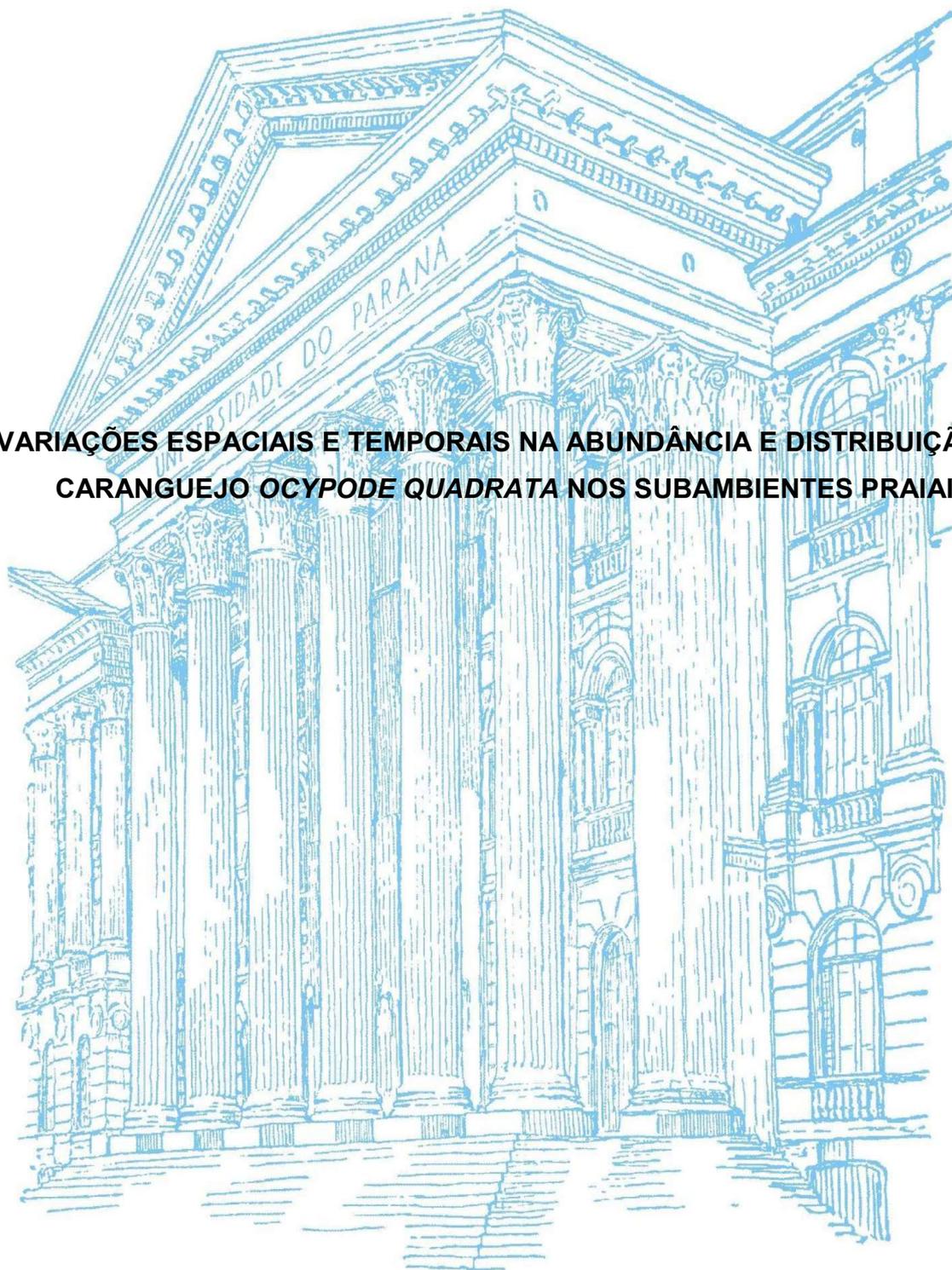


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PABLO DAMIAN BORGES GUILHERME

**VARIAÇÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS NA ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DO
CARANGUEJO *OCYPODE QUADRATA* NOS SUBAMBIENTES PRAIAIS**



PONTAL DO PARANÁ

2017

PABLO DAMIAN BORGES GUILHERME

**VARIAÇÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS NA ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DO
CARANGUEJO *OCYPODE QUADRATA* NOS SUBAMBIENTES PRAIAIS**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr Carlos Alberto Borzone

Coorientador: Prof. Dr André Adrian Padiál

PONTAL DO PARANÁ

2017

CATALOGAÇÃO NA FONTE:
UFPR / SiBi - Biblioteca do Centro de Estudos do Mar
Caroline Felema dos Santos Rocha – CRB 9 - 003/16

G953v Guilherme, Pablo Damian Borges
Variações espaciais e temporais na abundância e distribuição do caranguejo *Ocypode quadrata* nos subambientes praias. / Pablo Damian Borges Guilherme. – Pontal do Paraná, 2017.
144 f.; 29 cm.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alberto Borzone.
Coorientador: Prof. Dr. André Adrian Padial.

Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

1. Caranguejo-fantasma. 2. Dunas. 3. Segregação. I. Título. II. Borzone, Carlos Alberto. III. Padial, André Adrian. IV. Universidade Federal do Paraná.

CDD 595.3842



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **PABLO DAMIAN BORGES GUILHERME** intitulada: **Variações espaciais e temporais na abundância e distribuição do caranguejo *Ocypode quadrata* nos subambientes praias.**, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação.

Curitiba, 31 de Março de 2017.

CARLOS ALBERTO BORZONE

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

LUIS FERNANDO FÁVARO

Avaliador Interno (UFPR)

YARA APARECIDA GARCIA TAVARES

Avaliador Externo (UNESPAR)

CASSIANA BAPTISTA METRI

Avaliador Externo (UNESPAR)

JOSE ROBERTO BOTELHO DE SOUZA

Avaliador Externo (UFPE)



Ao Mar
As Estrelas
A Lua

AGRADECIMENTOS

Ainda durante o nível médio do ensino básico me questionei. O que faz de nós humanos diferentes dos demais animais? Obtive como resposta a argumentação de que somos capazes de raciocinar. Mas depois percebi que muitos outros animais também raciocinam.

Mais tarde, na graduação em ciências biológicas, a resposta teve outro caminho, somos os únicos organismos capazes de criar uma cultura e passar para nossos descendentes. Mas novamente, descobri que isso também ocorre com golfinhos e abelhas. Parece que ainda assim não éramos muito diferentes dos outros animais.

Contudo, durante meu doutorado em ecologia pude perceber e então compreender: o que faz os humanos tão especiais e capazes de habitar todos os ambientes desse grande planeta é a coletividade, nossa capacidade de acumular o conhecimento e de rapidamente ter acesso a ele. A capacidade humana de armazenar conhecimento passou da pedra, madeira, papiro, papel, a prensa automática para a era digital. Hoje, somos capazes de acessar qualquer conhecimento quase que instantaneamente.

Repensando a celebre frase de Sir Isaac Newton: "Se vi mais longe foi por estar de pé sobre ombros de gigantes." Hoje eu diria, "Se vimos mais longe é por estar de pé sobre os ombros de todos que antes vieram". Por isso, gostaria de agradecer a todos aqueles que antes de mim, contribuíram acumulando conhecimento e tornaram possível o avanço científico da humanidade.

As entidades que de alguma forma me ajudaram, agradecimentos a maior delas, a internet (suprassumo da coletividade e acesso ao conhecimento), a CAPES (bolsa de estudos), ao PT (Partido dos Trabalhadores), que durante 13 anos de governo promoveu o REUNI levando a ciência e a universidade a sério no Brasil, ao Google (entender minhas pesquisas com pouco senso) e ao Sci-Hub (em nome a pesquisadora Alexandra Elbakyan e Aaron Swartz, que tornaram a todos possível "participar do progresso científico e de seus benefícios").

Agradecimentos ao orientador, Carlos Alberto Borzone, que sempre me deu liberdade, me ensinou mais do que a fazer ciência, me ensinou a questionar e ainda ser humano. Desde as coisas mais simples, como por exemplo, olhar os números na tabela, truques culinários, dicas de segurança em grandes cidades, manejo de vícios

e acima de tudo, curtir a praia. E não esquecerei que o papel do orientador é formar recursos humanos!

Aos professores e seus discípulos, Leonardo Cruz da Rosa, Leonir André Coling, Yara A. Garcia Tavares, Cassiana B. Metri, José Roberto B. de Souza, Luis F. Fávaro, André A. Padial, Miller Moura, Fabio Cavalga Bom, agradeço a ajuda que me deram seja na logística ou nas correções desta tese.

Não tão pouco importantes são as pessoas que contribuíram durante minha trajetória.

A Maristela de Lima Bueno, agradeço e dedico essa tese, nada que eu possa fazer irá retribuir tanto que devo à você. Você viu o tamanho daquela árvore?!

A Luana Bueno Freitas, agradeço e dedico essa tese, por me ensinar a ser pai e ao mesmo tempo, amadurecer sem apodrecer.

As famílias, Guilherme-Borges, minha mãe Denise Correa Borges, meu pai Welltson Peteron Guilherme, minha irmã Joana Borges Guilherme, minha vó Enilda Correa Borges e seus respectivos cachorros, agradeço a paciência e financiamento durante todo o processo e principalmente durante os finalmentes.

A família, Bueno, minha sogra Salete de Lima Bueno, meu sogro Nylton Neves, minha vogra Guilherminha de Lima Bueno, meu vogra Adolfo Moraes Bueno, meu tio Valdeir de Lima Bueno, minha tia Micheli Tomkiel, meu primo Jonny Gabriel da Silva Bueno e seus respectivos cachorros, agradeço a paciência e financiamento durante todo o processo e ao acolhimento nessa família cheia de garra.

Aos colegas de laboratório, Jenyffer Vierheller, Ana Luiza Gandara Martins, Priscilla Lucena e Larissa Regina Pinto, agradeço a paciência, conversas e risadas que ajudam a manter a sanidade.

Aos velhos amigos, Guilherme José Silvério, Fernanda de Lima Corbani, Gustavo Corbani Silvério, Rafael José Ramos Silva e Rafael Cargnelutti, agradeço a paciência em todos esses anos de amizade.

Aos novos amigos, Nicole Stakowian, Adriano de Miranda e Tarcila Kuhn, agradeço a paciência durante esses últimos meses de tese, não é um bom momento para aturar alguém.

Ao amigo renascido, Igor Augusto Lopes Kobora, meu advogado, agradeço a paciência, ensinamentos, conversas, traduções e principalmente por entender minha sintaxe peculiar.

Para finalizar, #foratemer.

“Tudo está interligado;
Tudo deve ir a algum lugar;
A Natureza sabe melhor;
Não há almoço de graça”
(Barry Commoner, 1971, p. 29-42)

RESUMO

A espécie *Ocypode quadrata* vive em praias arenosas oceânicas e não-oceânicas, protegidas ou expostas, em diferentes regimes climáticos e regiões biogeográficas. Embora muitos trabalhos de distribuição e abundância tenham sido realizados com o gênero, estudos em grandes escalas espaciais e temporais permanecem escassos, principalmente sob a perspectiva dos subambientes praias. Além disso, as variações metodológicas nas estimativas populacionais dificultam a comparação a longo prazo por metanálise. Este estudo avaliou as variações espaciais e temporais em pequenas (Capítulo 1) e grandes escalas espaciais da costa brasileira (Capítulo 2) da abundância, densidade e distribuição do caranguejo *O. quadrata* nos subambientes praias, além de identificar os melhores métodos para estimativas populacionais a longo prazo (Capítulo 3). Em pequena escala, o estudo detalhado da distribuição temporal e espacial das tocas mostrou variações nas categorias etárias, situações de ocupação e subambientes praias, associadas às flutuações sazonais das condições meteorológicas e oceanográficas. A população apresentou segregação etária espacial e temporal, sempre evitando a competição intraespecífica entre os recrutas e jovens/adultos. Em grande escala, a comparação entre as praias localizadas em três ecorregiões marinhas, Nordeste, Sudeste Brasil e Rio Grande, deixou claro o efeito da latitude e do parâmetro morfodinâmico sobre a abundância, densidade e distribuição das tocas de *O. quadrata*. A densidade das tocas foi maior em altas latitudes, enquanto que a abundância foi maior em praias dissipativas. O subambiente com maior número de tocas no Nordeste Brasil foi a duna frontal incipiente, e nas demais ecorregiões foi o supralitoral. Por outro lado, a concentração de tocas foi maior na zona de detrito na ecorregião Nordeste e Sudeste Brasil e no Rio Grande permaneceu sendo o supralitoral. Dentre as características físicas locais, o tamanho e penetrabilidade do sedimento demonstraram uma relação positiva com a abundância e densidade de tocas no supralitoral. Quanto à avaliação das metodologias, diversas estratégias para estimar a densidade dos caranguejos do gênero *Ocypode* foram inventariadas e testadas, chegando a um denominador comum que considerou não apenas a precisão e exatidão do método, mas também a logística e praticidade. Com base nos resultados obtidos através das estratégias metodológicas, diversas recomendações foram discutidas e apresentadas. Em resumo, o presente estudo selecionou as estratégias com transecções

perpendiculares à praia, formadas de subunidades amostrais concatenadas de 1, 4 ou 25 m² replicadas espacial e temporalmente. Um dos maiores avanços dessa tese foi identificar as dunas como subambiente constantemente habitado pela espécie *Ocypode quadrata*, tanto ao longo do tempo quanto em pequenas e grandes escalas espaciais. Diante de tal situação, as estimativas populacionais devem ser sempre realizadas até as dunas, evitando a subamostragem dos jovens e adultos. Gestores e tomadores de decisão devem considerar que a perda e a quebra de conexão entre os subambientes, podem gerar populações inviáveis através da agregação das categorias etárias e que por sua vez modificaria até mesmo o funcionamento ecológico do ecossistema.

Palavras-chave: Caranguejo-fantasma. Dunas. Segregação.

ABSTRACT

The atlantic ghost crab, *Ocypode quadrata*, live on sandy, oceanic and non-oceanic beaches, protected or exposed, in different climatic regimes and biogeographical regions. Although many works of distribution and abundance have been carried with the genus *Ocypode*, but studies at large spatial and temporal scales remain scarce, especially from the perspective of the beach subenvironments. In addition, methodological variations in population estimates make it difficult to compare long-term. This study evaluated the spatial and temporal variations in the small (Chapter 1) and large spatial scales of the Brazilian coast (Chapter 2) of the abundance, density and distribution of the crab *O. quadrata* in the beach subenvironments, besides identifying the best methods for population estimates to long term studies (Chapter 3). On a small scale, the detailed study of temporal and spatial burrows distribution showed variations in age categories, occupancy situations and beach subenvironments, associated to seasonal fluctuations in meteorological and oceanographic conditions. The population presented spatial and temporal age segregation, always avoiding intraspecific competition between recruits and juveniles/adults. On a large scale, the comparison between the beaches located in three marine ecoregions: Northeastern Brazil, Southeastern Brazil and Rio Grande, showing a clear the effect of latitude and morphodynamic parameters on the abundance, density and distribution of *O. quadrata* burrows. The burrows density was higher in high latitudes, while abundance was higher in dissipative beaches. The subenvironment with the highest number of burrows in the Northeastern Brazil was the incipient foredune, and in the other ecoregions was the supralittoral. On the other hand, the concentration of burrows was higher in the drift zone in the Northeastern and Southeastern Brazil, while Rio Grande ecoregion remained the supralittoral. Among the local physical characteristics, sediment size and penetrability demonstrated a positive relation with the abundance and density of burrows in the supralittoral. Regarding the evaluation of methodologies, several strategies to estimate the density of *Ocypode* crabs were inventoried and tested, arriving at a common denominator that considered not only the precision and accuracy of the method, but also the logistics and practicality. Based on the results obtained through the methodological strategies, several recommendations were discussed and presented. In summary, the present study selected the strategies with across-shore transects, formed of concatenated

sample subunits of 1, 4 or 25 m² spatially and temporally replicated. One of the major advances of this thesis was to identify foredunes as a subenvironment constantly inhabited by the *Ocypode quadrata*, both over time and on small and large spatial scales. Faced with such a situation, population estimates in Brazilian beaches must always include the foredunes, avoiding the under-sampling of the juveniles and adults. Managers and decision-makers must consider that the loss and breakdown of connections between subenvironments can generate unviable populations through the aggregation of age categories, which in turn would modify even the ecological functioning of the ecosystem.

Key-words: Ghost-crab. Foredunes. Segregation.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1 - Resultados da pesquisa dos termos “beach” e “strand” no Google books Ngram Viewer, uma ferramenta de pesquisa em livros digitalizados que representam 4% de todos os livros publicados até 2008 (MICHEL et al., 2011).23
- Figura 2.1 - Condições meteorológicas para o litoral do Paraná entre fevereiro de 2012 a agosto de 2014. Provenientes da estação meteorológica automática situada na Ilha do Mel (Código OMM: 86935) do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Valores médios diários de temperatura do ar (média, máxima e mínima) e do ponto de orvalho (A), umidade relativa do ar (B), pressão atmosférica (C), radiação (D), direção (E) e velocidade (F) do vento e precipitação acumulada (G). As setas indicam o dia das amostragens na praia de Ipanema - Pontal do Paraná.38
- Figura 2.2 - Condições oceanográficas para o litoral do Paraná entre fevereiro de 2012 a agosto de 2014. Dados extraídos do modelo global do WAVEWATCH III provenientes da boia “Floripa” operacionalizado pela NOAA. Valores médios diários de altura (A), período (B) e direção (C) das ondas. As setas indicam as amostragens na praia de Ipanema - Pontal do Paraná.39
- Figura 2.3 - Distância (m) e altura (m) do marco fixo, mostrando o perfil suavizado da praia de Ipanema - Pontal do Paraná por estação do ano de junho de 2013 a maio de 2014. Pontos pretos = marco fixo (ré).40
- Figura 2.4 - Boxplot do parâmetro de dean (Ω) de junho de 2013 a maio de 2014 da praia de Ipanema - Pontal do Paraná em relação as estações do ano. Caixas = primeiro e terceiro quartil (25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de $1,5 * IQR$ (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). Pontos pretos = outliers.....40
- Figura 2.5 - Boxplot do tamanho médio do sedimento (Ω), seleção do sedimento (Ω), assimétrica e curtose dos sedimentos coletados ao longo do ano (junho de 2013 a maio 2014) em distintas subunidades da praia de Ipanema - Pontal do Paraná. ML= médiolitoral, DR= zona de detrito, SP= supralitoral, DFI = duna frontal incipiente e DFE = duna frontal estabelecida. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. A linha superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de $1,5 * IQR$ (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). N=341
- Figura 2.6 - Variação da temperatura (a), penetrabilidade (b) e umidade (c) do sedimento nos subambientes da praia de Ipanema - Pontal do Paraná de junho de 2013 a maio de 2014.43
- Figura 2.7 - Valores observados (pontos) e linhas de tendência (traços) da entropia da textura nos subambientes da praia de Ipanema - Pontal do Paraná de junho de 2013 a maio de 2014. Linhas de tendências estimadas pelo modelo aditivo generalizado utilizando o método de suavização. ML =

- Médiolitoral, DR = Zona de Detrito, SP = Supralitoral, DFI = Duna frontal incipiente e DFE = Duna frontal estabelecida.44
- Figura 2.8 - Distribuição absoluta por classes do diâmetro da toca ativas (cinza) sobreposto as inativas (preto) do caranguejo *Ocypode quadrata* amostrados de fevereiro de 2012 a maio de 2014 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Recrutas (< 13 mm), Jovens (13 a 21 mm) e Adultos (>21 mm). As barras cinza escuras representam a sobreposição das tocas ativas e inativas.45
- Figura 2.9 - Número médio de tocas (ativas e inativas) acumuladas do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil.45
- Figura 2.10 - Boxplot do número de tocas/m² (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de 1,5 * IQR (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). Linha preta = Média ajustada pelo modelo sazonal (cosinor).47
- Figura 2.11 - Média e intervalo de confiança ajustada pelo modelo sazonal das tocas (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* ao longo do ano (12 meses) em relação as categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil.48
- Figura 2.12 - Representação gráfica da posição (A), boxplot do tamanho (B) e diagrama de dispersão relação entre a abundância de tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* e o tamanho (C) dos subambientes praias ($r^2=0,06$, $p<0,001$) amostrados entre fevereiro de 2012 a maio de 2014, em 6 transecções mensais em Ipanema - Pontal do Paraná. DFE = duna frontal estabelecida, DFI = duna frontal incipiente, SP = supralitoral, DR = zona de detrito e ML = médiolitoral.....49
- Figura 2.13 - Boxplot da abundância de tocas/m (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados subambientes praias de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de 1,5 * IQR (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). DFE = duna frontal estabelecida, DFI = duna frontal incipiente, SP = supralitoral, DR = zona de detrito e ML = médiolitoral.....50
- Figura 2.14 - Boxplot da densidade de tocas/m² (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados subambientes

praiais de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de $1,5 * IQR$ (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). DFE = duna frontal estabelecida, DFI = duna frontal incipiente, SP = supralitoral, DR = zona de detrito e ML = médiolitoral.....51

Figura 2.15 - Distribuição espacial (A) e tendência média anual estimada (B) das tocas ativas e inativas do caranguejo *Ocypode quadrata* recrutas em relação aos subambientes praias amostrados de fevereiro/2012 a maio/2014, em 6 transecções mensais na praia de Ipanema - Pontal do Paraná. Cada ponto do diagrama de dispersão representa uma subunidade amostral de 1m², o tamanho dos pontos foi atribuído a densidade de tocas/m² e a cor de cada ponto representa o subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.54

Figura 2.16 - Distribuição espacial (A) e tendência média anual estimada (B) das tocas ativas e inativas do caranguejo *Ocypode quadrata* jovens em relação aos subambientes praias amostrados de fevereiro/2012 a maio/2014, em 6 transecções mensais na praia de Ipanema - Pontal do Paraná. Cada ponto do diagrama de dispersão representa uma subunidade amostral de 1m², o tamanho dos pontos foi atribuído a densidade de tocas/m² e a cor de cada ponto representa o subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.55

Figura 2.17 - Distribuição espacial (A) e tendência média anual estimada (B) das tocas ativas e inativas do caranguejo *Ocypode quadrata* adultos em relação aos subambientes praias amostrados de fevereiro/2012 a maio/2014, em 6 transecções mensais na praia de Ipanema - Pontal do Paraná. Cada ponto do diagrama de dispersão representa uma subunidade amostral de 1m², o tamanho dos pontos foi atribuído a densidade de tocas/m² e a cor de cada ponto representa o subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.56

Figura 3.1 - Mapa indicando as praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro 2014 a março de 2015. Os pontos vermelhos indicam os locais de coleta. Os polígonos no oceano demarcam as ecoregiões marinhas (nomeadas no mapa), segundo Spalding *et al.* (2007).....68

Figura 3.2 - Distribuição das tocas dos caranguejos fantasma *Ocypode quadrata* através do perfil de 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. As barras coloridas acima do perfil praial representam a transição entre os subambientes, a linha horizontal e vertical marca o ponto zero da distância e altura da zona de detrito. Pontos pretos representam a média e o desvio-padrão da densidade de tocas do *O. quadrata*. O eixo vertical do lado esquerdo indica a densidade de tocas (/m²) enquanto o eixo do lado direito indica a altura do perfil (m).77

- Figura 3.3 – Temperatura (branco) e penetrabilidade (cinza) do sedimento ao longo do perfil das 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. Cada ponto representa uma mensuração ao longo do perfil praias.....78
- Figura 3.4 - Abundância (A) e densidade (B) de tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* nas 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. Caixas = primeiro e terceiro quartil (25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de 1,5 * IQR (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). Pontos pretos = outliers.....80
- Figura 3.5 - Relação entre o parâmetro de Dean e abundância (A); e a latitude e a densidade (B) de tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* nas 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. Na figura A, cada ponto representa a média da abundância de tocas e do parâmetro de Dean por praia amostrada com seus respectivos desvios-padrão. Na figura B, os pontos representam a densidade em cada transecção, a linha de tendência foi ajustada pelo modelo de spline cúbico natural (LME: $F_2=11,31$; $R^2=0,45$; $p<0,01$).....81
- Figura 3.6 - Porcentagem de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* por subambiente nas praias amostradas em distintas ecorregiões. Cada barra representa a porcentagem da somatória de tocas por subambiente em todas as transecções e praias por ecorregião. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.....83
- Figura 3.7 - Densidade de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* por subambiente nas praias amostradas em distintas ecorregiões marinhas. As barras representam a densidade (tocas/m²) em todas as transecções e praias amostradas por subambiente e ecorregião, as barras de erro foram calculadas pelo erro padrão. ns = não significativo, * $p<0,01$, ** $p<0,001$, *** $p<0,001$. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.....84
- Figura 3.8 - Densidade de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* por subambiente e detalhado por praia. As barras representam a densidade (tocas/m²) em todas as transecções amostradas por subambiente, as barras de erro foram calculadas pelo erro padrão.....85
- Figura 4.1 - Desenho das unidades amostrais utilizada para estimar a densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*.....96
- Figura 4.2 - Direção de cada unidade amostral utilizada para estimar a densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*.....96
- Figura 4.3 - Disposição das subunidades amostrais nas transecções perpendiculares e paralelas ao mar utilizada para estimar a densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*.....96
- Figura 4.4 - Diagrama de dispersão da distribuição espacial de tocas em 300m² do caranguejo *Ocypode quadrata* da praia de Pontal do Sul (Pontal do Paraná) em distintas ocasiões temporais. Os pontos pretos representam

cada toca amostrada, em períodos do ano de alta densidade (junho/2005) e baixa densidade (outubro/2005).....	97
Figura 4.5 - Número de estudos ecológicos com o gênero <i>Ocypode</i> a cada quatro anos, desde 1970 até dezembro/2016.....	99
Figura 4.6 - Distribuição dos estudos ecológicos com o gênero <i>Ocypode</i> . Linha de costa derivado do shapefile “natural earth” (resolução 1:50m) disponível em http://www.naturalearthdata.com	99
Figura 4.7 - Número de estudos em relação ao desenho e direção das unidades e da disposição das subunidades amostrais para a estimativa de densidade de tocas do gênero <i>Ocypode</i>	100
Figura 4.8 - Estratégias metodológicas testadas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero <i>Ocypode</i> com perpendiculares ao mar. Três (A) e dez (B) transecções perpendiculares ao mar com subunidades amostrais concatenadas de 1m ² (1x1m), três (C) transecções com subunidades concatenadas de 4m ² (2x2m) e duas (D) e três (E) transecções com subunidades concatenadas de 25m ² (5x5m).	102
Figura 4.9 - Estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero <i>Ocypode</i> com transecções paralelas ao mar em três níveis, com cinco replicações de subunidades de 1m ² (1x1m) concatenadas (A) e aleatórias (B), dez replicações de subunidades concatenadas (C) e aleatórias (D), e vinte replicações com subunidades concatenadas (E).	102
Figura 4.10 - Média, erro padrão e tamanho do efeito do número de tocas/m ² de <i>Ocypode quadrata</i> utilizando as estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero <i>Ocypode</i> . Três (A) e dez (B) transecções perpendiculares ao mar com subunidades amostrais concatenadas de 1m ² (1x1m), três (C) transecções com subunidades concatenadas de 4m ² (2x2m) e duas (D) e três (E) transecções com subunidades concatenadas de 25m ² (5x5m). A linha preta pontilhada representa a média de tocas censitadas em 300 m ²	103
Figura 4.11 - Média, erro padrão e tamanho do efeito do número de tocas.m ⁻² de <i>Ocypode quadrata</i> utilizando as estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero <i>Ocypode</i> . Transecções paralelas ao mar em três níveis, com cinco replicações com subunidades de 1m ² concatenadas (A) e aleatórias (B), dez replicações com subunidades de 1m ² concatenadas (C) e aleatórias (D) e vinte replicações com subunidades de 1m ² (1x1m) concatenadas (E). A linha vermelha pontilhada representa a média de tocas censitadas em 300 m ²	104

LISTA DE QUADROS

Quadro 4.1 - Definição das informações extraídas dos estudos ecológicos com o gênero <i>Ocypode</i>	97
Quadro 4.2 - Recomendações para confecção de protocolos de monitoramento de caranguejos fantasmas através da estimativa de densidade de tocas	110

LISTA DE TABELAS

- Tabela 2.1 - Correlação de Spearman (ρ) entre a densidade de tocas ativas de recrutas, jovens e adultos do caranguejo *Ocypode quadrata* e as condições meteorológicas e oceanográficas amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. * $p < 0,01$, ** $p < 0,001$, *** $p < 0,001$48
- Tabela 2.2 - Efeitos fixos dos modelos aditivos generalizados mistos (GAM) relacionado a densidade de tocas ativas de recrutas, jovens e adultos dos caranguejos *Ocypode quadrata* e a distância da linha de detrito e o mês de coleta nos diferentes subambientes amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Edf= graus de liberdade estimados, * $p < 0,01$, ** $p < 0,001$, *** $p < 0,001$53
- Tabela 3.1 - Resumo das informações das praias amostradas. AST= Atlântico Sudoeste Tropical; ATQ= Temperado Quente; NB= Nordeste Brasil; SB= Sudeste do Brasil; RG= Rio Grande; DP= Desvio-Padrão.....76
- Tabela 3.2 - Resultados da análise granulométrica das praias amostradas. AST= Atlântico Sudoeste Tropical; ATQ= Temperado Quente; NB= Nordeste Brasil; SB= Sudeste do Brasil; RG= Rio Grande; DP= Desvio-Padrão 76
- Tabela 3.3 - Seleção dos efeitos aleatórios de intercepto baseado no critério de informação de akaike (AIC) para os modelos globais.79
- Tabela 3.4 - Distribuição das tocas de *Ocypode quadrata* por ecorregião. EP=erro padrão, n = número de tocas em todas as praias por subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.....82
- Tabela 3.5 - Distribuição das tocas de *Ocypode quadrata* em todas as praias amostradas por subambiente. EP=erro padrão, n = número de tocas em todas as praias por subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral. AST= Atlântico Sudoeste Tropical; ATQ= Temperado Quente; NB= Nordeste Brasil; SB= Sudeste do Brasil; RG= Rio Grande86
- Tabela 4.1 - Resultados das simulações das estratégias amostrais para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Transecções perpendiculares ao mar com três (a) e dez (b) replicações e subunidades amostrais concatenadas de 1m², três (c) transecções com subunidades concatenadas de 4m² e duas (d) e três (e) transecções com subunidades concatenadas de 25m². Transecções paralelas ao mar em três níveis, com cinco replicações com subunidades de 1m² concatenadas (a) e aleatórias (b), dez replicações com subunidades de 1m² concatenadas (c) e aleatórias (d) e vinte replicações com subunidades de 1m² concatenadas (e). Média, desvio padrão, coeficiente de variação (cv) e tamanho do efeito (D) em relação à média de tocas censitadas em 300 m² em duas situações de densidade de tocas de *Ocypode quadrata*.104

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ML	- Médiolitoral
DR	- Zona de Detrito
SP	- Supralitoral
DFI	- Duna Frontal Incipiente
DFE	- Duna Frontal Estabelecida
GLM	- Modelos lineares generalizados
GAM	- Modelos aditivos generalizados
D	- Tamanho do efeito
AIC	- Critério de Informação de Akaike
AST	- Atlântico Sudoeste Tropical
ATQ	- Atlântico Sudoeste Temperado Quente
NB	- Nordeste Brasil
SB	- Sudeste do Brasil
RG	- Rio Grande
DP	- Desvio-Padrão
EP	- Erro-Padrão
n	- número de replicações

LISTA DE SÍMBOLOS

\pm - mais ou menos a variação da média

Ω - Parâmetro de dean

Φ - escala logarítmica do tamanho do grão, phi

\approx - aproximadamente

ρ - rho, correlação de Spearman

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	23
2	CAPÍTULO I - VARIAÇÕES TEMPORAIS NA OCUPAÇÃO DOS SUBAMBIENTES PRAIAIS PELAS DIFERENTES CATEGORIAS ETÁRIAS DO CARANGUEJO FANTASMA <i>OCYPODE QUADRATA</i>	29
2.1	INTRODUÇÃO	29
2.2	METODOLOGIA.....	31
2.2.1	Área de Estudo.....	31
2.2.2	Amostragens	31
2.2.3	Condições Meteorológicas e Oceanográficas	32
2.2.4	Caracterização Física e ambiental	32
2.2.5	Amostragem da População	34
2.2.6	Preparação dos Dados e Análises Estatísticas	35
2.3	RESULTADOS	36
2.3.1	Condições Meteorológicas e Oceanográficas	36
2.3.2	Caracterização Física.....	39
2.3.3	Distribuição temporal das tocas.....	44
2.3.4	Distribuição espacial das tocas	48
2.3.5	Variação temporal da distribuição espacial das tocas	51
2.4	DISCUSSÃO	57
3	CAPÍTULO II - OS EFEITOS DA LATITUDE E DAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS LOCAIS NA ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DO CARANGUEJO FANTASMA <i>OCYPODE QUADRATA</i>.....	62
3.1	INTRODUÇÃO	62
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	65
3.2.1	Área de Estudo.....	65
3.2.2	Amostragens	67
3.2.2.1	Variáveis Físicas.....	67
3.2.2.2	População de caranguejos	69
3.2.3	Preparação dos Dados e Análises Estatísticas	70
3.3	RESULTADOS	72
3.3.1	Propriedades do Habitat.....	72
3.3.1.1	Ecorregião Nordeste Brasil.....	72

3.3.1.1.1 Sergipe.....	72
3.3.1.1.2 Bahia.....	73
3.3.1.2 Ecorregião Sudeste Brasil.....	73
3.3.1.2.1 Paraná.....	73
3.3.1.2.2 Santa Catarina.....	74
3.3.1.3 Ecorregião Rio Grande.....	74
3.3.1.3.1 Rio Grande do Sul.....	74
3.3.2 Abundância e densidade das tocas.....	79
3.3.3 Distribuição de tocas.....	82
3.4 DISCUSSÃO.....	87
4 CAPÍTULO III - AVALIAÇÃO DAS ESTRATÉGIAS METODOLÓGICAS PARA ESTIMATIVA DE DENSIDADE DE TOCAS DE CARANGUEJOS DO GÊNERO OCYPODE.....	92
4.1 INTRODUÇÃO.....	92
4.2 METODOLOGIA.....	94
4.3 RESULTADOS.....	98
4.4 DISCUSSÃO.....	105
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	111
5.1 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS.....	112
GLOSSÁRIO.....	130
APÊNDICES E ANEXOS.....	131
APÊNDICE A - MODELO NÃO-LINEAR DA CURVA DE VON BERTALANFFY UTILIZANDO O DIÂMETRO MÉDIO DAS TOCAS ATIVAS.....	131
APÊNDICE B - RESUMO DAS INFORMAÇÕES EXTRAÍDAS DOS ESTUDOS ECOLÓGICOS COM O GÊNERO OCYPODE.....	132
APÊNDICE C - REFÊRENCIAS DOS ESTUDOS ANALISADOS.....	136

1 INTRODUÇÃO GERAL

A fronteira entre o mar e a terra já teve muitos nomes. Por muito tempo foi chamada de “*strand*”, possivelmente derivada da palavra “*strond*” do antigo norueguês que significa “costa” ou porventura do radical indo-europeu “*ster*”, que significa “esticar” (MORRIS, 2007). Até o século XIII a palavra “*strand*” foi utilizada para qualquer costa, doca e cais que estivesse entre a marca de maré baixa e alta.

Quando a percepção que a sociedade tinha da região costeira mudou, entre os séculos XVIII e XIX (CORBIN, 1989), de um local indomável, estéril e repleto de podridão, para um local de cura, divertimento e turismo, foi necessário a dissociação em dois termos (Figura 1.1). Um termo para a região costeira natural com fins de recreação precisava ter uma área extensa e firme, onde as pessoas sentavam e caminhavam, a “*beach*”. E um termo para a região costeira feia, geralmente lamosa, que eventualmente era encontrada por um capitão de veleiro que encalhava na costa, a “*strand*”.

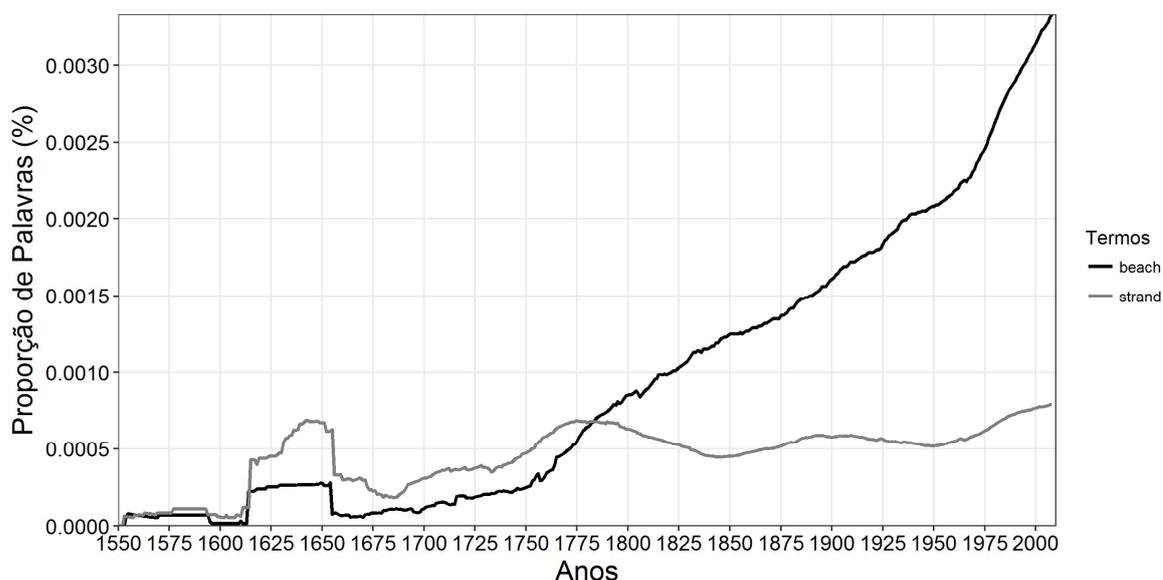


Figura 1.1 - Resultados da pesquisa dos termos “*beach*” e “*strand*” no *Google books Ngram Viewer*, uma ferramenta de pesquisa em livros digitalizados que representam 4% de todos os livros publicados até 2008 (MICHEL et al., 2011).

No entanto, a palavra “*beach*” tem origens inúmeras e duvidosas (MORRIS, 2007; HARPER, 2017) como por exemplo a palavra “*bakkī*” da antiga língua nórdica (banco com fluxo), “*baece*” do inglês antigo (fluxo) ou ainda uma mutação da palavra também inglesa “*bleach*” (branqueamento de pedras causados por sol e água).

Enquanto isso, nas línguas de origem latina a palavra “praia” em português, “*playa*” em espanhol e “*plage*” em francês sempre esteve enraizada, oriunda do termo

em latim tardio “*plagiā*” que significa “costa”, que por sua vez foi oriundo do termo grego “plágia” que denota “obliquo, de flanco, de lado, de costado”.

Normalmente se diz que a praia é uma invenção moderna (GILLIS, 2012), entretanto analisando a frequência da utilização do termo “*beach*”, pode-se dizer que a praia é uma invenção contemporânea. A alta popularidade das praias no século XX, amplamente discutida por Schlacher et al. (2007), é o auge do que teve início por volta de 1800.

Por outro lado, os questionamentos científicos na região costeira começaram por volta de 1700, quando não mais foi considerada fruto de caóticos vestígios de um cataclismo, mas como produto de um desgaste imemorial (CORBIN, 1989). Em 1706 o conde Luigi Marsigli, pai da oceanografia moderna, descreve que a linha costeira se estende deste a praia até a plataforma continental (LALOË, 2016), reestabelecendo à beira-mar como uma zona e não apenas uma linha.

A evolução do pensamento científico modifica, enfim, o olhar dirigido a praia propriamente dita. O olho interpreta de uma maneira nova essa linha, que se sabe desde então provisória, e essa superfície, que alguns analisam como o termino de um ciclo de erosão. [...] a nova incerteza do desenho da beira-mar prende-se agora ao caráter efêmero do território, que, a cada doze horas, libera o refluxo. Entre a praia e o estirâncio, dilui-se a fronteira (CORBIN, 1989, p. 120).

Em meados de 1790, [...] as mensurações das oscilações da linha costeira transformam a praia, até então declive inalterável, em um espaço residual, incerto sobre o qual se desenrola a luta indecisa dos elementos (CORBIN, 1989, p. 115).

Desde então a praia arenosa é o ambiente mais dinâmico da terra (MCLACHLAN; BROWN, 2006), principalmente devido seu constante movimento (TANNER, 1958). O entremarés convida a experimentar alternadamente a subida e a retirada das águas; essa zona disponível suscita o sonho binário da submersão e da dessecação (CORBIN, 1989), variando diariamente a umidade e temperatura do sedimento (WEBB, 1991). A variação sazonal nos regimes de ondas, com períodos calmos e tempestuosos causam processos de erosão e deposição sedimentar (BASCUM, 1979). Além disso, as praias variam espacialmente e temporalmente na morfodinâmica, passando de estados refletivos, com declividades abruptas, espraiamento curto e areias grosseiras, a condições dissipativas com declividades suaves, longo espraiamento e areias finas (WRIGHT; SHORT, 1984).

O ambiente praial pode ser compartimentalizado em subambientes pela ação dos ventos e o pelo ritmo das marés, tornando a praia um ambiente heterogêneo (MCLACHLAN; BROWN, 2006). Estes subambientes podem ser descritos da seguinte forma: Médiolitoral (ML), região da praia entre o nível mais baixo e o mais alto da maré; Zona de detrito (DR), local onde, no limite máximo da maré, acumula-se matéria orgânica alóctone (COLOMBINI; CHELAZZI, 2003); logo após, Supralitoral (SP), região de areia seca e que diariamente recebe borrifos marinhos, acima da maré alta (SHORT, 1996); Duna frontal incipiente (DFI), região em gradiente formando pela crescente sucessão ecológica da vegetação pioneira, sujeita a inundações esporádicas; e por fim, a Duna frontal estabelecida (DFE), marcada pela presença de espécies arbustivas, aumentando a complexidade ambiental e riqueza de espécies vegetais (HESP, 2002).

Qualquer organismo que viva em um ambiente tão instável temporal e espacialmente, deve ser capaz de se adaptar para lidar com essas condições em constante mudança (SOARES; CALLAHAN; RUYCK, 1998). Jean-Victor Audouin e Henri Milne-Edwards foram os pioneiros na descrição dos organismos praias por volta de 1820, realizando estudos sistemáticos da flora e fauna durante as marés baixas ao longo de toda a costa francesa (CORBIN, 1989). A partir desses estudos tem-se a formação de discípulos como, Jean Louis Armand de Quatrefages de Bréau, que em 1844 escreve sobre os prodigiosos mistérios da fauna de praias:

É como se a natureza colocasse para si própria, aqui, os problemas aparentemente mais insolúveis pelo prazer de brincar com as dificuldades, ora superando-as de frente, ora eludindo-as através de manobras mais inesperadas, através das combinações mais maravilhosas (Bréau, 1844¹).

Hoje em dia, sabe-se que as espécies que habitam as praias arenosas, combinam cinco adaptações-chaves para a sobrevivência: mobilidade, construção de galerias, ritmos circadianos, orientação e algum nível de plasticidade comportamental (NEL et al., 2014; SCAPINI, 2014).

As adaptações encontradas nas espécies de praias arenosas foram moldadas pela evolução, já que constituem uma das poucas comunidades que não podem modificar o ambiente em benefício próprio, mas devem aceitá-lo tal como está e se

¹ Em Corbin (1989, p. 130).

adaptar plenamente para que suas populações sobrevivam (MCLACHLAN; BROWN, 2006).

Dentre os habitantes das praias arenosas, os caranguejos fantasmas do gênero *Ocypode* são os mais adaptados às condições hostis das praias (HUGHES, 1966; MCLACHLAN, 1988). O nome do gênero, por exemplo, é uma derivação de raízes gregas, “*ocy-*” (rápidos) e “*pode*” (pés), em referência a alta mobilidade desses organismos (HAFEMANN; HUBBARD, 1969). Para evitar o ressecamento e para proteger-se de predadores, estes organismos estão intimamente conectados as suas galerias ou tocas, passando maior parte do seu tempo mantendo-as (WOLCOTT, 1984), além de serem capazes de orientar-se e reencontrá-las (HUGHES, 1966). Algumas espécies apresentam ritmos circadianos (relativos às marés ou ao ciclo lunar), os quais controlam características fisiológicas como: reprodução, maturidade e outras atividades comportamentais, apresentadas em uma extensa revisão publicada por Lucrezi e Schlacher (2014, p. 214).

Além de todas as adaptações apresentadas, a plasticidade comportamental consagra os caranguejos fantasmas como os organismos mais bem adaptados ao ambiente praias. As espécies do gênero *Ocypode* apresentam complexas interações sociais (LIGHTER, 1977), além de padrões de distribuição no ambiente praias que evitam competição interespecífica (LUCREZI; SCHLACHER, 2014, p. 219) e intraespecífica (marcado pela segregação etária e sexual).

As espécies do gênero *Ocypode* suportam as instabilidades impostas pelo ambiente praias e algumas são capazes de lidar com as variações climáticas decorrentes de amplas distribuições geográficas. Como é o caso da espécie *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) que vive em praias oceânicas e não-oceânicas, protegidas ou expostas, desde o estado americano de *Rhode Island* (Latitude 40° Norte) até o estado mais ao sul do Brasil, Rio Grande do Sul (Latitude 33° Sul) habitando praias com diferentes regimes climáticos e províncias biogeográficas (SAKAI; TÜRKAY, 2013).

Não obstante ocorrem em todo o perfil praias aéreo, desde o médiolitoral até as dunas (BRANCO et al., 2010; GUILHERME, 2013; BORZONE et al., 2015; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016; POMBO et al., 2017). Agindo como espécie conectora entre o ambiente terrestre e o marinho, transferindo matéria, nutrientes e energia garantindo assim, a função e conectividade dos ecossistemas (HÜBNER; PENNING; ZIMMER, 2015).

Ainda assim, a distribuição e abundância da espécie *Ocypode quadrata* podem variar espacialmente em pequenas escalas espaciais, entre praias com distintos estágios morfodinâmicos (DEFEO; MCLACHLAN, 2011) ou inclinações (TURRA; GONÇALVES; DENADAI, 2005). Poucos estudos avaliam esse padrão de variação espacial em grandes escalas, todavia, evidências dessa variação foram apontadas por Lucrezi e Schlacher (2014) porém, estudos em macroescala associados a fenômenos naturais (e.g. *El Niño*) ou por mudanças climáticas são escassos ou inexistentes.

Por outro lado, o padrão de distribuição desses organismos em pequenas escalas de tempo foi amplamente estudado (NEVES; BEMVENUTI, 2006; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016; POMBO et al., 2017) geralmente atrelados a condições meteorológicas e oceanográficas. Cabe ressaltar que as variações metodológicas nas estimativas de densidades dificultam a comparação de estudos por ferramenta metanálíticas.

Diante disso, a presente tese avaliou as variações espaciais e temporais na abundância e distribuição do caranguejo *Ocypode quadrata* nos subambientes praias, além de identificar os melhores métodos para estimativas populacionais a longo prazo. Para isso, três capítulos foram desenvolvidos:

O capítulo 1, intitulado “Variações temporais na ocupação dos subambientes praias pelas diferentes categorias etárias do caranguejo fantasma *Ocypode quadrata*” teve como objetivo compreender a interação entre a estrutura populacional e a distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* nos subambientes praias e identificar quais fatores (meteorológicos, oceanográficos e físicos) são responsáveis por essa interação.

O capítulo 2, intitulado “Os efeitos da latitude e das características físicas locais na abundância e distribuição do caranguejo fantasma *Ocypode quadrata*” buscou compreender se os efeitos da latitude e das características físicas locais da praia, determinam a abundância e distribuição do caranguejo *Ocypode quadrata*.

O capítulo 3, intitulado “Avaliação das estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas de caranguejos do gênero *Ocypode*” elaborou três passos para identificar o melhor método de amostragem para estimativas de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Para isso, estudos ecológicos com o gênero foram (i) inventariados e analisados criticamente, (ii) as estratégias metodológicas mais frequentes foram testadas através de simulações em

dados previamente coletados, avaliando assim o rigor dos resultados obtidos por outros estudos e (iii) as principais variáveis climáticas, físicas e oceanográficas foram selecionadas para compor recomendações de elaboração de protocolos de coleta e monitoramento a longo prazo.

As coletas, observações e fotografias dessa tese foram realizadas com autorização para atividades com finalidade acadêmica pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade sob a licença do SISBIO: 44117-2.

2 CAPÍTULO I - VARIAÇÕES TEMPORAIS NA OCUPAÇÃO DOS SUBAMBIENTES PRAIAIS PELAS DIFERENTES CATEGORIAS ETÁRIAS DO CARANGUEJO FANTASMA *OCYPODE QUADRATA*

2.1 INTRODUÇÃO

Na praia a vida é diferente. O dia não é contado em horas, mas vivido por momentos. Seguimos a correnteza, planejamos com as marés. Seguimos o Sol (GINGRAS, 2001).

A praia está sempre mudando, desde a sua gênese são necessários energia de ondas e sedimentos à disposição (WOODROFFE, 2002). O acúmulo de sedimentos não consolidados e a intensa remoção e deposição do mesmo, criam o ambiente de transição mais dinâmico da natureza (PILKEY, 1998; PAPAGEORGIOU; ARVANITIDIS; ELEFThERIOU, 2006). A ação dos ventos e o ritmo das marés determinam as características do entremarés e do pós-praia, compartimentalizando a praia em subambientes e garantindo a heterogeneidade espacial e temporal do *habitat* (MCLACHLAN; BROWN, 2006).

A região da praia entre o nível mais baixo e o mais alto do mar é chamada de médiolitoral, no limite máximo da maré acumula-se matéria orgânica alóctone que corresponde à zona de detrito (COLOMBINI; CHELAZZI, 2003), logo após, acima da maré alta, há uma região de areia seca e que diariamente recebe borrifos marinhos, o supralitoral (SHORT, 1996). Vindo em direção contrária, uma redução gradativa da vegetação pioneira forma a duna frontal incipiente, sujeita a inundações esporádicas. Por fim, o aumento da complexidade vegetal cria um ambiente estável também chamado de duna frontal estabelecida (HESP, 2002).

Por ser uma transição entre ambientes, as praias arenosas possuem comunidades mistas características de ecótonos, com organismos marinhos, terrestres e espécies exclusivas. A fauna residente possui adaptações morfológicas e comportamentais para habitar as praias arenosas (MCLACHLAN; BROWN, 2006).

Os caranguejos fantasmas são os organismos mais bem adaptados às condições hostis das praias (HUGHES, 1966; MCLACHLAN, 1988). A maioria das características biológicas do gênero *Ocypode* são interpretáveis como adaptações a um modo de vida semiterrestre (LUCREZI; SCHLACHER, 2014). Esses caranguejos cavam tocas para proteger-se de predadores, mas principalmente para evitar o ressecamento, pois precisam ter acesso regular a umidade (WOLCOTT, 1984).

Devido à sua grande plasticidade trófica e comportamental, os caranguejos fantasmas já tiveram dietas descritas com base em organismos unicelulares (ROBERTSON; WILLIAM, 1981), em organismos macrofaunais através de predação ativa (WOLCOTT, 1978; MARCO et al., 2015) e em organismos mortos (carniças), tornando-os o principal vetor biológico para transferência de energia entre a praia e a duna (LUCREZI; SCHLACHER, 2014).

Alguns caranguejos fantasmas são simpátricos (e.g.: *Ocypode ceratophthalma*, *Ocypode madagascariensis* e *Ocypode ryderi* que habitam o oeste da África, ver LUCREZI; SCHLACHER, 2014, p. 219) e por isso, mantêm um grau de separação espacial na distribuição ao longo da praia. No leste americano, a espécie *Ocypode quadrata* habita sozinha todo o entremarés e também as dunas, com registros provenientes dos Estados Unidos (POWERS, 1977; MACCARONE; MATHEWS, 2011), Cuba (OCAÑA; VEGA; CÓRDOVA, 2012), Venezuela (RODRIGUEZ, 1963), Colômbia (HENNING; KLAASSEN, 1973) e Brasil (BRANCO et al., 2010; GUILHERME, 2013; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016).

Existe uma segregação espacial para a espécie *Ocypode quadrata* que ocorre em função das categorias etárias, com os caranguejos mais novos habitando áreas mais próximas ao espraiamento e os mais velhos, que toleram melhor a dessecação, no supralitoral (GIANUCA, 1983; VALERO-PACHECO et al., 2007; ARAUJO; ROSA; FERNANDES, 2011). Atualmente, sabe-se que a espécie habita os subambientes praias com diferentes densidades (GUILHERME, 2013), principalmente regiões próximas ao detrito e o supralitoral (BRANCO et al., 2010; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016), mas sem uma explicação para tal fenômeno. Além disso, flutuações sazonais das categorias etárias na espécie *Ocypode quadrata* foram observadas (HALEY, 1972; ALBERTO; FONTOURA, 1999; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016), predizendo que a distribuição na praia também possa variar ao longo do ano.

Considerando que a espécie possui distribuição espacial atrelada a estrutura populacional, e que a mesma tenha uma flutuação sazonal, o presente estudo teve como objetivo compreender a interação entre a estrutura populacional e a distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* nos subambientes praias e identificar quais fatores (meteorológicos, oceanográficos e físicos) são responsáveis por essa variação.

2.2 METODOLOGIA

2.2.1 Área de Estudo

As praias expostas do litoral do Paraná estão dispostas em cinco arcos praias, formados pela associação de promontórios rochosos e/ou desembocadura de sistemas estuarinos (MÜEHE, 1998). Essas praias possuem uma orientação da linha de costa de N-S, com regime de ondas e ventos de NE-SW (LANA et al., 2001), variando morfodinamicamente de dissipativas à intermediárias (ANGULO et al., 2016). A costa paranaense tem um regime de micro maré semidiurna, chegando a amplitudes aproximadas de 1,5 m durante as marés de sizígia (MARONE; CAMARGO, 1994; MARONE; JAMIYANAA, 1994).

O clima da região é classificado como *Cfa*, de acordo com Köppen-Geiger (clima subtropical úmido ou clima temperado [C], chuvoso durante todo o ano [f] com verão quente [a]) (VANHONI; MENDONÇA, 2008; ALVARES et al., 2013).

O maior arco praias do litoral paranaense, Matinhos - Pontal do Sul com 34,5 km de extensão, é também o mais urbanizado e com uma crescente perda de *habitat* (SAMPAIO, 2006). Contudo, existem setores que permanecem sem urbanizações e com baixíssima atividade antrópica. Um destes setores situa-se entre os balneários de Ipanema e Guarapari (25°39'54.91"S, 48°26'47.13"O), escolhido portanto, para a realização do presente estudo.

2.2.2 Amostragens

As amostragens foram realizadas mensalmente de fevereiro de 2012 até maio de 2014 (com exceção de março de 2012). Sempre que possível, as coletas foram realizadas em dias de tempo bom e durante a primeira maré baixa de sizígia (tanto em luas cheias e novas). As variações temporais da estrutura populacional de *Ocypode quadrata* foram analisadas através de todas as amostragens, tendo como variáveis preditoras as condições meteorológicas e oceanográficas gerais. A distribuição espacial foi estudada somente no último ano de amostragem (a partir de junho/2013), utilizando como variáveis preditoras a caracterização física do ambiente no dia da coleta.

2.2.3 Condições Meteorológicas e Oceanográficas

Os dados referentes as condições meteorológicas do período amostrado foram extraídas do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Foram adquiridos valores (por hora) de temperatura do ar (média, máxima e mínima) e do ponto de orvalho (°C), umidade relativa do ar (%), pressão atmosférica (hPa), radiação (kJm²), precipitação acumulada (mm), direção (°) e velocidade (m/s) do vento, provenientes da estação meteorológica automática situada na Ilha do Mel (Código OMM: 86935) à aproximadamente 23 km do local de coleta.

A temperatura e a precipitação média do dia foram substituídas pela temperatura máxima, mínima e precipitação acumulada, essa substituição não alterou os resultados já que essas variáveis são altamente correlacionadas (Pearson $r = 0,85$).

Os dados referentes a direção, altura e período das ondas não são monitorados na região, contudo, para suprir essa ausência foram utilizados dados extraídos do modelo global do WAVEWATCH III operacionalizado pela organização norte americana NOAA (*National Oceanic and Atmospheric Administration*). A boia mais próxima da área de estudo e que fornece os dados brutos ao modelo é a “Floripa” localizada em frente a Ilha de Santa Catarina a 120 milhas náuticas (~200 km). As séries históricas do modelo WW3 foram acessadas no portal de previsão do tempo “*windguru*” (para a praia de Camboriú - SC).

2.2.4 Caracterização Física e Ambiental

A caracterização física da área no dia da coleta foi realizada mensalmente de junho de 2013 a maio de 2014. A média dos valores de altura (H_b) e período (T) de dez ondas foram amostrados em um ponto fixo na zona de arrebentação. O desnível da praia e de um marco fixo previamente determinado (ré) foram mensurados através de uma mira topográfica e uma régua calibrada (m), a distância entre os intervalos foi apurada com o auxílio de uma trena e pôr fim a declividade da praia foi calculada pela razão entre a soma dos desníveis e a largura total da praia.

Para as análises granulométricas e obtenção do teor de umidade do sedimento foram colhidas três amostras (aprox. 50 g) em cada subambiente praial, totalizando 15 amostras mensais (com exceção do mês de agosto/2013 e maio/2014,

onde o supralitoral foi omitido pela maré alta). Em laboratório as amostras de sedimento foram pesadas enquanto úmidas em balança analítica (0,005 g de precisão) e posteriormente secas em estufa a 60°C por 48 horas, ou até atingirem um peso constante. A análise granulométrica foi realizada através do método de imagens digitais (GUILHERME et al., 2015) em três porções de cada amostra, totalizando 45 resultados mensais. Os diâmetros das partículas de sedimento foram organizados em intervalos de $0,25 \Phi$ e a média, seleção, assimetria e curtose da distribuição foram calculados pelo método de FOLK e WARD (1957) com o pacote “*rysgran*” (GILBERT; CAMARGO; SANDRINI-NETO, 2014).

O estado morfodinâmico da praia foi determinado através do parâmetro de Dean (Ω), calculado com a equação (SHORT, 1996):

$$\Omega = \frac{H_b}{(\bar{\omega}_s T)}$$

Onde H_b é a altura da onda na arrebentação (m), $\bar{\omega}_s$ é a velocidade da decantação do sedimento (m/s) (GIBBS; MATTHEWS; LINK, 1971) e T é o período de onda (s). Para calcular a média e o desvio padrão, os valores foram permutados na matriz (*bootstrap resampling*) e o parâmetro de Dean recalculado 1000 vezes. As praias que apresentam valores médios de $\Omega < 2$ foram consideradas refletivas, $2 < \Omega < 5$ intermediárias e quando $\Omega > 5$ dissipativas (WRIGHT; SHORT, 1984; MASSELINK; SHORT, 1993).

A temperatura *in situ* do ar e da água foram mensuradas com o auxílio de um termômetro digital, além disso, em cada um dos subambientes a temperatura e a penetrabilidade do sedimento (com um penetrômetro manual) foram apuradas.

A porcentagem de vegetação e a complexidade por subambiente foi mensurada utilizando métodos de análise das imagens no software ImageJ (SCHNEIDER; RASBAND; ELICEIRI, 2012). Para isso, as imagens digitais foram decompostas no espaço HSB (*Hue, Saturation, Brightness*) que gerou três imagens referentes a tonalidade, saturação e brilho. As regiões de interesse (detrito e vegetação) foram segmentadas da região sem interesse (fundo) utilizando uma ferramenta que permitiu a seleção visual e interativa de áreas de interesse com base nos limites dos componentes de cor (por exemplo, áreas de interesse poderiam ser definidas como aquelas com valores de pixel vermelhas acima de 50 e abaixo de 200). Os valores que produziram a melhor separação do detrito e da vegetação do fundo foram então aplicados a todas as imagens. Este método, chamado de limiarização,

gera máscaras binárias onde é possível estabelecer a ocupação da área de interesse em relação ao fundo. Para medir a complexidade do ambiente foi extraído das imagens em nível de cinza (*8-bit*) as matrizes de coocorrência (HARALICK; SHANMUGAM; DINSTEIN, 1973) e calculado a entropia da textura (que expressa a desordem contida na textura) com 0° de relação angular e em uma janela de 10 *pixels*.

2.2.5 Amostragem da População

Em cada campanha amostral, seis transecções com um metro de largura e perpendicular à linha de costa (desde a linha d'água até a restinga arbustiva) foram fotografadas metro-a-metro. Cada fotografia continha uma régua metrada que serviu de escala. Foram anotados em campo, o número de cada fotografia (gerado pela câmera), número do quadrado correspondente (começando na linha de detrito, com números positivos em direção ao mar e negativos em direção ao continente) e o subambiente, classificados em: Médiolitoral (ML), região altamente instável já que diariamente é exposta ao ar durante a maré baixa e submersa durante a maré alta; Zona de Detrito (DR), faixa onde diariamente forma-se acúmulos de material orgânico diverso trazido pela maré alta; Supralitoral (SP), região formada por areia seca, borrifada diariamente pelo *spray* marinho e que pode ser inundada por marés extraordinárias; Duna frontal incipiente (DFI), região deposição de areia eólica associada com espécies vegetais pioneiras criando um ambiente de transição entre o supralitoral e a vegetação de restinga; e Duna frontal estabelecida (DFE), região habitada por uma maior diversidade e concentração vegetal, formando complexos sistemas de raízes e serapilheira.

Posteriormente, as tocas foram contadas e mensuradas com o auxílio do software ImageJ (SCHNEIDER; RASBAND; ELICEIRI, 2012) através das imagens fotografadas. Por fim, os sinais de ocupação das tocas foram analisados e categorizadas em ativas (com claros sinais de remoção de areia, rastros, etc.) e inativas (sem sinais de atividade), evitando assim a superestimação da população.

A partir da medida do diâmetro as tocas foram estabelecidas intervalos de classes (categorias etárias) que correspondem a uma previa categorização de tamanho baseado na literatura especializada (HALEY, 1972; ALBERTO; FONTOURA, 1999; NEGREIROS-FRANSOZO; FRANSOZO; BERTINI, 2002). Isto é, tocas correspondentes a indivíduos recrutas (imaturos sem dimorfismo sexual) com

diâmetro de até 12,7 mm, tocas correspondentes a indivíduos jovens (imaturos com dimorfismo sexual) com diâmetros de 12,8 a 20,7 mm, e tocas correspondentes a indivíduos adultos (maturas com dimorfismo sexual) com diâmetros acima de 20,8 mm.

2.2.6 Preparação dos Dados e Análises Estatísticas

Todos as preparativos e análises estatísticas do presente estudo foram feitas utilizando o software estatístico R, versão 3.3.2 (R CORE TEAM, 2016). Os dados foram organizados em uma única planilha que foi manipulada e organizada através dos pacotes “*reshape2*” (WICKHAM, 2007), “*plyr*” e “*dplyr*” (WICKHAM, 2011), o pacote “*lubridate*” foi utilizado para lidar com as datas (GROLEMUND; WICKHAM, 2011). Para a confecção dos gráficos foram utilizados os pacotes “*ggplot*” (WICKHAM, 2009) e “*RColorBrewer*” (NEUWIRTH, 2014).

As condições meteorológicas, oceanográficas e características do meio físico sem replicações (perfil praias, temperatura *in situ*, penetrabilidade e umidade do sedimento) foram descritas ao longo do tempo apenas com a observação dos gráficos. A variação mensal da cobertura da vegetação, entropia da textura e as variáveis provenientes da análise granulométrica foram ajustadas por modelos aditivos generalizados (GAM) por subambientes utilizando o pacote “*mgcv*” (WOOD, 2006).

Esses modelos têm estruturas robustas para estimar tendências não lineares em qualquer tipo de dados, principalmente em modelos com séries temporais, os GAM podem ser considerados extensões dos modelos lineares generalizados (GLM), mas que permitem que a variável resposta varie suavemente com as covariáveis contínuas (WOOD, 2011).

Afim de encontrar os padrões cíclicos anuais dos caranguejos *Ocypode quadrata*, as densidades de tocas foram ajustadas a curvas sinusoidais (cosinor) por um modelo linear generalizado com interação entre as categorias etárias e os sinais de ocupação da toca, através do pacote “*season*” (BARNETT; DOBSON, 2010). Para identificar quais foram os valores de frequência que melhor se ajustam aos dados foram criados modelos mensais até bianuais (1 a 24 meses), e então selecionados com base no critério de informação de Akaike (AIC).

A distribuição do diâmetro da toca foi analisada em histogramas de frequência (classes 5 mm) e categorizado pela situação de ocupação das tocas. Considerando

que cada toca ativa corresponde a um indivíduo (WARREN, 1990; BARROS, 2001), foram também calculadas as taxas instantâneas de mortalidade natural (M) por categoria etária com base na formula CHARNOV, GISLASON e POPE (2013):

$$M = K \left(\frac{L}{L_{\infty}} \right)^{-1,5}$$

onde L_{∞} (comprimento assintótico) e K (coeficiente de crescimento) são parâmetros da curvas de crescimento von Bertalanffy (extraídos de Guilherme e Borzone, não publicado, Apêndice A) e L é o comprimento máximo da categoria etária analisada.

O coeficiente de correlação de Spearman foi utilizado para compreender quais condições meteorológicas e oceanográficas se correspondem com as densidades de tocas ajustadas pelos modelos cosinor (GLM) nas distintas categorias etárias. Este coeficiente também foi utilizado para relacionar o tamanho da área de distribuição das tocas em cada subambiente com o número de tocas amostrado.

A distribuição espacial do número de tocas foi analisada utilizando duas métricas. A abundância linear (ANSELL et al., 1972; BRAZEIRO; DEFEO, 1996), que considera o número absoluto de tocas numa transecção perpendicular à linha de costa e de 1 (um) metro de largura de praia. A densidade das tocas, que foi calculada pela razão entre o número absoluto de tocas e a quantidade de quadrados concatenados por subambiente abrangendo os extremos da distribuição das tocas em cada mês de coleta. Ambas as métricas foram utilizadas como variável resposta através de GLMs, empregando como termos de interação as categorias etárias, a situação de ocupação e os subambientes. Além das duas métricas, o tamanho e a posição dos subambientes também foram analisados através de modelos lineares generalizados

Por fim, para cada categoria etária e situação de ocupação das tocas, as densidades foram particionadas pelas médias (GAM), com os meses amostrados e as distâncias da zona de detrito como covariáveis (variáveis resposta), tendo os subambientes como fatores fixos.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Condições Meteorológicas e Oceanográficas

A temperatura do ar (média, máxima e mínima) e do ponto de orvalho seguiram um padrão sazonal ao longo das amostragens (Figura 2.1A). Os valores

mínimos da temperatura variaram de 3,4°C (Julho/2013) a 24,2°C (Janeiro/2014) e os máximos 19,3°C (Setembro/2013) a 29,3°C (Janeiro/2014).

Na maioria das vezes a umidade relativa do ar esteve acima de 70% (Figura 2.1B), durante as datas amostradas o valor médio mínimo foi 71,08% em dezembro/2013 e máximo 97,62% em junho de 2012. A pressão atmosférica apresentou um padrão sazonal (Figura 2.1C), com valores baixos durante a primavera (1007,9 hPa em novembro/2012), aumentando gradativamente os valores médios até chegar ao fim do inverno (1026,6 hPa em agosto/2013).

A radiação solar também mostrou um padrão sazonal, mesmo nos valores médios (Figura 2.1D). Durante as amostragens, os valores médios de radiação solar chegaram a 125,1 kJm² em junho de 2012 e 1.980,2 kJm² em agosto de 2013, sendo o último um valor extrapolado. Por outro lado, os valores máximos de radiação chegaram a 618,4 kJm² em junho/2012 e 4.199,7 kJm² em dezembro/2013.

O regime de ventos prevaleceu na direção de E a ESE (Figura 2.1E), variando de ventos que sopraram a 84° (direção: EbN) durante a amostragem de fevereiro/2012 e a 213° (direção: SWb) em junho/2013. A intensidade do vento variou de 0,57 m/s em maio/2013 a 4,49 m/s em fevereiro/2012, com um padrão sazonal e maiores intensidades durante os meses de primavera e verão (Figura 2.1F). A precipitação acumulada aparentemente não apresentou padrões sazonais claros (Figura 2.1G) e variou de 0 (em doze amostragens) a 0,63 mm/dia (março/2014).

As variáveis oceanográficas, não apresentaram padrões claros de sazonalidade (Figura 2.2). A altura das ondas variou de 0,83 (abril/2012) a 2,2 (abril/2014) metros, períodos entre 5,1 s (setembro/2012) a 14 s (março/2014) e direções entre 22,5° (NNE) em fevereiro/2012 e 239° (SWW) em maio/2012.

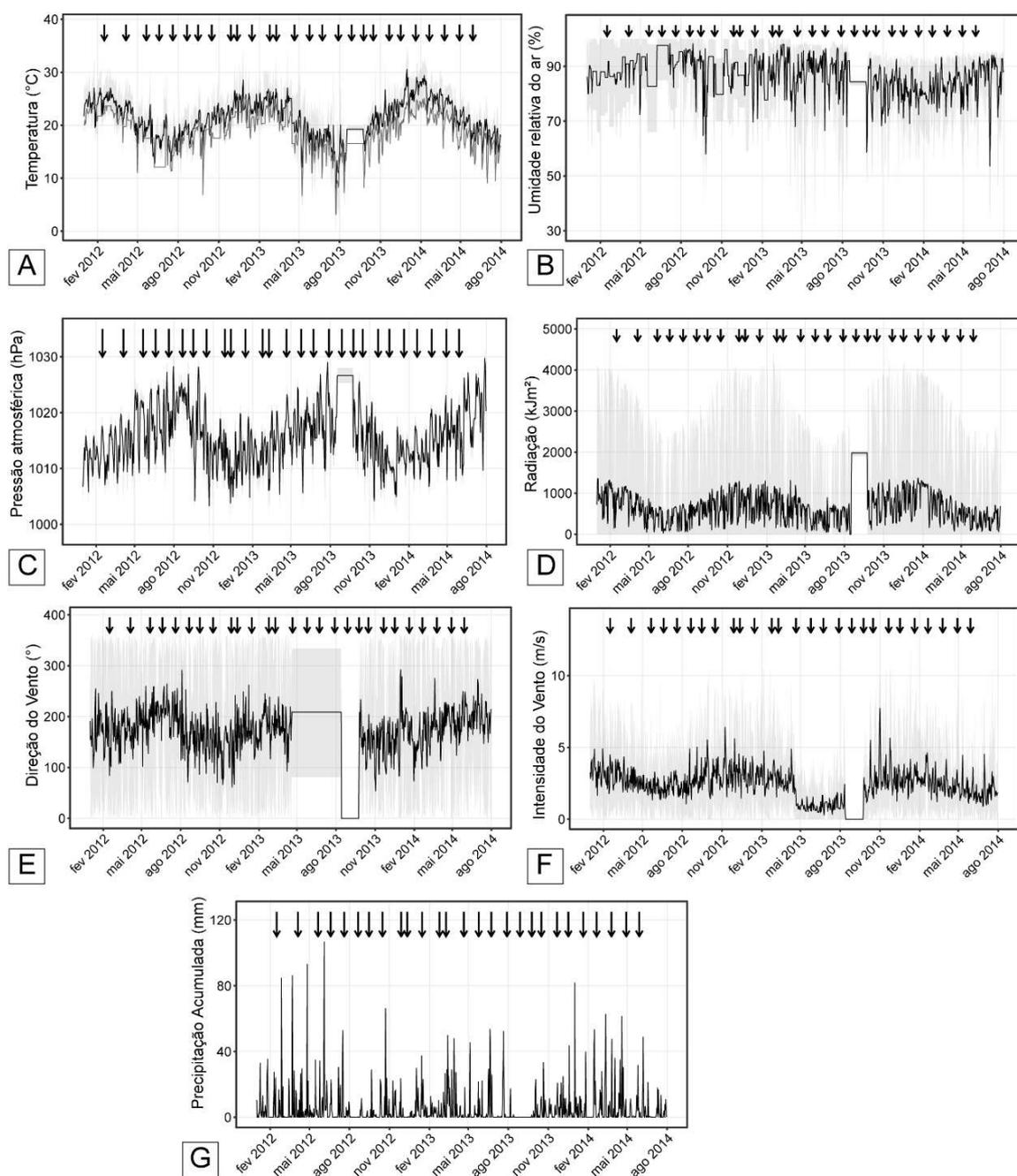


Figura 2.1 - Condições meteorológicas para o litoral do Paraná entre fevereiro de 2012 a agosto de 2014. Provenientes da estação meteorológica automática situada na Ilha do Mel (Código OMM: 86935) do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Valores médios diários de temperatura do ar (média, máxima e mínima) e do ponto de orvalho (A), umidade relativa do ar (B), pressão atmosférica (C), radiação (D), direção (E) e velocidade (F) do vento e precipitação acumulada (G). A setas indicam o dia das amostragens na praia de Ipanema - Pontal do Paraná.

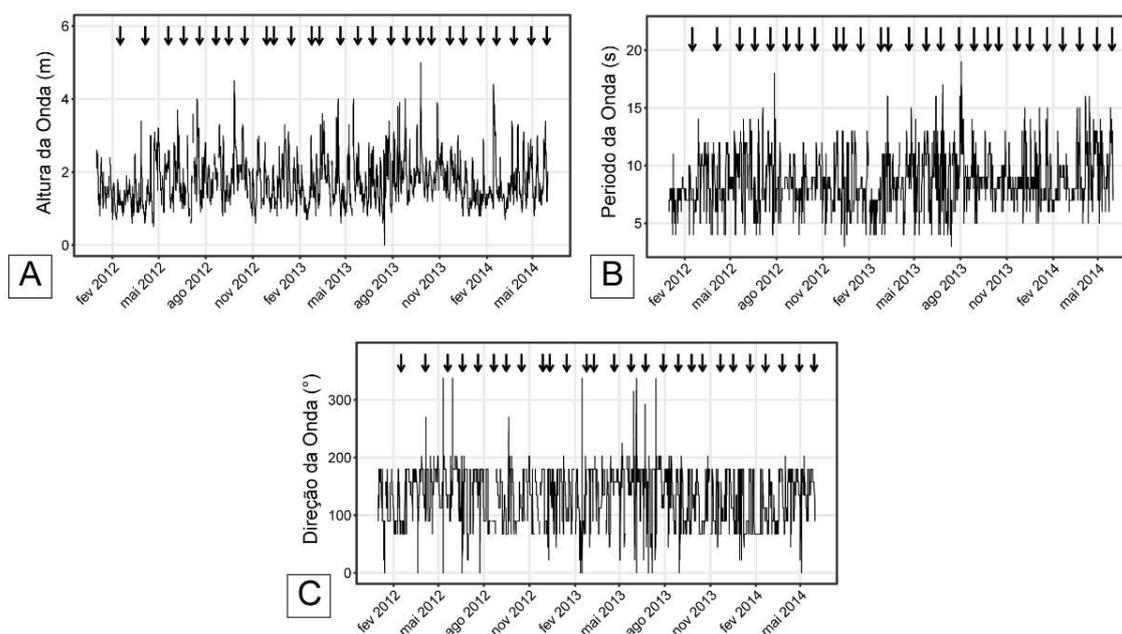


Figura 2.2 - Condições oceanográficas para o litoral do Paraná entre fevereiro de 2012 a agosto de 2014. Dados extraídos do modelo global do WAVEWATCH III provenientes da boia “Floripa” operacionalizado pela NOAA. Valores médios diários de altura (A), período (B) e direção (C) das ondas. As setas indicam as amostragens na praia de Ipanema - Pontal do Paraná.

2.3.2 Caracterização Física

O tamanho da praia de Ipanema variou de 55 metros no mês de agosto de 2013 até 107 metros em janeiro de 2014 (Figura 2.3), justamente quando o perfil foi o mais suave ($1,92^\circ$). Durante o mês de novembro de 2013 foi observado o perfil mais íngreme ($3,3^\circ$). Na maior parte do ano a praia encontrou-se em um estado morfodinâmico intermediário ($\Omega = 3,57$, $SD=2,18$) (Figura 2.4), mas também pode apresentar características refletivas ($\Omega = 1,77$, $SD=0,22$) como em junho de 2013 ou dissipativo ($\Omega = 10,21$, $SD=1,11$) como no mês agosto de 2013.

O sedimento da praia de Ipanema foi constituído principalmente de areias finas (Figura 2.5) com grãos ligeiramente menores durante os meses de julho, agosto e setembro de 2013 em todos os subambientes (GAM: $F_4=3,375$; $p<0,01$), mas com padrões mais claros na zona de detrito e no médiolitoral.

A seleção dos grãos não apresentou o mesmo padrão ao longo do tempo em todos os subambientes (GAM: $F_4=38,71$; $p<0,0001$). A duna frontal incipiente apresentou características lineares, ou seja, sem oscilações, mas a duna frontal estabelecida e o supralitoral apresentaram oscilações similares, com sedimento modernamente selecionados durante o mês de julho de 2013. A zona de detrito e o

médiolitoral mostraram padrões inversos ao longo do ano. Enquanto o detrito tende a possuir um sedimento moderadamente selecionado de dezembro de 2013 a maio de 2014, o subambiente médiolitoral tende a ser bem selecionado no mesmo período (Figura 2.5).

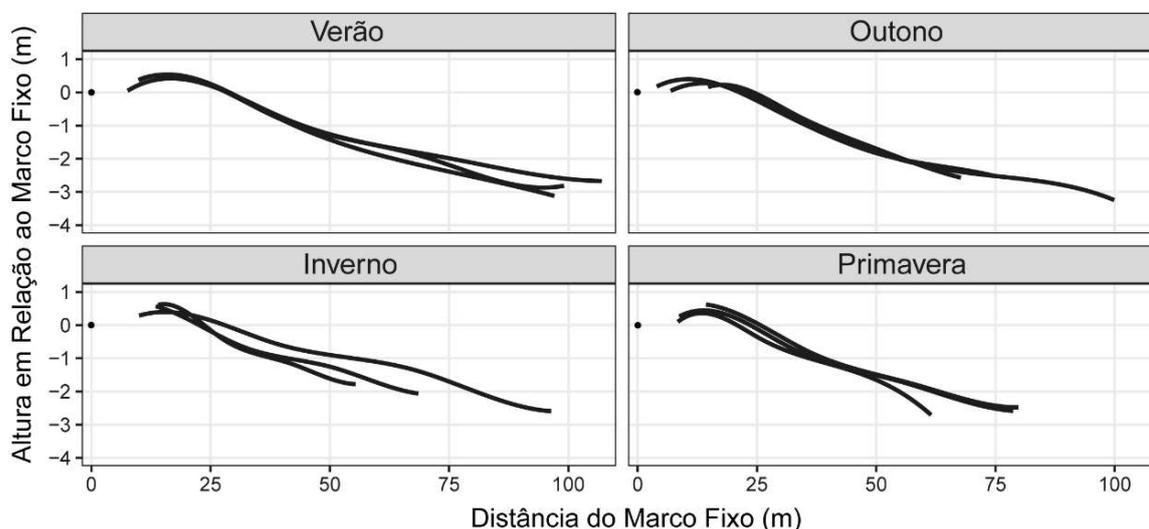


Figura 2.3 - Distância (m) e altura (m) do marco fixo, mostrando o perfil suavizado da praia de Ipanema - Pontal do Paraná por estação do ano de junho de 2013 a maio de 2014. Pontos pretos = marco fixo (ré).

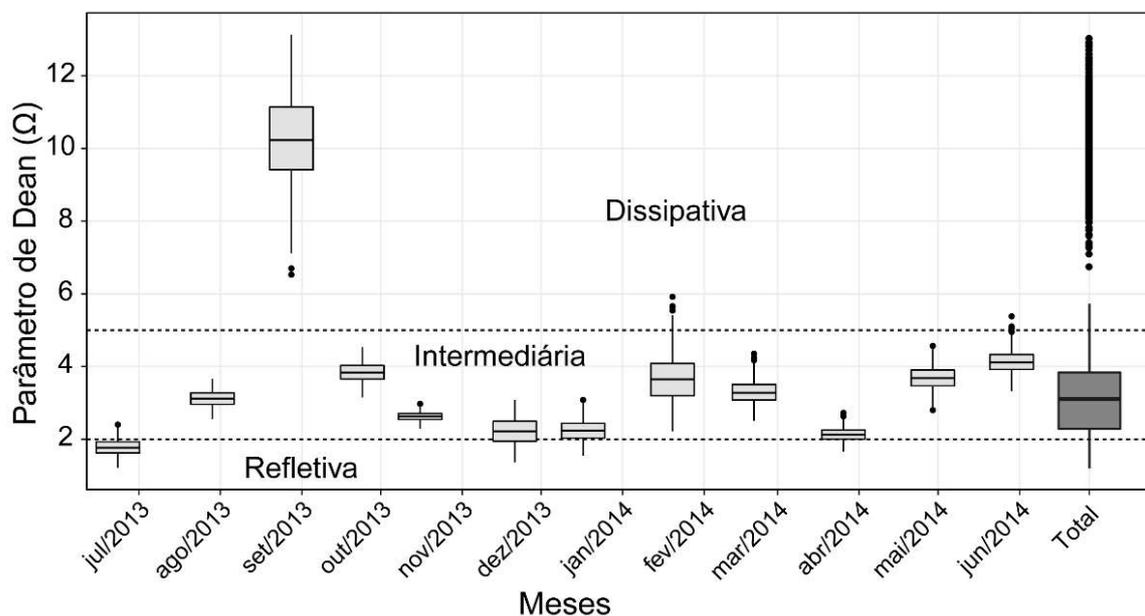


Figura 2.4 - Boxplot do parâmetro de dean (Ω) de junho de 2013 a maio de 2014 da praia de Ipanema - Pontal do Paraná em relação as estações do ano. Caixas = primeiro e terceiro quartil (25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de $1,5 * IQR$ (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). Pontos pretos = outliers.

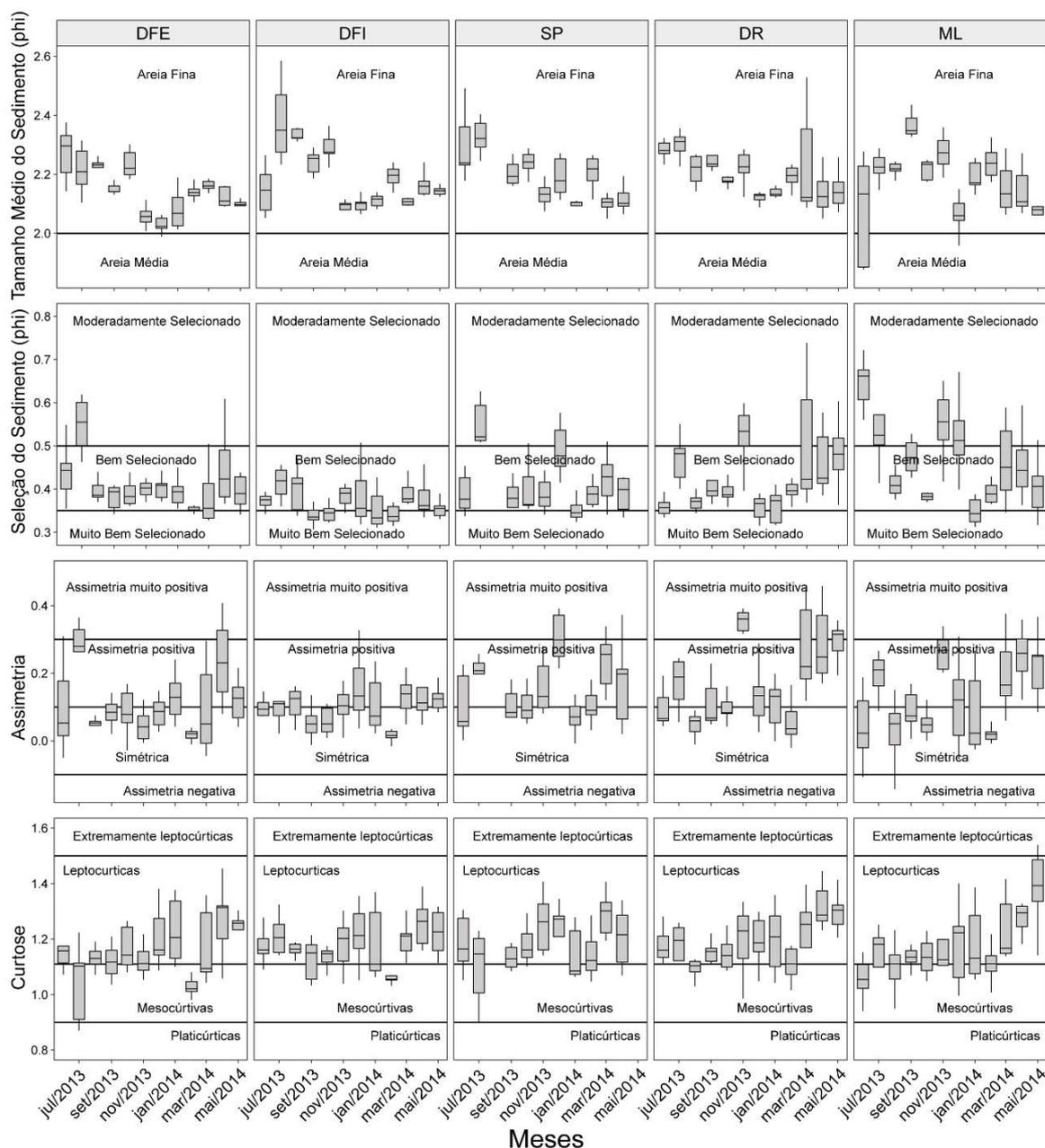


Figura 2.5 - Boxplot do tamanho médio (Ω), seleção (Ω), assimetria e curtose dos sedimentos coletados ao longo do ano (junho de 2013 a maio 2014) em distintas subambientes da praia de Ipanema - Pontal do Paraná. ML= médiolitoral, DR= zona de detrito, SP= supralitoral, DFI = duna frontal incipiente e DFE = duna frontal estabelecida. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. A linha superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de $1,5 * IQR$ (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). N=3

A distribuição dos sedimentos apresentou características simétricas com tendência a assimetria positiva (Figura 2.5), com variações distintas ao longo do ano e dos subambientes (GAM: $F_4=10,09$; $p<0,001$). O sedimento do médiolitoral teve uma distribuição mais simétrica nos últimos meses de 2013 e assimétrica positiva no início de 2014. Já o sedimento oriundo do subambiente zona de detrito, teve uma

distribuição entre simétrica e assimétrica positiva de julho de 2013 a janeiro de 2014, mas com tendências a assimétricas muito positivas durante os meses seguintes de 2014.

A medida de dispersão da distribuição dos sedimentos, curtose, não apresentou oscilações ao longo do ano entre os subambientes (GAM: $F_4=0,995$; $p>0,05$), com uma clara tendência do mesocúrtico ao leptocúrtico de julho de 2013 a maio de 2014 (Figura 2.5).

A temperatura *in situ* variou de 16 (Junho/2013 no SP e DFI) a 40,6°C (Fevereiro/2014 na DFE). De forma geral, a temperatura da água do mar (*swash*) foi menor do que a temperatura do ar, com exceção de maio de 2014. A temperatura do sedimento nos subambientes teve diferenças que variaram de 0,5°C durante o mês de junho de 2013 a 7°C entre a duna frontal estabelecida e o médiolitoral em fevereiro de 2014 (Figura 2.6A).

A penetrabilidade do sedimento não apresentou um padrão tão claro quanto a temperatura ao longo do tempo, o supralitoral e as dunas (incipiente e estabelecida) variaram dentro de uma amplitude menor (entre 0,01 a 0,91 kg.cm⁻³) quando comparado a penetrabilidade do médiolitoral e zona de detrito. Observando o formato das linhas do subambiente médiolitoral e zona de detrito ao longo do tempo, foi possível detectar variações opostas, quando os sedimentos do médiolitoral apresentaram maior resistência à penetração (1,5 kg.cm⁻³ em junho de 2013 e 0,91 kg.cm⁻³ abril de 2014) os da zona de detrito foram mais penetráveis (0,58 kg.cm⁻³ em junho de 2013 e 0,5 kg.cm⁻³ abril de 2014) e vice-versa (Figura 2.6B).

A umidade do sedimento apresentou um padrão similar à penetrabilidade, com baixas porcentagens de água nos subambientes acima do entremarés, supralitoral, duna frontal incipiente e duna frontal estabelecida, não ultrapassando 5% de umidade ao longo do tempo (Figura 2.6C). Os subambientes médiolitoral e zona de detrito tiveram sedimentos mais úmidos em relação aos demais ambientes. Todavia no médiolitoral a umidade esteve quase sempre próxima aos 15%, enquanto a zona de detrito apresentou alta variabilidade.

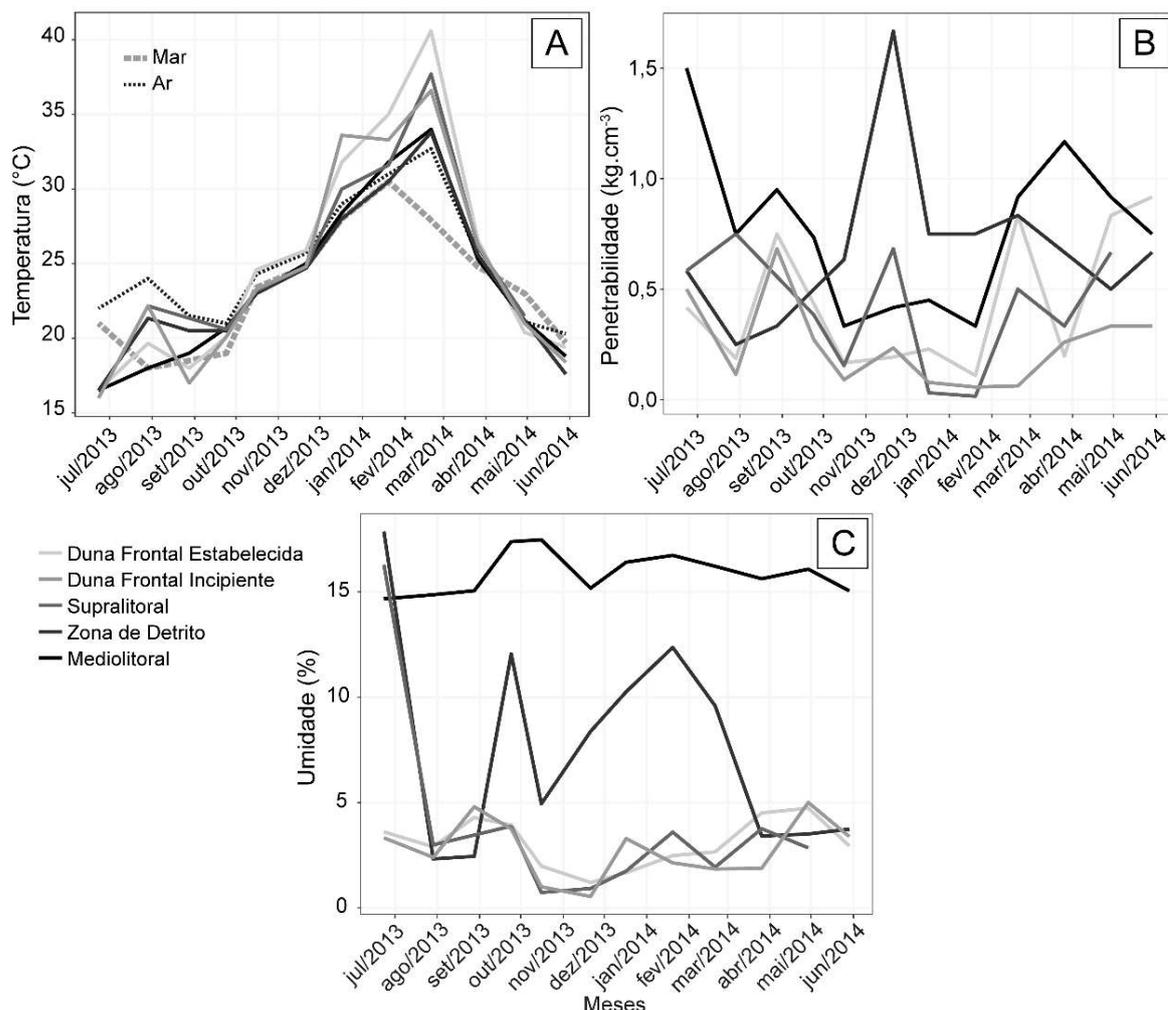


Figura 2.6 - Variação da temperatura (A), penetrabilidade (B) e umidade (C) do sedimento nos subambientes da praia de Ipanema - Pontal do Paraná de junho de 2013 a maio de 2014.

A cobertura da vegetação apresentou resultados diferentes de zero apenas nos subambientes dunares, variando de 0,09% (Janeiro/2014) a 19,41% (Maio/2014), ambas as observações na duna frontal incipiente. Não foi possível detectar flutuações anuais na duna frontal estabelecida (GAM: $F=0,79$; $edf=2,19$; $p>0,05$). Na duna frontal incipiente houve um aumento considerável na cobertura da vegetação durante o fim do verão e início do outono, seguido de uma diminuição em meados de agosto (GAM: $F=6,73$; $edf=4,27$; $p<0,001$).

A entropia gerada através da análise de textura das imagens variou de 5,74 no médiolitoral (outubro/2013) à 10,67 na duna frontal estabelecida (julho/2013), apresentando um gradiente na praia, com valores médios menores no subambiente médiolitoral e maiores na duna frontal estabelecida. Ao longo do tempo, as oscilações

da entropia foram distintas entre os subambientes (GAM: $F_4=212,7$; $p<0,001$), principalmente quanto a intensidade (Figura 2.7).

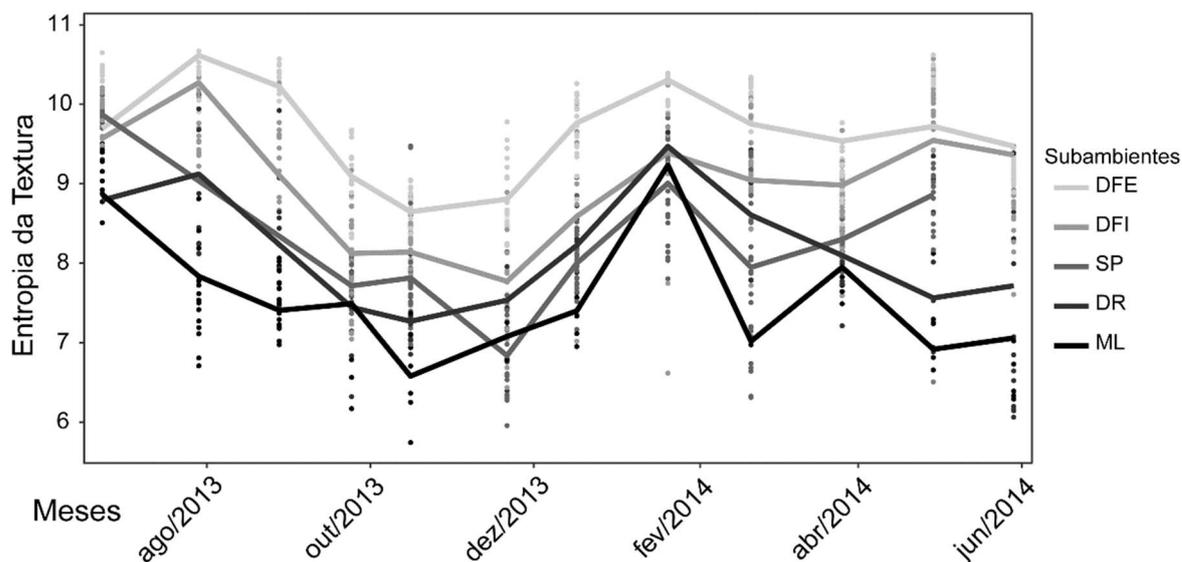


Figura 2.7 - Valores observados (pontos) e linhas de tendência (traços) da entropia da textura nos subambientes da praia de Ipanema - Pontal do Paraná de junho de 2013 a maio de 2014. Linhas de tendências estimadas pelo modelo aditivo generalizado utilizando o método de suavização. ML = Médiolitoral, DR = Zona de Detrito, SP = Supralitoral, DFI = Duna frontal incipiente e DFE = Duna frontal estabelecida.

2.3.3 Distribuição temporal das tocas

De fevereiro de 2012 a maio de 2014, foram acompanhados 4.495 metros de praia e observadas 3.986 tocas do caranguejo *Ocypode quadrata*, sendo 2.174 tocas com sinais de atividade e 1.812 inativas.

O diâmetro médio total das tocas foi de 10,94 mm ($\pm 10,91$ DP) variando de 4,00 a 49,69 mm. As tocas ativas mostram que a população foi formada principalmente por indivíduos recrutas que não costumam abandonar suas tocas, já que o mesmo padrão não foi observado nas tocas inativas. Diferentemente dos recrutas, entre os jovens e adultos é possível observar, em algumas situações (entre 18 e 35 mm), que havia mais tocas inativas do que ativas (Figura 2.8). Em valores absolutos (soma de todas as amostragens) o número de tocas ativas de recrutas, jovens e adultos foi respectivamente de 1.227 (56%), 502 (23%) e 445 (20%). Consequentemente, os recrutas tiveram maior mortalidade ($5,44 \pm 2,20$ DP) seguido dos jovens ($1,86 \pm 0,38$ DP) e adultos ($0,85 \pm 0,23$ DP).

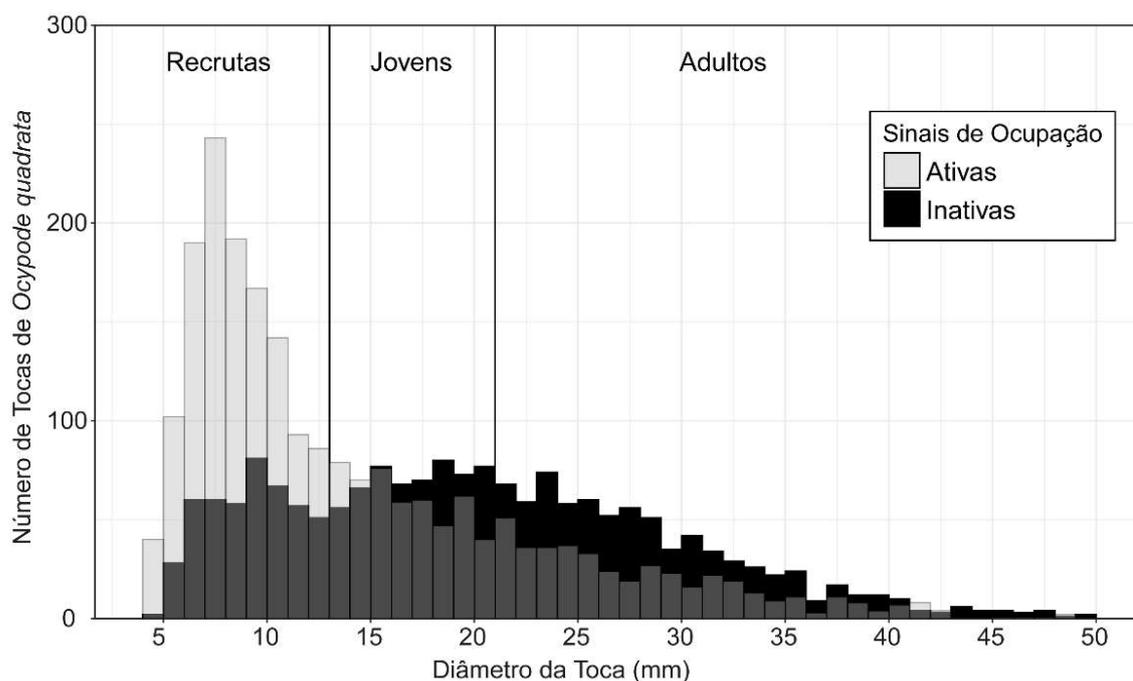


Figura 2.8 - Distribuição absoluta por classes do diâmetro da toca ativas (cinza) sobreposto as inativas (preto) do caranguejo *Ocypode quadrata* amostrados de fevereiro de 2012 a maio de 2014 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Recrutas (< 13 mm), Jovens (13 a 21 mm) e Adultos (>21 mm). As barras cinza escuras representam a sobreposição das tocas ativas e inativas.

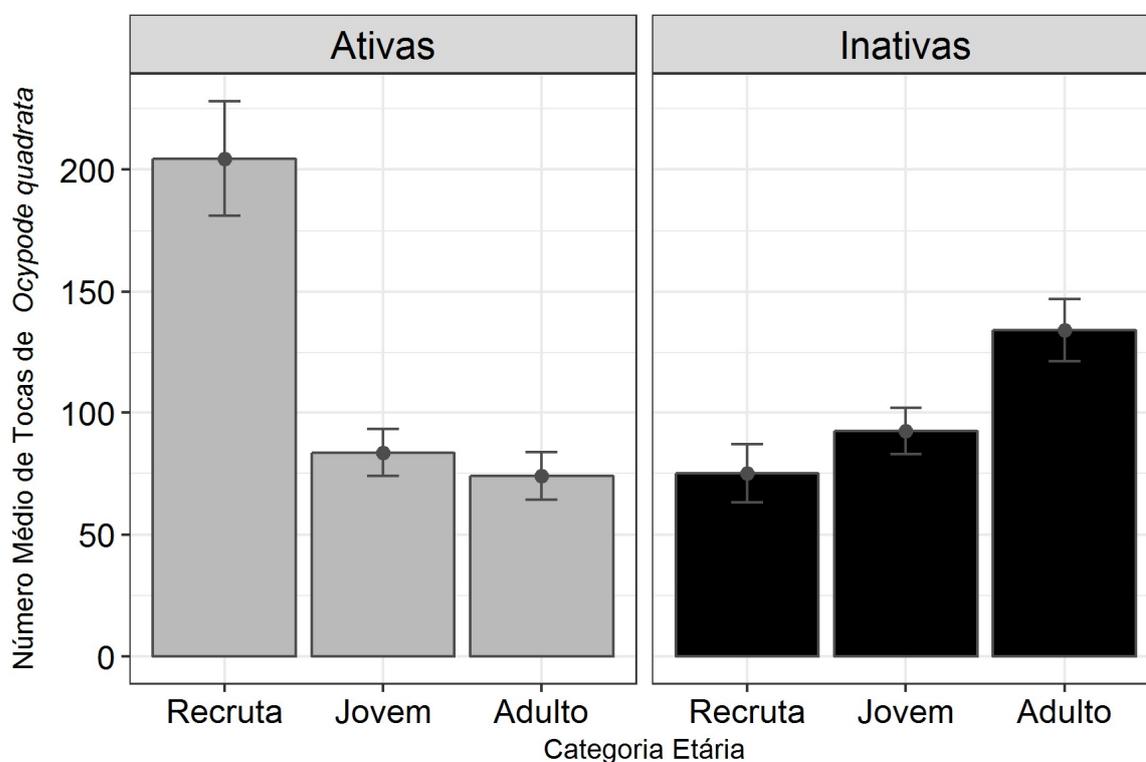


Figura 2.9 - Número médio de tocas (ativas e inativas) acumuladas do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil.

Os sinais de ocupação das tocas estão relacionados com a categoria etária do caranguejo que a produz (GLM: $F_2=152,92$; $p<0,001$). Os caranguejos jovens produzem a mesma quantidade de tocas ativas e inativas, já para os recrutas observam-se mais tocas ativas do que inativas, e inversamente para os adultos, com mais tocas inativas do que ativas (Figura 2.9).

A densidade de tocas ao longo do tempo variou de 0 (janeiro/2014) a 3,71 tocas/m² (abril/2013), correspondendo a 78 tocas em 21 m². O padrão temporal foi distinto entre as categorias etárias, tanto para as tocas ativas como para as inativas (Figura 2.10). Os modelos de variações cíclicas (cosinor) que melhor se ajustaram às categorias etárias e a situação de ocupação das tocas são distintos entre si (GLM: $F_2=84,35$; $p<0,001$). A curva sinusoidal que representou a densidade de tocas anualmente foi igual entre as situações de ocupação para os organismos jovens e distinta para os recrutas e adultos (Figura 2.10).

A flutuação anual (Figura 2.11) dos recrutas foi diferente para os sinais de ocupação, as tocas ativas de recrutas tiveram seu pico durante o mês de junho (inverno) com pontos baixos em dezembro e janeiro (verão). Para as tocas inativas o padrão foi semelhante, mas um pouco atrasado, com o pico em maio (outono) e queda durante novembro (primavera). As curvas sinusoidais dos jovens não demonstraram diferença entre os sinais de ocupação, desta forma, seu pico foi durante o mês de fevereiro (verão) e o ponto mais baixo em agosto (inverno), tanto para tocas ativas quanto inativas. Para os adultos, a situação de ocupação das tocas, teve um efeito inverso em comparação com os recrutas, as tocas ativas tiveram seu pico em janeiro quanto as inativas durante fevereiro (ambos no verão) e o ponto baixo em julho para as ativas e agosto para as inativas (ambos no inverno).

As densidades de tocas nas três categorias etárias apresentaram relações positivas e negativas com as condições meteorológicas e oceanográficas (Tabela 2.1). O modelo mostrou que a densidade de tocas ativas de recrutas diminuiu com o período e direção das ondas e radiação solar e aumentou com a umidade relativa do ar. Para a densidade de tocas ativas de jovens foram relacionadas a precipitação, período e direção da onda. A densidade de tocas ativas de adultos foi positivamente relacionada com a radiação solar, período e direção das ondas e negativamente relacionada com a umidade do ar.

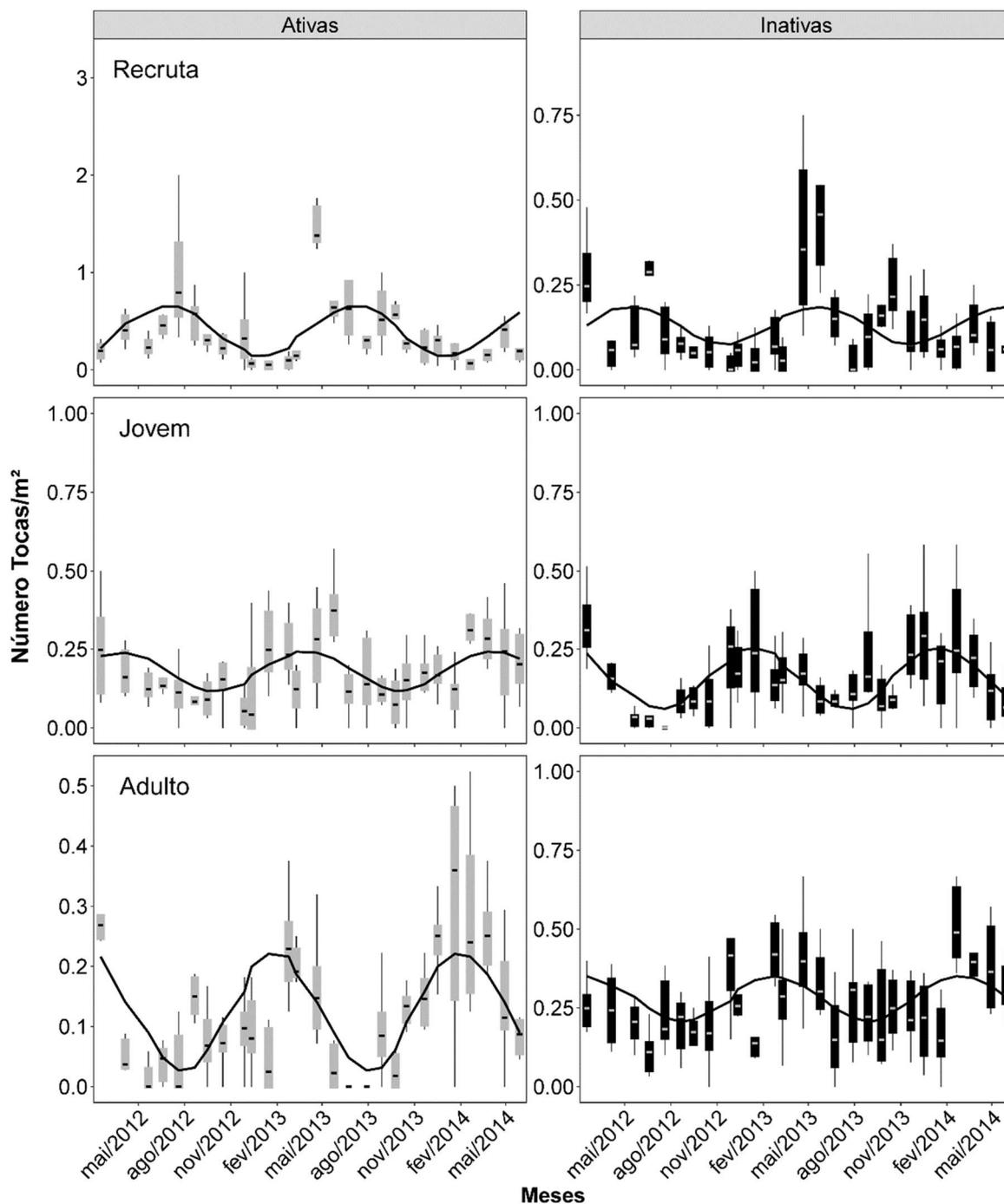


Figura 2.10 - Boxplot do número de tocas/m² (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de 1,5 * IQR (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). Linha preta = Média ajustada pelo modelo sazonal (cosinor).

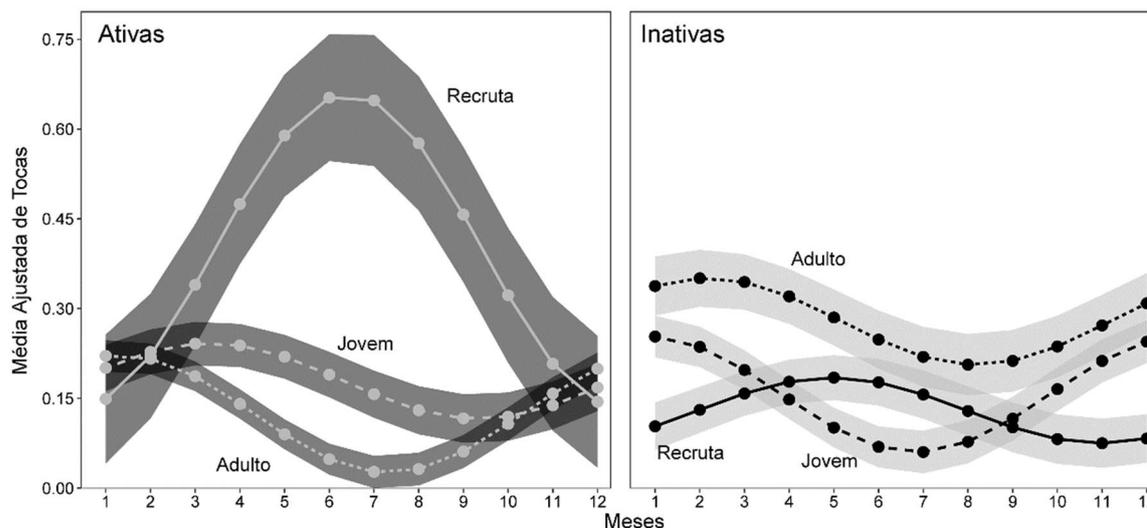


Figura 2.11 - Média e intervalo de confiança ajustada pelo modelo sazonal das tocas (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypride quadrata* ao longo do ano (12 meses) em relação as categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil.

Tabela 2.1 - Correlação de Spearman (ρ) entre a densidade de tocas ativas de recrutas, jovens e adultos do caranguejo *Ocypride quadrata* e as condições meteorológicas e oceanográficas amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. * $p < 0,01$, ** $p < 0,001$, *** $p < 0,001$.

Termo	Recrutas		Jovens		Adultos	
	ρ	p	ρ	p	ρ	p
Umidade	0,24	**	-0,04		-0,23	**
Temperatura do Ponto de Orvalho	0,02		0,05		0,00	
Pressão	0,13		0,00		-0,11	
Radiação	-0,40	***	0,19	*	0,42	***
Precipitação	-0,26	**	-0,34	***	0,07	
Direção Vento	0,1		0,1		-0,04	
Velocidade do Vento	-0,04		0,18	*	0,12	
Altura da Onda	0,04		-0,16	*	-0,11	
Período da Onda	-0,36	***	0,39	***	0,48	***
Direção Onda	-0,35	***	0,28	***	0,42	***

2.3.4 Distribuição espacial das tocas

Antes de apresentar os resultados referentes a abundância e densidade das tocas nos subambientes praias é necessário compreender algumas peculiaridades sobre sua posição e tamanho da distribuição das tocas. A posição dos subambientes variou ao longo das amostragens (Figura 2.12A); o tamanho, que representa a medida perpendicular em metros referente a ocupação das tocas, foi maior na duna frontal

incipiente, seguido do médiolitoral, supralitoral e duna frontal estabelecida e o menor tamanho na zona de detrito (GLM: $F_4=28,08$; $p<0,05$; Figura 2.12B).

Enquanto isso, o tamanho do subambiente ocupado por tocas e a abundância de tocas não apresentou uma relação direta (Figura 2.12C). Por exemplo, o número de tocas ativas apresentou uma baixa relação com o tamanho do subambiente ocupado por tocas ($\rho=0,26$; $p<0,05$), para as tocas inativas essa relação foi um pouco mais proporcional ($\rho=0,44$; $p<0,05$), porém com pouca intensidade.

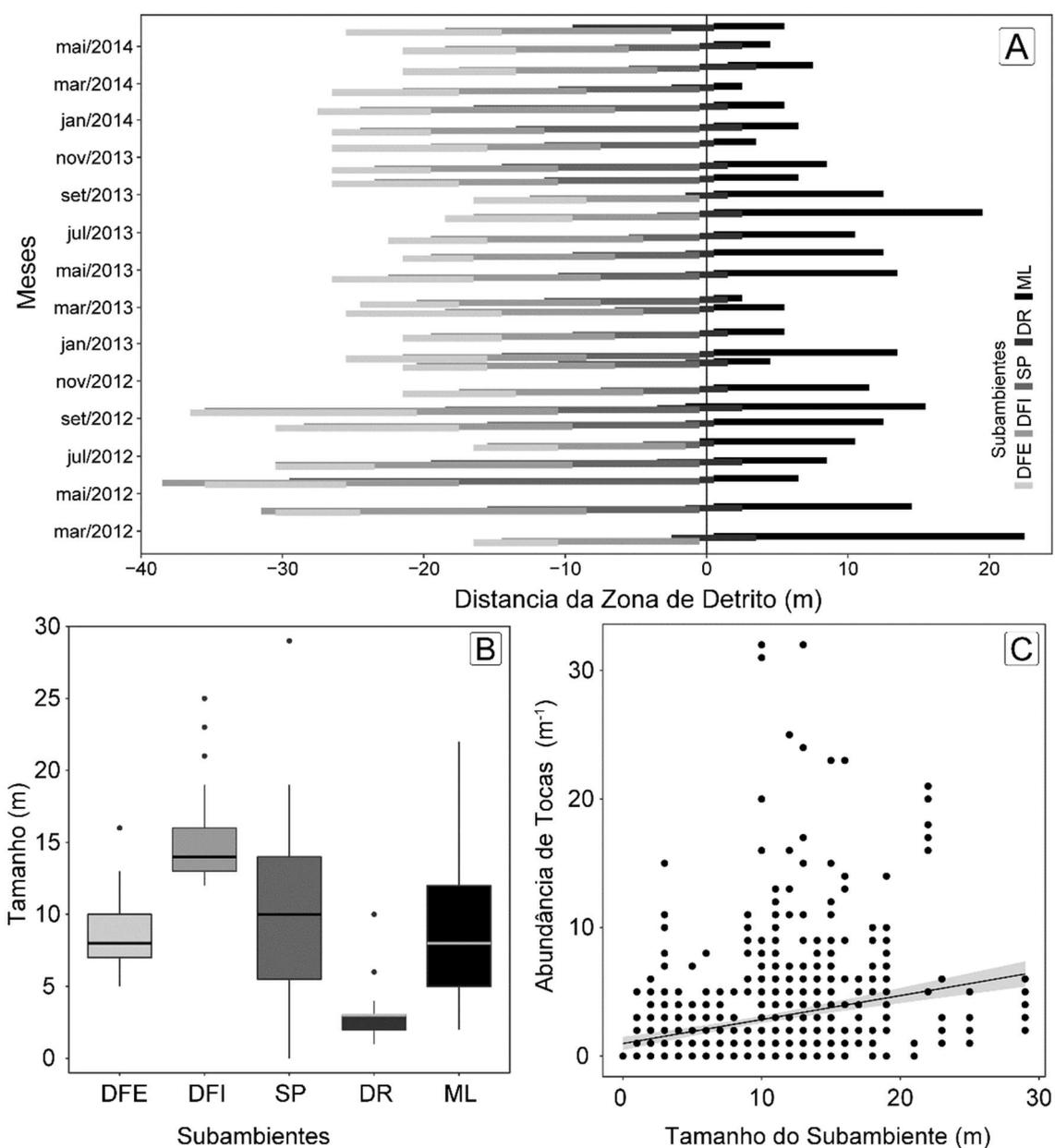


Figura 2.12 - Representação gráfica da posição (A), *boxplot* do tamanho (B) e diagrama de dispersão relação entre a abundância de tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* e o tamanho (C) dos subambientes praias ($r^2=0,06$, $p<0,001$) amostrados entre fevereiro de 2012 a maio de 2014, em 6 transecções mensais em Ipanema - Pontal do Paraná. DFE = duna frontal estabelecida, DFI = duna frontal incipiente, SP = supralitoral, DR = zona de detrito e ML = médiolitoral.

A abundância de tocas por subambiente variou de 0 a 20,16 tocas/m sem diferenças entre a interação das categorias etárias, situação de ocupação e subambiente (GLM: $F_8=0,75$; $p>0,05$). Contudo, o modelo identificou diferenças nas interações secundárias: categorias etárias e situação de ocupação (GLM: $F_2=22,12$; $p<0,05$), categorias etárias e subambientes (GLM: $F_8=10,05$; $p<0,05$) e situação de ocupação e subambiente (GLM: $F_4=25,91$; $p<0,05$). Desta forma, o maior número de tocas ativas esteve presente no supralitoral para todas as categorias etárias. Os jovens e adultos fizeram mais tocas inativas nos subambientes dunares, enquanto que os recrutas as fizeram no supralitoral (Figura 2.13).

A densidade variou de 0 a 1,7 tocas/m², com padrões distintos entre as categorias etárias, situações de ocupação e subambientes (GLM: $F_8=2,21$; $p<0,05$). Diferente do resultado anterior, a densidade de tocas ativas foi maior na zona de detrito, independente da categoria etária. Os jovens e adultos parecem concentrar suas tocas inativas nos subambientes dunares, enquanto os recrutas as fazem principalmente no supralitoral (Figura 2.14).

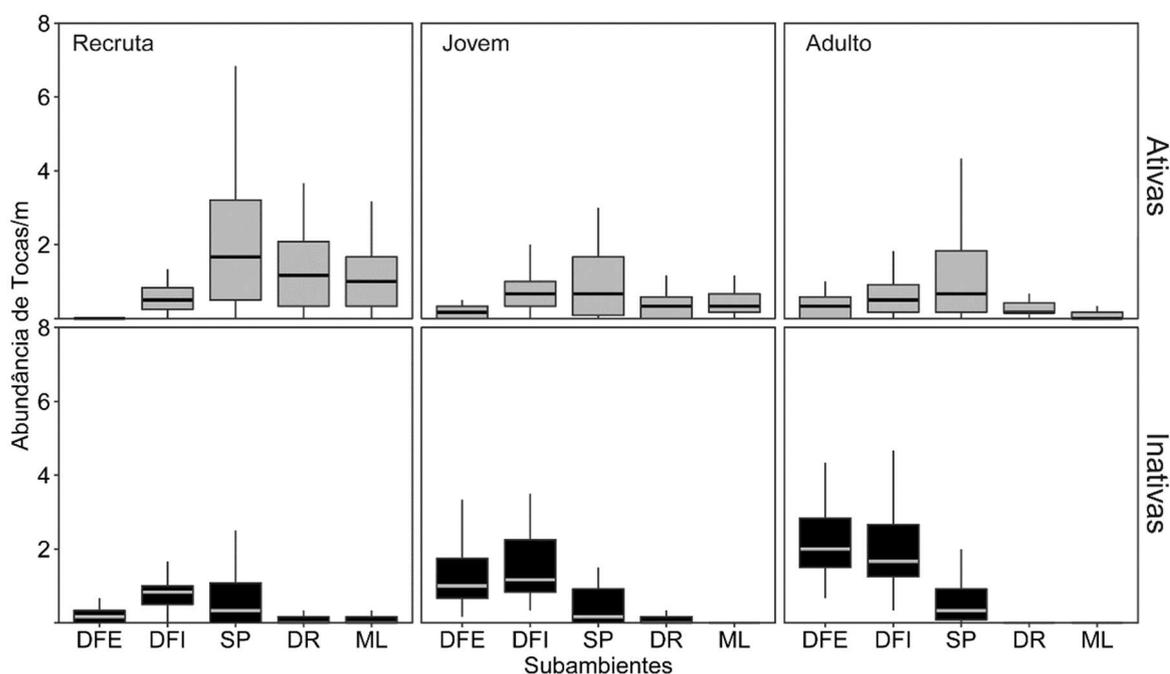


Figura 2.13 - Boxplot da abundância de tocas/m (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados subambientes praias de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de $1,5 * IQR$ (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). DFE = duna frontal estabelecida, DFI = duna frontal incipiente, SP = supralitoral, DR = zona de detrito e ML = médiolitoral.

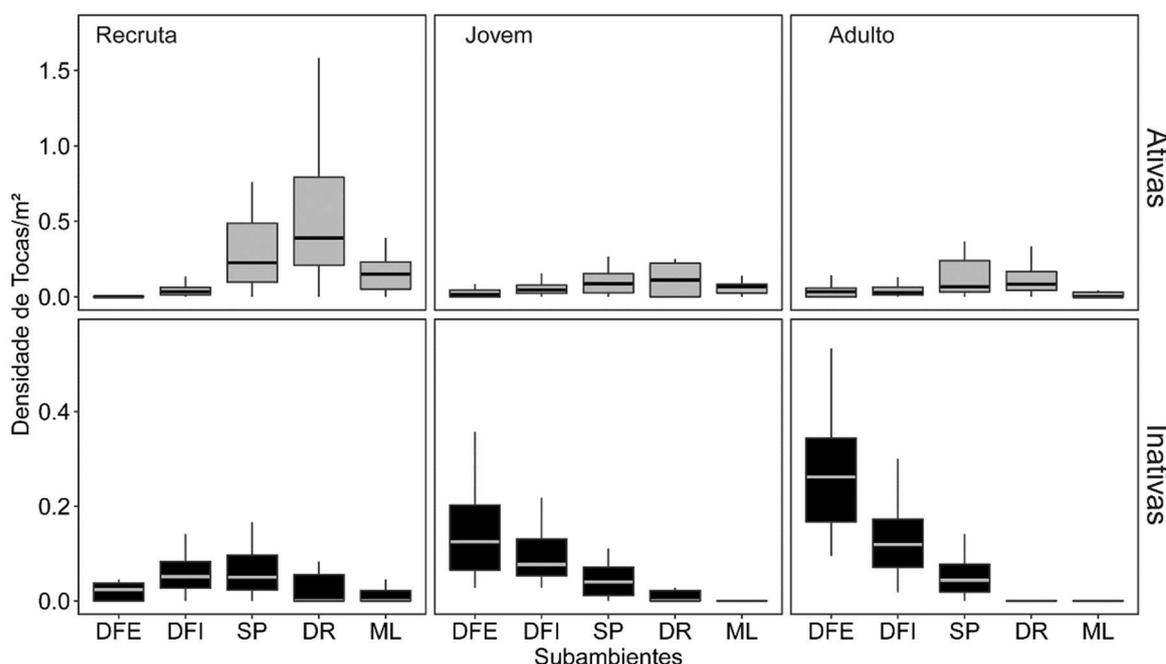


Figura 2.14 - Boxplot da densidade de tocas/m² (ativas e inativas) do caranguejo *Ocypode quadrata* em relação às categorias etárias de recrutas (< 13 mm), jovens (13 a 21 mm) e adultos (>21 mm) amostrados subambientes praias de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. Caixas = primeiro e terceiro quartil (o 25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de 1,5 * IQR (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). DFE = duna frontal estabelecida, DFI = duna frontal incipiente, SP = supralitoral, DR = zona de detrito e ML = médiolitoral.

2.3.5 Variação temporal da distribuição espacial das tocas

A distribuição espacial das tocas, tanto em relação a situação de ocupação quanto as categorias etárias, apresentaram uma forte relação com a distância da zona de detrito (Tabela 2.2). Ao longo do tempo, algumas tendências da densidade de tocas foram lineares e outras não-lineares (suaves).

A presença de tocas ativas de organismos recrutas mostraram a existência de duas fortes entradas anuais (recrutamento), uma por volta do mês de maio e outra em meados do mês de agosto, principalmente nos subambientes médiolitoral, zona de detrito e supralitoral (Figura 2.15 A e B) onde apresentaram variações sazonais ao longo do ano (Tabela 2.2). Na duna frontal incipiente, o padrão foi diferenciado, com um pico somente durante os meses frios (Tabela 2.2, Figura 2.15B). As tocas inativas dos caranguejos recrutas foram raras nas dunas, enquanto que na zona de detrito não apresentaram variações sazonais, aumentando a abundância de tocas do início para o fim do ano (Figura 2.15B). Já no supralitoral, a abundância segue a com variações sazonais, com pico nos meses frios (julho e agosto).

As tocas ativas de caranguejos jovens estiveram presentes principalmente nos meses quentes, e nos subambientes mais distantes do mar (Figura 2.16A). A tendência ao longo do ano apresentou um formato “U” em todos os subambientes, com exceção da duna frontal estabelecida (Figura 2.16B). As tocas inativas foram observadas especialmente nas dunas (Figura 2.16A) e não apresentaram variações sazonais (Tabela 2.2), diminuindo a abundância de janeiro para dezembro (Figura 2.16B).

Os caranguejos adultos concentraram suas tocas ativas no entremarés (médiolitoral, zona de detrito e supralitoral) principalmente nos meses de verão (janeiro a março) sumindo completamente durante os meses frios (Figura 2.17A). Nos subambientes dunares, a abundância de tocas ativas parece permanecer a mesma ao longo do ano (Tabela 2.2, Figura 2.17B). As tocas inativas dos adultos foram observadas, sobretudo, nos subambientes de duna frontal incipiente e estabelecida (Figura 2.17A), sem variações sazonais ao longo do ano (Figura 2.17B). Nos subambientes médiolitoral e supralitoral as tocas inativas de adultos foram raras (Figura 2.17A), mas foram detectadas durante o verão apresentando tendências similares a abundância de tocas ativas (Figura 2.17B, Tabela 2.2).

Tabela 2.2 - Efeitos fixos dos modelos aditivos generalizados mistos (GAM) relacionado a densidade de tocas ativas de recrutas, jovens e adultos dos caranguejos *Ocypode quadrata* e a distância da linha de detrito e o mês de coleta nos diferentes subambientes amostrados de fevereiro/12 a maio/14 na praia de Ipanema - Pontal do Paraná - Brasil. edf= graus de liberdade estimados, * $p < 0,01$, ** $p < 0,001$, *** $p < 0,001$.

Categoria	Termo	Ativas			Inativas		
		edf	F	p	edf	F	p
Recrutas	s(Distância do detrito)	3,34	35,81	***	2,67	43,83	***
	s(mês):DFE	1,00	0,04		1,00	1,49	
	s(mês):DFI	2,80	7,92	***	1,00	0,00	
	s(mês):SP	8,28	17,56	***	7,44	8,16	***
	s(mês):DR	5,50	7,73	***	1,00	9,31	**
	s(mês):ML	6,32	14,04	***	1,01	0,23	
Jovens	s(Distância do detrito)	1,00	4,80	*	1,00	8,39	**
	s(mês):DFE	1,00	1,10		1,00	1,86	
	s(mês):DFI	3,06	4,49	**	1,00	13,27	***
	s(mês):SP	4,53	8,44	***	1,84	3,09	*
	s(mês):DR	3,19	17,24	***	1,00	2,20	
	s(mês):ML	3,52	12,84	***	1,00	0,13	
Adultos	s(Distância do detrito)	1,00	74,88	***	3,08	24,84	***
	s(mês):DFE	1,01	0,01		1,00	0,09	
	s(mês):DFI	1,00	0,90		1,00	0,58	
	s(mês):SP	6,47	17,09	***	3,08	9,14	***
	s(mês):DR	5,39	8,07	***	1,00	2,59	
	s(mês):ML	3,06	23,28	***	2,24	7,52	***

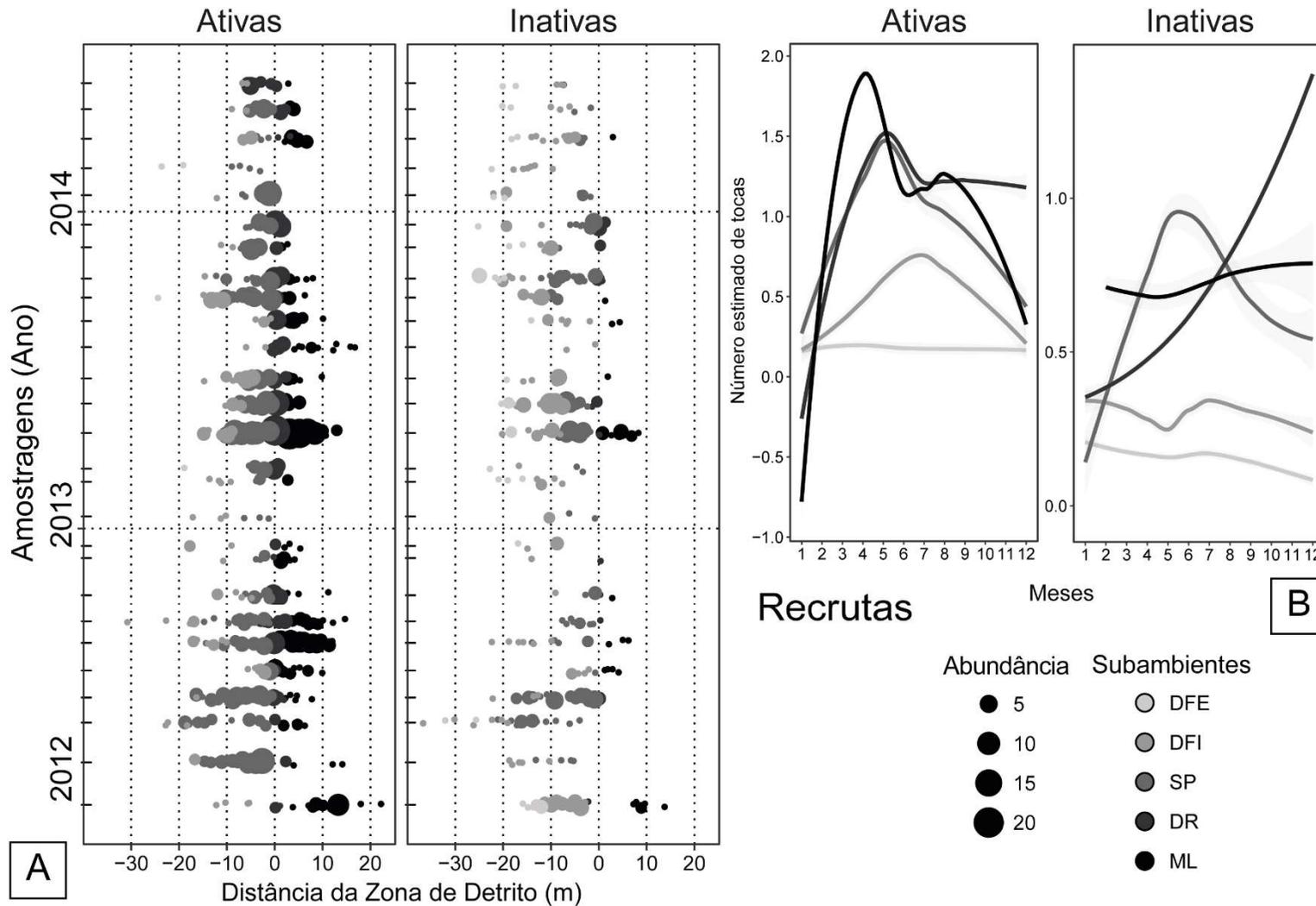


Figura 2.15 - Distribuição espacial (A) e tendência média anual estimada (B) das tocas ativas e inativas do caranguejo *Ocypode quadrata* recrutadas em relação aos subambientes praias amostrados de fevereiro/2012 a maio/2014, em 6 transecções mensais na praia de Ipanema - Pontal do Paraná. Cada ponto do diagrama de dispersão representa uma subunidade amostral de 1m², o tamanho dos pontos foi atribuído a densidade de tocas/m² e a cor de cada ponto representa o subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.

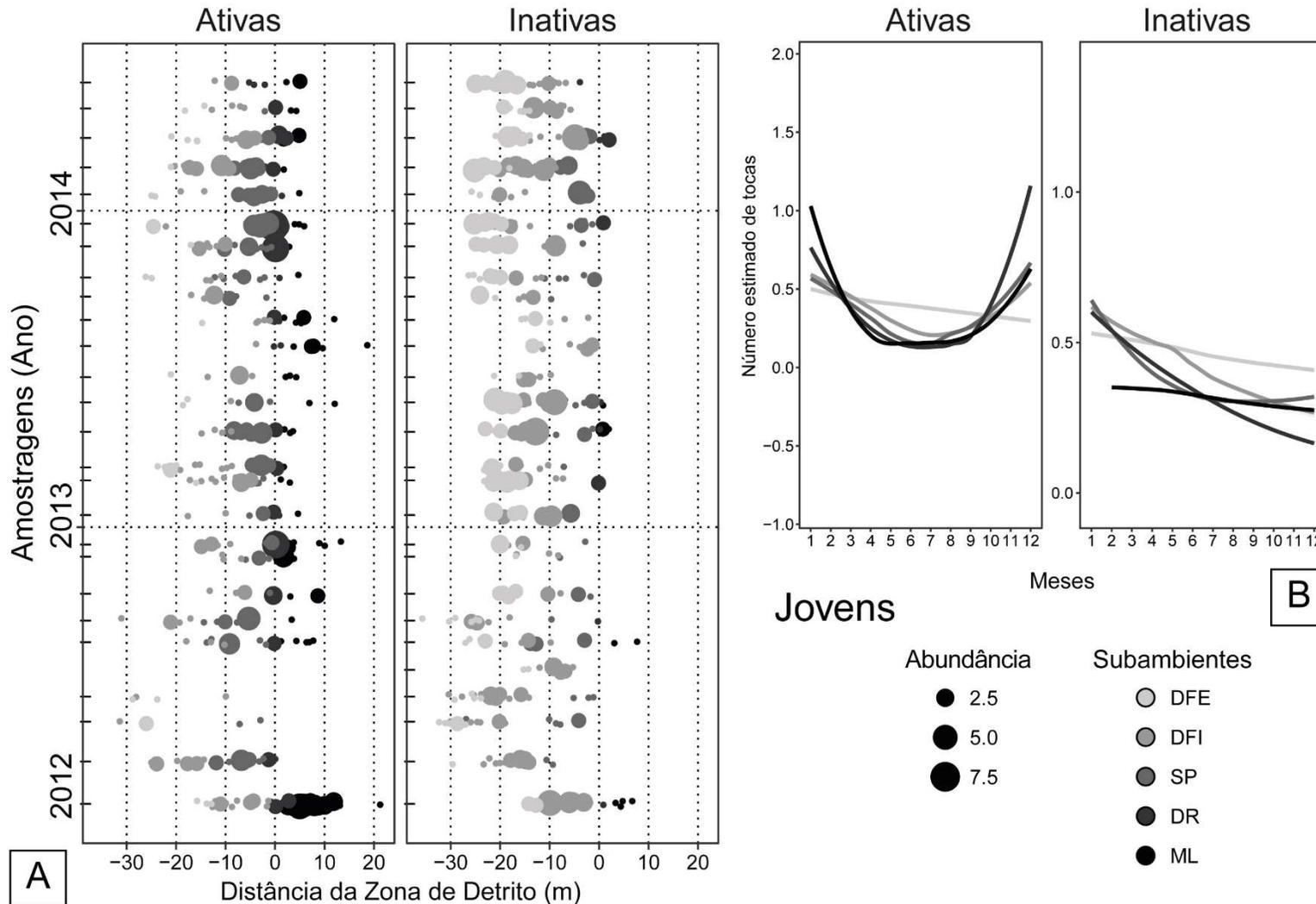


Figura 2.16 - Distribuição espacial (A) e tendência média anual estimada (B) das tocas ativas e inativas do caranguejo *Ocyropsis quadrata* jovens em relação aos subambientes praias amostrados de fevereiro/2012 a maio/2014, em 6 transecções mensais na praia de Ipanema - Pontal do Paraná. Cada ponto do diagrama de dispersão representa uma subunidade amostral de 1m², o tamanho dos pontos foi atribuído a densidade de tocas/m² e a cor de cada ponto representa o subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.

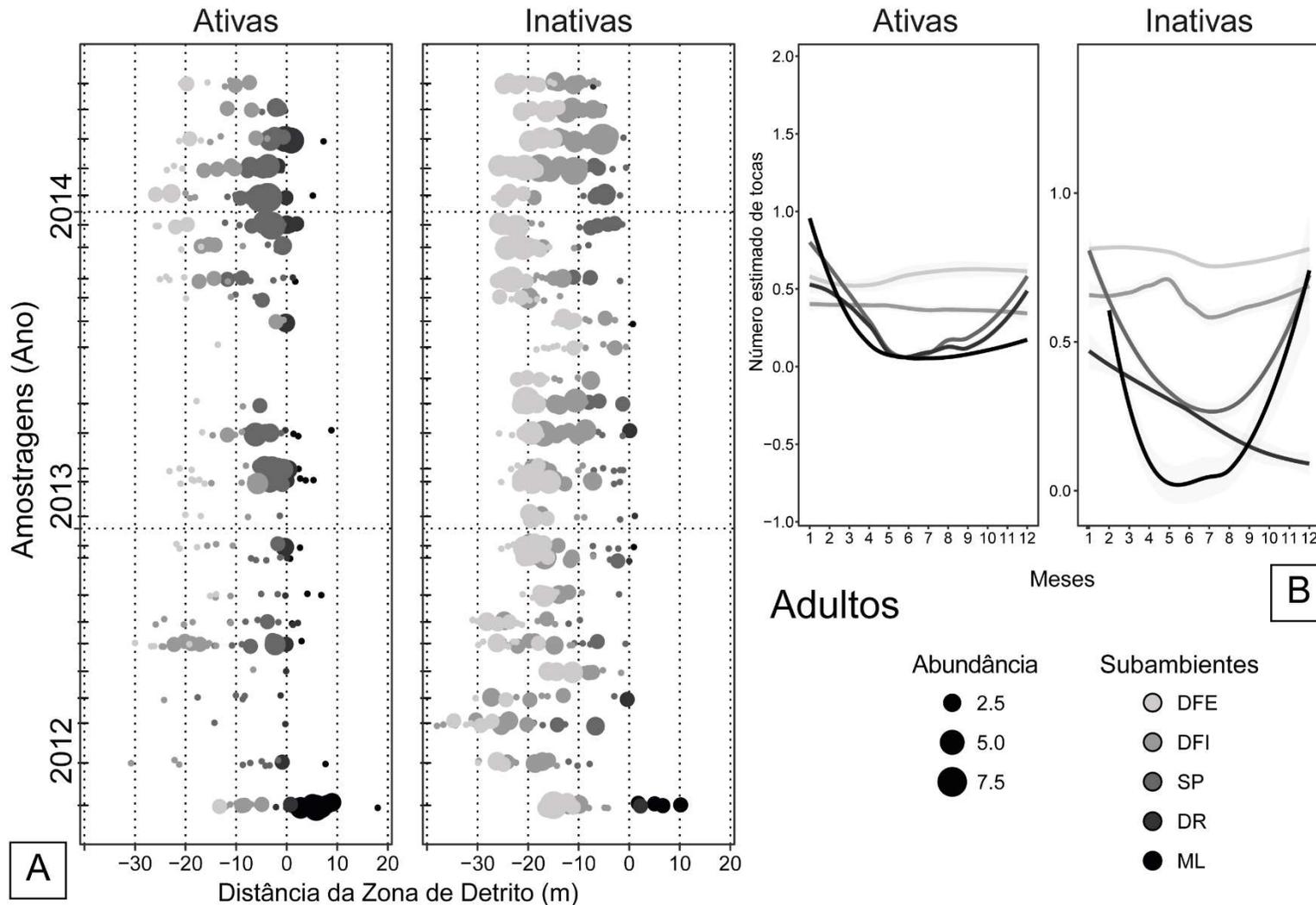


Figura 2.17 - Distribuição espacial (A) e tendência média anual estimada (B) das tocas ativas e inativas do caranguejo *Ocypode quadrata* adultos em relação aos subambientes praias amostrados de fevereiro/2012 a maio/2014, em 6 transecções mensais na praia de Ipanema - Pontal do Paraná. Cada ponto do diagrama de dispersão representa uma subunidade amostral de 1m², o tamanho dos pontos foi atribuído a densidade de tocas/m² e a cor de cada ponto representa o subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.

2.4 DISCUSSÃO

A distribuição temporal e espacial das tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* da praia de Ipanema em Pontal do Paraná, variou em relação a categoria etária, situações de ocupação e entre os subambientes praias.

As variações temporais e espaciais da densidade de tocas foram associadas às flutuações sazonais das condições meteorológicas (temperatura, pressão, radiação, direção e intensidade do vento) e oceanográficas, principalmente altura e o período das ondas, que tendem a aumentar na entrada do outono e inverno, causando eventualmente alterações na direção das ondas. Tais condições influenciam diretamente nas características físicas dos subambientes.

No presente estudo, o recrutamento ocorreu no outono (de abril a junho), seguindo o padrão descrito para o litoral sudeste e sul do Brasil (SOUZA, 2013; POMBO, 2015) e em regiões de clima semelhante nos Estados Unidos (DIAZ; COSTLOW, 1972; LEBER, 1982). A chegada dos recrutas durante as estações do ano com condições adversas, evitaria a competição intraespecífica por recursos (HOBBS III; LANDRY; PERRY III, 2008), mas também ocasionaria a alta mortalidade. Essa característica é comumente relatada para invertebrados marinhos com desenvolvimento larval pelágico (HUNT; SCHEIBLING, 1997).

Além do recrutamento sazonal foi possível detectar diferentes intensidades de recrutamento, demonstrando que as flutuações têm disparidades interanuais. No litoral do Paraná as chuvas são contínuas durante todo o ano, mas com concentrações durante o verão (VANHONI; MENDONÇA, 2008). Porém, algumas variações interanuais foram observadas na precipitação, como as reportadas por Salton et al. (2016), alterando de forma indireta as estreitas condições ambientais para o desenvolvimento larval (LUCREZI; SCHLACHER, 2014).

A população de *O. quadrata* apresentou segregação ao longo do tempo entre as categorias recrutas e jovens/adultos, evitando assim que coexistam. Provavelmente tal segregação seja uma forma da população aumentar o sucesso no estabelecimento dos recrutas, já que estes estão suscetíveis a eventos de canibalismo, retratados para a espécie (FISHER; TEVESZ, 1979).

Quanto à situação de ocupação, as tocas ativas de adultos e jovens foram observadas nos meses quentes (alta radiação solar) e de recrutas nos frios (baixa

radiação solar e alterações no período e direção das ondas). O mesmo padrão foi observado para as tocas inativas, porém em menor intensidade. O grande número de tocas nas estações quentes e durante as alterações no regime de ondas foram também observados nas praias da Ilha de San Salvador nas Bahamas (CLUM, 2005). Adicionalmente, alguns fatores estimulam o processo de muda dos caranguejos, como por exemplo, a escuridão, temperatura moderada e solidão (BURGGREN; MCMAHON, 1988), condições encontradas pelos jovens e adultos dentro de suas tocas durante os meses frios (HENNING; KLAASSEN, 1973).

A relação entre atividade dos caranguejos fantasmas e a temperatura é sempre atrelada a consequências fisiológicas e metabólicas (LUCREZI; SCHLACHER, 2014), para a espécie *Ocypode quadrata*, a temperatura é também determinante no crescimento e reprodução (NEGREIROS-FRANSOZO; FRANSOZO; BERTINI, 2002). Ao passo que caranguejos semiterrestres de regiões temperadas ou subtropicais tipicamente reproduzem durante os meses quentes (BURGGREN; MCMAHON, 1988), justamente quando os jovens e adultos foram mais ativos. A reprodução dos caranguejos *O. quadrata* foi estudada no litoral do Paraná, onde foram observadas fêmeas com intensa vitelogênese de outubro a novembro, ovócitos maduros em janeiro, fêmeas ovígeras em fevereiro e o recrutamento de março a abril (GRAF et al., 2008). Outro fator importante descrito pela autora é que as fêmeas ovígeras apresentaram folículos em degeneração e poucos folículos em desenvolvimento, demonstrando que não ocorrem múltiplas desovas.

A distribuição dos caranguejos *Ocypode quadrata* na praia de Ipanema foi similar ao observado em outros estudos. Os caranguejos recruta habitam os subambientes praias mais úmidos e instáveis (zona de detrito e médiolitoral), mas não tão próximo ao espraiamento como reportado por Fisher e Tevesz (1979), Valero-Pacheco et al. (2007), Branco et al. (2010) e Araujo, Rosa e Fernandes (2011), sempre regiões superiores do médiolitoral, próximas a zona de detrito (GIANUCA, 1983; ALBERTO; FONTOURA, 1999; CLUM, 2005; MENEZES et al., 2008; SOUZA et al., 2008). As tocas dos caranguejos jovens e adultos foram encontradas em regiões mais secas, como o supralitoral e dunas, padrão descrito também no litoral de Santa Catarina (BRANCO et al., 2010) e no México (VALERO-PACHECO et al., 2007).

A presença de tocas ativas de jovens e adultos nas regiões dunares confirma a importância desses complexos subambientes para os caranguejos fantasmas. A presença da espécie *Ocypode quadrata* nas dunas foi atrelada a eventos

tempestuosos (HOBBS III; LANDRY; PERRY III, 2008; POMBO et al., 2017), mas sempre em observações a curto prazo. Por outro lado, nas flutuações sazonais os caranguejos jovens e adultos, que habitam a praia de Ipanema mantiveram suas tocas ativas nas dunas sempre que presentes.

A entropia da textura foi uma ótima forma de mensurar a complexidade do ambiente (GUILHERME, 2013), sendo capaz de quantificar e detectar as variações sazonais da heterogeneidade ambiental. As dunas costeiras são estruturalmente mais complexas do que as praias (NORDSTROM, 2003) e formam maior diversidade de microclimas. A presença de estruturas físicas (detritos, serapilheira e troncos) garantem proteção solar e contra predadores (NOBBS, 2003). Controversamente, sistemas de raízes densos (ALPERT; MOONEY, 1996) podem impedir a construção de tocas (HENNING; KLAASSEN, 1973; BROOK; GRANT; BELL, 2009), como por exemplo, na duna frontal estabelecida.

A segregação espacial das categorias etárias observada no presente estudo já foi reportada em outras localidades (FISHER; TEVESZ, 1979; VALERO-PACHECO et al., 2007; BRANCO et al., 2010). O isolamento espacial entre as categorias etárias já foi atribuído a um processo evolutivo (OCAÑA; VEGA; CÓRDOVA, 2012). Cada componente da população (categorias etárias) teria uma capacidade diferencial de selecionar o micro-*habitat* mais favorável, sendo que aqueles *habitats* desfavoráveis (por predação, falta de alimento ou condições climatológicas adversas) descartados ao longo da evolução.

Os comportamentos agonísticos entre espécimes do gênero *Ocypode* são frequentemente observados, alguns autores consideram que esse mecanismo controlaria o espaçamento e a distribuição das tocas (FISHER; TEVESZ, 1979; VANNINI, 1980), originando distribuições uniformes no ambiente praias (CASSINI, 2013). Para a espécie *O. quadrata* na praia de Ipanema, o fator espaço não foi totalmente responsável por controlar a densidade de tocas. Os resultados mostram que subambientes com grandes extensões, como o supralitoral ou a duna frontal incipiente, não apresentaram fortes relações positivas com a abundância de tocas (tocas/m). Por outro lado, subambientes pequenos, como a zona de detrito, concentraram grandes quantidades de tocas (tocas/m²).

De forma geral, o maior número de tocas (abundância) foi observado no supralitoral, contudo as tocas são mais concentradas (densidade) na zona de detrito. Alguns autores já relataram observações semelhantes, afirmando que os adultos

usualmente fazem suas tocas acima da linha de maré alta (LEBER, 1982; TURRA; GONÇALVES; DENADAI, 2005; BRANCO et al., 2010), mas quando precisam se alimentar procuram a zona de detrito (POWERS, 1977). Guilherme (2013) detectou alterações na distribuição das tocas de *Ocypode quadrata* estudando o impacto da limpeza do detrito nas praias paranaenses, supondo que a agregação das categorias etárias provocaria o canibalismo entre recrutas e jovens/adultos.

Diante dessas considerações, a população estudada apresentou o seguinte ciclo: no início do outono, estação marcada pelos efeitos das intempéries climáticas e oceanográficas, os recrutas chegam ao ambiente praias principalmente em regiões de alta instabilidade próximas ao mar (médiolitoral). Encontram o subambiente com maior fonte de alimento (zona de detrito) e sem ou com poucos competidores pois os jovens e adultos permanecem em estado de dormência (indicado pelo alto número de tocas inativas nas dunas). Com a chegada da primavera, os jovens e adultos emergem de suas tocas e compartilham o ambiente praias com os recrutas já um pouco maiores. No entanto, para evitar o canibalismo, a população permanece segregada espacialmente. Os recrutas permanecem ou migram em direção ao mar, em subambientes com baixa complexidade, variabilidade de temperatura e umidade, enquanto os jovens e adultos, aptos a conviver em subambientes complexos e com alta amplitude hídrica e térmica, exploram a parte superior e pós praia. Durante o verão os anteriormente recrutas, numericamente escassos (devido à alta mortalidade) finalmente alcançam a fase jovem, considerando informações de crescimento já existentes (HALEY, 1972; ALBERTO; FONTOURA, 1999; POMBO, 2015). Os caranguejos maiores (jovens e adultos) acumulam energia para a reprodução que provavelmente acontece ao final do verão (NEGREIROS-FRANSOZO; FRANSOZO; BERTINI, 2002), possibilitando um novo recrutamento no início do outono (maio).

A crescente urbanização sobre o pós-praia (dunas) e as atividades antrópicas no supralitoral têm causado efeitos negativos sobre as populações de *Ocypode* no mundo (SCHLACHER et al., 2016a). As pressões antropogênicas estão diminuindo a heterogeneidade ambiental através da perda de subambientes (SCHLACHER et al., 2007; DEFEO et al., 2009), ameaçando direta ou indiretamente a multifuncionalidade do ecossistema (ALSTERBERG et al., 2017).

A perda da diversidade de *habitats* na praia implicaria uma ameaça direta aos adultos (categorias etárias com potencial reprodutivo). Devido à efeitos sinérgicos de um nicho *n*-multidimensionais diferenciado, as categorias etárias seriam

desproporcionalmente vulneráveis a perda de *habitat* e as alterações climáticas, como proposto para a relação entre tamanho de nicho das espécies e a distribuição geográfica (SLATYER; HIRST; SEXTON, 2013).

Torna-se evidente o porquê dos estudos que comparam ambientes impactados vs. preservados encontram mudanças na estrutura populacional dos caranguejos (VIEIRA, 2015; SCHLACHER et al., 2016a; STELLING-WOOD; CLARK; POORE, 2016). Provavelmente as praias com impacto antrópico não estabelecem uma população viável, em razão de que os organismos falham em encontrar companheiros sexualmente maduros devido às baixas densidades. Esse processo é conhecido como efeito Allee (ALLEE et al., 1949) e pode causar o declínio da espécie e até mesmo extinção, através da diminuição do crescimento *per capita* (*fitness*). O efeito Allee pode atingir até mesmo meta-populações marinhas extremamente abundantes, como é o caso do *Ocypode quadrata*, diminuindo a taxa de crescimento das subpopulações e levando a extinção da meta-população (COURCHAMP; CLUTTON-BROCK; GRENFELL, 2000). Diante dessas considerações, justifica-se a preservação de áreas (zoneamento) com dunas frontais intactas e supralitoral sem atividade antrópica que venham a servir de *habitat* fonte como no modelo meta-populacional fonte-dreno (PULLIAM, 1988).

Trabalhos futuros com a espécie *Ocypode quadrata* devem procurar compreender aspectos relativos ao crescimento da espécie, de forma a evidenciar se o efeito Allee está ocorrendo em função das atividades antrópicas nas praias arenosas. Além disso, se faz necessário maximizar a precisão do método indireto evitando amostragens nocivas a essas populações já tão impactadas. Compreender qual a duração de uma toca, por que ela é abandonada e torna-se inativa, e qual a fidelidade dos caranguejos a elas, são perguntas básicas que ainda permanecem sem respostas.

3 CAPÍTULO II - OS EFEITOS DA LATITUDE E DAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS LOCAIS NA ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DO CARANGUEJO FANTASMA *OCYPODE QUADRATA*

3.1 INTRODUÇÃO

Heaven has the best climate, Hell has the best company.
(ADAMS, 1886, p. 795)

O clima afeta a distribuição e abundância das espécies nos ecossistemas em todo o mundo (CASSINI, 2013). Em consequência a processos geográficos, o clima forma gradientes que são reflexos diretos ou indiretos da energia disponível no ambiente (ALLEN; GILLOOLY; BROWN, 2007). Allen e colaboradores (2007), demonstram que existem duas formas distintas da energia formar gradientes: como reflexo direto da radiação do fluxo solar, como a temperatura e a evapotranspiração potencial; e indiretos, como a conversão da radiação solar para compostos de carbono através da fotossíntese, a precipitação, a produção primaria líquida e evapotranspiração real, entre outros.

O gradiente latitudinal tem fascinado os ecólogos desde a época de Darwin (1859) e Wallace (1878), principalmente devido a sua relação de dependência com a densidade, tamanho corporal e riqueza de espécies (PERRY et al., 2005). A associação entre as espécies e a temperatura é tão forte, que a amplitude térmica pode definir como os indivíduos utilizam o espaço térmico e, em última instância, como se distribuem geograficamente (SLATYER; HIRST; SEXTON, 2013). Recentemente, a relação entre a temperatura e os componentes autoecológicos foi matematicamente demonstrada para organismos marinhos ectotérmicos (ALLEN; BROWN; GILLOOLY, 2002). Contudo, por razões metodológicas, os estudos em gradientes latitudinais são pouco comuns (DE FRENNE et al., 2013), mas forneceriam informações valiosas sobre o papel do clima no estabelecimento das populações.

Por muito tempo, a ciência foi capaz de detectar os padrões ecológicos, mas sem poder prová-los. Atualmente, sabe-se que espécies com maior amplitude de nicho tenderão a alcançar maiores densidades, sobreviverão em mais lugares e assim serão capazes de ocupar áreas geográficas maiores (BROWN, 1984; SLATYER; HIRST; SEXTON, 2013). Mas, de forma geral, desconhecendo-se os motivos, já que

padrões ecológicos gerais podem ter múltiplas causas (LAWTON, 1996; GASTON et al., 2000).

Não seria diferente na ecologia de praias arenosas, onde a maioria das espécies tem distribuições limitadas a apenas uma província biogeográfica (MCLACHLAN; BROWN, 2006). Por outro lado, algumas das espécies que possuem distribuições muito amplas tiveram as tendências latitudinais estudadas, e.g. crustáceos, *Emerita* spp. (DUGAN; HUBBARD; WENNER, 1994; DEFEO; CARDOSO, 2002) e *Excireolana* spp. (CARDOSO; DEFEO, 2004; DEFEO; MCLACHLAN, 2005) e moluscos do gênero, *Donax* (CARDOSO; VELOSO, 2003) e *Mesodesma* (FIORI; DEFEO, 2006).

As tendências explicitadas pelos gradientes latitudinais incluem variações na reprodução, morfologia, genética, distribuição e na preferência por sedimentos. Tanto nos crustáceos como nos moluscos foram observadas maiores abundâncias nas regiões subtropicais do que temperadas, e um efeito inverso no tamanho corporal (organismos maiores em ambientes temperados). Além disso, espécies de praias arenosas possuem alto grau de resiliência e de plasticidade comportamental, ecofisiológico e morfológicos que as permite rapidamente adaptar-se a mudanças ambientais (SOARES; CALLAHAN; RUYCK, 1998; LAUDIEN et al., 2003).

Embora *Ocypode* seja o gênero mais estudados em ecologia de praias arenosas (MCLACHLAN; BROWN, 2006), a relação entre sua abundância e distribuição com a latitude não foi verificada. Ao todo, existem 21 espécies desse gênero que se distribuem globalmente entre latitudes tropicais e temperadas (SAKAI; TÜRKAY, 2013). A temperatura desempenha um papel central na biologia e ecologia desses organismos (LUCREZI; SCHLACHER, 2014), controlando processos fisiológicos e metabólicos e regulando a sobrevivência, limites de distribuição, atividade diária e locomoção, crescimento e reprodução.

Outras tendências para explicar a densidade de tocas em praias foram observadas, porém em escalas espaciais menores. O tamanho do sedimento é uma das variáveis que determinam o estágio morfodinâmico das praias (WRIGHT; SHORT, 1984), sedimentos grosseiros são geralmente encontrados em praias refletivas e em oposição sedimentos finos em praias dissipativas. Já foram registradas respostas na densidade de caranguejos fantasmas ao estágio morfodinâmico da praia (LUCREZI, 2015) e tamanho de sedimento (DEFEO; MCLACHLAN, 2011; POMBO et al., 2017). Convém observar que alguns autores consideram que as variações climáticas

causadas pela diferença de latitude entre praias alteram os fatores físicos, aumentando a energia de ondas dos trópicos em direção a áreas temperadas (DEFEO; MCLACHLAN, 2005; MCLACHLAN; BROWN, 2006) e conseqüentemente alteram o morfodinamismo da praia.

Na costa americana do Oceano Atlântico, o caranguejo *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) é a única espécie do gênero e habita desde praias oceânicas expostas (ALBERTO; FONTOURA, 1999; BLANKENSTEYN, 2006; BRANCO et al., 2010), abrigadas (TURRA; GONÇALVES; DENADAI, 2005) até as praias estuarinas (ROSA; BORZONE, 2008). Sua distribuição geográfica é ampla (SAKAI; TÜRKAY, 2013), desde o extremo sul do Brasil e eventualmente o Uruguai (SCARABINO; MAYTIA; FAEDO, 1974) e o limite norte do estado de *Rhode Island*, no Estados Unidos (MCDERMOTT, 2013). Considerando o sistema de divisão das regiões costeiras e plataformas continentais (SPALDING et al., 2007) a espécie habita praias arenosas de três domínios (Temperado Norte Atlântico, Tropical Atlântico, Temperado Sul América) e seis províncias biogeográficas². Quando considerada a classificação climática de Köppen-Geiger, a espécie habita regiões tropicais, subtropicais (ou temperadas) e áridas³.

A distribuição da espécie *Ocypode quadrata* no ambiente praias foi bem documentada e estende-se desde a zona entremarés (médiolitoral) até a região do pós-praia (dunas frontais). A importância da inclusão da região pós-praia na estimativa de densidade da espécie foi apontada por vários autores, sendo que esta região abriga aproximadamente 40% da população (BRANCO et al., 2010; GUILHERME, 2013; BORZONE et al., 2015; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016; POMBO et al., 2017). Por algum tempo acreditava-se que a presença dos caranguejos nas dunas era ocasional e estava relacionada a eventos de tempestade (HOBBS III; LANDRY; PERRY III, 2008; LUCREZI; SCHLACHER; ROBINSON, 2010). No litoral paranaense a presença do caranguejo *Ocypode quadrata* nas dunas não é ocasional, sendo este um ambiente ocupado constantemente (Capítulo 1).

² Ecoregiões: Atlântico Noroeste Temperado Frio, Atlântico Noroeste Temperado Quente, Plataforma continental Norte Brasil, Atlântico Noroeste Tropical, Atlântico Sudoeste Tropical, Atlântico Sudoeste Temperado Quente (SPALDING et al., 2007).

³ Classes climáticas: Am, Af, Aw/As, BSh, BWh, Cfa e Cfb (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007)

O objetivo do presente estudo é compreender se os efeitos da latitude, junto com as características físicas locais do ambiente praial, determinam a abundância e distribuição do caranguejo *Ocypode quadrata*. Espera-se, como hipótese principal, que a abundância e a distribuição das populações estejam relacionadas com a latitude, atendendo a natureza semiterrestre da espécie, podendo responder às condições biogeográficas marinhas e/ou terrestres.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de Estudo

Foram avaliadas quinze praias oceânicas entre as latitudes 10° e 31° Sul (Figura 3.1), das quais seis praias fazem parte da província marinha do Atlântico Sudoeste Tropical (AST) e nove da província Temperado Quente (ATQ). Cada província biogeográfica é dividida em ecoregiões que possuem características ambientais homogêneas (SPALDING et al., 2007). No presente estudo, os locais de coleta (praias) estão presentes em três ecoregiões: Nordeste do Brasil (NB) na província Atlântico Sudoeste Tropical e Sudoeste do Brasil (SB) e Rio Grande (RG) na província Atlântico Sudoeste Temperado Quente. A distância entre a praia mais ao sul (Sarita) e a praia mais ao norte (Jatobá) amostrada totaliza mais de 2.800 km.

A descrição da área de estudo será realizada por unidades da federação, apenas para facilitar o entendimento. Na ecorregião Nordeste do Brasil, as três praias (Naúfragos, Aruanda e Jatoba) amostradas no litoral de Sergipe (Latitude de 10° a 11° Sul) fazem parte da chamada Costa Progradacional de Sergipe (Figura 3.1), região formada por amplos depósitos de sedimento arenoso expostos a mar aberto (DOMINGUEZ et al., 2016b). As praias são tipicamente dissipativas, resultado da exposição a energia das ondas e sedimentos finos (2 a 4 Φ), com a presença de extensos cordões de dunas frontais que chegam a 9 km de largura. A maré na região é descrita como micro-meso semidiurna. Segundo Alvares et al. (2013) o clima no litoral é Aw (tropical [A] com inverno seco [w]).

No litoral da Bahia, as três praias (Imbassaí, Guarajuba e Arembepe) amostradas (Latitude 12° Sul) estão situadas no compartimento Nordeste (Figura 3.1). O arco praial é formado por praias expostas com sedimentos que variam, dependendo da localização, de 0,2 a 3,0 Φ (DOMINGUEZ et al., 2016a). As dunas costeiras

também estão presentes, alcançando entre 5 a 6 metros, resultantes de processos erosionais menos frequentes. O sedimento médio predominante na face da praia, combinado com moderada energia de ondas, resulta na dominância do estado morfodinâmico intermediário (DOMINGUEZ et al., 2016a). A maré também pode ser considerada micro-meso semidiurna, já que a mesma varia de 1,18 a 2,71 m de amplitude (CIRANO; LESSA, 2007). Segundo a classificação de Köppen-Geiger, o clima é considerado Af, ou seja, tropical [A] sem estação seca [f] (ALVARES et al., 2013).

Na ecorregião Sudoeste Brasil, quatro praias foram amostradas no litoral do Paraná, sendo a mais ao sul (Vô Fredo) similar com as praias catarinenses (Figura 3.1). As três praias (Barrancos, Ipanema e Albatroz) escolhidas para representar o litoral paranaense estão localizadas no arco praial Matinhos-Pontal do Sul (Latitude 25° Sul). O arco praial é formado por sedimentos constituídos de areia fina (entre 2,3 a 2,8 Φ) e estágios morfodinâmicos intermediários de 2,9 a 5,1 Ω , existe um gradiente morfodinâmico no sentido norte-sul, com as praias mais ao norte com condições dissipativas e as praias mais ao sul com condições intermediárias a refletivas (BORZONE; TAVARES; BARROS, 1998). A maré é semidiurna, com amplitudes de até 1,5 metros, caracterizando um regime de micromaré. As dunas são formadas a partir das dunas frontais do pós-praia que se desenvolvem em cordões incipientes paralelos a costa, com cobertura vegetal esparsa (ANGULO et al., 2016).

Nesta mesma ecorregião, para representar as praias do norte do litoral catarinense, duas praias foram amostradas no estado de Santa Catarina e uma no extremo sul do Paraná (Figura 3.1), que foram agrupadas devido à suas semelhanças (Latitude 26° Sul). As praias (Vô Fredo, Itapoá e Praia Grande) da região são compostas de sedimentos constituídos de areia fina a média, com estágios morfodinâmicos intermediários tendendo a refletivo, e presença de duna frontal (KLEIN; SHORT; BONETTI, 2016). A variação máxima da maré é de 1,05 m ao norte de Santa Catarina, ou seja, micromaré e semidiurna.

Na ecorregião Rio Grande, as três praias (Cata-Vento, Meio e Sarita) escolhidas estão localizadas entre a latitude 32° a 33° Sul, conhecido como setor sul do estado do Rio Grande do Sul (Figura 3.1). A maré astronômica na região não é significativa oscilando até 0,25m, por outro lado a maré meteorológica alcança até 1,4 metros. O parâmetro de Dean pode variar de 2,3 a 6,3 Ω , dependendo da localização da praia amostrada, portanto apresentando estágios morfodinâmicos intermediários

que tendem a refletivo (sedimentos grosseiros) a praias dissipativas (sedimentos fino e muito fino) (CALLIARI; TOLDO, 2016). Apesar da região apresentar várias conformações de dunas (SEELIGER, 2003), os locais escolhidos para amostragens apresentaram dunas frontais incipientes e estabelecidas.

O clima nas praias amostradas na ecorregião Sudeste Brasil e Rio Grande é o mesmo, que pela classificação de Köppen, é considerado Cfa, subtropical úmido [C], sem estação seca [f] com verão quente [a] (ALVARES et al., 2013).

3.2.2 Amostragens

As coletas ocorreram de setembro de 2014 a março de 2015 (Verão - 2014/2015). Os dias de amostragens foram escolhidos com base nas condições atmosféricas de tempo bom (sem chuva e pouco vento, normalmente sol ou calor) e sempre ocorreram pela manhã na primeira maré baixa de sizígia (tanto em luas cheias e novas).

3.2.2.1 Variáveis Físicas

O desnível de cada praia foi verificado através de uma mira topográfica e uma régua calibrada (m), a distância entre os intervalos foi mensurado com o auxílio de uma trena. A inclinação da praia foi calculada pelo arco tangente da razão entre a soma dos desníveis e a largura total da praia, expressa em graus ($^{\circ}$). Considerando praias suaves aquelas com declividade $> 2^{\circ}$ e íngremes as com declividade superior.

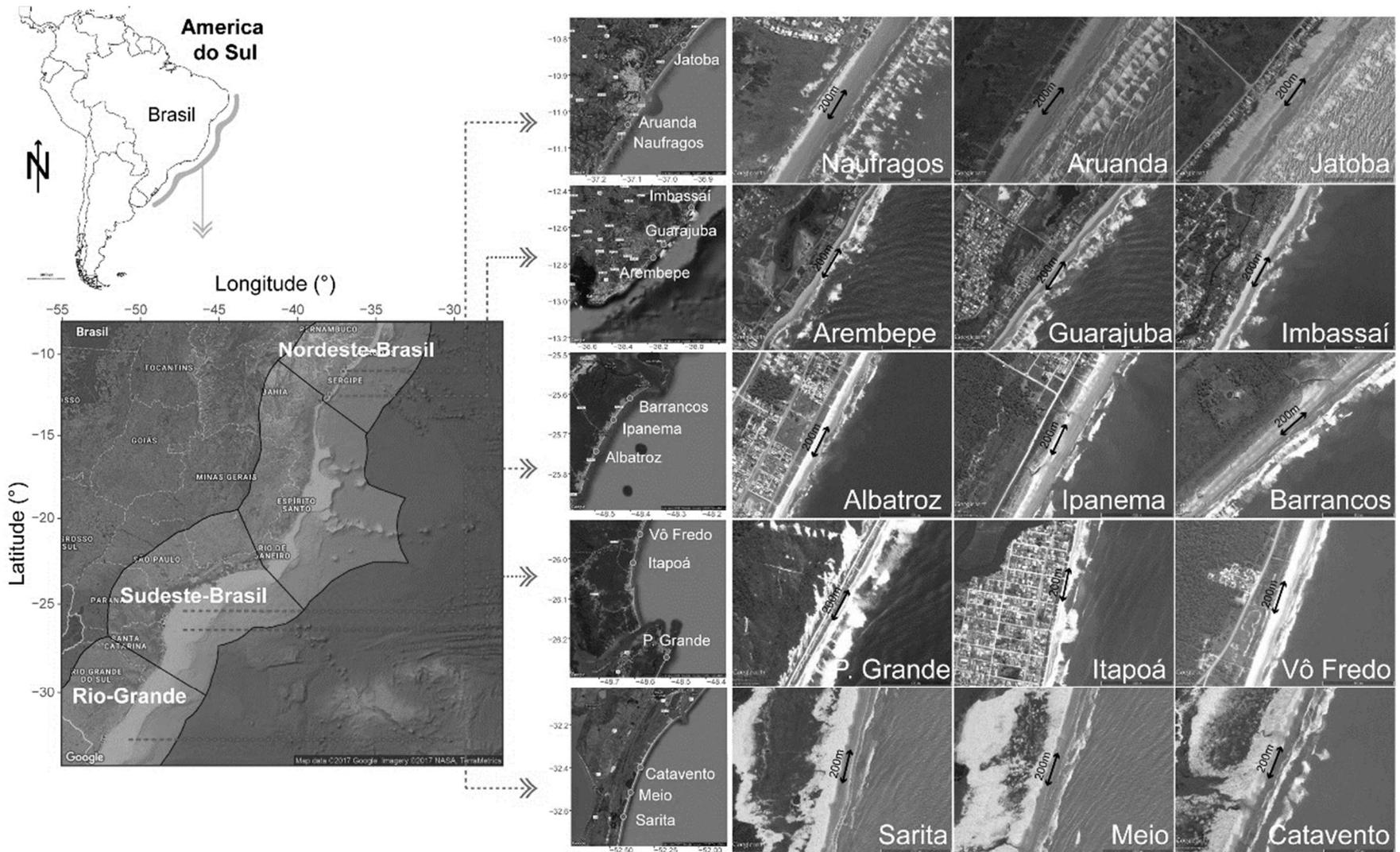


Figura 3.1 - Mapa indicando as praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro 2014 a março de 2015. Os pontos vermelhos indicam os locais de coleta. Os polígonos no oceano demarcam as ecoregiões marinhas (nomeadas no mapa), segundo Spalding et al. (2007).

A temperatura do ar foi mensurada com o auxílio de um termômetro digital, além disso, a temperatura e a penetrabilidade do sedimento foram medidas em cada um dos subambientes com um termômetro digital e com um penetrômetro manual, respectivamente. A altura (H_b) e período (T) de dez ondas foram amostrados em um ponto fixo na zona de arrebenção para a mensuração do estagio morfodinâmico.

Para as análises granulométricas e obtenção do teor de umidade do sedimento, foram colhidas três amostras (aprox. 50 g) em cada subambiente praiial. Em laboratório, as amostras de sedimento foram pesadas enquanto úmidas em balança analítica (0,005 g de precisão) e posteriormente secas em estufa a 60°C por 48 horas, ou até atingirem um peso constante, para determinar o teor de umidade. Os grãos de sedimento foram mensurados e contados através de granulometria óptica usando o método de imagens digitais (GUILHERME et al., 2015) em três porções de cada amostra.

3.2.2.2 População de caranguejos

Um trecho de 200 metros foi escolhido em cada praia para as amostragens (Figura 3.1), onde seis (6) transecções com 1 metro de largura e perpendiculares a costa abrangendo todo o perfil praiial (do espraiamento até a duna) foram aleatoriamente dispostas. Com exceção das praias na ecorregião Rio Grande, que foram amostradas em três (3) transecções, mas ao invés das transecções terem um (1) metro de largura tiveram 5 metros. Essa peculiaridade na metodologia ocorreu devido as baixíssimas densidades de tocas na região.

O método perpendicular à praia é o mais apropriado para estudos da estrutura populacional e distribuição dos caranguejos fantasmas (ver Capítulo 3), em consequência da dependência da densidade e tamanho dos caranguejos com a distância da maré baixa (LUCREZI; SCHLACHER, 2014; BORZONE et al., 2015).

Cada transecção foi fotografada metro a metro utilizando-se uma câmera digital comum voltada para baixo e acoplado a um tripé. Nas praias da ecorregião Rio Grande as tocas foram localizadas dentro dos 25m² do amostrador e fotografadas individualmente, com escala (régua metrada). Foram anotados em campo, o número de cada fotografia (gerado pela câmera), estabelecendo a zona de detrito como marco zero e escalas positivas em direção ao mar e negativas em direção as dunas e o subambiente, classificados em: Médiolitoral (ML): região exposta ao ar apenas

durante a maré baixa, submersa durante a maré alta; Zona de Detrito (DR): faixa onde diariamente forma-se acúmulos de material orgânico diverso trazidos pela maré alta; Supralitoral (SP): região formada por areia seca, borrifada diariamente pelo *spray* marinho e que eventualmente pode ser inundada por marés extraordinárias; Duna frontal incipiente (DFI): região deposição de areia eólica associada com espécies vegetais pioneiras criando um ambiente de transição entre o supralitoral e a vegetação de restinga; e Duna frontal estabelecida (DFE): região habitada por uma maior diversidade e concentração vegetal, formando complexos sistemas de raízes e serapilheira.

Em laboratório as fotografias foram avaliadas no software ImageJ (SCHNEIDER; RASBAND; ELICEIRI, 2012), sendo cuidadosamente analisadas e contadas, categorizando-as pela situação de ocupação. Embora tenha-se contado todas as tocas de *Ocypode quadrata*, foram consideradas apenas as tocas ativas, desconsiderando as tocas inativas (isto é, não obstruídas e sem sinais de remoção de areia e rastros).

3.2.3 Preparação dos Dados e Análises Estatísticas

Os diâmetros das partículas de sedimento foram organizados em intervalos de $0,25 \Phi$ e a média, seleção, assimetria e curtose da distribuição foram calculados pelo método de FOLK e WARD (1957) com o pacote “*rysgran*” (GILBERT; CAMARGO; SANDRINI-NETO, 2014).

O estado morfodinâmico de cada praia foi determinado utilizando o parâmetro de Dean (Ω), calculado com a equação:

$$\Omega = \frac{H_b}{(\bar{\omega}_s T)}$$

Onde H_b foi a média da altura (m), T do período (s) de dez ondas mensuradas em um ponto fixo na zona de arrebentação e $\bar{\omega}_s$ foi a velocidade da decantação do sedimento (m/s) proveniente da amostra mais próximo a água (GIBBS; MATTHEWS; LINK, 1971; SHORT, 1996). As praias que apresentam $\Omega < 2$ foram consideradas refletivas, $2 < \Omega < 5$ intermediárias e quando $\Omega > 5$ dissipativas (WRIGHT; SHORT, 1984).

Para calcular a média e o desvio padrão do parâmetro de Dean, os valores de tamanho do sedimento, período e altura da onda foram 1000 permutados na matriz (*bootstrap resampling*) e o parâmetro de Dean calculado.

Duas variáveis foram utilizadas para avaliar a quantidade de tocas nas praias. A abundância, que compreende o número absoluto de tocas por transecção apresentado na unidade de tocas/m, proposto por Ansell et al. (1972) e comumente chamado de IST (*individuals per strip transect*) por Defeo e Rueda (2002). Esta métrica recebe algumas críticas por não considerar ambas as dimensões e por isso estaria sujeita a viés quando comparados distintos períodos ou espaços (POMBO et al., 2017).

A densidade, que é calculada pela razão entre o número absoluto de tocas/m e o tamanho da distribuição das tocas no ambiente, neste caso, expressa sob a unidade de tocas/m². No presente estudo, o tamanho da distribuição, expresso em metros, considerou a posição da toca mais próxima e mais longe do mar, em todas as transecções, dentro de uma determinada praia. Essa métrica ilustra os efeitos da concentração de tocas, evitando a distorção dos resultados devido às diferenças de largura entre as praias e não compromete as comparações temporais (POMBO et al., 2017).

As diferenças na abundância (tocas/m) e densidade (tocas/m²) de tocas entre as praias não foram apenas atribuídas às variáveis físicas avaliadas, mas também às mudanças geomorfológicas passadas e às consequências históricas evolutivas isoladas que podem ter promovido a subdivisão biogeográfica (SPALDING et al., 2007) e climática (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007). Por isso, a fonte de variação foi ajustada incluindo as unidades (províncias, ecoregiões, praias, transecções e climas) como fatores aleatórios e selecionados usando o Critério de Informação de Akaike (AIC), considerando estruturas aninhadas e não aninhadas.

Uma vez obtida a estrutura aleatória mais parcimoniosa, um modelo linear misto através do pacote “*nlme*” (PINHEIRO et al., 2016) foi utilizado para determinar o efeito e a importância relativa das variáveis físicas (orientação, inclinação, largura da praia, latitude e parâmetro Dean) na abundância e densidade de tocas ativas. Modelos gerais contendo a estrutura aleatória previamente selecionada e os modelos fixos foram montados e novamente selecionados quanto ao AIC.

Devido à natureza das variáveis, a distribuição das tocas não pode ser analisada utilizando três fatores fixos (ecorregião, praia e subambientes), já que nem sempre todos os subambientes ocorrem em todas as praias (desenho desbalanceado), além dos fatores serem aninhados.

Diante de tal situação, a distribuição das tocas nos subambientes praias foi analisada através de um modelo linear generalizado (GLM), utilizando como variável resposta a densidade (tocas/m²) por subambiente (5 níveis) e como fatores fixos a ecorregião (3 níveis) e as praias (variável), utilizando as transecções (variável) como fatores aleatórios.

Testes de correlação de Spearman foram utilizados para averiguar a relação entre a abundância e densidade de tocas em cada subambiente com as variáveis físicas locais (temperatura, penetrabilidade, umidade, tamanho, seleção, assimetria e curtose do sedimento). Além disso, os GLMs foram utilizados para comparar o tamanho e seleção do sedimento entre praias e submabientes.

Todos os arranjos e análises estatísticas do presente estudo foram feitas utilizando o software estatístico R, versão 3.3.2 (R CORE TEAM, 2016). Os dados foram organizados em uma única planilha que foi manuseada e organizada através dos pacotes “*reshape2*” (WICKHAM, 2007), “*plyr*” e “*dplyr*” (WICKHAM, 2011) e para a confecção dos gráficos foram utilizados os pacotes “*ggplot*” (WICKHAM, 2009) e “*RColorBrewer*” (NEUWIRTH, 2014).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Propriedades do *Habitat*

3.3.1.1 Ecorregião Nordeste Brasil

3.3.1.1.1 Sergipe

As praias de Sergipe tiveram orientação de nordeste-sudoeste, e foram caracterizadas por uma inclinação suave, estado morfodinâmico intermediário (Tabela 3.1), com exceção da praia de Aruanda que apresentou caráter morfodinâmico dissipativo. A praia mais extensa amostrada foi Jatobá, seguido de Aruanda e Náufragos, sendo que nem todos os subambientes estiveram presentes (Figura 3.2). Os sedimentos nas praias sergipanas foram compostos de areias finas muito bem selecionadas, com distribuição simétrica e leptocúrtica (Tabela 3.2), mesmo assim o tamanho da partícula de sedimento foi menor em Aruanda, seguido de Náufragos e Jatobá (GLM: $F_2=61,5$; $p<0,0001$), além disso os sedimentos apresentaram padrões distintos ao longo dos subambientes (GLM: $F_{12}=14,7$; $p<0,0001$). A seleção foi menor

em Aruanda do que nas demais praias (GLM: $F_2=4,24$; $p<0,05$), com diferentes padrões entre os subambientes (GLM: $F_{12}=3,8$; $p<0,0001$). A temperatura do sedimento esteve abaixo da temperatura ambiente em Jatobá e Aruanda, provavelmente devido a maior umidade, na praia dos Náufragos o sedimento foi mais seco e a temperatura do sedimento esteve acima da temperatura do ar (Tabela 3.1, Figura 3.3). O sedimento foi mais duro logo após a zona de detrito e macio na região do infralitoral e dunas, em todas as praias amostradas em Sergipe (Figura 3.3).

3.3.1.1.2 Bahia

Com orientação de nordeste-sudoeste as praias baianas exibiram inclinações íngremes. O estado morfodinâmico foi diferente entre as praias, sendo a praia de Arembepe refletiva enquanto as duas outras foram intermediárias (Tabela 3.1). A praia mais larga amostrada foi Arembepe, seguido de Imbassaí e Guarajuba, variando entre as praias a presença dos subambientes (Figura 3.2). As praias amostradas na Bahia foram compostas de areias médias, moderadamente selecionadas, o sedimento da praia de Imbassaí apresentou distribuição positiva e curva platicúrtica, contudo, os sedimentos de Guarajuba e Arembepe apresentaram distribuições muito positivas e leptocúrticas. Por outro lado, o diâmetro do sedimento foi maior em Arembepe do que nas demais praias (GLM: $F_2=116,4$; $p<0,0001$) e a maior variabilidade em torno da média foi observada em Imbassaí (GLM: $F_2=65,4$; $p<0,0001$). A temperatura do sedimento de todas as praias esteve abaixo da temperatura do ar enquanto que a penetrabilidade sempre esteve abaixo de 1 kg/cm^3 (Tabela 3.1, Figura 3.3).

3.3.1.2 Ecorregião Sudeste Brasil

3.3.1.2.1 Paraná

As praias amostradas no Estado do Paraná apresentaram orientação sudoeste-nordeste, inclinação suave, estágio morfodinâmico intermediário (Tabela 3.1). Todos os subambientes foram observados, sendo a praia de Barrancos a mais larga, seguida de Ipanema e Albatroz (Figura 3.2). O sedimento das praias amostradas no litoral do Paraná foi composto de areias finas e bem selecionadas e curva leptocúrtica, com distribuição assimétrica positiva em Barrancos e Ipanema e simétrica em Albatroz. Assim, o diâmetro do grão foi maior na praia de Albatroz,

seguido de Ipanema e Barrancos (GLM: $F_2=222,18$; $p<0,0001$). A seleção foi menor em Ipanema do que nas demais praias (GLM: $F_2=19,68$; $p<0,0001$). A temperatura do sedimento das praias paranaenses foi sempre menor do que a temperatura do ar, umidade entre 6 e 9% e com sedimento mais rígidos no médiolitoral próximo a zona de detrito (Tabela 3.1, Figura 3.3).

3.3.1.2.2 Santa Catarina

No Estado de Santa Catarina foram amostradas praias com orientação de sul-sudoeste a norte-nordeste, inclinação íngreme e estágio morfodinâmico intermediário (Tabela 3.1). A praia de Vô Fredo e Itapoá foram as mais largas e apresentaram todos os subambientes, já a Praia Grande foi a menor praia amostrada e não foi observado a duna frontal estabelecida (Figura 3.2). O tamanho do grão e a seleção foram maiores na Praia Grande do que nas demais (Tamanho do Grão GLM: $F_2=412,16$; $p<0,0001$; Seleção GLM: $F_2=157,53$; $p<0,0001$), em Vô Fredo o sedimento foi classificado como areia fina, bem selecionada, simétrica e curva mesocúrtica. Nas praias catarinenses a temperatura do sedimento segue um gradiente, sendo maior que a temperatura do ar nas dunas diminuindo até chegar próximo ao mar (Figura 3.3). Coincidentemente, o ponto mais quente observado em Vô Fredo também foi o mais compacto e antagonicamente seu ponto adjacente o mais macio (Figura 3.3). A umidade do sedimento esteve entre 3 a 4% (Tabela 3.1).

3.3.1.3 Ecorregião Rio Grande

3.3.1.3.1 Rio Grande do Sul

As praias do extremo sul do Brasil apresentam orientação sul-sudoeste a norte-nordeste, inclinação extremamente suaves e estágios morfodinâmicos intermediários (Tabela 3.1). As praias amostradas no Rio Grande do Sul apresentaram apenas os subambientes médiolitoral, supralitoral e duna frontal incipiente (Figura 3.2), sendo a mais larga a praia Sarita, Meio e Cata-Vento, respectivamente. Os sedimentos das praias foram compostos por areias finas, bem selecionadas com distribuição simétrica e curva mesocúrtica no Cata-Vento e leptocúrtica nas demais. O diâmetro do grão foi maior na praia do Sarita do que nas demais localidades (GLM: $F_2=6,65$; $p<0,001$) e a seleção com menor variabilidade em torno da média na praia

denominada Cata-Vento (GLM: $F_2=4,85$; $p<0,01$). A temperatura do sedimento manteve-se menor do que a temperatura do ar em Cata-Vento e quase toda a extensão da praia Sarita, na praia do Meio a temperatura do sedimento foi maior do que a do ar (Figura 3.3). Quanto a penetrabilidade do sedimento, a praia do Cata-Vento apresentou um padrão semelhante as praias já descritas, com maior rigidez do sedimento no médiolitoral. Além disso, a umidade foi maior na praia do Cata-Vento no que nas demais (Tabela 3.1, Figura 3.3).

Tabela 3.1 - Resumo das informações das praias amostradas. AST= Atlântico Sudoeste Tropical; ATQ= Temperado Quente; NB= Nordeste Brasil; SB= Sudeste do Brasil; RG= Rio Grande; DP= Desvio-Padrão

Província	Ecorregião	Praia	Latitude (°)	Longitude (°)	Orientação (°)	Largura (m)	Inclinação (°)	Dean ±DP (Ω)	Umidade ±DP	Temperatura do ar (°C)
AST	NB	Jatobá	-10,8183	-36,9244	218	123,00	1,55	4,6 ± 0,65	4,26 ± 3,46	29,0
AST	NB	Aruanda	-11,0365	-37,0822	211	113,00	2,16	5,08 ± 0,71	5,74 ± 5,11	30,0
AST	NB	Náufragos	-11,0707	-37,1054	213	82,00	3,01	4,93 ± 0,68	2,35 ± 1,89	29,0
AST	NB	Imbassaí	-12,4926	-37,9558	208	35,00	6,29	2,69 ± 0,12	2,14 ± 1,55	30,6
AST	NB	Guarajuba	-12,6942	-38,1108	219	32,00	7,42	2,83 ± 0,06	3,28 ± 4,47	29,0
AST	NB	Arembepe	-12,7652	-38,1699	211	48,00	9,32	1,77 ± 0,16	9,34 ± 6,08	31,2
ATQ	SB	Barrancos	-25,6108	-48,4006	230	126,00	1,14	2,84 ± 0,54	8,89 ± 6,73	27,6
ATQ	SB	Ipanema	-25,665	-48,4465	207	88,00	2,16	3,44 ± 0,34	9,45 ± 4,39	31,5
ATQ	SB	Albatroz	-25,7438	-48,4959	208	64,00	1,15	3,00 ± 0,41	6,23 ± 6,78	26,8
ATQ	SB	Vô Fredo	-25,9386	-48,5843	200	57,00	3,17	2,31 ± 0,16	4,82 ± 5,74	33,5
ATQ	SB	Itapoá	-26,0101	-48,6043	193	46,00	4,01	2,66 ± 0,27	3,88 ± 5,38	30,2
ATQ	SB	Praia Grande	-26,2467	-48,5101	208	34,00	10,10	3,16 ± 0,03	4,61 ± 5,86	29,6
ATQ	RG	Cata-vento	-32,4002	-52,3287	204	104,00	1,26	2,27 ± 0,29	8,68 ± 4,91	27,6
ATQ	RG	Meio	-32,5171	-52,3834	198	90,00	0,62	2,7 ± 0,23	6,81 ± 5,58	26,3
ATQ	RG	Sarita	-32,6299	-52,4238	192	80,00	1,34	2,08 ± 0,1	5,28 ± 4,76	27,7

Tabela 3.2 - Resultados da análise granulométrica das praias amostradas. AST= Atlântico Sudoeste Tropical; ATQ= Temperado Quente; NB= Nordeste Brasil; SB= Sudeste do Brasil; RG= Rio Grande; DP= Desvio-Padrão

Província	Ecorregião	Praia	Média	Class.Média	Seleção	Class.Seleção	Assimetria	Class.Assimetria	Curtose	Class.Curtose
AST	NB	Jatobá	2,328	Areia fina	0,308	Muito bem selecionado	0,004	Aprox. simétrica	1,130	Leptocúrtica
AST	NB	Aruanda	2,394	Areia fina	0,298	Muito bem selecionado	0,003	Aprox. simétrica	1,174	Leptocúrtica
AST	NB	Náufragos	2,353	Areia fina	0,321	Muito bem selecionado	0,002	Aprox. simétrica	1,158	Leptocúrtica
AST	NB	Imbassaí	1,880	Areia média	0,950	Mod. selecionado	0,297	Positiva	0,757	Platicúrtica
AST	NB	Guarajuba	1,723	Areia média	0,776	Mod. selecionado	0,473	Muito positiva	1,444	Leptocúrtica
AST	NB	Arembepe	1,337	Areia média	0,775	Mod. selecionado	0,302	Muito positiva	1,189	Leptocúrtica
ATQ	SB	Barrancos	2,255	Areia fina	0,441	Bem selecionado	0,176	Positiva	1,384	Leptocúrtica
ATQ	SB	Ipanema	2,127	Areia fina	0,392	Bem selecionado	0,107	Positiva	1,226	Leptocúrtica
ATQ	SB	Albatroz	2,035	Areia fina	0,449	Bem selecionado	0,071	Aprox. simétrica	1,220	Leptocúrtica
ATQ	SB	Vô Fredo	2,031	Areia fina	0,431	Bem selecionado	-0,013	Aprox. simétrica	1,108	Mesocúrtica
ATQ	SB	Itapoá	1,995	Areia média	0,441	Bem selecionado	0,056	Aprox. simétrica	1,174	Leptocúrtica
ATQ	SB	Praia Grande	1,522	Areia média	0,687	Mod. bem selecionado	0,294	Positiva	1,293	Leptocúrtica
ATQ	RG	Cata-vento	2,065	Areia fina	0,377	Bem selecionado	0,003	Aprox. simétrica	1,074	Mesocúrtica
ATQ	RG	Meio	2,050	Areia fina	0,420	Bem selecionado	-0,002	Aprox. simétrica	1,115	Leptocúrtica
ATQ	RG	Sarita	2,004	Areia fina	0,410	Bem selecionado	0,052	Aprox. simétrica	1,156	Leptocúrtica

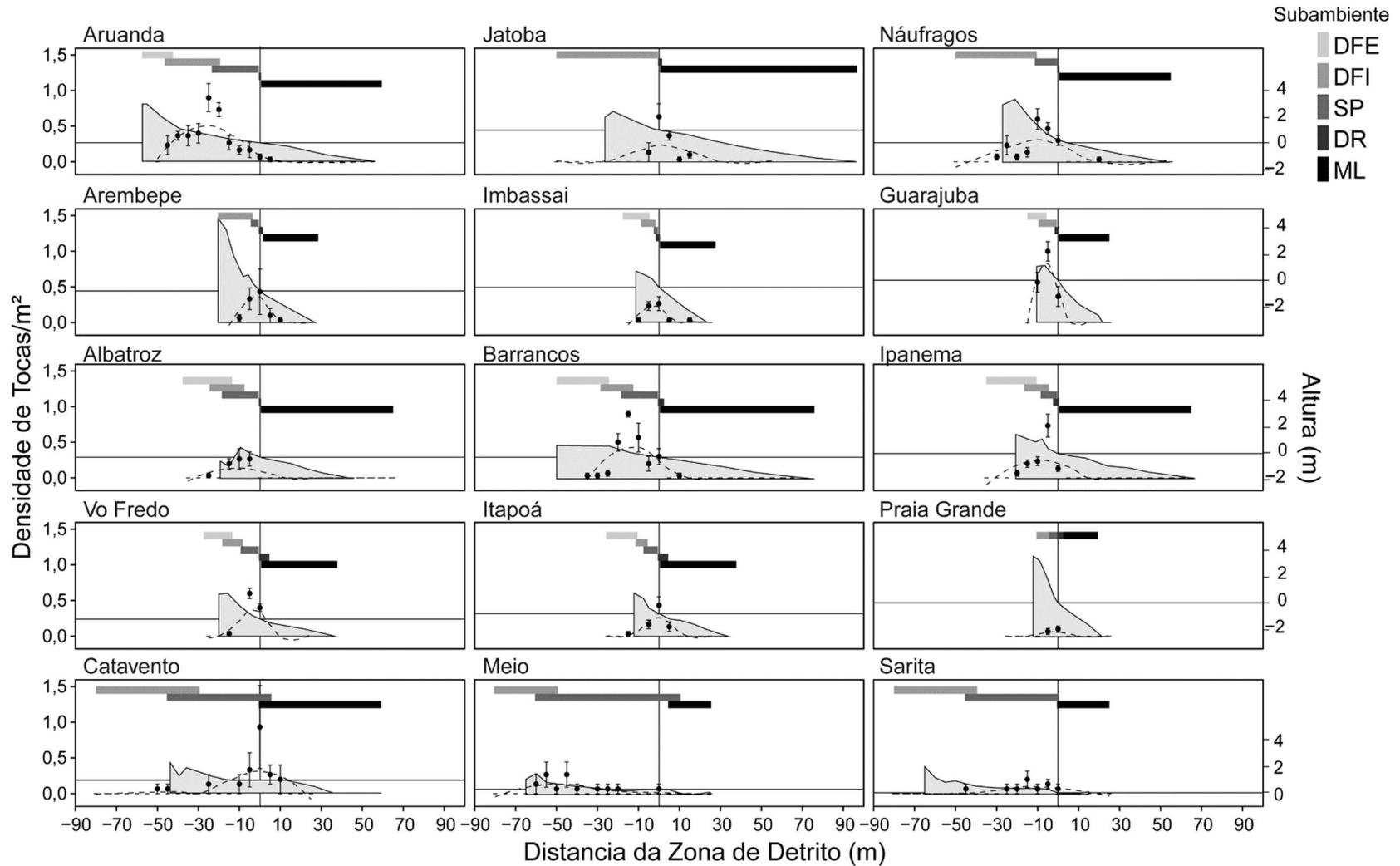


Figura 3.2 - Distribuição das tocas dos caranguejos fantasma *Ocyropsis quadrata* através do perfil de 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. As barras coloridas acima do perfil praial representam a transição entre os subambientes, a linha horizontal e vertical marca o ponto zero da distância e altura da zona de detrito. Pontos pretos representam a média e o desvio-padrão da densidade de tocas do *O. quadrata*. O eixo vertical do lado esquerdo indica a densidade de tocas (m^2) enquanto o eixo do lado direito indica a altura do perfil (m).

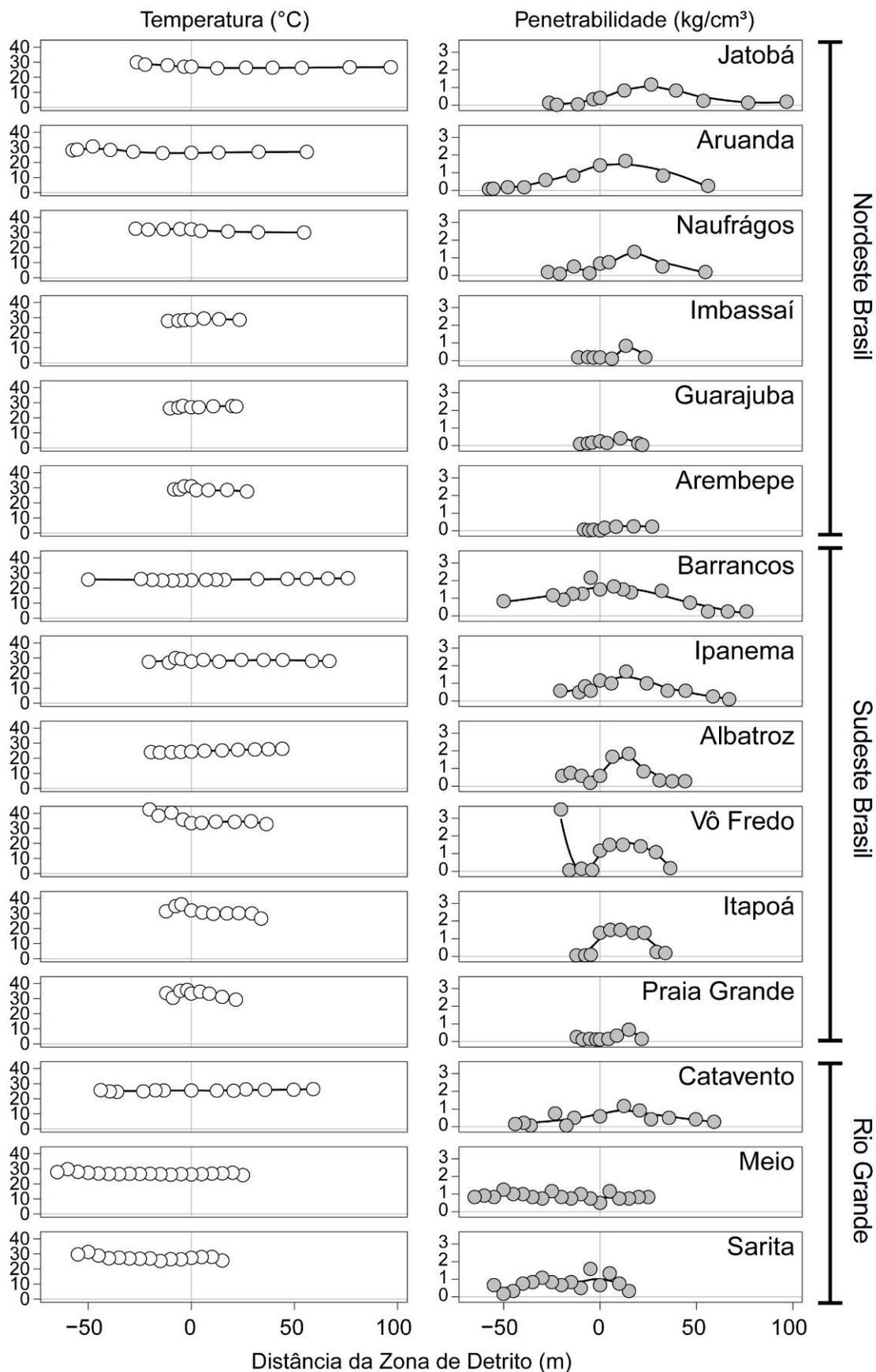


Figura 3.3 – Temperatura (branco) e penetrabilidade (cinza) do sedimento ao longo do perfil das 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. Cada ponto representa uma mensuração ao longo do perfil praial.

3.3.2 Abundância e densidade das tocas

As “praias” foram as unidades mais informativas para explicar a tendência da abundância de tocas, enquanto que para a densidade foram as “praias” aninhadas às “ecorregiões” (Tabela 3.3). A abundância das tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* nas praias amostradas (Figura 3.4A) variou de 18,5 tocas/m ($\pm 3,209$ DP) na praia de Arembepe (Nordeste Brasil) até 0,66 tocas/m ($\pm 0,115$ DP) na praia do Sarita (Rio Grande). Para a densidade de tocas, a ecorregião Rio Grande teve os menores valores ($0,038$ tocas/m² $\pm 0,035$ DP), seguida de Sudeste Brasileira ($0,282$ tocas/m² $\pm 0,143$ DP) e Nordeste Brasileira ($0,460$ tocas/m² $\pm 0,265$ DP). Com as “praias” aninhadas às “ecorregiões” foi possível observar uma tendência de norte ao sul (Figura 3.4B), com a maior densidade de tocas na ecorregião Nordeste na praia de Guarajuba ($0,76$ tocas/m² $\pm 0,173$ DP) e a menor na ecorregião Rio Grande na praia do Meio ($0,02$ tocas/m² $\pm 0,019$ DP).

Tabela 3.3 - Seleção dos efeitos aleatórios de intercepto baseado no critério de informação de akaike (AIC) para os modelos globais.

Efeitos aleatórios do intercepto	Abundância AIC	Densidade AIC
Transecção	507,709	3,666
Praia	432,806	-18,029
Ecorregião	499,728	-14,666
Província	501,847	-9,009
Praia/Transecção	434,806	-16,029
Ecorregião/Praia/Transecção	436,573	-19,297
Província/Ecorregião/Praia/Transecção	438,562	-17,297
Ecorregião/Praia	434,573	-21,297
Província/Ecorregião/Praia	436,562	-19,297
Província/Ecorregião	501,728	-12,666
Clima	493,750	-8,999
Clima/Praia	434,215	-18,687
Clima/Praia/Transecção	436,215	-16,687
Sem interceptações aleatórias	505,709	2,458

A variável explicativa que melhor ilustra a abundância de tocas/m entre as praias amostradas foi o parâmetro de Dean (LME: $F_1=8,85$; $R^2=0,77$; $p<0,01$), como uma tendência positiva em relação a abundância de tocas (Figura 3.5A). A densidade de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* diminuiu em função da latitude (LME: $F_2=11,31$; $R^2=0,45$; $p<0,01$), formando um gradiente no sentido norte-sul (Figura 3.5B).

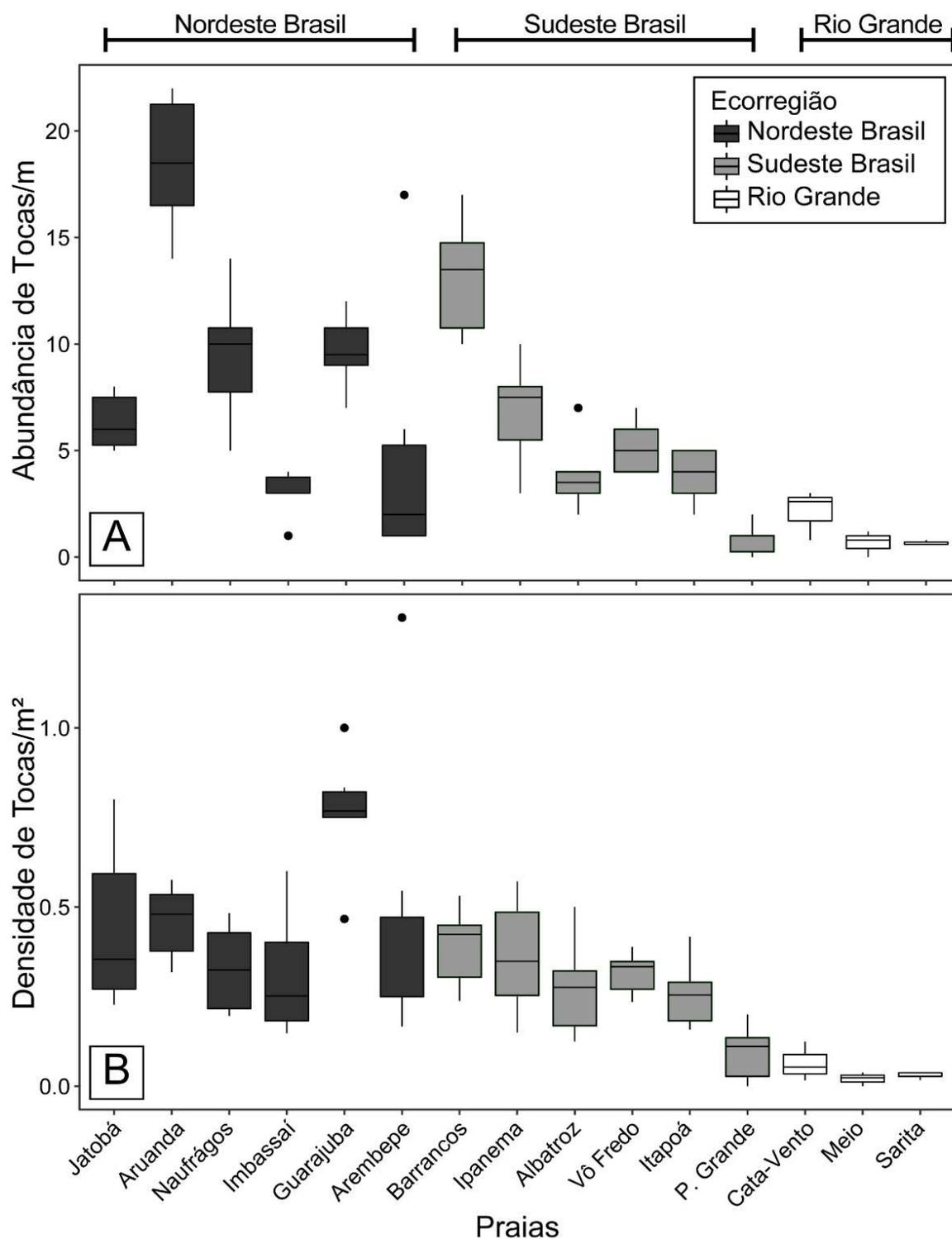


Figura 3.4 - Abundância (A) e densidade (B) de tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* nas 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. Caixas = primeiro e terceiro quartil (25° e 75° percentil). Linhas dentro da caixa = mediana. O fio superior e inferior estende-se das caixas para o valor mais alto ou baixo que está dentro de 1,5 * IQR (intervalo interquartil: a distância entre o primeiro e o terceiro quartis). Pontos pretos = *outliers*.

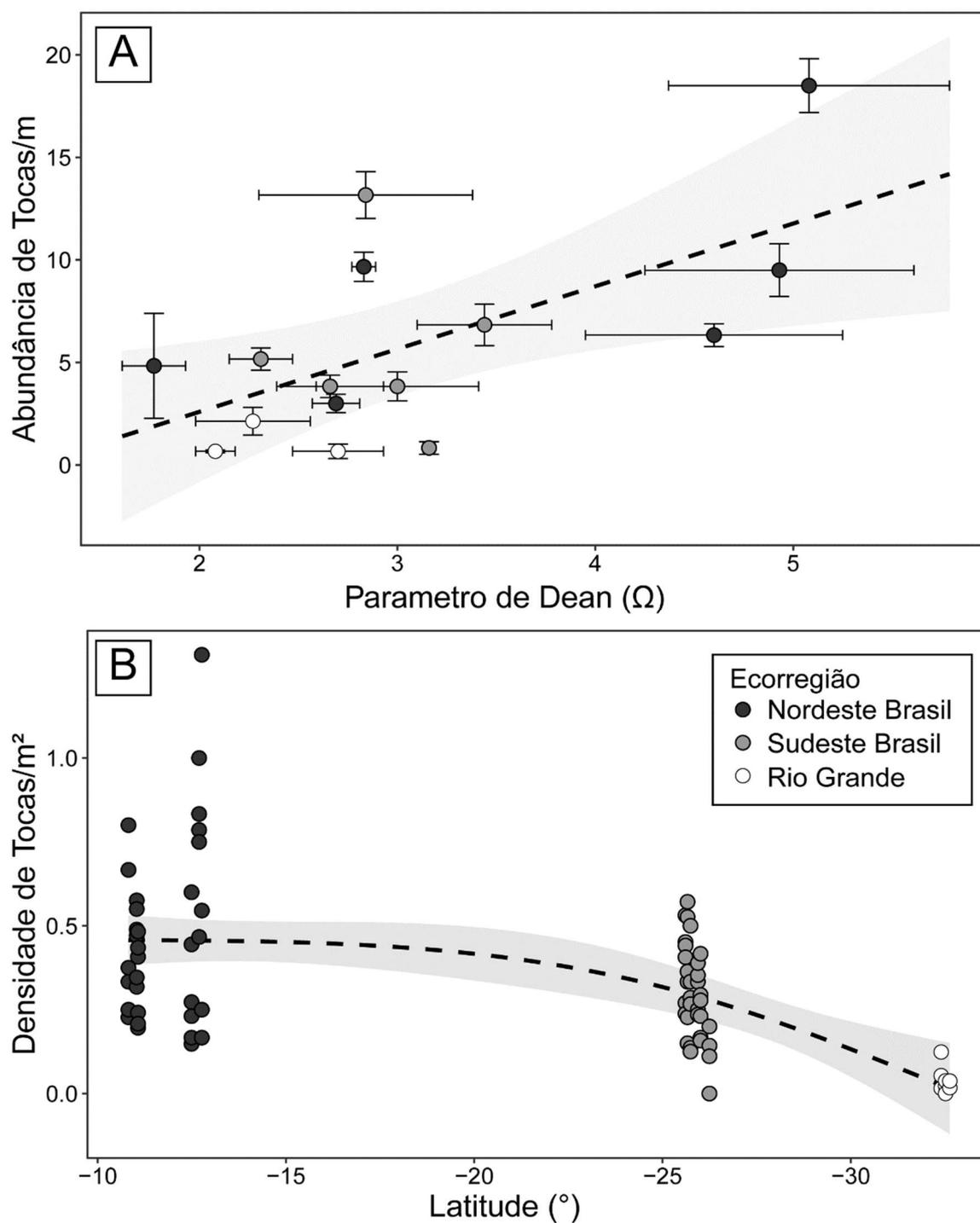


Figura 3.5 - Relação entre o parâmetro de Dean e abundância (A); e a latitude e a densidade (B) de tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* nas 15 praias amostradas (latitude 10° e 31° sul) entre setembro e dezembro de 2015. Na figura A, cada ponto representa a média da abundância de tocas e do parâmetro de Dean por praia amostrada com seus respectivos desvios-padrão. Na figura B, os pontos representam a densidade em cada transecção, a linha de tendência foi ajustada pelo modelo de *spline* cubico natural (LME: $F_2=11,31$; $R^2=0,45$; $p<0,01$)

3.3.3 Distribuição de tocas

A distribuição das tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* apresentou variações entre as praias (Figura 3.2) e ecorregiões (Figura 3.7). Ao considerar todas as praias amostradas, a maior abundância foi observada no supralitoral, seguido da duna frontal incipiente e do médiolitoral (Tabela 3.4). O subambiente com menos tocas foi a duna frontal estabelecida, totalizando apenas 9 tocas, além de não ter sido detectado em algumas praias, e.g. Jatobá, Náufragos, Arembepe, Praia Grande e todas da ecorregião Rio Grande (Figura 3.2; Tabela 3.5). Na ecorregião Rio Grande foram observados apenas 2% do total de tocas, com mais de 80% ocorrendo no supralitoral. Na ecorregião Sudeste do Brasil, foram observados quase 40% do total de tocas se distribuindo principalmente no supralitoral, zona de detrito e duna frontal incipiente. Por fim, a ecorregião Nordeste do Brasil, com quase 60% das tocas que se distribuíram, respectivamente, na duna frontal incipiente, supralitoral e médiolitoral. Os caranguejos que habitam as praias da ecorregião Nordeste fazem mais tocas na duna frontal incipiente, enquanto aqueles na ecorregião Sudeste e Rio Grande preferem o supralitoral (Figura 3.6).

Tabela 3.4 - Distribuição das tocas de *Ocypode quadrata* por ecorregião. EP=erro padrão, n = número de tocas em todas as praias por subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.

Subambiente	Tocas/m ²	EP	n	%	Tocas/m ²	EP	n	%	
Nordeste Brasil					Sudeste Brasil				
ML	0,06	0,01	64	21%	0,01	0,00	12	6%	
DR	0,32	0,07	21	7%	0,27	0,06	38	19%	
SP	0,21	0,04	88	28%	0,25	0,03	108	53%	
DFI	0,27	0,05	134	43%	0,08	0,02	39	19%	
DFE	0,02	0,02	4	1%	0,02	0,01	5	2%	
Total	0,16	0,02	311	59,5%	0,09	0,01	202	38,6%	
Rio Grande					Total				
ML	0,01	0,00	1,4	13%	0,03	0,01	77,4	15%	
DR					0,26	0,04	59	11%	
SP	0,02	0,01	8,6	83%	0,21	0,02	204,6	39%	
DFI	0,001	0,001	0,4	4%	0,16	0,03	173,4	33%	
DFE					0,02	0,01	9	2%	
Total	0,01	0,001	10,4	2,0%	0,11	0,01	523,4	100%	

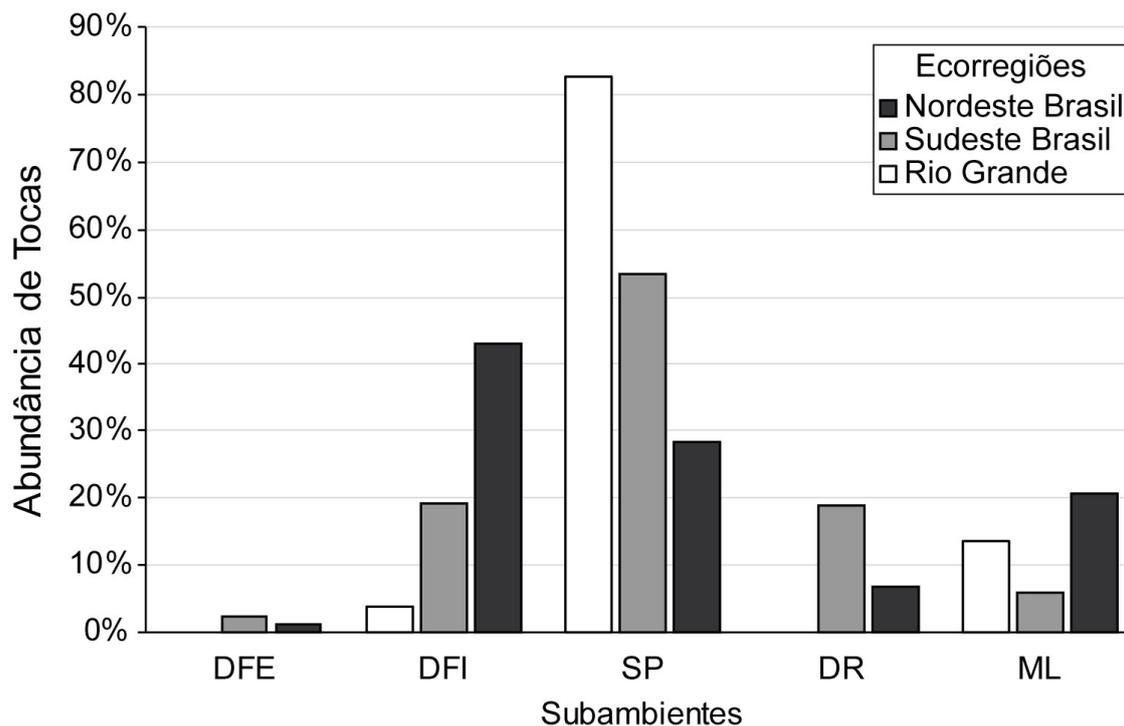


Figura 3.6 - Porcentagem de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* por subambiente nas praias amostradas em distintas ecorregiões. Cada barra representa a porcentagem da somatória de tocas por subambiente em todas as transecções e praias por ecorregião. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.

A distribuição quando analisada através da densidade (tocas/m²), mostra algumas distinções entre as ecorregiões (Figura 3.7). No médiolitoral, a densidade de tocas foi menor nas ecorregiões Sudeste e Rio Grande do que na ecorregião Nordeste do Brasil (GLM: $F_2=10,16$; $p<0,0001$; Tabela 3.4). O subambiente zona de detrito, além de não ter sido observado em algumas praias da ecorregião Rio Grande (Figura 3.2), não apresentou diferenças entre as ecorregiões Nordeste e Sudeste Brasil (GLM: $F_1=0,11$; $p>0,05$). O subambiente supralitoral também não foi observado em algumas ocasiões (Jatobá e Guarajuba, Figura 3.2), mas, apresentou distinções entre as ecorregiões (GLM: $F_2=8,12$; $p<0,0001$), mostrando que a densidade de tocas no supralitoral das praias da ecorregião Nordeste e Sudeste Brasil foram semelhantes e maiores do que na ecorregião Rio Grande (Figura 3.7). A duna frontal incipiente esteve presente em todas as praias amostradas, a densidade de tocas nesse subambiente foi maior na ecorregião Nordeste Brasil (GLM: $F_2=11,25$; $p<0,0001$) no que nas demais (Figura 3.7). Na duna frontal estabelecida também não foi observado diferenças entre as densidades de tocas das ecorregiões (GLM: $F_1=0,07$; $p>0,05$).

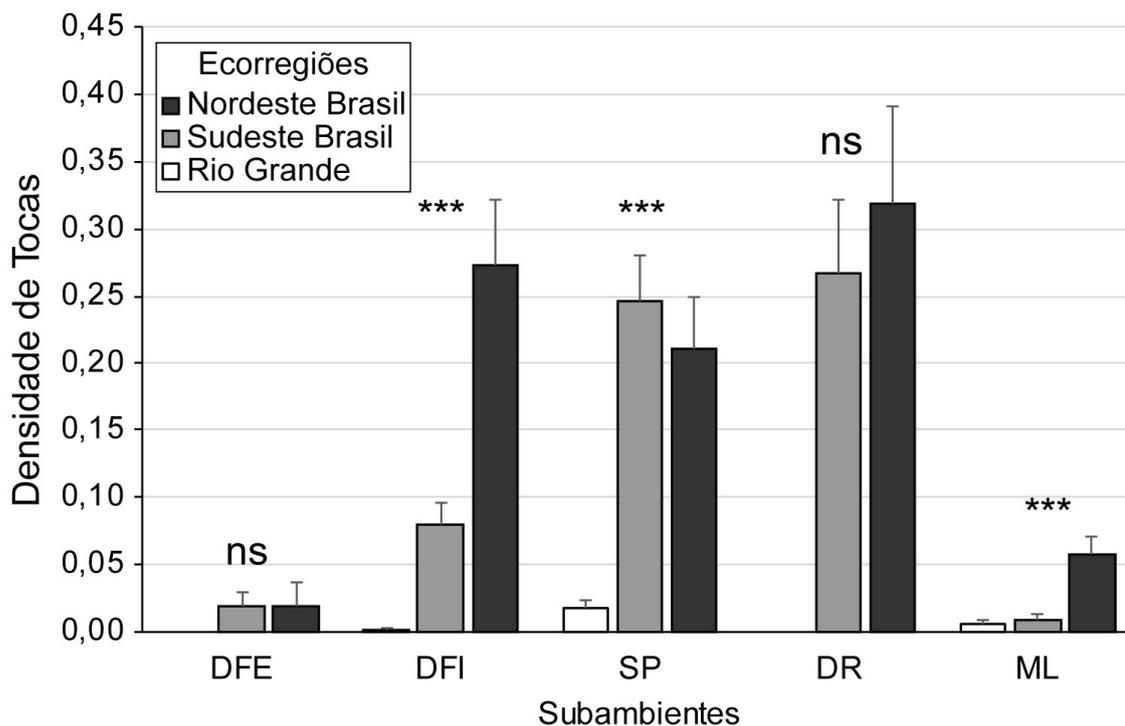


Figura 3.7 - Densidade de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* por subambiente nas praias amostradas em distintas ecorregiões marinhas. As barras representam a densidade (tocas/m²) média em todas as transeções e praias amostradas por subambiente e ecorregião, as barras de erro foram calculadas pelo erro padrão. ns = não significativo, * p<0,01, **p<0,001, ***p<0,001. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral.

Por outro lado, quando analisado a densidade de tocas nos subambientes por praias foi possível evidenciar distintas variações de ocupação dentro das ecorregiões (Figura 3.8; Tabela 3.5). Na ecorregião no Nordeste Brasil (GLM: $F_{14}=3,14$; $p<0,0001$), as maiores densidades de tocas no médiolitoral foram observadas na praia de Jatobá e Arembepe, na ecorregião Sudeste Brasil foram nas praias de Barrancos e Itapoá, enquanto que no Rio Grande foi na praia do Cata-Vento. A zona de detrito não apresentou distinções entre as praias (GLM: $F_{14}=1,66$; $p>0,05$), com densidades semelhantes nas praias em que o subambiente foi observado, com exceção de Aruanda e Albatroz que mesmo com a presença do subambiente apresentou densidade zero. O subambiente supralitoral apresentou diferenças entre as praias (GLM: $F_{12}=10,83$; $p<0,0001$), agrupando praias em diferentes ecorregiões (Figura 3.8). As dunas frontais incipientes tiveram densidades semelhantes entre as praias da ecorregião Nordeste e Sudeste Brasil, com exceção da praia de Guarajuba (GLM: $F_{14}=16,85$; $p<0,0001$) onde a densidade média esteve acima de 0,75 tocas/m². Na

duna frontal estabelecida não foi possível detectar diferenças entre as praias (GLM: $F_7=0,74$; $p>0,05$), com zero tocas/m² em quatro praias (Tabela 3.5).

As correlações de Spearman para a abundância e densidade de tocas e as variáveis físicas locais de cada subambiente mostrou relação apenas entre a abundância das tocas no supralitoral e o tamanho médio ($\rho=0,65$; $p<0,01$) e penetrabilidade ($\rho=0,56$; $p<0,01$) do sedimento. Enquanto que a densidade de tocas apresentou relação entre o tamanho médio do grão ($\rho=0,55$; $p<0,01$), também no supralitoral.

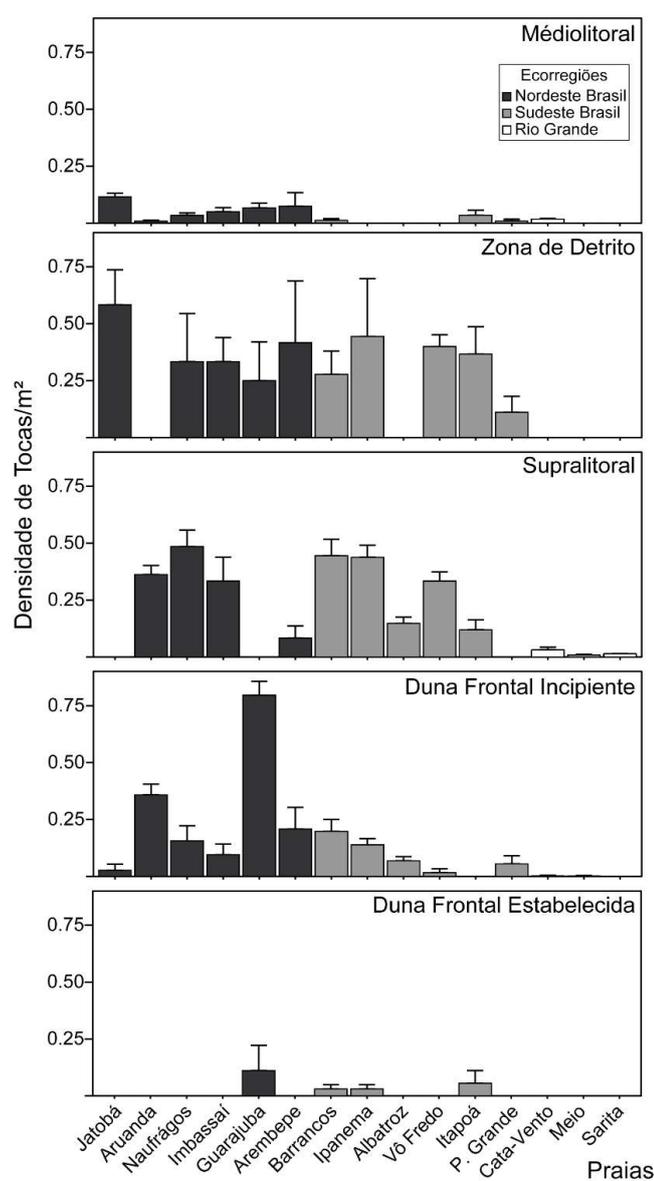


Figura 3.8 - Densidade de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* por subambiente e detalhado por praia. As barras representam a densidade (tocas/m²) média em todas as transeções amostradas por subambiente, as barras de erro foram calculadas pelo erro padrão.

Tabela 3.5 - Distribuição das tocas de *Ocypode quadrata* em todas as praias amostradas por subambiente. EP=erro padrão, n = número de tocas em todas as praias por subambiente. DFE=duna frontal estabelecida, DFI=duna frontal incipiente, SP=supralitoral, DR=zona de detrito e ML=médiolitoral. AST= Atlântico Sudoeste Tropical; ATQ= Temperado Quente; NB= Nordeste Brasil; SB= Sudeste do Brasil; RG= Rio Grande

Província	Ecorregião	Subambiente	Jatobá				Aruanda				Náufragos			
			Dens.	EP	n	%	Dens.	EP	n	%	Dens.	EP	n	%
AST	NB	ML	0,12	0,02	27	71	0,01	0,00	3	3	0,03	0,01	8	14
		DR	0,58	0,15	7	18	0,00	0,00	0	0	0,33	0,21	2	4
		SP					0,36	0,04	50	45	0,48	0,07	32	56
		DFI	0,03	0,03	4	11	0,36	0,05	58	52	0,16	0,07	15	26
		DFE					0,00	0,00	0	0				
		Total	0,10	0,01	38	7,3	0,17	0,01	111	21,2	0,14	0,02	57	10,9
AST	NB	ML	0,05	0,02	6	33	0,07	0,02	8	14	0,07	0,06	12	41
		DR	0,33	0,11	4	22	0,25	0,17	3	5	0,42	0,27	5	17
		SP	0,33	0,11	4	22					0,08	0,05	2	7
		DFI	0,10	0,05	4	22	0,80	0,06	43	74	0,21	0,10	10	34
		DFE	0,00	0,00	0	0	0,11	0,11	4	7				
		Total	0,09	0,01	18	3,4	0,30	0,02	58	11,1	0,12	0,06	29	5,5
ATQ	SB	ML	0,01	0,01	5	6	0,00	0,00	0	0	0,00	0,00	0	0
		DR	0,28	0,10	5	6	0,44	0,25	8	20	0,00	0,00	0	0
		SP	0,44	0,07	48	61	0,44	0,05	21	51	0,15	0,03	16	70
		DFI	0,20	0,05	19	24	0,14	0,03	10	24	0,07	0,02	7	30
		DFE	0,03	0,02	2	3	0,03	0,02	2	5	0,00	0,00	0	0
		Total	0,13	0,01	79	15,1	0,10	0,02	41	7,8	0,08	0,01	23	4,4
ATQ	SB	ML	0,00	0,00	0	0	0,03	0,02	6	26	0,01	0,01	1	20
		DR	0,40	0,05	12	39	0,37	0,12	11	48	0,11	0,07	2	40
		SP	0,33	0,04	18	58	0,12	0,04	5	22	0,00	0,00	0	0
		DFI	0,02	0,02	1	3	0,00	0,00	0	0	0,06	0,04	2	40
		DFE	0,00	0,00	0	0	0,06	0,06	1	4				
		Total	0,11	0,01	31	5,9	0,09	0,01	23	4,4	0,03	0,01	5	1,0
ATQ	RG	ML	0,02	0,00	1,4	22	0,00	0,00	0	0	0,00	0,00	0	0
		DR												
		SP	0,03	0,01	4,8	75	0,01	0,00	1,8	90	0,01	0,00	2	100
		DFI	0,00	0,00	0,2	3	0,00	0,00	0,2	10	0,00	0,00	0	0
		DFE												
		Total	0,03	0,01	6,4	1,2	0,01	0,00	2	0,4	0,01	0,00	2	0,4

3.4 DISCUSSÃO

O presente trabalho deixa evidente o efeito da latitude e do parâmetro morfodinâmico na determinação da abundância e densidade de tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata* nas praias brasileiras. Além disso, observou-se que a distribuição das tocas nos subambientes também foi distinta entre ecorregiões e entre as praias.

A abundância das tocas de *Ocypode quadrata* apresentou diferença em relação às praias, sem claros padrões explicados pelas unidades informativas. Na seleção de modelos, a variável que melhor se ajustou às abundâncias foi o parâmetro de Dean, com maior abundância de tocas em praias dissipativas. Esse mesmo padrão foi observado para os caranguejos fantasmas que habitam as praias do leste africano (LUCREZI, 2015).

Alguns autores descrevem tendência opostas entre a quantidade de tocas da espécie *Ocypode quadrata* e o tamanho do sedimento. Pombo et al. (2017), estudando as populações *Ocypode quadrata* no litoral norte de São Paulo observou que a quantidade de caranguejos estava relacionada negativamente com o tamanho do sedimento. Por outro lado, Defeo e McLachlan (2011) analisando apenas sua ocorrência no supralitoral encontraram maiores densidade de tocas em praias com sedimentos grosseiros (refletivas) do que com sedimentos finos (dissipativas). Provavelmente essa tendência está enviesada devido aos altos desvios associados ao modelo.

Parece evidente dizer que a abundância de tocas segue a Hipótese de Exclusão do Swash (DEFEO; MCLACHLAN, 2005) e não a de Disponibilidade de *Habitat* (DEFEO; MCLACHLAN, 2013). As praias com morfodinamismo refletivos seriam *habitats* menos propícios ao estabelecimento de populações. Contudo, não é devido as intempéries do espraiamento que os caranguejos não se estabelecem em praias refletivas, mas provavelmente devido a instabilidade que o sedimento grosseiro gera, aumentando o desgaste físico dos organismos para manter as tocas (POMBO; TURRA, 2013).

No presente estudo, a densidade de tocas apresentou diferenças tanto para as praias, como para as ecorregiões. Não é estranho de se esperar que entre as variáveis explicativas, a que melhor se ajustou foi a latitude. Outros crustáceos de praias arenosas foram estudados, como a *Emerita analoga* que habita as praias da costa

pacífica americana (DUGAN; HUBBARD; WENNER, 1994) e a espécie *Emerita brasiliensis* das praias ao sul da costa atlântica americana (DEFEO; CARDOSO, 2002), ambas com maiores densidades em praias tropicais do que temperadas.

A densidade de tocas parece seguir a Hipótese da Energia Potencial (EVANS; WARREN; GASTON, 2005; ALLEN; GILLOOLY; BROWN, 2007) onde em menores latitudes e condições mais quentes (maior energia disponível), aumentaria as taxas metabólicas e conseqüentemente as taxas de crescimento populacional, permitindo que as espécies tenham populações maiores. Vale ressaltar que segundo essa hipótese, as espécies com pequenas populações são mais vulneráveis a eventos estocásticos e dependem da energia disponível para manter uma população mínima viável (ROSENZWEIG, 1995).

As baixas densidades encontradas nas praias amostradas na ecorregião Rio Grande não foram apenas um evento ocasional, Girão (2009) estudou o impacto antrópico sobre a população do caranguejo *Ocypode quadrata* na praia do Cassino e observou densidades de tocas em áreas de 100m², variando de 0,00008 a 0,069 tocas/m² em locais a mais de 25 km da urbanização (próximos aos locais amostrados no presente estudo).

Vale ressaltar que as praias estudadas na ecorregião Rio Grande foram sujeitas ao fluxo de veículos, mesmo que as coletas tenham sido realizadas a mais 25 km da urbanização, diariamente carros transitam principalmente sobre o médiolitoral (região mais compacta da praia). Resultados semelhantes foram descritos em estudos pretéritos nas proximidades (NEVES; BEMVENUTI, 2006) e com outras espécies de caranguejos fantasmas (STEINER; LEATHERMAN, 1981; MOSS; MCPHEE, 2006).

A distribuição da espécie *Ocypode quadrata* nos subambientes, mostrou resultados diferentes quando analisada pela perspectiva da abundância ou densidade de tocas. O supralitoral foi o subambiente com maior número de tocas, na ecorregião Rio Grande e Sudeste Brasil, na Nordeste Brasil o subambiente com mais tocas foi a duna frontal incipiente. Por outro lado, as tocas foram mais concentradas na zona de detrito na ecorregião Sudeste e Nordeste Brasil enquanto que na ecorregião Rio Grande o subambiente com mais tocas/m² foi o supralitoral.

No litoral do Paraná a espécie habita em diferentes intensidades os subambientes praias (GUILHERME, 2013), em geral estão mais concentrados nas regiões próximas ao detrito e o supralitoral, resultados esses também observados em

outras praias brasileiras (BRANCO et al., 2010; OLIVEIRA; SOUZA; SOARES-GOMES, 2016), mas sem um atributo físico claro que explique esse fenômeno.

Somente no subambiente supralitoral as variáveis físicas locais se ajustaram a abundância e densidade de tocas. A abundância foi relacionada com o tamanho médio do grão e a penetrabilidade do sedimento, enquanto que a densidade de tocas foi com o tamanho médio do grão. Possivelmente, a distribuição das tocas nos outros subambientes praias deve responder a múltiplas variáveis não testadas.

Alguns autores pressupõem que a temperatura, a umidade e a composição do substrato possam controlar a distribuição das populações de *Ocypode quadrata* (WOLCOTT, 1984; QUIJÓN; JARAMILLO; CONTRERAS, 2001; CORRÊA et al., 2014), devido a uma relação encontrada entre essas variáveis e o aumento da taxa de alimentação para a espécie (ROBERTSON; WILLIAM, 1981).

A presença das tocas no médiolitoral provavelmente tem alguma relação com a presença de caranguejos jovens na praia (Capítulo 1) ou com a proximidade ao local de forrageio (Guilherme e Borzone, observação pessoal) para a caça de invertebrados bentônicos e migradores mareais (WOLCOTT, 1978). Uma análise espacial e temporal que considere também as principais presas dos caranguejos de forma conjunta seria necessário para evidenciar tais variações.

Na zona de detrito são locais de acúmulo de matéria orgânica alóctone (COLOMBINI; CHELAZZI, 2003), principalmente restos de animais mortos, o que aumenta consideravelmente a densidade de tocas (SCHLACHER; STRYDOM; CONNOLLY, 2013). Os caranguejos fantasmas fazem suas tocas em regiões próximas ao detrito, concentrando-se neste subambiente como foi observado no presente estudo. O impacto da limpeza da zona de detrito, com a retirada do alimento, sempre mostra resultados negativos sobre as populações de *Ocypode quadrata*, como observado em praias do Estado do Rio de Janeiro (SOUZA et al., 2017), Paraná (GUILHERME, 2013) e Espírito Santo (ARAUJO; ROSA; FERNANDES, 2011).

O supralitoral sempre foi considerado o *habitat* característico dos caranguejos fantasmas e determinante da zonação da macrofauna em praias arenosas (DAHL, 1952). No presente estudo, a densidade e a abundância caranguejos *Ocypode quadrata* no supralitoral foi dependente do tamanho médio do sedimento, já reportado nas praias paulistas (POMBO et al., 2017), e da penetrabilidade do sedimento, que teve uma fraca relação com a densidade de tocas de caranguejos fantasmas em praias do leste africano (LUCREZI, 2015).

A densidade de tocas nas dunas foi maior nas praias amostradas na ecorregião Nordeste Brasil do que nas demais ecorregiões, provavelmente em resposta as altas densidades encontradas em todos os subambientes. Assim como várias espécies de caranguejos fantasmas, o *Ocypode quadrata* também habitam as dunas frontais, tanto temporalmente (Capítulo 1), quanto espacialmente, como demonstrado no estudo presente, mas sem um claro atributo ambiental (seja físico ou ecológicos) que possa explicar sua presença (SCHLACHER; JAGER; NIELSEN, 2011; GUILHERME, 2013). Além disso, dunas densamente vegetadas não são ambientes favoráveis para os *Ocypode*, como a duna frontal estabelecida, pois dificultaria a fuga dos predadores e as raízes e vegetação impediriam a construção de tocas (HENNING; KLAASSEN, 1973).

Parece conveniente dizer, parafraseando Lucrezi (2015) “[...] continua a ser difícil ter uma explicação universal e clara da resposta das populações de caranguejos fantasmas ao ambiente físico” já que respostas múltiplas devem ser consideradas. Essa resposta múltipla possivelmente ocorre devido à natureza semiterrestre dos caranguejos, ora a população responde a atributos marinhos, ora a atributos terrestres.

Os caranguejos do gênero *Ocypode* tem um dos papéis mais importantes na ecologia de praias arenosas. Quando as espécies se distribuem em todos os subambientes praias elas estão não apenas transferindo nutrientes entre o ambiente terrestre e o marinho (bidirecional), mas também atuando em diversos processos ecológicos e servindo como “*motile link organisms*” (*sensu* Lundberg e Moberg, 2003), contribuindo desta forma no balanço de nutrientes.

Um estudo recente sobre caranguejos do gênero *Armases*, que fazem a conexão entre as marismas e as florestas (HÜBNER; PENNING; ZIMMER, 2015), demonstrou que os ambientes são tão dependentes desses organismos que alterações na estrutura populacional (etária e sexual) causam efeitos profundos na função e conectividade do ecossistema através do fluxo de matéria, nutrientes e energia.

Os resultados do presente estudo mostraram que há uma grande variabilidade na abundância, densidade e distribuição das populações de *Ocypode quadrata*, entre as províncias, ecorregiões, praias e subambientes. Todos os estudos têm limitações, mas a cada passo fica-se mais próximo de compreender a dinâmica vida dos *Ocypode*. Amostragens que considerem aspectos temporais, espaciais e ecológicos

mais amplos seriam adequados. Entretanto, seriam necessários esforços em conjunto para amostrar locais tão distantes ao longo do tempo.

4 CAPÍTULO III - AVALIAÇÃO DAS ESTRATÉGIAS METODOLÓGICAS PARA ESTIMATIVA DE DENSIDADE DE TOCAS DE CARANGUEJOS DO GÊNERO *OCYPODE*.

4.1 INTRODUÇÃO

But still consider, the little mouse, how sagacious an animal it is, which never entrusts its life to one hole only; inasmuch as, if one hole is blocked up, it seeks another as a place of refuge. Platão em Truculentus, tradução de Riley (1912, p. 249).

A praia arenosa é o ecótono de interface funcional entre a terra e o mar mais popular em escala global, portanto sofre tanto impactos antrópicos como naturais (SCHOEMAN; SCHLACHER; DEFEO, 2014).

A pressão da urbanização e as atividades antrópicas promovem a perda e quebra de conectividade dos *habitats* (SCHLACHER et al., 2007; POMBO, 2015), modificando assim o funcionamento do ecossistema (SCHOEMAN; SCHLACHER; DEFEO, 2014); como, por exemplo, a retirada de detrito depositados naturalmente nas praias (DUGAN et al., 2003; DAVENPORT; DAVENPORT, 2006; VIEIRA, 2015). A utilização das praias para fins recreativos perturba os descritores ecológicos (abundância e riqueza de espécies) em praias muito frequentadas (SCHLACHER; THOMPSON, 2012; VIEIRA et al., 2012); assim como o pisoteio de organismos é usualmente relatado para crustáceos (UGOLINI et al., 2008; VELOSO et al., 2008; LUCREZI; SCHLACHER; WALKER, 2009; VELOSO et al., 2010; REYES-MARTÍNEZ et al., 2015).

As alterações climáticas (e.g. *El Niño*) são capazes de promover mudanças na época de reprodução, na estrutura, abundância, distribuição espacial e nas relações interespecíficas das populações (SAGARIN et al., 1999; RIASCOS, 2006; RIASCOS et al., 2009; REVELL; DUGAN; HUBBARD, 2011; ORTEGA et al., 2012). A acidificação e o aquecimento dos oceanos causam alterações químicas e físicas na água do mar. O aumento do nível do mar, assim como a maior frequência de tempestades, ambos causados pelo aquecimento do ar e da superfície marinha, provocam a perda de *habitats* através da erosão, além de alterar as propriedades morfodinâmicas da praia (DUGAN; HUBBARD, 2010; INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, 2014; ORTEGA et al., 2016).

Até mesmo os efeitos das mudanças climáticas, que são considerados de longo prazo (DEFEO et al., 2009), já podem ser observados. Por exemplo, a abundância e o tamanho da concha do bivalve *Mesodesma mactroides* sendo afetado drasticamente nas praias do sul do Brasil devido ao aumento de temperatura superficial do Oceano Atlântico (ORTEGA et al., 2012, 2016). Da mesma forma, variações na abundância, estrutura e crescimento da população tem sido reportado para o “caranguejo mole” *Emerita brasiliensis* (CELENTANO; DEFEO, 2016) podendo resultar em uma extensão de sua distribuição geográfica (ORTEGA et al., 2012). Contudo, um dos organismos mais comuns em praias, os caranguejos fantasmas do gênero *Ocypode*, não tem descrita sua resposta frente aos impactos causados pelas mudanças climáticas.

Os caranguejos fantasmas possuem diversos fatores para serem considerados como espécies alvo. São organismos bentônicos de grande porte (em comparação aos demais invertebrados), estão bem representados a nível global e são considerados bons indicadores de qualidade ambiental de praias arenosas principalmente em relação a impactos antrópicos (BARROS, 2001; TURRA; GONÇALVES; DENADAI, 2005; ROSA; BORZONE, 2008; YONG; LIM, 2009).

As estimativas populacionais dos caranguejos fantasmas são quase sempre realizadas por métodos indiretos, evitando danos à população e ao *habitat* (SCHLACHER et al., 2016a, 2016b). Para isso, se utiliza a mensuração e contagem das tocas (BARROS, 2001; MOSS; MCPHEE, 2006; VALERO-PACHECO et al., 2007; LUCREZI; SCHLACHER; WALKER, 2009; LUCREZI; SCHLACHER, 2010; NORIEGA; SCHLACHER; SMEUNINX, 2012; LUCREZI; SAAYMAN; VAN DER MERWE, 2014), ao invés da complicada manipulação dos organismos em campo. Os caranguejos *Ocypode* são rápidos, excelentes em camuflagem e facilmente percebem o observador (POMBO; TURRA, 2013).

Além disso, os caranguejos respondem rapidamente a alterações nas condições meteorológicas, e.g. temperatura, umidade e ventos (NEVES; BEMVENUTI, 2006; LUCREZI; SCHLACHER; ROBINSON, 2010) e antrópicas (FISHER; TEVESZ, 1979; STEINER; LEATHERMAN, 1981; BARROS, 2001; BLANKENSTEYN, 2006), pressupõe-se que poderiam também responder de forma rápida as mudanças climáticas como respondem aos impactos recorrentes da urbanização e recreação em praias. Desta forma, podemos esperar que os impactos causem o aumento ou redução na abundância devido a desequilíbrios na dinâmica

populacional, ou bem uma alteração da distribuição espacial devido às modificações morfodinâmicas (LUCREZI, 2015), perda (GUILHERME, 2013; POMBO, 2015) ou quebra de conectividade entre *habitats* (NEVES; BEMVENUTI, 2006).

Nas praias arenosas brasileiras, o caranguejo fantasma do Atlântico *Ocypode quadrata* é um ótimo modelo para detectar como as populações podem ser afetadas por distintos impactos. Recentemente, um grupo de pesquisadores brasileiros formaram uma rede de pesquisa, ReBentos (acrônimo para, Rede de Monitoramento de *Habitats* Bentônicos Costeiros), ligada ao Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia para Mudanças Climáticas (INCT-MC), para detectar os efeitos das mudanças ambientais regionais e globais sobre organismos bentônicos ao longo da costa brasileira. No entanto, as estimativas populacionais da espécie *Ocypode quadrata* através dos métodos indiretos não possuem uma uniformidade nos métodos, dificultando as comparações.

Considerando tais argumentos, o objetivo deste estudo foi identificar o melhor método de amostragem para estimativas de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Para isso, estudos ecológicos com o gênero foram (i) inventariados e analisados criticamente, (ii) as estratégias metodológicas mais frequentes foram testadas através de simulações em dados previamente coletados, avaliando assim o rigor dos resultados obtidos por outros estudos e (iii) as principais variáveis climáticas, físicas e oceanográficas foram selecionadas para compor recomendações de elaboração de protocolos de coleta e monitoramento a longo prazo.

4.2 METODOLOGIA

Uma lista preliminar de estudos foi gerada através de uma pesquisa no portal do Google Acadêmico utilizando termos na língua inglesa e portuguesa (pt-br). Cada palavra foi escrita entre aspas para garantir a pesquisa exata e entre cada uma foi utilizado o símbolo booleano "OR". O termo final para a pesquisa foi [tudonotítulo: "*ghost crab*" OR "*ocypode*" OR "*ghost crabs*" OR "caranguejo fantasma" OR "maria-farinha"].

Utilizando o termo final foram listados 598 estudos publicados mundialmente até dezembro de 2016. Após a retirada dos estudos não relacionados, duplicados e sem informações precisas (n=158), os demais foram classificados por área temática através de uma breve leitura dos resumos, em fisiologia (n=83), morfologia e

taxonomia (n=112), ecologia (n=176) e comportamento (n=68), sendo os estudos das duas últimas categorias analisados inteiramente. Por fim, dos 244 estudos, não foi possível obter acesso em 87 (por se tratar de literatura cinza, protegida por senha ou relatórios locais), sobrando, portanto, 157 estudos a serem analisados.

Além das informações básicas para diferenciar os estudos (nome dos autores, ano de publicação e título) outras informações foram extraídas dos estudos ecológicos (Quadro 4.1). Antes de apresentar tais informações, dois termos com relação as estratégias metodológicas devem ser definidos.

A unidade amostral (U.A.), que é uma parte que representa o todo, gera uma única observação da variável de interesse. O desenho da unidade amostral pode variar em, por exemplo, transecções, blocos ou grades (Figura 4.1). A disposição das unidades amostrais em relação ao mar foi categorizada em paralelo (*along-shore*) ou perpendicular (*across-shore*) (Figura 4.2). Caso a unidade amostral tenha divisões, chamam-se subunidades amostrais (S.A.), geralmente utilizadas para facilitar o manejo metodológico em campo, por exemplo, quadrados ou círculos. Não podem ser consideradas réplicas já que não são mutualmente independentes, resultando em autocorrelação. As subunidades amostrais podem estar organizadas em diferentes arranjos dentro da unidade amostral, por exemplo, regular, concatenada ou aleatoriamente dispostas (Figura 4.3).

Com base no desenho, tamanho, direção e replicação da unidade amostral, além da disposição das subunidades amostrais, diferentes estratégias amostrais foram selecionadas com base na frequência de uso nos estudos e então testadas simulando coletas sobre censos realizados em uma área de 300 m² (20 por 15 m) na praia de Pontal do Sul em Pontal do Paraná (25°34'12.50"S; 48°20'53.40"O).

A distribuição espacial das tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* em Pontal do Sul foi obtida utilizando uma estratégia metodológica que transforma coordenadas polares em cartesianas, através do teorema dos cossenos (BORZONE et al., 2005), resultando no registro preciso da posição (x e y) de cada toca. Como a densidade das tocas possuem uma variação temporal (MELLO, 2006) foi utilizada a distribuição espacial (Figura 4.4) referentes ao mês de junho/2005 para representar a alta densidade (219 tocas ou 0,73 tocas.m⁻²) e outubro/2005 a baixa densidade (29 tocas ou 0,1 tocas.m⁻²).

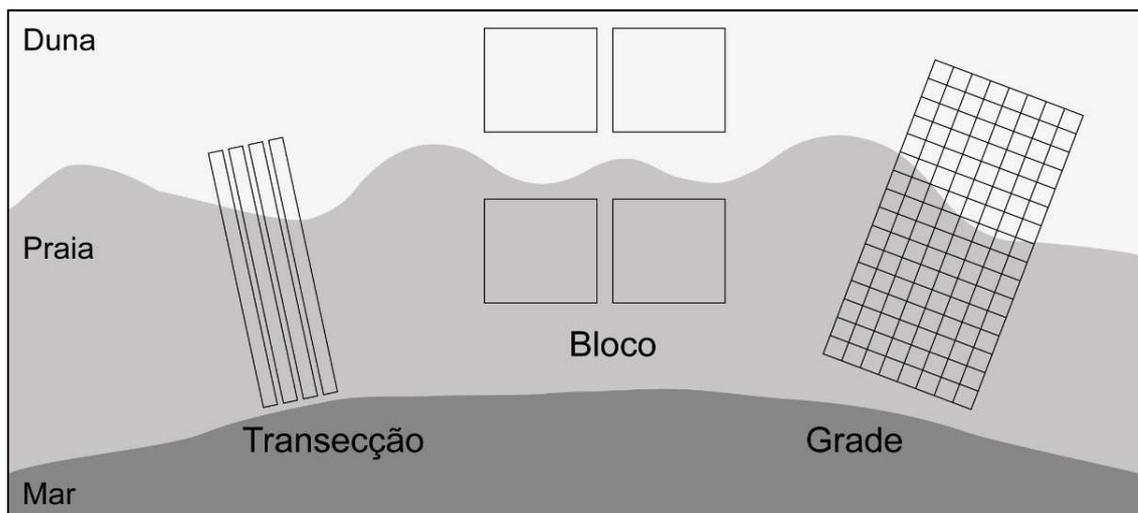


Figura 4.1 - Desenho das unidades amostrais utilizada para estimar a densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*.

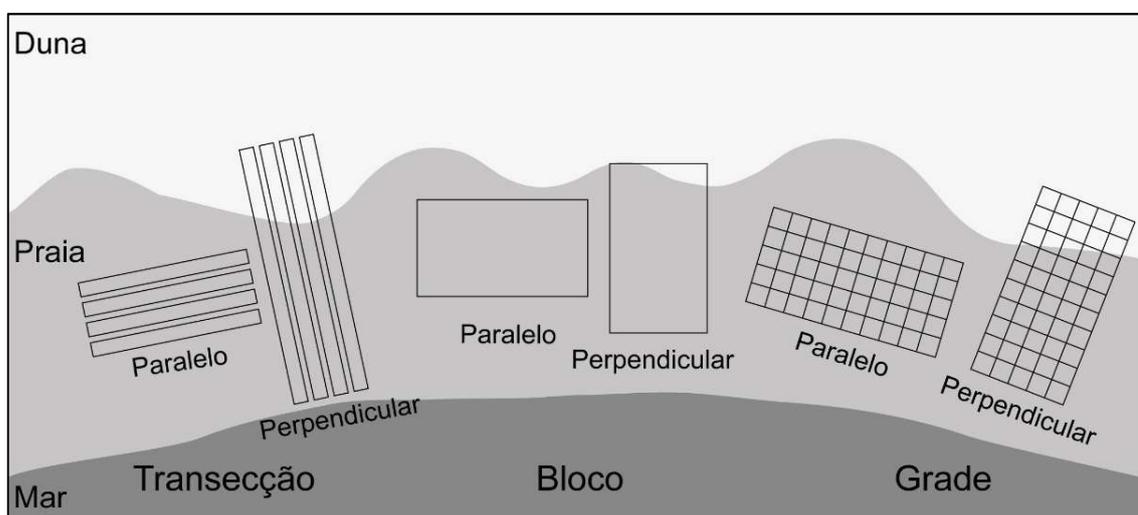


Figura 4.2 - Direção de cada unidade amostral utilizada para estimar a densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*.

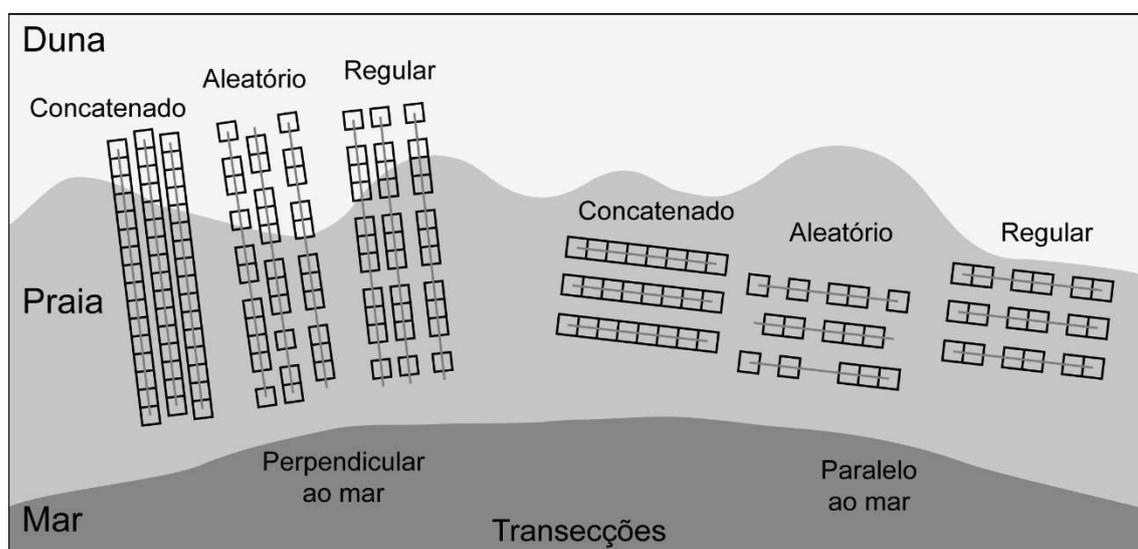


Figura 4.3 - Disposição das subunidades amostrais nas transecções perpendiculares e paralelas ao mar utilizada para estimar a densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*.

Quadro 4.1 - Definição das informações extraídas dos estudos ecológicos com o gênero *Ocypode*.

Informação	Descrição da informação
Espécie	Espécie do gênero <i>Ocypode</i> estudada.
Objetivo	Objetivo principal do estudo categorizado em: (1) distribuição espacial e temporal, (2) impacto antrópico ou (3) predação.
Desenho da unidade amostral	Desenho da unidade amostral (Figura 4.1) pode ser classificado em: (1) transecção, (2) bloco ou (3) grade.
Direção da unidade amostral	Direção em que a unidade amostral (Figura 4.2) está em relação ao mar: (1) perpendicular e (2) paralelo.
Disposição das subunidades amostrais	As unidades amostrais podem estar divididas em subunidade para facilitar a aplicação do método, seu posicionamento dentro da unidade amostral (Figura 4.3) pode ser (1) concatenado, (2) regular ou (3) aleatório.
Tamanho da unidade amostral	Tamanho da subunidade ou da unidade amostral em m ² .
Replicação da unidade amostral	Número de vezes em que a unidade amostral é replicada espacialmente, sem considerar as comparações entre distintos locais, praias, áreas ou divisões do ambiente para a comparação das estimativas.
Área da praia amostrada	Subambiente amostrado pelo estudo: (1) praia ou (2) praia e duna.
Característica das tocas amostradas	Descrição dos sinais de atividade das tocas amostradas.
Replicação temporal	Número de vezes em que a unidade amostral é replicada temporalmente. Pode variar em termos de dias até meses, geralmente.
Variáveis físicas, climáticas e oceanográficas consideradas	Variáveis preditoras utilizadas para explicar a densidade de tocas.
Localidade do estudo (coordenada geográfica)	Localidade ou coordenada geográfica aproximada de onde o estudo foi realizado.
Horário da amostragem	Horário em que as amostragens foram realizadas: (1) manhã, (2) tarde ou (3) noite.
Condições da maré	Condições de maré em que a amostragem foi realizada, sizígia ou quadratura e maré baixa ou alta.

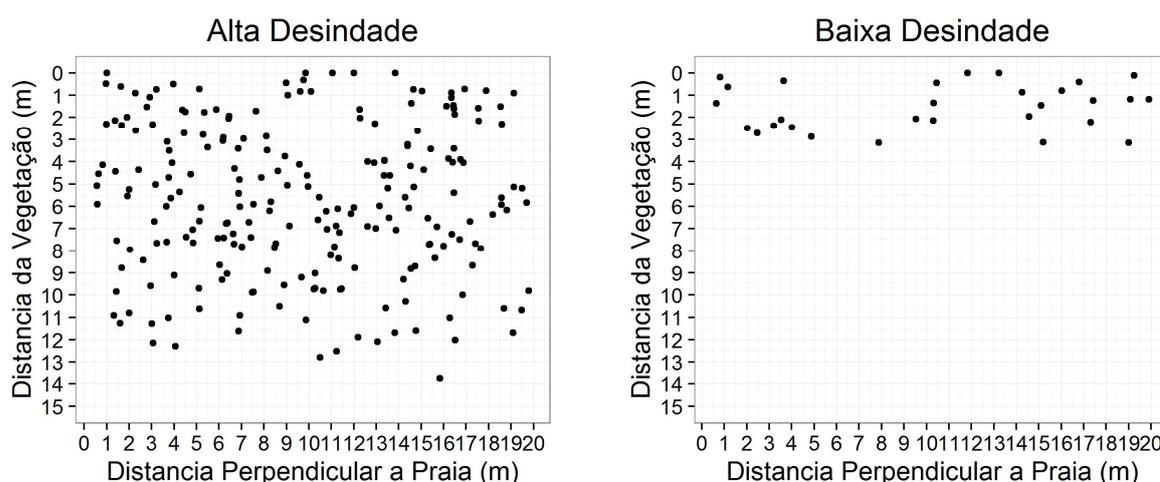


Figura 4.4 - Diagrama de dispersão da distribuição espacial de tocas em 300m² do caranguejo *Ocypode quadrata* da praia de Pontal do Sul (Pontal do Paraná) em distintas ocasiões temporais. Os pontos pretos representam cada toca amostrada, em períodos do ano de alta densidade (junho/2005) e baixa densidade (outubro/2005).

Para selecionar a melhor estratégia amostral foram considerados os valores de média (exatidão), erro padrão (precisão), coeficiente de variação de cada uma das estratégias, além disso o tamanho do efeito (“D” de Cohen) foi utilizado para comparar os valores estimados dos observados de tocas de *Ocypode quadrata* registrados em toda a área censal. O coeficiente de variação foi representado pelo erro padrão expresso como porcentagem da média, esta variável funciona como uma medida de dispersão empregada para estimar a precisão dos tratamentos, ou seja, quanto menor o coeficiente mais homogêneo será o conjunto de dados. O tamanho do efeito foi mensurado através do “D” de Cohen, conforme a fórmula “D” = média estimada - média do censo / variância agrupada (COHEN, 1988).

As demais informações extraídas dos estudos foram analisadas criticamente com base na frequência em que foram utilizadas dentro das classificações dos objetivos ecológicos de cada estudo.

4.3 RESULTADOS

Considerando os critérios estabelecidos, foram analisados 61 estudos de cunho ecológico e comportamental com os caranguejos do gênero *Ocypode* (Apêndice B e Apêndice C). O número de estudos teve um eminente aumento na última década (Figura 4.5), sendo mais da metade destes voltados a compreender a distribuição espacial e temporal (n=35). Vinte e quatro estudos utilizaram a densidade de tocas como ferramenta para detectar impacto antrópico sobre as populações e apenas dois estudos apresentaram como objetivo mensurar a pressão de predação dos caranguejos sobre ninhos de tartarugas marinhas.

Os estudos foram bem distribuídos mundialmente, mas a maioria esteve concentrada no oceano Atlântico (Figura 4.6). A espécie *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) foi a mais estudada com trinta e quatro estudos, seguida por *Ocypode cursor* (Linnaeus, 1758) com cinco, *Ocypode cordimana* Latreille, 1818 e *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) cada um com três estudos, *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843 com dois e *Ocypode saratan* (Forskål, 1775) e *Ocypode mortoni* George, 1982 ambos com um estudo cada. Os demais trabalhos (12) não foram capazes de identificar a espécie alvo, portanto sua classificação permaneceu em *Ocypode* spp. Weber, 1795.

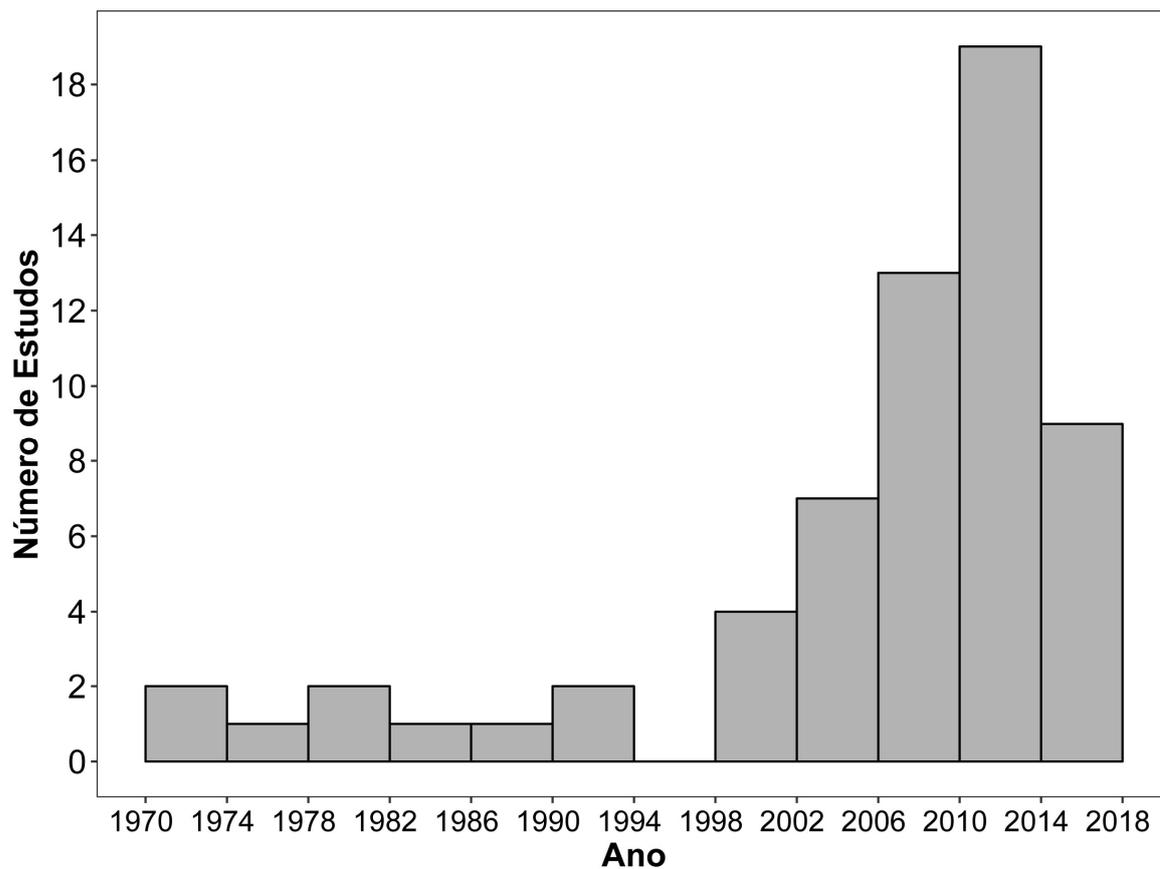


Figura 4.5 - Número de estudos ecológicos com o gênero *Ocypode* a cada quatro anos, desde 1970 até dezembro/2016.

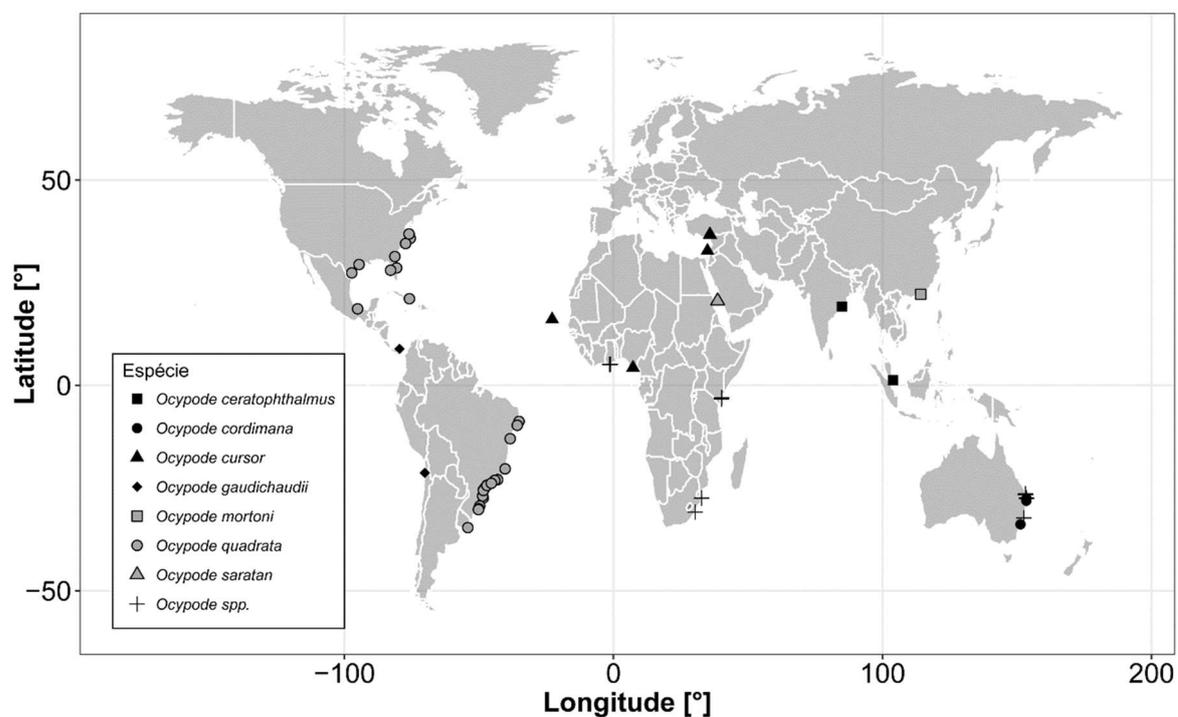


Figura 4.6 - Distribuição dos estudos ecológicos com o gênero *Ocypode*. Linha de costa derivado do shapefile "natural earth" (resolução 1:50m) disponível em <http://www.naturalearthdata.com>

Ao todo, dez possibilidades de estratégias metodológicas foram observadas considerando apenas três informações dos estudos (Figura 4.7). As transecções foram o desenho amostral mais utilizado entre as estratégias metodológicas ($\approx 70\%$), destes 29 tiveram a direção perpendicular ao mar (*across-shore*) e 13 paralelos ao mar (*along-shore*).

Boa parte das estratégias amostrais com transecções perpendiculares utilizaram subunidades amostrais concatenadas ($n=19$), seguido de regular ($n=7$) e aleatória ($n=3$). Nos estudos com transecções paralelas não houve clara preferência por disposições de subunidades amostrais (6 estudos concatenados e 5 regulares). O desenho amostral em blocos e em grades foram os menos utilizados e representam respectivamente 26 e 5% dos estudos. A direção da unidade amostral desses desenhos também pode ser variável, onde 10 estudos utilizaram blocos perpendiculares ao mar, 4 paralelos e 2 não especificaram a direção. O desenho em grade foi observado em apenas 3 estudos, destes 2 perpendiculares e 1 paralelo ao mar.

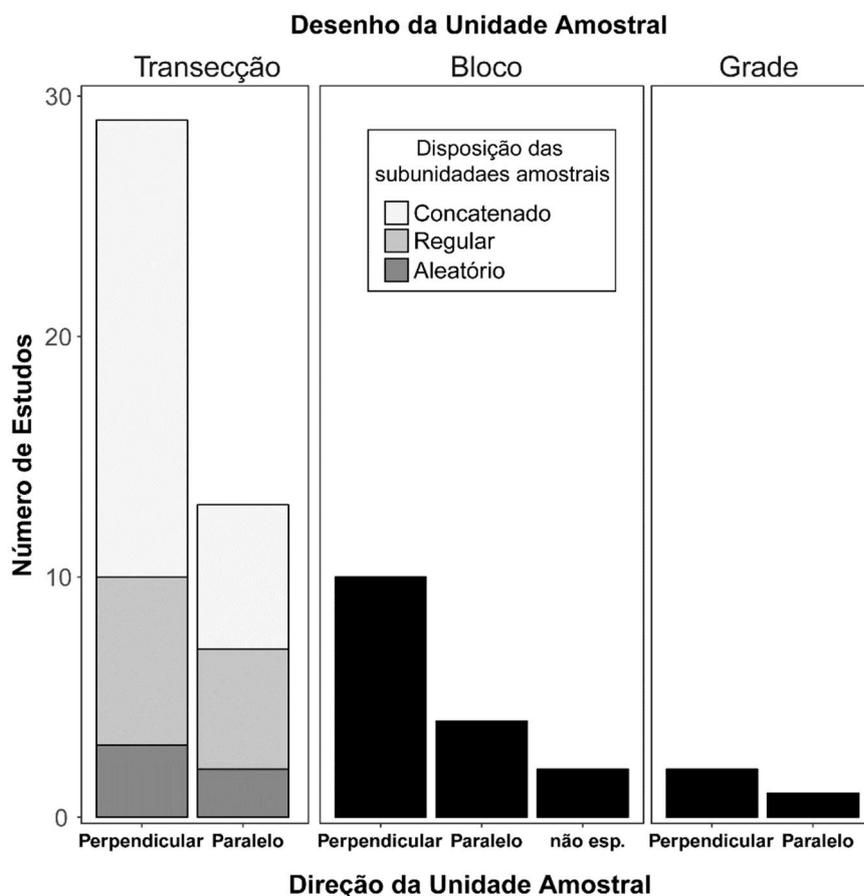


Figura 4.7 - Número de estudos em relação ao desenho e direção das unidades e da disposição das subunidades amostrais para a estimativa de densidade de tocas do gênero *Ocypode*. Não esp.: estudo não especificou a direção da unidade amostral.

O tamanho da subunidade amostral variou de 0,25m² até 600m². Mais de um terço (n=19) dos estudos utilizou o quadrado de 1m², seguido de 2m² e 4m² (4 estudos em cada).

A área de duna foi incluída nas amostragens de 15 estudos, os demais realizaram suas amostragens apenas na região do entremarés (n=46). Quanto a caracterização das tocas amostradas, mais da metade dos estudos (n=33) menciona apenas a contagem de “tocas” sem especificar nenhuma diferenciação, 18 consideraram apenas as “tocas ativas”, 7 “tocas ativas e inativas” e 3 estudos contabilizaram apenas as “tocas abertas”.

O número de replicações das unidades amostrais, tanto temporal quanto espacial, foi muito variável e dependente do objetivo do estudo. Replicações espaciais variaram de 2 a 73 repetições, contudo, o mais frequente foi estudos com apenas uma aplicação (n=14), ou seja, sem replicação, seguido de três (n=10) e quatro (n=6) réplicas espaciais. Ao longo do tempo, o mesmo padrão foi observado. Os estudos com apenas uma aplicação temporal foram os mais comuns (n=19). Seguidos de duas (n=8), três (n=7) ou doze (n=6) réplicas temporais, com intervalos de dias, semanas ou até meses.

Entre as variáveis abióticas ou climáticas, a mais utilizada como preditora foi a temperatura (n=13), tanto do ar como do mar ou do sedimento. Outras variáveis foram observadas com menos frequência, como por exemplo, umidade do ar e do sedimento, precipitação, salinidade e pH da água do mar e direção e intensidade do vento e ondas. Dentre as características físicas da praia a mais usual foram os componentes sedimentológicos (n=29), morfodinamismo ou perfil e declividade (n=19), penetrabilidade do sedimento (n=9) e porcentagem de detrito e vegetação (n=5).

Quase dois terços dos estudos não informam nem o horário e nem a maré em que aplicaram as estratégias amostrais (60 e 68%, respectivamente). O horário mais comum para as amostragens foi período da manhã (n=24), quanto à maré, dez estudos informam “maré baixa de sizígia”, cinco “maré baixa”, três “maré baixa de ambas” e apenas um estudo foi realizando na “maré baixa de quadratura”.

Desta forma, dez possibilidades de estratégias amostrais com base na frequência de utilização nos estudos analisados foram testadas. Cinco estratégias foram testadas com transecções perpendiculares (Figura 4.8), duas utilizando subunidades concatenadas de 1m² (1x1m) com três (Figura 4.8A) e dez (Figura 4.8B)

replicações, uma utilizando subunidades concatenadas de 4m^2 ($2\times 2\text{m}$) com 3 replicações (Figura 4.8C) e duas com subunidades concatenadas de 25m^2 ($5\times 5\text{m}$) com duas (Figura 4.8D) e três (Figura 4.8E) replicações. Outras cinco estratégias foram testadas com transecções paralelas ao mar (Figura 4.9), em três níveis, duas com cinco replicações e subunidades concatenadas (Figura 4.9A) e aleatórias (Figura 4.9B), duas com dez replicações e subunidades de 1m^2 ($1\times 1\text{m}$) concatenadas (Figura 4.9C) e aleatórias (Figura 4.9D) e uma com 20 replicações e subunidades concatenadas (Figura 4.9E).

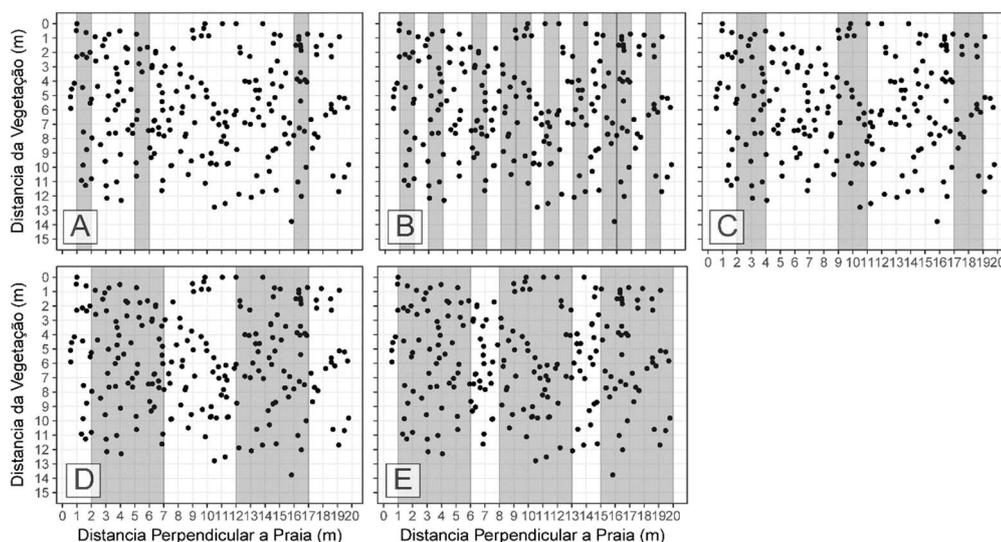


Figura 4.8 - Estratégias metodológicas testadas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Três (A) e dez (B) transecções perpendiculares ao mar com subunidades amostrais concatenadas de 1m^2 ($1\times 1\text{m}$), três (C) transecções com subunidades concatenadas de 4m^2 ($2\times 2\text{m}$) e duas (D) e três (E) transecções com subunidades concatenadas de 25m^2 ($5\times 5\text{m}$).

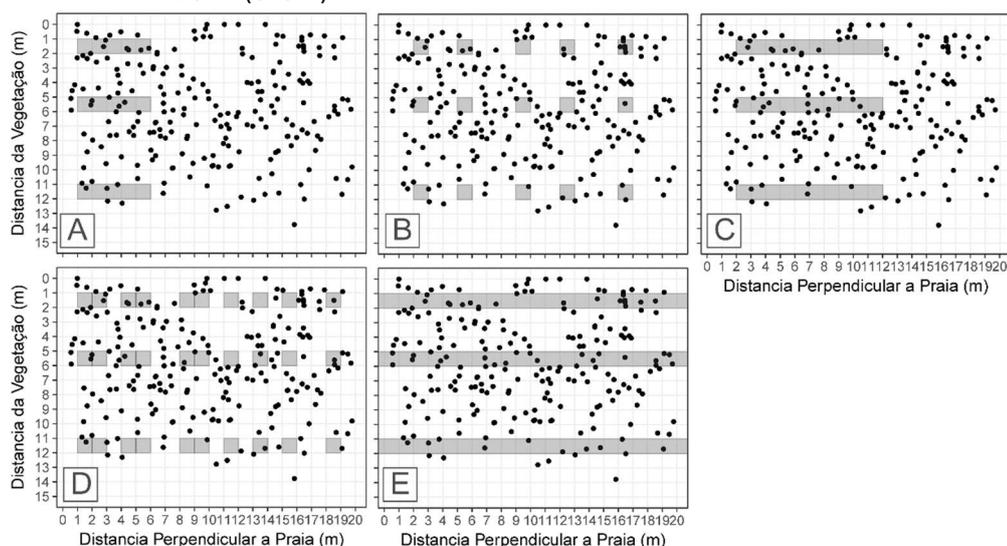


Figura 4.9 - Estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode* com transecções paralelas ao mar em três níveis, com cinco replicações de subunidades de 1m^2 ($1\times 1\text{m}$) concatenadas (A) e aleatórias (B), dez replicações de subunidades concatenadas (C) e aleatórias (D), e vinte replicações com subunidades concatenadas (E).

Os resultados das simulações mostram que as melhores estimativas de densidade, ou seja, valores mais próximos às densidades reais e com menores desvios e coeficientes de variação foram as obtidas com os delineamentos de transecção perpendicular à praia (Figura 4.10) tanto para a situações de alta quanto de baixa densidade de tocas. Os desenhos amostrais paralelos à praia superestimam as altas densidades e tem valores mais próximos do real em baixas densidades (Figura 4.11).

A transecção perpendicular ao mar, com duas replicações e subunidades concatenadas de 25m² (5x5m) representou a melhor estratégia amostral. Neste caso a média de tocas foi de 0,73 (EP=0,03) tocas.m⁻² e coeficiente de variação de 4% em altas densidades e 0,11 (EP=0,02) tocas.m⁻² e 18% em baixas densidades (Tabela 4.1). A segunda melhor estratégia amostral foi perpendicular ao mar, com três transecções e subunidades concatenadas de 4m² (2x2m), superestimando os valores médios apenas nas situações de alta densidade (Figura 4.10). Seguido da estratégia amostral com transecções perpendiculares ao mar, dez replicações e subunidades concatenadas de 1m² (1x1m), superestimando em situações de alta densidade e subestimando nas de baixa densidade. A pior estimativa foi paralela à praia com cinco replicações concatenadas de 1m² (1x1m) superestimando os valores médios, 0,87 (EP=0,07) tocas.m⁻² em altas densidades e 0,2 (EP=0,2) tocas.m⁻² (Figura 4.11).

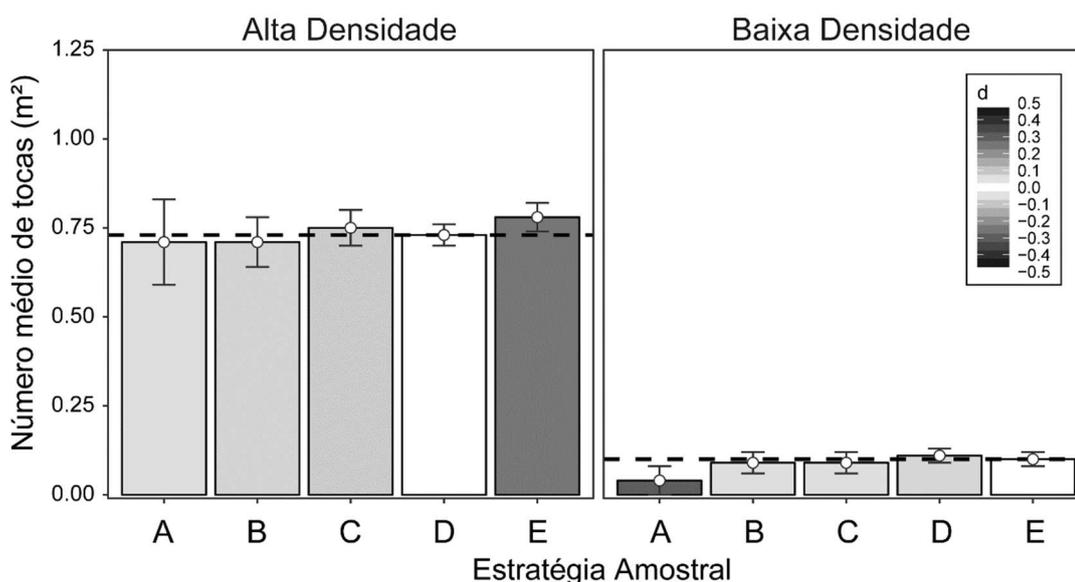


Figura 4.10 - Média, erro padrão e tamanho do efeito do número de tocas/m² de *Ocypode quadrata* utilizando as estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Três (A) e dez (B) transecções perpendiculares ao mar com subunidades amostrais concatenadas de 1m² (1x1m), três (C) transecções com subunidades concatenadas de 4m² (2x2m) e duas (D) e três (E) transecções com subunidades concatenadas de 25m² (5x5m). A linha preta pontilhada representa a média de tocas censitadas em 300 m².

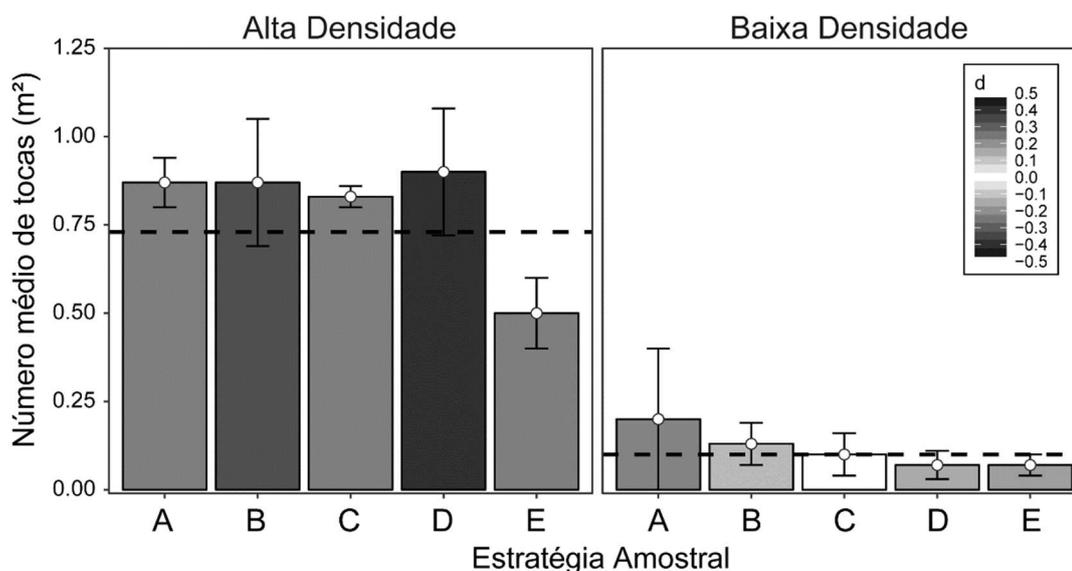


Figura 4.11 - Média, erro padrão e tamanho do efeito do número de tocas.m⁻² de *Ocypode quadrata* utilizando as estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Transecções paralelas ao mar em três níveis, com cinco replicações com subunidades de 1m² concatenadas (A) e aleatórias (B), dez replicações com subunidades de 1m² concatenadas (C) e aleatórias (D) e vinte replicações com subunidades de 1m² (1x1m) concatenadas (E). A linha vermelha pontilhada representa a média de tocas censitadas em 300 m².

Tabela 4.1 - Resultados das simulações das estratégias amostrais para estimativa de densidade de tocas dos caranguejos do gênero *Ocypode*. Transecções perpendiculares ao mar com três (a) e dez (b) replicações e subunidades amostrais concatenadas de 1m², três (c) transecções com subunidades concatenadas de 4m² e duas (d) e três (e) transecções com subunidades concatenadas de 25m². Transecções paralelas ao mar em três níveis, com cinco replicações com subunidades de 1m² concatenadas (a) e aleatórias (b), dez replicações com subunidades de 1m² concatenadas (c) e aleatórias (d) e vinte replicações com subunidades de 1m² concatenadas (e). Média, desvio padrão, coeficiente de variação (cv) e tamanho do efeito (D) em relação à média de tocas censitadas em 300 m² em duas situações de densidade de tocas de *Ocypode quadrata*.

Direção da Unidade Amostral	Densidade de Tocas	Estratégia Amostral	Média	Desvio	CV	"D"
Perpendicular	Alta	A	0,71	0,12	17%	-0,06
		B	0,75	0,05	7%	0,09
		C	0,78	0,04	5%	0,25
		D	0,71	0,07	10%	-0,08
		E	0,73	0,03	4%	0,00
	Baixa	A	0,04	0,04	100%	-0,30
		B	0,09	0,03	33%	-0,06
		C	0,10	0,02	20%	0,00
		D	0,09	0,03	33%	-0,06
		E	0,11	0,02	18%	0,07
Paralelo	Alta	A	0,87	0,07	8%	0,53
		B	0,87	0,18	21%	0,33
		C	0,83	0,03	4%	0,58
		D	0,90	0,18	20%	0,40
		E	0,50	0,10	20%	-0,73
	Baixa	A	0,20	0,20	100%	0,22
		B	0,13	0,06	46%	0,12
		C	0,10	0,06	60%	0,00
		D	0,07	0,04	57%	-0,15
		E	0,07	0,03	43%	-0,17

4.4 DISCUSSÃO

O gênero *Ocypode* é composto por vinte e uma espécies (LUCREZI; SCHLACHER, 2014) das quais apenas sete estiveram presentes nos estudos ecológicos analisados. A distribuição dessas espécies é ampla e se entende globalmente, mas restrita a climas tropicais e temperados (SAKAI; TÜRKAY, 2013). Refletindo esse padrão, os estudos também foram distribuídos globalmente, mas destoam quando comparados aos estudos com macrofauna de praias arenosas. Recentemente inventariados por Barboza e Defeo, (2015), os estudos com organismos macrofaunais foram agrupados num banco de dados afim de compreender os padrões globais de riqueza de espécies. Aparentemente, o padrão de distribuição dos estudos está relacionado com regiões onde atuam pesquisadores em ecologia de praias arenosas. Diferentemente deste padrão, os estudos com o gênero *Ocypode* tiveram uma distribuição mais ampla, provavelmente por englobar não apenas pesquisadores atuantes na ecologia de praias arenosas, mas também outras áreas correlatas.

O aumento do número de estudos com o gênero *Ocypode* nas últimas décadas foi coerente com o crescimento exponencial observado na produção científica no campo da ecologia (BORNMANN; MUTZ, 2015). O objetivo dos estudos mostra a preocupação dos pesquisadores de conhecer as características das espécies (distribuição temporal e espacial), mas também em demonstrar que os caranguejos são ótimas ferramentas para detectar as alterações no ambiente praias.

O método indireto de estimativa populacional através da contagem das tocas do caranguejo foi amplamente utilizado nos estudos ecológicos analisados. Contudo, nos últimos anos este método vem sendo posto à prova por alguns autores, surgindo dúvidas quanto a taxa de ocupação das tocas (POMBO; TURRA, 2013; SILVA; CALADO, 2013; SCHLACHER et al., 2016b; POMBO et al., 2017). Reconhecendo que os métodos indiretos são bem-vindos a uma ecologia menos “predatória”, aliado a falta de conclusões que inviabilize estimativas populacionais por tocas, os autores propuseram medidas que possam colaborar e validar a utilização das tocas como estimativa populacional.

As desvantagens da utilização do método indireto para estimar a densidade de caranguejos são inúmeras (SCHLACHER et al., 2016b). Por um lado, a impossibilidade de identificar os habitantes (LUCREZI; SCHLACHER; WALKER,

2009), demonstrado nos doze estudos analisados em que não identificaram as espécies. Esta desvantagem ocorre principalmente em praias em que duas ou mais espécies coexistem (e.g. *Ocypode ceratophthalmus* e *Ocypode cordimana* na Austrália). Por outro, há necessidade de pessoal treinado para o reconhecimento das tocas e suas situações de atividade, o que acaba resultando em mais da metade dos estudos analisados que ignoraram essa informação.

Devido à facilidade implícita no acesso as praias (em comparação as amostragens em *habitats* marinhos) e pela utilização de métodos indiretos para a estimativa de densidade, há um encorajamento dos pesquisadores de outras áreas em realizar estudos com esses organismos. O grande número de estudos, somado a ampla distribuição dos mesmos, pode ser a explicação para a variabilidade de estratégias metodológicas para estimativa de densidade de tocas.

Contudo, deve-se seguir algumas indicações metodológicas pertinentes. Durante o IV Simpósio Internacional de Ecologia de Praias Arenosas, alguns pesquisadores da área propuseram recomendações para padronizar as coletas de quantificação da comunidade macrofaunal (SCHLACHER et al., 2008). Mesmo os caranguejos sendo espécies diferenciadas em relação ao restante da comunidade (principalmente devido ao tamanho e comportamento), algumas recomendações sobre o desenho, o tamanho e a replicação das estratégias metodológicas podem ser aplicadas.

A escolha do desenho amostral parece estar relacionada principalmente ao objetivo do estudo e com algumas características específicas locais. As atuais ferramentas estatísticas demandam de desenhos amostrais aleatórios (blocos) ou sistemáticos (grades) (ELEFTHERIOU, 2013), por outro lado em ambientes com fortes gradientes ambientais indica-se o uso das transecções. A presente análise demonstrou que as estratégias amostrais para estimar a densidade de tocas em transecções são as mais utilizadas. Além disso, as simulações demonstraram que esse desenho amostral também foi o mais exato, preciso e com pouquíssimo efeito sobre o valor observado.

A direção da unidade amostral também alterou os resultados sendo que as estratégias amostrais paralelas ao mar causaram estratificação, principalmente quando o tamanho do desenho amostral for menor do que os subambientes praias. A escolha do posicionamento dos estratos onde passam as transecções, às vezes

coincidem com áreas de maior ou menor agregação das tocas, resultando em estimativas pouco precisas.

Os desenhos perpendiculares ao mar foram eficientes, variando pouquíssimo da média de tocas observada em campo; resultados similares foram observados ao estimar a comunidade macrofaunal (DEFEO; RUEDA, 2002). Contudo, a estratégia amostral geoespacial (grade) tem sido apresentada como exata e precisa (DEFEO; RUEDA, 2002; SCHOEMAN; WHEELER; WAIT, 2003), argumentando que as transecções aumentam a variabilidade dos dados pela inclusão de áreas com abundância zero. Por outro lado, a presença de muitos zeros está relacionada a amostradores diminutos (SCHLACHER et al., 2008).

No presente estudo, as transecções paralelas ao mar geraram valores de médias superestimados na maioria das vezes e com grandes desvios, podendo ser a estratégia amostral a fonte de incerteza desses estudos (JAMES; FAIRWEATHER, 1996) ao invés do método indireto propriamente dito (SCHLACHER et al., 2016b).

Outras estratégias amostrais usualmente utilizadas em outros ambientes devem ser excluídas do ambiente praiial, principalmente quando estima-se a população de caranguejos. Os caranguejos fantasmas possuem uma dependência da água do mar que impede (LUCREZI; SCHLACHER, 2014), por exemplo, estratégias amostrais aleatórias simples (QUINN; KEOUGH, 2002). Resultados semelhantes foram encontrados para outros *habitats*, como, por exemplo, campos de gramíneas habitados por afídeos e besouros, onde os desenhos amostrais aleatórios (blocos) e as transecções foram os mais exatos e precisos (ALEXANDER et al., 2005).

A escolha na disposição das subunidades amostrais parece estar relacionada com o tamanho dos desenhos amostrais e do objetivo do estudo. Praias com grande largura precisam ser divididas em subunidades amostrais para facilitar a aplicação da estratégia amostral. O tamanho das subunidades também foi muito variável, mas representou não apenas um artefato para facilitar a amostragem, mas influenciou também no tamanho final do desenho amostral. A preferência por subunidades amostrais de 1 m² (1x1m) esteve atrelado ao manuseio em campo que deve ser considerado fácil e descomplicado, possibilitando até que a estimativa seja feita por apenas uma pessoa. As transecções mais largas obviamente consideram maiores áreas, por isso apresentaram melhor exatidão e precisão.

Uma opção interessante para as estimativas de densidade de tocas e eventualmente a sua medição seria o registro de imagens áreas do solo (similar a

ortofotografia). Além de manter o registro para análises posteriores agilizam o trabalho de campo, possibilitando também a mensuração de outras características da praia, e.g. área de cobertura da vegetação, do detrito (SCHLACHER; JAGER; NIELSEN, 2011; GUILHERME, 2013), zanação e identificação de padrões de agregação de espécies e turistas (ANGELOTTI; NOERNBERG, 2010; BRYSON et al., 2013) e até variáveis oceânicas e morfodinâmicas (HARRIS; NEL; SCHOEMAN, 2011). Essas imagens podem ser feitas por tripés com câmeras digitais acopladas voltadas para baixo (limitado a áreas de amostragem de até 4m²) ou através de veículo aéreo não tripulado (VANTS), pipas ou dirigíveis.

As dunas geralmente foram excluídas das estimativas populacionais, mesmo sendo considerado *habitat* de várias espécies (e.g. *Ocypode cordinanus* e *Ocypode quadrata*). Acredita-se que essa exclusão se de por que a vegetação esconde as tocas dos observadores, dificultando as amostragens (SCHLACHER et al., 2016b). Por outro lado, as dunas densamente vegetadas não são consideradas *habitats* favoráveis (GUILHERME, 2013; LUCREZI; SCHLACHER, 2014), uma vez que a locomoção e também a orientação visual dos caranguejos tornam-se difíceis ou até impossíveis (HENNING; KLAASSEN, 1973).

Uma das características mais preocupantes dentro do método científico é a replicação das amostragens, tanto em escalas espaciais quanto temporais. As replicações devem ser feitas na unidade amostral (e.g. transecção, bloco, grade, dia, semana, mês) e de forma aleatorizada (QUINN; KEOUGH, 2002; SCHLACHER et al., 2008). Mesmo assim os trabalhos em ecologia de praias arenosas são pobremente replicados e geralmente em escalas inadequadas (JAMES; FAIRWEATHER, 1996).

Muitos autores não dão a devida importância às condições climáticas e de maré em que foram feitas as estimativas de densidade. As tocas podem ser facilmente mascaradas por ventos fortes, marés, eventos de cheias (causado por tempestades) ou por atividades antrópicas variadas (LUCREZI; SCHLACHER, 2014, p. 237). Além disso, algumas características ambientais, principalmente a temperatura, vento e ondas (LUCREZI; SCHLACHER, 2014, p. 208), são capazes de alterar diferentemente o comportamento das espécies, mantendo-as ativas ou em dormência durante dias (HALEY, 1972; LEBER, 1982). Por exemplo, o caranguejo *Ocypode quadrata* fecha as próprias tocas em situações de chuva, vento (Guilherme e Borzone, observação pessoal) e temperaturas desfavoráveis (entre 15 e 28°C) (ALBERTO; FONTOURA, 1999). Realizar as amostragens durante a manhã pode reduzir ou até eliminar os

efeitos de negligenciar tocas tampadas por seus habitantes devido ao calor extremo do meio dia (MOSS; MCPHEE, 2006; LUCREZI; SCHLACHER; WALKER, 2009).

O horário da maré também é uma informação muito negligenciada pelos diferentes autores. Diferenças nas densidades de tocas foram detectadas entre marés de sizígia e quadratura (JONES, 1972; LUCREZI; SCHLACHER; WALKER, 2009), sendo essa diferença atrelada a fatores comportamentais (GUILHERME, 2013). Por estes motivos, comparações de abundância devem ser feitas com contagens padronizadas quanto às condições climáticas e de maré.

Por fim, quando pretende-se realizar monitoramentos a longo prazo ou estudos comparativos entre grupos de pesquisa, um certo cuidado deve ser tomado na padronização das estratégias amostrais. Um exemplo da padronização das estratégias amostrais foi a proposta pela ReBentos para detectar os efeitos das mudanças climáticas regionais e globais sobre organismos bentônicos ao longo da costa brasileira, com a publicação do livro intitulado “Protocolos para o monitoramento de *habitats* bentônicos costeiros” (TURRA; DENADAI, 2015). O capítulo que sugere a metodologia para a estimativa de distribuição e abundância do caranguejo *Ocypode quadrata* para a costa brasileira foram elaboradas seguindo parte dos resultados e conclusões do presente estudo.

Por fim, para garantir a confiabilidade dos resultados e a comparabilidade das amostragens são sugeridas as recomendações contidas no Quadro 4.2 aos pesquisadores que utilizam os métodos indiretos de contagem e mensuração de tocas para a estimativa de densidade de caranguejos fantasmas.

Quadro 4.2 - Recomendações para confecção de protocolos de monitoramento de caranguejos fantasmas através da estimativa de densidade de tocas

Informação	Recomendação
Objetivo	Dependendo do objetivo do estudo alguns cuidados são necessários. A quantidade de tocas é influenciada por impactos antrópicos (SCHLACHER et al., 2016a), sendo necessário evitá-los se esse não for o objetivo do estudo. <i>E.g.</i> : falta de dunas, urbanizações, pisoteio extremo, sangradouros, etc.
Localização	Adicionar as coordenadas dos locais amostrados ou detalhar o melhor possível a localidade.
Espécie	Sempre que possível identificar a espécie amostrada.
Desenho da unidade amostral	O desenho da unidade amostral analisado no presente estudo foram as transecções por serem a estratégia mais comum entre os estudos analisados. Porém, os desenhos em bloco ou em grade parecem apropriados quando o objetivo é observar gradientes em ambos os sentidos (perpendicular e paralelo ao mar).
Direção da unidade amostral	Devido ao forte gradiente ambiental das praias arenosas os desenhos amostrais perpendiculares ao mar são mais indicados. Evitando a alta variabilidade dos dados e a estratificação.
Disposição das subunidades amostrais	Sempre que possível é recomendado que se amostre toda a extensão da unidade amostral, de forma concatenada. Em locais com grandes áreas pode-se utilizar o desenho regular, mas a aleatorização das subunidades parece mais correto.
Tamanho da subunidade amostral	Muitos fatores devem ser considerados antes de determinar o tamanho das subunidades amostrais. Se o estudo contempla a análise de porcentagem de detrito ou vegetação subunidades com 1m ² são recomendadas para a aquisição de fotografias. Contudo, estimativas de densidade de tocas mais precisas foram observadas com subunidade de 4 ou 25m ² .
Replicação da unidade amostral	A unidade amostral deve ser sempre replicada, pelo menos três vezes para satisfazer as análises estatísticas. Quanto maior o número de replicações menor a variabilidade em torno da média. As replicações devem sempre ser aleatórias.
Área da praia amostrada	Quando as dunas estão presentes nas praias arenosas é necessário incluir a mesma na extensão da amostragem.
Característica das tocas amostradas	Observar e anotar os sinais de ocupação das tocas, identificando as tocas ativas e inativas.
Replicação temporal	Quando o objetivo é acompanhar a população ao longo do tempo, se faz necessário a replicação ($n > 3$) de forma aleatória de cada período amostrado.
Condições climáticas, oceanográficas e físicas do ambiente.	Realizar as amostragens em condições favoráveis para a atividade dos caranguejos. Apresentando quais foram as condições para a realização das amostragens.
Horário da amostragem	As amostragens realizadas no período da manhã evitam que os caranguejos não tenham fechado suas tocas devido as altas temperaturas do meio dia (MOSS; MCPHEE, 2006; LUCREZI; SCHLACHER; WALKER, 2009).
Condições da maré	Quando as campanhas amostrais são realizadas em praias com marés acima de 1,5 m de amplitude, convém que as estimativas sejam realizadas durante a maré baixa de sizígia, para que o pico da última maré alta eliminado da praia as tocas desocupadas e abandonadas.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo detalhado da distribuição temporal e espacial das tocas do caranguejo *Ocypode quadrata* na praia de Ipanema em Pontal do Paraná (Capítulo 1), mostrou importantes variações em relação a categoria etária, situações de ocupação e subambientes praias, associadas às flutuações sazonais das condições meteorológicas e oceanográficas. Por conseguinte, tais condições influenciaram diretamente nas características físicas dos subambientes.

A população apresentou segregação etária tanto espacial como temporal, sempre evitando a competição intraespecífica entre os organismos recrutas e jovens/adultos. Em resumo, todos os subambientes são importantes para a dinâmica da população, confirmando que a perda de *habitat*, independente dos agentes causadores, torna as populações inviáveis.

Enquanto isso, a comparação entre as praias amostradas em distintas províncias biogeográficas deixou claro o efeito da latitude e do parâmetro morfodinâmico (Capítulo 2) sobre a abundância, a densidade e a distribuição das tocas dos caranguejos *Ocypode quadrata*.

A densidade das tocas foi maior em latitudes próximas ao equador, enquanto que a abundância foi maior em praias dissipativas. Os caranguejos que habitam as praias da ecorregião Nordeste do Brasil concentram suas tocas na zona de detrito, apesar do número de tocas da duna frontal incipiente ser maior. Na ecorregião Sudeste do Brasil, a maior concentração de tocas também é na zona de detrito, mas a maior abundância foi no supralitoral. Enquanto que na ecorregião Rio Grande, o supralitoral apresentou a maior densidade e abundância de tocas. Dentre as características físicas locais, o tamanho médio e penetrabilidade do sedimento demonstraram uma relação positiva com a abundância e densidade de tocas no supralitoral.

Lembrando do papel fundamental na conexão do ecossistema marinho e terrestre herdado pelo caranguejo *Ocypode quadrata*, a eliminação ou a quebra de fluxo entre os subambientes além de causar males às populações, altera o funcionamento do ecossistema.

Agora que se conhece as variações espaciais e temporais em pequenas escalas e das variações espaciais biogeográficas, deve-se iniciar os esforços para compreender as variações promovidas pelos eventos cíclicos naturais ou pelas

mudanças climáticas, a longo prazo e em escalas biogeográficas. Devido à dificuldade da realização de estudos dessa magnitude, essa ação está sendo realizada em conjunto entre pesquisadores de várias instituições a longo prazo.

Para isso, existe a necessidade de estabelecer protocolos metodológicos que garantam a exatidão e precisão das estimativas. Face ao exposto, diversas estratégias metodológicas para estimativas de densidade dos caranguejos do gênero *Ocypode* foram inventariadas e testadas (Capítulo 3), chegando a um denominador comum que considerou não apenas a precisão e exatidão do método, mas também levando em conta a logística e praticidade.

Ficou estabelecido, com base na frequência de uso, tamanho do efeito e nas principais discussões na literatura, diversas recomendações (Quadro 4.2), que em resumo seleciona as transecções perpendiculares à praia, formadas de subunidades amostrais concatenadas de 1, 4 ou 25 m² sempre replicados espacial e temporalmente.

A presente tese gerou inúmeras informações científicas, principalmente sobre a ecologia e distribuição dos caranguejos *Ocypode quadrata*. Um dos maiores avanços desse estudo foi identificar as dunas como subambiente constantemente habitado por caranguejos, tanto ao longo do tempo quanto em pequenas e grandes escalas espaciais. Diante de tal situação, as estimativas populacionais devem ser sempre realizadas até o ambiente dunar, evitando a subamostragem dos caranguejos jovens e adultos.

Muito cuidado deve ser tomado com a perda e a quebra de conexão entre os subambientes, esses processos podem gerar populações inviáveis através da agregação das categorias etárias e que por sua vez modificaria o funcionamento ecológico do ecossistema.

5.1 RECOMENDAÇÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Se faz necessário maximizar a precisão do método indireto, evitando amostragens nocivas onde há captura de indivíduos. Diversas perguntas ainda estão sem respostas: Quanto tempo dura uma toca? Por que algumas tocas são abandonadas e se tornam inativas? Por qual motivo os caranguejos trocam de toca? E qual a fidelidade da relação 1/1 entre caranguejo/toca?

Além disso, trabalhos futuros deveriam compreender aspectos relativos ao crescimento das populações, criando assim a oportunidade de comparar, por meio de estudos metanálíticos, o crescimento das populações no gradiente latitudinal, e adicionalmente comprovar que a inviabilidade das populações sob efeito das atividades antrópicas acontece através do efeito Allee.

Dada a natureza semiterrestre dos caranguejos do gênero *Ocypode*, estudos voltados para a compreensão da distribuição das populações no ambiente praial precisam considerar múltiplos fatores locais, tanto abióticos como bióticos (com interações inter e intraespecíficas), com variações temporais e espaciais.

É pertinente ressaltar a necessidade de dar continuidade nas amostragens a longo prazo, somando assim esforços para compreender as variações a longo prazo em escalas biogeográficas, oportunidade essa única no mundo.

REFERÊNCIAS

ADAMS, I. E. **Life of emery A. Storrs: his wit and eloquence, as shown in a notable literary, political and forensic career**. Philadelphia, US: Hubbard Brothers, 1886.

ALBERTO, R. M. F.; FONTOURA, N. F. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 1, p. 95–108, 1999.

ALEXANDER, C. J.; HOLLAND, J. M.; WINDER, L.; WOOLLEY, C.; PERRY, J. N. Performance of sampling strategies in the presence of known spatial patterns. **Annals of Applied Biology**, v. 146, n. 3, p. 361–370, 2005.

ALLEE, W. C.; PARK, O.; EMERSON, A. E.; PARK, T.; SCHMIDT, K. P. **Principles of animal ecology**. 1. ed. Philadelphia & London: WB Saundere Co. Ltd., 1949.

ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. **Science**, v. 297, n. 5586, p. 1545–1548, 2002.

ALLEN, A. P.; GILLOOLY, J. F.; BROWN, J. H. Recasting the species–energy hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating biodiversity. In: STORCH, D.; MARQUET, P.; BROWN, J. (Eds.). **Scaling Biodiversity**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 283–299.

ALPERT, P.; MOONEY, H. A. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. **Vegetatio**, v. 122, n. 1, p. 83–93, 1996.

ALSTERBERG, C.; ROGER, F.; SUNDBÄCK, K.; JUHANSON, J.; HULTH, S.; HALLIN, S.; GAMFELDT, L. Habitat diversity and ecosystem multifunctionality - the importance of direct and indirect effects. **Science Advances**, v. 3, n. 2, p. e1601475, 2017.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

ANGELOTTI, R.; NOERNBERG, M. A. Análise dos riscos ao banho de mar no município de Pontal do Paraná - PR – Temporada 2003/2004. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology**, v. 14, n. 1, p. 65, 2010.

ANGULO, R. J.; BORZONE, C. A.; NOERNBERG, M. A.; QUADROS, C. J. L.; SOUZA, M. C.; ROSA, L. C. The State of Paraná Beaches. In: SHORT, A. D.; KLEIN, A. H. DA F. (Ed.). **Brazilian Beach Systems**. Cham (ZG) Switzerland: Springer International Publishing, 2016. p. 419–464.

ANSELL, A.; SIVADAS, P.; NARAYANAN, B.; SANKARANARAYANAN, V.; TREVALLION, A. The ecology of two sandy beaches in south west India. I. Seasonal

changes in physical and chemical factors, and in the macrofauna. **Marine Biology**, v. 17, n. 1, p. 38–62, 1972.

ARAUJO, C. C. V.; ROSA, D. de M.; FERNANDES, J. M. Densidade e distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Ocypodidae) em três praias arenosas do Espírito Santo, Brasil. **Biotemas**, v. 21, n. 4, p. 73–80, 2011.

BARBOZA, R. F.; DEFEO, O. Global diversity patterns in sandy beach macrofauna: a biogeographic analysis. **Scientific Reports**, v. 5, p. 14515, 2015.

BARNETT, A. G.; DOBSON, A. J. **Analysing seasonal health data**. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010.

BARROS, F. Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed sandy beaches. **Biological Conservation**, v. 97, n. 3, p. 399–404, 2001.

BASCOM, W. **Waves and beaches; the dynamics of the ocean surface**. New York, NY: Anchor, 1979.

BLANKENSTEYN, A. O uso do caranguejo maria-farinha *Ocypode quadrata* (Fabricius) (Crustacea, Ocypodidae) como indicador de impactos antropogênicos em praias arenosas da Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 870–876, 2006.

BORNMANN, L.; MUTZ, R. Growth rates of modern science: a bibliometric analysis based on the number of publications and cited references. **Journal of the Association for Information Science and Technology**, v. 66, n. 11, p. 2215–2222, 2015.

BORZONE, C. A.; NETTO, J.; PEYRER, L.; BALDAN, L.; NOQUEIRA JUNIOR, M.; SILVA, P.; METRI, R. Un método simple de estudiar la distribución espacial de *Ocypode quadrata* (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) en playas arenosas. In: **Anales do XI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, Valparaíso - Viña del Mar**. Anais... In: XI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar - COLACMAR. Valparaíso - Viña del Mar: Asociación Latinoamericana de Investigadores en Ciencias del Mar (ALICMAR), 2005.

BORZONE, C. A.; ROSA, L. C. da; GUILHERME, P. D. B.; VIEIRA, J. V. Monitoramento de populações de *Ocypode quadrata* (Crustacea: Decapoda). In: TURRA, A.; DENADAI, M. R. (Ed.). **Protocolos para o monitoramento de habitats bentônicos costeiros - Rede de Monitoramento de Habitat Bentônicos Costeiros - ReBentos**. São Paulo: Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 2015. p. 244–249.

BORZONE, C.; TAVARES, Y.; BARROS, F. Beach morphodynamics and distribution of *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778) on sandy beaches of southern Brazil. In: **Proceedings of the 9th International Echinoderm Conference, Rotterdam**. Anais... In: ECHINODERMS: SAN FRANCISCO. Rotterdam: A. A. Balkema, 1998.

BRANCO, J. O.; HILLESHEIM, J. C.; FRACASSO, H. A. A.; CHRISTOFFERSEN, M. L.; EVANGELISTA, C. L. Bioecology of the Ghost Crab *Ocypode quadrata* (Fabricius,

1787) (Crustacea: Brachyura) compared with other intertidal crabs in the Southwestern Atlantic. **Journal of Shellfish Research**, v. 29, n. 2, p. 503–512, 2010.

BRAZEIRO, A.; DEFEO, O. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 42, n. 4, p. 523–536, 1996.

BROOK, S.; GRANT, A.; BELL, D. Can land crabs be used as a rapid ecosystem evaluation tool? A test using distribution and abundance of several genera from the Seychelles. **Acta Oecologica**, v. 35, n. 5, p. 711–719, 2009.

BROWN, J. H. On the relationship between abundance and distribution of species. **The American Naturalist**, v. 124, n. 2, p. 255–279, 1984.

BRYSON, M.; JOHNSON-ROBERSON, M.; MURPHY, R. J.; BONGIORNO, D. Kite aerial photography for low-cost, ultra-high spatial resolution multi-spectral mapping of intertidal landscapes. **PLoS ONE**, v. 8, n. 9, p. e73550, 2013.

BURGGREN, W. W.; MCMAHON, B. R. (ed.). **Biology of the land crabs**. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.

CALLIARI, L. J.; TOLDO, E. E. Ocean beaches of Rio Grande do Sul. In: SHORT, A. D.; KLEIN, A. H. DA F. (Ed.). **Brazilian Beach Systems**. Cham: Springer International Publishing, 2016. 17p. 507–541.

CARDOSO, R. S.; DEFEO, O. Biogeographic patterns in life history traits of the pan-american sandy beach isopod *Excirrolana braziliensis*. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 61, n. 3, p. 559–568, 2004.

CARDOSO, R.; VELOSO, V. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. **Marine Biology**, v. 142, n. 1, p. 153–162, 2003.

CASSINI, M. H. **Distribution ecology**. New York, NY: Springer New York, 2013.

CELENTANO, E.; DEFEO, O. Effects of climate on the mole crab *Emerita brasiliensis* on a dissipative beach in Uruguay. **Marine Ecology Progress Series**, v. 552, p. 211–222, 2016.

CHARNOV, E. L.; GISLASON, H.; POPE, J. G. Evolutionary assembly rules for fish life histories: natural mortality in fish life-history evolution. **Fish and Fisheries**, v. 14, n. 2, p. 213–224, 2013.

CIRANO, M.; LESSA, G. C. Oceanographic characteristics of Baía de Todos os Santos, Brazil. **Revista Brasileira de Geofísica**, v. 25, n. 4, p. 363–387, 2007.

CLUM, N. Ghost crab burrow construction, placement, and longevity. In: **10th Symposium of the Natural History of the Bahamas, Abstracts and Program**, San Salvador: Gerace Research Center. Anais... In: 10TH SYMPOSIUM OF THE

NATURAL HISTORY OF THE BAHAMAS. San Salvador: Gerace Research Center: 2005.

COHEN, J. **Statistical power analysis for the behavioral sciences**. 2nd ed. Hillsdale, N.J: L. Erlbaum Associates, 1988.

COLOMBINI, I.; CHELAZZI, L. Influence of marine allochthonous input on sandy beach communities. **Oceanography and Marine Biology: an annual review**, v. 41, p. 115–159, 2003.

CORBIN, A. **O território do vazio: a praia e o imaginário ocidental**. São Paulo: Companhia das Letras, 1989.

CORRÊA, M.; ANDRADE, L.; COSTA, R.; CASTILHO, A.; BERTINI, G.; FRANSOZO, A. Vertical distribution by demographic groups of ghost crab *Ocypode quadrata* (Crustacea: Brachyura). **Biologia**, v. 69, n. 7, 2014.

COURCHAMP, F.; CLUTTON-BROCK, T.; GRENFELL, B. Multipack dynamics and the allee effect in the african wild dog, *Lycaon pictus*. **Animal Conservation**, v. 3, n. 4, p. 277–285, 2000.

DAHL, E. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. **Oikos**, v. 4, n. 1, p. 1, 1952.

DARWIN, C. **On the origin of species**. London: John Murray, 1859.

DAVENPORT, J.; DAVENPORT, J. L. The impact of tourism and personal leisure transport on coastal environments: A review. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 67, n. 1–2, p. 280–292, 2006.

DE FRENNE, P.; GRAAE, B. J.; RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F.; KOLB, A.; CHABRERIE, O.; DECOCQ, G.; DE KORT, H.; DE SCHRIJVER, A.; DIEKMANN, M.; ERIKSSON, O.; GRUWEZ, R.; HERMY, M.; LENOIR, J.; PLUE, J.; COOMES, D. A.; VERHEYEN, K. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 784–795, 2013.

DEFEO, O.; CARDOSO, R. Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in atlantic sandy beaches of South America. **Marine Ecology Progress Series**, v. 239, p. 169–179, 2002.

DEFEO, O.; MCLACHLAN, A. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: A Multi-scale analysis. **Marine Ecology Progress Series**, v. 295, p. 1–20, 2005.

DEFEO, O.; MCLACHLAN, A. Coupling between macrofauna community structure and beach type: A deconstructive meta-analysis. **Marine Ecology Progress Series**, v. 433, p. 29–41, 2011.

DEFEO, O.; MCLACHLAN, A. Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. **Geomorphology**, v. 199, p. 106–114, 2013.

DEFEO, O.; MCLACHLAN, A.; SCHOEMAN, D. S.; SCHLACHER, T. A.; DUGAN, J.; JONES, A.; LASTRA, M.; SCAPINI, F. Threats to sandy beach ecosystems: A review. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 81, n. 1, p. 1–12, 2009.

DEFEO, O.; RUEDA, M. Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. **Marine Biology**, v. 140, n. 6, p. 1215–1225, 2002.

DIAZ, H.; COSTLOW, J. D. Larval development of *Ocypode quadrata* (Brachyura: Crustacea) under laboratory conditions. **Marine Biology**, v. 15, n. 2, p. 120–131, 1972.

DOMINGUEZ, J. M. L.; BITTENCOURT, A. C. da S. P.; NASCIMENTO, L. do; SANTOS, A. N. Beaches in the State of Bahia: The Importance of Geologic Setting. In: SHORT, A. D.; KLEIN, A. H. DA F. (Ed.). **Brazilian Beach Systems**. Cham: Springer International Publishing, 2016a. 17p. 307–332.

DOMINGUEZ, J. M. L.; BITTENCOURT, A. C. da S. P.; SANTOS, A. N.; DO NASCIMENTO, L. The Sandy Beaches of the States of Sergipe-Alagoas. In: SHORT, A. D.; KLEIN, A. H. DA F. (Ed.). **Brazilian Beach Systems**. Cham: Springer International Publishing, 2016b. 17p. 281–305.

DUGAN, J. E.; HUBBARD, D. M. Loss of coastal strand habitat in southern California: the role of beach grooming. **Estuaries and Coasts**, v. 33, n. 1, p. 67–77, 2010.

DUGAN, J. E.; HUBBARD, D. M.; MCCRARY, M. D.; PIERSON, M. O. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of Southern California. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 58, p. 25–40, 2003.

DUGAN, J. E.; HUBBARD, D. M.; WENNER, A. M. Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California Coast: Relationships to environmental variables. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 181, n. 2, p. 255–278, 1994.

ELEFThERIOU, A. (ed.). **Methods for the study of marine benthos**. 4th ed. Chichester, West Sussex, UK: Wiley-Blackwell, 2013.

EVANS, K. L.; WARREN, P. H.; GASTON, K. J. Species–energy relationships at the macroecological scale: A review of the mechanisms. **Biological Reviews**, v. 80, n. 1, p. 1–25, 2005.

FIORI, S.; DEFEO, O. Biogeographic patterns in life-history traits of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in sandy beaches of South America. **Journal of Coastal Research**, v. 224, p. 872–880, 2006.

FISHER, J. B.; TEVESZ, M. J. S. Within-habitat spatial patterns of *Ocypode quadrata* (Fabricius) (Decapoda Brachyura). **Crustaceana**, n. 5, p. 31–36, 1979.

FOLK, R. L.; WARD, W. C. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. **Journal of Sedimentary Research**, v. 27, n. 1, 1957.

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M.; GREENWOOD, J. J. D.; GREGORY, R. D.; QUINN, R. M.; LAWTON, J. H. Abundance-occupancy relationships. **Journal of Applied Ecology**, v. 37, n. s1, p. 39–59, 2000.

GIANUCA, N. M. A preliminary account of the ecology of sandy beaches in southern Brazil. In: MCLACHLAN, A.; ERASMUS, T. (Ed.) **Sandy Beaches as Ecosystems**. The Hague, W. Junk Publishers. p.413-420, 1983.

GIBBS, R. J.; MATTHEWS, M. D.; LINK, D. A. The relationship between sphere size and settling velocity. **SEPM Journal of Sedimentary Research**, v. 41, n. 1, p. 7–18, 1971.

GILBERT, E. R.; CAMARGO, M. G. de; SANDRINI-NETO, L. Rysgran: grain size analysis, textural classifications and distribution of unconsolidated sediments. **R Manual**, 2014.

GILLIS, J. R. **The human shore: seacoasts in history**. Chicago: University of Chicago Press, 2012.

GINGRAS, S. **How to live at the beach**. Harvey Cedars, NJ: Down the Shore Publishing, 2001.

GIRÃO, M. M. L. **Variação espaço-temporal de *Ocypode quadrata* sob a influência de um gradiente antrópico na praia do cassino, Rio Grande do Sul - Brasil**. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 2009.

GRAF, L. B.; MEYER, A.; PEGORINI, F.; CHEREM, M. F.; OLIVEIRA, E. Avaliação histológica do ciclo reprodutivo de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) no litoral do Paraná, Brasil. **Revista Universidade Positivo Biologia & Saúde**, v. 1, n. 2, p. 38–44, 2008.

GROLEMUND, G.; WICKHAM, H. Dates and times made easy with lubridate. **Journal of Statistical Software**, v. 40, n. 3, p. 1–25, 2011.

GUILHERME, P. D. B. **Influência das fisiografias praias e suas alterações na distribuição e abundância do caranguejo *Ocypode quadrata* em praias de Pontal do Paraná-Paraná-Brasil**. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil, 2013.

GUILHERME, P. D. B.; BORZONE, C. A.; BUENO, M. D. L.; LAMOUR, M. R. Análise granulométrica de sedimentos arenosos de praias através de imagens digitais. Descrição de um protocolo de mensuração de partículas no software ImageJ - Fiji. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology**, v. 19, n. 2, 2015.

HAFEMANN, D. R.; HUBBARD, J. I. On the rapid running of ghost crabs (*Ocypode ceratophthalma*). **Journal of Experimental Zoology**, v. 170, n. 1, p. 25–31, 1969.

HALEY, S. R. Reproductive cycling in the ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). **Crustaceana**, v. 23, n. 1, p. 1–11, 1972.

HARALICK, R. M.; SHANMUGAM, K.; DINSTEN, I. Textural features for image classification. **IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics**, v. 3, n. 6, p. 610–621, 1973.

HARPER, D. **Beach** «Online Etymology Dictionary. 2017. Disponível em: <<http://www.dictionary.com/browse/beach>>.

HARRIS, L.; NEL, R.; SCHOEMAN, D. S. Mapping beach morphodynamics remotely: A novel application tested on South African sandy shores. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 92, n. 1, p. 78–89, 2011.

HENNING, H.; KLAASSEN, F. Dekapode crustaceen auf der Isla de Salamanca (Atlantik-Küste, Kolumbien). **Mitteilungen aus dem Instituto Colombo-Alemán de Investigaciones Científicas “Punta de Betín”**, v. 7, p. 63–84, 1973.

HESP, P. Foredunes and blowouts: Initiation, geomorphology and dynamics. **Geomorphology**, v. 48, n. 1–3, p. 245–268, 2002.

HOBBS III, C. H.; LANDRY, C. B.; PERRY III, J. E. Assessing anthropogenic and natural impacts on ghost crabs (*Ocypode quadrata*) at Cape Hatteras National Seashore, North Carolina. **Journal of Coastal Research**, v. 24, n. 6, p. 1450–1458, 2008.

HÜBNER, L.; PENNING, S. C.; ZIMMER, M. Sex- and habitat-specific movement of an omnivorous semi-terrestrial crab controls habitat connectivity and subsidies: A multi-parameter approach. **Oecologia**, v. 178, n. 4, p. 999–1015, 2015.

HUGHES, D. A. Behavioural and ecological investigations of the crab *Ocypode ceratophthalmus* (Crustacea: Ocypodidae). **Journal of Zoology**, v. 150, n. 1, p. 129–143, 1966.

HUNT, H.; SCHEIBLING, R. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. **Marine Ecology Progress Series**, v. 155, p. 269–301, 1997.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (ed.). **Climate change 2014 – impacts, adaptation and vulnerability: regional aspects**. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.

JAMES, R. J.; FAIRWEATHER, P. G. Spatial variation of intertidal macrofauna on a sandy ocean beach in Australia. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 43, n. 1, p. 81–107, 1996.

JONES, D. A. Aspects of the ecology and behaviour of *Ocypode ceratophthalmus* (pallas) and *O. kuhlii* de Haan (Crustacea: Ocypodidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 8, n. 1, p. 31–43, 1972.

KLEIN, A. H. da F.; SHORT, A. D.; BONETTI, J. Santa Catarina Beach Systems. In: SHORT, A. D.; KLEIN, A. H. DA F. (Ed.). **Brazilian Beach Systems**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 465–506.

LALOË, A.-F. **The geography of the ocean: knowing the ocean as a space**. London and New York: Routledge, 2016.

LANA, P. C.; MARONE, E.; LOPES, R. M.; MACHADO, E. C. The Subtropical Estuarine Complex of Paranaguá Bay, Brazil. In: SEELIGER, U.; KJERFVE, B. (Ed.). **Coastal Marine Ecosystems of Latin America**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2001. p. 131–145.

LAUDIEN, J.; FLINT, N.; VAN DER BANK, F.; BREY, T. Genetic and morphological variation in four populations of the surf clam *Donax serra* (Röding) from Southern African sandy beaches. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, n. 7, p. 751–772, 2003.

LAWTON, J. H. Patterns in ecology. **Oikos**, v. 75, n. 2, p. 145–147, 1996.

LEBER, K. M. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. **Bulletin of Marine Science**, v. 32, n. 1, p. 86–98, 1982.

LIGHTER, F. J. **The social use of space: aspects of ecology, ethology and endocrinology in the ghost crabs *Ocypode ceratophthalmus* (pallas) and *Ocypode laevis* dana**. University of Hawaii, Michigan, 1977.

LUCREZI, S. Ghost crab populations respond to changing morphodynamic and habitat properties on sandy beaches. **Acta Oecologica**, v. 62, p. 18–31, 2015.

LUCREZI, S.; SAAYMAN, M.; VAN DER MERWE, P. Impact of off-road vehicles (ORVs) on ghost crabs of sandy beaches with traffic restrictions: A case study of Sodwana Bay, South Africa. **Environmental Management**, v. 53, n. 3, p. 520–533, 2014.

LUCREZI, S.; SCHLACHER, T. A. Impacts of off-road vehicles (ORVs) on burrow architecture of ghost crabs (Genus *Ocypode*) on Sandy Beaches. **Environmental Management**, v. 45, n. 6, p. 1352–1362, 2010.

LUCREZI, S.; SCHLACHER, T. A. The ecology of ghost crabs. In: HUGHES, R.; HUGHES, D.; SMITH, I. (Ed.). **Oceanography and Marine Biology**. London, UK: CRC Press, 2014. p. 201–256.

LUCREZI, S.; SCHLACHER, T. A.; ROBINSON, W. Can storms and shore armouring exert additive effects on sandy-beach habitats and biota? **Marine and Freshwater Research**, v. 61, n. 9, p. 951, 2010.

LUCREZI, S.; SCHLACHER, T. A.; WALKER, S. Monitoring human impacts on sandy shore ecosystems: A test of ghost crabs (*Ocypode spp.*) as biological indicators on an urban beach. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 152, n. 1–4, p. 413–424, 2009.

LUNDBERG, J.; MOBERG, F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. **Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 87–98, 2003.

MACCARONE, A. D.; MATHEWS, P. L. Changes in ghost crab (*Ocypode quadrata*) abundance and distribution at a Texas beach two years after hurricane Ike. **Texas Journal of Science**, v. 63, 2011.

MARCO, A.; GRAÇA, J.; GARCÍA-CERDÁ, R.; ABELLA, E.; FREITAS, R. Patterns and intensity of ghost crab predation on the nests of an important endangered loggerhead turtle population. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 468, p. 74–82, 2015.

MARONE, E.; CAMARGO, R. de. Marés meteorológicas no litoral do Estado do Paraná: o evento de 18 de agosto de 1993. **Nerítica**, v. 8, n. 1–2, p. 73–85, 1994.

MARONE, E.; JAMIYANAA, D. Tidal characteristics and a variable boundary numerical model for the M2 tide for the Estuarine Complex of the Bay of Paranaguá, PR, Brazil. **Nerítica**, v. 11, n. 1–2, p. 95–107, 1994.

MASSELINK, G.; SHORT, A. D. The Effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: A conceptual beach model. **Journal of Coastal Research**, v. 9, n. 3, p. 785–800, 1993.

MCDERMOTT, J. J. The distribution of *Ocypode quadrata*, atlantic ghost crab (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) megalopae, beyond the presumptive northern boundary of adult populations in the Northwest Atlantic. **Northeastern Naturalist**, v. 20, n. 4, p. 578–586, 2013.

MCLACHLAN, A. Behavioural adaptations of sandy beach organisms: An ecological perspective. In: CHELAZZI, G.; VANNINI, M. (Ed.). **Behavioral adaptation to intertidal life**. Boston, MA: Springer US, 1988. p. 449–475.

MCLACHLAN, A.; BROWN, A. C. **The ecology of sandy shores**. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier, 2006.

MELLO, C. de A. **Variação da distribuição e abundância do caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* (fabricius, 1787) em praias estuarinas da baía de Paranaguá, PR**. Universidade Federal do Paraná, Pontal do Paraná, 2006.

MENEZES, C.; PAISE, G.; LEVY, G.; OLIVEIRA, L. Distribuição espacial e profundidade de tocas de maria-farinha *Ocypode quadrata* (Crustacea: Decapoda) na Praia de Tucuruçá, Cananéia: **Prática da Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica**. Ilha do Cardoso, SP: Universidade de São Paulo, 2008.

MICHEL, J.-B.; SHEN, Y. K.; AIDEN, A. P.; VERES, A.; GRAY, M. K.; THE GOOGLE BOOKS TEAM; PICKETT, J. P.; HOIBERG, D.; CLANCY, D.; NORVIG, P.; ORWANT, J.; PINKER, S.; NOWAK, M. A.; AIDEN, E. L. Quantitative analysis of culture using millions of digitized books. **Science**, v. 331, n. 6014, p. 176–182, 2011.

MORRIS, E. Strand, **Beach** « The Word Detective. Disponível em: <http://www.word-detective.com/2007/12/strand-beach/>. Acesso em: 06/03/2017.

MOSS, D.; MCPHEE, D. P. The impacts of recreational four-wheel driving on the abundance of the ghost crab (*Ocypode cordimanus*) on a subtropical sandy beach in SE Queensland. **Coastal Management**, v. 34, n. 1, p. 133–140, 2006.

MÜEHE, D. O litoral brasileiro e sua compartimentação. **Geomorfologia do Brasil**, v. 2, p. 273–349, 1998.

NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; FRANSOZO, 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.

NEL, R.; CAMPBELL, E. E.; HARRIS, L.; HAUSER, L.; SCHOEMAN, D. S.; MCLACHLAN, A.; DU PREEZ, D. R.; BEZUIDENHOUT, K.; SCHLACHER, T. A. The status of sandy beach science: Past trends, progress, and possible futures. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 150, p. 1–10, 2014.

NEUWIRTH, E. Rcolorbrewer: colorbrewer palettes. [s.l.] **R Manual**, 2014.

NEVES, F. M.; BEMVENUTI, C. E. The ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) as a potential indicator of anthropic impact along the Rio Grande Do Sul coast, Brazil. **Biological Conservation**, v. 133, n. 4, p. 431–435, 2006.

NOBBS, M. Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca spp.*). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 284, n. 1–2, p. 41–50, 2003.

NORDSTROM, K. **Beaches and dunes of developed coasts**. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

NORIEGA, R.; SCHLACHER, T. A.; SMEUNINX, B. Reductions in ghost crab populations reflect urbanization of beaches and dunes. **Journal of Coastal Research**, v. 279, p. 123–131, 2012.

OCAÑA, F. A.; VEGA, A.; CÓRDOVA, E. A. Distribución espacial de *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) en ocho playas de la zona norte oriental de Cuba. **Revista de Biología Tropical**, v. 60, n. 3, 2012.

OLIVEIRA, C. A.; SOUZA, G. N.; SOARES-GOMES, A. Measuring burrows as a feasible non-destructive method for studying the population dynamics of ghost crabs. **Marine Biodiversity**, v. 46, n. 4, p. 809–817, 2016.

ORTEGA, L.; CASTILLA, J.; ESPINO, M.; YAMASHIRO, C.; DEFEO, O. Effects of fishing, market price, and climate on two south american clam species. **Marine Ecology Progress Series**, v. 469, p. 71–85, 2012.

ORTEGA, L.; CELENTANO, E.; DELGADO, E.; DEFEO, O. Climate change influences on abundance, individual size and body abnormalities in a sandy beach clam. **Marine Ecology Progress Series**, v. 545, p. 203–213, 2016.

PAPAGEORGIU, N.; ARVANITIDIS, C.; ELEFThERIOU, A. Multicausal environmental severity: A flexible framework for microtidal sandy beaches and the role of polychaetes as an indicator taxon. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 70, n. 4, p. 643–653, 2006.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, n. 5, p. 1633–1644, 2007.

PERRY, A. L.; LOW, P. J.; ELLIS, J. R.; REYNOLDS, J. D. Climate change and distribution shifts in marine fishes. **Science**, v. 308, n. 5730, p. 1912, 2005.

PILKEY, O. H. **The north carolina shore and its barrier islands: restless ribbons of sand**. Durham: Duke University Press, 1998.

PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D.; R CORE TEAM. *nlme*: linear and nonlinear mixed effects models. [s.l.] **R Manual**, 2017.

POMBO, M. **The atlantic ghost crab *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) as bioindicator of sandy beaches: assessment of the influence of environmental, behavioral and population factors**. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2015.

POMBO, M.; OLIVEIRA, A.; XAVIER, L.; SIEGLE, E.; TURRA, A. Natural drivers of distribution of ghost crabs *Ocypode quadrata* and the implications of estimates from burrows. **Marine Ecology Progress Series**, v. 565, p. 131–147, 2017.

POMBO, M.; TURRA, A. Issues to be considered in counting burrows as a measure of atlantic ghost crab populations, an important bioindicator of sandy beaches. **PLoS ONE**, v. 8, n. 12, p. e83792, 2013.

POWERS, L. W. A catalogue and bibliography to the crabs (Brachyura) of the Gulf of Mexico. **Contributions in Marine Science, Port Aransas Marine Lab.**, v. 20, 1977.

PULLIAM, H. R. Sources, sinks, and population regulation. **The American Naturalist**, v. 132, n. 5, p. 652–661, 1988.

QUIJÓN, P.; JARAMILLO, E.; CONTRERAS, H. Distribution and habitat structure of *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843, in sandy beaches of northern Chile. **Crustaceana**, v. 74, n. 1, p. 91–103, 2001.

QUINN, G. P.; KEOUGH, M. J. **Experimental design and data analysis for biologists**. New York: Cambridge University Press, 2002.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2016.

REVELL, D. L.; DUGAN, J. E.; HUBBARD, D. M. Physical and ecological responses of sandy beaches to the 1997–98 El Niño. **Journal of Coastal Research**, v. 274, p. 718–730, 2011.

REYES-MARTÍNEZ, M. J.; RUÍZ-DELGADO, M. C.; SÁNCHEZ-MOYANO, J. E.; GARCÍA-GARCÍA, F. J. Response of intertidal sandy-beach macrofauna to human trampling: an urban vs. natural beach system approach. **Marine Environmental Research**, v. 103, p. 36–45, 2015.

RIASCOS, J. M. V. Effects of El Niño-southern oscillation on the population dynamics of the tropical bivalve *Donax dentifer* from Málaga Bay, Colombian Pacific. **Marine Biology**, v. 148, n. 6, p. 1283–1293, 2006.

RIASCOS, J. M. V.; CARSTENSEN, D.; LAUDIEN, J.; ARNTZ, W.; OLIVA, M.; GÜNTNER, A.; HEILMAYER, O. Thriving and declining: climate variability shaping life-history and population persistence of *Mesodesma donacium* in the Humboldt Upwelling System. **Marine Ecology Progress Series**, v. 385, p. 151–163, 2009.

RILEY, H. T. **The comedies of plautus**. London: G. Bell and Sons, 1912. v. 2

ROBERTSON, J. R.; WILLIAM, P. J. Deposit-feeding by the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 56, n. 2–3, p. 165–177, 1981.

RODRIGUEZ, G. The intertidal estuarine communities of lake Maracaibo, Venezuela. **Bulletin of Marine Science**, v. 13, n. 2, p. 197–218, 1963.

ROSA, L. C. da; BORZONE, C. A. Spatial distribution of the *Ocypode quadrata* (Crustacea: Ocypodidae) along estuarine environments in the Paranaguá Bay Complex, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 3, p. 383–388, 2008.

ROSENZWEIG, M. L. **Species diversity in space and time**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

SAGARIN, R. D.; BARRY, J. P.; GILMAN, S. E.; BAXTER, C. H. Climate-related change in an intertidal community over short and long-time scales. **Ecological Monographs**, v. 69, n. 4, p. 465–490, 1999.

SAKAI, K.; TÜRKAY, M. Revision of the genus *Ocypode* with the description of a new genus, *Hoplocypode* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). **Memoirs of the Queensland Museum**, v. 56, n. 2, p. 665–794, 2013.

SALTON, F. G.; MORAIS, H.; CARAMORI, P. H.; BORROZZINO, E. Climatologia dos episódios de precipitação em três localidades no Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 31, n. 4, p. 626–638, 2016.

SAMPAIO, R. Ocupação das orlas das praias paranaenses pelo uso balneário. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, v. 13, 2006.

SCAPINI, F. Behaviour of mobile macrofauna is a key factor in beach ecology as response to rapid environmental changes. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 150, p. 36–44, 2014.

SCARABINO, V.; MAYTIA, S.; FAEDO, J. Zonación biocenológica de las playas arenosas del Depto. de Rocha (Uruguay), con especial referencia a la presencia de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Decapoda, Brachyura). **Boletín de la Comisión Nacional de Oceanología (Uruguay)**, v. 1, n. 1, p. 42–52, 1974.

SCHLACHER, T. A.; DUGAN, J.; SCHOEMAN, D. S.; LASTRA, M.; JONES, A.; SCAPINI, F.; MCLACHLAN, A.; DEFEO, O. Sandy beaches at the brink: sandy beach conservation crisis. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 5, p. 556–560, 2007.

SCHLACHER, T. A.; JAGER, R. de; NIELSEN, T. Vegetation and ghost crabs in coastal dunes as indicators of putative stressors from tourism. **Ecological Indicators**, v. 11, n. 2, p. 284–294, 2011.

SCHLACHER, T. A.; LUCREZI, S.; CONNOLLY, R. M.; PETERSON, C. H.; GILBY, B. L.; MASLO, B.; OLDS, A. D.; WALKER, S. J.; LEON, J. X.; HUIJBERS, C. M.; WESTON, M. A.; TURRA, A.; HYNDES, G. A.; HOLT, R. A.; SCHOEMAN, D. S. Human threats to sandy beaches: A meta-analysis of ghost crabs illustrates global anthropogenic impacts. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 169, p. 56–73, 2016a.

SCHLACHER, T. A.; LUCREZI, S.; PETERSON, C. H.; CONNOLLY, R. M.; OLDS, A. D.; ALTHAUS, F.; HYNDES, G. A.; MASLO, B.; GILBY, B. L.; LEON, J. X.; WESTON, M. A.; LASTRA, M.; WILLIAMS, A.; SCHOEMAN, D. S. Estimating animal populations and body sizes from burrows: Marine ecologists have their heads buried in the sand. **Journal of Sea Research**, v. 112, p. 55–64, 2016b.

SCHLACHER, T. A.; SCHOEMAN, D. S.; DUGAN, J.; LASTRA, M.; JONES, A.; SCAPINI, F.; MCLACHLAN, A. Sandy beach ecosystems: Key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. **Marine Ecology**, v. 29, n. s1, p. 70–90, 2008.

SCHLACHER, T. A.; STRYDOM, S.; CONNOLLY, R. M. Multiple scavengers respond rapidly to pulsed carrion resources at the land-ocean interface. **Acta Oecologica**, v. 48, p. 7–12, 2013.

SCHLACHER, T. A.; THOMPSON, L. Beach recreation impacts benthic invertebrates on ocean-exposed sandy shores. **Biological Conservation**, v. 147, n. 1, p. 123–132, 2012.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 671–675, 2012.

SCHOEMAN, D. S.; SCHLACHER, T. A.; DEFEO, O. Climate-change impacts on sandy-beach biota: Crossing a line in the sand. **Global Change Biology**, v. 20, n. 8, p. 2383–2392, 2014.

SCHOEMAN, D. S.; WHEELER, M.; WAIT, M. The relative accuracy of standard estimators for macrofaunal abundance and species richness derived from selected intertidal transect designs used to sample exposed sandy beaches. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 58, p. 5–16, 2003.

SEELIGER, U. Response of southern Brazilian coastal foredunes to natural and human-induced disturbance. **Journal of Coastal Research**, v. 35, p. 51–55, 2003.

SHORT, A. D. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 69, n. 4, p. 589–604, 1996.

SILVA, W.; CALADO, T. Number of ghost crab burrows does not correspond to population size. **Open Life Sciences**, v. 8, n. 9, 2013.

SLATYER, R. A.; HIRST, M.; SEXTON, J. P. Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 1104–1114, 2013.

SOARES, A. G.; CALLAHAN, R. K.; RUYCK, A. M. C. D. Microevolution and phenotypic plasticity in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on high energy sandy beaches. **Journal of Molluscan Studies**, v. 64, n. 4, p. 407–421, 1998.

SOUZA, G. N. de; OLIVEIRA, C. A. G.; TARDEM, A. S.; SOARES-GOMES, A. Counting and measuring ghost crab burrows as a way to assess the environmental quality of beaches. **Ocean & Coastal Management**, v. 140, p. 1–10, 2017.

SOUZA, B. B. G. e. **Distribuição e abundância do caranguejo *Ocypode quadrata* (Crustacea, Ocypodidae) nas praias arenosas do extremo sul do Brasil.** Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 2013.

SOUZA, J.; LAVOIE, N.; BONIFÁCIO, P. H.; DA ROCHA, C. M. C. Distribuição de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) em praias arenosas do nordeste do Brasil. **Atlântica (Rio Grande)**, v. 30, n. 2, p. 139–145, 2008.

SPALDING, M. D.; FOX, H. E.; ALLEN, G. R.; DAVIDSON, N.; FERDAÑA, Z. A.; FINLAYSON, M.; HALPERN, B. S.; JORGE, M. A.; LOMBANA, A.; LOURIE, S. A.; MARTIN, K. D.; MCMANUS, E.; MOLNAR, J.; RECCHIA, C. A.; ROBERTSON, J. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573, 2007.

STEINER, A. J.; LEATHERMAN, S. P. Recreational impacts on the distribution of ghost crabs *Ocypode quadrata* Fab. **Biological Conservation**, v. 20, n. 2, p. 111–122, 1981.

STELLING-WOOD, T. P.; CLARK, G. F.; POORE, A. G. B. Responses of ghost crabs to habitat modification of urban sandy beaches. **Marine Environmental Research**, v. 116, p. 32–40, 2016.

TANNER, W. F. The equilibrium beach. **Transactions, American Geophysical Union**, v. 39, n. 5, p. 889, 1958.

TURRA, A.; DENADAI, M. R. **Protocolos para o monitoramento de habitats bentônicos costeiros - Rede de monitoramento de habitat bentônicos costeiros - ReBentos**. São Paulo: Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 2015.

TURRA, A.; GONÇALVES, M. A. O.; DENADAI, M. R. Spatial distribution of the ghost crab *Ocypode quadrata* in low-energy tide-dominated sandy beaches. **Journal of Natural History**, v. 39, n. 23, p. 2163–2177, 2005.

UGOLINI, A.; UNGHERESE, G.; SOMIGLI, S.; GALANTI, G.; BARONI, D.; BORGHINI, F.; CIPRIANI, N.; NEBBIAI, M.; PASSAPONTI, M.; FOCARDI, S. The amphipod *Talitrus saltator* as a bioindicator of human trampling on sandy beaches. **Marine Environmental Research**, v. 65, n. 4, p. 349–357, 2008.

VALERO-PACHECO, E.; ALVAREZ, F.; ABARCA-ARENAS, L. G.; ESCOBAR, M. Population density and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode quadrata*, in Veracruz, Mexico. **Crustaceana**, v. 80, n. 3, p. 313–325, 2007.

VANHONI, F.; MENDONÇA, F. O clima do litoral do estado do Paraná. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 3, 2008.

VANNINI, M. Notes on the behaviour of *Ocypode ryderi* Kingsley (Crustacea, Brachyura). **Marine Behaviour and Physiology**, v. 7, n. 2, p. 171–183, 1980.

VELOSO, V. G.; NEVES, G.; LOZANO, M.; PEREZ-HURTADO, A.; GAGO, C. G.; HORTAS, F.; GARCIA GARCIA, F. Responses of talitrid amphipods to a gradient of recreational pressure caused by beach urbanization. **Marine Ecology**, v. 29, n. s1, p. 126–133, 2008.

VELOSO, V. G.; SALLORENZO, I. A.; FERREIRA, B. C. A.; SOUZA, G. N. de. *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Crustacea: Amphipoda) as an indicator of disturbance caused by urbanization of a beach ecosystem. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 58, n. 1, p. 13–21, 2010.

VIEIRA, J. V. **Efeitos dos distúrbios antrópicos associados ao uso recreativo na fauna de praias: Implicações para o manejo e conservação**. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015.

VIEIRA, J. V.; BORZONE, C. A.; LORENZI, L.; CARVALHO, F. G. de. Human impact on the benthic macrofauna of two beach environments with different morphodynamic characteristics in Southern Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 60, n. 2, p. 135–148, 2012.

WALLACE, A. R. **Tropical nature, and other essays**. New York: Macmillan and Company, 1878.

WARREN, J. H. The use of open burrows to estimate abundances of intertidal estuarine crabs. **Australian Journal of Ecology**, v. 15, n. 3, p. 277–280, 1990.

WEBB, J. E. Hydrodynamics, organisms and pollution of coastal sands. **Ocean and Shoreline Management**, v. 16, n. 1, p. 23–51, 1991.

WICKHAM, H. Reshaping data with the reshape Package. **Journal of Statistical Software**, v. 21, n. 12, p. 1–20, 2007.

WICKHAM, H. **Ggplot2: elegant graphics for data analysis**. New York: Springer-Verlag, 2009.

WICKHAM, H. The split-apply-combine strategy for data analysis. **Journal of Statistical Software**, v. 40, n. 1, p. 1–29, 2011.

WOLCOTT, T. G. Ecological rôle of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 31, n. 1, p. 67–82, 1978.

WOLCOTT, T. G. Uptake of interstitial water from soil: mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gecarcinid land crabs. **Physiological Zoology**, v. 57, n. 1, p. 161–184, 1984.

WOOD, S. N. **Generalized additive models: an introduction with R**. Boca Raton, FL: Chapman and Hall/CRC, 2006.

WOOD, S. N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society (B)**, v. 73, n. 1, p. 3–36, 2011.

WOODROFFE, C. D. **Coasts: form, process and evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.

WRIGHT, L.; SHORT, A. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: A synthesis. **Marine Geology**, v. 56, n. 1–4, p. 93–118, 1984.

YONG, A.; LIM, S. The potential of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) as a bioindicator of human disturbance on Singapore beaches. **Crustaceana**, v. 82, n. 12, p. 1579–1597, 2009.

Glossário

Médiolitoral – região da praia arenosa exposta ao ar apenas durante a maré baixa, submersa durante a maré alta.

Zona de detrito – faixa da praia arenosa onde diariamente forma-se acúmulos de material orgânico diverso trazidos pela maré alta.

Supralitoral – região da praia arenosa formada por areia seca, borrifada diariamente pelo *spray* marinho e que eventualmente pode ser inundada por marés extraordinárias.

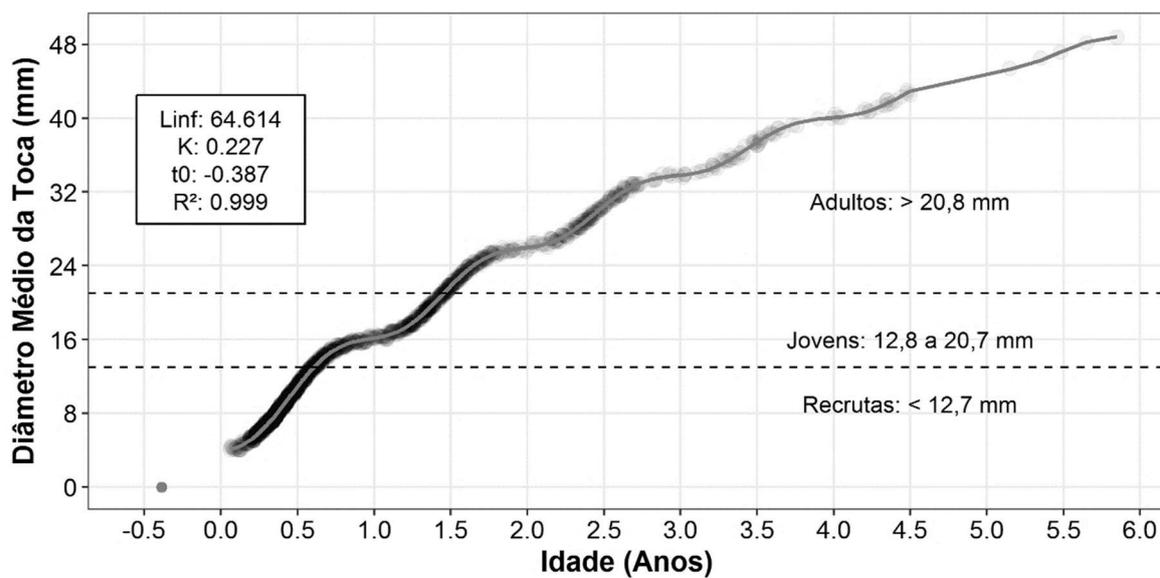
Duna Frontal Incipiente – região da praia arenosa de deposição de areia eólica associada com espécies vegetais pioneiras criando um ambiente de transição entre o supralitoral e a vegetação de restinga.

Duna Forntal Estabelecida – região da praia arenosa habitada por uma maior diversidade e concentração vegetal, formando complexos sistemas de raízes e serapilheira.

APÊNDICES E ANEXOS

Apêndice A - Modelo não-linear da curva de von Bertalanffy utilizando o diâmetro médio das tocas ativas

(Guilherme e Borzone, dados não publicados).



Apêndice B - Resumo das informações extraídas dos estudos ecológicos com o gênero *Ocypode*.

Autor	Espécie	Objetivo	Desenho	Direção	Disposição	Tamanho m ²	Área	Tipo toca	Replicação Espacial	Replicação Temporal	Latitude	Longitude	Horário	Maré
Aheto et al., 2011	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Aleatório	1	Praia	Tocas	3	8	5,101878	-1,25443	Manhã	Maré baixa
Alberto & Fontoura, 1999	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	25	Praia	Tocas	4	12	-30,2458	-50,179	-	-
Araujo et al., 2011	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Concatenado	10	Praia	Tocas ativas	2	3	-20,3167	-40,2667	Manhã	Maré baixa sizígia
Barros, 2001	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Paralelo	Concatenado	1	Praia	Tocas	2	5	-32,2563	152,5396	Manhã	-
Blankensteyn, 2006	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Transecção	Paralelo	Concatenado	1	Praia	Tocas	60	2	-27,4166	-48,3833	Manhã	-
Branco et al., 2010	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	1	Praia e duna	Tocas	7	12	-26,9167	-48,6167	Manhã	-
Brown, 2009	<i>Ocypode quadrata</i>	Predação	Transecção	Perpendicular	Aleatório	2	Praia	Tocas	4	14	28,62983	-80,6048	-	-
Chakrabarti, 1981	<i>Ocypode ceratophthalmus</i>	Distribuição	Bloco	Não esp.	-	9	Praia e duna	Tocas abertas	1	1	19,23557	84,90328	-	-
Corte et al., 2008	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Regular	50	Praia	Tocas	2	1	-25,05	-47,8833	-	-
Dixon et al., 2015	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Grade	Perpendicular	-	1	Praia	Tocas ativas e inativas	1	5	27,40922	-97,2825	-	-
Eshky, 1985	<i>Ocypode saratan</i>	Distribuição	Grade	Paralelo	-	1	Praia e duna	Tocas	1	12	20,59022	38,7089	-	-
Ewa-Oboho, 1993	<i>Ocypode cursor</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Regular	40	Praia	Tocas	1	1	4,325996	7,265415	-	Maré baixa
Fisher & Tevesz, 1979	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Grade	Perpendicular	-	1	Praia	Tocas ativas	10	1	36,88935	-75,9816	-	-
Guilherme, 2013	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	1	Praia e duna	Tocas ativas e inativas	9	2	-25,5761	-48,3459	Manhã	Maré baixa sizígia e quadratura
Hereward & Sluka, 2014	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Regular	10	Praia e duna	Tocas	5	2	-3,26546	40,14544	Manhã	Maré baixa
Hillesheim, 2005	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	1	Praia e duna	Tocas	7	12	-26,9167	-48,6167	Manhã	-
Hobbs III et al., 2008	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Regular	5	Praia	Tocas ativas e inativas	3	8	35,83013	-75,5375	-	-
Jonah et al., 2015a	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Regular	1	Praia	Tocas ativas	3	1	5,138717	-1,19185	Manhã	Maré baixa
Jonah et al., 2015b	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Regular	1	Praia	Tocas ativas	3	1	5,172444	-1,42497	Manhã	-
Jones, 1972	<i>Ocypode spp.</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	10	Praia	Tocas ativas e inativas	1	1	-3,02	40,22	Manhã	Maré baixa sizígia e quadratura

Autor	Espécie	Objetivo	Desenho	Direção	Disposição	Tamanho m ²	Área	Tipo toca	Replicação Espacial	Replicação Temporal	Latitude	Longitude	Horário	Maré
Aheto et al., 2011	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Aleatório	1	Praia	Tocas	3	8	5,101878	-1,25443	Manhã	Maré baixa
Lim & Yong, 2015	<i>Ocypode ceratophthalmus</i>	Impacto	Bloco	Não esp.	-	100	Praia	Tocas	1	6	1,291107	103,9181	Manhã	Maré baixa sизígia
Lucrezi, 2015	<i>Ocypode spp.</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	25	Praia	Tocas ativas	4	4	-30,8597	30,37389	Manhã	Mesma Maré
Lucrezi & Schlacher, 2010	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Concatenado	9	Praia	Tocas	2	5	-26,391	153,136	Manhã	Maré baixa
Lucrezi et al., 2014	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Concatenado	25	Praia	Tocas ativas	5	7	-27,4292	32,74028	Manhã	-
Lucrezi et al., 2009	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Concatenado	30	Praia	Tocas ativas	8	15	-26,6612	153,1205	Manhã	Maré baixa sизígia e quadratura
Maccarone & Mathews, 2011	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia	Tocas ativas	15	2	29,4548	-94,5747	-	-
Magalhães et al., 2009	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Transecção	Paralelo	Aleatório	1	Praia e duna	Tocas	60	3	-12,9727	-38,3856	-	-
Maia, 2012	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Regular	1	Praia e duna	Tocas	73	1	-24,3826	-47,0164	-	-
Maia-Carneiro et al., 2014	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Regular	3,14	Praia	Tocas abertas	10	1	-23,122	-44,1397	-	-
McTigue, 1989	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia e duna	Tocas	1	2	31,40134	-81,2433	Manhã e noite	Maré baixa sизígia
Menezes et al., 2008	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia	Tocas	1	1	-25,05	-47,8833	-	-
Morrow et al., 2014	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia	Tocas	3	3	28,0582	-82,8472	-	-
Moss & McPhee, 2006	<i>Ocypode cordimana</i>	Impacto	Bloco	Paralelo	-	50	Praia	Tocas ativas	1	20	-27,5557	153,5117	Manhã	-
Neves & Bemvenuti, 2006	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Aleatório	1	Praia	Tocas	12	5	-30,0061	-50,1189	-	-
Noriega et al., 2012	<i>Ocypode cordimana</i>	Impacto	Transecção	Paralelo	Regular	15	Praia	Tocas abertas	8	8	-28,0644	153,4436	Manhã	Mesma Maré
Ocaña et al., 2012	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Regular	2	Praia	Tocas ativas	3	8	21,12139	-75,8394	Manhã	-
Oliveira et al., 2016	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia e duna	Tocas ativas	3	24	-22,95	-43,0667	Manhã	Maré baixa sизígia
Perez & Vianna, 2007	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	1	Praia	Tocas	30	1	-25,0867	-47,8948	-	-
Peterson et al., 2013	<i>Ocypode quadrata</i>	Predação	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia e duna	Tocas ativas	4	1	34,56513	-77,2656	Manhã	Maré baixa sизígia
Pombo, 2015	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	4	Praia e duna	Tocas	3	11	-23,8227	-45,3985	-	-

Autor	Espécie	Objetivo	Desenho	Direção	Disposição	Tamanho m ²	Área	Tipo toca	Replicação Espacial	Replicação Temporal	Latitude	Longitude	Horário	Maré
Aheto et al., 2011	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Aleatório	1	Praia	Tocas	3	8	5,101878	-1,25443	Manhã	Maré baixa
Pombo & Turra, 2013	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	4	Praia e duna	Tocas ativas e inativas	3	1	-23,8227	-45,3985	-	-
Quijón et al., 2001	<i>Ocypode gaudichaudii</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	4	Praia	Tocas	4	3	-21,3	-70,1167	-	Maré baixa sizígia
Rodrigues et al., 2016	<i>Ocypode cursor</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	4	Praia	Tocas	5	1	16,1	-22,8	Manhã	Maré baixa sizígia
Rosa & Borzone, 2008	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Concatenado	1	Praia	Tocas	10	2	-25,4788	-48,3989	-	Maré baixa sizígia
Scarabino et al., 1974	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	0,25	Praia	Tocas	7	2	-34,6262	-54,1316	-	-
Schlacher et al., 2007	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Concatenado	30	Praia	Tocas ativas	7	3	-27,5822	153,5372	-	Maré baixa sizígia
Schlacher et al., 2011	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Regular	2	Praia e duna	Tocas	5	1	-27,412	153,4926	-	-
Schober & Christy, 1993	<i>Ocypode gaudichaudii</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	50	Praia	Tocas ativas e inativas	3	12	8,908762	-79,5272	-	Maré baixa sizígia
Schuchman & Warburg, 1978	<i>Ocypode cursor</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	125	Praia	Tocas ativas e inativas	10	9	32,78045	34,93341	-	-
Sicsu et al., 2011	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Bloco	Paralelo	-	600	Praia	Tocas	1	1	-24,2922	-47,0083	-	-
Silva & Calado, 2011	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Bloco	Paralelo	-	600	Praia	Tocas	1	2	-9,70711	-35,7654	Manhã	-
Souza et al., 2011	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Concatenado	1	Praia	Tocas ativas	30	1	-8,75833	-35,1	-	-
Stelling-Wood et al., 2016	<i>Ocypode cordimana</i>	Impacto	Transecção	Paralelo	Aleatório	5	Praia	Tocas ativas	10	3	-33,8277	151,2882	-	-
Tureli et al., 2009	<i>Ocypode cursor</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Concatenado	1	Praia	Tocas	20	20	36,76667	35,78333	-	-
Tureli et al., 2014	<i>Ocypode cursor</i>	Distribuição	Bloco	Perpendicular	-	150	Praia	Tocas	1	30	36,67021	35,97769	-	-
Turra et al., 2005	<i>Ocypode quadrata</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Concatenado	1	Praia	Tocas ativas	5	1	-23,8227	-45,3985	-	Maré baixa quadratura
Valero-Pacheco et al., 2007	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Regular	9	Praia	Tocas	16	6	18,65056	-95,1006	-	-
West & Schoen, 1999	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Bloco	Paralelo	-	100	Praia e duna	Tocas ativas	4	3	31,40134	-81,2433	Manhã	-
Wong et al., 2012	<i>Ocypode mortoni</i>	Distribuição	Transecção	Paralelo	Concatenado	30	Praia	Tocas	1	1	22,20218	114,1981	-	-
Yong & Lim, 2009	<i>Ocypode ceratophthalmus</i>	Impacto	Bloco	Perpendicular	-	Inf	Praia	Tocas	1	9	1,29405	103,9145	-	-

Autor	Espécie	Objetivo	Desenho	Direção	Disposição	Tamanho m²	Área	Tipo toca	Replicação Espacial	Replicação Temporal	Latitude	Longitude	Horário	Maré
Aheto et al., 2011	<i>Ocypode spp.</i>	Impacto	Transecção	Perpendicular	Aleatório	1	Praia	Tocas	3	8	5,101878	-1,25443	Manhã	Maré baixa
Zimmer et al., 2003	<i>Ocypode quadrata</i>	Distribuição	Transecção	Perpendicular	Concatenado	2	Praia	Tocas ativas	20	12	-29,349	-49,6851	-	-

Apêndice C - Referências dos estudos analisados.

- AHETO, D.W., ASARE, C., MENSAH, E., AGGREY-FYNN, J., 2011. Rapid assessment of anthropogenic impacts of exposed sandy beaches in Ghana using ghost crabs (*Ocypode* spp.) as ecological indicators. **Momona Ethiopian Journal of Science** 3 (2).
- ALBERTO, R., FONTOURA, N., 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia** 59, 95–108.
- ARAUJO, C.C.V., DE MELO ROSA, D., FERNANDES, J.M., 2011. Densidade e distribuição espacial do caranguejo *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Ocypodidae) em três praias arenosas do Espírito Santo, Brasil. **Biotemas** 21, 73–80.
- BARROS, F., 2001. Ghost crabs as a tool for rapid assessment of human impacts on exposed sandy beaches. **Biological Conservation** 97, 399–404.
- BLANKENSTEYN, A., 2006. O uso do caranguejo maria-farinha *Ocypode quadrata* (Fabricius) (Crustacea, Ocypodidae) como indicador de impactos antropogênicos em praias arenosas da Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 23, 870–876.
- BRANCO, J.O., HILLESHEIM, J.C., FRACASSO, H.A.A., CHRISTOFFERSEN, M.L., EVANGELISTA, C.L., 2010. Bioecology of the Ghost Crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea: Brachyura) Compared with Other Intertidal Crabs in the Southwestern Atlantic. **Journal of Shellfish Research** 29, 503–512.
- BROWN, J.R., 2009. **Factors affecting predation of marine turtle eggs by raccoons and ghost crabs on canaveral national seashore, FI** (Dissertação de Mestrado). University of Central Florida Orlando, Florida, Spring Term.
- CHAKRABARTI, A., 1981. Burrow patterns of *Ocypode ceratophthalma* (Pallas) and their environmental significance. **Journal of Paleontology** 55, 431–441.
- CORTE, G.N., GONÇALVES, A.Z., DE PAIVA SILVA, D., STUART, J., MUNARI, L., 2008. Distribuição da maria-farinha *Ocypode quadrata* (Crustacea, Decapoda) na região entremarés (Relatório acadêmico), **Prática da Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica**. Universidade de São Paulo, Ilha do Cardoso, SP.
- DIXON, R.W., PETERS, S.L., TOWNSEND, C.G., 2015. Burrowing preferences of Atlantic ghost crab, *Ocypode quadrata*, in relation to sand compaction in Padre Island National Seashore, Texas. **Physical Geography** 36, 188–201.
- ESHKY, A.A., 1985. **Aspects of the ecology, behaviour and physiology of the ghost crab *Ocypode saratan* (Forskål)** (Tese de Doutorado). University of Glasgow, Glasgow.

- EWA-OBOHO, I.O., 1993. Substratum preference of the tropical estuarine crabs, *Uca tangeri* Eydoux (Ocypodidae) and *Ocypode cursor* Linne (Ocypodidae). **Hydrobiologia** 271, 119–127.
- FISHER, J.B., TEVESZ, M.J., 1979. Within-habitat spatial patterns of *Ocypode quadrata* (Fabricius) (DECAPODA BRACHYURA). **Crustaceana** 5, 31–36.
- GUILHERME, P.D.B., 2013. **Influência das fisiografias praias e suas alterações na distribuição e abundância do caranguejo *Ocypode quadrata* em praias de Pontal do Paraná – Paraná - Brasil** (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- HEREWARD, H.F.R., SLUKA, R.D., 2014. Testing ghost crab density as a useful indicator of human impacts on exposed sandy beaches. (Relatório acadêmico No. 29), **A Rocha Kenya Occasional Research Report**. Rocha Kenya, Kenya, Watamu.
- HILLESHEIM, J.C., 2005. **Bioecologia do caranguejo maria-farinha *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787), na região da Praia Brava, Itajaí, SC, Brasil**. Trabalho de conclusão de curso, Universidade do Vale do Itajaí, SC.
- HOBBS III, C.H., LANDRY, C.B., PERRY III, J.E., 2008. Assessing anthropogenic and natural impacts on ghost crabs (*Ocypode quadrata*) at Cape Hatteras National Seashore, North Carolina. **Journal of Coastal Research** 24 (6), 1450-1458.
- JONAH, F., AGBO, N., AGBETI, W., ADJEI-BOATENG, D., SHIMBA, M., 2015a. The ecological effects of beach sand mining in Ghana using ghost crabs (*Ocypode* species) as biological indicators. **Ocean & Coastal Management** 112, 18–24.
- JONAH, F., AHETO, D., ADJEI-BOATENG, D., AGBO, N., BOATENG, I., SHIMBA, M., 2015b. Human use and modification of beaches and dunes are linked to ghost crab (*Ocypode* spp) population decline in Ghana. **Regional Studies in Marine Science** 2, 87–94.
- JONES, D., 1972. Aspects of the ecology and behaviour of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas) and *O. Kuhlii* de Haan (Crustacea: Ocypodidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 8, 31–43.
- LIM, S.S., YONG, A.Y.P., 2015. Rapid population recovery of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) after an oil spill in Singapore. **Crustaceana** 82 (12), 1579 - 1597
- LUCREZI, S., 2015. Ghost crab populations respond to changing morphodynamic and habitat properties on sandy beaches. **Acta Oecologica** 62, 18–31.
- LUCREZI, S., SAAYMAN, M., van der MERWE, P., 2014. Impact of Off-road Vehicles (ORVs) on Ghost Crabs of Sandy Beaches with Traffic Restrictions: A Case Study of Sodwana Bay, South Africa. **Environmental Management** 53, 520–533.

- LUCREZI, S., SCHLACHER, T.A., 2010. Impacts of Off-Road Vehicles (ORVs) on Burrow Architecture of Ghost Crabs (Genus *Ocypode*) on Sandy Beaches. **Environmental Management** 45, 1352–1362.
- LUCREZI, S., SCHLACHER, T.A., WALKER, S., 2009. Monitoring human impacts on sandy shore ecosystems: a test of ghost crabs (*Ocypode* spp.) as biological indicators on an urban beach. **Environmental Monitoring and Assessment** 152, 413-424.
- MACCARONE, A.D., MATHEWS, P.L., 2011. Changes in Ghost Crab (*Ocypode quadrata*) abundance and distribution at a Texas beach two years after hurricane Ike. **Texas Journal of Science** 63.
- MAGALHÃES, W.F., LIMA, J.B., BARROS, F., DOMINGUEZ, J.M.L., 2009. Is *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) a useful tool for exposed sandy beaches management in Bahia State (Northeast Brazil)? **Brazilian Journal of Oceanography** 57, 149-152.
- MAIA, K., 2012. Caranguejos maria-farinha *Ocypode quadrata* (Crustacea: Brachyura) constroem suas tocas preferencialmente em substratos com cobertura vegetal? (Relatório acadêmico), **Prática da Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica**. Universidade de São Paulo, Juréia - Itatins. 4p.
- MAIA-CARNEIRO, T., DORIGO, T.A., ANDRADE, L.G., DAVID, P., GUTIÉRREZ-CÁRDENAS, A., ROCHA, C.F.D., 2014. Density and spatial distribution of *Ocypode quadrata* (Decapoda, Ocypodidae) in an insular environment in the state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoociências** 15, 91-96
- MCTIGUE, K., 1989. Size and Density Distribution of *Ocypode quadrata* (Fabricius) on Three Sandy Beach Zones of Sapelo Island (Relatório acadêmico), **Sapelo Island, Georgia reports from Zoology** 750. Universidade de Wisconsin, Sapelo Island, Georgia. 25p.
- MENEZES, C., PAISE, G., LEVY, G., OLIVEIRA, L., 2008. Distribuição espacial e profundidade de tocas de maria-farinha *Ocypode quadrata* (Crustacea: Decapoda) na Praia de Tucuruçá, Cananéia (Relatório acadêmico), **Prática da Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica**. Universidade de São Paulo, Ilha do Cardoso, SP. 3p.
- MORROW, K., BELL, S.S., TEWFIK, A., 2014. Variation in ghost crab trophic links on sandy beaches. **Marine Ecology Progress Series** 502, 197-206.
- MOSS, D., MCPHEE, D., 2006. The impacts of recreational four-wheel driving on the abundance of the ghost crab (*Ocypode cordimanus*) on a subtropical sandy beach in SE Queensland. **Coastal Management** 34, 133-140.
- NEVES, F.M., BEMVENUTI, C.E., 2006. The ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) as a potential indicator of anthropic impact along the Rio Grande do Sul coast, Brazil. **Biological Conservation** 133, 431-435.

- NORIEGA, R., SCHLACHER, T., SMEUNINX, B., 2012. Reductions in ghost crab populations reflect urbanization of beaches and dunes. **Journal of Coastal Research** 28, 123-131.
- OCAÑA, F.A., VEGA, A., CÓRDOVA, E.A., 2012. Distribución espacial de *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) en ocho playas de la zona norte oriental de Cuba. **Revista de Biología Tropical** 60, 1117-1186.
- OLIVEIRA, C.A., SOUZA, G.N., SOARES-GOMES, A., 2016. Measuring burrows as a feasible non-destructive method for studying the population dynamics of ghost crabs. **Marine Biodiversity** 46, 809-817.
- PEREZ, C., VIANNA, M., 2007. Distribuição espacial de tocas de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) em relação à altura da mare em uma praia da ilha do Cardoso (Cananeia, SP), in: **Anais Do VIII Congresso de Ecologia Do Brasil**. In: VIII Congresso de Ecologia do Brasil, IB/USP, Caxambu, Brasil, pp. 1-2.
- PETERSON, C.H., FEGLEY, S.R., VOSS, C.M., MARSCHHAUSER, S.R., VANDUSEN, B.M., 2013. Conservation implications of density-dependent predation by ghost crabs on hatchling sea turtles running the gauntlet to the sea. **Marine biology** 160, 629-640.
- POMBO, M., 2015. **The Atlantic Ghost Crab *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) as bioindicator of sandy beaches: assessment of the influence of environmental, behavioral and population factors** (Tese de Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- POMBO, M., TURRA, A., 2013. Issues to Be Considered in Counting Burrows as a Measure of Atlantic Ghost Crab Populations, an Important Bioindicator of Sandy Beaches. **PLoS ONE** 8, e83792.
- QUIJÓN, P., JARAMILLO, E., CONTRERAS, H., 2001. Distribution and habitat structure of *Ocypode gaudichaudii* H. Milne Edwards & Lucas, 1843, in sandy beaches of northern Chile. **Crustaceana** 74, 91-103.
- RODRIGUES, E., FREITAS, R., DELGADO, N. DE C., SOARES-GOMES, A., 2016. Distribution patterns of the ghost crab *Ocypode cursor* on sandy beaches of a tropical island in the Cabo Verde archipelago, Eastern Central Atlantic. **African Journal of Marine Science** 38, 181-188.
- ROSA, L.C. DA, BORZONE, C.A., 2008. Spatial distribution of the *Ocypode quadrata* (Crustacea: Ocypodidae) along estuarine environments in the Paranaguá Bay Complex, southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** 25, 383-388.
- SCARABINO, V., MAYTIA, S., FAEDO, J., 1974. Zonación biocenológica de las playas arenosas del Depto. de Rocha (Uruguay), con especial referencia a la presencia de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Decapoda, Brachyura). **Boletín de la Comisión Nacional de Oceanología** (Uruguay) 1, 42-52.
- SCHLACHER, T.A., DE JAGER, R., NIELSEN, T., 2011. Vegetation and ghost crabs in coastal dunes as indicators of putative stressors from tourism. **Ecological Indicators** 11, 284-294.

- SCHLACHER, T.A., THOMPSON, L., PRICE, S., 2007. Vehicles versus conservation of invertebrates on sandy beaches: mortalities inflicted by off-road vehicles on ghost crabs. **Marine Ecology** 28, 354-367.
- SCHOBBER, U.M., CHRISTY, J.H., 1993. Sand disposal of the painted ghost crab *Ocypode gaudichaudii* (Decapoda: Ocypodidae): A possible role in courtship. **Marine Biology** 116, 53-60.
- SCHUCHMAN, E., WARBURG, M.R., 1978. Dispersal, population structure and burrow shape of *Ocypode cursor*. **Marine Biology** 49, 255-263.
- SICSU, P., FRIGERI, E., MOUTINHO, M.F., BELO, R.M., 2011. Indivíduos maiores da maria-farinha *Ocypode quadrata* (Crustacea: Brachyura) possuem maiores territórios (Relatório acadêmico), **Prática da Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica**. Universidade de São Paulo, Juréia - Itatins.
- SILVA, W.T.A.F., CALADO, T.C.S., 2011. Spatial distribution of and anthropogenic impacts on ghost crab *Ocypode quadrata* (Crustacea: Ocypodidae) burrows in Maceió, Brazil. **Revista Nordestina de Zoologia** 5, 1-9.
- SOUZA, J., LAVOIE, N., BONIFÁCIO, P.H., DA ROCHA, C.M.C., 2011. Distribuição de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) em praias arenosas do nordeste do Brasil. **Atlântica** (Rio Grande) 30, 139-146.
- STELLING-WOOD, T.P., CLARK, G.F., POORE, A.G.B., 2016. Responses of ghost crabs to habitat modification of urban sandy beaches. **Marine Environmental Research** 116, 32-40.
- TURELI, C., DUYSAK, O., AKAMCA, E., KIYAGI, V., 2009. Spatial distribution and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode cursor* (L., 1758) in Yumurtalik Bay, North-Eastern Mediterranean-Turkey. **Journal of Animal and Veterinary Advances** 8, 165-171.
- TURELI, C., YEŞİLYURT, I.N., AKAMCA, E., ERDEM, U., 2014. Distribution and population density of the ghost crab, *Ocypode cursor* (Linnaeus, 1758) in Yumurtalik Beach, Turkey. **Asian Journal of Agriculture and Biology** 2, 59-66.
- TURRA, A., GONÇALVES, M.A.O., DENADAI, M.R., 2005. Spatial distribution of the ghost crab *Ocypode quadrata* in low-energy tide-dominated sandy beaches. **Journal of Natural History** 39, 2163-2177.
- VALERO-PACHECO, E., ALVAREZ, F., ABARCA-ARENAS, L.G., ESCOBAR, M., 2007. Population density and activity pattern of the ghost crab, *Ocypode quadrata*, in Veracruz, Mexico. **Crustaceana** 80, 313-325.
- WEST, J., SCHOEN, K., 1999. Size distribution and burrow spacing of ghost crabs (*Ocypode quadrata*) in different habitats on Sapelo Island (Relatório acadêmico), **Sapelo Island, Georgia reports from Zoology** 750. Universidade de Wisconsin, Sapelo Island, Georgia.
- WONG, K.J., SHIH, H.-T., CHAN, B.K., 2012. The ghost crab *Ocypode mortoni* George, 1982 (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae): redescription, distribution at

its type locality, and the phylogeny of East Asian Ocypode species. **Zootaxa** 3550, 71-87.

YONG, A.Y., LIM, S.S., 2009. The potential of *Ocypode ceratophthalmus* (Pallas, 1772) as a bioindicator of human disturbance on Singapore beaches. **Crustaceana** 82, 1579-1597.

ZIMMER, A.R., SILVEIRA, E.F., PÉRICO, E., 2003. Estrutura populacional de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (CRUSTACEA, DECAPODA, OCYPODIDAE), na praia de Itapeva, RS. **Revista de Iniciação Científica da ULBRA** 2, 45-55.