



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

ANNE KAROLLINE RIBEIRO COSTA

CONECTIVIDADE E ECOLOGIA DO ARATU-DA-PEDRA *Plagusia depressa*
(Fabricius, 1775) NO OCEANO ATLÂNTICO TROPICAL

Recife
2024

ANNE KAROLLINE RIBEIRO COSTA

**CONECTIVIDADE E ECOLOGIA DO ARATU-DA-PEDRA *Plagusia depressa*
(Fabricius, 1775) NO OCEANO ATLÂNTICO TROPICAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Oceanografia. **Área de concentração:** Oceanografia biológica.

Orientador: Prof. Dr. Ralf Schwamborn

Coorientadora: Dra. Simone Maria de Albuquerque Lira

Recife

2024

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Costa, Anne Karolline Ribeiro.

Conectividade e Ecologia do aratu-da-pedra *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) no Oceano Atlântico Tropical / Anne Karolline Ribeiro Costa. - Recife, 2024.

102f.: il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Tecnologia e Geociências, Programa de Pós-graduação em Oceanografia, 2024.

Orientação: Ralf Schwamborn.

Coorientação: Simone Maria de Albuquerque Lira.

1. Morfometria geométrica; 2. Hábitos alimentares; 3. Isótopos estáveis; 4. Áreas Marinhas Protegidas. I. Schwamborn, Ralf. II. Lira, Simone Maria de Albuquerque. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

CDD 551.46

ANNE KAROLLINE RIBEIRO COSTA

**CONECTIVIDADE E ECOLOGIA DO ARATU-DA-PEDRA *Plagusia depressa*
(Fabricius, 1775) NO OCEANO ATLÂNTICO TROPICAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Oceanografia. Área de concentração: Oceanografia biológica.

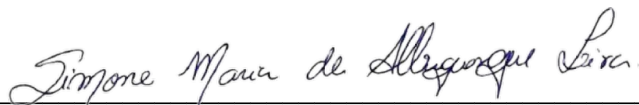
Aprovada em: 27/03/2024

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Ralf Schwamborn (Orientador)

Universidade Federal de Pernambuco



Dra. Simone Maria de Albuquerque Lira (Coorientadora)

Universidade Federal de Pernambuco

Documento assinado digitalmente
 **RENATA AKEMI SHINOZAKI MENDES**
Data: 29/08/2024 09:21:00-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dra. Renata Akemi Shinozaki Mendes (Examinadora Externa)

Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof^a. Dra. Ana Carla Asfora El-Deir (Examinadora Externa)

Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Patrício Alejandro Hernández Bové (Examinador Interno)

Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Pedro Augusto Mendes de Castro Melo (Examinador Interno)

Universidade Federal de Pernambuco

À Moana, pela parceria, por todos os sorrisos ao final de cada dia e por ser minha fonte de esperança e força em tempos em que eu acreditava que tudo iria ruir!

AGRADECIMENTOS

De todos os desafios que ao longo desses anos, os últimos cinco, foram, de longe, os mais difíceis de enfrentar. Retomar à vida acadêmica após alguns anos, durante a maternidade, em um renomado Programa de Pós-Graduação, para mim, foi um ato não só de persistência, como também resistência! Para além dos desafios, encarar nesse processo, um longo período de isolamento e calamidade pública mundial, onde medos e incertezas eram os sentimentos mais constantes, foi, sem dúvida, um ato de determinação ou uma grande dose de loucura, rsrs!! E por chegar aqui, eu só tenho a agradecer a uma gigante rede de apoio maravilhosa que foi essencial durante estes últimos anos.

Agradeço aos meus orientadores que aceitaram entrar nesta jornada tempestuosa comigo, mesmo sabendo que seria um grande desafio iniciar em uma área nova e sem muitos recursos para a execução do projeto. Obrigada ao professor Dr. Ralf Schwamborn por todo conhecimento e trocas científicas, pela paciência e confiança e pelo apoio profissional e emocional nos momentos mais complicados durante esses anos. Você é uma inspiração para todos nós!!

À minha maravilhosa coorientadora e amiga Dra. Simone Lira, pelo apoio incondicional e por partilhar comigo a vida com os “crabs”. Obrigada por estar presente em todas as etapas desta tese, compartilhando toda sua experiência e conhecimento oceanográfico e científico! Você é incrível!! Obrigada por estar presente, segurando minha mão e dividindo os perrengues e conquistas até aqui!

Agradeço desde já, aos professores membros que compõem minha banca de avaliação, pela disponibilidade e por todas as contribuições relevantes e muito importantes para o aperfeiçoamento deste trabalho!

Agradeço à professora Dra Adilma Cosentino apoio e disponibilidade nas análises de táxons de conteúdos estomacais e ao Professor Dr. Gilvan Yogui, pelo apoio em todo o processo de preparação das amostras para as análises isotópicas no capítulo de ecologia trófica.

À minha família paraense, pelo apoio quando nem eu mesma acreditava na realização deste sonho, de que um dia me tornaria Doutora. À minha saudosa e doce vó Maria Eudoxia (*in memoriam*) que sempre esteve na torcida e apoio nesse processo acadêmico ao longo dos últimos 15 anos, e hoje me guia no coração! Aos meus pais- avós, pelo amor e apoio incondicional em todos os momentos da minha vida! Amo muito vocês!! E aos meus pais, pelo amor e conselhos

valiosos ao longo desses anos de vida!! Em especial à minha mãe Hilda, que tem sido muito presente nesses últimos anos e sofreu e comemorou junto todas as etapas até aqui! Muito obrigada!!!

À família de coração pernambucana, amigos que estiveram presentes em todos os momentos ao longo desses últimos anos! À Simone e família, por todo amor e afeto a mim e Moana, por estar presente em nossa vida em todos os momentos especiais, pelos conselhos valiosos, pelas fofocas, pelos puxões de orelha e por nos dar um presente tão lindo, nossa querida Maya! Obrigada por existir, amiga!! Às minhas maravilhosas amigas de bairro, Laís e Fábria que estiveram juntinho da gente compartilhando momentos lindos, de descontração e ao meu lado em muitos perrengues também. Obrigada pelos milhares de socorros, principalmente na logística com Moana! Vocês são uma rede incrível de apoio!! Amo muito vocês!!

À família labzoo: Morg, Gabi, Cynthia, Richard, Mika, Nati, Kaio, Denise, Ítala pelo acolhimento, ensinamentos e muitos momentos de descontração, fofocas e desespero ao longo desses anos. Vocês tornaram esse período muito mais leve e feliz!

Agradeço às amigas Alê, Erika e Bel, pela partilha dos últimos meses e pelo lindo apoio nesse período com Moana! Gratidão demais!!

Agradeço ao meu ex-companheiro e amigo Neto pelo apoio nas coletas iniciais e apoio emocional com nossa filha Moana quando o esgotamento físico e mental era gigantesco.

Agradeço à secretaria e coordenação do PPGO pela ajuda não só a mim, mas a todos os alunos da pós-graduação. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de Doutorado durante os anos que seguiram esta etapa. Ao INCT AmbTropic (CNPq/CAPES/FAPESB) pelo suporte de material de laboratório que ajudaram no desenvolvimento da tese. Ao projeto TRIATLAS pelo suporte financeiro para as viagens de campo para a coleta dos dados biológicos.

Por fim, e mais importante, agradeço à minha parceirinha de vida, Moana, que esteve comigo em cada momento, sofrendo e comemorando toda essa montanha-russa. Obrigada pelo sorriso e paciência em muitos momentos em que eu não estava em paz! Obrigada por ser minha base e meu maior motivo para não desistir!!

RESUMO

O aratu-da-pedra *Plagusia depressa* é uma espécie amplamente distribuída no Oceano Atlântico tropical e com valor econômico em algumas regiões no Nordeste do Brasil, porém pouco conhecida na literatura. O presente trabalho investigou padrões de variações morfométricas populacionais da espécie e seu papel na estrutura trófica de ambientes marinhos costeiros e na ilha oceânica de Fernando de Noronha no Atlântico Tropical. Testamos hipóteses de plasticidade fenotípica, mudanças na composição alimentar e enriquecimento trófico em resposta a fatores ambientais, geográficos e biogeoquímicos. Os espécimes foram coletados entre 2019 e 2023 em ambientes distintos de acordo com seus objetivos: no primeiro, identificar diferenças morfométricas de *P. depressa* entre três populações costeiras: Baía de Suape – Pernambuco, Praia de Tamandaré – Pernambuco e Barra Grande – Ceará, e uma área insular: Arquipélago de Fernando de Noronha; No segundo, avaliou-se o padrão alimentar e a estrutura trófica da espécie em um ambiente costeiro (Praia de Tamandaré) e outro insular (Fernando de Noronha) através de análises de conteúdo estomacal e isotópicas de *P. depressa*, *E. gonagra* (espécie simpátrica utilizada para ecologia trófica) e seus potenciais itens alimentares (macroalgas marinhas). Foram utilizadas análises morfométricas linear e geométrica através de marcos anatômicos específicos nas carapaças, abdomens e quelípodas direito de machos e fêmeas dos aratus. Diferenças significativas foram observadas nas populações da região de Barra Grande em relação às demais áreas estudadas, como o alongamento das regiões da carapaça de machos e estreitamento abdominal, telson mais longo e quelas afinadas e alongadas das fêmeas nesta área, indicando a possível influência de uma barreira biogeográfica presente nesta área costeira, até então pouco considerada e aliada aos padrões de correntes oceânicas atuantes nesse ambiente. Em contraste, foi observado que fêmeas insulares apresentaram alargamento da carapaça como resposta à dessecação e maior exposição solar devido às características ambientais distintas desta área mais afastada do continente. Quelas direitas dos machos apresentaram diferenças significativas entre as áreas estudadas, indicando um impacto da captura de alimentos e da interação com outros organismos na sua plasticidade fenotípica. Os resultados do estudo de ecologia alimentar indicaram que a espécie apresenta hábitos preferencialmente herbívoros, com maior contribuição de algas na dieta de ambas as áreas. Fragmentos de origem animal também foram identificados, embora em menor frequência e fragmentos de microplásticos também foram detectados, indicando contaminação por resíduos de atividades antrópicas. Foi observado padrão de enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ em Fernando de Noronha nos grupos estudados com valores de enriquecimento de 2,8‰, 2,1‰ e 1‰ de $\delta^{15}\text{N}$.

para macroalgas e tecidos de *P. depressa* e *E. gonagra*, respectivamente evidenciando que nos sistemas biogeoquímicos, o ciclo de nitrogênio é distinto nos dois ambientes estudados. O enriquecimento entre consumidores (*P. depressa* e *E. gonagra*) e fontes alimentares (macroalgas) também foi observado através de $\delta^{15}\text{N}$ em *P. depressa* de 3‰ e 3,8‰ em Fernando de Noronha e Tamadaré, respectivamente e de 2,5‰ e 4,5‰ para *E. gonagra*. Estes resultados fornecem novas informações ecológicas e perspectivas para a espécie, com implicações importantes na biogeografia do Atlântico tropical e desenvolvimento de planos de gestão baseados em ecossistemas marinhos.

Palavras-chave: Áreas Marinhas Protegidas; Hábitos alimentares; Isótopos estáveis; Morfometria geométrica; Plagusiidæ; Poluição Marinha.

ABSTRACT

The present study investigated patterns of population morphometric variations of the stone crab, *Plagusia depressa*, and its role in the trophic structure of coastal marine environments and an oceanic island in the Western Tropical Atlantic through approaches using morphometric analysis tools, stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and stomach contents. We tested hypotheses of phenotypic plasticity, changes in dietary composition and trophic enrichment in response to environmental, geographic and biogeochemical factors. Individuals of *P. depressa* were collected between 2019 and 2023 for two distinct investigations: for the first objective, we sought to identify morphometric differences in *P. depressa* populations between coastal and island populations., individuals were sampled in three coastal environments and a Brazilian oceanic island region: Baía de Suape - Pernambuco (SB), Praia de Tamandaré - Pernambuco (TM), Barra Grande - Ceará (BG) and Fernando de Noronha Archipelago (FN); for the second, we investigated feeding patterns and the trophic structure of the species sampled in a coastal environment (TM) and at an oceanic insular environment (FN). Linear and geometric morphometric analyzes were applied using specific landmarks on the carapaces, abdomens and right chelipods of male and female crabs. Important significant differences were observed in the westernmost region (BG) of the Brazilian coast in relation to the other areas, such as the elongation of the carapace regions of males and abdominal narrowing, longer telson and thinned and elongated chelae of females in this area, indicating the possible influence of a previously little considered biogeographic barrier (Ponta do Calcanhar) in this coastal area, together with patterns in ocean currents acting in this environment. In contrast, females at the oceanic island (FN) had a wider posterior lateral region of the carapace. As it is further away from the continent, FN has distinct environmental characteristics, affecting the population through desiccation and greater exposure to the sun. Right chelae of males showed significant differences between the areas, indicating a significant impact of food capture and interaction with other organisms on their phenotypic plasticity. The results of the food ecology study indicated that this species has preferentially herbivorous habits with a total of 22 taxa of macroalgae found in individuals in FN and 20 taxa in TM. Fragments of animal origin were also identified, although less frequently in both areas. Fragments of microplastics were detected, indicating contamination of the environment by waste arising from human activities. A pattern of $\delta^{15}\text{N}$ enrichment was observed in the island environment (FN) in the studied groups with enrichment values of 2.8‰, 2.1‰ and 1‰ of $\delta^{15}\text{N}$ for macroalgae and tissues of *P. depressa* and *E. gonagra*, respectively, showing that in biogeochemical systems in the tropical

Atlantic, large-scale nitrogen cycles are distinct between coastal and oceanic environments. Enrichment was also observed between consumers (*P. depressa* and *E. gonagra*) and food sources (macroalgae), with $\delta^{15}\text{N}$ enrichment in *P. depressa* of 3‰ and 3.8‰ in FN and TM, respectively, and 2.5‰ and 4.5‰ for *E. gonagra*. These results provide new ecological information and insights into *P. depressa* populations, with important implications for the biogeography of the tropical Atlantic and the development of marine ecosystem-based management plans.

Keywords: Marine Protected Areas; Feeding habits; Stable isotopes; Geometric morphometrics; Plagusiidae; Marine pollution.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL-----	14
1. 1. <i>Avaliação de conectividade ecológica através de morfometria</i> -----	16
1. 2. <i>O estudo da ecologia trófica através de isótopos estáveis</i> -----	18
2. JUSTIFICATIVA -----	20
3. ESTRUTURA DA TESE-----	21
4. OBJETIVOS-----	22
ARTIGO 1 -----	23
5. MORPHOMETRIC VARIATIONS IN THE REEF CRAB <i>Plagusia depressa</i> (DECAPODA: PLAGUSIIDAE) IN THE WESTERN TROPICAL ATLANTIC -----	23
ARTIGO 2 -----	59
6. ECOLOGIA TRÓFICA DO CARANGUEJO RECIFAL <i>Plagusia depressa</i> (FABRICIUS, 1775) EM AMBIENTES INSULARES E COSTEIROS DO ATLÂNTICO TROPICAL.-----	59
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS -----	95
8. REFERÊNCIAS -----	96

1. INTRODUÇÃO GERAL

Entre os crustáceos, os caranguejos (Ordem Decapoda, Infraordem Brachyura) são o grupo de maior riqueza de espécies (Davie *et al.*, 2015), constituindo o grupo que contém as espécies de maior porte, importância socioeconômica (Moraes - Costa & Schwamborn, 2018) e sócio cultural (Schwamborn & Santos, 2009). A maior parte deste grupo apresenta fases larvais (larvas zoea e megalopa) durante o seu ciclo de vida, o que aumenta significativamente o potencial de dispersão e de colonização de novos habitats, e consequentemente, uma elevada conectividade entre populações remotas (Koettker *et al.*, 2009; Boos *et al.*, 2012; Lira *et al.*, 2017).

O grupo Grapsoidea (Macleay, 1838) constitui a superfamília de caranguejos ancestralmente marinhos, mas que colonizaram com sucesso sistemas semiterrestres e terrestres, como manguezais, costões rochosos, cavernas marinhas semi-submersas, e florestas tropicais (Davie & Ng, 2007; Ribeiro *et al.*, 2020). A família Plagusiidae (Dana, 1851), tem sido tradicionalmente tratada como uma subfamília de Grapsoidae, compreendendo os gêneros, *Plagusia* (Latreille, 1804), *Euchirograpsus* (H. Milne Edwards, 1853), *Miersiograpsus* (Türkay, 1978), *Guinusia* (Schubart & Cuesta, 2010), e *Davusia* (Guinot, 2007), *Caligoplagusia* (Fujita & Naruse, 2024) esta última, descrita recentemente.

Entre o gênero *Plagusia*, a espécie *Plagusia depressa* (Fabriccius, 1775) é amplamente distribuída pelo Oceano Atlântico Tropical, ocorrendo no Oeste do Atlântico (Carolina do Sul e do Norte, Flórida, Golfo do México, Antilhas e Brasil), Atlântico Central (Ilha de Ascensão e Santa Helena) e Atlântico Leste (Açores, Madeira e Senegal até Angola) (Williams 1984). No Brasil, a espécie tem sido registrada no Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe e Bahia (Coelho *et al.*, 2008; Almeida & Carvalho 2014; Rocha *et al.*, 2019;

Rosa et al., 2018) e nas ilhas oceânicas Arquipélago de Fernando de Noronha, Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas e Ilha de Trindade (Coelho *et al.*, 2008; Koettker *et al.*, 2009).

Na costa brasileira, esta espécie é conhecida como “aratu-da-pedra”, “caranguejo-da-pedra” ou “aranhola” e ocorre em ambientes recifais e zonas entre marés, podendo ser encontrado em fissuras, fendas rochosas, além de zonas portuárias (Schubart & Ng, 2000; Coelho *et al.*, 2004), onde permanecem entocados em fendas e frestas de poças de maré e só saem para se alimentar durante o período da noite, durante a baixa-mar (Coelho *et al.*, 2004; Freitas & Santos, 2002; 2007).

Em alguns locais no litoral do nordeste, a captura desta espécie é extensa para a venda comercial da carne, entretanto, de forma geral, seu valor econômico é restrito a populações locais (Freitas & Santos, 2007). É comum para este gênero a aderência a substratos flutuantes como cascos de navios, plataformas de petróleo, bóias e detritos capazes de distribuí-los por longas distâncias (Schubart & Ng, 2000; Schubart *et al.*, 2001). Sua ampla distribuição, segundo Wilson e Gore (1980) é inferida ao fato desta espécie apresentar duração mínima de estágio larval de 60 dias, o que pode auxiliar também em uma maior conectividade entre ambientes que estão geograficamente distantes.

Apesar da conectividade entre populações marinhas, diferentes pressões seletivas podem gerar e manter diferentes fenótipos. Ao longo de sua distribuição geográfica, indivíduos de uma espécie podem enfrentar distintas pressões ambientais e seletivas que atuam sobre sua morfologia, padrões reprodutivos, taxas de crescimento e mortalidade (Hoffmann & Shirriffs, 2002; Silva *et al.*, 2010; Teschima *et al.*, 2016). Em algumas situações, essa variação pode estar relacionada à plasticidade fenotípica das espécies que reagem às diferentes condições ambientais de uma forma particular. Fatores ambientais podem atuar seletivamente sobre um fenótipo,

alterando a frequência genotípica ou produzindo genótipos únicos. Entretanto, a conclusão de quais destes fatores ambientais/ecológicos estão efetivamente agindo sobre o genótipo nem sempre é evidente e geralmente, as causas da plasticidade não são totalmente compreendidas.

Cada organismo é único, e indivíduos coespecíficos podem diferir, desde diferenças evidentes em características como sexo, cor e tamanho, até propriedades mais ocultas, como comportamento e genes. A seleção natural atua na variação; portanto, a variação individual é um foco principal da biologia evolutiva (Bolnick *et al.*, 2011; Afkhami *et al.*, 2014).

1. 1. Avaliação de conectividade ecológica através de morfometria

Em ecossistemas marinhos, a dispersão larval é capaz de predizer a história de vida de diversas espécies pela soma das populações locais conectadas umas às outras (Marshall *et al.*, 2010). Uma vez que esta migração larval é interrompida por uma barreira geográfica, ou as populações locais apresentem respostas a fatores ambientais (plasticidade fenotípica), ou ainda, estejam sujeitas a diferentes pressões de seleção, pode ocorrer um processo de variação geográfica entre as populações (Hopkins & Thurman, 2010).

Estudos voltados a diversas abordagens de análises morfológicas têm sido bem empregadas ao longo dos anos com o objetivo de avaliar padrões de variações nos formatos e tamanhos de estruturas corporais, bem como dimorfismos sexuais de populações em inúmeras espécies de braquiúros, fornecendo assim, descrição mais precisa da história de diferenciação de uma espécie por um período de algumas gerações (Afkhami *et al.*, 2014; Hampton *et al.*, 2014; Teschima *et al.*, 2016).

Técnicas de análises morfológicas tradicionais são importantes para criar estimativas sobre o tipo de crescimento de um indivíduo, isométrico ou alométrico, ao longo da vida através de métodos multivariados lineares (eg. largura, comprimento, altura etc.) para cada espécie, ou quando o registro fotográfico não é possível. Entretanto, esta técnica em particular não é capaz de fornecer precisão na diferenciação da forma de uma estrutura em uma mesma espécie ou entre diferentes espécies (Zelditch *et al.*, 2004; Adams *et al.*, 2004; Grinang *et al.*, 2019). Desta forma, a abordagem morfométrica geométrica vem sendo amplamente utilizada nas últimas décadas e propõe uma metodologia que permite a visualização de forma gráfica e clara destas diferenças morfológicas (Rohlf & Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2004). Esta última trabalha com a hipótese de que pontos de referência nas estruturas de um organismo carregam características únicas, permitindo comparações populacionais, ontogenéticas e sexuais (Cavalcanti *et al.*, 1999; Clabaut *et al.*, 2007; Silva & Paula, 2008). O exoesqueleto rígido da maioria dos crustáceos decápodes facilita o uso da morfometria geométrica no estudo de partes do corpo como carapaça e própodo quelar (Rosenberg, 1997; Clark *et al.*, 2001; Rufino *et al.*, 2006).

Estudos voltados a diversas abordagens de análises morfológicas através da combinação das técnicas de morfometria tradicional (linear) e geométrica têm sido bem empregadas ao longo dos anos com o objetivo de avaliar padrões de variações nos formatos e tamanhos das estruturas de populações em inúmeras espécies de braquiúros (e.g. Afkhami *et al.*, 2014; Hampton *et al.*, 2014; Teschima *et al.*, 2016; Mazunari *et al.*, 2017) capazes de fornecer descrições precisas e detalhadas de uma espécie por um período de algumas gerações.

Diversos estudos têm sido realizados para identificar a variabilidade e conectividade populacional de braquiúros através de técnicas de morfometria linear e/ou geométrica em estruturas da carapaça, abdômen e quelípodos, como para populações de *Leptodius exaratus* (Xantidae) no Golfo Pérsico e de Oman (Afkhami *et al.*, 2014); diversas espécies do gênero *Uca* (Ocypodidae) ao longo da costa brasileira (Hampton *et al.*, 2014); para *Minuca burgesi*

(Ocypodidae) ao longo do Brasil e Caribe (Thurman *et al.*, 2021); *Uca maracoani* (Ocypodidae) (Wieman *et al.*, 2013); *Armases angustipes* (Sesarmidae) (Marochi *et al.*, 2017); e em populações de *Grapsus grapsus* (Grapsidae) em ambientes insulares do Atlântico Sul Tropical (Teschima *et al.*, 2016).

1. 2. O estudo da ecologia trófica através de isótopos estáveis

Dentro do contexto ecológico, estudos sobre estratégias alimentares e a plasticidade trófica podem trazer informações importantes para melhor descrição da espécie. Estas estratégias podem ser avaliadas comparando teias tróficas e a amplitude do nicho de uma espécie entre ambientes que experimentam diferentes níveis de perturbação. Em particular, a combinação de análises do conteúdo estomacal com isótopos estáveis de material muscular (por exemplo, carbono e nitrogênio) pode produzir informações robustas e precisas. A análise do conteúdo estomacal fornece informações taxonômicas detalhadas sobre os alimentos consumidos e é uma das técnicas mais comuns usadas para avaliar os hábitos alimentares de peixes (Buckland *et al.*, 2017; De Carvalho *et al.*, 2019) e braquiúros (Devine *et al.*, 2015; Rae *et al.*, 2019).

Estudos voltados para a compreensão da trofodinâmica dos ecossistemas nas últimas décadas têm indicado que o sistema de teias alimentares ultrapassa sua natureza dinâmica espacial e temporal, onde avaliações pontuais com ferramentas de amostragens diárias, como curtas observações de forrageio (visuais) ou análises de conteúdos estomacais, são insuficientes para capturar a mistura das vias de energia conduzidas individualmente, especialmente se o indivíduo ou a sua dieta são transitórios. Para isso, são necessárias análises que traçam a trajetória espaço-temporal do indivíduo, detalhando assim, sua história e relação com outros organismos,

em sua órbita ecológica através de análises isotópicas (De Niro & Epstein, 1981; Fry, 2006; Hobson *et al.*, 2014; Pinnegar & Polunin, 1999; Post, 2002).

Índices de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) vêm sendo utilizados para avaliar as relações tróficas nos ecossistemas costeiros (Botto *et al.*, 2008, Bergamini *et al.*, 2011; Schwamborn & Giarrizzo, 2014). Estas ferramentas são consideradas eficazes na função de traçadores da origem e destino da matéria orgânica em teias alimentares em diferentes escalas de tempo, e vêm contribuindo muito na reconstrução de nichos, habitat e nível trófico (posição da cadeia alimentar) dos organismos no ecossistema (Schwamborn *et al.*, 1999; Post, 2002; Layman *et al.*, 2012; Schwamborn & Giarrizzo, 2014; Carter & Chesson, 2017).

A razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) é utilizada para determinar a origem e tipo de produtor primário, pois o fracionamento do carbono é diferente nas várias reações químicas da fotossíntese realizadas pelos produtores primários (Post 2002; Layman *et al.*, 2012). Já a razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) indica o nível trófico dos consumidores nas teias tróficas, além de poder indicar a eutrofização do local por fontes antropogênicas (Wada Mizutani & Minagawa, 1991; Pinnegar & Polunin, 1999; Cole *et al.*, 2006; Carter & Chesson, 2017).

Estudos com o intuito de avaliar o significado funcional de decápodes costeiros através de análises isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ na determinação de sua composição e fonte alimentar têm sido bem representados na literatura nos últimos anos, fornecendo informações sobre seu papel nas redes alimentares, como para lagostim *Nephrops norvegicus* (Le Loc'h & Hily, 2005); camarão *Palaemon peringueyi* (Antonio & Richoux, 2014), o caranguejo - chinês, *Eriocheir sinensis* (Rudinick & Resh, 2005), caranguejo opiáceo, *Chionoecetes opilio* (Kolts *et al.*, 2013) e caranguejo-fantasma, *Ocypode* sp. (Rae *et al.*, 2019) e no Brasil, para os caranguejos de mangue, *Goniopsis cruentata* e *Ucides cordatus* (Pereira *et al.*, 2018). Neste contexto, a espécie *Plagusia depressa* apresenta dados escassos em trabalhos referentes a hábitos composição

alimentar e que definem seu papel na estrutura trófica do ecossistema, apresentando apenas notas de comportamento alimentar realizadas por Hartnoll (1965), o que torna necessários estudos específicos de análises isotópicas para esta espécie.

2. JUSTIFICATIVA

Apesar de sua ampla distribuição no Oceano Atlântico, os estudos publicados sobre a biologia de *P. depressa* no Oceano Atlântico tropical são limitados e restritos a algumas publicações sobre o crescimento corporal e mortalidade (Coelho *et al.*, 2004), estrutura populacional (Freitas & Santos 2007, Rocha & Guimarães, 2016; Rocha *et al.*, 2019), desenvolvimento gonadal (Guimarães *et al.*, 2021) e hábitos alimentares (Santana *et al.*, 2019). No Brasil, esse caranguejo é capturado manualmente por pescadores artesanais e consumido na culinária local, principalmente na região Nordeste (Coelho *et al.*, 2004; Freitas & Santos, 2007). No entanto, a pouca informação disponível sobre esta espécie deve-se provavelmente ao seu enigmático hábito noturno e à dificuldade de captura em fendas de recifes, dentro da zona de arrebentação (obs. pessoal).

Outro ponto importante é entender o papel trófico que *P. depressa* exerce na cadeia alimentar do ecossistema através dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), para descrever a origem e tipo de alimentação, e identificar seu papel trófico no ecossistema. Esse estudo também indica aspectos importantes como eutrofização local por fontes antropogênicas de poluição por macro- e microplásticos (Cole *et al.*, 2006; Carter & Chesson, 2017). Ainda não existem na literatura extensos estudos com o intuito de identificar as origens de fontes alimentares e nível trófico para esta espécie-chave (exceto por um estudo sobre os conteúdos estomacais de indivíduos coletados em uma localidade em Alagoas (Santana *et al.*,

2019), e nenhum estudo publicado sobre a ecologia isotópica desta espécie-chave no contexto das teias tróficas costeiras e insulares do oceano Atlântico tropical.

Desta forma, compreender as características biológicas e ecológicas desta espécie, tais como a dinâmica populacional, conectividade interpopulacional e os impactos e pressões sobre o seu habitat, são importantes para uma compreensão mais profunda das populações e para a formulação de estratégias eficazes para a conservação e manejo desta espécie.

3. ESTRUTURA DA TESE

Apresentamos aqui, a estrutura sobre a qual este trabalho foi fundamentado. Baseado nas motivações, objetivos e resultados obtidos durante a realização do presente trabalho, a tese está dividida em dois capítulos. Cada um corresponde a um artigo científico submetido ou em fase de preparação final para ser submetido a periódicos científicos.

- Artigo 1: MORPHOMETRIC VARIATIONS IN THE REEF CRAB *Plagusia depressa* (DECAPODA: PLAGUSIIDAE) IN THE WESTERN TROPICAL ATLANTIC (*Submetido*) - Manuscrito submetido ao periódico *Revista de Biología Tropical* em 20/08/2023.
- Artigo 2: ECOLOGIA TRÓFICA DO CARANGUEJO RECIFAL *Plagusia depressa* (FABRICIUS, 1775) EM AMBIENTES INSULARES E COSTEIROS DO ATLÂNTICO TROPICAL. (*in prep.*) - Manuscrito em fase de tradução e preparação das normas do periódico para ser submetido à *Journal of Marine Systems*.

4. OBJETIVOS

A tese encontra-se organizada em dois objetivos principais:

Objetivo 1: Investigar possíveis variações morfométricas em populações de *Plagusia depressa* entre recifes costeiros e uma ilha oceânica no Oceano Atlântico tropical ocidental.

O objetivo desta seção foi investigar a existência potencial de padrões de variação na forma e tamanho das populações de *P. depressa* em três ambientes costeiros e uma ilha oceânica no Atlântico Tropical Ocidental, com diferentes estados de conservação e características ambientais através de duas diferentes técnicas morfométricas (lineares e geométricas). Neste artigo, testamos a hipótese de que esta espécie demonstra plasticidade fenotípica entre populações com base em fatores ambientais e geográficos.

Objetivo 2: Avaliar e comparar as estratégias alimentares e a ecologia trófica de duas populações de *Plagusia depressa* no Oceano Atlântico tropical ocidental.

O objetivo deste estudo foi avaliar e caracterizar as estratégias alimentares e a plasticidade trófica através de registros isotópicos nos tecidos em conjunto com análises de conteúdo estomacal de populações de *P. depressa* em dois ambientes distintos: um costeiro e uma ilha oceânica, que experimentam diferentes níveis de perturbação.

ARTIGO 1

5. MORPHOMETRIC VARIATIONS IN THE REEF CRAB *Plagusia depressa* (DECAPODA: PLAGUSIIDAE) IN THE WESTERN TROPICAL ATLANTIC

* *Manuscrito submetido à Revista de Biología Tropical*

ABSTRACT

Introduction: The reef crab *Plagusia depressa* is widely distributed in tropical oceans. In the Atlantic Ocean, this species is distributed in geographically distant regions with different environmental pressures, which may lead to morphological divergence. **Objectives:** To explore morphometric differences in *P. depressa* populations between coastal reefs and an oceanic island in the western tropical Atlantic. Also, we examine the potential link between the species' phenotypic plasticity and environmental and geographic factors. **Methods:** A total of 194 crabs were sampled from four Brazilian coastal and oceanic sites (Suape: n=52, Tamandaré: n=53, Barra Grande: n=44, and Fernando de Noronha Archipelago: n=45) from 2020 to 2022, under distinct anthropogenic and environmental influences. Linear and geometric morphometric analysis employed seven linear measurements and specific landmarks on the carapace, abdomen, and right chelae to pinpoint significant morphometric differences among these areas. **Results:** The westernmost coastal population exhibited striking differences from the other regions. Male crabs in this population had a pronounced carapace rostrum, while females showed a narrower abdomen, longer telson, and chelae thinning and elongation. It is possible that the pronounced isolation in this area, along with patterns of changes in ocean currents, may influence our results. On the other hand, female crab carapaces from the island area showed lateral enlargement and pronounced rostrum depressions. Furthermore, being farther from the mainland, this site has oceanic island environmental features, affecting the population through desiccation and air exposure. For male crabs, different right chelae shape across areas showed a significant impact of food capture and interaction with other organisms on their phenotypic plasticity. **Conclusion:** Environmental factors such as tidal exposure and habitat composition might play a role in affecting the phenotypic plasticity of tidal crabs. Moreover, the presence of a biogeographical barrier in Northeastern Brazil, which was hitherto given little consideration, holds important implications for the biogeography of the western tropical Atlantic.

Keywords: biogeography; environmental pressures; geometric morphometry; marine ecology; phenotypic plasticity.

RESUMEN

Variaciones morfológicas en el cangrejo de arrecife *Plagusia depressa* (Decapoda: Plagusiidae) en el Atlántico tropical occidental

Introducción: El cangrejo de arrecife *Plagusia depressa* se distribuye ampliamente en los océanos tropicales. En el océano Atlántico, esta especie se distribuye en regiones geográficamente distantes con diferentes presiones ambientales, lo que puede llevar a una divergencia morfológica. **Objetivos:** Explorar las diferencias morfométricas en las poblaciones de *P. depressa* entre arrecifes costeros y una isla oceánica en el Atlántico tropical occidental. Además, examinamos el posible vínculo entre la plasticidad fenotípica de la especie y los factores ambientales y geográficos. **Métodos:** Se muestrearon un total de 194 cangrejos en cuatro sitios costeros y oceánicos brasileños (Suape: n=52, Tamandaré: n=53, Barra Grande: n=44 y Archipiélago Fernando de Noronha: n=45) desde 2020 hasta 2022, bajo influencias antropogénicas y ambientales distintas. El análisis morfométrico lineal y geométrico empleó siete medidas lineales y puntos de referencia específicos en el caparazón, abdomen y quelas derechas para señalar diferencias morfométricas significativas entre estas áreas. **Resultados:** La población costera más occidental mostró diferencias sorprendentes en comparación con las otras regiones. Los cangrejos machos en esta población presentaban un rostro de caparazón pronunciado, mientras que las hembras mostraban un abdomen más estrecho, telson más largo y adelgazamiento y alargamiento de las quelas. Es posible que el aislamiento pronunciado en esta área, junto con patrones de cambios en las corrientes oceánicas, puedan influir en nuestros resultados. Por otro lado, los caparazones de las cangrejas hembra de la zona de la isla mostraron un ensanchamiento lateral y depresiones de rostro pronunciadas. Además, al estar más lejos del continente, este sitio tiene características ambientales de isla oceánica, lo que afecta a la población a través de la desecación y la exposición al aire. Para los cangrejos machos, diferentes formas de quelas derechas en diferentes áreas indican un impacto significativo de la captura de alimentos y la interacción con otros organismos en su plasticidad fenotípica. **Conclusión:** Factores ambientales como la exposición a las mareas y la composición del hábitat podrían desempeñar un papel en la plasticidad fenotípica de los cangrejos de marea. Además, la presencia de una barrera biogeográfica en el noreste de Brasil, que hasta ahora se había tenido en poca consideración, tiene importantes implicaciones para la biogeografía del Atlántico tropical occidental.

Palabras clave: biogeografía; presiones ambientales; morfometría geométrica; ecología marina; plasticidad fenotípica.

INTRODUCTION

Conspecific individuals can differ in several specific nuances, ranging from evident differences in traits, such as sex, color, and size, to less conspicuous properties, such as behavior, genetics, and subtle differences in body shape. Individual variations in morphology are a major focus of evolutionary biology since natural selection acts on them (Afkhani et al., 2014; Cadrin et al., 2014). Identifying and describing population variations and biogeographical barriers is essential to answer fundamental questions in evolutionary biology, as well as providing subsidies for the evaluation and management of fisheries through stock identification, habitat utilization, migration patterns and response to environmental changes (Cadrin et al., 2014; Hopkins & Thurman, 2010).

Brachyura crab studies have identified morphological divergences between populations, which may be influenced over time by environmental factors (Phenotypic plasticity) due to distinct selective stresses when populations are geographically isolated (Silva et al., 2010; Teschima et al., 2016). In the oceans, larval dispersal promotes marine life and connectivity within and between populations, leading to the exchange of individuals among distant or geographically isolated populations. This connectivity carries significant implications for the evolution and ecology of the species (Becker et al., 2007).

Ocean currents significantly influence marine environments, particularly impacting the movements and dispersal of planktonic larval species (Chapman et al., 2011). In the Tropical Western Atlantic (TWA), various current systems, including the central branch of the South Equatorial Current (cSEC), the Brazil Current (BC), and the North Brazil Undercurrent (NBUC), play vital functions (fig 1) (Dossa et al., 2021). TWA and the Brazilian coast areas feature two well-defined biogeographic barriers: the low-salinity Amazon River plume and the cold-water upwelling of Cabo Frio (Rocha, 2003; Floeter et al., 2008; Tosetto et al., 2022). Another potential barrier, that is less evident and unexplored, is the cape of Ponta do Calcanhar (Fig. 1). Many studies have shown that this geographical point tends to substantially restrict

gene exchange between populations to the north and south of this cape, acting as a biogeographical barrier for species with planktonic larval stages, probably due to the lack of any advective transport in a southerly direction at this cape (e.g. Shanks 2009, Weersing & Toonen 2009; Hampton et al., 2014; Melo et al., 2020). Studies on the connectivity of brachyuran crabs have reported patterns of intraspecific morphological variation between populations to the north and south of Ponta do Calcanhar, as observed in populations of the genus *Uca* (Wieman et al., 2014; Hampton et al., 2014) and in semi-terrestrial crab *Armases angustipes* (Rathbun, 1897) (Marochi et al., 2017), indicating that such geographical features and environmental pressures may influence phenotypic plasticity within populations.

A key characteristic of the Tropical Western Atlantic (TWA) off northeastern Brazil is the presence of oceanic islands, as Fernando de Noronha Archipelago. This insular environment is separated by kilometers of distance, may support species with limited recruits, necessitating their management as distinct ecological populations (Palumbi, 2003; Teschima et al., 2016). The average dispersal range for fish and invertebrate larvae is 25 to 150 km (Palumbi, 2003), while Brazilian oceanic islands are over 300 km from the coast, leading to reduced gene flow among populations, implying in the demographic rates and population dynamics of the species and that can affect their survival, reproduction, and overall population health. This isolation has been shown to result in intraspecific variations in certain marine invertebrates, including the sally lightfoot crabs *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) and *Grapsus adscensionis* (Osbeck, 1765) (Teschima et al., 2016; Freire et al., 2021) and the chaetognath *Flaccisagitta enflata* (Grassi, 1881) (Melo et al., 2020).

The reef crab *P. depressa* (Fabricius, 1775) (Brachyura: Plagusiidae) is widely distributed in the tropical oceans and in the western Atlantic, *P. depressa* occurs on Brazil's northeast coast and oceanic islands (Fernando de Noronha, São Pedro and São Paulo Archipelago, Rocas Atoll, and Trindade and Martin Vaz Archipelago (Melo, 1996; Coelho et

al., 2008; Almeida & Carvalho, 2014). This species can be found in crevices of shallow subtidal rocks and the intertidal zones of coral reefs (Coelho et al., 2008), in general, on the reef line furthest from the shore. This species is commercially exploited and consumed by local populations, particularly in some Brazilian coastal areas (Freitas & Santos, 2007). Despite its wide distribution, studies on *P. depressa* in the Western Atlantic is limited, focusing mainly on body growth and mortality (Coelho et al., 2004), population structure (Freitas & Santos 2007, Rocha & Guimarães, 2016; Rocha et al., 2019), gonadal development (Guimarães et al., 2021), and feeding habits (Santana et al., 2019). Challenges in studying this species arise from its cryptic nocturnal behavior and difficulty in capturing within reef crevices, contributing to the lack of greater contributions to assessments of its ecology and formal quantitative stocking efforts.

Understanding the biological and ecological characteristics of this species across its distribution range - such as population dynamics, interpopulation connectivity, and the impacts and pressures on its habitat - is crucial for a deeper comprehension of these populations and for the formulation of effective strategies for the conservation and management of this species. Thus, objective of this study was to investigate the potential existence of variation patterns in the shape and size of *P. depressa* populations at three coastal sites and one oceanic island in the WTA, each with varying conservation statuses and environmental characteristics, using two different morphometric techniques (linear and geometric). We tested the hypothesis that *P. depressa* demonstrates phenotypic plasticity across populations based on environmental and geographical factors.

MATERIAL AND METHODS

Sexually mature specimens of *P. depressa* (i.e. specimens with carapace widths larger than 24 mm for males and 27 mm for females, according to Rocha et al. 2019) were collected in three coastal zones and one oceanic insular ecosystem with different levels of protection: Barra Grande Marine Protected Area (BG); Tamandaré beach (TM) within Costa dos Corais Marine Protected Area (MPA); Suape Beach (SB) with open, unrestricted access for tourism and fisheries, and in the oceanic Fernando de Noronha Archipelago (FN) marine protected area (Table 1; Fig. 1). Among these areas, the SB port and industrial area has the lowest level of protection, and reef crab meat is regularly offered and sold there (known as “aratú-da pedra”). At BG and TM marine protected areas, the capture of reef crabs is permitted for subsistence, but there is no regular commercial activity based on this species. At the oceanic FN island, the capture of this species is strictly forbidden and effectively enforced.

Table 1. Sampling areas for the reef crabs *P. depressa*, with area characterization and sampling period. MPA: Marine Protected Area.

<i>Sampling area</i>	<i>Coordinates</i>	<i>Area characterization</i>	<i>Sampling period</i>
Fernando de Noronha Archipelago (FN)	3°15' S 36°10' W	MPA, insular area, crustacean harvest and fishing activities prohibited by federal laws, and strong tourism activity (Linsker, 2003)	2020, Nov
Barra Grande (BG)	4°40'04"S 37°24'54"W	MPA, urban, sustainable crustacean fishing activity (Silva et al., 2020)	2022, Jan
Suape Bay (SB)	8° 22' S 34° 56' W	Industrial and port complex, intensive fishing activities, industrial effluents and domestic sewage (Barcellos et al, 2018)	2021, Nov
Tamandaré Beach (TM)	8° 45' S 35° 08' W	MPA, urban, sustainable fishing and tourism activities, agriculture activities (Maida and Ferreira, 2003)	2020, Dec

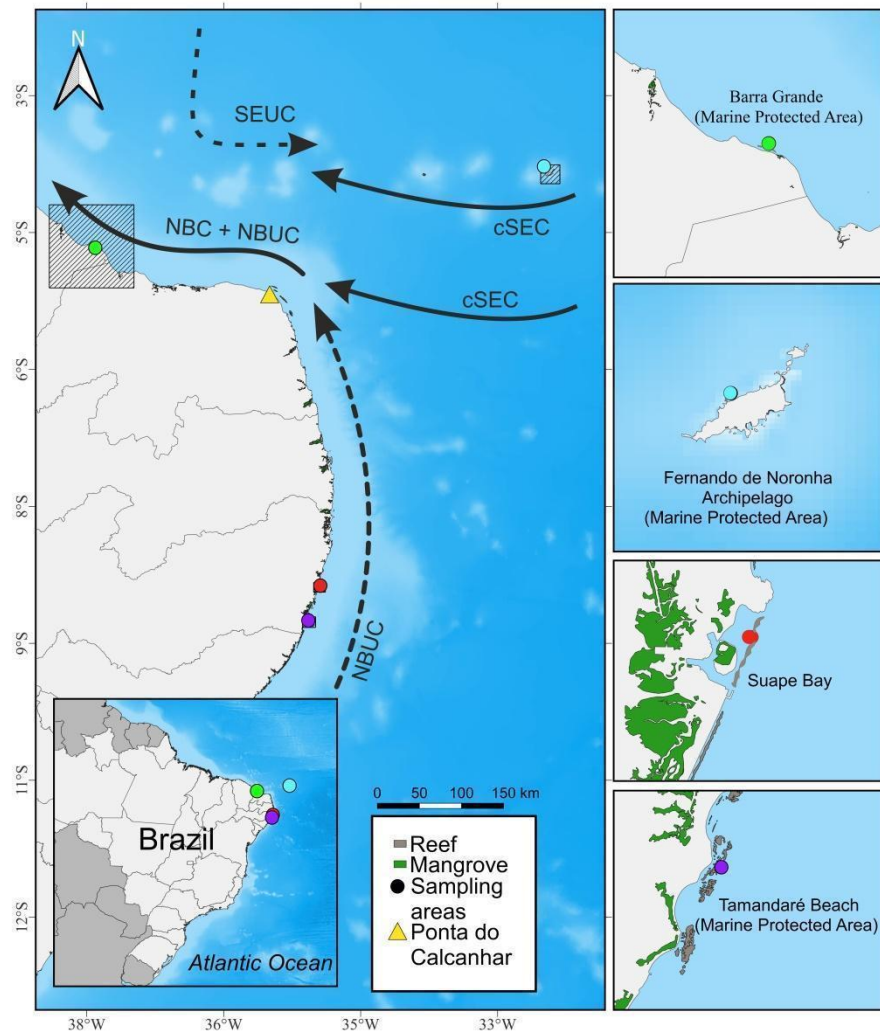


Fig. 1. Map of the study areas in the Western Tropical Atlantic, where *Plagusia depressa* specimens were captured. Barra Grande Marine Protected Area, Suape Bay, Port and Industrial Area, Tamandaré Beach Marine Protected Area and Fernando de Noronha Archipelago Marine Protected Area. Yellow Triangle: Ponta do Calcanhar Cape, a potentially relevant biogeographic barrier (for details, see text). Ocean currents shown in the map (according to Dossa *et al.*, 2021): North Brazil Undercurrent (NBUC), North Brazil Current (NBC), central branch of the South Equatorial Current (cSEC), South Equatorial Undercurrent (SEUC).

Structure measurements and anatomic landmarks

All individuals were identified, sexed, weighed, and measured. Body measures were obtained using precision calipers (nearest 0.01 mm). The measures were: A: carapace length (CL), B: carapace width (CW), C = abdomen length (AL); D: abdominal width (AW); E: right chelae length (RCL) F: right chelae width (RCW) (Fig 5).

Morphological variation in carapace shape was assessed using geometric morphometric methods (Zelditch *et al.*, 2012, Teschima *et al.*, 2016, Thurman *et al.*, 2021). In the laboratory, each *P. depressa* individual was placed on a flat surface with identifications and scale. Images were taken with the aid of a tripod attached to a camera (Canon EOS Model T3i) that was maintained parallel to the plane, for standardization. To each crab from the sampled locations, three pictures were photo-documented: dorsal, ventral, and right chelae (Fig. 2, 3 and 4) Landmarks were distributed to better obtain the shape of the animal using the TPSDig software (version 2.3, Rohlf, 2010) based on previous studies using other brachyuran crabs (e.g. Silva *et al.*, 2010, Teschima *et al.*, 2016; Marochi *et al.*, 2017, Thurman *et al.*, 2021). For the carapace, 15 anatomical landmarks were distributed; being 11 landmarks for female abdomens, 10 landmarks for male abdomens, and six landmarks for right chelae (Fig. 5).

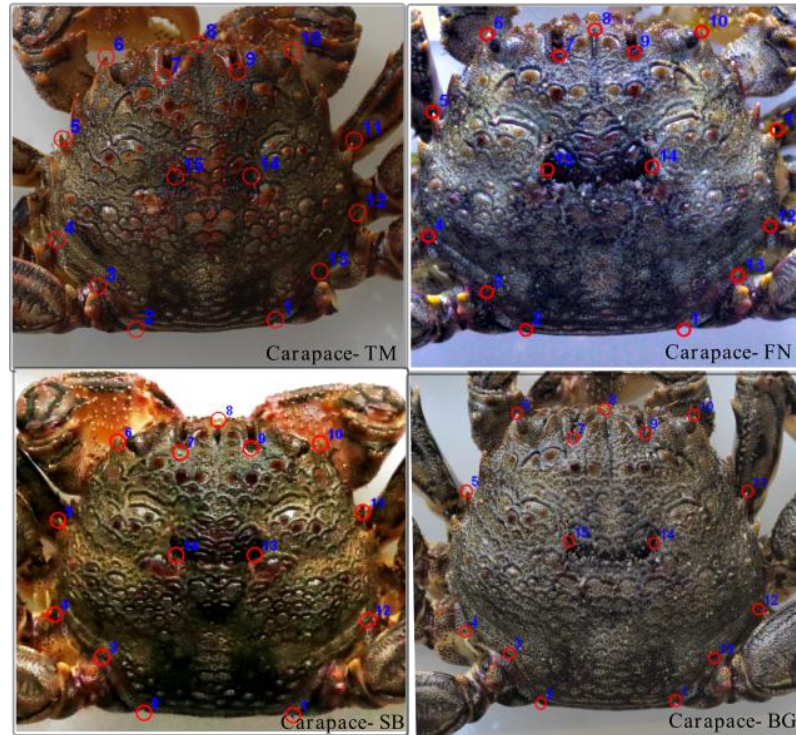


Fig. 2. Carapaces of *Plagusia depressa* specimens from sampled areas photo-documented in TPSDig software (v. 2.3) with their respective landmarks for geometric morphometric analysis. TM - Tamandare Beach; FN - Fernando de Noronha Archipelago; SB - Suape Bay; BG - Barra Grande.

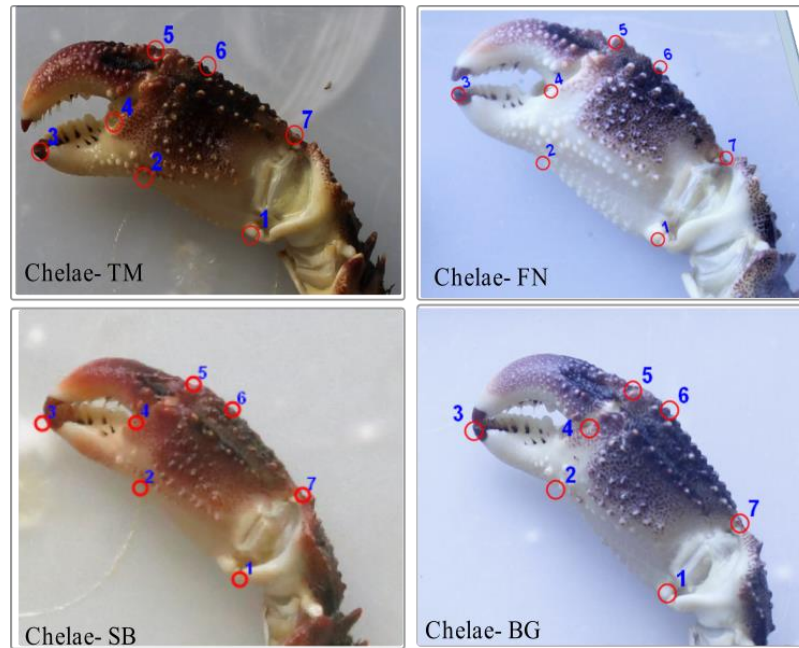


Fig. 3. Chelae of *Plagusia depressa* specimens from sampled areas photo-documented in TPSDig software (v. 2.3) with their respective landmarks for geometric morphometric analysis. TM - Tamandare Beach; FN - Fernando de Noronha Archipelago; SB - Suape Bay; BG - Barra Grande.

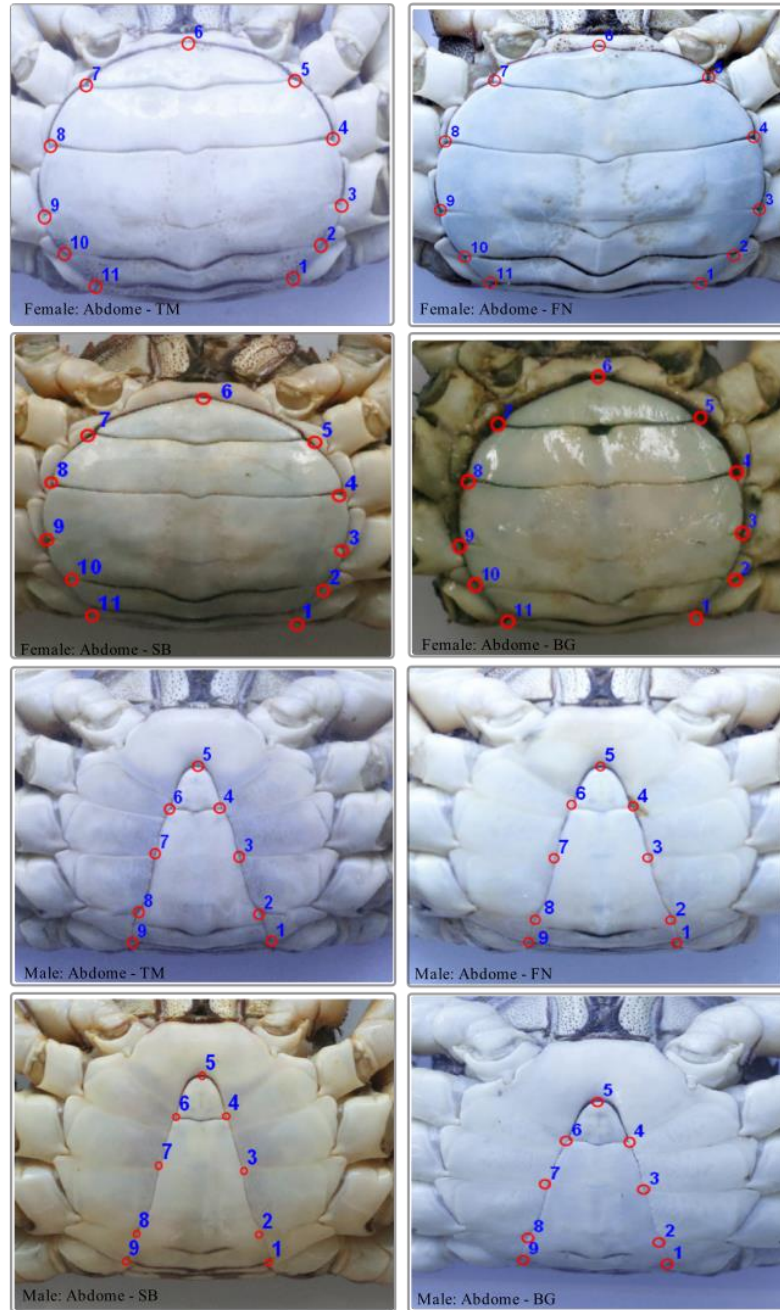


Fig. 4. Abdome of *Plagusia depressa* male and female specimens from sampled areas photo-documented in TPSDig software (v. 2.3) with their respective landmarks for geometric morphometric analysis. TM - Tamandare Beach; FN - Fernando de Noronha Archipelago; SB - Suape Bay; BG - Barra Grande.

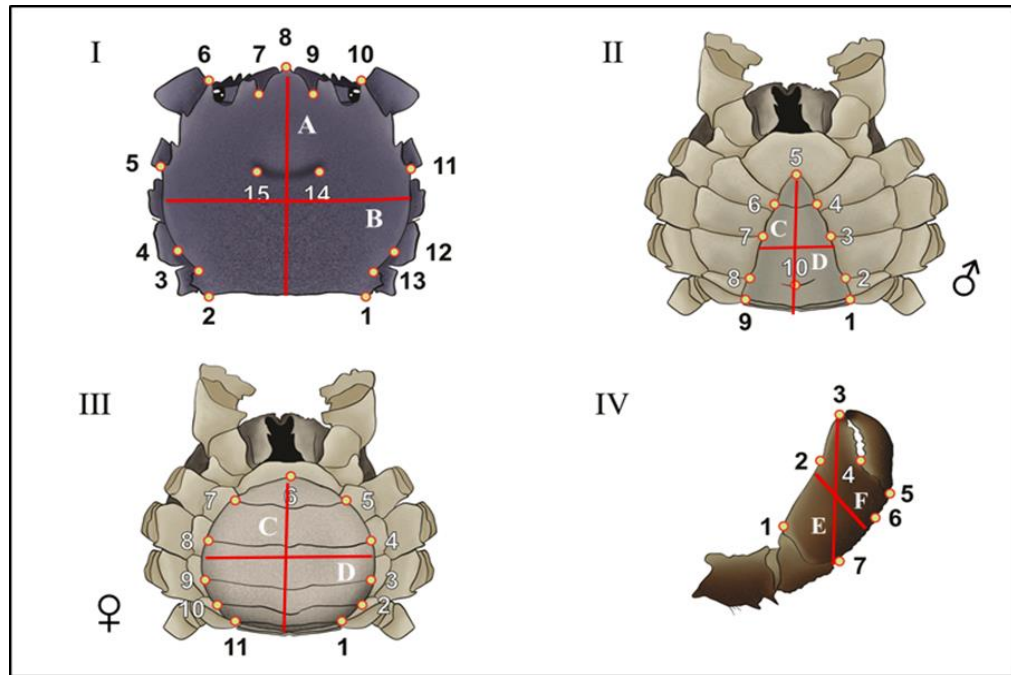


Fig. 5. Structure measurements and anatomic landmarks for *P. depressa* specimens used for linear and geometric morphometric analysis. **I. Carapace:** 1 and 2: posterior margins; 3 and 13: concavity limits of the fifth pereopods; 4 and 12: convex points of the posterior lateral region; 5 and 11: spines of maximum carapace width; 6 and 10: anterolateral spine tips; 7, 8 and 9: rostrum dent depressions; 14 and 15: distal points of the cardiac line structure. **II. Male abdomen:** 1 and 9: abdomen anterior margin, 2 and 8: third abdominal somite posterolateral margins, 3 and 7: fourth abdominal somite lateral margins; 4 and 6: fifth abdominal somite anterolateral margins; 5: top of the telson, 10: midpoint of the third abdominal somite; **III. Female abdomen:** 1 and 11: abdomen anterior margin, 2 and 10: third abdominal somite posterolateral margin; 3 and 9: fourth abdominal somite lateral margin; 4 and 8: fifth abdominal somite anterolateral margin; 5 and 7: sixth abdominal somite anterolateral margin; 6: Telson tip; **IV. Right chelae:** 1 and 7: lower and upper attachment point of carpus with manus, 2: maximum concave point of the lower manus region; 3: pollex tip; 4: lower point of dactylar joint with manus; 5: upper point of dactylar joint with manus; 6: maximum convex point of the upper manus region.

2.3. Morphometric Analysis

To identify possible morphological divergences between these populations of *P. depressa*, two complementary methods were performed: linear and geometric morphometric analyses.

Within simple linear morphometric analysis (LMA), we analyzed the influence of linear measurements on the morphometric variation of the different sampling areas. For this purpose, a Principal Component Analysis (PCA) was conducted in order to explain which body structures most influenced the separation between the sampling areas.

The geometric morphometric analysis (GMA) starts with initial configurations, where a Generalized Procrustes Analysis (GPA) is conducted with raw landmark coordinates within superimposed configurations, based on the centroid (i.e. mass center of the configuration). GPA overlapping removed the effect of position, orientation, and size of landmark configuration, in such a way that the aligned configurations corresponded exclusively to shape changes (Adams *et al.*, 2004).

Similarly to LMA, a Principal Component Analysis (PCA) was conducted to identify the main characteristics of the shapes. Then, Canonical Variance Analysis (CVA) was performed, with 10000 permutations, to find the shape characteristics that best distinguish and separate the sampling areas, using Procrustes' Distance (Proc. Dist.). Differences between the forms were tested by applying the Hotelling test (T^2) with Bonferroni correction in Discriminant Analysis (DA). Thin-plate Splines Functions (Klingenberg, 2011) were generated between the groups that presented significant differences in DA using the MorphoJ 2.0 softwares. In all instances, the level of statistical significance was set at $p \leq 0.05$ for rejecting the null hypothesis.

RESULTS

A total of 194 *P. depressa* specimens (87 females and 107 males) were collected: 44 at Barra Grande (BG), 52 in Suape Bay (SB), 53 at Tamandaré Beach (TM) and 45 at Fernando de Noronha Archipelago (FN). Adult crabs varied considerably in carapace width for both females and males (Table 2).

Table 2. Populations of reef crab *Plagusia depressa* used for morphometric analyses. Sample size (N), Carapace width (CW), with their respective mean and standard deviation (St. Dev). Sampling areas: Barra Grande (BG), Suape Bay (SB), Tamandaré Beach (TM), Fernando de Noronha Archipelago (FN).

<i>Sampling Area</i>	<i>Sex</i>	<i>N</i>	<i>CW</i>	<i>Mean (St. Dev.) CW</i>
BG	F	17	31 -54 mm	36 mm ($\pm 8,2$)
	M	27	24- 57 mm	46 mm ($\pm 10,9$)
SB	F	25	32-51,5 mm	39 mm ($\pm 4,1$)
	M	27	32,5- 44 mm	38 mm ($\pm 3,09$)
TM	F	26	33,5 - 52 mm	42,5 mm ($\pm 5,1$)
	M	27	33,5- 52 mm	44 mm ($\pm 5,5$)
FN	F	19	27- 49,5 mm	34 mm ($\pm 5,3$)
	M	26	26,5- 54 mm	36 mm ($\pm 7,09$)

In the Principal Component Analysis (PCA) conducted within the linear morphometric analysis for males (PCAlin, Fig. 6), the variable RCW contributed most strongly to the variation between Tamandaré (TM) and Suape Bay (SB) (Fig. 6). These PCA results explained 92% of the variation in the first two components. PC1 explained 87.4%, with a strong influence of right chelae length (RCL).

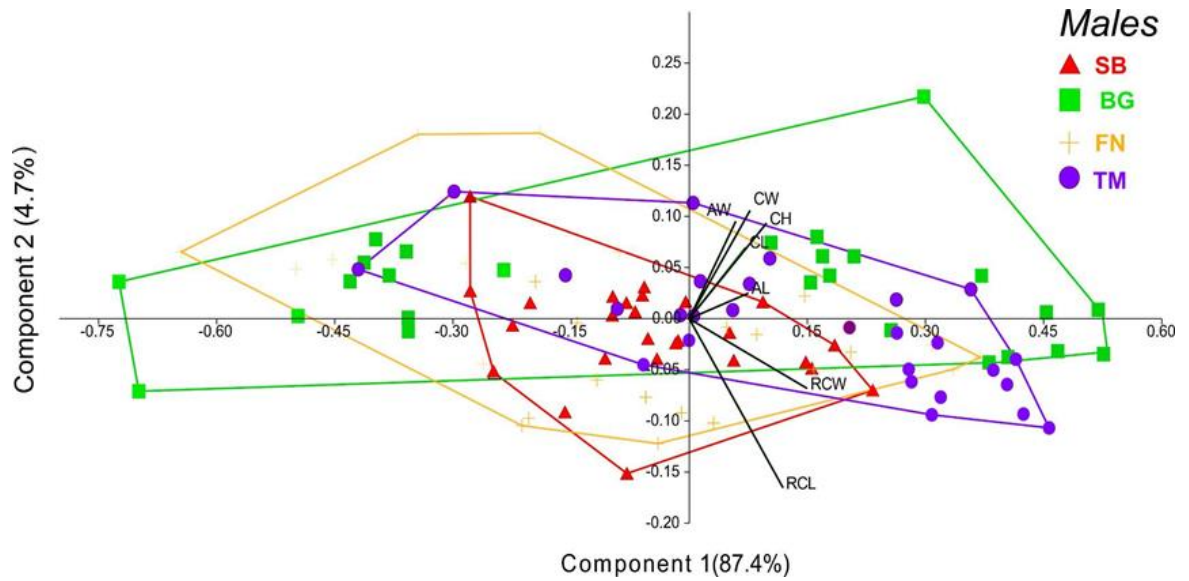


Fig. 6. Principal Component Analysis (PCA) of male *P. depressa* populations of the variables studied in the areas studied. Carapace width (CW); carapace length (CL) carapace height (CH); abdomen width (AW); abdomen length (AL); right chelae width (RCW); right chelae length (RCL).

In females, PCA_{lin}, showed that there were strong influences of the right chelae width (RCW), abdomen width (AW) and carapace height (CH) on the separation between areas (Fig. 7). These structures indicated that these variables were important in the separation of females of the Fernando de Noronha Archipelago (FN) population from the other areas. The first two components explained 86.7% of the variability, being 74.2% explained by PC1 and 12.5% by PC2.

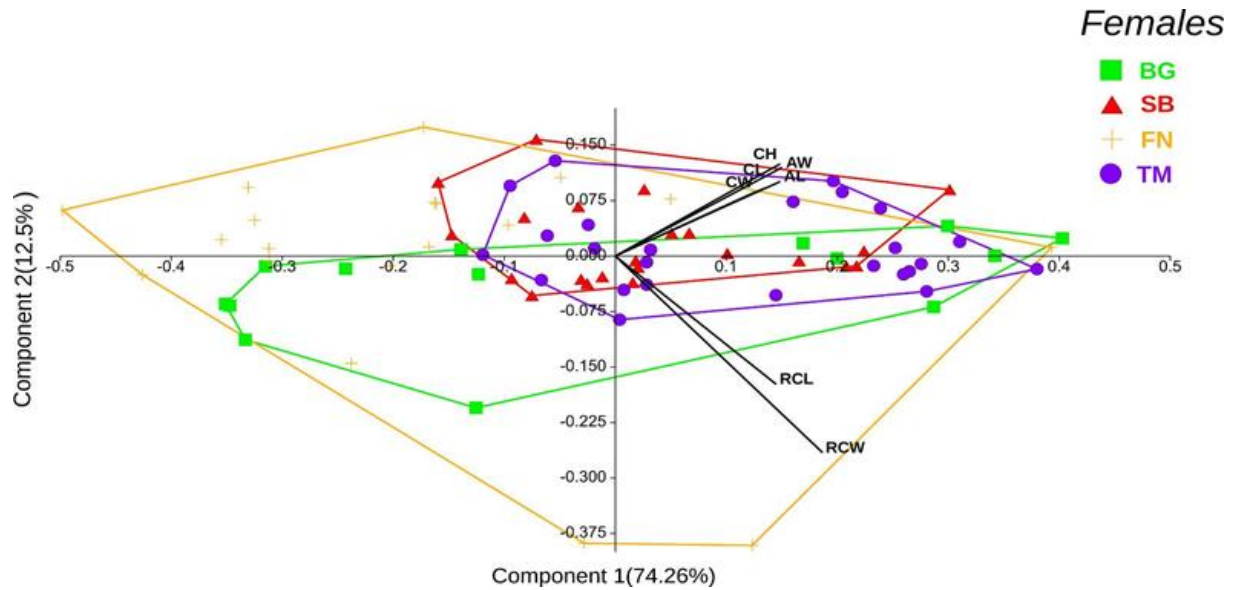


Fig. 7. Principal Component Analysis (PCA) of female *P. depressa* populations of the variables studied in the areas studied. Carapace width (CW); carapace length (CL) carapace height (CH); abdomen width (AW); abdomen length (AL); right chelae width (RCW); right chelae length (RCL).

Carapace shapes: *P. depressa* populations exhibited significant differences in carapace shapes between populations. Procrustes distance values of males were different between Tamandaré (TM) and Barra Grande (BG) populations (CVA; $p < 0.05$, Table 3). The CVA 1 and CVA 2 results explained 86% of the morphological variations between the studied areas (Fig. 8-A). Males from TM presented a more concave fourth pereopod region (3 and 13 points) than the male population from BG and a narrowing of the cardiac lines (14 and 15 points). On the other hand, the BG population presented the region corresponding to the rostrum more pronounced than TM. According to the discriminant analysis (DA) through cross-validation between the groups analyzed, the percentage of correct allocation of the BG-TM male populations was 85% and 73%, respectively ($p < 0.0001$) (Fig. 6-B).

In the same way as the linear results, the shape data of the female crabs of *P. depressa* for the FN population were different from the other areas (CVA, $p < 0.05$, Table 3.) with CVA

results explaining 88% of the first two variables (Fig. 8-C). The FN female population showed enlargement in the posterior lateral region (4 and 12 points) and more pronounced rostrum depressions (7 and 9 points) in relation to the coastal areas studied. According to the discriminant analysis through cross-validation between the analyzed groups, it was possible to observe that the percentage of correct allocation of females in the Fernando de Noronha Archipelago was higher than 61% in relation to the other areas (Fig. 8-D).

Table 3. Procrustes distance and corresponding “p” - values referring to the pairwise structure shapes differences between the male and female of *P. depressa* populations. Barra Grande– BG. Suape Bay – SB. Tamandaré Beach- TM and Fernando de Noronha Archipelago- FN. The P-values were corrected from permutation tests (10000 permutation rounds) for Procrustes distances among groups.

		<i>Procrustes Distance/ P-values</i>					
		BG x SB	BG x TM	BG x FN	SB x TM	SB x FN	FN x TM
M A L E	<i>Carapace</i>	0.015/p=0.326	0.023/ p=0.008	0.022/p=0.083	0.016/p=0.053	0.017/p=0.157	0.018/p=0.194
	<i>Abdomen</i>	0.026/ p<.001	0.083/ p<.001	0.020/ p=0.021	0.035/ p<.001	0.031/ p<.001	0.013/p=0.123
	<i>Chelae</i>	0.082/ p<.001	0.050/ p<.001	0.046/ p=0.003	0.046/ p<.001	0.055/ p<.001	0.037/ p=0.034
F E M A L E	<i>Carapace</i>	0.015/p=0.464	0.023/p=0.061	0.003/ p=0.001	0.016/p=0.464	0.026/ p<.001	0.027/ p<.001
	<i>Abdomen</i>	0.033/ p=0.017	0.036/ p<.001	0,031/p=0.057	0.015/p=0.145	0.015/p=0.170	0.015/p=0.128
	<i>Chelae</i>	0.054/ p=0.014	0.042/p=0.173	0.057/ p=0.012	0.033/p=0.136	0.019/p=0.730	0.038/p=0.077

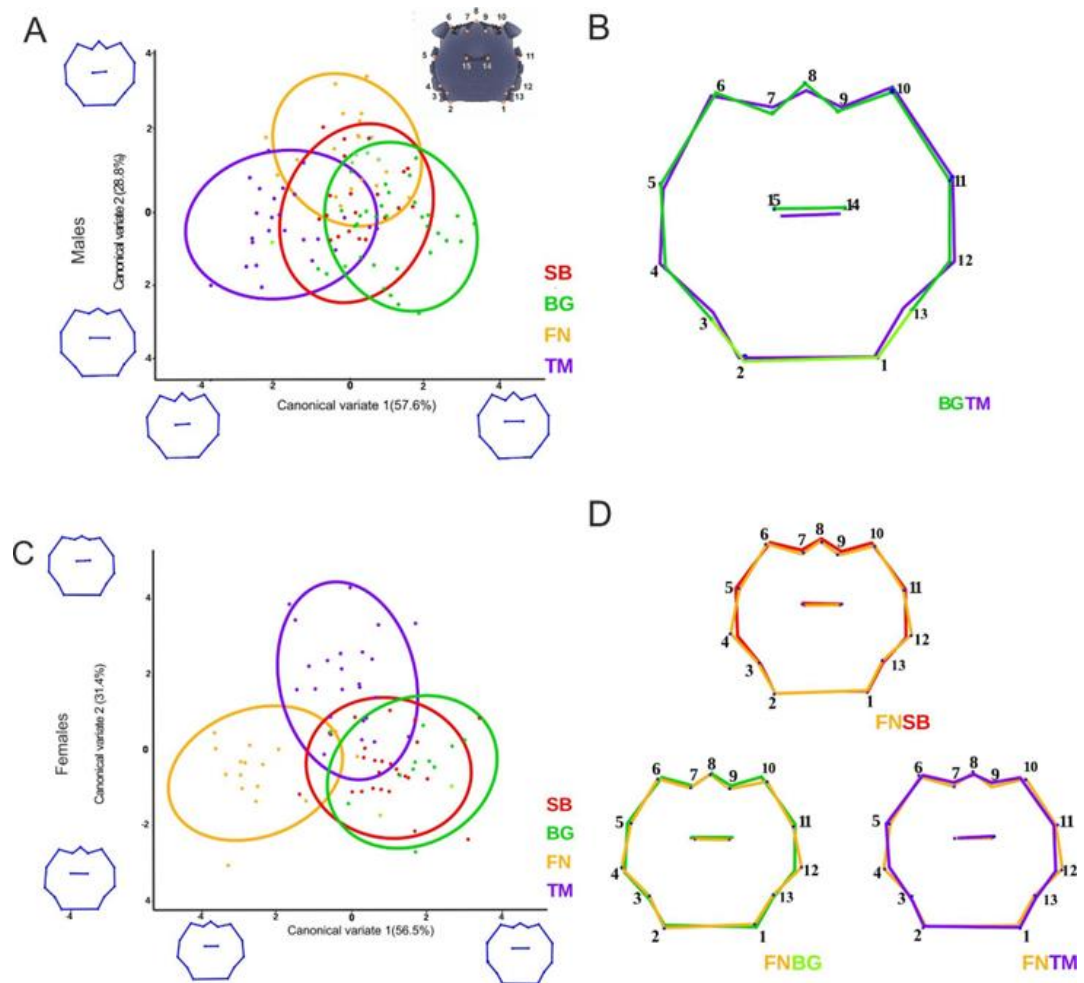


Fig. 8. Carapace morphologic variations based on canonical variable analysis (CVA) - A-C; and thin-plate Splines of morphological variation based on discriminant analysis (D.A): B-D of male and female *Plagusia depressa* respectively in the areas studied. Barra Grande–BG. Suape Bay – SB. Tamandaré Beach- TM and Fernando de Noronha Archipelago- FN.

Abdomen shapes: Abdomen shapes also showed distinct variations in patterns in both male and female *P. depressa* populations from the WTA. Male crab populations showed significant differences between all areas ($p < 0.05$, Table 3) except between FN and TM ($p = 0.123$, Table 3). In general, males from SB showed a narrowing of the posterior lateral region at the margin of the third abdominal somite (2 and 8 points), elongation of the anterior margin (1 and 9 points), and an elevation of the midpoint of the third somite (Fig. 9-A, B).

Abdomen morphological variations in females were observed between BG and SB and, BG and TM populations ($p < 0.05$). These variables explained 87% of the observed areas (CVA $p < 0.05$). In BG females, a narrowing of the anterior and lateral margins of the abdominal somites occurred, and a prolongation of the top of the telson (Fig. 9- C, D). Between groups, the percentages of correct allocation were higher than 65% in discriminant analysis (DA) ($p < 0.05$).

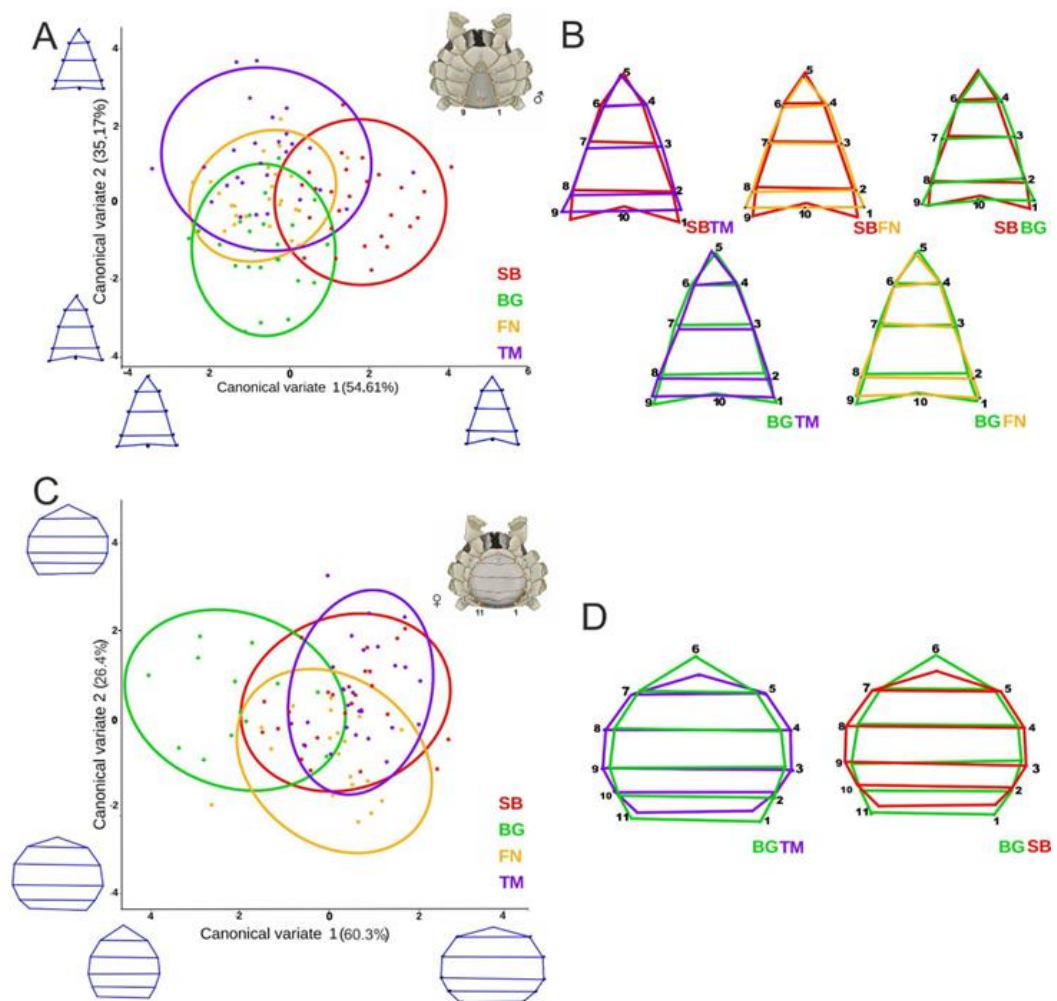


Fig. 9. Abdomen morphologic variations based on canonical variable analysis (CVA) - A-C; and thin-plate Splines of morphological variation based on discriminant analysis (D.A): B-D of male and female *Plagusia depressa* respectively in the areas studied. Barra Grande–BG. Suape Bay – SB. Tamandaré Beach- TM and Fernando de Noronha Archipelago- FN.

Right chelae shape: Right chelae shapes of male crab populations were different between all areas, according to the procrustes distance values ($p < 0.05$, Table 3). Variations in the SB population were due to a shortening of lower and upper attachment points of carpus with manus (1 and 7 points) and a thickening of the convex point of the upper manus region (6 point), when compared to the other sampling areas (CVA, $p < 0.05$). BG population presented lower manus concavity (2 point) and the pollex tip was more pronounced (3 point) than in the other sampling areas. Besides, the BG population presented an elongation of the lower and upper carpal attachment points with the manus (points 1 and 7) (Fig. 10-A, B).

Overall, female populations showed similar patterns to males, regarding morphological differentiation between BG and SB, and BG and FN populations ($p < 0.05$, Table 3). In this case, BG also showed an increase in the lower concavity of the manus (point 2) and the tip of the pollex more pronounced (3 point) than the other study areas (Fig. 10- C, D).

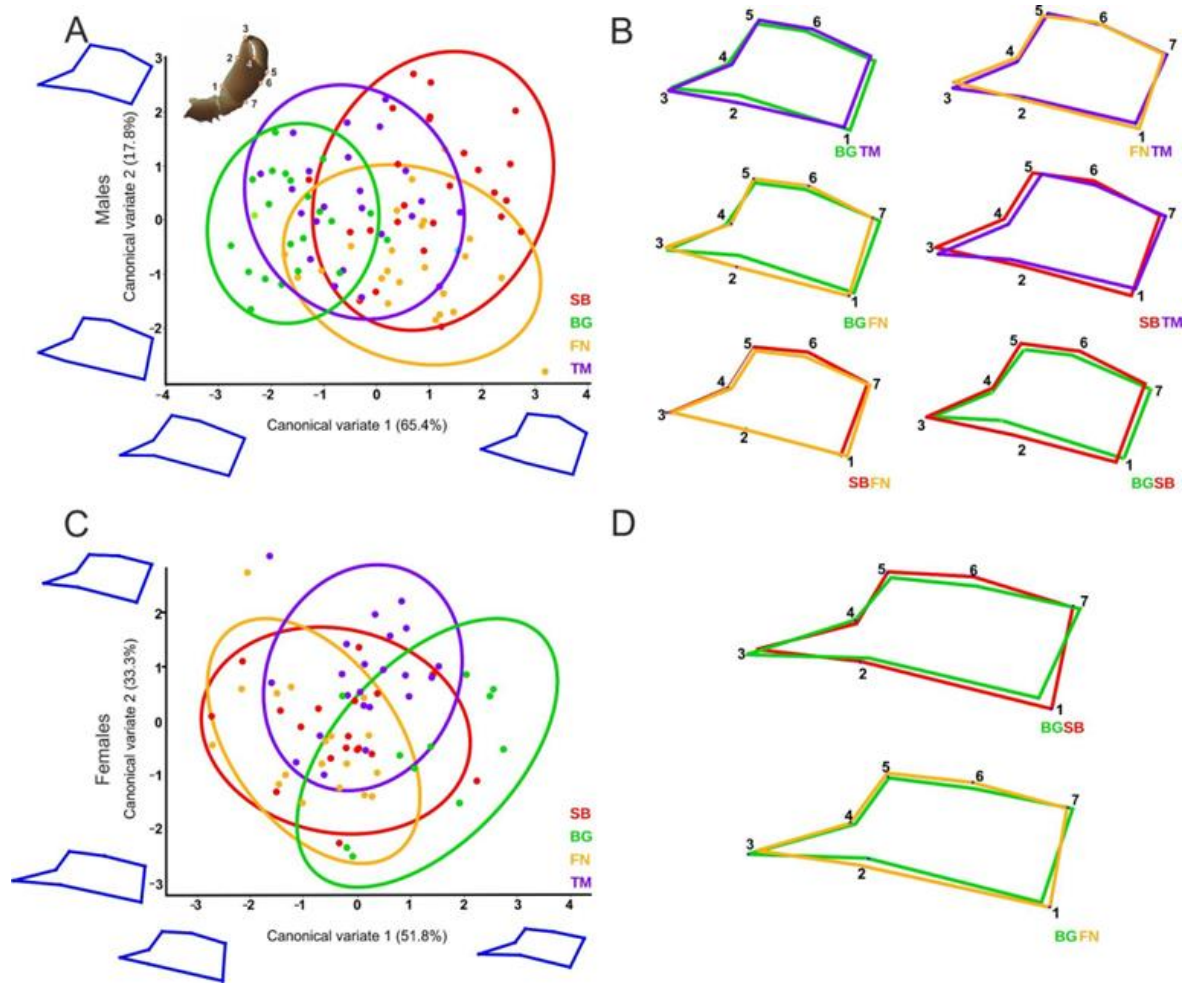


Fig. 10. Right chela morphologic variations based on canonical variable analysis (CVA) - A-C; and thin-plate Splines of morphological variation based on discriminant analysis (D.A): B-D of male and female *Plagusia depressa* respectively in the areas studied. Barra Grande– BG. Suape Bay – SB. Tamandaré Beach- TM and Fernando de Noronha Archipelago- FN.

DISCUSSION

The present study provides important and new insights into the morphological variability in the reef crab *Plagusia depressa*, a cryptic species that is still little investigated.

Our results focus on morphological and morphometric differentiation patterns of these crabs in coastal and insular environments of the WTA. The sampling areas presented different levels of protection and environmental conditions, and distinct biogeographical barriers for adult and larval dispersal of this species. Overall, male crabs were morphologically different, regarding several key morphometric parameters, in the westernmost area, the Barra Grande Marine Protected Area, from all the other sampling areas. On the other hand, females were different in the offshore oceanic Fernando de Noronha Marine Protect Area, from the coastal study areas, regarding their carapace shape. This indicates that multiple complex factors affect these crabs in such isolated areas.

4.1. Factors, processes, and biogeographic barriers affecting reef crab populations in the Barra Grande Marine Protected Area

Our results showed significant morphological differentiation patterns for male crabs in the Barra Grande Marine Protection Area (BG) for almost all the anatomical structures used in geometric morphometric analysis in relation to most of the studied areas. The most distinct morphological variations observed in crabs from BG were chelae shape. Chelae had a more pronounced pollex tip and an elongated manus in this region than in the other areas. Some studies related to brachyuran morphometry have shown that chelae are amongst the most conspicuous and characteristic anatomical features of decapod crustaceans and are directly related to feeding behavior and manipulation of the food items (Silva and Paula, 2008; Afkami *et al.*, 2014; Teschima *et al.*, 2016; Marochi *et al.*, 2017).

The elongate and robust chelae of males and females of *P. depressa* in BG may be associated with the aid in capturing food, the ability to reach and scrape the substrate, when it presents many irregularities, as observed for this area, since this species has preferentially herbivorous feeding habits (Santana *et al.*, 2019). In addition, the BG sampling area is constituted by environments of abrasion platform types caused by the erosion of coastal cliffs

that are common along this coastal area (Silva *et al.*, 2020). Thus, BG presents protuberant areas with elevated structures, which may contribute to the need to settle and move around in the environment.

For brachyurans, several authors hypothesized that chelae size and shape are strongly influenced by sexual selection (especially in males), due to cohort behavior and dispute with other males in the population (Callender *et al.*, 2013) as observed by Teschima *et al.* (2016) for *Grapsus grapsus* populations in Brazilian oceanic islands. Another hypothesis regarding chelae shape is related to prey type, food quality and availability (Smith and Palmer, 1994). Both hypotheses may affect chelae shape in a short period of time, reflecting a divergent morphological intraspecific variation when compared to other anatomical structures (Marochi *et al.*, 2017; Grinang *et al.*, 2019), which supports our results that right chelae correspond to the highest phenotypic divergence among populations found even in geometric and linear morphometric analysis, in that it was observed through PCA that the width (RCW) and length (RCL) of the chelae influenced the separation of the study areas.

Another important point is that Barra Grande, the westernmost sampling area, is located about 550 - 600 km from the other areas, which can prevent the exchange of individuals with adjacent populations since it is known that the average larval dispersal for marine fish and invertebrate species is about 125 km (Palumbi, 2003). Also, the observed differentiations may be directly related to the existence of geographic barriers. One important geographic barrier in the study area is Ponta do Calcanhar, where oceanic currents patterns prevent a dispersal of planktonic larvae from northwest to southeast, across this border (Thurman *et al.*, 2013). The division of the major oceanic currents and the geomorphology at the Ponta do Calcanhar, may significantly control gene exchange between the northern and southern populations of individual reef crab species, as already reported for other marine invertebrates species, such as for estuarine crabs *Neohelice granulata* (et al., 2012), fiddle

crabs of genus *Uca* (Rosenberg, 2001; Thurman *et al.*, 2013; Hampton *et al.*, 2014) and the chaetognath *Flaccisagitta enflata* (Melo *et al.*, 2020). Our study contributes to the ongoing discussion regarding the relevance of Ponta do Calcanhar as a key biogeographic barrier for planktonic dispersal in this region (Thurman *et al.*, 2013; Melo *et al.*, 2020). Further studies are necessary to understand if patterns of differentiation observed in our results have a genetic basis, or if they are of merely phenotypic nature, based on real-time local forcings (i.e., if such differences are due to barriers in gene flux). Furthermore, in some cases, trophic morphology is considered to be under strong genetic control (Teschima *et al.*, 2016; Thurman *et al.*, 2021), while in other instances trophic variation may result from diet-induced phenotypic plasticity (Smith, 2004, Marochi *et al.*, 2017).

4.2. Factors affecting the morphological differentiation of *P. depressa* in the offshore Fernando de Noronha Archipelago Marine Protected Area

Our results also indicated a pattern of differentiation in carapace shape and size for females in the oceanic offshore Fernando de Noronha Archipelago Marine Protected Area (FN), presenting the widest carapace and more accentuated depressions of the rostrum than in coastal populations. Many authors argued that female brachyurans having a wider carapace shape stem from a reproductive advantage, as they use this structure for energy reserves for the reproductive period and these differences may also reflect an adaptation for internal growth (e.g., gonad and muscle) (López Greco *et al.*, 2004; Ferrari *et al.*, 2011; Lira & Calado, 2013).

The morphological variance between populations may be related to phenotypic plasticity driven by environmental differences between sites (Sanford & Kelly, 2011; Hampton *et al.*, 2014). Physical (e.g., tidal regimes and wave energy), chemical (e.g. salinity, temperature) and ecological (intra- and interspecific interactions, food availability) conditions of habitats may be responsible for morphological divergence of carapaces and phenotypic plasticity or even by epigenetic regulation (Sotka, 2012).

Crabs are ectothermic organisms that depend on environmental temperature to regulate their temperature and metabolic rates, and when they occupy semi-terrestrial habitats, they suffer directly from water loss and desiccation stress (Allen *et al.*, 2012; Lira *et al.*, 2015). In Fernando de Noronha, the specimens were collected on a beach in a mesolittoral zone on a rock formation that is exposed during entire low tide periods (spring and neap low tides), causing stressful conditions of desiccation to resident populations. The coastal reef areas of Tamandaré Bay, Suape Beach, and Barra Grande present considerably different habitat conditions than those reported from FN. These continental reefs are farther from the beachline and are similarly only exposed during low spring tides, reducing the time of exposure to high temperatures and desiccation in all three areas, which may also help explain the fact that they do not present any significant divergence between them with regard to their female carapaces.

Hampton *et al.* (2014) showed that intraspecific morphological variation found in eight species of fiddler crabs might be related to variation in humidity with water conservation in the gill chambers of female fiddler crabs *Minuca burgersi*. The authors infer that differences in humidity may influence gene expression and morphological variation. A similar pattern (with local pressures and factors affecting morphology) was also observed by Marochi *et al.* (2017) for populations of the mangrove crab *Armases angustipes* along the Brazilian coast. They based their study on differentiation in carapace and chelae morphological structures and genetic differentiation using DNA sequencing. Similarly to our study, they also found statistically significant morphological differentiation and geographic structuring between areas, in spite of low genetic variability and lack of phylogeographic structure. They related the observed differences to habitat selective pressure, such as differences in desiccation stress between areas. In contrast to our study, their results indicated no clear correlation of morphological (or genetic) variation with ocean currents or geographic distance. Possibly, the larval dispersal of *P. depressa* may be less effective than for *A. angustipes*. This highlights the

urgent need of further studies to investigate the reproductive biology and larval dispersal patterns in these key crab species and other relevant decapods in tropical oceans, especially considering the challenges produced by climate change (Anger, 2001, Rebolledo & Wehrtmann, 2016; Santana *et al.*, 2018; Clarke *et al.*, 2020). The same pattern could also be true for *Plagusia depressa* in the present study. Stress from desiccation due to high temperatures, together with the behavior of carapace enlargement in preparation for the reproductive period, may explain the results found in this area.

Another important point for understanding species distributions in marine environments is the exchange of individuals between populations, defined by the sum of local populations that are connected to each other, generally by the dispersion of planktonic larvae (Marshall *et al.*, 2010). If larval dispersal is interrupted by a geographic barrier, or if local populations respond plastically to environmental factors or are subject to different selection pressures, geographic variation may occur (Hopkins & Thurman, 2010). Teschima *et al.* (2016) were able to observe the morphological and genetic structuring of *Grapsus grapsus* populations among Brazilian oceanic islands through a combination of morphometric and genetic techniques. They explained this differentiation mainly by the distance between the islands and the capacity for larval dispersion through ocean currents. Fernando de Noronha archipelago is about 345 km from the coast, which makes it virtually impossible for local reef crabs to exchange with coastal populations, probably causing the morphological differentiation observed herein.

CONCLUSION

The results obtained in this study provided new information on several biological and ecological aspects of populations of the reef crab *Plagusia depressa* in the WTA. Furthermore, this study brought, for the first time, information on this species in an oceanic insular environment. Intraspecific morphological structuring was identified in coastal and

insular environments with different levels of anthropogenic and environmental stresses, where factors such as habitat composition and structure, and exposure time related to tidal patterns were identified as potential causes for the phenotypic plasticity of the reef crabs. Other factors such as geographic isolation, biogeographic barriers, and ocean current patterns also seem to be relevant factors in morphological differentiation between the populations studied. However, studies related to genetic connectivity are still needed to better clarify if the phenotypic differences found in this study extend to issues related to gene flow within this species in the WTA. Our study and such further studies are paramount to support efforts for the conservation and management of this cryptic species and other relevant decapods with similar ecological behaviors.

REFERENCES

- Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology*, 71, 5–16.
- Afkami, M., Schubart, C. D. & Nardeloo, R. (2014). Morphometric differentiation among populations of *Leptodius exaratus* (H Milne Edwards, 1834) (Brachyura, Xantidae) from the Persian Gulf and the Gulf of Oman. *Crustaceana*, 89 (3), 259-271.
- Allen, B. J., Rodgers, B., Tuan, Y. & Levinton, J. S. (2012). Size-dependent temperature and desiccation constraints on performance capacity: Implications for sexual selection in a fiddler crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 438, 93-99.
- Almeida, A. O. & Carvalho, F. L. (2014). On the southern limit of distribution of the crab *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Brachyura: Plagusiidae) along the continental Brazilian coast. *Checklist*, 10 (6), 1502-1503

- Anger, K. (2001). *The biology of decapod crustacean larvae*. Lisse: A. A. Balkema.
- Barcellos, R. L., Santos, L. D., Oliveira, T. R. S., Oliveira, T. S. & Silva, J. C. A. (2018). Análise dos Componentes da Fração Arenosa como Indicadores Ambientais no Sistema Costeiro Associado ao Complexo Industrial-Portuário de Suape (PE). *Parcerias Estratégicas (Impresso)*, 46, 159-168.
- Barroso, C. X., Lotufo, T. M. & Matthews- Cascon, H. (2016). Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. *Journal of Biogeography*, 4, 2477-2488.
- Becker, B. J., Levin, L. A., Fodrie, F. J. & McMillan, P.A. (2007). Complex larval connectivity patterns among marine invertebrate populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 3267–3272
- Brian J. V., Fernandes T., Ladle, R. J. & Todd, P.A. (2006). Patterns of morphological and genetic variability in UK populations of the shore crab, *Carcinus maenas* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 329, 47–54.
- Briggs, J. C. (1974). *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, NewYork.
- Callander S., Kahn, A. T., Maricic, T., Jennions, M. D. & Backwell, P. Y. (2013). Weapons or mating signals? Claw shape and mate choice in a fiddler crab. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67, 1163–1167.
- Chapman J.W., Klaassen, R. H. G., Drake, V.A., Fossette, S., Hays, G.C., Metcalf, J. D., Reynolds, A. M., Reynolds, D. R., Alerstam, T. (2011). Animal orientation strategies for Moviment in flows. *Current Biology*, 21, R861- R870.
- Clarke, T. M, Reygondeau, G., Wabnitz, C., Robertson, R., Ixquiac-Cabrera, M., Lopez, M., Coghi, A. R. R., Iglesias, J.R. L., Wehrtmann, I. S. & Cheung, W. W. L. (2020). Climate

change impacts on living marine resources in the Eastern Tropical Pacific. *Diversity and Distributions*, 27, 65–81.

Coelho, P. A., Almeida A.O. & Bezerra, L.E.A. (2008). Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. *Zootaxa*, 1956, 1–58.

Coelho, P. A., Santos M. C. F. & Freitas, A. E. T. S. (2004). Crescimento do aratu-da-pedra, *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea, Decapoda, Plagusiidae), em Tamandaré Pernambuco. *Boletim Técnico-Científico do CEPENE* 12 (1): 73–79.

Dossa, A. N., Silva, A. C., Chaigneau A., Eldin, G., Araújo, M. & Bertrand, A. (2021). Near- surface western boundary circulation off Northeast Brazil. *Progress in Oceanography*, 190, 102475.

Fabricius, J. C. (1775). *Systema Entomologiae, sistens Insectorum Classes, Ordines, Genera, Species, adiectis Synonymis, Locis, Descriptionibus, Observationibus*. Flensburgi & Lipsiae: Korte.

Ferrari, L., Gil, D. G. & Vinuesa, J. H. (2011). Breeding and fecundity of the sub-Antarctic crab *Halicarcinus planatus* (Crustacea: Hymenosomatidae) in the Deseado River estuary, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 91(5):1023–1029.

Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith- Vaniz, W. F., Wirtz, P., Edwards, A. J., Barreiros, J. P., Ferreira, C. E. L., Gasparini, J. L., Brito, A., Falcon, J. M., Bowen, B. W. & Bernardi, G. (2008). Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, 35, 22–47.

Freire A. S., Teschima, M. M., Brandão, M. C., Iwasa-Arai, T., Sobral, F. C., Sasaki, D. K, Agostinis, A. O. & Pie, M. R. (2021). Does the transport of larvae throughout the south Atlantic support the genetic and morphometric diversity of the Sally Lightfoot Crabs *Grapsus*

grapsus (Linnaeus, 1758) and *Grapsus adscensionis* (Osbeck, 1765) (Decapoda: Grapsidae) among the oceanic islands? *Journal of Marine Systems* 223, 103614.

Freitas, A. E. T. S. & Santos, M. C. F. (2002). Aspectos biológicos do aratu-da-praia *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) ao largo de Tamandaré (Pernambuco – Brasil). *Boletim Tecnico- Científico do CEPENE*, 10, 187- 206.

Freitas, A. E. S. & Santos, M. C. F. (2007). Aspects of the fishery biology of the *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea: Brachyura: Plagusiidae) caught in Tamandaré (Pernambuco - Brazil). *Boletim tecnico-científico do CEPENE*. 15(2), 39–46.

Grinang, J., Das, I. & Ng, P. K. L. (2019). Geometric morphometric analysis in female freshwater crabs of Sarawak (Borneo) permits addressing taxonomy-related problems. *PeerJ* 7, e6205.

Guimarães, M. P, Calado, T. C. S. & De Barros, M.S. F. (2021). Gonad development in mature females of tidal spray crab *Plagusia depressa* (Brachyura: Plagusiidae). *Acta Zoologica* 102, 227–236.

Hampton, K. R, Hopkins, M. J., Mcnamara, J. C. & Thurman C. L. (2014). Intraspecific variation in carapace morphology among fiddler crabs (genus *Uca*) from the Atlantic coast of Brazil. *Aquatic Biology*, 20, 53–67.

Hopkins, M. J. & Thurman, C. L. (2010). The geographic structure of morphological variation in eight species of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) from the eastern United States and Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 248–270.

Ituarte, R. B., D'anatro, A., Luppi, T. A., Ribeiro, P. D., Spivak, E. D, Iribarne, O. O. & Lessa, E. P. (2012). Population structures of the SW Atlantic estuarine crab *Neohelice granulata* throughout its range: a genetic and morphometric study. *Estuary Coast*, 35, 1249–1260.

Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.

Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226 (3): 113-137.

Lezcano, A. H., Gonzalez- José, R., Spivak, E. D. & Dellatorre, F. G. (2012). Geographic differences in the carapace shape of the crab *Cyrtograpsus affinis* (Decapoda: Varunidae) and its taxonomic implications. *Scientia Marina*, 76, 329-337.

Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Holmiae, Stockholm. L. Salvii.

Linsker, R. (2003). *Arquipélago de Fernando de Noronha: o paraíso do vulcão*. São Paulo: Terra Virgem.

Lira, J. J. P. R. & Calado, T. C. S. (2013). Reproductive aspects and adaptive relative growth of the tropical crab *Goniopsis cruentata*. *Animal Biology* 63, 407–424.

López Greco, L. S., Viau, V., Lavalpe, M., Bond-Buckup, G. & Rodriguez, E. M. (2004). Juvenile Hatching and Maternal Care in *Aegla Uruguayana* (Anomura, Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*, 24, 309–313.

Maida, M. & Ferreira, B. P. (2003). *Atlas dos Recifes de Coral nas Unidades de Conservação Brasileiras*. MMA. Brasília.

Marshall, D. J., Monro, K., Bode, M., Keough, M. J., & Swearer, S. (2010). Phenotype–environment mismatches reduce connectivity in the sea. *Ecology letters*, 13 (1), 128-140.

Marochi, M. Z., Masunari, S. & Schubart, C. D. (2017). Genetic and Morphological Differentiation of the Semiterrestrial Crab *Armases angustipes* (Brachyura: Sesarmidae) along the Brazilian Coast. *The Biological Bulletin*, 232 (1), 30–44.

Masunari, S., Martins, S. B., Marochi, M. Z., serra, W. S. & Scarabino, F. (2017). Morphological variability in populations of the fiddler crab *Leptuca uruguayensis* (Nobili, 1901) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from South America. *Brazilian Journal of Oceanography*. 65, 373–381.

Melo, G. A. S. (1996). *Manual de Identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro*. São Paulo: Editora Plêiade.

Osbeck, P. (1765). Reise nach Ostindien und China. Nebst O. Toreens Reise nach Suratte und C. G. Ekebergs Nachricht von den Landwirthschaft der Chineser. *Rostock*, 1-13.

Palumbi, S. R. (2003). Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecology Applications*, 13, 146–158.

Rathbun, M. J. (1897). Synopsis of the American Sesarmae, with description of a new species. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 11, 89-92.

Rebolledo, A. P. & Wehrtmann, I. S. (2016). Differentiation in reproductive traits of geminate mangrove crabs of the genus *Aratus* (Decapoda: Brachyura) across the Central American Isthmus. *Marine Ecology*, 37, 1210-1222.

Rocha, L. A. (2003). Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography* 30, 1161–1171.

Rocha, C. A. O. & Guimarães, M. P. (2016). *Bioecologia de Plagusia depressa (Fabricius, 1775) em Coruripe, AL/BR: Aspectos da biologia de ecologia do aratu-da-pedra*. Novas edições Acadêmicas.

Rocha, C. A. O, Lira, J. J. P. R, Santana, J. L., Guimarães, M. P & Calado, T. C. S. (2019). Biological aspects of the marine crab *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) on the northeast coast of Brazil. *Marine Biology Research*, 15, 181-190.

Rohlf, F. J. (2010). *TpsDig, Digitize Landmarks and Outlines, version 2.16*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.

Rosenberg, M. S. (2001). The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the Genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*, 21, 839–869.

Rufino, M., Abelló, P. & Yule, A. B. (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): an application of geometric morphometric analysis to crustaceans. *Italian Journal of Zoology*, 71, 79-83.

Sanford, E, & Kelly, M. W. (2011). Local adaptations in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3, 509–535.

Santana, C.V., Schwamborn, R., Neumann-Leitão. S., Flores, M. J. & Lira, S. M. A. (2018). Spatio-temporal variation of planktonic decapods along the leeward coast of the Fernando de Noronha archipelago, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanographic*, 66 (1).

Santana, J. L, Carneiro, V. A., Santos, W. J. & Calado, T. C. (2019). Stomach contents and feeding habit of *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea: Decapoda: Plagusiidae) in sandstone reefs of northeast Brazil. *Revista Nordestina de Zoologia*, 12 (1), 147-164.

Shanks, A. L. (2009). Pelagic larval duration and dispersal distance revisited. *Biology Bulletin*, 216, 373–385.

Schubart, C. D., Gonzalez-Gordillo, J. I. Reyns, N. B., Liu, H. C & Cuesta, J. B. (2001). Are Atlantic and Indo-Pacific populations of the rafting crab *Plagusia depressa* (Fabricius), distinct? New evidence from larval morphology and mtDNA. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 49 (2): 301–310.

Silva, I. & Paula, J. (2008). Is there a better chela to use for geometric morphometric differentiation in brachyuran crabs? A case study using *Pachygrapsus marmoratus* and *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88 (5), 941-953.

Silva I. C, Mesquita N & Paula, J. (2010). Genetic and morphological differentiation of the mangrove crab *Perisesarma guttatum* (Brachyura: Sesarmidae) along an East African latitudinal gradient. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 28–46.

Smith, L. D., & Palmer, A. R. (1994). Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. *Science* 264, 710–712.

Sotka, E. E. (2012). Natural selection, larval dispersal, and the geography of phenotype in the sea. *Integrative and Comparative Biology*. 53, 538–545.

Teschima, M. M., Stroller, P. R, Firkowski, C. R., Pie, M. R. & Freire, A. S. (2016). Large-scale connectivity of *Grapsus grapsus* (Decapoda) in the Southwestern Atlantic oceanic islands: integrating genetic and morphometric data. *Marine Ecology*, 37,1360-1372.

Tosetto, E. G., Bertrand, A., Neumann-Leitão, S. & Junior, M. N (2022). The Amazon River plume, a barrier to animal dispersal in the Western Tropical Atlantic. *Scientific Reports*, 12, 537.

Thurman, C. L., Faria, S., & McNamara, J. (2013). The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: Implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 6, E1.

Thurman, C. L., Alber, R. E., Hopkins, M. J. & Shih, H. T. (2021). Morphological and genetic variation among populations of the fiddler crab *Minuca burgersi* (Holthuis, 1967) (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from shores of the Caribbean Basin and western South Atlantic Ocean, *Zoology Study* 60, 19.

Weersing, K. & Toonen, R. J. (2009). Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems. *Marine Ecology Progress Series*. 393, 1–12.

Wieman, A. C., Berendzen, P. B., Hampton, K. R., Jang, J., Hopkings, M. J., Jurgenson, J., McNamara, J. C., & Thurman, C. L. (2014). A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. *Marine Biobiology*. 161, 173–185.

Zelditch, M. L., Lundrigan, B. L. & Jr, T.G. (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & Development*, 6 (3), 194–206.

ARTIGO 2

6. ECOLOGIA TRÓFICA DO CARANGUEJO RECIFAL *Plagusia depressa* (FABRICIUS, 1775) EM AMBIENTES INSULARES E COSTEIROS DO ATLÂNTICO TROPICAL.**Resumo**

O aratu-da-pedra *Plagusia depressa* é amplamente distribuído nos oceanos tropicais e no Brasil, ocorre na costa do Nordeste e ilhas oceânicas. A espécie apresenta importância econômica, porém é pouco conhecida na literatura. No contexto ecológico, estratégias alimentares são capazes de fornecer informações essenciais na compreensão das interações ecológicas em função da disponibilidade e disputa de recursos, bem como fornecer informações sobre a integridade ambiental. Ferramentas de análises isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ são consideradas eficazes na função de traçadores da origem e destino da matéria orgânica em teias alimentares em diferentes escalas de tempo, contribuindo na reconstrução de nichos, habitat e nível trófico dos organismos no ecossistema. O objetivo desse trabalho foi descrever a origem e tipo de alimentação de *P. depressa*, identificar seu papel trófico no ecossistema, e observar possíveis efeitos de impactos antrópicos na espécie em dois ambientes distintos: costeiro (praia de Tamandaré) e insular (Arquipélago de Fernando de Noronha). Para isso, a ecologia alimentar da espécie foi estudada através de técnicas de análise de conteúdo estomacal e análises de isótopos estáveis de Nitrogênio e Carbono do material tecidual e estomacal da espécie, de uma espécie brachyura simpátrica (*Eriphia gonagra*) e grupos algais de potenciais itens alimentares da espécie. Como resultado, foi observado que *P. depressa* apresenta hábitos preferencialmente herbívoros, com maior contribuição de algas na dieta em ambas as áreas, seguido de fragmentos de origem animal, porém em menor frequência. Também foram encontrados fragmentos de microplásticos nas áreas estudadas, indicando contaminação do ambiente por resíduos de atividades antrópicas. As análises de isótopos estáveis revelaram um padrão de enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ em Fernando de Noronha nos grupos estudados com valores de enriquecimento de 2,8‰, 2,1‰ e 1‰ de $\delta^{15}\text{N}$ para macroalgas e tecidos de *P. depressa* e *E. gonagra*, respectivamente evidenciando que nos sistemas biogeoquímicos, o ciclo de nitrogênio é distinto nos dois ambientes estudados. Também foi observado enriquecimento em $\delta^{15}\text{N}$ entre consumidores (*P. depressa* e *E. gonagra*) e fontes alimentares em *P. depressa* de 3‰ e 3,8‰ em Fernando de Noronha e Tamandaré, respectivamente e de 2,5‰ e 4,5‰ para *E. gonagra*. Estes resultados

proporcionam base para futuras análises de ambientes recifais destas áreas, fornecendo subsídios para políticas públicas para o manejo e conservação dos ecossistemas recifais entremarés, fortemente ameaçados mundialmente.

Palavra chave: Conteúdo estomacal; Habitos alimentares; Isotopos estáveis; Plagusiidae.

Abstract

The reef crab *Plagusia depressa* is widely distributed in tropical oceans and occurs on Brazil's northeast coast and oceanic islands. Despite its economic importance, the species is underrepresented in the literature. In an ecological context, feeding strategies can provide essential insights into understanding ecological interactions based on resource availability and competition, as well as inform on environmental integrity. Isotopic analysis tools of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ are considered effective tracers of the origin and fate of organic matter in food webs across different time scales, contributing to the reconstruction of niches, habitats, and trophic levels of organisms within an ecosystem. This study aimed to describe the origin and type of diet of *P. depressa*, identify its trophic role within the ecosystem, and observe potential anthropogenic impacts on the species in two distinct environments: coastal (Tamandaré beach) and insular (Fernando de Noronha Archipelago) area. To achieve this, the feeding ecology of the species was studied through stomach content analysis and stable isotope analysis of nitrogen and carbon from tissue and stomach material of the species, a sympatric brachyuran species (*Eriphia gonagra*), and algal groups representing potential food items. The results indicated that *P. depressa* predominantly exhibits herbivorous habits, with a greater contribution of algae to the diet in both areas, followed by animal-origin fragments, albeit less frequently. Microplastic fragments were also found in the studied areas, indicating environmental contamination from anthropogenic activities. The stable isotope analyses revealed a pattern of $\delta^{15}\text{N}$ enrichment in Fernando de Noronha among the studied groups, with enrichment values of 2.8‰, 2.1‰, and 1‰ for macroalgae and tissues of *P. depressa* and *E. gonagra*, respectively, highlighting distinct nitrogen cycles in the biogeochemical systems of the two studied environments. Additionally, $\delta^{15}\text{N}$ enrichment was observed between consumers (*P. depressa* and *E. gonagra*) and food sources, with 3‰ and 3.8‰ in *P. depressa* from Fernando de Noronha and Tamandaré, respectively, and 2.5‰ and 4.5‰ for *E. gonagra*. These results provide a basis for

future analyses of reef environments in these areas, supporting public policies for the management and conservation of intertidal reef ecosystems, which are under significant global threat.

Keywords: Stomach Content; Feeding habits; Stable Isotopes; Plagusiidae.

Introdução

A espécie *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Brachyura: Plagusiidae), comumente conhecida como aratu-da-pedra, é amplamente distribuída pelos oceanos tropicais, incluindo costas continentais e ilhas oceânicas (Coelho *et al.*, 2004; Almeida & Carvalho, 2014; Rocha *et al.*, 2019). No Atlântico ocidental, *P. depressa* ocorre na costa nordeste do Brasil e em ilhas oceânicas (Fernando de Noronha, Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas e Arquipélago de Trindade e Martim Vaz) (Melo, 1996; Coelho *et al.*, 2008). Esta espécie pode ser encontrada em fendas de rochas rasas e recifes de coral (Coelho *et al.*, 2008) e em algumas áreas costeiras brasileiras, é explorada comercialmente e para a subsistência de populações locais (Freitas & Santos, 2007).

No contexto ecológico, os hábitos alimentares de braquiúros são a chave para compreender as distintas fases ontogenéticas das espécies e sua relação com outros organismos no ambiente (Reigada & Negreiros-Fransozo, 2001). Os hábitos alimentares podem descrever informações importantes em vários aspectos biológicos, como padrões de distribuição, migração, muda, reprodução, mudanças na dieta, variação sazonal, características ambientais e a disponibilidade de presa (McLaughlin & Hebard, 1961; Hyslop, 1980; Barros *et al.*, 2008). Em crustáceos, a ingestão alimentar é um fator decisivo para o crescimento e desenvolvimento, onde a maior parte da energia produzida é gasta no processo de maturação, produção de gametas e cuidado parental (Hartnoll, 1982). As estratégias alimentares fornecem também informações essenciais para ajudar a compreender as interações ecológicas em função da disponibilidade e disputa de recursos, bem como fornecer informações sobre a integridade ambiental (Gonçalves *et al.*, 2019).

Os isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) vem sendo utilizados para avaliar as relações tróficas nos ecossistemas costeiros (Botto *et al.*, 2008, Bergamini *et al.*, 2011;

Schwamborn & Giarrizzo, 2014; Figueiredo *et al.*, 2020). Estas ferramentas são consideradas eficazes na função de traçadores da origem e destino da matéria orgânica em teias alimentares em diferentes escalas de tempo, e vêm contribuindo muito na reconstrução de nichos, habitat e nível trófico dos organismos no ecossistema (Schwamborn *et al.*, 1999; Post, 2002; Layman *et al.*, 2012; Schwamborn & Giarrizzo, 2014; Carter & Chesson, 2017).

Estudos com o intuito de avaliar o papel funcional de decápodes costeiros através de análises isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ na determinação de sua composição e fonte alimentar têm sido bem representados na literatura nos últimos anos, fornecendo informações sobre seu papel nas redes alimentares, como para lagostim *Nephrops norvegicus* (Le Loc'h & Hily, 2005); camarão *Palaemon peringueyi* (Antonio & Richoux, 2014), o caranguejo - chinês, *Eriocheir sinensis* (Rudnick & Resh, 2005), caranguejo opiáceo, *Chionoecetes opilio* (Kolts *et al.*, 2013) e caranguejo- fantasma, *Ocypode* sp. (Rae *et al.*, 2019) e no Brasil, para os caranguejos de mangue, *Goniopsis cruentata* e *Ucides cordatus* (Pereira *et al.*, 2018). Neste contexto, a espécie *P. depressa* apresenta dados escassos em trabalhos referentes a hábitos e composição alimentar e que definem seu papel na estrutura trófica do ecossistema, apresentando apenas notas de comportamento alimentar realizadas por Hartnoll (1965), o que justifica estudos específicos de análises isotópicas para esta espécie.

Entender o papel trófico que *P. depressa* exerce na cadeia alimentar do ecossistema através do uso de análises isotópicas é fundamental para descrever a origem e tipo de alimentação, identificar seu papel trófico no ecossistema, além de também poder indicar aspectos como eutrofização local por fontes antropogênicas. Ainda não existem na literatura estudos com o intuito de identificar origens de fontes alimentares e nível trófico para a espécie, com apenas alguns aspectos referentes aos hábitos alimentares (Santana *et al.*, 2019).

No presente estudo, foram utilizados métodos complementares de análise de conteúdo estomacal (ACE) e de isótopos estáveis (AIE) para fornecer informações sobre a composição da dieta da espécie de aratu-da-pedra *P. depressa* em dois ambientes distintos: um costeiro e uma ilha oceânica no Atlântico Tropical Ocidental, com o intuito de abordar a seguinte questão: existem diferenças regionais nas dietas de aratu-da-pedra em ambientes costeiros e insulares que experimentam diferentes níveis de perturbação ambiental?

Material e Métodos

Área de estudo

A ecologia alimentar do aratu da pedra *P. depressa* foi estudada em duas áreas no sudoeste do Atlântico Sul, em uma área costeira (Tamandaré Bay – TM 8° 45' S 35° 08' W) e outra insular (Fernando de Noronha Archipelago – FN- 3°15' S 36°10' W) (Figura 1). Estas áreas apresentam diferenças relacionadas ao grau de proteção, onde Tamandaré faz parte da APA Costa dos Corais de uso sustentável e no Arquipélago de Fernando de Noronha a captura da espécie é proibida por lei federal (Figura 1).

Tamandaré está localizada na costa nordeste do Brasil, litoral Sul de Pernambuco e apresenta uma área costeira correspondente a 10 km de costa, distribuídas em três baías: Praia de Carneiros, Praia de Campas e Baía de Tamandaré, cercadas ao norte pelo Rio Formoso, e ao sul pelo rio Ilhetas que corre paralelo à costa, desembocando na praia da Boca da Barra. Nesta área, as formações recifais distribuídas em três linhas de recifes paralelas à costa formando construções semelhantes a recifes de franjas. As superfícies recifais são geralmente cobertas por fragmentos de zoantídeos e densos tapetes de algas calcárias (Maida & Ferreira, 1997).

O Arquipélago de Fernando de Noronha está localizado a ~ 360 km da costa do Brasil, no Atlântico Ocidental, formado por 21 ilhas e ilhotas com área total de ~ 27km². Compreende duas áreas protegidas: Parque Nacional Marinho (PNM) de proibição de captura e Área Ambiental Protegida (APA) de uso múltiplo, correspondendo às categorias II e VI da IUCN respectivamente. Nesta área os recifes rochosos e afloramentos isolados cobertos principalmente por turfa de algas e macroalgas predominam até 60 m, com baixa cobertura de coral (Zamoner *et al.*, 2021). O arquipélago está classificado como Patrimônio Mundial Natural devido à sua importância como área de reprodução e alimentação de diversas espécies marinhas (UNESCO, 2001).

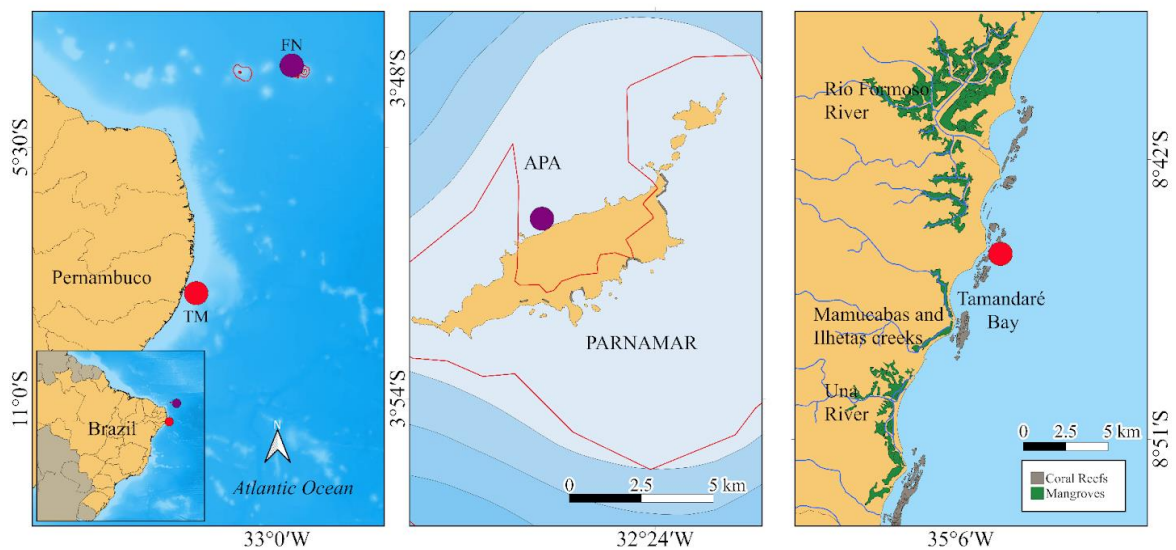


Figura 1: Mapa das áreas de estudo no Atlântico Tropical Ocidental, onde foram capturados espécimes de *Plagusia depressa*, destacando-se as duas áreas: Área Marinha Protegida do Arquipélago de Fernando de Noronha (FN) e Área Marinha Protegida da Baía de Tamandaré (TM).

Para identificar os principais tipos e fontes alimentares ingeridos e assimilados por *P. depressa*, foram coletados um total de 50 indivíduos adultos, 25 em cada área estudada. Os

espécimes foram coletados manualmente durante a maré baixa de sizígia no período da noite. Também foram incluídos nas coletas algumas amostras de três tipos de macroalgas marinhas de acordo com seu grupo funcional: Chlorophyta, Phaeophyta e Rhodophyta como potenciais itens alimentares e uma espécie simpátrica, *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Brachyura: Eriphiidae) ocorrentes em ambos os ambientes recifais estudados. Os indivíduos adultos de *P. depressa* foram submetidos a duas análises complementares: análise do conteúdo estomacal (ACE) e a análise de isótopos estáveis (AIE).

Análises de conteúdo estomacal (ACE)

Os estômagos de *P. depressa* foram removidos com auxílio de uma pinça e parte do material estomacal foi mantido em formol 70% para a preservação das características do material algal e o restante congelado em freezer para posterior análise isotópica.

Os conteúdos dos estômagos foram examinados por especialista através de um microscópio óptico Leica CLS 150 com ampliação de 80x (Kolts et al., 2013), separados por tipo de item e identificados até a menor possível resolução taxonômica e registrados sua contribuição estimada em cada indivíduo observado.

Para demonstrar a importância relativa de cada item dietético para a espécie de *P. depressa* no ambiente costeiro e insular, foram realizados gráficos de frequência de ocorrência nos dados de frequência dos itens dietéticos nos indivíduos examinados nas áreas.

Análise de isótopos estáveis (AIE)

Para os indivíduos de *P. depressa*, *E. gonagra* coletados foram removidas amostras de tecidos musculares de quelípodos, bem como amostras de material alimentar retiradas do estômago para as análises isotópicas.

Amostras de tecidos dos potenciais itens da dieta (macroalgas marinhas) também foram removidos e submetidos às análises isotópicas. Para isso, as amostras foram enxaguadas em água destilada, secas (60 °C, 48 h), maceradas e armazenadas em cápsulas de prata para análises de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. As epífitas foram removidas das folhas de macroalgas marinhas.

Para a análise de $\delta^{13}\text{C}$, o material estomacal e macroalgas marinhas foram tratados com ácido (HCl 1N até cessar a efervescência do CO_2) para remover o carbono inorgânico presente nos exoesqueletos.

Após encapsuladas, todas as amostras foram acondicionadas, submetidas e analisadas ao amostrador automático de um analisador elementar (EA, EuroVector, modelo EA3000 Single) acoplado a um espectrômetro de massa de razão isotópica (IRMS, Thermo Scientific, modelo DELTA V Advantage).

Os valores dos isótopos estáveis foram relatados de acordo com a notação:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ (ou } \delta^{15}\text{N}) = [\text{Ramostra/Rpadrão} - 1] \times 1000$$

onde $R = 13\text{C}/12\text{C}$ (ou $15\text{N}/14\text{N}$) e os padrões internacionais para carbono e nitrogênio são Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) e ar atmosférico (AIR), respectivamente.

Um material de referência certificado (caseína) adquirido da Elemental Microanalysis UK (P/N B2155) foi empregado para verificar a precisão analítica. O desvio padrão (DP) da análise isotópica estável foi de 0,13‰ ($n = 9$) para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. O DP para análise elementar foi de 2,5% para carbono ($n = 9$) e 0,79% para nitrogênio ($n = 9$).

Análises de dados

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e C/N para tecidos e material do conteúdo estomacal de *P. depressa* e *E. gonagra* bem como seus itens alimentares foram submetidos a análises de PERMANOVA one-way para observar diferenças entre os itens analisados e as áreas estudadas através do software Rstudio v. 5.1.

Para a contribuição relativa das fontes alimentares de carbono e nitrogênio assimilados nos consumidores, foi utilizado o modelo de mistura descrito por Post (2002):

$$\alpha = (\delta^{13}\text{C}_c - \delta^{13}\text{Cb2}) / (\delta^{13}\text{Cb1} - \delta^{13}\text{Cb2})$$

onde α : contribuição relativa da fonte 1 para o consumidor, $\delta^{13}\text{C}_c$: razão isotópica de carbono assimilado dos consumidores, $\delta^{13}\text{Cb1}$ e $\delta^{13}\text{Cb2}$: razão isotópica de carbono assimilados das fontes 1 e 2, respectivamente.

A posição trófica (ou “nível trófico”) foi calculada baseada no $\delta^{15}\text{N}$ segundo Post (2002):

$$\text{PT}_c = \text{PT}_{\text{fonte}} + (\delta^{15}\text{N}_c - [\delta^{15}\text{Nb1} \times \alpha + \delta^{15}\text{Nb2} \times (1 - \alpha)] / \text{FT} \delta^{15}\text{N})$$

onde PT_c : posição trófica do consumidor; PT_{fonte} : posição trófica da linha de base, onde assumimos para macroalgas $\text{PT} = 1$ (Montoya *et al.*, 2002); α : contribuição relativa da base 1 para o consumidor; $\delta^{15}\text{N}_c$, $\delta^{15}\text{Nb1}$ e $\delta^{15}\text{Nb2}$: razões isotópicas de Nitrogênio assimilado por consumidores, base 1 e base 2, respectivamente; FT : valores de fracionamento trófico.

A contribuição dos recursos alimentares e valores de fracionamento trófico para espécies de crustáceos decápodes utilizadas no estudo foram obtidos da literatura: macroalgas clorófitas e rodófitas: $\Delta^{13}\text{C} = 2,01 \pm 0,86$ e $\Delta^{15}\text{N} = 2,80 \pm 0,98$ (Gates, 2006; Rae, 2019).

Resultados

Análises de Conteúdo estomacal (ACE)

De acordo com os resultados da ACE, cerca de 65% e 95% dos estômagos analisados em Tamandaré e Fernando de Noronha, respectivamente, apresentaram algum material em seu interior.

Foi observado um padrão preferencialmente herbívoro com um total de 53% e 69% de conteúdo algal analisado em Fernando de Noronha e Tamandaré, respectivamente. Também foram identificados materiais como sedimentos (grãos, cascalhos, fragmentos de conchas), pequenos fragmentos de tecido de origem animal, resquícios de microplásticos e outros materiais os quais não foram possíveis sua identificação devido ao tamanho do fragmento e ao avançado grau de degradação sendo classificados como material digerido (Figura 2).

Materiais de origem plástica como fragmentos de rede de pesca, também foram observados em pelo menos um dos indivíduos de cada ambiente estudado (0,4% em FN e 0,9% em TM, Figura 2). Apesar destes resultados indicarem valores baixos em relação à composição total dos conteúdos analisados, é um importante alerta no contexto da crescente contaminação marinha por resíduos de atividades antrópicas.

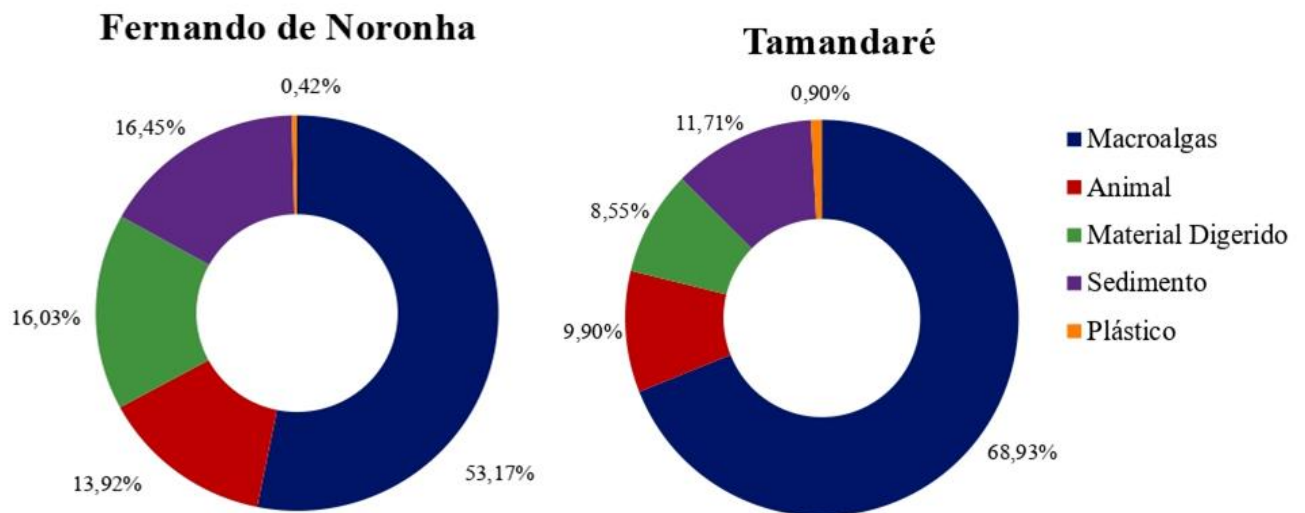


Figura 2: Percentual de ocorrência de itens observados no conteúdo estomacal de *Plagusia depressa* no Arquipélago de Fernando de Noronha (FN) e Praia de Tamandaré (TM).

Em todos os indivíduos que apresentaram conteúdo estomacal, foi observado algum tipo de material algal em seu conteúdo com algumas variações entre os locais estudados, mas tipicamente dominada por algas vermelhas rodofíceas e clorofíceas, complementadas por algumas algas pardas (feofíceas) e fragmentos de origem animal de moluscos e outros crustáceos (Figura 3).

A maior contribuição de algas marinhas foi observada nas áreas estudadas, com um total de 22 táxons no Arquipélago de Fernando de Noronha e 20 táxons na praia de Tamandaré. Foi possível observar uma grande diferença na preferência alimentar dos indivíduos de *P. depressa* em relação aos sítios estudados (Figura 3), em FN, foi identificado maior ocorrência nos conteúdos analisados para o gênero *Cladophora* sp. (Chlorophyta) e em TM, o gênero *Hypnea* sp (Rhodophyta) foi o item mais encontrado nos conteúdos estomacais analisados (Figura 3).

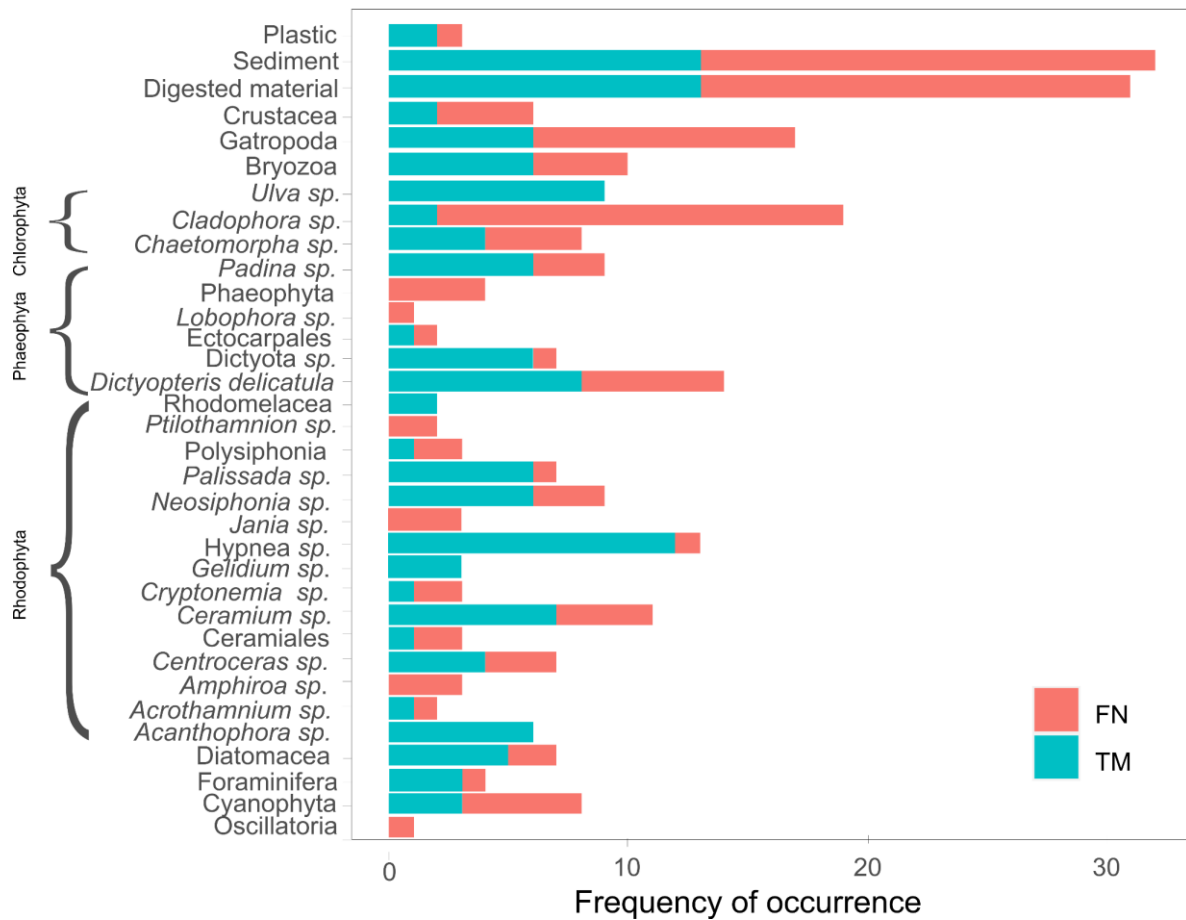


Figura 3: Frequência de ocorrência de itens no conteúdo estomacal de *Plagusia depressa* no Arquipélago de Fernando de Noronha (FN) e Tamandaré (TM).

Os grupos mais relevantes em unidade de volume relativo, com mais de 50% na média, para Fernando de Noronha, foram as algas clorófitas, principalmente a clorofita *Cladophora* sp. (Figura 4). Grande parte dos estômagos de *P. depressa* de FN apresentaram estômagos cheios com 80% do conteúdo estomacal com esse grupo. Na área de Tamandaré, as algas vermelhas (rodófitas) apresentaram um maior destaque, com porcentagens distribuídas entre vários grupos com médias maiores de 5% (Figura 4). Contudo, as rodófitas com maiores destaques em unidade de volume relativo dentro dos itens disponíveis foram *Neosiphonia* sp. e *Ceramium* sp. com 22.4% e 12%, respectivamente (Figura 4).

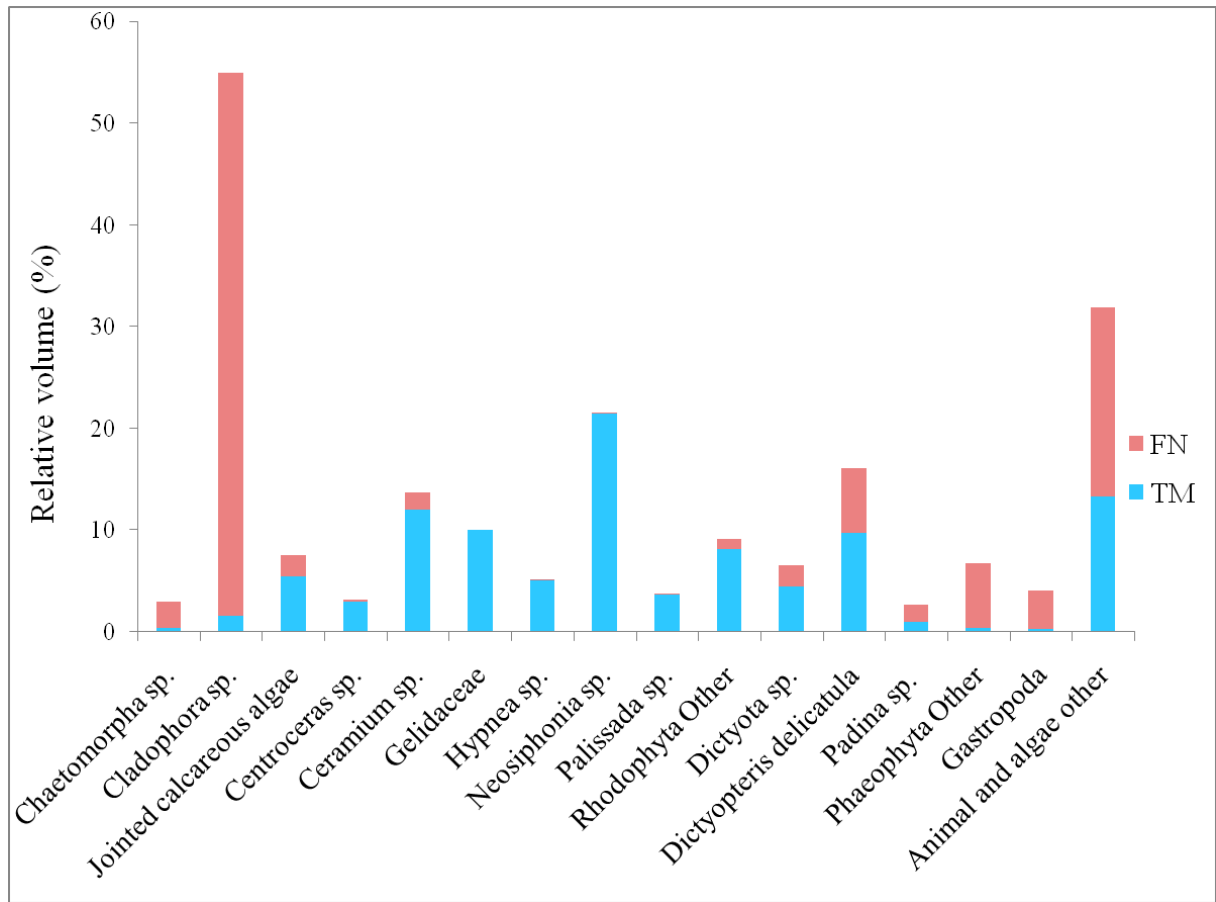


Figura 4: Volume Relativo Médio (%) de itens no conteúdo estomacal de *Plagusia depressa* no Arquipélago de Fernando de Noronha (FN) e em Tamandaré (TM).

Análises de Isótopos estáveis (AIE)

Os valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C/N dos itens estudados mostraram um claro enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ no sistema insular, Arquipélago de Fernando de Noronha, em todos os grupos de algas clorofíceas, rodofíceas e feofíceas e conteúdos e tecidos de consumidores estudados (*P. depressa* e *E. gonagra*) (Figuras 5 e 6, tabela 1).

Os valores isotópicos de tecido muscular de *P. depressa* foram diferentes entre o ambiente costeiro e insular para $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C/N (PERMANOVA, $p < 0.05$; figura 6, apêndice 1), com valores médios de $\delta^{13}\text{C}$: $-14,8 \text{ ‰} (\pm 1,2)$ e $-16 \text{ ‰} (\pm 0,7)$, de $\delta^{15}\text{N}$: $9,3 \text{ ‰} (\pm 0,9)$ e

7,4‰ ($\pm 0,4$); e C/N: 3,4 mol ($\pm 0,05$) e 3,7 ($\pm 0,07$), para FN e TM, respectivamente (figura 5, tabela 3), com valores isotópicos médios mais enriquecidos em FN do que em TM, para $\delta^{15}\text{N}$ e para $\delta^{13}\text{C}$.

As amostras de conteúdos estomacais de *P. depressa* também mostraram diferenças entre as duas áreas para o carbono e a razão c/n $\delta^{13}\text{C}$ e C:N ($p < 0,05$, material suplementar 1 ; figura 5) com valores médios maiores de -14,8 ‰ ($\pm 1,2$) para $\delta^{13}\text{C}$ de e -16 ‰ ($\pm 0,7$) e valores de C:N de 5,5 mol ($\pm 0,9$) e 8,5 mol ($\pm 2,3$), com valores isotópicos médios mais enriquecidos em FN do que em TM, para o $\delta^{13}\text{C}$.

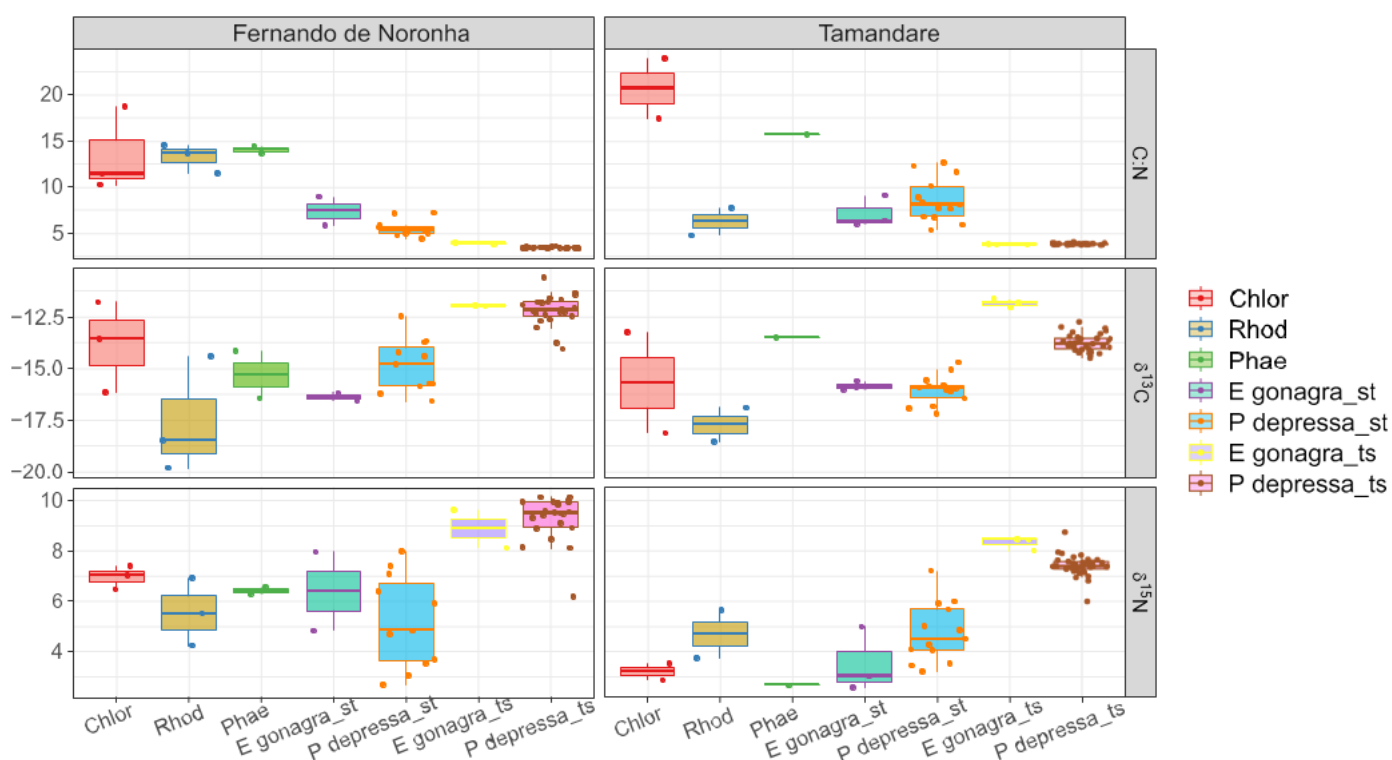


Figura 5: Boxplot de valores médios e desvio padrão das análises isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C:N de *Plagusia depressa*, *Eriphia gonagra* e seus itens alimentares no Arquipélago de Fernando de Noronha e na Praia de Tamandaré. Chlor: clorofíceas; Rhod: Rodofíceas; Phae: phaeofíceas; E gonagra_st: conteúdo estomacal de *E. gonagra*; P depressa_st: conteúdo estomacal de *P. depressa*; E gonagra_ts: tecido de *E. gonagra*; P depressa_ts: tecido de *P. depressa*.

Os valores médios das razões isotópicas (figura 6) mostraram maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ de todos os itens estudados no ambiente insular do Arquipélago de Fernando de Noronha (FN) quando comparado ao ambiente costeiro (TM), indicando maior enriquecimento de N no ecossistema desta área, com valores maiores cerca de 1,9‰. Para $\delta^{13}\text{C}$, essa diferença foi de 3,9‰ de enriquecimento em Fernando de Noronha (figura 6, tabela 1).

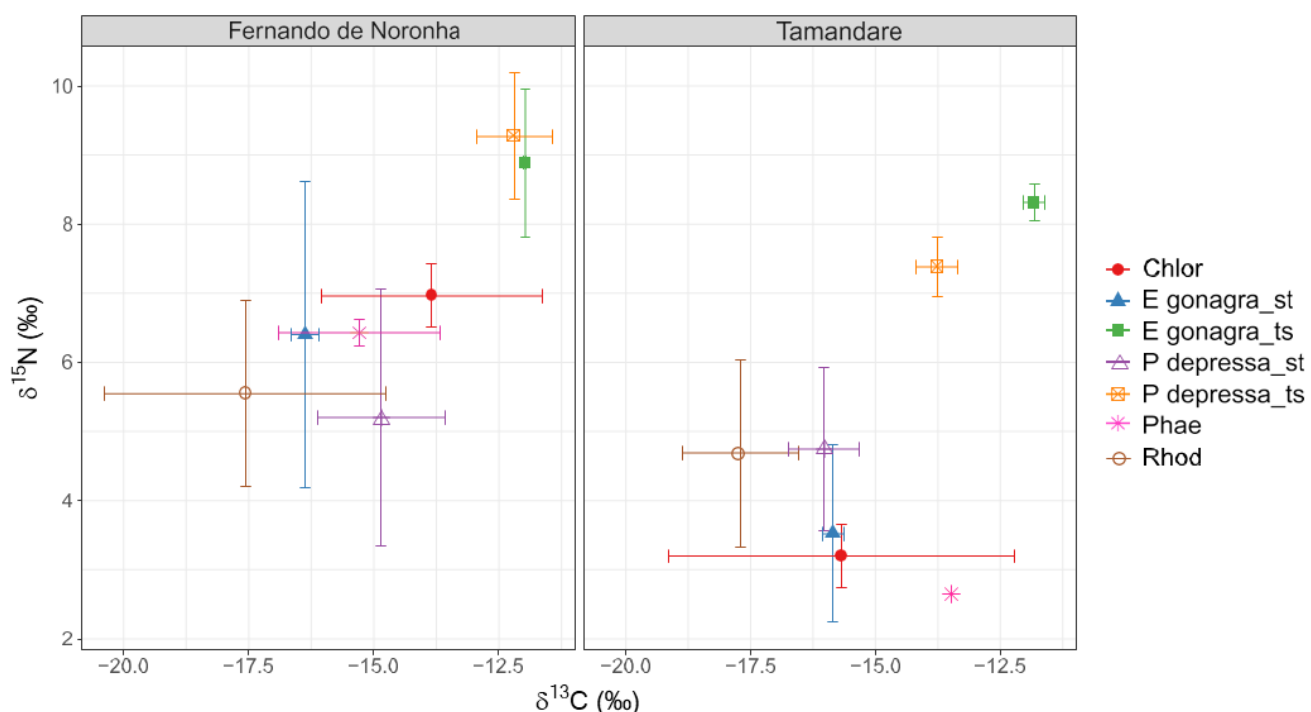


Figura 6: Representação da teia alimentar (biplot) dos itens submetidos à análise isotópica no presente estudo de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em Fernando de Noronha (FN) e Tamandaré (TM). Nenhum fator de enriquecimento foi utilizado para construir o gráfico espacial biplot. Chlor: clorofíceas; Rhod: Rodofíceas; Phae: phaeofíceas; E gonagra_st: conteúdo estomacal de *E. gonagra*; P depressa_st: conteúdo estomacal de *P. depressa*; E gonagra_ts: tecido de *E. gonagra*; P depressa_ts: tecido de *P. depressa*.

Tabela 1: N amostral, valores médios e desvio padrão ($\pm$ sd) de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ e C:N de *Plagusia depressa*, *Eriphia gonagra* e seus itens alimentares no Arquipélago de Fernando de Noronha e Tamandaré.

Área	Amostra	Descrição	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		C/N	
				Média	$\pm$ dp	Média	$\pm$ dp	Média	$\pm$ dp
Fernando de Noronha (FN)	Algae	Chlorophyta	3	-13.8	2.2	6.9	0.45	13.5	4.61
		Phaeophyta	2	-15.3	1.61	6.4	0.19	14	0.54
		Rhodophyta	3	-17.5	2.8	5.5	1.34	13.2	1.5
	<i>Eriphia gonagra</i>	Estomacal	2	-16.3	0.28	6.4	2.21	7.3	2.1
		Tecido	2	-12	0.02	8.9	1.07	3.8	0.1
	<i>Plagusia depressa</i>	Estomacal	11	-14.8	1.25	5.2	1.85	5.5	0.9
		Tecido	22	-12.1	0.7	9.3	0.9	3.4	0.05
	Algae	Chlorophyta	2	-15.7	3.4	3.2	0.46	20.7	4.6
Tamandaré (TM)		Phaeophyta	1	-13.5		2.6		15.7	
		Rhodophyta	2	-17.7	1.1	4.7	1.35	6.2	2.0
	<i>Eriphia gonagra</i>	Estomacal	3	-15.8	0.2	3.5	1.29	7.1	1.7
		Tecido	3	-11.8	0.2	8.3	0.26	3.7	0.04
	<i>Plagusia depressa</i>	Estomacal	13	-16	0.7	4.7	1.1	8.6	2.3
		Tecido	34	-13.8	0.4	7.4	0.42	3.7	0.07

Os modelos de mistura realizados a partir das fontes primárias de macroalgas clorofíceas e rodofíceas, itens mais encontrados na análise de conteúdos estomacais, mostraram uma contribuição destas fontes distinta de acordo com o tipo de amostra dos consumidores analisada: os conteúdos estomacais de *P. depressa* indicaram assimilações de cerca de 30 a 100% do carbono orgânico das fontes basais nas duas áreas estudadas,

enquanto amostras de *E. gonagra* apresentaram diferenças nas contribuições, com cerca de 20% a 35% para FN e 80% a 100% em Tamandaré (Figura 7 e apêndice 2 e 3).

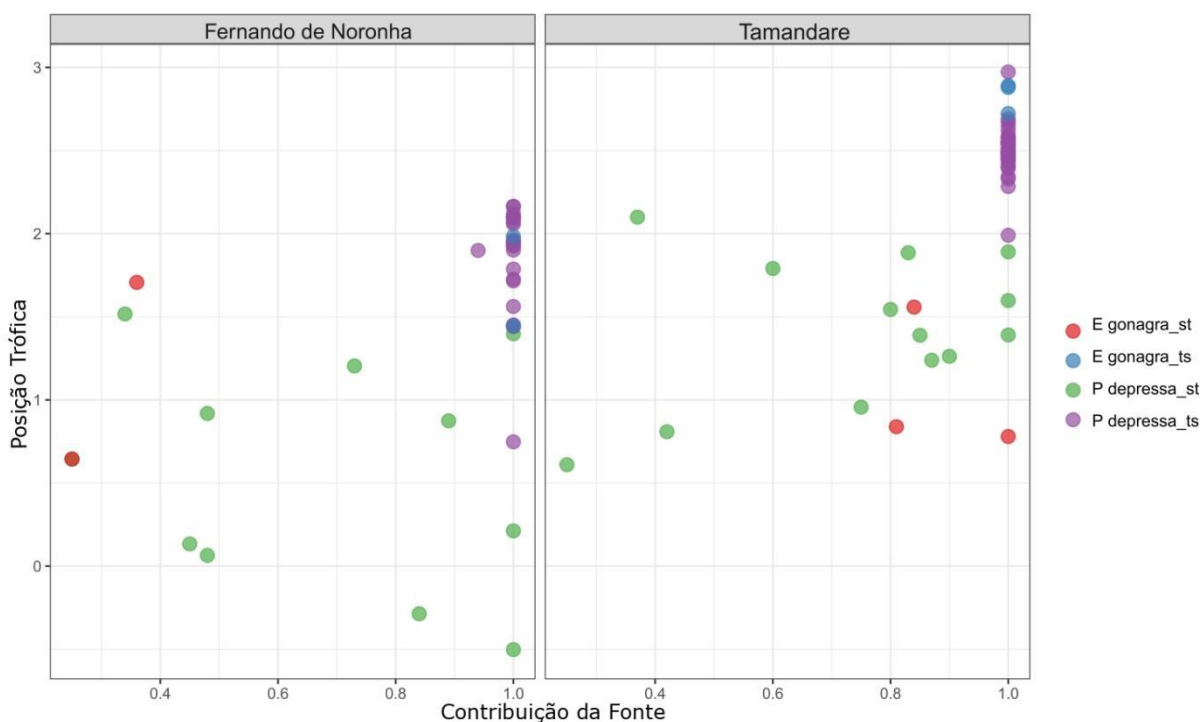


Figura 7: Proporção de contribuição da fonte vs posição trófica de *Plagusia depressa* e *Eriphia gonagra* (biplot) em Fernando de Noronha (FN) e Tamandaré (TM). Posição trófica foi calculada considerando um fator de enriquecimento de 2.8 ‰ por $\delta^{15}\text{N}$. Contribuição da fonte foi calculada baseada em valores de $\delta^{13}\text{C}$. E gonagra_st: conteúdo estomacal de *E. gonagra*; P depressa_st: conteúdo estomacal de *P. depressa*; E gonagra_ts: tecido de *E. gonagra*; P depressa_ts: tecido de *P. depressa*.

Discussão

O presente estudo fornece importantes e novos conhecimentos sobre a ecologia trófica do aratu-da-pedra *P. depressa*, uma espécie críptica ainda pouco investigada no Atlântico Ocidental tropical. A composição da dieta alimentar juntamente com a composição isotópica indicaram maior diversidade e preferência alimentar distinta, bem como um maior enriquecimento isotópico no Arquipélago de Fernando de Noronha, ambiente insular estudado.

Análises de Conteúdo estomacal (ACE)

A composição alimentar de adultos de *P. depressa* reflete o modelo de alimentação descrita para outras espécies da família Plagusiidae descritas como prioritariamente herbívoras e com a preferência por algas vermelhas e verdes como observado para *Plagusia dentipes* (Samson *et al.*, 2007) e *P. capensis* (Bacon, 1971), associando este comportamento à disponibilidade e abundância sazonal destas algas no ambiente.

Um estudo realizado por Santana *et al.* (2019) sobre hábitos alimentares de *P. depressa* em um ambiente recifal de Alagoas (Nordeste do Brasil) também concluiu que a espécie é prioritariamente herbívora com hábitos incidentais ou oportunistas através da ingestão de grupos de pequenos animais que vivem como fauna associada como o molusco *Eulithidium affine*, o que corrobora nossos resultados, uma vez que a maior parte do material animal encontrado nas amostras estomacais, foram fragmentos de moluscos, anfípodes e outros crustáceos, possivelmente associados às algas removidas por *P. depressa*. Neste estudo, os autores observaram também padrões de preferência alimentar por algas vermelhas (*Polysiphonia sp.* e *Hypnea musciformis*) nos recifes de Alagoas. Esta preferência por algas vermelhas também foi registrada para *P. depressa* no presente estudo nos recifes de Tamandaré, onde foram predominantes os gêneros de *Neushiponia sp.* e *Ceramium sp.*

Os resultados obtidos no presente trabalho evidenciam o mesmo comportamento dos indivíduos de *P. depressa* no ambiente costeiro. Nesta área, a distribuição da composição das

algas nos recifes de Tamandaré é relacionada à densidade de herbívoros potenciais no ambiente (ie. echinodermatas, crustáceos e peixes) (Feitosa *et al.*, 2012; Costa, 2013; Meireles, 2016) e à sazonalidade, onde há grande cobertura de algas pardas e vermelhas durante o período do verão (Meireles, 2016), período que foi realizado o presente estudo.

No complexo recifal de Tamandaré, onde há grande atividade de *grazing* por herbívoros, como o ouriço-do-mar, *Echinometra lucunter* e peixes (eg. *Stegastes* spp.), é possível observar mudanças na composição de macroalgas no substrato (Feitosa *et al.*, 2012, Costa, 2013). Nesses recifes, há maior densidade de espécies de macroalgas com morfologias mais complexas e texturas mais rígidas capazes de resistir à perturbação no substrato decorrente da predação destes organismos (Costa, 2013). Algumas espécies de algas vermelhas são comumente encontradas nessas áreas onde há presença de *E. lucunter*, o que pode explicar o maior consumo de *P. depressa* nesta área. Além disso, estas algas apresentam morfologia menos complexas e mais palatáveis aos seus consumidores do que espécies de texturas mais rígidas como macroalgas calcárias articuladas muito presentes nestes recifes (Feitosa *et al.*, 2012, Costa, 2013).

Outro ponto importante referente à morfologia da espécie, em um estudo recente realizado por Costa *no prelo* (CAPÍTULO 1) sobre a morfologia das estruturas de *P. depressa* em populações ao longo do Nordeste do Brasil, observou que esta espécie apresenta quelípodo direito adaptado para o auxiliar melhor sua fixação no substrato e na captura de alimento, utilizando destas para raspar o substrato e acessar substratos com maiores irregularidades o que pode explicar a quantidade de sedimentos encontrados em ambas as áreas.

Em contraste aos resultados obtidos na área costeira e com outros autores que citam a preferência por algas vermelhas, a alta frequência de algas verdes do gênero *Cladophora* nos indivíduos de Fernando de Noronha indica uma diferença na composição das espécies de algas naquele ambiente.

Estudos recentes sobre impactos ambientais realizados por Mello (2023), indicaram a presença de poluição marinha nas praias do Arquipélago de Fernando de Noronha através de respostas ecológicas nas mudanças na estrutura das comunidades biológicas (composição e abundância de comunidades bentônicas e assembléia de peixes), sendo mais pronunciadas em áreas de uso público. Segundo a autora, na praia do Boldró, onde há descarga de efluentes de estação de tratamento de águas residuais, foi identificado grande concentração de microplásticos no sedimento, contaminantes químicos (Fe, Al, Ni, As e Cu) levando a altas concentrações de macroalgas verdes de rápido crescimento da Classe Ulvophyceae (*Caulerpa verticillata*). Estes dados corroboram os resultados do presente trabalho, uma vez que nossas campanhas de coleta de dados foram realizadas em formações rochosas da praia do Boldró, onde há maior ocorrência de aratu-da-pedra. A alta frequência de ocorrência da alga verde *Cladophora sp.*, também da família Ulvophyceae, indica que o rápido crescimento de algas verdes também influencia diretamente nos padrões alimentares do caranguejo *P. depressa* neste ambiente.

O avanço da poluição marinha por microplásticos têm sido relatado nas últimas décadas (Ivar do Sul *et al.*, 2009, Grillo & Mello 2021; Justino *et al.*, 2023; Lima *et al.*, 2023) e causado implicações à saúde de inúmeras espécies marinhas (Duarte *et al.*, 2020; Clause *et al.*, 2021; Justino *et al.*, 2022). Estudos realizados com outros decápodes que foram submetidos à ingestão de microplásticos, têm sofrido danos graves podendo obstruir as guelras ou as glândulas do sistema digestivo e, assim, perturbar funções corporais como a respiração, segregação de enzimas digestivas, absorção de nutrientes, e armazenamento de reservas de energia (Brennecke *et al.*, 2015; Gonçalves *et al.*, 2023). Apesar do baixo número de indivíduos de *P. depressa* que apresentavam fragmentos de microplásticos no presente estudo em ambas as áreas estudadas, indicando que a espécie tem sido exposta a resíduos de atividades antrópicas e podem ser considerados importantes indicadores dos impactos ambientais na comunidade bentônica, o que

torna necessário esforços e políticas públicas para mitigar os impactos dentro destas Unidades de Conservação Marinhas (UC's).

Análises de Isótopos estáveis (AIE)

Nosso trabalho identificou claramente que as amostras provenientes do Arquipélago de Fernando de Noronha foram mais enriquecidas em $\delta^{15}\text{N}$ que no ambiente costeiro, incluindo valores de fonte-base de macroalgas, e a própria espécie *P. depressa*, indicando que o sistema dos ciclos biogeoquímicos (nitrificação, assimilação de nitrogênio inorgânico, fixação de nitrogênio atmosférico, etc.) ao redor desta ilha, que determina a assinatura isotópica do nitrogênio disponível, é distinto do sistema na região costeira estudada.

As composições de isótopos de nitrogênio de produtores primários estabelecem o valor $\delta^{15}\text{N}$ na base da cadeia alimentar. Estes, dependem dos valores $\delta^{15}\text{N}$ das suas fontes de nitrogênio (por exemplo, nitrato, nitrito, amônio, ou N_2 atmosférico), transformações biológicas subsequentes (por exemplo, fixação de N_2 em giros subtropicais e desnitrificação em zonas mínimas de oxigênio), fracionamento isotópico associado à assimilação de nitrogênio e o tamanho do reservatório de nutrientes (Montoya 2007; Graham *et al.*, 2010).

Um resultado semelhante foi encontrado por Figueiredo *et al.* (2020), em estudos sobre o zooplâncton e material particulado em áreas oceânicas e costeiras. Eles observaram que em áreas oceânicas próximas a FN, a comunidade zooplanctônica apresentou-se mais enriquecida, em cerca de 2,3‰ $\delta^{15}\text{N}$, do que nas áreas costeiras de Pernambuco, o que corrobora o presente trabalho, uma vez que os valores foram de 2,1‰ e 2 ‰ de enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ nas espécies *P. depressa* e *E. gonagra* na ilha oceânica estudada, comparada com os indivíduos na área costeira continental.

A fixação de nitrogênio atmosférico por cianobactérias e outros organismos diazotróficos é um dos fatores que pode afetar o sinal isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ em teias tróficas aquáticas (Woodland

et al., 2013). Uma maior importância dos processos de fixação de N₂ atmosférico como fonte de N no sistema marinho leva invariavelmente a valores mais baixos de $\delta^{15}\text{N}$, mais próximos do valor “zero”, considerando-se que o N₂ atmosférico é o padrão de referência para estas medições (Montoya *et al.*, 2002). A fixação de nitrogênio atmosférico por cianofíceas e microalgas com simbiontes diazotróficos depende da presença de fósforo e ferro de origem terrígena, e por isso, é concentrada nas faixas neríticas e costeiras (Gérikas Ribeiro, 2018, Tang *et al.*, 2020). Portanto, é provável que o menor valor de $\delta^{15}\text{N}$ na área costeira possa ser explicado por uma maior influência de N₂ atmosférico fixado por cianofíceas, enquanto o N inorgânico em Fernando de Noronha provavelmente possui uma forte contribuição de fontes de N derivadas da ressurgência de massas d’água profundas (“efeito-ilha”, Doty and Oguri, 1958, Lira *et al.*, 2024). No Oceano Atlântico tropical, nitratos de massas d’água profundas costumam ser fortemente enriquecidos com o isótopo ^{15}N , se comparados com os nitratos de águas superficiais (Bourbonnais *et al.*, 2009) e com o N₂ atmosférico.

A entrada de nutrientes no ambiente marinho da região de Fernando de Noronha também é associada a vias terrestres e suas origens podem ser resultados tanto de fontes antropogênicas como naturais, influenciando diretamente a composição de espécies semi-terrestres. Entre as fontes naturais, o guano de aves destaca-se como rico contribuidor de nitrogênio devido ao seu teor de ácido úrico, que é convertido em amônia pelas bactérias antes de entrar no ambiente marinho (Justel-Díez *et al.*, 2023). Em áreas com populações abundantes de aves marinhas, a amônia derivada do guano pode levar a aumentos localizados nos níveis de N-amoniacal, como é o caso de Fernando de Noronha, que abriga uma grande diversidade e abundância de espécies de aves marinhas (Santos & Serafini, 2020), contribuindo como fonte de nutrientes no ambiente marinho. Guano de aves marinhas tem sido demonstrado como fonte extremamente enriquecida com o isótopo ^{15}N (Signa *et al.*, 2012), o que também contribuiria

para explicar as diferenças observadas entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados na área costeira continental e na ilha oceânica de FN, rica em colônias de aves marinhas.

Os impactos antropogênicos também influenciam na entrada de nutrientes no ambiente marinho através de efluentes, como já discutido anteriormente, que levam a altos níveis de contaminantes. Mello (2023) através de análises isotópicas, observou elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ em macroalgas em quase todas as praias analisadas no arquipélago. Entretanto, observou que nos locais onde há lançamento de esgoto não tratado (praia do Porto, Morro de Fora e Boldró), o enriquecimento é cerca de três vezes maior que nos locais onde há proibição de uso (Parque Nacional Marinho), indicando que esgotos domésticos, relativamente enriquecidos com o isótopo ^{15}N são lançados nessas áreas recifais. Já na região de Tamandaré, as plumas estuarinas, que se estendem sazonalmente sobre os recifes costeiros, têm forte influência de nitrogênio derivado dos extensos manguezais e dos efluentes de importantes plantações de cana-de-açúcar (Brito-Lolaia *et al.*, 2022), relativamente deplecionados em ^{15}N . Nossos resultados vão em consonância com os de Mello (2023), que na praia do Boldró identificou valores de $\delta^{15}\text{N}$ de macroalgas que variaram entre 4‰ a 7,5‰, os mesmos valores encontrados no presente trabalho, indicando que a alta concentração de nutrientes nos costões recifais mais próximos à ilha, apresentam altos valores de $\delta^{15}\text{N}$, influenciando diretamente a assinatura isotópica das teias tróficas marinhas neste ambiente insular único, de inestimável relevância sócio-econômica e ecológica.

As diferenças nos valores isotópicos nas análises de conteúdo estomacal e tecidos de cada espécie de caranguejo estudada, refletem períodos diferentes na assimilação de Carbono e Nitrogênio na dieta e permitem entender melhor a ecologia alimentar e assimilação desses organismos.

Tanto no conteúdo estomacal quanto no tecido de *P. depressa*, encontramos valores médios significativamente mais enriquecidos no isótopo ^{13}C , em FN do que em TM. Esse resultado demonstra a consistência dos dados de $\delta^{13}\text{C}$ com os dados de volume relativo do

conteúdo estomacal. As clorofíceas, mais enriquecidas em ^{13}C , foram mais relevantes (em unidades de volume) para a alimentação de *P. depressa* em FN, o que explica de forma clara o enriquecimento em ^{13}C do conteúdo estomacal e dos tecidos deste braquiúro recifal. A congruência destas duas bases de dados confirma o amplamente aceito paradigma da utilidade do $\delta^{13}\text{C}$ como traçador da fonte primária de alimento (Fry, 1988, 2006; Schwamborn & Giarrizzo, 2015, entre outros), e a utilidade de dados de volume relativo (ou biomassa relativa, ou área de cobertura, ou pontos), em análises de conteúdo estomacal, mesmo sendo baseados em estimativas visuais subjetivas do volume relativo (Schwamborn & Criales, 2000). Já os dados de frequência de ocorrência, não fornecem nenhuma informação sobre as quantidades relativas de tipos de alimentos ingeridos, levando a uma sobrevalorização de tipos pouco volumosos e pouco nutritivos de alimentos (como microalgas e grãos de sedimento) em estudos de alimentação.

A maior importância de clorofíceas em FN (recifes da praia do boldró) poderia ser devido à coleta próxima da costa, enquanto em TM, essa espécie de caranguejo foi encontrada apenas em recifes distantes da costa, possivelmente influenciando a disponibilidade de algas, como alimentos, nestes ambientes. Mais trabalhos são necessários para elucidar os complexos padrões de comportamento de seletividade alimentar de *P. depressa* e a distribuição espacial e disponibilidade de macroalgas em FN e TM.

De acordo com os nossos dados, o enriquecimento pelo carbono e nitrogênio entre os consumidores sugere uma diferença temporal na alimentação expressa em tecidos de maior e menor taxa de renovação (Peterson & Fry, 1987; Carman *et al.*, 2014). Diferentes tecidos possuem distintas propriedades fisiológicas originando diferentes proteínas atuantes na assimilação tecidual (Cherel *et al.*, 2014). O maior enriquecimento de tecidos em relação aos conteúdos estomacais indica maior assimilação pelos consumidores como esperado para estes animais.

O presente trabalho observou que para a espécie simpátrica de *P. depressa*, o caranguejo recifal *E. gonagra*, o enriquecimento foi cerca de 1‰ $\delta^{15}\text{N}$ no ambiente insular oceânico (FN) em relação ao ambiente recifal costeiro (TM), de forma semelhante aos demais tipos de amostras. Além disso, a espécie apresentou valores mais empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ nos conteúdos estomacais submetidos às análises isotópicas quando comparados com algas e entre áreas, o que pode indicar que as fontes de alimento utilizadas neste estudo, podem não ter sido as principais contribuições para a alimentação de *E. gonagra* uma vez que as contribuições das fontes indicaram menores proporções destas fontes em Noronha, já que é sabido que esta espécie apresenta hábitos onívoros ingerindo tanto fontes de algas marinhas como outros organismos de origem animal (e.g., moluscos, crustáceos e echinodermatas) (Rodrigues *et al.*, 2020; Santana *et al.*, 2022).

O resultado consistente de altos valores de enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ no ambiente insular (FN), para praticamente todos os compartimentos estudados, foi um destaque neste estudo. Esses resultados sugerem que estudos de ecologia trófica sejam realizados em diferentes áreas de Fernando de Noronha que possam investigar e aumentar informações sobre os padrões de enriquecimento $\delta^{15}\text{N}$ de uma forma mais ampla e que consigam descrever teias tróficas na comunidade bentônica e identificar fatores e processos que impactam diretamente este sistema. Desta forma, nossos resultados podem ser utilizados como base para futuras análises de ambientes recifais nessas áreas, e fornecendo subsídios para políticas públicas para o manejo e conservação dos ecossistemas recifais entremarés, fortemente ameaçados mundialmente.

5. Referências

Ariza, A., Lengaigne, M., Menkes, C., Lebourges-Dhaussy, A., Receveur, A., Gorgues, T., Habasque, J., Gutiérrez, M., Maury, O., Bertrand, A. 2022. Global decline of pelagic fauna in a warmer ocean. Nat. Clim. Chang. 12, 928–934. [https://doi.org/10.1038/s41558-022-01479-](https://doi.org/10.1038/s41558-022-01479-2)

Bacon, M. R. 1971. Zonation and habits of the grapsid crabs *Plagusia capensis* e *Leptograpsus variegatus*. *Tane*, 17 (1), 123-127.

Barry, J.P., Ehret, M.J.1993. Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California. *Environ Biol Fish* 37, 75–95.
<https://doi.org/10.1007/BF00000715>

Bourbonnais, A., Lehmann, M. F., Waniek, J. J. Schulz-Bull, D. E. 2009. Nitrate isotope anomalies reflect N₂ fixation in the Azores Front region (subtropical NE Atlantic), *J. Geophys. Res.*, 114, C03003, doi:10.1029/2007JC004617.

Brito-Lolaia, M., Figueiredo, G. G. A., Neumann-Leitao, S., Yogui, G. T. , Schwamborn, R. 2022. Can the stable isotope variability in a zooplankton time series be explained by its key species? *Mar Environ Res*, 181, 105737.

Cherel, Y., Jaquemet, S., Maglio, A. Jaeger, A. 2014. Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between feather and blood and seabird chicks: Implications for non-invasive isotopic investigations. *Marine Biology*, 161, 229-237.

Clause, A.G., Celestian, A.J., Pauly, G.B., 2021. Plastic ingestion by freshwater turtles: a review and call to action. *Sci Rep* 11, 5672 . <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84846-x>

Costa, A.K. R. O Efeito da exclusão da pesca em populações macrobentônicas de ambientes recifais com ênfase em ouriços *Echinometra lucunter* na baía de Tamandaré, Pernambuco. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Tecnologia e Geociências. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Recife, PE, 2013.

Dantas, C.F.N.M., Duarte, O. S., Ferreira, W. C., Ayala, A. P., Rezende, C. F., Feitosa, C.V. Plastic intake does not depend on fish eating habits: Identification of microplastics in the stomach contents of fish on an urban beach in Brazil, *Marine Pollution Bulletin*, 153. 2020

Fabricius, J.C. *Species insectorum exhibentes eorum differentias specificas, synonyma, auctorum, loca natalia, metamorphosin adiectis observationibus, descriptionibus*. Tome I. Hamburgi et Kilonii: Carol Ernest Bohnii. i-viii + 552 pp. (1781).

Fabricius, J.C. *Systema Entomologiae, sistens Insectorum Classes, Ordines, Genera, Species, adjectis Synonymis, Locis, Descriptionibus, Observationibus*. Kortii, Flensburgi et Lipsiae. 832 pp. 1775.

Feitosa, J.L.L.; Cocentino, A.M.; Teixeira, S.F.; Ferreira B.P. 2012. Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: Stegastes) on South- Western Atlantic algal dominated reefs. *Journal of Sea Research*, 70, p. 42-49.

Fry, B., 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1182–1190.

Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York.

Gérikas Ribeiro C, Lopes Dos Santos A, Marie D, Pereira Brandini F, Vaultot D. 2018. Small eukaryotic phytoplankton communities in tropical waters off Brazil are dominated by symbioses between Haptophyta and nitrogen-fixing cyanobacteria. *ISME J.* May;12(5):1360-1374. doi: 10.1038/s41396-018-0050-z.

Graham, B.S., Koch, P.L., Newsome, S.D., McMahon, K.W., Auriolles, D., 2010. “Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems,” in *Isoscapes: Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth Through Isotope Mapping*, eds J. B. West, G. J. Bowen, T. E. Dawson, and K. P. Tu (Dordrecht: Springer), 299–318.

Grillo, A.C., Mello, T.J., 2021. Marine debris in the Fernando de Noronha Archipelago , a remote oceanic marine protected area in tropical SW Atlantic. *Mar. Pollut. Bull.* 164. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112021>.

Ivar do Sul, J.A., Spengler, Â., Costa, M.F., 2009. Here, there and everywhere. Small plastic fragments and pellets on beaches of Fernando de Noronha (Equatorial Western Atlantic). *Mar. Pollut. Bull.* 58, 1236–1238. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.05.004>

Justel-Díez, M., Delgadillo-Nuño, E., Gutiérrez-Barral, A., García-Otero, P., Alonso-Barciela, I., Pereira-Villanueva, P., Álvares-Salgado, X.A., Velando, A., Teira, E., Fernández, E., 2023. Inputs of seabird guano alter microbial growth, community composition and the phytoplankton-bacterial interactions in a coastal system. *Environ. Microbiol.* 1–19. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.16349>

Justino, A.K.S., Ferreira, G.V.B., Fauvelle, V., Schmidt, N., Lenoble, V., Pelage, L., Martins, K., Travassos, P., Lucena-Frédou, F., 2023. From prey to predators: Evidence of microplastic trophic transfer in tuna and large pelagic species in the southwestern Tropical Atlantic. *Environ. Pollut.* 327. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121532>

Lima, C.D.M., Melo Júnior, M., Schwamborn, S.H.L., Kessler, F., Oliveira, L.A.A., Ferreira, B.P., Magalhães, G.M.O., Frias, J., Neumann-Leitão, S. . Zooplankton exposure to microplastic contamination in a estuarine plume-influenced region, in Northeast Brazil. *Environmental Pollution*, v. 322, p. 121072, 2023.

Lira, S. M.A, Schwamborn, R., Melo Júnior, , M. ,Varona, H. L., Queiroz, S., Velela D., Silva, A.J, Neumann-Leitão, S. Araújo, M. Marcolin, C.R. 2024. Multiple island effects shape oceanographic processes and zooplankton size spectra off an oceanic archipelago in the Tropical Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 242, 103942. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103942>

Mello, T.J. Impactos locais e globais sobre ambientes marinhos do Arquipélago de Fernando de Noronha. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Natal, RN, 2023.

Monteiro, R.C.P., Ivar do Sul, J.A., Costa, M.F., 2018. Plastic pollution in islands of the Atlantic Ocean. *Environ. Pollut.* 238, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.01.096>

Montoya, J.P., Carpenter, E.J., Capone, D.G., 2002. Nitrogen fixation and nitrogen isotope abundances in zooplankton of the oligotrophic North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 47, 1617–1628.

Peterson, B.J., Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293–320

Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecol* 83, 703–718.

Reigada, A. L. D.; Negreiros-Fransozo, M. L. 2001. Feeding activity of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Hydrobiologia*, v. 449, p. 249-252.

Rae, C.; Hyndes, G.A.; schlacher, T.A. 2019. Trophic ecology of ghost crabs with diverse tastes: Unwilling vegetarians. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 224:272-280, 2

Rocha, C.A.O., Guimarães, M.P. 2016. Bioecologia de *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) em Coruripe, AL/BR: Aspectos da biologia de ecologia do aratu-da-pedra. *Novas edições Acadêmicas*, 92 fls,

Rocha, C. A. O.; Lira, J. J. P. R.;, Santana, J. L.; Guimaraes, M. P.; Calado, T. C. S. 2019. Biological aspects of the marine crab *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) on the northeast coast of Brazil. *Marine Biology Research*, 15, 181-190

Rudnik, D, Resh, V. 2005. Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod crustacea. *Freshw Biol*, 1323-1336.

Sabadel, A.J.M, Durante, L.M, Wing, S.R 2020. Stable isotopes of amino acids from reef fishes uncover Suess and nitrogen enrichment effects on local ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 647:149-160. <https://doi.org/10.3354/meps13414>

Samson, S. A, Yokota, M., Strussmann, C. A. Watanabe, S. 2007 Natural diet of grapsoid crab *Plagusia dentipes* de Haan (Decapoda: Brachyura: Plagusiidae) in Tateyama Bay, Japan. *Fisheries Science*, 73, 171–177.

Santana, L. J., Carneiro, V.A.R., Dos Santos, V.J., Calado, T.C.S. 2019. Stomach contents and feeding habits of *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea:Decapoda: Plagusiidae) in sandstone reefs of Northeast Brazil. *Rev Nordest Zool* 12(1):147–164.

Santos, L.P.S., Serafini, P.P., 2020. Programa de monitoramento de aves marinhas no arquipélago de Fernando de Noronha - relatório anual.

Schwamborn, R., Ekau, W., Voss, M., Saint-Paul, U. 1999. Stable isotope composition of particulate organic matter and zooplankton in northeast Brazilian shelf waters. *Arc. Fish. Mar. Res.* 47, 201–210.

Schwamborn R, Criales M.M.2000. Feeding strategy and daily ratio of juvenile pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum*) in a South Florida seagrass bed. *Mar Biol* 137:139–147

Schwamborn, R., Giarrizzo, T., 2015. Stable isotope discrimination by consumers in a tropical mangrove food web: how important are variations in C/N ratio? *Estuary Coasts* 38, 813–825. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9871-9>

Signa, G., Mazzola, A., & Vizzini, S. (2012). Effects of a small seagull colony on trophic status and primary production in a Mediterranean coastal system (Marinello ponds, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 111, 27-34.

Tang W, Cerdán-García E, Berthelot H, Polyviou D, Wang S, Baylay A, Whitby H, Planquette H, Mowlem M, Robidart J, Cassar N. 2020. New insights into the distributions of nitrogen fixation and diazotrophs revealed by high-resolution sensing and sampling methods. *ISME J.* Oct;14(10):2514-2526. doi: 10.1038/s41396-020-0703-6.

UNESCO 2001 Report of the twenty-fifth session of the World Heritage Committee (Helsinki, Finland, 11 - 16 December 2001). Available: <https://whc.unesco.org/en/decisions/2319> assessed at March 01 2024.

Woodland R.J., Holland, D.P., Beardall, J., Smith, J., Scicluna, T., Cook, P. L. M. 2013. Assimilation of Diazotrophic Nitrogen into Pelagic Food Webs. *PLoS ONE* 8(6): e67588. doi:10.1371/journal.pone.0067588

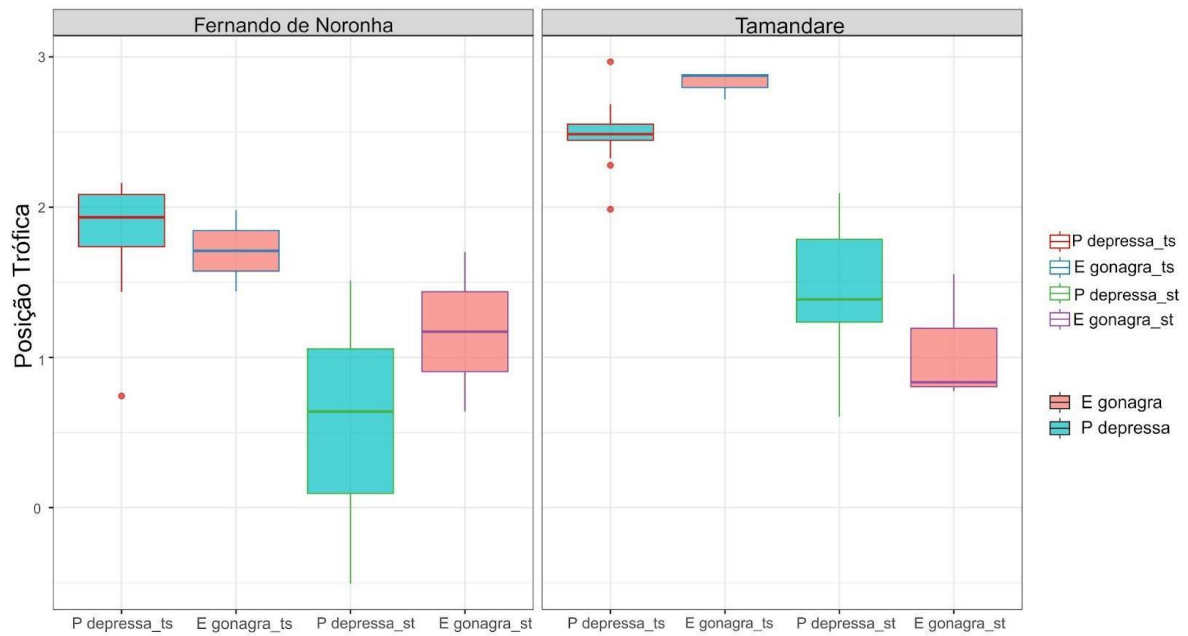
Zamoner, J.B., Aued, A.W., Macedo-Soares, L.C.P., Picolotto, V.A.P., Garcia, C.A.E., Segal, B., 2021. Integrating Oceanographic Data and Benthic Community Structure Temporal Series to Assess the Dynamics of a Marginal Reef. *Front. Mar. Sci.* 8, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.762453>

Apêndice 1

Valores de F e p das amostras de tecido e conteúdo estomacal de *P. depressa*, *E. gonagra* e macroalgas utilizados nas análises isotópicas entre Tamandaré e Fernando de Noronha.

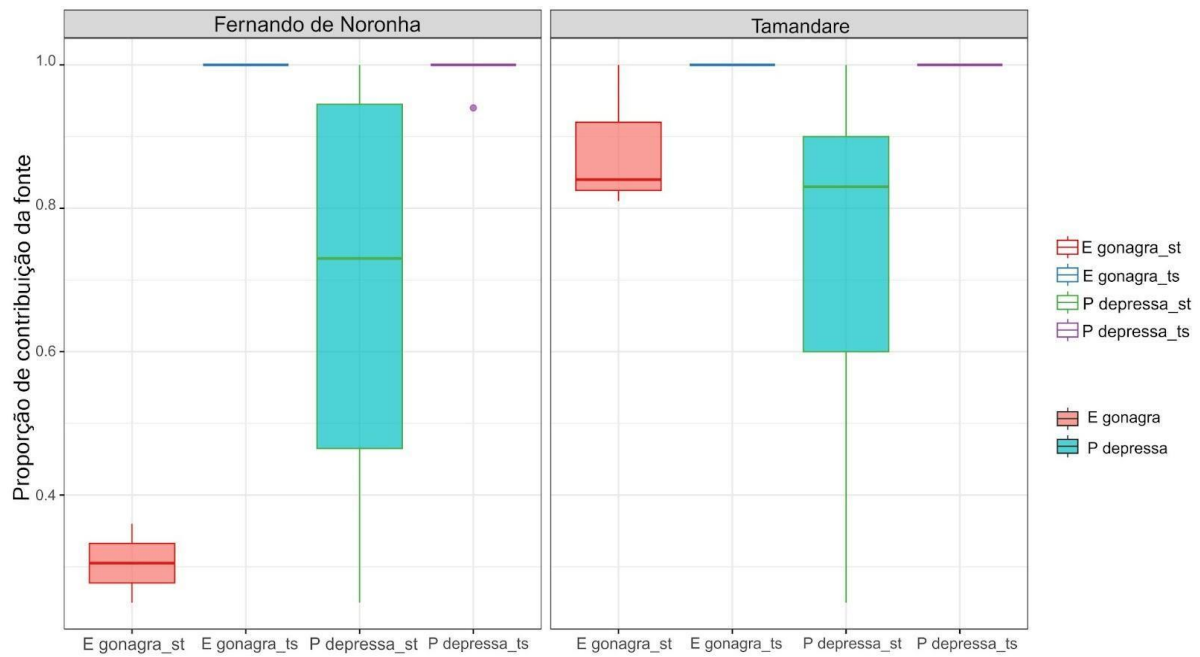
<i>Material</i>	<i>Legenda</i>	$\delta^{13}C$		$\delta^{15}N$		C/N	
		<i>F-valor</i>	<i>P-valor</i>	<i>F-valor</i>	<i>P-valor</i>	<i>F-valor</i>	<i>P-valor</i>
<i>P. depressa</i> tecido	P depressa_ts	134.07	0.001	103.93	0.001	467.39	0.001
<i>P. depressa</i> estomacal	P depressa_st	80.629	0.01	0.534	0.48	16.292	0.003
<i>E. gonagra</i> tecido	E gonagra_ts	0.811	0.5	0.92	0.4	1.68	0.3
<i>E. gonagra</i> estomacal	E gonagra_st	5.922	0.1	3.632	0.3	0.252	1
Chlorophyta	Chlor	0.5618	0.6	80.04	0.1	2.93	0.3
Rhodophyta	Rhod	0.004	0.9	0.498	0.5	19.17	0.1
Phaeophyta	Phae						

Apêndice 2



Posição trófica a partir de dados de tecidos e conteúdos estomacais dos consumidores *P. depressa* e *E. gonagra* baseados no fracionamento de $\delta^{15}\text{N}$ da linha de base de 2,8‰. E gonagra_st: conteúdo estomacal de *E. gonagra*; P depressa_st: conteúdo estomacal de *P. depressa*; E gonagra_ts: tecido de *E. gonagra*; P depressa_ts: tecido de *P. depressa*.

Apêndice 3



Proporção de contribuição da fonte alimentar partir de dados de tecidos e conteúdos estomacais dos consumidores *P. depressa* e *E. gonagra* baseados nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ da base. E gonagra_st: conteúdo estomacal de *E. gonagra*; P depressa_st: conteúdo estomacal de *P. depressa*; E gonagra_ts: tecido de *E. gonagra*; P depressa_ts: tecido de *P. depressa*.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho provê novas informações e conhecimento ecológico sobre *Plagusia depressa*, uma espécie amplamente distribuída no Oceano Atlântico Tropical, mas ainda pouco estudada. Nossos resultados fornecem perspectivas com implicações importantes para a biogeografia, sistemas biogeoquímicos do Oceano Atlântico Tropical e desenvolvimento de planos de gestão para manejo e conservação de Áreas Marinhas Protegidas.

No Artigo 1, nossos resultados elucidaram novos conhecimentos sobre a variabilidade morfológica de *P. depressa*, identificando padrões de diferenciação morfométrica da espécie em ambientes costeiros e insulares do Atlântico tropical. As áreas de estudo apresentavam diferentes níveis de proteção, condições ambientais distintas e barreiras biogeográficas que implicam na dispersão larval e de adultos desta espécie. Em geral, a área mais ocidental estudada, Área Marinha Protegida da Barra Grande, teve maiores diferenças na morfologia dos caranguejos machos (carapaça, quela) do que de outras áreas costeiras e insulares. Em contrapartida, as fêmeas diferiram (carapaça) na Área de Proteção Marinha de Fernando de Noronha, área mais oceânica e offshore, das áreas de estudo costeiras. Estes dados indicam que nas áreas mais isoladas, múltiplos fatores complexos como fatores ambientais (e.g tempo de exposição às marés) e composição do habitat podem ter um papel importante na plasticidade fenotípica da espécie. Além disso, nossos resultados indicam que a presença de uma barreira biogeográfica no Nordeste do Brasil, até hoje pouco considerada, tem implicações importantes para a biogeografia do Atlântico tropical ocidental.

No Artigo 2, demonstramos diferenças na composição alimentar e assinatura isotópica de *P. depressa* em uma área costeira e insular e baseamos este padrão à fatores como disponibilidade de alimento no ambiente em decorrência da competição com outros organismos, mudanças na composição das espécies ocasionados por ações antrópicas nas praias de uso público no Arquipélago de Fernando de Noronha. Identificamos também um padrão de enriquecimento no sistema $\delta^{15}\text{N}$ em grupos de algas marinhas e de *P. depressa* e *E. gonagra* no Arquipélago de Fernando de Noronha, indicando que o sistema de ciclos biogeoquímicos (nitrificação, assimilação de nitrogênio inorgânico, fixação de nitrogênio atmosférico etc.) ao redor desta ilha é distinto do sistema na região costeira. Discutimos também sobre a influência de fontes terrígenas de origem natural e antropogênica. Este trabalho forneceu indícios de que estudos que comparam populações insulares e costeiras usando técnicas isotópicas associadas

ao conteúdo estomacal são eficientes ferramentas para elucidar padrões tróficos e identificar impactos no ecossistema.

8. REFERÊNCIAS

AHYONG, S.T., LOWRY, J., ALONSO, M., BAMBER, R.N., BOXSHALL, G.A., CASTRO, P., GERKEN, S., KARAMAN, G.S., GOY, J.W., JONES, D.S., MELANDA, K., ROGERS, D.C. & SVAVARSSON, J. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. In: Zhang Z-Q (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. **Zootaxa**, v.3148, p. 165-191, 2011.

ADAMS, D. C.; ROHLF, F. J.; SLICE, D. E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, p. 5-16, 2004.

AFKAMI, M.; SCHUBART, C. D.; NARDELOO, R. Morphometric differentiation among populations of *Leptodius exaratus* (H Milne Edwards, 1834) (Brachyura, Xanthidae) from the Persian Gulf and the Gulf of Oman. *Crustaceana*, v. 89, n. 3, p. 259-271, 2014.

ALMEIDA, A. O.; CARVALHO, F. L. On the southern limit of distribution of the crab *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Brachyura: Plagusiidae) along the continental Brazilian coast. **Checklist**, v. 10, n. 6, p. 1502-1503, 2014.

ANTONIO, E. S.; RICHOUX, N. B. Trophodynamics of three decapod crustaceans in a temperate estuary using stable isotope and fatty acid analyses. **Marine Ecology Progress Series**, v. 504, p. 193-205, 2014.

BERGAMINO, L.; LERCARI, D.; DEFEO, O. Food web structure of sandy beaches: temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 91, p. 536-543, 2011.

BOOS, H.; et al. Checklist of the Crustacea from the state of Santa Catarina, Brazil. **Checklist**, 8, 1020-1046, 2012.

BUCKLAND, A., BAKER, R., LONERAGAN, N. SHEAVES, M. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition. **Fisheries Research**, 196, 126-140.2017.

CARTER, J. F.; CHESSON, L. A. Food Forensics: Stable Isotopes as a Guide to Authenticity and Origin. CRC Press, v. 1, p. 352, 2017.

CHANG, N. N.; LIN, L. H.; TU, T. H.; JENG, M. S.; CHIKARAISHI, Y.; WANG, P. L. Trophic structure and energy flow in a shallow-water hydrothermal vent: Insights from a stable isotope approach. **PLoS ONE**, v. 13, n. 10, e0204753, 2018.

CLARKE, T. M.; REYGONDEAU, G.; WABNITZ, C.; ROBERTSON, R.; IXQUIAC-CABRERA, M.; LOPEZ, M.; COGHI, A. R. R.; IGLESIAS, J.R. L.; WEHRTMANN, I. S.; CHEUNG, W. W. L. Climate change impacts on living marine resources in the Eastern Tropical Pacific. **Diversity and Distributions**, v. 27, p. 65-81, 2020.

COELHO, P. A.; ALMEIDA A. O.; BEZERRA, L. E. A. Checklist of the marine and estuarine Brachyura (Crustacea: Decapoda) of northern and northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 1956, p. 1-58, 2008.

COELHO, P. A.; SANTOS M. C. F.; FREITAS, A. E. T. S. Crescimento do aratu-da-pedra, *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea, Decapoda, Plagusiidae), em Tamandaré Pernambuco. **Boletim Técnico-Científico do CEPENE**, v. 12, n. 1, p. 73-79, 2004.

COLE, M. L. E.; KROEGER, K. D.; MCCLELLAND, J. W.; VALIELA, I. Effects of watershed land use on nitrogen concentrations and δ^{15} nitrogen in groundwater. **Biogeochemistry**, v. 77, n. 2, p. 199-215, 2006.

DANA, J. D. Conspectus crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e classe Reipublicae Faederate Duce, lexit et descripsit. Crustacea Grapsoidea, (Cyclometopa, Edwardsii). **Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia**. 5(10): 247-254. 1851.

DAVIE, P. J. F.; GUINOT, D.; NG, P. K. L.; Systematics and classification of Brachyura. In: CASTRO, P.; DAVIE, P. J. F.; GUINOT, D.; SCHRAM, F. R.; VAUPEL KLEIN, J. C. (Eds.). Treatise on zoology – anatomy, taxonomy, biology. The Crustacea. Volume 9C-II. Decapoda: Brachyura (Part 2). Brill Leiden, p. 1221, 2015.

DAVIE, P. J. F.; NG, N. K. Two New subfamilies of Varunidae (Crustacea: Brachyura), with description in two new genera. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 18, 257-272, 2007.

DENIRO, M. J.; EPSTEIN, S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, 42: 495–506, 1978.

FABRICIUS, J.C. Systema Entomologiae, sistens Insectorum Classes, Ordines, Genera, Species, adiectis Synonymis, Locis, Descriptionibus, Observationibus. Flensburgi & Lipsiae: Korte, xxvii + 832 pp. 1775.

FREITAS, A. E. S.; SANTOS, M. C. F. Aspects of the fishery biology of the *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea: Brachyura: Plagusiidae) caught in Tamandaré (Pernambuco - Brazil). **Boletim técnico-científico do CEPENE**. 15(2), 39–46, 2007.

FREITAS, A. E. T. S.; SANTOS, M. C. F. Aspectos biológicos do aratu-da-praia *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) ao largo de Tamandaré (Pernambuco – Brasil). **Boletim Técnico- Científico do CEPENE**, 10, 187- 206, 2002.

FUJITA, Y. & NARUSE, T. A new genus and species of a submarine cave crab of the family Plagusiidae Dana, 1851 (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea) from Okinawa Island, Ryukyu Islands, southwestern Japan. **Zootaxa**. 5410(3): 408–418. 2024.

- GRINANG, J.; DAS, I.; NG, P. K. L. (2019). Geometric morphometric analysis in female freshwater crabs of Sarawak (Borneo) permits addressing taxonomy-related problems. **PeerJ** 7, e6205.
- GUINOT, D. A new genus of the family Plagusiidae Dana, 1851, close to *Plagusia* Latreille, 1804 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). **Zootaxa**. 1498: 27-33. 2007.
- GUIMARÃES, M. P.; CALADO, T. C. S.; DE BARROS, M. S. F. Gonad development in mature females of tidal spray crab *Plagusia depressa* (Brachyura: Plagusiidae). **Acta Zoologica** 102, 227–236, 2021.
- HAMPTON, K. R.; HOPKINS, M. J.; MCNAMARA, J. C.; THURMAN, C. L. Intraspecific variation in carapace morphology among fiddler crabs (genus *Uca*) from the Atlantic coast of Brazil. **Aquatic Biology**, 20, 53–67., 2014.
- HARTNOLL, A.; BRODERICK, C.; GODLEY, B. J.; SAUNDERS, K. E. Population structure of the land crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. **Journal of Crustacean Biology** 29: 57-61. 2009.
- HATTORI, G. Y.; PINHEIRO, M. A. A. Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), em Iguape (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Zoologia**, 20 (2): 309-313, 2003.
- HOBSON, K. A.; QUIRK, T. Effect of age and ration on diet-tissue isotopic ($\Delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{15}\text{N}$) discrimination in Striped Skunks (*Mephitis mephitis*). **Isotopes in Environmental and Health Studies**, 50: 300–306, 2014.
- HOPKINS, M. J.; THURMAN, C. L. The geographic structure of morphological variation in eight species of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) from the eastern United States and Mexico. **Biological Journal of the Linnean Society**, 100, 248–270, 2010.
- KOETTKER, A. G.; FREIRE, A. S.; SUMIDA, P. Y. G. Temporal, diel and spatial variability of decapod larvae from St Paul's Rocks, an equatorial oceanic island of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 90, n. 06, p. 1227-1239, 2010.
- KOLTS, J. M.; LOVVORN, J. R.; NORTH, C. A.; GREBMEIER, J. M.; COOPER, L. W. Relative value of stomach contents, stable isotopes, and fatty acids as diet indicators for a dominant invertebrate predator (*Chionoecetes opilio*) in the northern Bering Sea. **Journal Experimental Marine Biology Ecology**. 449, 274–283, 2013.
- LAYMAN, C.; ARAUJO, M. S.; BOUCEK, R.; HARRISON, E.; JUD, Z. R.; MATICH, P.; HAMMERSCHLAG-PEYER, C. M.; ROSENBLATT, A. E.; VAUDO, J. J.; YEAGER, L. A.; POST, D.; BEARHOP, S. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. **Biological Reviews** 87: 545–562, 2012.
- LATREILLE, P.A. Tableau méthodique des crustacés. Classe septième. Crustacés (1), Crustacea. Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Appliquée aux Arts, Principalement à

l'Agriculture et à l'Economie Rurale et Domestique: par une Société de Naturalistes et d'Agriculteurs: avec des figures tirées des trois Règnes de la Nature. 24: 123-127, 1804.

LE LOC'H, F.; HILY, C. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus* / *Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 62 (1):123-132, 2005.

LIRA J.J.P.R., CALADO, T.C.S., REZENDE, C.F., SILVA, J.R.F. Comparative biology of the crab *Goniopsis cruentata*: geographic variation of body size, sexual maturity, and allometric growth. **Helgoland Marine Research**. 69 (4): 335– 342, 2015.

LIRA, S. M. A.; SANTANA, C. S.; LIMA, C. D. M.; MONTES, M. J. F.; SCHWAMBORN, R. New records of the larval forms *Cerataspis monstrosa* and *Amphionides reynaudii* (Crustacea: Decapoda) from the western tropical Atlantic. **Zootaxa**, 4237: 335-446, 2017.

MacLeay, W.S. Illustrations of the Annulosa of South Africa: Being a Portion of the Objects of Natural History Chiefly Collected During an Expedition Into the Interior of South Africa Under the Direction of Dr. Andrew Smith in the Years 1834, 1835 and 1836; fitted out by “The Cape of Good Hope Association for Exploring Central Africa”. Smith, Elder and Company, London, pp. i–iv + 53–71, 1838.

MAROCHI, M. Z.; MASUNARI, S.; SCHUBART, C. D. Genetic and Morphological Differentiation of the Semiterrestrial Crab *Armases angustipes* (Brachyura: Sesarmidae) along the Brazilian Coast. **The Biological Bulletin**, 232 (1), 30–44, 2017

MARSHALL, D. J.; MONRO, K.; BODE, M.; KEOUGH, M. J.; SWEARER, S. Phenotype–environment mismatches reduce connectivity in the sea. **Ecology letters**, 13 (1), 128-140. 2010.

MASUNARI, S.; MARTINS, S. B.; MAROCHI, M. Z.; SERRA, W. S.; SCARABINO, F. Morphological variability in populations of the fiddler crab *Leptuca uruguayensis* (Nobili, 1901) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) from South America. **Brazilian Journal of Oceanography**, 65, 373–381, 2017.

MILNE EDWARDS, H. Mémoire sur la famille des ocypodiens. Annales des Sciences Naturelles, 3rd series. 20: 163-228, pls. 6-11. 1853.

MORAES-COSTA, D., SCHWAMBORN, R. Site fidelity and population structure of blue land crabs (*Cardisoma guanhumi* Latreille, 1825) in a restricted-access mangrove area, analyzed using PIT tags. **Helgoland Marine Research**, 72:1, 2018.

PETERSON, B.J.; FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 293–320, 1987.

PINNEGAR, J.K.; POLUNIN, N.V.C. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. **Functional Ecology**, 13: 225–231, 1999.

REIGADA, A. L. D.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. Feeding activity of *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 and *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in Ubatuba, SP, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 449, p. 249-252. 2001.

RAE, C.; HYNDES, G.A.; SCHLACHER, T.A. Trophic ecology of ghost crabs with diverse tastes: Unwilling vegetarians. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, 224:272-280, 2019.

RIBEIRO, L.; LIM, E. L.; RAMLI, R.; POLGAR, G. Assemblage structure, distribution and habitat type of the grapsoid crabs (Brachyura: Grapsoidea) of the coastal forested swamps of northern Borneo. **Regional Studies in Marine Science**, 37, 101323. 2020.

ROCHA, C.A.O., GUIMARÃES, M.P. Bioecologia de *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) em Coruripe, AL/BR: Aspectos da biologia e ecologia do aratu-da-pedra. Novas edições Acadêmicas, 92 fls, 2016.

ROCHA, C. A. O.; LIRA, J. J. P. R.; SANTANA, J. L.; GUIMARÃES, M. P.; CALADO, T. C. S. Biological aspects of the marine crab *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) on the northeast coast of Brazil. **Marine Biology Research**, 15, 181-190. 2019.

ROHLF, F. J. TpsDig, Digitize Landmarks and Outlines, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, 2010.

ROSA, L.C.; DOS SANTOS, R.B; FREIRE, K. M. First record of the cliff crab *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) (Decapoda: Plagusiidae) from the coast of Sergipe, Brazil. **Nauplius**, 26, e2018030, 2018.

ROSENBERG, M. S. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the Genus *Uca*. **Journal of Crustacean Biology**, 21, 839–869. 2001.

RUDINICK, D., RESH, V. Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod crustacea. **Freshwater Biology** 50, 1323- 1336, 2005.

SCHWAMBORN, R.; VOSS, M.; EKAU, W.; SAINT-PAUL, U. Stable isotope composition of particulate organic matter and zooplankton in northeast Brazilian shelf waters. **Archives of Fishery and Marine Research**, 47: 201–210, 1999.

SCHWAMBORN, R. SANTOS, D. A. O Manguezal e o homem do Nordeste: Aspectos sócio-culturais e ecológicos. In: Anuário do Instituto Martius-Staden/ Martius-Staden-Jahrbuch (São Paulo), 89-103, 2009.

SCHWAMBORN, R.; GIARRIZZO, T. Stable Isotope Discrimination by Consumers in a Tropical Mangrove Food Web: How Important Are Variations in C/N Ratio? **Estuaries and Coasts**, 2014.

SCHUBART, C. D.; NG, P. K. L. On the identities of the rafting crabs *Cancer depressus* fabricius, 1775, *Cancer squamosus* Herbst, 1790, *Plagusia immaculata* lamarck, 1818, and

Plagusia tuberculata Lamarck, 1818 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Plagusiidae). **The Raffles Bulletin of Zoology** 48(2): 327–336, 2000.

SCHUBART, C. D.; GONZÁLEZ-GORDILLO, J. I.; REYNS N. B.; LIU, H.-C.; CUESTA, J. B. Are Atlantic and Indo-Pacific populations of thraffing crab *Plagusia depressa* (Fabricius), distinct? New evidence from larval morphology and mtDNA. **The Raffles Bulletin of Zoology**, 49(2): 301–310. 2001.

SCHUBART, C.D.; CUESTA, J.A. Phylogenetic relationships of the *Plagusiidae* Dana, 1851 (Brachyura), with description of a new genus and recognition of Percnidae Stevcic, 2005, as an independent family. In CASTRO, P.; DAVIE, P.J.F.; NG, P.K.L. et al. Studies on Brachyura: a Homage to Danièle Guinot. Crustaceana Monographs 11. Leiden: Brill. pp. 279-300. 2010.

SILVA, I. C.; MESQUITA, N.; PAULA, J. Genetic and morphological differentiation of the mangrove crab *Perisesarma guttatum* (Brachyura: Sesarmidae) along an East African latitudinal gradient. **Biologica Journal of the Linnean Society**, 99, 28–46. 2010.

SILVA, I.; PAULA, J. Is there a better chela to use for geometric morphometric differentiation in brachyuran crabs? A case study using *Pachygrapsus marmoratus* and *Carcinus maenas*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, 88 (5), 941-953. 2008.

TESCHIMA, M. M.; STROLLER, P. R.; FIRKOWSKI, C. R.; PIE, M. R.; FREIRE, A. S. Large-scale connectivity of *Grapsus grapsus* (Decapoda) in the Southwestern Atlantic oceanic islands: integrating genetic and morphometric data. **Marine Ecology**, 37,1360-1372, 2016.

THURMAN, C. L.; ALBER, R. E.; HOPKINS, M. J.; SHIH, H. T. Morphological and genetic variation among populations of the fiddler crab *Minuca burgersi* (Holthuis, 1967) (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) from shores of the Caribbean Basin and western South Atlantic Ocean. **Zoology Study** 60, 19, 2021.

TÜRKAY, M. Zwei neue Grapsiden-Arten aus dem Indopazifik (*Euchirograpsus madagascariensis* n. sp. und *Miersiograpsus australiensis* n. sp.) mit Einführung von *Miersiograpsus* n. gen. (Crustacea: Decapoda: Grapsidae). *Senckenbergiana biologica*. 59 (1-2): 133-141, 1978.

TURNER, L.M., HALLAS, J.P., SMITH, M.J. & MORRIS, S. Phylogeography of the Christmas Island blue crab, *Discoplax celeste* (Decapoda: Gecarcinidae) on Christmas Island, Indian Ocean. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 93, n. 3, p. 703–714, 2013.

TURNER, L.M., HALLAS, J.P., SMITH, M.J. & MORRIS, S. Phylogeography of the Christmas Island blue crab, *Discoplax celeste* (Decapoda: Gecarcinidae) on Christmas Island, Indian Ocean. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 93, n. 3, p. 703–714, 2013.

WADA, E.; MIZUTANI, H.; MINAGAWA, M. The use of stable isotopes for food web analysis. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v. 30, n. 4, p. 361-371, 1991.

WASER, P.; STROBECK, C.; Genetic signatures of interpopulation dispersal. **Trends in Ecology and Evolution**, 13: 43 – 44, 1998.

WIEMAN, A. C.; BERENDZEN, P. B.; HAMPTON, K. R.; JANG, J.; HOPKINGS, M. J.; JURGENSON, J.; MCNAMARA, J. C.; THURMAN, C. L. A panmictic fiddler crab from the coast of Brazil? Impact of divergent ocean currents and larval dispersal potential on genetic and morphological variation in *Uca maracoani*. **Marine Bioliology**. 161, 173–185, 2014.

WILSON, K. A.; GORE, R. H. Studies on decapod Crustacea from the Indian River region of Florida, XVII. Larval stage sof *Plagusia depressa* (Fabricius, 1775) cultured under laboratory conditions (Brachyura: Grapsidae). **Bulletin of Marine Science**, 30 (4): 776-789, 1980.

ZELDITCH, M. L.; LUNDRIGAN, B. L.; JR, T. G. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. **Evolution & Development**, 6 (3), 194–206, 2004.