanho menor no Caldeleiro do que no Alfredo ( $F_{1, 16} = 61.63$ ,  $p = 0.0001$ ), enquanto fêmeas não apresentaram diferença de maturidade entre os pontos de coleta ( $F_{1, 15} = 2.06$ ,  $p = 0.17$ ) (Figura 17). Os machos alcançaram a maturidade sexual fisiológica em tamanho menor que fêmeas no Caldeleiro ( $F_{1, 15} = 12.6$ ,  $p = 0.003$ ) e no Alfredo ( $F_{1, 15} = 200.4$ ,  $p = 0.0001$ ) (Figura 18).

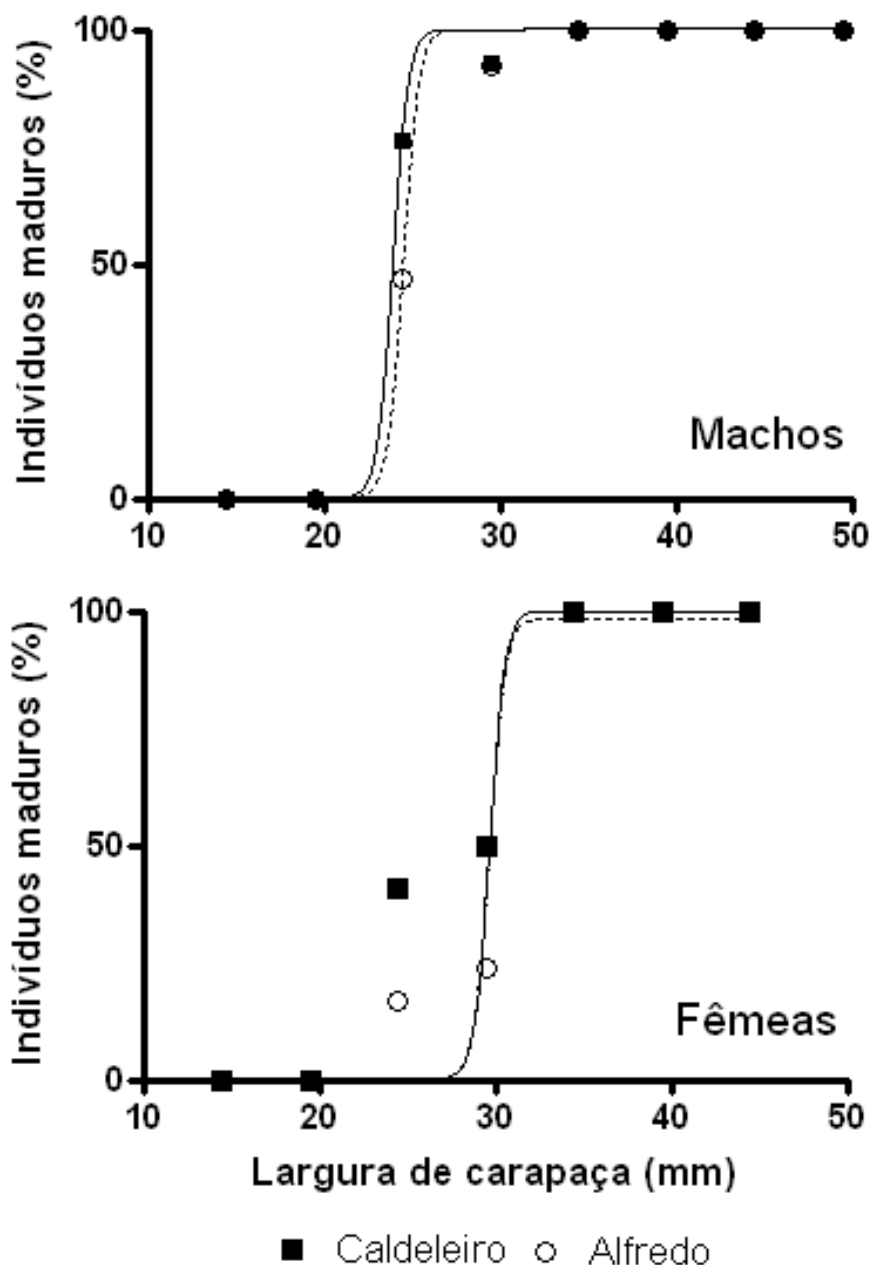


Figura 17. *Goniopsis cruentata*. Comparação da freqüência relativa de indivíduos maduros em machos e fêmeas em cada um dos dois pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. A curva ( $L_{50\%}$ ) indica o tamanho em que 50% da população de cada sexo se encontra madura.



Na estação Caldeleiro, a maturidade morfológica foi alcançada antes da fisiológica em ambos os sexos, com machos atingindo a maturidade em tamanhos menores que as fêmeas. Na estação Alfredo, machos alcançaram a maturidade fisiológica antes da morfológica, enquanto que em fêmeas estas foram alcançadas em tamanhos semelhantes.

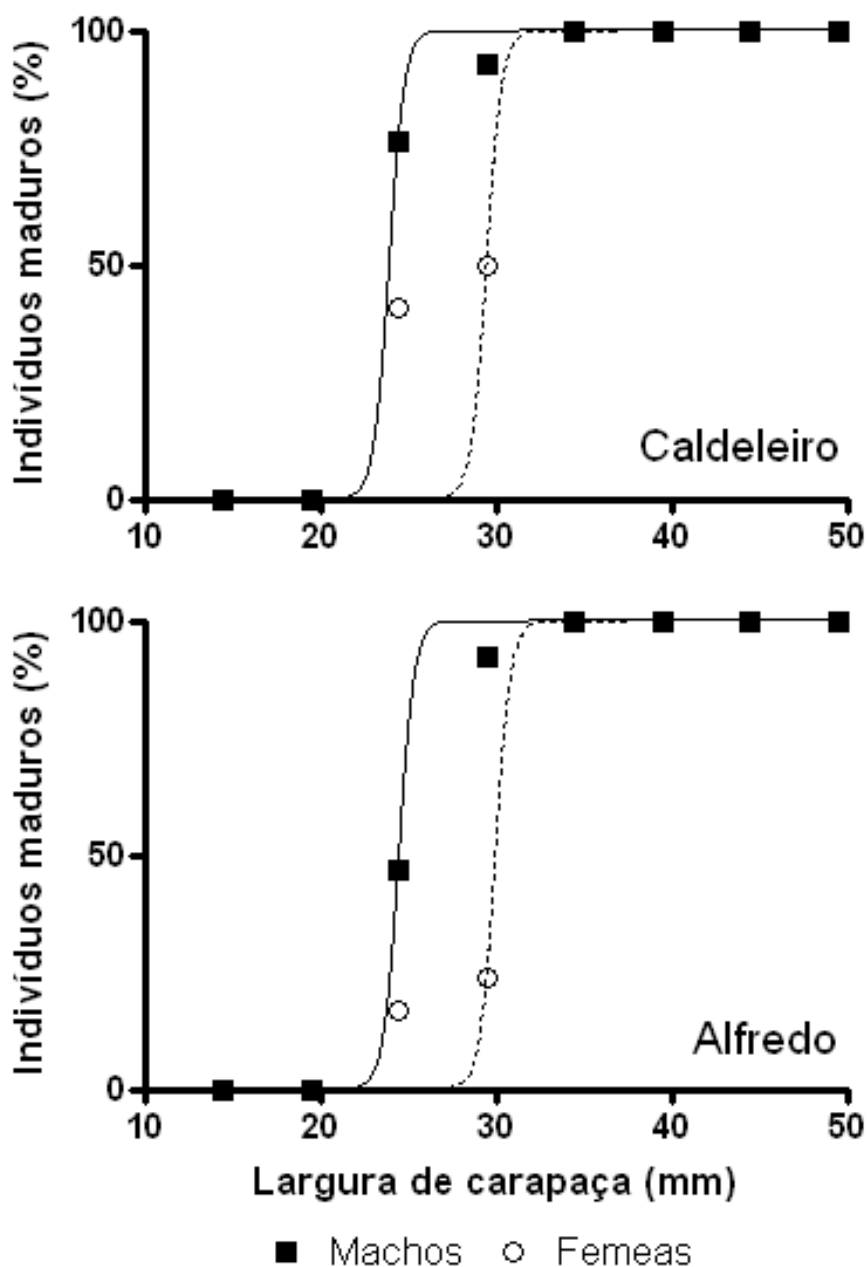


Figura 18. *Goniopsis cruentata*. Comparação da frequência relativa de indivíduos maduros entre machos e fêmeas em cada um dos dois pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. A curva ( $L_{50\%}$ ) indica o tamanho em que 50% da população de cada sexo se encontra madura.

Dois estágios de desenvolvimento gonadal foram caracterizados em machos: imaturo e maduro (Figura 19A e B). Em fêmeas, três estágios foram observados: imaturo, maduro em reorganização e maduro (Figura 20A – C).

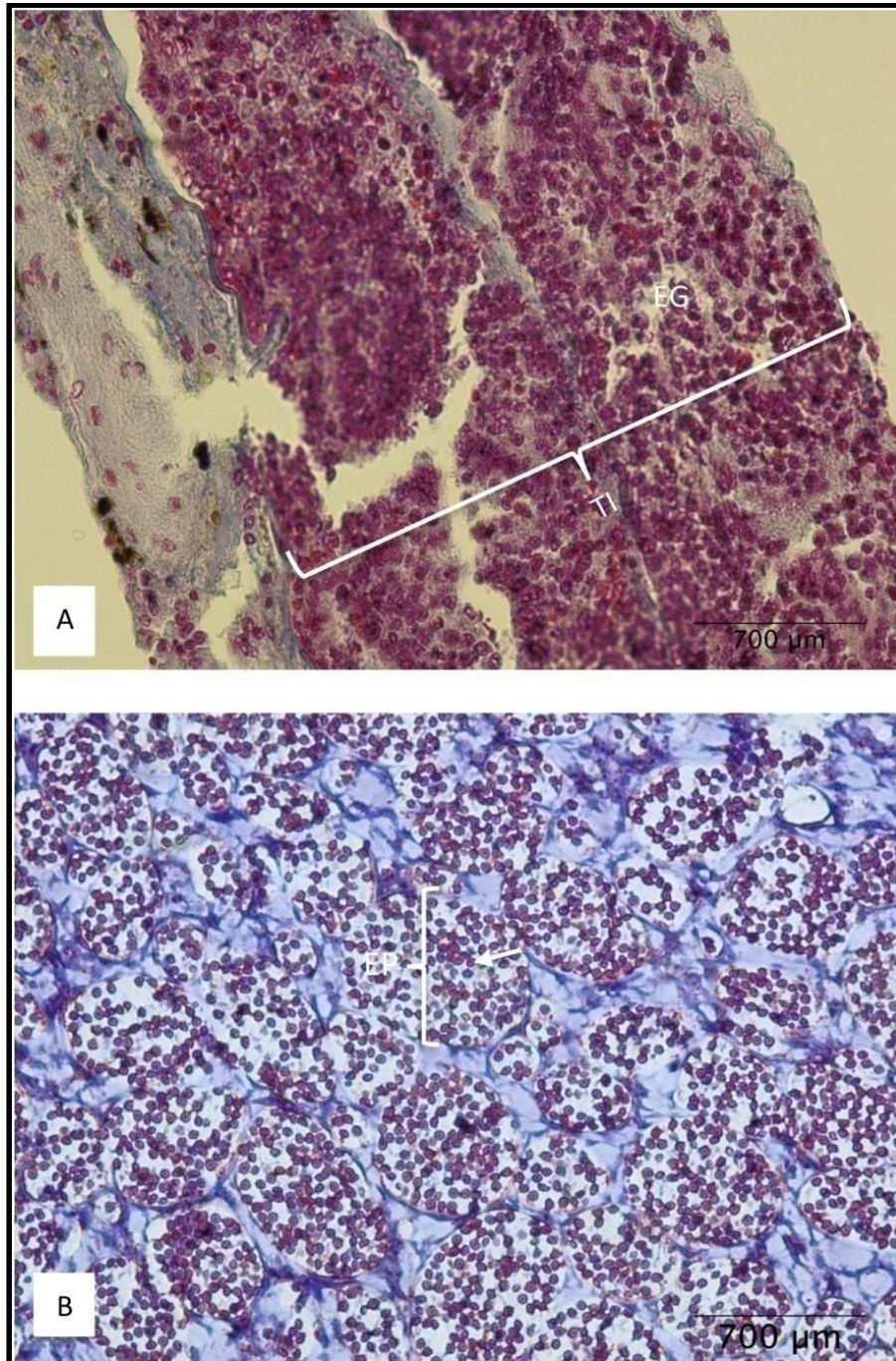


Figura 19. *Goniopsis cruentata*. Fotomicrografia do testículo imaturo (A) e testículo maduro (B). Em (A) - TI = testículo imaturo; EG = espermatogônia; em (B) - EP = espermatóforo; seta (←) = espermatozóide.

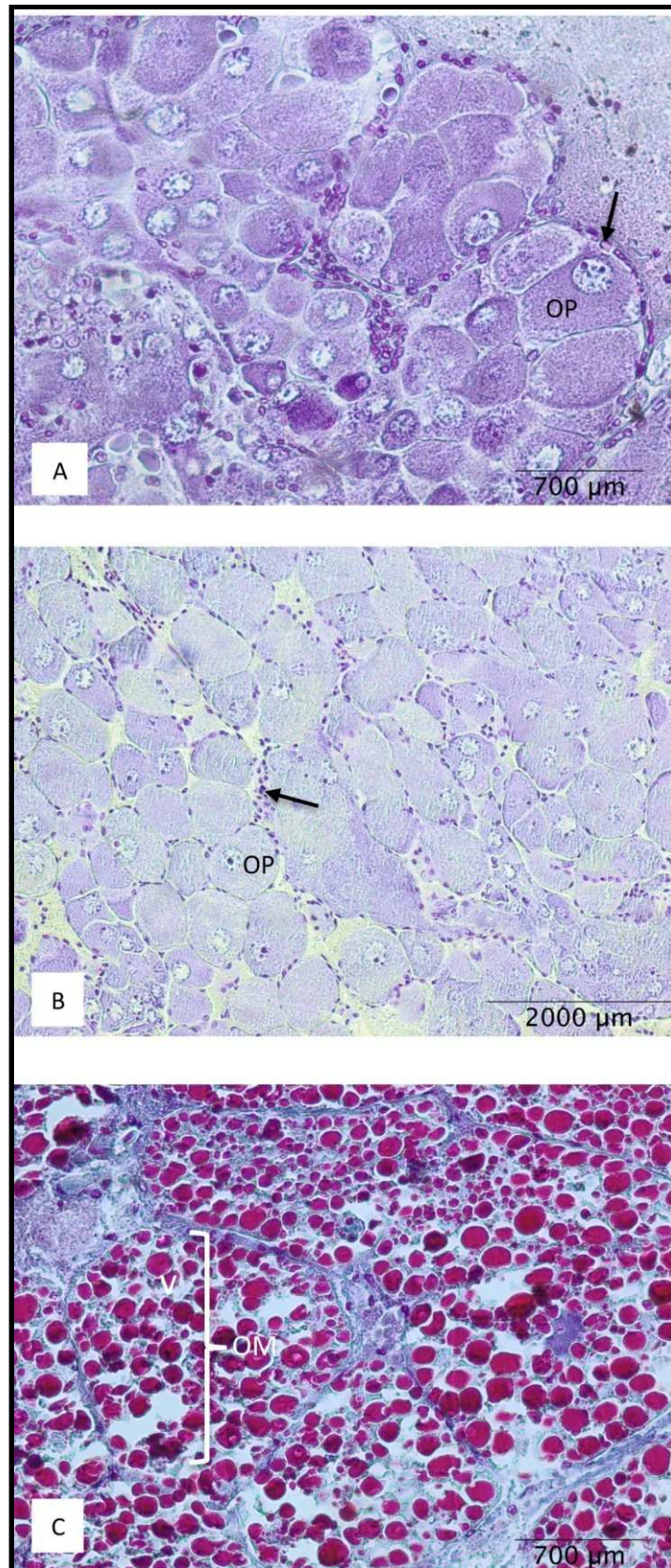


Figura 20. *Goniopsis cruentata*. Fotomicrografia do ovário imaturo (A), maduro em reorganização (B) e maduro organizado (C). Em (A) – seta (←) = células foliculares, observadas apenas na região periférica do ovário, em torno dos ovócitos; em (B) - seta (←) = células foliculares observadas na região entre os ovócitos, OP = ovócito pré-vitelogênico; em (C) – OM = ovócito maduro, v = vitelo.

### 5.3 Tamanho individual e distribuição em classes de tamanho

Os tamanhos mínimos, máximos e médios de largura de carapaça apresentaram diferenças entre os pontos de coleta, em ambos os sexos (Tabela 03). O tamanho de machos do Caldeleiro ( $31.73 \pm 8.51$ ) não diferiu dos machos do Alfredo ( $30.83 \pm 8.05$ ) ( $t = 1.06$ , G.L = 407,  $p = 0.29$ ) (Figura 21). Em fêmeas, o tamanho na estação Caldeleiro ( $28.95 \pm 6.82$ ) foi menor que na estação Alfredo ( $30.62 \pm 6.62$ ) ( $t = -2.44$ , G.L = 390,  $p = 0.015$ ) (Figura 22).

Tabela 03. Valores mínimos, máximos e médios de largura de carapaça (mm) em ambos os sexos nos pontos de coleta, Caldeleiro e Alfredo, no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

		Mínimo	Máximo	Média
Caldeleiro	Machos	12.40	47.2	$31.73 \pm 8.51$
	Femeas	14.0	43.0	$28.95 \pm 6.82$
Alfredo	Machos	13.9	48.5	$30.83 \pm 8.05$
	Femeas	13.55	44.3	$30.62 \pm 6.62$

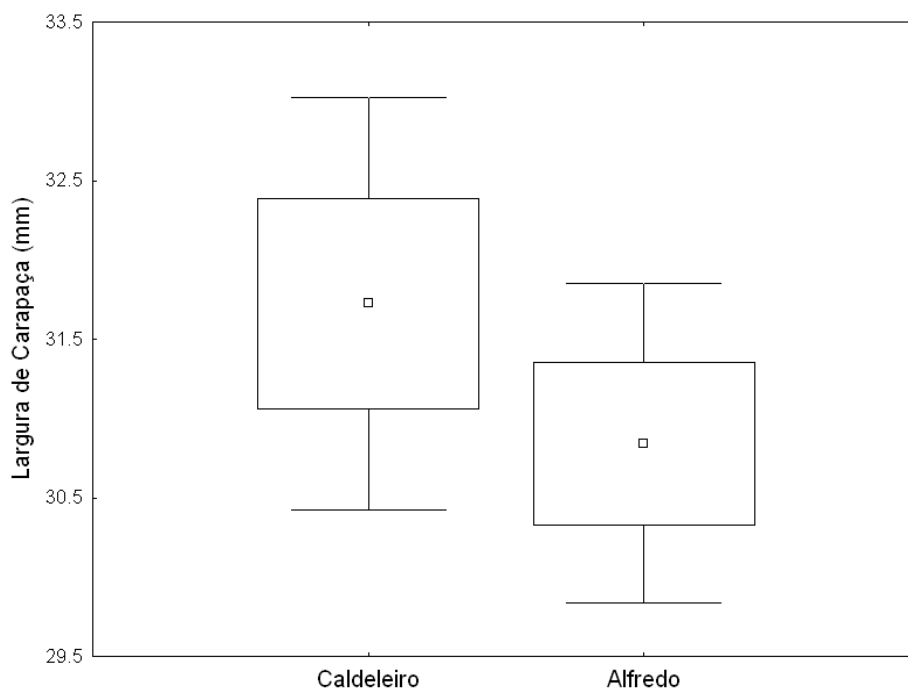


Figura 21. *Goniopsis cruentata*. Comparação da largura de carapaça (mm) entre os machos capturados no Caldeleiro e os machos capturados no Alfredo, no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (□) indica o tamanho médio, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm 1.96*EP$ .

Os machos foram maiores do que as fêmeas no Caldeleiro ( $t = 3.3$ , G.L = 333,  $p = 0.001$ ) (Figura 23), não sendo observada diferença no Alfredo ( $t = 0.32$ , G.L = 464,  $p$

= 0.75) (Figura 24). Em ambos os sexos, o tamanho máximo foi alcançado na estação Alfredo.

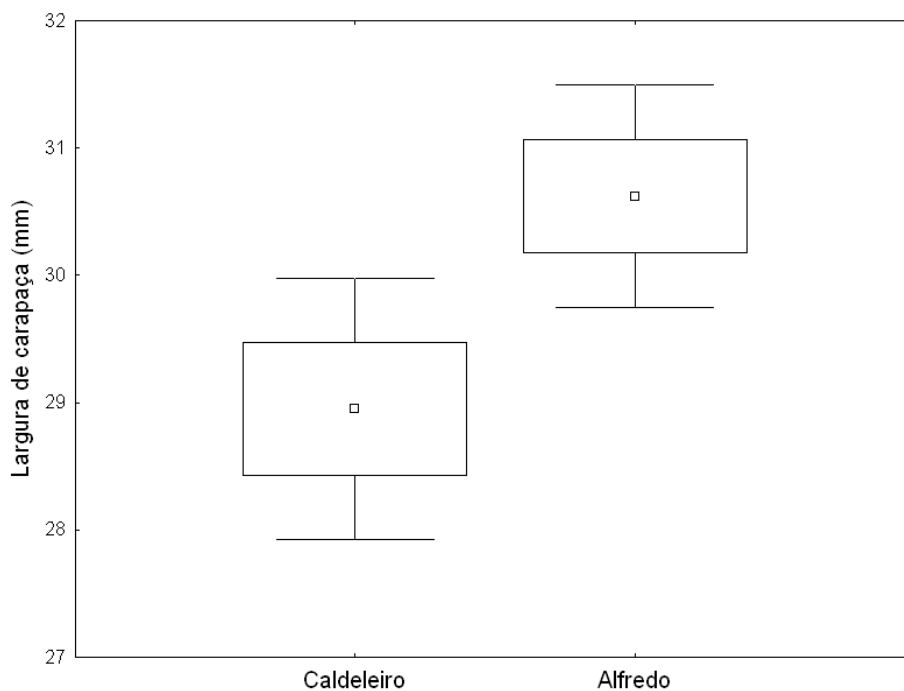


Figura 22. *Goniopsis cruentata*. Comparação da largura de carapaça (mm) entre as fêmeas capturadas no Caldeiro e as fêmeas capturadas no Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (□) indica o tamanho médio, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.

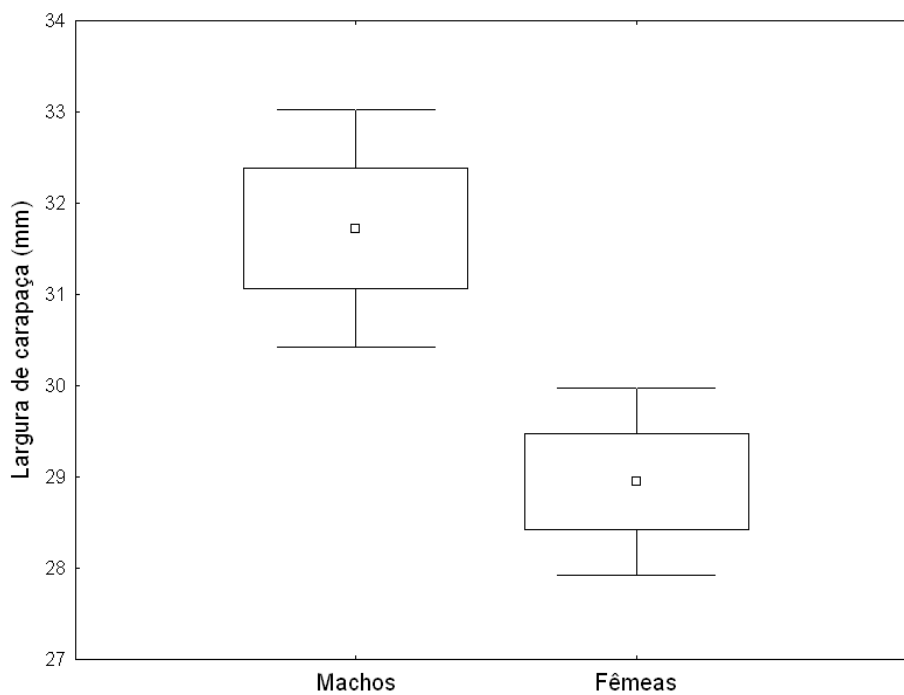


Figura 23. *Goniopsis cruentata*. Comparação da largura de carapaça (mm) entre os machos e fêmeas capturados no Caldeiro, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (□) indica o tamanho médio, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.

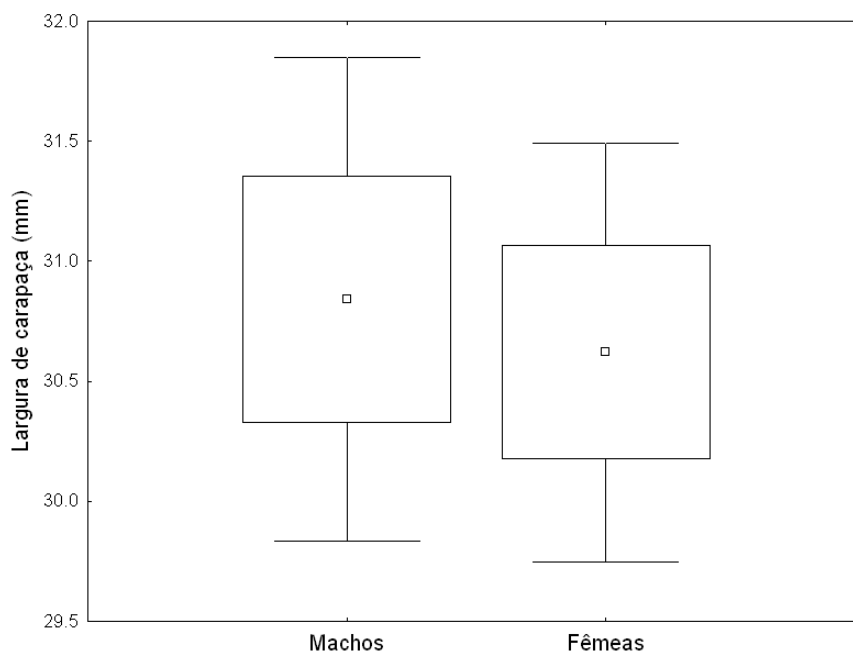


Figura 24. *Goniopsis cruentata*. Comparação da largura de carapaça (mm) entre os machos e fêmeas capturados no Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil. O ponto central (□) indica o tamanho médio, a caixa indica a média  $\pm$  EP (erro padrão) e as barras de variação indicam a média  $\pm$  1.96\*EP.

As distribuições em classes de tamanho dos indivíduos capturados no Caldeirão (KS = 0.122,  $p > 0.2$ ) e no Alfredo (KS = 0.199,  $p > 0.2$ ) não apresentaram desvio da distribuição normal. A distribuição em machos foi normal em ambos os locais de coleta (Caldeirão – KS = 0.244,  $p > 0.2$ ; Alfredo – KS = 0.212,  $p > 0.2$ ), o mesmo observado para a distribuição de fêmeas (Caldeirão – KS = 0.156,  $p > 0.2$ ; Alfredo – KS = 0.171,  $p > 0.2$ ). As distribuições em classes de tamanho não diferiram entre as estações para a totalidade dos indivíduos coletados (KS,  $p > 0.1$ ) (Figura 25), entre machos (KS,  $p > 0.1$ ) (Figura 26) e entre fêmeas (K.S,  $p > 0.1$ ) (Figura 27).

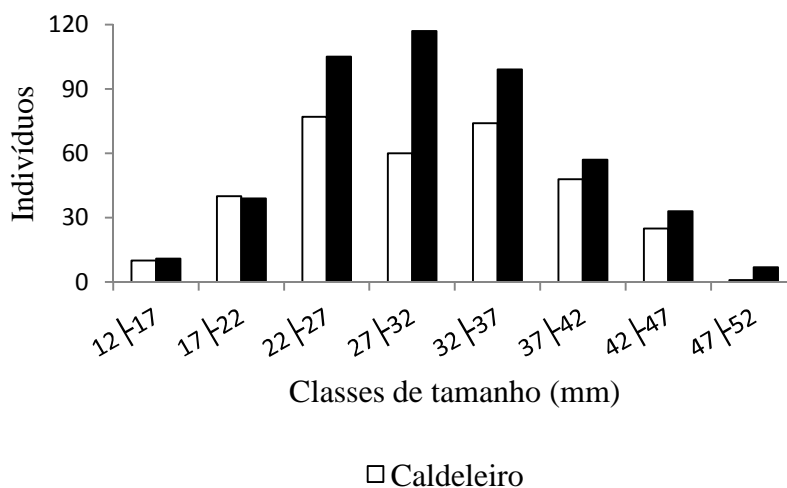


Figura 25. *Goniopsis cruentata*. Distribuição em classes de tamanho (mm) dos indivíduos capturados no Caldeleiro e no Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

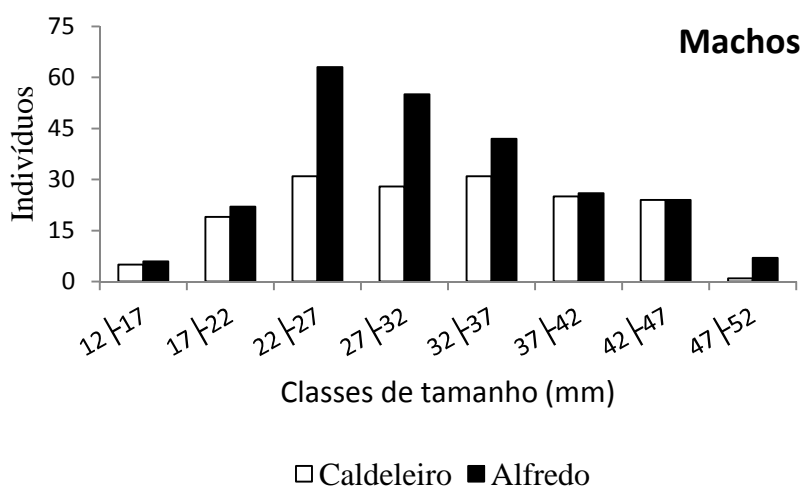


Figura 26. *Goniopsis cruentata*. Distribuição em classes de tamanho (mm) dos machos capturados no Caldeleiro e no Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

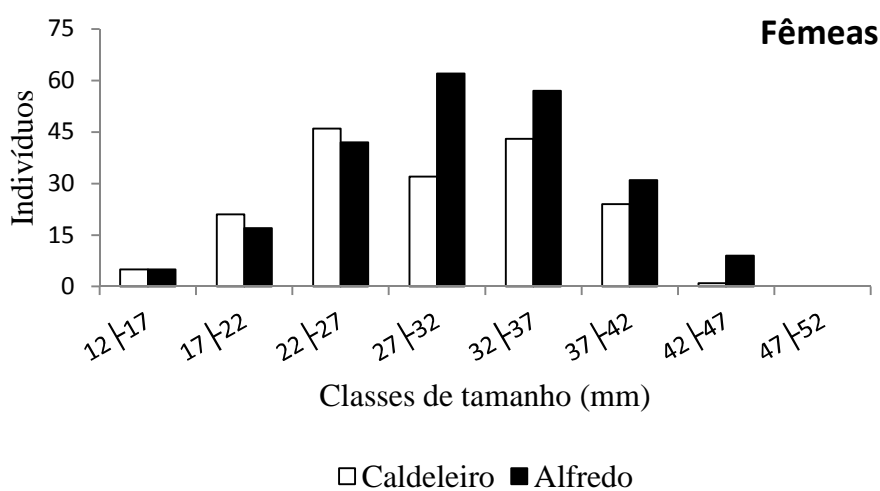


Figura 27. *Goniopsis cruentata*. Distribuição em classes de tamanho (mm) das fêmeas capturadas no Caldeleiro e no Alfredo, estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil.

## 6. DISCUSSÃO

Os fatores abióticos de salinidade e pluviosidade não foram determinantes para a densidade populacional de *Goniopsis cruentata*, tanto no Caldeleiro quanto no Alfredo. No entanto, o Alfredo apresenta topografia mais elevada do que o Caldeleiro e, portanto, sofre menor influência dos ciclos de maré, típicos de regiões estuarinas, (COHEN *et al.*, 2004; HOGARTH, 2007; LITTLE, 2000). Organismos que habitam regiões estuarinas apresentam o custo energético de osmorregulação (LAPUCKI; NORMANT, 2008; TAYLOR; SENEVIRATNA, 2005). Portanto, o custo de manutenção associado à osmorregulação pode ser menor no Alfredo. Além disto, *G. cruentata* é um caranguejo com baixa capacidade osmorregulatória (ZANDERS, 1978). Assim, os indivíduos no Caldeleiro podem ser mais afetados, inibindo densidades elevadas.

A maior influência dos ciclos de maré sobre o Caldeleiro também pode promover um carreamento de nutrientes desta área, como observado por Cohen *et al.* (2004) em Bragança, Pará, Brasil, em que uma redução na concentração de fosfato foi observada. Desta forma, a perda de nutrientes devido aos ciclos de maré deve ser menor no Alfredo.

A densidade populacional maior no Alfredo pode também ser explicada pelo pH, mais ácido neste local. Um pH mais ácido é indicador de maior oxidação de matéria orgânica e, conseqüentemente, maior disponibilização de nutrientes. No entanto, Hattori (2006), em Iguape, São Paulo, não observou diferenças na quantidade de matéria orgânica entre manguezais com pH diferentes. Porém, FERREIRA *et al.* (2010) observaram valores de pH mais elevados em manguezais mais baixos, sugerindo maior influência da salinidade da água do rio, tal como ocorreu no presente estudo.

Densidades maiores em manguezais de topografia mais elevada já foram observadas, em *Dotilla fenestrata* (FLORES *et al.*, 2005) e *Ucides cordatus* (HATTORI, 2006). Ambos os autores relacionaram a maior densidade populacional a uma maior disponibilidade de tempo de forrageamento em áreas que sofrem menor frequência de inundações da maré. Esse padrão pode também ter exercido influencia em *G. cruentata*, uma vez que esta espécie é semi-terrestre e se posiciona acima do nível de água do rio, forrageando nos períodos de maré baixa.

Ao longo de todo o período de coleta, nenhum evento de predação foi observado em *G. cruentata*, sugerindo que a densidade não foi influenciada por este fator.



A maturidade sexual é tipicamente retardada em densidades altas e antecipada em densidades baixas (JOHNSTON; POST, 2009; REZNICK; BRYANT; BASHEY, 2002). Isso pode ocorrer devido às taxas de mortalidade na população (BERTSCHY; FOX, 1999; REZNICK; BRYGA; ENDLER, 1990; REZNICK *et al.*, 1996; GADGIL; BOSSERT, 1970).

Na área de densidade maior (Alfredo), ambos os sexos atingiram tamanhos máximos maiores, sugerindo taxas de mortalidade menores entre adultos. Isso pode ter possibilitado o retardo na maturidade sexual dos indivíduos desta área, como previsto pela teoria de história de vida (BERTSCHY; FOX, 1999; HAUGEN, 2000; JOHNSTON; POST, 2009).

O retardo da maturidade é uma tática favorecida quando permite ao organismo atingir a maturidade em tamanhos maiores, promovendo geração de proles mais numerosas (STEARNS; CRANDALL, 1981; STEARNS; KOELLA, 1986). Isso ocorre em função de a fecundidade comumente assumir uma relação positiva com o tamanho corporal, o que já foi observado em *G. cruentata* (COBO; FRANSOZO, 1999; SILVA; OSHIRO, 2002a; MOURA; COELHO 2003). Assim, um organismo que retarda a maturidade tem o sucesso reprodutivo maximizado (HENDRY; DAY; COOPER, 2001). Esse benefício é maior que seu custo associado, o risco elevado de morte dos indivíduos juvenis em função do maior período de desenvolvimento até o alcance da maturidade sexual (BELL, 1980).

O retardo na maturidade também pode evoluir como característica adaptativa em ambientes temporalmente estocásticos (KOONS; METCALF; TULJAPURKAR, 2008; TULJAPURKAR, 1990; WILBUR; RUDOLF, 2006). Isso pode ter ocorrido no Alfredo, em virtude desta área apresentar topografia mais elevada que o Caldeleiro e, portanto, estando sob menor influência dos ciclos de maré. Desta forma, o Alfredo pode estar sob maior influência de eventos estocásticos do que dos ciclos de maré, característica marcante de ambientes estuarinos (HOGARTH 2007). Por outro lado, a estação Caldeleiro apresenta vegetação relativamente conservada, um indicativo de maior estabilidade ambiental. Nestas áreas, o retardo não confere vantagem adaptativa (KOONS; METCALF; TULJAPURKAR, 2008; TULJAPURKAR, 1990; WILBUR; RUDOLF, 2006), e a maturação tende a ser antecipada.

Na área menos densa, a estação Caldeleiro, ambos os sexos apresentaram tamanhos máximos inferiores ao da estação Alfredo, o que pode sugerir taxas de mortalidade mais altas entre os indivíduos adultos. Nestes ambientes, antecipar a

maturidade pode representar uma vantagem seletiva (BERTSCHY; FOX, 1999; HAUGEN, 2000; REZNICK; BRYGA; ENDLER, 1990; REZNICK *et al.*, 1996), possibilitando maior tempo com capacidade reprodutiva ao organismo (HAUGEN, 2000; LAMBIN; YOCCOZ, 2001) e menor risco de morte antes da primeira reprodução (COLE, 1954; BELL, 1980). Essa característica pode estar associada ao custo de menor crescimento (GREEN; ROTHSTEIN, 1991; JOANNA *et al.*, 2011; NILSEN *et al.*, 2010) e menor longevidade (DESCAMPS *et al.*, 2006).

A antecipação da maturação também pode evoluir em espécies como resposta fenotípica à pressão seletiva exercida sobre os indivíduos de grande porte (ENGELHARD; HEINO, 2004; OLSEN *et al.*, 2004), em virtude das altas taxas de mortalidade entre os adultos (REZNICK; BRYGA; ENDLER, 1990; REZNICK *et al.*, 1996).

A diferença na maturidade sexual entre as estações pode sugerir que o tamanho mínimo de captura em espécies comerciais, com em *Callinectes danae* (BAPTISTA-METRI *et al.*, 2005; BARRETO; BATISTA-LEITE; AGUIAR, 2006) e *Menippe nodifrons* (BERTINI *et al.*, 2007), pode não ser o melhor critério utilizado, uma vez que o tamanho de maturidade pode divergir mesmo em uma escala geográfica muito pequena.

O tamanho de maturidade sexual encontrada em *G. cruentata* em ambos os sexos difere de outros estudos realizados na costa brasileira. Para o Rio de Janeiro, Silva & Oshiro (2002a) determinaram a maturidade morfológica de fêmeas entre 26 e 29 mm de largura de carapaça para esta espécie. Moura & Coelho (2004), para o estado de Pernambuco, definiu que a maturidade fisiológica é alcançada em 31.64 mm em machos e 28 mm em fêmeas. Estes trabalhos, no entanto, não abordam a influência da densidade na maturidade sexual, não sendo possível relacioná-los com os dados obtidos no presente estudo. Estas divergências podem ter ocorrido em função do método utilizado, por morfometria em Silva & Oshiro (2002a), análise macroscópica das gônadas em Moura & Coelho (2004) e morfometria e análise microscópica das gônadas no presente estudo.

Diferenças latitudinais em aspectos biológicos são comuns em populações de uma mesma espécie (HENMI, 1993; HINES, 1989; JONES; SIMONS, 1983), o que também pode explicar as divergências no tamanho de maturidade entre estas populações estudadas. Vários estudos demonstraram que populações de crustáceos de uma mesma espécie podem apresentar variações de tamanho corporal, maturidade sexual, estrutura

populacional e fecundidade em função da latitude (CASTILHO *et al.*, 2007; HENMI, 1993; HINES, 1989; JONES; SIMONS, 1983; MÔNACO *et al.*, 2010). No entanto, populações de caranguejos podem estar adaptadas a um ambiente em uma escala geográfica muito pequena (SPIVAK *et al.*, 1994).

A maturidade sexual apresenta relação direta com as taxas de crescimento individuais (HUTCHINGS, 1993; JOHNSTON; POST, 2009). Indivíduos que se reproduzem cedo ao longo da vida tendem a apresentar taxa de crescimento elevada e alto esforço reprodutivo, alcançando tamanhos menores que indivíduos de reprodução tardia (BERTSCHY; FOX, 1999; STEARNS, 1989). Por outro lado, indivíduos de reprodução tardia apresentam esforço reprodutivo baixo e taxas de crescimento baixas (FOX, 1994; HUTCHINGS, 1993; JOHNSTON; POST, 2009; STEARNS; KOELLA, 1986). Os resultados do presente estudo sugerem que isso ocorreu nas populações estudadas. A maturidade sexual foi retardada e os tamanhos médios e máximos de fêmeas foram maiores na área com densidade maior, o mangue do Alfredo. No Caldeleiro, área com densidade menor, a maturidade sexual foi antecipada e os tamanhos médios e máximos de fêmeas foram menores.

As diferenças de tamanho encontradas em fêmeas podem ser explicadas em função da demanda conflitante entre crescimento e reprodução (FERKAU; FISHER, 2006; HARTNOLL, 1985; KOTIAHO; SIMMONS, 2003; LÓPEZ GRECO *et al.* 2000). Uma vez que apresentam alto esforço reprodutivo, os indivíduos que se reproduzem cedo, com taxas de crescimento elevadas, não podem alcançar tamanhos semelhantes aos de reprodução tardia e com baixas taxas de crescimento, como observado por Bertschy & Fox (1999) e Stearns (1989).

Os machos não apresentaram diferenças de tamanho entre os locais de coleta, sugerindo que neste sexo o aumento no investimento energético em crescimento não apresenta vantagem seletiva na estação Alfredo. Esse argumento pode ser fortalecido pela semelhança de tamanho entre machos e fêmeas nesta área, ao contrário do que ocorreu na estação de menor densidade (Caldeleiro), em que machos apresentaram tamanho médio superior ao de fêmeas. Isso não é comum entre caranguejos, grupo onde tipicamente os machos representam o sexo de tamanho maior (DÍAZ; CONDE, 1989; LARDIES; ROJAS; WEHRTMANN, 2004; LITULO; MAHANJANE; MANTELATTO, 2005; LÓPEZ GRECO *et al.*, 2000), padrão também observado para uma população de *Goniopsis cruentata* estudada no estado do Rio de Janeiro, Brasil (SILVA; OSHIRO, 2002a, b).

O tamanho corporal é um atributo biológico de importância seletiva em caranguejos, com tamanhos maiores sendo mais vantajosos. Isso ocorre em função de machos de grande porte apresentar chances elevadas de copular com um número maior de fêmeas e de vencer combates com indivíduos do mesmo sexo (CHRISTY; SALMON, 1984; HUTCHINGS; BISHOP; MCGREGOR-SHAW, 1999). O tamanho é especialmente importante em espécies que apresentam comportamento de corte, como é o caso de *G. cruentata* (HARTNOLL, 1969; WARNER, 1970). As quelas, apêndices utilizados para atrair fêmeas, são maiores em machos de grande porte, conferindo vantagem de seleção dos machos pelas fêmeas. Além disto, os machos pequenos evitam combates com machos maiores, dominantes (CHRISTY, 1987) e, assim, é mais vantajoso investir energia em crescimento do que em reprodução. Esses resultados sugerem que a densidade pode influenciar os sexos de forma diferente em caranguejos, refletindo as demandas conflitantes específicas de cada sexo (JOHNSTON; POST, 2009).

Essas diferenças de tamanho não foram suficientes para promover divergências na distribuição de classes de largura de carapaça entre as estações, tanto para a população total quanto na comparação dos sexos entre si. No entanto, a distribuição na estação Alfredo foi claramente unimodal e simétrica, enquanto no Caldeleiro isso não foi muito evidente, sendo semelhante a uma distribuição bimodal e assimétrica, com classes intermediárias apresentando frequências similares. Distribuições unimodais refletem taxas de mortalidade e recrutamento contínuos (DÍAZ; CONDE, 1989; NEGREIROS-FRANZOZO; FRANZOZO; BERTINI, 2002), o padrão comum em caranguejos tropicais (DÍAZ; CONDE, 1989).

As classes de tamanho em machos no Caldeleiro apresentaram frequências semelhantes, com aspecto bimodal, similar a distribuição de fêmeas. Na estação Alfredo, a distribuição em machos foi um pouco desviada para a esquerda, enquanto que fêmeas apresentaram distribuição um pouco desviada para a direita. Isso não é comum entre caranguejos (DÍAZ; CONDE, 1989), e pode representar uma consequência do padrão de crescimento individual dependente da densidade em cada estação.

Os resultados do presente estudo sugerem que a população estudada corrobora as previsões da teoria de história de vida: (1) na área com menor densidade, a maturidade sexual foi antecipada e os indivíduos apresentaram tamanhos máximos menores que a área com densidade maior, indicando menor sobrevivência entre adultos e taxas de

crescimento maiores; (2) na área com densidade maior, a maturidade foi retardada e os indivíduos alcançaram tamanhos máximos maiores, sugerindo maior sobrevivência entre adultos menores taxas de crescimento. No entanto, as classes de tamanho não divergiram entre os locais de coleta, o que pode indicar que a densidade não exerça forte influência sobre a distribuição de tamanho em uma população.

## 7. CONCLUSÕES

1. A espécie *G. cruentata* apresentou características de dependência de densidade que corroboram previsões da teoria de história de vida.
2. A densidade foi maior na estação com topografia mais elevada e menor pH (consequentemente maior quantidade de recursos), a estação Alfredo. A densidade não apresentou relação com nenhum dos fatores abióticos analisados. No entanto, foi maior no Alfredo, manguezal topograficamente mais elevado e, assim, sob menor influência dos ciclos de maré.
3. A maturidade sexual foi antecipada e os tamanhos máximos menores foram observados na área com densidade menor. Na área com densidade maior, a maturidade sexual foi retardada e tamanhos máximos maiores observados. No entanto, o tamanho de maturidade fisiológica não apresentou diferenças entre os locais de coleta.

## 8. REFERÊNCIAS

- ABELE, L. G.; KIM, W. The decapods crustaceans of the Panama Canal. *Smithsonian Contributions to Zoology*, Washington, n. 482, p. 1 – 46, 1989.
- ADIYODI, R. G. Reproduction and development. In: Burggren, W. W.; McMahon, B. R (eds.). **Biology of the Land Crabs**. Cambridge University Press, 1988, p. 139 – 185.
- ARAÚJO-JÚNIOR, J. M. C. Biogeoquímica de solos de manguezal do rio Jaguaribe (Brasil-CE) em resposta a bioturbação por caranguejos. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Ceará, 88p, 2010.
- BAPTISTA-METRI, C.; PINHEIRO, M. A. A.; BLANKENSTEYN, A.; BORZONE, C. A. Biologia populacional e reprodutiva de *Callinectes danae* Smith (Crustacea: Portunidae), no balneário Shangri-lá, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 2, p. 446 – 453, Jun. 2005.
- BARRETO, A. V.; BATISTA-LEITE, L. M. A.; AGUIAR, M. C. A. Maturidade sexual das fêmeas de *Callinectes danae* (Crustacea, Decapoda, Portunidae) nos estuários dos rios Botafogo e Carrapicho, Itamaracá, PE, Brasil. **Ilheríngia**, v. 96, n. 2, p. 141 – 146, Jun. 2006.
- BELL, G. The costs of reproduction and their consequences. **The American Naturalist**, Chicago, v. 116, n. 1, p. 45 – 76, Jul. 1980.
- BERTINI, G.; BRAGA, A. A.; FRANZOZO, A.; CORRÊA, M. O. D. A.; FREIRE, F. A. M. Relative Growth and Sexual Maturity of the Stone Crab *Menippe nodifrons* Stimpson, 1859 (Brachyura, Xanthoidea) in Southeastern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 50, n. 2, p. 259 – 267, Mar. 2007.
- BERTSCHY, K. A.; FOX, M. G. The Influence of Age-Specific Survivorship on Pumpkinseed Sunfish Life Histories. **Ecology**, v. 80, n. 7, p. 2299 – 2313, Out. 1999.
- BOTH, C. Density dependence of clutch size: habitat heterogeneity or individual adjustment? **Journal of Animal Ecology**, v. 67, n. 4, p. 659 – 666, Jul. 1998.
- BROOK, B. W; BRADSHAW, C. J. A. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1445 – 1451, Jun. 2006.
- CASTILHO, A. L.; GAVIO, M. A.; COSTA, R. C.; BOSCHI, E. E.; BAUER, R. T.; FRANZOZO, A. Latitudinal variation in population structure and reproductive pattern of the endemic south american shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea). **Journal of Crustacean Biology**, v. 27, n. 4, p. 548 – 552, 2007.
- CHAMAILLÉ-JAMES, S.; FRITZ, H.; VALEIX, M.; MURINDAGOMO, F.; CLOBERT, J. Resource variability, aggregation and direct density dependence in an open context: the local regulation of an African elephant population. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, p. 135 – 144, 2008.

- CHRISTY, J. H. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. **Bulletin of Marine Science**, v. 41, n. 2, p. 177 – 191, 1987.
- CHRISTY, J. H.; SALMON, M. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). **Biological Review**, v. 59, p. 483 – 509, 1984.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; MAJOR, M.; ALBON, S. D.; GUINNESS, F. E. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenile survival. **Journal of Animal Ecology**, v. 56, n. 1, p. 53 – 67, Feb. 1987.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; MAJOR, M.; GUINNESS, F. E. Population Regulation in Male and Female Red Deer. **Journal of Animal Ecology**, v. 54, n. 3, p. 831 – 846, Oct. 1985.
- COBO, V. J.; FRANSOZO, A. External factors determining breeding season in the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae), on the São Paulo state northern coast, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 20, n. 2, p. 213 – 217, Jun. 2003.
- COBO, V. J.; FRANSOZO, A. Fecundity and reproduction period of the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Brachyura: Grapsidae), São Paulo state, Brazil. In: KLEIN, J. C. V. V.; SCHRAM, F. R. (eds.). **Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress**. A. A. Balkema Publishers, 1999, p. 527 – 533.
- COBO, V. J.; FRANSOZO, A. Physiological maturity and relationships of growth and reproduction in the red mangrove crab *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Brachyura, Grapsidae) on the coast of São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 22, n. 1, p. 219 – 223, Mar. 2005.
- COHEN, M. C. L.; LARA, R. J.; SZLAFSZTEIN, C.; DITTMAR, T. Mangrove inundation and nutrient dynamics from a GIS perspective. **Wetlands Ecology and Management**, v. 12, p. 81 – 86, 2004.
- COLE, L. C. The population consequences of life history phenomena. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 29, n. 2, p. 103 – 137, Jun. 1954.
- COULSON, T.; GAILLARD, J. M.; FESTA-BIANCHET, M. Decomposing the variation in population growth into contributions from multiple demographic rates. **Journal of Animal Ecology**, v. 74, p. 789 – 801, 2005.
- DESCAMPS, S.; BOUTIN, S.; BERTEAUX, D.; GAILLARD, J. M. Best squirrels trade a long life for an early reproduction. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 273, p. 2369 – 2374, 2006.
- DHONDT, A. A.; KEMPENAERS, B.; ADRIAENSE, F. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. **Ecology**, v. 61, n. 3, p. 643 – 648, Oct. 1992.
- DÍAZ, H.; CONDE, J. E. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura: Grapsidae) in a marine environment. **Bulletin of Marine Science**, v. 45., n. 1, p. 148 – 163, 1989.



ENGELHARD, G. H.; HEINO, M. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? **Marine Ecology Progress Series**, v. 272, p. 245 – 256, Mai. 2004.

FERKAU, C.; FISCHER, K. Costs of reproduction in male *Bicyclus anynana* and *Pieris napi* butterflies: effects of mating history and food limitation. **Ethology**, Berlim, v. 112, p. 1117 – 1127, 2006.

FERREIRA, T. O.; OTERO, X. L.; JUNIOR, V. S. S.; VIDAL-TORRADO, P.; MACÍAS, F.; FIRME, L. P. Spatial patterns of soil attributes and components in a mangrove system in southeast Brazil (São Paulo). **Journal of Soils Sediments**, v. 10, p. 995 – 1006, 2010.

FERRER, M.; DONAZAR, J. A. Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish imperial eagles. **Ecology**, v. 77, n. 1., p. 69 – 74, Jan. 1996.

FERRER, M.; NEWTON, I.; CASADO, E. Density dependence hypotheses and the distribution of fecundity. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, p. 341 – 345, 2008.

FESTA-BIANCHET, M.; GAILLARD, J. M.; JORGENSON, J. T. Mass- and Density-Dependent Reproductive Success and Reproductive Costs in a Capital Breeder. **The American Naturalist**, Chicago, v. 152, n. 3, p. 367 – 379, 1998.

FLORES, A. A. V.; ABRANTES, K. G.; PAULA, J. Estimating abundance and spatial distribution patterns in the bubble crab *Dotilla fenestrata*. (Crustacea: Brachyura). **Austral Ecology**, v. 30, n. 1, p. 14 – 23, 2005.

FOX, M. G. Growth, Density, and Interspecific Influences on Pumpkinseed Sunfish Life Histories. **Ecology**, v. 75, n. 4, p. 1157 – 1171, Jun. 1994.

GADGIL, M.; BOSSERT, W. H. Life history consequences of natural selection. **The American Naturalist**, Chicago, v. 104, n. 935, p. 1 – 24, jan/feb. 1970.

GAILLARD, J. M.; FESTA-BIANCHET, M.; YOCCOZ, N. G. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, n. 2, p. 58 – 63, Fev. 1998.

GARCIA, T. M. Estudo morfológico do sistema reprodutor masculino do caranguejo aratú, *Goniopsis cruentata* (Latreille 1803) (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) no manguezal do rio Ceará (Caucaia – CE). Monografia de Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Ceará. 64p, 2003.

GREEN, W. C. H.; ROTHSTEIN, A. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. **Oecologia**, v. 86, p. 521 – 527, 1991.

HARTNOLL, R. G. Growth, sexual maturity and reproductive output. Wenner, A. M. (ed.). **Factors in adult growth**. A. A. Balkema, 1985, p. 101 – 123.

HARTNOLL, R. G. Mating in the Brachyura. **Crustaceana**, Leiden, v. 16, n. 2, p. 161 – 168, Mar. 1969.

HASSELL, M. P. Density-Dependence in single-species populations. **Journal of Animal Ecology**, v. 44, n. 1, p. 283 – 295, Feb. 1975.

HATTORI, G. Y. Densidade populacional do caranguejo-uçá *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) na região de Iguape (SP). Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, 143p, 2006.

HAUGEN, T. O. Growth and survival effects on maturation pattern in populations of grayling with recent common ancestors. **Oikos**, v. 90, p. 107 – 118, 2000.

HENDRY, A. P.; DAY, T.; COOPER, A. B. Optimal Size and Number of Propagules: Allowance for Discrete Stages and Effects of Maternal Size on Reproductive Output and Offspring Fitness. **The American Naturalist**, v. 157, n. 4, p. 387 – 407, Abr. 2001.

HENMI, Y. Geographic variations in life-history traits of intertidal ocypodid crab *Macrophthalmus banzai*. **Oecologia**, v. 96, p. 324 – 330, 1993.

HINES, A. H. Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. **Bulletin of Marine Science**, v. 45, n. 2, p. 356 – 368, 1989.

HODGES, K. E.; KREBS, C. J.; SINCLAIR, A. R. E. Snowshoe hare demography during a cyclic population low. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, p. 581 – 594, 1999.

HOGARTH, P. J. **The Biology of Mangroves and Seagrasses**. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2007. 273p.

HONE, J.; CLUTTON-BROCK, T. H. Climate, food, density and wildlife population growth rate. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, p. 361 – 367, 2007.

HUTCHINGS, J. A. Adaptive Life Histories Effected by Age-Specific Survival and Growth Rate. **Ecology**, v. 74, n. 3, p. 673 – 684, Apr. 1993.

HUTCHINGS, J. A.; BISHOP, T.D.; MCGREGOR-SHAW, C. R. Spawning behavior of Atlantic cod, *Gadus morhua*: evidence of mate competition and mate choice in broadcast spawner. **Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences**, v. 56, p. 97 – 104, 1999.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Diagnóstico ambiental da bacia do rio Jaguaribe**. Diretrizes gerais para ordenação territorial, Salvador, 77p, 1999.

JENKINS, T. M.; DIEHL, S.; KRATZ, K. W.; COOPER, S. D. Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. **Ecology**, v. 80, n. 3, p. 941 – 956, Apr. 1999.

- JOANNA, G.; DARIUSZ, P.; MIROSLAW, P.; SERHAN, A. T.; LIDIA, M.; MAGDALENA, L. K. Life-history traits of Amur sleeper, *Perccottus glenii*, in the invaded Vistula River: early investment in reproduction but reduced growth rate. **Hydrobiologia**, v. 661, p. 197 – 210, 2011.
- JOHNSTON, F. D.; POST, J. R. Density-dependent life-history compensation of an iteroparous salmonid. **Ecological Monographs**, v. 19, n. 2, p. 449 – 467, 2009.
- JONES, M. B.; SIMONS, M. J. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab, *Helice crassa* (Grapsidae). **Bulletin of Marine Science**, v. 33, n. 3, p. 656 – 670, 1983.
- KASPERSSON, R.; HÖJESJÖ, J. Density-dependent growth rate in an age-structured population: a field study on stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. **Journal of Fish Biology**, v. 74, p. 2196 – 2215, 2009.
- KOONS, D. N.; METCALF, C. J. E.; TULJAPURKAR, S. Evolution of Delayed Reproduction in Uncertain Environments: A Life-History Perspective. **The American Naturalist**, Chicago, v. 172, n. 6, p. 797 – 805, 2008.
- KOTIAHO, J. S.; SIMMONS, L. W. Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, p. 817 – 822, 2003.
- LAMBIN, X.; YOCCOZ, N. G. Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life- history strategies in seasonal environments. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, p. 191 – 2000, 2001.
- LANDE, R.; ENGEN, S.; SAETHER, B. E.; FILLI, F.; MATTHYSEN, E.; WEIMERSKIRCH, H. Estimating Density Dependence from Population Time Series Using Demographic Theory and Life-History Data. **The American Naturalist**, Chicago, v. 159, n. 4, p. 321 – 337, 2002.
- LAPUCKI, T.; NORMANT, M. Physiological responses to salinity changes of the isopod *Idotea chelipes*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 149, p. 299 – 305.
- LARDIES, M. A.; ROJAS, J. M.; WEHRTMANN, I. S. Breeding biology and population structure of the intertidal crab *Petrolisthes laevigatus* (Anomura: Porcellanidae) in central-southern Chile. **Journal of Natural History**, v. 38, p. 375 – 388, 2004.
- LITTLE, C. The biology of soft shores and estuaries (Biology of habitats). Oxford: Oxford University Press, 2000, 252p.
- LITULO, C.; MAHANJANE, Y.; MANTELATTO, F. L. M. Population biology and breeding period of the sand-bubbler crab *Dotilla fenestrata* (Brachyura: Ocypodidae) from Southern Mozambique. **Aquatic Ecology**, v. 39, p. 305 – 313, 2005.

- LOBÓN-CERVIÁ, J. Density dependence constraints mean growth rate while enhancing individual size variation in stream salmonids. **Oecologia**, v. 164, p. 109 – 115, 2010.
- LOPEZ-GRECO, L. S.; HERNÁNDEZ, J. E.; BOLAÑOS, J.; RODRÍGUEZ, E. M.; HERNÁNDEZ, G. Population features of *Microphrys bicornutus* Latreille, 1825 (Brachyura, Majidae) from Isla Margarita, Venezuela. **Hydrobiologia**, v. 439, p. 151 – 159, 2000.
- MASSOT, M.; CLOBERT, J.; PILORGE, T.; LECOMTE, J. Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation. **Ecology**, v. 73, n. 5, p. 1742 – 1756, Oct. 1992.
- MELO, G. A. S. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo: Editora Plêiade, 602 p., 1996.
- MONACO, C. J.; BROKORDT, K. B.; GAYMER, C. F. Latitudinal thermal gradient effect on the cost of living of the intertidal porcelain crab *Petrolisthes granulatus*. **Aquatic Ecology**, v. 9, p. 23 – 33, Mar. 2010.
- MOURA, N. F. O.; COELHO, P. A. Fecundidade de *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) no manguezal do rio Paripe – Pernambuco – Brasil. **Tropical Oceanography**, Recife, v. 31, n. 2, p. 127 – 133, 2003.
- MOURA, N. F. O.; COELHO, P. A. Maturidade sexual fisiológica em *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) no estuário do Paripe, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 21, n. 4, p. 1011 – 1015, Dez. 2004.
- NEGREIROS-FRANZOZO, M. L.; FRANZOZO, A.; BERTINI, G. Reproductive cycle and recruitment period of *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) at a Sandy beach in southeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 22, n. 1, p. 157 – 161, 2002.
- NG, P. K.; GUINOT, D.; DAVIE, P. J. F. Systema Brachyurorum: part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. **The Raffles Bulletin of Zoology**, vol. 17, p. 1 – 286, 2008.
- NILSEN, E. B.; BROSETH, H.; ODDEN, J.; LINNELL, J. D. C. The cost of maturing early in a solitary carnivore. **Oecologia**, v. 164, p. 943 – 948, 2010.
- OLSEN, E. M.; HEINO, M.; LILLY, G. R.; MORGAN, M. J.; BRATTEY, J.; ERNANDE, B.; DIECKMANN. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. **Nature**, v. 428, p. 932 – 935, Abr. 2004.
- OSTFELD, R. S.; CANHAM, C. D.; PUGH, S. R. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. **Nature**, v. 366, p. 259 – 261, Nov. 1993.
- OWEN-SMITH, N. Demographic determination of the shape of density dependence for three african ungulate populations. **Ecological Monographs**, v. 76, n. 1, p. 93 – 109, Feb. 2006.

OWEN-SMITH, N. Demography of a Large Herbivore, the Greater Kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in Relation to Rainfall. **Journal of Animal Ecology**, v. 59, n. 3, p. 893 – 913, Oct. 1990.

PARTRIDGE, L.; HARVEY, P. H. The ecological context of life history evolution. **Science**, vol. 241, p. 1449 – 1456, 1988.

PEACOR, S. D.; PFISTER, C. A. Experimental and model analyses of the effects of competition on individual size variation in wood frog (*Rana sylvatica*) tadpoles. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, p. 990 – 999, 2006.

PRALON, B. G.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. Relative growth and morphological sexual maturity of *Uca cumulanta* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) from a tropical Brazilian mangrove population. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 3, n. 88, p. 569 – 574, 2008.

REED, A. W.; SLADE, N. A. Density-dependent recruitment in grassland small mammals. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, p. 57 – 65, 2008.

REZNICK, D. A.; BRYGA, H.; ENDLER, J. A. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. **Nature**, v. 346, p. 357 – 359, Jul. 1990.

REZNICK, D. N.; BUTLER, M. J.; RODD, F. H.; ROSS, P. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. **Evolution**, v. 50, n. 4, p. 1651 – 1660, Ago. 1996.

REZNICK, D.; BRYANT, M. J.; BASHEY, F. *r*- and *K*-selection revisited: the role of population regulation in life-history evolution. **Ecology**, v. 83, n. 6, p. 1509 – 1520, 2002.

RIBEIRO, P. D.; IRIBARNE, O. O.; JAUREQUY, L.; NAVARRO, D.; BOGAZZI, E. Variable sex-specific mortality due to shorebird predation on a fiddler crab. **Canadian Journal of Zoology**, v. 81, n. 7, p. 1209 – 1221, 2003.

RICKLEFS, R. E.; WIKELSKI, M. The physiology/life-history nexus. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, n. 10, p. 462 – 468, oct. 2002.

ROSS, J. V. A note on density dependence in population models. **Ecological Modelling**, v. 220, p. 3472 – 3474, 2009.

SAETHER, B. E.; ENGEN, S.; MATTHYSEN, E. Demographic Characteristics and Population Dynamical Patterns of Solitary Birds. **Science**, v. 295, p. 270 – 273, Mar. 2002.

SIBLY, R. M.; BARKER, D.; DENHAM, M. C.; HONE, J.; PAGEL, M. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. **Science**, v. 309, p. 607 – 610, Jul. 2005.

- SILVA, Z. S.; OSHIRO, L. M. Y. Aspectos reprodutivos de *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) na Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 19, n. 3, 907 – 914, 2002a.
- SILVA, Z. S.; OSHIRO, L. M. Y. Crescimento em *Goniopsis cruentata* (Latreille) (Crustacea, Brachyura, Grapsidae) em laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 19, n. 3, p. 915 – 923, 2002b.
- SOUSA, L. P. Maturidade sexual e relações morfométricas do caranguejo *Goniopsis cruentata* (Latreille, 1803) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) do estuário do Rio Jaguaribe (Aracati – Ceará). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Ceará, 93p., 2008.
- SPIVAK, E.; ANGER, K.; LUPPI, T.; BAS, C.; ISMAEL, D. Distribution and habitat preferences of two grapsid crab species in Mar Chiquita Lagoon (Province of Buenos Aires, Argentina). **Helgolander Meeresuntersuchungen**, v. 48, p. 59 – 78, 1994.
- STEARNS, S. C. Trade-offs in life history evolution. **Functional Ecology**, v. 3, n. 3, p. 259 – 268, 1989.
- STEARNS, S. C.; CRANDALL, R. E. Quantitative predictions of delayed maturity. **Evolution**, v. 35, n. 3, p. 455 – 463, Mai. 1981.
- STEARNS, S. C.; KOELLA, J. C. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for Age and Size at Maturity. **Evolution**, v. 40, n. 5, p. 893 – 913, Sep. 1986.
- STURGES, H. A. The choice of a class interval. **Journal of the American Statistical Association**, v. 21, n. 153, p. 65-66, Mar. 1926.
- TAYLOR, H. H.; SENEVIRATNA, D. Ontogeny of salinity tolerance and hyperosmoregulation by embryos of the intertidal crabs *Hemigrapsus edwardsii* and *Hemigrapsus crenulatus* (Decapoda, Grapsidae): Survival of acute hyposaline exposure. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 140, p. 495 – 505.
- TULJAPURKAR, S. Delayed reproduction and fitness in variable environments. **Proceedings of the National Academic of Sciences of the United States**, v. 87, p. 1139 – 1143, Fev. 1990.
- WALSH, M. R.; REZNICK, D. N. Interactions between the direct and indirect effects of predators determine life history evolution in a killifish. **Proceedings of the National Academic of Science**, v. 105, n. 2, 594 – 599, 2008.
- WARNER, G. F. Behavior of two species of grapsid crab during intraspecific encounters. **Behavior**, v. 36, n. 1/2, p. 9 – 19, 1970.
- WEINER, J.; STOLL, P.; MULLER-LANDAU, H.; JASENTULIYANA, A. The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. **The American Naturalist**, Chicago, v. 158, n. 4, p. 438 – 450, Out. 2001.

WILBUR, H. M.; RUDOLF, V. H. W. Life-History Evolution in Uncertain Environments: Bet Hedging in Time. **The American Naturalist**, v. 168, n. 3, p. 399 – 401, 2006.

YOCCOZ, N. G.; MYSTERUD, A.; LANGVATN, R.; STENSETH, N. C. Age and density-dependent reproductive effort in male red deer. **Proceedings of the Royal Society, B**, v. 269, p. 1523 – 1528, 2002.

ZANDERS, I. P. Ionic regulation in the mangrove crab *Goniopsis cruentata*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 60, p. 293 – 302, 1978.